

UNIVERSITE MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

N° attribué par la bibliothèque



THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline : Entomologie médicale

Formation Doctorale : Parasitologie

Ecole Doctorale : Sciences Chimiques et Biologiques pour la Santé

présentée et soutenue publiquement

par

Jérémy BOUYER

le 06 décembre 2006

Titre :

Ecologie des glossines du Mouhoun au Burkina Faso : intérêt pour
l'épidémiologie et le contrôle des trypanosomoses africaines

JURY

M. GODELLE Bernard, Professeur, Université Montpellier II
M. CUNY Gérard, Directeur de Recherche, IRD Montpellier
M. DE LA ROCQUE Stéphane, Docteur, FAO Rome
M. VAN DEN BOSSCHE Peter, Professeur, IMT Anvers
M. JACQUIET Philippe, Professeur, ENVT Toulouse
M. MORAND Serge, Directeur de Recherche, CBGP Montpellier
M. DUVALLET Gérard, Professeur, Université Montpellier III

Président
Directeur de Thèse
Directeur de Thèse
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur

Ecologie des glossines du Mouhoun au
Burkina Faso : intérêt pour l'épidémiologie et
le contrôle des trypanosomoses africaines



A mon grand père, Gérard BOUYER, entomologiste,

Avant-propos

Avant de rentrer dans le vif du sujet, dans le rationnel, le rigoureux, cette page m'offre l'opportunité d'exprimer quelques sentiments personnels sur cette thèse, les tsé-tsé, les insectes, les hommes et la planète en général. Faisant partie de la seule espèce détenant le triste record d'être responsable d'une crise biologique d'ampleur planétaire, comparable aux grandes extinctions massives, je me réjouis (peut être un peu pompeusement) d'être payé pour faire ce que je fais : observer les mouches. Bien sûr, ce n'est malheureusement pas une observation gratuite, sans intérêt pour l'homme, puisqu'il s'agit là d'un dangereux vecteur dont l'impact sanitaire et économique est immense. Dommage que notre espèce se refuse à consacrer la vie d'une partie de ses effectifs à étudier d'autres espèces par pure curiosité, sans que cela ne puisse rapporter quoi que ce soit. Mais enfin, aujourd'hui tout doit se vendre, alors tant qu'à faire, j'ai vraiment de la chance de consacrer la mienne à un insecte aussi fabuleux, surtout que cela me permet d'en rencontrer beaucoup d'autres...

Enfant, très jeune enfant, et pendant longtemps, j'imaginai la tsé-tsé comme une grosse mouche noire, très agressive. Voir un mâle *palpalis* si dérisoire dans un tube présenté par Dominique Cuisance à ses élèves m'a un peu déçu. J'ignorais alors la richesse comportementale de cette famille unique dans la création, qui « accouche » d'une larve donnant directement un adulte sans développement dans l'environnement, qui n'a pas plus de descendants qu'un homme et qui, à son échelle, vit très longtemps. Pas étonnant dans ces conditions qu'elle fasse preuve d'apprentissage, qu'elle maîtrise son milieu, au point qu'on lui ait consacré un terme de notre langue, l'ambit... Faisant partie d'une des familles les plus étudiées, depuis plus d'un siècle, il est un peu intimidant, au moins au départ, d'oser l'aborder : peut-on encore découvrir quelque chose sur les tsé-tsé ? Nous sommes redevables à nos anciens de connaissances tellement larges sur cet insecte qu'on se demande si ce n'est pas la famille la mieux connue ! Puis on se rend compte que cette mouche est tellement originale et complexe, qu'elle donne naissance à des mythes : réduire son rôle vecteur à la capacité vectorielle semble vraiment osé, il y a tellement de situations incompréhensibles... Il faut dire que son acolyte, le trypanosome, n'est pas non plus le plus simple des parasites ! Bref, plus on l'étudie, plus on a l'impression de ne rien en connaître, que c'est un animal magique... Faute de combler notre ignorance sur cette mouche, j'espère que ce travail contribuera au moins à en révéler l'ampleur. En tous cas, vous l'aurez compris, travailler sur cet insecte est un bonheur que je souhaite à tout le monde!

Remerciements

Je remercie le Pr. Abdoulaye S. Gouro et le Dr. Issa Sidibé pour la confiance qu'ils me témoignent. Rien n'aurait été possible sans le CIRDES, dont ils sont les pierres angulaires. Je remercie également tout le personnel du CIRDES et en particulier Félix Sanou, Adama Sana, Lansina Sanogo, Willfried Yoni, Bila Cene et Laurent Kaboré pour m'avoir accompagné régulièrement, voir remplacé sur le terrain. Félix, qui connaît la plupart des plantes de galerie grâce à l'enseignement qu'il a reçu de P.C. Morel et de D. Cuisance, m'a en particulier appris à regarder les choses comme une tsé-tsé : je lui en suis infiniment reconnaissant.

Je remercie Dominique Cuisance et Stéphane de la Rocque pour m'avoir initié à l'univers des glossines, en théorie et sur le terrain, et guidé dans la réalisation de ces travaux. J'espère qu'ils n'auront pas à pâlir de cette continuité du travail de l'ATP « Santé et Environnement » du CIRAD-EMVT. Dominique, bien que retraité, m'a toujours guidé avec passion et évité bien des écueils.

Je remercie Gérard Cuny, mon directeur de thèse, pour la confiance qu'il m'a témoigné et son aide toujours demandé dans l'urgence.

Je remercie Frédéric Stachurski pour être un exemple d'éthologiste des vecteurs comme il y en a peu et avoir été un compagnon de jeu irremplaçable.

Je remercie Serge Morand et Patrick Guérin pour m'avoir encouragé à travailler sur l'apprentissage contre l'avis général.

Je remercie Steve Torr pour ses conseils réguliers et son aide pour l'écriture du résumé.

Je remercie Renaud Lancelot pour m'avoir révélé le métier de chercheur au Sénégal, pour avoir fait renaître mes données de leurs cendres par ses modèles statistiques et pour avoir toujours une oreille attentive à mes sollicitations.

Je remercie Laure Guerrini qui n'a pas ménagé ses efforts pour m'aider à boucler ce travail dans les temps et qui, avec Sophie Thévenon, ont toujours été une joie supplémentaire d'arriver au service le matin.

Je remercie Alexandre Sibert pour ne pas avoir craqué quand je lui exposais les détails comportementaux dont il fallait tenir compte pour modéliser la dispersion des tsé-tsé : qu'il sache que je regrette de ne plus travailler avec lui et que j'estime que son départ du CIRAD est une grande perte pour la science.

Je remercie également Jean César pour ses leçons d'écologie du paysage et de botanique et nos promenades en brousse du WE.

Je remercie Sophie Ravel pour m'avoir initié à la biologie moléculaire et à la manipulation du séquenceur LICOR malgré mon naturel légèrement désordonné...

Je remercie Philippe Solano pour tout ce qu'il m'a appris, l'aide qu'il m'a apporté, la confiance dont il fait preuve à mon égard et nos discussions passionnées!

Je remercie également tous les stagiaires qui ont travaillé dur pour constituer une partie des données faisant partie de ce document, en particulier Thomas Balenghien, Boubacar Bass, Mathieu Pruvot, Honoré Kam, Raphaëlle Métras, Mariam Ouédraogo, Myriam Fatehi et Fulbert Yaro.

Je remercie Tanguy Etienne pour m'avoir aidé à réaliser les modèles de dispersion en paysages fragmentés.

Je remercie enfin tous les chercheurs et les dirigeants du CIRAD et en particulier de l'unité « Ecologie et Epidémiologie des maladies animales » dont j'ai souvent sollicité l'aide.

Je remercie Jean-Pierre Vesco pour m'avoir appris à regarder les insectes différemment et pour ses leçons d'écologie de terrain dignes de Jean-Henri Fabre.

Je remercie mon grand-père, Gérard Bouyer, pour m'avoir initié à l'entomologie dès mon plus jeune âge : je sais que je lui dois ma vie telle qu'elle est.

Je remercie ma grand-mère, Bernadette Bouyer, pour m'avoir appris à m'extasier sur une fleur ou une coccinelle.

Je remercie mon grand-père, Joël Charlot, pour ses leçons d'écologie à la pêche : ramasser des vers de vase pour pêcher la daurade, c'est apprendre la chaîne alimentaire plus efficacement et plus tôt qu'à école, et, comme dirait Jean-Henri Fabre, « Si on a vraiment le feu sacré dans les veines, on reste écolier toute sa vie, non des livres, pauvre ressource, mais de la grande, de l'inépuisable école des choses ».

Je remercie ma grand-mère, Mireille Charlot, pour ses leçons de courage.

Je remercie mon père pour avoir toujours été un exemple d'inventivité, de rigueur et de courage : il aurait du être chercheur. Je remercie ma mère pour être à la fois un exemple de franchise et de diplomatie (si, si, c'est possible). Je remercie surtout mes parents pour m'avoir toujours permis de réaliser mes passions sans aucune limite, en m'éduquant dans 6 cultures et écosystèmes différents, en construisant mon premier aquarium, en arrêtant (parfois) la voiture parce que je voyais passer un papillon intéressant, en me laissant prendre un bateau à 12 ans pour aller plonger avec mon petit frère sur la barrière de corail Mauricienne, pêcher les crevettes jusqu'à minuit, les requins par 100m de fond toute la nuit à l'île ronde, piquer les poulpes à 5h00 du matin ou les mortels poissons-pierre... Je souhaite être capable de donner la même chose à mes enfants pour en faire des esprits libres.

Je remercie ma femme pour être en même temps mon socle et ma muse : qu'elle sache que tout ce que je fais n'est que parade nuptiale élaborée. Je remercie Arthur et Léa pour m'apporter la joie et l'innocence de leur jeune âge : j'espère rester leur compagnon de jeu plus que leur père le plus longtemps possible.

Je remercie enfin toute ma famille pour l'amour qu'ils me donnent, à moi, être suprêmement égoïste qui s'en nourrit.

Ce travail a été financé par le CIRAD, le CIRDES et les projets Welcome Trust n° 075824, FSP d'appui au CIRDES, SAPHYTO, CEVA-Santé animale.

Table des matières

<i>Avant-propos</i>	3
<i>Remerciements</i>	4
<i>Table des matières</i>	6
<i>Résumé</i>	8
<i>Summary</i>	9
1. Introduction	10
2. Synthèse Bibliographique	12
2.1. Position taxonomique et distribution géographique	12
2.2. Ecologie des glossines	15
2.2.1. Cycle de vie et dynamique des populations	15
2.2.2. Alimentation	18
2.2.3. Dispersion	21
2.2.4. Génétique des populations et morphométrie.....	24
2.2.5. Distribution spatiale des glossines	27
2.3. Epidémiologie des trypanosomoses africaines	29
2.3.1. Agents pathogènes et hôtes impliqués dans les trypanosomoses africaines.....	29
2.3.1.1. Trypanosomoses animales	29
2.3.1.2. Trypanosomose humaine	30
2.3.2. Epidémiologie quantitative et modélisation.....	32
2.4. Lutte anti-vectorielle	35
2.4.1. Stratégies de lutte.....	35
2.4.2. Méthodes de lutte.....	36
2.4.2.1. Méthodes chimiques	36
2.4.2.2. Technique des Insectes Stériles.....	39
3. Méthodologie	43
3.1. Etudes éco-entomologiques	43
3.2. Spatialisation du risque	44
3.3. Dispersion et structure des populations	45
3.4. Etudes éthologiques	45
4. Résultats et discussions	46
4.1. Distribution spatiale des glossines	46
4.1.1. Paramètres environnementaux associés à la distribution des glossines riveraines du bassin du Mouhoun.....	46
4.1.2. Microdistribution des glossines et auto-corrélation spatiale des densités apparentes	56
4.2. Spatialisation du risque trypanosomien	59
4.2.1. Exemple de la branche Est du Mouhoun.....	59
4.2.2. Généralisation à l'ensemble du bassin du Mouhoun.....	75
4.3. Dispersion	100
4.3.1. Dispersion en milieu homogène.....	100
4.3.2. Dispersion en paysage fragmenté	113
4.3.2.1. Protocole	113
4.3.2.2. Résultats.....	114
4.3.3. Synthèse et modélisation de la dispersion en paysage fragmenté	117
4.4. Fragmentation des paysages et structure des populations	121
4.4.1. Impact des différents modes de dispersion sur la communication entre populations en	

paysages fragmentés.....	121
4.4.1.1. Dispersion linéaire versus dans l'espace.....	121
4.4.1.2. Diffusion simple versus modèle en paysage fragmenté.....	122
4.4.2. Structure des populations de la branche Ouest du Mouhoun.....	123
4.4.3. Métapopulations et lutte anti-vectorielle : quelles indications ?.....	144
4.5. Comportement trophique des glossines	147
4.5.1. Choix du site d'attaque et développement d'une nouvelle technique de lutte contre les glossines	147
4.5.1.1. Choix du site d'attaque	172
4.5.1.2. Le pédiluve acaricide/insecticide	172
4.5.2. Influence du comportement de défense de l'hôte sur les préférences trophiques	175
4.5.3. Existence d'un apprentissage trophique et conséquences pour l'épidémiologie des trypanosomoses africaines.....	176
5. Conclusions et perspectives.....	186
5.1. Impact de la fragmentation des paysages	186
5.2. Ethologie des glossines : quels résultats ?	187
5.3. La modélisation au service du naturaliste	188
6. Références.....	190

Résumé

Les trypanosomoses animales africaines sont la principale contrainte pathologique à l'intensification de l'élevage dans le bassin du Mouhoun, Burkina Faso, où leurs principaux vecteurs sont *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank et *G. tachinoides* Westwood (Diptera: Glossinidae). Les cordons ripicoles ont été décrits en trois écotypes subdivisés en trois niveaux de dégradation et associés aux densités apparentes de ces glossines riveraines, dont ils sont l'habitat. L'analyse des paysages péri-riverains, dont dépend leur niveau de dégradation, a alors permis de spatialiser le risque trypanosomien à travers les composantes principales de la capacité vectorielle (densité relative des vecteurs et % de glossines infectantes) sur la branche Est du Mouhoun, puis sur l'ensemble de la boucle du Mouhoun, aboutissant à la définition de 3 paysages à risque sur 702 km de réseau hydrographique. Afin d'analyser l'impact de la fragmentation des paysages sur la structure des métapopulations de glossines, leur dispersion en cordon ripicole conservé a été modélisée à partir de données anciennes, par un processus de diffusion en réseau aboutissant à réévaluer à la hausse les capacités de déplacements distants de *G. p. gambiensis*. Un protocole de marquages-lâchers-recaptures a alors permis de poser les bases d'un modèle de dispersion en paysages fragmentés et d'évaluer l'impact potentiel de cette fragmentation sur la structuration entre sous-populations de glossines, mesurée sur 4 populations de la branche Ouest du Mouhoun par génétique des populations et morphométrie géométrique. Enfin, deux comportements limitant les risques associés à la prise du repas sanguin ont été mis en évidence : le détournement des préférences trophiques vers le premier hôte rencontré, qui a des conséquences épidémiologiques importantes, et un tropisme d'attaque pour l'extrémité des membres des bovins, qui a permis l'adaptation du pédiluve acaricide/insecticide contre ces vecteurs.

Summary

Ecology of tsetse flies in the Mouhoun river basin of Burkina Faso: implications for the epidemiology and control of African trypanosomoses

African animal trypanosomoses, transmitted by *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank and *G. tachinoides* Westwood (Diptera: Glossinidae), are a major constraint to the improvement of cattle productivity in the Mouhoun river basin, Burkina Faso. The apparent density of tsetse within their natural riverine habitat is associated with the underlying forest ecotype and the degree of human-related disturbance. A map of trypanosomosis risk was produced by using a landscape approach to analyse disturbance of the riverine forest and its environs (land use of the neighbouring pixels). The most important predictors of risk were two component of tsetse vectorial capacity: the relative density of vectors and their rate of mature infection. Three disease risk categories were defined along 702km of the Mouhoun river loop. To analyse the impact of habitat fragmentation on the structure of tsetse metapopulations, tsetse dispersal was modelled as a diffusion process in a linear network, using historical data from studies of *G. p. gambiensis* in an undisturbed forest and results from a mark-release-recapture experiment conducted in a fragmented riverine forest. The predicted gene flows between sub-populations within a fragmented riverine system were compared with observed measurements of genetic and morphometric parameters for four tsetse populations in the western arm of the Mouhoun. Observations of tsetse feeding suggested that two components of this behaviour may reduce feeding risk for the fly. First, tsetse were biased towards feeding repeatedly from the host species that provided their first bloodmeal, which has important epidemiological implications. Second, tsetse fed largely from the legs of cattle which offers opportunities for improving the use of acaricides/insecticides to control vectors.

1. Introduction

Le bassin du Mouhoun, situé dans le triangle cotonnier Ouest-Africain, est une zone prioritaire pour la lutte contre les trypanosomoses animales africaines, principale contrainte à l'intensification de l'élevage, et leur élimination conduirait à une augmentation importante de la production agricole (Hendrickx et al. 2004). Cette région se situe dans les zones écoclimatiques soudaniennes et soudano-guinéenes, avec une pluviométrie annuelle comprise entre 750 et 1050mm de pluie (Aubreville 1950). Les glossines étudiées ici, vecteurs cycliques des trypanosomoses animales dans cette région, sont *Glossina palpalis gambiensis*, Vanderplank, 1949 et *Glossina tachinoides* Westwood, 1850, *Glossina morsitans submorsitans*, Newstead, 1910 n'ayant pas été capturée dans la zone d'étude alors qu'elle y était présente il y a une vingtaine d'années (Cuisance and Politzar 1975; Küpper 1978-1980). Le bassin du Mouhoun se trouve à la limite Nord de l'aire de répartition de ces deux espèces riveraines, dont l'habitat est soumis à une fragmentation de plus en plus intense sous l'impact des évolutions climatiques et anthropiques, d'où une grande vulnérabilité de leurs populations dans cette zone (fig. 1).

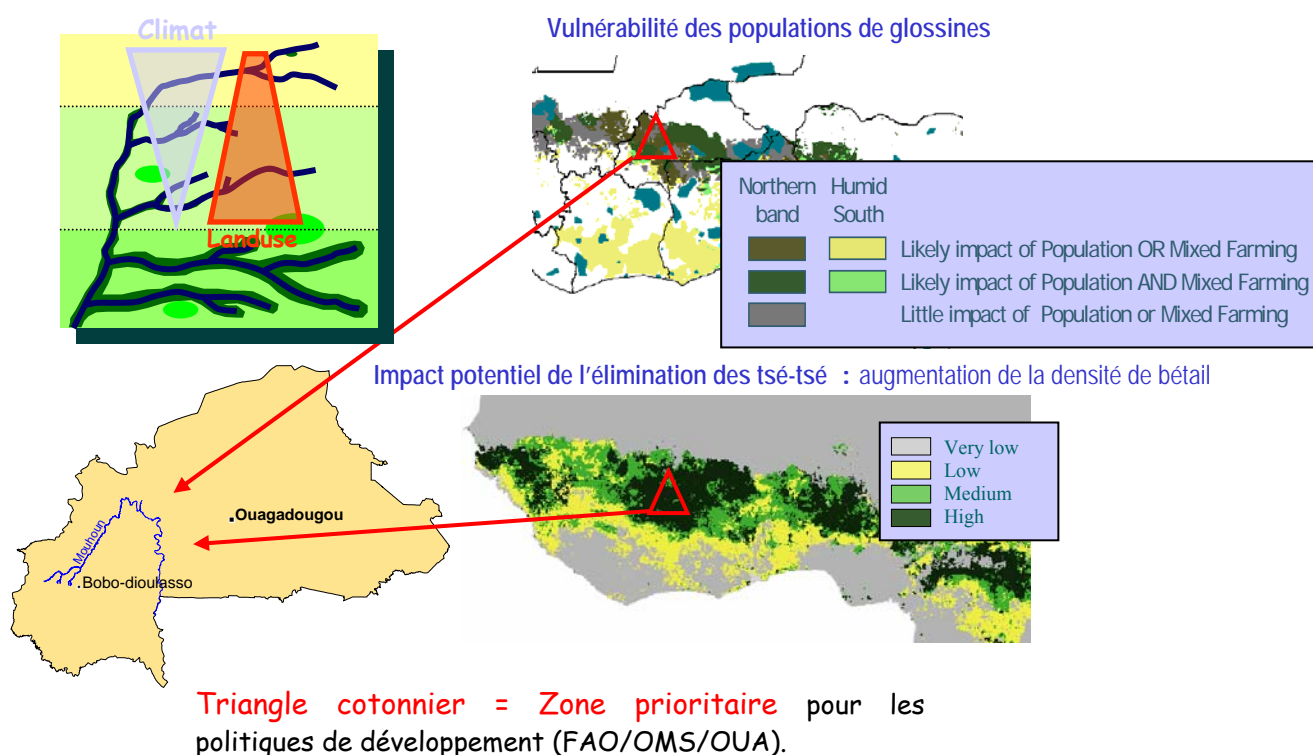


Fig. 1. Localisation de la boucle du Mouhoun dans le triangle cotonnier Ouest-Africain, zone d'intervention prioritaire contre les trypanosomoses animales africaines, (Source : Strategic planning of Area-Wide Tsetse and Trypanosomosis Control in West Africa. Hendricks 2001 (FAO/IAEA)). Les glossines sont dans une région de vulnérabilité maximale, sous la combinaison des impacts climatiques et anthropiques, et leur élimination serait associée à une augmentation importante de la densité du bétail.

Ces deux espèces ont fait l'objet de nombreux travaux et documents de synthèse où leur biologie et leur écologie sont décrites de manière approfondie (Buxton 1955; Challier 1973; Gruvel 1974, 1975; Laveissière and Boreham 1976; Laveissière 1978b, a; Challier and Gouteux 1980; de La Rocque 1997; Leak 1999). Les aspects de l'écologie des glossines utiles

à la compréhension des résultats sont présentés de manière synthétique, associés à des résultats récents apportant un regard nouveau sur certains aspects de leur écologie. L'écologie du comportement est privilégiée comme approche à tous les paramètres de l'histoire de la vie des glossines. Si cette approche peut donner l'impression d'être dispersée, car s'intéressant successivement à divers aspects, nous espérons montrer à travers ce travail que seul la prise en compte globale de l'écologie des glossines, qui est extrêmement complexe, permettra d'aboutir à des stratégies optimisées de lutte.

Le bassin du Mouhoun a été choisi comme site d'étude parce que la fragmentation des écosystèmes qui s'y déroule est majeure, et entraîne une évolution de nombreux paramètres de l'écologie des glossines riveraines. Si ces glossines sont relativement bien connues en paysages homogènes, leurs réactions comportementales face à cette situation, qui devient pourtant la plus courante en Afrique, l'est beaucoup moins. Or, la fragmentation des paysages a de grandes conséquences sur la densité et la structure de leurs populations, mais aussi sur la distribution de leurs hôtes, et finalement sur la transmission trypanosomienne, dont le risque est de plus en plus hétérogène dans l'espace. Ce travail s'intègre dans le projet Wellcome Trust Fragfly, qui a pour but de comprendre l'impact de cette dynamique des paysages sur les glossines et le risque de transmission des trypanosomoses. En particulier, quel est l'impact de la dégradation des forêts galeries sur la distribution des glossines riveraines, de leurs hôtes et du risque trypanosomien ? Quel est l'impact de la fragmentation des paysages sur le comportement de dispersion des glossines et sur la structure de leurs populations ? Cette fragmentation des écosystèmes s'accompagne d'une sédentarisation du bétail et d'une raréfaction de la faune sauvage, associée à sa concentration au niveau des zones refuges. La potentialité d'une nouvelle technique de lutte, le traitement épicutané du bétail par pédiluve, déjà utilisée dans cette zone contre la tique *Amblyomma variegatum*, à contrôler les tsé-tsé et les trypanosomoses, a été étudiée, et cette technique s'est avérée particulièrement bien adaptée à la situation étudiée (faibles densités de glossines, fortes densités et sédentarisation du bétail, faible densité de faune sauvage). Enfin, nous nous sommes intéressés au comportement trophique des glossines, et en particulier à leur aptitude à s'adapter à chaque génération aux hôtes disponibles, disponibilité dont la variabilité spatiale et temporelle est maximale dans ces espaces fragmentés. Les résultats obtenus, la découverte d'une capacité d'apprentissage chez les glossines, qui entraîne leur spécialisation pour le premier hôte rencontré, nous a conduit à nous intéresser aux conséquences d'un tel comportement sur le passage des trypanosomes d'une espèce hôte à l'autre, au niveau des lisières des îlots résiduels de ces paysages fragmentés, où, au-delà, entre le réservoir animal et l'homme dans le cas de la maladie du sommeil.

Après une revue bibliographique des éléments pris en compte de l'écologie des glossines, de l'épidémiologie des trypanosomoses africaines et du contrôle anti-vectoriel indispensables à l'analyse des résultats présentés, nous aborderons successivement les éléments suivants, où seront intégrées 9 publications :

- la relation entre glossines, écotypes de galeries forestières et leur dégradation,
- la distribution spatiale des glossines dans ces paysages fragmentés et ses conséquences épidémiologiques,
- la spatialisation du risque trypanosomien par une approche paysagère,
- la dispersion des glossines en paysage homogène puis fragmenté,
- les conséquences de cette fragmentation sur les flux entre populations,
- enfin, quelques éléments éthologiques concernant le repas de sang des glossines et leurs conséquences sur le plan épidémiologique et sur celui de la lutte anti-vectorielle.

2. Synthèse Bibliographique

2.1. Position taxonomique et distribution géographique

Les glossines sont des insectes Diptères cyclorraphes appartenant à la famille des Glossinidae et au genre *Glossina*. Les deux espèces étudiées, *G. palpalis gambiensis* et *G. tachinoides*, font partie du « groupe *palpalis* » ou sous-genre *Nemorhina* (Robineau, Desvoidy, 1930), qui occupe généralement la végétation ripicole bordant les rivières (voir fig. 2).

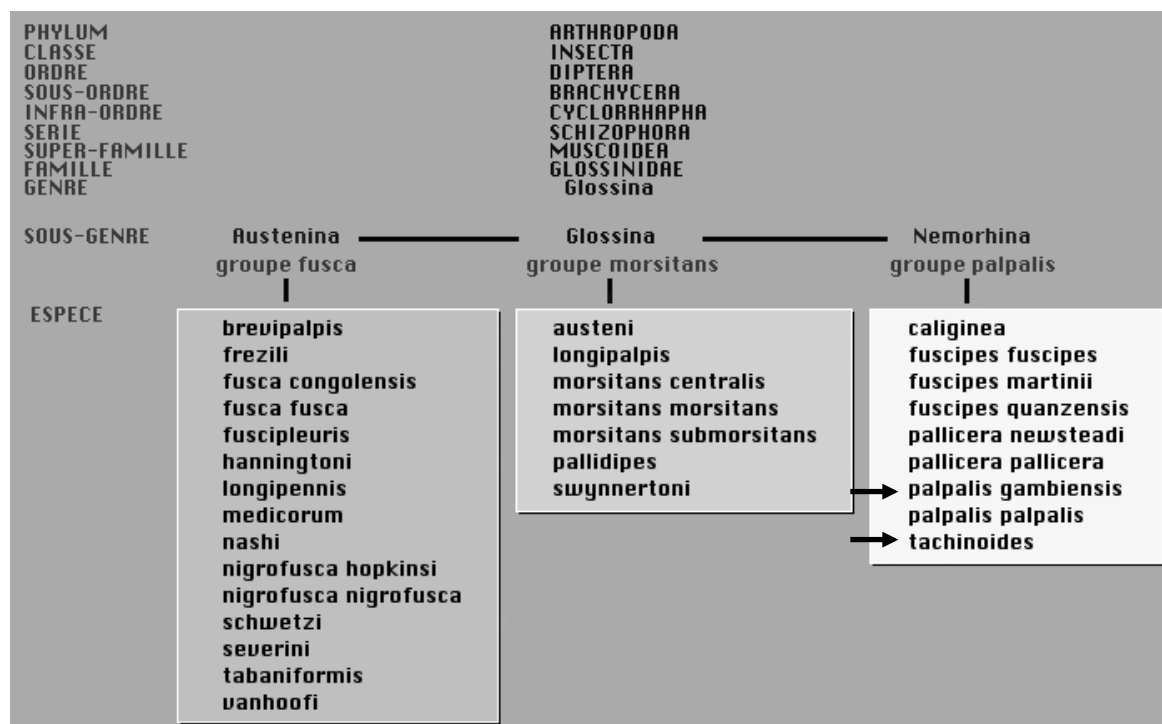


Fig. 2. Localisation taxonomique des deux espèces étudiées, parmi la famille des Glossinidae, qui compte 3 sous-genres et 31 espèces (extrait du CD « Les Glossines ou mouches tsé-tsé », Logiciel d'identification et d'enseignement, Orstom / Cirad)

Le statut spécifique de *G. tachinoides* (fig. 3a) ne semble pas poser de problème particulier, encore que la présence en Ethiopie de populations totalement isolées de la population principale est troublante (voir fig. 4a). L'interfécondité entre ces populations pourrait être testée afin de mettre en évidence une éventuelle différenciation.

Le statut taxonomique de *G. p. gambiensis* (fig. 3b) est beaucoup moins clair. Les deux « sous-espèces » de *G. palpalis* sont allopatriques (fig. 4b), et aux frontières de leurs aires de répartition, *G. p. gambiensis* et *G. p. palpalis* s'hybrident sur une bande d'une dizaine de kilomètres (Van der Planck 1948, 1949; Challier *et al.* 1983). Il n'existe pas de cline entre les deux populations, sans doute en raison d'une fitness inférieure des femelles F1 hybrides, qui sont pourtant fertiles. La loi de Haldane s'applique parfaitement entre ces deux populations mitoyennes, la F1 hétérogamétique (mâles) étant totalement stérile (Gooding 1997; Orr 1997), ce qui devrait en faire deux espèces vraies, que l'on devrait appeler *G. palpalis* et *G. gambiensis*. Ces espèces présentent des caractéristiques écologiques différentes, *G. p. gambiensis* habitant la végétation riveraine et les mangroves de la zone de savanes, alors que *G. p. palpalis* vit dans la végétation riveraine et les mangroves de la zone forestière et les

zones de transition forêt-savane. Il est également possible de les séparer taxonomiquement de manière absolue, en particulier par la taille de la palette des forcipules inférieurs (fig. 5). Les mâles hybrides de la zone de contact présentent une taille intermédiaire des forcipules inférieurs.

Challier a réalisé une étude de grande ampleur sur la taille des forcipules et a montré que les plus petits (caractéristiques de *G. p. palpalis*) sont trouvés au Cameroun alors que les plus grands (caractéristiques de *G. p. gambiensis*) sont trouvés en Guinée. Ce dernier pense que la population initiale de *G. palpalis* a été subdivisée en deux à plusieurs populations isolées lors d'une période de glaciation avant de recoloniser leurs aires actuelles de répartition : *G. p. gambiensis*, plus xérophile, a alors repoussé *G. p. palpalis* au nord de cette zone et inversement au sud (Challier *et al.* 1983). Cette hypothèse est d'autant plus probable que la présence de reliefs importants (Fouta Djalon et Mont Cameroun) aurait permis la persistance de zones forestières refuges dans ces régions (fig. 4b). Nous différons cependant quant aux conclusions de Challier, qui définit ces espèces comme étant « *in statu nascendi* » et pensons au contraire que la séparation a été suffisamment longue pour entraîner une spéciation totale, les deux populations étant incapables de fusionner ce qui explique qu'elles s'excluent réciproquement de leurs aires de répartition. Il est possible que sous les phénotypes « gambiensis » et « palpalis » se cachent encore d'autres espèces cryptiques, indifférenciables morphologiquement, étant donné le nombre important de refuges se trouvant dans l'aire de cette espèce (fig. 4b) lors de la dernière phase aride, il y a 18 000 ans (Maley 1996). Cette hypothèse est d'autant plus forte que des essais de croisement récents entre populations de *G. p. palpalis* originaires du bas-Zaïre et du Nigeria ont également donné une descendance mâle stérile (Gooding *et al.* 2004). De plus, des différences morphologiques au niveau de la tête ont été démontrées entre des souches de *G. p. palpalis* de Côte d'Ivoire et du Congo (Gouteux and Dagnogo 1985). Cette situation est cependant certainement dynamique et la dégradation des paysages, d'origine anthropique ou climatique, pourrait entraîner un bouleversement des rapports de dominance dans certaines zones.

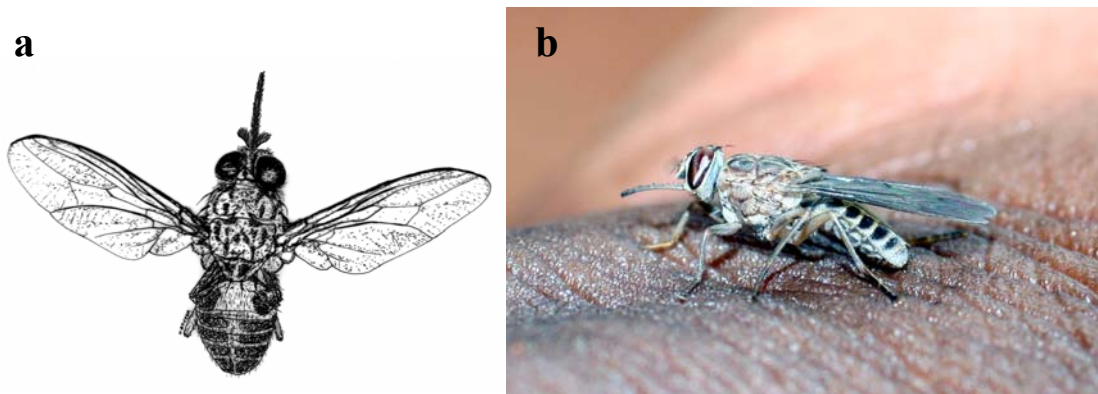


Fig. 3. Dessin de *G. tachinoides* (a) et photo de *G. palpalis gambiensis* (b)

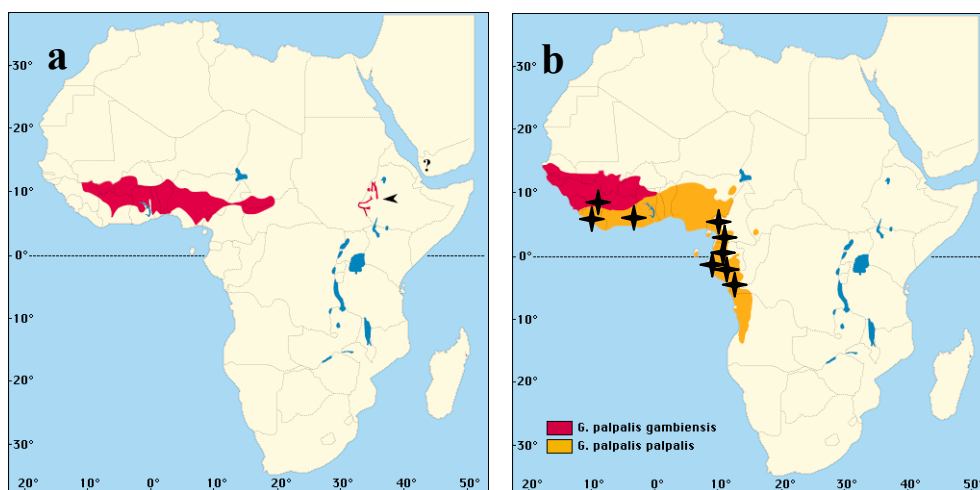


Fig. 4. Distributions de *G. tachinoides* (a) et *G. palpalis s.l.* (b) (cartes extraites du CD « Les Glossines ou mouches tsé-tsé », Logiciel d'identification et d'enseignement, Orstom / Cirad) et localisation des refuges forestiers faisant partie de l'aire de répartition de *G. p. gambiensis* lors de la dernière grande phase aride (-18 000 ans), à partir de (Maley 1996).

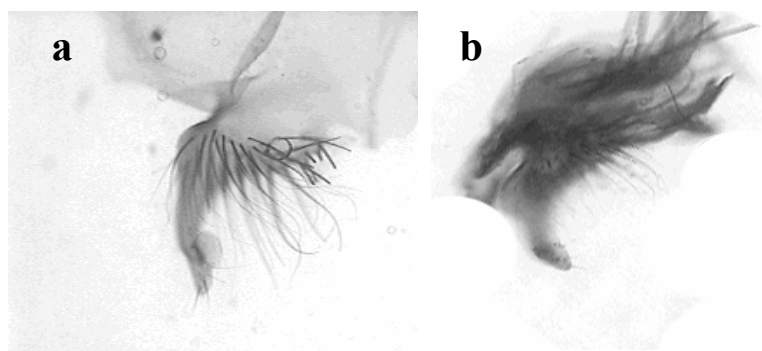


Fig. 5. Forcipules inférieurs de *G. p. gambiensis* (a) provenant de Dubréka, Guinée et *G. p. palpalis* (b) provenant d'Abidjan, Côte d'Ivoire (origine des glossines : PNLTHA et IRD). La palette des forcipules inférieurs est plus large chez la ssp. *gambiensis* et les poils plus longs et plus denses.

2.2. *Ecologie des glossines*

Les Glossinidae sont considérées comme des diptères très évolués caractérisés par un cycle reproductif unique en son genre. Avec les Hyppoboscidae, les Streblidae et les Nycteribiidae, elles forment le groupe des pupipares (Itard and Cuisance 2003) et constituent les seules espèces animales capables de donner naissance à une larve qui, sans se nourrir dans le milieu extérieur, aboutira à un adulte après nymphose. Ceci est rendu possible par un régime hématophage (très énergétique). Elles possèdent un organe analogue à l'utérus des mammifères qui porte en outre des glandes lactifères permettant « d'allaiter » les larves in utero.

Au-delà de leur stratégie démographique, l'histoire de vie des glossines conditionne très largement leur comportement, en particulier vectoriel. Les glossines sont des espèces à forte composante K, qui sont adaptées à une survie en milieu saturé : elles présentent une baisse de fécondité, une efficacité compétitive et une diminution de l'aptitude à la dispersion (Blondel 1995). Elles sont adaptées à des milieux peu variables et la mortalité densité dépendante est un régulateur important des populations. Les glossines présentent un cycle de développement long (40 à 100 jours) et un taux de reproduction très bas (au maximum, 10 descendants par femelle) alors que les imagos ont une durée de vie longue (jusqu'à 100j) (Rogers and Randolph 1985). Des records de 7 à 9 mois voir 1 an, même s'ils sont rares, ont été enregistrés chez *G. palpalis* (Itard 1986, 2000; Laveissière *et al.* 2000; Cuisance 2001).

2.2.1. **Cycle de vie et dynamique des populations**

Les glossines ont un cycle de vie long et complexe (fig. 6), qui comprend une phase larvaire intra-utérine longue (3 stades larvaires restant en position utérine et alimentés par une glande lactifère pendant environ 10 jours), une phase larvaire dans le milieu extérieur de seulement quelques heures suivie d'une pupaison rapide à 2 à 8cm de profondeur dans le sol. La durée de pupaison, qui comprend la transformation en larve L IV puis la métamorphose en adulte, est très variable en fonction de la température (20 à 80 j selon saisons et espèces). Elle est en moyenne de 30 j en élevage à 25°C. Cette durée est plus courte de 2 à 4 j chez la femelle (Itard 1986, 2000; Cuisance 2001).

L'éclosion a lieu par rupture du puparium selon une fente circulaire (Diptères Cyclorrhaphes), par gonflements rythmiques du ptilinum, qui facilite également la sortie du sol puis se réinvagine. La mouche déplisse alors les ailes, gonfle l'abdomen et redresse la trompe en position horizontale. La chitine durcit en quelques heures mais la glossine ténérale (« tener »= tendre), qui s'envole rapidement, est encore fragile. Sa vitalité dépend des réserves de graisse restantes, qui dépendent elles même de l'abondance des hôtes nourriciers pour sa mère, et de la durée de pupaison. Le premier repas de sang sera utilisé pour développer la musculature pendant une phase « immature » de 7j chez le mâle, 10j chez la femelle. La femelle s'accouple avant 4j et refuse généralement l'accouplement par la suite, stockant le sperme dans deux spermathèques. Cette observation est à l'origine de l'utilisation de la technique des mâles stériles, qui consiste à libérer des mâles élevés en laboratoire et irradiés, en quantité au moins égale ou supérieure à 10 fois celle des mâles sauvages, après réduction initiale de la population sauvage par des techniques conventionnelles (Cuisance and Itard 1973; Cuisance *et al.* 1979; Cuisance *et al.* 1984a; Politzar and Cuisance 1984; Vreysen *et al.* 2000). La première larviposition a lieu vers J18, puis tous les 10 à 11 jours, l'intervalle diminuant avec la température (0,5j/°C). Le taux d'avortement est bas en conditions naturelles (1,6 à 1, 9%) et augmente avec le stress (Cuisance 2001). Les femelles vivent plus longtemps

que les mâles et des records de 7 à 9 mois ont été enregistrés chez *G. palpalis* en conditions naturelles. Les durées de vie sont cependant généralement inférieures à 80j et le nombre de descendants par femelle est en moyenne de 5 ou 6, ce qui est très faible. La taille des descendants diminue avec le rang de portée (De Deken et al. 1997), et avec la dureté des conditions environnementales, alors que les glossines de petite taille sont moins résistantes aux stress thermiques et hygrométriques (Buxton 1955).

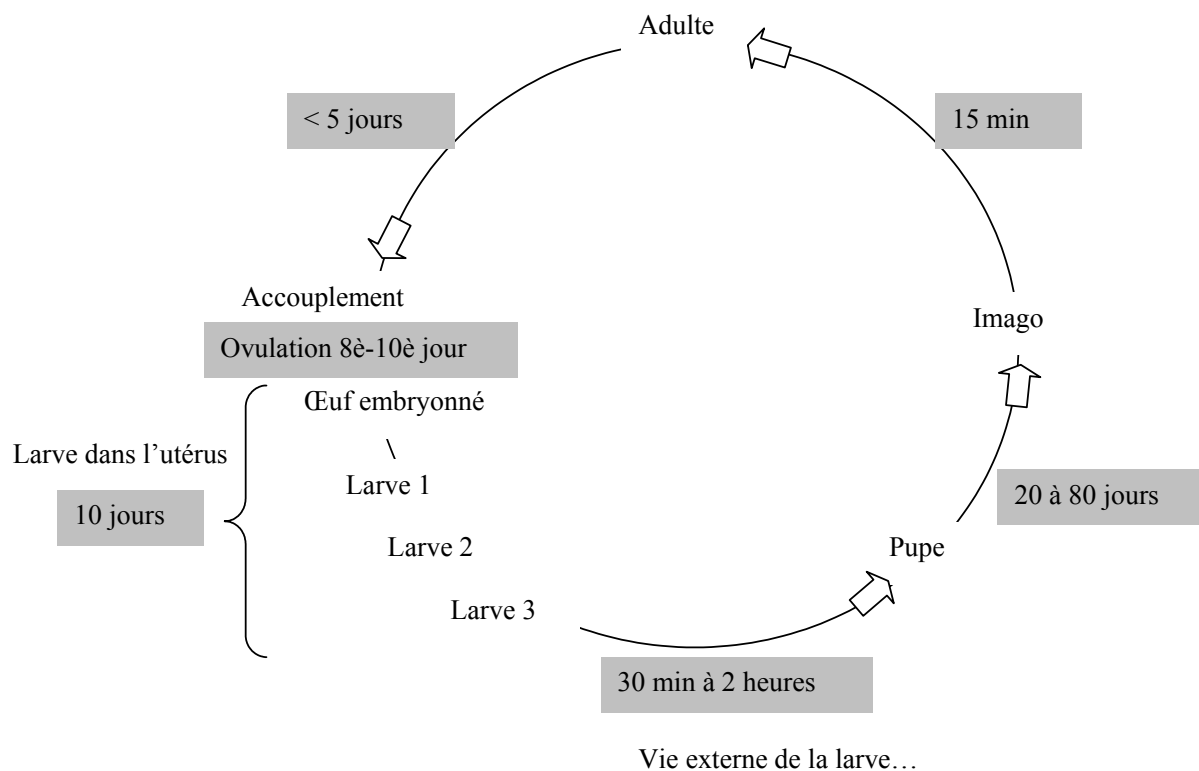


Fig. 6. Cycle reproductif d'une glossine (d'après D. Cuisance)

La complexité du cycle de vie entraîne des variations saisonnières des densités apparentes des glossines. Au Burkina Faso et pour les deux espèces étudiées ici, on observe une augmentation rapide en début de saison des pluies avec un maximum en juillet, suivie d'une chute en milieu de saison des pluies (inondation des gîtes à pupes par les crues), puis d'un second pic vers septembre/octobre. Cette chute de la densité apparente en milieu de saison des pluies pourrait également être mise en relation avec une dispersion beaucoup plus importante des glossines dans les savanes environnantes avec l'augmentation de l'hygrométrie relative, associée à une réduction de leur densité apparente au niveau des points de piégeage (système hydrographique). On observe une chute des densités apparentes avec la saison sèche froide, en relation avec un allongement de la durée de pupaison associé à une mortalité importante des glossines ténérales éclosant avec des réserves de graisse faibles. La chute est encore plus importante avec la saison sèche chaude (fortes températures entraînant une mortalité plus élevée des pupes et des adultes, raréfaction de l'eau, parasitisme exacerbé des pupes). Ces tendances générales sont à moduler en fonction des conditions locales (Cuisance 2001). Cette cyclicité saisonnière est retrouvée chez d'autres vecteurs, comme les stomoxes, où la relation entre température, durée du cycle de développement et mortalité, a

récemment été étudiée à l'île de la Réunion (Gilles *et al.* 2005a, b).

La mortalité des glossines adultes est plus élevée dans les dix premiers jours de vie puis au moment de la sénescence. Une forte composante densité dépendante existe par ailleurs chez les glossines (Rogers and Randolph 1985). Les lâchers multiples dans un gîte permettent ainsi de réduire la mortalité des mâles stériles (augmentation de leur survie de 2j) par rapport à un lâcher unique (Cuisance and Itard 1973). Cette composante joue le rôle de régulateur et permet à la densité d'être relativement stable au cours du temps, malgré l'action des facteurs densités indépendants (température, hygrométrie, effort de lutte...) (fig. 7) : le taux d'accroissement, r , est alors constant sur le long terme, ce qui est synonyme de survie pour l'espèce. Les facteurs de mortalité densité dépendants sont la prédation et les maladies des stades larvaires ainsi que la compétition pour la nourriture (Vale 1977; Rogers and Randolph 1984). Il est probable que des facteurs densités dépendants jouant sur la migration (rapport émigration/immigration) (Gouteux et al. 2001), aient également un rôle majeur dans la régulation des densités locales (Rogers and Randolph 1984).

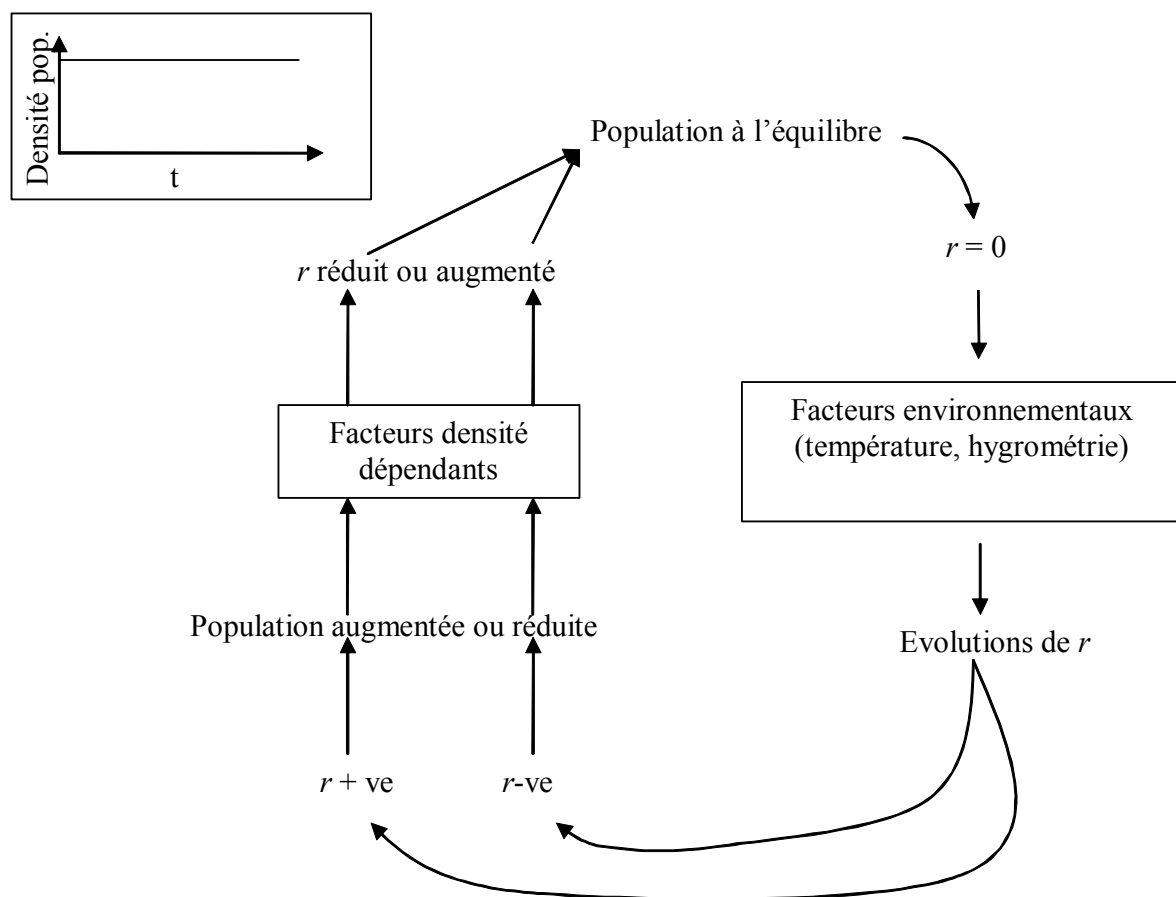


Fig. 7. Equilibre naturel des populations à taux d'accroissement intrinsèque r nul, évoluant (ve = variation environnementale) sous l'impact de facteurs extrinsèques (en général climatiques), ce qui entraîne une variation de la population associée à une évolution des facteurs densité-dépendants, aboutissant à un retour à l'équilibre initial (Rogers and Randolph 1984).

La dynamique des populations de glossines a fait l'objet de nombreux modèles, en particulier chez les espèces sylvicoles (Rogers 1979; Rogers and Randolph 1985; Hargrove 1988; Rogers 1990; Rogers and Randolph 1990). L'ensemble des données disponibles à ce jour a récemment été utilisé pour mettre à disposition gratuitement un modèle de dynamique des populations complet sur internet (Tsetse Muse – a decision support system, <http://www.nri.org/tsetse/muse/index.html>) (Vale and Torr 2005). Ce modèle prend en compte un grand nombre de paramètres du cycle de vie des glossines :

- densité locale de la population (en nombre d'individus par km²),
- sex-ratio,
- durée de la période de pupaison,
- âge de maturité sexuelle des mâles et des femelles,
- durée de la première gestation de la femelle,
- durée des gestations ultérieures,
- durée de vie maximale des adultes des deux sexes,
- probabilité qu'une femelle trouve un mâle quand la densité est très faible,
- mortalité quotidienne des pupes,
- mortalité quotidienne des œufs et larves en gestation,
- mortalité quotidienne des adultes en fonction du sexe et de l'âge,
- facteurs de mortalité densité dépendants.

Ce modèle permet de comparer différentes stratégies de lutte. S'il permet d'ajuster les paramètres dans différentes zones géographiques, il ne permet cependant pas de reproduire la structure en métapopulation des glossines riveraines d'Afrique de l'Ouest, ayant été constitué à partir de données reposant sur l'observation des glossines de savane en Afrique de l'Est et du Sud, qui ont une structure de population beaucoup plus continue, dans de vastes espaces homogènes. La fragmentation des paysages par l'homme rend cependant cette situation de plus en plus rare et l'élaboration d'un modèle complet de dynamique des populations en paysages fragmentés applicable aux glossines riveraines et intégrant structure des paysages, dynamique des populations (dont dispersion) et validé par des outils de génétique des populations, est un objectif à long terme du travail présenté ici.

2.2.2. Alimentation

Chez les glossines, les deux sexes sont hématophages. Les mâles se gorgent environ tous les 4 jours alors que les femelles prennent 3 repas au cours de la gestation : un précédant immédiatement la mue intra-utérine entre les deuxième et troisième stades larvaires, le deuxième à un moment variable et le dernier juste après la larviposition (Itard and Cuisance 2003).

Dans certains cas, il est préférable de garantir ses besoins énergétiques de base en y passant le moins de temps possible, si les coûts de prédation ont davantage d'influence sur la fitness que les gains en ressources (Blondel 1995). Chez les glossines, qui ont un taux de reproduction très faible, le risque de mortalité pendant un repas est plus difficilement acceptable que chez d'autres insectes comme les stomoxes, à fort taux de reproduction. Ce taux de reproduction bas implique en effet que les glossines réduisent à moins de 3% la mortalité liée à la prise de repas (Hargrove 1988). Cela entraîne d'une part une plus grande réactivité aux réactions de défense de l'hôte chez les glossines que chez les stomoxes, mais aussi le choix des individus les moins réactifs (bovins adultes par rapport aux veaux) (Torr and Hargrove 1998; Schofield and Torr 2002). Ce mécanisme pourrait donc opérer entre espèces hôtes : les chèvres, qui consacrent une énergie considérable à se défendre, sont peu piquées par les glossines et réputées peu touchées par les trypanosomoses ; il en est sans doute

de même pour les singes. Certains résultats présentés ci-dessous vont dans ce sens. Les glossines sont ainsi très facilement dérangées pendant leur repas par les réactions de défense de l'hôte ou par d'autres insectes hématophages à piqûre douloureuse, ou même par la présence d'insectes non piqueurs venant lécher la gouttelette de sérum perlant au point de piqûre (Torr and Hargrove 1998). L'abondance de tels insectes peut alors entraîner une augmentation importante du rôle « vecteur mécanique » des tsé-tsé (Schofield and Torr 2002).

La survie des glossines implique donc que ces dernières mettent en place des stratégies de réduction du risque de mortalité par prédation ou par écrasement par l'hôte. De nombreux auteurs ont constaté un tropisme d'attaque des glossines pour les extrémités des pattes des bovins. Au contraire, Nash a étudié les sites d'attaque de *G. palpalis* et *G. tachinoides* sur l'homme et a montré que la première attaquait principalement les parties hautes du corps (75 à 85% des attaques se situent au dessus de la taille, derrière les bras et au niveau du dos notamment) alors que la seconde attaquait principalement en dessous du genou (66 à 80% des attaques) (Nash 1948). Il est possible que les glossines soient capables d'adapter le site d'attaque à l'espèce hôte cible afin de minimiser l'efficacité des défenses de cette dernière. Il est intéressant de noter que chez les Hippoboscidae, autres pupipares soumis aux mêmes contraintes (faible taux de reproduction), certaines espèces exploitent également les bovins, mais leur stratégie de réduction de la mortalité pendant le repas est radicalement différente : elles piquent sur les flancs et le ventre mais disposent d'une exocuticule épaisse qui les protège efficacement de la queue d'une vache !

La spécialisation pour un hôte pourrait être une façon de s'adapter à ces comportements de défense. Les deux espèces étudiées ici ont la particularité, par rapport à une majorité d'autres espèces de tsé-tsé (notamment du sous-genre *Glossina*) d'être des insectes très opportunistes, capables de s'adapter à une large gamme d'hôtes domestiques et sauvages allant des reptiles aux bovidés en passant par les suidés et l'homme (Weitz 1963). Cette ouverture du spectre trophique leur permet de s'adapter à une biodisponibilité en hôte variable dans le temps et dans l'espace et de coloniser des écosystèmes à niveaux d'anthropisation très variés. Certaines espèces d'insectes polyphages sont cependant capables de cumuler cet avantage avec une capacité de spécialisation secondaire, une fois le premier hôte rencontré. C'est par exemple le cas des abeilles dont le comportement évolue en fonction de l'environnement et de la saison afin d'optimiser leurs recherches de nourriture (Braun and Bicker 1992; Bicker and Hähnlein 1994). C'est aussi le cas des papillons élevés en volière, à qui il est possible d'apprendre à se nourrir dans des fleurs artificielles en leur maintenant volontairement la trompe dans celles-ci ou simplement en les mettant en contact avec d'autres papillons – même d'autres espèces – capables de les exploiter (J.P. Vesco, com. pers.). C'est enfin le cas de nombreux hyménoptères parasitoïdes non spécifiques (Thorpe and Jones 1937; Lewis and Tuminson 1988).

Dans le cas d'insectes vecteurs de maladie, un comportement analogue pourrait avoir des conséquences épidémiologiques importantes (McCall and Kelly 2002). Certains résultats de A. Challier, dont les expériences avaient d'autres objectifs, permettent de poser l'hypothèse d'un comportement du type « imprégnation trophique » chez la glossine (Challier, 1973). Le premier hôte sur laquelle une glossine se nourrit augmenterait alors la probabilité que celle-ci se nourrisse à nouveau sur un hôte de la même espèce. En effet, A. Challier a capturé des glossines (*Glossina palpalis gambiensis*) dans la forêt classée du Kou, au Burkina Faso et leur a proposé de s'alimenter sur une chèvre pendant une demi-heure en séparant les mouches ténérales des mouches ayant déjà pris un repas de sang, elles mêmes

séparées en « affamées » et en « intermédiaires ». Alors que la première catégorie de mouche s'est alimentée dans 67% des cas, les deux autres n'ont accepté de s'alimenter que dans respectivement 41 et 27% des cas (Challier, 1973). On pourrait supposer que les jeunes mouches, qui n'ont pas encore eu de contact avec des hôtes, ne sont pas pré-conditionnées à la piqûre sur un hôte particulier et acceptent un éventail assez large d'hôtes alors que les plus vieilles, qui se sont déjà nourries sur d'autres espèces que la chèvre (hôtes sauvages), n'identifient pas celle-ci comme une proie privilégiée.

Lors d'une expérience complémentaire sur les préférences trophiques de cette même espèce, cet auteur a nourri des glossines d'élevage sur une chèvre avant de les relâcher après marquage dans la galerie forestière de Poa et de les recapturer. Le but était d'étudier les préférences trophiques des mouches sans interférence possible du repas pris avant leur libération, sachant que les chèvres étaient censées être absentes de cette galerie (Challier, 1973). De façon surprenante, toutes les mouches recapturées dont le repas a pu être analysé (méthodes sérologiques) ont été capables de retrouver des chèvres (bien présentes dans cette forêt...) et de s'y gorgier : aucune n'a pris de repas sur une autre espèce.

Ce comportement pourrait également expliquer les différences d'attractivité constatées par différents auteurs entre pièges et captureurs sur les mouches ténérales et non-ténérales chez ces espèces ripicoles (Buxton 1955; Laveissière 1978b; Challier 1982; Cuisance et al. 1983). En effet, généralement, « le captureur prend en majorité des jeunes femelles et le piège des vieilles » (Challier and Laveissière 1973). S'il est difficile d'interpréter directement ce résultat, il révèle un effet de l'expérience acquise par la mouche sur son attirance pour des hôtes ou des pièges. En ce qui concerne les vieilles mouches, on peut faire l'hypothèse qu'ayant rencontré pour la plupart un autre hôte que l'homme, ce dernier les attire moins. Quant à la moindre attractivité des pièges pour les glossines ténérales, il est possible que l'ensemble des stimuli (visuels et olfactifs) soit nécessaire pour déclencher une première attaque, ce qui limite la capacité de ces dernières à identifier les pièges comme des hôtes de substitution avant d'avoir rencontré un premier hôte.

Le premier hôte choisi par la glossine ténérale dépend à la fois de ses préférences trophiques innées et de la disponibilité des proies présentes dans le milieu où elle écloit. Ainsi, au Burkina Faso, les proportions de repas pris sur différents hôtes varient selon les sites où les glossines sont capturées (de la Rocque et al. 2001). Certains auteurs ont même évoqué la possibilité que ces variations soient liées à des spécialisations de sous-populations, en relation avec une évolution génétique (Solano 1998; Solano et al. 2000). Il est probable que ces variations soient en réalité liées à des variations de biodisponibilité en hôtes. En effet, dans les foyers de trypanosomose humaine, les proportions de repas pris sur porc sont variables en fonction des villages étudiés mais aussi des sites de capture (Kaminsky 1987). De plus, les études des préférences trophiques ont montré que chez *G. p. gambiensis* et *G. tachinoides*, les préférences trophiques peuvent varier en fonction des saisons (Laveissière 1978a). La mise en évidence d'un éventuel comportement d'apprentissage est justement l'un de nos thèmes de recherche.

Chez les glossines, la chasse fait appel à différents stimuli (Vale 1982; Bursell 1984b, a; Vale 1984; Torr 1988b, a, 1989): elles sont en général positionnées dans la végétation à moins de 3m de hauteur, ce qui permet une bonne indication de la direction du vent (flux laminaire à cette hauteur) et une bonne vision de l'environnement. La localisation d'un hôte est difficile à de faibles vitesses de vent (0,1 à 0,8 m/s). Elle est optimale à 1m/s (traînée d'odeur rectiligne) et difficile à plus de 1m/s (traînée déstructurée). La progression vers l'hôte

correspond à une série de vols courts (5 sec) vers les gradients d'odeur. Le rôle du CO₂ et de certains phénols (4-méthylphénol, 3-n-propylphénol, etc), de corps cétoniques (acétone, etc) et d'alcools (1-octen-3 ol), présents dans l'haleine, l'urine, les excréments et diverses sécrétions sont mis à profit pour améliorer l'attractivité des pièges, notamment pour les espèces du sous-genre *Glossina*. Si l'insecte perd l'odeur plus de 0,4 sec, il effectue une rotation de 180° et retourne à 2m de l'origine de la perte du signal contre le vent (Cuisance 2001). A faible distance, les facteurs visuels sont prépondérants (taille, contraste, couleur, en particulier réflectivité UV). Les stimuli visuels sont potentialisés par les stimuli olfactifs au moment de la pose. Ces comportements, décrits à l'origine chez les glossines de savane, sont à modérer chez les espèces riveraines, chez qui les stimuli visuels semblent jouer un rôle plus important : ainsi, il n'existe pas actuellement d'attractifs olfactifs régulièrement utilisés chez ces dernières, l'augmentation des captures n'étant pas suffisante pour justifier leur coût.

Enfin, certaines zones de l'ambit des glossines, comme les points d'abreuvement du bétail, sont particulièrement propices à la chasse alors que d'autres sont réservées à la larviposition. La pose des pièges est ainsi une spécialité et les rendements d'un technicien expérimenté sont incomparables avec ceux d'un novice. Il est donc probable que la tsé-tsé soit capable d'avoir une appréhension spatiale de son territoire qui pourrait jouer un rôle dans l'apprentissage. Ce phénomène a été démontré chez *Anopheles arabiensis*, capable de retourner spécifiquement dans une case où il a déjà piqué (McCall and Kelly 2002).

2.2.3. Dispersion

La philopatrie est définie comme la tendance des individus à rester ou à revenir au voisinage de leur lieu de naissance. La dispersion est le déplacement qu'effectuera un individu entre son lieu de naissance et le lieu de sa première tentative de reproduction (Blondel 1995). Cette définition ne peut être appliquée telle quelle aux glossines, qui se dispersent également pour rechercher leurs hôtes : une sédentarisation complète dès le premier accouplement ou la première larviposition n'a pas encore été décrite. La philopatrie est une stratégie conservatrice dans les habitats spatialement hétérogènes mais est contraignante si l'habitat local n'est pas stable. Même dans un habitat stable, un excès de philopatrie peut accroître les densités locales ce qui pénaliserait les glossines en raison de l'importance des facteurs de mortalité densités dépendants chez ces dernières. Le coût d'émigration vers un nouveau site peut alors devenir moindre que celui de rester sur place, même dans un espace fragmenté. La dispersion doit être distinguée de la migration, au sens écologique du terme, qui concerne un grand nombre d'individus, en général grégaires, se déplaçant dans un sens constant et qui est suivie d'un déplacement retour. Cette définition est parfois étendue chez les insectes, à un déplacement retour des générations suivantes, comme dans le cas du périple bien connu du grand monarque (*Danaus plexipus*) ou de certains Pieridae Africains (Larsen 1992). Un tel phénomène n'a jamais été décrit chez les glossines. Toutefois, la colonisation des savanes péri-riveraines par les glossines ripicoles en saison des pluies, suivie de leur retour au réseau hydrographique en saison sèche, pourrait être rapprochée d'un tel phénomène. Chez les glossines de savane, en particulier *G. morsitans*, des avancées de « vagues » d'individus colonisant certains pâturages sur plusieurs dizaines de kilomètres en saison des pluies, suivies du retrait de ces dernières en saison sèche sont également décrites (Itard and Cuisance 2003).

Une glossine se déplace en permanence pour trouver des hôtes, se replacer dans des conditions optimales de température et d'humidité ou pour se reproduire (recherche des femelles chez les mâles, recherche des gîtes de ponte chez les femelles). La durée de vol est généralement très courte, seulement 30 à 50 min/j chez les mâles et seulement 5 min chez les

femelles! La hauteur de vol est faible (0,5 m environ) et la vitesse élevée (5 m / sec). Chez les espèces riveraines, on retrouve en général des femelles à plus grande distance du point de lâcher que les mâles et les plus grands déplacements sont réalisés dans leur jeune âge, avant la première larviposition, même si la distance maximale parcourue a été observée chez des vieilles femelles, le temps de survie étant un facteur d'éloignement du point de lâcher indéniable dans un processus de dispersion aléatoire (Cuisance et al. 1983; Cuisance et al. 1985). Les facteurs environnementaux pouvant influencer sur les déplacements sont la température, l'hygrométrie relative, la lumière, la pluie et le vent. On observe un phototactisme positif jusqu'à 30°, négatif au-delà et une inactivité au dessus de 35°C (Challier 1973; Gruvel 1974, 1975; Laveissière and Boreham 1976; Laveissière 1978b, a; Challier 1982; Laveissière *et al.* 2000).

Dans les paysages homogènes présents dans les zones protégées du sud du Burkina Faso, la galerie forestière est conservée tout au long de la rivière (fig. 8), permettant des conditions de vie favorable aux glossines (température, humidité, gîtes de pupaison).

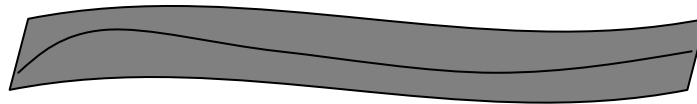


Fig. 8. Linéarité de l'espace occupé par les glossines riveraines dans les zones protégées du Burkina Faso.

En milieu homogène, les études de Cuisance *et al.*, qui ont lâché et suivi plus de 32 000 glossines le long d'un affluent du Mouhoun bordé par une galerie guinéenne homogène, nous montrent que les glossines ont une tendance importante à la dispersion, y compris en biotope favorable, ce qui peut s'expliquer comme une réaction comportementale au phénomène de mortalité densité-dépendante, très importante chez ces espèces (Rogers and Randolph 1985). Dans les villages ivoiriens, la suppression d'une population citadine de *G. p. palpalis* est rapidement suivie de son remplacement par des migrants venant des populations adjacentes, ce qui conduit à proposer des modèles de ré-invasion densité-dépendante (Gouteux et al. 1997). Cela a conduit certains auteurs à proposer des méthodes d'évaluation de la taille des populations de glossines prenant en compte une ré-invasion densité dépendante (Gouteux et al. 2001).

Dans les biotopes homogènes, la dispersion des glossines peut-être modélisée par une marche aléatoire isotrope (Yamamura et al. 2003): dans le cas des glossines riveraines, même probabilité pour une glossine d'aller d'une unité de distance λ en amont ou en aval par unité de temps τ (voir fig. 9). Le déplacement prend fin avec la mort de la mouche, que l'on peut tuer à n'importe quel pas de temps, en utilisant dans le plus simple des cas une probabilité de mortalité quotidienne constante. On parle alors de « killed random walk » (Okubo and Levin 2001).

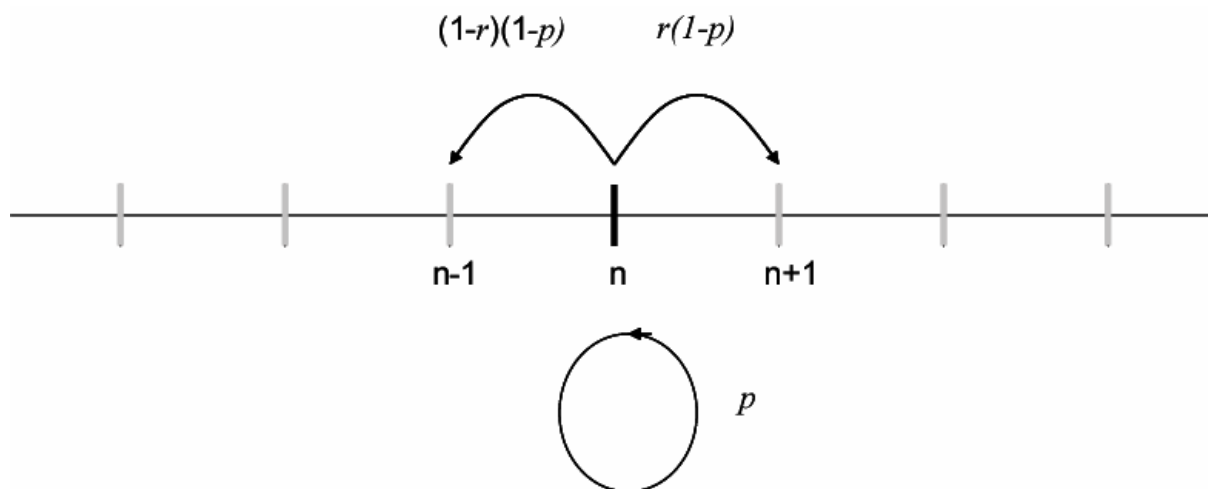


Fig. 9. Représentation schématique d'une marche aléatoire simple ou « random walk », p représente la probabilité de rester au même point d'un pas de temps à l'autre, r la probabilité d'aller en aval si le cours d'eau coule à gauche à droite : le mouvement est dit isotrope si $r=1-r$ (source, A. Sibert).

Dans le cas de ce processus discret, le calcul des probabilités de déplacement peut s'avérer d'une grande complexité mathématique et il est souvent remplacé par son analogue continu. Il est en effet possible de démontrer que quand les nombres d'unités élémentaires de temps n et d'espace m deviennent grands (notons $x = m\lambda$ et $t = n\tau$), la densité de probabilité de présence au temps t converge vers la densité d'une variable aléatoire suivant une loi Gaussienne de variance $2Dt$ où D est appelé coefficient de diffusion et égal à $\lambda^2/2\tau$. Cela a notamment été utilisé chez les glossines de savane, mais aussi pour *G. fuscipes fuscipes*, une espèce proche de *G. palpalis* (Rogers 1977; Hargrove 1981; Hargrove and Lange 1989; Hargrove 2000).

Dans les paysages fragmentés sous l'influence du climat et de la pression humaine et agricole, comme le bassin du Mouhoun, la configuration spatiale du biotope favorable est de type « coarse-grained » ou « gros grain », les rivières constituant des miradors plus ou moins fluides en fonction du niveau de dégradation du cordon ripicole (fig. 10). Les grains représentent des sources, où les paysages péri-riverains sont constitués de forêts classées ou de bois sacrés permettant une protection efficace des gîtes à pupes situés dans le cordon ripicole lui-même, ou dans les forêts galeries qui l'entourent. Les espaces entre les nœuds sont constitués de pâturages ou de zones cultivées où les pratiques agricoles entraînent la dégradation du cordon ripicole accompagnée de la disparition des gîtes à pupes, de l'abaissement de l'hygrométrie relative et de l'augmentation des températures. Ces zones sont impropres à une survie longue de glossines et constituent des puits. Savoir comment et pourquoi une glossine entreprend de les traverser est un enjeu.

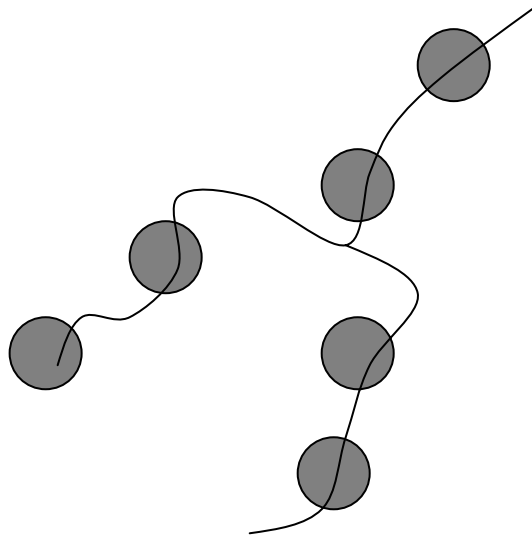


Fig. 10. Hétérogénéité spatiale de l'espace occupé par les glossines riveraines au Burkina Faso, les points constituent des sources séparées par des sections hydrographiques constituant des puits.

Les lâchers massifs (1 million) de glossines stérilisées lors des campagnes de lutte réalisées en 1983 et 1984 dans la zone agro-pastorale de Sidéradougou (Cuisance et al. 1984a) nous donnent des indications sur l'évolution des glossines dans de tels paysages. L'auteur signale en effet une concentration des glossines lâchées (qui étaient toutes marquées) dans les zones favorables (sources) même lorsque celles-ci sont lâchées dans les zones dégradées (puits). Cette concentration est constatée très peu de temps après le lâcher, pouvant correspondre à des déplacements intenses tant que les glossines ne trouvent pas un site de repos favorable. Une telle concentration implique une immigration dans les sources supérieure à l'émigration à partir de celles-ci ce qui ne peut plus être expliqué par un processus de diffusion simple. Ces constatations sont renforcées par des études de génétique des populations qui montrent une structuration importante entre deux populations de cette zone fragmentée situées dans deux sources proches (<40km) (Solano et al. 2000). Des essais ont donc été réalisés afin de tenter de mieux comprendre la dispersion des glossines en milieu fragmenté, situation actuelle de la majorité des écosystèmes en Afrique de l'Ouest.

2.2.4. Génétique des populations et morphométrie

La génétique des populations est ici abordée comme un outil indirect d'étude de l'écologie des populations de glossines (structure, dispersion, taille des populations) (De Meeüs et al. 2006).

Une variabilité importante a été détectée sur des loci mitochondriaux d'espèces de glossines du groupe *morsitans* (Krafsur 2003), cette variabilité étant beaucoup moins importante dans le groupe *palpalis* (Cuisance et al. 2003b), cette différence étant attribuée à des tailles de populations efficaces plus petites pour *G. palpalis*. Les variations présentes sur l'ADN mitochondrial sont transmises par la mère, et, à quelques exceptions près, ne recombinent pas. Elles seront utilisées de préférence pour étudier les lignées maternelles et les goulots d'étranglement des populations. Très utiles en phylogénie, ces marqueurs semblent ne pas être les mieux adaptés à nos objectifs (écologie des populations) (De Meeüs et al. 2006).

Les isoenzymes ont été étudiées chez des représentants des trois sous-genres de tsé-tsé. Ces marqueurs génomiques codominants peuvent être utilisés dans le cadre de la génétique des populations de glossines. La diversité en allozymes ou hétérozygotie, est la probabilité moyenne, sur l'ensemble des loci, qu'un insecte choisi aléatoirement soit hétérozygote. Les capacités de dispersion des glossines étant très importantes, il est surprenant de constater que la diversité en allozymes a révélé une structuration très importante et un flux de gènes correspondant faible entre onze populations de *G. pallidipes* provenant du Kenya, de Zambie, du Zimbabwe et du Mozambique (Krafsur 2002; Gooding and Krafsur 2005). L'équilibre de Hardy-Weinberg était respecté à l'intérieur des populations, démontrant une probabilité d'accouplement uniforme entre individus d'une même sous-population. L'étude de loci mitochondriaux entre 18 populations provenant d'Ethiopie, du Kenya, de Zambie, du Zimbabwe et du Mozambique a révélé des niveaux de différenciation encore plus importants (Krafsur and Endsley 2002; Krafsur 2003). Des différences particulièrement importantes ont été révélées entre les populations Est et Sud-africaines. Les goulots d'étranglement détectés dans certaines populations de *G. m. centralis* et *G. pallidipes*, localisées dans la partie sud de la zone d'étude, ont été mis en relation avec la chute importante des densités de glossines qui a suivie l'épizootie de peste qui a commencé en 1887 et entraîné une réduction importante des densités d'hôtes vertébrés. En Gambie, *G. m. submorsitans* montre une diversité beaucoup moins importante au niveau des loci mitochondriaux qu'en Ethiopie.

Les marqueurs ciblés dans le cadre de la présente étude sont des microsatellites, séquences uniformément réparties sur l'ensemble du génome nucléaire, généralement neutres à la sélection et qui évoluent rapidement, permettant d'étudier des différenciations intra spécifiques. Les séquences microsatellites sont de courtes séquences de 2 à 6 nucléotides répétées en tandem : les allèles, codominants, transmis selon les lois mendéliennes, ont un nombre de répétitions et donc une taille variable, et peuvent être différenciés après migration sur gels d'agarose ou d'acrylamide. De nombreux microsatellites polymorphes ont récemment été décrits chez différentes espèces de glossines (Solano et al. 1997; Solano 1998; Solano et al. 2000; Luna et al. 2001; Krafsur and Endsley 2002; Krafsur 2003). L'étude des loci microsatellites, plus informatifs que les isoenzymes, a montré des différences importantes entre des populations de *G. p. gambiensis* provenant du Sénégal et du Burkina Faso (approximativement séparées par 2000km) (Solano 1998). L'analyse morphométrique de ces populations, à l'aide du logiciel Fly Picture Measurements (CIRAD/IRD) a quant à elle démontré des différences de taille significatives. Dans la zone agro-pastorale de Sidéradougou, au Burkina Faso, qui fait partie du bassin versant du Mouhoun, une structuration importante a par ailleurs été observée entre populations très proches (<40km) : les sous-populations étudiées ont en outre montré des préférences trophiques variables associées à la présence d'espèces de trypanosomes différentes. L'absence d'évaluation quantitative de la disponibilité de certaines espèces hôtes (en particulier reptiles) dans les différents sites ne permettait cependant pas d'établir un lien de causalité entre ces différences et la structuration observée. Chez *G. p. palpalis*, dans un des foyers les plus actifs de trypanosomose humaine de Côte d'Ivoire, une structuration en sous-populations différentes a également été observée à une échelle locale (Ravel et al. 2006a). Dans ces populations, un déficit en hétérozygote intra populationnel (effet Wahlund) a également été observé et relié à la capture au même endroit (le village, ou site de chasse) d'individus provenant de différentes populations source. Une autre hypothèse était l'existence potentielle d'espèces cryptiques chez les tsé-tsé, hypothèse renforcée par l'existence d'hybrides stériles lors de croisements de différentes souches de *G. palpalis* (Gooding et al. 2004). Enfin, en Guinée, une étude récente a permis de montrer qu'une population de *G. palpalis gambiensis* présente sur les îles de

Loos, à 5km au large de Conakry, était très différente de celles des zones de mangroves continentales situées à 30km plus au Nord (Camara et al. 2006), laissant supposer l'isolement de cette population insulaire et conduisant à proposer son élimination. Des résultats de morphométrie géométrique ont confirmé cette hypothèse, et laissent penser que cet outil pourrait être utilisé en complément de la génétique des populations.

La morphométrie géométrique se distingue de la morphométrie traditionnelle par une possibilité de prendre en compte à la fois la taille, mais aussi la forme, dans les analyses. L'idée étant que la taille est classiquement reliée à l'environnement (Bursell 1960) tandis qu'un changement de forme est un évènement évolutif plus « grave », dans la mesure où il implique aussi des changements génétiques (Dujardin and Slice 2006). Les coordonnées de points caractéristiques de certains organes, comme le croisement de certaines nervures des ailes, sont alors relevées sur des photographies numériques à la loupe binoculaire ou plus simplement des images numériques scannées des ailes de glossines (Camara et al. 2006). Ces coordonnées sont soumises à des transformations géométriques (translation, rotation, mise à l'échelle par la taille centroïde puis projection) dite analyse de Procrustes (Rohlf 1990; Rohlf 1996). Les coordonnées résiduelles des points caractéristiques sont alors soumises à différentes analyses multivariées (ACP, Analyses discriminantes) permettant de regrouper les individus puis de calculer des distances entre ces groupes, comme la distance de Mahalanobis, qui peut alors être comparée aux distances génétiques mesurées. Les logiciels d'analyse morphométriques, développés par J.P. Dujardin, sont disponibles gratuitement à l'adresse : <http://www.mpl.ird.fr/morphometrics>.

La distribution spatiale des espèces a un impact significatif sur leur évolution (dérive, sélection, migration, mutation et recombinaison) : ces phénomènes ont alors une importance différente par rapport à une population panmixique de la même taille (Hanski and Gaggiotti 2004). Ainsi, pas de migration sans structure spatiale. Les F-statistics (Wright 1951; Nei 1987) sont définies pour les analyses hiérarchiques à deux niveaux de stratification, où les individus (habituellement des diploïdes) sont échantillonnés dans des sous populations ou dèmes. Pour évaluer l'impact possible des échanges génétiques sur les populations étudiées, la structure des populations a été explorée par une série de tests statistiques complémentaires, avec à chaque fois comme hypothèse nulle l'équilibre de Hardy-Weinberg, ou une situation de libre échange génétique (panmixie) avec un risque d'erreur de première espèce de 5%.

A l'intérieur de chaque population, les tests effectués permettent de mesurer les hétérozygoties observées par rapport à celles attendues en cas d'équilibre de Hardy-Weinberg. L'écart entre ces deux valeurs donne le F_{IS} (I pour Individu, S pour Sous-population) de Wright (1951) et son estimateur non biaisé f (Weir and Cockerham 1984) : il mesure l'écart entre le nombre d'hétérozygotes observés et attendus au sein d'une population donnée, et sa valeur varie de -1 (aucun homozygote) à +1 (aucun hétérozygote), et est égal à 0 en cas de panmixie parfaite.

Entre les populations, les analyses consistent essentiellement en la mesure des différences de fréquence allélique ou de leur variance entre les populations. On utilise le F_{ST} de Wright (1951) (S pour Sous-population comparé au Total), mesuré par son estimateur non biaisé Theta (Weir and Cockerham 1984), qui est la composante de la variance entre les populations, et qui varie de 0 (pas de différenciation) à +1. Ce paramètre est encore appelé « indice de fixation » ou « mesure de l'effet Wahlund » (Goudet 1995), il mesure la différenciation génétique entre les populations. On teste si ce paramètre donne des valeurs significatives par permutation des génotypes entre les populations, l'hypothèse nulle étant que les génotypes sont indépendants des populations échantillonnées.

Il existe une apparente contradiction entre les capacités de dispersion importantes des glossines et les résultats de génétique des populations (F_{ST} importants entre populations proches). Il est probable que dans les paysages fragmentés tels que ceux rencontrés dans le bassin du Mouhoun, les populations de glossines soient présentes sous forme de métapopulations dont les sous-populations communiqueraient en échangeant des migrants traversant les zones défavorables. La distribution hétérogène des glossines, en relation avec la présence de zones plus ou moins favorables à leur survie, laisse penser qu'en zones fragmentées, leurs populations sont présentes sous forme de sources (où des facteurs écologiques favorables permettent de maintenir ou d'accroître la densité de la population, favorisant une émigration), de puits (où les glossines ne peuvent se reproduire et proviennent des zones adjacentes) et de pseudo-puits, dans lesquels les sous-populations ne peuvent se maintenir que par le biais de l'immigration à partir des sources (Hanski and Gaggiotti 2004). Le modèle source-puits (Blondel 1995) implique :

- une différenciation génétique significative entre sous-populations habitant le même type d'habitat (populations sources),
- l'absence de différenciation entre puits et sources,
- des flux géniques beaucoup plus élevés entre sources et puits qu'entre sources et sources d'un côté, et puits et puits de l'autre.

De plus, l'échantillonnage de puits situés entre des populations sources différenciées pourrait entraîner un effet Wahlund tel que celui mesuré en Côte d'Ivoire. Cette hypothèse sera testée à l'échelle du bassin du Mouhoun.

2.2.5. Distribution spatiale des glossines

La prédiction des densités d'insectes vecteurs à partir des images satellitales est un des grands défis de l'entomologie médicale. Elle permettrait en effet de limiter les enquêtes exhaustives de terrain à des échantillonnages stratifiés dans des aires homogènes identifiées par télédétection. S'il ne fait aucun doute que les facteurs climatiques tels que température, hygrométrie relative, taux d'évaporation ont un rôle majeur, la végétation, par le micro-climat qu'elle crée, peut modérer l'impact de ces facteurs (Nash 1937, 1948; Davies 1967; Challier 1973; Morel 1978; Terrible 1983; Rogers and Randolph 1991; Rogers and Randolph 1993; Rogers *et al.* 1996). Enfin, la répartition des hôtes nourriciers peut entraîner des variations locales importantes, notamment dans le cas des espèces de savane, où la présence de faune sauvage semble être un facteur limitant (Buxton 1955). En ce qui concerne plus particulièrement les espèces concernées, *G. palpalis* et *G. tachinoides*, Rogers et Randolph 1993 ont montré que les moyennes des NDVI (Normalized Difference Vegetation Indices) calculées dans des carrés de 0.25° de côté (soit 28km environ), qui sont corrélés positivement à la pluviométrie annuelle, pouvaient être corrélés aux taux de mortalités quotidiens et à la densité des glossines, sur un transect allant de Bobo-Dioulasso (Bf) à Abidjan (CI), soit environ 800 km. Cependant, les densités de *G. tachinoides* maximales mesurées étaient très faibles (0.25). Quant à *G. palpalis*, l'association des deux sous-espèces (qui devraient être considérées comme des espèces à part entière, cf. supra), est une source de biais importante. Cette méthodologie est pourtant la base des cartes de répartition distribuées par le PAAT (<http://www.fao.org/ag/againfo/programmes/en/paat/infosys.html>) qui sont à l'origine de décisions importantes, comme la hiérarchisation des zones prioritaires d'intervention. De manière complémentaire, le travail de l'équipe « Santé et Environnement » du CIRAD-EMVT montre que des différences de pression anthropique à plus grande échelle (<30km), sont associées à des variations importantes des densités de glossines et du risque trypanosomien associé (de La Rocque 1997; de La Rocque et al. 2001; de la Rocque et al. 2001; de La Rocque et al. 2005).

L'échelle de travail est alors une question fondamentale. Le fait que ces équipes travaillent à des échelles différentes est souvent invoqué pour expliquer des différences d'approche bien réelles :

- dans le premier cas, l'échelle utilisée sous-entend que les cordons ripicoles (parfois limités à 5m de large !) ne sont pas les facteurs principaux à prendre en compte, puisque leur signature spectrale est de fait diluée par les pixels environnants ;

- dans le second, l'échelle de travail est bien le cordon ripicole, dont la structure et le niveau de dégradation sont corrélés aux densités de glossines, à une échelle où la pluviométrie peut-être considérée uniforme.

Selon P.C. Morel (1980), la dynamique des cordons ripicoles, purement liée à l'hydrologie du cours d'eau, est indépendante des facteurs macro-climatiques, ce qui démontre que ces approches sont bien contradictoires. Dans cette étude, nous avons choisi une échelle, le bassin du Mouhoun, où les différences de pluviométrie sont importantes (de 700 mm à l'extrême Nord à 1100mm à l'extrême Sud de la zone d'étude) ; ceci afin d'évaluer laquelle de ces deux approches donne les meilleurs résultats, en partant de l'hypothèse que c'est bien le sujet d'étude - les glossines riveraines - qui impose l'échelle de travail et non la surface finale de la carte issue du modèle.

2.3. *Epidémiologie des trypanosomoses africaines*

2.3.1. Agents pathogènes et hôtes impliqués dans les trypanosomoses africaines

Les parasites et les hôtes ne sont pas l'objet principal de ce travail et seules des informations basiques sont présentées ici succinctement.

2.3.1.1. Trypanosomoses animales

La trypanosomose est une maladie provoquée par des protozoaires sanguins du genre *Trypanosoma* Gruby, 1843, parasites obligatoires des vertébrés. Les trypanosomes étudiés ici font tous partie de la section des *Salivaria* (tab. 1), dont le cycle évolutif se réalise en totalité ou en partie dans les parties antérieures du tube digestif des vecteurs (intestin moyen, proventricule, trompe, glandes salivaires). En Afrique, les vecteurs cycliques de ces parasites, qui permettent leur multiplication, sont les glossines (du genre *Glossina*) (Cuisance et al. 2003a). Toutes les espèces de glossines sont susceptibles de les transmettre.

CLASSIFICATION DU GENRE *TRYPANOSOMA*

1- STERCORARIA	<p>Trypanosomes à développement postérograde: la transmission se fait par les déjections contaminantes :</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>T. theileri</i> avec les tabanides - <i>T. cruzi</i> avec les réduves - <i>T. melophagium</i> avec les mélophages - <i>T. grayi</i> avec les glossines, etc...
2- SALIVARIA	<p>Trypanosomes à développement antérograde: transmis par inoculation(sauf <i>T. equiperdum</i>) ➤ les plus importants en Afrique:</p> <ul style="list-style-type: none"> • transmission cyclique: <i>T. vivax</i>, <i>T. congolense</i>, <i>T.b. brucei</i>, <i>T.b. gambiense</i>, <i>T.b. rhodesiense</i>, <i>T. simiae</i>, <i>T. suis</i>, <i>T. godfreyi</i>, etc • transmission mécanique: <i>T. vivax</i>, <i>T. evansi</i>, <i>T. equinum</i>, <i>T. congolense</i>, etc...

Tab. 1. Classification des Trypanosomes (tableau extrait du cours de D. Cuisance)

Les trypanosomes infectant les animaux au Burkina Faso, objets de l'étude, sont *Trypanosoma (Nannomonas) congolense* (Brodin, 1904), *T. (Duttonella) vivax* (Ziemann, 1905) et *T. (Trypanozoon) brucei sensu lato* (Plimmer et Bradford, 1899). *T. vivax* atteint essentiellement les ruminants domestiques, les équidés et les camélidés. *T. vivax* est facilement transmis mécaniquement par les Stomoxes et les Tabanidés (Desquesnes and Dia 2003a, c, 2004). Sa répartition est donc plus large que celle des glossines, puisqu'on le retrouve sur d'autres continents. Au Burkina Faso, ce parasite a la plus forte prévalence des trois espèces impliquées, alors que le suivant dominait il y a 20 ans, ce qui pourrait être mis en relation avec la régression des glossines et le rôle de plus en plus important des vecteurs mécaniques. *T. congolense* infecte de nombreux mammifères : ruminants, équidés, camélidés, carnivores domestiques et suidés. Chez les ruminants domestiques, c'est le plus pathogène. Bien que capable d'être transmis par les tabanidés, sa répartition est actuellement limitée à la zone infestée par les glossines, comme *T. brucei brucei* (Mihok *et al.* 1995; Itard 2000; Itard and Cuisance 2003). Ce dernier est virulent chez les équidés, les camélidés et les carnivores, habituellement bénin chez les ruminants et les porcs et théoriquement non infectieux pour l'homme (Hoare 1972). L'expérience personnelle de l'auteur permet de relativiser cette affirmation, ayant été rapatrié sanitaire suite à une infection à *T. brucei ssp. nd.* transmise par *G. tachinoides* aux chutes du Koudou, dans le parc transfrontalier du W à la frontière Burkina-Bénin, début juillet 2003 (chancre d'inoculation). De légers symptômes (douleurs à la nuque et fièvre cyclique) ont accompagné la parasitémie du parasite détectable à plusieurs reprises, par PCR uniquement, pendant 3 mois, puis une auto-guérison a eu lieu. De plus, un cas aigu à *T. evansi*, espèce très proche génétiquement, a récemment été décrit en Asie (Joshi *et al.* 2005).

La pathogénicité des trypanosomoses dépend de l'espèce ou de la souche parasitaire et de l'espèce ou de la race de l'hôte vertébré, ainsi que de son état sanitaire, nutritionnel et physiologique et de sa trypanotolérance (Cuisance *et al.* 2003a). La faune sauvage est porteuse saine de diverses espèces de trypanosomes, à des prévalences généralement élevées, constituant ainsi un réservoir important de parasites pour le bétail, notamment au niveau des interfaces entre zones protégées et pastorales. De plus, les parasites transmis au niveau de ces interfaces sont généralement plus pathogènes pour le bétail que ceux transmis uniquement chez ce dernier (Van Den Bossche *et al.* 2003). Au Burkina Faso, les races taurines (*Bos taurus* : N'Dama et surtout Baoulés) sont trypanotolérantes, notamment grâce à une réponse antigénique forte et précoce vis à vis de protéines majeures de la pathogénicité (Authié 1993; Authié *et al.* 1993; Authié 1994; Authié *et al.* 2001), contrairement aux zébus (*Bos indicus*), beaucoup plus sensibles. Ces derniers, présents au nord du pays, sont hybridés avec les baoulés dans la zone centrale (petit format), ce qui leur confère une tolérance partielle vis-à-vis des trypanosomes.

2.3.1.2. Trypanosomose humaine

La trypanosomose humaine (THA), ou maladie du sommeil, est causée par *Trypanosoma (Trypanozoon) brucei gambiense* Dutton 1902 en Afrique de l'Ouest. Des cas importés (notamment de Côte d'Ivoire) sont couramment détectés au Burkina Faso, ainsi que quelques cas autochtones. La figure suivante présente un site de transmission potentiel, sur un affluent du Mouhoun, le Kou.



Fig. 11. Lavoir et plage situés en galerie guinéenne proche de Dinderesso, sur le Kou, affluent du Mouhoun : site potentiel de transmission de la maladie du sommeil où *G. palpalis gambiensis* est abondante.

Le rôle du réservoir animal dans la transmission de cette maladie est encore discuté (pour la forme gambienne s'entend), et la tendance « médicale » est de considérer qu'il y a un cycle largement prépondérant homme-mouche-homme, bien qu'un modèle à deux hôtes développé à partir du modèle à un hôte du paludisme (Aron and May 1982) ait démontré que la maladie ne peut être maintenue par l'homme seul ($R_0 < 1$)¹ en l'absence de réservoir animal, chez lequel la maladie a un taux de reproduction de base beaucoup plus élevé ($R_0 > 2.5$) (Rogers 1988). Une association spatiale entre cas humains et densité de porcs a par ailleurs été reportée récemment (Sané et al. 2000b, a).

Une des recommandations de la dernière réunion de l'ISCTRC en Ethiopie (2005) a été que les équipes de santé humaine et animale s'associent pour éclaircir le rôle du réservoir animal. Les conséquences des résultats d'écologie comportementale présentés dans ce travail sur l'épidémiologie de la THA, en particulier l'étude du comportement alimentaire, seront donc abordées.

¹ R_0 , Nombre moyen d'infections secondaires produites à partir d'un individu infecté introduit dans une population d'individus sensibles

2.3.2. Épidémiologie quantitative et modélisation

L'épidémiologie des maladies vectorielles est très complexe, en raison des nombreux facteurs de variation introduits par le vecteur. La figure 12 permet d'appréhender cette complexité.

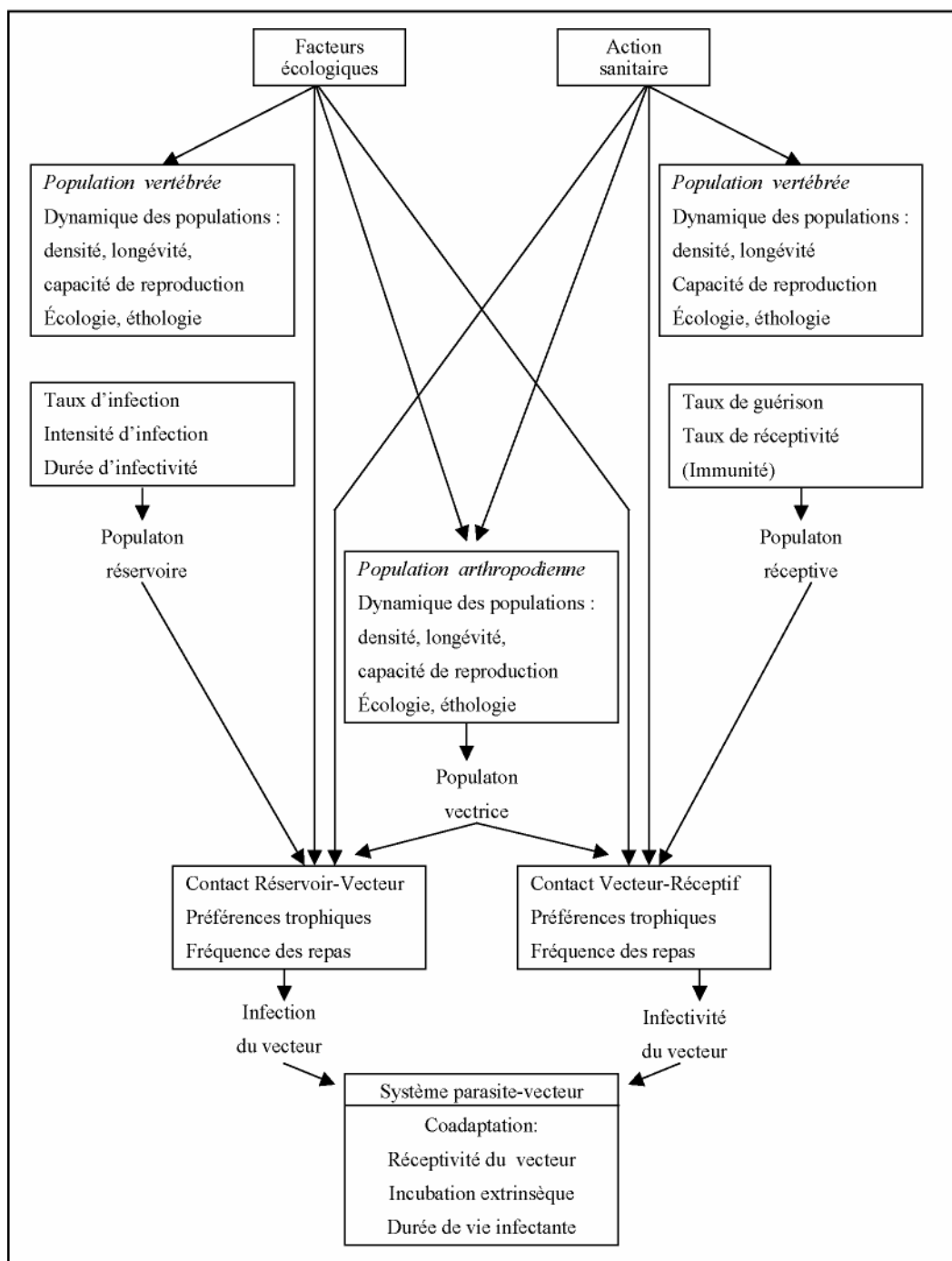


Fig. 12. Système épidémiologique de transmission vectorielle (source (Balenghien 2002), d'après (Rodhain and Perez 1985))

La quantification du risque dans le temps et dans l'espace, repose sur l'identification des points de contacts entre les différents acteurs. La modélisation de la transmission est alors nécessaire. Elle repose sur une simplification de la réalité tout en conservant les paramètres clé qui permettront de répondre à des questions spécifiques. En plus du taux de reproduction intrinsèque (R_0), un second indicateur de risque, la capacité vectorielle, permet de synthétiser le rôle joué par le vecteur dans la transmission¹ (Tran et al. 2005). La capacité vectorielle peut s'exprimer sous la forme classique (Garrett-Jones 1964) :

$$C = \frac{m \cdot a^2 \cdot p^n}{-\ln p}$$

avec :

- **m** le nombre de vecteurs par hôte ;
- **a** le taux de vecteurs piquant par unité de temps ;
- **p** le taux de survie journalier et **n** la durée du cycle d'incubation extrinsèque.

Définie de cette façon, la capacité vectorielle correspond alors au produit de la densité relative des vecteurs par hôte, par la proportion de vecteurs piquant une espèce hôte donnée (liée aux préférences trophiques et à l'intervalle inter-repas), par le pourcentage de vecteurs infectants (ayant survécu à la période d'incubation extrinsèque) et enfin par le nombre de piqûres infectantes que les vecteurs peuvent infliger à la population d'hôtes pendant le reste de leur vie (Tran et al. 2005). La capacité vectorielle exprime à la fois le degré de co-adaptation (ou compatibilité) entre parasite et vecteur et le fonctionnement du système ainsi formé dans un environnement donné (Rodhain and Perez 1985).

Bien que la capacité vectorielle soit probablement très adaptée à l'étude du risque de transmission des trypanosomoses, il n'est actuellement que peu ou pas utilisé par les glossinologues. Un indice de risque défini par Laveissière dans les foyers de maladie du sommeil s'en rapproche pourtant beaucoup, utilisant le nombre de glossines ténérales capturées par piège et par jour, la densité apparente par piège et par jour, le nombre de repas sanguin sur l'homme et le taux de mortalité quotidien (Laveissiere *et al.* 1997). Cet indice a permis de repérer les sites de transmission majeurs de la maladie du sommeil dans les foyers actifs. Pour être plus proche de la définition de la capacité vectorielle, il devrait cependant tenir compte de l'évolution du parasite chez le vecteur, ce que nous avons tenté de faire.

Une expression plus complète de la capacité vectorielle introduit la compétence vectorielle, c'est-à-dire la capacité du vecteur à s'infecter après ingestion du repas de sang infectant, puis à assurer le développement du pathogène et enfin à le transmettre au vertébré par une piqûre (Dye 1992). Dans le cas des trypanosomoses, il est probable que la transmission dépende de l'espèce de glossines considérée, voire de la population et de la souche de trypanosome (Ravel et al. 2006b), des affinités du couple génotype trypanosome-génotype tsé-tsé (Solano et al. 1995; Solano et al. 2001) et d'autres facteurs nombreux dépendants de la glossine, du trypanosome ou des trypanosomes associés, mais aussi des hôtes (caractéristiques sanguines) (Cuisance 2001).

¹ Nombre de piqûres que le vecteur, ayant piqué un individu infectant le jour t, peut infliger à l'hôte pendant le reste de sa vie, une fois achevé le cycle extrinsèque

La capacité vectorielle peut être reliée au taux de reproduction de base de la maladie, R_0 , par la relation suivante (MacDonald 1957) :

$$R_0 = C / r \quad , r \text{ représentant le taux de guérison de l'hôte.}$$

Les modèles mathématiques utilisant ces paramètres tiennent rarement compte de l'hétérogénéité spatiale, d'où leur complémentarité avec les modèles géographiques (Tran et al. 2005). Ces derniers ont pour but de décrire la distribution spatiale des vecteurs ou de la maladie. L'hypothèse sous-jacente de ces modèles est que la présence et l'abondance des vecteurs et les zones de contacts hôtes/vecteurs dépendent de facteurs environnementaux qui déterminent leur habitat. La méthode consiste alors à trouver des relations statistiques entre distribution des vecteurs et variables environnementales et à inverser la relation statistique observée pour obtenir une carte de répartition du vecteur (Tran et al. 2005). Les données issues de la télédétection peuvent alors être utilisées puisqu'elles permettent d'obtenir des informations spatialisées sur l'environnement (indices de végétation, de température, déficits de saturation, occupation des sols). Dans le cas des trypanosomoses animales, elles ont permis d'établir des cartes de risque dans la zone agro-pastorale de Sidéradougou, au Burkina Faso (de la Rocque et al. 2001; de La Rocque et al. 2005). Dans le cas des glossines, des modèles ont également permis d'établir des cartes de répartition à partir d'images satellitales à plus basse résolution (ordre du km^2) sur de plus vastes zones géographiques (Rogers and Randolph 1991; Rogers and Randolph 1993) mais leur validité pour spatialiser le risque trypanosomien est discutable, notamment dans le cas des espèces riveraines, dont la densité peut varier au centuple sur moins d'un kilomètre de réseau hydrographique. Le principe de base de ces modèles en fait des modèles empiriques (ou statistiques), basés sur les données contrairement aux modèles épidémiologiques présentés juste avant, qui sont mécanistes (ou théoriques) puisque basés sur des concepts (Tran et al. 2005). Cette remarque est cependant à modérer dans le cas des modèles utilisés par de la Rocque et al. où la distribution des vecteurs est analysée de manière statistique mais où l'analyse de la rencontre hôte/vecteur est beaucoup plus mécaniste, en reposant sur une étude fine de l'utilisation des cours d'eau par les hôtes.

Les perspectives de recherche concernent donc la mise en relation de ces deux types de modèles, qui correspondrait dans notre cas, à mettre en relation les paramètres de la capacité vectorielle avec des paramètres environnementaux pour aboutir à une cartographie de la capacité vectorielle à une échelle opérationnelle (Tran et al. 2005). Cette question est centrale dans les résultats présentés dans ce travail. Un autre indice de risque souvent utilisé pour les maladies transmises par les moustiques est le taux d'inoculation entomologique (EIR), qui correspond au nombre de piqûres par des moustiques infectants par personne et par jour (MacDonald 1957). Dans notre étude, nous avons choisi de spatialiser l'équivalent de cet indice pour les trypanosomoses, en multipliant la densité relative des glossines (modélisée par la densité apparente des glossines, voir section correspondante) par le taux de glossines infectantes.

2.4. Lutte anti-vectorielle

2.4.1. Stratégies de lutte

La lutte contre les trypanosomoses animales africaines repose sur trois grandes stratégies (Cuisance et al. 2003b):

- la **lutte anti-vectorielle** ;
- le traitement des animaux par l'utilisation de médicaments trypanocides ;
- l'élevage d'animaux trypanotolérants.

Seule la première sera abordée ici, l'étude de l'écologie des glossines permettant tout particulièrement d'aboutir à un contrôle raisonné des vecteurs. La lutte anti-vectorielle repose sur une connaissance approfondie de l'écosystème sur lequel l'intervention est réalisée, en particulier :

- la distribution, l'abondance et l'écologie des vecteurs présents ;
- les caractéristiques sociales des populations impliquées et leurs capacités d'intervention ;
- la valorisation de la zone envisagée après libération, y compris la gestion environnementale.

Il est ensuite nécessaire de réaliser un choix stratégique fondamental dont dépendra le choix ultérieur des outils de lutte :

- **la suppression définitive d'une population**, qui ne sera possible que si la population de glossines est complètement isolée ; la rentabilité de cette méthode repose en effet sur un effet définitif en raison de coûts très élevés ; elle sera en général menée par des projets de développements ;
- **le contrôle de la densité de glossines à long terme**, en dessous du seuil de transmission des trypanosomes, ce qui permet de maintenir une production rentable en zone infestée ; cette technique repose sur la possibilité de mobilisation durable des populations.

Cette dichotomie n'est pas définitive dans la mesure où certains projets ont choisi la première stratégie pour lutter contre des populations de glossines non isolées. Cela est possible par la réalisation de barrières contre la ré-invasion à partir des zones adjacentes à la zone traitée, vastes dispositifs de pièges, d'écrans ou d'animaux traités (cf infra) très coûteux en entretien et qui reposent toujours sur une intervention extérieure (services d'état ou projet de développement). Dans la grande majorité des cas, ce choix est suivi de la ré-invasion de la zone à plus ou moins long terme suite au défaut d'entretien des barrières. Cependant, la « mise en valeur des terres » peut parfois entraîner une dégradation suffisante de l'environnement (disparition de la faune sauvage et des gîtes) pour limiter ou interdire la ré-invasion des zones libérées par les glossines, comme ce fut le cas pour *G. m. submorsitans* dans la zone agro-pastorale du Sidéradougou, au Burkina Faso, succès limité par le retour des espèces riveraines, *G. p. gambiensis* et *G. tachinoides* (Cuisance et al. 1984a; Cuisance et al. 1984b; Bauer et al. 1988; de la Rocque et al. 2001). Les plus grandes campagnes de lutte par voie terrestre (par pulvérisation d'insecticides rémanents) ont permis d'arriver à l'éradication et au maintien de cet acquis du fait d'une intervention longue dans le temps se faisant par progression à chaque saison sèche des zones non infestées vers les zones infestées, consolidée par une occupation rapide et intense des terres libérées (Nigéria, Zimbabwe, nord-Cameroun, Tchad).

2.4.2. Méthodes de lutte

Les outils de lutte peuvent être déclinés en 3 grandes catégories :

- méthodes biologiques, basées sur l'utilisation de prédateurs, de parasites (champignons, virus, toxines de *Bacillus thuringiensis*, ...) ou de parasitoïdes, actuellement limitées au stade expérimental ;
- utilisation de lâchers de mâles stériles (SIT), faisant partie de la première catégorie (technique non polluante et ciblée) mais individualisée en raison de son utilisation passée et potentielle dans des grandes campagnes de lutte ;
- méthodes chimiques, par traitement de l'environnement (terrestre ou aérien), de pièges ou d'écrans, ou encore des animaux, par des insecticides plus ou moins rémanents.

2.4.2.1. Méthodes chimiques

Le traitement de l'environnement par des insecticides rémanents, par pulvérisation terrestre ou aérienne (avions et hélicoptères) des sites de repos des glossines a permis des succès importants. Ses effets potentiels sur la faune non-cible, même si la plupart des suivis environnementaux réalisés avant et après ces traitements ont montré une grande capacité de résilience des écosystèmes Africains, et des coûts très élevés tendent à les faire abandonner par les bailleurs, notamment en Afrique de l'Ouest. Elles sont remplacées par la pulvérisation aérienne de pyréthrinoïdes, insecticides non rémanents, notamment dans le delta de l'Okavango, au Botswana, où elles auraient récemment permis d'obtenir une éradication continentale de *Glossina morsitans centralis* (S. Torr, com. pers.).

Elles sont alors remplacées par une lutte chimique beaucoup plus ciblée, pratiquement sans effets directs pour la faune non cible car utilisant des supports imprégnés d'insecticides, permettant de limiter toute contamination environnementale (il existe cependant des effets indirects par ouverture de nombreuses pistes avec accroissement rapide du braconnage et des prélèvements de bois).

Ces supports sont :

- les pièges, enceintes composées de couleurs attractives (bleu phtalogène pour les glossines du groupe *palpalis*) et de couleurs sombres (noir), favorisant la pénétration des tsé-tsé par des ouvertures basses ou latérales ; les tsé-tsé sont alors guidées vers une partie haute laissant passer la lumière (tissu moustiquaire) et des dispositifs anti-retour jusqu'à une cage située au sommet ; cette cage est obsolète dans le cas des pièges imprégnés d'insecticides (Challier and Laveissière 1973; Challier *et al.* 1977; Laveissière and Couret 1980; Cuisance 1989; Laveissière and Grébaut 1990; Cuisance *et al.* 2003b; Bouyer *et al.* 2005a);
- les écrans, versions simplifiées des pièges constitués d'un simple pan de tissu imprégné d'insecticide et beaucoup moins coûteux (Cuisance *et al.* 2003b; Céné *et al.* 2005);
- les animaux eux-mêmes, qui jouent alors le rôle d'appâts vivants, mobiles, odorants et attractifs (Bauer *et al.* 1999; Cuisance *et al.* 2003b; Bouyer *et al.* 2005b; Vale and Torr 2005)...

Les pièges permettent en outre le suivi des densités apparentes de glossines, qui sont un outil d'étude fondamental de leur distribution et leur écologie, mais aussi de l'impact de la lutte. Un des pièges les plus efficaces et les plus pratiques pour la capture des espèces de glossines ciblées ici, *G. p. gambiensis* et *G. tachinoides*, est le piège bicônique Challier-Laveissière (fig. 13) (Challier and Laveissière 1973), concurrencé de près par le piège Vavoua, utilisé notamment dans le cas des foyers de THA (Laveissière and Grébaud 1990).

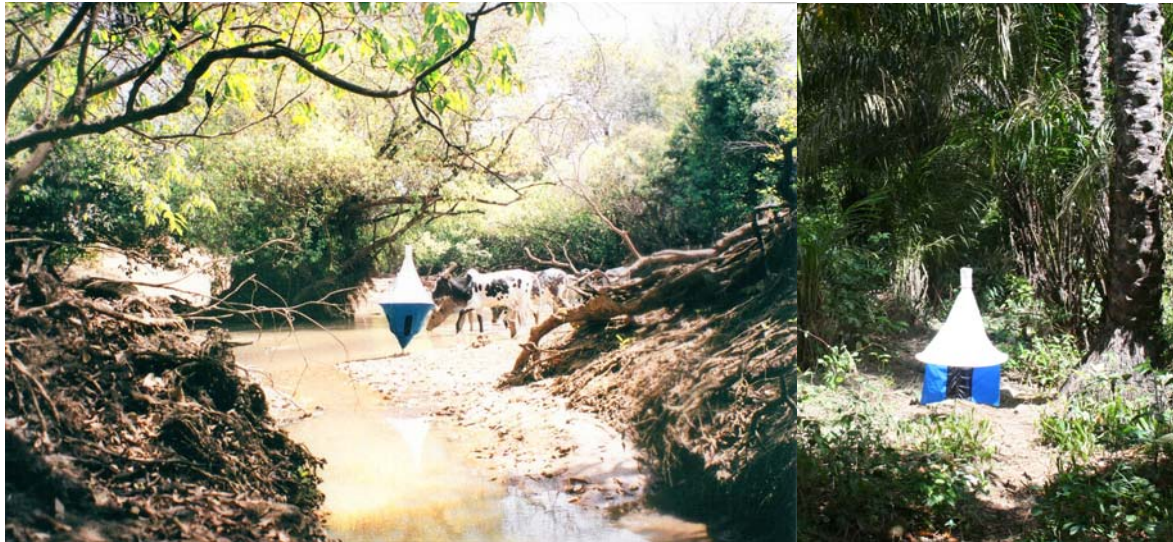


Fig. 13. Pose d'un piège bicônique Challier-Laveissière au niveau d'un point d'abreuvement de bétail zébu d'une gallerie soudano-guinéenne du Mouhoun, Burkina Faso (à gauche) et d'un piège Vavoua dans une palmeraie des îles de Loos en Guinée, site potentiel de transmission de la maladie du sommeil.

Les pièges sont des « hôtes » de substitution et les densités apparentes mesurées dépendent de nombreuses variables environnementales (luminosité, température, compétition par les hôtes présents, visibilité, etc...) et intrinsèques à l'insecte (stade physiologique, cycle de la faim, etc...). Le principal défaut d'un piège est d'être immobile et donc d'atteindre une partie seulement de la population de glossines. Même si cet inconvénient est modéré par la dispersion de ces dernières, des sous-populations de glossines non exposées permettent de maintenir la méta-population à une densité inférieure correspondant à un équilibre instable, dans un système source-puits. Dans le cas des glossines riveraines en Afrique de l'Ouest, une lutte par piégeage aboutit souvent à une réduction de 90 à 99% de la densité initiale suivie d'une stabilisation. Cette stabilisation, qui peut être liée à une réduction de l'efficacité du système de lutte (les glossines les plus proches de pièges sont tuées plus facilement que les plus distantes), peut également s'expliquer par la régulation naturelle densité-dépendante des populations (fig. 14) ou encore par une ré-invasion permanente à partir des zones périphériques.

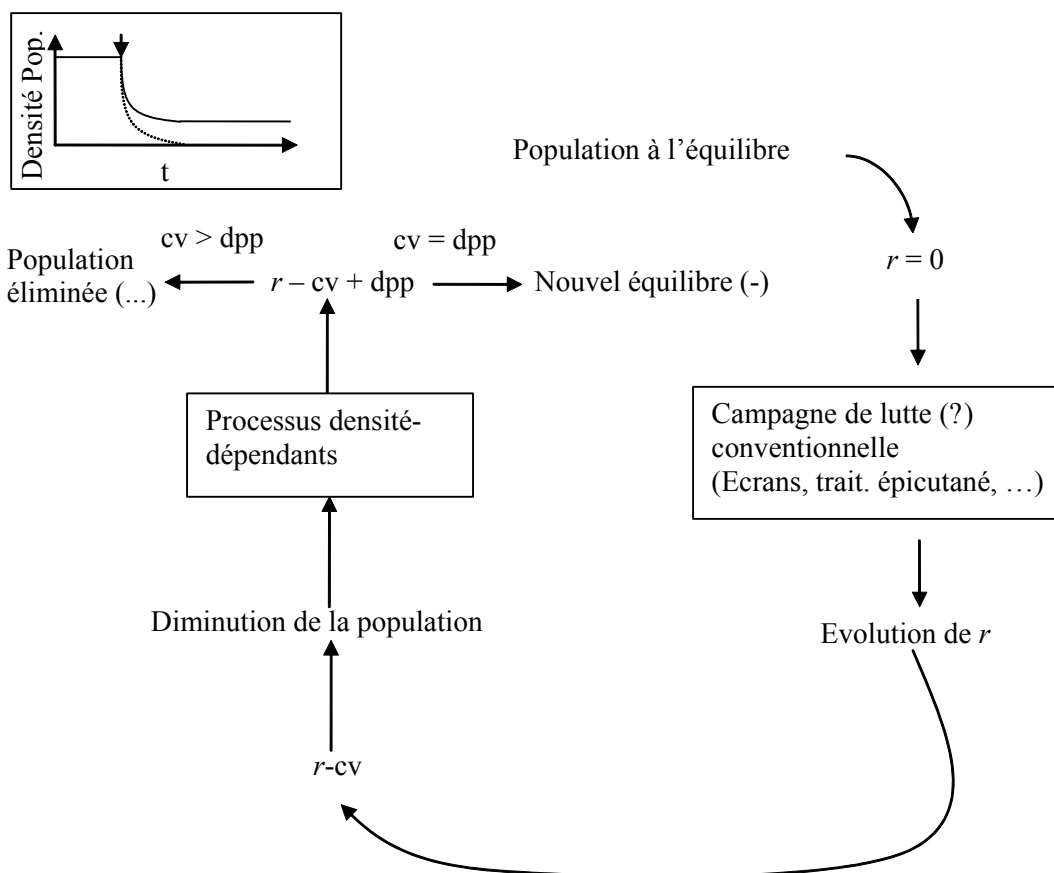


Fig. 14. Impact des campagnes de lutte conventionnelles sur l'équilibre naturel des populations. La diminution de r (cv pour variation liée au contrôle) induit une diminution de la population. Les facteurs densité-dépendants évoluent avec la densité de la population (prédation, migration, compétition...) qui retourne à un équilibre artificiel si les processus densité-dépendants (dpp) peuvent contrebalancer l'impact de la lutte (cv) ou est éliminée dans le cas contraire.

Ainsi, plus la densité chute, plus le taux intrinsèque d'accroissement de la population, r , augmente par diminution des facteurs de mortalité, d'émigration et de compétition densité-dépendants, ce qui aboutit soit à un nouvel équilibre à une densité inférieure, soit à l'élimination de la population si les capacités de régulation naturelle sont dépassées (taux de mortalité imposé des adultes entraînant une réduction de r trop importante).

Le traitement épicutané du bétail est une alternative intéressante au piégeage. Il repose sur l'application d'insecticides par pour-on, par pulvérisation des animaux avec, ou baignation dans, des formulations d'insecticides concentrés (E. C. ou Concentré émulsifiable) dilués dans l'eau. Mais des problèmes subsistent :

- la pulvérisation manuelle est coûteuse en temps ;
- les pour-on se révèlent trop chers à l'utilisation pour la plupart des éleveurs subsahariens possédant des troupeaux moyens ou grands ;
- la réalisation de bains insecticides (dipping tank) est réservée à des ranches privés en raison d'un investissement initial important suivi d'un entretien régulier et leur cible est généralement les tiques, plus que les glossines.

Cette technique présente les mêmes inconvénients que la précédente : les glossines

s'alimentant sur des hôtes alternatifs aux bovins, par exemple dans des bois sacrés où ceux-ci n'ont pas accès, peuvent entretenir la population dans un système sources-puits. Le taux de mortalité imposé doit alors être suffisant pour réduire la densité en dessous du seuil de transmission, voire éliminer la population (Cuisance 1992; Baylis and Stevenson 1998; Hargrove *et al.* 2000; Okiria *et al.* 2002; Hargrove *et al.* 2003; Vale and Torr 2005), ce qui n'est théoriquement possible que si :

- la proportion d'animaux traités toutes espèces hôtes confondues est suffisante (ce qui suppose une forte densité de bovins, en général supérieure à 10/km², une forte proportion des animaux traités et une faible densité de faune sauvage);
- la distribution des animaux traités est homogène afin d'atteindre l'ensemble des sous-populations de tsé-tsé.

Si ces deux conditions sont observées, il est possible de réduire le coût de la lutte en traitant uniquement les animaux les plus attractifs ou en pulvérisant l'insecticide uniquement sur les parties du corps attaquées (Vale 2003; Vale and Torr 2003). Dans ce contexte et suite à une observation des sites piqués, la possibilité d'utiliser le pédiluve pour traiter uniquement l'extrémité des pattes des bovins par pédiluve a été explorée (voir section résultats) car l'utilisation de cette technique était développée au CIRDES pour la lutte contre la tique *A. variegatum* (Stachurski 2000, 2005; Stachurski *et al.* 2006; Stachurski and Lancelot 2006).

Les produits utilisables pour traiter les écrans ou les pièges sont des insecticides classiques, en particulier les pyréthrinoïdes, où encore les inhibiteurs de croissance, qui permettent d'atteindre une proportion plus importante de la population, parce qu'ils peuvent être transportés par les glossines contaminées lors de contacts avec les supports, jusqu'à des glossines qui ne l'ont pas été, lors de l'accouplement (Bouyer *et al.* 2005a; Céné *et al.* 2005). Leur potentialité à éradiquer une population reste à démontrer sur le terrain.

2.4.2.2. Technique des Insectes Stériles

La SIT, où technique des insectes stériles, repose sur la libération de mâles irradiés rendus ainsi stériles. Ces insectes en surnombre par rapport aux mâles sauvages de l'espèce cible s'accouplent avec les femelles sauvages, entraînant des accouplements infertiles, ce qui est « catastrophique » pour la dynamique de leur population, qui décline jusqu'à l'extinction si elle est isolée. Cette technique a l'avantage de toucher exclusivement l'espèce ciblée, en laissant en place ses ennemis naturels (contrairement aux insecticides), et de remplacer ou de réduire l'utilisation des insecticides. Elle est donc écologique et permet de réduire les concentrations de résidus insecticides dans les produits alimentaires (en particulier dans le cas de la lutte contre les insectes ravageurs des cultures), ce qui protège les consommateurs, d'autant que généralement, l'utilisation systématique d'insecticides conduit à l'apparition de résistances (aucune résistance n'a été observée chez les tsé-tsé, mais des quantités d'insecticide ont été retrouvées dans le corps de glossines apparemment en bon état, en particulier en bordure des champs de coton) qui entraînent elle-même l'augmentation de leur utilisation, etc... Son inconvénient majeur est sa difficulté de mise en place, qui repose sur une maîtrise technologique importante et une grande coordination entre les acteurs, à plusieurs échelles.

La SIT s'applique bien aux glossines, qui présentent une faible densité des populations, un faible taux de reproduction des femelles, un accouplement en général unique (accumulation du sperme dans des spermathèques et possibilité de stériliser le sperme du mâle chez lequel il n'y a pas de renouvellement par irradiation). Cependant, leur élevage nécessite le maintien d'énormes colonies, chaque femelle ne produisant que peu de descendants. Son mode d'emploi en association aux piègeage a été bien étudié et défini au CRTA (Centre de

Recherche sur les Trypanosomoses Africaines, ex-CIRDES), avant une campagne-pilote de lutte dans la zone agro-pastorale de Sidéradougou (Cuisance and Itard 1973; Cuisance *et al.* 1978; Cuisance *et al.* 1979; Cuisance and Politzar 1983; Politzar and Cuisance 1983; Cuisance *et al.* 1984a; Politzar and Cuisance 1984).

D'où la naissance du second concept, l'AWM pour Area Wide Management, qui repose sur l'idée de combattre une espèce sur toute son aire de répartition (en vue d'une éradication), ou une de ses aires de répartition isolée (en vue d'une élimination), qui peut être spatialement restreinte (cas d'une île, (Camara *et al.* 2006)). Cette démarche repose sur la collaboration de tous les acteurs d'un secteur dans l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce cible. Un tel projet peut inclure l'utilisation de la SIT, mais pas forcément, et combine en général l'ensemble des techniques de lutte adaptées à une situation donnée. Cette technique est à l'origine d'immenses succès en Amérique et en Asie contre d'autres espèces d'insectes nuisibles, et permet actuellement à l'Afrique du Sud de contrôler une mouche ravageuse du vignoble (les SIT sont donc utilisables en moyen de contrôle de routine, en remplacement des insecticides et non pas seulement dans un but d'éradication) (Vreysen *et al.* 2005). Dans certains cas cependant, de telles approches ont entraîné des pertes économiques tout aussi impressionnantes (cas des lucilies bouchères aux Jamaïques), en raison de mauvaises connaissances de l'écologie de la cible dans la zone de lutte ou de problèmes de collaboration entre équipes (Vreysen *et al.* 2005).

D'autres techniques comme la manipulation génétique d'insectes, la cryoconservation, etc... se sont vues de plus en plus employées dans le cadre de ces grands programmes. La technique du « rouleau compresseur » (fig. 15) est le résultat de la combinaison de ces deux méthodes : on supprime tout d'abord à 99% les populations d'une espèce d'insecte à une extrémité de son aire de répartition, puis dans un second temps, on porte les efforts dans la zone adjacente à la première, en l'éliminant simultanément dans la première. On progresse de même jusqu'à éradication définitive de l'insecte de son aire de répartition, entraînant la suppression définitive de la contrainte associée, comme ce fut le cas pour la lucilie bouchère, éliminée des USA. Il n'est pas possible d'arrêter de progresser sous peine de perdre tout le bénéfice des phases initiales par ré-invasion des zones libérées (Vreysen *et al.* 2005).

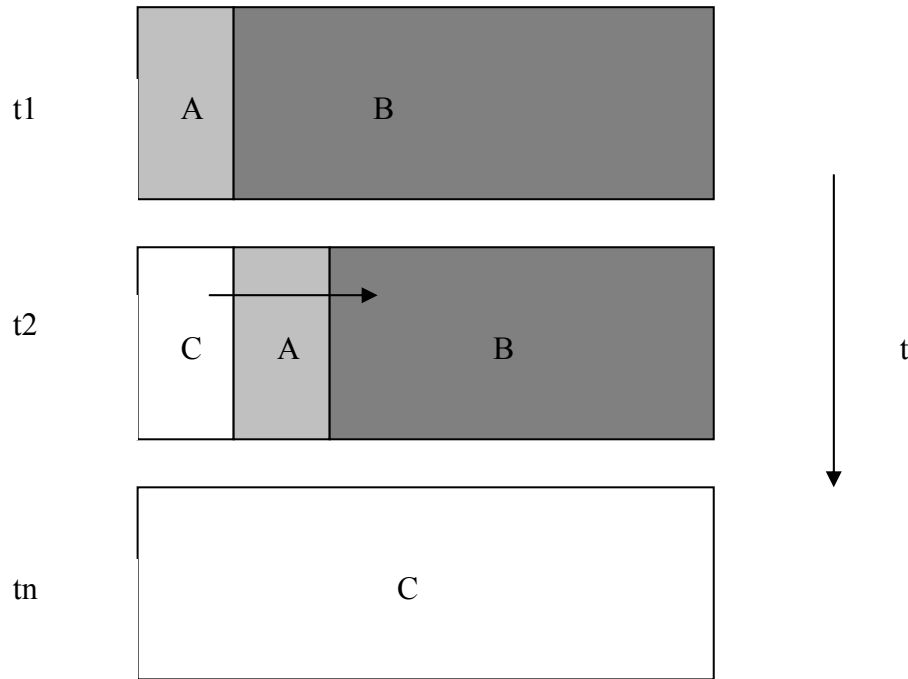


Fig. 15. Technique du « rouleau compresseur » : on attaque la zone infestée (B) à une de ses extrémités en créant une zone de suppression de 99% des glossines (A). Puis, on progresse en supprimant dans une zone adjacente et on éradique dans la première zone (C). A la fin, toute la zone est assainie (Vreysen et al. 2005).

L'intérêt des SIT est de contourner le mécanisme de régulation naturelle densité dépendante des populations en maintenant artificiellement leur densité par lâchers successifs de mâles stériles (fig. 16) (Dyck *et al.* 2005). Cette technique assure le maintien des processus de régulation densité dépendants comme la prédation, en attaquant spécifiquement l'espèce cible. La diminution de la densité de la population sauvage augmente l'efficacité de la lutte en accroissant le rapport entre mâles stériles et sauvages (processus d'auto-accélération), ce qui conduit à l'élimination de la population. Cette méthode étant très coûteuse, elle est de préférence appliquée après une phase initiale de réduction des densités par les méthodes de lutte conventionnelles et vérification de l'isolement de la population cible. Dans la zone de Sidéradougou, les écrans insecticides étaient utilisés en saison sèche pour abaisser et rajeunir la populations femelle, et suivis des lâchers de mâles stériles en saison des pluies, afin de s'adapter au rythme des saisons (qui diffère selon les sites).

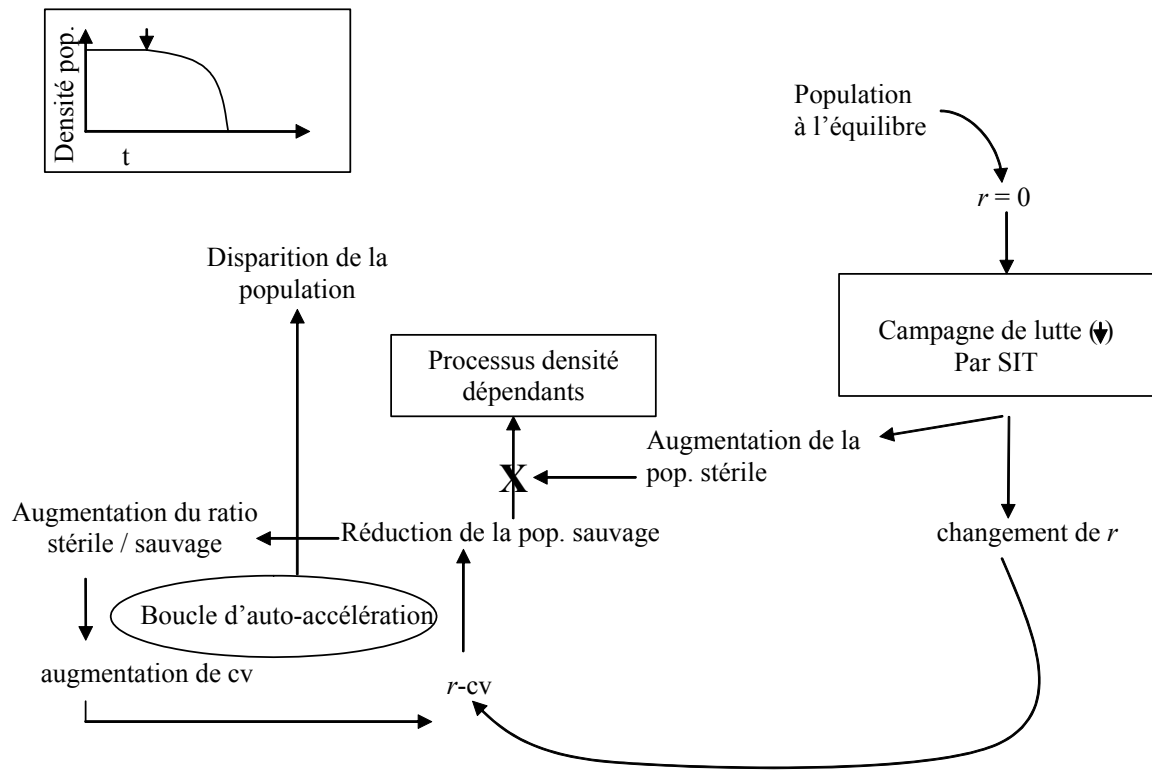


Fig. 16. Impact d'une campagne de lutte par l'utilisation de mâles stériles (SIT) sur l'équilibre naturel des populations de tsé-tsé. La diminution de r (cv pour variation liée au contrôle) induit une diminution de la population qui augmente l'efficacité de la lutte (augmentation de cv) en accroissant le rapport entre mâles stériles et sauvages (processus d'auto-accélération). Les facteurs de mortalité densité-dépendants ne peuvent contre-balancer l'effet de la lutte puisque la densité de population est artificiellement maintenue par les lâchers de mâles stériles, ce qui conduit à l'élimination de la population. Cette méthode étant très coûteuse, elle est de préférence appliquée après une phase initiale de réduction des densités par les méthodes de lutte conventionnelles (fig. 14) et vérification de l'isolement de la population cible.

3. Méthodologie

Ce travail d'écologie fait appel à un grand nombre de disciplines et de méthodes qu'il serait laborieux de lire déconnectées des résultats très variés qu'elles ont engendrés. Nous avons eu la chance de travailler au cœur d'une équipe pluridisciplinaire composée d'entomologistes (Félix Sanou, Idrissa Kaboré, Bila Céné, Sana Adama, Wilfried Yoni et Sonogo Lansina), d'un géographe (Laure Guerrini), d'un modélisateur (Alexandre Sibert), d'un biostatisticien (Renaud Lancelot), d'un éthologiste des tiques (Frédéric Stachurski), d'un botaniste (Jean César), d'un neurophysiologiste des arthropodes (Patrick Guérin), d'un morphométricien (Jean-Pierre Dujardin) et de nombreux généticiens des populations (Philippe Solano, Sophie Ravel, Sophie Thévenon, Laurence Vial et Thierry de Meeüs), dont le travail a directement contribué aux résultats présentés ici. Nous ne présenterons donc que sommairement les méthodologies employées en renvoyant le lecteur aux différentes publications pour le détail des matériels et méthodes utilisés dans chaque discipline et centrerons cette section sur la démarche scientifique adoptée.

3.1. Etudes éco-entomologiques

Dans un premier temps, la relation entre glossines et associations végétales a été étudiée par une longue phase de terrain, de visite des unités qui semblaient différentes du point de vue de leur signature spectrale ou de leur intensité d'exploitation par l'homme. Cette phase a comporté des missions de prospection, accompagnées de Dominique Cuisance et de Stéphane de la Rocque, puis une enquête systématique par sections de 10km qui ont fait suite à une classification préalable du cours d'eau en 7 zones, en fonction des prospections et des données bibliographiques disponibles (Bouyer 2002). Pendant cette phase, un maximum d'informations écologiques était enregistré, en se basant sur l'expérience de D. Cuisance et de S. de la Rocque. En même temps, toutes les informations entomologiques classiques étaient récoltées (DAP, taux d'infection, âge physiologique, ailes, pattes).

Le piège biconique Challier-Laveissière (Challier and Laveissière 1973) a été utilisé pour l'ensemble des piégeages, disposé tous les 100m pour l'ensemble des enquêtes hormis les études de dispersion où ils étaient distants de 500m (au total, environ 800 pièges.jours). Des fiches d'enquêtes incluant plus de 70 paramètres ont été remplies au niveau de chaque site de piégeage.

Une partie des glossines capturées (1683 *G. p. gambiensis* et 1486 *G. tachinoides*) ont fait l'objet d'un protocole de dissection standard sur le terrain (482 pour la parasitologie, 219 pour l'âge physiologique des femelles) (Yoni et al. 2005). Les organes infectés et secs (les trypanosomes ne peuvent alors pas être identifiés par examen direct) étaient ramenés dans de l'eau distillée sous froid à 0°C au laboratoire pour la réalisation de PCR monospécifiques utilisées en routine au CIRDES (Solano et al. 1996; Solano et al. 1999; Desquesnes and Davila 2002). Les pattes étaient conservées également en eau distillée à 0°C alors que les ailes étaient montées entre lames et lamelles sur le terrain.

Plus de 1700 relevés phyto-sociologiques incluant une quantification standard des strates et de l'abondance-dominance, ont été réalisés pour vérifier la théorie phyto-sociologique énoncée par P.C. Morel (Morel 1978, 1983), selon laquelle la dynamique des cordons ripicoles est indépendante de la dynamique des savanes et qu'elle est le premier facteur limitant pour la présence et l'abondance des glossines riveraines.

Ces informations ont alors été utilisées pour comprendre la relation entre dégradation du cordon ripicole, liée à la fragmentation des paysages, et densités apparentes des glossines, afin de passer à l'étape suivante, la spatialisation du risque, par une démarche explicative (naturaliste) et non pas d'associer des signatures spectrales à des paramètres entomologiques sans comprendre le lien de cause à effet (approche statistique) qui les unit.

3.2. Spatialisation du risque

Cette étape a consisté à établir un lien entre l'utilisation des paysages péri-riverains par l'homme (approche paysagère) et le niveau de dégradation du cordon ripicole, qui avait lui-même été lié aux DAP des glossines. Une analyse paysagère a alors été réalisée pour pallier à la petite taille des structures à étudier (cordons ripicoles <10m de large), consistant à utiliser le voisinage d'un point pour le caractériser, c.a.d. la composition des paysages péri-riverains pour caractériser les cordons ripicoles. Il est rapidement apparu que les différents écotypes de cordons ne réagissaient pas de la même manière à cette anthropisation, et devait donc être traités indépendamment, un même voisinage du cours d'eau n'ayant pas le même impact sur un affluent de 5m de large que sur une rivière de plus de 30m. Ainsi, le cordon ripicole guinéen résiste bien à l'anthropisation et il n'est pas rare d'en observer une section conservée en plein village, souvent protégée pour son intérêt pharmaceutique ou spirituel, ou au milieu de rochers presque nus, quand il se trouve le long d'un cours d'eau encaissé (fig. 17).



Fig. 17. Cordon ripicole guinéen conservé au milieu d'une zone dégradée, site sacré de Dafra, falaise de Banfora, Burkina Faso.

Trois images Landsat 7TM (pixels de 30m de côté) ont été utilisées pour couvrir la zone d'étude. Des classifications supervisées ont permis de discriminer 7 unités d'occupation des sols à partir de compositions colorées (canaux 4, 3 et 2), qui ont permis de créer des groupes de site de voisinage similaire par une classification hiérarchique. Il a alors été

possible de lier ces données environnementales à deux composantes majeures de la capacité vectorielle, la densité relative des vecteurs et leur taux d'infections matures.

3.3. Dispersion et structure des populations

Nous nous sommes alors intéressés à l'impact de la fragmentation des paysages sur d'autres propriétés des populations de glossines, leurs capacités de dispersion et la structure des populations qui en résulte. Ces recherches ont pour but de proposer des techniques de lutte adaptée à la structure des populations de glossines du Mouhoun. En effet, le bassin du Mouhoun sera très prochainement la cible d'une campagne de lutte à visées éradicatives lancée dans le cadre de la PATTEC (FOND AFRICAIN DE DEVELOPPEMENT 2004).

Dans le cadre des études de dispersion, une étude de dispersion ancienne réalisée par D. Cuisance et concernant le suivi de plus de 32 000 glossines sur 40km de rivière piégée a été ré-analysée (Cuisance et al. 1983; Cuisance et al. 1985). Afin d'en compléter les résultats en paysage fragmenté, 5152 *G. p. gambiensis* et 3652 *G. tachinoides* ont été marquées par une tache de peinture acrylique sur le thorax et lâchées au niveau de portions de rivière piégées sur environ 10km et pendant 25 jours.

Quatre populations de *G. p. gambiensis* de la branche Est du Mouhoun ont alors fait l'objet d'une étude de génétique des populations couplée à une analyse de morphométrie géométrique.

Les analyses génétiques ont été réalisées à l'aide de 10 marqueurs microsatellites génotypés par séquenceur LICOR sur 30 individus par population, dont 7 ont finalement été retenus pour les traitements statistiques, les autres présentant des difficultés de lecture rédhibitoires. Les analyses morphométriques ont concerné environ 50 individus par population, soit 200 en tout, dont les coordonnées de 11 points caractéristiques (ou Landmarks) ont été relevées après photographie numérique des ailes montées entre lames et lamelles.

3.4. Etudes éthologiques

Enfin, pendant la réalisation des phases précédentes, certains comportements des glossines, notamment leur tropisme d'attaque, nous ont incité à mener en parallèle des expériences complémentaires en conditions contrôlées, au niveau du CIRDES. La préparation bibliographique de ce travail, guidée par D. Cuisance, nous a quant à elle conduit à poser l'hypothèse de l'existence d'un apprentissage chez les glossines, en constatant que certaines expériences de A. Challier, réalisées pour étudier les préférences trophiques de *G. p. gambiensis*, pouvaient la laisser supposer (Challier 1973), surtout en sortant des cours du DEA de Parasitologie de M. Bouletreau, où l'existence d'un tel comportement nous avait été présenté chez des hyménoptères du genre *Dinarmus*. Il faut bien avouer que ces expériences sont celles qui ont apporté les plus grandes joies à l'auteur.

Le comportement trophique des glossines a alors été analysé en conditions expérimentales, en exposant des lots de glossines ténérales marquées (100 à 150 par cohorte) à des animaux placés en étable sous-moustiquaire. Au total, plus de 1600 glossines ont ainsi été marquées pour l'étude du comportement d'apprentissage et plus de 5000 pour l'étude de l'impact du pédiluve. Cela n'a été possible que grâce à la présence d'un insectarium performant au CIRDES, incluant une colonie d'environ 100 000 *G. p. gambiensis* et 25 000 *G. tachinoides* et l'expérience précieuse des techniciens du CIRDES.

4. Résultats et discussions

4.1. Distribution spatiale des glossines

4.1.1. Paramètres environnementaux associés à la distribution des glossines riveraines du bassin du Mouhoun

Bouyer, J., L. Guerrini, J. César, S. de la Rocque and D. Cuisance. 2005. A phyto-sociological analysis of the distribution of riverine tsetse flies in Burkina Faso. *Medical and Veterinary Entomology* 19: 372-378.

A phyto-sociological analysis of the distribution of riverine tsetse flies in Burkina Faso

J. BOUYER^{1,2}, L. GUERRINI^{1,2}, J. CESAR^{1,2}, S. DE LA ROCQUE¹ and D. CUISANCE³

¹Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département élevage et médecine vétérinaire, Montpellier, France, ²Centre international de recherche-développement sur l'élevage en zone subhumide, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso and ³Gigean, France

Abstract. In Burkina Faso, *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank and *G. tachinoides* Westwood (Diptera: Glossinidae) are the main cyclic vectors of trypanosomiasis. The vegetation type along river banks is an important factor determining the distribution and abundance of these tsetse. The following work investigated the relation between the plant species present (including the disturbance level) and tsetse distribution and abundance, using three ecotypes, described by P.C. Morel in 1978. These were the Guinean, Sudano-Guinean and Sudanese gallery forests. In the Mouhoun River basin, these three ecotypes are found successively from upstream to downstream. *Berlinia grandiflora*, *Syzygium guineense* and *Cola laurifolia* and finally *Acacia seyal* and *Mitragyna inermis* were the best indicators for the Guinean, Sudano-Guinean and Sudanese gallery forest ecotypes, respectively, as suggested by Morel. However, other species such as *Pterocarpus santalinoides* and *Mimosa pigra* were not ecotype specific. Trap catches confirmed that *G. palpalis* and *G. tachinoides* are predominant in Guinean and Sudanese gallery forests, respectively, and that both species are well represented in the Sudano-Guinean ecotype. Tsetse densities dropped significantly in disturbed Sudano-Guinean and Sudanese gallery forest sites. However, this was not the case for both species in Guinean or for *G. tachinoides* in half-disturbed Sudanese gallery forest sites, confirming their high resilience to human-made changes. The importance of a detailed consideration of riverine ecotypes when predicting tsetse densities is discussed.

Key words. *Glossina palpalis gambiensis*, *G. tachinoides*, abundance, ecotypes, forest, tsetse, Burkina Faso.

Introduction

In most subsaharian West-African countries infested by tsetse, African Animal Trypanosomiasis are considered to be one of the main pathological hindrances to cattle production (Hursey & Slingenbergh, 1995; Itard *et al.*, 2003; Shaw, 2003). In Burkina Faso, the savannah species, *Glossina morsitans submorsitans* Newstead is now restricted to the protected areas in the extreme south of the country,

where wild animals are still abundant, but two riverine tsetse, *G. palpalis gambiensis* Vanderplank and *G. tachinoides* Westwood, occur in about half of the country, where they transmit African Animal Trypanosomiasis (Hendrickx *et al.*, 2000; de la Rocque *et al.*, 2001a).

The habitats of these riverine tsetse flies are the forest galleries along the rivers, where their abundance is determined by the type of vegetation (Nash, 1948; Buxton, 1955; Davies, 1967; Challier, 1973; Gruvel, 1975; Laveissière, 1978; Itard, 1986; Laveissière *et al.*, 2000). The typical habitats of *G. p. gambiensis* are closed and dark forest galleries, isolated from neighbouring savannah. In such habitats, temperature and humidity are less variable than in the savannah, and approximate to the optima for

Correspondence: Jérémy Bouyer, CIRDES, BP454, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso. Tel.: 00 22 620972676; fax: 00 22 620972320; e-mail: bouyer@cirad.fr

G. p. gambiensis, i.e. a temperature of 23–26°C and a relative humidity (RH) of 70–81% (Challier, 1973; Rogers, 1979). *Glossina tachinoides* has optima of 28–32°C and 55–75% RH and its typical habitat is more open riparian vegetation, mainly shrubs (Gruvel, 1975; Laveissière, 1978; Rogers, 1979; Challier & Gouteux, 1980).

Detailed descriptions of the structure and floristic characteristics of typical riverine habitats are available (Nash, 1948; Buxton, 1955; Davies, 1967; Challier, 1973; Gruvel,

1975; Terrible, 1984). Morel (1983) described three ecotypes and phyto-sociological associations linked with riverine tsetse in Burkina Faso (Fig. 1): *G. p. gambiensis* is predominant in the Guinean riparian forest and *G. tachinoides* in the Sudanese type, both being abundant in the Sudano-Guinean type. However, the impact of disturbance was not described by Morel and although these tsetse species have proven their capacity to adapt to environmental changes (Baldry, 1970; de la Rocque *et al.*, 2001b), given

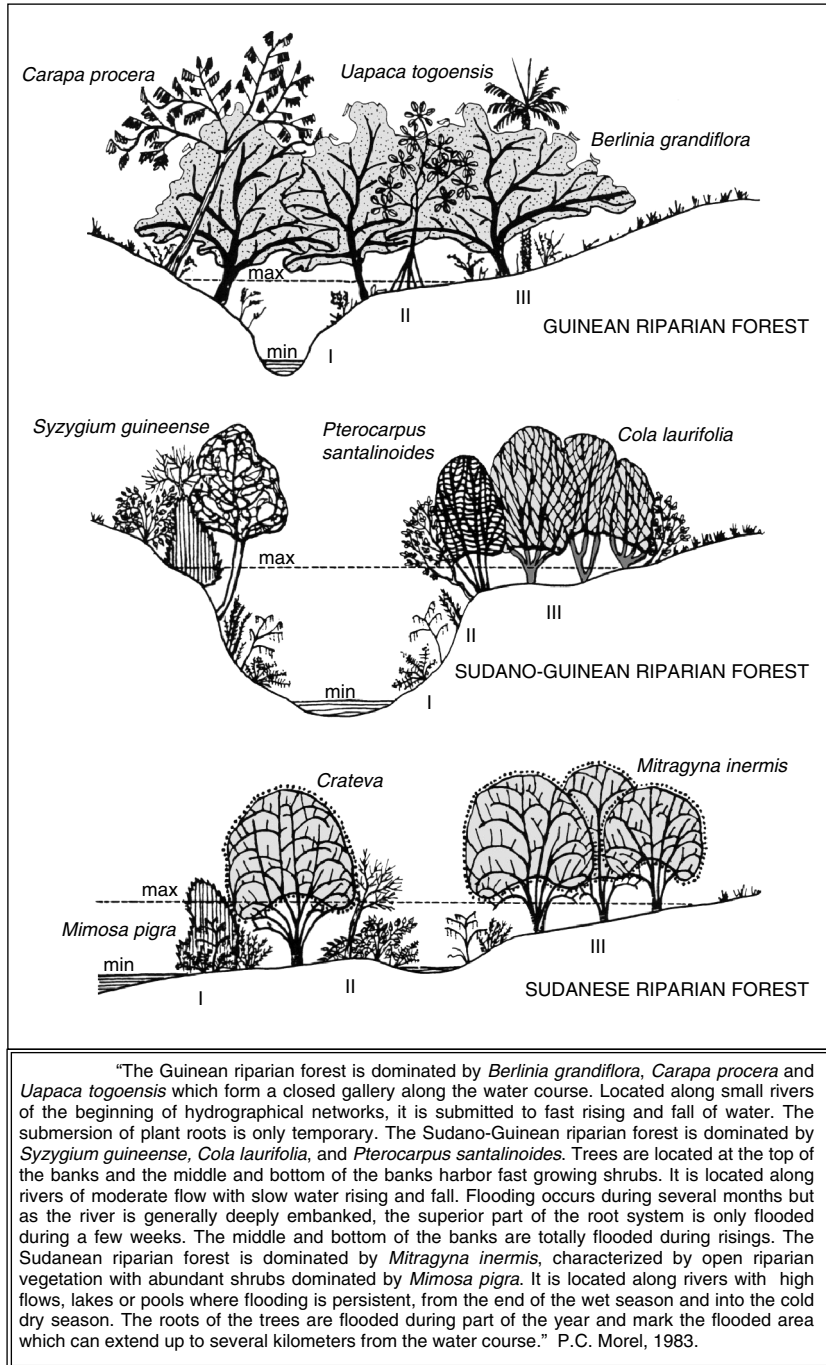


Fig. 1. The types of riparian forests and main associated species. The minimal (min) and maximal (max) lines represent the water levels during river rising and fall. Location of the three phyto-sociological statements achieved for each trap: next to the water course I, middle part of the banks II, top of the banks III. Drawing by P. C. Morel (Morel 1983).

the increased settlement and land use changes that have occurred, descriptions of the distribution of these species needs to be updated. Habitat descriptions are still of major concern for control protocols in the field. The aim of this work, therefore, was to describe the phyto-sociological associations related to riverine tsetse species in Burkina Faso and the effect of disturbance on their densities.

Materials and methods

The study area is located in the Mouhoun river basin, north of Bobo Dioulasso (11°10' N, 4°19' W), at the northern limit of the distribution of *G. p. gambiensis* and *G. tachinoides* in Burkina Faso. The part of the Mouhoun river under study crosses the Sudano-Guinean and Sudanese climatic zones, with average annual rainfall between 750 and 1050 mm (Aubréville, 1950) (Fig. 2). Ecological and entomological surveys were conducted during the 2002 hot dry season (March 5–May 16). Three types of area were studied along the Mouhoun river: the tributaries, the part of the river ascending to the Sourou dam, located at the extreme north, and the part descending from the dam. Each unit was then subdivided into equal lengths leading to seven sections of about 100 km long, numbered from I to VII, going downstream (Fig. 3). Ten per cent of each section was sampled, using standard biconical traps (Challier & Laveissière, 1973) 100–150 m apart, operated from 9.00 h to 16.30 h. The location of each trap was recorded using Global Positioning System (GPS). A total of 608 traps were then sampled along 70 km of river course (about 3 km each day). Tsetse flies were recorded by species by trap and used to calculate the apparent density per trap per day (ADT).

For each trapping site, three phyto-sociological censuses were made: first, next to the river (I, Fig. 1), second in the middle part of the bank (II), and third at the top of the bank (III). Only woody species were recorded, using a standard cover stratum grid in six classes (<1%, 1–5%, 5–25%, 25–50%, 50–75%, >75%). In addition, the proportion of the river covered by the forest was classified in five categories.

The predominant tree species were used to place the sites in the relevant class of vegetation types: Guinean, Sudano-Guinean or Sudanese, as described by Morel (1983) (Fig. 1). In addition, disturbance of each site was recorded as 'disturbed', 'in the course of disturbance' or 'undisturbed'. A Guinean association was described as 'undisturbed' when the tree cover (species higher than 2 m) was greater than 75%, 'disturbed' when less than 5% and 'in course of disturbance' when between these thresholds. Sudano-Guinean and Sudanese riparian forests were considered 'undisturbed' when the cover of the tree and shrub strata together were greater than 75%, 'disturbed' when less than 5% and 'in course of disturbance' between these thresholds.

For each vegetation association and disturbance level, the normality of the average tsetse densities was subjected to the Kolmogorov–Smirnov test (Conover, 1971). Densities were compared globally with the Kruskal–Wallis rank sum test (Hollander & Wolfe, 1973), then by pair using the Wilcoxon rank sum test (Hollander & Wolfe, 1973).

Results

Ecotype associations

In the Guinean type, the most frequent trees were *Berlinia grandiflora* (encountered in 71% of the sites) and

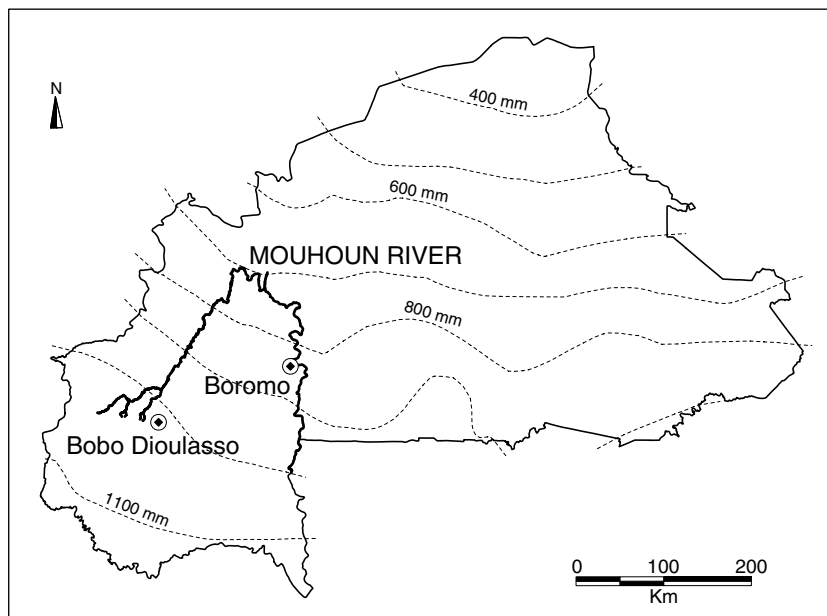


Fig. 2. Location of the study area, the Mouhoun river in Burkina-Faso and annual rainfall.

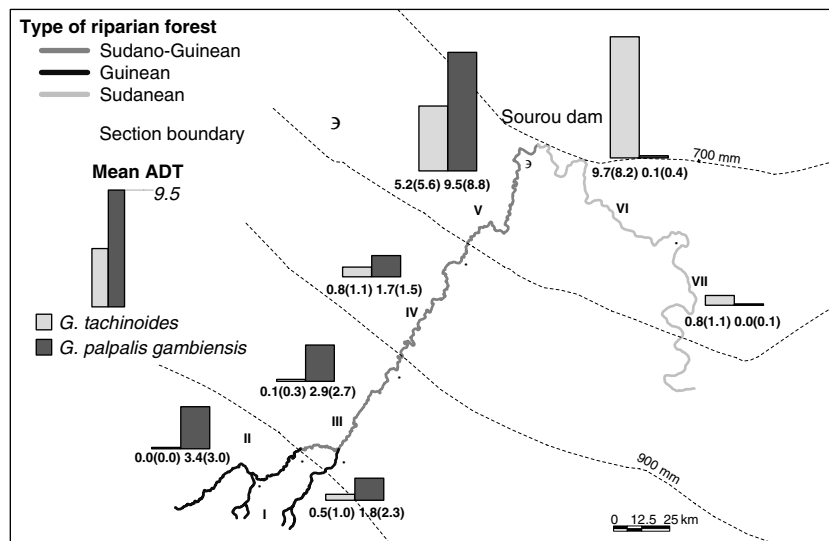


Fig. 3. Dominant type of riverine forests and average tsetse fly densities per trap per day in the selected sections of the river. ADT, apparent density per trap per day.

Pterocarpus santalinoides (56%) as trees and *Ficus capreifolia* (77%) as shrubs; in the Sudano-Guinean type, *Syzygium guineense* (82% of the sites), *Cola laurifolia* (72%) and *Pterocarpus santalinoides* (60%) as trees and *Mimosa pigra* (87%), *Sesbania sesban* (68%) and *Phyllanthus muellerianus* (67%) as shrubs; in the Sudanese type, *Pterocarpus santalinoides* (92%), *Acacia seyal* (81%), *Mitragyna inermis* (80%), *Rhus natalensis* (77%) as trees and *Mimosa pigra* (90%) and *Sesbania sesban* (57%) as shrubs. The percentages are not cumulative, since more than one species can be predominant in a census.

Forest distribution

A transition from Guinean to Sudano-Guinean and then Sudanese ecotype was observed (Table 1, Fig. 3) without clear relationship with annual rainfall. In section I, near the sources of the river, the Guinean type was exclusive (100% of the sites) and still dominant in section II, combined with the Sudano-Guinean type (33%). The Sudano-Guinean

type was then dominant in sections III, IV and V. The Sudanese type was recorded in section V (31%), dominant in section VI (85%) and exclusive in section VII (100%) (Table 1).

Contrasting river features were associated with the different vegetation types. For example, the average width of the river was 7.3 m [standard deviation (SD) \pm 4.4 m], 19.3 m (SD \pm 8.7 m) and 30.0 m (SD \pm 2.3 m) in, respectively, the Guinean, Sudano-Guinean and Sudanese type. As shown by the cover classes, the undisturbed Guinean type was mainly closed above the river (Table 2). The undisturbed Sudano-Guinean type was more often half-open and the undisturbed Sudanese type was open. For each type, the disturbance of the forest gallery was associated with a reduced river covering (Table 2).

Tsetse abundance

No relationship between annual rainfall and apparent densities of tsetse could be identified at the Mouhoun

Table 1. Distribution of the vegetation type and class of disturbance in the selected sections of river (number of trapping sites in brackets).

Type of forest	Disturbance level	River sections							Number of sites
		I	II	III	IV	V	VI	VII	
Guinean	Undisturbed	25% (22)	33% (29)						51
	Half-disturbed	64% (56)	36% (31)						87
	Disturbed	10% (9)							9
Sudano-Guinean	Undisturbed		20% (17)	14% (12)	15% (13)	55% (48)			90
	Half-disturbed		12% (10)	86% (75)	84% (73)	13% (11)	5% (4)		173
	Disturbed				1% (1)				1
Sudanese	Undisturbed					32% (28)	20% (17)	5% (4)	49
	Half-disturbed						66% (57)	64% (55)	112
	Disturbed						10% (9)	31% (27)	36

Table 2. Percentage of river covering in forest types and related class of disturbance.

Forest type	Disturbance level	River covering				
		0%	25%	50%	75%	100%
Guinean	Undisturbed			8%	29%	63%
	Half-disturbed	2%	22%	23%	32%	21%
	Disturbed	44%	22%	11%	11%	11%
Sudano-Guinean	Undisturbed	1%	60%	12%	19%	8%
	Half-disturbed	6%	61%	23%	8%	2%
	Disturbed		100%			
Sudanese	Undisturbed	12%	88%			
	Half-disturbed	53%	47%			
	Disturbed	81%	19%			

river basin scale (Fig. 3). Tsetse densities were even significantly higher in the driest sections (V and VI) ($P < 0.001$) where annual rainfall approximates 700 mm. In the Guinean-type habitat, the densities of *G. p. gambiensis* were moderately high and did not drop significantly with disturbance (Table 3). *Glossina tachinoides* was present at low densities, irrespective of disturbance. In the Sudano-Guinean habitat, the two tsetse species were abundant and their densities were negatively correlated with disturbance ($P < 0.001$). In the Sudanese-type habitat, *G. p. gambiensis* was recorded only in undisturbed sites and in high densities. The abundance of *G. tachinoides* was higher and similar in undisturbed sites and sites in course of disturbance. It dropped significantly in disturbed sites ($P < 0.001$). Finally, the highest densities of *G. p. gambiensis* (ADT of 9.5) were recorded in section V where the proportion of undisturbed Sudano-Guinean riparian forest was maximal (57%) (Fig. 3). The highest densities of *G. tachinoides* were observed in section VI (ADT of 9.7), dominated by the most conserved Sudanese riparian forest (20% of undisturbed sites).

Discussion

In the Mouhoun basin, the dynamics of the three riparian associations described concur with the descriptions given by Morel (1983). The Guinean riparian forest was located close to the sources of the hydrographic network and was mainly colonized by *G. p. gambiensis*. Further downstream,

this forest was progressively substituted by the Sudano-Guinean one, in which the two tsetse were present in similar densities. A few hundreds of kilometers further downstream, the Sudanese riparian forest became predominant, with associated populations of *G. tachinoides*.

It is usually considered that the abundance of riverine tsetse is not affected by the plant species present, but is more related to river width, water cover, and associated shade, temperature and humidity. However, recent work has demonstrated a strong sensitivity of three species of tsetse, *G. fuscipes fuscipes*, *G. brevipalpis* and *G. pallidipes*, to volatile plant secondary products and consequently it is possible that specific relationships may exist with particular ecotypes (Syed & Guerin, 2004). Interestingly, the highest tsetse densities for both tsetse species in the present study were recorded near the northern limit of their distribution (sections V and VI).

The plant species present are largely determined by the characteristics of the river (width, flow and deep embankment). *Pterocarpus santalinoides* was not considered as a good ecotype indicator, because it was abundant in all riparian forests, confirming the capacity of this species to withstand a wide range of hydrological conditions. *Mimosa pigra* and *S. sesban* were dominant shrubs in places where flooding is persistent, i.e. usually the lower parts of the banks. *Acacia seyal* and *M. inermis* are also found in large flooded areas around the river, forming swamp forests. *Acacia seyal* is even found around the pools of the Sahel. *Rhus natalensis* was recorded in the Sudanese ecotype, usually on the middle and upper parts of the banks,

Table 3. *Glossina palpalis gambiensis* and *G. tachinoides* apparent densities (average) and standard deviation (in brackets) in forest types and related class of disturbance.

Species	Forest type	Undisturbed	Half-disturbed	Disturbed
<i>G. palpalis gambiensis</i>	Guinean	2.5(2.8)	2.4 (2.6)	1.2 (1.5)
	Sudano-Guinean	6.7 (7.9)	2.8 (3.6)	1.0
	Sudanese	4.7 (7.3)	0.0 (0.2)	0.0 (0.0)
<i>G. tachinoides</i>	Guinean	0.2 (0.6)	0.4 (0.9)	0.4 (0.7)
	Sudano-Guinean	2.9 (4.9)	1.1 (2.9)	1.0
	Sudanese	5.4(6.2)	5.9(8.0)	1.9 (2.8)

which was not described by Morel. The same type of riparian forest may cross several eco-climatic patterns ranging from Guinean to Sahelian areas (Morel, 1983). This was also confirmed in the present study area where, for example, the Guinean habitat occurred on small tributaries with a permanent water supply and where annual rainfall ranges were 700–1000 mm.

In such savannah landscapes, the presence of river forest and the appropriate microclimatic conditions that it creates is the main limiting factor for riverine tsetse distribution. If preserved, forest gallery can harbour tsetse population even in arid landscapes. For example, the river forest of lake Tchad can provide shelter to *G. tachinoides* up to the Sahel area (Gruvel, 1974). However, in the Mouhoun basin, the impact of disturbance on tsetse densities depended on the vegetation type, which should be taken into consideration to predict tsetse densities. Other environmental parameters such as host availability are also important for tsetse (Challier, 1973; Gruvel, 1974).

The results obtained in the present work complement those conducted for the national and regional scales (Rogers *et al.*, 1996; Robinson *et al.*, 1997; Hendrickx *et al.*, 1999). Here, the method is adapted to predictions at a local scale but needs intensive field surveys. At this scale, annual rainfall was not correlated with fly densities. The results outline the predominant impact of the presence of riparian forests on riverine tsetse fly distribution and suggest that the dynamics of riverine ecotypes may be very different to that of the neighbouring savannah habitats, which is mainly related to macroclimatic factors.

Acknowledgements

This work was carried out with the support of a FSP project (French foreign ministry). Special thanks to the director general of CIRDES, Professor Abdoulaye Gouro for provision of excellent working conditions, to Félix Sanou, Willfried Yoni, Bila Cene, Adama Sana, Moïse Zoungrana and Boureima Sanou for their assistance during the field studies, and to Patrick Guerin and Sophie Thévenon for reading the manuscript.

References

- Aubréville, A. (1950) *Flore forestière soudano-guinéenne*. Société d'Éditions Géographiques Maritimes et Coloniales, Paris.
- Baldry, D.A.T. (1970) Observations on the peridomestic breeding behaviour and resting sites of *Glossina tachinoides* West. near Nsukka, East Central State, Nigeria. *Bulletin of Entomological Research*, **59**, 585–593.
- Buxton, P.A. (1955) *The Natural History of Tsetse Flies. An Account of the Biology of the Genus Glossina (Diptera)*. Lewis H.K. & Co Ltd, London, UK.
- Challier, A. (1973) *Écologie de Glossina palpalis gambiensis Vanderplank, 1949 (Diptera-Muscidae) en savane d'Afrique occidentale*. ORSTOM, Paris, France.
- Challier, A. & Gouteux, J.P. (1980) Ecology and epidemiological importance of *Glossina palpalis* in the Ivory Coast forest zone. *Insect Science and its Application*, **1**, 77–83.
- Challier, A. & Laveissière, C. (1973) Un nouveau piège pour la capture des glossines (*Glossina*: Diptera, Muscidae): description et essais sur le terrain. *Cahier ORSTOM, série Entomologie médicale et Parasitologie*, **10**, 251–262.
- Conover, W.J. (1971) *Practical Nonparametric Statistics*, pp. 295–301. John Wiley & Sons, New York.
- Davies, H. (1967) *Les Glossines dans le Nord-Sud-Nigeria*. Ibadan University Press, Maisons-Alfort, France.
- Gruvel, J. (1974) Contribution à l'étude écologique de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850 (Diptera, Muscidae) dans la réserve de Kalamaloué, vallée du Bas-Chari. *Paris, Université de Paris*, **VI**, 348.
- Gruvel, J. (1975) Données générales sur l'écologie de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850, dans la réserve de Kalamaloué, vallée du Bas -Chari. *Revue d'Élevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux*, **28**, 27–40.
- Hendrickx, G., Napala, A., Dao, B., Batawui, D., De Deken, R., Vermeilen, A. & Slingenbergh, J.H.W. (1999) A systematic approach to area-wide tsetse distribution and abundance maps. *Bulletin of Entomological Research*, **89**, 231–244.
- Hendrickx, G., Napala, A., Slingenbergh, J.H.W., De Deken, R., Vercruyse, J. & Rogers, D.J. (2000) The spatial patterns of trypanosomiasis predicted with the aid of satellite imagery. *Parasitology*, **120**, 121–134.
- Hollander, M. & Wolfe, D.A. (1973) *Non Parametric Statistical Inference*. John Wiley & Sons, New York.
- Hursey, B.S. & Slingenbergh, J. (1995) The tsetse fly and its effects on agriculture in sub-Saharan Africa. *Revue Mondiale de Zootechnie*, **84**, 67–73.
- Itard, J. (1986) *Les glossines ou mouches tsé-tsé*. IEMVT, Maisons Alfort.
- Itard, J., Cuisance, D. & Tacher, G. (2003) Trypanosomoses: Historique – Répartition géographique. *Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail. Europe et Régions chaudes*. Editions Tec et Doc and Editions Médicales internationales, Vol. 2, pp. 1607–1615. Lavoisier, Paris, France.
- Laveissière, C. (1978) Écologie de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850, en savane humide d'Afrique de l'Ouest. IV. Répartition des gîtes à pupes. *Cahiers ORSTOM, Série Entomologie Médicale et Parasitologie*, **15**, 339–346.
- Laveissière, C., Grébaut, P., Herder, S. & Penchenier, L. (2000) *Les glossines vectrices de la Trypanosomiase humaine africaine*. IRD and OCEAC, Yaoundé, Cameroun.
- Morel, P.C. (1983) *Guide pour la détermination des arbres et des arbustes dans les savanes Ouest-Africaines*. IEMVT, Maisons-Alfort, France.
- Nash, T.A.M. (1948) *Tsetse Flies in British West Africa*. HMSO, London, U.K.
- Robinson, T., Rogers, D. & Brian, W. (1997) Mapping tsetse habitat suitability in the common fly belt of Southern Africa using multivariate analysis of climate and remotely sensed vegetation data. *Medical and Veterinary Entomology*, **11**, 235–245.
- de la Rocque, S., Michel, J. F., Cuisance, D., De Wispeleare, G., Solano, P., Augusseau, X., Arnaud, M. & Guillobez, S. (2001a) *Du satellite au microsatellite. Le risque trypanosomien. Une approche globale pour une décision locale*. CIRAD, Montpellier, France.
- de la Rocque, S., Augusseau, X., Guillobez, S., Michel, V., De Wispeleare, G., Bauer, B. & Cuisance, D. (2001b) The changing distribution of two riverine tsetse flies over 15 years in an area increasingly occupied by agriculture in Burkina Faso. *Bulletin of Entomological Research*, **91**, 157–166.

- Rogers, D.J. (1979) Tsetse population dynamics and distribution: a new analytical approach. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 825–849.
- Rogers, D.J., Hay, S.I. & Packer, M.J. (1996) Predicting the distribution of tsetse flies in West Africa using temporal Fourier-processed meteorological-satellite data. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **90**, 225–241.
- Shaw, A.P.M. (2003) *Economic Guidelines for Strategic Planning of Tsetse and Trypanosomiasis Control in West Africa*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Syed, Z. & Guerin, P.M. (2004) Tsetse flies are attracted to the invasive plant *Lantana camara*. *Journal of Insect Physiology*, **50**, 43–50.
- Terrible, M. (1984) *Essai sur l'écologie et la sociologie d'arbres et arbustes de Haute Volta*. Librairie de la Savane, Bobo-Dioulasso.

Accepted 6 August 2005

Au niveau du bassin du Mouhoun, la distribution de *G. palpalis gambiensis* et *G. tachinoides* dépend moins de facteurs macroclimatiques (pluviométrie annuelle) que du type de cordon ripicole et de son niveau de dégradation. Ainsi, les densités les plus importantes des deux espèces ont ainsi été relevées dans les parties les plus sèches du bassin (<800mm de pluviométrie annuelle), au nord de la zone. La théorie présentée par P.C. Morel concernant l'association entre les principaux types de galeries forestières et ces deux espèces de glossines a donc été confirmée au détriment de l'approche utilisée pour analyser la distribution des glossines de savane. Le type de cordon ripicole (naturel) conditionne l'espèce de glossine dominante et ce type ne dépend que du temps d'inondation des racines et des parties aériennes des plantes riveraines et donc du régime hydrographique et non pas des conditions macroclimatiques. La réalisation de plus de 2000 relevés phytosociologiques de terrain a abouti à la définition phytosociologique de 3 niveaux de dégradation associés à des variations de densité des glossines. Le cordon ripicole guinéen se trouve en début de réseau hydrographique (fig. 18), près des sources, et *G. p. gambiensis* y est dominante, même si les densités sont inférieures à celles rencontrées au Nord du bassin. Cet écotype, constitué de galeries fermées dominées par *Berlinia grandiflora* et soumises à des inondations de courte durée, résiste bien à l'anthropisation des paysages péri-riverains et sa dégradation n'affecte les tsé-tsé que si elle est très importante, favorisant alors *G. tachinoides* qui profite du développement de buissons tels que *Mimosa pigra* et *Ficus capreifolia*. Le cordon ripicole soudanien (fig. 18) se situe en fin de réseau hydrographique, sur les grosses rivières et fleuves de plus de 30m de large et subit des inondations longues (>3mois). Cordon ouvert, sa végétation arbustive à *M. pigra* favorise *G. tachinoides* qui en est l'espèce dominante. Sa dégradation n'entraîne une réduction des densités de glossines que si elle est importante. Le cordon ripicole soudano-guinéen (fig. 18), en milieu de réseau hydrographique, présente des caractéristiques intermédiaires. L'arbre *Syzygium guineense* et le buisson *F. capraefolia* en sont des espèces caractéristiques et les deux espèces de glossines y co-dominent. Sa dégradation est associée à une réduction des densités des deux espèces.

L'association démontrée entre dégradation du cours d'eau et densités de glossines est imparfaite, l'auto-corrélation spatiale (pouvant être définie comme la relation entre les valeurs d'une variable chez un individu et ses valeurs chez ses voisins) entre densités apparentes n'ayant pas été prise en compte dans cette première publication. L'association démontrée est cependant bien réelle et d'autant plus forte qu'elle s'est révélée significative malgré cela. En effet, l'auto-corrélation spatiale, principalement liée à la dispersion des glossines, a tendance à masquer l'impact de la dégradation du cordon, les glossines piégées dans un site dégradé pouvant provenir d'un cordon conservé proche. Nous nous proposons d'approfondir cet aspect dans la section suivante où il a été pris en compte dans la définition des zones à risque.



Fig. 18. Différents types de galeries forestières (écotypes guinéen, soudano-guinéen et soudanien de haut en bas), habitats des glossines riveraines du bassin du Mouhoun rencontrés d'amont en aval, dans un état considéré comme conservé (à gauche) et dégradé (à droite).

4.1.2. Microdistribution des glossines et auto-corrélation spatiale des densités apparentes

L'analyse des résultats obtenus lors des enquêtes entomologiques réalisées au niveau du Mouhoun fait apparaître une répartition spatiale en agrégats pour les deux espèces de glossines riveraines sur l'ensemble des zones enquêtées (7 zones correspondant à 609 pièges). En effet, si m représente la moyenne des densités apparentes dans un piège et α son écart-type, $\left(\frac{\alpha^2}{m}\right)$ est supérieur à 1 dans 11 cas sur 13, ce résultat étant significatif dans 10 cas sur 13

($p < 0.05$) : $\left(\frac{\alpha^2}{m}\right) - 1 > 2\sqrt{\frac{2n}{(n-1)^2}}$ (Dajoz 2000), n représentant le nombre de pièges. Les

populations où cette distribution n'est pas mise en évidence correspondent à des effectifs très faibles. Toutefois, appartenant aux mêmes espèces, il est probable qu'elles observent la même distribution agrégée (tab. 2).

Section	n	<i>G. tachinoides</i>				<i>G. palpalis gambiensis</i>				$2\sqrt{\frac{2n}{(n-1)^2}}$
		m	α^2	$\left(\frac{\alpha^2}{m}\right)$	$\left(\frac{\alpha^2}{m}\right) - 1$	m	α^2	$\left(\frac{\alpha^2}{m}\right)$	$\left(\frac{\alpha^2}{m}\right) - 1$	
I	87	0.54	1.04	1.93	0.93*	1.75	5.10	2.92	1.92*	0.31
II	87	0	0			3.41	8.90	2.61	1.61*	0.31
III	87	0.78	0.89	1.14	0.14	1.72	2.31	1.34	0.34*	0.31
IV	87	0.09	0.08	0.92	-0.08	2.89	7.10	2.46	1.46*	0.31
V	87	5.15	30.94	6.01	5.01*	9.47	77.23	8.15	7.15*	0.31
VI	87	9.74	66.66	6.85	5.85*	0.09	0.13	1.42	0.42*	0.31
VII	86	0.79	1.20	1.52	0.52*	0.01	0.01	1	0	0.31

Tab. 2. Moyennes (m) et variances (α^2) des densités apparentes par piège et par jours de *G. palpalis gambiensis* et *G. tachinoides* au niveau de sept zones de piégeage du bassin du Mouhoun. n représente le nombre de pièges par zone (*, $p < 0.05$). Les sections présentées sont les mêmes que dans la publication précédente.

Le groupement des individus d'une même espèce peut avoir des effets positifs sur la reproduction, en facilitant la rencontre des sexes quand la densité des glossines est très faible, mais il augmente aussi les facteurs de mortalité densité dépendants. Cela nous conduit à rechercher les variations caractéristiques du milieu qui conduisent à cette agrégation, qui ont une importance épidémiologique considérable.

Le graphique suivant (fig. 19) présente la corrélation entre abondance des végétaux ligneux (note d'abondance) et densités de glossines, le long de trois kilomètres de rivière permanente bordée par un cordon guinéen au niveau de la forêt de Dinderesso (zone I), où *G. p. gambiensis* prédomine. 30 pièges ont été posés à 100 m d'intervalle les uns des autres. Au niveau de chaque piège, toutes les espèces ligneuses sont relevées en terme de strate et d'abondance. La somme des abondances des buissons (strate \leq V) est comparée à la DAP de *G. p. gambiensis* (fig. 19). En cordon guinéen, la densité de la strate arborée est positivement corrélée au niveau de conservation de la galerie, qui est complètement fermée lorsqu'elle est conservée. Inversement, toute dégradation de la strate arborée se traduit par le développement de la strate arbustive qui profite de la pénétration de la lumière dans la galerie.

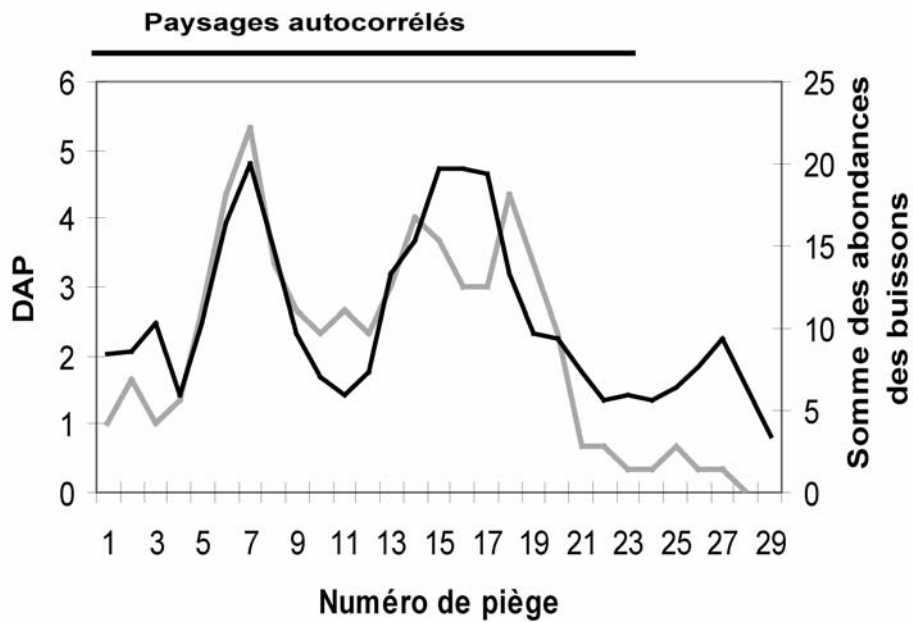


Fig. 19. Effet de l'abondance des buissons (trait noir) sur la densité apparente de *G. p. gambiensis* (trait gris). La barre verticale noire au dessus du graphique indique les paysages qui seraient regroupés par intégration d'une auto-corrélation spatiale de 600m. Les pièges sont espacés de 100m.

On remarque que les DAP sont positivement corrélées à la dégradation de la galerie (coefficient de corrélation > 0.99) ce qui peut paraître étonnant. En réalité, celle-ci est engendrée par la fréquentation de la rivière par les hôtes (hommes et bovins) et cette répartition ne pourrait être observée si une partie de la galerie n'était pas conservée. On met ici en évidence la notion d'ambit : le piège, qui joue le rôle d'hôte de substitution, est plus efficace dans les sites de chasse, ce qui ne veut pas dire que ces sites sont plus favorables aux glossines. D'un point de vue épidémiologique, une telle distribution engendrera probablement un risque trypanosomien constant sur cette portion de galerie, les hôtes utilisant la rivière au niveau des zones dégagées. Le calcul de l'auto-corrélation spatiale entre les DAP sur cette section de rivière donne une auto-corrélation spatiale significative jusqu'à 600m (test de Moran, seuil de 0.05, voir description de la méthodologie dans la seconde publication). L'intégration de cette auto-corrélation spatiale placerait les pièges 1 à 24 (voir figure 19) dans le même paysage, alors que les derniers passeraient dans un paysage moins dangereux, ceux-ci étant localisés trop loin de la zone favorable. Il est à noter que la distance de 600m correspond précisément à la zone estimée dangereuse à la lisière d'une forêt pour *G. palpalis palpalis* (Buxton 1955).

Dans ce second exemple, celui de la section VI, correspondant à une des sections de rivière étudiée dans la seconde publication (voir carte dans cette publication), la distribution des densités apparentes de *G. tachinoides* est juxtaposée aux paysages identifiés par télédétection, respectivement une forêt classée (sur les deux rives) suivie d'une zone de lisière correspondant à une forêt classée sur une seule des deux rives puis d'une zone agro-pastorale (fig. 20).

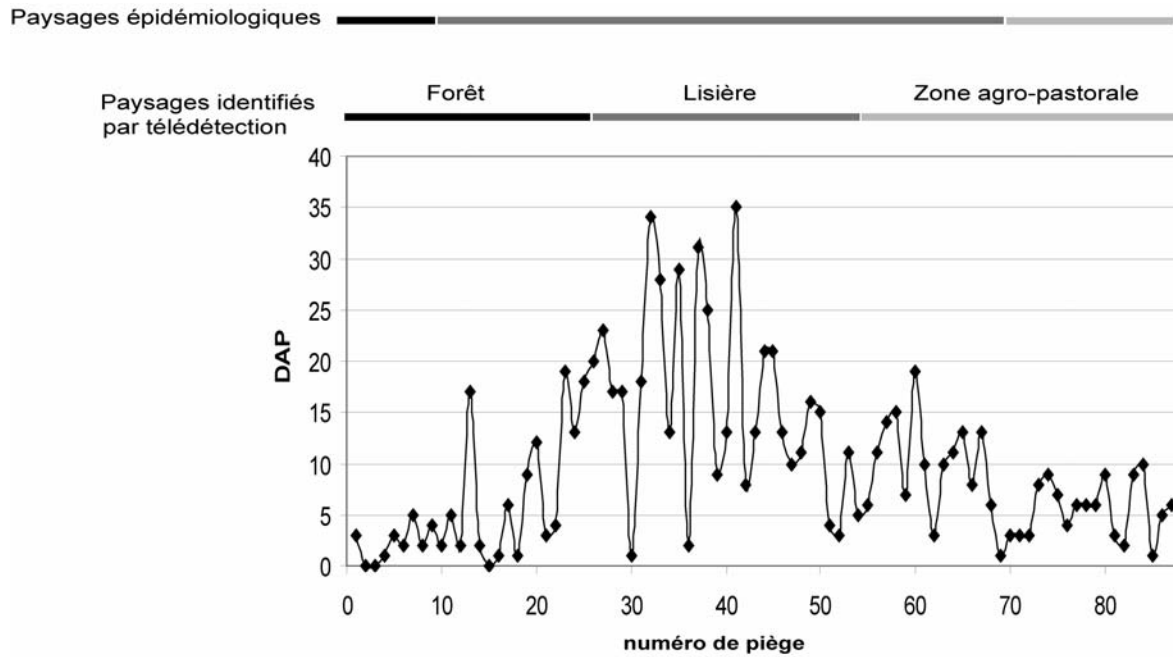


Fig. 20. Distribution des densités apparentes de *G. tachinoides* dans 88 pièges espacés de 100m le long d'une rivière bordée par un cordon ripicole soudanien (zone VI). Les lignes en haut du graphique indiquent les types de paysages identifiés par télédétection et les paysages épidémiologiques construits par intégration de l'auto-corrélation spatiale (1600m).

On constate que dans ce cordon ripicole soudanien où *G. tachinoides* est l'espèce dominante, les densités apparentes sont maximales dans la zone de lisière où les glossines trouvent à la fois gîtes de pupaison et hôtes en abondance (aires de chasse). Cependant, les DAP sont également élevées autour de cette zone de lisière en raison des capacités de dispersion des glossines et la spatialisation du risque nécessite de prendre ce phénomène en compte. L'auto-corrélation spatiale des DAP est significative jusqu'à 1600m (test de Moran, $p < 0.05$). Les paysages épidémiologiques sont alors construits par intégration de cette distance des paysages les moins dangereux aux paysages les plus dangereux. Encore une fois, le calcul de l'auto-corrélation, qui dépend à la fois de la structure du paysage et des capacités de dispersion des mouches est un outil commode de construction des paysages à risque. Cet effet de lisière est également décrit pour *G. p. palpalis* et la THA en zone forestière ivoirienne (Gouteux and Challier 1979).

En conclusion de cette section (4. 1.), nous retiendrons que :

- le type de cordon ripicole conditionne l'espèce de glossine dominante et que sa dégradation est corrélée à une réduction des densités de glossines ;
- la distribution spatiale des glossines est agrégée et son analyse implique donc l'utilisation de tests non-paramétriques ;
- les capacités de dispersion des glossines doivent être prises en compte dans la construction des paysages épidémiologiques par intégration de l'auto-corrélation spatiale ;
- l'effet « lisière » est très important à prendre en compte.

Ces principes ont été pris en compte dans la publication suivante qui concerne la branche descendante du Mouhoun où l'écotype riverain dominant est soudanien et l'espèce de glossine dominante *G. tachinoides*.

4.2. Spatialisation du risque trypanosomien

4.2.1. Exemple de la branche Est du Mouhoun

Bouyer, J., L. Guerrini, M. Desquesnes, S. de la Rocque and D. Cuisance. 2006. Mapping African Animal Trypanosomosis risk from the sky. *Veterinary Research* 37(5): 633–645.

Mapping African Animal Trypanosomosis risk from the sky

Jérémy BOUYER^{a,b*}, Laure GUERRINI^{a,b}, Marc DESQUESNES^a,
Stéphane de la ROCQUE^a, Dominique CUISANCE^c

^a Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement,
Département élevage et médecine vétérinaire, Montpellier, France

^b Centre international de recherche-développement sur l'élevage en zone subhumide,
Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

^c Conseil général vétérinaire, 25 rue de Vaugirard, 75732 Paris Cedex 15, France

(Received 27 September 2005; accepted 28 February 2006)

Abstract – In Burkina Faso, African Animal Trypanosomosis (AAT) is still a major hindrance to cattle breeding, especially in the Mouhoun river basin, which was identified as a priority area for tsetse control. The attempt of the present work was to assess the abundance of tsetse flies and AAT risk using remote sensing coupled to field environmental data, along a Mouhoun river section of 234 km long, harbouring an open riverine forest where *G. tachinoides* Westwood is the predominant tsetse species. The water course was classified into three epidemiological landscapes, corresponding to a “disturbed”, “natural” and finally “border” vegetal formation at the interface of the two formers. Using the mean number of infected flies by trap and by day as a risk indicator, the border landscape was found to be 5.4 (1.3–12.0) and 15.8 (4.7–41.6) times more risky than the natural and disturbed ones respectively. These results led to propose that a campaign against tsetse, undertaken by a development project called PAEOB (Projet d'Appui à l'Élevage dans l'Ouest du Burkina Faso), should be focussed on only 34% of the hydrographic network.

tsetse / African Animal Trypanosomosis / risk assessment / remote sensing

1. INTRODUCTION

In most sub-Saharan West-African countries infected by tsetse flies, African Animal Trypanosomosis (AAT) is considered to be one of the main pathological constraints to cattle breeding [26, 28, 39, 40]. Tsetse flies are also cyclic vectors of sleeping sickness in humans. In line with the willingness of most African countries to solve the problem, a set of criteria/guidelines for joint inter-

national action against tsetse-transmitted trypanosomosis was recently developed based on the concept of area-wide integrated pest management¹ [24]. Priority areas for control were defined through entomological and epidemiological studies, which revealed variable situations and the need for diverse and integrated intervention tools.

¹ Vreysen M., Robinson A.S., Hendrich J. (Eds.), Area-wide control of insect pests: from research to field implementation, Springer, Dordrecht, The Netherlands (in press).

* Corresponding author: bouyer@cirad.fr

The prediction of the presence or abundance of tsetse flies using remote sensing coupled to field environmental data has become a priority. Based on statistical procedures and GIS (Geographical Information Systems) simulations, it has led to the development of very useful decision making tools at various levels (from local to regional) [16, 22, 36–38], confirming the potential of this approach. While an increase in agricultural activity is generally associated to a decrease in savanna tsetse species densities, the response of riverine tsetse species to human-driven changes is more varied. In West Africa, the presence of suitable riverine vegetation may be the main factor determining their presence and abundance [5, 14, 15, 34].

The Mouhoun river basin, in Burkina Faso, was identified as a priority area for tsetse control² because of the high potential impact of trypanosomiasis on cattle breeding and the vulnerability of riverine tsetse populations in this area, which has mosaic landscapes with topographic and agro-climatic divisions [24]. A recent study of the riverine vegetation permitted the division of the river into three major ecological sections: the tributaries, harbouring mainly a Guinean gallery forest, the western branch, harbouring a Sudano-Guinean gallery forest, and the eastern branch, harbouring a Sudanese gallery forest [5]. Two riverine tsetse species, *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank 1949 (Diptera, Glossinidae) and *G. tachinoides* Westwood 1850, are still present in quite high densities and continue to transmit African trypanosomiasis, however, *G. morsitans submorsitans* Newstead 1910 was not captured, although it was present

in the area twenty years ago³. This disappearance may be multifactorial (increase in human density, decrease in wild fauna densities and disturbance of Savannah Woodlands). The type of riverine vegetation determined the dominant species; *G. palpalis gambiensis* was dominant in closed formations while *G. tachinoides* was dominant in the open galleries.

The aim of the present work was to assess tsetse fly densities and trypanosomiasis risk levels in the various peri-riverine landscapes of the eastern branch of the Mouhoun using remote sensing data. This river section was first studied because of the greater dominance of *G. tachinoides* over *G. palpalis gambiensis*, which simplifies the understanding of tsetse distribution factors.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Context and location of the study

Recently, human-driven changes of peri-riverine landscapes (under cropping and cattle grazing), studied by remote sensing, were associated with a decrease in riverine tsetse fly densities and an increase in cattle density subjected to trypanosomiasis risk in Burkina Faso [15, 16]. In particular, crop densities in 600 m buffers around the river course and their proximity to the river, measured from SPOT images, could be positively correlated to the disturbance of the gallery forests, with a negative impact on tsetse densities. Crop densities were also positively correlated to cattle densities. The aim of the present study was to validate these remote sensing indicators and assess riverine tsetse fly densities and trypanosomiasis risk at a basin scale. The study area is located in

² IAEA/FAO, Workshop on strategic planning of area-wide tsetse and trypanosomiasis control in West Africa, IAEA, Ouagadougou, Burkina Faso, 2001.

³ Cuisance D., Politzar H., Recherche de gîtes d'expérience : suite de la prospection sur la Volta noire, CIRDES, Bobo Dioulasso, 1975.

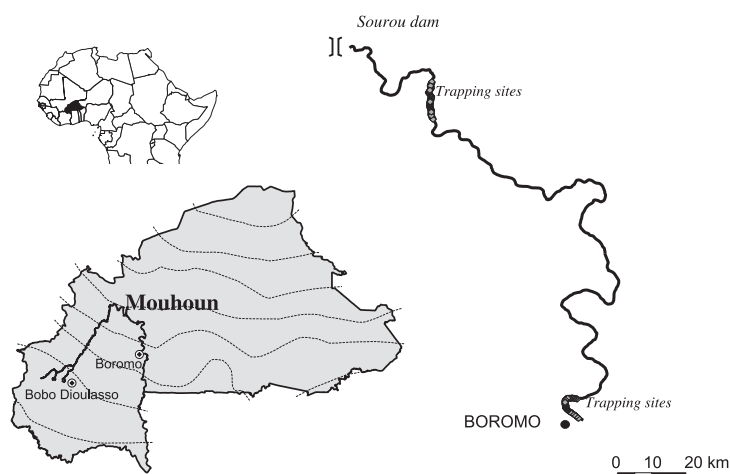


Figure 1. Location of the trapping sites on the eastern branch of the Mouhoun river, Burkina Faso.

the Mouhoun river basin, north of Bobo Dioulasso. In the present paper, the part of the Mouhoun river under study is called the eastern branch, extending from the Sourou dam ($3^{\circ} 26' \text{ W}$, $12^{\circ} 44' \text{ N}$) at the extreme north of the river to Boromo ($2^{\circ} 55' \text{ W}$, $11^{\circ} 44' \text{ N}$), a town located between Bobo Dioulasso and Ouagadougou. It covers a total of 234 km of river course roughly oriented from the south to north (Fig. 1). In this section, where the Sudanese gallery forest occurs, *G. tachinoides* is the dominant tsetse species encountered and the disturbance level of the gallery has been negatively correlated to tsetse densities [5].

2.2. Entomological and parasitological surveys

Entomological surveys were conducted during the 2002 hot dry season (March for the eastern branch) [5]. Ten percent of the river course was sampled, using standardised biconic traps [7] 100–150 m apart, operated from 9.00 h to 16.30 h. The 173 trap locations were recorded using GPS. Tsetse flies were recorded by species by trap (Apparent Density per Trap and per

day or ADT) and sampled for dissection in the field. The proboscis, salivary glands, and mid-gut of part of the flies were directly examined using microscopes in the field. When at least one of these three organs in a fly was infected, all three were stored in distilled water kept at -20°C and analysed by PCR to determine the species of trypanosome involved with monospecific primers of *Trypanosoma vivax*, *T. brucei* sensu lato and *T. congolense* savannah type [17, 31]. The proboscis of the other dissected flies were stored under the same conditions and analysed by PCR. In the following, only the mature infections, i.e. those of the proboscis, were considered to calculate the fly mature infection rates. In addition, the physiologic ages of some of the female *G. tachinoides* were determined by dissection of the ovary glands.

2.3. Ecological surveys

The riverine forest of each trapping site had been previously classed into three disturbance levels using phyto-sociological statements [5]. In addition, a semi-quantitative note of abundance

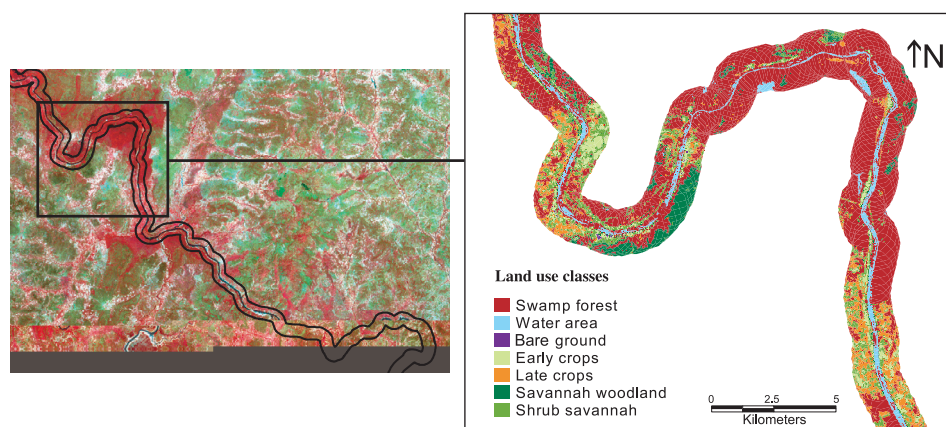


Figure 2. Three Landsat channel compositions (TM4, TM3, TM2) and associated supervised classification of a 1000 m buffer section, Mouhoun eastern branch, Burkina Faso.

(0, absence, 1, low, 2, medium, and 3, high) was attributed to each trapping site for domestic (small ruminants, pigs, and cattle) and natural hosts (reptiles and wild ruminants). The notes were attributed by using direct and footprint observations, and by interrogating a native guide.

During the entomological surveys, three entomological landscapes were identified in the field (protected forest, border of a protected forest, and cultivated and grazed areas) and were registered in all trap locations.

2.4. Remote sensing treatments

Two Landsat 7 thematic mapper (TM) images from October 1999 were needed to cover the eastern branch area. The river course was digitised from landsat images using Mapinfo 7.0 software. A buffer of 1 km width was extracted along the river course and submitted to a supervised classification (ENVI software) from a three channel composition (TM4, TM3, TM2), identifying seven land-use classes (Fig. 2). Standard nomenclature of African vegetation types was used to describe these land-use classes [4].

2.5. Statistics

The riverine forests are too small (< 10 m) to be seen on a Landsat scene. Thus, the classification of the river course relies on the analysis of the neighbouring pixels. Similar methods are used in soil studies [29].

The aim of the following landscape classification method was to discriminate clusters corresponding to the three entomological landscapes described above (forest, border and disturbed) using the seven vegetal units obtained from the supervised classification in the pixels neighbouring the river course. First, 920 points, each separated by about 300 m, were randomly generated all along the length of the river (Mapinfo software) from which 116 could be classed into these three landscapes using field data (Fig. 3). Among these 116 sites, 28, separated from each other by more than 1 km, were used as learning sites and the 88 remaining sites were used to validate the results.

The 920 random points were always analysed together to identify clusters of similar neighbouring (Fig. 4). The areas of each land-use unit were calculated in buffers of 200, 500 and 1000 m around

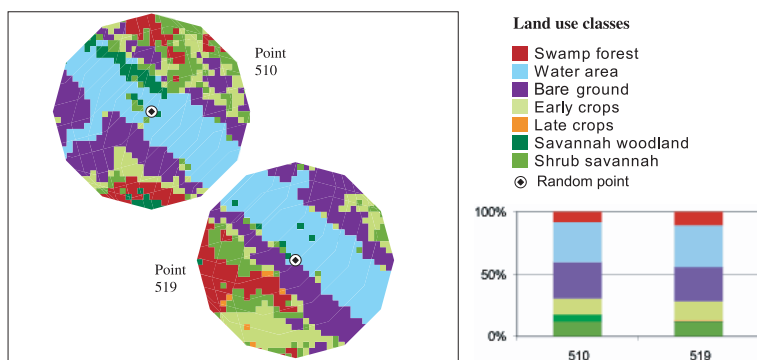


Figure 3. Percentages of seven vegetal units obtained from supervised classification in 500 m buffers around two points randomly generated along the river course.

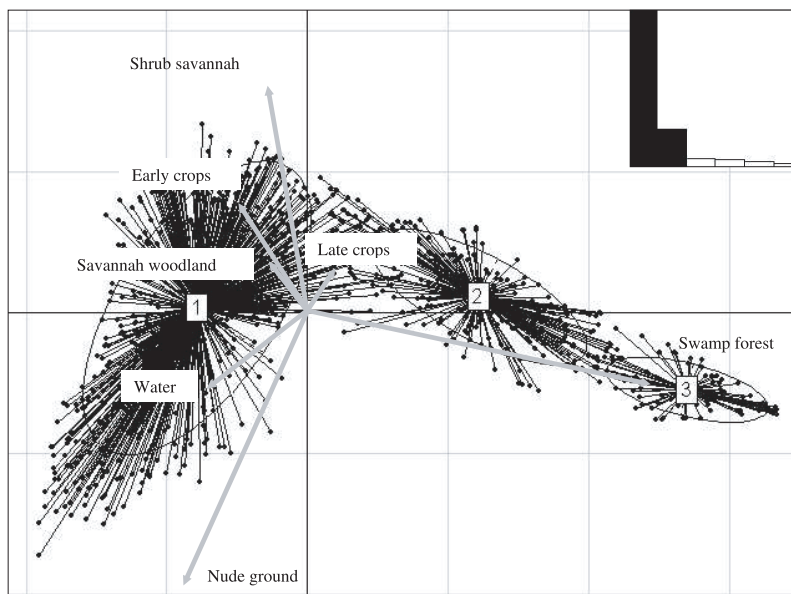


Figure 4. Projection of three distance groups and associated variables (Land use classes areas in 500 m buffers around the river course) on the first Principal Component Analysis plan: Groups 1, 2, 3 represent disturbed, half-disturbed and natural landscapes respectively.

each point and they were reported to the total areas of the buffers to obtain the percentages of each vegetal unit (Fig. 3). Centred but not scaled principal component analysis (PCA) was carried out using the land-use class areas in these buffers as variables for the three buffer sizes (R software,

ADE4 package). Euclidian distances between the river points were calculated between all 920 river sites, either from the land-use class areas in the buffers or from their coordinates on the two principal axes. Hierarchical cluster analysis was then carried out with the complete

Table I. Results of the Moran test applied on tsetse apparent densities with 11 neighbouring matrixes corresponding to various distance ranges.

Distance range (m)	Statistic	<i>p</i> -value
0–200	0.4180	0.0010
200–400	0.4297	0.0010
400–600	0.3723	0.0010
600–800	0.4542	0.0010
800–1000	0.3958	0.0010
1000–1200	0.3374	0.0010
1200–1400	0.2251	0.0109
1400–1600	0.1861	0.0259
1600–1800	0.1304	0.0859
1800–2000	0.0643	0.1868
2000–2200	–0.1115	0.8432

agglomeration method [30] using the *mva* package (R software).

The autocorrelation of tsetse fly densities between traps was investigated using the Moran I test under the assumption of randomisation [2, 3, 9], applied on neighbouring matrixes, generated with 200 m distance ranges along the river course, from 0 to 2 200 m. The autocorrelation was then controlled with a permutation test for Moran I statistic, which makes no assumption on the distribution of the variable in the population [9]. The rows and columns of neighbouring matrixes correspond to the trap numbers. They are symmetrical and filled with “1” or “0” indicating if the trap in a column is a neighbour or not of the trap in a row within the selected distance range. The same pond was given to all the neighbours of a given trap to obtain row standardised spatial weight matrixes [8]. Eleven matrixes of neighbors (traps) were thus analysed (Tab. I) with the *spdep* package (R software).

For each epidemiological landscape, the normality of tsetse apparent densities and physiologic age distributions was tested

using the Kolmogorov-Smirnov test [10]. Since the distributions of apparent densities were not normal, they were compared altogether using a Kruskal-Wallis rank sum test [25] and then by pairs using the Steel-type non parametric multiple comparisons test (*npmc* package) [33]. Fly infection rates were compared using the Khi square test with Yates continuity correction [35]. The distributions of physiologic ages were normal and their means were thus compared with the Student *t*-Test with Welch modification to the degrees of freedom, after comparison of their variances with the F test. All the statistical analysis were computed with R statistical software [27].

The mean number of infectious flies by trap and by day is considered to be proportional to the vectorial capacity, a risk indicator of disease transmission corresponding to the number of infectious bites by time unit potentially produced by a single host threw the vector population [41]. The relative risks and their confidence intervals represented by the ratio of mean numbers of infectious flies by trap and by day were obtained from bootstrapping in the ADT distributions and from dissected fly samples from each landscape, assuming spatial homogeneity within a given epidemiological landscape (10 000 Monte Carlo simulations, @risk software).

Confidence intervals were calculated for a risk α of 5% [18].

3. RESULTS

3.1. From remote sensing landscapes to epidemiological landscapes

Seven land-use classes were identified in the peri-riverine buffers (Figs. 2 and 3). Swamp forests were dominated by *Acacia seyal*, *Mitragyna inermis*, and *Mimosa pigra*. Savannah woodlands were dominated by *Butyrospermum paradoxum* and *Terminalia laxiflora*. Shrub savannahs were

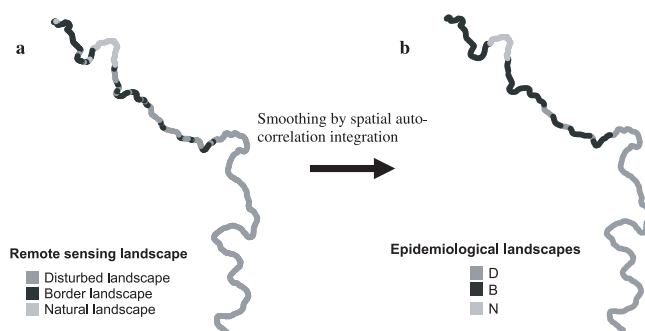


Figure 5. Distribution of remote sensing (a) and epidemiological (b) landscapes along the river course.

dominated by *Combretum* spp. and *Guiera senegalensis*. Two types of crops could be identified according to the timing of their implementation – early or late during the rainy season – both representing cereals (corn, millet, sorghum) or cotton crops. Bare ground comprised already harvested fields and eroded areas. The final class comprised water areas.

The hierarchical cluster analysis, applied either to the areas of the land-use classes in the 500 m buffers or to their coordinates on the two first principal axes of the PCA (same result), gave the best match between entomological and remote sensing landscapes (93% of the 28 study sites). Among the 88 validation sites, there was a 90% match between entomological and remote sensing landscapes. The remote sensing landscapes were projected on the first plan of the PCA (Fig. 4), to qualitatively control their relationship to the variables (land use classes in the 500 m buffers). Among the 920 random locations along the river course, 87% of the variance was explained by the first two principal axes of the PCA. Swamp forest and bare ground units had the highest contribution to the first plan. These two variables were negatively correlated. The early crop unit was also negatively correlated to the swamp forest unit. The first remote sensing landscape (group 1, Fig. 4), called “disturbed”,

corresponded to fully cultivated or grazed areas where protected forests were either nearly absent or not respected on both river banks. The second (group 2, Fig. 4), called “border landscape”, was a mixed formation, corresponding to forest borders or respected protected areas on only one bank of the river. Finally, the third (group 3, Fig. 4), called “natural landscape”, harboured mainly swamp forest and corresponded to respected protected areas on both river banks.

Fly densities were found to be auto-correlated up to the distance range of 1400 to 1600 m (Moran I test, Tab. I, $p < 0.05$). Thus, fly densities and infection rates between two adjacent remote sensing landscapes could not be considered independent. Natural and disturbed landscapes were always separated by half-disturbed landscapes (Fig. 5a). To take auto-correlation into account and obtain independent epidemiological landscapes, this transition landscape was merged to 1600 m of adjacent natural and disturbed landscapes to create the first epidemiological landscape, coded B (for border). The residual natural landscapes constituted a second epidemiological landscape, coded N (for natural). Finally, the residual disturbed landscape formed a third epidemiological landscape, coded D (for disturbed). In the following discussion, only

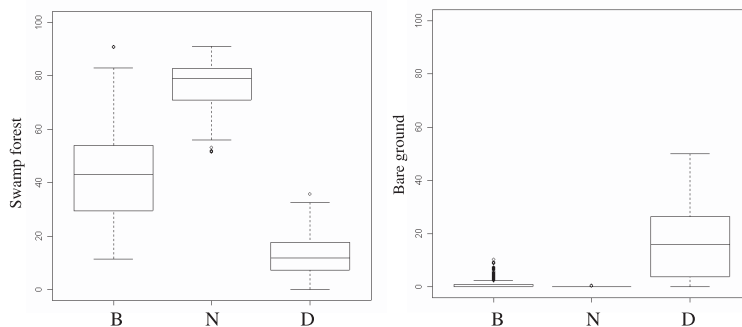


Figure 6. Boxplots of swamp forest and bare ground area percentages in the 500 m buffers around the river course, by epidemiological landscape.

these independent epidemiological landscapes are considered (Fig. 5b).

3.2. Characterisation of the epidemiological landscapes

Landscapes B, N, and D respectively represented 34, 7, and 59% of the total river length (Fig. 5b).

The swamp forest unit represented 43 (s.d. 17), 77 (s.d. 10), and 13 (s.d. 7) % of the 500 m buffer surface in landscapes B, N, and D respectively (Fig. 6). The bare ground unit represented 1 (s.d. 2), 0 (s.d. 1), and 17 (s.d. 13) % of the surface in landscapes B, N, and D respectively.

Fifty-six, 31, and 86 traps were located in landscapes B, N, and D respectively, where the riverine forest disturbance level was previously assessed from phytosociological analysis [5]. Landscape D harboured the most disturbed gallery, with 31% (s.d. 5%) of degraded sites, followed by landscape B (16%, s.d. 5%) and finally landscape N (0%). The disturbance of the gallery forest was negatively correlated to the percentage of swamp forest surface in the 500 m buffers ($r^2 = 1$).

Landscape D was the most frequented by cattle, with 75% (s.d. 6%) of highly frequented sites, closely followed by landscape B (53%, s.d. 5%). Landscape N

showed little cattle frequentation, accounting for only 10% (s.d. 5%) of highly frequented sites. The percentage of sites highly frequented by cattle was negatively correlated to the swamp forest surface in the 500 m buffers ($r^2 = 0.98$). The pattern of small ruminant frequencies was very similar. The frequency of pigs was very low, with only a low frequentation of two trapping sites in landscape N, and absent from other landscapes. Reptiles (mainly *Varanus niloticus* and *Crocodylus niloticus*) and wild ruminants (mainly *Tragelaphus scriptus* and *Cephalophus rufilatus*) showed a frequentation pattern opposite to that of cattle.

3.3. Epidemiological landscapes and risk assessment

The apparent densities in the various landscapes were significantly different (Kruskal-Wallis Rank Sum Test, $p < 10^{-3}$). The highest *G. tachinoides* mean apparent densities were observed in landscape B, with an ADT of 11.0 (s.d. 8.5), significantly higher than in landscapes N ($p < 0.05$) and D (nptmc test, Tab. II, $p < 10^{-3}$) with ADT of 7.4 (s.d. 7.4) and 0.8 (s.d. 1.7) respectively (Tab. II). ADT of *G. tachinoides* in landscape N was also significantly higher than

Table II. Comparison of the tsetse fly apparent densities in the epidemiological landscapes using the Steel-type non parametric multiple comparisons test (nPMC package, R software).

Compared groups	Sum of both sample-sizes	Statistic	1-sided <i>p</i> value	2-sided <i>p</i> value
D-N	117	6.22	5.07e-10	1.775073e-09
N-B	87	2.46	2.00e-02	3.87e-02
D-B	142	9.75	0	0

Table III. Tsetse fly mature infection rates by *Trypanosoma vivax*, *T. congolense* var. savannah and *T. brucei* lato sensu identified by PCR in the epidemiological landscapes.

Trypanosome species	Landscape B	Landscape N	Landscape D
<i>T. vivax</i>	9 (s.d. 3)	2 (s.d. 2)	11 (s.d. 4)
<i>T. congolense</i>	2 (s.d. 2)	0	0
<i>T. brucei</i> lato sensu	1 (s.d. 1)	0	0
Sample size	92	42	61

in landscape D (nPMC test, Tab. II, $p < 10^{-3}$). *G. palpalis gambiensis* was present in low densities in all landscapes, with ADT of 0.1 (s.d. 0.4) in landscapes B and N and of 0.01 (s.d. 0.1) in landscape D.

The physiological age of 17, 4, and 12 *G. tachinoides* were measured in landscapes B, N, and D respectively. The mean age was higher (Student *t*-Test, $p < 0.05$) in landscape B (41 days old, s.d. 22) than in landscape D (29 days old, s.d. 12). The mean age in landscape N (47 days old, s.d. 22) could not be compared to other landscapes because of the low number of dissected flies.

The fly infection rates observed with the two methods (direct observation of 43 tsetse flies and PCR on 152 tsetse flies) were not significantly different (Khi square test, $p > 0.05$) and their results were merged (Tab. III). *T. congolense* savannah type and *T. brucei* lato sensu were found only in landscape B, with low infection rates (Tab. III). *T. vivax* was found in a similar infection rate in landscape B and D, and in a lower infection rate in landscape N (not significant).

A risk indicator was obtained by multiplying fly apparent density distributions

by fly mature infection rate distributions, all trypanosome species together. This product, representing a mean number of infectious flies by trap and by day was 1.2 (0.6–1.9), 0.2 (0–0.5), and 0.1 (0–0.2) in landscapes B, N, and D respectively. In landscape B, the trypanosomosis risk was thus 5.4 (1.3–12.0) and 15.8 (4.7–41.6) times higher than in landscapes N and D respectively ($p < 0.05$, 1 excluded from the 95% confidence intervals). No significant difference was observed between landscapes N and D ($p > 0.05$, 1 included in the 95% confidence interval).

4. DISCUSSION

To distinguish entomological landscapes using remote sensing data, the use of 500 m buffers around the river course gave the clearest results. Human activities within this distance have the highest impact on riverine vegetation, as was shown in the same ecological area using 600 m buffers: the closer to the river the crops were, the greater the observed impact on riverine vegetation [15]. In the present study, the use of 1000 m buffers diluted the impact of erosion next to the

river (represented by bare ground units) and failed to differentiate between riverine landscapes. However, 200 m buffers were no more precise, probably because the free water unit was contributing too much in the PCA axis. The 500 m buffers were optimal because the main contributing units to the PCA principal axis were swamp forests and bare grounds in the vicinity of the river. The complete agglomeration method finds similar clusters by using the maximal distance between all elements of the clusters to calculate the distance between clusters [1].

The study confirmed that peri-riverine human activities have a negative impact on gallery forest vegetation, in contrast to “protective” swamp forests. When small riverine forests (5 to 20 m width) are submitted to confusion and dilution, these “disturbance indicators” can be measured from remote sensing data like Landsat TM images, with a resolution of only 30 m. These indicators can be related to riverine forest disturbance, and thus to a first epidemiological information layer: the vector densities. Recently, a similar approach in Ghana enabled the classification of the suitability of riverine habitats for *G. tachinoides*, although the relation was only qualitative [32]. The method used in the present study to predict tsetse densities is more explanatory than descriptive, differentiating itself from former works, led at a lower resolution [22, 36, 38]. Concerning a second epidemiological layer, the hosts, a negative correlation was observed between cattle frequency and swamp forest areas. It may be assumed that high cattle frequentation has a negative impact on this natural formation. Although the host density measures were only semi-quantitative, they were very easily obtained and were not time consuming. Moreover, more precise methods (particularly exhaustive cattle counting surveys) were used in the same ecological area, and similar results were found [15].

The 1.6 km observed autocorrelation between fly densities may be attributed to the dispersal capacities of riverine flies along the river course [6, 11]. The decision to enlarge the border remote sensing landscape (half-disturbed) rather than the two others was made because the former is known to be particularly at risk since tsetse flies can find both breeding sites and domestic hosts there together [6]. This decision assumed that the majority of tsetse flies that become infected in the border landscape would be contained within this distance. In the same country and at the same season, the median distance (exceeded by 50% of the flies) measured for female *G. tachinoides* was 2.4 km [11]. However, this distance was measured in a homogeneous conserved Guinean gallery, which was not the case here, where a higher mortality rate (in disturbed places) and a heterogeneous distribution of host species could contribute to a reduction of the median distance. In fact, tsetse dispersion can be modelled as a killed random walk or diffusion process where life-span has a dramatic impact on the probability of long-distance movements⁴ [19–21].

Landscape N corresponded to protected areas on both banks of the river that are not supposed to be frequented by cattle. However, a low frequentation by cattle was recorded. The tsetse mature infection rate was low but their apparent density was high. Wild ruminants and reptiles were frequent in this landscape, although their density was lower than cattle in other landscapes due to intensive poaching in this area. Cattle breeders should be

⁴ Bouyer J., Sibert A., Desquesnes M., Cuisance D., de La Rocque S., A model of diffusion of *Glossina palpalis gambiensis* (Diptera: Glossinidae) in Burkina Faso, in: Vreysen M., Robinson A.S., Hendrich J. (Eds.), Area-wide control of insect pests: from research to field implementation, Springer, Dordrecht, The Netherlands (in press).

discouraged from using these river sections, which cannot be considered a priority for campaigns against tsetse.

Landscape D harboured a younger tsetse population than landscape B, in low apparent density, which could be attributed to a higher adult mortality rate, since the percentage of disturbed riverine forests is greater in this landscape. Cattle were present in high density. Fly mature infection rate by *T. vivax* was high, but trypanosomosis risk was low because of a low tsetse fly density.

Finally, landscape B harboured an intermediary disturbance level of the riverine forest, leaving many breeding places for a xerophilous species such as *G. tachinoides*⁵ [6, 13, 34]. The frequency of cattle was high, providing an abundant amount of preys. Vector density was higher than in the other two landscapes and the tsetse population was older than in landscape D, which is another risk factor, since the mean incubation times of trypanosomes are about 10, 14, and 30 days respectively for *T. vivax*, *T. congolense* and *T. brucei brucei* [12]. *T. congolense* and *T. brucei* lato sensu were found only in this landscape. Assuming that the mature infection of a fly had no implication on the probability of its capture, and that the mean apparent densities were positively correlated to the threat posed to cattle by tsetse thanks to the high number of traps in each landscape, the ratio of captured infected flies was considered a reflection of the risk level of the river sections studied. Using this risk indicator, landscape B is shown to be 15.8 times more risky than landscape D and should be a priority in a campaign against tsetse.

The border ecosystem, renowned for its impact on various invertebrate families,

also has a critical importance for African trypanosomosis epidemiology. In riverine ecosystems, it is correlated to human-driven changes of peri-riverine landscapes, which in turn can be studied by remote sensing. Remote sensing has already been used successfully to predict vector densities at low scales [23, 36–38]. In the present study, it was used to stratify African animal trypanosomosis risk at a local scale, and it led to the proposition that a campaign against tsetse, which will be achieved by a development project, the PAEOB (Projet d'Appui à l'Élevage dans l'Ouest du Burkina Faso), should be focussed on only 34% of the hydrographic network. It also revealed that as far as tsetse flies are concerned, protecting only one river bank in this area is a dangerous conservation strategy for cattle. The methodology was derived from a previous work at a higher scale [15, 16], but proposes a simplified protocol for cattle density measurements and a rapid risk assessment that is compatible with the field constraints encountered within a river basin. Thanks to this rapid risk assessment method, a river section of 250 km could be analysed in this way within 3 months. The results were fully in line with a Trypanosomosis parasitological survey in cattle conducted in 1999⁶. The same work will take place in two other Mouhoun river sections with different ecological characteristics, the western part and the tributaries, where river forests are of the Sudano-Guinean and Guinean ecotypes respectively.

⁵ Gruvel J., Contribution à l'étude écologique de *Glossina tachinoides* Westwood 1850 (Diptera, Muscidae) dans la réserve de Kalamaloué, vallée du Bas-Chari, Thèse doctorale, Université de Paris VI, Paris, France, 1974.

⁶ Tamboura I., Bere A., Hendrickx G., Éléments d'élaboration d'un plan de contrôle de la trypanosomose dans les zones libérées de l'onchocercose. Les techniques de l'information spatiale et de l'épidémiologie : des outils utiles pour planifier un développement intégré de l'élevage en Afrique Occidentale, Bobo-Dioulasso, IMT Anvers, 2000.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was carried out with the support of an FSP project (French foreign ministry) and of the Wellcome Trust project No. 075824. Special thanks to the director general of CIRDES, Prof. Abdoulaye Gouro, for provision of excellent working conditions, to Félix Sanou, Willfried Yoni, Bila Cene, Adama Sana, Moïse Zoungrana and Boureima Sanou for their assistance during the field studies, and to François Roger and Sophie Thévenon for reading the manuscript.

REFERENCES

- [1] Anderberg M.R., Cluster Analysis for Applications, Academic Press, New York, 1973.
- [2] Anselin L., Local indicators of spatial association, *Geographical Analysis* 27 (1995) 93–115.
- [3] Anselin L., The Moran scatterplot as an ESDA tool to assess local instability in spatial association, in: Fisciher M.M., Scholten H.J., Unwin D. (Eds.), *Spatial analytical perspectives on GIS*, Taylor and Francis, London, 1996, pp. 111–125.
- [4] Aubreville A., Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation, *Bois For. Trop.* 51 (1957) 23–27.
- [5] Bouyer J., Guerrini L., César J., de la Rocque S., Cuisance D., A phyto-sociological analysis of the distribution of riverine tsetse flies in Burkina Faso, *Med. Vet. Entomol.* 19 (2005) 372–378.
- [6] Buxton P.A., *The Natural History of Tsetse Flies. An Account of the Biology of the Genus Glossina (Diptera)*, Lewis H.K. and Co. Ltd, London, 1955.
- [7] Challier A., Laveissière C., Un nouveau piège pour la capture des glossines (*Glossina*: Diptera, Muscidae) : description et essais sur le terrain, *Cahier ORSTOM, série Entomologie médicale et Parasitologie* 10 (1973) 251–262.
- [8] Cliff A.D., Ord J.K., *Spatial autocorrelation*, Pion, London, 1973.
- [9] Cliff A.D., Ord J.K., *Spatial Processes: Models and Applications*, Pion, London, 1981.
- [10] Conover W.J., *Practical Nonparametric Statistics*, John Wiley and Sons, New York, 1971.
- [11] Cuisance D., Février J., Dejardin J., Filledier J., Dispersion linéaire de *Glossina palpalis gambiensis* et *G. tachinoides* dans une galerie forestière en zone soudano-guinéenne (Burkina Faso), *Rev. Elev. Med. Vet. Pays Trop.* 38 (1985) 153–172.
- [12] Cuisance D., Itard J., Desquesnes M., Frézil J.L., de La Rocque S., Trypanosomoses, épidémiologie, in: Lefèvre P.-C., Blancou J., Chermette R. (Eds.), *Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail. Europe et Régions chaudes*, Lavoisier, Londres - Paris - New York, éditions Tec et Doc/Éditions médicales internationales, 2003, pp. 1627–1650.
- [13] Davies H., *Les Glossines dans le Nord-Nigeria*, Ibadan University Press, Maisons-Alfort, 1967.
- [14] De La Rocque S., Augusseau X., Guillobez S., Michel V., De Wispeleare G., Bauer B., Cuisance D., The changing distribution of two riverine tsetse flies over 15 years in an area increasingly occupied by agriculture in Burkina Faso, *Bull. Entomol. Res.* 91 (2001) 157–166.
- [15] De la Rocque S., Michel J.F., Cuisance D., De Wispeleare G., Solano P., Augusseau X., Arnaud M., Guillobez S., Du satellite au microsatellite. Le risque trypanosomien. Une approche globale pour une décision locale, Cirad, Montpellier, 2001.
- [16] De La Rocque S., Michel J.F., Bouyer J., De Wispeleare G., Cuisance D., *Geographical Information Systems in parasitology: a review of potential applications using the example of animal trypanosomosis in West Africa*, *Parassitologia* 47 (2005) 97–104.
- [17] Desquesnes M., Davila A.M.R., Applications of PCR-based tools for detection and identification of animal trypanosomes: a review and perspectives, *Vet. Parasitol.* 109 (2002) 213–231.
- [18] Fowler J., Cohen L., *Practical statistics for field biology*, John Wiley and Sons Ltd, Chichester, 1990.
- [19] Hargrove J.W., The effect of ambient temperature on the flight performance of the mature male tsetse flies: *Glossina morsitans*, *Physiol. Entomol.* 5 (1980) 397–400.
- [20] Hargrove J.W., Lange K., Tsetse dispersal viewed as a diffusion process, *Transactions of the Zimbabwe Scientific Association* 64 (1989) 1–8.

- [21] Hargrove J.W., A theoretical study of the invasion of cleared areas by tsetse flies (Diptera: Glossinidae), *Bull. Entomol. Res.* 90 (2000) 201–209.
- [22] Hendrickx G., Napala A., Dao B., Batawui D., De Deken R., Vermeilen A., Slingenbergh J.H.W., A systematic approach to area-wide tsetse distribution and abundance maps, *Bull. Entomol. Res.* 89 (1999) 231–244.
- [23] Hendrickx G., Napala A., Slingenbergh J.H.W., De Deken R., Vercruyse J., Rogers D.J., The spatial patterns of trypanosomiasis predicted with the aid of satellite imagery, *Parasitology* 120 (2000) 121–134.
- [24] Hendrickx G., de la Rocque S., Mattioli R.C., Long-term tse-tse and trypanosomiasis management options in West Africa, FAO, Rome, 2004.
- [25] Hollander M., Wolfe D.A., Non parametric statistical inference, John Wiley and Sons, New York, 1973.
- [26] Hursey B.S., Slingenbergh J., The tsetse fly and its effects on agriculture in sub-Saharan Africa, *Rev. Mond. Zootech.* 84 (1995) 67–73.
- [27] Ihaka R., Gentleman R., R: A language for data analysis and graphics, *J. Comput. Graph. Stat.* 5 (1996) 299–314.
- [28] Itard J., Cuisance D., Tacher G., Trypanosomoses: historique – répartition géographique, in: Lefèvre P.-C., Blancou J., Chermette R. (Eds.), *Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail. Europe et Régions chaudes*, Lavoisier, Londres - Paris - New York, Éditions Tec et Doc/Éditions médicales internationales, 2003, pp. 1607–1615.
- [29] Lagacherie P., Robbez-Masson J.M., Nguyen-The N., Barthès J.P., Mapping of reference area representativity using a mathematical soilscape distance, *Geoderma* 101 (2001) 105–118.
- [30] Lebart L., Morineau A., Piron M., *Statistique exploratoire multidimensionnelle*, Dunod, Paris, 1995.
- [31] Lefrançois T., Solano P., de La Rocque S., Bengaly Z., Reifenberg J.M., Kabore I., Cuisance D., New epidemiological data on animal trypanosomiasis by molecular analysis in the pastoral zone of Sidéradougou, Burkina Faso, *Mol. Ecol.* 7 (1998) 897–904.
- [32] Mahama C.I., Kone A., de La Rocque S., De Deken R., Geerts S., Prediction of the distribution of *Glossina tachinoides* (Diptera: Glossinidae) in the Volta basin of northern Ghana, *Bull. Entomol. Res.* 95 (2005) 63–67.
- [33] Munzel U., Hothorn L.A., A unified approach to simultaneous rank test procedures in the unbalanced one-way layout, *Biom. J.* 43 (2001) 553–569.
- [34] Nash T.A.M., *Tsetse Flies in British West Africa*, His Majesty's stationery office, London, 1948.
- [35] Patefield W.M., Algorithm AS159. An efficient method of generating $r \times c$ tables with given row and column totals, *Appl. Stat. Medicine* 30 (1981) 91–97.
- [36] Robinson T., Rogers D., Brian W., Mapping tsetse habitat suitability in the common fly belt of Southern Africa using multivariate analysis of climate and remotely sensed vegetation data, *Med. Vet. Entomol.* 11 (1997) 235–245.
- [37] Rogers D.J., Randolph S.E., Distribution of tsetse and ticks in Africa: past, present and future, *Parasitol. Today* 97 (1993) 226–271.
- [38] Rogers D.J., Hay S.I., Packer M.J., Predicting the distribution of tsetse flies in West Africa using temporal Fourier-processed meteorological-satellite data, *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 90 (1996) 225–241.
- [39] Shaw A.P.M., *Economic guidelines for strategic planning of tsetse and trypanosomiasis control in West Africa*, FAO, Rome, 2003.
- [40] Swallow B., *PAAT position paper: Impact of trypanosomiasis on African agriculture*, FAO-OMS-IAEA-OAU/IBAR, Rome, 1998.
- [41] Tran A., Biteau-Coroller F., Guis H., Roger F., Modélisation des maladies vectorielles, *Épidémiologie et santé animale* 47 (2005) 35–51.

Une classification supervisée des surfaces situées dans un rayon de 1km autour du cours d'eau (travail réalisé par Laure Guerrini), à partir d'images LandsatTM (composition colorée en « couleurs vraies », canaux 4/3/2, pixels de 30m par 30m), a permis de discriminer grâce à une analyse en composante principale, trois paysages entomologiques différents (forêt, lisière et zone agro-pastorale) tout au long des 234km du Mouhoun constituant la branche Est de la boucle, du barrage du Sourou à Boromo. Dix pour cent de la longueur ayant été échantillonnée (enquête éco-entomologique), la meilleure corrélation entre paysages péri-riverains (analyses réalisées pour des rayons de 200, 500 et 1000m) et niveaux de dégradation du cordon ripicole soudanien a été recherchée. Alors que ce dernier ne dépasse pas 5 à 10m de large et se trouve donc dilué dans la végétation de savane environnante sur une image dont les pixels font 30m de côté, les paysages péri-riverains sont facilement identifiables. La meilleure corrélation a été observée pour des paysages péri-riverains de 500m de rayon, ce qui se rapproche des distances utilisées précédemment à une échelle plus grande (de la Rocque et al. 2001; de La Rocque et al. 2005).

Les paysages de télédétection ont alors été corrigés par intégration de l'auto-corrélation spatiale, significative jusqu'à 1600m sur cette section : le paysage de lisière, connu pour être le plus dangereux (Buxton 1955), a été augmenté de part et d'autre de cette distance, au détriment des deux autres, les paysages de forêt et de zone agro-pastorale.

Nous avons précédemment présenté les différents modèles épidémiologiques utilisés pour prédire le risque d'occurrence d'une maladie. La capacité vectorielle s'avère être un indicateur de choix dans le cas des maladies vectorielles. Les variables constitutives de cet index sont (Garrett-Jones 1964; Tran *et al.* 2005):

- la densité relative des vecteurs par hôte,
- la proportion de vecteurs piquant une espèce hôte donnée,
- le pourcentage de vecteurs infectants,
- le nombre de piqûres infectantes que les vecteurs peuvent infliger à la population d'hôtes pendant le reste de leur vie.

La spatialisation de cet index est donc un objectif majeur. Dans le cas présent, nous avons utilisé un index de risque qui lui est positivement corrélé : la densité apparente de glossines infectantes par piège et par jour, qui s'apparente au taux entomologique d'inoculation utilisé dans le cas des maladies transmises par les moustiques (MacDonald 1957). Cet indicateur de risque, composé du produit de la densité apparente par le taux de glossines infectantes, se rapproche du taux entomologique d'inoculation à condition de faire les suppositions suivantes :

- un piège placé au niveau d'un cours d'eau est un hôte de substitution et capture donc un nombre de glossines proportionnel à la densité relative des vecteurs par hôte,
- les trypanosomes détectés par PCR dans le proboscis correspondent à une infection mûre et permettent de calculer le pourcentage de vecteurs infectants.

Par rapport à la capacité vectorielle, cet indicateur induit deux simplifications :

- il n'est pas possible de distinguer les différentes espèces hôtes et donc de tenir compte des préférences trophiques du vecteur;
- seules les piqûres infectantes du jour de piégeage sont prises en compte et non pas celles infligées par la suite.

La première simplification pourrait être corrigée par la prise en compte des préférences trophiques des mouches, par analyse des repas de sang (Boakye et al. 1999; de La

Rocque et al. 2005). Cependant, dans cette zone d'étude, la faune sauvage est pratiquement absente et se résume aux reptiles (varans en particulier), et l'approximation revient alors à considérer le risque global subi par le bétail (caprins, ovins et bovins ensemble). De plus, les espèces de glossines impliquées ici sont opportunistes et non pas spécifiques d'un hôte donné, et nous verrons ci-dessous que ces glossines apprennent à sélectionner préférentiellement la première espèce hôte piquée, ce qui entre en contradiction avec les hypothèses du modèle épidémiologique permettant de définir la capacité vectorielle, qui suppose une sélection aléatoire des hôtes. Enfin, les glossines qui entrent dans un piège sont généralement affamées ce qui limite le nombre de repas analysables et entraîne une grande incertitude sur ce paramètre.

La seconde simplification pourrait être corrigée par lecture de l'âge physiologique des femelles capturées, qui permettrait d'estimer le taux de mortalité quotidien et ainsi la probabilité de survie des individus infectants. Dans notre cas, l'âge moyen s'est avéré significativement inférieur en zone agro-pastorale (29 jours, s.d. 12) que dans la zone de lisière (41 jours, s.d. 22) ce qui va dans le sens de la stratification du risque proposée. Cependant, calculer un taux de mortalité quotidien à partir d'une mesure verticale semble difficile étant donné la complexité de la dynamique des populations de glossines (voir supra).

L'utilisation de la densité de glossines infectantes par piège et par jour a alors conduit à proposer une stratification du risque aboutissant à considérer la zone de lisière, correspondant à 34% de la longueur totale, comme la plus risquée : 5.4 (1.3–12.0) fois plus risquée que la zone de forêt et 15.8 (4.7–41.6) fois plus que la zone agro-pastorale.

Cet indicateur de risque de transmission cyclique des TAA (trypanosomoses animales africaines) présente l'avantage de s'affranchir des enquêtes concernant le bétail, qui sont beaucoup plus lourdes et coûteuses, en particulier à cette échelle. Il semble d'autant plus pertinent que les glossines riveraines sont restreintes la plupart de l'année au cours d'eau où les animaux viennent les rencontrer. Il correspond cependant à une situation de saison sèche et il est possible que pendant la saison des pluies, les glossines soient capables de coloniser des paysages beaucoup moins favorables, entraînant une évolution des zones à risque. Les résultats obtenus sont parfaitement corrélés à des enquêtes parasitologiques menées sur le bétail dans la zone d'étude (Tamboura et al. 2000). Des suivis parasitologiques longitudinaux annuels par bouclage des animaux ont par ailleurs été mis en place dans le cadre du projet Wellcome Trust « Fragfly » et permettront de comparer les incidences trypanosomiennes dans le temps et l'espace au niveau des paysages identifiés. Ils seront de plus accompagnés par des relevés entomologiques mensuels qui permettront d'appréhender la dynamique des populations de vecteurs dans ces paysages.

4.2.2. Généralisation à l'ensemble du bassin du Mouhoun

Guerrini, L. and J. Bouyer (2006) Mapping African Animal Trypanosomosis risk: the landscape approach. Use of Geographic Information Systems (GIS) in Veterinary Activities, Silvi Marina, Italy, OIE.

Mapping African Animal Trypanosomosis risk: the landscape approach

Laure Guerrini^(1,2), Jérémy Bouyer^(1,2)

(1) Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département élevage et médecine vétérinaire, Montpellier, France

(2) Centre international de recherche-développement sur l'élevage en zone subhumide, 01 B.P 454 Bobo-Dioulasso, Burkina Faso.

Abstract

African Animal Trypanosomosis (AAT) is a major hindrance to cattle breeding in the Mouhoun river basin, Burkina Faso. A landscape approach has recently been described to map tsetse densities and AAT risk along the eastern branch of the Mouhoun river using remote sensing coupled to field environmental data. In the present work, this approach is generalized to the whole Mouhoun river loop (702 km long), harbouring various gallery forests ranging from Guinean to Sudanean and two riverine tsetse species, *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank and *G. tachinoides* Westwood (Diptera: Glossinidae). Three epidemiological landscapes were described: the first and most dangerous corresponded to protected forests and their border areas, with 0.74 [95%CI 0.38-1.16] infectious fly per trap per day, the second to a partially disturbed vegetal formation, with 0.20 [0.11-0.30] infectious fly per trap per day and the third to a completely disturbed landscape with 0.08 [0.02-0.15] infectious fly per trap per day. Using this risk indicator, the first landscape was 3.92 [1.72-7.57] more risky than the second one, itself 3.13 [1.05-8.46] more risky than the last one. Similar infectious rates were found in all landscapes (around 8%) but tsetse apparent densities dropped significantly ($p < 0.001$) in half disturbed (2.66, s.d. 2.65) and disturbed landscapes (0.80, s.d. 1.10) in comparison to the natural and border landscapes (11.77, s.d. 10.55). Females are significantly younger (mean physiologic age of 29 days, s.d. 12) only in the more disturbed landscape ($p < 0.05$) than in the two others one (41 days, s.d. 18). According to these results, practical implications of stratifying AAT risk and mapping tsetse densities in vector control campaigns are discussed.

Keywords:

tsetse / african animal trypanosomoses / risk assessment / remote sensing / epidemiological landscape

1. Introduction

In Burkina-Faso like in most sub-Saharan West-African countries infected by tsetse flies, Tsetse and African Animal Trypanosomoses (AAT) are a major hindrance to cattle breeding [26, 28, 37, 38]. Tsetse flies also are cyclic vectors of Sleeping Sickness in humans. In line with the willingness of most African countries to solve the problem, priority areas for control were defined through entomological and epidemiological studies [22] and the Mouhoun river basin, located in the West-African cotton triangle, is considered as a priority area for T&T control.

A recent study of the Mouhoun riverine vegetation demonstrated that this river section is constituted of three successive major ecological sections: the tributaries, harbouring mainly a Guinean gallery forest, the Western branch, harbouring a Sudano-guinean gallery forest, and the Eastern branch, harbouring a Sudanese gallery forest [5]. Two riverine tsetse species, *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank 1949 (Diptera, Glossinidae) and *G. tachinoides* Westwood, 1850 were still present in quite high densities. Their competition and predominance was determined by the riverine forest ecotype whereas their densities depended on its disturbance level.

During the last decades, prediction models of the presence or abundance of tsetse flies using remote sensing coupled to field environmental thanks to GIS (geographical information systems) have been designed as decision making tools at various levels (from local to regional) [15, 23, 34-36], confirming the potential of this approach. The landscape approach consists in trying to predict the properties of an object that is diluted, because too small on satellite images, from the properties of its neighbours. In the case of riverine tsetse flies, this object is the riverine forest (<10m width), which may be the main factor determining their presence and abundance in West Africa [5, 14, 16, 32], that is characterized from the identification and analysis of peri-riverine soil use classes in buffers of 500m around the river course. This approach has been developed at a local scale [15] and recently widened to 234 km of the Mouhoun river (eastern branch) [6]. It was here applied to the whole Mouhoun river loop, corresponding to 702km. The aim of the present work was to assess tsetse flies densities and Trypanosomosis risk levels in the various peri-riverine landscapes of the Mouhoun water course in the three ecological sections, using remote sensing data.

2. Materials and Methods

2.1. Context and location of the study

In a recent study, crops densities in 500m buffers around the river course, measured from Landsat images could be positively correlated to the disturbance of the gallery forests, with a negative impact on tsetse densities [6]. Three landscapes were discriminated including a forest, a border and a disturbed landscape (agro-pastoral area). This study assessed riverine tsetse fly densities and Trypanosomosis risk on the Easter branch of the Mouhoun river, harbouring a Sudanese gallery forest. The border landscape was demonstrated to be the more risky one. The aim of the present study was to extend these results at the basin scale. The study area, called the Mouhoun river loop, is located north to Bobo Dioulasso (4°17' W, 11°10'N). The study extends from the sources of the Mouhoun (4°55' W, 11°16' N), west to Bobo-Dioulasso, through the Sourou Dam at its northern edge (3°26' W, 12° 44' N) until Boromo (2° 55' W, 11° 44' N), a town located between Bobo Dioulasso and Ouagadougou. . It covers a total of 705 km of river course (fig. 1). Along the tributaries harbouring mainly a Guinean gallery forest, *G.p.gambiensis* was the predominant tsetse species and its density did not drop significantly with the disturbance of gallery forests; in the Western branch, harbouring a Sudano-guinean gallery forest, both tsetse species were abundant and their densities were negatively correlated with the disturbance level of the gallery; finally, in the Eastern branch, harbouring a Sudanese gallery forest, *G. tachinoides* was the predominant species and the disturbance level of the gallery was negatively correlated to its densities [5].

2.2. Entomological and parasitological surveys

Entomological surveys were conducted during the 2002 hot dry season [5]. Ten percent of the river course was sampled, using standardised biconic traps [8] 100-150 m apart, operated from 9.00 h to 16.30 h. The 608 trap locations were recorded using GPS. Tsetse flies were recorded by species by trap (Apparent Density per Trap and per day or ADT) and sampled for dissection in the field. The proboscis, salivary glands, and mid-gut of part of the flies were directly examined using microscopes in the field. When at least one of these three organs in a fly was infected, all three were stored in distilled water kept at -20 °C and analyzed by PCR to determine the species of trypanosome involved with monospecific primers of *Trypanosoma vivax*, *T. brucei* sensu lato and *T. congolense* savannah type [17, 30]. The proboscis of the other dissected flies were stored under the same conditions and analyzed by PCR (482 flies were tested for trypanosome infection). In

the following, only the mature infections, e.i. those of the proboscis, are considered to calculate the fly mature infection rates. In addition, the physiologic ages of 219 females were determined by dissection of the ovary glands.

2.3. Ecological surveys

The riverine forest of each trapping site had been previously classed into three disturbance levels using phyto-sociological statements [5]. In addition, a semi-quantitative note of abundance (0, absence, 1, low, 2, medium, and 3, high) was attributed to each trapping site for cattle frequentation. The notes were attributed by using direct and footprints observations, and by interrogating a native guide.

During the ecological surveys, three entomological landscapes were identified in the field (protected forest, border of a protected forest, and cultivated and grazed areas) and were registered in all trap locations.

2.4. Remote sensing treatments

Three Landsat 7 thematic mapper (TM) images from October 1999 and December 2000 were needed to cover the Mouhoun basin. The river course was digitized from landsat images using Mapinfo 7.0 software. A buffer of 1 km width was extracted along the river course and submitted to a supervised classification (ENVI software) from a three channel composition (TM4, TM3, TM2), identifying seven land-use classes (Fig. 2). Standard nomenclature of African vegetation types was used to describe these land-use classes [3].

2.5. Statistics

The "n-Dimensional visualizer" tool (ENVI software) was used to control the absence of confusion between the ROIs (regions of interest = learning areas). The supervised classifications were validated from the calculation of a matrix of confusion and the Kappa coefficient (0.87) [19]. The pair comparisons of the classes gave a separability coefficient between 1.99 and 2 corresponding to an absence of confusion of the pixels allocated within each class [19].

The riverine forests are too small (< 10m) to be seen on a Landsat scene (pixel=30 m) and are thus analysed through their neighbouring pixels.

The aim of the following landscape classification method was to discriminate clusters corresponding to the entomological landscapes described above (forest, border and disturbed) using the seven vegetal units obtained from the supervised classification in the pixels neighboring the river course. Points were randomly generated every 300 m all along the river (Mapinfo

software): 1560 points the Guinean part, 2354 in the sudano-guinean and 920 in the Sudanese part. Within each ecological area, the random points were analyzed together to identify clusters of similar neighbouring. The areas of each land-use unit were calculated in buffers of 500 m around each point and they were reported to the total areas of the buffers to obtain the percentages of each vegetal unit (Fig. 3). Centred but not scaled principal components analysis (PCA) was carried out using the land-use class areas in these buffers as variables (R software, ADE4 package) (Fig.4). Euclidian distances between the river points were calculated between all the points in each ecological area from their coordinates on the two principal axes. Hierarchical cluster analysis was then carried out with the complete agglomeration method [29] using the mva package (R software).

The autocorrelation of tsetse fly densities between traps was investigated using Moran I test under the assumption of randomization [1, 2, 9], applied on neighboring matrixes, generated with 200m distance ranges along the river course, from 0 to 2 000 m. The method has been extensively described elsewhere [6].

For each epidemiological landscape, the normality of tsetse apparent densities and physiologic ages distributions was tested using the Kolmogorov-Smirnov test [10]. As the distributions of apparent densities were not normal, they were compared altogether using a Kruskal-Wallis rank sum test [25] and then by pairs using the Steel-type non parametric multiple comparisons test (nprmc package) [31]. Fly infection rates were compared using Khi square test with Yates continuity correction [33]. The distributions of physiologic ages were normal and their means were thus compared with Student's t-Test with Welch modification to the degrees of freedom, after comparison of their variances with F test. All the statistical analysis were computed with R statistical software [27]. The mean number of infectious flies by trap and by day is considered to be proportional to the vectorial capacity [40], as the product of the vector relative density (modelled by the ADT) by the rate of infectious flies. The relative risks and their confidence intervals represented by the ratio of mean numbers of infectious flies by trap and by day were obtained from bootstrapping in the ADT distributions and from dissected fly samples from each landscape, assuming spatial homogeneity within a given epidemiological landscape (10 000 Monte Carlo simulations, @risk software).

Confidence intervals were calculated for a risk α of 5% [18].

3. Results

3.1. From remote sensing landscapes to epidemiological landscapes

In each ecological section, seven land-use classes were identified in the peri-riverine buffers (Figs. 2 and 3). Along the tributaries, swamp forests were dominated by *Kahya senegalensis*, *Anogeissus leiocarpus* and *Nauclea latifolia*; along the Sudano-Guinean and Sudanese sections, the predominant species were *Acacia seyal*, *Mitragyna inermis*, and *Mimosa pigra*. Savannah woodlands were dominated by *Butyrospermum paradoxum* and *Terminalia laxiflora*. Shrub savannahs were dominated by *Combretum spp.* and *Guiera senegalensis*. Two types of crops could be identified according to the timing of their implementation - early or late during the rainy season - both representing cereals (corn, millet, sorghum) or cotton crops. Bare ground comprised already harvested fields and eroded areas. The final class comprised water areas.

Twelve clusters of similar neighbouring were identified from hierarchical classification and projected on the first plan of the PCA in each ecological section (the example of three clusters identified in the Sudano-guinean section is presented in Fig. 4), to control qualitatively their relationship to the variables (land use classes in the 500 m buffers). These landscapes were projected on the map and compared to the entomological landscapes registered on the field, to build the 8 final remote sensing landscapes. In the example presented in Fig. 4, landscapes 1 and 2 were merged since they both corresponded to half-disturbed landscapes at various flooding stages. Conversely, landscape 3 was kept apart, corresponding to a natural landscape.

Fly densities were found to be auto-correlated up to a distance range of 1000 to 1200m in the Guinean and Sudano-Guinean sections, of 1400 to 1600m in the Sudanese section (Moran I test, $p < 0.05$). Thus fly densities and infection rates between two adjacent remote sensing landscapes could not be considered independent. To take auto-correlation into account and obtain independent epidemiological landscapes, the landscapes of maximal ADT within each ecological area was merged to 1600 m (in Sudanese section) and to 1200 m (in the two others) of the neighbouring landscapes to obtain 8 epidemiological landscapes numbered by increasing mean ADT: two in the Guinean ecotype (numbered 3 and 4 in fig. 5 and Tab. II), three in the sudano-guinean ecotype (numbered 2, 5 and 8) and three in the Sudanese ecotype (numbered 1, 6, and 7). The npmc test applied on ADT allowed to discriminate landscape 1 from the others (coded I, $p < 10^{-3}$) whereas landscape 2 to 4 were merged to create landscape II ($p > 0.05$) and landscapes 5 to 8 were merged to create the last landscape, coded III ($p > 0.05$, Tab II, Fig.5). In the following, only these three independent epidemiological landscapes are considered.

3.2. Characterization of the epidemiological landscapes

Landscapes I, II, and III represented 23, 56 and 21 percent of the total river length respectively (Fig.6) and comprised 86, 334 and 188 trap locations respectively, where the riverine forest disturbance level was previously assessed from phytosociological censuses [5]. Landscape I harbored the most disturbed gallery, with only 5% of conserved sites, followed by landscape II (27%) and finally landscape III (51%). The surface of swamp forests represented 13 (s.d. 7), 16 (s.d. 16) and 36 (s.d. 21) percent of the 500m buffers in landscapes I, II and III respectively. The % of undisturbed sites was thus correlated to the percentage of swamp forests in the buffers ($r^2=0.88$). The percentages of highly frequented sites by cattle were of 64, 97 and 44% in landscapes I, II and III respectively.

The tsetse mean apparent densities were significantly higher in landscape III (nPMC test, Tab. III, $p < 10^{-3}$) with ADTs of 11.76 (s.d. 10.55) than in landscape I and II with ADTs of 0.80 (s.d. 1.10) and 2.65 (s.d. 2.54) respectively and significantly higher in landscape II than in landscape I (nPMC test, Tab. III, $p < 10^{-3}$).

The physiological age of 12, 142 and 65 females were measured in landscapes I, II, and III respectively. The mean age was higher (Student's t-Test, $p < 0.05$) in landscape III (42 days old, s.d. 17.44) and in landscape II (40 days old, s.d. 17.96) than in landscape I (29 days old, s.d. 11.76), but not significantly different between landscapes II and III ($p > 0.05$).

Sixty, 225 and 207 flies were dissected in landscape I, II and III respectively to establish the tsetse infectious rates by *Trypanosoma vivax*, *T. congolense* var. savannah and *T. brucei* lato sensu. The fly infection rates were not significantly different (χ^2) between landscapes (Khi square test, $p > 0.05$, Tab. IV). *T. vivax* was the predominant species, found in similar infection rates in the three landscapes ($p > 0.05$). *T. congolense* savannah type and *T. brucei* sensu lato were not found in landscape I and with low infection rates in landscapes II and III (Tab. IV).

A risk indicator was obtained as the product of fly apparent density distributions by fly mature infection rate distributions, all trypanosome species together. This product, representing a mean number of infectious flies by trap and by day was 0.08 (0.02-0.15), 0.20 (0.11-0.30) and 0.74 (0.38-1.16) in landscapes I, II and III respectively (Fig.6). In landscape III, the Trypanosomosis risk was thus 11.48 (3.66-31.85) and 3.92 (1.72-7.57) times higher than in landscapes I and II respectively ($p < 0.05$, 1 excluded from the 95% confidence intervals).

4. Discussion

The use of 500 m buffers around the river course allowed distinguishing epidemiological landscapes of various TAA risk using remote sensing data. Human activities within this distance determined in a large proportion the disturbance level of riverine forests, which in turn could be linked to tsetse densities, as was shown before in the same ecological area [6, 15] : while peri-riverine human activities have a negative impact on gallery forest vegetation, swamp forests have a protective action. This neighbouring could be analysed using Landsat TM images, with a resolution of only 30 m.

The use of the PCA and hierarchical analysis allowed to identify automatically clusters of river points with similar neighbouring, that could be projected on a map using GIS and compared to field data to differentiate units that were representative of entomological landscapes and to merge those that were not, to obtain a supervised landscape classification. The use of spatial autocorrelation then allowed building the epidemiological landscapes taking into account tsetse dispersal in these fragmented areas. The method used in the present study to predict tsetse densities is more explanatory than former works, led at a lower resolution [24, 35, 36]. The results are in line with a Trypanosomosis parasitological survey in cattle conducted in 1999 [39].

Concerning a second epidemiological layer, the hosts, the minimum cattle frequency was observed in the most risky landscape (III). It may be assumed that high cattle frequentation has a negative impact on riverine forests, the most conserved being also found in this landscape or that, conversely, breeders have learned to avoid the most dangerous river sections. Although the host densities measures were only semi-quantitative, they were very easily obtained and were not time consuming. Moreover, more precise methods (particularly exhaustive cattle counting surveys) were used in the same ecological area, and similar results were found [16].

The 1.2 to 1.6 km observed autocorrelation between fly densities may be attributed to the dispersal capacities of riverine flies along the river course [7, 11]. The decision to enlarge the most dangerous landscapes of these distances assumed that the majority of tsetse flies which become infected in this landscape would be contained within this distance. This distance is inferior to the median distances measured in a homogeneous conserved Guinean gallery [12], but this can be linked to a higher fragmentation intensity in the study area, where a higher mortality rate (in disturbed places) and a heterogeneous distribution of host species could contribute to a reduction of the median distance. Actually, life-span has a dramatic impact on the probability of long-distance movements [7, 20, 21].

The risk indicator selected to approach the vectorial capacity, the number of infectious flies by trap and by day, suffers from two simplifications: it does not take into account the life-span of

the flies nor their trophic preferences [40]. The first simplification could be corrected by calculating the daily mortality rates but the number of flies dissected was not enough to warrant a good precision, especially in landscape I. However, the mean age in this landscape was significantly lower than in the two others, a factor also reducing the risk in this landscape. Only *T. vivax* was found in this landscape, which is the species with the shorter extrinsic incubation period (about 10 days), in comparison to *T. congolense* and *T. brucei brucei* (14 and 30 days respectively) [13]. The second simplification could be corrected by analyzing the origin of the blood meals in the captured flies but once again, the number of gorged captured flies is generally very low, the traps being more efficient at capturing starved flies. Moreover, since wild fauna has become very scarce in the study area, the considered risk indicator might represent a general threat to domestic hosts (cattle and small ruminants). The present risk classification will be controlled by implementing longitudinal studies in the Mouhoun basin, as part of the Wellcome Trust project “Fragfly”. During these more intensive surveys, the real vectorial capacity will be calculated and compared to the risk indicator described here.

Thank to this rapid risk assessment method, a river section of 702 km could be analysed within 6 months. The present risk stratification of African Animal Trypanosomosis risk has been used by a development project, the PAEOB (Projet d’Appui à l’Elevage dans l’Ouest du Burkina Faso), to identify their priorities areas for Tsetse and AAT control [4].

5. Acknowledgements

This work was carried out with the support of a FSP project (French foreign ministry) and of the Wellcome Trust project n° 075824. Special thanks to the director general of CIRDES, Pr.

Abdoulaye Gouro, for provision of excellent working conditions, to Félix Sanou, Willfried Yoni, Bila Cene, Adama Sana, Moïse Zoungrana and Boureima Sanou for their assistance during the field studies.

6. References

1. Anselin, L., *Local indicators of spatial association*. Geographical Analysis, 1995. **27**: p. 93-115.
2. Anselin, L., *The Moran scatterplot as an ESDA tool to assess local instability in spatial association.*, in *Spatial analytical perspectives on GIS*, M.M. Fiscjer, H.J. Scholten, and D. Unwin, Editors. 1996, Taylor and Francis: London. p. 111-125.
3. Aubreville, A., *Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation*. Bois et Forêts des Tropiques, 1957. **51**: p. 23-27.
4. Bouyer, J. and Z. Bengaly, *Evaluation de la situation entomologique et épidémiologique en vue de l'élaboration d'un plan de lutte contre les trypanosomoses animales et leur vecteur dans la zone d'intervention du PAEOB*. 2006, CIRDES/CIRAD: Bobo Dioulasso, Burkina Faso. p. 30.
5. Bouyer, J., et al., *A phyto-sociological analysis of the distribution of riverine tsetse flies in Burkina Faso*. Medical and Veterinary Entomology, 2005. **19**: p. 372-378.
6. Bouyer, J., et al., *Mapping African Animal Trypanosomosis risk from the sky*. Veterinary Research, 2006. **37**(5): p. 633–645.
7. Bouyer, J., et al., *A model of diffusion of Glossina palpalis gambiensis (Diptera: Glossinidae) in Burkina Faso*, in *Area-wide Control of Insect Pests. From Research to Field Implementation.*, M.J.B. Vreysen, Robinson A.S., and J. Hendrichs, Editors. 2007, Springer: Dordrecht, The Netherlands. p. in press.
8. Challier, A. and C. Laveissière, *Un nouveau piège pour la capture des glossines (Glossina: Diptera, Muscidae): description et essais sur le terrain*. Cahier O.R.S.T.O.M., série Entomologie médicale et Parasitologie, 1973. **10**(4): p. 251-262.
9. Cliff, A.D. and J.K. Ord, *Spatial Processes : Models and Applications*. 1981, London: Pion. 266.
10. Conover, W.J., *Practical Nonparametric Statistics*. 1971, New York: John Wiley & Sons. 295-301.
11. Cuisance, D., et al., *Dispersion linéaire de Glossina palpalis gambiensis et G. tachinoides dans une galerie forestière en zone soudano-guinéenne (Burkina Faso)*. Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux, 1985. **38**(2): p. 153-172.
12. Cuisance, D., et al., *Etude sur le pouvoir de dispersion des glossines*. 1983, CRTA/IEMVT/OMS: Bobo-Dioulasso. p. 83.
13. Cuisance, D., et al., *Trypanosomoses, Epidémiologie.*, in *Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail. Europe et Régions chaudes.*, E.T.e.D.E.m. internationales, Editor. 2003, Lavoisier: Londres - Paris - New York. p. 1627-1650.
14. de La Rocque, S., et al., *The changing distribution of two riverine tsetse flies over 15 years in an area increasingly occupied by agriculture in Burkina Faso*. Bulletin of Entomological Research, 2001. **91**(3): p. 157-166.
15. de La Rocque, S., et al., *Geographical Information Systems in parasitology: a review of potential applications using the example of animal trypanosomosis in West Africa*. Parasitologia, 2005. **47**: p. 97-104.
16. de la Rocque, S., et al., *Du satellite au microsattellite. Le risque trypanosomien. Une approche globale pour une décision locale.*, ed. CIRAD. 2001, Montpellier: CIRAD. 151.
17. Desquesnes, M. and A.M.R. Davila, *Applications of PCR-based tools for detection and identification of animal trypanosomes: a review and perspectives*. Veterinary Parasitology, 2002. **109**: p. 213-231.
18. Fowler, J. and L. Cohen, *Practical statistics for field biology*. 1990, Chichester: John Wiley and Sons Ltd.
19. Girard, M.C. and C.M. Girard, *Traitement des données de télédétection*. DUNOD ed. 1999.
20. Hargrove, J.W., *Tsetse dispersal reconsidered*. Journal of Animal Ecology, 1981. **50**: p. 351-373.

21. Hargrove, J.W., *A theoretical study of the invasion of cleared areas by tsetse flies (Diptera: Glossinidae)*. Bulletin of Entomological Research, 2000. **90**: p. 201-209.
22. Hendrickx, G., S. de la Rocque, and R.C. Mattioli, *Long-term Tse-tse and Trypanosomiasis management options in West Africa*. PAAT Technical and Scientific series, ed. FAO. Vol. 6. 2004, Rome: FAO. 57.
23. Hendrickx, G., et al., *A systematic approach to area-wide tsetse distribution and abundance maps*. Bulletin of Entomological Research, 1999. **89**: p. 231-244.
24. Hendrickx, G., et al., *The spatial patterns of trypanosomiasis predicted with the aid of satellite imagery*. Parasitology, 2000. **120**: p. 121-134.
25. Hollander, M. and D.A. Wolfe, *Non parametric statistical inference*. 1973, New York: John Wiley & Sons.
26. Hursey, B.S. and J. Slingenbergh, *The tsetse fly and its effects on agriculture in sub-Saharan Africa*. Revue Mondiale de Zootechnie, 1995. **84**: p. 67-73.
27. Ihaka, R. and R. Gentleman, *R: A language for data analysis and graphics*. Journal of Computational and Graphical Statistics, 1996. **5**(3): p. 299-314.
28. Itard, J., D. Cuisance, and G. Tacher, *Trypanosomoses: Historique - Répartition géographique*, in *Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail. Europe et Régions chaudes.*, E.T.e. Doc and E.M. internationales, Editors. 2003, Lavoisier: Paris, France. p. 1607-1615.
29. Lebart, L., A. Morineau, and M. Piron, *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. 1995, Paris: Dunod.
30. Lefrançois, T., et al., *New epidemiological data on Animal Trypanosomiasis by molecular analysis in the pastoral zone of Sideradougou, Burkina Faso*. Molecular Ecology, 1998. **7**: p. 897-904.
31. Munzel, U. and L.A. Hothorn, *A Unified Approach to Simultaneous Rank Test Procedures in the Unbalanced One-way Layout*. Biometrical Journal, 2001. **43**(5): p. 553-569.
32. Nash, T.A.M., *Tsetse Flies in British West Africa.*, ed. C. office. 1948, London: His Majesty's stationery office. 260.
33. Patefield, W.M., *Algorithm AS159. An efficient method of generating $r \times c$ tables with given row and column totals*. Applied Statistics in Medicine, 1981. **30**: p. 91-97.
34. Robinson, T., D. Rogers, and W. Brian, *Mapping tsetse habitat suitability in the common fly belt of Southern Africa using multivariate analysis of climate and remotely sensed vegetation data*. Medical and Veterinary Entomology, 1997. **11**: p. 235-245.
35. Rogers, D.J., S.I. Hay, and M.J. Packer, *Predicting the distribution of tsetse flies in West Africa using temporal Fourier-processed meteorological-satellite data*. Annals of Tropical Medicine and Parasitology, 1996. **90**: p. 225-241.
36. Rogers, D.J. and S.E. Randolph, *Distribution of tsetse and ticks in Africa: past, present and future*. Parasitology Today, 1993. **9**(7): p. 226-271.
37. Shaw, A.P.M., *Economic guidelines for strategic planning of tsetse and trypanosomiasis control in West Africa*. P. T. a. S. series, ed. FAO. 2003, Rome: FAO. 75.
38. Swallow, B., *PAAT position paper: Impact of trypanosomiasis on African agriculture*. 1998, Rome: FAO-OMS-IAEA-OAU/IBAR. 47 p.
39. Tamboura, I., A. Bere, and G. Hendrickx. *Elements d'élaboration d'un plan de contrôle de la trypanosomose dans les zones libérées de l'onchocercose*. in *Les techniques de l'information spatiale et de l'épidémiologie : des outils utiles pour planifier un développement intégré de l'élevage en Afrique Occidentale*. 2000. Bobo-Dioulasso: IMT Anvers.
40. Tran, A., et al., *Modélisation des maladies vectorielles*. Epidémiologie et santé animale, 2005. **47**: p. 35-51.

Tables

Tab. I Results of the Moran test applied on *G. palpalis gambiensis* apparent densities with 9 neighboring matrixes corresponding to various distance ranges, in the sudano-guinean ecological area

Distance range (m)	statistic	<i>p</i> -value
0-200	0.53247	9.79E-08
200-400	0.37347	2.66E-06
400-600	0.24817	0.00073
600-800	0.15862	0.023
800-1000	0.12436	0.050
1000-1200	0.17520	0.010
1200-1400	0.10374	0.087
1400-1600	0.09984	0.096
1600-1800	-0.00811	0.482

Tab. II Results of Non Parametric Multiple Comparison test (nPMC) on the ADT of the eight epidemiological landscapes

Landscapes	2	3	4	5	6	7	8
1	***	***	***	***	***	***	***
2		NS	NS	***	**	***	***
3			NS	**	**	***	***
4				NS	NS	***	***
5					NS	NS	*
6						NS	***
7							NS

Tab. III Comparison of the tsetse fly apparent densities in the epidemiological landscapes using the Steel-type non parametric multiple comparisons test (nPMC package, R software)

Compared groups	Sum of both sample-sizes	Statistic	1-sided p value	2-sided p value
1-2	419	7.25	4.252154e-13	9.867662e-13
1-3	215	12.23	0	0
2-3	464	13.64	0	0

Tab. IV Tsetse fly mature infection rates by *Trypanosoma vivax*, *T. congolense* var. savannah and *T. brucei lato sensu* identified by PCR in the epidemiological landscapes.

Trypanosome species	Landscape 1	Landscape 2	Landscape 3
<i>T. vivax</i>	10 (s.d. 4)	7 (s.d. 2)	5 (s.d. 1)
<i>T. congolense</i>	0	1 (s. d. 1)	2 (s.d. 1)
<i>T. brucei lato sensu</i>	0	1 (s. d. 1)	1 (s. d. 1)
Sample size	60	225	207

Figures

Fig. 1 Location of the trapping sites on the three ecological sections of the Mouhoun river

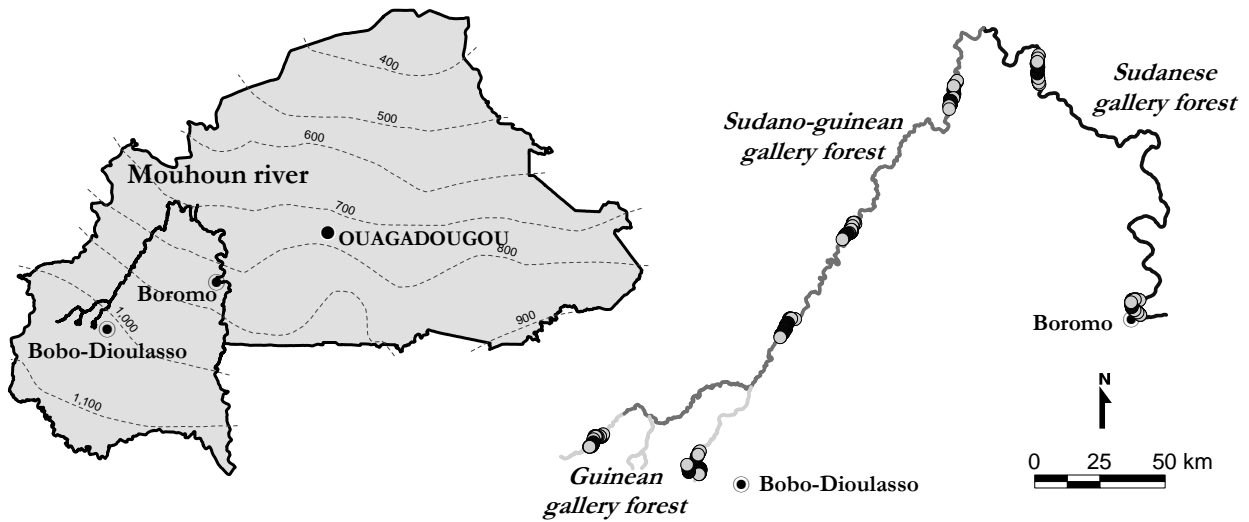


Fig. 2 Three Landsat channel composition (TM4, TM3, TM2) and associated supervised classification of a 1000m buffer section, Mouhoun tributaries, Burkina Faso

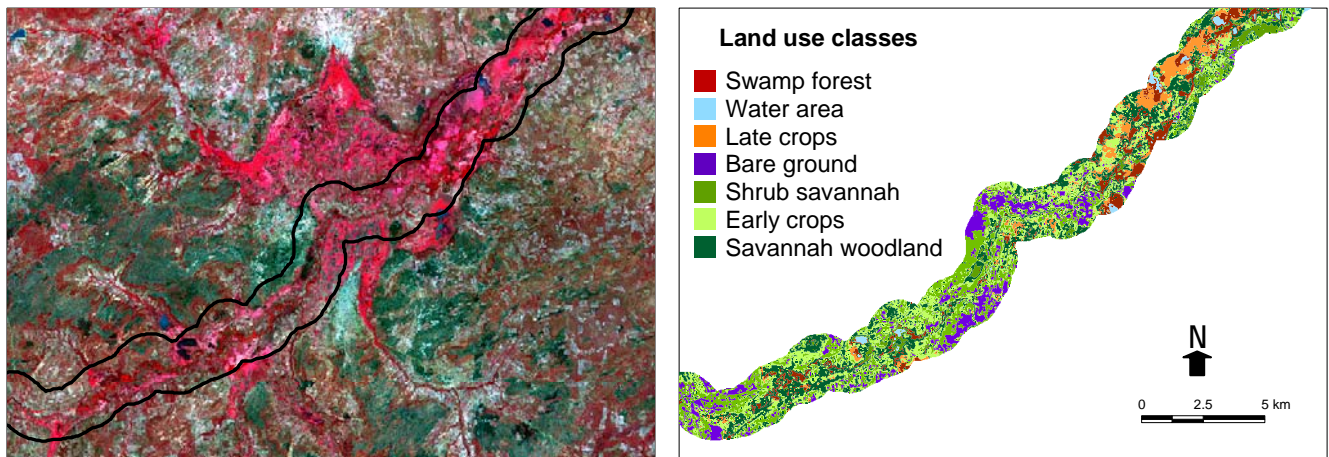


Fig. 3 Percentages of seven vegetal units obtained from supervised classification in 500m buffers around two points randomly generated along the river course

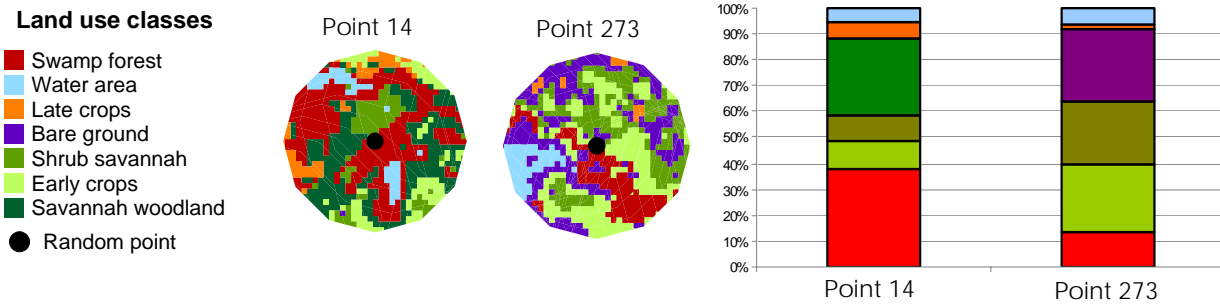


Fig. 4 Projection of three distance groups and associated variables (Land use classes areas in 500m buffers around the river course) on the first Compositant Principal Analysis plan: groups 1 and 2 represent half disturbed landscapes and group 3 a natural landscape.

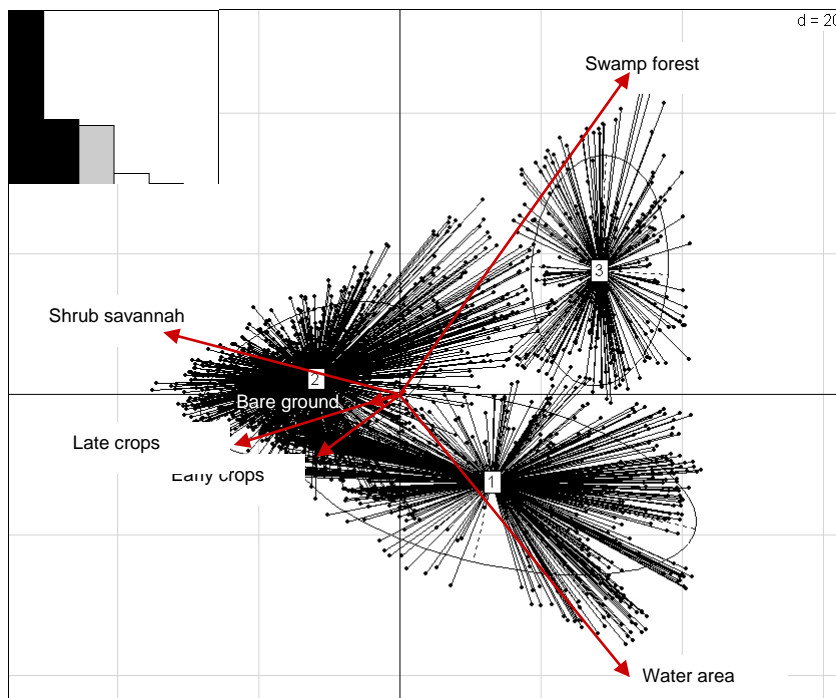


Fig. 5 Gathering of three epidemiological landscape (I, II, III)

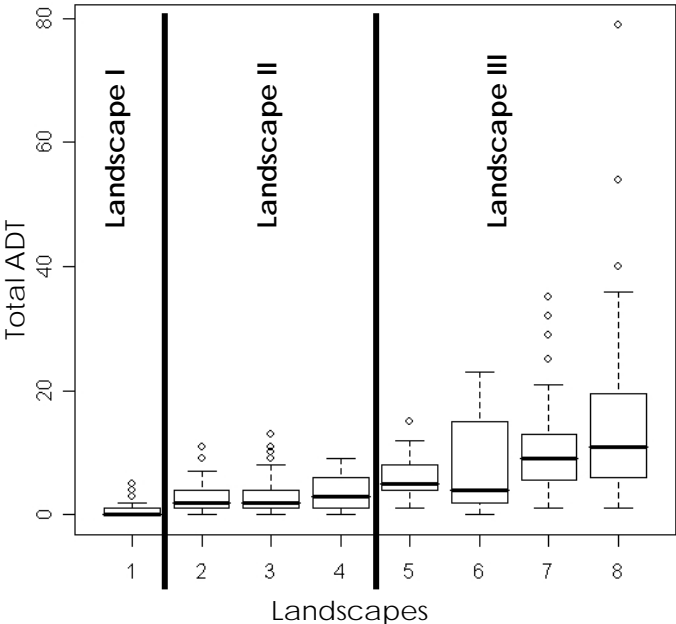
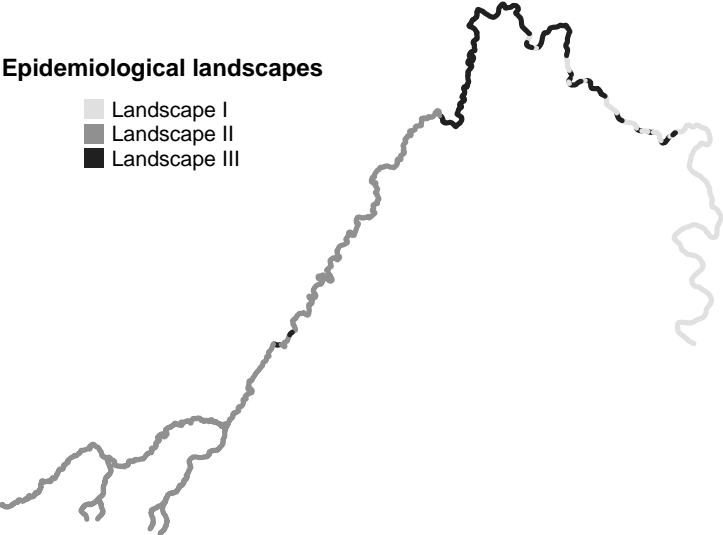


Fig. 6 Distribution of epidemiological landscapes along the Mouhoun river course



Ce travail utilise la même méthodologie que dans l'article précédent et a été présenté sous forme d'un poster à la conférence OIE intitulée « Use of Geographic Information Systems (GIS) in Veterinary Activities ». Ces résultats seront publiés dans *Veterinaria Italiana* en 2007.

L'approche décrite ci-dessus a été généralisée à l'ensemble de la boucle du Mouhoun après pré-découpage de cette dernière en 4 zones :

- les affluents présentant un cordon ripicole guinéen (sections I et II de la première publication),
- la partie ascendante du Mouhoun présentant un cordon ripicole soudano-guinéen et bordée par une large plaine inondable (sections III et IV),
- la partie ascendante présentant un cordon ripicole soudano-guinéen mais sans plaine inondable (section V, cette distinction s'appuie sur l'image satellite et une communication personnelle de Serge Guillobez (CIRAD) qui a réalisé une classification écologique de cette branche),
- la partie descendante de la boucle, présentant un cordon ripicole soudanien et déjà traitée dans la partie précédente (sections VI et VII).

Les sept sections avaient été identifiées à l'origine comme écologiquement différentes par des critères de classification géologiques, hydrologiques et anthropiques issus de la littérature (Bouyer 2002). Le regroupement de certaines d'entre elles suite aux enquêtes de terrain a pour but de réunir les sections écologiquement comparables dans lesquelles les sous-unités seront séparées automatiquement par le degré d'anthropisation des paysages identifiés par télédétection. Il s'agit donc d'une classification paysagère semi-supervisée, l'impact de l'anthropisation des paysages péri-riverains sur les différents écotypes de cordons ripicoles étant variable, et la discrimination des grandes sections écologiques étant réalisée suite aux enquêtes de terrain. A l'intérieur de chaque section en revanche, la discrimination des paysages de voisinage similaire est automatique.

Cette classification semi-supervisée a abouti à la discrimination de 8 paysages épidémiologiques après intégration de l'auto-corrélation spatiale, calculée dans chaque section. Lorsque celle-ci était différente pour les deux espèces, la distance la plus importante a été choisie afin de contenir l'ensemble de la zone à risque dans le paysage le plus dangereux (paysage de lisière).

Les DAP totales ont ensuite été utilisées pour regrouper les paysages similaires, par l'utilisation du test npmc (non parametrical multiple comparison test) après réalisation d'une anova non paramétrique (Bartlett test, $p < 0.001$). En effet, les distributions intra-paysages n'étaient pas normales ($p < 0.05$, test de Kolmogorov-Smirnov, voir méthodologie détaillée dans 4.2.1).

Le graphique suivant présente les DAP dans les différents paysages sous forme de boîtes à moustache (médiane, quantiles et intervalles de confiance à 95%).

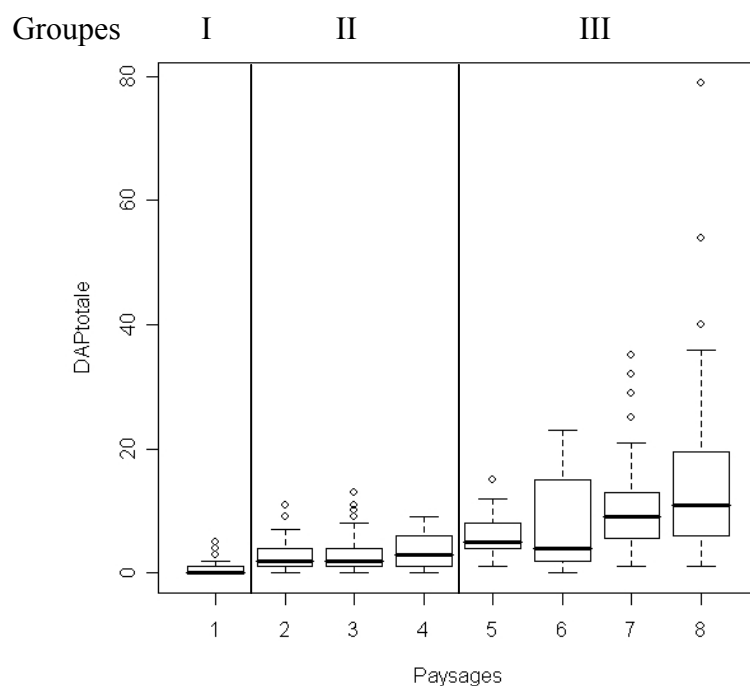


Fig. 21. Distribution des DAP totales dans les 8 paysages épidémiologiques identifiés sur l'ensemble de la boucle du Mouhoun par classification paysagère semi-supervisée et localisation des regroupements ultérieurs suite au test npmc sur les DAP totales (barres verticales).

Les résultats du test npmc sont présentés dans la table 2 : le paysage 1 est différent de tous les autres ($p < 0.001$) alors que le paysage 2 est associé aux paysages 3 et 4 ($p > 0.05$) et se distingue des suivants.

c>l	2	3	4	5	6	7	8
1	***	***	***	***	***	***	***
2	-	NS	NS	***	**	***	***
3		-	NS	**	**	***	***
4			-	NS	NS	***	***
5				-	NS	NS	*
6						NS	***
7							NS

Tab. 3. Comparaison des DAP totales dans les sept paysages épidémiologiques identifiés par classification paysagère supervisée par le test npmc (non parametrical multiple comparison test). Résultats du test monolatéral obtenu après classification des paysages par DAP croissantes, avec $H1 : DAP(\text{paysage de colonne}) > DAP(\text{paysage de ligne})$. Les regroupements sont effectués dès la première différence significative relevée (barres verticales épaisses). * $p < 0.05$, ** $p < 0.02$, *** $p < 0.001$

Les regroupements réalisés aboutissent à 3 paysages dont les DAP totales sont présentées dans la figure 22. Un nouveau test npmc est réalisé sur ces 3 groupes et permet de conclure à une différence significative entre tous les groupes comparés deux à deux ($p < 0.001$).

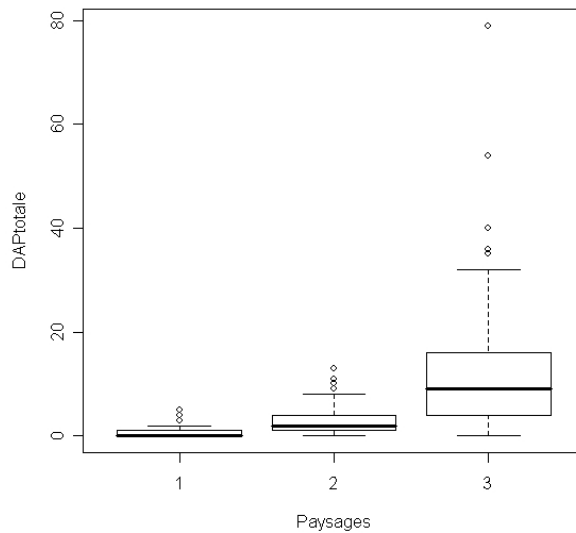


Fig. 22. Distribution des DAP totales dans les 3 paysages épidémiologiques issus des regroupements réalisés suite à la comparaison des 8 paysages initiaux par le test nPMC.

Les relevés de terrains réalisés dans les trois paysages confirment une corrélation positive entre niveaux de conservation de la galerie et DAP totales : les pourcentage de sites conservés augmentent des paysages 1 à 3 (fig. 23). Cette association est relative puisqu'une partie des sites dégradés est intégrée aux paysages conservés pour tenir compte de l'auto-corrélation spatiale, indicateur de la propagation du risque à partir d'une zone épidémiologiquement dangereuse.

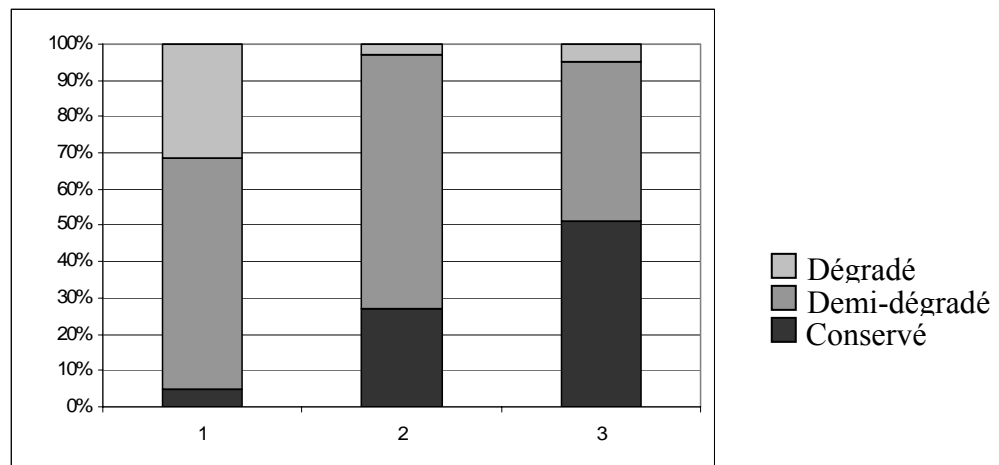


Fig. 23. Pourcentages de relevés phytosociologiques de cordons ripicoles classés en dégradé, demi-dégradé et conservé dans les 3 paysages épidémiologiques de la boucle du Mouhoun (voir méthode de classification dans la première publication).

Le tableau 4 présente les taux de glossines infectantes pour les trois espèces de trypanosomes du bétail ainsi que les DAP totales par paysage.

	Paysage 1	Paysage 2	Paysage 3
<i>T. vivax</i>	10 (s.d. 4)	7 (s.d. 2)	5 (s.d. 1)
<i>T. congolense</i>	0	1 (s.d. 1)	2 (s.d. 1)
<i>T. brucei</i> sensu lato	0	1 (s.d. 1)	0
Nb. glossines disséquées	60	225	207
DAP	0.80 (s.d. 1.10)	2.65 (s.d. 2.54)	11.76 (s.d. 10.55)
Nb pièges	121	334	153

Tab. 4. Pourcentages de glossines infectantes et moyennes des DAP totales dans les 3 paysages épidémiologiques de la boucle du Mouhoun

La comparaison du niveau de risque dans les trois paysages est alors réalisée par l'utilisation du même indicateur, le nombre de glossines infectantes par piège et par jour, dont la moyenne et la distribution sont calculées par rééchantillonnage (voir méthodologie détaillée dans 4.2.1), à l'aide du logiciel @risk^R (fig. 24). Il est intéressant de constater que la densité apparente de glossines est la composante principale de l'indice de risque utilisé mais qu'il n'y a pas de corrélation positive entre la DAP et le taux de glossines infectantes : le paysage 3, le plus dangereux, est celui où le pourcentage d'infections mûres est le plus faible, même si cela n'est pas significatif. Cela a également été rapporté dans le cas de la modélisation des maladies transmises par les moustiques en environnement hétérogène où le nombre de piqûres par personne et par jour et la proportion de moustiques infectants ont des dynamiques spatio-temporelles indépendantes (Smith *et al.* 2004).

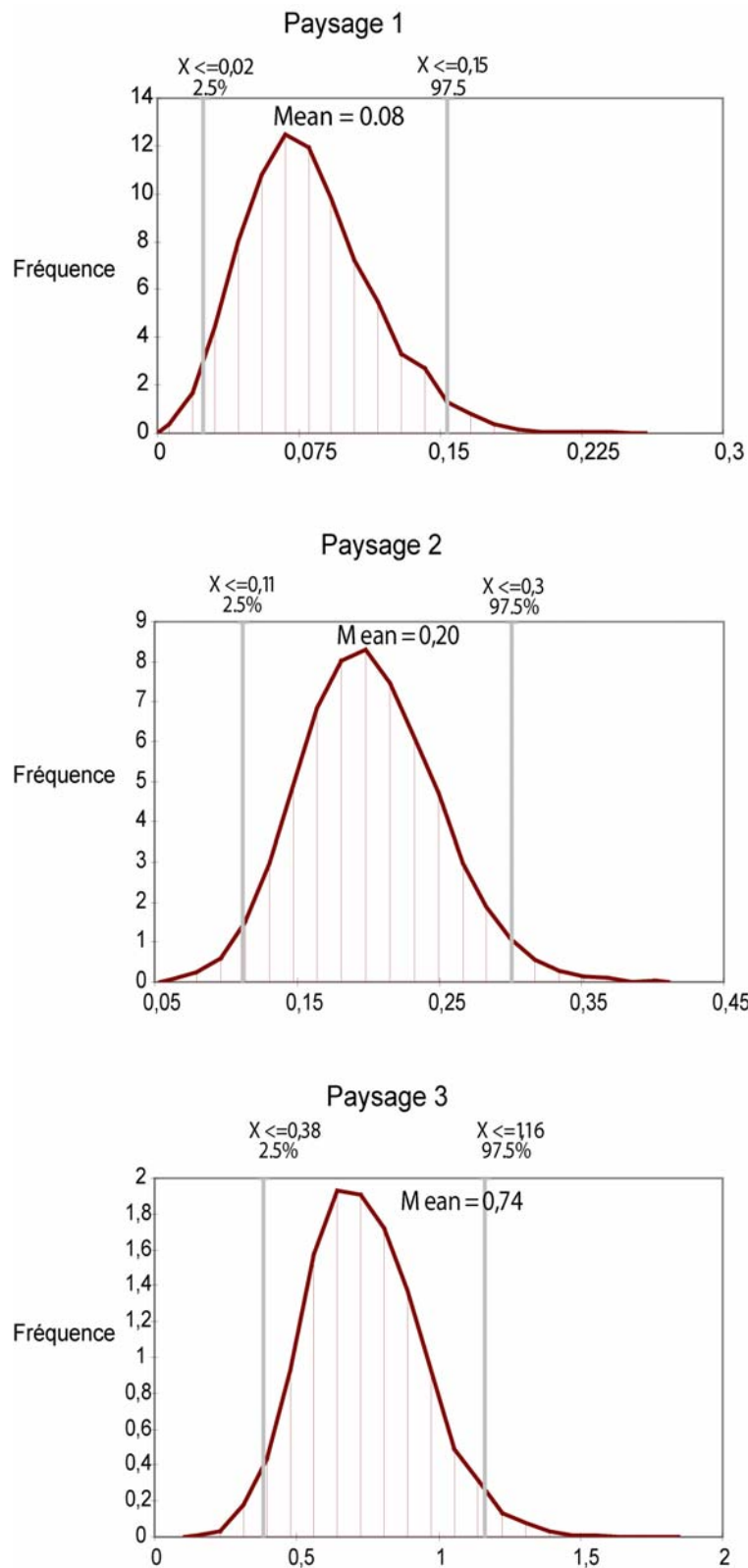


Fig. 24. Distributions des nombres de glossines infectantes par piège et par jour dans les 3 paysages épidémiologiques de la boucle du Mouhoun, obtenues par 5000 tirages au sort (ré-échantillonnage dans les échantillons des DAP totales et des glossines disséquées) à l'aide du logiciel @risk^R. L'axe des abscisses correspond au nombre de glossines infectantes par piège et par jour et l'axe des ordonnées aux fréquences de ces valeurs parmi les 5000 tirages.

En utilisant cet indicateur de risque, le paysage 3 est 3.92 fois [intervalle de confiance à 95%, 1.72-7.57] plus risqué que le paysage 2 et 11.48 fois [3.66-31.85] plus risqué que le paysage 1. Le paysage 2 est 3.13 fois [1.05-8.46] plus risqué que le 1.

De plus, avec un âge physiologique moyen de 29.33 (s.d. 11.77), les glossines du paysage 1 sont significativement plus jeunes (test t de student, $p < 0.05$) que celles des paysages 2 et 3, présentant respectivement des âges physiologiques moyens de 40.51 (s.d. 17.96) et 41.91 (s.d. 17.44). 12, 142 et 65 femelles ont été disséquées dans les paysages 1, 2 et 3 respectivement. Sur la figure 25, on constate que la tranche d'âge supérieure semble absente dans le paysage 1, ce qui est également en faveur d'une réduction du risque de transmission dans ce dernier. Cependant, le nombre de glossines disséquées dans le paysage I est trop faible pour prendre en compte ce paramètre dans le calcul de la capacité vectorielle.

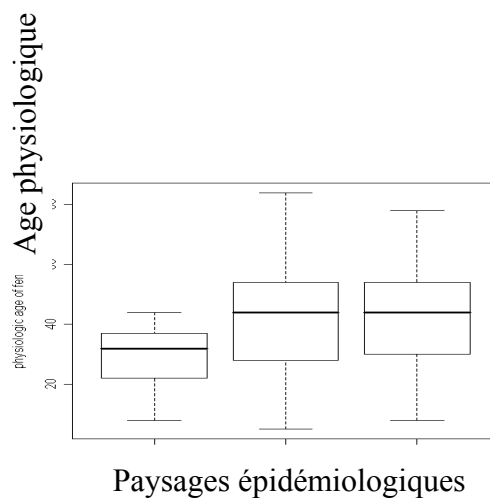


Fig. 25. Distributions (boîtes à moustache) des âges physiologiques des femelles disséquées dans les 3 paysages épidémiologiques de la boucle du Mouhoun

La figure 26 représente la distribution des trois paysages épidémiologiques tout au long de la boucle du Mouhoun. On constate qu'à cette échelle de travail, les 2 paysages les plus dangereux décrits dans la 3^{ème} publication et correspondant aux paysages initiaux 7 et 8 se retrouvent associés dans l'unité de risque maximal (paysage 3). Ceci est lié à l'utilisation du test npmc qui tient compte de l'ensemble des groupes pour faire les comparaisons par paires (nombre de ddl plus élevé), ce qui abaisse le seuil de différenciation entre groupes proches. Cette fusion nous semble en outre réaliste, car les DAP mesurées en forêt sont souvent sous-évaluées du fait de la mauvaise visibilité des pièges en galerie conservée (beaucoup de végétation, peu de lumière).

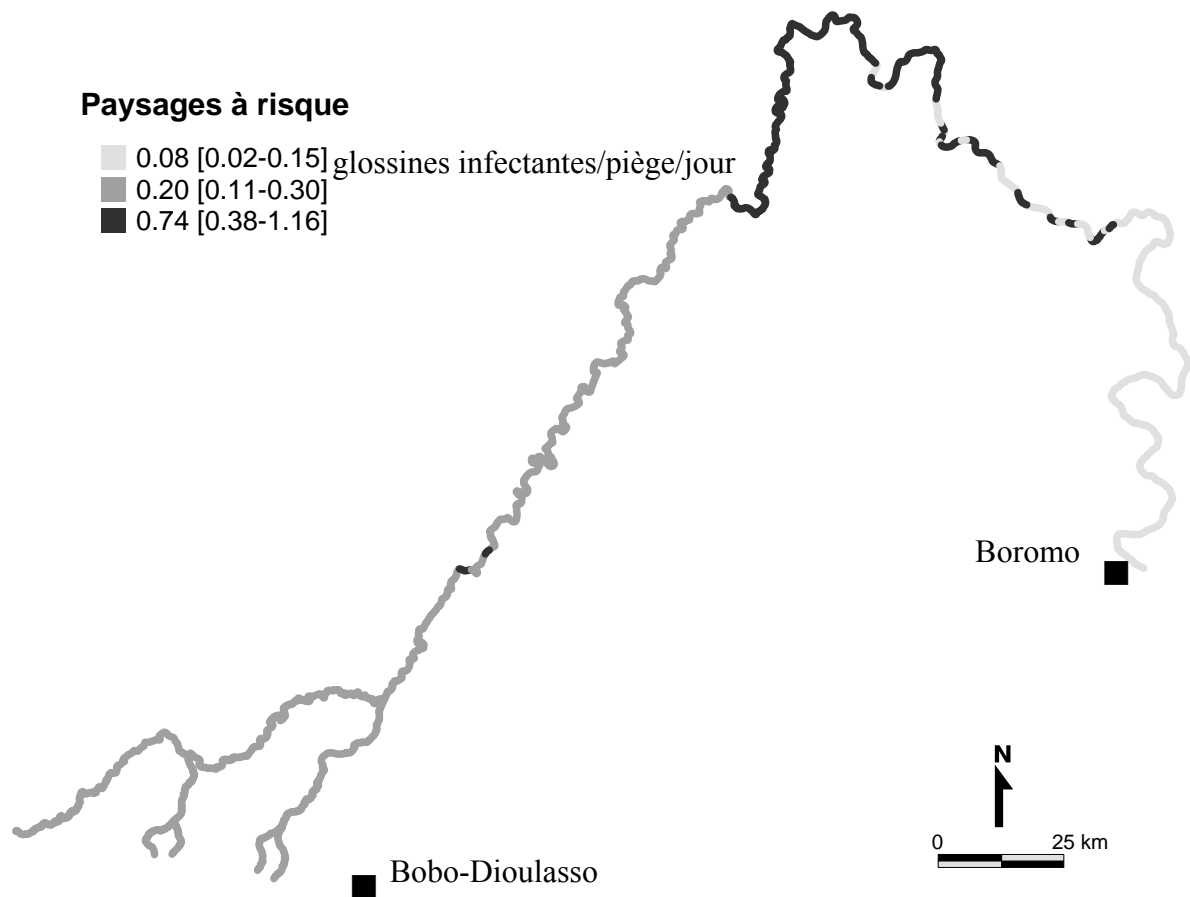


Fig. 26. Distribution spatiale des paysages à risque de transmission cyclique des TAA au niveau de la boucle du Mouhoun, correspondant à 702km de réseau hydrographique.

La méthodologie présentée ici a donc permis de hiérarchiser le risque de transmission cyclique des TAA sur 702 km de réseau hydrographique, le risque le plus élevé représentant 25 % du cours d'eau principal du Mouhoun. Il est intéressant de noter que le risque le plus important a été relevé dans les zones les plus au Nord pourtant les plus sèches, et plus généralement, à proximité de zones protégées respectées. Cette conclusion, c'est-à-dire que les zones protégées et leurs lisères sont les zones à risque pourrait paraître « décevante », car ce n'est pas un fait nouveau. Certes non, mais il est rassurant de voir que ce travail ne contredit pas celui des « anciens » et pour se rendre compte de son intérêt, il faut réaliser la taille de la zone classée, qui demanderait des mois, voir des années à parcourir entièrement à pied à un naturaliste, qui pourrait alors réaliser une classification certainement encore plus fine : il ne suffit pas que la zone soit considérée comme « classée » sur une carte pour être protégée, et, réciproquement, elle peut-être magnifiquement protégée par son caractère sacré, sans qu'on ne puisse trouver cette information sur une carte. De plus, il convient de distinguer la conservation de la galerie, qui peut être liée à l'escarpement des berges, et pas seulement à la présence d'une forêt classée protectrice (de La Rocque 1997). Une telle classification nécessite donc une bonne connaissance de terrain de la zone considérée, et n'est pas extrapolable ailleurs sans enquêtes éco-entomologiques préalables, sur 10% du cours d'eau à classer au minimum. Cette classification a été utilisée par un projet de développement, le projet PAEOB (Projet de Développement de l'Élevage dans l'Ouest du Burkina), pour sélectionner les zones d'intervention prioritaires pour la lutte contre les glossines et les trypanosomoses animales, ce qui illustre l'impact pratique et opérationnel de ce type de modèle (Bouyer and Bengaly 2006).

Une autre réserve reste à considérer : il s'agit ici d'une classification du risque de transmission cyclique, qui néglige le rôle des vecteurs mécaniques (stomoxes et tabanides) alors que leur capacité à relayer les glossines pour provoquer des phases épidémiques pourrait s'avérer importante dans ces paysages fragmentés. L'importance de ces vecteurs mécaniques a récemment été étudiée et démontrée en conditions expérimentales au Burkina Faso (Desquesnes and Dia 2003b, c; Desquesnes *et al.* 2004a; Desquesnes *et al.* 2004b). Or, *T. vivax* constitue l'espèce la plus fréquente dans le bassin du Mouhoun. Les suivis en cours dans le cadre du projet Wellcome Trust Fragfly, nous ont déjà permis d'objectiver une épidémie à *T. vivax* (20% d'incidence en juillet 2006 dans un troupeau de 50 animaux) au niveau d'un troupeau sédentaire fréquentant une section de cours d'eau où les glossines étaient présentes en densités extrêmement faibles (DAP<0.02). De plus, les outils utilisés (images satellites avec une précision de 30m) ne permettent une bonne classification du risque que si la section à classer est bien connue (enquêtes de terrain) : un tel modèle ne pourrait être appliqué ailleurs sans l'adapter, en particulier sans connaître les écosystèmes concernés. Enfin, il s'agit d'une classification faisant suite à une enquête verticale et des changements saisonniers ne peuvent être exclus : seuls les suivis longitudinaux en cours nous permettront de conclure sur l'intérêt de l'approche présentée.

En conclusion de cette section (4. 2.), nous retiendrons que :

- la fragmentation des paysages entraîne une hétérogénéité spatiale du risque de transmission cyclique des trypanosomoses animales ;
- l'analyse spatiale des paramètres environnementaux déterminants certaines variables de la capacité vectorielle, l'abondance relative des vecteurs et le pourcentage d'infections matures, a permis de cartographier ce risque sur 702km de réseau hydrographique
- une bonne connaissance de terrain de la zone est indispensable et d'autres paramètres déterminant la transmission trypanosomienne seront pris en compte lors des analyse longitudinales en cours dans le cadre du projet Wellcome Trust Fragfly.

La section suivante présente l'impact de la fragmentation des paysages sur les capacités de dispersion des glossines riveraines.

4.3. Dispersion

4.3.1. Dispersion en milieu homogène

Bouyer, J., A. Sibert, M. Desquesnes, D. Cuisance and S. de La Rocque. 2007. A model of diffusion of *Glossina palpalis gambiensis* (Diptera: Glossinidae) in Burkina Faso. in press. In M.J.B. Vreysen, Robinson A.S. and J. Hendrichs. Area-wide Control of Insect Pests. From Research to Field Implementation. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

A DIFFUSION MODEL FOR *Glossina palpalis gambiensis* IN BURKINA FASO

J. BOUYER^{1,2}, A. SIBERT^{1,3}, M. DESQUESNES^{1,2}, D. CUISANCE⁴
and S. DE LA ROCQUE^{1,3}

¹Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le
Développement, Département d'Élevage et de Médecine Vétérinaire, BP 5035,
34032 Montpellier, France

²Centre International de Recherche-développement sur l'Élevage en Zone
Subhumide, BP 454, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

³Institut Sénégalais de Recherches Agricoles, Laboratoire National d'Études et de
Recherches Vétérinaires, BP 2057, Dakar-Hann, Senegal

⁴Conseil Général Vétérinaire, 251 rue de Vaugirard, 75732 Paris Cedex 15, France

ABSTRACT: The dispersal of *Glossina* species is of interest to pest control personnel since these flies are the biological vectors of human and animal trypanosomes in Africa. The design of control and/or eradication programmes requires an accurate knowledge of the ecological characteristics of tsetse flies and the geographic structure of their populations. The present study attempts to model the dispersal process of a riverine tsetse species i.e. *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank in Burkina Faso along an apparent homogeneous gallery forest. While for savannah species, dispersal is usually modelled as a two-dimensional random walk (in time and space) or diffusion (its continuous analogue), for riverine species, dispersal can be viewed more simply as a one-dimensional random walk. The data reported here show that the topology of the habitat, which is a system of tributaries rather than a straight line, has a great impact on the dispersal process. Moreover, since only a part of the river system can be observed in practice, the effect of partial observation when estimating dispersal parameters can be quantified. The results reported here were obtained using a data set from a mark-release-recapture experiment carried out with *G. p. gambiensis* on a tributary of the Mouhoun River in Burkina Faso. The model was fitted to field data and used to estimate the displacement of a fly during 10% of its lifespan (13 kilometres) and the probability of it dispersing more than 10 kilometres from its initial position ($p > 0.1$). The analysis was carried out by either taking into account, or ignoring, the fact that only part of the river system was observed during the mark-release-recapture protocol.

KEY WORDS: dispersal, tsetse fly, *Glossina palpalis gambiensis*, diffusion model, mark-release recapture

1. INTRODUCTION

In West Africa, climate and land use pressures result in fragmentation of tsetse fly habitats, especially at the northern end of their distribution areas (Hendrickx et al. 2004). Residual subpopulations, surrounded by semi-permanent barriers (particularly cotton crops), are increasingly isolated and can become a priority target

for sustainable control. If the tsetse population is not isolated, barriers of traps or screens impregnated with insecticides can be deployed, to prevent reinvasion (Cuisance and Politzar 1983, Politzar and Cuisance 1983, 1984), at least until the adjacent tsetse populations are suppressed. To establish these barriers, traps or screens are placed every 100 metres along five to ten kilometre river sections. Control campaigns preferably target areas where agricultural barriers already exist, and the methods used vary in their cost-effectiveness depending on their reliability and the overall objective, i.e. eradication or suppression (IAEA/FAO 2001). Information about the degree of isolation between populations can be very useful for the design, implementation and monitoring of area-wide integrated pest management programmes (AW-IPM), especially when resources are limited.

The cotton belt of Mali and Burkina Faso has been identified as a priority area for tsetse control because of the potential benefits associated with the removal of trypanosomoses (Hendrickx et al. 2004). In Burkina-Faso, riverine species (*Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank and *Glossina tachinoides* Westwood) are the main vectors of African animal trypanosomosis, since the only savannah species (*Glossina morsitans morsitans* Newstead) is now restricted to protected areas in the south of the country. Current studies on the population dynamics of vector species therefore focus on the valleys and riverine forests, using remote sensing and ecological data to evaluate the feasibility of an eradication campaign based on area-wide principles and in support of the Pan African Tsetse and Trypanosomiasis Eradication Campaign (PATTEC) recently initiated in Burkina Faso (IAEA/FAO 2001). In particular, researchers and programme managers are interested in the degree of isolation of vector populations, or conversely their ability to disperse as estimated by migration rates between favourable landscapes. For this purpose, both mark-release field experiments and population genetic analyses have proven to be very efficient tools (Solano et al. 2000, Krafsur and Endsley 2002, Krafsur 2003).

The methodology for estimating diffusion parameters by mark-recapture methods is now robust for species dispersing in two dimensions (Okubo and Levin 2001). For the savannah species of tsetse, such as *Glossina morsitans morsitans* Westwood, diffusion models have been successfully applied to model the dispersal process (Bursell 1970, Hargrove 1981, Hargrove and Lange 1989, Hargrove 2000). However, for tsetse flies dispersing along gallery forests, these are less well developed (Rogers 1977, Randolph and Rogers 1984, Cuisance et al. 1985).

Before addressing the problem of dispersal in fragmented landscapes, the present study analyses data obtained in a homogeneous riverine forest to understand the impact of river structure on the dispersal characteristics of riverine tsetse (Cuisance et al. 1985). In particular, account is taken of the fact that a river cannot be considered as a straight line but rather as a river system. As underlined by Buxton (1955):

The fly belt occupied by *G. palpalis* is nearly always along the waterside. [...] It is known that the insect moves very freely up or down stream or up a tributary. [...] Evidently then the width of the

zones varies, but spontaneous movement of the insect is so closely confined to the vicinity of water that it is almost linear.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Field Data

The mark-release-recapture data were collected in 1981 (Cuisance et al. 1985) on the Dienkoa River, a tributary of the Mouhoun River in Burkina Faso. Forty-three biconical traps were deployed at distances of approximately 500 metres over a distance of 20 kilometres along the main stream. The river section under study was bordered by a homogenous closed Guinean riparian forest. Trap locations (Fig. 1), were digitized from a Landsat Thematic Mapper image (pixel 30 metres x 30 metres) from December 2000 (cool dry season) using the original and very detailed field map (Cuisance et al. 1985).

Figure 1. Location of the traps of the 1981 study along the Dienkoa river

For this study, the data obtained from the release of 8683 three-day-old male *G. p. gambiensis* were analysed. The flies were from the Centre de Recherche sur les Trypanosomoses Animales (CRTA) insectary and were fed once on a rabbit on the day before release. They were not irradiated before release. Ten weekly releases, which were not analysed by Cuisance et al. (1983), were performed between May and August 1981. During these releases, the initial release point (Fig. 1) was located in the middle of the trapped section. Flies were marked on their pronotum with a dot of acrylic paint, the colour of which indicated the week of their initial release. Captures were performed three times per week with traps set from 08.00 hours to 16.30 hours each trapping day (On three days with heavy rain, traps could not be checked and only releases were carried out). Marked tsetse flies were released again at the location where they were captured.

Trapping was terminated at the same date for all cohorts so that data represent various times from the release of the cohorts (15 and four weeks for the first and last cohorts respectively). The data available are of two types: total trap catches by time elapsed from release cumulated over all ten cohorts (Cuisance et al. 1985), and a set of data obtained from Cuisance's diary corresponding to daily data cumulated for all traps.

2.2. Models

A discrete isotrope random walk (same probability of going up- or downstream one distance unit at each time unit), was used to model tsetse dispersal. It can be regarded as the simplest individual-based model of dispersal in one dimension. The model's assumptions are that, during one time unit (τ) a single fly will travel exactly one unit length (λ) either to the right or left with equal probability.

In this case, if the number of time steps n is large, and denoting

$$x = m\lambda, t = n\tau$$

it can be shown that the probability density of the position at time t converges towards the density of a centred Gaussian random variable with variance $2Dt$, where D is the so-called diffusion coefficient and is equal to $\lambda^2/2\tau$ (Williams et al. 1992).

Since mortality appears as the main cause of the end of the diffusion process, zero diffusion was used to model the progress of fly dispersal. Such a model amounts to stopping an individual's trajectory after a random time representing the individual's lifetime. Since the mortality rate between the first release and first recapture cannot be disentangled from the overall recapture rate, and since the mortality rate appeared almost constant during the later stages of the releases, a constant mortality rate, μ was used throughout.. (The model can however be easily extended to more accurate data on fly mortality). The parameter μ was roughly estimated as the log-regression coefficient of the number of recaptures flies against time. Based on the homogeneity of the gallery and trapping conditions, two strong assumptions had to be made, i.e. the time and space independence of capture and mortality rates.

The model was first applied on a theoretical system of tributaries, comprising an infinite main river where diffusion originates, and one or several tributaries connected to the main stream at definite locations (Fig. 2). Boundary conditions were isotropic at bifurcations (when a fly came to a junction between a tributary and the main river it had equal probability of going up the tributary, or up or down the main stream), and reflexive at the end of tributaries (when it reached the end of a tributary it always came back down at the next step). In order to assess the effects of geometry on the diffusion process, configurations with $n = 2$ and $n = 10$ tributaries were studied. The distance between the origin of the process and the next tributary was set to $l = 1$, and the diffusion coefficient was such that $2D = 1$. Several lengths of tributaries ($L = 1, 3, 10$) were used in the simulations.

Figure 2. Symmetric systems used for the simulations

The model's parameters (D, μ) were then estimated using the field data set and following two assumptions: (1) the trapping system allows a complete observation of the dispersal process which occurs only along the main river, and (2) the trapping

system allows only a partial observation of the dispersal process which occurs throughout the whole river system (river basin with all its tributaries).

Finally, two “summary statistics” were calculated using the two-parameter estimations in a hypothetical case where two populations are ten kilometres apart on a straight river course without tributaries: (1) the distance to the origin exceeded during 10% of the fly’s average lifespan and (2) the probability of a fly travelling beyond a given distance to the origin. Details of the mathematical process will be described elsewhere (Sibert et al., in preparation).

3. RESULTS

3.1. Theoretical Systems

The effects of considering only the main river for estimating D and μ while dispersal occurs throughout a river system was investigated using a variety of symmetric and asymmetric river systems. The results of the simulations depend on the complexity of the river system and the value of the diffusion coefficient. The results from the nine theoretical symmetric river systems (Fig. 3) are only illustrative but they use a realistic D , namely $0.5 \text{ km}^2/\text{day}$ and a realistic river system, with ten tributaries. To appreciate the potential impact of partial observation on the estimation of D and μ , three variables are illustrated: (1) the proportion of flies observed on the main river (to illustrate the effect of partial observation on the estimation of mortality rates), (2) the average position of the population (to show that an isotropic random walk can lead to an apparent displacement of the population on the observed section), and (3) the ratio between observed and actual variance (to illustrate the impact of partial observation on the estimation of the diffusion coefficient (Fig. 3)).

Figure 3. Proportion of flies observed on the main river, average position in kilometres and ratio between observed and real variance in function of time (in days) in nine hypothetical river systems ($n=10$, $L=1, 2$ or 3 and $l=1, 3$ or 10).

From the simulations, it is clear that spatial sampling, i.e. observing only the main river with traps while dispersal occurs on the whole river system, can lead to overestimation of mortality rates by up to 30% at day 40 (Fig. 3, first column, first line). The average position of the population on the main course can evolve up to one kilometre from the release position (Fig. 3, third column, second line), towards the centre of gravity of the system, leading to an apparent drift of the population, which would be impossible if the diffusion process occurred in an infinite symmetrical system. Finally, the variance in position (proportional to the diffusion coefficient) can be underestimated by 15% in the case of complex systems (Fig. 3, first column of third line).

3.2. Real Data Set

With the real data set presented above, D and μ could be estimated depending on two different assumptions: (1) dispersal occurs only on the main river and the trapping system provides complete information, and (2) dispersal occurs on the whole river system and the data set is thus spatially sampled.

If dispersal occurs only on the main river, a complete observation of a random walk on a straight line can be implied. Daily mortality rate estimated over the first month is then 6.5%, corresponding to a mean lifespan of 15.5 days. The corresponding diffusion coefficient is $0.29 \text{ km}^2/\text{day}$.

In the alternative hypothesis (partial observation of a random walk on a tree), the estimated mortality rate is only 4.4%, corresponding to a mean lifespan of 22.7 days. The diffusion coefficient is $0.46 \text{ km}^2/\text{day}$.

The two estimation errors due to spatial sampling demonstrate the same tendency, i.e. an underestimation of the probability of long distance movement in the case of partial observation. When the model coefficients are corrected for the partial observation bias, the average distance covered by a fly during 10% of its lifespan increases from four to 13 kilometres. At the same time, the probability of a fly reaching a population located ten kilometres away increases from less than 0.01 to more than 0.1. In other words, the (apparent) displacement – and the (apparent) probability of reaching another population – is much lower than it is if only the data from the main river are included.

4. DISCUSSION

The estimates of mortality rate obtained from the raw data are 30% lower when a partial system of tributaries is assumed (0.040 versus 0.065). However, mortality remains very high for this highly favourable environment (closed and conserved Guinean gallery forest). Density-dependent factors may induce an increase of mortality rates next to the release points due to increased local density (Rogers 1990). The assumption of a constant mortality rate in space is then not valid as the fly density will be higher at the release point, at least during the releases and maybe during the following days. In all cases, taking account the spatial complexity seems very important when estimating mortality rates, in the case of sterile insect releases for example. Moreover, dispersal over the entire available system (including the tributaries) may be considered as a way to reduce mortality density-dependent factors as much as possible.

The structure of a river system is not static in time, but evolves with macro-climatic variations through seasons. In the hot dry season, the small tributaries are drained and become unsuitable for tsetse survival, leading to their concentration in the moister section, i.e. in the main river. While dispersing with the same diffusion coefficient on either the entire system or the main course only, the probability of

long-distance movements on the main river will increase, thereby enhancing long-distance dispersal during the dry season. Thus, on the one hand, tributaries can act as brakes to longitudinal movements particularly during the rainy season while, on the other hand, the mortality rate will decrease as relative humidity increases during the rainy season. These two parameters have thus opposing effects on long-distance dispersal.

In the model used, the two-dimensional structure of the system was not taken into account, and the possibility cannot be excluded that some flies escaped from the gallery (main stream or tributaries) and re-entered the system at some other point. However, during the release period (beginning of the rainy season), 145 traps were set in two circles located at one and two kilometres from the release point in the neighbouring savannah (Cuisance et al. 1983), and only 1.1% (36 from 3228) of the captured flies were caught outside the gallery. Moreover, as movement in the savannah is a two-dimensional diffusion, the latter environment can be considered less diffusive than the gallery itself and its contribution to long displacements along the main course can be neglected. During the rainy season however, riverine flies migrate into nearby savannah areas, especially while following their hosts, and their movement, perpendicular to the river systems, should be taken into consideration if attempting to estimate the probability of a river basin being “isolated” from another.

In the present work, the experimental site was chosen for its homogeneous, closed gallery. Provided that the spatial complexity is taken into account, a diffusion process was appropriate to describe tsetse fly dispersal. However, in fragmented landscapes, gallery forests are in fact very heterogeneous (Morel 1983). In such situations, a diffusion process may be unsuitable to describe fly dispersal, as the decision to disperse becomes a trade-off between a reduction in mortality-dependent factors and an increase in mortality-independent factors while moving from a favourable ecosystem (natural riverine forest), to a less favourable one (disturbed riverine forest) (Blondel 1995). Experimental releases integrating the lessons from the present work are presently being conducted in fragmented landscapes previously characterized by phyto-sociological analysis (Bouyer et al. 2005), to integrate spatial heterogeneity into dispersal models. In association with population genetics, these should be very useful in understanding the population structure within the Mouhoun river basin and may allow the identification of “natural” barriers in the planning of an AW-IPM programme in Burkina Faso.

5. CONCLUSION

A normal diffusion model can fit the data on riverine tsetse dispersal in homogeneous landscapes provided that the spatial complexity of the river system is taken into account. Daily mortality rate has an important effect on dispersal and especially on long-distance movements. Since they depend mainly on the season and the conservation status of the gallery forest, these elements may have a great impact

on the tsetse dispersal process. Mark-release field experiments, supported by new techniques like dispersal models, remote sensing and geographic information systems can be very useful in designing the sequential process of an AW-IPM project. They could also be used to optimize the releases of sterile flies during an eradication campaign.

6. REFERENCES

- Blondel, J.** 1995. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Masson, Paris, France.
- Bouyer, J., L. Guerrini, J. César, S. de la Rocque, and D. Cuisance.** 2005. A phyto-sociological analysis of the distribution of riverine tsetse flies in Burkina Faso. *Medical and Veterinary Entomology* 19: 372-378.
- Bursell, E.** 1970. Dispersal and concentration of *Glossina*, pp. 382-394. In Mulligan, H. W. (ed.), *The African trypanosomiasis*. George Allen and Unwin, London, UK.
- Buxton, P. A.** 1955. The natural history of tsetse flies. An account of the biology of the genus *Glossina* (Diptera). Lewis H. K. and Co. Ltd., London, UK.
- Cuisance, D., and H. Politzar.** 1983. Etude de l'efficacité contre *Glossina palpalis gambiensis* et *Glossina tachinoïdes* de barrières constituées d'écrans ou de pièges biconiques imprégnés de DDT, de Deltaméthrine ou de Dieldrine. *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux* 36: 159-168.
- Cuisance, D., J. Février, J. Filledier, and J. Dejardin.** 1983. Etude sur le pouvoir de dispersion des glossines. CRTA/IEMVT/OMS-83, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso.
- Cuisance, D., J. Février, J. Dejardin, and J. Filledier.** 1985. Dispersion linéaire de *Glossina palpalis gambiensis* et *G. tachinoïdes* dans une galerie forestière en zone soudano-guinéenne (Burkina Faso). *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux* 38: 153-172.
- Hargrove, J. W.** 1981. Tsetse dispersal reconsidered. *Journal of Animal Ecology* 50: 351-373.
- Hargrove, J. W.** 2000. A theoretical study of the invasion of cleared areas by tsetse flies (Diptera: Glossinidae). *Bulletin of Entomological Research* 90: 201-209.
- Hargrove, J. W., and K. Lange.** 1989. Tsetse dispersal viewed as a diffusion process. *Transactions of the Zimbabwe Scientific Association* 64: 1-8.
- Hendrickx, G., S. de la Rocque, and R. C. Mattioli.** 2004. Long-term tsetse and trypanosomiasis management options in West Africa. FAO, Rome, Italy.
- (IAEA/FAO) International Atomic Energy Agency/Food and Agriculture Organization of the United Nations.** 2001. Workshop on strategic planning of area-wide tsetse and trypanosomiasis control in West Africa. IAEA-63, Ouagadougou, Burkina Faso.
- Krafsur, E. S.** 2003. Tsetse fly population genetics: an indirect approach to dispersal. *Trends in Parasitology* 19: 162-166.
- Krafsur, E. S., and M. A. Endsley.** 2002. Microsatellite diversities and gene flow in the tsetse fly, *Glossina morsitans* s.l. *Medical and Veterinary Entomology* 16: 292-300.
- Morel, P. C.** 1983. Guide pour la détermination des arbres et des arbustes dans les savanes Ouest-Africaines. IEMVT, Maisons-Alfort, France.
- Okubo, A., and S. A. Levin.** 2001. Diffusion and ecological problems: modern perspectives. Springer-Verlag, New York, USA.
- Politzar, H., and D. Cuisance.** 1983. A trap-barrier to block reinvasion of a river system by riverine tsetse species. *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux* 36: 364-370.
- Politzar, H., and D. Cuisance.** 1984. An integrated campaign against riverine tsetse flies *Glossina palpalis gambiensis* and *Glossina tachinoïdes* by trapping and the release of sterile males. *Insect Science and its Application* 5: 439-442.
- Randolph, S. E., and D. J. Rogers.** 1984. Movement patterns of the tsetse fly *Glossina palpalis palpalis* (Robineau-Desvoidy) (Diptera: Glossinidae) around villages in the pre-forested zone of Ivory Coast. *Bulletin of Entomological Research* 74: 689-705.

- Rogers, D. 1977.** Study of a natural population of *Glossina fuscipes fuscipes* Newstead and a model of fly movement. *Journal of Animal Ecology* 46: 309-330.
- Solano, P., S. de La Rocque, T. de Méus, G. Cuny, G. Duvallet, and D. Cuisance. 2000.** Microsatellite DNA markers reveal genetic differentiation among populations of *Glossina palpalis gambiensis* in the agropastoral zone of Sideradougou, Burkina Faso. *Insect Molecular Biology* 9: 433-439.

FIGURES

Fig. 1

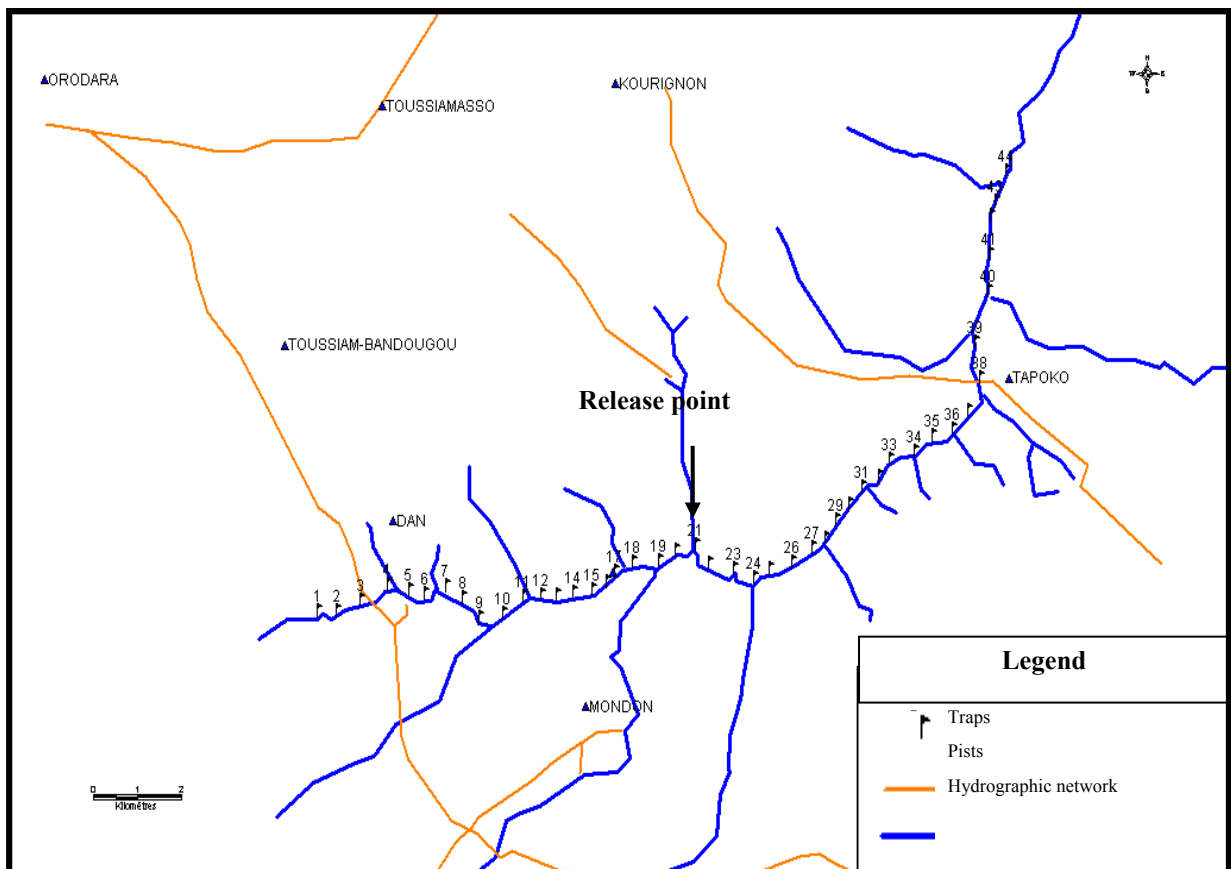


Fig. 2

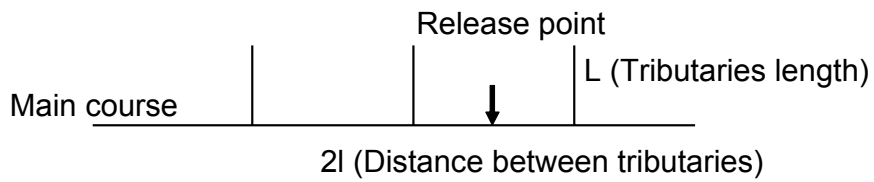
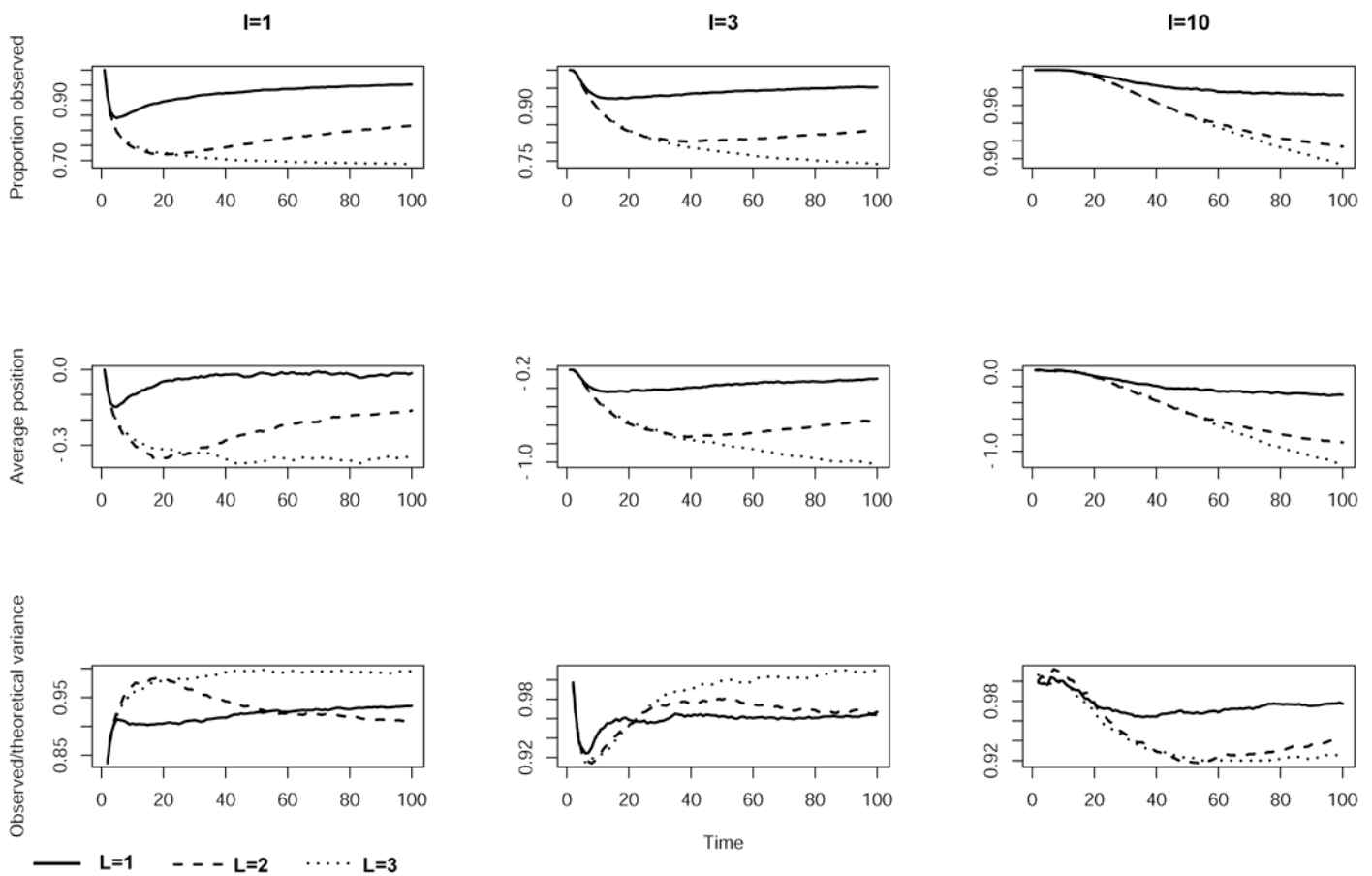


Fig. 3



Il est possible de modéliser la dispersion des glossines riveraines par un processus de diffusion simple, analogue continu d'une marche aléatoire isotrope (même probabilité de se déplacer d'une unité de distance en amont ou en aval à chaque unité de temps), pour peu que la complexité spatiale du support de diffusion, le réseau hydrographique, soit prise en compte. En effet, ce dernier correspond à un réseau et non à un segment. Le modèle utilisé ici fait l'hypothèse d'une mortalité constante dans le temps et dans l'espace, ce qui est critiquable dans le cas présent, où la forte densité créée au point de lâcher devrait entraîner une augmentation de la mortalité densité dépendante. Cette augmentation est cependant négligeable dans le cadre d'un lâcher ponctuel, où les populations de prédateurs et de parasites n'ont pas le temps de croître avec la population de glossines. Le résultat du comportement de dispersion aléatoire entraîne l'égalisation des densités sur l'ensemble du réseau hydrographique (cours d'eau principal), qui permet aux glossines de limiter au maximum la mortalité densité dépendante. Ces résultats rendent compte de l'importance du comportement de dispersion pour la dynamique des populations de glossines en milieu homogène.

Ce modèle a été construit sur un jeu de données ancien, où plus de 32 000 glossines ont été lâchées et suivies, sur une durée d'un an et sur plus de 40km de rivière piégée (Cuisance et al. 1983; Cuisance et al. 1985). Ce jeu de données obtenu en 1980/1981 au prix d'efforts considérables méritait d'être retraité avec des méthodes mathématiques modernes, travail réalisé par Alexandre Sibert. La rigueur du travail mené à l'époque a permis, plus de 20 ans plus tard, de traquer les subtilités des modalités de dispersion des glossines sur un affluent du Mouhoun bordé de galerie guinéenne conservée, la Dienkoa.

La réalisation et la comparaison de plusieurs modèles prenant en compte ou pas la complexité spatiale du réseau hydrographique (marche aléatoire en ligne si seul le cours d'eau principal est pris en compte, en réseau si les affluents le sont également) a permis de démontrer que si l'on néglige la portion des glossines quittant le cours d'eau principal pour diffuser dans les affluents (marche aléatoire en ligne), le taux de mortalité estimé pendant le premier mois est de 6,5%, i.e. une espérance de vie de 15,5 jours et le coefficient de diffusion de $0,290 \text{ km}^2 \cdot \text{d}^{-1}$.

En revanche, si l'on prend en compte les affluents (marche aléatoire sur un arbre), le taux de mortalité estimé est seulement de 4,4%, correspondant à une espérance de vie de 22,7 jours et un coefficient de diffusion de $0,460 \text{ km}^2 \cdot \text{d}^{-1}$. Simplifier la structure complexe du cours d'eau conduit donc à sous-estimer les distances parcourues, puisque la surestimation du taux de mortalité quotidien et la sous-estimation du coefficient de diffusion entraînent tous deux une erreur dans le même sens, celui d'une sous-évaluation des capacités de dispersion :

- la distance moyenne parcourue par les glossines pendant 10% de leur temps de vie augmente alors de 4 km à 13 km ;
- la probabilité pour une glossine d'atteindre une population située à 10 km augmente de moins de 0,01 à plus de 0,10.

Appliqué avec des modèles de dynamique des populations plus complexes, prenant notamment en compte une évolution du taux de mortalité quotidien avec l'âge, le modèle de marche aléatoire simple en réseau permettrait sans aucun doute de décrire parfaitement la dispersion des glossines riveraines en milieu homogène. Nous verrons que les choses se compliquent beaucoup lorsque le biotope est fragmenté, ce qui devient malheureusement le cas le plus courant du fait des pressions rapidement croissantes de l'occupation de l'espace par l'homme et son bétail.

4.3.2. Dispersion en paysage fragmenté

4.3.2.1. Protocole

Deux protocoles de lâchers/recaptures similaires à ceux réalisés par D. Cuisance ont été réalisés en galeries guinéenne et soudanienne fragmentées, constituant les écosystèmes caractéristiques de *G. p. gambiensis* et *G. tachinoides* respectivement. Les sites choisis étaient Dinderesso et Douroula où 5152 *G. p. gambiensis* et 3652 *G. tachinoides* ont été lâchées entre avril/mai et juin/juillet 2005 respectivement.

Les lâchers étaient constitués de 450 mâles et 150 femelles par site. Afin d'éviter d'augmenter la pression vectorielle au niveau des points de lâchers, les glossines, élevées en insectarium, étaient stérilisées par irradiation (11 krad) et nourries par du sang contenant de l'isoméamidium (0.5 mg.L-1) lors de deux repas successifs sur membrane et lâchés le jour suivant (à 4 jours d'âge). Les glossines étaient marquées par un point de peinture sur le pronotum, par des couleurs différentes en fonction du site de lâcher et de la date d'éclosion. Les piquets étaient laissés en place et les pièges posés à partir de 8h00 tous les 5 j, pendant une période de suivi de 25 jours. Ils étaient relevés à partir de 12H00 par deux équipes qui en ramassaient 10 chacune. L'heure de pose et de relevé était notée. Les sites de piégeage et de lâcher étaient géoréférencés. Ils étaient espacés de 500m environ le long d'une galerie dont l'état de dégradation était décrit comme précédemment (voir 1^{re} publication) en trois niveaux de dégradation (dégradé, demi-dégradé et conservé). Les limites des trois paysages ont été identifiées par télédétection et les lâchers réalisés simultanément en milieu de paysages et aux interfaces (fig. 27).

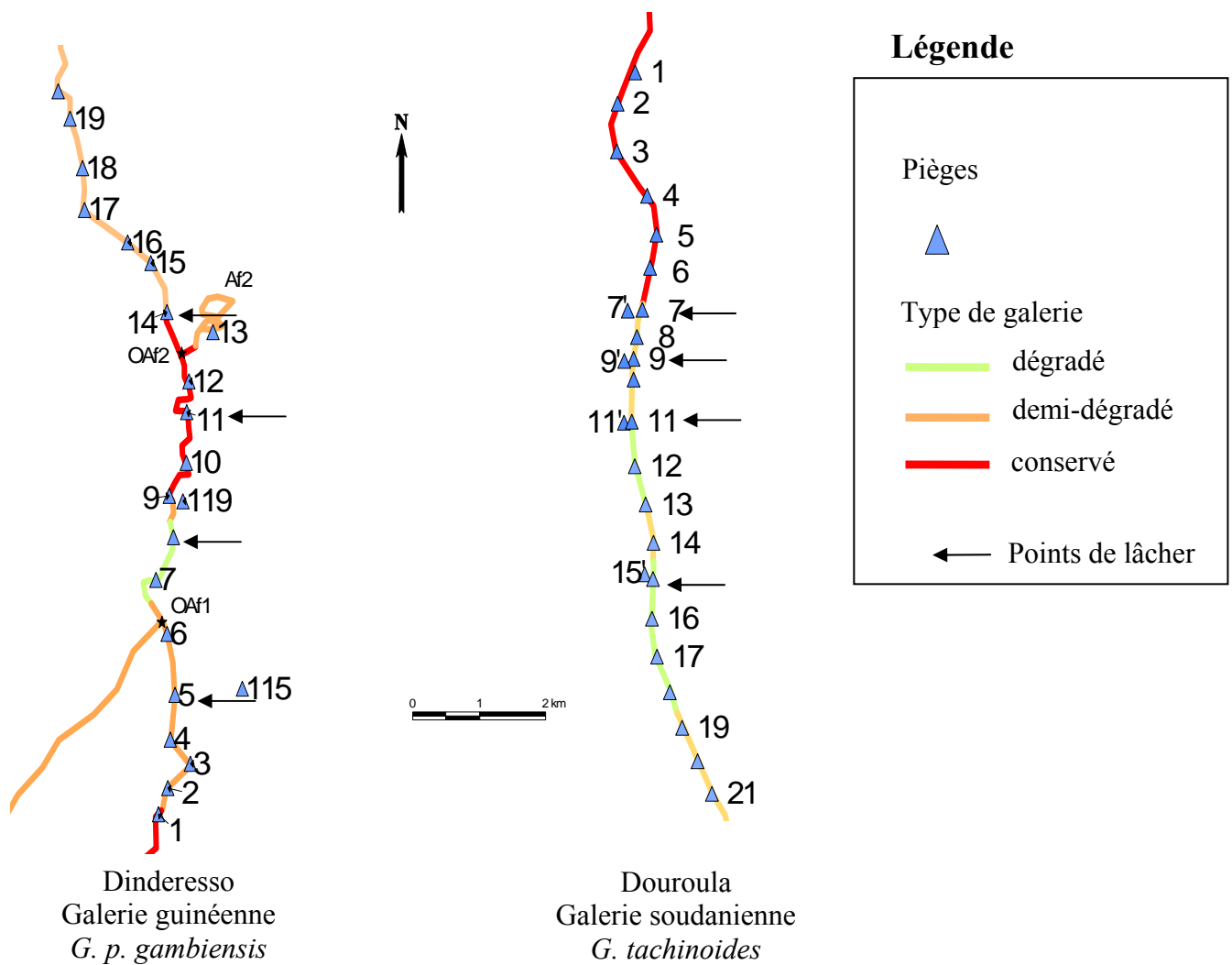


Fig. 27. Description des sites de lâchers de glossines marquées en paysages fragmentés. Les pièges sont espacés de 500m et le niveau de dégradation du cordon ripicole est décliné en trois couleurs en fonction de son intensité).

4.3.2.2. Résultats

Les taux d'envols (mouches marquées non écrasées ou mortes) ont été respectivement de 93% et 83% pour *G. p. gambiensis* à Douroula et *G. tachinoides* à Dinderesso, les taux de recapture de 3 et 5% respectivement (soit au total 140 et 159 glossines marquées recapturées sur 4804 et 2912 glossines envolées respectivement). Le tableau suivant présente les coefficients de diffusion et les taux de mortalité quotidiens par série, calculés en supposant une marche aléatoire simple et une mortalité quotidienne constante. Seules les données correspondant aux mâles sont présentées, les effectifs de femelles lâchés étant insuffisants (les lâchers de femelles se font au détriment de la colonie maintenue dans les insectariums du CIRDES et ne peuvent se faire en effectifs importants).

Site	Num Cohorte	Num piège (lâcher)	Description du site de lâcher	μ	D
Dinderesso <i>G. p. gambiensis</i>	1	P05	Demi-Dégradé	0.12	0.09
	2	P08	Dégradé	0.12	0.16
	3	P11	Conservé	0.19	0.02
	4	P11	Conservé	0.12	0.09
	5	P14	Interface ½ dégradé/conservé	0.02	0.06
	6	P14	Interface ½ dégradé/conservé	0.01	0.01
Douroula <i>G. tachinoides</i>	7	P07	Interface ½ dégradé/conservé	0.18	0.28
	8	P09	Demi-Dégradé	0.09	0.12
	9	P11	Interface ½ dégradé/dégradé	0.16	0.13
	10	P15	Dégradé	0.15	0.47
	11	P15	Dégradé	0.04	0.35

Tab. 5. Taux de mortalité quotidiens (μ) et coefficients de diffusion (D) de 11 cohortes de 500 glossines marquées (modèle : marche aléatoire simple et mortalité quotidienne constante)

On remarque des taux de mortalité élevés et similaires chez les deux espèces et ne semblant pas corrélés à la dégradation, en moyenne de 0.10 (s.d. 0.07) pour *G. p. gambiensis* et 0.12 (s.d. 0.06) chez *G. tachinoides*. Chez *G. p. gambiensis*, ce taux est bien plus élevé que celui calculé en galerie guinéenne conservée. La stérilisation des glossines par irradiation et leur alimentation par de l'isométabolite, qui peut agir sur la faune symbiotique des glossines, peuvent en partie expliquer ce résultat. La censure spatiale a également tendance à augmenter la mortalité apparente, puisqu'une partie des glossines quitte le système piégé tous les jours, l'émigration s'ajoutant alors à la mortalité (Rogers 1977).

Les coefficients de corrélation sont en moyenne de 0.07 (s.d. 0.05) chez *G. p. gambiensis* et 0.27 (s.d. 0.15) chez *G. tachinoides*. Ils sont donc beaucoup plus faibles qu'en paysage guinéen conservé chez *G. p. gambiensis*. Chez *G. tachinoides*, qui montrait un comportement de dispersion similaire à *G. p. gambiensis* en cordon guinéen homogène (Cuisance et al. 1985), aucune donnée n'est disponible en cordon soudanien homogène (situation très différente puisqu'il s'agit ici d'une rivière de 30 à 40m de large contre une rivière de 5 à 10m de large sur la Dienkoa). Chez *G. p. gambiensis* en revanche, la comparaison est possible et montre une réduction de la probabilité des mouvements distants en paysage fragmenté, par augmentation des taux de mortalité et réduction des coefficients de diffusion. Chez les deux espèces, on trouve les coefficients de diffusion les plus élevés chez les cohortes lâchées en milieu dégradé (cohortes 2, 10 et 11). La similarité des coefficients de mortalité trouvés entre cohortes d'une même espèce (les différences observées entre cohortes lâchées dans un même paysage sont supérieures à celles observées entre deux paysages) laisse supposer que les glossines sont capables de se replacer rapidement dans des conditions favorables, notamment en se déplaçant plus vite quand elles sont en situation inconfortable (T°, H.R.). Cela n'est possible ici que parce que les sites favorables et défavorables sont relativement proches les uns des autres (<2km) et serait probablement très différent dans un paysage uniformément dégradé. La figure suivante présente les effectifs capturés cumulés des cohortes 7 à 10.

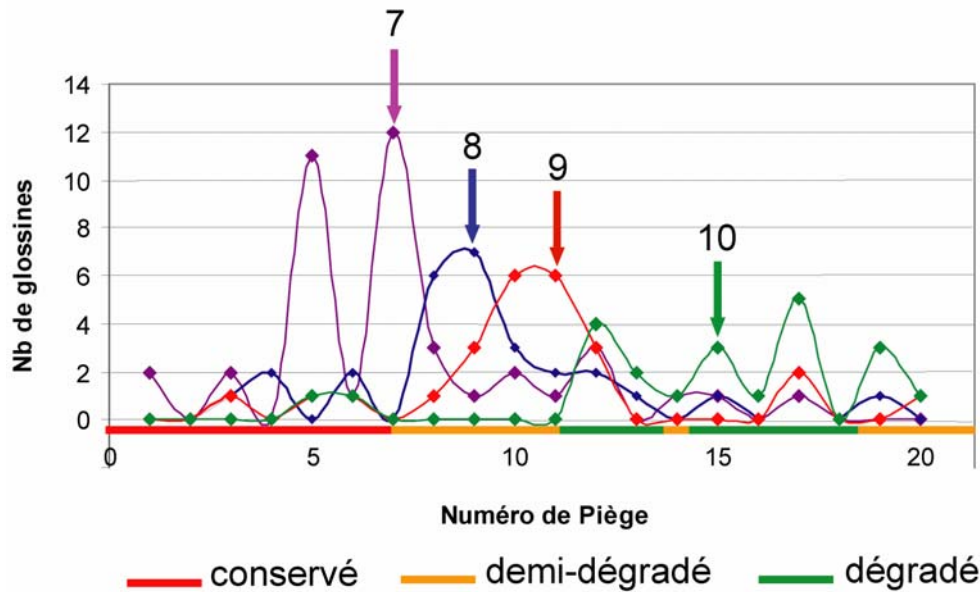


Fig. 28. Effectifs capturés cumulés (captures cumulées de J5, J10, J15 et J20) des cohortes 7 à 10. La barre des abscisses représente le niveau de dégradation de la galerie et les flèches correspondent aux sites de lâchers de 450 *G. tachinoides* mâles, correspondants à ceux présentés dans la fig. 22.

L'examen attentif de ce graphique permet de dégager des tendances nettes :

- les glossines ne restent pas dans un site défavorable (cohorte 10) auquel cas leur mouvement n'est plus assimilable à un processus de diffusion, où la densité de probabilité maximale se situe au point de lâcher ;
- elles sont capables d'opérer un « retrait stratégique » vers une zone plus favorable (cohortes 7, 8 et 9), vers l'amont, où se situe la forêt classée de Sa : leur densité de probabilité de présence n'est alors plus symétrique par rapport à leur point de lâcher, ce qui serait le cas dans un processus de diffusion isotrope ;
- elles peuvent se retrouver en plus grande densité au niveau d'un site plus éloigné du point de lâcher mais éventuellement plus favorable (cas du site 5 par rapport au site 6 dans le cas de la série 7). La figure suivante présente l'évolution de la variance des positions moyennes des séries avec le temps.

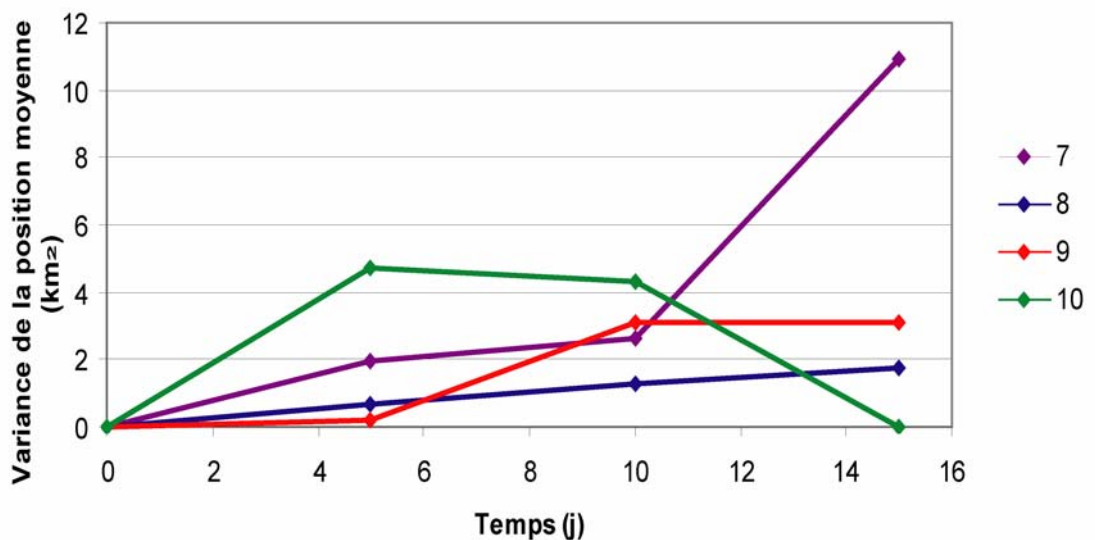


Fig. 29. Evolution de la variance de la position moyenne en fonction du temps, pour les séries 7 à 10.

Dans un processus de diffusion simple, la variance de la position moyenne augmente linéairement avec le temps, suivant l'équation $v = 2Dt$. Si ce modèle est acceptable pour les séries 7 à 9 (fig. 29, coef. de corrélation de 0.77, 0.99 et 0.83 respectivement avec les droites issues de régressions linéaires simples), on voit que ce n'est pas le cas pour la série 10 où cette variance augmente beaucoup plus vite jusqu'à J5 avant de se stabiliser (coef. de corrélation de -0.37 avec la droite issue d'une régression linéaire simple). Tout se passe comme si les glossines placées en conditions microclimatiques défavorables se dispersaient rapidement pour rejoindre des sites favorables avant de s'y fixer. Si l'on peut comprendre une stabilisation de la variance par sédentarisation des glossines, la diminution relevée s'explique par la censure spatiale (une partie des glossines échappent à la section piégée) et la diminution du nombre de captures avec le temps (les glossines meurent).

Deux pièges ont été placés en savane, à 100m de deux des points de lâchers pour mesurer l'importance de la dispersion des glossines riveraines en savane (en face des pièges 8 et 5 à Dinderesso, 11 et 15 à Douroula). Ces pièges n'ont capturé que 0% (0/63) et 1% (1/78) respectivement des glossines recapturées lâchées à ces points alors que ces suivis ont été réalisés en saison des pluies. La dispersion en savane est donc négligée par la suite.

4.3.3. Synthèse et modélisation de la dispersion en paysage fragmenté

Quels sont les stimuli spatiaux permettant aux glossines de s'orienter dans ces paysages fragmentés et comment les prendre en compte dans la modélisation de leur dispersion? Il est probable que les gradients de luminosité, de température et d'hygrométrie relative soient les principaux stimuli utilisés par les glossines, mais une attraction spécifique par certaines plantes ne peut être exclue (Syed and Guerin 2004). En l'absence d'information sur la distance jusqu'à laquelle ces stimuli peuvent être perçus, nous avons réalisé des mesures de température et d'hygrométrie relative le long d'un transect entre forêt galerie et savane arborée (fig. 30), à l'aide d'une station météo numérique (précision 0.1°C et 1%HR).

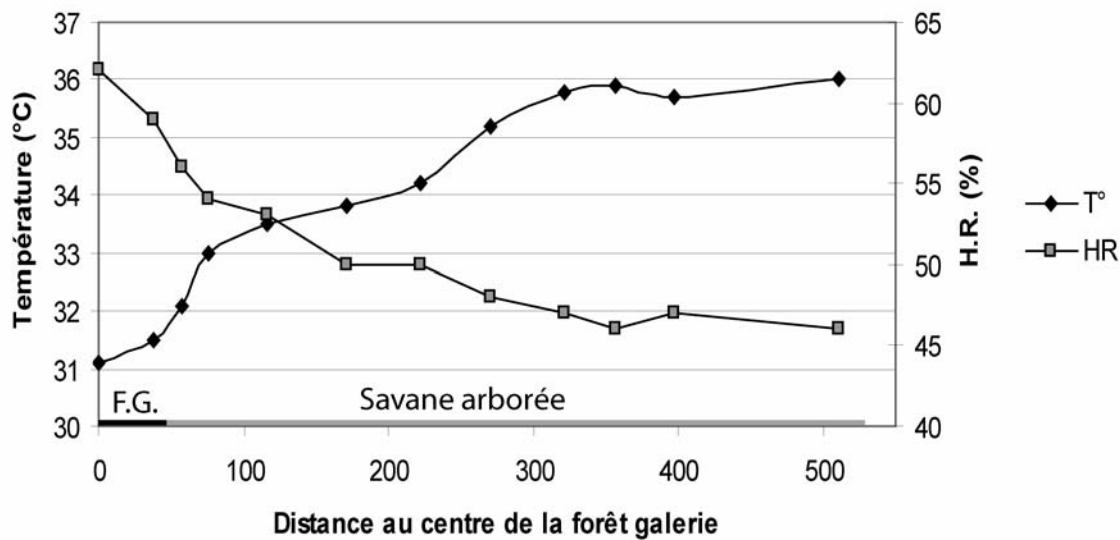


Fig. 30. Evolution de la température et de l'hygrométrie relative le long d'un transect entre forêt galerie et savane arborée (mesures réalisées à Dinderesso, le 13/09/2006, en fin de saison des pluies)

Comme on peut le constater sur la figure 30, des différences de 5°C et de 16% d'H.R. ont été mises en évidence entre la zone de forêt galerie de Dinderesso (cordon conservé) et la zone de savane arborée (cordon dégradé), différences qui s'étalent sur une portée inférieure à 500m. Ces mesures ont été réalisées à 1m de hauteur à l'ombre des arbres mais sans abri, pour se rapprocher des conditions ressenties par les glossines. Cet étalement est certainement différent à d'autres saisons et dans d'autres sites, mais dans le cadre de notre modèle à compartiments de 500m de long, par mesure de simplification, nous représenterons ce phénomène par un choix non isotrope au niveau des compartiments représentant les zones de lisière entre paysages, la probabilité d'aller vers le paysage conservé étant supérieure à celle d'aller vers le paysage dégradé (0.7 v.s. 0.3, en se basant sur l'asymétrie observée sur la série 9). En milieu de paysage, le choix restera isotrope. Nous utiliserons une mortalité constante de 10% dans les différents paysages mais un coefficient de diffusion plus important en paysage dégradé ($0.500\text{km}^2.\text{j}^{-1}$ en paysage dégradé v.s. $0.125\text{km}^2.\text{j}^{-1}$ en paysage conservé correspondant à des sauts de 2 et 1 compartiments par jour respectivement). La matrice de dispersion est créée sous Excel en respectant la distribution spatiale des paysages rencontrés à Douroula, avec des compartiments de 500m (fig. 31).

Il est alors possible de paramétrer les compartiments en fonction de ceux de la ligne précédente et de recopier la ligne 25 fois pour obtenir 25 jours de dispersion. Cette matrice est entourée par 5 compartiments de 500m de chaque côté, représentant des espaces non piégés mais où les glossines peuvent se disperser. On obtient alors la moyenne de la densité de probabilité de présence. Ainsi,

$$N_4(t+1) = (1 - \mu) \cdot [0.5 \cdot N_3(t) + 0.5 \cdot N_5(t)]$$

et

$$N_7(t+1) = (1 - \mu) \cdot [0.5 \cdot N_6(t) + 0.7 \cdot N_9(t)]$$

Etc...

Nxi(t)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Nxi(t+1)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21

Fig. 31. Matrice de compartiment utilisée pour modéliser la dispersion des glossines en paysage fragmenté : la situation reflète la distribution des pièges à Douroula, chaque compartiment représentant 500m de cours d'eau. Avec une unité de temps d' 1 jour entre les lignes, on obtient un coefficient de diffusion de $0.125 \text{ km}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ en permettant des sauts d'un compartiment par jour et de $0.500 \text{ km}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ en permettant des sauts de 2 compartiments par jour.

La figure suivante donne le résultat d'un tel modèle :

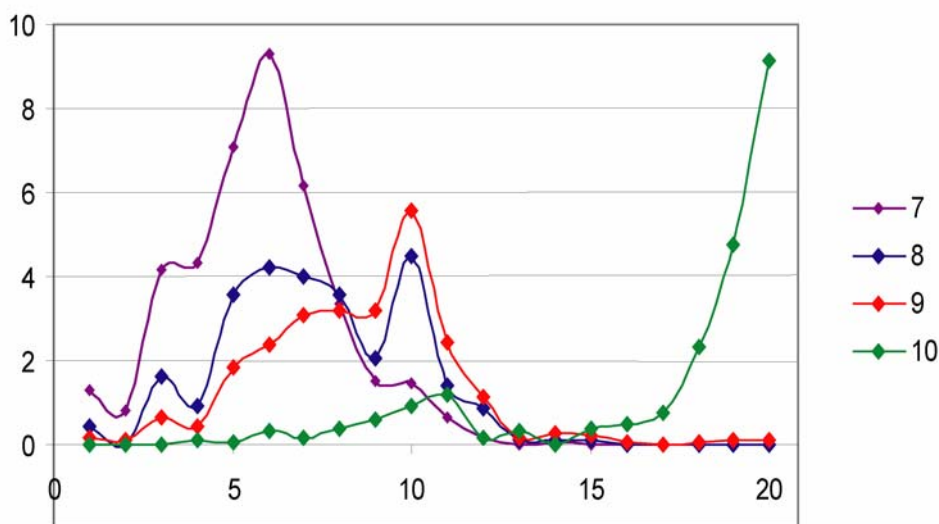


Fig. 32. Simulation de la dispersion des glossines en paysages fragmentés pour 4 cohortes de taille correspondantes aux cohortes 7 à 10 lâchées à Douroula : la somme des densités de probabilité de présence aux jours 5, 10, 15 et 20 est multipliée par le nombre total de glossines recapturées par cohortes afin de faciliter la comparaison avec les effectifs réels (fig. 28)

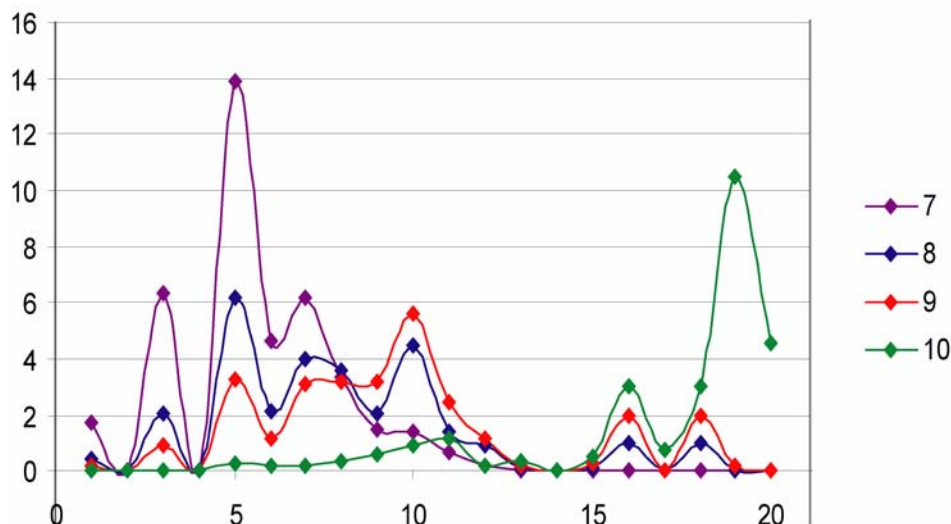


Fig. 33. Simulation de la dispersion des glossines en paysages fragmentés pour 4 cohortes de taille correspondantes aux cohortes 7 à 10 lâchées à Douroula, intégrant la présence d'attracteurs locaux aux pièges 1, 3, 5, 11, 15 et 19

Le résultat obtenu (fig. 32) ressemble beaucoup aux captures réalisées à Douroula. On remarque encore des différences, comme aux pièges 5 et 6 pour la cohorte 7 ; 19 et 20 pour la cohorte 10. Ces différences peuvent être mises en relation avec la présence « d'attracteurs locaux » invisibles sur l'image satellite, ou focalisateurs, comme des abreuvoirs à bétail ou des trous de crocodiles ou de varan. Une enquête récente sur la conduite des troupeaux de la rive droite de Douroula, révèle ainsi que les pièges 3, 5 et 11 se situent près d'abreuvoirs à bétail (Métras 2006). Il est possible d'identifier ces attracteurs locaux a posteriori au vu des captures : ainsi, le piège 5 a piégé plus de glossines de la cohorte 7 que le 6, ce qui est suspect puisque cette cohorte a été lâchée au piège 4. Pour modéliser cet effet, nous avons choisi par ces suspicions et les données de terrain dont nous disposons, de permettre aux compartiments 1, 3, 5, 11, 15 et 19 de « récupérer » 50% des glossines des compartiments adjacents à chaque séance de capture (fig. 33). S'il est intéressant de voir que cette intégration permet de mieux expliquer les données observées (fig. 28), elle sera négligée par la suite puisqu'elle ne représente qu'une propriété de la densité apparente, sans impact sur l'objet de nos modèles : la probabilité des mouvements distants.

Ces essais ont permis de poser les bases d'un modèle de dispersion en paysage fragmenté. En revanche, les effectifs recapturés sont insuffisants pour permettre d'estimer avec précision les paramètres du modèle mis en place, qui sera alimenté par de nouveaux essais avec des effectifs lâchés plus importants, dans le cadre du projet Wellcome Trust Fragfly.

En conclusion de cette section (4. 3.), nous retiendrons que :

- la dispersion des glossines riveraines en milieu homogène est assimilable à un mouvement aléatoire, mais la prise en compte de la structure du réseau hydrographique est nécessaire pour estimer les paramètres de cette dispersion ;
- dans ces milieux homogènes, la probabilité de déplacement distant est probablement 10 fois supérieure aux estimations anciennes ;
- la fragmentation a tendance à réduire la probabilité de déplacements distants (par réduction du coefficient de diffusion et augmentation du taux de mortalité), mais le processus de dispersion n'est plus assimilable à un mouvement aléatoire et les glossines pourraient utiliser les gradients de température et d'hygrométrie au voisinage des sections conservées pour s'orienter vers ces dernières.

La section suivante présente l'impact de la fragmentation des paysages sur les flux entre populations de glossines et la structure qui en résulte, sur la branche Ouest du Mouhoun.

4.4. Fragmentation des paysages et structure des populations

4.4.1. Impact des différents modes de dispersion sur la communication entre populations en paysages fragmentés

4.4.1.1. Dispersion linéaire versus dans l'espace

Comme nous l'avons vu précédemment, la particularité des glossines riveraines est d'utiliser la matrice du réseau hydrographique pour se disperser, étant inféodées à ses constantes microclimatiques (T° , H.R.). Au contraire, la dispersion des glossines de savane peut être modélisée par une diffusion en deux dimensions. Dans un paysage fragmenté, un modèle simple permet de montrer que ces traits de vie ont des conséquences importantes sur l'échange d'individus entre populations.

Considérons la matrice de dispersion suivante (fig. 34) où les carrés représentent des pixels d'un kilomètre de côté. Considérons que les pixels A et B sont des pixels favorables dans une matrice défavorable (pixels blancs et gris) traversée par une rivière (pixels gris). Dans un premier temps, nous considérerons des processus de diffusion simple, sans tenir compte des résultats présentés en 4.3.2, avec un coefficient de diffusion uniforme de $0.500 \text{ km}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ sur toute la matrice et un taux de mortalité quotidien uniforme et constant de 3%, réaliste pour des glossines « sauvages ».

Fig. 34. Matrice de diffusion utilisée pour comparer les modes de dispersion linéaire ou en deux dimensions des glossines riveraines et de savane respectivement, sur la probabilité de passage d'un pixel favorable à l'autre (pixels noirs), distants de 10km, dans une matrice de pixels défavorables (blancs et gris). Les pixels gris représentent une rivière. Chaque pixel fait 1km par 1km.

On considère que les glossines peuvent passer d'un pixel au pixel adjacent par jour ($D=0.500 \text{ km}^2 \cdot \text{j}^{-1}$). Sur la rivière, tous les pixels sont programmés par l'équation $N_x(t+1) = (1-\mu) \cdot [0.5 \cdot N_{x-1}(t) + 0.5 \cdot N_{x+1}(t)]$. La probabilité moyenne d'atteindre le pixel B à partir de A est obtenue par intégration des probabilités quotidiennes de l'atteindre en suivant la rivière pour une durée de vie de 60 jours chez les glossines riveraines, probabilités qui sont multipliées par la probabilité de rester sur l'axe dans l'autre dimension pour les glossines de savane. Avec ces coefficients, les glossines ont une probabilité moyenne de 0.108 de passer de A à B si elles sont riveraines versus 0.006 si elles sont savanicoles. A capacités de dispersion égales, les glossines riveraines ont donc 18 fois plus de chance d'atteindre un îlot favorable distant de 10

km dans un paysage fragmenté, ce qui pourrait en soit justifier la persistance de *G. p. gambiensis* et *G. tachinoides* et la disparition de *G. morsitans submorsitans* dans le bassin du Mouhoun, à degré de fragmentation égal (bien que d'autres raisons soient probablement intervenues pour expliquer cette disparition, comme la réduction associée de la densité de la faune sauvage, moins préjudiciable aux glossines riveraines, qui sont plus opportunistes).

4.4.1.2. Diffusion simple versus modèle en paysage fragmenté

La section de la matrice présentée dans la figure 34 correspondant à la rivière est utilisée à nouveau, mais les résultats du chapitre 4.3.2 sont intégrés : la diffusion est isotrope dans les pixels gris mais la probabilité de passer d'un pixel noir à un pixel gris est notée p , celle de passer d'un gris à un noir ($1-p$). D est fixé à $0.500 \text{ km}^2 \cdot \text{j}^{-1}$ dans les gris, et μ à 3%. La figure suivante représente la probabilité d'atteindre un îlot favorable situé à 10km en fonction de l'importance de la philopatrie exprimée par l'individu pour la zone favorable dont il provient, représentée par p .

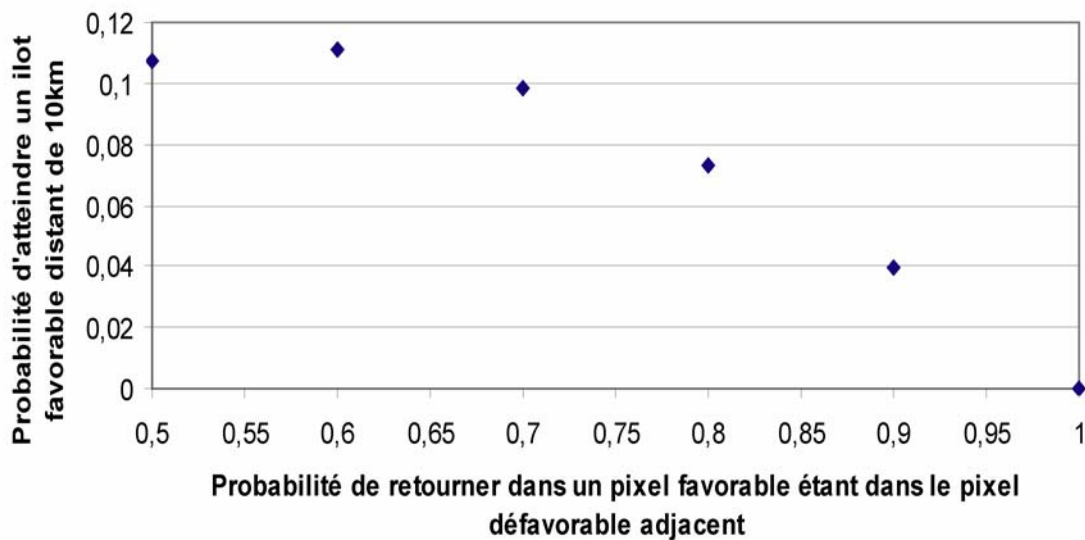


Fig. 35. Probabilité d'atteindre un îlot favorable situé à 10km en fonction de la probabilité de retourner dans un pixel favorable étant dans le pixel défavorable adjacent

De manière surprenante, ces calculs permettent de constater que la probabilité d'atteindre une zone favorable distante ne diminue pas tout de suite avec l'augmentation de la probabilité pour une glossine de retourner vers une zone favorable dont elle provient étant dans son environnement proche (<500m). Ce phénomène s'explique par la compensation qui est réalisée à l'approche de la nouvelle zone favorable : les glossines s'approchant de celle-ci ont plus de chance de la trouver que si elles se déplaçaient aléatoirement. Ainsi, un tel comportement permet aux glossines de perdre moins d'individus au niveau de la source sans diminuer significativement la probabilité d'atteindre un second îlot (jusqu'à $p=0.7$, fig. 35), ce qui a un intérêt évident à la fois à l'échelle de l'individu (moins de glossines perdues dans les espaces défavorables) et des sous-populations (moins d'émigration à immigration égale).

Le modèle de dispersion en paysage fragmenté mis en place suite à ces essais tendrait donc à montrer que le mode de dispersion des glossines riveraines, s'il ne peut toujours être réduit à une simple diffusion en ligne, leur permet la même efficacité dans l'atteinte de îlots favorables distants lorsque la philopatrie reste modérée. Il est cependant probable que lorsque la distance entre les îlots favorables augmente, le taux de mortalité quotidien des glossines

s'accroît, ces dernières ne trouvant plus de sites de repos adéquat. Ceci n'a pu être mesuré lors des présents essais, où la distance entre sites favorables et défavorables était trop faible. En effet, le modèle permet de calculer que la probabilité d'atteindre le îlot favorable distant de 10km est 10 fois moins importante si le taux de mortalité quotidien est augmenté de 3 à 10%, pour $p=0,7$.

De plus, cette probabilité est divisée par 2 si un îlot favorable est ajouté entre les deux populations distantes de 10km. Le degré de fragmentation, qui peut être calculé par télédétection comme le nombre de îlots favorables par km de rivière par exemple, devrait donc être négativement corrélé au flux de gènes entre populations. Cependant, cette fragmentation n'a pas d'impact sur le transport passif des glossines (pirogues, véhicules divers, troupeaux) qu'il est beaucoup plus difficile d'appréhender à sa juste importance mais qui ne doit pas être négligé, notamment le long des larges cours d'eau permanents comme la branche ascendante du Mouhoun, où l'auteur a constaté maintes fois le transport de mouches marquées par la pirogue permettant de poser les pièges sur plusieurs kilomètres.

Signalons que cette notion de philopatrie peut être directement rapprochée de la notion d'ambit¹, de Jackson, même si ce comportement n'est pas absolu. L'auteur pense que ce concept traduit une certaine capacité de la glossine à maîtriser son espace, en utilisant les gradients microclimatiques (-et sa mémoire-), et qu'il ne faut pas l'abandonner. Il pense également qu'une mouche quitte un biotope favorable pour un biotope défavorable essentiellement pour suivre un hôte (c'est souvent le cas lorsque l'on sort d'une galerie) et qu'elle se perd si elle dépasse une certaine distance de son lieu d'origine, où elle ne peut plus remonter de gradient hygrométrique ou de température. Elle se déplace alors aléatoirement jusqu'à ce qu'elle rencontre un nouveau gradient hygrométrique.

4.4.2. Structure des populations de la branche Ouest du Mouhoun

Bouyer, J., S. Ravel, L. Vial, S. Thévenon, J.-P. Dujardin, T. de Meeus, L. Guerrini, I. Sidibé and P. Solano. 2006. Population structuring of *Glossina palpalis gambiensis* (Diptera: Glossinidae) according to landscape fragmentation in the Mouhoun river, Burkina Faso. *Journal of Medical Entomology* : soumis.

¹ L'ambit est défini par Jackson (1941) comme « l'espace assez bien délimité dans lequel évolue la glossine durant sa vie »

Population structuring of *Glossina palpalis gambiensis* (Diptera: Glossinidae) according to landscape fragmentation in the Mouhoun river, Burkina Faso

Jeremy Bouyer^{1,2}, Sophie Ravel³, Jean-Pierre Dujardin⁴, Thierry de Meeüs⁴, Laurence Vial¹, Sophie Thévenon¹, Laure Guerrini^{1,2}, Issa Sidibé², Philippe Solano^{2,3}.

¹ : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, Département d'élevage et de médecine vétérinaire (CIRAD-EMVT), BP 5035, 34032 Montpellier, France

² : Centre international de recherche-développement sur l'élevage en zone subhumide (CIRDES) BP454, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

³ : IRD UR 177, Laboratoire de Recherche et de Coordination sur les Trypanosomoses IRD/CIRAD, TA 207/G, Campus de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France

⁴ : GEMI, UMR CNRS IRD 2724, centre IRD Montpellier, 911 avenue Agropolis, BP 64501, 34394 Montpellier cedex 5, France

ABSTRACT

The impact of landscape fragmentation due to human and climatic pressures on the structure of a population of *Glossina palpalis gambiensis* (Diptera:Glossinidae) was analysed in the Mouhoun river basin, Burkina Faso. Allele frequencies at five microsatellite loci, and metric properties based on 11 wing landmarks, were compared among four populations. The populations originated from the Mouhoun river and one of its tributaries. The among-populations distances were 74, 61 and 81km upstream to downstream, totalizing 216km between the first and the fourth one, superimposed to an ecological cline (rainfalls and riverine forests ecotype). Both microsatellites and wing geometry demonstrated a structuring between the populations, but no complete isolation. There was no clear relation between gene flow and geographic distance whereas a positive correlation between metric distances (wing shape differences) and geographic distances was observed (only significant in females), and attributed mainly to the cline of environmental conditions. The impact of the fragmentation of peri-riverine landscapes on tsetse populations structure and its potential implications for the PATTEC control campaigns are discussed.

Keywords : *G. palpalis*- microsatellite DNA- geometric morphometrics- wings- metapopulation- Burkina Faso

INTRODUCTION

In West-Africa and especially in Burkina Faso, the main vectors of African trypanosomoses are tsetse flies of the *palpalis* group (sub-genus *Nemorhina*) that thrive in vegetation along rivers (Challier and Gouteux 1980; Bouyer *et al.* 2005; Bouyer *et al.* 2006). *G. morsitans submorsitans*, the only tsetse of the *morsitans* group (sub-genus *Glossina*), is now restricted to the protected areas of the southern border with Côte d'Ivoire, Ghana, Togo and Benin. Actually, riparian species seems to be more resilient to landscape fragmentation thanks to their ability to adapt to peridomestic situations and to their one-dimensional dispersal behaviour (Cuisance *et al.* 1985; Bouyer *et al.* 2007) which allows them to cross easily between favourable patches, riverine forests acting as genetic corridors. Animal trypanosomoses are still a major hindrance for cattle production (Itard *et al.* 2003). Control of tsetse can be achieved through a variety of techniques, including traps, insecticide impregnated targets, live-baits, sequential aerial spraying, and sterile male release (Cuisance *et al.* 2003). In most cases, however, the tsetse populations then tend to recover – due to either flies surviving the initial interventions, or migrant flies coming from untreated regions, or both (Cuisance *et al.* 1984; Politzar and Cuisance 1984; de La Rocque *et al.* 2005). To choose between elimination or sustainable control of tsetse population, the knowledge of their population structures is of striking importance. In isolated populations, the elimination is the most cost-effective technique, as demonstrated for *G. austeni* in Unguja Island of Zanzibar in 1997 (Vreysen *et al.* 2000). But for most mainland populations of tsetse, the geographical limits of target tsetse populations are less easily definable. Application of population genetics techniques can help understanding and quantifying gene flows between sub-populations, and lead to choose control strategies or implement artificial barriers (Poltzar and Cuisance 1983). In Burkina Faso, initial studies have demonstrated strong structuring among *G. palpalis* populations in fragmented landscapes of the agro-pastoral area of Sidéradougou (Solano *et al.* 2000). Recent works revealed that the distribution and abundance of riverine flies is dependant on the type and disturbance level of the gallery forest (Bouyer *et al.* 2005), which allowed to map AAT risk along a 234 km long river section of the Mouhoun river (Bouyer *et al.* 2006). Tsetse demonstrated a patchy distribution where the most important transmission risk was located at the border of the conserved river sections. The understanding of the relations and particularly the migration of individuals between the favourable patches is of striking importance to design a control campaign.

To examine the population structure of *G. p. gambiensis*, we used genetic variation at microsatellite DNA loci and phenetic variations as described by the geometry of the wings. These two approaches demonstrated similar results in the case of an isolated population of *G. p. gambiensis* in Guinea (Camara *et al.* 2006). The objective of the present study was to assess the impact of landscape fragmentation within the Mouhoun river basin on the structuring of tsetse sub-populations. Actually, a control campaign is to be launched in this area by the PATTEC, which will use the present results (Fond Africain de Développement 2004).

MATERIAL & METHODS

Study area

The Mouhoun river basin, located in Burkina Faso, is exposed to increasing fragmentation under human-driven changes of peri-riverine landscapes (cropping and cattle grazing). Crops and especially cotton crops located 500m around the river course cause a disturbance of the gallery forests, with a negative impact on tsetse densities (Bouyer *et al.* 2005; Bouyer *et al.* 2006). The conserved areas still harbour high densities of tsetse but the exchanges between sub-populations are not known.

In the present paper, the part of the Mouhoun river under study is called the Western branch, extending from the Dinderesso Forest (4°26' W, 11°13' N), a protected area located at a south-western extremity of the Kou river, a tributary of the Mouhoun river, to the Sourou dam (3°26' W, 12°44' N) at the extreme north of the Mouhoun river. Four locations roughly oriented from south to north were sampled and the between samples distances were 74, 61 and 81km upstream to downstream, totalizing 216km between the first and the fourth (fig. 1). The four samples are located along an ecological cline caused by the enlargement of the river course, ranging from a Guinean gallery forest next to the source for the first population, where *G. palpalis gambiensis* predominates over *G. tachinoides*, through a Sudano-Guinean gallery forest for populations 2 and 3, where both species are found in similar densities, to a gallery becoming of Sudanese ecotype in the northern part for population 4, located at the edge of the distribution area of this species which scarcely occurs downstream, where *G. tachinoides* becomes the predominant species (Bouyer *et al.* 2005). In addition, there is also variation in rainfall between the locations, since rainfall of sample 1 (the most southern) is about 1100 mm, and it decreases towards the north to reach about 800 mm in sample 4 location. From dispersal models, it can be assumed that no tsetse can fly actively from one population to the other (with a diffusion model using a diffusion coefficient of $0.500\text{km}^2\cdot\text{j}^{-1}$ and a daily mortality rate of 0.03, $p\text{-value} < 10^{-19}$) (Bouyer *et al.* 2007). Mark-recapture studies conducted in the first location allowed to estimate a mean displacement of 2km and a density of 3599 *G. p. gambiensis* (95%IC, 2570-4628) for sample 1 (Bouyer *et al.*, in prep.).

Entomological surveys

Entomological surveys were conducted during the 2002 hot dry season (April and May for the Western branch) (Bouyer *et al.* 2005) using standardized biconical traps (Challier and Laveissière 1973) 100-150 m apart, operated from 9.00 h to 16.30 h. A total of 348 trap locations were recorded using GPS. Tsetse flies were recorded by species by trap (Apparent Density per Trap and per day or ADT) and sampled for dissection in the field. From each dissected tsetse, the wings were removed and fixed with Canada balm between a labelled slide and a cover glass (three couples of wings by slide). Three legs were removed and put in individual, labelled, dry eppendorf tubes.

Morphometrics

In some individuals, one wing was damaged and only one could be analysed. Fifty two (22 pairs and 8 single wings), 52 (22 p., 8 s.), 50 (22 p., 6 s.) and 56 wings (20 p., 16 s.) were analysed in females *G. p. gambiensis* from samples 1 to 4 respectively. Fifty (21 p., 8 s.), 53 (21 p., 11 s.), 53 (20 p., 13 s.) and 51 wings (19 p., 13 s.) were analysed in males *G. p. gambiensis* from samples 1 to 4 respectively. Wings were dry-mounted between two microscope slides and photographed with a microscopic digital camera (MoticR). From this picture, 11 landmarks defined by vein

intersections were recorded as previously described (Camara et al. 2006). Separately for males and females, the data were subjected to generalized Procrustes analysis (GPA) (Rohlf 1990; Rohlf 1996).

Centroid size (Bookstein 1991) and its variance were recorded. Shape variables, here represented by 18 "partial warps" (PW) (including uniform component of shape), were used for geographic comparisons and classification. UPGMA trees were derived from Euclidian distances among average forms corresponding to each locality. The significance of each pairwise distance was assessed by simple permutation tests (1000 runs).

A discriminant analysis was also conducted on PW to allow for individual reclassification based on Mahalanobis distances. The percentage of correctly assigned individuals was computed for each locality. The residual allometry was estimated by multivariate regression of PW on (centroid) size, and statistical significance estimated by 1,000-runs permutation tests (Good 2000). To estimate the contribution of size variation to the geographic distinction provided by the discriminant functions, each of these was regressed on size variation. The common allometric model hypothesis was explored by a MANCOVA, its significance was based on Wilks statistics. Metric disparity (MD) was computed and compared among localities or sexes according to formulae and bootstrap procedures, as described in (Zelditch *et al.* 2004).

Microsatellite loci

A total of five microsatellite loci were used : B104, C102 (kindly given by A. Robinson); pgg13, pgg11 (Luna et al. 2001), and CAG133 (Baker and Krafur 2001). C102 and CAG 133 have trinucleotide repeats whereas the others are dinucleotides.

To each tube containing the legs of the tsetse, 200 µl of 5% Chelex® chelating resin was added (Walsh *et al.* 1991; Solano *et al.* 2000). After incubation at 56°C for one hour, DNA was denatured at 95°C for 30 min. The tubes were then centrifuged at 12,000 g for two min and frozen for later analysis.

The PCR reactions were carried out in a thermocycler (MJ Research, Cambridge, UK) in 10 µl final volume, using 1 µl of the supernatant from the extraction step. After PCR amplification, allele bands were routinely resolved on a 4300 DNA Analysis System from LI-COR (Lincoln, NE) after migration in 96-lane reloadable (3x) 6.5% denaturing polyacrylamide gels. This method allows a multiplexage by the use of two infrared dyes (IRDye™), separated by 100 nm (700 and 800nm), and read by a two channel detection system that uses two separate lasers and detectors to eliminate errors due to fluorescence overlap. To determine the different allele sizes, a large panel of about 30 size markers was used. These size markers had been previously generated by cloning alleles from individual tsetse flies into pGEM-T Easy Vector (Promega Corporation, Madison, WI, USA). Three clones of each allele were sequenced using the T7 primer and the Big Dye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (PE Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Sequences were analysed on a PE Applied Biosystems 310 automatic DNA sequencer (PE Applied Biosystems) and the exact size of each cloned allele was determined. PCR products from these cloned alleles were run in the same acrylamide gel as the samples, allowing the allele size of the samples to be determined accurately. Genotyping was achieved twice (two independent readers) and a consensus was achieved for each individual (when it was not possible, individuals were removed from the analysis).

Pedigree analysis of microsatellite loci

Controlled crosses were performed with 9 female/male pairs of insectarium reared *G. p. gambiensis*, which provided between 3 to 11 F1 individuals each. Pedigree analysis was used to

verify the X chromosome location of microsatellite loci. It was also used to look for possible null alleles, but their frequencies could not be computed because of the usual difficulty to obtain more than 5-10 F1 individuals from a single tsetse pair.

Microsatellite data analysis

A total of 120 *G. p. gambiensis* were used for the genetic analyses at microsatellite loci : 30 in the first sample (the most upstream) with 13 females and 17 males, and 30 females by sample in the three others.

For the total sample subdivided into the four localities, Wright's F_{is} (within sample heterozygote deficiency, a measure of deviation from panmixia) and F_{st} (measure of population differentiation) were estimated using Weir and Cockerham's unbiased estimators (f for F_{is} , θ for F_{st}) (Weir and Cockerham 1984). For random mating (within samples) or random distribution of individuals (between samples), F values are expected to be zero.

When F_{st} was measured, it was compared to $F_{st} \max = 1 - H_s$ (Hedrick 1999, 2005), where H_s is the unbiased estimate of genetic diversity (Nei and Chesser 1983).

The significance of F_{is} (deviation from panmixia) at each locus, and over all loci, was also tested separately within each sample using 10,000 permutations of alleles between individuals. Males were hemizygous at loci on the X chromosome. For these loci, measure of F_{is} and its significance were conducted only on females. The significance of F_{st} (population differentiation) was assessed using 10,000 permutations of genotypes among samples. To evaluate significance when multiple tests were performed, the sequential Bonferroni procedure was applied (Rice 1989).

Software

The H_s , F_{is} and F_{st} estimators were calculated with FSTAT v.2.9.3 software (Goudet 1995). The Cavalli-Sforza and Edwards (1967) chord distances were computed by the GENETIX v. 4 software package (Laboratoire Génome et Populations, CNRS UPR 9060, Université de Montpellier II, France). Anatomical data collection and subsequent morphometric analyses used specific software developed by one of us (JP. Dujardin) and available under GPL license at <http://www.mpl.ird.fr/morphometrics>, namely : COO for the collection of landmarks, MOG for the generalized Procrustes analysis, PAD for the discriminant analysis and regression of discriminant functions on size, and COV for the remaining analyses: total residual allometry, test for a common allometric model and analyses on metric disparity. The comparisons of size and its variance made use of a new module (VAT) programmed by Harling Caro-Riano and Jean-Pierre Dujardin.

Isolation by distance was tested using the ISOLDE program available in Genepop 3.1 (Raymond & Rousset). The principle is to have a matrix consisting in $F_{st}/(1-F_{st})$ (for microsatellite data), or Mahalanobis distances (for morphometry) plotted against geographic distances. A Spearman rank correlation coefficient is used as the statistics.

RESULTS

Morphometrics

Centroid size and its variance

The comparison of the centroid sizes and their variances between samples gave different results according to the sex considered.

In males, the centroid size (c.s.) of population 2 was smaller than the three others ($p < 0.05$), these latter being of similar sizes ($p > 0.05$) while its variance was not different among all populations ($p > 0.05$).

In females, the c.s. of populations 1 and 4 were similar ($p > 0.05$) and were both higher than population 3 ($p < 0.05$). Only the c.s. of population 4 was significantly higher than population 2. Its variance was the smallest in population 2, significantly smaller than in populations 1 (which shows the greatest variance) and 3 ($p < 0.05$) but not than population 4 ($p > 0.05$).

Shape and metric disparity

The UPGMA classification tree derived from Euclidian distances among average forms corresponding to each sex and locality (fig. 2) indicated that population 4 was the most distant (or that populations 1 and 4 were the most distant).

In females, the metric disparity was similar in all populations ($p > 0.05$) whereas in males, the population 1 was significantly less “polymorph” than populations 2 and 3 (the most heterogeneous). The population 4 was significantly less polymorph than the population 3, but not than population 2 ($p > 0.05$).

The discriminant analysis conducted on the 18 partial warps allowed relatively good individual reclassification rates (see table 1), confirming the differences between samples. The residual allometry was significant only in females ($p < 0.001$), but not in males ($p = 0.646$), explaining why the UPGMA tree was different between sexes: the female tree was not only based on shape variation but also on size differences. Moreover, in females, the hypothesis of a common allometric model was not supported (Wilks, $P < 0.0001$); further comparisons indicated the common model applied when population 1 was removed.

In sum, samples 1 and 4 showed numerous morphometric differences that did not support the idea of frequent exchanges of individuals between them. Population 1 had many differences compared to the others: the highest centroid size of females (together with sample 4), the greatest variance of size, the smallest metric disparity and a different growing axis.

Isolation by distance

Mahalanobis distances were compared to geographic distances, and basically the more the samples were geographically distant, the more the distances were elevated. However the correlation was significant only for the females ($p = 0.03$) but not for the males ($p = 0.12$) (fig. 3).

Genetics

Pedigree analysis indicated that 3 of 5 microsatellite loci were located on the X-chromosome (B104, pgp11 and pgp13). For all loci, genotypes were in accordance with Mendelian segregation although ratios could not be tested due to small numbers of descent of a single female but we did not find any homozygote individuals which should have been heterozygote regarding their parents' genotype, neither null males for loci located on the X-chromosome.

From the 120 individuals analysed, the number of alleles at each locus was 10, 11, 12, 4, 6 for loci B104, pgp11, pGp13, C102 and Cag133, respectively.

Weir and Cockerham (1984) estimators indicated an overall F_{is} of 0.109 (P value <0.001) and an averaged F_{is} per population of -0.01, 0.17, 0.06 and 0.16 respectively for samples 1 to 4, the second and fourth values being significant (see figure 4).

Overall F_{st} averaged + 0.012, with p value <0.001, indicating genetic differentiation among the four populations. Isolation by distance was tested but was not found significant (data not shown). As H_s was 0.625, $F_{st} \max = 1 - H_s$ was 0.375. A standardised estimate of F_{st} would thus give $F_{st}' = F_{st} / F_{st} \max = 0.032$. Should this value have been close to 1, a complete lack of migrant would have been supported. The lower value (0.032) rather suggests a significant impact of gene flow. In an infinite island model (Wright 1951), this would provide a number of migrant Nm per generation of $Nm = (1 - F_{st}) / 4 F_{st} = 8$. If we admit that migration rate is very small, as suggested by Bouyer et al (2007) observations, this suggest large population sizes of tsetse flies in the area studied.

DISCUSSION

The aim of this study was to diagnose a possible isolation of tsetse populations among a single hydrographical network due to habitat fragmentation. This question has very important implications since the PATTEC national programme in Burkina Faso aims at eliminating tsetse in this area by an area wide insect pest management strategy (Fond Africain de Développement 2004), and depending on the answer to this question, elimination strategies will vary very much: if there is no isolation, the control campaign must take all the hydrographical network as a whole, whereas if there is isolation, a sequential strategy may be undertaken.

We tried to answer this question by using two different tools:

- geometric morphometrics, which have been successfully employed in other insect vector species to study population differentiation, e.g. in phlebotomine (sandflies) or in triatomine (Reduviidae) (Dujardin and Slice 2006), and which has recently been used in tsetse together with microsatellite DNA markers to diagnose the isolation of a population of *G. palpalis gambiensis* (Camara et al., 2006);
- microsatellite DNA markers, which have already been used to study *G. palpalis* and other tsetse population structure (Solano et al., 1997; 2000; Gooding & Krafur 2005; Ravel et al., 2006).

As reported in other studies on tsetse using microsatellite DNA markers (Camara *et al.* 2006; Ravel *et al.* 2006), null alleles may be responsible for the overall F_{is} positive value ($F_{is} = 0.109$), which may reflect the presence of null alleles (De Meeüs *et al.* 2006).

Other studies in tsetse, in particular in *G. palpalis*, showed high F_{is} values which were attributed, in part to null alleles, and also to a Wahlund effect (*G. p. gambiensis*, (Solano *et al.* 2000); *G. p. palpalis* (Ravel *et al.* 2006)), caused by the presence of individuals originating from different subpopulations in the same traps. Here, in contrast to these studies, traps were set next to the larviposition sites within the gallery forest, along the same hydrographic network, where panmictic populations were expected. These differences in trapping design might explain the differences in the interpretation of the results and the presence/absence of the Wahlund effect.

In our study, data from microsatellites and from wing geometry both converged to the idea of a structuring of *G. palpalis gambiensis* along the Western branch of the Mouhoun river. This was particularly illustrated by, on the first hand, a different growing axis of sample 1, differences on both centroid size and its variance, and also shape and its variance, between the four samples ; and on the other hand, by an overall genetic differentiation between the 4 localities.

However, the structuring pointed out by morphometrics appeared more important than the slight (although significant) F_{st} value detected with microsatellites.

The fact that metric differences suggested isolation by distance in the female samples whereas genetic results did not detect it, may be due to the fact that the geographic distance is superimposed to an “ecological distance” due to a double cline in rainfall and riverine forest ecotype, from the south (1st sample) to the north (4th sample) (Morel 1978; Bouyer *et al.* 2005). Metric properties are under the influence of both environmental and genetic factors. Environment typically acts primarily on size (e.g. (Glasgow 1961)), and then on shape, frequently as an allometric effect of size change (Dujardin and Le Pont 2004). In our 4 samples, the smallest (or conversely the biggest) males were not found in the same populations than the smallest (or conversely the biggest) females, indicating a variable sexual dimorphism of size through the populations. The isolation by distance found on females was not significant in males, whereas we showed that the females’ conformation was also under influence of size. So the apparent isolation by distance would rather be due to the ecological cline.

The lack of evidence for a common allometric model among females was attributable to population 1, which suggested a further level of isolation between this sample and the three others. On the other hand, allometry-free shape differences seemed to exist here for males. Such differences among conspecific populations could result from adaptive or genetic causes rather than from environmental effects, unless local ecological conditions show huge differences (Dujardin and Le Pont 2004).

It is very difficult to know how old or how recent is this change (in number of generations), in order to know if this would normally be detectable by microsatellite markers. The fragmentation history of these landscapes will thus be an important point to further study through remote sensing.

Along this river section, the available dispersal models would predict an absence of migrants between the studied samples (Bouyer *et al.* 2007). However, from an ecological point of view, samples 2 to 3 are certainly not isolated from each other, since the riverine forests are still “conserved” to “half-disturbed” all along this section, allowing a continuous tsetse population (although variable in size) to occur between these three locations. It is thus not surprising that these populations are still genetically connected, even if there are intermediary populations between them. A one-dimensional model of isolation by distance corresponding to the values measured in the four samples (although not significant), would predict a sampled population size of 3538 flies by site for a mean distance of 2km between the adult birth places and their parent birth places, which is compatible with the measure achieved in sample 1 from mark-recapture trials (3599, 95%IC, 2570-4628). We could make the hypothesis that since migrant cannot pass directly from one population to another, their descendants evolve quickly in a morphological point of view under environmental pressures, maintaining the morphometric differences between the populations, but contributing to the equalization of allelic frequencies, reducing genetic distances. The case of sample 1 is different, since it is separated from the two others by more than 50km of disturbed riverine forest (this tributary crosses the Kou valley, with intensive irrigated rice growing): there are almost no intermediary tsetse populations between populations 1 and 2. The tools (geometric morphometrics and population genetics) are thus more complementary than substitutive : morphometrics may be more resolute to identify recent isolations between populations, provided that there is no intermediary populations between them. Genetics give historical results but is more independent from environmental parameters. In Guinea, similar results were obtained with both methods, between a population located on an island and a population located in the continental mangroves (Camara *et al.* 2006). In this situation, there was

only sea between the two populations, and thus no intermediary population. It is thus very important to sample the nearest populations when trying to quantify isolation. Remote sensing can be of great help to design the sampling surveys, since they allow differentiating appropriate and inappropriate environmental conditions, related to tsetse presence and abundance (Rogers and Randolph 1991; de La Rocque *et al.* 2005; Bouyer *et al.* 2006).

In the present situation, it is however not possible to conclude to a complete isolation of population 1, and the PATTEC campaign in this area should consider treating the western branch of the Mouhoun river as one population exchanging migrants. However, the Kou valley would seem appropriate to implement screen barriers between successive control blocks. Further studies are needed, by sampling more (and possibly intermediary) populations, to better understand the structure of tsetse populations in the Mouhoun river basin and the relation between morphometrics and genetics in tsetse. Sampling are also being achieved between the Mouhoun river basin and two adjacent basins (the Niger and the Comoé), to check if these basins can or cannot be addressed in an “area-wide” perspective i.e. as independent populations that can be considered isolated and controlled in their whole distribution areas (Dyck *et al.* 2005; Vreysen *et al.* 2005).

Acknowledgements

This work was carried out with the support of a FSP project (French foreign ministry) and of the Wellcome Trust project n° 075824, and EU INCO-DEV project n° 031849. Special thanks to the director general of CIRDES, Pr. Abdoulaye Gouro, for provision of excellent working conditions, to Félix Sanou, Wilfried Yoni, Bila Cene, Adama Sana, Moïse Zoungrana and Boureima Sanou for their assistance during the field studies.

Table 1 Individual reclassification rates obtained from a discriminant analysis conducted on the 18 partial warps (to be compared to a random reclassification rate of 12.5%).

Population	males	females
1	50%	32%
2	43%	51%
3	20%	42%
4	54%	66%

Fig. 1. Geographic location of the study area and distribution of the “protective” swamp forests in 1000m buffers around the water course

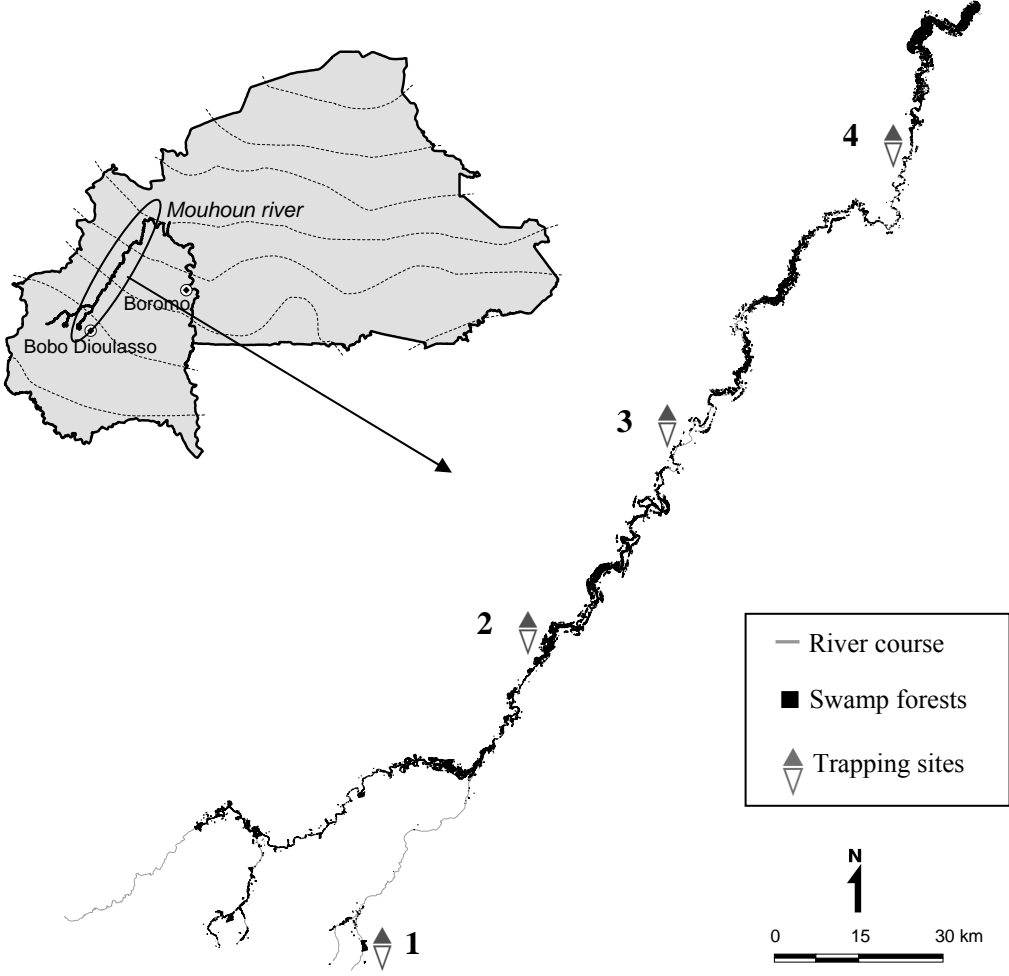


Fig. 2 UPGMA classification tree of the four samples along the Western branch of the Mouhoun river, derived from Euclidian distances among average forms of the wings corresponding to each locality. All groups were found significantly different.

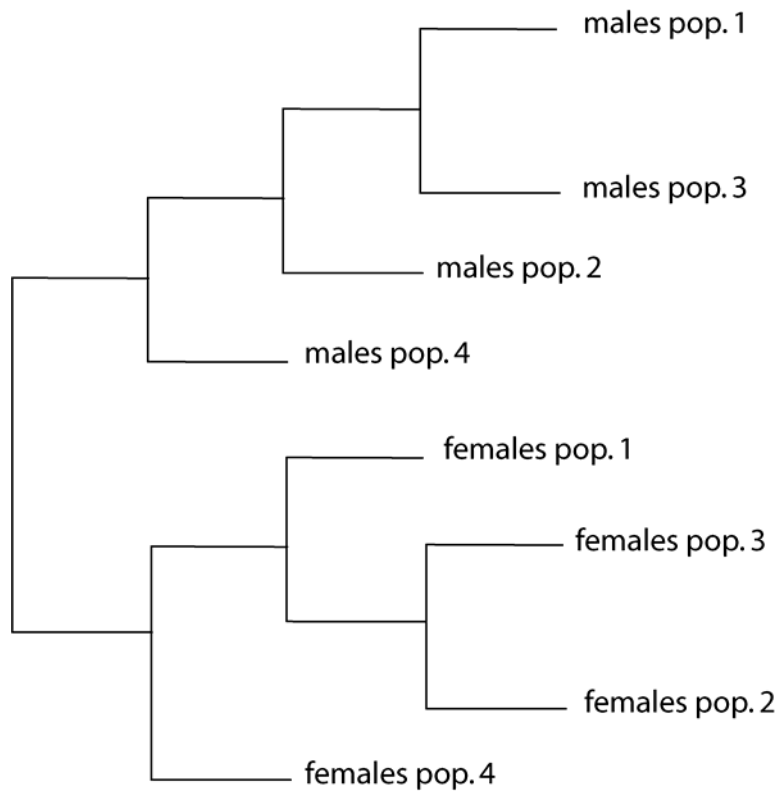


Fig. 3 Graphic of Mahalanobis distances of females and males wings in samples 1 to 4 computed vs geographic distances

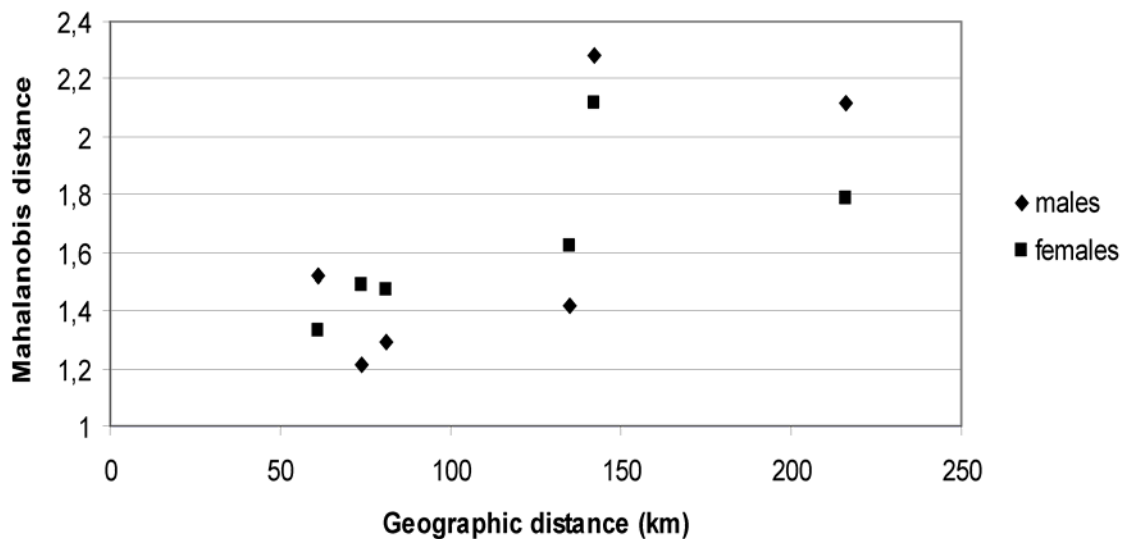
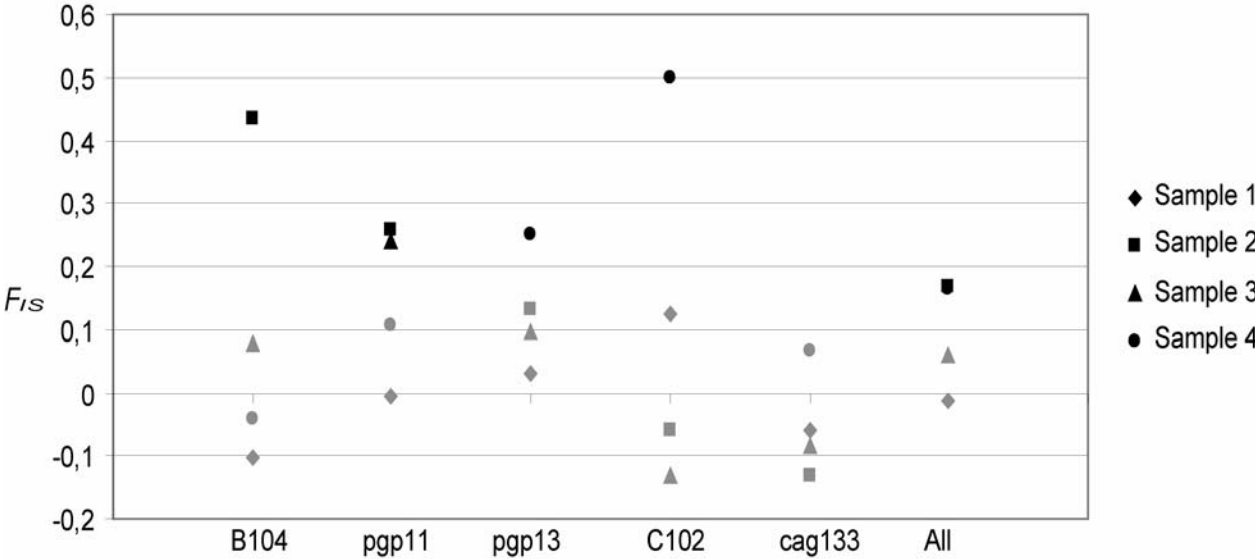


Fig. 4. microsatellite markers: F_{is} per population at the 5 loci and for all loci (significant values in black, others in grey).



References

- Baker, M. D. and E. S. Krafur. 2001.** Identification and properties of microsatellite markers in tsetse flies *Glossina morsitans sensus lato* (Diptera: Glossinidae). *Molecular Ecology Notes* 1: 234-236.
- Bookstein, F. L. 1991.** Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology. Cambridge University Press, Cambridge. 435 p.
- Bouyer, J., L. Guerrini, J. César, S. de la Rocque and D. Cuisance. 2005.** A phyto-sociological analysis of the distribution of riverine tsetse flies in Burkina Faso. *Medical and Veterinary Entomology* 19: 372-378.
- Bouyer, J., L. Guerrini, M. Desquesnes, S. de la Rocque and D. Cuisance. 2006.** Mapping African Animal Trypanosomosis risk from the sky. *Veterinary Research* 37(5): 633–645.
- Bouyer, J., A. Sibert, M. Desquesnes, D. Cuisance and S. de La Rocque. 2007.** A model of diffusion of *Glossina palpalis gambiensis* (Diptera: Glossinidae) in Burkina Faso. pp. in press. In M.J.B. Vreysen, Robinson A.S. and J. Hendrichs. Area-wide Control of Insect Pests. From Research to Field Implementation. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Camara, M., H. Harling Caro-Riaño, S. Ravel, J.-P. Dujardin, J.-P. Hervouet, T. de Meeüs, M. S. Kagbadouno, J. Bouyer and P. Solano. 2006.** Genetic and morphometric evidence for isolation of a tsetse (Diptera: Glossinidae) population (Loos islands, Guinea). *J. Med. Entomol.* 43(5): 853 - 860.
- Challier, A. and J. P. Gouteux. 1980.** Ecology and epidemiological importance of *Glossina palpalis* in the Ivory Coast forest zone. *Insect Science and its Application* 1: 77-83.
- Challier, A. and C. Laveissière. 1973.** Un nouveau piège pour la capture des glossines (*Glossina*: Diptera, Muscidae): description et essais sur le terrain. *Cahier O.R.S.T.O.M., série Entomologie médicale et Parasitologie* 10(4): 251-262.
- Cuisance, D., J. Février, J. Dejardin and J. Filledier. 1985.** Dispersion linéaire de *Glossina palpalis gambiensis* et *G. tachinoides* dans une galerie forestière en zone soudano-guinéenne (Burkina Faso). *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux* 38(2): 153-172.
- Cuisance, D., J. Itard, P. Solano, M. Desquesnes, J. L. Frézil and E. Authié. 2003.** Trypanosomoses. Méthodes de lutte. pp. 139-165. In Editions Tec et Doc and Editions Médicales internationales. Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail. Europe et Régions chaudes. Lavoisier, Paris, France.
- Cuisance, D., H. Politzar, P. Merot and I. Tamboura. 1984.** Les lâchers de mâles irradiés dans la campagne de lutte intégrée contre les glossines dans la zone pastorale de Sidéradougou, Burkina Faso. *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux* 37(4): 449-468.
- de La Rocque, S., J. F. Michel, J. Bouyer, G. De Wispelaere and D. Cuisance. 2005.** Geographical Information Systems in parasitology: a review of potential applications using the example of animal trypanosomosis in West Africa. *Parassitologia* 47: 97-104.
- De Meeüs, T., K. D. McCoy, F. Prugnolle, C. Chevillon, P. Durand, S. Hurtrez-Boussès and F. Renaud. 2006.** Population genetics and molecular epidemiology or how to "débusquer la bête". *Infection, Genetics and Evolution* in press.
- Dujardin, J. P. and F. Le Pont. 2004.** Geographic variation in Neotropical sandflies. *Infection, Genetics and Evolution* 4: 353-359.
- Dujardin, J. P. and D. Slice. 2006.** Contributions of Morphometrics to Medical Entomology. Chapter 24. pp. in press. In M. Tibayrenc. *Encyclopedia of infectious diseases: Modern methodologies*. Wiley & Sons.

- Dyck, V. A., G. Hendrickx and A. S. Robinson. 2005.** Sterile insect technique. Springer, IAEA, Vienna. 787 p.
- Fond Africain de Développement. 2004.** Projet multinational de création de zones durablement libérées de la mouche tsé-tsé et de la trypanosomiase dans six pays sub-sahariens. Département de l'Agriculture et du Développement Rural (OCAR et ONAR), Tunis.
- Glasgow, J. P. 1961.** Selection for size in tsetse flies. *Journal of Animal Ecology* 30: 87-94.
- Good, P. 2000.** Permutation tests: a practical guide to resampling methods for testing hypotheses. Springer, New York. p.
- Goudet, J. 1995.** FSTAT (v. 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* 86(6): 485-486.
- Hedrick, P. W. 1999.** Perspective: highly variable loci and their interpretation in evolution and conservation. *Evolution* 53: 313-318.
- Hedrick, P. W. 2005.** A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59: 1633-1638.
- Itard, J., D. Cuisance and G. Tacher. 2003.** Trypanosomoses: Historique - Répartition géographique. pp. 1607-1615. In Editions Tec et Doc and Editions Médicales internationales. Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail. Europe et Régions chaudes. Lavoisier, Paris, France.
- Luna, C., M. Bonizzoni, Q. Cheng, A. S. Robinson, S. Aksoy and L. Zheng. 2001.** Microsatellite Polymorphism in Tsetse Flies (Diptera: Glossinidae). *Journal of Medical Entomology* 38(3): 376-381.
- Morel, P. C. 1978.** Les arbres et arbustes des savanes ouest-africaines (Document pour l'étude de l'écologie des glossines). Gesellschaft für technische Zusammenarbeit, Eschborn (Deutsche Bundesrepublik). 122 p.
- Nei, M. and R. K. Chesser. 1983.** Estimation of fixation indices and gene diversities. *Annales of human genetics* 47: 253-259.
- Politzar, H. and D. Cuisance. 1983.** A trap-barrier to block reinvasion of a river system by riverine tsetse species. *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux* 36(4): 364-370.
- Politzar, H. and D. Cuisance. 1984.** An integrated campaign against riverine tsetse flies *Glossina palpalis gambiensis* and *Glossina tachinoides* by trapping and the release of sterile males. *Insect Science and its Application* 5: 439-442.
- Ravel, S., T. de Meeus, J. P. Dujardin, D. G. Zézé, R. H. Gooding, I. Dusfour, B. Sané, G. Cuny and P. Solano. 2006.** The tsetse fly *Glossina palpalis palpalis* is composed of several genetically differentiated small populations in the sleeping sickness focus of Bonon, Côte d'Ivoire. *Infection, Genetics and Evolution* in press.
- Rice, W. R. 1989.** Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.
- Rogers, D. J. and S. E. Randolph. 1991.** Mortality rate and population density of tsetse flies correlated with satellite imagery. *Nature* 351: 739-741.
- Rohlf, F. J. 1990.** Rotational fit (Procrustes) methods. In F. J. Rohlf and F. L. Bookstein. *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. University of Michigan Museums, Ann Arbor.
- Rohlf, F. J. 1996.** Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. pp. 117-129. In L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G.J.P. Naylor and D. Slice. *Advances in Morphometrics. Proceedings of the 1993 NATO-ASI on Morphometrics NATO ASI, Series A, Life Sciences*. Plenum Publication, New York.
- Solano, P., S. de La Rocque, T. de Méeus, G. Cuny, G. Duvallet and D. Cuisance. 2000.** Microsatellite DNA markers reveal genetic differentiation among populations of *Glossina*

palpalis gambiensis in the agropastoral zone of Sideradougou, Burkina Faso. *Insect Molecular Biology* 9(4): 433-439.

Vreysen, M., J. Gerardo-Abaya and J. P. Cayol (2005) *Lessons learned from Area-wide Insect Pest Management Programmes with an SIT component: an FAO/IAEA Perspective*. International Conference on Area-Wide Control of Insect Pests: Integrating the Sterile Insect and Related Nuclear and Other Techniques, Vienna, Austria, IAEA.

Vreysen, M. J. B., K. M. Saleh, M. Y. Ali, A. M. Abdulla, Z.-R. Zhu, K. G. Juma, V. A. Dyck, A. R. Msangi, P. A. Mkonyi and H. U. Feldmann. 2000. *Glossina austeni* (Diptera: Glossinidae) Eradicated on the Island of Unguja, Zanzibar, Using the Sterile Insect Technique. *Journal of Economical Entomology* 93(1): 123-135.

Walsh, P. S., D. A. Metzger and R. Higuchi. 1991. Chelex® 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material. *Biotechniques* 10: 506-513.

Weir, B. S. and C. C. Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of populations structure. *Evolution* 38: 1358-1370.

Wright, S. 1951. The general structure of populations. *Ann. Eugenica* 15: 323-354.

Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets and W. L. Fink. 2004. *Geometric Morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, London. 443 p.

Ce travail (en cours de soumission) sera présenté à la conférence MEEGID VIII (VIII International Meeting on Molecular Epidemiology and Evolutionary Genetics of Infectious Diseases) qui aura lieu en Thaïlande (30 nov.-4dec. 2006), par Laurence Vial.

Quatre populations de *G. palpalis gambiensis* ont été analysées. Elles se situent le long d'un cline écologique (voir 4.1.1):

- la première (population 1) a été capturée dans la forêt de Dinderesso, à proximité de la source principale du Kou, la « Guinguette », qui est aussi la plus grande source d'Afrique de l'Ouest (débit de $2000\text{L}\cdot\text{s}^{-1}$), qui dessert la ville de Bobo en eau potable. A cet endroit, la rivière est étroite (5 à 10m de large) et bordée par un cordon ripicole guinéen ;
- les deux suivantes (populations 2 et 3) sont situées 74 et 135km en aval, sur une rivière de 10 à 20 m de large bordée par un cordon ripicole soudano-guinéen. La seconde est séparée de la première par plus de 50km de zone très anthropisée, la vallée du Kou (riziculture irriguée par la source de la Guinguette), où la galerie est très dégradée, ce qui devrait limiter les flux entre ces deux populations ;
- la dernière est située à 216km en aval de la première sur une rivière de plus de 30m de large bordée par un cordon transitoire entre l'écotype soudano-guinéen et soudanien (32% des sites, voir première publication présentée). Elle se situe en limite Nord de répartition de *G. p. gambiensis* sur ce cours d'eau, les captures de cette espèce étant rares en aval.

A partir des modèles de dispersion précédents, nous pouvons supposer qu'aucune glossine ne peut passer activement d'une population à l'autre ($p < 10^{-19}$ avec $D=0.500\text{km}^2\cdot\text{j}^{-1}$ et $\mu=0.03$). Ce résultat permet d'utiliser essentiellement des femelles pour l'analyse génétique (plus de 50% des loci étant localisés sur le X) alors que les deux sexes sont comparés morphologiquement.

En partant de 10 microsatellites (loci 55.3, pgp1, cag133, B11, C102, pgp13, B104, pgp11, pgp24, B110) dont l'origine est précisée dans l'article précédent, 3 ont été éliminés pour des problèmes incontournables de lecture (55.3, pgp1, B110). A partir des 7 suivants, 2 ont encore été éliminés après analyses (pgp24 et B11), le premier à cause d'un allèle ultra-dominant (qui n'apporte donc aucune information) et le second en raison de *Fis* importants et significativement supérieurs aux autres loci dans toutes les populations (probablement liés à des problèmes de lecture en raison d'une trop grande diversité allélique, 27 allèles sur les 4 populations).

Avec les 5 loci microsatellites restants (pgp13, cag133, C102, B104, pgp11), les populations 1 et 3 ont présentés des F_{IS} faibles et non significatifs alors que les populations 2 et 4 présentaient des F_{IS} positifs et significatifs, de 0.168 et 0.163 respectivement. Ces F_{IS} peuvent s'expliquer par la présence d'allèles nuls et la dominance d'allèles courts (détectée en particulier pour pgp13 dans des populations de *G. p. palpalis* (Ravel et al. 2006a)). Une structuration faible mais significative est mesurée entre les 4 populations, avec un F_{ST} de 0.012 ($p<0.01$), correspondant à un échange de 7 à 8 migrants par génération. En revanche, l'isolement par la distance n'est pas significatif (test de Mantel avec 10 000 permutations, distance géographique sur $F_{ST} / (1 - F_{ST})$, $p=0.50$). Contrairement à ce qu'on pourrait attendre de l'isolement physique, les distances génétiques entre la population 1 et les autres n'est pas plus importante que les distances entre ces populations (distances de Cavalli-Sforza and Edwards, 1967 et distances de Nei, 1972). Cependant, les distances calculées par paire n'ont pas grand intérêt pour un faible nombre de populations et un F_{ST} aussi faible.

Dans un modèle d'isolement par la distance à une dimension (rivière), on peut écrire $F_{ST}/(1-F_{ST}) \approx A + G_d/(4D\sigma^2)$ (T. de Meëus, com. pers), avec :

σ : distance moyenne qui sépare le lieu de naissance des individus étudiés de celui de leur parents;

D : densité d'individus adultes sur la surface échantillonnée dans un site;

G_d : distance qui sépare deux sites échantillonnés;

D'après les résultats obtenus ici (isolement par la distance de Genepop) on a $A = 0.0181050$, $1/(4D\sigma^2) = 0.00001767$. Donc $D\sigma^2 = 1/(4*0.00001767)$ (mais isolement par la distance non significatif). On peut donc représenter D en fonction de σ , avec $D = 1/(4*0.00001767*\sigma^2)$ (fig. 36).

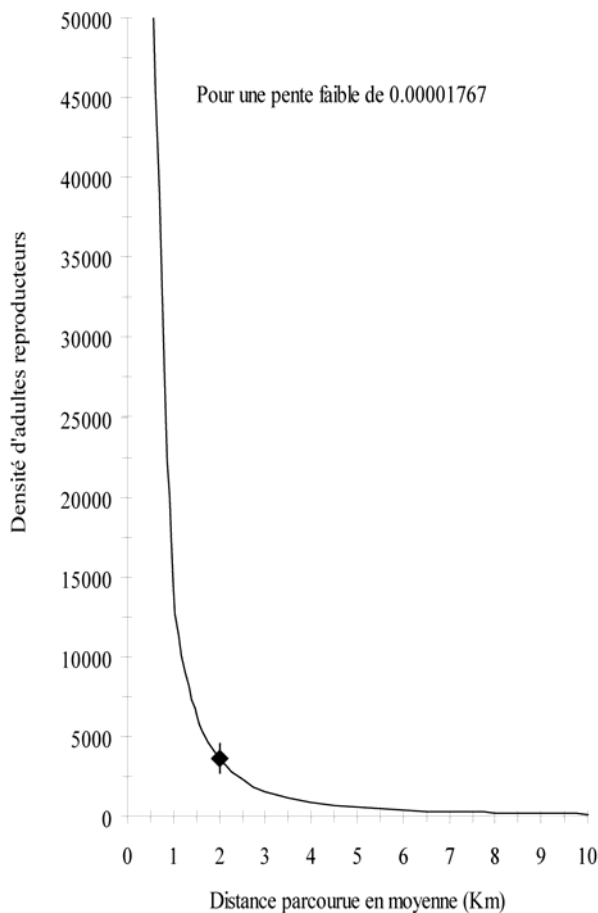


Fig. 36. Fonction représentant la densité d'adultes reproducteurs (par surface échantillonnée) en fonction de la distance moyenne entre le lieu de naissance des individus étudiés et celui de leur parents, ajustée par les calculs d'isolement par la distance obtenus sur les 4 populations de la branche Ouest du Mouhoun. Le point représente les valeurs calculées par les séries de lâchers-recaptures réalisés à Dinderesso, qui représente la population 1 (7 séries de 500 *G. p. gambiensis* lâchées), et leur intervalle de confiance.

La distance moyenne parcourue par les glossines pendant leur vie et la densité réelle de la population échantillonnée ont par ailleurs été estimées pour la population 1 (à Dinderesso), qui correspondait aux sites de lâcher de la section 4.3.2 (7 cohortes de 500 *G. p. gambiensis* environ). Quinze femelles avaient été disséquées au moment de l'échantillonnage, et ont permis de calculer une moyenne d'âge de 52 jours. La distance moyenne parcourue pendant les 15 premiers jours de suivi (avant que les résultats ne soient biaisés par la censure spatiale) était de 0,57km, correspondant à 2km pour cette durée de vie moyenne. Le calcul des

densités réelles par l'index de Lincoln a permis d'obtenir une densité de 3599 glossines adultes (95%IC, 2570-4628), résultats parfaitement compatibles avec l'isolement par la distance mesuré entre nos quatre populations, même si celui-ci n'était pas significatif, où une distance moyenne entre les sites de naissance des parents et des descendants de 2km correspond à une densité par population de 3537 individus (fig. 36).

D'un point de vue morphométrique (tests réalisés par J.P. Dujardin), la comparaison des tailles centroïdes révèle des différences entre populations variables en fonction du sexe analysé. Chez les mâles, la population 2 a une taille centroïde moyenne plus petite que les autres, qui ne diffèrent pas entre elles, et la variance de cette taille n'est pas significativement différente entre populations. Chez les femelles, les populations 1 et 4 sont les plus grandes, toutes deux significativement plus grandes que la population 3, la plus petite, tandis que seule la population 4 est significativement plus grande que la population 2, de taille intermédiaire. La plus petite variance des tailles chez les femelles se trouve dans la population 2, significativement moins variable que les populations 1 (la plus variable) et 3. Les mâles les plus petits (ou plus grands) ne cohabitent pas nécessairement avec les femelles les plus petites (ou plus grandes).

Les conformations sont alors comparées (comparaisons des « partial warps » après superposition de Procrustes, voir méthodologie détaillée dans la dernière publication) par deux techniques : le calcul des distances euclidiennes entre les formes moyennes de chaque population (distance de Mahalanobis) et la comparaison de la variabilité de ces formes, qui est estimée ici par la "disparité métrique" plutôt que par la matrice des variances-covariances. Les résultats sont différents en fonction du sexe, mais concordent sur l'éloignement de la population 4 (ou l'écart entre les populations 1 et 4). Le dimorphisme sexuel de la conformation est plus important que les différences inter-populations, avec lesquelles pourtant il n'interfère pas, ce qui impose de comparer les populations de glossines sexe par sexe, en ce qui concerne la morphométrie. Chez les femelles, la disparité métrique est comparable d'un groupe à l'autre alors que chez les mâles, la population 1 est significativement moins "multiforme" que les populations 2 et 3 (les plus hétérogènes). La population 4 est significativement moins hétérogène que la 3, mais la différence avec la 2 n'est pas significative.

La relation entre la taille et la conformation, c'est-à-dire l'allométrie, n'est pas mathématiquement exclue des variables décrivant la géométrie de l'aile. La façon de croître, c'est-à-dire les taux de croissance inégaux entre dimensions homologues d'un individu à l'autre, peut conduire à une géométrie adulte différente. La conformation n'est donc pas nécessairement libre de toute influence de taille ("résidu allométrique"). Les tests effectués montrent à nouveau l'importance du dimorphisme sexuel, et permettent de comprendre les différences entre sexes. Chez les mâles, les variables de conformation ne sont pas corrélées statistiquement à la variation de taille ($P = 0.646$), il n'y a pas de résidu allométrique, tandis qu'il y en a un chez les femelles ($P < 0.001$). Les distances entre populations de femelles ne sont donc pas le fait de la variation de la seule conformation, elles résultent aussi de la variation de tailles. De plus, le test d'une allométrie commune aux populations femelles est rejeté, ce qui signifie que, dans nos échantillons, la façon de croître des femelles n'est pas la même dans toutes les populations, alors que les populations d'une même espèce sont censées croître de la même manière. Ce résultat est dû à la population 1, dont l'axe de croissance diffère de celui des autres. Pour rappel: la population 1 est également celle dont la taille des femelles est la plus grande (avec la population 4), la variance des tailles est la plus grande, la disparité métrique est la plus petite.

Enfin, une analyse discriminante sur les deux sexes de chaque population (8 groupes), permet un bon taux de reclassement des différentes populations (tab. 6), à comparer à un taux de reclassement aléatoire de 12,5% (100% divisé par 8 populations).

Population	mâles	femelles
1	50%	32%
2	43%	51%
3	20%	42%
4	54%	66%

Tab. 6. Taux de reclassement des individus des 4 populations de la branche Ouest du Mouhoun obtenus par analyse discriminante réalisée sur les coordonnées partielles (après superposition de Procrustes).

En conclusion, les populations 1 à 4 présentent de nombreuses différences morphométriques, peu compatibles avec l'idée d'échanges fréquents entre elles. Les populations 1 et 4 sont les plus distantes, à divers point de vue. Une analyse d'isolement par la distance réalisée sur la distance de Mahalanobis donne une corrélation significative ($p=0.033$), contrairement au résultat obtenu sur les distances génétiques. Seules les populations 2 et 3 pourraient échanger des individus mais il y a plus d'arguments contre cette idée qu'en sa faveur. Or ces deux populations vivent dans un cordon ripicole semblable (soudano-guinéen)... En réalité, nous savons que ces populations ne peuvent échanger de migrants au cours d'une même génération (résultats du modèle de dispersion).

Les deux analyses concordent sur l'existence d'une population structurée. L'isolement par la distance, même s'il n'est pas significatif, est compatible avec les données écologiques obtenues par lâchers de glossines marquées dans le premier site d'échantillonnage. Les distances morphométriques sont probablement magnifiées par les différences environnementales. Il est plausible en effet que l'impact de l'environnement (le cline écologique) se superpose à celui de la distance géographique en ce qui concerne les résultats morphométriques. La morphométrie donne un résultat concordant avec les modèles de dispersion, à savoir que les populations n'échangent pas directement de migrants. Cependant, elles ne peuvent être considérées comme isolées puisqu'il existe des populations intermédiaires, non échantillonnées ici, et que l'isolement par la distance mesuré en génétique concorde avec un déplacement moyen de 2km par adulte. Il semblerait donc que les descendants de migrants, provenant des populations intermédiaires, évoluent rapidement sur le plan morphométrique, probablement sous l'influence de l'environnement, magnifiant ainsi les différences morphométriques entre populations, alors qu'ils contribuent à égaliser les fréquences alléliques, réduisant les distances génétiques. Ces outils sont donc complémentaires et non substitutifs : la morphométrie, plus sensible, pourrait permettre de trancher sur l'échange de migrants réguliers entre populations plus rapidement que la génétique des populations, à la condition qu'il n'existe pas ou peu de population intermédiaire entre ces dernières, comme ce fut le cas en Guinée (Camara *et al.* 2006). Il est alors nécessaire de connaître la localisation exacte des populations adjacentes, notamment en utilisant les techniques de télédétection présentées dans ce document. Il est également possible que la population 1 soit totalement isolée mais que cela ne soit pas suffisamment ancien pour être détectable par les marqueurs microsatellites, malgré de nombreux arguments morphométriques, ce qui justifie d'autant l'étude diachronique de la fragmentation des paysages dans le bassin du Mouhoun, qui sera réalisée dans le cadre de la thèse de géographie de Laure Guerrini (projet Wellcome Trust Fragfly).

En tout état de cause, nous ne pouvons conclure ici à l'isolement de la population 1, qui devrait être basée sur des enquêtes entomologiques complémentaires pour permettre de comparer morphométriquement et génétiquement les populations intermédiaires les plus proches. Ces résultats laissent penser qu'un programme de lutte à l'échelle du bassin, dans le cadre de la PATTEC, devrait considérer ces populations comme une seule métapopulation, à attaquer séquentiellement en prenant soin d'installer des barrières de ré-invasion à chaque étape. Il existe cependant des zones plus favorables à l'installation de barrières d'écrans, comme la vallée du Kou, où la structure des paysages représente déjà des barrières physiques durables, probablement appropriées pour isoler des zones où lutter successivement. Des études sont en cours pour voir si cette métapopulation s'isole de celles des bassins adjacents (Comoé et Niger) au niveau des bassins versants.

4.4.3. Métapopulations et lutte anti-vectorielle : quelles indications ?

La lutte contre des insectes vecteurs ou ravageurs, dans tous les cas nuisibles à l'homme, va parfois jusqu'à une volonté d'éradication de ces derniers. Elle s'oppose en cela à la volonté de conservation d'autres espèces (et même de celles-ci en terme de biodiversité), considérées comme utiles ou tout simplement perçues favorablement par l'homme. Les formidables avancées de l'écologie de la conservation, qui vont de pair avec une crise de biodiversité planétaire unique d'origine anthropique, ont en particulier concerné l'étude de l'évolution des métapopulations en paysages fragmentés (Hanski and Gaggiotti 2004). La fragmentation des paysages est en effet une des manifestations les plus évidentes de la présence humaine. Si les résultats de ces avancées, qui permettent de mieux comprendre les relations entre fragmentation des paysages et probabilité d'extinction des populations sont malheureusement trop rarement mis en pratique dans les politiques de conservation, ils pourraient en revanche s'avérer très utiles pour précipiter la disparition des espèces réputées nuisibles. Ainsi, l'impact de la fragmentation des paysages sur la probabilité d'extinction des métapopulations fait intervenir deux caractéristiques fondamentales de ces dernières, le taux de reproduction de ces populations, r , et leurs capacités de dispersion, d . Dans le cas d'espèces à fort r et faible d , la qualité des îlots favorables résiduels aura moins d'impact sur la probabilité d'extinction de la métapopulation que le degré de connectivité de ces derniers. Dans le cas des espèces à faible r et à fort d , comme c'est le cas des glossines riveraines, où le réseau hydrographique joue le rôle de corridor entre îlots où les déplacements longitudinaux sont très efficaces, la présence de biotopes résiduels de grande qualité pourrait au contraire être une condition sine qua non à leur survie.

Dans le bassin du Mouhoun, les espèces riveraines se maintiennent actuellement sous forme de métapopulations basées sur des échanges génétiques intenses entre biotopes favorables résiduels séparés par des cours d'eau permanents jouant le rôle « d' autoroutes » génétiques. Attaquer les glossines dans les biotopes résiduels pourrait alors entraîner un effondrement des sous-populations sources, vitales pour la persistance de la métapopulation. Ceci est particulièrement vrai en saison sèche, la saison des pluies permettant à ces dernières de se reproduire dans des biotopes plus dégradés. Comme cela a été réalisé dans la zone agro-pastorale du Sidéradougou, il est alors possible de relayer l'attaque des populations sources par des écrans en saison sèche et les lâchers de mâles stériles en saison des pluies, quand les glossines sont dispersées de manière plus homogène, en densités moindres, ce qui diminue la probabilité pour une femelle de rencontrer un mâle sauvage, et augmente celle de rencontrer un mâle stérile.

Des résultats récents obtenus dans le cadre d'une lutte ciblée sur les biotopes les plus favorables d'affluents du Mouhoun de la zone agro-pastorale du Sidéradougou vont dans ce

sens. La figure 36 présente la localisation d'un système de lutte anti-vectorielle ciblée au niveau de deux sites, Bagouéra et Sinogdjan, considérés comme des sites à risque important de transmission des TAA (de la Rocque et al. 2001; de La Rocque et al. 2005) sur des affluents du Mouhoun ayant fait l'objet d'une caractérisation paysagère similaire à celle présentée précédemment. Ces sites ont fait l'objet d'une campagne de lutte couplant écrans imprégnés (Bétacyfluthrine, Triflumuron) et animaux traités par pour on (fluméthrine) (Balenghien 2002). A Péfrou, site témoin situé à environ 5 km entre les deux autres, les densités apparentes des deux espèces de glossines se sont effondrées avec un léger retard par rapport au site de Sinogdjan mais avec une légère avance par rapport à Bagouéra. La fig. 37 présente l'évolution de la DAP de *G. tachinoides* dans ces trois sites (de la Rocque, com. pers.). Ces résultats plaident en faveur de l'existence d'un système sources-puits sur cet affluent : Bagouéra, située en aval des deux autres sites, avec un écosystème plus humide et des densités apparentes significativement supérieures, alimentait probablement ces derniers en migrants. La réduction des émigrants qui a accompagné la lutte dans ce site a alors résulté en la disparition de la population puits de Péfrou. Cette campagne de lutte permet donc de poser un diagnostic « thérapeutique » : en paysages fragmentés, les glossines riveraines se présentent sous forme de métapopulations, la persistance de certaines sous-populations (puits ou pseudo-puits) étant conditionnée par l'arrivée de migrants à partir d'autres sous-populations (sources).

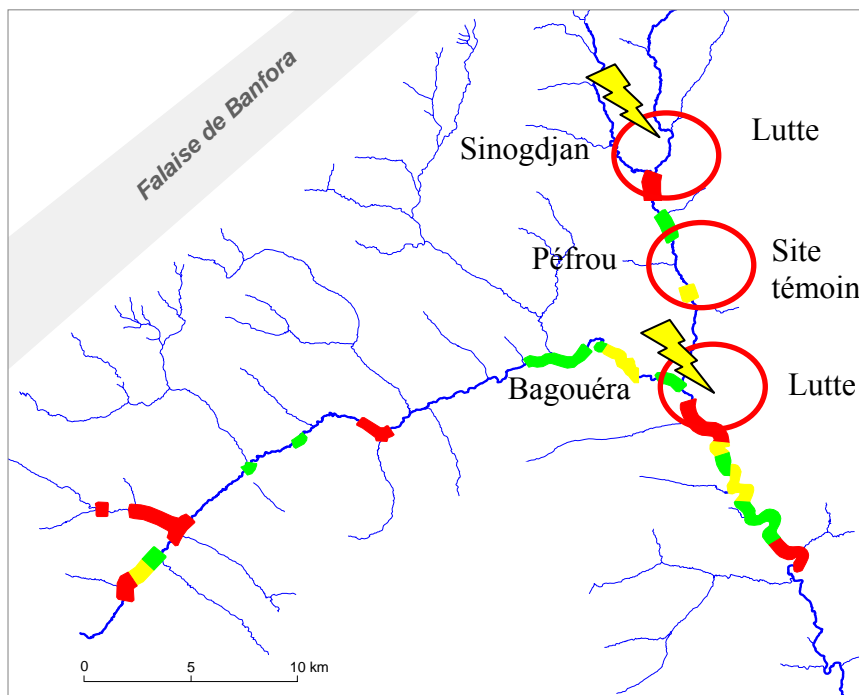


Fig. 37. Lutte ciblée sur des affluents du Mouhoun de la zone agro-pastorale du Sidéradougou. Les portions en rouge correspondent aux sites à risque de transmission élevé des TAA (de la Rocque et al. 2001). Les portions en vert sont considérées à risque faible et les portions en jaune en situation intermédiaire. Les sites entourés par des cercles rouges ont fait l'objet d'un suivi entomologique (fig. 32) et parasitologique mensuel.

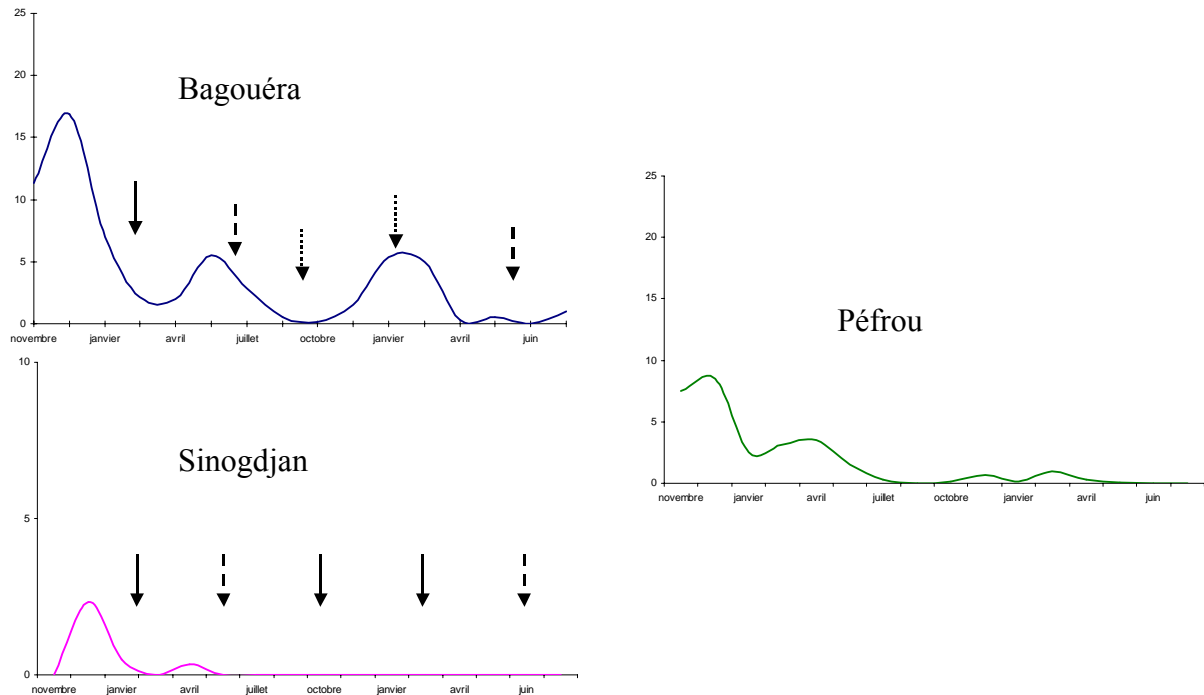


Fig. 38. Impact de la lutte anti-vectorielle menée dans les sites de Bagouéra et de Sinogdjan de fev. 2001 à sept. 2002 sur la DAP de *G. tachinoides* dans ces sites et dans le site témoin de Péfrou (à 5km entre les deux précédents), zone agro-pastorale du Sidéradougou, Burkina Faso (de la Rocque, com. pers.). Les flèches correspondent aux imprégnations des écrans par divers insecticides.

En conclusion de cette section (4. 4.), nous retiendrons que :

- la dispersion unidimensionnelle des glossines riveraines augmente leur probabilité de passer d'un îlot favorable à l'autre par rapport aux glossines de savane, et donc leur résilience à la fragmentation des écosystèmes ;
- l'utilisation des gradients de température et d'hygrométrie pourrait permettre une meilleure exploitation des écosystèmes fragmentés (moins d'individus « perdus » dans les zones dégradées) ;
- la fragmentation des paysages de la branche Ouest du Mouhoun s'accompagne d'une structuration des populations de glossines, mais aucun isolement génétique n'a pu être mis en évidence sur la section étudiée, soit qu'il n'existe pas, soit qu'il soit trop récent pour être détecté avec les outils utilisés ;
- la lutte contre des sous-populations « sources » de glossines riveraines peut entraîner la disparition des populations « puits » qui en dépendent.

La section suivante s'intéresse au comportement trophique des glossines et à son impact pour l'épidémiologie et le contrôle des trypanosomoses.

4.5. Comportement trophique des glossines

4.5.1. Choix du site d'attaque et développement d'une nouvelle technique de lutte contre les glossines

Bouyer, J., F. Stachurski, I. Kaboré, B. Bauer and R. Lancelot. 2006. Tsetse control in cattle from pyrethroid footbaths. Preventive Veterinary Medicine : in press.

Et

Stachurski, F., J. Bouyer and F. Bouyer. 2006. La lutte contre les ectoparasites des bovins par pédiluve : une méthode innovante utilisée en zone péri-urbaine sub-humide du Burkina Faso. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop. 58(4): 221-228.



ELSEVIER

Available online at www.sciencedirect.com

Preventive Veterinary Medicine xxx (2006) xxx–xxx

www.elsevier.com/locate/prevetmed**PREVENTIVE
VETERINARY
MEDICINE**

Tsetse control in cattle from pyrethroid footbaths

J. Bouyer^{a,b}, F. Stachurski^{c,b}, I. Kaboré^b, B. Bauer^d, R. Lancelot^{e,*}^a CIRAD, UPR Epidemiology and Ecology, TA 30/G, 34398 Montpellier Cedex 5, France^b CIRDES, 01 BP 4541 Bobo-Dioulasso 01, Burkina Faso^c CIRAD, UPR Disease Control, TA 30/G, 34398 Montpellier Cedex 5, France^d Darlaten 23, 31600 Uchte, Federal Republic of Germany^e CIRAD, TA 30/B, 34398 Montpellier Cedex 5, France

Received 22 March 2006; received in revised form 26 September 2006; accepted 8 October 2006

Abstract

In Burkina Faso, we assessed the efficacy of treating cattle with a footbath containing aqueous formulations of pyrethroids to control two tsetse-fly species, *Glossina tachinoides* Westwood, 1850 (Diptera, Glossinidae) and *Glossina palpalis gambiense* Vanderplank 1949. Legs were the most targeted parts of the body for tsetse-fly blood meals: 81% (95% CI: 73, 89) for *G. tachinoides* and 88% (81, 95) for *G. palpalis*.

The in-stable efficacy of footbath treatments was compared with manual full spraying with a 0.005% alphacypermethrin (Dominex, FMC, Philadelphia, USA) formulation (250 mL versus 2 L). The proportions of knocked-down flies were the same with footbath and full spray but the latter was more protective against fly bites. In field use, the efficacy of both methods should be similar given the recommended treatment frequency: 3 days for footbath versus 7 days for full spray.

Among 96 cattle drinking at the same water point in Dafinso (Burkina Faso), 68 (71%) were treated with a footbath containing a 0.005% deltamethrin formulation (Vectocid, CEVA SA, Libourne, France). We observed the effect of this live-bait technique on the one hand on released cohorts of reared, irradiated flies, and on the other hand on wild tsetse flies. In both cases, the footbath treatment was associated with a reduction of the apparent fly density probably related to an increased mortality.

© 2006 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Tsetse-fly control; Pyrethroid treatment; Footbath; Animal trypanosomosis; Burkina Faso

* Corresponding author. Tel.: +33 4 67 59 37 17; fax: +33 4 67 59 37 95.

E-mail address: renaud.lancelot@cirad.fr (R. Lancelot).

1. Introduction

In Burkina Faso (as in most West-African countries), African animal trypanosomosis (AAT), ticks and tick-borne diseases are major health constraints to profitable cattle production (Itard et al., 2003). Two riparian tsetse species, *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank and *Glossina tachinoides* Westwood (Diptera, Glossinidae) are widely distributed and transmit AAT (Bouyer et al., 2005, 2006; de La Rocque et al., 2005). Ticks *Amblyomma variegatum* Fabricius, 1794 (Acari: Ixodidae) attached to their temporary fixation locations (interdigital areas) can be killed before they reach their predilection sites (udder and chest) with a footbath containing an aqueous formulation of alphacypermethrin (Stachurski, 2000; Stachurski and Lancelot, 2006). This treatment was adopted by development projects to improve milk production in the peri-urban areas of Burkina Faso. It is applied every other day at the beginning of the rainy season and every third day until cattle infestation naturally becomes low.

Because limbs are the preferred feeding sites for *G. tachinoides* (Nash, 1948; Davies, 1967; Challier, 1973) and *G. longipennis* (Makumi et al., 1996), footbath might also control tsetse species.

The selection of appropriate tsetse-control measures depends on several criteria (Pollock, 1993a,b,c) such as the trypanotolerant status of cattle, the vector density, the tsetse species involved, and the existence of chemo-resistant parasitic strains. In areas where vector control is required, control methods rely on community participation (Cuisance, 1991). Unfortunately, few successes were obtained with community-based control measures. Although insecticide-impregnated targets or traps are cost-effective for the control of some tsetse-fly species (Cuisance and Politzar, 1983; Challier, 1984), maintenance typically is neglected because the traps are perceived as public goods by the farmers (Kamuanga et al., 2001a,b). Live-bait techniques (pour-on, spray or dip) are less cumbersome and might be efficient in some situations (Bauer et al., 1995; Baylis and Stevenson, 1998; Bauer et al., 1999; Hargrove et al., 2000; Okiria et al., 2002). Because live-bait is made of the cattle owned by the farmers, these techniques are private goods and are appropriated as such by the farmers. Their success can also be attributed to a wider activity spectrum: tsetse flies, tabanids, stomoxes, ticks, mosquitoes, etc. (Bauer et al., 1992a; Kabore et al., 1995). However, pour-on treatments, sprays and dips are not affordable for most West-African farmers. According to the Statistics division of FAO (2005), per capita income and per capita agricultural income were US\$ 281 and 86 in Burkina Faso, respectively. In comparison, the retail price of 1 L of pyrethroid ranged from US\$ 75 to 100, and a manual spray was about US\$ 70 in this country in 2005. During discussions we had with the farmers when preparing the field work, they reported that hand spraying was time-consuming and that treatment intervals were often not respected during the rainy season when cropping activities took most of their time. Therefore, technical improvements are needed to get cheaper, more efficient and time-saving control measures to improve the adoption of the live-bait technique by farmers.

We aimed to (i) confirm the tropism for the distal parts of cattle legs for *G. palpalis gambiensis* and *G. tachinoides*, (ii) measure the effect of a footbath pyrethroid treatment on these tsetse flies under experimental conditions and (iii) assess this effect under field conditions.

2. Material and methods

Unfed 2-day-old flies (i.e., teneral flies) were used for all the indoor experiments. These flies were reared at CIRDES which has been breeding different species of *Glossina* for 30 years (random mating, population size around 100,000 individuals for *G. p. gambiensis* and 25,000 for *G. tachinoides*).

2.1. Tropism of flies for the distal parts of cattle legs

The location (anatomical region) of blood meals was recorded for *G. p. gambiensis* and *G. tachinoides*: 150 male flies of each species, labeled with different colors (acrylic paint on the thorax), were released in October 2002 for 1 h in a fly-proof stable with a 3-year-old west-African shorthorn (WAS) cow. Two observers recorded the location of blood meals (it was not possible to distinguish between a fly feeding repeatedly and several flies feeding once).

2.2. Effect of a footbath pyrethroid treatment on flies under experimental conditions

We ran indoor experiments to compare the effect of insecticide administration with a footbath or with a manual sprayer, from April to June 2003. An aqueous formulation of alpha-cypermethrin (Dominex, FMC, Philadelphia, USA) was used at the recommended concentration (0.005%). We used four total cross-bred cows (zebu × WAS) of similar sizes. One cow was used as a negative control to assess the viability and physiological behavior of the laboratory-reared flies. Another cow (positive control) was sprayed with 2 L of the formulation applied with a manual sprayer (Osatu, Silvix CC, Wembley, RSA). Two cattle were treated three times (every second day) with a footbath, 3.3 m long, 0.5 m wide and 0.4 m deep (the water depth was maintained between 0.15 and 0.2 m). The positive control and one footbath-treated animal were exposed to the sun during 3 h and rinsed with 50 L of water every second day, to mimic natural weather conditions during the rainy season. The two other treated cows remained in the stable.

The insecticide residual effect was assessed according to the treatment and the anatomical region of the blood meal. Eight cages, each containing 25 males of *G. p. gambiensis*, were tied for 10 min to various body parts of the cows that had been exposed directly (feet, distal sections of the limbs) or indirectly (proximal sections of the limbs, abdomen, back) to the footbath. We call these regions, respectively, “lower regions” and “upper regions” in the rest of this paper. The flies were then transferred into new cages to avoid a residual insecticidal effect. The experiment was repeated on days 0, 10, 18 and 30 after the third footbath treatment. New batches of flies were used on each occasion. The response was the proportion of knocked-down (KD; i.e., paralyzed) flies in each cage 2 h after the end of fly exposure to the cattle, therefore the cage was the statistical unit. The explanatory variables were (reference categories were marked with a “*”):

- *treatment*: full spray with rinsing (*), footbath without rinsing, footbath with rinsing,
- *time* (in day), considered as having a linear effect,
- *anatomical region*: upper (*) or lower regions.

The effect of the treatment on fly survival was also assessed in fly-proof stables (2 m high, 10.4 m long and 4 m wide). Two hundred tsetse flies (100 males and 50 females of *G. p. gambiensis*, and 50 males of *G. tachinoides*) were released from 8:00 to 10:00 a.m. in the presence of one of the 4 cows. They were re-captured (over 98% of recapture rate, including mashed flies) and kept for 2 h in favorable temperature and moisture conditions. Finally, they were classified according to their status: KD or not, engorged or not (Bauer et al., 1989). A new batch of flies was released every second day from day 2 after the treatment. The experiment was stopped when five consecutive exposures yielded <50% KD flies.

The batch of released flies was the statistical unit in this experiment. The proportions of KD and unfed flies were analyzed separately. Because the proportion of engorged general flies always exceeded 93% when exposed to the negative control, the proportion of active and unfed flies at the end of cattle exposure was considered as an indicator of the repellent effect of pyrethroids. We did not analyze this effect alone, but rather cumulated the number of KD and active, unfed flies. The sum was a global indicator of the protective effect of pyrethroids against trypanosomosis transmission. The explanatory variables were:

- *treatment*: full spray with rinsing (*), footbath without rinsing, footbath with rinsing,
- *time* (in day), considered as having a linear effect,
- *sex* of the flies: female (*) or male,
- *species* of the flies: *G. p. gambiensis* (*) or *G. tachinoides*.

2.3. Effect of a footbath pyrethroid treatment on flies under field conditions

Footbath effect on the apparent tsetse density was studied near a water point in Dafinso, a peri-urban area located 15 km north of Bobo Dioulasso (367,591W; 1,246,967N UTM WGS84), from May to June 2005, i.e., at the beginning of the rainy season. The water point was a permanent spring allowing the persistence of a protected riparian forest (Bouyer et al., 2005). This forest was surrounded by >10 km of a dry river-bed harboring a deteriorated riparian forest. The natural tsetse-fly population present around this water point was thus considered as isolated from other tsetse-fly populations during the experiment.

Nine cohorts of 4-day-old reared male flies were used and were the statistical units for this assay. Before release, they were fed twice with bovine blood containing isomethamidium (Trypamidium, Merial SAS, Lyon, France) at the dose of 0.5 mg/L. They were irradiated (11 krad) and marked with acrylic paint on the thorax (one color by cohort). All the cohorts were released at trap #6 (see below) near the same water point—a spring, used by the local herds (Table 1). Fly apparent density (marked and wild tsetse flies) was recorded from 8:00 to 10:00 a.m. from 21st May to 4th June 2005 with 12 biconic traps (Challier and Laveissière, 1973) located around trap #6 at a distance of 100–150 m between traps.

Sixty-eight cattle, belonging to commercial farmers, were used as live baits. At 6:00 p.m. on 30th May, 2nd June and 4th June, they walked through the footbath containing an aqueous formulation of deltamethrin (Vectocid, CEVA SA, Libourne, France) at the recommended concentration (0.005%). They were watered at the spring from 31st May to

Table 1

Description of the cohorts of male tsetse flies released near a water point to assess the impact of exposition to footbath-treated cattle on their apparent densities in Dafinso (Burkina Faso)

Species	Number of released flies	Release date (year-month-day)
<i>G. p. gambiensis</i>	479	2005-05-20
<i>G. p. gambiensis</i>	454	2005-05-20
<i>G. p. gambiensis</i>	284	2005-05-23
<i>G. p. gambiensis</i>	502	2005-05-23
<i>G. tachinoides</i>	193	2005-05-23
<i>G. p. gambiensis</i>	506	2005-05-26
<i>G. tachinoides</i>	621	2005-05-26
<i>G. p. gambiensis</i>	506	2005-06-01
<i>G. tachinoides</i>	542	2005-06-01

the end of the survey. The water point was also used by 28 cattle, belonging to other farmers, which were not treated against ticks or tsetse flies.

For the irradiated-fly cohorts, the response was the apparent fly density computed as the sum of flies captured in the 12 traps. The explanatory variables were:

- *time* (in day), used to model the trend (fly emigration and natural mortality).
- *treatment*: all cohorts but one were released before the beginning of exposure to footbath-treated cattle. *Treatment* took the value 0 if flies from a given cohort were not exposed to treated cattle, and the time difference (in day) between capture and beginning of exposure otherwise. For example, if a cohort was released the day before the beginning of treatment, and monitored during 2 days after, the variable took the values 0, 0, 1, 2.

The apparent density of wild flies was modeled with a single explanatory variable called *treatment* which had the same definition as for the irradiated-fly cohorts.

2.4. Statistical analysis

Observed data were proportions (caged-flies and in-stable experiments) or counts (field experiments). They were analyzed using generalized linear models (McCullagh and Nelder, 1989). To account for possible overdispersion in the data, we used the beta-binomial distribution to model the proportions (Griffiths, 1973), and the negative-binomial distribution to model the counts (Lawless, 1987). In both cases, this resulted in the estimation of a within-group correlation coefficient, possibly modeled with an explanatory variable (Lesnoff and Lancelot, 2006). In this study, groups were either the cages, the batches of released flies, or fly cohorts.

For caged-flies and indoor experiments, the aim of analyses was to assess the effect of treatment on the proportion of knocked-down or engorged flies. A possible manifestation of this effect was a slope change for curves of proportions versus time: interactions between treatment and time. For each data set, we fitted the models corresponding to the

different combinations of main effects and their interactions. To discard insignificant terms and improve the precision of coefficients, a “best” model was selected using the corrected Akaike information criterion (Hurvich and Tsai, 1995):

$$\text{AICc} = \text{AIC} + \frac{2k(n+1)}{n-k+1},$$

where

- AIC was the Akaike information criterion: $\text{AIC} = -2\log(L) + 2k$,
- L was the maximized likelihood and $-2\log(L)$ was the deviance of the model,
- k was the number of parameters in the model,
- n was the sample size.

Model deviance was penalized by $2k(n+1)/(n-k+1)$. This more stringent penalty term (compared to AIC) should be used when $n/k < 40$. Under the assumption that the most complex model (among compared models) fitted the data well, the best model had the smallest AICc (Burnham and Anderson, 2002). The assumption was assessed using Pearson’s test, plots of observed versus fitted values, and plots of residuals.

The biological meaning of models coefficients was highlighted using plots of the fitted values and the time by which 50% of the flies were still knocked-down by the insecticide after the treatment, so-called $T_{50\%}$ in the rest of the paper. It was computed from model coefficients and can also be read across the median line on the plots of fitted proportions. Confidence intervals and tests involving $T_{50\%}$ were computed from the fitted coefficients and their variance–covariance matrix using a Monte Carlo procedure with 10,000 simulations. In field studies, $T_{50\%}$ corresponded to a 50% reduction of the fitted apparent fly density.

For the wild-flies field experiment, the fitted model of the apparent density \hat{d}_t was: $\log(\hat{d}_t) = \hat{b}_0 + \hat{b}_1 t$, with t = the time (in day) from the beginning of exposure to footbath-treated cattle. The intercept \hat{b}_0 was interpreted as the log of the population-mean density \hat{d}_0 before cattle exposure. Assuming the wild-flies population was closed and at the equilibrium at the beginning of the field experiment, the daily mortality rate of wild flies was derived from model coefficients using basic algebra: $\hat{\mu} = (\hat{d}_{t+1} - \hat{d}_t)/\hat{d}_{t+1} = 1 - \exp(\hat{b}_1)$. Its confidence interval was calculated using a normal approximation.

The building cost of a footbath was 300,000 FCFA (€1 = 656 FCFA) at the time of the study, with an estimated life time of 10 years, i.e., 2500 FCFA/month. The annual cost of a manual sprayer was 35,000 FCFA, i.e., 2916 FCFA/month. In Bobo-Dioulasso, the average costs of alpha-cypermethrin and deltamethrin were 40 and 55 FCFA/mL, respectively.

The average volume of the formulation used for the treatments was 0.146 L/animal/treatment for the footbath and 2 L/animal/treatment for the manual sprayer.

The R software (R Development Core Team, 2006) was used for statistical computing and graphs. The package “aod” for R (Lesnoff and Lancelot, 2006) was used to fit beta-binomial and negative-binomial models.

3. Results

We deferred the presentation of model coefficients to the appendix to preserve paper's legibility.

3.1. Tropism of flies for the distal parts of cattle legs

Feeding sites were similar for both species (Table 2). Lower regions were used for 82% (95% CI: 74, 90) and 95% (90, 100) of the blood meals for *G. tachinoides* and *G. p. gambiensis*, respectively. Sixty percent (55, 65) and 67% (62, 72) of the flies fed on the forelimbs. Fifty-one percent and 57% of the released flies were engorged at the end of the experiment for *G. tachinoides* and *G. p. gambiensis*, indicating that some flies fed repeatedly (mostly *G. p. gambiensis*, number of engorged flies < number of recorded blood meals) and that some blood meals were not recorded (mostly *G. tachinoides*, number of engorged flies > number of recorded blood meals).

3.2. Effect of a footbath pyrethroid treatment on flies under experimental conditions

Model coefficients are shown in Appendix A. The correlation coefficients (not shown) were large and significant in all the beta-binomial models.

In the caged-flies experiment (Fig. 1), $T_{50\%}$ (KD effect) was longer in lower- than in upper-anatomical regions, for each treatment category: full spray with rinsing ($P = 0.02$), footbath without rinsing ($P = 8 \times 10^{-4}$) and footbath with rinsing ($P = 8 \times 10^{-4}$). Given the anatomical region, there was no significant difference between the treatments ($P > 0.05$).

For the in-stable experiments and proportion of KD flies (Fig. 2), *G. tachinoides* were more sensitive to treatments than *G. p. gambiensis*, whatever the treatment category

Table 2

Anatomical regions selected for their blood meal by *G. tachinoides* and *G. p. gambiensis* during an experiment involving one cow in a fly-proof stable ($n = 89$ and 76 blood meals, respectively)

Anatomical regions	Percentage of blood meals	
	<i>G. tachinoides</i> ($n = 89$)	<i>G. p. gambiensis</i> ($n = 76$)
Lower regions		
Feet (fore limbs)	30	32
Distal section of the fore limbs	24	26
Feet (hind limbs)	11	9
Distal section of the hind limbs	8	5
Upper regions		
Proximal section of the fore limbs	7	9
Back	7	4
Thigh	2	7
Abdomen	2	4
Other locations	9	4

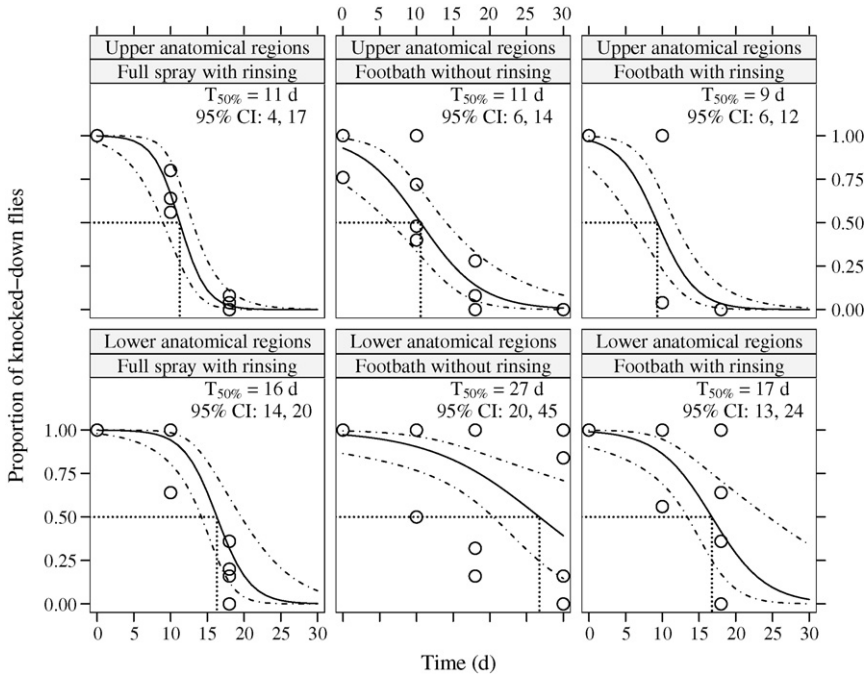


Fig. 1. Effect of the treatment type and anatomical region on the time corresponding to 50% of knocked-down tsetse flies (*G. p. gambiensis*) during a caged-flies experiment. Points: observed data. The solid lines were estimated from a beta-binomial logistic model fitted to the points. Dashed lines: 95% confidence limits.

($P < 10^{-4}$). There was no evidence that full spray with rinsing provided a longer $T_{50\%}$ than footbath without rinsing or footbath with rinsing ($P > 0.05$).

For the in-stable experiments and proportion of unfed flies (Fig. 3), *G. tachinoides* were more sensitive to treatments (longer $T_{50\%}$) than *G. p. gambiensis* whatever the treatment category ($P = 5 \times 10^{-4}$), but $T_{50\%}$ was shorter than for the KD proportion. For *G. p. gambiensis*, $T_{50\%}$ was observable only for full spray with rinsing: for this species, the protective effect of footbath seemed very limited against fly engorgement. The situation was better for *G. tachinoides*: full spray with rinsing provided a longer $T_{50\%}$ than footbath but the difference was significant only for footbath with rinsing ($P = 2 \times 10^{-4}$).

3.3. Effect of a footbath pyrethroid treatment on flies under field conditions

Model coefficients are shown in Appendix B. For the irradiated-fly cohorts, the additive model with time and treatment as the fixed effects was the best-AICc model. $T_{50\%}$ derived from this model (Fig. 4) was smaller for the flies exposed to the treatment than for the others ($P = 2 \times 10^{-4}$).

A large variability of the apparent wild-flies density was observed before the footbath treatment (Fig. 5). Moreover, the number of observations was limited. Therefore, the

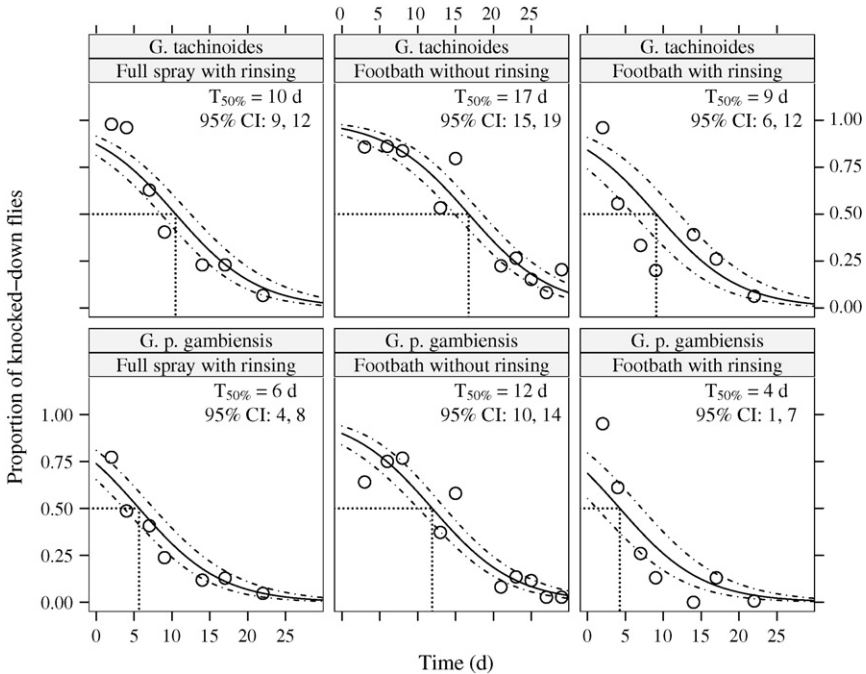


Fig. 2. Effect of the treatment type and tsetse species on the time corresponding to 50% of knocked-down flies ($T_{50\%}$) during an in-stable experiment. Points: observed data. The solid lines were estimated from a beta-binomial logistic model fitted to the points. Dashed lines: 95% confidence limits.

results should be considered with caution. The exposure to footbath-treated cattle seemed to reduce the apparent wild-flies density in Dafinso. The estimated daily mortality rate related to this exposure was: $\hat{\mu} = 0.39 \text{ day}^{-1}$ (0.19, 0.54).

3.4. Recommended fly-control program

According to these results, cattle should be walked 10 times/month through a footbath or treated four times/month with a full spray (for the latter, this was the maximal frequency observed in field conditions) to ensure high KD rates in both fly species encountered in Burkina Faso. With such frequencies, the monthly amounts of alpha-cypermethrin (100 mg L^{-1}) to be used in a footbath would be 43.8 mL versus 240 mL with the full-spray method, for a 60-cattle herd. The volume of deltamethrin (50 mg L^{-1}) would be twice as much.

Compared with the full spray, the use of a footbath would result in monthly savings of 8264 FCFA with alpha-cypermethrin, and 21,998 FCFA with deltamethrin, for a 60-cattle herd.

With a footbath, 60 cattle were treated in 8 min versus 120 min for a full spray applied with a manual sprayer. Given this treatment schedule explained above, the use of a footbath

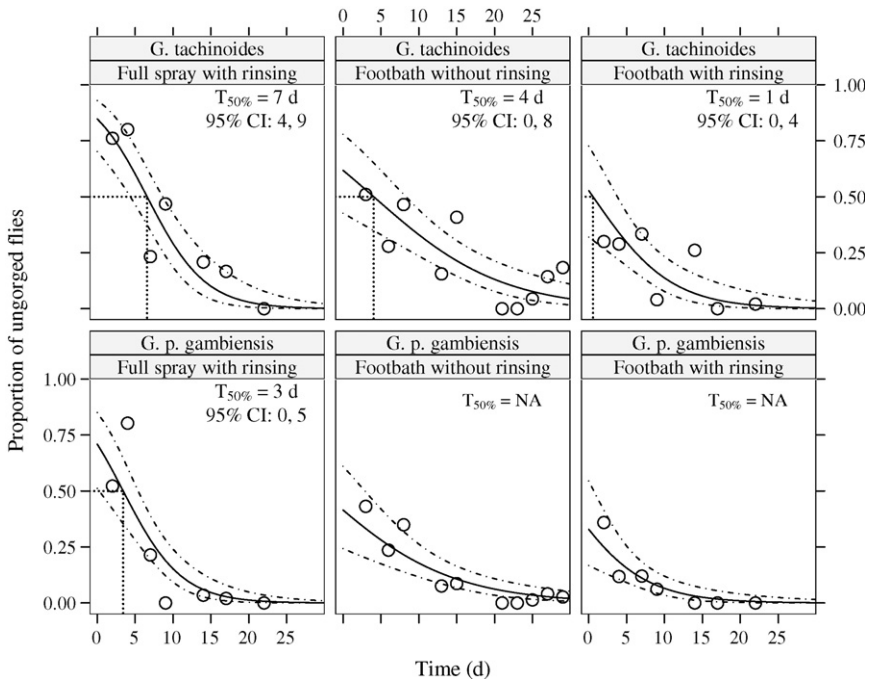


Fig. 3. Effect of the treatment type and tsetse species on the time corresponding to 50% of unged flies ($T_{50\%}$) during an in-stable experiment. Points: observed data. The solid lines were estimated from a beta-binomial logistic model fitted to the points. Dashed lines: 95% confidence limits.

would save 6 h and 40 min/month (i.e., 83% reduction of the treatment time) compared to a manual sprayer.

4. Discussion

Repeated landings of the flies on cattle were observed before feeding success. The two fly species, *G. tachinoides* and *G. p. palpilis*, had similar feeding sites on a cow whereas Nash (1948) observed different feeding sites on a man. This study confirmed that tsetse select feeding sites where they can gorge quietly (Schofield and Torr, 2002), these sites being different for a man or a cow.

The design of the caged-flies experiment eliminated a possible host effect in relation to defensive behaviors. Upper regions of the cows were contaminated by the spread of insecticide from treated regions, tail movements or contacts with other footbath-treated animals. The exposure time (10 min) was longer than the natural feeding time (2 min) (Schofield and Torr, 2002). This is consistent with the higher $T_{50\%}$ found with this method, than with indoor experiments.

The fly-stable experiment was closer to field conditions. With respect to KD rates, the footbath treatment gave similar $T_{50\%}$ to those observed with the full spray. The indoor and

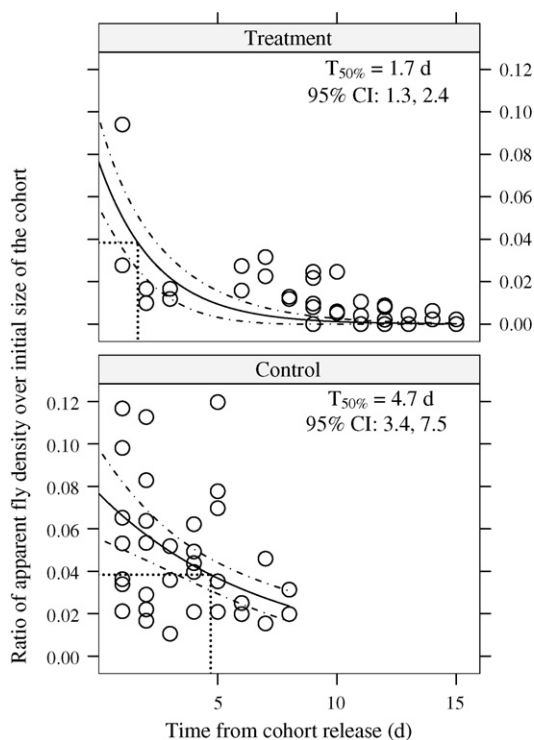


Fig. 4. Effect of the exposition to footbath-treated cattle on the time corresponding to a 50% reduction ($T_{50\%}$) of the initial apparent density of released, irradiated tsetse flies in Dafinso (Burkina Faso) during the early rainy season 2005. Points: observed data. The solid line was estimated from a negative-binomial model fitted to the points. Dashed lines: 95% confidence limits.

cohort experiments only involved teneral flies. Other variables such as age or pregnancy might change the preferred feeding sites or insecticide sensitivity.

In the wild-flies study, 68 cattle were treated with the footbath among a total of 96 cattle frequenting the water point. This partial treatment (with respect to the cattle population exposed to the trypanosomosis-transmission risk) was in accordance with the fact that live-bait techniques are private goods: some farmers did not have access to the footbath and the treatment, which is a common field situation. The interest of this experiment was to assess the impact of a partial cattle treatment on wild tsetse-flies populations, rather than looking at the protective effect of the footbath treatment on the treated cattle. This trial seemed to confirm the ability of footbath-treated cattle to increase daily mortality rates of both released and wild flies, resulting in a sharp decrease of their apparent density. Given the low reproductive rate of tsetse flies, fly mortality rate should be lower than 0.03 day^{-1} to allow the persistence of closed populations (Hargrove, 1988; Schofield and Torr, 2002). The estimated wild-fly mortality related to the exposure to footbath-treated cattle (0.39 day^{-1}) was far above this limit. This finding was in line with field observations made in Zimbabwe on

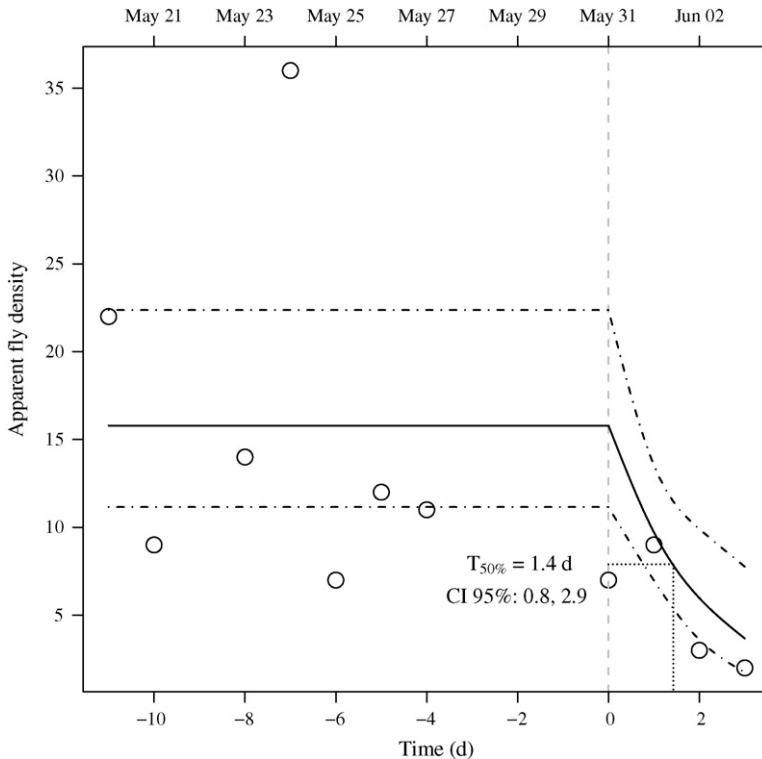


Fig. 5. Effect of the exposition to footbath-treated cattle on the time corresponding to a 50% reduction ($T_{50\%}$) of the apparent density of wild tsetse flies in Dafinso (Burkina Faso) during the early rainy season 2005. Points: observed data. The solid line was estimated from a negative-binomial model fitted to the points. Dashed lines: 95% confidence limits. Vertical, dashed-grey line: beginning of exposition.

G. pallidipes, where limited insecticide application using manual spraying was effective to protect cattle against this species (Vale, 2003; Vale and Torr, 2003). To confirm these results, a follow-up survey is currently implemented in Dafinso, involving the monitoring of apparent tsetse-flies density and the incidence of trypanosomes in treated and control herds.

The protection against fly bites offered by the footbath treatment was lower than with a full-spray treatment, and decreased faster than with pyrethroid pour-on (Bauer et al., 1992b). However, a treatment frequency similar to the one recommended for ticks (2–3 day intervals during the rainy season) would probably result in a good efficacy against tsetse flies, as suggested by the fast decrease observed in the apparent density of marked cohorts and wild flies at the water point. Because old flies are killed during such campaigns, the risk of infection is also reduced: at least 10 days are needed before neonate flies can transmit *Trypanosoma vivax*. Therefore, disease-transmission risk should be quickly reduced after the beginning of the control program (Bauer et al., 1992a).

A good efficacy against tsetse flies is only possible if a large proportion of the cattle (or more generally the host population exposed to the flies) is treated with an appropriate protocol, corresponding to areas where the wild fauna is scarce (Cuisance and Boutrais, 1995; Hargrove et al., 2000; Okiria et al., 2002; Hargrove et al., 2003). This situation might be met in peri-urban areas, where fly populations are small and fragmented. Furthermore, a global strategy would be to associate footbath treatments during the wet season with fly traps or insecticide screens laid along the rivers in the dry season (when riparian flies are concentrated along the water course). These dry-season control measures would also touch flies feeding on reptiles (Bauer et al., 1995).

Previous studies showed that footbath treatment allowed to control the parasitic pressure of *Amblyomma variegatum*, the most harmful tick species in the area, and thus to limit direct losses caused by tick bites (Stachurski and Lancelot, 2006). Because this measure does not eliminate all the attached ticks, there is no risk to break the enzootic stability of cowdriosis (heartwater), a major disease of ruminants caused by *Ehrlichia ruminantium*, which is only transmitted by *A. variegatum* in West Africa.

The use of pyrethroids applied with a footbath would be beneficial for the farmers in terms of financial cost and time spent to treat the animals. However, footbath is still an important investment compared with their technical and financial capacities. Investments might be easier to achieve with farmers co-operatives or village associations, on the model of the crush-pen committees which were promoted in many African countries to facilitate vaccination campaigns and tsetse control: fixed charges drop down to <75 FCFA animal⁻¹ year⁻¹ when the footbath is used by ≥ 400 cattle. Moreover, we observed that footbaths reduced the density of mosquitoes near the night pens, usually located close to farmers' houses. This was in agreement with findings of Habtewold et al. (2004) who reported that several vectors of malaria (*Anopheles arabiensis*, *An. pharoensis* and *An. tenebrosus*) mostly fed on the legs of cattle.

In the peri-urban area of Bobo-Dioulasso, the improvement of milk production is a high priority. Many farmers already settled and organized themselves in cooperatives. These features are favorable to promote a community-based approach for the delivery of animal-health services, such as the creation of footbath committees, the installation of drug and animal-food retailers, milk collection, etc. Ten footbaths were already built by pilot cooperatives supported by a development project (ARIOPE, French Embassy in Ouagadougou).

Acknowledgements

This work was supported by SAPHYTO and CEVA-SA. We thank the director general of CIRDES, Pr. A. Gouro for the excellent working conditions available at CIRDES. On-station and field work were done with the collaboration of S.P. Kaboré, S. Zoungrana, F. Sanou, F.Y. Daffinnou, X. Lebas, S. Koné and S. Boli. Dr. D. Cuisance advised us on the first draft of our manuscript. We thank the anonymous referee whose comments allowed us to improve a first version of this paper.

Appendix A

Coefficients of the best-AICc beta-binomial logistic models for the caged-flies and in-stable experiments of pyrethroid footbaths efficacy for tsetse control (only variables with a significant effect are shown)

	Intercept	Time (days)	Treatment (ref.: full spray with rinsing)		Interaction between time and treatment		Species (ref.: <i>G. p. gambiensis</i> ; <i>G. tachinoides</i>)	Within-group correlation
			Footbath without rinsing	Footbath with rinsing	Time × footbath without rinsing	Time × footbath with rinsing		
Caged-flies experiment, proportion of knocked-down flies ($n = 80$)								
<i>b</i>	7.24	-0.44	-3.66	-2.65	0.31	0.17	-	0.49
S.E.	1.72	0.11	1.61	1.79	0.11	0.13	-	0.06
<i>P</i>	$<10^{-3}$	$<10^{-3}$	0.02	0.14	0.01	0.19	-	$<10^{-3}$
In-stable experiment, proportion of knocked-down flies ($n = 48$)								
<i>b</i>	1.04	-0.18	1.15	-0.25	-	-	0.88	0.09
S.E.	0.21	0.02	0.24	0.30	-	-	0.19	0.02
<i>P</i>	$<10^{-3}$	$<10^{-3}$	$<10^{-3}$	0.40	-	-	$<10^{-3}$	$<10^{-3}$
In-stable experiment, proportion of unfed flies ($n = 48$)								
<i>b</i>	0.89	-0.26	-1.23	-1.60	0.14	0.07	0.82	0.09
S.E.	0.43	0.05	0.56	0.60	0.06	0.07	0.26	0.02
<i>P</i>	0.04	$<10^{-3}$	0.03	0.01	0.01	0.35	10^{-3}	$<10^{-3}$

Appendix B

Coefficients of the negative-binomial models for the field experiments of pyrethroid footbaths efficacy for tsetse control in Dafinso (Burkina Faso) during early rainy season 2005

	Coefficients		
	<i>b</i>	S.E.	<i>P</i>
Apparent fly density, released cohorts ($n = 67$)			
Intercept	-2.57	0.14	$<10^{-3}$
Time (day)	-0.15	0.03	$<10^{-3}$
Treatment (day)	-0.27	0.08	10^{-3}
Within-group correlation	0.28	0.07	$<10^{-3}$
Apparent fly density, wild flies ($n = 11$)			
Intercept	2.76	0.18	$<10^{-3}$
Treatment (day)	-0.49	0.14	$<10^{-3}$
Within-group correlation	0.17	0.10	0.05

References

- Bauer, B., Meyer, F., Kabore, I., 1989. Effects of flumethrin pour-on against *Glossina palpalis gambiensis* (Diptera Glossinidae) during releases in a fly proof stable. *Trop. Med. Parasitol.* 40, 478–479.
- Bauer, B., Kabore, I., Liebisch, A., Meyer, F., Petrich-Bauer, J., 1992a. Simultaneous control of ticks and tsetse flies in Satiri, Burkina Faso, by the use of flumethrin pour on for cattle. *Trop. Med. Parasitol.* 43, 41–46.
- Bauer, B., Kabore, I., Petrich-Bauer, J., 1992b. The residual effect of deltamethrin spot on when tested against *Glossina palpalis gambiensis* under fly chamber conditions. *Trop. Med. Parasitol.* 43, 38–40.
- Bauer, B., Amsler-Delafosse, S., Clausen, P., Kabore, I., Petrich-Bauer, J., 1995. Successful application of deltamethrin pour on to cattle in a campaign against tsetse flies (*Glossina* spp.) in the pastoral zone of Samorogouan, Burkina Faso. *Trop. Med. Parasitol.* 46, 183–189.
- Bauer, B., Amsler-Delafosse, S., Kaboré, I., Kamuanga, M., 1999. Improvement of cattle productivity through rapid alleviation of African trypanosomiasis by integrated disease management practices in the agropastoral zone of Yalé, Burkina Faso. *Trop. Anim. Health Prod.* 31, 89–102.
- Baylis, M., Stevenson, O., 1998. Trypanosomiasis and tsetse control with insecticidal pour-ons: fact and fiction? *Parasitol. Today* 14 (2), 77–82.
- Bouyer, J., Guerrini, L., César, J., de la Rocque, S., Cuisance, D., 2005. A phyto-sociological analysis of the distribution of riverine tsetse flies in Burkina Faso. *Med. Vet. Entomol.* 19, 372–378.
- Bouyer, J., Guerrini, L., Desquesnes, M., de la Rocque, S., Cuisance, D., 2006. Mapping African animal trypanosomiasis risk from the sky. *Vet. Res.* 37 (5), 633–645.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach*, second ed. Springer-Verlag, New York.
- Challier, A., 1973. *Ecologie de Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949 (Diptera, New York) en savane d'Afrique Occidentale. ORSTOM, Paris, France.
- Challier, A., 1984. Perspectives d'utilisation des systèmes attractifs toxiques dans la lutte contre les glossines (Diptera, Glossinidae). *Revue Elev. Méd. Vét. Pays Trop.* 37, 31–59.
- Challier, A., Laveissière, C., 1973. Un nouveau piège pour la capture des glossines (*Glossina*: Diptera, New York): description et essais sur le terrain. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd. et Parasitol* 10 (4), 251–262.
- Cuisance, D., 1991. Trypanosomose : justifications pour le contrôle ou l'éradication. *FAO Animal Production and Health Paper* 100, 177–198.
- Cuisance, D., Boutrais, J., 1995. Evaluation de la Situation et de la Stratégie de lutte Contre les Glossines et les Trypanosomoses dans l'Adamaoua (Cameroun). CIRAD-EMVT, Montpellier, France.
- Cuisance, D., Politzar, H., 1983. Etude de l'efficacité contre *Glossina palpalis gambiensis* et *Glossina tachinoides* de barrières constituées d'écrans ou de pièges biconiques imprégnés de DDT, de Deltaméthrine ou de Dieldrine. *Revue Elev. Méd. Vét. Pays Trop.* 36, 159–168.
- Davies, H., 1967. *Les Glossines dans le Nord Nigeria*. Ibadan University Press, Maisons-Alfort.
- de La Rocque, S., Michel, J.F., Bouyer, J., De Wispelaere, G., Cuisance, D., 2005. Geographical information systems in parasitology: a review of potential applications using the example of animal trypanosomiasis in West Africa. *Parassitologia* 47, 97–104.
- Griffiths, D.A., 1973. Maximum likelihood estimation for the beta-binomial distribution and an application to the household distribution of the total number of cases of disease. *Biometrics* 29, 637–648.
- Habtewold, T., Prior, A., Torr, S.J., Gibson, G., 2004. Could insecticide-treated cattle reduce Afrotropical malaria transmission? Effects of deltamethrin-treated Zebu on *Anopheles arabiensis* behaviour and survival in Ethiopia. *Med. Vet. Entomol.* 18 (4), 408–417.
- Hargrove, J.W., 1988. Tsetse: the limits to population growth. *Med. Vet. Entomol.* 2, 203–217.
- Hargrove, J.W., Omolo, S., Msalilwa, J.S.I., Fox, B., 2000. Insecticide-treated cattle for tsetse control: the power and the problems. *Med. Vet. Entomol.* 14, 123–130.
- Hargrove, J.W., Torr, S.J., Kindness, H.M., 2003. Insecticide-treated cattle against tsetse (Diptera: Glossinidae): what governs success? *Bull. Entomol. Res.* 93 (3), 203–217.
- Hurvich, C.M., Tsai, C.-L., 1995. Model selection for extended quasi-likelihood models in small samples. *Biometrics* 51, 1077–1084.

- Itard, J., Cuisance, D., Tacher, G., 2003. Trypanosomoses: Historique-Répartition géographique. In: Lefèvre, P.C., Blancou, J., Chermette, R. (Eds.), Principales Maladies Infectieuses et Parasitaires du Bétail. Europe et Régions Chaudes, Lavoisier, Paris, pp. 1607–1615.
- Kabore, I., Delafosse-Amsler, S., Bauer, B., 1995. Lutte contre les mouches tsé-tsé (*Glossina* spp.) et les tiques par application épicutanée de pyrethrinoides sur le bétail dans différentes zones du Burkina Faso. Importance de la participation communautaire. Livest. Prod. Trop.: Livest. Prod. Hum. Welf. 2, 521–526.
- Kamuanga, M., Sigué, H., Swallow, B., Bauer, B., d'Ieteren, G., 2001a. Farmers' perceptions of the impact of tsetse and trypanosomosis control on livestock production: evidence from southern Burkina Faso. Trop. Anim. Health Prod. 33, 141–153.
- Kamuanga, M., Swallow, B.M., Sigué, H., Bauer, B., 2001b. Evaluating contingent and actual contributions to a local public good: tsetse control in the Yale agro-pastoral zone, Burkina Faso. Ecol. Eco. 39, 115–130.
- Lawless, J.F., 1987. Negative binomial and mixed Poisson regression. Can. J. Stat. 15 (3), 209–225.
- Lesnoff, M., Lancelot, R., 2006. Analysis of overdispersed data. R package Version 1.1-10. <http://cran.r-project.org/>.
- Makumi, J.N., Green, C.H., Baylis, M., 1996. The role of cattle as hosts of *Glossina longipennis* at Galana Ranch, south-eastern Kenya. Med. Vet. Entomol. 10 (4), 331–336.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. Generalized Linear Models, second ed. Chapman & Hall, London.
- Nash, T.A.M., 1948. Tsetse Flies in British West Africa. His Majesty's Stationery Office, London.
- Okiria, R., Okuna, N.M., Magona, J.W., Mayende, J.S.P., 2002. Sustainability of tsetse control by subsequent treatment of 10% of a previously treated Ugandan cattle population with 1% w/v deltamethrin. Trop. Anim. Health Prod. 34, 105–114.
- Pollock, J.N., 1993a. Manuel de lutte contre la mouche tsé-tsé. Volume 2: Ecologie et Comportement des Tsé-Tsé. FAO, Rome.
- Pollock, J.N., 1993b. Manuel de lutte contre la mouche tsé-tsé. Volume 3: Les méthodes de lutte et leurs Effets Secondaires. FAO, Rome.
- Pollock, J.N., 1993c. Manuel de lutte contre la mouche tsé-tsé. Volume 3: Insecticides for Tsetse and Trypanosomiasis Control using Attractive Bait Techniques. FAO, Rome.
- R Development Core Team, 2006. R: A language and environment for statistical computing. <http://www.R-project.org>, R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Schofield, S., Torr, S.J., 2002. A comparison of the feeding behaviour of tsetse and stable flies. Med. Vet. Entomol. 16, 177–185.
- Stachurski, F., 2000. Invasion of West African cattle by the tick *Amblyomma variegatum*. Med. Vet. Entomol. 14, 391–399.
- Stachurski, F., Lancelot, R., 2006. Foot-bath acaricide treatment to control cattle infestation by the tick *Amblyomma variegatum*. Med. Vet. Entomol., doi:10.1111/j.1365-2915.2006.00648.
- Statistics division, 2005. *FAO statistical yearbook*; 2, 2 (country profiles), available from http://www.fao.org/es/ESS/yearbook/vol_1_2/.
- Vale, G., 2003. Pyrethroid-treated cattle for tsetse control: effect of restricted application. Newsl. Int. Cont. Path. Tryp. Vect. 7, 15–16.
- Vale, G., Torr, S.J., 2003. Recent Advances in Livestock Keeper-based Tsetse Control: The Way Forward. DFID Animal Health Program, Nairobi.

Lutte contre les ectoparasites des bovins par pédiluve : méthode innovante utilisée en zone périurbaine subhumide du Burkina Faso

F. Stachurski¹* J. Bouyer² F. Bouyer³

Mots-clés

Bovin – Metastigmata – Glossinidae – Méthode de lutte – Lutte intégrée – Approche communautaire – Innovation – Burkina Faso.

Résumé

L'accroissement de la demande urbaine en protéines animales se traduit, entre autres, par le développement de filières bovines de production laitière dans les zones périurbaines d'Afrique de l'Ouest. Mais la maîtrise imparfaite des maladies et des parasites compromet la croissance de la production. Une technique de lutte innovante, basée sur le passage régulier dans un pédiluve contenant une formulation aqueuse d'un pyréthrinolide, pourrait pourtant limiter l'impact des tiques et des glossines, principales contraintes pathologiques en zone subhumide. Cette méthode entraîne l'élimination de la plupart des adultes d'*Amblyomma variegatum*, la tique la plus nocive dans ces régions, avant leur fixation définitive. D'autre part, un tel traitement permet de diminuer fortement la population des glossines riveraines les plus représentées en Afrique occidentale (*Glossina tachinoides* et *G. palpalis gambiensis*) et donc de limiter l'incidence des trypanosomoses. Cette méthode assure ainsi une lutte rapide et efficace à coût réduit car la quantité de produit utilisé à chaque passage est faible. Mais la construction de l'installation, qui peut être utilisée par 400 à 600 animaux, représente un investissement non négligeable que des groupements d'éleveurs ou des investisseurs privés peuvent plus facilement prendre en charge que des éleveurs traditionnels isolés. La mise en place de cette méthode peut ainsi être envisagée dans le cadre d'une politique de développement et d'aménagement. L'intérêt et les modalités de l'appui technique nécessaire sont présentés. Au Burkina Faso, un projet d'appui au renforcement des organisations professionnelles d'éleveurs modernes (Ariope) a de la sorte financé quinze installations dans les zones périurbaines de Bobo-Dioulasso et Ouagadougou.

■ INTRODUCTION

L'accroissement de la demande urbaine en protéines animales se traduit entre autres par le développement de filières de production laitière dans les zones périurbaines d'Afrique de l'Ouest et centrale (12, 18). Dans ces périmètres, la majorité des élevages ayant

une vocation laitière sont de type sédentaire ou semi-sédentaire, et la charge animale des pâturages est fréquemment élevée (11). Ces caractéristiques, ainsi que la réduction de la densité de la faune sauvage dans ces zones fortement anthropisées (la lutte contre les glossines par traitement épicutané suppose que plus de 80 p. 100 des hôtes soient traités dans une zone donnée, ce qui n'est possible qu'en l'absence de faune sauvage), sont favorables à la mise en œuvre d'une nouvelle technique de lutte contre les tiques et les trypanosomoses qui constituent les principales contraintes pathologiques et limitent la production bovine, notamment laitière. Le regroupement des éleveurs en organisations professionnelles ainsi qu'un meilleur accès au crédit permettent en effet de prendre en considération des techniques nécessitant un investissement initial assez important mais assurant une diminution ultérieure des coûts de l'effort de lutte. Ces investissements peuvent également faire l'objet d'appuis de la part des gouvernements ou de projets de développement dans le cadre de l'aménagement périurbain et des politiques de développement.

1. Cirad, UPR Contrôle des maladies, Montpellier, F-34000 France ; Cirdes, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso.

2. Cirad, UPR Epidémiologie, Montpellier, F-34000 France ; Cirdes, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso.

3. Projet Appui au renforcement institutionnel des organisations professionnelles d'éleveurs modernes, ambassade de France, Ouagadougou, Burkina Faso.

* Auteur pour la correspondance

Cirad, département Emtv, TA30/D, Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France.

Tél. : +33 (0)4 67 61 58 00, poste 4235 ; fax : +33 (0)4 67 59 37 98

E-mail : frederic.stachurski@cirad.fr

La maîtrise imparfaite de la pathologie bovine compromet la croissance de la production nécessaire pour accompagner l'augmentation de la population urbaine. En zone subhumide d'Afrique de l'Ouest, les contraintes pathologiques sont principalement représentées par les parasites et singulièrement par les glossines et les tiques, notamment l'espèce *Amblyomma variegatum*. Les mouches tsé-tsé transmettent les trypanosomes qui touchent 47 millions de bovins dans 37 pays et entraînent des pertes économiques inestimables (16). Les trypanosomoses restent des menaces présentes aux portes de nombreuses agglomérations urbaines et provoquent une diminution des performances zootechniques (production laitière et croissance altérées, mortalité et avortements accrus) et motrices (surface cultivée par un bœuf) pouvant entraîner indirectement une réduction de 2 à 10 p. 100 de la production agricole intérieure brute dans les pays concernés (16). Les tiques quant à elles provoquent des pertes directes (diminution de la croissance et de la production laitière, blessures pouvant se traduire par la destruction des trayons et ayant des conséquences importantes sur la vitalité des veaux avant sevrage) dues à leur action vulnérante et prédatrice (26). *A. variegatum*, l'espèce qui cause le plus de dégâts en Afrique de l'Ouest, est d'autre part liée à deux maladies qui affectent essentiellement les animaux exotiques introduits en zone d'enzootie, comme les bovins laitiers de races européennes. Il s'agit de la cowdriose (affection mortelle due à *Ehrlichia ruminantium* et dont la tique est le vecteur naturel) et de la dermatophilose, dont les lésions cutanées, souvent chroniques, sont aggravées par la présence des tiques adultes.

La connaissance du comportement des vecteurs, de leur biologie et de leur physiologie, permet le développement de méthodes de lutte spécifiques et adaptées. C'est ainsi que le fait que les glossines femelles ne s'accouplent qu'une fois puis stockent les spermatozoïdes qui les féconderont durant toute leur vie a permis la mise en place de la lutte par lâchers de mâles stériles (8, 9). Par ailleurs, la lutte stratégique contre la tique *A. variegatum* est possible en zone tropicale à saison des pluies unique, parce que les animaux ne sont fortement parasités par les tiques adultes que pendant les deux ou trois premiers mois de la saison pluvieuse (17, 22). D'autres observations, concernant les modalités d'attaque et d'envahissement des hôtes par les parasites, ont conduit à la mise au point par le Centre international de recherche-développement sur l'élevage en zone subhumide (Cirdec) d'une méthode de traitement peu onéreuse et rapide qui permet de lutter simultanément contre ces divers ectoparasites.

■ ETUDE DU COMPORTEMENT DES ECTOPARASITES

Amblyomma variegatum

En zone tropicale, le cycle d'*A. variegatum* est totalement inféodé aux variations climatiques. Les adultes restent inactifs et cachés dans les microhabitats favorisant leur survie (anfractuosités du sol, lacs racinaire des arbustes et des touffes de graminées pérennes) tant que le taux d'humidité reste faible. Cette diapause comportementale est levée par les premières pluies. Les tiques sortent alors de terre et se mettent à l'affût dans les débris végétaux. Lorsque des bovins passent à proximité, les parasites sont activés et se dirigent vers les vertébrés sur lesquels ils cherchent à se fixer (20). Les zones de prédilection des adultes d'*A. variegatum* sont peu nombreuses : la plupart des tiques infestent le poitrail et la région inguinale. Le processus d'invasion de ces zones a été identifié grâce au marquage des tiques et au suivi pluriquotidien de l'infestation (24). Lorsqu'elles parviennent à rejoindre un bovin, les tiques se fixent immédiatement sur la peau des espaces interdigués,

à proximité des onglons : environ 90 p. 100 des *A. variegatum* capturés chaque jour au pâturage par les animaux s'attachent ainsi sur ces sites de fixation provisoire. Les tiques restent fixées sur les pieds tant que les animaux restent debout. Comme, suivant les pratiques traditionnelles, les bovins, pâturant sept à neuf heures par jour en saison des pluies, ne peuvent que rarement se coucher au pâturage (quelques *A. variegatum* se fixent d'ailleurs sur les sites de prédilection sans passer par les pieds à la faveur de ces rares moments), la très grande majorité des tiques capturées dans la journée (87 à 93 p. 100 lors des divers essais réalisés) sont encore fixées sur les pieds des animaux le soir, lorsque ces derniers regagnent leur campement. C'est la nuit, quand les hôtes se reposent dans leur parc, que les tiques se détachent des sites de fixation provisoire pour rejoindre leurs sites de prédilection. Le traitement avec un acaricide de l'extrémité des membres élimine ainsi la plupart des tiques avant qu'elles ne se fixent sur ces sites, les dégâts causés étant alors encore très limités.

Les glossines

L'observation du comportement trophique de *Glossina tachinoides* et *G. palpalis gambiensis* (examen en étable sous moustiquaire des sites d'attaque et de repas de mouches marquées mises en présence d'un bovin entravé, les observateurs étant protégés par des moustiquaires) révèle que, chez les bovins, plus de 80 p. 100 des glossines s'alimentent au niveau des pattes, dont 40 p. 100 à leur extrémité (Bouyer et coll., résultats non publiés). Le tropisme d'attaque semble toutefois lié à l'espèce hôte et *G. palpalis gambiensis* piquerait en majorité les parties hautes du corps lorsqu'elle s'attaque à l'homme (19). Le tropisme pourrait également varier en fonction de la saison, la végétation masquant en partie l'extrémité des pattes pendant la saison des pluies (19). Cependant, l'impact du traitement pédiluve sur les glossines a été validé en saison humide sur le terrain (voir ci-dessous), confirmant le tropisme d'attaque observé en saison sèche sur les bovins.

En saison pluvieuse, les glossines se dispersent dans les savanes. C'est alors qu'il est intéressant d'utiliser le traitement épicutané du bétail qui constitue en l'occurrence un piège vivant pour ces insectes. Compte tenu du comportement trophique des tsé-tsé, la présence d'insecticide sur l'extrémité des pattes permet d'atteindre une grande partie de la population. De plus, les glossines ont un cycle de reproduction long et l'augmentation du taux de mortalité quotidien des femelles adultes au-dessus d'un seuil de 3,5 p. 100 suffit à assurer le déclin d'une population, jusqu'à son élimination si la pression de lutte est maintenue (13). En zone périurbaine, le biotope est fragmenté et les populations présentes dans ces mosaïques sont de petite taille, regroupant moins de 1 000 individus : une lutte correctement conduite peut les affecter de façon très importante.

En saison sèche, en revanche, les glossines ripicoles se concentrent dans les zones au microclimat favorable, principalement les galeries forestières, et attaquent leurs hôtes, domestiques et sauvages, lorsqu'ils s'y aventurent, notamment pour boire. Il est donc possible de lutter à cette période de façon ciblée au niveau des points d'abreuvement par l'utilisation de pièges ou d'écrans imprégnés.

Conséquences pour la lutte

Le passage des bovins, au retour du pâturage, dans un pédiluve contenant une formulation acaricide/insecticide permet d'éliminer les *Amblyomma variegatum* adultes qui se sont fixés dans les espaces interdigués au cours de la journée. Du fait de la rémanence des produits utilisés, les tiques qui s'y attachent au cours de la ou des deux journées suivantes sont également tuées. D'autre part, le produit se propageant en partie sur les parties déclives du corps

(région inguinale, poitrail, ventre...), à cause des éclaboussures inévitables lors du passage dans le pédiluve, des mouvements de la queue, et de la diffusion par contact lorsque les animaux sont couchés (les antérieurs touchent alors le poitrail), élimine également certaines des tiques déjà fixées sur les zones de prédilection.

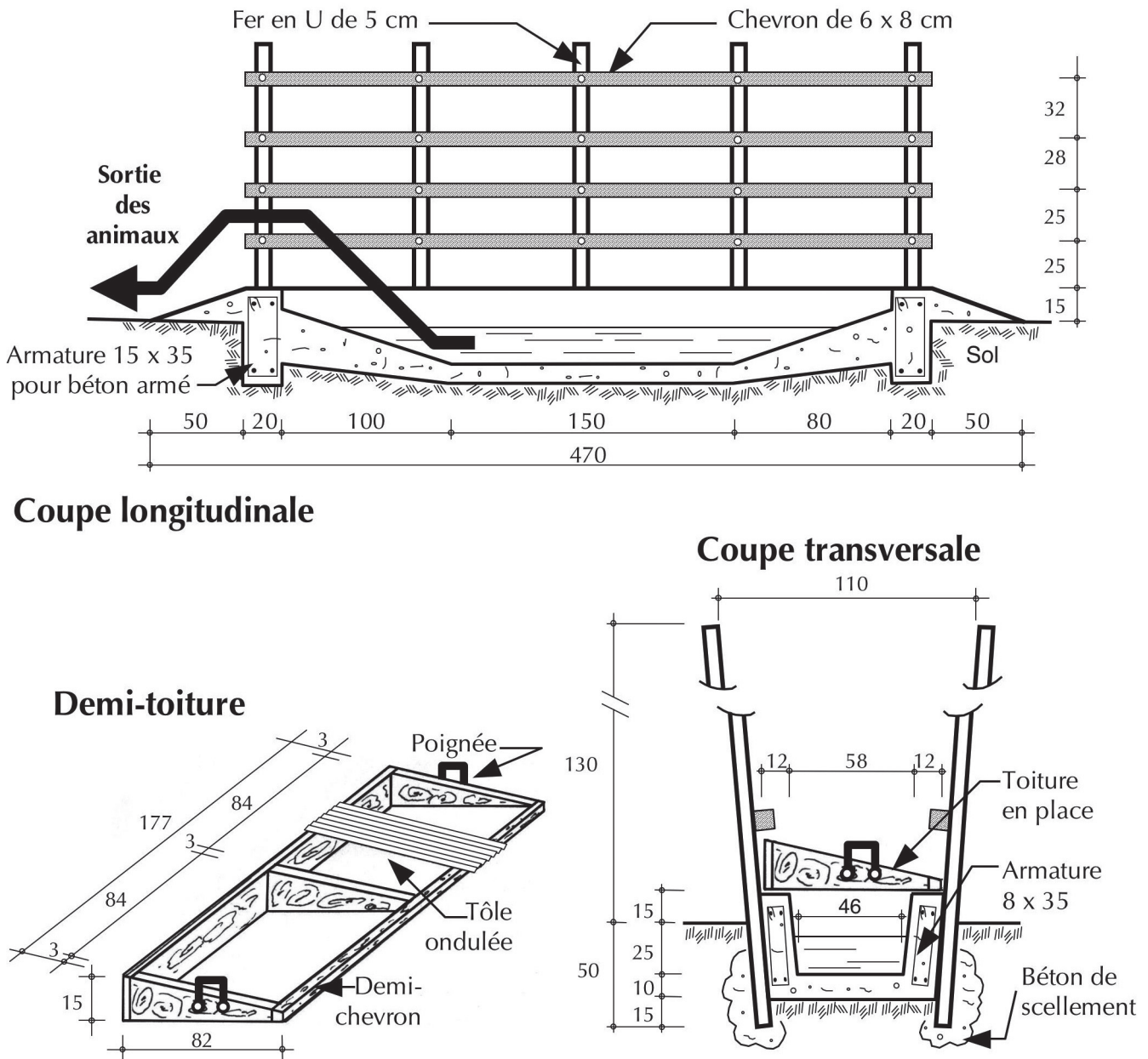
Les glossines se posant sur les extrémités des membres, mais également une partie de celles qui piquent sur d'autres parties du corps (du fait de la diffusion du produit), sont paralysées et tombent au sol. Si la paralysie dure plus de six heures, les mouches sont détruites par les prédateurs. Or, les glossines sont en général beaucoup plus sensibles que les tiques aux produits acaricides/insecticides (rémanence de 30 jours contre 5 à 7 jours lors d'un traitement par une formulation de deltaméthrine à 0,005 p. 100 par exemple). Les traitements destinés à éliminer les tiques, effectués tous les deux ou trois jours, entraînent donc une mortalité élevée des glossines et par conséquent une prévention efficace des trypanosomoses animales.

■ MISE EN ŒUVRE DU TRAITEMENT PAR PEDILUVE

Description du pédiluve

Les pédiluves construits au Burkina Faso ont été décrits dans une fiche technique éditée par le CirDES et disponible sur le site Internet du Centre (www.cirdes.org). Ils sont constitués d'un bac en béton armé mesurant 330 cm de long et 50 cm de large. La profondeur en est de 40 cm. Les extrémités intérieures et extérieures du bac sont formées de plans inclinés, de façon à éviter que les bovins ne sautent et n'éclaboussent trop en y entrant ou en sortant, ce qui entraînerait des pertes importantes de produit. Ce bac est installé dans un couloir précédé d'un parc d'attente permettant de canaliser les animaux vers le couloir. Il est enchâssé dans le sol mais le dépasse de 15 cm pour éviter l'entrée des eaux de ruissellement (figure 1).

Figure 1 : plans du pédiluve (mesures en centimètres).



Lorsqu'il n'est pas utilisé, le bac est recouvert d'un toit (tôle ondulée fixée sur un cadre en bois) destiné à prévenir la dilution de la formulation aqueuse acaricide/insecticide par les pluies.

Rempli jusqu'à une hauteur de 20 cm, le bac contient environ 200 l d'une formulation aqueuse de pyréthrinoides. Plusieurs principes actifs ont déjà été utilisés (fluméthrine, deltaméthrine, alpha-cyperméthrine), l'efficacité contre les tiques variant en fonction de la rémanence des produits (figure 2) qui est bien évidemment moindre que celle observée lorsque les acaricides sont appliqués sur le dos ou les flancs, car l'extrémité des membres est régulièrement trempée par la rosée, la traversée d'un marigot ou le contact avec la végétation mouillée par les pluies, ce qui tend à éliminer le principe actif.

Utilisation du pédiluve

Les recommandations suivantes doivent être suivies pour assurer le succès de ce mode de traitement : faire passer les animaux le soir, au retour du pâturage, avant qu'ils ne regagnent leur parc de nuit ; traiter les bovins pendant la période de forte infestation par les adultes d'*A. variegatum*, c'est-à-dire pendant les dix à douze premières semaines de la saison des pluies ; traiter tous les deux ou trois jours en fonction de la rémanence du produit utilisé et de l'infestation des pâturages ; ne commencer le traitement à ce rythme que lorsque chaque animal est infesté par environ une trentaine de tiques, ce qui évite les traitements non rentables ; maintenir par des ajouts réguliers d'eau et de produit (à la concentration recommandée par le fabricant) la hauteur de la formulation acaricide/insecticide dans le bac du pédiluve entre 15 et 20 cm pendant toute la période de traitement. Les ajouts pourront cesser une dizaine de jours avant la fin prévue du traitement, qui sera suspendu lorsque le niveau dans le bac sera trop faible (moins de 10 cm). Après évaporation de l'eau, la boue résiduelle (quelques kilos) restant au fond du pédiluve sera laissée au soleil pendant plusieurs semaines, ce qui permettra l'inactivation du principe actif encore présent, avant d'être évacuée et dispersée aux alentours de l'installation.

Ne commencer le traitement que lorsque l'infestation moyenne des bovins atteint déjà quelques dizaines de tiques permet l'entretien

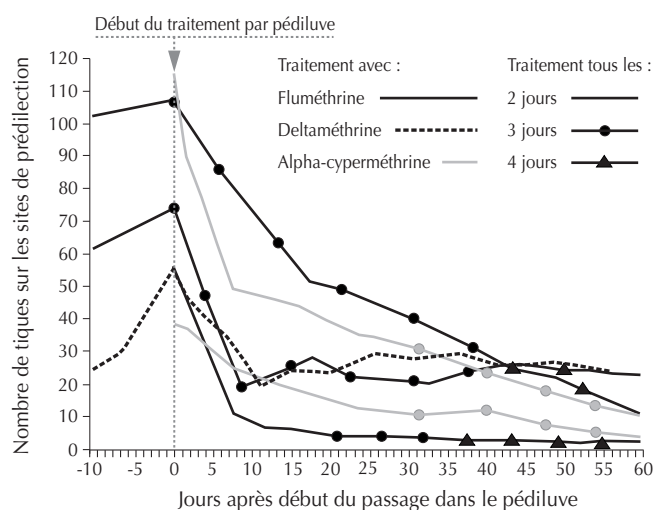


Figure 2 : évolution de l'infestation moyenne, par *Amblyomma variegatum*, des sites de prédilection de bovins, appartenant à six troupeaux, passant tous les deux à quatre jours dans un pédiluve contenant diverses formulations aqueuses de pyréthrinoides. Dans certains cas, évolution de cette infestation avant la mise en place du traitement.

de l'immunité protectrice vis-à-vis de la cowdriose (les races bovines locales bénéficient d'un statut de stabilité enzootique contre cette maladie) mais n'empêche en aucune façon la transmission de la maladie aux animaux sensibles, comme les bovins de races exotiques introduits en zone d'enzootie. Cette méthode de lutte vise ainsi spécifiquement à limiter les pertes directes dues aux tiques elles-mêmes, et non pas à prévenir la transmission d'*Ehrlichia ruminantium*, l'agent de la cowdriose. Il est en revanche probable que la dermatophilose, dont les lésions cutanées sont aggravées en présence des adultes d'*A. variegatum* du fait des propriétés immunosuppressives de la salive de la tique (28), sera au moins en partie endiguée par la forte diminution du nombre de tiques infestant les animaux. Cependant, le traitement par pédiluve n'ayant jusqu'alors été mis en œuvre que sur des animaux de races locales, peu sensibles à cette maladie, son efficacité dans la prévention de cette maladie ne peut être garantie.

En dehors de la période d'infestation par les *A. variegatum* adultes, traiter les animaux tous les cinq à sept jours permet de continuer à contrôler la population des glossines. Il est aussi possible d'utiliser, en saison sèche, une technique de lutte classique contre les mouches tsé-tsé (pièges ou écrans imprégnés ; 1, 5, 6) puisqu'elles se regroupent au niveau des galeries forestières.

Résultats obtenus

La lutte par pédiluve contre les adultes d'*A. variegatum* s'apparente à un traitement prophylactique dans la mesure où elle empêche la fixation définitive, sur les sites de prédilection, de la majorité des tiques capturées au pâturage. Pour être pleinement efficace, elle doit donc être réalisée très régulièrement. Les tiques fixées sur les pieds mais non éliminées se retrouvent en effet dès le lendemain sur les parties déclives du corps où elles sont moins facilement tuées par cette méthode.

L'examen régulier, tous les deux à cinq jours, d'animaux traités par pédiluve (comptage des tiques sur le corps de cinq à dix bovins choisis au hasard dans les troupeaux ; 25) a montré que leur infestation, après une diminution initiale, se maintenait à un niveau faible pendant toute la période de traitement, alors qu'elle augmentait régulièrement avant le passage des animaux dans le pédiluve (figure 2). Pourtant, dans la zone étudiée, les animaux capturaient en moyenne cinq à huit tiques par jour au pâturage (estimation faite par comptage des tiques présentes le soir sur les pieds), et l'infestation d'animaux non traités pâturant dans la même zone s'accroissait quotidiennement de quatre à six tiques. Lorsque le traitement est mis en place trop tardivement, alors que l'infestation initiale est déjà élevée (plus de 100 tiques par animal dans les cas présentés), la diminution de l'infestation est plus lente, témoignant de la capacité imparfaite de cette méthode à éliminer les parasites déjà en place (figure 2). Enfin, la présence permanente de produit sur l'extrémité des pattes est nécessaire au maintien d'un niveau d'infestation faible. Lorsque l'acaricide employé persiste moins longtemps (deltaméthrine sur la figure 2) ou lorsque les traitements sont trop espacés (passage tous les trois jours dans une formulation de fluméthrine pendant le pic d'infestation), l'infestation sera plus élevée que celle obtenue avec un traitement réalisé tous les deux jours avec un produit suffisamment rémanent (fluméthrine et alpha-cyperméthrine sur la figure 2).

Aux fréquences de passage usuelles contre les tiques (tous les deux ou trois jours), plus de 95 p. 100 des glossines sont paralysées par une formulation aqueuse d'alpha-cyperméthrine appliquée par cette méthode. Un tel résultat, dépassant les espérances liées aux sites d'attaque, est dû à la dispersion du produit sur le corps de l'animal lors des passages dans le pédiluve. Des essais en étable sous moustiquaire ont ainsi montré que le traitement par pédiluve

avait une efficacité identique à celle d'un traitement par pulvérisation sur tout le corps de l'animal (figure 3). En dehors de la saison de forte infestation par les tiques, il est donc possible d'espacer les traitements, ou de combiner cette technique avec celles mises en œuvre de longue date (voir ci-dessus).

Si le traitement par pédiluve entraîne la paralysie de plus de 95 p. 100 des glossines trois jours après le dernier passage dans le pédiluve, il ne prévient que 35 p. 100 des attaques, une partie des glossines pouvant se gorger avant d'être paralysées. Cette protection partielle est valable pour tous les traitements épicutanés du bétail. Il y a donc un délai inévitable, nécessaire à la réduction de la population de glossines, avant que la diminution de la transmission des trypanosomes ne soit observée. Cette réduction n'est possible que dans les environnements à forte densité de bétail, où la majorité des animaux sont traités (3, 7, 14, 15, 21). Si ces conditions sont respectées, on observe alors une réduction très rapide de l'incidence trypanosomienne (2). En zone périurbaine, les populations résiduelles de glossines sont en général peu abondantes et les contacts avec les animaux localisés à de rares points d'eau dont l'accès est encore autorisé par les agriculteurs. Dans une situation comme celle-ci, une augmentation du taux de mortalité quotidien de *G. tachinoides* et *G. p. gambiensis* de plus de 30 p. 100 a été observée, suite au traitement par pédiluve de 70 p. 100 des animaux utilisant un tel point d'eau, ce qui a conduit à une réduction significative de leurs densités (de 90 p. 100) après seulement quatre jours de traitement. L'incidence trypanosomienne mensuelle, qui a atteint 20 p. 100 en saison des pluies dans un troupeau témoin voisin du troupeau traité mais utilisant un autre point d'eau, a alors été significativement réduite, puis annulée après deux mois de traitement (Bouyer et coll., résultats non publiés).

Dans le cas des glossines riveraines en Afrique de l'Ouest, l'objectif de cette méthode est un contrôle prolongé. Une éradication est en effet improbable, y compris dans le cas d'une population de tsé-tsé isolée, en raison de la distribution hétérogène des mouches associée à un taux de mortalité variable en fonction de la localisation des sous-populations. Certaines d'entre elles se situent dans des zones refuges comme les bois sacrés où les bovins ne peuvent pénétrer : elles ne sont donc pas concernées par la lutte et constituent des poches réfractaires persistantes qui se nourrissent sur des hôtes sauvages tels que les varans. Seules sont éliminées les glossines situées dans des zones accessibles par le bétail : elles constituent les sous-populations « puits ». Les sous-populations

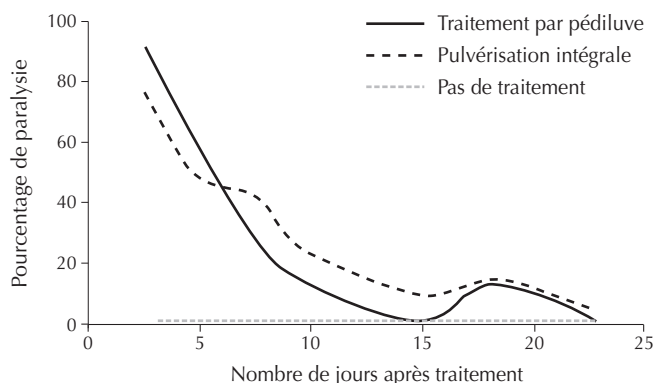


Figure 3 : taux de paralysie de *Glossina palpalis gambiensis* observé 2 h après recapture des mouches lâchées en présence d'un bovin en étable moustiquaire. Tous les trois à cinq jours, un lot de 100 mouches a été mis en présence d'un animal, traité ou non, puis suivi pendant plusieurs jours.

qui vivent dans les poches réfractaires sont des sous-populations « sources », susceptibles de recoloniser rapidement toute la zone en cas d'arrêt du traitement. Ce phénomène est d'autant plus important qu'une glossine se nourrissant une première fois sur un varan aura tendance à retourner préférentiellement sur cette espèce par la suite (4). Dans le cas d'une population isolée, l'éradication pourrait cependant être obtenue par lâchers de mâles stériles, après une réduction des densités de plus de 99 p. 100 de la population initiale par l'utilisation du pédiluve (9, 23, 27).

Le traitement par pédiluve est rapide (120 animaux peuvent être traités en moins d'un quart d'heure). Il est également peu onéreux : chaque animal emporte avec lui environ 200 à 250 ml de mélange acaricide à chaque passage. Le traitement effectué régulièrement pendant toute la saison de forte infestation par les adultes d'*A. variegatum* revient alors à environ 150/200 Fcfa (0,23 à 0,30 €). Par comparaison, un seul traitement par *pour on* revient à plus de 500 Fcfa (0,75 €) et protège les animaux contre les tiques pendant une semaine à dix jours dans le meilleur des cas. Sur l'ensemble de la saison de forte infestation par la tique, le coût du traitement par *pour on* peut ainsi être estimé à environ 3 000 à 4 500 Fcfa (4,6 à 6,9 €). La pulvérisation hebdomadaire d'un animal revient, elle, à 75 Fcfa (0,11 €), soit, pour toute la saison de forte infestation par la tique, 400 à 500 Fcfa (0,6 à 0,8 €), mais le traitement est bien plus long à mettre en œuvre, notamment pour les troupeaux de plusieurs dizaines d'individus. Comme le pédiluve est une installation fixe, il est particulièrement adapté aux troupeaux sédentaires ou semi-transhumants des agropasteurs. Les éleveurs transhumants pourraient cependant utiliser les installations présentes sur leur lieu de passage, à condition que les modalités en soient au préalable définies (tableau I).

Signalons enfin que d'autres ectoparasites attaquent les bovins essentiellement sur la partie distale des membres et seraient sans doute également touchés par la mise en place d'un traitement régulier par pédiluve. C'est le cas par exemple des stomoxes, mais aussi des moustiques, et notamment des anophèles vecteurs du paludisme. Il a en effet été observé que nombre d'entre eux piquaient aussi bien les humains que les bovins, préférant, chez ces derniers, les pattes (10). Le traitement ciblé des pieds des animaux pourrait ainsi avoir un impact non négligeable sur la transmission du plasmodium.

■ INTERVENTION DES STRUCTURES D'APPUI

Justification

Si le coût d'usage du pédiluve est faible, sa construction est en revanche assez onéreuse et revient à 350 à 400 000 Fcfa (530 à 610 €). Un pulvérisateur coûte pour sa part environ 60 000 Fcfa (91 €) mais ne permet ni un traitement aussi rapide ni de traiter un nombre d'animaux aussi élevé. Le coût annuel de l'amortissement d'un pédiluve sera d'autant plus réduit qu'un plus grand nombre d'animaux l'utilisera, 400 à 600 animaux pouvant employer le même pédiluve (comme le traitement doit être réalisé le soir, au retour du pâturage, le pédiluve ne peut être utilisé que pendant 60 à 90 min chaque jour). C'est donc une installation qui sera construite avec profit par des groupements d'éleveurs lorsque les troupeaux sont regroupés géographiquement pendant la période de lutte (proximité des parcs de nuit). Les organisations professionnelles déclarées ont aussi l'avantage de pouvoir mobiliser des fonds et des aides plus facilement que les pasteurs traditionnels isolés.

Cet outil permet la mise en place d'une prestation de service gérée par les organisations professionnelles et concourt au renforcement technique et institutionnel de celles-ci. La mise en place et la pérennité du service reposent sur un bon fonctionnement institutionnel

Tableau I

Canevas de cahier des charges liant une organisation professionnelle (OP) d'éleveurs à une structure d'appui

Rubrique	Observations
Procédures de demande de mise en place de pédiluves	A détailler
Modalités de l'appui financier	A détailler
Modalités du choix du lieu de construction	Proposition de l'OP d'un site selon les critères techniques et validation possible par un agent technique (préciser). Les critères techniques sont : – sécurité foncière du terrain – accessibilité du site pour les troupeaux identifiés (selon période) – facilité d'accès et proximité des parcs de nuit – absence de zone inondable pour le site et le trajet retour – facilité d'apport d'eau pour l'entretien du pédiluve
Définition des utilisateurs	Par un organe institutionnel de l'OP et/ou avec contraintes.
Choix du gérant du pédiluve, fonctions, répartition des responsabilités et droits (formation, rétribution)	Selon les lois de la vie associative/coopérative
Gestion économique du service	Définition des contraintes (principes généraux de gestion, de composition du prix) et des éléments à déterminer selon le fonctionnement institutionnel de l'OP : prix exact du passage (membres/extérieurs), rétribution du gérant, fréquence de paiement...
Recommandations techniques, contraintes techniques, assistance technique	Le protocole doit être défini (au moins partiellement) et les structures habilitées à l'adapter sont indiquées. Les responsabilités de l'OP intervenant dans l'encadrement technique sont définies. La structure d'appui forme (ou identifie) les structures ou personnes ressources pour assurer le suivi-conseil dans le long terme.

de l'organisation : en effet, de nombreuses décisions et applications, comme le choix du site, le choix d'un gérant, la gestion économique du service, etc., seront déterminées dans le respect des principes de la vie associative/coopérative. La prophylaxie sanitaire devrait, d'autre part, davantage être envisagée comme une action collective (à mener à l'échelle du terroir en ce qui concerne la trypanosomose) vis-à-vis de laquelle un groupement a un rôle d'encadrement à jouer. Les éleveurs engagés dans une production de lait plus intensive, disposant de moyens plus importants et habitués à l'acquisition d'intrants et à la mise en œuvre de pratiques nouvelles, peuvent en revanche effectuer par eux-mêmes un tel investissement. Cependant, dans tous les cas de figure, l'encadrement par des techniciens s'avère nécessaire, au moins dans un premier temps, afin de familiariser les éleveurs, et plus particulièrement le gérant de l'installation, avec les contraintes de ce type de traitement et les conditions d'emploi : surveillance de la hauteur du mélange acaricide/insecticide, recharge du pédiluve en produit, comptage du nombre d'animaux fréquentant le pédiluve et de la fréquence de passage, calcul du coût du traitement, etc. Tous ces points doivent donner lieu à une formation spécifique assurée par les techniciens avant la mise en œuvre du traitement.

Certains éleveurs sont réticents à l'idée d'investir dans une technique nouvelle qui consiste à traiter uniquement les pieds pour éliminer des ectoparasites qui se fixent ou attaquent, pensent-ils, sur tout le corps. La construction d'installations pilotes permet de lever ces réticences par la démonstration du bien-fondé et de l'efficacité de la méthode. Là encore, les structures de développement peuvent intervenir afin de faciliter les transferts d'innovations.

Actions possibles

Les structures d'appui qui sont partenaires d'organisations professionnelles d'éleveurs, et qui sont convaincues de l'utilité de cette méthode de lutte contre les ectoparasites et favorables à sa mise en place, peuvent se baser, dans leur action, sur l'expérience menée au Burkina Faso et, dans un premier temps, sur certains documents édités par le CirDES¹.

Elles devraient ensuite envisager la réalisation d'ateliers de sensibilisation et de vulgarisation permettant de réunir les structures d'appui et les bénéficiaires autour d'une problématique technique, en l'occurrence la lutte contre les ectoparasites. Au cours de tels ateliers, une expertise scientifique est apportée aux agents de développement et alimente la réflexion entre les différents partenaires.

Une fois prise la décision de mettre en place des pédiluves, il faut donc envisager la construction d'installations pilotes. En milieu paysan, l'adoption réussie et avantageuse d'une nouvelle technique par les élevages voisins est très convaincante. L'impact des installations pilotes sera d'autant plus fort que le milieu est traditionnel. La visite d'installations pilotes rend l'outil et son fonctionnement plus concrets pour l'éleveur qui sera par exemple rassuré de voir

¹ *Le pédiluve acaricide*, fiche technique du CirDES n° 1, 2004, 8 p. ; *Traitement épicutané du bétail*, fiche technique du CirDES n° 8, 2004, 8 p. ; *Actes de l'atelier de lutte contre la tique Amblyomma variegatum à l'aide de pédiluves acaricides*, 24-25 mai 2004, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso, 37 p. ; *Lutte contre la tique Amblyomma variegatum*, film vidéo sur cassette VHS présentant en détail la construction et l'utilisation du pédiluve (versions en français et en dioula), 2005, 33 minutes.

le comportement des animaux l'utilisant. Il permet aussi d'approfondir les discussions sur des éléments techniques précis : la construction du pédiluve ou sa gestion par un groupement. L'installation pilote peut en effet, à court terme, être un pédiluve utilisé couramment par des éleveurs ne bénéficiant plus d'appui financier ou en nature (apport d'insecticide), éleveurs dont le témoignage serait la meilleure preuve de l'efficacité de la méthode.

Points à maîtriser par les techniciens encadrant les éleveurs

La formation de formateurs en production laitière et en élevage bovin (comme les techniciens d'élevage nationaux) à cet outil semble être un investissement particulièrement intéressant du fait de son impact durable. Le technicien assure une partie de la vulgarisation de la méthode et oriente les éleveurs encadrés. Son appui peut concerner aussi bien la gestion technique que la gestion économique du service. Ainsi il peut :

- valider le choix du site pour la construction ;
- calibrer un pédiluve nouvellement construit ;
- établir une grille donnant le volume différentiel entre deux mesures de hauteur de la solution ;
- former le gérant à la lecture de la grille et au remplissage du tableau de passages des troupeaux ;
- former le gérant à ajouter le volume de produit acaricide/insecticide nécessaire en fonction du niveau d'eau ajouté ;
- donner des conseils d'ordre général pour l'entretien du pédiluve ;
- aider l'organisation professionnelle à calculer le prix du passage par unité animale ; celui-ci se décompose en coût de revient de l'insecticide, en une marge pour la rétribution du gérant, et en une marge destinée à constituer un fonds de roulement pour les réparations éventuelles et l'amortissement du pédiluve ; une marge bénéficiaire aussi peut être envisagée ;
- être un premier interlocuteur face aux questions et difficultés des éleveurs.

Pour leur part, lorsqu'une aide financière intervient, les agents de développement ont pour charge de s'assurer de la bonne utilisation des fonds et du fonctionnement correct du service mis en place. L'élaboration d'un cahier des charges (tableau I), qui permet l'établissement d'un contrat moral et financier entre les différents protagonistes (les bénéficiaires de l'outil, la structure qui encadre les bénéficiaires, la structure d'appui technique et/ou financier...), s'avère un élément fondamental de la mise en œuvre de l'appui à des collectivités. Tous les aspects du fonctionnement financier et technique doivent être passés en revue dans le cahier des charges (sauf dans le cas d'un bénéficiaire unique comme un investisseur privé), afin d'établir les contraintes fixées par la structure d'appui, la répartition des responsabilités et les éléments devant être déterminés par les bénéficiaires eux-mêmes (par exemple le choix du gérant incombe au conseil de gestion s'il s'agit d'une coopérative ; tableau I).

■ CONCLUSION

La lutte contre les ectoparasites des bovins par pédiluve est une méthode innovante qui s'adresse aussi bien aux éleveurs intensifs de bovins en zone périurbaine qu'aux éleveurs traditionnels dont les troupeaux sont regroupés pendant la période de lutte contre les tiques. Elle possède de nombreux atouts comparativement aux méthodes déjà utilisées : si le contexte épidémiologique le permet, elle combine la lutte contre les tiques et contre les glossines ; sa mise en œuvre est rapide ; elle est peu onéreuse ; elle est facile à utiliser au quotidien et améliore les conditions de travail des éleveurs ; elle permet la mise en place d'un nouveau service au sein des organisations professionnelles qui concourt au renforcement institutionnel de celles-ci ; elle renforce la dimension collective de la prophylaxie des

maladies à vecteurs. Cependant, elle demande un investissement initial qui ne peut être apporté que par des investisseurs privés ou des organisations professionnelles d'éleveurs éventuellement appuyés par des bailleurs de fonds. Comme toute méthode innovante, un appui technique est souhaitable afin de favoriser son adoption. Cet appui peut passer par la diffusion des fiches techniques aux structures d'appui, par la réalisation d'ateliers de vulgarisation, par la construction d'installations pilotes, par la formation de formateurs et par le suivi technique des structures de développement.

BIBLIOGRAPHIE

1. BAUER B., AMSLER-DELAFOSSÉ S., KABORE I., KAMUANGA M., 1999. Improvement of cattle productivity through rapid alleviation of African trypanosomiasis by integrated disease management practices in the agropastoral zone of Yalé, Burkina Faso. *Trop. Anim. Health Prod.*, **31**: 89-102.
2. BAUER B., KABORE I., LIEBISCH A., MEYER F., PETRICH-BAUER J., 1992. Simultaneous control of ticks and tsetse flies in Satiri, Burkina Faso, by the use of flumethrin pour on for cattle. *Trop. Med. Parasitol.*, **43**: 41-46.
3. BAYLIS M., STEVENSON P., 1998. Trypanosomiasis and tsetse control with insecticidal pour-ons: fact and fiction? *Parasitol. Today*, **14**: 77-82.
4. BOUYER J., CUISANCE D., MESSAD S., GUERIN P.M., 2005. Learning affects host preference in tse-tse flies. *Revue Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **58**: 27-29.
5. CUISANCE D., 1989. Le piégeage des tsé-tsé. Maisons-Alfort, France, Cirad-Iemvt, 172 p. (Etudes et synthèses n° 32)
6. CUISANCE D., BARRE N., DE DEKEN R., 1994. Ectoparasites des animaux : méthodes de lutte écologique, biologique, génétique et mécanique. *Revue sci. tech. Off. int. Epizoot.*, **13**: 1305-1356.
7. CUISANCE D., BOUTRAIS J., 1995. Evaluation de la situation et de la stratégie de lutte contre les glossines et les trypanosomoses dans l'Adamaoua (Cameroun). Montpellier, France, Cirad-emvt, 63 p.
8. CUISANCE D., POLITZAR H., CLAIR M., SELLIN E., TAZE Y., 1978. Impact des lâchers de mâles stériles sur les niveaux de deux populations sauvages de *Glossina palpalis gambiensis* en Haute-Volta (sources de la Volta Noire). *Revue Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **31**: 315-328.
9. CUISANCE D., POLITZAR H., MEROT P., TAMBOURA I., 1984. Les lâchers de mâles irradiés dans la campagne de lutte intégrée contre les glossines dans la zone pastorale de Sideradougou, Burkina Faso. *Revue Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **37**: 449-467.
10. HABTEWOLD T., PRIOR A., TORR S.J., GIBSON G., 2004. Could insecticide-treated cattle reduce Afrotropical malaria transmission? Effects of deltamethrin-treated zebu on *Anopheles arabiensis* behaviour and survival in Ethiopia. *Med. vet. Entomol.*, **18**: 408-417.
11. HAMADOU S., KAMUANGA M., ABDOULAYE A.T., LOWENBERG-DEBOER J., 2005. Facteurs affectant l'adoption des cultures fourragères dans les élevages laitiers périurbains de Bobo-Dioulasso (Burkina Faso). *Tropicalicultura*, **23**: 29-35.
12. HAMADOU S., MARICHATOU H., KAMUANGA M., 2003. Croissance désordonnée des élevages périurbains et approvisionnement de la ville de Bobo-Dioulasso : problématique de l'hygiène du lait. *Etud. rech. sahéliennes*, **8-9**: 107-115.
13. HARGROVE J.W., 2003. Tsetse eradication: sufficiency, necessity and desirability. Edinburgh, UK, Centre for Tropical Veterinary Medicine, 134 p.
14. HARGROVE J.W., OMOLO S., MSALILWA J.S.I., FOX B., 2000. Insecticide-treated cattle for tsetse control: the power and the problems. *Med. Vet. Entomol.*, **14**: 123-130.
15. HARGROVE J.W., TORR S.J., KINDNESS H.M., 2003. Insecticide-treated cattle against tsetse (Diptera: Glossinidae): what governs success? *Bull. entomol. Res.*, **93**: 203-217.
16. ITARD J., CUISANCE D., TACHER G., 2003. Trypanosomoses : historique - répartition géographique. Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail. Europe et régions chaudes. Paris, France, Lavoisier, p. 1607-1615.
17. KAISER M.N., SUTHERST R.W., BOURNE A.S., GORISSEN L., FLOYD R.B., 1988. Population dynamics of ticks on Ankole cattle in five ecological zones in Burundi and strategies for their control. *Prev. vet. Med.*, **6**: 199-222.

18. MARICHATOU H., HAMADOU S., KANWE B.A., 2003. Production laitière dans les systèmes d'élevage peri-urbains en zone subhumide du Burkina : situation et voies d'amélioration. *Etud. rech. sahéliennes*, **8-9** : 89-97.
19. NASH T.A.M., 1948. Tsetse flies in British West Africa. London, UK, His Majesty's stationery office, 260 p.
20. NORVAL R.A.I., YUNKER C.E., BUTLER J.F., 1987. Field sampling of unfed adults of *Amblyomma hebraeum* Koch. *Exp. Appl. Acarol.*, **3**: 213-217.
21. OKIRIA R., OKUNA N.M., MAGONA J.W., MAYENDE J.S.P., 2002. Sustainability of tsetse control by subsequent treatment of 10% of a previously treated Ugandan cattle population with 1% w/v deltamethrin. *Trop. Anim. Health Prod.*, **34**: 105-114.
22. PETNEY T.N., HORAK I.G., RECHAV Y., 1987. The ecology of the African vectors of heartwater, with particular reference to *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum*. *Onderstepoort J. vet. Res.*, **54**: 381-395.
23. POLITZAR H., CUISANCE D., 1984. An integrated campaign against riverine tsetse flies *Glossina palpalis gambiensis* and *Glossina tachinoides* by trapping and the release of sterile males. *Insect Sci. Appl.*, **5**: 439-442.
24. STACHURSKI F., 2000. Invasion of West African cattle by the tick *Amblyomma variegatum*. *Med. vet. Entomol.*, **14**: 391-399.
25. STACHURSKI F., LANCELOT R., 2006. Footbath acaricide treatment to control cattle infestation by the tick *Amblyomma variegatum*. *Med. vet. Entomol.* (in press)
26. UILENBERG G., 1992. Veterinary significance of ticks and tick-borne diseases. In: Fifaz B., Petney T., Horzlk I. Eds, Tick vector biology. Medical and veterinary aspects. Berlin, Germany, Springer-Verlag, p. 23-33.
27. VREYSSEN M.J.B., SALEH K.M., ALI M.Y., ABDULLA A.M., ZHU Z.-R., JUMA K.G., DYCK V.A., MSANGI A.R., MKONVI P.A., FELDMANN H.U., 2000. *Glossina austeni* (Diptera: Glossinidae) eradicated on the Island of Unguja, Zanzibar, using the sterile insect technique. *J. Econ. Entomol.*, **93**: 123-135.
28. WALKER A.R., LLOYD C.M., 1993. Experiments on the relationship between feeding of the tick *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) and dermatophilosis skin disease in sheep. *J. Med. Entomol.*, **30**: 136-143.

Reçu le 06.03.2006, accepté le 14.06.2006

Summary

Stachurski F., Bouyer J., Bouyer F. Innovative Method to Control Cattle Ectoparasites in Suburban Areas of the Subhumid Zone of Burkina Faso: the Footbath

A consequence of the increase of the urban demand for animal proteins is the development of the dairy cattle subsector in suburban areas of West Africa. But the inadequate control of diseases and parasites hampers production increase. A novel control method, based on cattle passing through a footbath containing an aqueous formulation of a pyrethroid, could however limit the impact of ticks and tsetse flies, the main pathologic constraints in subhumid areas. This method leads to the elimination of most of adult *Amblyomma variegatum*, the most harmful tick species in these areas, before attachment to their predilection sites. Furthermore, the footbath treatment helps to reduce drastically the most common populations of riverine tsetse flies in West Africa (*Glossina tachinoides* and *G. palpalis gambiensis*), and therefore helps limit trypanosomosis incidence. This control method is also efficacious, low time-consuming and relatively unexpensive, because the product quantity used in the footbath at each passage is low. But the construction of the structure, which can be used by 400 to 600 head of cattle, is rather expensive and can be more easily achieved by farmers' associations or private investors than by traditional farmers on their own. This method could be implemented within the framework of planning and development policies. The modalities of the technical support needed are described. In Burkina Faso, a development project for dairy cattle production (ARIOPE) financed the construction of 15 footbaths in the suburban areas of Bobo-Dioulasso and Ouagadougou.

Keywords: Cattle – Metastigmata – Glossinidae – Control method – Integrated control – Group approach – Innovation – Burkina Faso.

Resumen

Stachurski F., Bouyer J., Bouyer F. Lucha contra los ectoparásitos de los bovinos mediante pediluvios: método innovador utilizado en la zona peri urbana sub húmeda de Burkina Faso

El aumento en la demanda urbana en proteínas animales se traduce, entre otras cosas, por el desarrollo de filiales bovinas de producción lechera en las zonas peri urbanas de Africa del Oeste. Pero el control imperfecto de la patología compromete el crecimiento de la producción. Una técnica de lucha innovadora, basada sobre el paso regular en un pediluvio que contiene una fórmula acuosa de piretroide, podría por en tanto limitar el impacto de las garrapatas y de las glosinas, principales obstáculos patológicos en la zona sub húmeda. Este método ocasiona la eliminación de la mayoría de los adultos de *Amblyomma variegatum*, la garrapata más nociva en estas regiones, antes de su fijación definitiva. Por otra parte, este tratamiento permite disminuir fuertemente la población de las glosinas ribereñas más representadas en Africa occidental (*Glossina tachinoides* et *G. palpalis gambiensis*) y limitando así la incidencia de tripanosomosis. Este método permite así una lucha rápida y eficaz a costo reducido, debido a que la cantidad de producto utilizado en cada pasaje es baja. Pero la construcción de las instalaciones, que pueden ser utilizadas por 400 a 600 animales, representa una inversión importante, que los grupos de criadores o de inversionistas privados pueden considerar más fácilmente que los criadores tradicionales aislados. La realización de este método puede ser entonces considerada dentro del marco de una política de desarrollo y mejoramiento. El interés y las modalidades del apoyo técnico necesario están presentes. En Burkina Faso, un proyecto de apoyo al refuerzo de las organizaciones profesionales de criadores modernos (Ariope) financió de esta manera 15 instalaciones en las zonas peri urbanas de Bobo-Dioulasso y Uagadudu.

Palabras clave: Ganado bovino – Metastigmata – Glossinidae – Método de control – Lucha integrada – Enfoque de grupo – Innovación – Burkina Faso.

4.5.1.1. Choix du site d'attaque

Le comptage des sites d'attaques sous étable moustiquaire a révélé que *G. palpalis gambiensis* et *G. tachinoides* ont des tropismes similaires quand elles attaquent un bovin, avec plus de 85% des attaques sur les pattes dont plus de 50% sur l'extrémité des pattes avant, partie la moins protégée par la queue, ce qui est similaire aux résultats obtenus au Zimbabwe pour *G. m. morsitans* et *G. pallidipes* (Vale 2003). Si ces résultats ressemblent à ceux de Nash pour *G. tachinoides*, et ne sont pas étonnants car cette espèce vole très bas (en dessous du niveau des genoux), ils en diffèrent nettement pour *G. palpalis*, et suggèrent que cette espèce adapte ses sites d'attaques aux réactions de défense de l'hôte puisque chez l'homme, elle attaque préférentiellement au dessus de la ceinture (coudes, dos). Chez les glossines, le taux de mortalité associé au repas ne peut dépasser 3% sans entraîner la disparition de la population (Schofield and Torr 2002). Il est probable que le choix du site d'attaque soit alors adapté à l'hôte pour minimiser les chances d'être victime d'un mouvement de défense et maximiser les chances de survie. Ainsi, les glossines piquent n'importe où les animaux qui ne se défendent pas du tout, comme les varans ou les porcs, à condition que la pique soit possible partout : chez les éléphants, elles attaquent les parties fines de la peau entre les membres et derrière les oreilles (D. Cuisance, com. pers.). Chez les porcs, l'utilisation d'une caméra numérique nous a permis de filmer une centaine de glossines piquant un porc pendant une heure, et de noter une répartition relativement uniforme des attaques, avec 24% d'entre elles sur le ventre et autant sur les pattes arrières, 14% sur le dos, 10% sur les pattes avant, sur les flancs et sur le cou et 5% sur les oreilles et sur le postérieur.

4.5.1.2. Le pédiluve acaricide/insecticide

La mise en évidence de ce comportement a permis de proposer une nouvelle technique de lutte contre ces deux espèces de glossines, reposant sur le traitement de l'extrémité des membres par passage dans un pédiluve contenant une formulation insecticide, à base de pyréthrinoides (fig. 39).



Fig. 39. Traitement des animaux par passage dans un pédiluve acaricide-insecticide, Burkina Faso

Cette technique, développée par F. Stachurski, est très efficace pour le contrôle de *Amblyomma variegatum*, principale tique pathogène en zone sub-humide (Stachurski et al. 2004; Stachurski 2005; Stachurski et al. 2006; Stachurski and Lancelot 2006). Cette efficacité est basée sur le mode d'invasion des bovins par la tique, qui séjourne temporairement entre les onglons avant d'atteindre ses sites de fixation définitifs. Le traitement du bas des pattes détruit alors les tiques avant leur déplacement sur les sites préférentiels de fixation.

Testée contre les glossines suite à une visite du Dr. Bauer qui mettait des bottes pour se protéger des glossines alors qu'il se promenait en short et une idée que Dominique Cuisance avait dans ses projets non réalisés avant de partir à la retraite, elle s'est avérée également très efficace contre *G. tachinoides* et *G. p. gambiensis* en conditions expérimentales et sur le terrain. Elle fut adoptée avec succès par le projet ARIOPE dans les régions péri-urbaines de Bobo et Ouagadougou (Stachurski et al. 2004, 2006), qui l'implanta dans une quinzaine de coopératives d'éleveurs.

Bien que ces résultats ne soient pas encore exploités, nous avons également montré qu'elle est efficace contre *G. morsitans submorsitans* en conditions expérimentales, et qu'elle entraîne une réduction importante et significative de l'incidence des trypanosomoses animales. Deux troupeaux de 50 têtes (l'un traité par pédiluve, l'autre témoin) ont été suivis à Dafinso, village situé en région péri-urbaine de Bobo, pendant une année. A titre d'illustration de cette efficacité, l'incidence trypanosomienne s'est élevée à 20% au mois d'août 2005 dans le troupeau témoin, contre seulement 2,5% dans le troupeau traité par pédiluve (X^2 , $p < 0.02$). On peut d'ailleurs remarquer qu'une incidence de 20% peut être considérée comme très élevée, ce qui démontre bien l'importance de cette pathologie dans notre région.

Technique basée sur une approche communautaire de lutte à l'échelle du terroir, la mise en place de ce service s'est avérée très structurant pour les coopératives l'ayant adopté (Stachurski et al. 2006). Son adoption présente cependant un certain nombre de difficultés techniques qui nécessitent la formation d'une partie des bénéficiaires (Hamadou et al. 2006). L'investissement initial correspondant à la construction de l'équipement (300 000 FCFA soit 450 euros environ), est difficile à réaliser par les éleveurs, mais leur permet ultérieurement des économies importantes de temps et d'argent. Il est donc particulièrement intéressant pour un projet de développement. Enfin, l'utilisation de la technique repose sur l'établissement de cahiers des charges dans les coopératives ciblées, qui garantissent sa bonne utilisation et la pérennité de son usage. Le site d'implantation doit par exemple être sélectionné avec soin pour garantir un accès équitable et s'affranchir des problèmes fonciers.

Cette technique de traitement épicutané ciblé pourrait suffire à elle seule pour lutter contre *A. variegatum* et les trypanosomoses en habitat péri-urbain, étant donné les faibles densités de glossines riveraines rencontrées au Burkina Faso. Cependant, elle est en général utilisée uniquement en saison des pluies, quand les tiques pullulent : il faut bien reconnaître que c'est là la première motivation des éleveurs, même si les pertes liées aux trypanosomoses dépassent probablement celles qui peuvent être imputées à *A. variegatum*. Elle devra donc être couplée à l'utilisation de techniques classiques de luttés (pièges et écrans imprégnés) en saison sèche, quand les glossines sont concentrées au niveau du réseau hydrographique (Laveissière et al. 1985; Itard 1986; Laveissière and Grébaut 1990; Cuisance et al. 2003b; Bouyer et al. 2005a; Céné et al. 2005). De plus, elle n'est pas applicable aux éleveurs transhumants.

Le succès du pédiluve auprès des éleveurs a été confirmé par une étude de perception et d'impact de cette technologie réalisée dans le cadre du projet Projet CORAF/WECARD CFADB10204 « transfert de technologies » (Hamadou et al. 2006). Le PAEOB (Projet d'aide à l'Élevage dans l'Ouest du Burkina Faso), projet de développement en phase de démarrage, a par ailleurs planifié son utilisation dans le cadre de la lutte contre les trypanosomoses et les tiques au Burkina Faso (Bouyer and Bengaly 2006). Cette technique sera également testée prochainement au Bénin et au Mali (projet CORAF), ainsi qu'en Afrique Centrale, au Cameroun, en RCA et au Tchad (projet ARDESAC).

Des travaux réalisés au Zimbabwe permettent de prédire que cette technique serait également très efficace en Afrique de l'Est, des traitements insecticides partiels du bétail ayant une bonne efficacité en conditions expérimentales contre *G. pallidipes* Austen et *G. morsitans morsitans* Westwood (S. J. Torr, com. pers.). A titre anecdotique, les éleveurs ont rapporté une efficacité de cette technique contre les moustiques et nous prévoyons de l'évaluer en collaboration avec Carlo Costantini (Paludologue de l'IRD) car le traitement « pour on » des animaux contre les tsé-tsé a montré une certaine efficacité contre *Anopheles arabiensis*, vecteur du paludisme, en Afrique de l'Est (Habtewold et al. 2004). Enfin, les éleveurs de Ouagadougou rapportent qu'elle est également très efficace contre les stomoxes.

L'utilisation d'un traitement ciblé permet de réduire l'impact environnemental de la lutte, notamment sur les bousiers, par diminution des quantités d'insecticides utilisées (Vale and Grant 2002). L'élimination des résidus d'insecticides dans les bacs, en fin de saison des pluies, est réalisée par assèchement du mélange résiduel (terre, bouse, insecticides) qui est ensuite exposé au soleil par dispersion dans les champs, ce qui permet de détruire rapidement les pyréthrinoides.

4.5.2. Influence du comportement de défense de l'hôte sur les préférences trophiques

Les données présentées ici sont issues d'observations du comportement alimentaire de *G. palpalis gambiensis* réalisées en étable sous moustiquaire. La figure suivante présente les taux de gorgement à l'issue d'une exposition de deux heures à un hôte, de plus de 2500 *G. palpalis gambiensis* lâchées au cours des trois dernières années sur différents hôtes et dans différents buts (les cohortes de glossines étaient constituées de 100 mouches ténérales en moyenne, âgées de 3j).

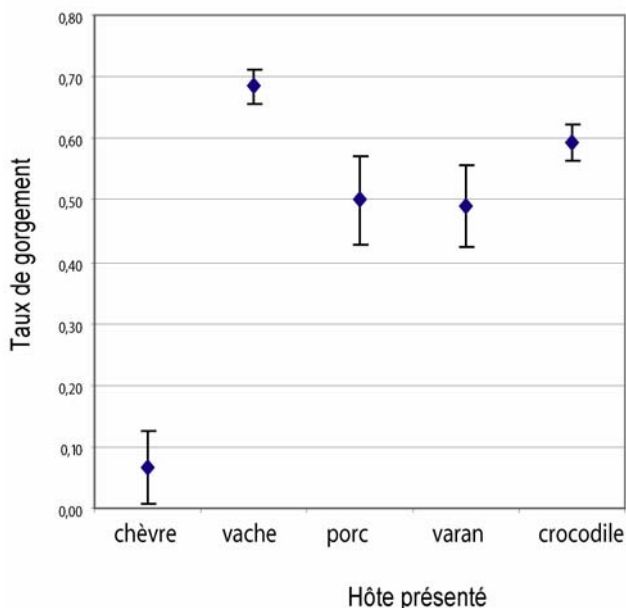


Fig. 40. Taux de gorgement (et intervalles de confiance à 95%) de *G. palpalis gambiensis* (mouches ténérales de 3j d'âge) exposées à un hôte (en abscisse) pendant 2 heures

Les hôtes ayant été classés de gauche à droite par diminution du comportement de défense lors des piqûres, on remarque que :

- les bovins, bien que se défendant relativement bien, permettent le meilleur succès alimentaire (proche de 70%) grâce notamment à un tropisme des glossines pour les parties mal défendues (voir chapitre précédent),
- les reptiles et le porc, qui se défendent très peu, permettent un bon succès alimentaire ($\geq 50\%$),
- la chèvre, qui se défend comme aucun autre animal, réduit significativement ce succès alimentaire (à 7%).

Nous avons donc décidé d'observer le comportement de cet animal en comparaison du comportement du varan. Ce dernier, placide, se laisse piquer, les glossines l'arpenant à la recherche d'un bon endroit où piquer... La chèvre, elle, passe les deux heures d'exposition à se battre, cherchant à écraser les mouches qui l'approchent (ce à quoi elle parvient parfois) avec la bouche ou les pattes, même lorsque les glossines se posent à sa proximité et non pas sur elle. Il semble que celle-ci voit les glossines arriver en plein vol et anticipe leurs lieux de pose. Pourtant, les mouches sont attirées par la chèvre : le lâcher de 59 mouches sur un varan et une chèvre en même temps nous a conduit à compter 25 approches sur chèvre (dont 1 couronnée de succès) et 27 approches sur varan (dont 27 couronnées de succès). Par ailleurs, grâce à un marquage des glossines par différentes couleurs, nous avons remarqué que quand

la chèvre a chassé une mouche 2 ou 3 fois, cette dernière n'essaye plus de la piquer.

L'auteur a également constaté ce comportement à son égard sur le terrain : attaqué par une glossine, une bonne défense permet de faire fuir l'agresseur au bout de quelques attaques : tout se passe comme si la glossine, consciente du risque, préférerait négliger un hôte dangereux. Il est bien connu que les chèvres sont peu atteintes par les trypanosomoses animales : nous pensons que l'énergie qu'elles consacrent à leur défense y joue un rôle important. Torr a par ailleurs montré que les veaux, qui consacrent beaucoup plus d'énergie à se défendre que les adultes, sont significativement moins attaqués (Torr 1989), ce qui permet de cibler les traitements épicutanés sur les hôtes les plus attractifs, aboutissant à une économie substantielle d'insecticides (Vale and Torr 2003; Vale and Torr 2005). Il est donc probable que les réactions de défense de l'hôte, elles mêmes conditionnées par son interaction avec le parasite, conditionnent en partie les préférences trophiques des glossines. Ainsi, il a également été démontré qu'un hôte infecté augmentait la probabilité de succès trophique par rapport à un hôte sain (Baylis and Nambiro 1993). Encore une fois, l'intérêt de l'éthologie vectorielle est évident, permettant de profiter de spécificités comportementales incontournables pour la mouche car essentielles pour sa survie, pour développer de nouveaux outils de lutte.

4.5.3. Existence d'un apprentissage trophique et conséquences pour l'épidémiologie des trypanosomoses africaines

Bouyer, J., D. Cuisance, S. Messad and P. M. Guerin. 2005. Learning affects host preference in tsetse flies. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.* 58(1-2): 27-29.

Et

Bouyer, J., M. Pruvot, Z. Bengaly, P. M. Guerin and R. Lancelot. 2005. Learning and starvation govern host choice in tsetse. *Biology Letters*: in press.

Learning Affects Host Preference in Tsetse Flies

J. Bouyer^{1,2} D. Cuisance³ S. Messad¹ P.M. Guerin⁴

Keywords

Glossina palpalis gambiensis – Trypanosomosis – Feeding preference – Behavior – Animal learning – Burkina Faso.

Summary

Tsetse flies are very efficient cyclic vectors of African trypanosomosis. Since tsetse are generally infected by the first blood meal, as in the case of sleeping sickness for example, any propensity to feed on the same host a second time will improve transmission within this host species, whereas transmission between host species will decrease. To test this hypothesis we presented a monitor lizard and a cow in a stable to marked tsetse flies that had first fed on one of these two hosts. 80% of the teneral flies that fed did so on the cow when provided the choice. Among the flies having feeding experience, a disproportionately high number of flies that had fed on one host returned to this host for the second meal. We discuss the energetic advantages of such a learning behavior and its importance in sleeping sickness epidemiology. The findings are of relevance to the role played by such learning behavior in disease transmission by other insect vectors of zoonoses.

■ INTRODUCTION

Even though the tsetse fly vectors of African trypanosomosis are sometimes present at modest densities, any relaxation of sanitary measures results in recrudescence of the disease (14). There are therefore some underlying mechanisms serving to optimize transmission cycles. In West Africa, the main vectors of sleeping sickness are tsetse flies of the *palpalis* group (subgenus *Nemorhina*) that thrive in vegetation along rivers (3). These riparian subspecies have a well known host range of reptiles, ruminants and man (1, 4, 16). Local host availability contributes to significant differences in the origins of blood meals between populations of the same tsetse species (6). In hymenoptera, it is well known that foraging experience can affect host selection (8, 13). The existence of such learning mechanisms in insect vectors is being elucidated and has tremendous epidemiological implications (9), but has not been shown, as yet, for tsetse flies. Since tsetse flies are generally infected by *Trypanosoma brucei* in the first blood meal, any propensity to feed on the same host will improve transmission within this host species. Correspondingly, transmission between host species will decrease. Here we show that the first host chosen by teneral tsetse influences them to feed on the same one for the next blood meal.

■ MATERIALS AND METHODS

All the experiments took place at CIRDES, Burkina Faso. To test the effect of the first blood meal on subsequent host choice, separate groups of laboratory-reared male *Glossina palpalis gambiensis* (*palpalis* group) were at first exposed to either a caged (mesh size 2.5 x 5 cm) monitor lizard or a tethered dwarf cow in a stable (10.4 x 4.0 x 2.0 m high) where mosquito netting formed the upper half of the four walls. These groups constituted random samples from a population of more than 100,000 flies bred for more than twenty years at CIRDES using random mating. The experiment was first carried out during the dry season (mean daily temperature of 28.5°C and relative humidity of 10–25%) in February 2002 and repeated during the wet season (mean daily temperature of 25.9°C and relative humidity of 63–94%) in July 2003, in the fly-proof stable where these ambient climatic conditions prevailed. Marked one-day post emergence flies (acrylic paint on the pronotum) were released into the stable with either the cow or the monitor lizard (no-choice situation; 120 flies on the cow and 100 on the monitor lizard in 2002, and 155 each on the cow and the monitor lizard in a repeat experiment in 2003). Engorged flies were captured and released two days later (minimal inter-blood meal period in nature) with a similar number of teneral flies (n = 56 in 2002 and 105 in 2003) into the same stable but now holding both hosts (choice situation). Replete flies were caught and dissected to determine the origin of the blood in the crop where it stays for about 30 min. Blood meals were colored (in 10% Giemsa) and twice examined blind by microscope – monitor lizard erythrocytes are oval and nucleated whereas those of bovids are round and anucleated. The monitor lizard (*Varanus niloticus*) was 68 cm long and the dwarf cow (*Bos taurus*, Baoule breed) was 3 years old and weighed 165 kg.

1. Cirad, département d'Élevage et de médecine vétérinaire, TA30/A, campus de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France

2. Cirdes, BP 454, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

3. Conseil général vétérinaire, 25 rue de Vaugirard, 75732 Paris Cedex 15, France

4. University of Neuchâtel, Institut de zoologie, rue Emile-Argand 11, 2007 Neuchâtel, Suisse

Statistical analysis of fly preferences was made using contingency cross tables obtained from categorical variables characterizing the origin of the blood meals. Pearson's independency chi-square tests, relative risks and confidence intervals were calculated using R statistical software (7).

■ RESULTS

In the no-choice situations, 73 and 89% of the recaptured flies were found engorged during the dry and rainy season, respectively, on the cow. These percentages were 59 and 37%, respectively, for the flies exposed to the monitor lizard.

In the choice situations, over 80% of the teneral flies that fed did so on the cow when provided the choice between the cow and the monitor lizard (Table I). Despite this preference for the cow, the feeding preferences of previously fed flies turned out to be largely dependent on the source of their first blood meal (Table I). Disproportionately high numbers (in brackets) of the flies that had first fed on the monitor lizard returned to feed on this less favored host (48% in 2002 and 65% in 2003; Pearson χ^2 test, $p < 0.001$). The probability for a fly that had first fed on the monitor lizard to choose this host for its second blood meal was 4.1 times greater (1.5–10.7, 95% confidence interval) in 2002 and 4.8 times (2.3–10.0) in 2003 in comparison to teneral flies' propensity to feed on this animal. Because of the high preference for the cow, no significant difference was found between flies that had first fed on the cow and teneral flies. However, the probability for a fly that had first fed on the cow to choose this host for its second blood meal was 1.6 time greater (1.2–2.2, 95% confidence interval) in 2002 and 2.8 times (1.7–4.8) in 2003 in comparison to flies that had first fed on the monitor lizard.

■ DISCUSSION

A significantly higher percentage of flies engorged on the cow in the no-choice experiments. This cannot be attributed to a genetic preference for one host or the other on the part of some flies, for if such a preference existed in the fly groups taken here at random from the same population, then the proportions feeding on the monitor lizard and the cow in these no-choice situations should add up

Table I

Feeding preferences of three groups of tsetse flies (*G. palpalis gambiensis*) given a choice between a monitor lizard and a cow in the dry and wet seasons

	Origin of the blood meal in the choice situation	Teneral flies ¹ (unfed)	Origin of the first blood meal ² (already fed flies)	
			Monitor lizard	Cow
Dry season	Monitor lizard	12% (4)	48% (21)	17% (10)
	Cow	88% (30)	52% (23)	83% (48)
Wet season	Monitor lizard	14% (7)	65% (17)	2% (1)
	Cow	86% (44)	35% (9)	98% (42)

¹ Flies with no previous feeding experience

² Flies that had taken their first blood meal in a no-choice situation on either a monitor lizard or a dwarf cow; the numbers between brackets are those that fed on each host.

to 100%. The data differ significantly from such complementarity. Moreover, *G. palpalis gambiensis* is considered to be opportunistic but not host specific (2, 16).

In the choice situations, teneral *G. palpalis gambiensis* showed a clear preference for the bovid over the monitor lizard, a fact that could be accounted for by the host size alone in the confines of the stable. Despite this, a disproportionately high number of flies that had fed on the monitor lizard for the first meal returned to this host for the second meal, even with the simultaneous presence of the cow in the stable. This cannot be ascribed to a density dependent factor since the total fly density bearing on any given fly on each host is the same, leaving no environmental factor but previous experience to influence the feeding preference. It has already been observed that tsetse flies (*G. palpalis gambiensis*) that had fed on goats in captivity persisted to exploit this host upon release into a forest where goats were very rare (2). The present findings are consistent with this observation and show that blood meal sourcing in tsetse flies is influenced by the first meal they take.

Within a given habitat host availability can change between successive generations of a tsetse species as well as between the habitats occupied by the same fly species. Learning permits a widening of the host range: the first choice is very opportunistic but, once a host has been found, tsetse flies become specialists, focusing on this available host species in a given habitat. Tsetse can thus learn to exploit an available, even less preferred, host rather than undertake energetically costly and potentially dangerous long-range flights in search of an unpredictable, though possibly preferred, alternative. The same phenomenon has been identified in hymenoptera (18) and in other insect vectors of disease (9). It is therefore not surprising that a species such as *G. palpalis gambiensis* can exploit a large range of habitats (from natural to man-made; 3) and show variable host preferences (6, 12).

The present findings have a bearing on host-parasite coevolution and pathogenicity of trypanosomes by reducing the probability of inter-host transmission of these parasites (5). In fact, when a trypanosome is transmitted only in cattle, highly pathogenic strains disappear and the disease takes on an endemic character. Where spatial encroachment between cattle and game favors vector confusion this can result in the transmission of highly pathogenic strains of trypanosomes that lead to epidemic situations (14).

Moreover, learning behavior in tsetse flies may play a crucial role in the epidemiology of human sleeping sickness in that animal breeding practices and human habits may inadvertently affect successful exploitation of an alternative host by tsetse simply by its proximity to a targeted species. This may afford a route for trypanosomosis transmission to man when people living in the same place as an infected domesticated or wild host use a common resource such as a water course (17). In current two-host trypanosomosis models, the probability of a tsetse fly to choose one or the other host species is assumed to be constant during its entire life (10, 11). This study shows that it is not the case. The transmission rate of parasites from one host species to another may thus be dependent on spatial encroachment between the host species and not only on innate preferences of the vector. Recently, Sané et al. wrote that "Everything leads one to conclude that the endemic and epidemic phases of sleeping sickness are more linked to vector opportunism than to its eclecticism. The number of hosts of the tsetse fly is less important than its tendency to alternate its blood-meals between animals and man" (12).

It is necessary to integrate such learning behaviors in tsetse into epidemiological models for forecasting risk. The main vectors of sleeping sickness belong to the *morsitans* and *palpalis* groups in East and West Africa, respectively. The former group is a less

opportunistic feeder and shows rather innate preferences (16). As in certain hymenoptera (15), we believe that learning may be less important in the *morsitans* group, explaining why current tsetse fly feeding and disease transmission models fit well to East African epidemiological patterns. It is worth noting that whereas the two parasites, *Trypanosoma brucei rhodesiense* in East Africa and *T. brucei gambiense* in West Africa, are so closely related as to be hardly distinguishable genetically, the role of animal reservoirs is secondary in West Africa while preponderant in East Africa. This epidemiological difference between the regions cannot be explained by current models of disease transmission nor by trypanosome specificities since *T. b. gambiense* also occurs in a variety of wild and domesticated hosts. We believe that learning in *G. palpalis gambiensis*, which serves to confine the disease cycle to a given host reservoir, could provide an explanation for this epidemiological enigma.

Finally, the existence of this phenomenon in other vectors of zoonoses such as Rift Valley fever and West Nile virus (transmitted by mosquitoes) may have implications for human outbreaks and should be explored.

Acknowledgments

We thank Prof. A.S. Gouro for authorizing the experiments and F. Sanou for his help in manipulating tsetse flies.

REFERENCES

1. BUXTON P.A., 1955. The natural history of tsetse flies. An account of the biology of the genus *Glossina* (Diptera); Vol. 10. London, UK, Lewis HK & Co, 816 p.
2. CHALLIER A., 1973. Ecologie de *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949 (Diptera-Muscidae) en savane d'Afrique occidentale. Paris, France, Orstom, 274 p. (Mémoires Orstom, vol. 64)
3. CHALLIER A., GOUTEUX J.P., 1980. Ecology and epidemiological importance of *Glossina palpalis* in the Ivory Coast forest zone. *Insect Sci. Appl.*, **1**: 77-83.
4. CLAUSEN P.H., ADEYEMI I., BAUER B., BRELOEER M., SALCHOW F.,

- STAAK C., 1998. Host preferences of tsetse (Diptera: Glossinidae) based on bloodmeal identifications. *Med. vet. Entomol.*, **12**: 169-180.
5. COMBES C., 2001. Parasitism - The ecology and evolution of intimate interactions. Chicago, IL, USA, University of Chicago Press, 728 p.
6. DE LA ROCQUE S., MICHEL J.F., CUISANCE D., DE WISPELEARE G., SOLANO P., AUGUSSEAU X., ARNAUD M., GUILLOBEZ S., 2001. Du satellite au microsatellite. Le risque trypanosomien. Une approche globale pour une décision locale. Montpellier, France, Cirad, 151 p.
7. IHAKA R., GENTLEMAN R., 1996. R: A language for data analysis and graphics. *J. comput. graph. Stat.*, **5**: 299-314.
8. LEWIS W.J., TUMINSON J.H., 1988. Host detection by chemically-mediated associative learning in a parasitic wasp. *Nature*, **331**: 257-259.
9. MCCALL P.J., KELLY D.W., 2002. Learning and memory in disease vectors. *Trends Parasitol.*, **18**: 429-433.
10. MILLIGAN P.J.M., 1990. Modelling trypanosomiasis transmission. *Insect Sci. Appl.*, **11**: 301-307.
11. ROGERS D.J., 1988. A general model for African trypanosomiasis. *Parasitology*, **10**: 193-212.
12. SANE B., LAVEISSIERE C., MEDA H.A., 2000. Diversité du régime alimentaire de *Glossina palpalis palpalis* en zone forestière de Côte d'Ivoire : relation avec la prévalence de la trypanosomiase humaine africaine. *Trop. Med. int. Health*, **5**: 73-78.
13. THORPE W.H., JONES F.G.W., 1937. Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. R. Soc. London, Ser. B: biol. Sci.*, **124**: 56-81.
14. VAN DEN BOSSCHE P., DE DEKEN R., GEERTS S., 2003. Trypanosomiasis in southern Africa. Old challenges - new threats. *Newsl. integrated Control pathog. Trypanosomes Vectors*, **7**: 11-13.
15. VET L.E.M., DICKE M., 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Ann. Rev. Entomol.*, **37**: 141-172.
16. WEITZ B., 1963. The feeding habits of *Glossina*. *Bull. World Health Organ.*, **28**: 711-729.
17. WELBURN S.C., PICOZZI K., FEVRE E.M., COLEMAN P.G., ODIIT M., CARRINGTON M., MAUDLIN I., 2001. Identification of human-infective trypanosomes in animal reservoir of sleeping sickness in Uganda by means of serum-resistance-associates (SRA) gene. *Lancet (N. Am. Edn)*, **358**: 2017-2019.
18. ZANEN P.O., CARDE R.T., 1991. Learning and the role of host-specific volatiles during in-flight host finding in the specialist parasitoid *Microplitis croceipes*. *Physiol. Entomol.*, **16**: 381-389.

Accepté le 25.04.2005

Résumé

Bouyer J., Cuisance D., Messad S., Guerin P.M. L'apprentissage modifie les préférences trophiques des glossines

Les glossines sont des vecteurs cycliques très efficaces des trypanosomes animaux. Etant généralement infectées dès le premier repas de sang, en particulier dans le cas de la maladie du sommeil, toute tendance à retourner sur la première espèce hôte rencontrée se traduirait par une augmentation de la transmission intra-spécifique du parasite au détriment de sa transmission interspécifique. Pour tester cette hypothèse, un choix entre deux hôtes (vache et varan) a été proposé en étable sous moustiquaire à des glossines marquées (*Glossina palpalis gambiensis*, Diptera : Glossinidae) préalablement nourries sur un de ces deux hôtes. Quatre-vingts pourcent des glossines ténérales choisirent d'exploiter la vache lorsque le choix leur fut proposé. Parmi les glossines nourries une première fois sur un des deux hôtes, une proportion significativement supérieure de glossines sont retournées sur le premier hôte rencontré. Les avantages énergétiques et les implications épidémiologiques de ce comportement dans la transmission du parasite de la maladie du sommeil du réservoir animal à l'homme sont discutés. Enfin, la question de l'impact de l'apprentissage dans l'épidémiologie des zoonoses à transmission vectorielle est posée.

Mots-clés : *Glossina palpalis gambiensis* – Trypanosomose – Préférence alimentaire – Comportement – Apprentissage animal – Burkina Faso.

Resumen

Bouyer J., Cuisance D., Messad S., Guerin P.M. El aprendizaje afecta las preferencias de huésped en las moscas tse-tse

Las moscas tse-tse son vectores cíclicos muy eficientes de la tripanosomosis africana. En vista de que las tse-tse generalmente se infectan con su primera alimentación de sangre, como por ejemplo en el caso de la enfermedad del sueño, cualquier propensión a alimentarse una segunda vez en el mismo huésped mejora la transmisión al interior de las especies huéspedes mientras que la transmisión entre especies huéspedes disminuye. Para probar esta hipótesis, presentamos una lagartija monitor y una vaca en un establo, para marcar las moscas tse-tse que se alimentan por primera vez en uno de estos huéspedes. 80% de las moscas tenerales que se alimentaron, lo hicieron en la vaca cuando la escogencia les fue propuesta. Entre las moscas que experimentaron la alimentación, un número desproporcionado de moscas que se alimentaron en uno de los huéspedes volvieron a este huésped para su segunda comida. Discutimos las ventajas energéticas de este comportamiento aprendido y su importancia en la epidemiología de la enfermedad del sueño. Estos hallazgos son relevantes para el papel que juegan estos comportamientos aprendidos en la transmisión de la enfermedad por otros insectos vectores de zoonosis.

Palabras clave: *Glossina palpalis gambiensis* – Tripanosomosis – Preferencia alimentaria – Comportamiento – Aprendizaje animal – Burkina Faso.

Learning influences host choice in tsetse

Jérémy Bouyer^{1,2,*}, Mathieu Pruvot², Zacharia Bengaly², Patrick M. Guerin³ and Renaud Lancelot¹

¹Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD), Département d'élevage et de médecine vétérinaire, 34398 Montpellier Cedex 5, France

²Centre international de recherche-développement sur l'élevage en zone subhumide (CIRDES), BP454, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

³University of Neuchâtel, Institute of Zoology, Rue Emile-Argand 11, 2009 Neuchâtel, Switzerland

*Author for correspondence (bouyer@cirad.fr).

A learning capacity for feeding is described in many insect species including vectors of diseases, but has never been reported in tsetse flies (Diptera, Glossinidae), the cyclic vectors of human (sleeping sickness) and animal trypanosomoses in Africa. Repeated feeding on the same host species by a disease vector is likely to increase the within-species disease-transmission risk, but to decrease it between species.

An experiment with cattle and reptiles in a stable provides evidence that the species of host selected for the second blood meal in tsetse flies depends on the host encountered for the first blood meal when the between-meal interval is 2 days. This preference disappears when the between-meal interval is extended to 3 days. The energetic advantages of this acquired preference and its importance in trypanosomoses epidemiology are discussed.

Keywords: tsetse flies; trypanosomosis; feeding preference; learning

1. INTRODUCTION

In insects, an acquired feeding preference can overcome variations in the quality and distribution of food resources, as described for honeybees (*Apis mellifera*), other hymenoptera and vectors of diseases, with important epidemiological implications for the latter (Thorpe & Jones 1937; Lewis & Tuminson 1988; Bicker & Hähnlein 1994). For example, mosquitoes tend to return to the same villages, houses, host species and oviposition sites (McCall & Kelly 2002).

The biological vectors of animal and human trypanosomoses in West Africa are tsetse flies of the *palpalis* group (Genus *Glossina*, subgenus *Nemorhina*) living in riparian vegetation (Challier & Gouteux 1980; Bouyer *et al.* 2005b, 2006), that feed on hosts including reptiles, ruminants and humans (Weitz 1963). Within the same tsetse species, between-population differences are observed in the hosts fed on, depending on host availability (de La Rocque *et al.* 2005). Preliminary experiments suggested that tsetse flies might possess a learning capacity (Bouyer *et al.* 2005a); this paper uniquely demonstrates that a tsetse vector's first host encounter can strongly influence host choice on subsequent feeding cycles,

with the magnitude of this effect being diminished by starvation.

2. MATERIAL AND METHODS

On-station experiments were made in a stable (10.4×4.0×2.0 m high), isolated by mosquito netting at CIRDES, Burkina Faso, with cohorts (125 flies per cohort) of teneral male *Glossina palpalis gambiensis* (referred to hereafter as 'flies') drawn from a laboratory population (size approximately 100 000). Flies were marked the day after emergence (with acrylic paint on the pronotum) with different colours according to the cohort and rotations between cohorts. On day 2, separate cohorts were exposed to their first host (no choice situation) consisting of either caged (mesh size 2.5×5.0 cm) reptiles (R) or a tethered bovid (C) placed in the stable before the flies (see table 1 for details of the experimental design): two monitor lizards, *Varanus niloticus* coded V n. 1 (190 cm long, 3 kg) and V n. 2 (100 cm long, 2 kg); a crocodile, *Crocodilus niloticus* coded C. n. (115 cm long, 15 kg); a 5-year-old 134 kg female *Bos Taurus* coded B. t., Baoulé breed; a 4-year-old 155 kg female *Bos indicus* coded B. i. 1, local breed; and finally a 6-year-old 336 kg male *B. indicus* coded B. i. 2, local breed. In four trials of nine, two monitor lizards were put in the same cage with two other lizards to provide a total host bait mass closer to that of one cow. Flies were left for 2 h (between 8 and 12.00 a.m.) and captured before host removal (two persons with protective clothing for 30 min). Engorged flies (average 88 per cohort) were released 2 (seven repetitions, minimal between-meal lag (BML) observed in nature) or 3 days later (two repetitions) with a similar number of teneral flies (no feeding history, eight repetitions) into the same stable but now holding both hosts (R+C, choice situation). Replete flies (average 63 per cohort) were caught for dissection to determine the origin of the blood in the crop. From well-established knowledge of tsetse physiology, the blood meal is evacuated from the crop and anterior midgut within 3 h, thus excluding confusion of blood types between hosts of two successive meals. Thin smears were made of the blood meals and stained (10% Giemsa) for host species determination by microscope examination of erythrocytes: oval and nucleated for reptiles, round and anucleated for cattle.

The analysed response of flies was the proportion π that fed on cattle (choice situation). Our aim was to test the hypothesis that previous experience feeding on a host increases the probability a tsetse will feed on the same species on a second feed. The explanatory variables were (i) first host species (bovid, reptile or none for teneral flies) and (ii) the BML (2 or 3 days). Categories were (i) starvation, (ii) first meal on a bovid and BML of 2 days, (iii) first meal on reptile and BML of 2 days, (iv) first meal on a bovid and BML of 3 days, and (v) first meal on reptile and BML of 3 days. Preliminary analyses showed that the variance of the response was greater than the expected binomial variance. To account for this, a beta-binomial logistic regression model was applied (Griffiths 1973): a within-batch correlation coefficient ϕ was estimated in addition to the coefficients of the fixed effects. Wald tests were used to test linear combinations of the coefficients under various null hypotheses. Statistical analyses were made with R software (R Foundation for Statistical Computing, Vienna; <http://www.R-project.org>) and the R package aod (v. 1.1-10; <http://cran.r-project.org>).

Probabilities $\hat{\pi}$ were fitted for each category of the explanatory variable. To facilitate their interpretation, relative risks (RRs) were computed as follows: $RR_{ij} = \hat{\pi}_i / \hat{\pi}_j$, where $\hat{\pi}_i$ was the fitted probability of a fly choosing a bovid or a reptile for its second blood meal, given its feeding history, and $\hat{\pi}_j$ ($i \neq j$) was the fitted probability to be compared with. Model coefficients were regarded as the realization of a multivariate Gaussian distribution, with the coefficients as the mean, and their variance-covariance matrix as the variance. Ten thousand samples drawn from this distribution were used to compute the corresponding RRs. The empirical 0.025 and 0.975 quantiles of the simulated values were used to compute their 95% confidence intervals.

3. RESULTS

The engorgement rates of teneral flies were similar on reptiles (0.63, s.d. 0.16) and bovids (0.70, s.d. 0.15), and did not increase when both were presented together (0.62, s.d. 0.16). The engorgement rates of already fed flies on both hosts were slightly higher (0.73, s.d. 0.18), but did not change with the origin of the first host nor the BML ($p > 0.05$).

Table 1. Host exposed during the experiments and inter-meal periods (*V. n.*, *Varanus niloticus*; *C. n.*, *Crocodilus niloticus*; *B. i.*, *Bos indicus* and *B. t.*, *Bos Taurus*).

date of first release	13 Apr 2005	19 Oct 2005	25 Nov 2005	8 Dec 2005	14 Feb 2002	18 Jul 2003	4 Jul 2006	2 Apr 2005	18 Apr 2005
reptile (first meal)	<i>V. n.</i> 1	<i>V. n.</i> 1 + <i>V. n.</i> 2	<i>V. n.</i> 1 + <i>V. n.</i> 2	<i>V. n.</i> 1 + <i>V. n.</i> 2	<i>V. n.</i> 1	<i>V. n.</i> 1	<i>V. n.</i> 2	<i>C. n.</i>	<i>V. n.</i> 1 + <i>V. n.</i> 2
bovid (first meal)	<i>B. i.</i> 1	<i>B. t.</i>	<i>B. i.</i> 2	<i>B. i.</i> 2	<i>B. t.</i>	<i>B. t.</i>	<i>B. i.</i> 1	<i>B. i.</i> 1	<i>B. t.</i>
reptile (second meal)	<i>V. n.</i> 1	<i>V. n.</i> 1 + <i>V. n.</i> 2	<i>V. n.</i> 1 + <i>V. n.</i> 2	<i>V. n.</i> 1 + <i>V. n.</i> 2	<i>V. n.</i> 1	<i>V. n.</i> 1	<i>V. n.</i> 1	<i>C. n.</i>	<i>V. n.</i> 1 + <i>V. n.</i> 2
bovid (second meal)	<i>B. i.</i> 1	<i>B. t.</i>	<i>B. i.</i> 2	<i>B. i.</i> 2	<i>B. t.</i>	<i>B. t.</i>	<i>B. i.</i> 2	<i>B. i.</i> 1	<i>B. t.</i>
inter-meal period (days)	2	2	2	2	2	2	2	3	3

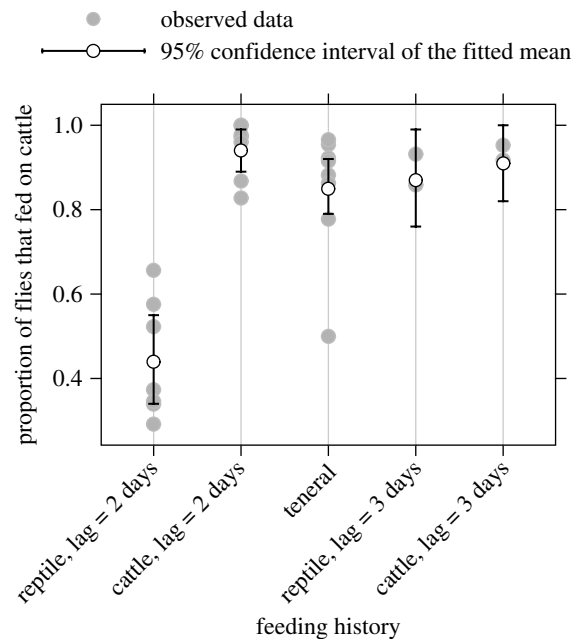


Figure 1. Observed and fitted probabilities (beta-binomial regression model) that the tsetse fly *Glossina palpalis gambiensis* feeds on a bovid given its feeding history (teneral fly, or previous meal on a reptile or bovid with a lag of 2 and 3 days).

The estimated within-batch correlation coefficient was $\hat{\phi} = 0.06$ ($z = 2.85$, $P(>z) = 0.002$), thus confirming the need to use a statistical model accounting for this correlation. Teneral flies preferred to feed on cattle: $\hat{\pi} = 0.85$ (0.79; 0.92) (95% confidence interval), a preference also observed for flies previously fed on cattle at a BML of 2 days ($\hat{\pi} = 0.94$ (0.89; 0.99)). Flies previously fed on reptiles preferred reptiles ($\hat{\pi} = 0.44$ (0.34; 0.55)). The fitted probabilities for the latter were significantly different from the former (d.f. = 1, 20; $P = 0.03$ for cattle and $P = 2 \times 10^{-8}$ for reptiles). Observed data and fitted probabilities are shown (figure 1). When BML was 3 days, the preference for cattle was similar independent of the first meal source and not significantly different from teneral flies (first meal = reptile: d.f. = 1, 20, $P = 0.74$; first meal = cattle, d.f. = 1, 17, $P = 0.33$); model outputs were compatible with a common probability for teneral flies and flies previously fed on cattle or reptiles (d.f. = 2, 20; $P = 0.59$).

RRs are displayed in table 2 for a BML of 2 days (none were different from 1 when the BML was 3 days). For example, for tsetse that had taken their first meal from cattle 2 days earlier, the RR of feeding on cattle versus reptile for their second meal was 15.94, whereas for tsetse that had taken their first meal from cattle 2 days earlier, the RR of feeding on cattle versus reptile for their second meal was 2.1 in comparison with tsetse that had taken their first meal from reptile(s). The value of each RR was compatible with the assumption that the feeding history influences the choice of host for the second blood meal in the expected direction: under these experimental conditions, flies with a first blood meal on cattle preferred cattle over reptiles for their second blood meal while those feeding first on reptiles preferred reptiles for their second blood meal. All RR values but 2 (second column, fourth line in table 2a and

Table 2. (a, b) Relative risks $\widehat{RR}_{i,j} = \hat{\pi}_i/\hat{\pi}_j$ for the tsetse fly *Glossina palpalis gambiensis* of feeding on (a) a bovid or (b) a reptile for its second blood meal ($\hat{\pi}_i$, between-meal lag of 2 days) given its feeding history, with various reference situations ($\hat{\pi}_j$). (Probabilities were estimated with a beta-binomial regression model. For example, for tsetse that had taken their first meal from cattle 2 days earlier, the RR of feeding on cattle versus reptile for their second meal was 15.94, whereas for tsetse that had taken their first meal from reptile(s) 2 days earlier, the RR of feeding on cattle versus reptile for their second meal was 2.1. M, M₂, M₁: blood meal, the index giving its rank in case of successive meals; R: reptile; B: bovid and T: teneral fly.)

$\hat{\pi}_j$	$\hat{\pi}_i$	
	P(M ₂ =B M ₁ =B)	P(M ₂ =B M ₁ =R)
(a)		
P(M ₂ =B M ₁ =B)	—	0.47 (0.36, 0.60)
P(M ₂ =B M ₁ =R)	2.12 (1.67, 2.77)	—
P(M ₂ =R M ₁ =B)	15.94 (6.80, 36.88)	7.53 (3.32, 17.12)
P(M ₂ =R M ₁ =R)	1.69 (1.40, 2.11)	0.80 (0.51, 1.25)
P(M=B T)	1.10 (1.01, 1.22)	0.52 (0.40, 0.66)
	P(M ₂ =R M ₁ =B)	P(M ₂ =R M ₁ =R)
(b)		
P(M ₂ =B M ₁ =B)	0.06 (0.03, 0.15)	0.59 (0.47, 0.71)
P(M ₂ =B M ₁ =R)	0.13 (0.06, 0.30)	1.25 (0.80, 1.94)
P(M ₂ =R M ₁ =B)	—	9.40 (4.22, 21.34)
P(M ₂ =R M ₁ =R)	0.11 (0.05, 0.24)	—
P(M=R T)	0.40 (0.17, 0.96)	3.02 (1.80, 5.06)

second column, second line in table 2b) were significantly different from 1.

4. DISCUSSION

These experiments show how the first host selected by *G. palpalis gambiensis* for a blood meal can influence the host selected for the second meal when the BML is 2 days. This acquired feeding preference seemed to be lost through starvation, but data are limited in terms of replication and other explanations are possible. However, it argues for a strong role of environmental, in addition to genetic, determinants of host choice. The preference of teneral flies for cattle might be related to host size, but specific attraction could also be involved. The behaviour of our laboratory-reared flies may be different from those in the wild. However, earlier observations indicated that *G. palpalis gambiensis* that had fed on goats in captivity still preferred this host after their release in nature (Challier 1973).

High seasonal and geographical variations in the availability of hosts occur in *G. palpalis gambiensis* habitats. To manage host transience, a learning ability would allow flies to focus on available species (McCall & Kelly 2002). This is crucial for tsetse populations that cannot survive feeding-related mortality greater than 3% (Schofield & Torr 2002). Loss of host preference with starvation could be a manifestation of opportunistic feeding behaviour: a fly waiting for cattle at water would be better feeding on a suid or reptile than starve to death.

By reducing the probability of between-species trypanosome transmission, learning probably influences host–parasite coevolution and parasite pathogenicity (Combes 2001), but it is difficult to forecast in which direction: whereas within-cattle trypanosome transmission reduced pathogenicity (Van Den Bossche et al. 2003), species-specific malarial parasites were found to be more virulent than generalists (Garamszegi 2006). Further work is needed, both on fly-feeding behaviour and parasite genetic variability in cattle and other hosts to determine whether host specialization generates higher or lower virulence.

Learning in tsetse flies may also play a role in the epidemiology of sleeping sickness. Selective host choice might increase the basic reproductive rate of the disease and the vectorial capacity of flies (Dye & Hasibeder 1986), and the phenomenon might be amplified by a greater feeding success on morbid hosts (Baylis & Nambiro 1993). Nevertheless, the acquired preference is not exclusive and spatial encroachment between man and animal reservoirs probably favours between-species transmission (Sané et al. 2000).

Learning in tsetse populations may contribute to the biological and epidemiological isolation of sub-populations and consequently restrict gene flow. Genetic clusters occur in close tsetse fly populations (Solano et al. 2000), despite their dispersal capacities (Bouyer et al. 2007).

This work was funded by CIRDES, CIRAD and the Wellcome Trust grant no. 075824. We thank S. Lansina, F. Sanou and B. Cene for their help in manipulating flies and two anonymous referees for their help for improving the manuscript.

REFERENCES

- Baylis, M. & Nambiro, C. O. 1993 The effect of cattle infection by *Trypanosoma congolense* on the attraction, and feeding success, of the tsetse fly *Glossina pallidipes*. *Parasitology* **106**, 357–361.
- Bicker, G. & Hähnlein, I. 1994 Long term habituation of an appetitive reflex in the honey bee. *Neuroreport* **6**, 54–56. (doi:10.1097/00001756-199412300-00015)
- Bouyer, J., Cuisance, D., Messad, S. & Guerin, P. M. 2005a Learning affects host preference in tsetse flies. *Revue Elev. Méd. Vét. Pays Trop.* **58**, 27–29.
- Bouyer, J., Guerrini, L., César, J., de la Rocque, S. & Cuisance, D. 2005b A phyto-sociological analysis of the distribution of riverine tsetse flies in Burkina Faso. *Med. Vét. Entomol.* **19**, 372–378. (doi:10.1111/j.1365-2915.2005.00584.x)
- Bouyer, J., Guerrini, L., Desquesnes, M., de la Rocque, S. & Cuisance, D. 2006 Mapping African animal trypanosomosis risk from the sky. *Vet. Res.* **37**, 633–645. (doi:10.1051/vetres:2006025)
- Bouyer, J., Sibert, A., Desquesnes, M., Cuisance, D. & de La Rocque, S. In press. A model of diffusion of *Glossina palpalis gambiensis* (Diptera: Glossinidae) in Burkina Faso. In *Area-wide control of insect pests. From research to field implementation*, (ed. M. J. B. Vreysen, A. S. Robinson & J. Hendrichs). Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Challier, A. 1973 *Ecologie de Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949 (Diptera-Muscidae) en savane

- d'Afrique occidentale. Mémoires ORSTOM. Paris, France: ORSTOM.
- Challier, A. & Gouteux, J. P. 1980 Ecology and epidemiological importance of *Glossina palpalis* in the Ivory Coast forest zone. *Insect Sci. Appl.* **1**, 77–83.
- Combes, C. 2001 *Parasitism—the ecology and evolution of intimate interactions*. Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- de La Rocque, S., Michel, J. F., Bouyer, J., De Wispelaere, G. & Cuisance, D. 2005 Geographical information systems in parasitology: a review of potential applications using the example of animal trypanosomosis in West Africa. *Parasitologia* **47**, 97–104.
- Dye, C. & Hasibeder, G. 1986 Population dynamics of mosquito-borne disease: effects of flies which bite some people more frequently than others. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* **80**, 69–77. (doi:10.1016/0035-9203(86)90199-9)
- Garamszegi, L. Z. 2006 The evolution of virulence and host specialization in malaria parasites of primates. *Ecol. Lett.* **9**, 933.
- Griffiths, D. A. 1973 Maximum likelihood estimation for the beta-binomial distribution and an application to the household distribution of the total number of cases of disease. *Biometrics* **29**, 637–648. (doi:10.2307/2529131)
- Lewis, W. J. & Tuminson, J. H. 1988 Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp. *Nature* **331**, 257–259. (doi:10.1038/331257a0)
- McCall, P. J. & Kelly, D. W. 2002 Learning and memory in disease vectors. *Trends Parasitol.* **18**, 429–433. (doi:10.1016/S1471-4922(02)02370-X)
- Sané, B., Laveissiere, C. & Méda, H. A. 2000 Diversité du régime alimentaire de *Glossina palpalis palpalis* en zone forestière de Côte d'Ivoire: relation avec la prévalence de la trypanosomiase humaine africaine. *Trop. Med. Int. Health* **5**, 73–78. (doi:10.1046/j.1365-3156.2000.00488.x)
- Schofield, S. & Torr, S. J. 2002 A comparison of the feeding behaviour of tsetse and stable flies. *Med. Vet. Entomol.* **16**, 177–185. (doi:10.1046/j.1365-2915.2002.00361.x)
- Solano, P., de La Rocque, S., de Mééus, T., Cuny, G., Duvallet, G. & Cuisance, D. 2000 Microsatellite DNA markers reveal genetic differentiation among populations of *Glossina palpalis gambiensis* in the agropastoral zone of Sideradougou, Burkina Faso. *Insect Mol. Biol.* **9**, 433–439. (doi:10.1046/j.1365-2583.2000.00205.x)
- Thorpe, W. H. & Jones, F. G. W. 1937 Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. R. Soc. B* **124**, 56–81.
- Van Den Bossche, P., De Deken, R. & Geerts, S. 2003 Trypanosomiasis in southern Africa. Old challenges—new threats. *Newslett. Int. Control Pathogenic Trypanosomes Vectors* **7**, 11–13.
- Weitz, B. 1963 The feeding habits of *Glossina*. *Bull. World Health Org.* **28**, 711–729.

Le travail présenté ici avait pour but de tester en conditions expérimentales l'hypothèse selon laquelle le premier hôte exploité par une glossine influence ses choix trophiques ultérieurs. Des cohortes de *G. p. gambiensis* ont donc été exposées à un choix entre un reptile et un bovin en étable sous moustiquaire après avoir été exposées à un des deux hôtes (fig. 41). Une cohorte de glossines ténérales était lâchée en même temps, et permettait d'évaluer l'attractivité respective des deux hôtes dans ces conditions artificielles. Alors que la vache était préférée par les glossines ténérales, probablement en raison de sa taille dans le confinement de l'étable, les glossines déjà nourries ont montré une déviation significative de leurs préférences en faveur du premier hôte rencontré lorsque l'intervalle entre les deux repas était de 2 jours. Cet effet était annulé par la faim lorsque le choix était proposé 3 jours après le premier repas.

Ce comportement d'apprentissage trophique a un intérêt évident pour une espèce capable d'exploiter différents milieux et une grande gamme d'hôtes : chaque génération est alors parfaitement adaptée aux ressources disponibles, qui varient dans le temps (saisons) et dans l'espace (anthropisation des milieux) (McCall and Kelly 2002).

Cet apprentissage a de nombreuses conséquences épidémiologiques potentielles. La définition actuelle de la capacité vectorielle repose sur un choix stochastique de l'hôte par le vecteur, en fonction de préférences trophiques innées. On constate ici qu'il n'en est rien. De plus, d'autres études ont montré un succès alimentaire plus important des glossines sur des hôtes infectés par les trypanosomes (Baylis and Nambiro 1993). Ces comportements pourraient donc conduire à une augmentation de la capacité vectorielle intra-spécifique, au détriment de la transmission du parasite entre espèces hôtes, qui pourrait être associée à une diminution de la pathogénicité du parasite chez cet hôte et à une augmentation de sa pathogénicité pour les autres espèces hôtes (Combes 1995). En Afrique de l'Est, il a été montré que les parasites circulant principalement entre bovins sont moins pathogènes pour ces derniers que ceux qu'ils capturent au niveau des zones de contact avec la faune sauvage (Van Den Bossche et al. 2003). Au Burkina Faso, bien que cela ne soit pas démontré, cet état de fait est bien connu des éleveurs fréquentant les forêts classées (qui leur sont pourtant interdites...), comme la forêt de Diéfoula, à la frontière avec la Côte d'Ivoire. Dans le cas d'une zoonose comme la Maladie du Sommeil à *T. brucei gambiense*, parasite qui a été retrouvé chez de nombreuses espèces animales (Guedegbe et al. 1992; Truc et al. 1997; Herder et al. 2002), et dont le maintien serait impossible sans réservoir animal (Rogers 1988), ce comportement pourrait favoriser une circulation silencieuse au niveau de la faune sauvage ou des porcs, et sa transmission occasionnelle au compartiment humain, par une « erreur » du vecteur, favorisée par le recouvrement spatial des lieux d'élevage, d'abreuvement ou tout simplement d'activité (Mehlitz 1986; Sané et al. 2000b, a; Courtin et al. 2005; Courtin et al. 2006). Cela entraînerait la réapparition stochastique de foyers anciens qui font encore parfois douter du rôle du compartiment animal comme réservoir pendant les phases actives de la maladie (Noireau et al. 1986; Noireau et al. 1991) et pourrait expliquer que les porcs soient tantôt considérés comme réservoir, tantôt comme écran (Authié et al. 1991). De plus, l'auteur présente cet apprentissage comme une hypothèse explicative supplémentaire de la concentration familiale des cas de maladie du sommeil ou « effet de case » (Gouteux et al. 1988). Il est probable que *G. palpalis*, qui maîtrise son environnement spatial, ou ambit, soit capable de retourner sur un site où elle a obtenu un succès alimentaire et recherche préférentiellement le premier hôte piqué, l'homme, augmentant la probabilité pour la famille de celui-ci, qui partage son espace de vie, d'être piquée par un vecteur infectant. Nous rappellerons que la notion d'ambit repose sur une mémoire topographique dont beaucoup d'insectes se montrent capables. Le sphex à ailes jaunes (*Sphex flavipennis*) est capable de

creuser un terrier à plusieurs loges, dont chaque loge contiendra 3 à 4 grillons qu'ils sera capable d'aller chercher successivement sur un site de chasse et de ramener à son logi, qu'il construit généralement au niveau du site de reproduction où il est né (Fabre 1879). Le sphex languedocien (*Sphex occitanica*), lui, tue des proies trop grosses pour les transporter à grande distance (des éphippigères) : il va donc abandonner sa proie paralysée là où il l'a chassée pour aller construire un nid le plus près possible et faire de nombreux allers-retours entre ce dernier et sa proie (Fabre 1879). Pour résumer le sentiment de Fabre sur ces hyménoptères chasseurs, reprenons intégralement un passage : « Que la guêpe regagne son nid et l'abeille sa ruche, il n'y a rien qui m'étonne : le nid, la ruche, sont des domiciles permanents, dont les voies sont connues par longue pratique ; mais l'Ammophile, pour revenir à son terrier après une si longue absence, n'a rien de ce que pourrait donner l'habitude des lieux. Son puits est un point qu'elle a visité hier, peut-être pour la première fois et qu'il faut retrouver aujourd'hui, lorsque l'insecte est totalement désorienté et de plus embarrassé d'un lourd gibier. Ce petit exploit de mémoire topographique s'accomplit néanmoins, parfois avec une précision dont je restais émerveillé ». Ces exemples, mais il en existe beaucoup d'autres, démontrent une mémoire topographique autrement plus importante que celle qui serait nécessaire aux tsé-tsé pour retrouver un homme ou un bosquet favorable. Nous pensons que ces deux types de mémoires (trophique et topographique) sont autant d'éléments permettant aux glossines de s'adapter à leur environnement dans chaque site et à chaque génération et qu'ils sont en partie responsables de la baisse significative de mortalité quotidienne observée après une semaine de vie (Rogers and Randolph 1985), quand la mouche connaît son milieu. Ces comportements sont particulièrement utiles dans des écosystèmes fragmentés, où la disponibilité des différents hôtes est très variable dans l'espace.

La base d'un tel apprentissage (stimuli olfactifs, visuels, repérage spatial...) est actuellement à l'étude : elle pourrait permettre de mieux cibler les comportements par rapport aux situations à risque et d'adapter l'utilisation de l'espace pour réduire au maximum le risque de transmission inter-espèce, en limitant le risque de confusion chez les glossines. Ainsi, élever les porcs en claustration à une certaine distance des habitations est certainement moins risqué que de les élever dans la cour familiale et de partager les points d'eau avec eux. Les résultats des expériences en cours, qui visent à distinguer un apprentissage purement olfactif, visuel ou spatial laissent penser que l'olfaction a un rôle prépondérant. Ce comportement sera également recherché chez d'autres espèces de glossines qui exploitent une gamme d'hôtes trop proches pour pouvoir distinguer l'origine du repas de sang par la seule et trop restrictive étude morphologique de leurs hématies (technique utilisée ici), et qui fera donc appel à la technique des hétéroduplex (Njiokou *et al.* 2002; Njiokou *et al.* 2004).



Fig. 41. Etable sous moustiquaire (en haut à gauche) utilisée pour l'exposition des glossines à différents hôtes : bovin baoulé femelle adulte (*Bos taurus*), crocodile (*Osteolaemus tetraspis*) et varan (*Varanus niloticus*).

En conclusion de cette section (4. 5.), nous retiendrons que :

- le tropisme d'attaque des glossines a été exploité pour développer une nouvelle technique de lutte contre ces dernières, le traitement ciblé des extrémités des pattes du bétail par pédiluve insecticide, traitement permettant une lutte intégrée contre les principaux vecteurs des zones sub-humides d'Afrique de l'Ouest ;
- les comportements de défense de l'hôte pourraient conditionner ce tropisme d'attaque, mais aussi jouer sur les préférences trophiques des tsé-tsé ;
- les glossines démontrent une capacité d'apprentissage trophique, c.a.d qu'elles recherchent préférentiellement un hôte déjà rencontré, ce qui leur confère une grande adaptabilité aux variations de disponibilité des différentes espèces hôte, particulièrement importantes dans ces écosystèmes fragmentés ;
- les mécanismes de ce comportement d'apprentissage et ses conséquences sur l'épidémiologie des trypanosomoses Africaines devront être étudiés afin de cibler les comportements favorisant le passage d'une espèce hôte à l'autre, dans l'espoir de les réduire pour lutter contre la transmission des trypanosomoses animales de la faune sauvage à la faune domestique et celle de la trypanosomose humaine du réservoir animal à l'homme.

5. Conclusions et perspectives

5.1. Impact de la fragmentation des paysages

La fragmentation des paysages entraîne une distribution agrégée et hétérogène des glossines qui va de pair avec un risque de transmission hétérogène. Bien que les facteurs macro-climatiques aient un rôle majeur sur leur distribution, la structure de la galerie, qui crée un microclimat particulier, doit être prise en compte pour prédire leurs densités, mais aussi pour comprendre la structure de leurs populations.

L'étude de la relation entre glossines et plantes a permis de mettre en évidence un lien entre Densité Apprête par Piège (DAP) et type de cordon ripicole (y compris niveau de dégradation) aboutissant à spatialiser le risque trypanosomien à partir de deux composantes de la densité vectorielle, la densité relative des vecteurs par hôte et le taux de vecteurs infectants. Ces variables ont été reliées à des données environnementales mesurées par télédétection à travers une approche paysagère.

La classification du risque de transmission cyclique pourrait être améliorée par l'intégration des préférences trophiques et de la durée de vie des vecteurs dans chaque paysage. Ces composantes sont plus coûteuses en temps et en argent. Leur prise en compte sera réalisée dans le cadre des études longitudinales du projet Wellcome trust « Fragfly » afin de comparer l'indice de risque utilisé, le nombre de glossines infectantes par piège et par jour, à la capacité vectorielle.

La transmission mécanique a un impact irrégulier et difficile à prévoir, impact qui ne peut être mesuré que par un suivi longitudinal dans des zones où la transmission cyclique est quantifiée. Là encore, des variations climatiques annuelles ou propres à l'hôte peuvent être à l'origine - ou pas - d'une augmentation brutale, sous forme épidémique, de la transmission mécanique, une année donnée et pas la suivante. Le rôle important de *T. vivax* dans le bassin du Mouhoun nous impose cependant de ne pas négliger cette composante. En créant un risque de transmission cyclique variable, la fragmentation des paysages favorise en effet l'apparition d'épizooties dans les zones où les glossines sont rares, par transfert des parasites par les troupeaux transhumants depuis les zones où elles sont encore abondantes, comme les zones conservées ou leurs lisières.

La classification du risque présentée dans ce document a été utilisée dans le cadre du Projet PAEOB (Projet d'appui à l'élevage dans l'Ouest du Burkina), pour la sélection des sites d'intervention prioritaires contre les Trypanosomoses Animales Africaines (TAA). Il est intéressant de constater que les études morphométriques vont dans le sens de la caractérisation phytosociologique des cordons, les populations vivant dans un même type de cordon se ressemblant plus que celles qui vivent dans des écotypes différents, même si elles sont localisées à des distances similaires. La nature de la galerie influence donc de nombreux paramètres, comprenant la densité des glossines, la compétition entre espèces, les capacités de dispersion et la morphologie des adultes.

La comparaison des résultats de morphométrie et de génétique des populations a été réalisée dans un espace bien connu (caractérisé par télédétection et phytosociologie), où les modèles de dispersion prévoient une absence de passage de glossines d'une population à l'autre. Ces approches sont différentes à beaucoup d'égards, la première étant en partie

conditionnée par les variables environnementales (ainsi, il est écologiquement évident que les populations 2 à 3 sont en contact génétique alors qu'elles sont très différentes morphologiquement), alors que la seconde dépend de l'histoire des populations et ne reflète pas une situation instantanée (ainsi, la séparation spatiale actuelle de la population 1 n'a pas encore induit de différenciation importante).

Afin d'affiner la compréhension des relations entre ces informations, d'autres populations en situation intermédiaire devront être échantillonnées et une étude diachronique de la fragmentation devra être réalisée afin de permettre de dater l'apparition des barrières physiques à la dispersion. Il sera alors peut-être possible de combiner un modèle de dynamique des populations intégrant la dispersion à ces données environnementales, pour calculer le nombre de générations de glossines depuis l'apparition des restrictions de flux de gènes.

Dans la situation actuelle, aucun isolement génétique n'a pu être objectivé à l'intérieur du bassin du Mouhoun, ce qui a une conséquence importante pour la campagne d'éradication qui est en cours dans le cadre de la Campagne Pan-Africaine d'éradication des tsé-tsé et des trypanosomes (PATTEC) : cette population devra être affrontée séquentiellement sur l'ensemble du bassin mais l'utilisation d'une approche « area-wide », qui signifie que l'ensemble de la population soit attaquée en même temps, nous semble difficile pour le moment, dans la mesure où les limites de cette population ne sont pas connues.

Il est possible d'utiliser les barrières physiques à la dispersion pour implanter des barrières d'écrans ou de pièges plus efficaces. Encore faut-il que ces barrières existent et puissent être identifiées. La fragmentation d'origine anthropique crée ces barrières physiques « naturellement » et durablement mais il est important de continuer à étudier leur impact sur la structure des métapopulations de tsé-tsé par les méthodes présentées ici, qu'elles soient directes (modèles de dispersion) ou indirectes (génétique et morphométrie) afin de les utiliser pour créer des sous-unités plus vulnérables individuellement : le bassin de Mouhoun représente plus de 100 000 km² qu'il semble impossible de traiter en un seul bloc, d'autant qu'il est soumis à des pressions permanentes de ré-invasion de la part des populations des bassins adjacents, comme le Niger ou la Comoé.

L'étude des communications entre bassins a été initiée dans le cadre d'un projet de recherche financé par l'AIEA (Agence Internationale de l'Energie Atomique) entre deux affluents du Mouhoun et de la Comoé séparés par seulement quelques kilomètres de savane boisée. Mais ce travail n'a qu'une valeur démonstrative : seule l'identification de l'ensemble des points de contacts entre le bassin du Mouhoun, la classification supervisée de ces zones et un échantillonnage stratifié de tous ces points, basé sur la distance entre affluents et le type de formation végétale les séparant, pourraient permettre de comprendre comment fonctionnent et communiquent les métapopulations du Mouhoun et les autres. Cette étape de compréhension nous semble indispensable si les résultats de la lutte visent bien la libération durable de cette région.

5.2. Ethologie des glossines : quels résultats ?

L'éthologie des glossines a permis de mettre en évidence une nouvelle technique de lutte, déjà adoptée par deux projets de développement au Burkina Faso, pour lutter contre les principaux vecteurs des zones sub-humides, le Projet Appui au renforcement institutionnel des organisations professionnelles d'éleveurs modernes (ARIOPE) et Projet d'Appui à l'Élevage dans l'Ouest du Burkina Faso (PAEOB). L'analyse des données du suivi

longitudinal financé par CEVA-santé animale permettra de mesurer l'impact du pédiluve sur l'incidence des trypanosomoses et la productivité des troupeaux suivis (comparaison des croissances pondérales). Il est nécessaire de poursuivre la vulgarisation de cette technique complexe d'utilisation (dosage de l'insecticide, gestion communautaire), en relation avec les services compétents.

Une étude de perception des éleveurs et de mesure de l'impact socio-économique de cette invention, en passe de devenir une innovation, est en cours. Elle a déjà montré que les éleveurs ont été capables de modifier la technique (fréquence d'utilisation, largeur du bac, cible) pour l'adapter à leurs besoins (pressions vectorielles variables dans le temps et l'espace, vaches métis, stomoxes). Cependant, l'approvisionnement en insecticides de qualité, le maintien d'une concentration adéquate d'insecticides et la gestion communautaire d'un service sont autant de défis à relever par les éleveurs. A Bobo, l'UEPL (Union des Eleveurs Producteurs de Lait du Houet) a conclu un accord avec la SAPHYTO (entreprise locale productrice d'insecticides) pour s'approvisionner en insecticide de qualité en quantité importante, et offre ce service à ses coopératives membres. Espérons que de tels exemples seront durables et contagieux et permettront d'améliorer la production de viande et de lait en région péri-urbaine, où de nombreuses conditions sont favorables à l'installation de cette technique (sédentarisation des éleveurs, absence de faune sauvage et densité de bovins importante, populations de glossines petites et fragmentées).

En réduisant les coûts de traitement à moins de 75 FCFA (0,11 Euros) par an et par animal, et les temps de traitement de plus de 90%, nous espérons contribuer à l'amélioration des conditions de vie des éleveurs au Burkina Faso. Cette technologie développée par Frédéric Stachurski en collaboration avec le CIRDES nous semble être un exemple parfait de recherche internationale en agronomie pour le développement.

Enfin, l'existence d'un apprentissage chez les glossines ouvre de nombreuses perspectives de recherche en neurophysiologie des vecteurs mais également en terme d'épidémiologie et de contrôle des trypanosomoses animales et humaine. La recherche des stimuli à la base de cet apprentissage (olfaction, vision, repérage spatial) pourrait permettre de développer des techniques de lutte contre une zoonose comme la maladie du sommeil, par une « simple » modification des pratiques d'élevage et d'utilisation de l'espace ou contre les trypanosomoses animales, par une gestion modifiée des zones périphériques aux aires protégées, où des souches particulièrement virulentes passent de la faune sauvage au bétail. Ce comportement d'apprentissage trophique devrait également être recherché chez d'autres vecteurs de zoonoses comme les leishmanioses (phlébotomes) ou les arboviroses (Fièvre de la vallée du Rift, West Nile) car son rôle dans la transmission des parasites entre compartiments épidémiologiques est fondamental, remettant en cause l'ensemble des modèles épidémiologiques actuellement utilisés, qui sont basés sur une préférence trophique constante au cours de la vie de l'insecte. Quand on sait qu'un papillon ou une abeille apprend, pourquoi pas une mouche ?

5.3. La modélisation au service du naturaliste

Ce travail repose sur l'utilisation de nombreux modèles mathématiques et statistiques qui sont bien-sûrs partiellement vrais puisque trop simplificateur par rapport à la complexité du réel. Comme les outils moléculaires (Duvallat *et al.* 1999), il faut les utiliser avec prudence et s'assurer qu'il y a une explication écologique aux résultats obtenus. Il convient de relativiser l'importance de l'approche mathématique, qui est toujours séduisante, mais encore

loin de tout expliciter : mettre la nature en équation est très difficile, et les glossines ont une écologie très complexe, dont une grande partie reste encore à découvrir. Cependant, nous avons vu que la modélisation permet parfois d'extrapoler les conséquences de phénomènes simples et de se poser d'autres questions : l'auteur prévoit de poursuivre l'apprentissage de cet outil indispensable à l'écologiste moderne.

Si ce travail représente une évolution de l'entomologie traditionnelle vers l'entomologie "mathématique", il repose sur une approche naturaliste basée sur une connaissance solide du terrain d'étude, qui a vu passer de nombreux glossinologues dont la mémoire du personnel du CIRDES est le témoignage. La recherche de terrain, qui représente la vérité épidémiologique, doit rester au cœur des travaux de l'écologiste et les outils de laboratoires, qui en sont complémentaires et indispensables, doivent être maîtrisés et utilisés en connaissance de cause. Le nouveau défi est le changement très rapide des paysages, associé à une évolution rapide des situations à risques. Les outils modernes d'évaluation rapide de ces changements sont alors indispensables pour remplacer un travail de terrain qui ne pourrait être réalisé à l'échelle spatiale traitée ici, mais rien ne remplace le "clinicien des milieux naturels" (Dominique Cuisance, com. pers.). Il est le point de départ du diagnostic des énigmes, des problèmes, des hypothèses et il est le point de retour et le synthétiseur des éclaircissements obtenus par d'autres (généticiens, physiologistes, géographes,...). Comme « l'œil de l'homme sur un graphique est le plus puissant des tests statistiques » (D. Chessel, com. pers.), l'œil du naturaliste sur le terrain est la plus puissante des analyses écologiques, et les modèles ne seront jamais qu'un moyen de tenter de l'approcher et de l'extrapoler à d'autres échelles.

Toutes les recherches présentées ici, peut-être d'apparence fragmentaires, sont les pièces d'un même puzzle dont nous ignorons encore les contours : celui de l'écologie des glossines. A chaque fois qu'on aura l'impression d'en avoir fait un bon morceau (en général après avoir passé un peu trop de temps devant un ordinateur), une visite de terrain sur un nouveau site nous en révélera l'insignifiance...

6. Références

- Aron, J. L. and R. M. May. 1982.** Population dynamics of malaria. pp. 139-179. In R. M. Anderson. Population dynamics of infectious diseases. Chapman and Hall, London.
- Aubreville, A. 1950.** Flore forestière soudano-guinéenne. Société d'Editions Géographiques Maritimes et Coloniales, Paris. 525 p.
- Authié, E. 1993.** Contribution à l'étude des mécanismes immunologiques impliqués dans la trypanotolérance des taurins d'Afrique: *thèse de sciences*. Université de sciences de Bordeaux, Bordeaux.
- Authié, E. 1994.** Bovine trypanosomiasis and trypanotolerance: a role for "congopain"? *Parasitology Today* 10: 360-364.
- Authié, E., A. Boulange, D. Muteti, G. Lalmanach, F. Gauthier and A. J. Musoke. 2001.** Immunisation of cattle with cysteine proteinases of *Trypanosoma congolense*: targeting the disease rather than the parasite. *International Journal for Parasitology* 31(13): 1429-1433.
- Authié, E., D. Cuisance, P. Force-Barge, J. L. Frézil, J. P. Gouteux, J. Jannin, J. Lancien, C. Laveissière, J. L. Lemesre, F. Mathieu-Daudé, S. Nitcheman, F. Noireau, L. Penchenier, M. Tibayrenc and P. Truc. 1991.** Some new prospects in epidemiology and fight against Human African Trypanosomiasis. *Research and Reviews in Parasitology* 51: 29-46.
- Authié, E., G. Duvallet, C. Robertson and D. J. Williams. 1993.** Antibody responses to a 33 kDa cysteine protease of *Trypanosoma congolense*: relationship to "trypanotolerance" in cattle. *Parasite Immunology* 15(8): 465-474.
- Balenghien, T. 2002.** Lutte anti-vectorielle ciblée dans le contrôle de la trypanosomose : l'exemple de Sidéradougou. Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, Toulouse.
- Bauer, B., S. Amsler-Delafosse, I. Kaboré and M. Kamuanga. 1999.** Improvement of cattle productivity through rapid alleviation of African Trypanosomiasis by integrated disease management practices in the Agropastoral zone of Yalé, Burkina Faso. *Tropical Animal Health and Production* 31: 89-102.
- Bauer, B., J. Petrich-Bauer, I. Kaboré, B. Kourouma, M. Mattausch, J. Some and I. Tamboura (1988)** *Epidemiological survey in the pastoral zone of Sidéradougou, Burkina Faso*. Proceedings of the International Symposium on Modern Insect Control : nuclear Techniques and Biotechnology, Vienna, IAEA-SM-301/44.
- Baylis, M. and C. O. Nambiro. 1993.** The effect of cattle infection by *Trypanosoma congolense* on the attraction, and feeding success, of the tsetse fly *Glossina pallidipes*. *Parasitology* 106(4): 357-361.
- Baylis, M. and P. Stevenson. 1998.** Trypanosomiasis and tsetse control with insecticidal pour-ons : fact and fiction ? *Parasitology Today* 14(2): 77-82.
- Bicker, G. and I. Hähnlein. 1994.** Long term habituation of an appetitive reflex in the honey bee. *Neuroreport* 6: 54-56.
- Blondel, J. 1995.** Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Masson, Paris. 297 p.

- Boakye, D. A., J. Tang, P. Truc, A. Merriweather and T. R. Unnasch. 1999.** Identification of bloodmeals in haematophagous Diptera by cytochrome B heteroduplex analysis. *Medical and Veterinary Entomology* 13: 282-287.
- Bouyer, J. 2002.** Etude de la distribution des glossines dans un bassin en transformation : cas du Mouhoun au Burkina Faso. Université Montpellier II - Sciences et techniques du Languedoc -, Montpellier.
- Bouyer, J. and Z. Bengaly. 2006.** Evaluation de la situation entomologique et épidémiologique en vue de l'élaboration d'un plan de lutte contre les trypanosomoses animales et leur vecteur dans la zone d'intervention du PAEOB. CIRDES/CIRAD, Bobo Dioulasso, Burkina Faso.
- Bouyer, J., I. Kaboré, F. Stachurski and M. Desquesnes. 2005a.** Le piégeage des insectes vecteurs. Santé animale en Afrique de l'Ouest, Recommandations Techniques, CIRDES/CIRAD 20.
- Bouyer, J., I. Kaboré, F. Stachurski and M. Desquesnes. 2005b.** Traitement épicutané du bétail. Santé animale en Afrique de l'Ouest, Recommandations Techniques, CIRDES/CIRAD 8.
- Braun, G. and G. Bicker. 1992.** Habituation of an appetitive reflex in the honey bee. *Journal of Neurophysiology* 67(3).
- Bursell, E. 1960.** The measurement of size in tsetse flies (*Glossina*). *Bulletin of Entomological Research* 51(1): 33-37.
- Bursell, E. 1984a.** Effects of host odour on the behaviour of tsetse. *Insect Science and its Application* 5: 345-349.
- Bursell, E. 1984b.** Observations on the orientation of tsetse flies (*Glossina pallidipes*) to wind-borne odours. *Physiological Entomology* 9: 133-137.
- Buxton, P. A. 1955.** The Natural History of Tsetse Flies. An Account of the Biology of the Genus *Glossina* (Diptera). Lewis H.K. & Co Ltd, London. 816 p.
- Camara, M., H. Harling Caro-Riaño, S. Ravel, J.-P. Dujardin, J.-P. Hervouet, T. de Meeüs, M. S. Kagbadouno, J. Bouyer and P. Solano. 2006.** Genetic and morphometric evidence for isolation of a tsetse (Diptera: Glossinidae) population (Loos islands, Guinea). *Journal of Medical Entomology* 43(5): 853 - 860.
- Céné, B., W. Yoni, J. Bouyer, M. Desquesnes and I. Kaboré. 2005.** L'imprégnation d'écrans à l'insecticide. Santé animale en Afrique de l'Ouest, Recommandations Techniques, CIRDES/CIRAD 22.
- Challier, A. 1973.** Ecologie de *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949 (Diptera-Muscidae) en savane d'Afrique occidentale. ORSTOM, Paris, France. 274 p.
- Challier, A. 1982.** The ecology of tsetse (*Glossina* spp.)(Diptera, Glossinidae) : a review. *Insect Science and its Application* 3(2/3): 97-143.
- Challier, A., M. Eyraud, A. Lafaye and C. Laveissiere. 1977.** Amélioration du rendement du piège biconique pour glossines (Diptera : Glossinidae) par l'emploi d'un cône inférieur bleu. *Cahiers de l'ORSTOM, Série Entomologie médicale et Parasitologie* XV: 283-286.
- Challier, A. and J. P. Gouteux. 1980.** Ecology and epidemiological importance of *Glossina palpalis* in the Ivory Coast forest zone. *Insect Science and its Application* 1: 77-83.

- Challier, A., J. P. Gouteux and M. Coosemans. 1983.** La limite géographique entre les sous-espèces de *Glossina palpalis palpalis* (Rob.-Desv.) et *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplanck en Afrique occidentale. Cahiers O.R.S.T.O.M., série Entomologie médicale et Parasitologie 12(4): 207-220.
- Challier, A. and C. Laveissière. 1973.** Un nouveau piège pour la capture des glossines (*Glossina*: Diptera, Muscidae): description et essais sur le terrain. Cahier O.R.S.T.O.M., série Entomologie médicale et Parasitologie 10(4): 251-262.
- Combes, C. 1995.** Interactions durables, Ecologie et évolution du parasitisme. Masson, Paris. 524 p.
- Courtin, F., S. Dupont, D. G. Zeze, V. Jamonneau, B. Sané, B. Coulibaly, G. Cuny and P. Solano. 2005.** Trypanosomose Humaine Africaine: transmission urbaine dans le foyer de Bonon (Côte d'Ivoire). Tropical Medicine and International Health 4: 340-346.
- Courtin, F., V. Jamonneau, E. Oke, B. Coulibaly, J. Oswald, S. Dupont, G. Cuny, J. P. Doumenge and P. Solano. 2006.** Towards understanding the presence/absence of Human African Trypanosomosis in a focus of Cote d'Ivoire: a spatial analysis of the pathogenic system. International Journal of Health Geographics in press.
- Cuisance, D. 1989.** Le piégeage des tsé-tsé. Cirad, Montpellier. 172 p.
- Cuisance, D. (1992)** *Trypanosomose : justifications pour le contrôle ou l'éradication.* Réunion d'un groupe d'experts sur les aspects écologiques et techniques du Programme de Lutte contre la Trypanosomiase Animale Africaine et de mise en valeur des zones en cause, Harare (Zimbabwe), FAO.
- Cuisance, D. 2001.** Cours de certificat d'études approfondies vétérinaires en Pathologies tropicales sur les glossines et les trypanosomoses. CIRAD-EMVT, Montpellier, France. 102 p.
- Cuisance, D., J. Février, J. Dejardin and J. Filledier. 1985.** Dispersion linéaire de *Glossina palpalis gambiensis* et *G. tachinoides* dans une galerie forestière en zone soudano-guinéenne (Burkina Faso). Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux 38(2): 153-172.
- Cuisance, D., J. Février, J. Filledier and J. Dejardin. 1983.** Etude sur le pouvoir de dispersion des glossines. CRTA/IEMVT/OMS, Bobo-Dioulasso.
- Cuisance, D. and J. Itard. 1973.** Lâchers de mâles strériles de *Glossina tachinoides* West. dans un gîte naturel de faible densité (Bas-Logone, Cameroun). Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux 26(4): 405-422.
- Cuisance, D., J. Itard, M. Desquesnes, J. L. Frézil and S. de La Rocque. 2003a.** Trypanosomoses, Epidémiologie. pp. 1627-1650. In Editions Tec et Doc / Editions médicales internationales. Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail. Europe et Régions chaudes. Lavoisier, Londres - Paris - New York.
- Cuisance, D., J. Itard, P. Solano, M. Desquesnes, J. L. Frézil and E. Authié. 2003b.** Trypanosomoses. Méthodes de lutte. pp. 139-165. In Editions Tec et Doc and Editions Médicales internationales. Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail. Europe et Régions chaudes. Lavoisier, Paris, France.
- Cuisance, D. and H. Politzar. 1975.** Recherche de gîtes d'expérience : suite de la prospection sur la Volta noire. CIRDES, Bobo Dioulasso.

- Cuisance, D. and H. Politzar. 1983.** Etude de l'efficacité contre *Glossina palpalis gambiensis* et *Glossina tachinoides* de barrières constituées d'écrans ou de pièges biconiques imprégnés de DDT, de Deltaméthrine ou de Dieldrine. *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux* 36: 159-168.
- Cuisance, D., H. Politzar, M. Clair, E. Sellin and Y. Taze. 1978.** Impact des lâchers de mâles stériles sur les niveaux de deux populations sauvages de *Glossina palpalis gambiensis* en Haute Volta (sources de la Volta Noire). *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux* 31(3): 315-328.
- Cuisance, D., H. Politzar, M. Clair, E. Sellin, Y. Taze, G. Bourdoiseau and J. Fevrier (1979)** *La lutte contre Glossina palpalis gambiensis Vanderplank par lâchers de mâles stériles en Haute Volta.* Colloque int. sur l'emploi des isotopes dans l'étude et la destruction des vecteurs des maladies animales, Vienne, I.A.E.A.
- Cuisance, D., H. Politzar, P. Merot and I. Tamboura. 1984a.** Les lâchers de mâles irradiés dans la campagne de lutte intégrée contre les glossines dans la zone pastorale de Sidéradougou, Burkina Faso. *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux* 37(4): 449-468.
- Cuisance, D., H. Politzar, I. Tamboura, P. Merot and G. Lamargue. 1984b.** Répartition des glossines dans la zone pastorale d'accueil de Sidéradougou (Haute-Volta). *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux* 37(N° spécial): 99-113.
- Dajoz, R. 2000.** Précis d'écologie, Paris. 615 p.
- Davies, H. 1967.** Les Glossines dans le Nord-Nigeria. Ibadan University Press, Maisons-Alfort. 260 p.
- De Deken, P., P. Van Den Bossche, M. Sangare, C. Gnanvi, J. H. Missanda and J. Van Hees. 1997.** Effect of the life-span of female *Glossina palpalis gambiensis* on the weight and size of its progeny. *Medical and Veterinary Entomology* 11(1): 95-101.
- de La Rocque, S. 1997.** Identification des facteurs discriminants de la présence de glossines dans une zone agro-pastorale du Burkina Faso. Intérêt pour l'évaluation du risque trypanosomien. *Université Montpellier II, Montpellier.*
- de La Rocque, S., X. Augusseau, S. Guillobez, V. Michel, G. De Wispelaere, B. Bauer and D. Cuisance. 2001.** The changing distribution of two riverine tsetse flies over 15 years in an area increasingly occupied by agriculture in Burkina Faso. *Bulletin of Entomological Research* 91(3): 157-166.
- de La Rocque, S., J. F. Michel, J. Bouyer, G. De Wispelaere and D. Cuisance. 2005.** Geographical Information Systems in parasitology: a review of potential applications using the example of animal trypanosomosis in West Africa. *Parassitologia* 47: 97-104.
- de la Rocque, S., J. F. Michel, D. Cuisance, G. De Wispeleare, P. Solano, X. Augusseau, M. Arnaud and S. Guillobez. 2001.** Du satellite au microsatellite. Le risque trypanosomien. Une approche globale pour une décision locale. CIRAD, Montpellier. 151 p.
- De Meeüs, T., K. D. McCoy, F. Prugnolle, C. Chevillon, P. Durand, S. Hurtrez-Boussès and F. Renaud. 2006.** Population genetics and molecular epidemiology or how to "débusquer la bête". *Infection, Genetics and Evolution* in press.
- Desquesnes, M. and A. M. R. Davila. 2002.** Applications of PCR-based tools for detection and identification of animal trypanosomes: a review and perspectives. *Veterinary Parasitology* 109: 213-231.

- Desquesnes, M. and M. L. Dia. 2003a.** Mechanical transmission of *Trypanosoma congolense* in cattle by the African tabanid *Atylotus agrestis*. *Experimental Parasitology* 105(3-4): 226-231.
- Desquesnes, M. and M. L. Dia. 2003b.** Mechanical transmission of *Trypanosoma vivax* in cattle by the African tabanid *Atylotus fuscipes*. *Experimental Parasitology* in press.
- Desquesnes, M. and M. L. Dia. 2003c.** *Trypanosoma vivax*: mechanical transmission in cattle by one of the most common African tabanids, *Atylotus agrestis*. *Experimental Parasitology* 103(1-2): 35-43.
- Desquesnes, M. and M. L. Dia. 2004.** Mechanical transmission of *Trypanosoma vivax* in cattle by the African tabanid *Atylotus fuscipes*. *Veterinary Parasitology* 119(1): 9-19.
- Desquesnes, M., M. L. Dia and J. Bouyer (2004a)** *Demonstration and modelisation of mechanical Transmission of trypanosomes by Tabanids*. 20ème meeting annuel de la Société Brésilienne de Parasitologie, Caxambu, Brésil.
- Desquesnes, M., M. L. Dia, J. Bouyer and M. Fatehi (2004b)** *Mechanical transmission of Trypanosoma vivax and Trypanosoma congolense by common African tabanids Atylotus agrestis and Atylotus fuscipes*. IX European Multicolloquium of Parasitology, Valencia, Spain.
- Dujardin, J. P. and D. Slice. 2006.** Contributions of Morphometrics to Medical Entomology. Chapter 24. pp. in press. In M. Tibayrenc. *Encyclopedia of infectious diseases: Modern methodologies*. Wiley & Sons.
- Duvallet, G., S. de La Rocque, J. M. Reifenberg, P. Solano, T. Lefrancois, J. F. Michel, Z. Bengaly, I. Sidibé, D. Cuisance and G. Cuny. 1999.** Review on the molecular tools for the understanding of the epidemiology of animal trypanosomosis in West Africa. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 94(2): 245-248.
- Dyck, V. A., G. Hendrickx and A. S. Robinson. 2005.** *Sterile insect technique*. Springer, IAEA, Vienna. 787 p.
- Dye, C. 1992.** The analysis of parasite transmission by bloodsucking insects. *Annual Review of Entomology* 1992(37): 1-19.
- Fabre, J. H. 1879.** *Souvenirs entomologiques*. Robert Laffont. 1135 p.
- FOND AFRICAÏN DE DEVELOPPEMENT. 2004.** *Projet Multinational. Création de zones durablement libérées de la mouche Tsé-Tsé et de la Trypanosomiase dans six pays subsahariens. Rapport d'évaluation. Départements de l'Agriculture et du Développement rural (OCAR&ONAR)*.
- Garrett-Jones, C. 1964.** The Human Blood Index of Malaria Vectors in Relation to Epidemiological Assessment. *Bulletin of the World Health Organization* 30: 241-261.
- Gilles, J., J. F. David and G. Duvallet. 2005a.** Effects of temperature on the rate of increase of *Stomoxys calcitrans* and *Stomoxys niger niger* (Diptera: Muscidae) from La Reunion island. *Journal of Medical Entomology* 42(6): 959-965.
- Gilles, J., J. F. David and G. Duvallet. 2005b.** Temperature effects on development and survival of two stable flies, *Stomoxys calcitrans* and *Stomoxys niger niger* (Diptera: muscidae), in La Reunion Island. *Journal of Medical Entomology* 42():(3): 260-265.
- Gooding, R. H. 1997.** Genetic analysis of hybrid sterility in crosses of the tsetse flies *Glossina palpalis palpalis* and *Glossina palpalis gambiensis* (Diptera: Glossinidae). *Canadian Journal of Zoology* 75: 1109-1117.
- Gooding, R. H. and E. S. Krafur. 2005.** Tsetse genetics: Contributions to Biology, Systematics, and Control of Tsetse Flies. *Annual Review of Entomology* 50: 101-123.

- Gooding, R. H., P. Solano and S. Ravel. 2004.** X-chromosome mapping experiments suggest occurrence of cryptic species in the tsetse fly *Glossina palpalis palpalis*. Canadian Journal of Zoology 82: 1902-1909.
- Goudet, J. 1995.** FSTAT (v. 1.2): a computer program to calculate F-statistics. Journal of Heredity 86(6): 485-486.
- Gouteux, J. P., M. Artzrouni and M. Jarry. 2001.** A density-dependant model with reinvasion for estimating tsetse fly populations (Diptera: Glossinidae) through trapping. Bulletin of Entomological Research 91: 177-183.
- Gouteux, J. P. and A. Challier (1979)** Bio-Ecologie de *G. palpalis* s.l. en secteur préforestier. Résultats de la première année d'étude. 19ème Conférence Technique OCCGE, Bobo Dioulasso.
- Gouteux, J. P. and M. Dagnogo. 1985.** Homogénéité morphologique des genitalia mâles de *Glossina palpalis palpalis* (Diptera: Muscidae) en Côte d'Ivoire. Cahier O.R.S.T.O.M, série Entomologie médicale et Parasitologie 23(1): 55-59.
- Gouteux, J. P., M. Jarry and C. Wagner. 1997.** Etude de la structure spatio-temporelle d'un peuplement de *Glossina palpalis*, *G. pallicera* et *G. nigrofusca* (Diptera: Glossinidae) à l'aide de l'analyse triadique en secteur pré-forestier de Côte d'Ivoire. Journal of African Zoology 111(2): 121-136.
- Gouteux, J. P., F. Noireau, J. R. Malonga and J. L. Frezil. 1988.** "Effet de case" et "contamination familiale" dans la maladie du sommeil : essai d'interprétation du phénomène. Exemple de trois foyers congolais. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée 63(5): 315-333.
- Gruvel, J. 1974.** Contribution à l'étude écologique de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850 (Diptera, Muscidae) dans la réserve de Kalamaloué, vallée du Bas-Chari. Université de Paris VI, Paris.
- Gruvel, J. 1975.** Données générales sur l'écologie de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850, dans la réserve de Kalamaloué, vallée du Bas -Chari. Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux 28(1): 27-40.
- Guedegbe, B., A. Verhulst, N. Van Meirvenne, V. S. Pandey and D. A. 1992.** Indications sérologiques de l'existence d'un réservoir sauvage de *Trypanosoma brucei gambiense* dans la Réserve de la Biosphère de la Pendjari en République du Bénin. Annales de la Societe Belge de Medecine Tropicale 72: 113-120.
- Habtewold, T., A. Prior, S. J. Torr and G. Gibson. 2004.** Could insecticide-treated cattle reduce Afrotropical malaria transmission? Effects of deltamethrin-treated Zebu on *Anopheles arabiensis* behaviour and survival in Ethiopia. Medical and Veterinary Entomology 18(4): 408-417.
- Hamadou, S., J. Bouyer, H. Adakal and B. F. 2006.** Lutte contre les tiques et les glossines par pédiluve : perceptions paysannes et impact de la technologie. Projet CORAF/WECARD/CF/ADB1/02/04, transfert de technologies, Bobo Dioulasso.
- Hanski, I. and O. E. Gaggiotti. 2004.** Ecology, genetics and evolution of metapopulations. Elsevier Academic Press, Amsterdam, Boston, Heidelberg, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, San Fransisco, Singapore, Sidney, Tokyo. 696 p.
- Hargrove, J. W. 1981.** Tsetse dispersal reconsidered. Journal of Animal Ecology 50: 351-373.

- Hargrove, J. W. 1988.** Tsetse : the limits to population growth. *Medical and Veterinary Entomology* 2: 203-217.
- Hargrove, J. W. 2000.** A theoretical study of the invasion of cleared areas by tsetse flies (Diptera: Glossinidae). *Bulletin of Entomological Research* 90: 201-209.
- Hargrove, J. W. and K. Lange. 1989.** Tsetse dispersal viewed as a diffusion process. *Transactions of the Zimbabwe Scientific Association* 64(1): 1-8.
- Hargrove, J. W., S. Omolo, J. S. I. Msalilwa and B. Fox. 2000.** Insecticide-treated cattle for tsetse control: the power and the problems. *Medical and Veterinary Entomology* 14: 123-130.
- Hargrove, J. W., S. J. Torr and H. M. Kindness. 2003.** Insecticide-treated cattle against tsetse (Diptera: Glossinidae): what governs success? *Bulletin of Entomological Research* 93(3): 203-217.
- Hendrickx, G., S. de la Rocque and R. C. Mattioli. 2004.** Long-term Tse-tse and Trypanosomiasis management options in West Africa. FAO, Rome. 57 p.
- Herder, S., G. Simo, S. Nkinin and F. Njiokou. 2002.** Identification of trypanosomes in wild animals from Southern Cameroon using the PCR. *Parasite* 9: 345-349.
- Hoare, C. A. 1972.** The trypanosomes of Mammals. A Zoological Monograph. Blackwell, Oxford. 749 p.
- Itard, J. 1986.** Les glossines ou mouches tsé-tsé. IEMVT, Maisons Alfort. 155 p.
- Itard, J. 2000.** Les vecteurs de trypanosomes africains. pp. 774. In C. Chartier, J. Itard, P.C. Morel and P.M. Troncy. *Précis de Parasitologie vétérinaire tropicale*. Tec et Doc.
- Itard, J. and D. Cuisance. 2003.** Vecteurs cycliques des trypanosomoses. pp. 139-165. In Editions Tec et Doc and Editions Médicales internationales. *Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail. Europe et Régions chaudes*. Lavoisier, Paris, France.
- Joshi, P. P., V. R. Shegokar, R. M. Powar, S. Herder, R. Katti, H. R. Salkar, V. S. Dani, A. Bhargava, J. Jannin and P. Truc. 2005.** Human trypanosomiasis caused by *Trypanosoma evansi* in India: the first case. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 73(3): 491-495.
- Kaminsky, R. 1987.** Tsetse ecology in a Liberian rain-forest focus of Gambian sleeping sickness. *Medical and Veterinary Entomology* 1: 257-264.
- Krafsur, E. S. 2002.** Population structure of the tsetse fly *Glossina pallidipes* estimated by allozyme, microsatellite and mitochondrial gene diversities. *Insect Molecular Biology* 11: 37-45.
- Krafsur, E. S. 2003.** Tsetse fly population genetics: an indirect approach to dispersal. *Trends in Parasitology* 19(4): 162-166.
- Krafsur, E. S. and M. A. Endsley. 2002.** Microsatellite diversities and gene flow in the tsetse fly, *Glossina morsitans s.l.* *Medical and Veterinary Entomology* 16: 292-300.
- Küpper, W. 1978-1980.** Jahres und Abschlussbericht. Tsetse prospection OberVolta.1978-1980. Bobo Dioulasso.
- Larsen, T. B. 1992.** Migration of *Catopsilia florella* in Botswana (Lepidoptera: Pieridae). *Tropical Lepidoptera* 3: 2-11.
- Laveissière, C. 1978a.** Ecologie de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850, en savane humide d'Afrique de l'Ouest. IV. Répartition des gîtes à pupe. *Cahiers O.R.S.T.O.M., série Entomologie médicale et Parasitologie* 15: 339-346.

- Laveissière, C. 1978b.** Ecologie de *Glossina tachinoides*, Westwood, 1850, en savane humide d'Afrique de l'Ouest. Age de la glossine à son premier repas. Cahiers O.R.S.T.O.M., série Entomologie médicale et Parasitologie 16(2): 181-187.
- Laveissière, C. and P. F. L. Boreham. 1976.** Ecologie de *Glossina tachinoides* Westwood, 1850, en savane humide d'Afrique de l'Ouest. I. Préférences trophiques. Cahiers O.R.S.T.O.M., série Entomologie médicale et Parasitologie 14: 187-200.
- Laveissière, C. and D. Couret. 1980.** Lutte contre les glossines riveraines à l'aide de pièges biconiques imprégnés d'insecticide, en zone de savane humide. 1- description du lieu, du matériel et de la méthode. Cahiers O.R.S.T.O.M., série Entomologie médicale et Parasitologie XVIII(3): 201-207.
- Laveissière, C., D. Couret and T. Traoré. 1985.** Tests d'efficacité et de rémanence d'insecticides utilisés en imprégnation sur tissus pour la lutte par piégeage contre les glossines. 1- Protocole expérimental. L'effet "knock-down" des pyréthrynoïdes. Cahier O.R.S.T.O.M., série Entomologie médicale et Parasitologie 21: 61-39.
- Laveissière, C. and P. Grébaud. 1990.** Recherches sur les pièges à glossines (Diptera, Glossinidae). Mise au point d'un modèle économique : le piège "Vavoua". Tropical Medicine and Parasitology 41: 185-192.
- Laveissière, C., P. Grébaud, S. Herder and L. Penchenier. 2000.** Les glossines vectrices de la Trypanosomiase humaine africaine. IRD and OCEAC, Yaoundé, Cameroun. 246 p.
- Laveissière, C., B. Sané, P. B. Diallo, P. Truc and A. H. Méda. 1997.** Le risque épidémiologique dans un foyer de maladie du sommeil en Côte d'Ivoire. Tropical Medicine and International Health 2(8): 729-732.
- Leak, S. 1999.** Tsetse biology and ecology. Their role in the epidemiology and control of trypanosomosis. CABI publishing with ILRI, Oxon (UK).
- Lewis, W. J. and J. H. Tuminson. 1988.** Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp. Nature 331: 257-259.
- Luna, C., M. Bonizzoni, Q. Cheng, A. S. Robinson, S. Aksoy and L. Zheng. 2001.** Microsatellite Polymorphism in Tsetse Flies (Diptera: Glossinidae). Journal of Medical Entomology 38(3): 376-381.
- MacDonald, G. 1957.** The epidemiology and control of malaria. Oxford University Press, London. 201 p.
- Maley, J. 1996.** The African rain forest - main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper Cretaceous to the Quaternary. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh 104(B): 31-73.
- McCall, P. J. and D. W. Kelly. 2002.** Learning and memory in disease vectors. Trends in Parasitology 18: 429-433.
- Mehlitz, D. 1986.** Le réservoir animal de la maladie du sommeil à *Trypanosoma brucei gambiense*. EMVT, Maisons-Alfort.
- Métrás, R. 2006.** Impact de la fragmentation des paysages sur l'épidémiologie des trypanosomoses animales africaines. ENVT, Toulouse, France.
- Mihok, S., O. Maramba, E. Munyipi and J. Kagoiya. 1995.** Mechanical transmission of *Trypanosoma spp.* by african stomoxiinae (Diptera: Muscidae). Trop. Med. Parasitol 46: 103-105.
- Morel, P. C. 1978.** Les arbres et arbustes des savanes ouest-africaines (Document pour l'étude de l'écologie des glossines). Gesellschaft für technische

- Zusammenarbeit, Eschborn (Deutsche Bundesrepublik). 75 p.
- Morel, P. C. 1983.** Guide pour la détermination des arbres et des arbustes dans les savanes Ouest-Africaines. IEMVT, Maisons-Alfort, France. 196 p.
- Nash, T. A. M. 1937.** Climate, the vital factor in the ecology of *Glossina*. Bulletin of Entomological Research 28: 75-127.
- Nash, T. A. M. 1948.** Tsetse Flies in British West Africa. His Majesty's stationery office, London. 260 p.
- Nei, M. 1987.** Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press, New York, USA. p.
- Njiokou, F., G. Cuny and S. Herder. 2002.** Utilisation de la technique des heteroduplex pour l'identification des repas de sang chez la glossine. Laboratoire de recherche et de coordination sur les trypanosomes, Yaoundé.
- Njiokou, F., G. Simo, A. Mbida Mbidaa, P. Truc, G. Cuny and S. Herder. 2004.** A study of host preference in tsetse flies using a modified heteroduplex PCR-based method. Acta Tropica 91: 117-120.
- Noireau, F., J. P. Gouteux, A. Toudic, F. Samba and J. L. Frezil. 1986.** Importance épidémiologique du réservoir animal à *Trypanosoma brucei gambiense* au Congo. 1. Prévalence des trypanosomoses animales dans les foyers de maladie du sommeil. Tropical Medicine and Parasitology 37: 393-398.
- Noireau, F., J. L. Lemesre and T. Vervoort. 1991.** Absence of serological markers of infection with *Trypanosoma brucei gambiense* in domestic animals in a sleeping sickness focus in South Congo. Tropical Medicine and Parasitology 42: 195-196.
- Okiria, R., N. M. Okuna, J. W. Magona and J. S. P. Mayende. 2002.** Sustainability of Tsetse control by subsequent treatment of 10% of a previously treated Ugandan cattle population with 1% w/v deltamethrin. Tropical Animal Health and Production 34: 105-114.
- Okubo, A. and S. A. Levin. 2001.** Diffusion and ecological problems: Modern perspectives. Springer-Verlag, New York, USA. 467 p.
- Orr, H. A. 1997.** Haldane's rule. Annual Review of Ecology and Systematics 28: 195-218.
- Politzar, H. and D. Cuisance. 1983.** A trap-barrier to block reinvasion of a river system by riverine tsetse species. Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux 36(4): 364-370.
- Politzar, H. and D. Cuisance. 1984.** An integrated campaign against riverine tsetse flies *Glossina palpalis gambiensis* and *Glossina tachinoides* by trapping and the release of sterile males. Insect Science and its Application 5: 439-442.
- Ravel, S., T. de Meeus, J. P. Dujardin, D. G. Zézé, R. H. Gooding, I. Dusfour, B. Sané, G. Cuny and P. Solano. 2006a.** The tsetse fly *Glossina palpalis palpalis* is composed of several genetically differentiated small populations in the sleeping sickness focus of Bonon, Côte d'Ivoire. Infection, Genetics and Evolution in press.
- Ravel, S., D. Patrel, M. Koffi, V. Jamonneau and G. Cuny. 2006b.** Cyclical transmission of *Trypanosoma brucei gambiense* in *Glossina palpalis gambiensis* displays great differences among field isolates. Acta Tropica in press.
- Rodhain, F. and C. Perez. 1985.** Précis d'entomologie médicale et vétérinaire, Paris. 458 p.

- Rogers, D. 1977.** Study of a natural population of *Glossina fuscipes fuscipes* Newstead and a model of fly movement. *Journal of Animal Ecology* 46: 309-330.
- Rogers, D. J. 1979.** Tsetse population dynamics and distribution: a new analytical approach. *Journal of Animal Ecology* 48: 825-849.
- Rogers, D. J. 1988.** A general model for African Trypanosomiasis. *Parasitology* 10: 193-212.
- Rogers, D. J. 1990.** A general model for tsetse populations. *Insect Science and its Application* 11(3): 331_346.
- Rogers, D. J., S. I. Hay and M. J. Packer. 1996.** Predicting the distribution of tsetse flies in West Africa using temporal Fourier-processed meteorological-satellite data. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 90: 225-241.
- Rogers, D. J. and S. E. Randolph. 1984.** A review of density-dependant processes in tsetse population. *Insect Science and its Application* 5(5): 397-402.
- Rogers, D. J. and S. E. Randolph. 1985.** Population ecology of tsetse. *Annual Review of Entomology* 30: 197-216.
- Rogers, D. J. and S. E. Randolph. 1990.** Estimation of rate of predation on tsetse. *Medical and Veterinary Entomology* 4: 195-204.
- Rogers, D. J. and S. E. Randolph. 1991.** Mortality rate and population density of tsetse flies correlated with satellite imagery. *Nature* 351: 739-741.
- Rogers, D. J. and S. E. Randolph. 1993.** Distribution of tsetse and ticks in Africa: past, present and future. *Parasitology Today* 9(7): 226-271.
- Rohlf, F. J. 1990.** Rotational fit (Procrustes) methods. In F. J. Rohlf and F. L. Bookstein. *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. University of Michigan Museums, Ann Arbor.
- Rohlf, F. J. 1996.** Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. pp. 117-129. In L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G.J.P. Naylor and D. Slice. *Advances in Morphometrics. Proceedings of the 1993 NATO-ASI on Morphometrics NATO ASI, Series A, Life Sciences*. Plenum Publication, New York.
- Sané, B., C. Laveissiere and H. A. Méda. 2000a.** Diversité du régime alimentaire de *Glossina palpalis palpalis* en zone forestière de Côte d'Ivoire : relation avec la prévalence de la trypanosomiase humaine africaine. *Tropical Medicine and International Health* 5: 73-78.
- Sané, B., C. Laveissiere and H. A. Méda. 2000b.** Répartition spatiale et préférences trophiques de *Glossina palpalis palpalis* dans le foyer forestier de Zoukougbeu (Côte d'Ivoire). Implications épidémiologiques. *Parasite* 7: 241-244.
- Schofield, S. and S. J. Torr. 2002.** A comparison of the feeding behaviour of tsetse and stable flies. *Medical and Veterinary Entomology* 16: 177-185.
- Smith, D. L., J. Dushoff and F. E. McKenzie. 2004.** The risk of a mosquito-borne infection in a heterogeneous environment. *Plos Biology* 2(11): 1957-1964.
- Solano, P. 1998.** Implication épidémiologique de la variabilité génétique des populations de glossines. Cas de *Glossina palpalis* en Afrique de l'Ouest. Université Montpellier II, Montpellier.
- Solano, P., L. Argiro, J. M. Reifenberg, Y. Yao and G. Duvallet. 1995.** Field application of the Polymerase Chain Reaction (PCR) to the detection and characterization of trypanosomes in *Glossina longipalpis* in Côte d'Ivoire. *Molecular Ecology* 4: 781-785.

- Solano, P., S. de La Rocque, T. de Méeus, G. Cuny, G. Duvallet and D. Cuisance. 2000.** Microsatellite DNA markers reveal genetic differentiation among populations of *Glossina palpalis gambiensis* in the agropastoral zone of Sideradougou, Burkina Faso. *Insect Molecular Biology* 9(4): 433-439.
- Solano, P., G. Duvallet, V. Dumas, D. Cuisance and G. Cuny. 1997.** Microsatellite markers for genetic population studies in *Glossina palpalis* (Diptera : Glossinidae). *Acta Tropica* 65: 175-180.
- Solano, P., J. F. Guegan, J. M. Reifenberg and F. Thomas. 2001.** Trying to identify, predict and explain the presence of african trypanosomes in tsetse flies. *Journal of Parasitology* 87(5): 1085-1063.
- Solano, P., J. F. Michel, T. Lefrançois, S. de La Rocque, I. Sidibe, A. Zoungrana and D. Cuisance. 1999.** Polymerase Chain reaction as a diagnosis tool for detecting trypanosomes in naturally infected cattle in Burkina Faso. *Veterinary Parasitology* 86: 95-103.
- Solano, P., J. M. Reifenberg, S. Amsler-Delafosse, I. Kaboré, D. Cuisance and G. Duvallet. 1996.** Trypanosome characterization by polymerase chain reaction in *Glossina palpalis gambiensis* and *G. tachinoides* from Burkina Faso. *Medical and Veterinary Entomology* 10: 354-358.
- Stachurski, F. 2000.** Modalités de la rencontre entre la stase adulte de la tique *Amblyomma variegatum* (Acari, Ixodida) et les bovins: applications potentielles à la lutte contre ce parasite. Université Montpellier II, Montpellier.
- Stachurski, F. 2005.** Le pédiluve acaricide. Santé animale en Afrique de l'Ouest, Recommandations Techniques, CIRDES/CIRAD 1.
- Stachurski, F., J. Bouyer and F. Bouyer (2004)** *Actes de l'atelier CIRDES-PROCORDEL sur la lutte contre la tique Amblyomma variegatum à l'aide de pédiluves acaricides*, Bobo Dioulasso, Burkina Faso, CIRDES.
- Stachurski, F., J. Bouyer and F. Bouyer. 2006.** La lutte contre les ectoparasites des bovins par pédiluve : une méthode innovante utilisée en zone péri-urbaine sub-humide du Burkina Faso. *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux* 58(4): 221-228.
- Stachurski, F. and R. Lancelot. 2006.** Foot-bath acaricide treatment to control cattle infestation by the tick *Amblyomma variegatum*. *Medical and Veterinary Entomology* in press.
- Syed, Z. and P. M. Guerin. 2004.** Tsetse flies are attracted to the invasive plant *Lantana camara*. *Journal of Insect Physiology* 50: 43-50.
- Tamboura, I., A. Bere and G. Hendrickx (2000)** *Elements d'élaboration d'un plan de contrôle de la trypanosomose dans les zones libérées de l'onchocercose*. Les techniques de l'information spatiale et de l'épidémiologie : des outils utiles pour planifier un développement intégré de l'élevage en Afrique Occidentale, Bobo-Dioulasso, IMT Anvers.
- Terrible, M. P. B. 1983.** Premier contact avec les vegetaux compatibles avec la présence de glossines en Haute-Volta. F.A.O./O.U.A./O.M.S.
- Thorpe, W. H. and F. G. W. Jones. 1937.** Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 124: 56-81.
- Torr, S. J. 1988a.** The flight and landing of tsetse (*Glossina*) in response to host odour in the field. *Physiological Entomology* 13: 453-465.

- Torr, S. J. 1988b.** The flight and landing of tsetse (*Glossina*) in response to visual and olfactory stimuli in the field. *Physiological Entomology* 13: 315-325.
- Torr, S. J. 1989.** The host-orientated behaviour of tsetse flies (*Glossina*): the interaction of visual and olfactory stimuli. *Physiological Entomology* 14: 325-340.
- Torr, S. J. and J. W. Hargrove. 1998.** Factors affecting the landing and feeding responses of the tsetse fly *Glossina pallidipes* to a stationary ox. *Medical and Veterinary Entomology* 12(2): 196-207.
- Tran, A., F. Biteau-Coroller, H. Guis and F. Roger. 2005.** Modélisation des maladies vectorielles. *Epidémiologie et santé animale* 47: 35-51.
- Truc, P., P. Formenty, G. Duvallet, C. Komoin-Oka, P. B. Diallo and F. Lauginie. 1997.** Identification of trypanosomes isolated by KIVI from wild mammals in Cote d'Ivoire: diagnostic, taxonomic and epidemiological considerations. *Acta Tropica* 67(3): 187-196.
- Vale, G. 1977.** Feeding responses of tsetse flies (Diptera: Glossinidae) to stationary hosts. *Bulletin of Entomological Research* 67: 635-649.
- Vale, G. 2003.** Pyrethroid-treated cattle for tsetse control: effect of restricted application. *Newsletter on Integrated Control of Pathogenic Trypanosomes and their Vectors* 7: 15-16.
- Vale, G. and S. J. Torr. 2003.** Recent advances in livestock keeper-based tsetse control: the way forward. DFID Animal Health Program, Nairobi, Kenya.
- Vale, G. A. 1982.** The trap-orientated behaviour of tsetse flies (Diptera: Glossinidae) and other Diptera. *Bulletin of Entomological Research* 72: 71-93.
- Vale, G. A. 1984.** The responses of *Glossina* (Glossinidae) and other Diptera to odours plumes in the field. *Bulletin of Entomological Research* 74: 143-152.
- Vale, G. A. and I. F. Grant. 2002.** Modelled impact on insecticide-contaminated dung on the abundance and distribution of dung fauna. *Bulletin of Entomological Research* 92: 251-263.
- Vale, G. A. and S. J. Torr. 2005.** User-friendly models of the costs and efficacy of tsetse control: application to sterilizing and insecticidal techniques. *Medical and Veterinary Entomology* 19: 293-305.
- Van Den Bossche, P., R. De Deken and S. Geerts. 2003.** Trypanosomiasis in southern Africa. Old challenges - new threats. *Newsletter on Integrated Control of Pathogenic Trypanosomes and their Vectors* 7: 11-13.
- Van der Planck, F. L. 1948.** Experiments in cross-breeding tsetse flies. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 42: 131-152.
- Van der Planck, F. L. 1949.** The classification of *Glossina palpalis*, including the description of new subspecies and hybrids. *Proceedings of the Royal Society of London* 18: 69-77.
- Vreysen, M., J. Gerardo-Abaya and J. P. Cayol (2005)** *Lessons learned from Area-wide Insect Pest Management Programmes with an SIT component: an FAO/IAEA Perspective.* International Conference on Area-Wide Control of Insect Pests: Integrating the Sterile Insect and Related Nuclear and Other Techniques, Vienna, Austria, IAEA.
- Vreysen, M. J. B., K. M. Saleh, M. Y. Ali, A. M. Abdulla, Z.-R. Zhu, K. G. Juma, V. A. Dyck, A. R. Msangi, P. A. Mkonyi and H. U. Feldmann. 2000.** *Glossina austeni* (Diptera: Glossinidae) Eradicated on the Island of Unguja, Zanzibar, Using the Sterile Insect Technique. *Journal of Economical Entomology* 93(1): 123-135.

- Weir, B. S. and C. C. Cockerham. 1984.** Estimating F-statistics for the analysis of populations structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- Weitz, B. 1963.** The feeding habits of *Glossina*. *Bulletin of the World Health Organization* 28: 711-729.
- Wright, S. 1951.** The general structure of populations. *Ann. Eugenica* 15: 323-354.
- Yamamura, K., S. Moriya and K. Tanaka. 2003.** Discrete random walk model to interpret the dispersal parameters of organisms. *Ecological Modelling* 161: 151-157.
- Yoni, W., B. Céné, J. Bouyer, M. Desquesnes and I. Kaboré. 2005.** La dissection des glossines ou mouches tsé-tsé. *Santé animale en Afrique de l'Ouest, Recommandations Techniques, CIRDES/CIRAD* 23.

ENGLISH TITLE:**Ecology of tsetse flies in the Mouhoun river basin of Burkina Faso: implications for the epidemiology and control of African trypanosomoses**

SUMMARY:

African animal trypanosomoses, transmitted by *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank and *G. tachinoides* Westwood (Diptera: Glossinidae), are a major constraint to the improvement of cattle productivity in the Mouhoun river basin, Burkina Faso. The apparent density of tsetse within their natural riverine habitat is associated with the underlying forest ecotype and the degree of human-related disturbance. A map of trypanosomosis risk was produced by using a landscape approach to analyse disturbance of the riverine forest and its environs (land use of the neighbouring pixels). The most important predictors of risk were two component of tsetse vectorial capacity: the relative density of vectors and their rate of mature infection. Three disease risk categories were defined along 702km of the Mouhoun river loop. To analyse the impact of habitat fragmentation on the structure of tsetse metapopulations, tsetse dispersal was modelled as a diffusion process in a linear network, using historical data from studies of *G. p. gambiensis* in an undisturbed forest and results from a mark-release-recapture experiment conducted in a fragmented riverine forest. The predicted gene flows between sub-populations within a fragmented riverine system were compared with observed measurements of genetic and morphometric parameters for four tsetse populations in the western arm of the Mouhoun. Observations of tsetse feeding suggested that two components of this behaviour may reduce feeding risk for the fly. First, tsetse were biased towards feeding repeatedly from the host species that provided their first bloodmeal, which has important epidemiological implications. Second, tsetse fed largely from the legs of cattle which offers opportunities for improving the use of acaricides/insecticides to control vectors.

KEY-WORDS:

Tsetse - fragmentation - dispersal - behaviour - trypanosomoses - risk - distribution - vector control

RESUME :

Les trypanosomoses animales africaines sont la principale contrainte pathologique à l'intensification de l'élevage dans le bassin du Mouhoun (Burkina Faso), où leurs principaux vecteurs sont *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank et *G. tachinoides* Westwood (Diptera: Glossinidae). Les cordons ripicoles ont été décrits en trois écotypes subdivisés en trois niveaux de dégradation et associés aux densités apparentes de ces glossines riveraines, dont ils sont l'habitat. L'analyse des paysages péri-riverains, dont dépend leur niveau de dégradation, a alors permis de spatialiser le risque trypanosomien à travers les composantes principales de la capacité vectorielle (densité relative des vecteurs et % de glossines infectantes) sur la branche Est du Mouhoun, puis sur l'ensemble de la boucle du Mouhoun, aboutissant à la définition de 3 paysages à risque sur 702 km de réseau hydrographique. Afin d'analyser l'impact de la fragmentation des paysages sur la structure des métapopulations de glossines, leur dispersion en cordon ripicole conservé a été modélisée à partir de données anciennes, par un processus de diffusion en réseau aboutissant à réévaluer à la hausse les capacités de déplacements distants de *G. p. gambiensis*. Un protocole de marquages-lâchers-recaptures a alors permis de poser les bases d'un modèle de dispersion en paysages fragmentés et d'évaluer l'impact potentiel de cette fragmentation sur la structuration entre sous-populations de glossines, mesurée sur 4 populations de la branche Ouest du Mouhoun par génétique des populations et morphométrie géométrique. Enfin, deux comportements limitant les risques associés à la prise du repas sanguin ont été mis en évidence : le détournement des préférences trophiques vers le premier hôte rencontré, qui a des conséquences épidémiologiques importantes, et un tropisme d'attaque pour l'extrémité des membres des bovins, qui a permis l'adaptation du pédiluve acaricide/insecticide contre ces vecteurs.

ENGLISH TITLE AND SUMMARY: see on inside back cover

DISCIPLINE :

Entomologie Médicale

MOTS-CLES :

Tsé-tsé - fragmentation - dispersion - comportement - trypanosomoses - risque - distribution - lutte anti-vectorielle

ADRESSE DU LABORATOIRE :

Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD), Département d'élevage et de médecine vétérinaire, 34398 Montpellier Cedex 5, France

Centre international de recherche-développement sur l'élevage en zone subhumide (CIRDES) BP454, Bobo-Dioulasso 01, Burkina Faso