

REMARQUES SUR LA SYSTÉMATIQUE DES MOUSTIQUES

(*CULICIDAE* s. str.)

par

A. STONE * et J. HAMON **

1 - INTRODUCTION

Dans le passé, lorsque les moustiques étaient simplement considérés comme des bestioles importunes, on leur accordait peu de place dans les collections d'histoire naturelle. Les explorateurs consacraient plus de temps à les éviter ou à les détruire qu'à les adresser à des musées pour étude ultérieure. Les moustiques sont en outre des insectes fragiles, dont l'étude intéressait peu de spécialistes. Cette attitude changea brusquement lorsque l'on découvrit, à la fin du siècle dernier, qu'ils pouvaient transmettre des maladies. Les moustiques furent alors systématiquement récoltés et les noms de genres et d'espèces commencèrent à pleuvoir de Londres, Washington, Rome, et de nombreux autres lieux.

Avant de poursuivre cet exposé nous rappellerons rapidement quelques définitions.

La systématique est l'étude scientifique des organismes, de leur diversité et de toutes leurs interrelations ("Systematics is the scientific study of the kinds and diversity of organisms and of any and all relationship among them", SIMPSON, 1961).

La taxonomie est l'étude théorique de la classification des organismes, y compris ses bases, principes, procédures et règles ("Taxonomy is the theoretical study of classification, including its bases, principles, procedures, and rules", SIMPSON, 1961).

A l'intérieur de la famille des *Culicidés* (moustiques) les plus petites catégories dont l'existence soit reconnue par le code international de nomenclature zoologique (STOLL et coll., 1961) sont les genres, sous-genres, espèces et sous-espèces. Les catégories infrasubspécifiques ne sont pas reconnues.

La définition de l'espèce la plus couramment admise est celle de MAYR (1940) "Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations which are reproductively isolated from other such groups".

2 - HISTORIQUE

Alors que 328 taxa seulement de moustiques ont été nommés de 1758 à la fin du 19ème siècle, 4.252 ont été nommés depuis le début du 20ème siècle. Le nombre moyen de taxa décrit

* Insect Identification and Parasite Introduction Research Branch, U.S. Department of Agriculture, Washington D.C. 20560, U.S.A.

** Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre Mer, 24 rue Bayard, Paris 8ème, France.

par an est passé de 2,29 avant 1901 à 67,5 de 1901 à 1963; le début du siècle correspond bien à la phase de transition car 15 taxa ont été décrits en 1900 contre 198 en 1901.

A l'origine la distinction des espèces entre elles était largement basée sur l'ornementation; de minimes différences, jointes à une origine géographique différente, suffisaient pour entraîner la création de nouvelles espèces et la délimitation des genres était très incertaine. L'échange d'informations entre les principaux spécialistes était lent. En conséquence, une même espèce était souvent décrite de nombreuses fois sous des noms différents, tandis que le même nom couvrait souvent ce que l'on a reconnu être depuis, plusieurs espèces différentes.

Au cours des années nos connaissances sur la systématique des moustiques et les limites des genres et des sous-genres se sont améliorées, notamment grâce à l'emploi de critères morphologiques (terminalia mâles, armature buccopharyngée femelle, etc...). Les communications entre les spécialistes dispersés de par le monde sont aussi devenues plus rapides et l'on a observé beaucoup moins de duplications dans les descriptions et une plus grande stabilité des noms de genres et de sous-genres. Cette situation est également due en partie à l'attitude plutôt conservatrice de deux des plus fameux systématiciens ayant travaillé sur les moustiques, H.G.DYAR et F.W.EDWARDS, qui étaient plus portés à voir les ressemblances entre les espèces que les différences; DYAR et EDWARDS comprenaient que l'entomologiste ou le médecin, sur le terrain, auraient leur travail facilité s'ils avaient affaire à un petit nombre de noms, notamment au niveau générique. Nous devons admettre aussi qu'il s'est produit alors un certain décalage entre la description des espèces et leur évaluation critique.

3 - SITUATION ACTUELLE

Même dans un groupe aussi intensément étudié que les moustiques il reste de très nombreuses espèces à découvrir et leur description imposera la création de nouveaux groupes d'espèces, sous-genres et genres, pour mieux préciser les relations de ces espèces entre elles. Cette augmentation du nombre des genres et sous-genres sera certainement lente, mais s'échelonnera sur encore bien des années; c'est ainsi que le catalogue des moustiques du monde (STONE et coll., 1959) reconnaissait 31 genres, dont 15 divisés en 95 sous-genres et que, depuis 1959, 7 nouveaux sous-genres ont été proposés, tandis qu'un sous-genre préexistant était élevé au niveau générique.

Au niveau des espèces on observe actuellement une stabilité des noms encore plus grande qu'au niveau des genres et des sous-genres, probablement parce que l'espèce est une entité plus facile à définir qu'un genre. Cependant l'emploi croissant de méthodes plus complexes pour la séparation des espèces les unes des autres entraînera certainement d'importantes divergences d'opinion sur ce qui doit être reconnu comme une espèce et ce qui doit n'être considéré que comme une forme infraspécifique, et cette situation instable durera probablement assez longtemps.

En 1959 STONE et coll. ont reconnu dans leur catalogue 2428 espèces valides. Fin 1963 ce nombre d'espèces reconnues était de 2590, soit un accroissement d'environ 40 par an. Nous ne pouvons pas prédire à quel moment toutes les espèces de moustiques actuellement existantes seront reconnues et décrites. Cela pourrait se produire assez rapidement, au moins pour les espèces morphologiquement distinctes, car peu de familles sont aussi intensivement étudiées que celle des Culicidés pour laquelle le rythme de description des espèces est certainement plus rapide que celui de leur apparition par spéciation. Nous allons examiner maintenant d'où proviennent les nouvelles espèces décrites et dans quelle mesure leur identification intéresse les parasitologistes.

Une première source d'espèces nouvelles est constituée par la meilleure prospection des zones émergées du globe. Les principales récoltes récentes ont été faites soit à l'occasion de la dernière guerre mondiale, soit lors des enquêtes sur les arboviroses et des campagnes d'éradication du paludisme. De nombreuses régions habitées n'ont été que très incomplètement prospectées et certaines ne l'ont pas été du tout, notamment dans les zones tropicales. La révision en 1955, par CARPENTER et LACASSE, des moustiques des Etats Unis, du Canada et de

L'Alaska, n'a ajouté aucune espèce nouvelle aux 143 déjà connues. MATTINGLY (1957-1961), dans les fascicules parus de sa révision des Culicidés Indo-malais, ajoute 17 espèces aux 32 déjà connues. Le catalogue de STONE et coll. (1957) ajoute 110 espèces aux 294 espèces de moustiques de la région éthiopienne et de Madagascar reconnues par EDWARDS (1941) 16 ans plus tôt. La monographie de BELKIN (1962) sur les moustiques du Pacifique Sud, fait passer le nombre d'espèces décrites de 104 à 155, tout en signalant que 22 espèces supplémentaires existent probablement mais ne peuvent être décrites, étant trop mal représentées dans les collections; BELKIN précise en outre que les prospections n'ont guère porté que sur les régions habitées et que probablement moins de la moitié des espèces de la zone du Pacifique Sud sont connues.

Une seconde source d'espèces nouvelles est l'emploi de techniques plus raffinées pour l'identification des spécimens et la séparation des espèces. La découverte des stades préimaginaux ou des adultes du sexe opposé à celui initialement décrit montre souvent qu'une soi-disant "espèce à large répartition" est en fait un groupe d'espèces séparées par des caractères passés inaperçus à l'origine. Les observations biologiques permettent souvent la découverte des "complexes d'espèces".

Un exemple classique, déjà ancien, est la division en espèces et en sous-espèces du complexe *Anopheles maculipennis*, pour lequel les observations épidémiologiques, puis écologiques, ont entraîné la recherche puis la découverte de différences dans l'ornementation des oeufs (FALLERONI, 1926) et ultérieurement dans la structure des chromosomes géants des glandes salivaires des larves (FRIZZI, 1953 et 1959). Des exemples beaucoup plus récents sont celui du complexe *Anopheles gambiae* (DAVIDSON et JACKSON, 1962 - PATERSON, 1963 - PATERSON et coll., 1963 - COLUZZI, 1964) dont la situation va être discutée plus en détails au cours de cette séance et celui du complexe *Anopheles pseudopunctipennis* où l'étude cytogénétique révèle la présence d'au moins une demi-douzaine d'espèces jumelles (KITZMILLER, 1964, comm. pers.).

La grande importance accordée par les épidémiologistes aux différences de comportement et d'écologie et l'emploi de meilleures techniques pour mettre en évidence de minimes différences morphologiques ont déjà permis l'étude de nombreux autres complexes (*An. hyrcanus*, *An. umbrosus*, *An. coustani*, *An. nili*, *Ae. scutellaris*, *C. tritaeniorhynchus*, etc...), et beaucoup d'autres restent certainement à étudier; c'est ainsi qu'*An. gigas* est certainement autre chose qu'une espèce avec 10 variétés.

Ces études, et plus encore celles consacrées au complexe *Culex pipiens* (ROZEBOOM et KITZMILLER, 1958 - LAVEN, 1959) montrent que chez les moustiques les différenciations physiologiques, et donc génétiques, causant ou accompagnant la spéciation ne sont pas toujours liées à des différenciations morphologiques. La caractérisation morphologique et taxonomique de l'espèce, toujours valable selon les règles internationales de la nomenclature zoologique (STOLL et coll., 1961 - MATTINGLY, 1962) devient parfois entièrement inutilisable, et cette tendance ne peut guère que s'accroître à l'avenir.

Ce que l'on appelle la "nouvelle systématique" est essentiellement le fruit d'études plus approfondies des forces de l'évolution produisant les différentes espèces d'organismes et des techniques complexes dont nous disposons maintenant pour observer et mesurer les différences entre les organismes. Plus qu'un changement de but c'est une amélioration révolutionnaire des méthodes (MAYR et coll., 1953 - SIMPSON, 1961 - FORD, 1964). L'ancien taxonomiste ne pouvait observer que les différences importantes et ne méditait pas longuement sur l'origine des phénotypes qu'il pouvait observer. Nous faisons appel maintenant à la génétique expérimentale et à la cytogénétique (FRIZZI, 1953 - ROZEBOOM et KITZMILLER, 1958 - KITZMILLER et LAVEN, 1959 - KITZMILLER, 1959 - LAVEN, 1959), à la zoogéographie, à l'écologie et au comportement (SPIELMAN, 1964), à la chimie (MICKS, 19) et aux mathématiques (SOKAL, 1964). Ces nouvelles méthodes permettent d'évaluer qualitativement les relations entre les populations, mais beaucoup d'entre elles ne sont pas applicables aux spécimens morts conservés dans les musées, et leur emploi est très délicat.

Un spécialiste de la génétique des populations peut souvent déterminer si une variation donnée correspond simplement à un polymorphisme à l'intérieur d'une population ou si elle reflète de réelles différences spécifiques dues à un isolement génétique. La mise en évidence de barrières à l'échange des gènes entre deux populations peut demander une connaissance ap-

profondie des microhabitats, de la paléogéographie et de la paléoclimatologie de la région et des voies de migration. La démonstration de différences entre des populations exige souvent l'emploi de la biométrie ou de la génétique expérimentale, permise maintenant par la mise au point de techniques d'insémination artificielle des moustiques.

On doit aussi se souvenir que le polymorphisme d'une espèce peut être aussi bien physiologique que morphologique et qu'ainsi des différences concernant l'autogénie, la sténogamie, l'homodynamie, et les préférences alimentaires, peuvent soit caractériser des espèces ou des sous-espèces, soit n'entraîner aucun isolement permanent des populations intéressées; il en est de même du développement parfois rapide de populations résistantes aux insecticides.

La spéciation est un phénomène dynamique et l'on peut observer tous les degrés d'isolement génétique entre les populations, ce qui rend souvent très difficile d'établir si l'on a affaire ou non à des espèces distinctes.

Une méthode récente de recherche en systématique est connue sous le nom de taxonomie numérique. Les partisans de cette méthode considèrent qu'elle est particulièrement utile lorsqu'un groupe a été étudié de façon intensive, qu'une grande quantité d'unités sont connues, et que la plupart de leurs caractères ont été décrits (SOKAL, 1964). Un des groupes qui a été ainsi analysé est le genre *Aedes* (ROHLF, 1964). C'est une méthode de recherche valable, sous réserve :

- que le nombre d'espèces et de caractères soit assez grand,
- que les caractères utilisés puissent s'exprimer numériquement et s'analyser statistiquement,
- que les caractères utilisés n'aient pas été choisis en fonction d'idées préconçues.

Ces réserves constituent d'importantes restrictions à l'emploi de la méthode et il n'est pas certain que les méthodes traditionnelles ne soient pas d'une utilisation plus simple et plus rapide. Au départ l'analyste utilisant la taxonomie numérique doit être sûr que le matériel qu'il étudie a été correctement identifié et cela impose l'examen détaillé du très grand nombre de spécimens nécessaires; il doit ensuite choisir les caractères à employer, étudier chaque spécimen pour ces caractères et présenter les données sous une forme numérique assimilable par la machine à analyser. Seule l'analyse finale par la machine est rapide. Quand tout ceci est terminé les conclusions ont bien des chances d'être similaires à celles précédemment obtenues par les méthodes traditionnelles; si elles en diffèrent, ces conclusions sont tout aussi critiquables que celles obtenues par d'autres méthodes (BROWN, 1964). La taxonomie numérique est peut-être une méthode de recherche très utile mais, comme toute autre méthode, elle peut être employée intelligemment ou d'une façon inepte.

4 - DISCUSSION

Les nouvelles méthodes employées en systématique absorbent beaucoup de temps mais, dans l'ensemble, les résultats obtenus les justifient. Leur emploi ne veut cependant pas dire qu'il n'y ait plus de place pour le taxonomiste typologique. Il y a encore beaucoup d'occasions de décrire de nouvelles espèces d'après des critères morphologiques faciles à observer, et ces espèces peuvent résister à toutes les tentatives ultérieures de séparation en espèces jumelles. La seule étude morphologique approfondie d'espèces déjà décrites peut aussi s'avérer très fructueuse; un bon exemple en est la découverte récente, par RONDEROS et BACHMANN (1963) que le genre *Mansonia* est composé en réalité de deux genres distincts.

L'origine de la spéciation, dans beaucoup de cas, reste l'isolement géographique ou écologique, ainsi que l'avait souligné MAYR (1940), mais chez certains complexes d'espèces l'incompatibilité cytoplasmique (due à une mutation ?) pourrait entraîner la spéciation de deux populations sympatriques (KITZMILLER et LAVEN, 1959 - LAVEN, 1959). Il en serait de même de différences de comportement empêchant, ou amenuisant considérablement, l'échange de gènes entre des populations sympatriques et, au moins partiellement, interfécondes au laboratoire (KITZMILLER, 1959 - SPIELMAN, 1964 - et observations non publiées de PATERSON et de COZ sur le complexe *A. gambiae*).

Ainsi que l'ont récemment souligné MATTINGLY (1962) puis les membres du Onzième Comité d'Experts du Paludisme de l'O.M.S. (1964, obs. personnelle), l'épidémiologiste et l'entomologiste sur le terrain sont dans une position particulièrement favorable pour aider les systématiseurs car ils observent la dynamique et l'écologie des populations naturelles. La zoogéographie d'une maladie peut aider à retracer l'historique d'un vecteur et l'épidémiologiste est également bien placé pour apprécier la signification des relations complexes entre un parasite et ses hôtes successifs dans la perspective de l'évolution.

En revanche quiconque travaille sur une maladie transmise par les moustiques ou sur des parasites de moustiques dépend des taxonomistes pour identifier les hôtes ou les vecteurs. Une détermination spécifique précise est essentielle pour l'étude de l'écosystème dont le moustique fait partie. Plus cette identification est précise et plus son identification pratique ou théorique sera grande (PATERSON, 1963). Il est donc vital pour le parasitologiste engagé dans des recherches de base, comme pour l'épidémiologiste chargé d'enquêtes ou de campagnes de lutte, de s'assurer les services de taxonomistes compétents. L'insuffisance de recherches de base sur la systématique des moustiques tropicaux constitue un gros handicap pour l'étude épidémiologique de nombreuses maladies transmises et l'inventaire des espèces présentes devrait être considéré comme un sujet de recherches prioritaire.

5 - RECOMMANDATIONS

Avant de terminer, nous désirons rappeler brièvement quelques points importants, concernant l'obligation pour les taxonomistes décrivant de nouveaux taxa de suivre les règles standard de la nomenclature zoologique (STOLL et coll., 1961 - et commentaires par MATTINGLY, 1962). Beaucoup de difficultés seront évitées dans le futur en se conformant dès maintenant aux règles suivantes :

- contrôler soigneusement que le nom de genre, ou l'appellation binominale que l'on désire donner à une nouvelle espèce n'a pas déjà été utilisé afin d'éviter la création d'homonymes,
- choisir un holotype pour chaque nom d'espèce proposé, afin de ne lier le nom qu'à un seul spécimen, du fait de l'éventualité toujours possible de découvrir des espèces jumelles; ceci est très important même si l'on considère que certaines des espèces décrites sont phénotypiquement inséparables,
- être aussi précis que possible dans la description des conditions et lieux de récolte, de façon à attribuer au moins une localisation géographique bien déterminée à chaque nouvelle espèce,
- sélectionner une espèce type pour chaque nouveau taxon au niveau du genre; un nouveau nom de genre n'a aucune valeur tant que cela n'est pas fait, et c'est pour cette raison par exemple que le genre *Ravenalites* est resté non validé pendant sept ans,
- s'assurer qu'au moins l'holotype de la nouvelle espèce soit placé dans une des importantes collections permanentes du monde, afin que sa conservation soit assurée dans des conditions satisfaisantes et que les taxonomistes futurs puissent l'examiner; il serait souhaitable que le nom de l'institution conservant l'holotype soit publié dans la description originale; beaucoup d'actuels *nomina dubia* sont dus à l'absence de telles précautions dans le passé.

On doit également souhaiter que la publication des descriptions ait lieu dans des revues à large diffusion, traditionnellement utilisées pour la diffusion d'études sur la systématique des insectes ou sur les maladies transmises par des vecteurs, afin qu'elles aient des chances raisonnables d'être lues rapidement par les taxonomistes intéressés.

BIBLIOGRAPHIE

- Belkin (J.N.). - The mosquitoes of the South Pacific (Diptera, Culicidae). Univ. California Press, Berkeley, 608 pp. - 1962 -
- Brown (W.L.). - Numerical taxonomy : a critique of the efforts to date. *Proc. XIIth. Int. Congr. Ent.*, London, sous presse. - 1964 -
- Carpenter (S.J.) et Lacasse (W.J.). - Mosquitoes of North America (North of Mexico). Univ. California Press, Berkeley, 360 pp. - 1955 -
- Coluzzi (M.). - Morphological divergences in the *Anopheles gambiae* Giles complex. *W. H. O. Mal/456*, Geneve. - 1964 -
- Davidson (G.) et Jackson (C.E.). - Incipient speciation in *Anopheles gambiae* Giles. *Bull. Org. mond. Santé*, 27, 303-305. - 1962 -
- Edwards (F.W.). - Mosquitoes of the Ethiopian Region. Part III. Culicine adults and pupae. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 499 pp. - 1941 -
- Falleroni (D.). - Fauna anophelica italiana e suo "habitat" (paludi, risaie, canali). Metodi di lotta contro la malaria. *Riv. Malariol.*, 5, 553. - 1926 -
- Ford (E.B.). - *Ecological genetics*. Methuen & c°, London, 335 pp. - 1964 -
- Frizzi (G.). - A cytogenetic study of *Anopheles maculipennis* in Italy. Extension of research to other species of *Anopheles*. *Bull. Org. mond. Santé*, 9, 335-344. - 1953 -
- Frizzi (G.). - I fondamentali aspetti teorici e pratici di un sessantennio di ricerche per la soluzione del problema malarici in Italia. *Ann. Sanita Pubbl.*, 20, 227-238. - 1959 -
- Kitzmiller (J.B.). - Race formation and speciation in mosquitoes. *Cold Spr. Harb. sym. Quant. Biol.*, 24, 161-165. - 1959 -
- Kitzmiller (J.B.) et Laven (H.). - Current concepts of evolutionary mechanisms in mosquitoes. *Cold Spr. Harb. sym. Quant. Biol.*, 24, 173-175. - 1959 -
- Laven (H.). - Speciation by cytoplasmic isolation in the *Culex pipiens* complex. *Cold Spr. Harb. sym. Quant. Biol.*, 24, 166-173. - 1959 -
- Mattingly (P.F.). - Nomenclature and the malaria entomologist. *Bull. Org. mond. Santé*, 27, 293-296. - 1962 -
- Mattingly (P.F.). - The Culicine mosquitoes of The Indo-Malayan Area. Parts I-V. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 302 pp. - 1957 à 1961 -
- Mayr (E.). - Speciation phenomena in birds. *Amer. Naturalist*, 74, 249-278. - 1940 -
- Mayr (E.), Linsley (E.G.), et Usinger (R.L.). - *Methods and principles of systematic zoology*. McGraw Hill book C°, New York, 327 pp. - 1953 -
- Paterson (H.E.). - The species, species control and antimalarial spraying campaigns, implications of recent work on the *Anopheles gambiae* complex. *S. Afr. J. med. Sci.*, 28, 33-44. - 1963 -

- Paterson (H.E.), Paterson (J.S.) et Van Eeden (G.J.). - A new member of the *Anopheles gambiae* complex. A preliminary report. *Med. Proc. - Med. Byd.*, 9, 414-418. - 1963 -
- Rohlf (F.J.). - Character correlations in numerical taxonomy. *Proc. XIIth. Int. Congr. Ent.*, London, sous presse. - 1964 -
- Ronderos (R.A.) et Bachmann (A.O.). - A proposito del complejo *Mansonia (Diptera-Culicidae)*. *Rev. Soc. ent. Argentina*. 25, 43-51. - 1963 -
- Rozeboom (L.E.) et Kitzmiller (J.B.). - Hybridization and speciation in mosquitoes. *Ann. Rev. Ent.*, 3, 231-248. - 1958 -
- Simpson (G.G.). - *Principles of animal taxonomy*. Oxford University Press, London, 247 pp. - 1961 -
- Sokal (R.R.). - Current progress in numerical taxonomy. *Proc. XIIth. Int. Congr. Ent.*, London, sous presse. - 1964 -
- Spielman (A.). - Studies on autogeny in *Culex pipiens* populations in nature. I. Reproductive isolation between autogenous and anautogenous populations. *Am. J. Hyg.*, 80, sous presse. - 1964 -
- Stoll (N.R.), Dollfus (R.P.), Forest (J.), Riley (N.D.), Sabrosky (C.W.), Wright (C.W.), et Melville (R.V.). - *Code international de nomenclature zoologique*. International Trust for Zoological Nomenclature, London, 176 pp. - 1961 -
- Stone (A.), Knight (K.L.) et Starcke (H.). - A synoptic catalogue of the mosquitoes of the world *The Thomas Say Foundation Ent. Soc. Ameri.*, 6, 358 pp. - 1959 -