

Études, en particulier au moyen de radioisotopes,
sur l'éthologie et la physiologie comparées
des espèces *A* et *B* du complexe *Anopheles gambiae*
dans une zone de sympatrie à Madagascar*

par

G. CHAUVET**

SOMMAIRE

RÉSUMÉ ET SUMMARY.

1. INTRODUCTION

2. PRINCIPE DE L'ÉTUDE

3. CONDITIONS DE L'ÉTUDE

3.1. *Lieu d'étude et environnement*

3.2. *Observations climatiques*

3.3. *Personnel*

3.4. *Techniques*

A. Utilisation des radioisotopes

B. Infrastructure

C. Dissections

4. RESULTATS

4.1. *Peuplement anophélien*

4.2. *Lâchers des anophèles marqués et pourcentage de recapture*

4.3. *Observations sur l'éthologie*

A. Cycles d'activité nocturne en exophagie

B. Cycles d'entrée et cycles d'agressivité en endophagie

C. Habitudes trophiques

D. Habitudes de repos après repas de sang

* Cette étude a bénéficié de l'aide financière de l'Organisation Mondiale de la Santé. Division de l'Éradication du Paludisme. Recherches et informations techniques.

** Centre ORSTOM, B.P. 434, Tananarive (Madagascar).

4.4. *Observations sur la physiologie*

- A. Fécondation des femelles marquées
- B. Taux de femelles pares
- C. Cycles gonotrophiques et fréquence des repas de sang
- D. Durée de développement préimaginal
- E. Densité de ponte

5. DISCUSSION

6. CONCLUSION

REMERCIEMENTS

BIBLIOGRAPHIE

RÉSUMÉ

Une étude sur l'éthologie et la physiologie comparées des espèces A et B du complexe A. gambiae a été entreprise à Madagascar dans une zone de sympatrie de ces deux espèces. Le principe de l'étude fut basé sur des élevages de chacune des espèces à partir de pontes de femelles-mères d'identité connue. Chez les femelles-filles, cette identité fut conservée par marquage au moyen de deux radioisotopes. Différents moyens et méthodes de recapture furent utilisés. Ils ont permis de reconnaître certaines caractéristiques biologiques différentes entre espèces et importantes du point de vue de l'épidémiologie du paludisme et des problèmes de lutte par insecticides domiciliaires.

L'espèce A a montré une très nette anthropophilie jointe à des habitudes endophages.

L'espèce B, par contre, s'est révélée être sinon zoophile du moins zoophage de fait, grâce à des tendances exophages.

L'espèce B présente probablement une longévité supérieure à celle de l'espèce A et une capacité de reproduction beaucoup plus élevée de façon évidente.

SUMMARY

A comparative study on the ethology and physiology of species A and B of the complex A. gambiae carried out in Madagascar in an area where these species have been found together. Study have been based on breedings of each species dating from batches of females of well-known identity. This identity have been maintained among posterity by means of radioactive markers. Different means and methods for recapture have been used.

Species A is anthropophilic and endophagic.

Species B, on the contrary, is zoophagic and exophagic.

Species A is probably shorter-lived than species B and possesses reproductive capacity much weaker.

Acting these specific particularities, species B appears more susceptible than species A to attack by house spraying even if there are cattle, whereas species B seems less susceptible than species A with such a mean of control in presence cattle.

1. INTRODUCTION

Durant ces dernières années, *Anopheles gambiae* Giles, vecteur majeur du paludisme en Région Ethiopienne, a été démembrée suivant un processus comparable à celui qui a permis de distinguer cinq espèces jumelles chez *A. maculipennis*, vecteur du paludisme en région paléarctique.

Les travaux de RIBBANDS (1944), MUIRHEAD-THOMSON (1948), DAVIDSON (1956, 1962, 1963, 1964 a), DAVIDSON et JACKSON (1962), BURGESS (1962), KULHOW (1962), PATERSON (1962), PATERSON et *al.* (1963), COLUZZI (1964) ont abouti à caractériser chez *A. gambiae* (*s. l.*) cinq membres distincts. Leurs statuts spécifiques furent quelque temps imprécis, mais on leur accorde maintenant le statut d'espèces vraies. (PATERSON, 1963 et 1964 ; DAVIDSON, 1964 b ; MATTINGLY, 1964). Ces espèces étant pratiquement inséparables morphologiquement les unes des autres et l'hybridation naturelle étant tout à fait exceptionnelle, on les considère comme des espèces jumelles (Sibling species de MAYR, 1942). Les travaux de cytotaxonomie et de cytogénétique de MASON (1964), COLUZZI (1966) et COLUZZI et SABATINI (1967 et 1968) ont permis de préciser des différences spécifiques dans l'aspect des hétérochromosomes chez les trois espèces d'eau douce et des inversions caractéristiques sur les autosomes 2 R chez *A. merus* et 2 R ainsi que 3 R chez *A. melas*. Ils ont également observé chez les hybrides, des régions d'asynapsis complet ou partiel ainsi que de nombreux types d'inversions aberrantes.

Ce complexe comprend deux espèces halophiles et allopatriques. *A. melas* Theo. et *A. merus* Dönitz et trois espèces dulçaquicoles souvent sympatriques : *A*, *B* et *C*.

A Madagascar, nous avons reconnu les espèces *A*, *B* et *merus*. Les deux premières ont une très large distribution et coexistent sur une grande partie du territoire (CHAUVET, 1968 a et 1969 b).

La découverte de ce complexe permet de penser que bien des observations contradictoires sur la biologie d'*A. gambiae* (*s. l.*) tiennent à ce qu'elles ne se rapportaient pas à la même espèce et que chacune de celles-ci possède des particularités éthologiques et physiologiques spécifiques.

Les implications épidémiologiques sont très importantes eu égard à l'efficacité vectrice de chacune de ces espèces, tout comme sont importantes les implications dans la stratégie de la lutte antipalustre en considération de particularités dans les habitudes d'agressivité et de repos des espèces.

Dans cet esprit, COZ et HAMON (1964 b) ont essayé d'utiliser des observations recueillies auparavant dans des régions où l'on sait maintenant qu'il n'existait que l'espèce *A* ou l'espèce *B*. La première a été étudiée en zone forestière de Côte d'Ivoire (HAMON et *al.*, 1962 ; COZ et *al.*, 1966), la seconde en zone soudanienne de steppe boisée et Haute-Volta (HAMON et *al.*, 1965 b) et en zone sahélienne de Mauritanie (HAMON et *al.*, 1965 a).

La comparaison des données obtenues pour chacune de ces espèces n'a abouti à aucune démonstration certaine de l'identité ou de la non-identité de leurs caractères biologiques. De fortes différences de milieu existent, en effet, entre les aires à espèce *A* et celles à espèce *B*. Ces différences se distinguent dans la climatologie (et donc dans la durée de la saison de transmission), la végétation, la fréquence relative et le niveau de promiscuité de l'homme et du bétail, les mœurs des habitants, le type des habitations.

Pour contourner cette difficulté d'ordre écologique, ces deux espèces ont alors été étudiées dans une zone de sympatrie à forte endémicité palustre. Des femelles d'*A. gambiae* (*s. l.*) ont été capturées soit sur appât humain soit sur appât animal. L'indice sporozoïtique a alors été déterminé sur chacun des échantillonnages. Le principe de l'étude tenait au raisonnement suivant : Si l'une des espèces est plus anthropophile que l'autre, son indice sporozoïtique sera plus élevé et elle sera particulièrement bien représentée sur appât humain. Or, aucune différence significative dans les taux d'infection n'a été décelée. Les auteurs concluent donc que « dans des conditions d'environnement identiques, les formes *A* et *B* ont sensiblement les mêmes préférences trophiques et la même longévité ou bien que les différences existant pour ces deux facteurs s'annulent » (*loc. cit.*). Pour être certaine, cette conclusion implique toutefois que les deux espèces étaient en proportion importante l'une par rapport à l'autre. S'il en était ainsi cette étude n'aboutit au mieux qu'à une alternative et ne permet donc pas de préciser s'il y a ou non une différence dans le comportement alimentaire et dans le taux de survie entre espèces.

Nous avons également voulu aborder ce très important problème à Madagascar, sur ces mêmes espèces, en partant d'un principe d'étude nouveau et original permettant d'éviter les difficultés rencontrées par nos prédécesseurs.

2. PRINCIPE DE L'ÉTUDE

Nous devons donc étudier les espèces *A* et *B* dans un milieu où elles coexistent ainsi que leurs hôtes principaux habituels, hommes et bovidés (*). Pour ce faire, nous devons trouver un moyen de contourner la difficulté fondamentale qui réside dans l'impossibilité de séparer morphologiquement les adultes de chacune des espèces. Nous avons utilisé des femelles d'élevage issues de femelles-mères d'identité connue et appliqué une technique assurant la conservation de cette identité chez les femelles-filles. Ces dernières étaient destinées à être lâchées puis recapturées suivant différents moyens et méthodes permettant d'en déduire leur mode de vie. Grâce à des études précédentes sur la répartition des espèces à Madagascar (CHAUVET, 1969 b) nous avons reconnu sur des échantillonnages de taille importante, des stations situées dans des régions écoclimatiquement peu différentes durant la saison des pluies, où se trouve exclusivement soit *A*, soit *B*. Dans chacune de celles-ci il suffisait de recueillir des pontes puis de les importer dans un milieu correspondant à une zone de sympatrie dont l'écoclimat était à peu près semblable à celui des stations de capture.

Pour conserver l'identité des femelles-filles après le lâcher nous les avons marquées au début de leur quatrième stade larvaire au moyen de radioisotopes. Cette méthode de marquage est la plus rapide et la plus pratique lorsqu'il s'agit d'utiliser de grandes quantités de moustiques. Elle a également l'avantage d'éviter toute manipulation des femelles nouvellement écloses et de permettre ainsi leur libération immédiate.

Nous montrerons dans les chapitres suivants les avantages de cette technique.

3. CONDITIONS DE L'ÉTUDE

3.1. Lieu de l'étude et environnement.

Nous devons donc choisir un village présentant les caractéristiques suivantes :

- Existence des deux espèces *A* et *B*.
- Situation géographique intermédiaire entre une région à espèce *A* isolée et une région à espèce *B* isolée pour éviter de trop longs transports et retrouver un écoclimat semblable à celui des stations de collectes.
- Présence naturelle des deux hôtes habituels des anophèles.
- Village et environnement typiques de la région.
- Village isolé, à habitations peu nombreuses et groupées pour réduire la dispersion des femelles marquées.
- Proximité d'un cours d'eau à fort débit pour nous débarrasser des solutions radioactives usées.

Le village choisi fut celui d'Ambodimanga dont les coordonnées sont : longitude 48°06 Est et latitude 19°05.

Il est implanté sur le plateau de Moramanga. Celui-ci est limité à l'ouest par le massif forestier de l'Angavo et à l'est par le rebord, également forestier, de la première falaise orientale.

* Pour près de 5.000.000 d'habitants, on dénombre de 5 à 6.000.000 de bovidés à Madagascar. La densité du cheptel n'est faible que sur la côte orientale.

L'altitude moyenne est de 900 mètres. La région a un relief mamelonné de petites collines et représente une mosaïque de zones forestières plus ou moins dégradées et de zone de savanes plus ou moins arbustives. Elle est traversée dans le sens N.-S. par un fleuve important, le Mangoro. La région possède quelques villages peu importants d'une dizaine d'habitations qui sont soit groupées soit éparpillées en une succession de petits hameaux de 3 à 4 cases. Les habitations sont situées au sommet ou sur les pentes des collines. Au pied de ces collines s'étendent les rizières. Celles-ci sont mises en eau au mois de décembre et sont asséchées vers le mois de mai. De nombreuses zones marécageuses de faible étendue sont dispersées entre les collines.

Notre village occupe le sommet d'une colline tabulaire à savane arbustive, dominant des rizières à l'ouest et au sud et une zone marécageuse à l'est. Il est constitué de huit habitations groupées. Celles-ci sont toutes du même type et semblables à celles de la région.

Les constructions sont rectangulaires avec des murs faits de clayonnages de branches recouverts de pisé et un toit à double pente en chaume. Un espace existe entre les hauts des murs et la pente du toit sur les deux longs côtés. Ces espaces sont la voie d'accès naturelle des moustiques. Il n'y a pas de plafond. Chaque maison possède une porte en planches orientée à l'ouest ou au nord et, dans le mur opposé, une petite fenêtre avec un volet de bois.

Le village est étroitement ceinturé par une bande de végétation constituée essentiellement par des parcelles de canne à sucre, de patates douces, de manioc, d'ananas, des bosquets de caféiers, des petits groupements de pamplemoussiers et quelques grands arbres, essentiellement des manguiers. Les villageois se lèvent tôt, dès la pointe de l'aube. Le soir, les femmes et les enfants en bas âge rentrent au village environ une heure avant le crépuscule, les hommes n'apparaissent qu'à la nuit tombée. Une partie des adultes se réunissent une ou deux fois par semaine chez l'un d'eux et chantent jusque vers 22-23 heures, groupés de part et d'autre de la porte ouverte. Des troupeaux de bœufs de faible importance paissent aux alentours, épisodiquement regroupés dans un parc proche du village.

3.2. Données climatiques durant l'étude.

L'étude proprement dite a commencé lors de la dernière décade de novembre pour se terminer pratiquement courant mai. Les données climatiques ont été relevées grâce à un hygromètre et à un thermomètre enregistreurs sous abri et à un pluviomètre.

Elles figurent dans le tableau 1 regroupées en moyenne décadaires.

La pleine saison des pluies débute au courant du mois de novembre pour se terminer fin mars. Mais ce n'est qu'au mois de mai que l'on enregistre une baisse sensible de la température. Par contre, l'humidité relative maximale subit des fluctuations de décade en décade d'amplitude assez constante au cours de la saison.

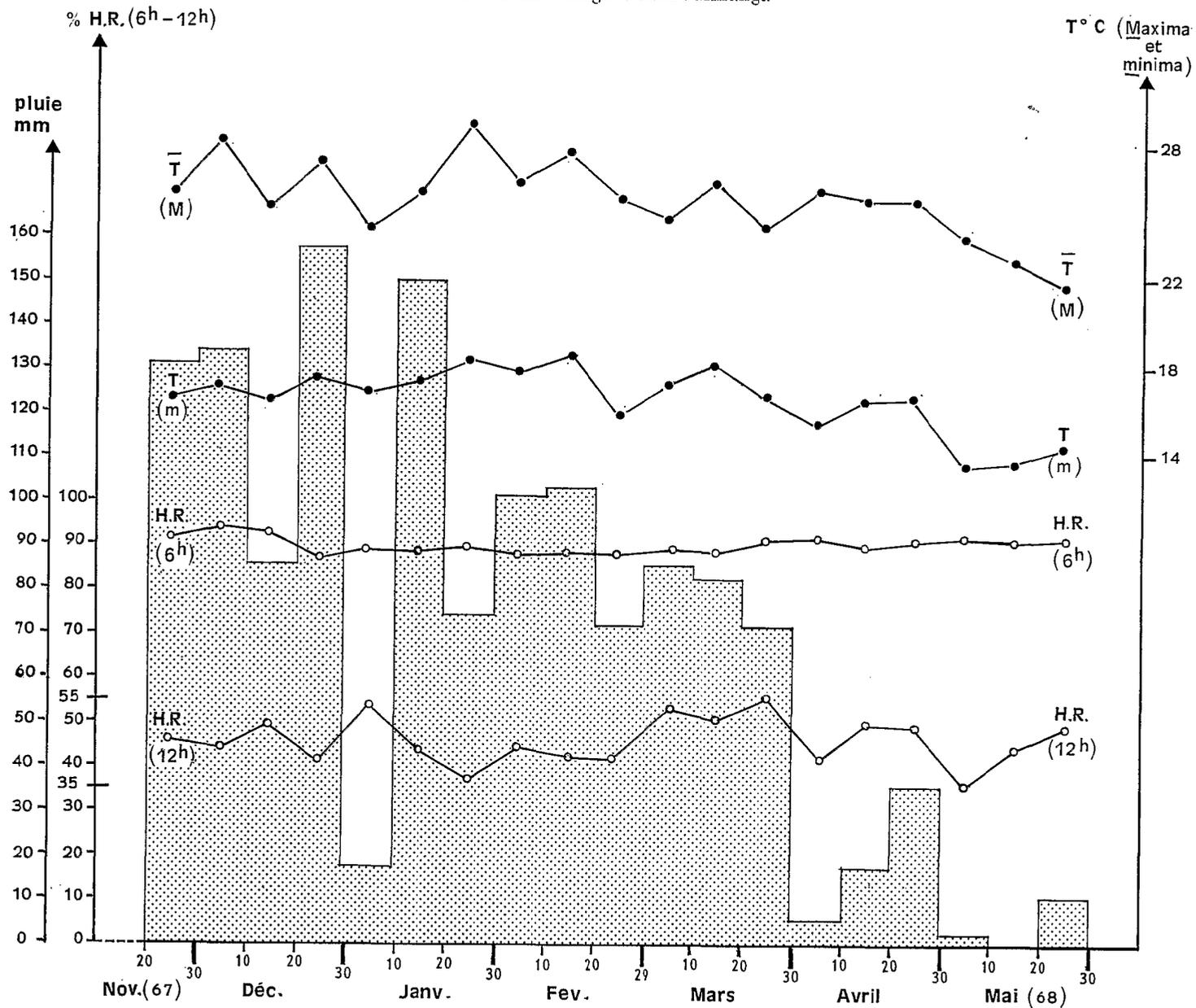
3.3. Personnel.

Les besoins de l'étude ont nécessité un personnel important et la constitution de trois équipes.

La première était stationnée à demeure dans le village expérimental. Outre le chef de centre, elle comportait trois assistants, quatre chefs d'équipe-captureurs, deux spécialistes des élevages et dix-huit manœuvres-captureurs. Un tel effectif était tout juste suffisant pour assurer six chasses de nuit par semaine durant toute la campagne.

La deuxième équipe de quatre hommes était basée, de façon permanente, dans un village de la zone à espèce A isolée (Préfecture de Brickaville, canton de Ranomafana). La collecte permanente des pontes se faisait à partir de femelles au repos le matin dans les habitations.

TABLEAU I
Observations climatiques (moyennes décadaires)
relevées au village d'Ambodimanga



La troisième équipe de deux hommes était détachée dans la zone à espèce *B* isolée (Préfecture de Tananarive, canton d'Alasora), trois fois par semaine à partir du laboratoire central de Tananarive. La capture des femelles était effectuée dans des abris-étables situés entre des habitations. Dans ces dernières, les femelles sont difficiles à trouver en grand nombre.

3.4. Techniques.

A. - UTILISATION DES RADIOISOTOPES.

L'utilisation des radioéléments en biologie doit tenir compte du type et de l'énergie de la radiation, de la période et de la toxicité de l'isotope, des facilités de maniement et des moyens disponibles pour la détection.

En fonction de ces impératifs, le phosphore ^{32}P tout spécialement et le soufre ^{35}S ont été largement utilisés pour l'étude des insectes (ROULE, 1963) et des Culicinae en particulier (BRUCE-CHWATT, 1956 et 1962 ; GILLIES, 1962).

En zone éthiopienne, ces deux radioisotopes ont permis l'étude de la distance de vol, de la dispersion et de la longévité d'*A. gambiae* (*s.l.*) (GILLIES, 1961) et celle de la dispersion d'*A. sergenti* Theo. (ABDEL-MALEK et ABDEL-AAL, 1966).

Le ^{32}P et le ^{35}S émettent des rayons β . Ils ont une demi-période respective de 14,3 jours et 87 jours. Ces durées sont largement suffisantes étant donné la longévité des anophèles dans la nature. On peut déceler les deux radioéléments, soit par autoradiographie, soit au moyen de compteur Geiger-Müller ou de compteur à scintillations. Le principe de détection discriminante est basé sur leur différence d'énergie de rayonnement ; le ^{32}P émet des rayons « durs » (1,70 MeV) alors que le ^{35}S émet des rayons « mous » (0,167 MeV).

Le procédé par autoradiographie, utilisé en particulier par les trois auteurs précédemment cités, consiste à disposer sur une pellicule sensible aux rayons β les adultes recapturés et de les y laisser deux à quatre jours (GILLIES, 1958). C'est une manipulation lente qui interdit pratiquement de disséquer les femelles à examiner. En conséquence, nous avons préféré utiliser un appareillage électronique qui donne une réponse immédiate, ne nécessite qu'une manipulation réduite et permet de travailler avec des femelles vivantes que l'on pourra ensuite disséquer.

En fonction de l'appareillage disponible (*), nous avons alors recherché par essais successifs, quelle était la concentration minimale permettant de déceler qualitativement le rayonnement de chacun des radioéléments, chez les imagos issus des larves marquées au début de leur 4^e stade. Ces essais nous ont amenés à adopter une concentration de 20 μC pour le ^{32}P et de 40 μC pour le ^{35}S , par litre d'eau des bacs d'élevage. A ces concentrations, aucune mortalité supérieure à celle des individus témoins n'a été enregistrée ni chez les larves ni chez les femelles marquées, que ce soit à l'éclosion ou vingt-six jours après.

L'appareillage de détection consistait en deux compteurs différents : Un photomultiplicateur associé à un scintillateur à cristal plastique, très sensible, qui décelait l'ensemble des deux radioéléments et un compteur à cloche (type 13 A P 7) qui n'était sensible qu'au ^{32}P . Ce double procédé de détection fut nécessaire car la radioactivité individuelle des imagos marqués, aussi bien au ^{35}S qu'au ^{32}P , n'était pas suffisamment uniforme pour que nous puissions distinguer quantitativement un radioélément de l'autre, sur l'échelle réduite de l'ictomètre de lecture du photomultiplicateur.

Chacune des chambres sensibles des deux compteurs était placée dans un cylindre vertical entouré d'une enceinte de plomb pour arrêter en partie les rayons cosmiques qui perturbaient les lectures. Les fenêtres d'exposition étaient protégées par un treillis métallique.

* L'appareillage nous fut prêté par le laboratoire des radiosotopes de l'Université de Tananarive et sa mise au point fut réalisée par M. SERENN, électronicien de l'O.R.S.T.O.M., attaché à ce laboratoire.

Les tubes utilisés pour exposer individuellement les femelles d'*A. gambiae* avaient une extrémité obstruée par du tulle moustiquaire à mailles très fines et l'autre extrémité par une bourre de coton. Celle-ci était repoussée, au moment de la détection, vers le fond opposé jusqu'à ce que la femelle emprisonnée soit appliquée contre le tulle. Le tube, tulle dirigé vers le bas, était alors posé contre le treillis métallique protégeant la fenêtre d'exposition de la chambre.

La manipulation consistait à présenter les tubes de capture au scintillateur qui nous renseignait sur la présence d'un rayonnement ; en cas de réponse positive, le tube était alors soumis au compteur à cloche ; si l'aiguille de l'ictomètre se déplaçait, il s'agissait de ^{32}P , sinon de ^{35}S .

Pour éviter toute manipulation supplémentaire, ces tubes d'exposition servaient également de tubes de capture.

B. - INFRASTRUCTURE.

a. Table d'élevage.

La table d'élevage était située en plein air et protégée de la pluie par un toit en tôle translucide. Elle était constituée d'un plateau épais en boue séchée, de douze mètres de long sur trois mètres de large, avec des alvéoles destinées à recevoir les plateaux d'élevage et à les protéger des grosses variations de température. Le plateau était entouré d'une enceinte grillagée pour le protéger des poules et les pieds étaient cerclés par de larges plaques de zinc pour éviter les incursions des rats. L'une des moitiés de la table était prévue pour recevoir des plateaux d'élevage marqués à la peinture rouge, destinés à l'espèce A (et à la solution de ^{32}P) ; l'autre moitié était réservée à des plateaux marqués à la peinture verte, destinés à l'espèce B (et à la solution de ^{35}S).

Selon que les larves étaient aux stades I, II, III ou IV, elles recevaient respectivement 2, 3, 4 et 6 repas par jour sous forme de levure « Gaylord Hauser » en paillettes broyées.

La température de l'eau des plateaux était relevée journalièrement à 8, 10, 12, 14 et 16 heures.

A la nymphose, les plateaux d'élevage étaient transportés dans un gîte d'éclosion.

b. Gîte d'éclosion.

Le gîte d'éclosion était une fosse ensoleillée une grande partie de la journée, de $2 \times 2 \times 1$ m, entourée de hautes graminées. Les parois étaient creusées de nombreuses alvéoles-refuges.

Le décompte des éclosions de chaque espèce était fait deux fois par jour, par recueil des exuvies nymphales.

c. Habitations expérimentales.

Nous avons disposé de deux habitations expérimentales de type et de construction locales. Elles mesuraient 5 mètres sur 2 mètres avec une hauteur de mur de 2 mètres (hauteur au faite du toit : 3,5 m). L'espace habituel entre les hauts des murs et la pente du toit a été aménagé de façon à permettre le libre accès des moustiques à l'intérieur, mais d'interdire leur sortie (fente en « V ouvert vers l'extérieur »).

Chaque habitation possédait quatre fenêtres-pièges de 50×50 cm, amovibles, utilisables soit en fenêtre-piège de sortie, soit en fenêtre-piège d'entrée.

Grâce aux captures effectuées durant la nuit (18 h à 6 h en moyenne) dans ces habitations, nous avons étudié les points suivants sur les échantillonnages de femelles reconnues marquées :

1. Cycle d'agressivité nocturne sur homme.

Il a été établi à partir des anophèles ayant pénétré par les fentes d'entrée sous toit. Ces anophèles ont été capturés au moment où ils essayaient de se gorger sur les jambes ou les bras nus des captureurs-appâts (trois manœuvres et un chef d'équipe). La capture s'effectuait au tube. Les tubes utilisés étaient groupés d'heure en heure.

2. Cycle d'entrée nocturne.

Il a été déterminé à la suite des collectes effectuées d'heure en heure dans les fenêtres-pièges d'entrée, durant les mêmes nuits que ci-dessus. Il n'a été considéré que

les femelles présentant un estomac vide. Celles-ci ont représenté la très grande majorité des femelles capturées.

3. Taux d'anthropophilie en endophagie.

Il correspond à l'examen des captures de chacune des espèces marquées, réalisées en 1 et 2.

4. Taux de femelles pares, cycle gonotrophique et fréquence des repas de sang.

Ces caractéristiques ont été précisées en partie après dissection du tractus génital des femelles agressives ou prêtes à se nourrir.

5. Habitudes de repos des femelles endophages.

Elles ont été déduites de l'examen des femelles capturées dans les fenêtres-pièges de sortie. Ces fenêtres-pièges étaient celles de la deuxième habitation expérimentale où il n'était effectué aucune chasse de nuit et qui servait de dortoir. Une équipe extérieure collectait les femelles de deux heures en deux heures durant la nuit ainsi qu'à huit et dix heures pendant le jour. Les femelles étaient disséquées afin de reconnaître le degré de leur évolution ovarienne, leur état de réplétion et leur âge physiologique.

d. *Moustiquaires-pièges.*

Nous disposions de quatre moustiquaires-pièges. Deux de celles-ci, identiques, étaient très perfectionnées. Elles ont été conçues comme piège, sur le même principe que les fentes d'entrée des habitations. Les fentes en V étaient disposées sur les quatre côtés clos des moustiquaires et permettaient l'accès des moustiques à l'intérieur mais non leur sortie.

Ces deux moustiquaires ont été placées côte à côte à 4-5 m de distance l'une de l'autre, en bordure de la végétation entourant le village. L'une abritait quatre captureurs-appâts, l'autre une vache. Les captures ont toujours été couplées. De deux heures en deux heures, 2 des captureurs de la moustiquaire-piège à homme pénétraient dans la moustiquaire-piège à vache et capturaient les moustiques piégés, à l'aspirateur à bouche. L'emploi de tube individuel de capture n'était pas pratique étant donné les fortes densités culicidiennes, et alors que le temps de capture devait être aussi réduit que possible pour éviter des perturbations dans le rythme d'activité nocturne des anophèles zoophages. Faute de personnel suffisant, les deux autres moustiquaires, de conception plus classique, ont été peu utilisées, sauf l'une avec un appât-vache. Dans celle-ci la récolte était seulement faite au lever du jour. Les femelles capturées durant la nuit sous ces moustiquaires nous ont permis d'étudier :

1. Les cycles d'activité nocturne en exophagie :

Ces cycles correspondent à la fréquence des anophèles capturés soit sur hommes, soit sous moustiquaire-piège à appât-vache sur la base de capture renouvelée de 2 heures en 2 heures.

2. Les préférences trophiques des espèces par comparaison du nombre d'exemplaires de chacune des espèces capturées sur chacun des hôtes.

3. Le taux des femelles pares, le cycle gonotrophique et la fréquence des repas de sang après dissection des échantillonnages de femelles fraîchement gorgées ou agressives ainsi capturées.

e. *Gîtes artificiels.*

Nous avons creusé 38 fosses d'environ 1 m³, dont les parois comportaient des alvéoles-refuges. Les abris artificiels étaient disposés tout autour du village, dans la végétation sauvage. Dans les parcelles cultivées, nous avons disposé horizontalement 8 fûts métalliques de 200 litres recouverts de mottes de terre, dont les parois intérieures avaient été enduites de boue argileuse. La récolte s'effectuait dans la matinée, vers 10 heures. Nous pensions obtenir, par l'utilisation de ces gîtes, quelques arguments supplémentaires sur les habitudes de repos des anophèles.

C. - DISSECTIONS.

Les stades d'évolution des follicules ovariens ont été déterminés suivant les critères de CHRISTOPHERS (1911), complété par MACAN (1958). Pour l'étude de l'âge

physiologique nous avons appliqué la méthode de POLOVODOVA (1949) simplifiée par LEWIS (1958) lorsque les ovaires avaient atteint le stade II intermédiaire et également la méthode de DETINOVA (1945) lorsque les ovaires n'avaient pas dépassé le stade II terminal.

Les rares femelles venant se gorger avec des ovaires au stade V ont été classées dans la catégorie des femelles pares.

Lors des chasses et après chaque groupage horaire des tubes de capture, ceux-ci étaient déposés dans un réfrigérateur. Ainsi l'évolution ovarienne des femelles était ralentie si elles étaient gorgées, et le degré d'évolution observé au moment de la dissection devait être peu différent de ce qu'il était au moment de la capture.

4. RÉSULTATS

Dans ce chapitre nous nous bornons à donner les résultats numériques et les observations qu'ils suggèrent au premier examen. L'analyse statistique des données expérimentales a été faite systématiquement par la méthode du Khi carré (χ^2) avec correction de YATES s'appliquant aux petits nombres.

Certains résultats, en principe inutilisables parce que basés sur des effectifs trop faibles, sont néanmoins donnés à titre d'information ou d'approche d'un problème particulier.

4.1. Peuplement anophélien.

Sept espèces anophéliennes fréquentaient le village. Nous avons capturé, par ordre décroissant de densité : *A. coustani* (Lav.), *A. mascarensis* (de M.), *A. squamosus* (Theo.), *A. gambiae* (s. l.), *A. fuscicolor* (Van S.), *A. pauliani* (Grjebine) et un exemplaire d'*A. brunnipes* (Theo). Ces espèces ont représenté un total de 180.379 femelles capturées dont 10.984 appartenaient à la population sauvage du complexe d'*A. gambiae* (tableaux II et III).

TABLEAU II
Nombre de femelles capturées
en fonction de l'espèce et de la méthode de capture

Méthode (*) Espèce	M.-P. ho.	M.-P. va.	Endo.	F.-P. entrée	F.-P. sortie	Gîtes art.	Totaux
<i>A. coustani</i>	15.626	62.229	491	363	283	120	79.112
<i>A. mascarensis</i>	10.125	39.162	2.027	940	1.027	2.374	55.655
<i>A. squamosus</i>	3.554	24.283	784	772	376	21	29.790
<i>A. gambiae</i> (s.l.) ..	3.611	2.004	2.871	917	1.469	112	10.984
<i>A. fuscicolor</i>	957	2.630	133	97	81	7	3.905
<i>A. pauliani</i>	203	545	61	71	43	9	932
<i>A. brunnipes</i>		1					1

* Abréviations pour ce tableau et les suivants : M.-P. ho. (Moustiquaire-piège à appâts humains) ; M.-P. va. (Moustiquaire-piège à appât bovin) ; Endo. (Capture sur homme à l'intérieur d'une habitation) ; F.-P. entrée (Fenêtre-piège d'entrée) ; F.-P. sortie (Fenêtre-piège de sortie) ; Gîtes art. (Gîtes artificiels).

TABLEAU III

Répartition des femelles appartenant au complexe *A. gambiae* capturées en fonction du mois et des méthodes de capture

Mois Méthode	M.-P. ho.	M.-P. va.	Endo	F.-P. entrée	F.-P. sortie	Gites art.
Juin ..	89/11 - 8,1*	52/11 - 4,7	53/ 6 - 8,8	17/ 6 - 2,8	22/ 5 - 4,4	3/12 - 0,2
Mai ...	434/27 - 16,0	229/27 - 8,5	313/14 - 22,4	100/14 - 7,1	136/12 - 11,3	9/26 - 0,3
Avril ..	763/26 - 29,3	384/26 - 14,7	560/13 - 43,0	142/13 - 10,9	340/17 - 20,0	19/25 - 0,7
Mars ..	896/13 - 68,9	473/13 - 36,3	666/15 - 44,4	220/15 - 14,6	351/14 - 25,0	25/25 - 1,0
Février .	787/10 - 78,7	504/10 - 50,4	698/15 - 46,5	302/15 - 20,1	342/13 - 26,3	28/24 - 1,1
Janvier .	380/10 - 38,0	247/10 - 24,7	465/15 - 31,0	110/15 - 7,3	206/10 - 20,6	13/22 - 0,6
Déc. ...	199/ 9 - 22,1	66/ 9 - 7,3	82/12 - 6,8	20/12 - 1,6	54/ 9 - 6,0	15/22 - 0,7
Nov. ...	63/ 5 - 12,6	49/ 5 - 9,8	34/ 8 - 4,2	6/ 8 - 0,7	18/ 5 - 3,5	0/ 6 - 0,0
Totaux .	3611/111 - 32,5	2004/111 - 18,0	2871/98 - 29,3	917,98 - 9,3	1469/85 - 17,2	112.162 - 0,7

* Nombre de femelles capturées/Nombre de chasses — Moyenne par chasse.

Au cours de la période d'étude (décembre à mai) nous avons prélevé à 5 reprises des échantillonnages de cette population sauvage. Au total nous avons établi l'identification spécifique de 87 femelles par l'application d'une méthode chétotaxique originale (CHAUVET et DÉJARDIN, 1968 ; CHAUVET et *al.*, 1969 b) ; 68 appartenaient à l'espèce A et 19 à l'espèce B soit un pourcentage relatif de 78 % pour A et 22 % pour B.

En ce qui concerne *A. gambiae* (*s. l.*), l'examen du tableau III nous indique que la période de plus forte densité correspond aux mois de janvier, février, mars et avril, avec un maximum situé en février-mars.

4.2. Lâchers des anophèles marqués et pourcentage de recaptures.

Durant la campagne, nous avons respectivement décompté dans les plateaux d'élevage à espèce A et dans ceux à espèce B, 25.202 et 31.088 exuvies nymphales. Le rapport des sexes étant de un mâle pour une femelle, nous pouvons estimer avoir lâché 12.600 femelles d'espèce A et 15.545 femelles d'espèce B.

Les différentes méthodes de capture ont permis de reprendre 204 femelles d'espèce A et 202 femelles d'espèce B, soit respectivement 1,3 et 1,6 % des femelles marquées et lâchées de chacune de ces espèces. Le détail des recaptures en fonction des méthodes utilisées apparaît au tableau IV. Le nombre de femelles capturées de chacune des espèces marquées a été sensiblement identique pour chacun des mois correspondant à la période de décembre à mai. Le fait d'avoir recapturé sensiblement le même nombre de chacune des espèces nous permet d'utiliser directement ces nombres élémentaires pour l'analyse comparative des deux populations dans la suite du texte.

4.3. Observations sur l'éthologie.

A. - CYCLES D'ACTIVITÉ NOCTURNE EN EXOPHAGIE.

Ils ont été établis à la suite de 111 chasses de nuit utilisant à la fois une moustiquaire-piège avec appâts humains et une moustiquaire-piège avec appât bovin.

TABLEAU IV
Tableau général des recaptures de femelles marquées
d'espèces A et B
en fonction des méthodes utilisées et du nombre de chasses effectuées

Méthode	A	Nombre de chasses	B
M.-P. ho.	68	111	59
M.-P. va.	21	111	67
M.-P. va. isolée	5	130	10
Endo	65	98	31
F.-P. entrée	15	98	9
F.-P. sortie	28	85	20
Gîtes artificiels	2	162	6
Total	204		202

Les résultats sont consignés dans le tableau V.

TABLEAU V
Cycle d'agressivité nocturne en exophagie
Nombre de femelles marquées capturées par tranche horaire

Méthode	M.-P. ho.		M.-P. va.		M.-P. ho. et va.	
	A	B	A	B	A	B
Espèces						
18 - 20	2	8	0	6	2	14
20 - 22	9	13	1	13	10	26
22 - 24	11	7	2	10	13	17
0 - 2	11	12	6	16	17	28
2 - 4	18	7	6	9	24	16
4 - 6	17	12	6	13	23	25
Totaux	68	59	21	67	89	126

Il en ressort que :

a. Pour une espèce donnée, le cycle d'activité est semblable, quel que soit l'appât.

1. Espèce A : On ne peut comparer statistiquement les nombres par tranches horaires de 2 h en 2 h, un de ceux-ci étant nul. Par contre, la comparaison est possible après regroupement de 4 h en 4 h. Dans ces conditions, aucune différence statistique au seuil de signification de 0,05 n'apparaît entre les cycles d'agressivité, en fonction de l'hôte agressé. $\chi^2 = 2,218$ (2 d. d. l.) (*).

* Les valeurs critiques du χ^2 pour les différents degrés de liberté (d.d.l.) que nous avons eu à considérer dans ce texte sont les suivantes aux seuils de signification 5 % et 1 % :

d.d.l.	$p = 0,05$	$p = 0,01$
1	3,841	6,635
2	5,991	9,210
5	11,070	15,086

2. Espèce *B* : Après comparaison par tranche horaire de 2 h, la conclusion est identique à celle obtenue pour l'espèce *A*. $\chi^2 = 1,165$ (5 d. d. l.).

b. *Le cycle d'activité est différent d'une espèce à l'autre.*

Suivant les résultats précédents, il apparaît justifié de grouper les données correspondantes de chacune des espèces en faisant abstraction de l'hôte. Dans ces conditions, les cycles d'agressivité des deux espèces apparaissent significativement différents au seuil de 0,01. $\chi^2 = 1,928$ (5 d. d. l.).

c. *Variation nocturne de l'agressivité.*

1. Espèce *A* : la densité des femelles agressives semble augmenter progressivement au cours de la nuit. Le maximum d'agressivité est enregistré durant les quatre heures précédant l'aube. Il n'y a malheureusement aucun test statistique pour confirmer objectivement, au seuil de signification à 5 %, ce que les chiffres semblent montrer*.

2. Espèce *B*. Il semblerait qu'il y ait trois périodes d'activité particulièrement intense au cours de la nuit (20 à 22 h, 0 à 2 h et 4 à 6 h). Il n'y a pas non plus de test statistique pour confirmer l'allure « sinusoïdale » de ce cycle au risque 5 %*. On peut tout au moins appliquer le test du Khi carré, pour savoir si les effectifs par tranches horaires de 2 h sont différents.

Ce χ^2 égal à 7,987 (5 d. d. l.) étant non significatif, l'hypothèse n'est pas confirmée.

3. Toutefois, à partir d'une étude de SWED et EISENHART (1948), DÉJARDIN (comm. pers.) propose tout au moins l'analyse suivante si l'on se contente du seuil de 0,10 : « Le signe des écarts au nombre moyen de piqures par tranches horaires de deux heures fournit les suites ci-après :

Pour l'espèce *A* : — — — + + + ;

Pour l'espèce *B* : — + — + — +.

Ces deux configurations sont les plus extrêmes (2 suites et 6 suites) que l'on puisse observer avec 3 signes — et 3 signes +. A chacune de ces configurations est associée une probabilité de 0,10 (compte non tenu du premier signe).

Au seuil de 10 %, les deux configurations sont significatives, indiquant l'une (espèce « *A* ») une tendance régulière à l'augmentation (signes trop groupés), l'autre (espèce « *B* ») un cycle [signes trop régulièrement répartis (*loc. cit.*)].

d. *Aggressivité en début de nuit.*

L'espèce *B* attaque plus tôt que l'espèce *A* en début de nuit. A 22 h, 31,7 % de la population agressive est capturée chez *B*, contre 13,5 % chez *A*. Le χ^2 confirme cette observation au seuil de 0,01. $\chi^2 = 8,517$ (1 d. d. l.).

Toutefois, le maximum d'activité est enregistré au courant de la seconde partie de la nuit pour les deux espèces. Les captures de 0 à 6 h représentent respectivement 72 % chez *A*, 55 % chez *B* de la population agressive totale.

B. - CYCLE D'ENTRÉE ET CYCLES D'AGRESSIVITÉ EN ENDOPHAGIE.

Les données recueillies se réfèrent à 98 chasses.

Les résultats sont présentés au tableau IV.

Il apparaît que les échantillonnages sont trop faibles pour permettre des commentaires sur la fréquence horaire d'activité. Tout au plus, peut-on observer que l'espèce *B* apparaît moins agressive que l'espèce *A*, en début de nuit, à l'inverse de ce qui a été observé en capture à l'extérieur.

A 22 heures, approximativement 23 % de la population agressive d'espèce *A* et 3 % de celle d'espèce *B* ont été capturés.

* DÉJARDIN, comm. pers.

TABLEAU VI
Cycles d'agressivité et d'entrée en endophagie
Nombre de femelles marquées capturées par tranche horaire

Cycle d'agressivité		Tranches horaires	Cycle d'entrée	
A	B		A	B
6	0	18-20	1	0
9	5	20-22	1	2
15	10	22-24	4	2
11	4	0- 2	1	2
12	8	2- 4	6	3
12	4	4- 6	2	0
65	31	Total pour la nuit	15	9

On remarque, en comparant les captures sur hommes à celles effectuées dans les fenêtres-pièges d'entrée, que l'accès habituel des femelles est l'espace compris entre le haut des murs et la pente du toit. Les fenêtres-pièges d'entrée ne représentent qu'une méthode d'appoint dans le cas de notre expérimentation, compte étant tenu de ce que leurs fentes d'accès ne représentent que les 4/10 de la longueur de celles du toit.

Etant donné la faible taille des échantillonnages obtenus par ces deux méthodes de capture, il ne nous est pas permis d'évaluer le temps de repos avant piqure comme nous espérons le faire par les comparaisons des cycles d'entrée et des cycles d'agressivité.

C. - HABITUDES TROPHIQUES.

a) Examen des captures sous moustiquaires-pièges à homme et à vache.

Type de moustiquaire-piège	hommes		vache	
	A	B	A	B
Espèce				
Nombre de femelles capturées	68	59	21	67

Il y a manifestement un nombre beaucoup plus important de femelles d'espèce A sous moustiquaire-piège à homme que sous moustiquaire-piège à vache. L'analyse statistique de l'effectif de l'espèce A en fonction de l'hôte agressé est très hautement significative à 0,01 avec un χ^2 égal à 24,8 (1 d. d. l.).

Par contre, il n'apparaît pas de différence nette dans la densité des captures de l'espèce B suivant que l'on considère l'appât homme ou l'appât vache. Cette différence n'est effectivement pas significative avec un χ^2 extrêmement faible au seuil de 0,05 : 0,506 (1 d. d. l.).

b. Examen des captures sous une moustiquaire-piège isolée avec appât bovin.

Dans le cadre du village, cette moustiquaire était située à l'opposé du groupe des deux moustiquaires que nous venons de considérer. Les captures de femelles marquées ont été très faibles bien qu'il y ait eu 130 récoltes. Toutefois, celles-ci n'étaient effectuées qu'à 6 heures alors que trois des coins de la moustiquaire restaient entrebaillés

durant toute la nuit. Cinq femelles d'espèce *A* ont été capturées contre dix femelles d'espèce *B*. Cette expérimentation va, sous une autre forme, dans le même sens que l'observation précédente et confirme la moindre zoophilie de l'espèce *A*.

c. Examen des captures dans une habitation expérimentale.

Moyens de capture ...	Capture sur homme		Fenêtre-piège d'entrée *		Totaux	
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>A</i>	<i>B</i>
Espèce						
Nombre de femelles ..	65	31	15	9	80	40

* Femelles non gorgées.

Ces résultats permettent de démontrer d'une façon manifeste la plus grande anthropophilie et endophagie de l'espèce *A* par rapport à l'espèce *B*. Le χ^2 calculé sur le total des captures de chacune des espèces est hautement significatif au seuil de 0,01 puisqu'il est égal à 12,2 (1 d. d. l.).

D. - HABITUDE DE REPOS APRÈS REPAS DE SANG.

Cette approche du problème est basée sur l'examen des captures réalisées dans les fenêtres-pièges de sortie de l'habitation expérimentale que nous n'utilisons pas pour les chasses de nuit en endophagie. Bien que les captures aient été effectuées toute la nuit et en matinée, nous ne considérons que le total obtenu à 8 h du matin. Les nombres sont trop faibles pour que leur analyse détaillée par tranches horaires apporte des éléments importants.

Espèce	<i>A</i>		<i>B</i>	
	gorgées	gravides	gorgées	gravides
Etat des femelles				
Nombre de femelles	19	9	14	6

Ces données suggèrent qu'il n'y a que peu ou pas de différence dans la tendance à l'exophilie des deux espèces (χ^2 non significatif à 0,05 : 0,024 pour 1 d. d. l.). Environ « 70 % » des femelles de chacune des deux espèces ressortent au cours du début de la digestion de leur dernier repas de sang.

Ces faibles taux de recapture en fenêtre-piège de sortie par rapport au nombre des femelles ayant pénétré à l'intérieur de l'habitation (rapport 1/2) proviennent de ce que ces femelles ont de multiples autres accès de sortie, en particulier à travers le chaume du toit. Durant une précampagne effectuée l'année précédente à la même époque, alors que le toit de chaume venait d'être posé, les captures en fenêtre-piège de sortie étaient beaucoup plus importantes. Cette observation incite à penser que ce chaume, en se desséchant, a pu créer des ouvertures.

Par ailleurs, l'observation de l'état de réplétion des femelles récoltées dans les gîtes artificiels aurait pu apporter quelques observations complémentaires. Toutefois, les captures ont été trop peu nombreuses pour en retirer des arguments. Nous avons seulement capturé 2 femelles d'espèce *A* (nullipares, gorgées de la nuit même aux stades ovariens respectifs I et II fin) et 6 femelles d'espèce *B* (3 nullipares non gorgées aux stades respectifs I, II début et III début ; 1 nullipare à sang partiellement digéré au stade III intermédiaire et 2 pares. l'une gorgée au stade III et l'autre au stade V avec caillot de sang résiduel).

4.4. Observations sur la physiologie.

A. - INSÉMINATION DES FEMELLES MARQUÉES.

Avant d'aborder les études sur les cycles gonotrophiques et les taux de femelles pares, nous devons nous assurer que les jeunes femelles marquées étaient fécondées dans la même proportion que les femelles de même âge appartenant à la population sauvage.

Nous avons en effet remarqué, lors d'études précédentes sur l'espèce *B* (CHAUVET, non publié), qu'il y avait une relation directe entre l'insémination des jeunes femelles aux stades ovariens I et II début et la quantité de sang qu'elles ingéraient à leur premier repas. Les femelles qui prenaient à ce moment-là un important repas étaient inséminées dans 79 % des cas, celles qui n'absorbaient qu'une faible quantité de sang étaient inséminées dans moins de 30 % des cas. Les résultats de cette expérience sont notés sur le tableau VII. Ce fait est important puisque nous avons observé par la suite qu'un important repas de sang suffit, dans la plupart des cas, à permettre l'évolution complète des follicules ovariens alors qu'un faible repas ne permet pas une évolution dépassant le stade III intermédiaire (tableau VIII) Dans ce dernier cas, la jeune femelle devra se gorger une nouvelle fois pour terminer son cycle gonotrophique. En conséquence, celui-ci aura une durée plus longue qui correspondra à la recherche et à la prise d'un second repas de sang nocturne. Dans notre expérience environ 21 % de la population nullipare aux stades I et II d. prenait un important repas de sang (152/723) et 39 % des femelles étaient inséminées avant leur premier repas (287/723).

Sur le tableau IX, nous avons noté le résultat des examens de spermathèques sur des lots de femelles marquées d'espèces *A* et *B* et, à titre comparatif, sur un échantillonnage de femelles sauvages appartenant au complexe. Les taux d'insémination respectifs apparaissent sensiblement égaux. Le test du χ^2 a été appliqué aux résultats concernant chacun des deux premiers stades ovariens des femelles nullipares. Aucun des χ^2 n'est significativement différent (0,280 et 0,353 pour 2 d. d. l. au seuil de 0,05). Nous pouvons ainsi admettre que les jeunes femelles marquées étaient inséminées dans les mêmes proportions que les femelles sauvages et donc que leurs cycles gonotrophiques se sont déroulés normalement.

TABLEAU VII

Insémination et type de premier repas de sang *
dans un échantillonnage de 723 femelles nullipares sauvages d'espèce *B*
aux stades ovariens I et II début venant de prendre leur premier repas de sang
dans les 2 heures précédentes
— Taux de femelles inséminées —

Type de repas de sang	Important			Faible		
	I	II d.	I + II d.	I	II d.	I + II d.
Stade ovarien .						
Nombre de femelles examinées .	60	92	152	230	341 ;	571
Nombre de femelles inséminées .	49	72	121	18	148	166
Taux de femelles inséminées ...	0,81	0,78	0,79	0,08	0,43	0,29

* Cette distinction est évidemment subjective dans une certaine mesure. Cela dépend beaucoup de l'expérience pratique. Une femelle est classée :

a) dans les « faibles repas » lorsque son abdomen est de forme subcylindrique ;

b) dans les « importants repas », lorsque son abdomen est distendu, formant une nette convexité.

TABLEAU VIII

Degré d'évolution des follicules ovariens en insectarium (26 °C.)
 après absorption d'un repas de sang
 pris 24 à 30 heures après éclosion (femelles non fécondées d'espèce *B*)
 — Pourcentage d'exemplaires au stade considéré par tranche horaire
 en fonction de la quantité de sang ingérée —

Type de repas	Faible repas					Important repas			
	18 h *	34 h	42 h	60 h	80 h	34 h	42 h	58 h	60 h
Temps moyen entre repas et dissection ...									
Stade II d. .									
Stade II. i. .	72,0 (36) **	53,8 (56)	12,9 (14)	9,7 (14)					
Stade II t. et III d. .	28,0 (14)	44,2 (46)	79,6 (86)	66,6 (96)	«91,6» (22)	28,5 (8)		5,4 (3)	
Stade III i. .		1,9 (2)	7,3 (8)	23,6 (34)	8,3 (2)	35,7 (10)	33,3 (8)	12,7 (7)	1,7 (1)
Stade III t. et IV ...						35,7 (10)	66,6 (16)	32,7 (18)	12,0 (7)
Stade V .								49,1 (27)	86,2 (50)

* A considérer avec \pm 3 heures.

** Nombre de femelles disséquées.

C'est également ces relations entre l'insémination, le type de repas et la durée du cycle gonotrophique qui nous ont incités à utiliser le marquage par radio-éléments, moyen le plus pratique de marquer les femelles sans avoir à les conserver en cage. En effet, les espèces *A* et *B* étant eurygames d'une façon habituelle, nous devions éviter de les maintenir en captivité de crainte qu'il n'y ait une moindre fécondation ou une fécondation retardée. Dans une telle éventualité, le cycle gonotrophique risquait d'être perturbé.

B. - TAUX DE FEMELLES PARES.

a. Taux comparés entre espèces.

Ces taux ont été calculés pour chacune des espèces sur l'ensemble des échantillonnages de femelles agressives ou prêtes à se nourrir.

Espèce	A	B
Nombre de femelles disséquées	162	172
Nombre de femelles paires	22	44
Taux de femelles paires	0,136	0,256

TABLEAU IX
 Pourcentage d'insémination chez des femelles
 marquées d'espèces A et B et chez des femelles sauvages
 en relation avec le stade ovarien et
 la prise d'un repas de sang

Stade ovarien	Espèce A			Espèce B			<i>A. gambiae</i> (s. l.)		
	Sp. + ⁽¹⁾	Sp. —	Sp. + %	Sp. +	Sp. —	Sp. + %	Sp. +	Sp. —	Sp. + %
♀ N I	14	48	22,6	8	20	28,6	10	35	22,2
U II d	17	19	47,2	21	29	42,0	35	38	47,9
L II i	14	7	" 67,0 "	19	7	" 73,0 "	36	15	70,6
I II t	6	1	—	3	0	—	28	4	87,5
P III	7	2	—	9	1	—	31	6	83,8
R IV	1	0	—	4	0	—	8	1	—
♀ P II i	11	0	—	25	1	—	309	4 ⁽³⁾	98,7
A II t	5	1	—	10	0	—	61	1 ⁽³⁾	98,4
R III	1	0	—	3	0	—	92	1 ⁽³⁾	98,9
E IV	0	0	—	0	0	—	65 ⁽²⁾	1 ⁽³⁾	98,5
S V							53 ⁽²⁾	3	94,6

(1) Abréviations : Sp. +(Spermathèque pleine) ; Sp. —(Spermathèque vide) ; Sp. + % (Pourcentage de spermathèque pleine).

(2) Femelles non agressives. Le moindre pourcentage de femelles inséminées au stade V par rapport aux pourcentages précédents, tient soit à ce que nous avons compté comme paires toutes les femelles à ce stade, soit à l'erreur-type correspondant à la taille de l'échantillonnage.

(3) L'observation de ces spermathèques vides peut ne correspondre qu'à une marge d'erreur dans la détermination de l'âge physiologique.

Il apparaît que l'espèce B a un taux de femelles paires plus important que celui de l'espèce A. La différence est significative au seuil de 0,01 avec un χ^2 égal à 6,84 (1 d. d. l.).

b. Taux de femelles paires de chacune des espèces en fonction de l'hôte agressé.

Espèce	A				B			
	Homme		Vache		Homme		Vache	
Hôte								
Age physiologique .	N.	P.	N.	P.	N.	P.	N.	P.
Nombre de femelles .	55	9	19	2	41	15	62	15
χ^2 (1 d. d. l.) .	0,026				0,616			
$p \pm 0,05$..	Non significatif				Non significatif			

Il semble qu'il n'y ait aucune différence dans l'âge physiologique de chacune des espèces en fonction de l'hôte agressé.

c. *Taux de femelles paires de chacune des espèces en fonction du lieu de capture.*

Espèce	A				B			
	Intérieur		Extérieur		Intérieur		Extérieur	
Lieu de capture	N.	P.	N.	P.	N.	P.	N.	P.
Age physiologique								
Nombre de femelles	66	11	74	11	25	14	103	30
χ^2 (I d.d.l.)	0,393				2,162			
$p = 0,05$..	Non significatif				Non significatif			

Il n'apparaît pas de différence significative du taux des femelles paires pour chacune des espèces en fonction du lieu de capture. Le χ^2 est toutefois beaucoup plus élevé chez l'espèce B que chez l'espèce A.

C. - CYCLES GONOTROPHIQUES ET FRÉQUENCE DES REPAS DE SANG.

Cette étude est basée sur l'échantillonnage des femelles agressives ou prêtes à se nourrir de chacune des espèces que nous avons déjà utilisées pour l'étude du taux de femelles paires.

a. Femelles nullipares.

1. Observations dans la nature.

Nombre de femelles capturées aux stades correspondants :

Stade ovarien Espèce	I	II d	II i	III t	III	IV	Total dissections
A	63	38	21	8	9	1	124
B	30	54	56	3	11	4	128

En ce qui concerne les premiers stades du cycle, on relève au moment de la dissection, une évolution ovarienne proportionnellement plus avancée chez l'espèce B que chez l'espèce A. Sur l'échantillonnage représenté par les stades I et II d., on trouve respectivement pour chacun d'eux 45 % et 27 % des femelles nullipares chez A contre 23 et 42 % chez B. La différence est significative au seuil de 0,01 avec un χ^2 égal à 14,284 pour 2 d. d. l.

Chez les deux espèces, une partie des femelles probablement importante, mais que nous ne saurions préciser en fonction de ce tableau, se gorge nécessairement une deuxième fois. Cette assertion se base sur le nombre relativement élevé de femelles capturées en train de se gorger à partir du stade ovarien II intermédiaire alors que nous avons supprimé par recapture un nombre relativement important des femelles marquées aux stades précédents. Cette proposition est d'ailleurs corroborée par les observations suivantes.

2. Observation de laboratoire.

L'étude précédente a été complétée par des expériences faites sur des femelles normalement marquées mais conservées en cage. De ce fait, la plupart n'étaient pas fertilisées (2 pour 128 chez A, 0 pour 142 chez B). Elles ont été nourries sur bras

d'homme en une seule fois : le soir entre 18 et 20 heures. Nous les avons disséquées par lots au bout de 24, 48 et 72 heures. Nous avons relevé l'état de digestion du sang dans l'estomac. Cette observation fut traduite par : « Sang totalement digéré », c'est-à-dire réduit à un liquide noirâtre, diffus, constitué de pigment ou par « sang partiellement digéré » représenté par un caillot de sang. Les résultats sont notés sur le tableau X. Peu de différences apparaissent entre les espèces si ce n'est qu'en début de cycle une partie des individus de l'espèce A semblent développer plus rapidement leurs follicules ovariens que les individus de l'espèce B.

TABLEAU X
Degré d'évolution des follicules ovariens
après repas de sang pris 24, 48, et 72 heures avant dissection
(Femelles néonates d'élevage, en général non inséminées, conservées devant
l'expérience dans un gîte artificiel à l'extérieur)

Temps compris entre repas et dissection	24 h		48 h				72 h			
	Espèce		A		B		A		B	
Etat d'engorgement	♀♀ gor- gées	♀♀ gor- gées	Sg. p. d. (*)	Sg. t. d. (*)	Sg. p. d.	Sg. t. d.	Sg. p. d.	Sg. t. d.	Sg. p. d.	Sg. t. d.
I	9	12								
II d	27	42	2	3		10				
II i	15	4	6	24	8	32		21	1	22
II t			4	3		2	2	9	2	2
III										2
IV							2 dont 1 (**)	1 (**)	2	1
Totaux par colonne ..	51	58	42		52		35		32	

* Abréviations : Sg. p. d. (Sang partiellement digéré) ; Sg. t. d. (Sang totalement digéré).

** Femelles inséminées.

Pour la majorité des femelles des deux espèces, la quantité de sang initialement absorbée ne permet qu'une évolution jusqu'au stade Iii : quelques-unes toutefois sont parvenues au bout de 48 h au stade IIt, en particulier chez l'espèce A. Il faut préciser que le fait qu'il y ait, dans l'estomac de la femelle, un résidu de sang ne s'oppose pas à ce qu'elle se regorge. Il est en effet courant de capturer, dans la nature, des femelles avec du sang de couleur rose entourant un caillot de sang noir.

b. Femelles pures.

1. Nombre de femelles capturées aux stades correspondants :

Stade ovarien Espèce	Iii	IIt	III	IV	V	Total dissections
A	13	6	1	0	2	22
B	27	11	5	0	1	44

Aucune comparaison entre espèces ne peut être faite étant donné la très faible taille des deux échantillonnages. Les deux seules observations que nous puissions relever sont les suivantes :

i - Les deux espèces prennent essentiellement leur repas de sang alors qu'elles sont aux stades IIIi et IIIt, occasionnellement au début du stade III.

ii - Certaines femelles gravides au stade V prennent un repas de sang. Les 2 femelles *A* ont été capturées sur homme alors qu'elles essayaient de se gorger ; la femelle *B* a été récoltée dans la moustiquaire-piège à vache alors que son estomac contenait du sang frais.

2. Nombre de sacs ou de dilatations relevés chez les femelles pares aux stades IIIi et IIIt.

	Présence de sac aux stades		Présence de dilatation aux stades		Rapport du nombre de dilatation entre espèce
	IIIi	IIIt	IIIi	IIIt	
<i>A</i>	8	2	4	4	1
<i>B</i>	20	6	7	5	1,39

La forte différence apparente n'est pas significative avec des effectifs aussi réduits. Le χ^2 est égal à 0,4 pour 1 d. d. l. au seuil de 0,05.

D. - DURÉE DE DÉVELOPPEMENT PRÉIMAGINAL.

Durant l'étude, la durée du développement préimaginal des deux espèces a été variable, allant de 10 à 20 jours. Ces variations tiennent à de multiples facteurs. Certains peuvent être contrôlés dans une certaine mesure, tels la densité larvaire relative par plateau, la quantité de nourriture et le nombre de repas ; d'autres, tels que la température et l'ensoleillement, dépendent de l'environnement et ne peuvent être contrôlés de ce fait. Sur le tableau XI, nous avons noté le nombre de jours nécessaires à l'évolution préimaginale, depuis le stade œuf jusqu'au stade nymphal, chez un ou plusieurs lots de chacune des espèces à différentes périodes. Toutes les conditions d'élevage ont été identiques pour les lots correspondant à un même essai. Il semble qu'il y ait une relation entre la température et la durée de développement, mais nous ne pouvons assurer toutefois que les conditions d'élevage étaient, outre la température, identiques pour chacun des essais (en particulier en ce qui concerne la densité des larves par plateau d'élevage et la durée d'insolation). Il faut surtout retenir de cette expérience que d'une façon très générale, l'espèce *B* se développe plus rapidement que l'espèce *A* dans les conditions de milieu de notre élevage à l'extérieur. Par contre, en insectarium à la température constante de 26 °C et avec une faible densité de larves par plateau (pontes individuelles), les espèces *A* et *B* atteignent le stade nymphal en un temps sensiblement égal (tableau XII). En effet, la différence la plus élevée entre pourcentages au dixième jour (9,10 %) n'est pas significative puisqu'elle est inférieure à deux fois l'erreur-type de la différence (10,58).

E. - DENSITÉ DE PONTE.

Espèce	<i>A</i>		<i>B</i>	
	1	2	1	2
N° de l'expérience	1	2	1	2
Nombre de pontes examinées	62	39	78	35
Nombre d'œufs	5 834	3 762	11 053	4 943
Moyenne par ponte	94,09	96,46	141,70	141,55
Moyenne générale	95,00		141,55	

TABLEAU XI
Durée de développement préimaginal comparée
entre espèces A et B, depuis le stade œuf jusqu'au stade nymphal
Nombre de souches comparables pour chacun des essais
et temps nécessaire à l'apparition du stade nymphal

Date des essais	Moyenne des températures (*)	Espèce	Nombre de jours								
			10	11	12	13	14	15	16	17	18
1/XII	25,2	A		3							
		B	3								
12/XI	25,0	A		2		1	2				
		B	4	1							
7/XI	24,5	A					2				
		B		2							
17/XII	24,0	A					1				
		B					1				
7/XII	23,5	A							5	1	
		B							6		
16/XI	23,5	A								1	1
		B							2		

* Moyenne des moyennes des températures relevées dans les bacs d'élevage à 8, 10, 12, 14 et 16 heures. Cette moyenne est donnée à titre purement indicatif, les conditions d'élevage pour chacun des essais n'étant pas, outre la température, nécessairement identiques (en particulier en ce qui concerne la densité des pontes par plateau d'élevage, et la durée de l'insolation).

TABLEAU XII
Durée de développement préimaginal comparée entre espèces A et B
en insectarium à la température constante de 26 °C
Pourcentage cumulé de souches ayant atteint
le stade nymphal en fonction du temps

Nombre de jours	Espèce A	Espèce B
5	1,1	0
6	9,5	5,9
7	19,0	11,2
8	30,9	31,7
9	57,1	48,3
10	84,5	75,4
11	91,6	89,4
12	96,4	96,6
13	98,8	100,0
14	100,0	
Nombre de souches observées	84	151

Les pontes individuelles ont été obtenues sur papier filtre humide. Le nombre moyen d'œufs par ponte est très différent suivant l'espèce considérée. La moyenne pour A est de 95 et pour B de 141,5 soit dans un rapport de 1 à 1,49.

5. DISCUSSION

Nous avons relevé dans l'introduction les difficultés rencontrées en Afrique de l'Ouest pour essayer de dégager d'éventuelles différences biologiques entre les espèces jumelles A et B. En conséquence, un principe expérimental nouveau a été adopté dans cette étude. Il permet de comparer directement les différents aspects de l'éthologie et de la physiologie des deux espèces en zone de sympatrie puisqu'il revient en définitive à reconnaître, grâce à des marquages différents, chacun des exemplaires de l'une et l'autre espèce.

Il était, d'autre part, particulièrement justifié d'étudier les deux espèces dans une zone de sympatrie. En effet, non seulement les facteurs d'environnement sont ainsi identiques pour chacune des espèces et ils ne constituent plus un obstacle à la comparaison des observations biologiques mais également parce que les aires de sympatrie sont beaucoup plus étendues que les zones d'allopatricie, comme on le constate en Afrique de l'Ouest (HAMON *et al.*, 1966 ; Coz, 1968) ou à Madagascar (CHAUVET, 1969 b), régions les mieux connues. De ce fait, les problèmes évoqués ici sont ceux qui se posent le plus fréquemment.

Cependant l'application sur le terrain de notre technique implique *a priori* un gros inconvénient, celui de n'obtenir que des échantillonnages de recapture de taille modeste, en raison de la dispersion nécessairement importante des femelles marquées. Nos résultats numériques sont faibles. Ils auraient toutefois pu être plus importants, et certaines de nos conclusions plus précises, si nous avions eu des moyens en matériel et en personnel plus considérables. Ils nous auraient permis en particulier d'augmenter nos collectes de pontes, d'intensifier nos élevages, de lâcher plus d'anophèles et de multiplier nos postes de capture sans problème méthodologique supplémentaire.

Ces données numériques gardent, néanmoins, une certaine valeur. D'une part, un soin extrême a été pris pour les recueillir, d'autre part, elles ont été obtenues grâce à un nombre de chasses important durant un temps relativement court.

Cette étude a été entreprise en vue d'apporter certaines précisions sur le rôle vecteur des espèces A et B du complexe *A. gambiae* en Région Ethiopienne d'endémie palustre. A cet égard, l'efficacité vectrice d'une espèce donnée dépend en premier chef de ses habitudes alimentaires et de sa longévité. (MACDONALD, 1957). Ces deux caractéristiques biologiques sont heureusement celles pour lesquelles nous possédons les données les plus sûres. Elles demandent toutefois quelques analyses allant au-delà des simples résultats numériques.

Habitudes alimentaires :

Devant l'impossibilité de reconnaître les femelles de l'une et l'autre espèce, nous nous sommes trouvés dans l'obligation de les prélever dans des régions voisines où elles se trouvaient isolées. Ce faisant, nous risquons de collecter des femelles-mères appartenant à une population ayant un comportement alimentaire particulier ; celui-ci pouvait être dû soit au propre patrimoine héréditaire de l'espèce, soit à une sélection consécutive à une dizaine d'années de pulvérisations d'insecticides domiciliaires. Toutefois, ces traitements ont cessé depuis 1960 dans les deux zones de prélèvements. Dernièrement, nous avons étudié les préférences alimentaires de chacune des populations en « salle de préférences trophiques » avec appâts-homme et bœuf. Les femelles ont été relâchées entre les deux appâts qu'elles pouvaient atteindre ou quitter en toute liberté. Dans ce milieu expérimental particulier, les femelles sauvages, relâchées après avoir digéré leur repas de sang ou les femelles-filles de génération F, n'ont montré aucune préférence marquée pour l'un ou l'autre hôte. (CHAUVET, en préparation). Par contre, à l'extérieur, l'espèce B marque une préférence zoophagique certaine. Il s'ensuit que les

facteurs externes du milieu ont la plus grande importance dans le choix des hôtes. Il semble ainsi probable que l'espèce *B* se développant dans la zone de sympatrie ne réagit pas autrement que l'espèce *B* importée, puisque les conditions d'environnement apparaissent très proches. Pour ces mêmes raisons, il doit en être de même pour l'espèce *A*.

La comparaison des captures entre moustiquaires-pièges avec appât-homme ou appât-vache fait apparaître très nettement l'anthropophilie de l'espèce *A*. Cette espèce est trois fois plus abondante sur homme que sur vache pour un même nombre de chasses.

La comparaison entre les récoltes effectuées à l'intérieur d'une habitation, et celles obtenues dans la moustiquaire-piège à homme démontre qu'à ce comportement anthropophage s'associe un comportement endophage. En effet, nous avons obtenu une moyenne par chasse de 0,61 femelles à l'extérieur (68/111) et 0,81 femelles à l'intérieur (80/98) toutes conditions étant identiques *, excepté le lieu de capture. Or, il faut préciser que l'habitation expérimentale est située au milieu du village et qu'elle est ainsi entourée par 9 autres habitations disposées dans un rayon ne dépassant pas 35 mètres. Il est donc probable que ces habitations, occupées en moyenne par 4 personnes, ont attiré un nombre au moins égal d'individus de chacune des espèces. Ceci est d'autant plus probable que ces habitations ne possédaient pas de système de piégeage « en V » qui diminue, dans une certaine mesure, les entrées. Par contre, l'appât-homme à l'extérieur n'était représenté que par la moustiquaire-piège à homme et, comme nous l'avons déjà signalé, tout à fait secondairement et épisodiquement par une partie des villageois. En définitive, dans les conditions de milieu qui furent les nôtres, l'espèce *A* est non seulement anthropophile, mais essentiellement endophage : en outre, ces deux caractéristiques sont beaucoup plus nettes qu'elles n'apparaissent dans notre comparaison des captures entre la seule moustiquaire-piège à homme et une des dix habitations.

Des arguments complémentaires concernant l'anthropophilie et l'endophagie de l'espèce *A* peuvent être retirés de l'examen du tableau III. Nous avons vu que la population sauvage du complexe *A. gambiae* était composée d'environ 78 % d'espèce *A* pour 22 % d'espèce *B*.

Etant donné ces proportions, on doit s'attendre à capturer beaucoup plus d'exemplaires sous moustiquaire-piège homme que sous moustiquaire-piège vache d'après nos résultats expérimentaux. C'est effectivement ce que l'on peut observer : dans la première 3.611 individus ont été capturés contre seulement 2.004 dans la seconde.

De même, les données de ce tableau confirment l'endophagie de l'espèce *A*. En effet, nous avons capturé dans une des 10 habitations une moyenne par chasse de 29,3 exemplaires du complexe contre seulement 32,5 pour l'unique moustiquaire-piège homme.

L'espèce *B*, par contre, semble montrer une certaine indifférence trophique si l'on en juge par les résultats obtenus à l'extérieur ou tout au plus une légère zoophagie (statistiquement non significative tout au moins étant donné nos effectifs réduits). Mais il faut souligner que cette moustiquaire-piège à homme montée à l'extérieur est un artifice expérimental qui propose un éventuel choix à l'espèce, choix qui ne correspond pas à la réalité étant donné que les habitants ne demeurent pas à l'extérieur de nuit d'une façon coutumière. Par contre, le déficit relatif d'exemplaires d'espèce *B* par rapport à *A* à l'intérieur (deux fois moins de *B* que de *A*) ne peut s'expliquer que par des préférences zoophages ou bien exophages. Quelle que soit la taxie dominante, elle correspond à une zoophagie de fait.

Nos observations et nos commentaires sur l'anthropophilie de *A*, la zoo-exophagie de *B* reçoivent d'ailleurs une excellente confirmation de G. DAVIDSON (*in litt.*). Nous donnons, avec la permission de l'auteur, la communication personnelle *in extenso* en appendice en bas de page, ayant encore l'occasion de nous y référer par la

* Que ce soit dans la moustiquaire-piège ou dans l'habitation, il y avait quatre captureurs, les fentes d'accès étaient d'un type semblable et leur longueur à peu près identique.

suite *. D'autre part, DAVIDSON (1967), indique qu'à la suite de ses identifications d'espèces provenant de localités géographiques différentes et de situations écologiques variées, il lui paraît évident que "species A is more man-dependent than species B..." et que "species B is more catholic in its feedings...". RISHIKESH (1966) précise par ailleurs qu'en Ethiopie l'espèce (que nous savons maintenant être B) attaque l'homme plus activement à l'extérieur qu'à l'intérieur entre 18 et 22 heures, période pendant laquelle l'homme se retrouve aussi bien au-dehors qu'en dedans de son habitation. Cette observation confirme les tendances exophages de l'espèce.

Enfin pour terminer ce paragraphe, il convient de rappeler les observations du tableau I. Elles montrent qu'*A. gambiae* (s. l.) est le plus anthropophile de toutes les espèces que nous avons capturées. Il est, en effet, le seul à être capturé en plus grand nombre sur homme que sur vache. La différence est probablement d'autant plus nette que cette population sauvage est constituée pour 78 % par l'espèce A.

Cycles d'agressivités :

Pour chacune des espèces, nous avons obtenu des fréquences de capture par tranches horaires de deux heures qui semblent très différentes. Chez l'espèce A, la densité des femelles agressives augmente au cours de la nuit pour atteindre un maximum dans les heures précédant l'aube. Ce type de cycle est semblable à ce que la plupart des auteurs ont observé en Afrique, bien que dans ce continent ce cycle puisse tout aussi bien se rapporter à l'espèce B ou à un mélange des deux espèces selon nos connaissances présentes. En effet, dans l'état actuel de la carte de distribution des espèces du complexe en Afrique, établie à partir de faibles échantillonnages d'individus dans la plupart des stations, nous ne savons pas en général à quelle espèce se rapporte le cycle observé. Quoi qu'il en soit, nos observations sur le cycle d'activité de l'espèce B à Madagascar font ressortir deux particularités par rapport à celui de l'espèce A : activité plus intense en début de nuit et présence de trois maximums de densité correspondant au début, au milieu et en fin de nuit. A Kaédi, en Mauritanie (espèce B), HAMON et al. (1964) notaient que cette espèce présentait un cycle différent de ceux habituellement observés. Il y avait une importante activité en début de nuit, un maximum entre 0 et 2 heures et un renouveau d'activité au lever du jour. En dehors de ce cas afférent à l'Afrique de l'Ouest, nous retrouvons en Afrique orientale

Auteurs et date, lieu et espèce	Pourcentage de la population capturée		Maximums d'activité
	à 22 h	à 24 h	
CHAUVET (1969), présente étude sur <i>B</i>	32 %	45 %	20-22 ; 0-2 et 4-6
CHAUVET (1964), hauts plateaux (<i>B</i>) Madagascar	36,4 (23 h)	—	21-22 ; 1-2 et 5-6
COZ (1964), S.O. Madagascar	34 %	46 %	21-22 ; 1-2 ; 5-6 (chez nullipares).
HAMON (1956), île de la Réunion (<i>B</i>)	22 %	42 %	23-24 ; 4-6
RISHIKESH (1966), Ethiopie (<i>B</i>)	22 %	35 %	21-22 ; 2-4 et 5-6

* « I think I must have remarked before on the difference between your species A and species B in their behaviour in the laboratory. Species B is much more easily identified because it so readily feeds on guinea-pigs and develops eggs readily (usually after one feed). Species A, on the other hand, does not readily feed on guinea-pigs, has to be fed on man usually and requires several feeds before ovarian development is achieved. In addition one gets the impression that species A is shorter-lived than species B. Both species rarely mate under cage conditions but we have, in fact, now had a few viable eggs from both without artificial mating but not enough to maintain the colonies. These differences are very marked in the laboratory particularly the difference in feeding preference. »

et à Madagascar même, des cycles d'agressivité proches du type que nous avons relevés dès qu'il s'agit de l'espèce *B*.

L'apport de ces observations semble confirmer nos résultats qui amènent à conclure qu'il y a une différence dans le rythme des cycles d'agressivité de chacune des espèces. Il pourrait être également symptomatique d'une certaine originalité des espèces de la moitié orientale de la Région Ethiopienne par rapport à celles de la moitié occidentale.

Cycle gonotrophique :

L'étude de la distribution des stades ovariens I et II d. chez les femelles agressives nullipares de chacune des espèces fait apparaître un pourcentage significativement plus important de stade II début chez *B* (64 % contre 38 % chez *A*).

Nos conditions d'observations ne permettent pas d'affirmer qu'il s'agit d'une vraie différenciation spécifique.

Rappelons que l'espèce *B* a une plus intense activité en début de nuit que l'espèce *A*, qu'un plus important échantillonnage de *B* que de *A* est capturé sous moustiquaire-piège à appât vache et que sous cette moustiquaire, les femelles sont en général gorgées au moment de la capture alors que celles capturées sur homme ne le sont habituellement pas grâce à la grande dextérité des captureurs.

Ces faits impliquent que le temps moyen séparant le moment de la capture du moment de la dissection, est proportionnellement plus long pour *B* que pour *A* et qu'une plus forte proportion de la première espèce que de la seconde est gorgée. Ainsi un plus fort pourcentage d'exemplaires d'espèce *B* que d'espèce *A* rencontre les possibilités de faire évoluer, avant dissection, leurs follicules ovariens jusqu'au stade II début, en dépit de la conservation en réfrigérateur.

En ce qui concerne le nombre de repas de sang nécessaire à l'évolution des follicules ovariens jusqu'au stade œuf, durant le premier cycle gonotrophique, nous ne possédons pas d'observations suffisantes pour corroborer celles de DAVIDSON. Celui-ci (*cf. sup.*, comm. pers.) a noté que dans ses conditions d'élevage en insectarium, l'espèce *B* " ... develops eggs readily (usually after one feed) " alors que l'espèce *A* " requires several feeds before ovarian development is achieved ". La vérification de ces très importantes précisions nous aurait demandé de prélever un trop grand nombre de femelles marquées de nos élevages sur le terrain. Déjà, la seule expérience relatée au tableau X, représente des échantillonnages de plus de deux cents femelles de chacune des deux espèces. Cette expérience ne fait pas apparaître une différence significative dans le nombre de femelles d'une espèce ou de l'autre, capables de parvenir au stade V en moins de quatre jours. En effet, de telles femelles ne pourraient appartenir qu'aux échantillonnages ayant atteint le stade IV au bout de 72 heures, alors qu'elles ont encore du sang dans leur estomac (soit deux femelles sur trente-cinq chez l'espèce *A* et deux femelles sur trente-deux chez l'espèce *B*). Par contre, nous avons démontré en laboratoire pour la seule espèce *B* (*cf.* tableau VIII) que parmi les femelles ayant pris un premier repas de sang important (environ 21 % des femelles), 86 % de celles-ci ont atteint le stade V en deux jours et demi. Il en résulte que dans nos conditions d'élevage le premier cycle gonotrophique avec un seul repas de sang ne serait qu'assez rare puisqu'il ne s'effectuerait que chez moins de 20 % des femelles.

Longévité.

La longévité moyenne d'une espèce est en général évaluée à partir de la proportion de femelles paires dans un échantillonnage de femelles agressives. Nous avons observé des taux de femelles paires pour chacune des espèces marquées extrêmement bas par rapport à ceux observés habituellement sur le terrain. Ils sont, en général, de l'ordre de 0,60 à 0,80. Ces faibles taux proviennent, soit d'une forte mortalité des femelles marquées, soit d'une circonstance d'ordre méthodologique. La première hypothèse ne semble pas devoir être retenue puisque nous avons conservé en cage des femelles marquées aussi bien au ³⁵S qu'au ³²P, pendant 27 jours et sans mortalité

particulière par rapport aux témoins. La seconde hypothèse, par contre, est très vraisemblablement à retenir. En effet, le gîte d'éclosion des femelles marquées était situé au milieu du village entre les habitations expérimentales et le groupe des deux moustiquaires-pièges habituellement utilisé. Cet emplacement avait l'avantage d'éviter une trop grande dispersion des jeunes femelles qui se trouvaient ainsi à portée immédiate des appâts et par-là, il favorisait les études sur les habitudes alimentaires. Par contre, il présentait l'inconvénient d'entraîner la capture d'un nombre proportionnellement beaucoup plus important de jeunes femelles à leur premier repas de sang que de femelles qui en étaient à leurs repas ultérieurs et avaient donc eu le temps de se disperser. L'échantillonnage est de ce fait biaisé.

Il n'en demeure pas moins, les conditions de lâchers étant identiques pour les deux espèces, que nous avons obtenu un taux de femelles paires plus élevé chez les femelles d'espèce *B* que d'espèce *A*.

L'analyse exige que nous considérions maintenant la différence entre les taux de recapture de chacune des espèces. Proportionnellement nous avons capturé un plus grand nombre d'individus d'espèce *A* que d'espèce *B* puisque pour un nombre sensiblement identique de recapture de chacune des espèces, l'espèce *B* représente 55 % de la population globale relâchée contre 45 % pour *A*. Nous pensons que cette différence provient d'une plus forte dispersion de l'espèce *B* que de l'espèce *A*, conséquence de sa zoophilie ou de son exophagie. A cette dispersion plus élevée correspond une recapture moindre. Comme autre conséquence on peut penser qu'il s'ensuit des possibilités de vieillissement plus importantes chez *B* que chez *A*. Mais nous ne croyons pas que cette remarque soit suffisante pour expliquer une aussi forte variation du taux de femelles paires entre espèce qui est hautement significative malgré des effectifs relativement réduits. En effet, les taux de recapture respectifs de *A* et de *B* ne sont toutefois que de 0,016 et 0,013, taux très faibles qui impliquent pour chacune des espèces des possibilités importantes de vieillissement. Le moindre taux de recapture de *B* ne représente, en définitive, par rapport à celui de *A*, qu'une différence de 0,003. Nous en concluons que l'espèce *B* doit avoir physiologiquement une capacité de survie effectivement plus importante que l'espèce *A*. Notons en confirmation la remarque de G. DAVIDSON (*in litt.*) basée sur l'expérience de milliers d'élevage de pontes d'espèces *A* et *B* : " One gets the impression that species *A* is shorter-lived than species *B* ".

De nombreux chercheurs ont essayé de reconnaître s'il y avait une relation entre l'âge physiologique et le comportement (CHAUVET et *al.* (1964) en ont fait la revue bibliographique). C'est la raison pour laquelle nous avons essayé de savoir s'il y avait un taux de femelles paires différent pour chacune des espèces en fonction soit de l'hôte agressé, soit du lieu de capture. Aucune différence n'est apparue entre hôtes ou entre lieux de capture, au seuil de signification de 0.05. Toutefois, au seuil de 0.14, un excès de nullipares à l'extérieur apparaît, malgré nos faibles effectifs, chez *B*. Nous nous permettons de relever cette approximation, pour souligner que Coz (1964), sur une population d'*A. gambiae* du nord-ouest de Madagascar (que nous savons maintenant appartenir à l'espèce *B*) avait constaté un excès hautement significatif de nullipares à l'extérieur des habitations.

Considérations exhaustives à partir de ces résultats :

Dans les aires de sympatrie, la proportion relative de chacune des espèces varie en particulier en fonction des facteurs climatiques inhérents à la latitude ou à l'altitude et, éventuellement pour une même latitude ou altitude, aux saisons. En définitive, suivant le lieu ou la saison considérés, les conditions d'environnement favoriseront, dans la plupart des cas, une espèce ou l'autre. (CHAUVET, 1969 *b*).

Dans notre station expérimentale et durant notre étude, *B* n'était probablement pas dans d'aussi bonnes conditions écologiques que *A* si l'on considère la proportion relative des deux espèces : *B* représentait en effet 22 % de la population totale du complexe contre 78 % pour *A*. On doit concevoir en particulier que l'état physiologique

d'une espèce risque d'être différent suivant que le milieu climatique lui est plus ou moins favorable. Ainsi, nos observations sur la longévité relative des espèces peuvent ne pas être identiques dans un autre milieu climatique. Par contre, il ne semble pas que les habitudes alimentaires de chacune des espèces puissent être sensiblement différentes, hors des zones traitées par pulvérisations d'insecticides domiciliaires, à partir du moment où les deux hôtes existent dans les mêmes conditions et que le comportement et l'habitat humains sont semblables à ceux que nous avons rencontrés (situation très générale à Madagascar).

6. CONCLUSION

Malgré des données numériques modestes, encore limitées par les impératifs statistiques de signification au seuil de 5 %, cette étude démontre pour la première fois sur le terrain des différences éthologiques et physiologiques importantes entre les espèces *A* et *B* du complexe *A. gambiae* dans une zone de sympatrie, en présence des hôtes habituellement rencontrés à Madagascar.

Une première différence considérable a été notée dans le comportement alimentaire des deux espèces. L'espèce *B* est essentiellement zoophage et exophage alors que l'espèce *A* est anthropophile et endophage.

Deux autres différences importantes sont également apparues : l'espèce *B* a une capacité de reproduction beaucoup plus élevée que l'espèce *A* d'une part et d'autre part, bien que l'espèce *B* semble avoir été étudiée dans un environnement qui lui soit moins favorable que l'espèce *A*, sa longévité fut plus importante.

On peut ainsi admettre par extension que les problèmes posés par la transmission et par les moyens de lutte à mettre en œuvre sont différents suivant que l'on se trouve en présence de l'une ou l'autre espèce ou que, en zone de sympatrie, une des espèces est dominante.

L'anthropophilie très marquée de l'espèce *A* en fait un vecteur très efficace, qu'il soit ou non en présence de bétail. Cette préférence trophique à laquelle se joint une tendance à l'endophagie implique que les chances de succès d'une campagne par insecticides domiciliaires sont meilleures avec cette espèce qu'avec l'espèce *B*. Notons à ce sujet, en nous référant à l'Afrique occidentale toutefois, que les seuls succès, d'ailleurs temporaires, enregistrés dans les récentes campagnes antipaludiques par insecticides, correspondent à des régions où n'existe que l'espèce *A* (HAMON et *al.*, 1963).

Quant à l'espèce *B*, elle paraît être, au moins dans notre station, physiologiquement un meilleur vecteur que l'espèce *A*, nonobstant un degré de réceptivité intrinsèque semblable. En effet, elle présente une capacité de reproduction et une longévité plus élevées. Toutefois, lorsqu'il y a du bétail, elle serait, d'une façon générale, éthologiquement un vecteur moins efficace que ne le serait l'espèce *A* dans des conditions identiques de choix d'hôtes, à cause de ses tendances exophage et zoophage. Dans un tel cas on ne peut accorder que des chances limitées de succès à une lutte n'utilisant que les insecticides de contact.

REMERCIEMENTS.

Tous nos remerciements vont à l'ensemble du personnel qui nous a aidé à réaliser cette étude, depuis l'aménagement du village jusqu'au travail purement entomologique. Celui-ci a réclamé de la part de tous non seulement une grande conscience professionnelle mais également un pénible et continu effort physique. Les chefs d'équipe, les assistants (MM. ANDRIANABIBY J., RANAIVOSON S. et RABENRAINNY Solo L.) et les techniciens d'entomologie du cadre O.R.S.T.O.M. (M. VERVENT G. et particuliè-

rement M. DUVAL J.) ont su rester vigilants et conserver leur esprit critique dans ce travail de routine où le contrôle a une importance primordiale. M. SEREEN enfin, électronicien de l'O.R.S.T.O.M., a toujours trouvé le moyen d'être disponible pour dépanner l'appareillage électronique.

Nous tenons également à remercier Georges DAVIDSON pour les conseils qu'il nous a donnés lors de son trop court séjour parmi nous en début de campagne, et Max OVAZZA pour ses pertinentes critiques et son soutien moral de chaque instant.

Nous remercions enfin J. DÉJARDIN qui nous a conseillé pour les analyses statistiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDEL-MALEK (A. A.) and ABDEL-AAL (M. A.), 1966. — Study of the dispersion and flight range of *Anopheles sergenti* Theo. in Siwa Oasis using radioactive isotopes as markers. *Bull. Org. mond. Santé*, **35** (6), 968-973.
- BRUCE-CHWATT (L. J.), 1956. — Radioisotopes for research on and control of mosquito. *Bull. Org. mond. Santé*, **15** (3-4-5), 491-511.
- BRUCE-CHWATT (L. J.), 1962. — Some entomological problems in tropical medicine. Radioisotopes in tropical medicine. *I.A.E.A.*, Vienne, 211-234.
- BURGESS (R. W.), 1962. — Preliminary experiments on the hybridization of *Anopheles gambiae* Giles and *Anopheles melas* Theobald. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **11** (5), 702-704.
- CHAUVET (G.), 1968 a. — Les vecteurs du paludisme à Madagascar. Comptes rendus du 1^{er} Congrès International de Sciences médicales de l'O.C.A.M., Tananarive.
- CHAUVET (G.) et DÉJARDIN (J.), 1968 b. — Caractères chétotaxiques de distinction entre larves (stade IV) du complexe *Anopheles gambiae* à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Ent. méd.*, **VI** (1), 69-101.
- CHAUVET (G.), DAVIDSON (G.), et DÉJARDIN (J.), 1969 a. — Validité d'une méthode chétotaxique de distinction des larves des espèces A et B du complexe *Anopheles gambiae* Giles à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.* **VII** (1), 58-60.
- CHAUVET (G.), 1969 b. — Distribution et caractères écologiques de répartition des espèces du complexe *Anopheles gambiae* à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, **VII** (3) (à paraître).
- COLUZZI (M.), 1964. — Morphological divergences in the *Anopheles gambiae* complex. *Riv. Malariol.*, **43** (4-6) 197-232.
- COLUZZI (M.), 1966. — Osservazioni comparative sul cromosoma X nelle specie A et B del complesso *Anopheles gambiae*. *R.C. Accad. Lincei*, **40** (4), 671-678.
- COLUZZI (M.) and SABATINI (A.), 1967. — Cytogenetic observations on species A and B of the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia*, **9**, 73-88.
- COLUZZI (M.) and SABATINI (A.), 1969. — Cytotaxonomic identification of the species of the *Anopheles gambiae* complex. *Proc. 8th internation. Congr. trop. Med. Malaria*, section B/2/1, Téhéran.
- Coz (J.), 1964. — Etude des variations de l'âge physiologique d'*A. gambiae* Giles et *A. mascarensis* De Meillon, au cours des captures de nuit. *Bull. Soc. Path. exot.*, **57** (3), 619-626.
- Coz (J.) et HAMON (J.), 1964. — Le complexe *Anopheles gambiae* en Afrique occidentale. *Riv. Malariol.*, **43** (4-6), 233-244.
- Coz *et al.*, 1966. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de forêt humide dense, la région de Sassandra. République de Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd.* **IV** (7), 13-42.

- DAVIDSON (G.), 1956. — Insecticide resistance in *Anopheles gambiae* Giles : a case of simple Mendelian inheritance. *Nature* (Lond.), **178** (4538), 863-864.
- DAVIDSON (G.), 1962. — *Anopheles gambiae* complex. *Nature* (Lond.), **196** (4857), 907.
- DAVIDSON (G.), 1964 a. — *Anopheles gambiae*, a complex of species. *Bull. Org. mond. Santé*, **31** (5), 625-634.
- DAVIDSON (G.), 1964 b. — The five mating types in the *Anopheles gambiae* complex. *Riv. Malariol.*, **43** (4-6), 167-183.
- DAVIDSON (G.). 1967. — A distribution map of the member species of the *Anopheles gambiae* complex. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **61** (4), 454.
- DAVIDSON (G.) and JACKSON (C. E.), 1962. — Incipient speciation in *Anopheles gambiae* Giles. *Bull. Org. mond. Santé*, **27** (2), 303-305.
- DETINOVA (T. S.), 1945. — Determination of the physiological age of female *Anopheles* from the change of tracheal system of ovaries. *Med. Parazit. (Mosk)*, **14**, 45.
- GILLIES (M. T.), 1958. — A simple autoradiographic method for distinguished insects labelled with Phosphorus-32 and Sulphur-35. *Nature* (Lond.), **182** (4650), 1683-1684.
- GILLIES (M. T.), 1961. — Studies on the dispersion and survival of *Anopheles gambiae* Giles in East Africa, by means of marking and release experiment. *Bull. ent. Res.*, **52** (1), 99-127.
- GILLIES (M. T.), 1962. — Marking and release experiments with a tropical mosquito by the use of radioisotopes. *Radioisotopes in tropical medicine I.A.E.A.*, Vienne, 267-282.
- HAMON (J.), 1956. — Seconde note sur la biologie des moustiques de l'île de la Réunion. *Ann. Parasit. hum. comp.*, **31** (5-6), 598-606.
- HAMON (J.), DEDEWANOU (B.) et EYRAUD (M.), 1962. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone forestière africaine, la région de Man, République de Côte d'Ivoire. *Bull. Inst. fr. Afr. noire (A)*, **24** (3), 854-869.
- HAMON (J.) *et al.*, 1964. — Notes sur les moustiques de la République islamique de Mauritanie (Dipt. Culicidae) (1^{re} partie). *Bull. Soc. entomol. Fr.*, **69** (9-10), 233-253.
- HAMON (J.) *et al.*, 1965. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de steppe boisée de la région de Dori (République de Haute-Volta). *Bull. Inst. fr. Afr. noire (A)*, **27** (3), 1115-1150.
- KUHLOW (F.), 1962. — Beobachtungen und Experimente über des *Anopheles gambiae*-komplex, Abtrennung von *Anopheles tangensis* n. sp. *Z. Tropenmedizin u. Parasitologie*, **13** (4), 442-449.
- LEWIS (D. S.), 1958. — The recognition of nulliparous and parous *Anopheles gambiae* by examining the ovarioles. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **52** (5), 456-461.
- MACDONALD (G.). 1957. — The epidemiology and control of malaria. Oxford University Press, London, 252 p.
- MASON (G. F.). 1964. — The causes of male sterility in *Anopheles gambiae* A. B. group crosses. *Riv. Malariol.*, **43**, 185-190.
- MATTINGLY (P. F.), 1964. — The *Anopheles gambiae* complex. Some introductory notes. *Riv. Malariol.*, **43**, 165-166.
- MAYR (E.), 1942. — Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York, N.Y., 334 p.
- MUIRHEAD-THOMSON (R. C.), 1948. — Studies on *Anopheles gambiae* and *A. melas* in and around Lagos. *Bull. ent. Res.*, **38** (4), 527-558.
- PATERSON (H. E.), 1962. — Status of the East African salt-water breeding variant of *Anopheles gambiae* Giles. *Nature* (Lond.), **195**, 469-470.

ETHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE COMPAREES DU COMPLEXE AN. GAMBIAE A MADAGASCAR.

- PATERSON (H. E.), 1963. — 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.
- PATERSON (H. E.), 1964. — Direct evidence for the specific distinctness of forms *A*, *B* and *C* of the *Anopheles gambiae* complex. *Riv. Malariol.*, **43**, 193-196.
- PATERSON (H. E.), PATERSON (J.) and VAN EEDEN (G. J.), 1963. — A new member of the *Anopheles gambiae* complex. A preliminary report. *Med. Proc.*, **9**, 414-418.
- POLOVODOVA (V. P.) 1949. — Determination of the physiological age of female *Anopheles*. *Med. Parazit. (Mosk.)*, **18**, 52.
- RIBBANDS (C. R.), 1944. — Differences between *Anopheles melas* (*A. gambiae* var. *melas*) and *Anopheles gambiae*. I. the larval pecten. II. Salivary relations of larvae and maxillary palp banding of adult females. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **38**, 85-87.
- RISHIKESH (N.), 1966. — Observations on anopheline vectors of malaria in an Upland valley in Ethiopia. *WHO/Mal.* (554), 1-21.
- ROULE (L.), 1963. — Les radioéléments en parasitologie humaine. *C.E.A., sér. bibliographies*, **31**, 58 p.