

ANALYSE CYTOGÉNÉTIQUE  
DU COMPLEXE *ANOPHELES GAMBIAE*  
DANS LA RÉGION DE BOBO-DIOULASSO (BURKINA FASO)<sup>1</sup>

V. ROBERT\*, V. PETRARCA\*\*, P. CARNEVALE\*,  
L. OVAZZA\*, M. COLUZZI\*\*

RÉSUMÉ. L'analyse cytogénétique du complexe *Anopheles gambiae* effectuée pendant quatre années consécutives dans les environs de Bobo-Dioulasso confirme que cette région est une zone de sympatrie entre *An. arabiensis* et *An. gambiae*. Sur près de 3 000 femelles semi-gravidés aucun hybride n'a été observé. *An. gambiae* représente environ 90 % des effectifs du complexe et *An. arabiensis*, 10 %. Sur le plan cytogénétique, la structure de ces deux espèces se caractérise par un important polymorphisme. Cinq inversions chromosomiques paracentriques ont été recensées chez *An. arabiensis* et six chez *An. gambiae*. De l'association de ces inversions et de leurs fréquences on peut déduire, sur le plan génétique, que :

— *An. arabiensis* se présente comme une seule population où les croisements sont aléatoires.  
— *An. gambiae* est composé de deux populations partiellement isolées sur le plan reproductif. Chaque population correspond à une forme chromosomique. La forme Mopti est caractérisée par les arrangements 2Rbc et 2Ru ; la forme Savane par 2Rb.

Presque tous les individus (96 %) de l'espèce *An. gambiae* appartiennent à une de ces deux formes chromosomiques. Les autres (4 %) peuvent être interprétés comme des hybrides ou recombinants entre les deux formes sauf quelques cas non classés.

Les deux formes coexistent dans la plupart des localités prospectées sauf dans la zone rizicole de la Vallée du Kou où *An. gambiae* Mopti est présent seul ou presque. Cette zone de riziculture irriguée, écologiquement très différente de la savane alentour, permet localement le maintien de populations d'*An. gambiae* et d'*An. arabiensis* chromosomiquement différenciées de celles des populations de savane.

Dans le cas d'*Anopheles gambiae* la forme chromosomique Mopti domine dans les zones à gîtes larvaires productifs en saison des pluies comme en saison sèche, tandis que la forme Savane prend l'avantage là où les gîtes sont temporaires et limités à la saison des pluies.

Mots-clés : *Anopheles gambiae*. *Anopheles arabiensis*. Cytogénétique. Écologie. Burkina Faso.

1. Cette recherche a bénéficié d'une aide financière du Programme spécial de recherche et de formation pour les maladies tropicales PNUD/Banque Mondiale/OMS et de la Commission des Communautés Européennes, DGXII.

\* Antenne ORSTOM du Centre Muraz, B. P. 171, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso.

Adresse actuelle : OCEAC, B. P. 288, Yaoundé, Cameroun.

\*\* Istituto di Parassitologia, Università di Roma « La Sapienza », Piazzale Aldo Moro, 5, 00185 Roma, Italia.

Accepté le 13 décembre 1988.

Cytogenetic investigations on the *Anopheles gambiae* complex in Bobo-Dioulasso region (Burkina Faso).

SUMMARY. Cytogenetic investigations were carried out on the *Anopheles gambiae* complex during four consecutive years in the area of Bobo-Dioulasso (Burkina Faso). *An. gambiae* and *An. arabiensis* are confirmed to be sympatric in this zone. Out of 3,000 half-gravid females examined no hybrid was observed. This confirms the genetic isolation of the two sibling species.

*Anopheles gambiae* represents about 90 % of the specimens collected and *An. arabiensis* 10 %. The cytogenetic analysis reveals that both species are characterized by a high level of chromosomal polymorphism. Five paracentric inversions were recorded in *An. arabiensis* and six in *An. gambiae*. The study of the associations of these inversions and of their frequencies shows that: i) *An. arabiensis* appears as a single population whose individuals are crossing at random; ii) *An. gambiae* includes two populations showing partial reproductive isolation.

Each of the two *Anopheles gambiae* populations can be referred to a chromosomal form. The form Mopti is characterized by arrangements 2Rbc, 2Ru; the form Savanna by 2Rb. The arrangement 2La is nearly fixed in the Mopti form, while it shows a significant lower frequency in the Savanna form.

Almost all specimens of *An. gambiae* (96 %) belong to one of these chromosomal forms. The remaining specimens (4 %) can be interpreted either as hybrids or recombinants between the two forms or as not classified.

The karyotype analysis shows obvious departures from Hardy-Weinberg equilibrium if it is carried out on mixed samples of the two forms, while a good agreement with Hardy-Weinberg equilibrium is generally observed when the analysis is limited to each form.

The two chromosomal forms are coexisting in most of the localities examined with the exception of the central part of the rice-cultivated area of Kou Valley where Mopti is practically alone.

The chromosomal form Mopti is prevailing in areas with non-seasonal larval breeding places which are productive in the rainy season as well as in the dry season. On the contrary, the Savanna form is frequent where breeding places are temporary and limited to the rainy season.

Key-words: *Anopheles gambiae*. *Anopheles arabiensis*. Cytogenetic. Ecology. Burkina Faso.

Introduction

Le complexe *Anopheles gambiae* Giles, 1902 est probablement le plus étudié et le plus finement analysé des complexes d'espèce d'intérêt médical. Dans les années 1940 était déjà acquis qu'*Anopheles gambiae sensu lato* présentait une hétérogénéité dans ses capacités comme vecteur de paludisme dans différentes parties de l'Afrique (De Meillon, 1956). La découverte de populations à stades préimaginaux halophiles sur le pourtour de l'Afrique introduisait d'autres différences (Ribbands, 1944). L'emploi généralisé d'insecticides lors des campagnes de lutte antipaludique a suscité des comportements-réponses très variables selon les localités (Davidson, 1956) faisant suspecter l'existence de taxons différents. C'est en 1962 qu'éclata définitivement le taxon *An. gambiae s. l.* grâce à la méthode des croisements avec des souches de références (Davidson et Jackson, 1962; Davidson, 1962). A la suite de ces découvertes, des études de morphologie ont été reprises avec du matériel biologique identifié génétiquement; elles ont montré

ORSTOM Fonds Documentaire

18 SEP. 1990

N° : 30 634-ex 1

Cote : B

pe III

une similitude complète entre les différentes espèces sauf pour les espèces halophiles vis-à-vis des espèces dulçaquicoles (Coluzzi, 1964) ou pour certaines populations marginales (Chauvet *et al.*, 1969 ; Zahar *et al.*, 1970). La technique morphologique classique était inopérante et la technique mixiologique nécessitait trop de temps ; une nouvelle technique était nécessaire pour déterminer les espèces et analyser plus avant leurs inter-relations.

L'étude cytogénétique des chromosomes polyténiques des glandes salivaires du quatrième stade larvaire (Frizzi et Holstein, 1956) et des cellules trophocytaires de l'ovocyte du stade de Christophers III fin à IV début (Coluzzi, 1968) s'est avérée la plus performante et s'est généralisée. Les chromosomes des cellules nourricières sont plus utilisés car ils sont rencontrés chez la femelle adulte, ils sont plus facilement accessibles et ils procurent une fréquence supérieure de préparations réussies. Ces études chromosomiques ont permis de définir cytotauxonomiquement les différentes espèces du complexe *An. gambiae* (Coluzzi, 1966 ; Coluzzi et Sabatini, 1967, 1968, 1969 ; Davidson et Hunt, 1973).

Ces espèces sont au nombre de six. *An. gambiae* (ancienne espèce A) et *An. arabiensis* (ancienne espèce B) sont les plus anthropophiles et les meilleurs vecteurs de paludisme, de filariose de Bancroft et d'arboviroses. En général, *An. gambiae* domine en zone de forêt et de savane humide (Coz, 1973a). *An. arabiensis* est plus zoophile et plus exophile qu'*An. gambiae*. Ces deux espèces sont sympatriques dans la quasi totalité de la zone afrotropicale non méridionale. *An. quadriannulatus* (ancienne espèce C) est strictement zoophile et est rencontré en Éthiopie et dans l'Est de l'Afrique méridionale. Les larves de ces trois espèces vivent dans l'eau douce, contrairement à celles des trois suivantes. Les larves d'*An. bwambae* (ancienne espèce D) vivent dans les sources d'eau minérale de la forêt de Semliki en Ouganda (White, 1985). Les larves d'*An. melus* et d'*An. merus* vivent en eau saumâtre, respectivement sur le littoral Ouest et Est de l'Afrique. Ces trois dernières espèces sont allopatriques entre elles mais sympatriques à la fois avec *An. gambiae* et/jou *An. arabiensis* (White, 1974).

Chacune de ces six espèces est manifestement protégée par d'efficaces mécanismes d'isolement reproductif. Ces mécanismes ne sont pas encore formellement identifiés mais certainement relatifs à des composants éthologiques, agissant avant la copulation (Coluzzi *et al.*, 1985). Bien que la possibilité d'hybridation existe dans de nombreuses zones de sympatrie, les hybrides naturels entre ces six espèces sont très rares. Les hybrides obtenus par croisements expérimentaux sont le plus souvent viables. La stérilité est de règle seulement pour les mâles hybrides.

Les études effectuées au Burkina Faso (ex. Haute-Volta) par Coz (1973a et c) ont démontré qu'*An. gambiae* et *An. arabiensis* sont sympatriques dans tout le pays et que leur fréquence relative est fonction des conditions climatiques. *An. gambiae* domine dans la partie méridionale humide du pays, alors qu'*An. arabiensis* est mieux représenté dans les steppes sahéliennes.

Des études plus récentes portant sur le polymorphisme génétique des membres de ce complexe en association avec un environnement anthropisé, ont eu pour

cadre le Nigeria (Coluzzi *et al.*, 1979), la Sénégambie (Bryan *et al.*, 1982 ; Petrarca *et al.*, 1987) et le Mali (Touré *et al.*, 1983). Il a été montré que l'étude des inversions chromosomiques donnait des informations importantes sur le polymorphisme génétique des populations naturelles du complexe. Il a aussi été montré, chez *An. gambiae* s. s., qu'une grande hétérogénéité génétique était liée à un processus de spéciation en cours et que les inversions chromosomiques en constituait un excellent marqueur (Coluzzi *et al.*, 1985).

Dans la région de Bobo-Dioulasso la création du périmètre rizicole de la Vallée du Kou a bouleversé le biotope originel et a sélectivement favorisé comme vecteur *An. gambiae* s. l. Cette zone constitue un paradoxe épidémiologique que l'on peut schématiser par : plus de piqûres d'anophèles que dans les villages de savane avoisinante mais moins de transmission du paludisme. Parmi les hypothèses avancées pour tenter d'expliquer cette situation il a été envisagé une modification de la structure génétique des populations de ce vecteur due aux changements écologiques occasionnés par la riziculture (Robert *et al.*, 1985).

Les résultats présentés dans cette étude sont obtenus à partir de moustiques récoltés de 1981 à 1984 et n'ont, jusqu'à présent, donné lieu qu'à des communications (Robert *et al.*, 1986 ; Petrarca *et al.*, 1986).

### Description de la zone d'étude

Les localités prospectées sont situées à moins de 55 km de la ville de Bobo-Dioulasso, deuxième ville du Burkina Faso, située au Sud-Ouest du pays.

Le climat est caractérisé par l'alternance de deux saisons très contrastées qui se succèdent sans véritable transition. La saison des pluies dure de début mai à fin octobre avec un maximum de précipitation en août. La saison sèche dure de début novembre à fin avril. L'humidité est particulièrement basse de décembre à février. Les précipitations annuelles varient autour de 1 000 mm.

Décembre et janvier sont les mois les plus frais (minima moyen de 17°). Il existe deux pics thermiques en mars (maxima moyen de 37°) et en novembre (maxima moyen de 34°). Ces pics encadrent la saison pluvieuse dont les variations de température sont inversement proportionnelles aux précipitations (maxima moyen de 29° en août).

La zone considérée est une savane arborée. Elle appartient à la marge sud des savanes soudanaises. La strate herbacée est très dense et très fournie ; elle est ordinairement brûlée en début de saison sèche et repousse dès les premières pluies. Les cours d'eau permanents ou temporaires sont ordinairement bordés de grands arbres qui forment des galeries forestières.

L'ethnie majoritaire est Bobo. L'habitat traditionnel est constitué par des maisons parallélépipédiques à murs de banco et toit de bois recouvert de banco. On trouve aussi des maisons circulaires de type Mossi avec murs de banco et toit

de paille de forme conique. Depuis peu, on rencontre de plus en plus de maisons recouvertes avec des tôles ondulées. L'usage des moustiquaires de lit est exceptionnel.

Les douze villages prospectés en savane sont installés à proximité immédiate d'un cours d'eau. Cinq (Desso, Kokorowé, Toukouro, Samandéni, et Séguéré) sont implantés le long d'un cours d'eau permanent. Un (Karankasso) est implanté en bordure d'un cours d'eau semi-permanent qui tarit parfois en saison sèche après une saison des pluies déficitaire. Enfin six (Baré, Dandé, Kouentou, Koro, Pala, Soumousso) sont implantés en bordure de cours d'eau temporaires qui ne coulent pas en saison sèche; dans les villages de Pala et de Koro aucune eau de surface ne subsiste en saison sèche, excluant toute possibilité d'existence de gîte anophélien préimaginal.

La zone rizicole de la Vallée du Kou située à 30 km au Nord de Bobo-Dioulasso est très particulière. Depuis la réalisation du projet en 1970, un vaste domaine de 1 000 ha d'un seul tenant est irrigué pratiquement en permanence grâce à l'eau détournée d'une rivière (le Kou), amenée par un large canal cimenté. Deux cycles de cultures ont lieu par an, l'un, en saison des pluies de juillet à novembre, l'autre, dit de « contre saison », de janvier à juin, en grande partie pendant la saison sèche. Six villages construits de toutes pièces abritent 12 000 personnes qui sont majoritairement de l'éthnie Mossi. Ces villages sont nommés par un numéro de 1 à 6 précédé des lettres V. K. (ex. : VK4 désigne le village Vallée du Kou, numéro 4). Un septième, Bama, est ancien mais a été transformé par la rizière. Dans ces villages les cases sont alignées, le plus souvent parallélépipédiques avec des murs de banco et toit de tôle, d'autres sont du type Mossi déjà décrit. L'usage des moustiquaires de lit est la règle. Contrairement à ce qui est observé en savane, le gros bétail, tel que les bœufs de labour, passe la nuit à l'intérieur des villages de rizière, dans la cour des habitations.

### Matériel et méthodes

Toutes les analyses cytogénétiques ont été conduites à partir de femelles semi-gravidés prélevées dans les habitations. Une première méthode de collecte a consisté à récolter les moustiques le matin, de façon non traumatique avec un aspirateur spécial décrit par Coluzzi et Petrarca (1973), puis à les maintenir dans de bonnes conditions jusqu'au stade semi-gravide. Une seconde méthode, basée sur la pulvérisation d'insecticide non rémanent à effet « knock down » entre 15 heures et 18 heures a été plus employée car elle a procuré un meilleur rendement et un pourcentage supérieur de préparations exploitables. Quelle que soit la méthode, les chromosomes ont été fixés dans du Carnoy (1/4 acide acétique glacial, 3/4 éthanol absolu) soit en y plongeant le moustique entier, soit seulement les ovaires. Une fois fixés les prélèvements ont été conservés 24 heures à température ambiante puis à  $-20^{\circ}$  où ils peuvent attendre plusieurs mois. Les préparations ont été

effectuées selon la technique de Hunt (1973), utilisant une coloration à l'orcéine acétolactique. La lecture des séquences de bande des chromosomes polyténiques a été faite au microscope à contraste de phase suivant la nomenclature de Coluzzi *et al.* (1979). Chacun des trois chromosomes est désigné par un numéro. Le chromosome 1 est l'hétérochromosome; il est télocentrique. Les chromosomes 2 et 3 sont autosomaux et submétacentriques. Les bras de part et d'autre du centromère sont désignés par les lettres R ou L mis pour « right » ou « left ». Les inversions sont désignées par des lettres minuscules sur chaque bras. L'arrangement standard de référence est noté +. Ce même symbole avec une notation particulière, peut désigner l'arrangement standard d'une section du bras chromosomique; par exemple  $2R+^a$  désigne l'alternative standard de l'inversion  $a$  du bras droit du chromosome 2. L'ensemble de tous les arrangements alternatifs d'une portion de bras chromosomique constitue un système d'inversion. Ces arrangements alternatifs sont d'autre part à l'origine d'une série de caryotypes exclusifs les uns des autres.

### Résultats

Un total de 2 886 préparations a été exploité. Les préparations partiellement lisibles n'ont pas été comptabilisées.

#### 1 — IDENTIFICATION ET DISTRIBUTION DES MEMBRES DU COMPLEXE

Deux espèces, *An. gambiae* et *An. arabiensis*, ont été rencontrées. Aucun hybride n'a été trouvé. *An. gambiae* est l'espèce dominante avec 88 % des effectifs (tableau I). *An. arabiensis* est présent dans presque tous les échantillons mais jamais dans des proportions supérieures à 1/4 des effectifs du complexe. En rizière *An. arabiensis* est mieux représenté (14,6 % des effectifs du complexe) qu'en savane (6,15 %). Dans la zone rizicole *An. arabiensis* est relativement mieux représenté

TABLEAU I. — Appartenance spécifique des individus du complexe *Anopheles gambiae*, récoltés dans la rizière de la Vallée du Kou et dans la savane alentour, région de Bobo Dioulasso, de 1981 à 1984.

Species identification of the members of the *Anopheles gambiae* complex collected in the Kou Valley rice-fields and in neighbouring savanna areas of the Bobo-Dioulasso region, 1981 to 1984.

Biotope	<i>An. gambiae</i>		<i>An. arabiensis</i>		Total
	N	%	N	%	
Savane	839	93,85	55	6,15	894
Rizière	1 701	85,39	291	14,61	1 992
Total	2 540	88,01	346	11,99	2 886

dans les villages de la périphérie (16,2 %) que dans ceux du centre (3,6 %). Il est aussi significativement mieux représenté dans des gîtes de repos tels que les poulaillers plutôt que les chambres à coucher : à VK6 les 24 et 25 septembre 1981. *An. arabiensis* représentait 34,5 % (100/290) dans les chambres et 62,1 % (59/95) dans deux poulaillers abandonnés dans la cour des maisons prospectées ( $\chi^2 = 21,4 - P \ll 0,001$ ).

## 2 — LE POLYMORPHISME CHROMOSOMIQUE D'*An. arabiensis*

Pour le bras 2R cinq inversions ont été observées : *a*, *b*, *c*, *d*<sup>1</sup> et *f* (fig. 1); elles forment les arrangements *a*, *b*, *bc*, *d*<sup>1</sup> et *bf*. Ces arrangements appartiennent à trois systèmes d'inversions qui concernent chacun des régions différentes du chromosome :

- 2Ra : avec les arrangements<sup>+</sup> *a*, *a* et *bf*;
- 2Rb : avec les arrangements<sup>+</sup> *b*, *b*, *bc* et *bf*;
- 2Rd<sup>1</sup> : avec les arrangements<sup>+</sup> *d*<sup>1</sup>, *d*<sup>1</sup> et *bf*.

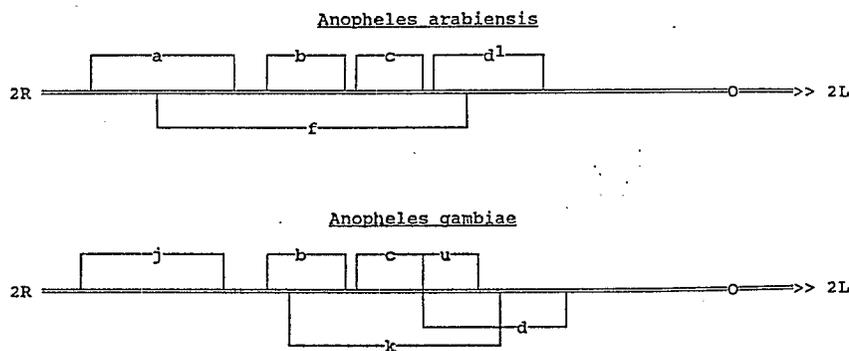


FIG. 1. — Schémas des inversions rencontrées sur le bras chromosomique 2R d'*Anopheles arabiensis* et *An. gambiae* dans la région de Bobo-Dioulasso (d'après Coluzzi *et al.*, 1979).

Diagrammatic representation of the inversions observed on chromosomal arm 2R in *Anopheles arabiensis* and *An. gambiae* in Bobo-Dioulasso region (after Coluzzi *et al.*, 1979).

Pour ces trois systèmes les fréquences des arrangements observées en savane et en rizière sont comparables (tableau II). Pour le système 2Ra l'arrangement standard est le plus fréquent (85,1 %), suivi de l'inversé *a* alors que *bf* est rare. Pour le système 2Rb l'inversé *b* est le plus fréquent (74,6 %), suivi de *bc* (23,1 %); les arrangements standard et *bf* sont rares. Pour le système 2Rd<sup>1</sup> le standard est très majoritaire et l'inversé *d* peu fréquent. Les principaux arrangements observés sur la totalité du bras chromosomique 2R sont, par ordre d'importance numérique décroissant : *b*, *bc* et *ab*. Il existe également des chromosomes *abc*, *bd*<sup>1</sup>, *a*, *d*<sup>1</sup> et *bf*.

TABLEAU II. — Fréquence des arrangements chromosomiques par système d'inversion des *Anopheles arabiensis* récoltés en savane et en rizière de 1981 à 1983.

Frequency of chromosomal arrangements for each inversion systems in *Anopheles arabiensis* collected in savanna areas and rice-fields, 1981 to 1983.

Biotope	Systèmes d'inversion et arrangements										Nombre total de chromosomes
	2Ra		2Rb			2Rd <sup>1</sup>			3Ra		
	+ a	a	+ b	b	bc	bf	+ d <sup>1</sup>	d <sup>1</sup>	+ a	a	
Savane	N	59*	15	57	14	1	74*	0	24	50	74
	%	79,73	20,27	77,03	18,92	1,35	100,00	0,00	32,43	67,57	
Rizière	N	467**	77	404	129	5	527**	17	296	248	544
	%	85,85	14,15	74,26	23,71	0,92	96,88	3,13	54,41	45,59	
Total	N	526	92	461	143	6	601	17	320	298	618
	%	85,11	14,89	71,60	23,11	0,97	97,25	2,75	51,78	48,22	

\* Dont 1 2Rb/  
\*\* Dont 5 2Rb/.

Pour le bras 3R la seule inversion *a* a été observée. L'arrangement inversé est mieux représenté en savane (67,6 %) qu'en rizière (45,6 %) (tableau II); la différence est significative ( $P < 0,001$ ).

Dans l'échantillon numériquement le plus grand, qui représente près de la moitié des *An. arabiensis* récoltés pendant la totalité de l'étude, les fréquences des inversions observées sur 2R et 3R ne s'écartent pas significativement de celles calculées selon la loi d'Hardy-Weinberg (tableau III). Il en va de même pour les autres échantillons statistiquement exploitables.

TABLEAU III. — Analyses génétiques pour trois systèmes d'inversion des *Anopheles arabiensis* échantillonnés les 24 et 25 septembre 1981 au village VK6. Les effectifs calculés sont obtenus selon l'équilibre de Hardy-Weinberg.

Analysis of three inversion systems of *Anopheles arabiensis* collected in the village VK6 on September 24th and 25th, 1981. The expected values (« calculés ») are obtained applying the Hardy-Weinberg law.

Systèmes d'inversion	Caryotypes	Observés (O)	Calculés (C)	$\frac{(O-C)^2}{C}$	Probabilité
2Ra	+a/a+	126	125,90	$7,94 \cdot 10^{-5}$	0,94
	+a/a	38	38,20	$1,05 \cdot 10^{-3}$	
	a/a	3	2,90	$3,45 \cdot 10^{-3}$	
	Total	167	167,00		
				$X^2_1 = 0,004$	
2Rb	+b/+b	0	0,04	0,040	0,84
	+b/b	3	3,74	0,146	
	+b/bc	2	1,15	0,628	
	+b/bf	0	0,03	0,030	
	b/b	93	93,56	0,003	
	b/bc	60	57,63	0,087	
	b/bf	1	1,50	0,167	
	bc/bc	7	8,88	0,398	
	bc/bf	1	0,46	0,634	
	b/bf	0	0,01	0,010	
	Total	167	166,99		
				$X^2_2 = 0,85^*$	
	3Ra	+a/+a	55	54,04	
+a/a		80	81,92	0,045	
a/a		32	31,04	0,030	
Total		167	167,00		
			$X^2_1 = 0,09$		

\*  $X^2$  corrigé.

### 3 — LE POLYMORPHISME CHROMOSOMIQUE D'*An. gambiae*

Pour le bras 2L la seule inversion *a* a été observée (tableau IV). L'arrangement inversé est très fréquent et représente 98,2 % des arrangements totaux. L'arrangement standard est rare; en savane il a une fréquence de 5,2 % et a été rencontré

TABLEAU IV. — Les arrangements chromosomiques observés chez *Anopheles gambiae* en savane et en rizière. Chromosomal arrangements of arms 2R and 2L in *Anopheles gambiae* in the Kou Valley rice-fields and in neighbouring savanna areas.

Biotope	Systèmes d'inversion et arrangements										Nombre total de chromosomes		
	2R/		2Rb				2Ra						
	+j	j	+b	b	bc	bk	+d	d	u	+a		a	
Savane	N	1 664	14	559	804	309	6	1 377*	56	245	87	1 591	1 678
	%	99,17	0,83	33,31	47,91	18,41	0,36	82,06	3,34	14,60	5,18	94,82	
Rizière	N	3 402	0	1 692	98	1 612	0	2 000	41	1 361	2	3 400	3 402
	%	100,00	0,00	49,74	2,88	47,38	0,00	58,79	1,21	40,01	0,06	99,94	
Total	N	5 066	14	2 251	902	1 921	6	3 377*	97	1 606	89	4 991	5 080
	%	99,72	0,28	44,31	17,76	37,81	0,12	66,48	1,91	31,61	1,75	98,25	

\* dont 62 Rbk.

3 fois à l'état homozygote, en rizière il a montré une fréquence bien plus faible (0,06 %). La différence de fréquence de  $2L + a$  entre ces deux biotopes est significative ( $P \ll 0,001$ ).

Pour le bras 2R six inversions ont été rencontrées :  $j, b, c, d, u$  et  $k$ ; elles forment six arrangements inversés :  $j, b, bc, d, u$  et  $bk$ .

Les arrangements  $j$  et  $bk$  sont très rares (respectivement 0,3 % et 0,1 %). Ils ont été observés uniquement en savane et pas en rizière (tableau IV); cette différence de fréquence entre les deux biotopes est significative ( $P \ll 0,01$  pour  $j$  et pour  $bk$ ). Eu égard à leurs fréquences ces deux arrangements seront négligés par la suite.

Les arrangements  $b, bc, d, u$ , et  $+$  du bras 2R appartiennent à deux systèmes d'inversions (tableau IV) :

—  $2Rb$  avec  $+$   $b, b$  et  $bc$ , très polymorphe en savane et en rizière. En savane l'arrangement  $b$  est le plus fréquent (47,9 %) suivi par  $+$  (33,3 %) et  $bc$  (18,4 %); en rizière ce sont les arrangements  $bc$  (47,4 %) et  $+$  (49,7 %) qui sont les plus fréquents; l'arrangement  $b$  est rare (2,9 %). Les différences de fréquence de ces trois arrangements entre la savane et la rizière sont très significatives ( $P < 0,001$  pour chaque comparaison).

—  $2Rd$  avec  $+$   $d, d$  et  $u$ , très polymorphe en rizière. L'arrangement  $d$  est rare, rencontrés dans 1,9 % des arrangements totaux; il est mieux représenté en savane (3,3 %) qu'en rizière (1,2 %). En savane l'arrangement  $+$  est le plus fréquent (81,7 %) suivi par  $u$  (14,6 %), tandis qu'en rizière les fréquences sont 58,8 % et 40,0 %, respectivement. Les différences de fréquence de ces trois arrangements entre la savane et la rizière sont très significatives ( $P < 0,001$  pour chaque comparaison).

Pour ces deux systèmes l'équilibre de Hardy-Weinberg est vérifié en rizière mais pas en savane (tableau V).

La fréquence des différents caryotypes du bras 2R *in toto* n'est pas non plus aléatoire. Quelques caryotypes polyhétérozygotes ont une configuration cytologique très semblable (par exemple  $bcd/b$  et  $bc/bd$ ); leur discrimination, basée sur la séquence des bandes des homologues, n'a pas toujours été possible lorsque la préparation chromosomique n'était pas excellente. L'attribution de ces caryotypes a été décidée à partir des fréquences relatives des caryotypes et des arrangements homozygotes donc indiscutables. En savane (tableau VI a) les caryotypes  $b/b$  et  $b/+$  d'une part, et  $u/u, bc/u$  et  $bc/bc$  d'autre part, sont abondants. Les deux caryotypes  $b/u$  et  $b/bc$  sont rares, respectivement 1 et 13 observations, alors que leurs effectifs attendus en accord avec l'équilibre de Hardy-Weinberg sont respectivement 114,13 et 131,97. En rizière (tableau VI b) seuls les caryotypes  $u/u, bc/u, bc/u$  et  $bc/bc$  sont bien représentés. L'ensemble de ces observations montre l'existence dans les échantillons prélevés en savane des formes chromosomiques « Savane » et « Mopti » selon la nomenclature de Touré *et al.* (1983) reprise par Coluzzi *et al.* (1985). En rizière la forme Mopti est la seule présente ou presque.

TABLEAU V. — Analyses génétiques pour deux systèmes d'inversion de deux échantillons d'*Anopheles gambiae*. L'échantillon de savane a été récolté le 28 août 1984 au village de Dandé; l'échantillon de rizière a été récolté dans le village VK6, les 6 et 13 août 1984, dans des chambres à coucher. Les effectifs calculés sont obtenus selon l'équilibre de Hardy-Weinberg.

Analysis of two inversion systems for two samples of *Anopheles gambiae*. The savanna sample was collected in the village Dandé on August 28th, 1984. The sample from rice-fields was collected in bedrooms from the village VK6 (August 6th and 13th, 1984). The expected values (« calculés ») are obtained from the Hardy-Weinberg equilibrium.

Biotope	Systèmes d'inversion et caryotypes										Total			
	2Rb					2Rd								
	$+/b/+b$	$+b/b$	$b/b$	$b/bc$	$bc/bc$	$+d/+d$	$+d/u$	$+d/d$	$u/u$	$d/d$				
Savane	observé (O)	4	19	9	26	9	7	61	1	9	3	0	0	74
	calculé (C)	4,38	19,46	7,78	21,62	17,30	3,46	58,86	6,24	8,03	0,17	0,43	0,27	
	$\frac{(O-C)^2}{C}$	0,03	0,01	0,19	0,89	3,98	3,62	0,08	4,40	0,12	47,11	0,43	0,27	
			$X^2 = 8,73$		$P = 0,01$				$X^2 = 9,81^*$		$P = 0,007$			
Rizière	observé (O)	14	1	49	0	2	45	50	53	2	6	0	0	111
	calculé (C)	13,70	1,05	49,54	0,02	1,91	44,78	54,11	45,38	1,40	9,52	0,59	0,00	
	$\frac{(O-C)^2}{C}$	0,01	0,00	0,01	0,02	0,00	0,00	0,31	1,28	0,26	1,30	0,59	0,00	
			$X^2 = 0,01^*$		$P = 0,99$				$X^2 = 2,89^*$		$P = 0,24$			

\*  $X^2$  corrigé.

Des analyses, en rizière et en savane, portant sur l'ensemble des caryotypes les plus fréquemment rencontrés, confirment un considérable déséquilibre de Hardy-Weinberg si on considère ensemble les arrangements *bc*, *b*, *u* et *+*. Ce déséquilibre est éliminé ou presque si on analyse séparément les arrangements *b* et *+* d'une part et *bc* et *u* d'autre part (tableau VII). Le fait que l'équilibre d'Hardy-Weinberg n'est pas tout à fait vérifié dans l'échantillon du biotope de rizière pourrait être lié au faible nombre de moustiques examinés et/ou à l'effet Wahlund (voir Wallace, 1981).

#### 4 — LES DEUX FORMES CHROMOSOMIQUES D'*An. gambiae* s. s.

La forme Savane est caractérisée essentiellement par les arrangements 2R*b* et 2L*a*. Les arrangements 2R*d*, 2R*bd* et 2R*bcd* appartiennent aussi à cette forme et sont beaucoup plus rares dans la zone. La forme Mopti est caractérisée par le polymorphisme 2R*bc/u* et l'inversion 2L*a* fixée. Le caryotype standard appartient aux deux formes chromosomiques (tableaux VI a et VI b).

L'ensemble des caryotypes qui n'est pas assimilable ni à la forme Savane ni à la forme Mopti est constitué d'individus soit issus d'un croisement entre deux parents appartenant chacun à une des deux formes, soit issus d'au moins un gamète recombiné, soit présentant au moins une inversion très rare. Cet ensemble hétérogène d'hybrides, de recombinants et de non-classés représente 4 % de l'échantillon total d'*An. gambiae* (tableaux VI a et VI b).

TABLEAU VI a. — Fréquence (%) des caryotypes d'inversion du bras 2R *in toto* d'*Anopheles gambiae* de la région de Bobo-Dioulasso, récoltés en savane (N=824). Les 15 caryotypes présentant les arrangements 2R*j* ou 2R*k* ont été négligés. Voir dans le texte les détails concernant la classification des caryotypes.

Frequency of whole arm inversion karyotypes of *Anopheles gambiae* collected in savanna areas of the Bobo-Dioulasso region (N = 824). The 15 specimens carriers of 2R*j* and/or 2R*k* are not included. See the text for details on assignment of karyotypes.

2R	bu	bd	bcd	d	b	+	u	bc
bc	0,24	0,97	0,00	0,85	1,58	4,25	11,89	7,16
u	0,00	0,00	0,00	0,24	0,12	4,13	6,55	
+	0,00	0,00	0,49	0,73	21,00	2,55		MOPTI
b	0,00	0,49	2,67	0,12	33,98			SAVANE

TABLEAU VI b. — Fréquence (%) des caryotypes d'inversion du bras 2R *in toto* d'*Anopheles gambiae* de la région de Bobo-Dioulasso, récoltés en rizière (N=1 701). Voir dans le texte les détails concernant la classification des caryotypes.

Frequency of whole arm inversion karyotypes of *Anopheles gambiae* collected in rice-fields of the Bobo-Dioulasso region (N = 1,701). See the text for details on assignment of the karyotypes.

2R	bu	bd	bcd	d	b	+	u	bc
bc	0,65	0,29	0,06	0,69	0,41	6,58	36,51	24,63
u	0,35	0,12	0,24	0,29	0,47	8,94	16,05	
+	0,00	0,00	0,12	0,59	1,00	0,82		MOPTI
b	0,00	0,00	0,00	0,12	1,18			SAVANE

L'arrangement 2L<sup>+</sup>*a* a été rencontré 87 fois dans la forme Savane et seulement 2 fois dans la forme Mopti. Dans la forme Savane, la fréquence de cet arrangement est 8,6 % dans les villages de savane ; elle atteint un maximum de 12 % dans le village de Pala. Les trois observations homozygotes concernent les villages de Pala, Koro et Dandé, où la fréquence de la forme Savane est élevée. Ainsi la fréquence de l'arrangement 2L<sup>+</sup>*a* est liée à celle de la forme Savane.

#### En zone de savane.

Les deux formes chromosomiques coexistent dans la plupart des localités prospectées (fig. 2). Leurs fréquences respectives sont largement dépendantes des conditions écologiques locales. Dans les six villages implantés le long d'un cours d'eau temporaire les fréquences relatives des formes Savane et Mopti sont respectivement de 82,1 % et 12,2 % ; dans les six autres villages implantés le long d'un cours d'eau permanent ou semi-permanent elles sont de 33,3 % et 64,1 % (tableau VIII). Cette différence de fréquence dans les villages avec ou sans gîtes larvaires en saison sèche est très significative ( $P < 0,0001$ ).

La forme Savane est avantagée dans les milieux les plus secs, où les gîtes larvaires ont un caractère temporaire dépendant des pluies. Par exemple cette forme occupe seule le village de Pala, installé à flanc de côteau et elle est majoritaire dans tous les villages qui ne sont pas implantés à proximité d'un cours d'eau permanent (tableau VIII).

La forme Mopti est avantagée dans les milieux humides, dans les zones inon-

TABLEAU VII. — Analyse génétique des principaux groupes de caryotypes d'inversion rencontrés sur 2R chez *Anopheles gambiae* récoltés en savane et en rizière. Les effectifs calculés sont obtenus selon l'équilibre de Hardy-Weinberg.

Analysis of the main 2R inversion karyotypes of *Anopheles gambiae* collected in savanna and rice-fields. The expected values are obtained applying the Hardy-Weinberg law.

Caryo- types	Biotope savane			Biotope rizière		
	Observés (O)	Calculés (C)	$\frac{(O-C)^2}{C}$	Observés (O)	Calculés (C)	$\frac{(O-C)^2}{C}$
<i>Tous caryotypes</i>						
bc/bc	59	22,69	58,11	419	378,89	4,25
bc/uc	98	41,42	77,29	621	637,25	0,41
bc/+	35	48,81	3,91	112	148,39	8,92
bc/b	13	128,39	103,71	7	34,58	22,00
u/u	54	18,91	65,11	273	267,94	0,10
u/+	34	44,56	2,50	152	124,78	5,94
u/b	1	117,21	115,22	8	29,08	15,28
+/+	21	26,26	1,05	14	14,53	0,02
+/b	173	138,12	8,81	17	6,77	15,46
b/b	280	181,64	53,26	20	0,79	467,12
Total	768	768,01		1 643	1 643,00	
	$X^2_3 = 488,91$ $P \ll 0,0001$			$X^2_3 = 533,49$ $P \ll 0,0001$		
<i>Caryotypes Mopti</i>						
bc/bc	59	55,28	0,25	419	405,31	0,46
bc/uc	98	105,44	0,52	621	648,38	1,16
u/u	54	50,28	0,28	273	259,31	0,72
Total	211	211,00		1 313	1 313,00	
	$X^2_1 = 1,05$ $P = 0,31$			$X^2_1 = 2,34$ $P = 0,13$		
<i>Caryotypes savane</i>						
+/+	21	24,38	0,47	14	9,93	1,67
+/b	173	166,24	0,27	17	25,15	2,64
b/b	280	283,38	0,04	20	15,93	1,04
Total	474	474,00		51	51,01	
	$X^2_1 = 0,78$ $P = 0,38$			$X^2_1 = 5,35$ $P = 0,02$		

dées et le long des cours d'eau permanents où les gîtes larvaires présentent un caractère permanent ou subpermanent. Par exemple, dans le village de Séguéré, situé en bordure de la rivière permanente Volta Noire (fig. 2), 90 % des *An. gambiae* appartiennent à cette forme.

#### En zone rizicole irriguée.

La forme Mopti est pratiquement la seule présente. La forme Savane est très rare au centre de la rizière (1,3 %) et est plus fréquente en périphérie (3,3 %).

Au sein de la forme Mopti il existe des variations de fréquence des arrangements 2Rbc et 2Ru. Au milieu de la saison des pluies la fréquence de l'arrangement bc

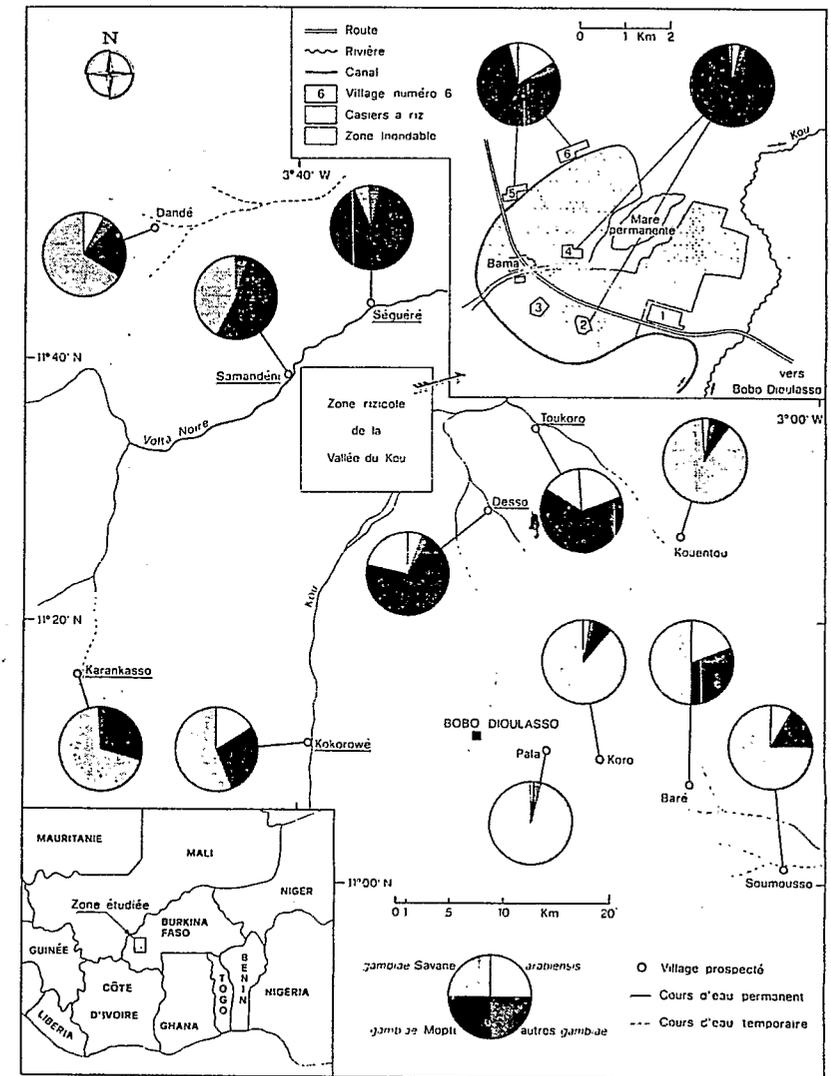


FIG. 2. — Carte de la région de Bobo-Dioulasso et fréquence des différents taxons du complexe *Anopheles gambiae* par localité. Les villages soulignés sont installés à proximité d'une rivière permanente.

Map of Bobo-Dioulasso region showing the frequencies of the taxa of the *Anopheles gambiae* complex for each locality. The underlined villages are settled nearby permanent rivers.

TABLEAU VIII. — Nombres et pourcentages des taxons du complexe *Anopheles gambiae* récoltés en savane et en rizière dans la région de Bobo-Dioulasso.

Numbers and percentages of the taxa of the *Anopheles gambiae* complex collected in savanna areas and rice-fields of the Bobo-Dioulasso region.

Zones écologiques	Villages	<i>Anopheles gambiae</i>						<i>Anopheles arabiensis</i>		Total général		
		Forme Savane		Forme Mopti		Hybrides, recombinants, non classés		Total	N		%	
		N	%	N	%	N	%					
Zone de savane	Villages avec rivières temporaires	Baré	14	58,33	7	29,17	3	12,50	24	4	14,29	28
		Dandé	68	68,00	24	24,00	8	8,00	100	9	8,26	109
		Koro	133	89,26	11	7,38	5	3,36	149	3	1,97	152
		Kouentou	38	86,36	2	4,55	4	9,09	44	1	2,22	45
		Pala	70	97,22	0	0,00	2	2,78	72	1	1,37	73
		Soumousso	79	80,61	16	16,33	3	3,06	98	10	9,26	108
	Autres	1	25,00	0	0,00	3	75,00	4	1	20,00	5	
	Total	403	82,08	60	12,22	28	5,70	491	29	5,58	520	
	Villages avec rivières permanentes ou sub-permanentes	Desso	31	22,96	101	74,81	3	2,22	135	8	5,59	143
		Karankasso	42	67,74	17	27,42	3	4,84	62	0	0,00	62
		Kokorowé	24	66,67	12	33,33	0	0,00	36	7	16,28	43
		Séguéré	3	5,56	49	90,74	2	3,70	54	0	0,00	54
Samandeni		8	42,11	10	52,63	1	5,26	19	0	0,00	19	
Toukouro		8	19,05	34	80,95	0	0,00	42	11	20,75	53	
Total	116	33,33	223	64,08	9	2,59	348	26	6,95	374		
Total général		519	61,86	283	33,73	37	4,41	839	55	6,15	894	
Zone de rizière	Villages centraux	3	1,26	231	97,06	4	1,68	238	9	3,64	247	
	Villages périphériques	48	3,28	1 360	92,96	55	3,76	1 463	282	16,16	1 745	
	Total	51	3,00	1 591	93,53	59	3,47	1 701	291	14,61	1 992	

TABLEAU IX. — Fréquences caryotypiques et chromosomiques de la forme Mopti d'*Anopheles gambiae* dans des chambres et dans des abris (poulailler abandonné) du village VK6.

Karyotypic and chromosomal frequencies of Mopti form of *Anopheles gambiae* collected in bedrooms and in empty poultry-yards in the village VK6.

Biotope		Caryotypes					Total	Chromosomes			$X^2$ (HW) P	
		bc/bc	bc/u	bc/+	u/u	u/+		+/+	bc	u		+
Chambres	N	23	70	12	49	21	4	179	128	189	41	1,77
	%	12,85	39,11	6,70	27,37	11,73	2,23		35,75	52,79	11,45	0,41
Poulaillers	N	0	11	5	15	2	0	33	16	48	7	1,78*
	%	0,00	33,33	15,15	45,45	6,06	0,00		24,24	65,15	10,61	0,62
Test exact de Fisher (bc/bc[-]autres), P = 0,02								$X^2 = 3,77$ , P = 0,15				

\*  $X^2$  corrigé.

est minimale et celle de l'arrangement *u* maximale et au milieu de la saison sèche, c'est l'inverse ; par exemple à VK6 en avril 1984, *bc/bc* représentait 81 % de la forme Mopti et en août, 42 %. D'autre part la fréquence du caryotype *bc/bc* est significativement plus grande parmi les *An. gambiae* au repos le jour dans des chambres à coucher que parmi ceux reposant dans des poulaillers (tableau IX).

### Discussion

La présente analyse cytogénétique s'inscrit dans le cadre d'une vaste étude de la distribution des taxons du complexe *An. gambiae* en Afrique de l'Ouest (Coluzzi *et al.*, 1985).

Dans la région de Bobo-Dioulasso, la présence d'*An. gambiae* et d'*An. arabiensis*, ainsi que la prééminence numérique d'*An. gambiae* se confirment (Coz, 1973a). L'absence d'hybride, après quelque 3 000 observations, prouve l'isolement reproductif de ces deux taxons et le bien fondé de leur statut spécifique. Ceci ne remet évidemment pas en cause les rares cas certifiés d'hybridation naturelle (White, 1971) mais confirme leurs caractères exceptionnels.

L'homogénéité génétique d'*An. arabiensis* observée dans la région de Bobo-Dioulasso est en accord avec les conclusions de Coluzzi *et al.* (1979) au Nigeria et de Touré *et al.* (1983) au Mali. L'hétérogénéité génétique d'*An. gambiae* est due à l'existence de deux formes chromosomiques : Savane et Mopti, rencontrées aussi au Mali (Touré *et al.*, 1983). L'équilibre de Hardy-Weinberg étant respecté au sein de chacune de ces deux formes chromosomiques, ces dernières peuvent donc être considérées comme deux unités panmictiques.

Les fréquences relatives de ces formes chromosomiques sont liées aux conditions physico-géographiques locales. Dans les villages installés à proximité des rivières permanentes procurant des gîtes préimaginaux même pendant la saison sèche, la forme Mopti prédominerait à la faveur d'un avantage adaptatif déterminant en saison sèche. La prééminence numérique de la forme Savane dans les localités où les gîtes préimaginaux sont temporaires et dépendants de la saison de pluies serait liée à un avantage de cette forme en saison de pluies et/ou à l'impossibilité pour la forme Mopti d'exploiter son avantage en saison sèche.

À cet égard la zone rizicole de la Vallée du Kou constitue un bel exemple de l'influence des conditions écologiques locales sur la constitution génétique des populations du complexe. Au centre de la rizière *An. arabiensis* est faiblement représenté et la forme Mopti d'*An. gambiae* est pratiquement le seul taxon rencontré du complexe. Une situation semblable a été observée par Touré *et al.* (1983) dans le delta intérieur du fleuve Niger au Mali. Cette convergence dans la structure génétique du complexe, observée dans deux zones géographiquement éloignées aurait pour base écologique l'inondation naturelle dans un cas et l'irrigation artificielle dans l'autre.

Les quatre villages les plus proches de la zone rizicole sont ceux où la fréquence

d'*An. gambiae* Mopti est la plus élevée (fig. 2). Ceci pourrait indiquer qu'un « effet rizière » serait perceptible au moins à une dizaine de kilomètres. En fait, il n'en est rien car des études complémentaires (à paraître) ont montré que cet effet est beaucoup plus limité dans l'espace. Le fort pourcentage de la forme Mopti observé dans ces villages est en réalité dépendant des seules caractéristiques locales du milieu.

Dans des conditions écologiques apparemment comparables à celles de la Vallée du Kou, Petrarca *et al.* (1987) ont observé qu'au Nord du Sénégal c'est *An. arabiensis* qui domine alors qu'*An. gambiae* Mopti est absent. Cette information, associée à l'abondance et à la présence quasi exclusive d'*An. gambiae* Mopti au centre de la rizière de la Vallée du Kou (semblant utiliser la totalité de la niche écologique exploitable par le complexe), suggèrent qu'il convient de discuter de l'occupation d'un biotope en termes d'adaptation et de compétition.

Les différences significatives des fréquences de certains arrangements d'*An. arabiensis* et d'*An. gambiae* entré la zone rizicole et la savane typique avoisinante supposent une forte pression sélective propre à la zone rizicole et/ou un isolement génétique des populations de rizière et de savane, c'est-à-dire une faible dispersion des moustiques.

En Vallée du Kou les faibles indices sporozoïtiques régulièrement relevés depuis plusieurs années chez des *An. gambiae s. l.* capturés sur sujets humains (Robert *et al.*, 1985) ne paraissent pas devoir être attribués à une faible susceptibilité d'*An. gambiae* Mopti à *Plasmodium falciparum* (Touré *et al.*, 1986). Des phénomènes éthologiques ou physiologiques (déviation zoophile, longévité réduite, forte dispersion, etc.) semblent devoir être envisagés pour expliquer cette situation particulière. Cependant il est possible que des différences dans la bioécologie des individus de ce taxon porteurs de l'arrangement *u*, soient impliquées dans la modification des modalités de transmission du paludisme en Vallée du Kou (Robert *et al.*, 1986). Quoi qu'il en soit, ces faibles indices sporozoïtiques observés chez *An. gambiae s. l.* ne sont pas dus à une éventuelle colonisation massive de la rizière par *An. arabiensis* dont on sait qu'il est plus zoophile qu'*An. gambiae* (Coz, 1973b). En effet, bien que mieux représenté en rizière qu'en savane, *An. arabiensis* reste toujours minoritaire en rizière et est même pratiquement absent de la zone centrale. Toutefois rappelons que nos conclusions sont basées sur des captures diurnes de moustiques endophiles ; ce mode de prélèvement sous estime peut-être la densité réelle d'*An. arabiensis*. Mais si tel est le cas, sa zoophilie est probablement très marquée diminuant d'autant ses contacts avec l'homme.

Au sein de l'espèce *An. gambiae*, la coexistence de deux populations sympatriques, partiellement isolées sur le plan génétique, constitue une situation inhabituelle compatible avec un processus de spéciation en cours. L'isolement génétique est très probablement dû à l'existence de barrières précopulatrices de nature éthologique, entraînant un évitement des partenaires sexuels potentiels qui n'appartiendraient pas à la même forme chromosomique (Coluzzi *et al.*, 1985). Toutefois cet isolement génétique est incomplet ; d'une part le pourcentage d'hybrides entre les formes Savane et Mopti, quoique faible, n'est pas négligeable, d'autre

part le génotype standard sert probablement de « pont » entre les deux formes dans la mesure où il appartient effectivement à ces deux formes.

Le complexe *An. gambiae*, grâce à une remarquable « vitalité évolutive », constitue un modèle d'évolution qui propose, aux niveaux spécifiques et sub-spécifiques, différents degrés d'isolement génétique assimilables aux étapes successives d'un vaste processus de spéciation. On remarque cependant qu'*An. arabiensis* qui présente un haut degré de polymorphisme, de par l'évidence d'une panmixie, ne semble pas concerné par un tel processus. Ce modèle illustre la notion moderne d'espèce reposant uniquement sur la réalité d'un « pool » génétique commun. Ce modèle confirme qu'un isolement génétique peut s'instaurer indépendamment de différenciation morphologique.

Cette étude s'est déroulée dans deux situations contrastées, la savane et la rizière, qui ont chacune d'importantes implications épidémiologiques sur la transmission du paludisme. Dans ces contextes écologiquement distincts quoique géographiquement voisins, la cytogénétique a permis d'observer des différences majeures dans la composition qualitative et quantitative des populations de vecteurs. Ces différences peuvent contribuer à expliquer des comportements particuliers des vecteurs. Elles illustrent bien l'importante notion de faciès épidémiologique (Carnevale *et al.*, 1985) et s'insèrent dans le cadre plus général de l'évaluation de l'impact d'un vaste projet hydro-agricole sur l'épidémiologie du paludisme.

#### RÉFÉRENCES

- BRYAN J. H., DI DECO M. A., PETRARCA V., COLUZZI M. : Inversion polymorphism and incipient speciation in *Anopheles gambiae* s. str. in The Gambia, West Africa. *Genetica*, 1982, 59, 167-176.
- CARNEVALE P., ROBERT V., MOLEZ J. F., BAUDON D. : Les faciès épidémiologiques des paludismes en Afrique subsaharienne. *Études médicales*, 1985, 3, 123-133.
- CHAUVET G., DAVIDSON G., DEJARDIN J. : Validité d'une méthode chétotaxique de distinction des larves d'espèces A et B du complexe *Anopheles gambiae* à Madagascar. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 1969, 7, 51-60.
- COLUZZI M. : Morphological divergences in the *Anopheles gambiae* complex. *Riv. Malariol.*, 1964, 13, 197-232.
- COLUZZI M. : Osservazioni comparative sul cromosoma X nelle specie A e B del complesso *Anopheles gambiae*. *Rend. Accad. Naz. Lincei*, 1966, 40, 671-678.
- COLUZZI M. : Cromosomi politenici delle cellule nutrici ovariche nel complesso *gambiae* del genere *Anopheles*. *Parassitologia*, 1968, 9, 73-88.
- COLUZZI M., PETRARCA V. : Aspirator with paper cup for collecting mosquitoes and other insects. *Mosquito News*, 1973, 33, 249-250.
- COLUZZI M., SABATINI A. : Cytogenetic observations on species A and B of the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia*, 1967, 9, 73-88.
- COLUZZI M., SABATINI A. : Cytogenetic observations on species C of the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia*, 1968, 10, 155-165.
- COLUZZI M., SABATINI A. : Cytogenetic observations on the salt water species, *Anopheles merus* and *Anopheles melas*, of the *gambiae* complex. *Parassitologia*, 1969, 11, 177-187.
- COLUZZI M., PETRARCA V., DI DECO M. A. : Chromosomal inversion intergradation and incipient speciation in *Anopheles gambiae*. *Boll. Zool.*, 1985, 52, 45-63.
- COLUZZI M., SABATINI A., PETRARCA V., DI DECO M. A. : Chromosomal differentiation and adaptation to human environments in the *Anopheles gambiae* complex. *Trans. Roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, 1979, 73, 483-497.
- Coz J. : Contribution à l'étude du complexe *A. gambiae*. Répartition géographique et saisonnière en Afrique de l'Ouest. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 1973a, 11, 3-31.
- Coz J. : Contribution à la biologie du complexe *Anopheles gambiae* Giles en Afrique Occidentale. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 1973b, 11, 1, 33-40.

- DAVIDSON G. : Insecticide resistance in *Anopheles gambiae* Giles: a case of simple Mendelian inheritance. *Nature*, 1956, 178, 861-863.
- DAVIDSON G. : *Anopheles gambiae* complex. *Nature*, 1952, 196, 907.
- DAVIDSON G., HUNT R. : The crossing and chromosome characteristics of a new sixth species in the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia*, 1973, 15, 121-128.
- DAVIDSON G., JACKSON C. E. : Incipient speciation in *Anopheles gambiae* Giles. *Bull. Org. mond. Santé*, 1962, 27, 303-305.
- DE MEILLON B. : Aspects of malaria vector research in Africa. *Bull. Wld Hlth Org.*, 1956, 15, 847-851.
- FRIZZI G., HOLSTEIN M. : Étude cytogénétique d'*Anopheles gambiae*. *Bull. Wld Hlth Org.*, 1956, 15, 425-435.
- HUNT R. H. : A cytological technique for the study of *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia*, 1973, 15, 137-139.
- PETRARCA V., VERCRUYSSSE J., COLUZZI M. : Observations on the member species of the *Anopheles gambiae* complex in the Senegal River Basin. *Med. Veter. Entomol.*, 1987, 1, 303-312.
- PETRARCA V., ROBERT V., CARNEVALE P., COLUZZI M. : Effetto di colture rizicole recenti sulla distribuzione di taxa del complesso *Anopheles gambiae* (Diptera, Culicidae). *Communication au 51<sup>e</sup> Congrès Union Zoologique Italienne*, 6-10 octobre 1986, Rome, Italie.
- RIBBANDS C. R. : Differences between *Anopheles melas* (*A. gambiae* var. *melas*) and *Anopheles gambiae*. The larval pecten. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, 1944, 38, 85-87.
- ROBERT V., GAZIN P., BOUDIN C., MOLEZ J. F., OUEDRAOGO V., CARNEVALE P. : La transmission du paludisme en zone de savane arborée et en zone rizicole des environs de Bobo-Dioulasso (Burkina Faso). *Ann. Soc. belge Med. trop.*, 1985, 65, suppl. 2, 201-214.
- ROBERT V., PETRARCA V., CARNEVALE P., COLUZZI M. : Le particularisme de la transmission du paludisme dans la zone rizicole de la Vallée du Kou (Burkina Faso) ; l'apport de l'étude cytogénétique des vecteurs à l'épidémiologie. *Communication au 14<sup>e</sup> Congrès national de la Société Italienne de Parasitologie*, 21-24 mai 1986, Pise, Italie.
- TOURÉ Y. T., PETRARCA V., COLUZZI M. : Nuove entità del complesso *Anopheles gambiae* in Mali. *Parassitologia*, 1983, 25, 367-370.
- TOURÉ Y. T., PETRARCA V., COLUZZI M. : Esame comparativo dei tassi di infezione con sporozoi e filarie in diverse forme del complesso *Anopheles gambiae* in un villaggio del Mali. *Ann. Ist. Super. Sanità*, 1986, 22, 215-218.
- WALLACE B. : *Basic population genetics*. Columbia University Press, New York, 1981.
- WHITE G. B. : Chromosomal evidence for natural interspecific hybridization by mosquitoes of the *Anopheles gambiae* complex. *Nature*, 1971, 231, 184-185.
- WHITE G. B. : *Anopheles gambiae* complex and disease transmission in Africa. *Trans. Roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, 1974, 68, 278-301.
- WHITE G. B. : *Anopheles bwambiae* sp. n. ; a malaria vector in the Semliki Valley, Uganda, and its relationships with other sibling species of the *An. gambiae* complex (Diptera, Culicidae). *Systematic Entomology*, 1985, 10, 501-522.
- ZAHAR A. R., HILLS M., DAVIDSON G. : An attempt to group fresh water species of the *Anopheles gambiae* complex by some morphological larval and adult characters. *Parassitologia*, 1970, 12, 31-46.