

Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans*
Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine
de savane soudanienne ouest-africaine
Rythme de ponte et facteurs conditionnant l'oviposition.*

par

R. SUBRA **

RÉSUMÉ

Dans la nature, les femelles de C. p. fatigans pondent essentiellement en début et en fin de nuit. Comme l'ont montré divers auteurs pour d'autres espèces de moustiques, ce rythme est surtout conditionné par les variations de luminosité, mais aussi par l'heure de la prise du repas de sang.

L'attractivité des divers gîtes potentiels de la ville de Bobo-Dioulasso a été testée dans la nature. Les eaux contenues dans les puisards sont, de loin, les plus attractives. Des variations saisonnières de l'attractivité de certains puisards ont également été observées. Elles pourraient être dues à une plus grande volatilité des éléments attractifs durant la saison sèche, lorsque la température des gîtes est la plus élevée.

La structure des gîtes est également un des facteurs conditionnant l'oviposition. Les gîtes, dont les eaux sont situées au-dessous du niveau du sol, recueillent un plus grand nombre de pontes que ceux dont les eaux sont proches de ce niveau. Le degré d'obstruction de l'ouverture des puisards peut également jouer un rôle important dans le choix des femelles gravides qui pondent de préférence dans les gîtes à orifice découvert.

D'une manière générale, il apparaît que les gîtes les plus attractifs sont ceux qui offrent les conditions de milieu les plus favorables au développement des larves de C. p. fatigans. Ceci pourrait donc expliquer, au moins en partie, la pullulation de cette espèce dans les zones urbaines d'Afrique de l'Ouest.

* Ce sujet a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat qui a été soutenue le 30 juin 1971 à la Faculté des Sciences d'Orsay. Jury : MM. Possompes, Bergerard, R. Le Berre.

** Entomologiste médical, Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive, B.P. 434, (Madagascar).

ABSTRACT.

In nature, the females of C. p. fatigans lay essentially during the initial and final parts of the nights. As several authors have already shown for other species of mosquitoes, this rate of laying is mainly influenced by brightness variations, but also by the time of blood-meal taking.

The attractiveness of different potential covers in the town of Bobo-Dioulasso has been tested in nature. Waters from drain-tanks are by far the most attractive ones. Seasonal variations of the attractiveness of some drain-tanks have also been observed. They might be due to a higher volatility of attractive elements during the dry season, when the temperatures of covers are the highest.

The structure of covers is also one of the factors influencing oviposition. The covers containing waters located under the ground level, receive more eggs than those with waters lying near this same level. The proportion of obstruction of the drain-tank openings can also play an important part in the choice made by gravid females, which lay preferably in covers with a free opening.

INTRODUCTION

L'oviposition est, dans la vie des insectes, un acte extrêmement important qui leur permet d'assurer leur descendance. Elle apporte à l'entomologiste de précieux éléments d'information quant aux relations existant entre l'animal et le milieu, et BATES (1949, p. 82) a pu écrire à propos des moustiques : « The study of the behaviour of the ovipositing female would seem to be basic to an understanding of the environmental relationships of a particular species... » En outre, le choix des lieux de ponte, par les conditions de milieu qu'il offrira aux jeunes larves venant d'éclore, influera pour une bonne part sur la dynamique des populations préimaginales et par conséquent sur celle des adultes. En effet, dans le cas de *C. p. fatigans* un petit nombre d'individus seulement, pourra se développer à partir d'œufs pondus sur des eaux de surface réduite, pauvres en matières nutritives. Des eaux offrant des conditions de milieu plus favorables, assureront au contraire un meilleur rendement.

Dans le présent travail, après une assez brève étude du rythme de ponte lui-même, nous nous attacherons à déterminer les facteurs tant physiques que chimiques qui, dans une ville de savane ouest-africaine, conditionnent le choix des lieux de ponte chez *C. p. fatigans*, principal moustique des zones urbaines d'Afrique de l'Ouest.

1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

1.1. Rythme d'oviposition.

1.1.1. OBSERVATIONS EFFECTUÉES DANS LA NATURE.

Comme le note CORBET en 1963, assez peu d'auteurs ont étudié le rythme de ponte quotidien des moustiques, dans la nature. Depuis, outre les observations de CORBET lui-même (*op. cit.*) portant essentiellement sur deux espèces d'*Aedes* (*Aedes africanus* Theobald, 1901, et *Aedes apicoargenteus* Theobald, 1910), nous avons surtout relevé un travail de DE MEILLON *et al.* (1967) sur *C. p. fatigans*.

CORBET (*op. cit.*) a étudié le cycle d'oviposition des deux espèces d'*Aedes* en relevant, à intervalles réguliers, le nombre d'œufs déposés par des femelles dans des tubes de bambous utilisés comme lieux de ponte. Il a pu observer que, pour une espèce donnée, ce rythme pouvait varier avec l'environnement ou la saison. Dans certains cas, les expériences de laboratoire peuvent confirmer les observations de terrain; dans d'autres cas, elles peuvent apporter des résultats contraires.

A Rangoon, DE MEILLON *et al.* (1967) ont observé que des vents violents, ou des pluies pouvaient perturber le rythme de ponte de *C. p. fatigans*, mais qu'en leur absence, il existait deux périodes d'oviposition marquées, au coucher et au lever du soleil, correspondant d'ailleurs aux deux périodes d'arrivée maximum des femelles gravides sur les gîtes. Un phénomène à peu près semblable a été décrit par ODA (1967) chez *Culex pipiens pallens* Coquillett, 1898, dont les femelles déposent leurs pontes en début de nuit et, à un degré moindre, au lever du jour, ce qui, selon l'auteur, tendrait à prouver que cette activité est en partie contrôlée par l'influence de la lumière.

1.1.2. OBSERVATIONS DE LABORATOIRE.

HADDOW et GILLET ont consacré en 1957 un premier travail à ce sujet chez *Aedes aegypti* Linné, 1762. En utilisant des moustiques d'élevage, exposés aux fluctuations normales de la lumière du jour, ils ont pu observer un cycle de ponte comportant un pic dans l'après-midi. En lumière continue, la ponte devient apériodique et en inversant les heures du jour et de la nuit, ce cycle est lui-même inversé. La lumière semble donc être le principal facteur conditionnant l'oviposition. Reprenant leurs expérimentations sur cette espèce, en 1961, ces mêmes auteurs et CORBET arrivent à la conclusion qu'il existe chez les femelles des périodes alternées, au cours desquelles elles sont sensibles ou non à un stimulus et que le cycle de ponte est sous la dépendance d'un contrôle hormonal.

Etudiant le rythme de ponte d'*Anopheles gambiae* s.l., sur des périodes de 24 heures, HADDOW et SSENKUBUGE (1962) ont observé que ce moustique pondait la nuit, le maximum d'œufs étant déposé dans l'heure qui suivait le coucher du soleil.

1.2. Facteurs conditionnant l'oviposition.

1.2.1. FACTEURS PHYSIQUES ET CHIMIQUES.

1.2.1.1. Cas de diverses espèces de moustiques.

Ces facteurs ont retenu l'attention de très nombreux auteurs. MUIRHEAD-THOMSON (*in* CLEMENTS, 1963, p. 305 et suivantes) a étudié ainsi l'action de l'ombre et de la lumière, celle de la température de l'eau et de sa composition sur le choix des lieux de pontes par les femelles d'*Anopheles minimus* Theobald, 1901. Une revue bibliographique de cette question a été faite par BATES (1949, p. 95 et suivantes). Elle a été reprise et complétée par CLEMENTS (1963, p. 303 et suivantes). La vapeur d'eau, le pouvoir réfléchissant, la vision, le contact et la température de l'eau jouent un rôle dans l'oviposition. Les matières organiques présentes dans l'eau des gîtes sont un élément déterminant dans le choix des lieux de ponte par les femelles de moustiques.

Les solutions salées peuvent également avoir un pouvoir attractif, variable d'ailleurs en fonction de l'espèce et du genre considérés (WALLIS, 1954), mais il est aussi des cas où la salinité peut être un facteur beaucoup plus répulsif qu'attractif dans la recherche de gîtes de ponte appropriés (PETERSEN, 1969).

Au laboratoire, les eaux diversement colorées se montrent plus attractives pour les femelles gravides de *Culex tritaeniorhynchus* Giles, 1901, que des eaux limpides (FIELD et MATSUI, 1965). Ces femelles ne réagiraient d'ailleurs pas à la couleur de l'eau, mais plutôt à ce que ces deux auteurs appellent son degré « d'obscurité » (« darkness degree »).

FAY et PERRIS (1965) ont pu observer que les femelles gravides d'*Ae. aegypti* étaient influencées dans leur choix par la nature du substrat tapissant les récipients de ponte. Ils ont également montré que diverses solutions (de benzoate de sodium notamment) ou certains esters organiques, tels le méthyl butyrate, avaient un grand pouvoir attractif. C'est en se basant sur de telles données que FAY et ELIASON (1966) ont d'ailleurs mis au point une méthode de surveillance de ce moustique dans les zones où a été entreprise son éradication. Reprenant l'étude de ces diverses substances, PERRY et FAY (1967)

ont observé que les différences de pouvoir attractif de produits de séries homologues étaient plus marquées lorsqu'ils étaient utilisés à l'état de solution plutôt qu'à celui de vapeur.

Certaines substances d'origine protéinique, isolées d'infusions de paille, ont également un pouvoir attractif sur les femelles gravides de *Culex salinarius* Coquillett, 1904 (MURPHY et BURBUTIS, 1967).

Au laboratoire, la présence de formes préimaginales dans une collection d'eau peut également avoir un effet attractif sur les femelles gravides de la même espèce. *Ae. aegypti* montre une préférence marquée, dans le choix de ses lieux de ponte, pour les eaux renfermant des stades préimaginaux de sa propre espèce. Cette préférence serait due à l'action d'un facteur chimique spécifique, sans effet sur les femelles d'autres espèces (SOMAN et REUBEN, 1970).

1.2.1.2. Cas des moustiques du complexe *Culex pipiens*.

En 1905 déjà, GOELDI observait que les eaux putrides attiraient les femelles gravides de *C. p. fatigans* qui y déposaient leurs œufs en grand nombre. De même, LACOUR (1937) obtenait de nombreuses pontes de *Culex pipiens* Linné, 1750, dans du purin frais, dégageant une odeur forte et caractéristique, alors qu'aucune femelle ne pondait sur l'eau pure.

Divers auteurs, ici aussi, se sont intéressés au pouvoir attractif de certaines substances chimiques (GULLIN, 1961), de diverses variétés de nourritures larvaires (HIRAKOSO, 1964) et de bactéries isolées à partir d'infusions de foin (HAZARD *et al.*, 1967).

Une attention particulière doit être accordée aux travaux qui ont abouti à la distinction de deux sortes de facteurs, les uns attractifs, les autres stimulants. IKESHOJI (1965) a d'abord montré l'existence d'un facteur attractif dans les eaux provenant d'un gîte à *C. p. fatigans*. Puis il a trouvé que ces eaux avaient un effet stimulant sur les femelles gravides de cette espèce, en utilisant une technique d'oviposition forcée (IKESHOJI, 1966).

HUDSON et MCLINTOCK (1967) ont montré que des substances non volatiles, stimulantes pour les femelles de *Culex tarsalis* Coquillett, 1896 et *C. pipiens* étaient présentes dans des eaux ayant renfermé des nymphes ou des exuvies de l'espèce correspondante. La formation de telles substances stimulantes peut être aussi sans relation avec la présence de formes préimaginales et être due, par exemple, à l'action de bactéries présentes dans certains gîtes, comme l'ont montré IKESHOJI *et al.* (1967). Certains composés chimiques ont d'ailleurs une action aussi efficace et ces auteurs ont pu observer que ces stimulants étaient détectables les uns par le proboscis seulement, les autres par le proboscis et les tarses.

IKESHOJI (1968), a séparé par chromatographie gazeuse 4 composés attractifs, à de très faibles doses, pour les femelles de *C. p. fatigans* et de *C. p. pallens*, mais non pour celles d'*Ae. aegypti*. Il a également observé qu'au Japon, à Yokohama, deux de ces composés étaient présents seulement dans les eaux d'été, lorsque *C. p. pallens* abonde le plus. Il s'agit là d'un point important sur lequel il nous sera donné de revenir ultérieurement.

Enfin, dans un travail effectué en collaboration avec MULLA, IKESHOJI (1970) a étudié les facteurs attractifs contenus dans les gîtes de 4 espèces de moustiques. Il existe dans chaque gîte, un facteur attractif propre à l'espèce occupant le gîte. Chacun de ces facteurs n'est pas attractif pour les autres espèces, et dans certains cas, il peut même avoir un effet répulsif. Seul *Culex pipiens quinquefasciatus* Say, 1823 (= *fatigans* Wied.) fait exception à cette règle, car il répond de manière positive aux attractifs des autres espèces.

L'oviposition dans un gîte donné est donc sous la dépendance de substances, les unes attractives et volatiles, les autres stimulantes et non volatiles. La présence de ces substances dans le milieu peut être liée à celle des organismes dont elles conditionnent l'oviposition (pour IKESHOJI, il s'agit de phéromones). Ces substances peuvent avoir aussi une autre origine indépendante de ces organismes (il s'agit alors de kairomones). Nous utiliserons dans la suite de notre exposé ces termes de phéromones et de kairomones.

1.2.2. STRUCTURE DES GÎTES.

S'appuyant sur des travaux de KENNEDY qui avait observé que les femelles gravides de *Culex pipiens molestus* Forskal, 1775 et *C. pipiens* s'approchaient des gîtes larvaires, en volant au niveau du sol, DE MEILLON *et al.* (1966) ont montré que des bacs contenant de l'eau de gîtes larvaires n'attiraient pas de façon égale les femelles de *C. p. fatigans* s'ils étaient placés à différentes hauteurs au-dessus du sol. Le nombre de pontes recueillies était d'autant plus faible que ces bacs étaient plus éloignés de la surface du sol.

1.3. Discussion.

Le rythme de ponte d'une espèce donnée présente des caractéristiques propres, pouvant se modifier sous l'influence d'agents extérieurs. Les observations de laboratoire ne donnent pas toujours un reflet fidèle du phénomène tel qu'il se produit dans la nature.

Les nombreuses études effectuées sur les facteurs conditionnant l'oviposition montrent l'extrême complexité du problème. La présence ou l'absence des facteurs attractifs et stimulants semble jouer un rôle capital dans le choix des lieux de ponte, surtout chez les espèces du complexe *C. pipiens*. La plupart des travaux consacrés à ce sujet ont été menés au laboratoire, ce qui n'a pas permis de dégager assez nettement l'importance et l'interférence de ces différents facteurs les uns par rapport aux autres.

Nous nous sommes efforcés, dans le présent travail, d'effectuer le plus grand nombre de nos observations sur le terrain afin de préciser ce point particulier, et de modifier le moins possible le comportement des femelles gravides.

2. MÉTHODES DE TRAVAIL

2.1. Les gîtes larvaires à *C. p. fatigans* dans la ville de Bobo-Dioulasso.

Bien que nous ayons déjà décrit ces divers types de gîtes (SUBRA, 1971 a), nous rappellerons que les larves de cette espèce se développent essentiellement dans les caniveaux, dans les puisards et dans des récipients divers.

Les caniveaux ne jouent de rôle important qu'en début et en fin de saison des pluies.

Les puisards qui recueillent les eaux usées des toilettes sont les gîtes les plus importants, tout au long de l'année. Leur structure (profondeur, degré d'obstruction de l'ouverture, volume d'eau) est extrêmement variable.

Au cours de nos prospections, nous avons remarqué que durant la saison sèche, de nombreux puisards, très productifs en saison des pluies n'hébergeaient pas de larves, alors que le niveau de l'eau était pratiquement constant pendant toute l'année et que leur degré de pollution ne semblait pas avoir augmenté dans des proportions considérables. Par contre, nous avons pu observer à plusieurs reprises que ces puits servaient d'abris à des femelles gravides de *C. p. fatigans*, et que des larves introduites dans des échantillons de telles eaux se développaient normalement. Une baisse du pouvoir attractif de ces eaux pouvait donc expliquer l'absence de formes préimaginales dans ces puisards.

Dans chaque concession où sont bâties les maisons d'habitations, on trouve habituellement des « canaris », poteries locales en terre cuite, à usages très divers. Les uns servent au stockage de l'eau de boisson, les autres sont utilisés pour faire macérer du mil (destiné à la fabrication d'une boisson locale) ou du riz. Dans les deux cas, riz et mil sont totalement immergés, et recouverts d'une mince pellicule d'eau sur

laquelle il nous a été possible d'observer des pontes. Enfin, certains canaris de taille plus réduite peuvent renfermer des décoctions d'écorces ou des infusions de feuillages destinées à la fabrication de médicaments traditionnels et constituent donc des gîtes potentiels.

Dans les concessions où les habitants pratiquent l'élevage (moutons, porcs) nous avons pu observer que des flaques d'eau souillées par les déjections des animaux portent parfois quelques pontes.

2.2. Etude du rythme de ponte.

2.2.1. RYTHME DE PONTE JOURNALIER.

Deux puits secs, profonds de 2 mètres, ont été creusés dans un quartier central de Bobo-Dioulasso. Dans chacun d'eux nous avons placé une bassine contenant 20 litres environ d'eau polluée (obtenue en faisant macérer, pendant 48 heures, des déjections de lapin dans de l'eau ordinaire). Ces récipients étaient remontés toutes les heures à la surface et il était procédé à la numération des pontes déposées sur l'eau. Ils étaient aussitôt remplacés au fond du puits par des récipients semblables.

Nos observations ont été effectuées en décembre 1969. Elles ont porté sur 3 périodes consécutives de 24 heures pendant lesquelles elles se sont déroulées sans interruption. A cette époque de l'année, la nuit tombe vers 18 heures. Les valeurs extrêmes de la température de l'eau de nos récipients variaient entre 21,9 et 17,6 °C.

2.2.2. FLUCTUATIONS DU NOMBRE DE PONTES DÉPOSÉES D'UN JOUR A L'AUTRE.

Ce problème a été également étudié dans la nature. Deux puisards, appartenant à des habitants de la ville ont été sélectionnés dans les quartiers centraux de Bobo-Dioulasso, l'un en 1967, l'autre en 1968. Leur surface était située près du niveau du sol, ce qui nous permettait de recueillir tous les jours, sans difficultés, les pontes qui avaient été déposées la nuit précédente. Ces pontes étaient placées dans un bac. Lorsque les larves de stade I avaient éclos 24 heures plus tard, elles étaient filtrées à travers une passoire qui retenait les coques vides des œufs, et replacées dans le gîte. L'équilibre de la population de *C. p. fatigans* du puits n'était donc pas modifié, et les nacelles de la veille, déjà écloses, étant éliminées, seules étaient recueillies les pontes de la nuit précédente.

Les observations dans les deux puisards ont été effectuées en début de saison sèche. En effet, durant la saison des pluies ces puisards débordaient fréquemment et les pontes pouvaient facilement être entraînées à l'extérieur. Aucune observation valable n'était donc possible à cette saison, pas plus d'ailleurs que durant le milieu de la saison sèche. Certains puits cessent alors d'être attractifs pour les femelles gravides et les densités culicidiennes sont très faibles. Le nombre de pontes récoltées dans ces conditions aurait été insuffisant.

2.3. Etude des facteurs conditionnant l'oviposition.

2.3.1. FACTEURS CHIMIQUES.

2.3.1.1. Pouvoir attractif de certains gîtes potentiels.

Nous n'avons pas procédé à des analyses chimiques d'eaux de gîtes nous permettant d'isoler une ou plusieurs substances susceptibles d'attirer les femelles gravides, mais nous nous sommes plutôt efforcés de comparer le pouvoir attractif de divers gîtes potentiels rencontrés fréquemment dans la ville de Bobo-Dioulasso et décrits précédemment. Des bacs en émail ont été placés au fond d'un puits sec de 1,50 mètre de profondeur. Chacun contenait 1 500 centimètres cubes de l'un des liquides suivants : déco-

tions d'écorces de « néré » (*Parkia biglobosa* Benth) et de feuillages divers, macérations de mil, de paddy et de déjections de lapins, eau de puisard, eau ordinaire. Leur contenu était fréquemment renouvelé, les substances attractives étant généralement assez volatiles comme l'a montré IKESHOJI (1966).

Nous avons également vérifié si la présence de nymphes et d'exuvies de *C. p. fatigans* dans de l'eau de robinet avait un effet attractif sur les femelles gravides de cette espèce. Dans des gobelets contenant 250 cc d'eau, nous avons placé des lots de 100 nymphes ou de 100 exuvies. Ces bacs et des témoins renfermant de l'eau ordinaire ont été placés dans des cages renfermant des femelles gravides. Nous avons dénombré les pontes déposées dans ces deux types de gîtes.

Nous avons ensuite recherché s'il existait, dans la nature, une relation entre les variations des densités nymphales de *C. p. fatigans* d'un gîte donné et le nombre de pontes déposées dans ce gîte. En 1968, en même temps que nous suivions les fluctuations du nombre de pontes déposées quotidiennement dans le puisard précédemment décrit (chapitre 2.2.2.) nous avons effectué des prélèvements de nymphes, suivant une méthode décrite dans un autre travail (SUBRA, 1971 a).

2.3.1.2. *Etude des variations saisonnières du pouvoir attractif de certains puisards.*

Nous avons comparé les eaux de divers puisards qui, en saison des pluies, étaient tous colonisés par des formes préimaginales de *C. p. fatigans*. En saison sèche, au moment de nos observations, les uns étaient encore occupés par des formes préimaginales, les autres étaient négatifs. Des échantillons d'eau (250 centimètres cubes) ont été prélevés dans 3 puisards de ces deux types de gîtes et placés au laboratoire dans des cages contenant des femelles gravides récoltées dans la nature. Les pontes déposées étaient dénombrées quotidiennement. Chacun des puisards de l'un des deux types a été ainsi comparé aux 3 puisards de l'autre type.

2.3.2. STRUCTURE DES GÎTES.

Nous nous bornerons, dans cette étude, au seul cas des puisards car leur structure peut être très variable, comme nous l'avons déjà mentionné. Le volume d'eau qu'ils contiennent peut aller de quelques dizaines de litres à plusieurs mètres cubes. La surface de cette eau peut être à plusieurs mètres de profondeur, ou au contraire affleurer au ras du sol. L'ouverture des puisards est à l'air libre, ou fermée par une dalle de béton ne ménageant que quelques interstices pour le passage des femelles. Souvent, aussi, elle est plus ou moins obstruée par les objets les plus hétéroclites.

Afin de déterminer l'influence de ces différents facteurs, nous avons fait creuser, dans un quartier central de Bobo-Dioulasso, 5 puits secs de 2 mètres de profondeur.

Pour étudier l'influence du volume d'eau, deux de ces puits ont été retenus. Au fond de chacun d'eux, avait été placée une bassine contenant de façon alternative, soit 3 litres, soit 30 litres d'eau polluée.

L'effet de la profondeur a été déterminé par la mise en place de bassines contenant 20 litres d'eau, à différents niveaux, à l'intérieur des puits : 0 m (surface du sol); — 0,5 m; — 1 m; — 1,5 m; — 2 m. Tous ont alternativement fonctionné à chacun de ces niveaux. A notre connaissance, les gîtes situés à plusieurs dizaines de décimètres au-dessus du sol sont inexistant à Bobo-Dioulasso. Néanmoins, nous avons observé le comportement des femelles gravides face à des gîtes de ce type. A cet effet, deux récipients contenant également 20 litres d'eau polluée, avaient été placés au-dessus du sol (+ 2 m et + 1 m) et un troisième au ras du sol.

Trois puits, enfin, ont été retenus, et à tour de rôle, leur ouverture a été, soit laissée à l'air libre, soit obstruée, tantôt par un panneau à claire-voie, tantôt par un panneau plein. Dans le fond de chacun d'eux, était placée une bassine contenant la même quantité d'eau que précédemment.

Les pontes étaient recueillies et dénombrées le lendemain de la mise en place des récipients, quelques heures après le lever du soleil.

3. RÉSULTATS

3.1. Rythme de ponte.

3.1.1. RYTHME DE PONTE HORAIRE.

Avant la tombée de la nuit, nous avons récolté quelques pontes, puis la courbe traduisant les variations du rythme d'oviposition passe par un pic très marqué (fig. 1). Elle va ensuite décroître au cours de la nuit et passer par un nouveau pic moins important au lever du jour. Quelques rares pontes seront à nouveau récoltées dans la matinée, et le phénomène cessera ensuite.

Nous ne pensons pas que la température du gîte joue dans ce phénomène un rôle très important puisque les deux pics de la courbe s'observent au moment où elle présente ses valeurs extrêmes. Il paraît beaucoup plus logique, comme l'ont déjà fait plusieurs auteurs, de considérer que les variations de la luminosité sont un des principaux facteurs déclanchant l'oviposition.

La luminosité n'est pas cependant le seul facteur responsable des deux pics que présente la courbe traduisant le rythme de ponte horaire. DE MEILLON *et al.* (1967) ont montré en laboratoire que le pic de la tombée de la nuit correspondait aux femelles ayant pris leur repas de sang après minuit, 3 nuits auparavant, celui du lever du jour, à celles qui s'étaient gorgées avant minuit, 2 nuits auparavant. Nous pensons que cette explication peut s'appliquer également au cas des femelles de Bobo-Dioulasso, sans qu'il y ait cependant la même équivalence quant à la durée du cycle gonotrophique entre Rangoon et Bobo-Dioulasso à cette période de l'année. Si les observations de DE MEILLON *et al.* (1967) ont été effectuées à une température moyenne de 28,1 °C, les nôtres ont été menées au début de la saison froide. La température moyenne minimum relevée dans les habitations au lever du jour était alors de 25 °C. Or, une partie du cycle s'accomplit dans les abris extérieurs où la température peut même avoir des valeurs moyennes inférieures. De plus, à cette saison, l'humidité relative atteint son niveau le plus bas de l'année, ce qui ralentit certainement la vitesse de maturation des ovaires (SUBRA, 1971 b). Il est très probable, dans ces conditions, que la durée du cycle gonotrophique soit allongée. Cependant, la correspondance entre les deux pics d'oviposition et les différentes heures de repas sanguins nous paraît toujours valable, puisque la maturation des ovaires s'effectue dans des délais à peu près identiques quelle que soit l'heure de ces repas (SUBRA, 1971 b).

3.1.2. FLUCTUATIONS DU NOMBRE DE PONTES DÉPOSÉES D'UN JOUR A L'AUTRE.

Nos observations dans le premier puisard ont commencé le 5 octobre 1967, en fin de saison des pluies (fig. 2). Elles se sont achevées le 11 novembre de la même année, à l'assèchement du gîte. La courbe traduisant les variations du nombre de pontes déposées passe par une suite de maximums et de minimums plus ou moins marqués.

Les observations effectuées en 1968, dans le deuxième puisard permettent de tracer une courbe d'aspect à peu près identique, passant par deux minimums très marqués consécutifs à deux orages qui avaient certainement entraîné hors du puits de nombreuses pontes (fig. 3).

Nous n'avons pu relier les fluctuations du premier puisard à aucun élément susceptible d'influer sur l'oviposition des femelles, en particulier avec la succession des différents quartiers lunaires. Certaines fluctuations du deuxième puits pourraient se relier aux variations des densités nymphales, mais dans un cas au moins il n'y a pas de relation entre les deux phénomènes.

3.2. Facteurs conditionnant l'oviposition.

3.2.1. FACTEURS CHIMIQUES.

3.2.1.1. Pouvoir attractif du liquide de divers gîtes potentiels.

Le phénomène a été étudié à 9 reprises différentes. Les résultats obtenus au cours de chacune d'elles étaient en tous points comparables et nous les avons regroupés dans le tableau I. Lorsqu'elles ont la possibilité de choisir un lieu de ponte déterminé, les femelles gravides de *C. p. fatigans* déposent leurs œufs dans des eaux usées provenant de puisards. Les déjections animales sont également attractives de même que les macérations de mil ou de riz, mais à un degré moindre. L'eau simple ne semble absolument pas attractive lorsqu'elle est placée avec d'autres liquides. Seule, elle peut cependant être utilisée par des femelles qui y déposent leurs œufs après une période de rétention plus ou moins longue comme nous avons pu l'observer au laboratoire.

TABLEAU I.

Etude du pouvoir attractif du liquide de divers gîtes potentiels de la ville de Bobo-Dioulasso sur les femelles gravides de *Culex p. fatigans*.
Résultats d'ensemble portant sur 9 observations.

	Nature des liquides testés						
	Eau de puisard	Macération de déjections animales	Macération de mil	Macération de paddy	Décoction de plantes diverses	Décoction d'écorces de néré	Eau simple
Nombre de pontes recueillies ..	215	81	26	10	4	1	—

De ces divers liquides, les décoctions de néré étaient celles présentant la couleur la plus foncée, suivies par les décoctions des diverses plantes médicinales et les macérations de déjections animales. Les autres liquides, de couleur plus claire, ne présentaient pas entre eux de grandes différences, à l'exception de l'eau simple. Au vu de nos résultats, il ne semble pas que les liquides foncés se soient montrés particulièrement attractifs à l'égard des femelles de *C. p. fatigans* comme l'avaient observé au laboratoire FIELD et MATSUI (1965) pour *C. tritaeniorhynchus*.

En laboratoire, les eaux renfermant des nymphes ou des exuvies de *C. p. fatigans* sont plus attractives, pour les femelles gravides de cette espèce que les eaux témoins qui en sont dépourvues.

Sur le terrain, les densités nymphales passent par une suite de maximums et de minimums, indépendants du nombre de pontes déposées à la surface du gîte (SUBRA, 1971 a). L'examen de la portion de courbe couvrant la période du 22 octobre au 21 novembre 1968 peut faire apparaître une possible relation entre les fluctuations des pontes déposées et les pics les moins importants de la courbe des densités nymphales (fig. 3). Par contre, les densités les plus élevées (13 novembre 1968) n'ont pas été suivies d'une augmentation correspondante du nombre des pontes. Aussi, sans nier l'importance des phéromones liées à la présence de ces formes préimaginales, nous pensons qu'elles n'ont pas joué ici un rôle majeur dans l'attractivité de ce gîte à l'égard des femelles gravides.

3.2.1.2. Variations saisonnières du pouvoir attractif de certains gîtes.

Les gîtes renfermant des formes préimaginales au moment de notre expérimentation avaient reçu l'appellation A, B, C; les gîtes négatifs avaient été appelés a, b, c.

Dans tous les cas (tableau II) le nombre de pontes déposées dans l'eau des gîtes positifs est beaucoup plus élevé que le nombre de celles pondues dans les gîtes négatifs. Sur un total de 577 femelles, 71 seulement (soit 12,3 %) avaient pondu dans les eaux du second type. Il convient de noter qu'au laboratoire, les bacs contenant les eaux issues des deux types de gîtes sont placés très près les uns des autres, ce qui explique sans doute que le phénomène est moins net que dans la nature où aucune ponte n'avait été observée dans les puisards négatifs.

TABLEAU II.

Etude, en saison sèche,
de la ponte des femelles de *C. p. fatigans* dans les eaux de différents puisards
(les chiffres indiquent le nombre de pontes obtenues lors de chaque expérimentation).

gîtes —		gîtes +		
		a	b	c
A		9	4	7
		39	73	83
B		23	2	7
		83	28	48
C		24	5	10
		63	53	36

La disparition des formes préimaginales dans certains gîtes, en saison sèche, est bien due à l'absence de pontes, elle-même provoquée par la disparition des substances attractives pour les femelles gravides.

Comme nous l'avons signalé, IKESHOJI (1968) a pu observer que les plus fortes densités de formes préimaginales de *C. p. pallens* correspondaient à la présence dans les gîtes de deux substances attractives, absentes à certaines saisons. Nous pensons qu'un phénomène analogue se produit à Bobo-Dioulasso. Les eaux de certains puisards renferment seules de telles substances et elles constitueront les gîtes de l'espèce, alors que d'autres puisards aptes pourtant à assurer le développement des formes préimaginales demeureront négatifs pendant toute la durée de la saison sèche.

D'après IKESHOJI (1968), les composés déterminant l'attraction des femelles gravides seraient très volatils, ce qui expliquerait leur absence dans nos puisards durant cette saison sèche où la température des gîtes est la plus élevée. Nous avons pu observer qu'en laboratoire, 24 heures après avoir été recueillie, l'eau des puisards positifs cessait d'être préférée à celle des gîtes négatifs. Des eaux de ces deux types attiraient de façon à peu près identique les femelles gravides, ce qui confirmerait ainsi l'extrême volatilité du facteur attractif présent dans les gîtes positifs.

L'origine de ces substances sera discutée ultérieurement.

3.2.2. STRUCTURE DES GÎTES.

3.2.2.1. Influence de la masse d'eau contenue dans les gîtes.

Les 5 observations successives que nous avons effectuées ayant donné chaque fois des résultats comparables, nous avons totalisé les pontes récoltées dans chacun des deux gîtes étudiés. 509 pontes avaient été déposées dans le récipient contenant 30 litres d'eau polluée, contre 230 seulement dans celui qui n'en contenait que 3 litres.

Il semble donc que deux masses d'eau de surface identique, mais de volume différent, n'attirent pas les femelles gravides de façon semblable. Ce phénomène fort intéressant n'a pu malheureusement être expliqué de façon valable. S'il se produit dans les gîtes de la même manière que dans nos récipients, il revêt une grande importance dans la dynamique des populations préimaginales.

3.2.2.2. Influence du niveau de l'eau et du degré d'obstruction de l'ouverture des gîtes.

Le nombre total de pontes recueillies dans les bacs situés au ras du sol et au-dessus est relativement faible. On peut noter cependant qu'il est d'autant plus élevé que ces bacs sont plus proches du niveau du sol (+ 2 m : 2 pontes; + 1 m : 4 pontes; niveau du sol : 66 pontes). Ces résultats coïncident avec les observations de DE MEILLON *et al.* (1966).

TABLEAU III.

Influence de degré d'obstruction de l'orifice des puisards
sur la ponte des femelles de *C. p. fatigans*.

	Degré d'obstruction de l'orifice du gîte		
	Ouvert	Fermé par un panneau à claire-voie	Fermé par un panneau plein
Pontes récoltées	1000	470	160

17 observations ont été effectuées dans les puits renfermant des bacs placés à différentes profondeurs. Dans tous les cas, les pontes les plus nombreuses étaient dans le récipient placé au fond du puits, les moins nombreuses, dans celui qui était situé au niveau du sol. Au cours de 15 de ces observations, le nombre de pontes allait croissant, de façon régulière, au fur et à mesure que les bacs étaient suspendus à des niveaux plus bas. Il en allait un peu différemment dans les deux autres : dans un cas, ce nombre était plus élevé à — 0,5 m qu'à 1 m, dans l'autre cas, les pontes recueillies au premier niveau étaient plus nombreuses qu'à — 1 m et — 1,5 m. Il n'a pas été tenu compte de ces deux résultats aberrants, d'une part, parce que nous n'avons pu leur trouver d'explication, d'autre part parce que des bacs placés ultérieurement dans le même ordre avaient fourni des données comparables au schéma général. Le total des autres résultats montre que le nombre de pontes augmente plus rapidement que la profondeur des bacs (fig. 4).

Seul, le bac déposé au fond du puits correspondait à la réalité. Il est bien évident qu'il n'en allait pas de même avec les bacs suspendus dans les puits, à différentes profondeurs. Aussi avons-nous procédé à une expérimentation complémentaire en plaçant 2 bacs l'un au fond d'un puits profond de 2 mètres, l'autre dans une cavité profonde de 0,30 m, de façon à ce que la surface de l'eau soit au niveau du sol.

273 pontes ont été recueillies dans le bac placé au fond du puits, et 7 seulement dans celui situé au niveau du sol.

Cette observation concorde donc avec la description précédente : les femelles pondent moins volontiers dans un gîte de surface que dans un gîte dont le niveau de l'eau est situé au-dessous du niveau du sol.

Le degré d'obstruction de l'ouverture des puisards a également une grande influence sur le nombre de pontes recueillies, comme le montre le tableau 3. Les pontes les plus nombreuses avaient toujours été déposées dans le puits à ouverture libre, puis dans celui couvert d'un panneau à claire-voie, et enfin dans le puits fermé par un panneau plein.

3.2.2.3. *Discussion sur l'influence des deux facteurs précédents.*

Nous distinguerons dans cet exposé, d'une part les données recueillies avec des gîtes artificiels placés au-dessus du sol, d'autre part celles fournies par des gîtes de structure variable, dont le niveau d'eau est situé à différentes profondeurs.

— Dans le premier cas, les conclusions de DE MEILLON *et al.* (1966) fournissent une explication satisfaisante aux phénomènes observés. Les femelles gravides de *C. p. fatigans* volant surtout au ras du sol, il est normal que le plus grand nombre de pontes soit relevé à ce niveau.

— Les observations effectuées dans les puits ne relèvent sans doute pas du même type d'explication. Nous examinerons successivement les données fournies par les expérimentations conduites, les unes suivant des modèles existant dans la nature, les autres suivant un modèle différent.

3.2.2.3.1. *Données fournies à partir de modèles existant dans la nature.*

Ces données avaient permis de constater les faits suivants :

— si l'ouverture du puits est libre, les pontes sont plus nombreuses dans un gîte profond que dans un gîte de surface;

— à profondeur égale, les pontes sont plus nombreuses dans les puits à ouverture libre que dans ceux à ouverture plus ou moins obstruée.

Des observations sur les lieux de repos des adultes, effectuées au cours d'un travail précédent avaient montré que des femelles à tous les stades de réplétion pénétraient dans les puits qui constituaient des abris très recherchés par cette espèce (SUBRA, 1970). Rappelons les principaux résultats :

— le nombre total de femelles capturées aux divers stades de réplétion est plus faible dans les puits secs que dans ceux contenant de l'eau polluée. La proportion de femelles gravides n'est pas cependant plus élevée dans les puits du deuxième type. Nous en avons conclu que le réflexe de ponte se déclenchait très peu de temps avant l'oviposition;

— dans les puits de profondeur égale, le nombre de femelles récoltées était plus grand dans ceux à ouverture libre que dans ceux à ouverture obstruée;

— dans les puits à ouverture libre, ce nombre était d'autant plus élevé que leur profondeur était plus grande.

Ces deux observations peuvent se mettre en parallèle avec les résultats relatifs à l'oviposition et les expliquer au moins partiellement :

— les puits les plus profonds, à ouverture libre, abriteront le plus grand nombre de moustiques au repos. Les femelles gravides, au moment où se déclenchera le réflexe de ponte, déposeront leurs œufs à la surface de l'eau la plus proche, c'est-à-dire au fond du puits. A ces pontes s'ajouteront celles de quelques femelles gravides de l'extérieur, à la recherche d'un gîte favorable;

— les gîtes de surface, qui ne peuvent constituer d'abri, recueilleront seulement les pontes des femelles gravides de l'extérieur. Ceci pourrait certainement expliquer les différences entre les deux types de gîtes.

3.2.2.3.2. *Données fournies à partir d'un modèle différent de ceux existant dans la nature.*

L'expérimentation conduite avec des bacs suspendus à différents niveaux dans des puits de profondeur égale a montré que tout se passait comme si ces bacs se trouvaient au fond de puits de profondeur différente : les pontes les moins nombreuses sont

recueillies en surface, les plus nombreuses à la plus grande profondeur. Il est bien évident que ces bacs n'empêchent pas les femelles à la recherche d'un abri, de pénétrer dans ces puits et d'en atteindre le fond. Trois types d'explication peuvent être envisagés :

— les femelles pénètrent en nombre différent dans les puits. Les bacs créent, en effet, à l'intérieur des puits, un microclimat particulier. La surface des parois soumises à l'influence de ce microclimat sera d'autant plus importante que ces bacs sont situés plus bas dans le puits. A l'influence de ce microclimat s'ajoutera celle de la profondeur. Le nombre de femelles demeurant dans ces puits jusqu'à l'oviposition sera d'autant plus élevé que les bacs seront placés plus près du fond. Dans ces conditions, il est normal qu'un plus grand nombre de pontes soit récolté dans les bacs les plus profonds ;

— les différents puits renferment, en quantités sensiblement égales, des femelles qui vont toutes pondre dans celui où elles se sont abritées. Il faut alors admettre que la diffusion des substances attractives se fait de manière différente suivant la profondeur de l'eau, et qu'elle est plus perceptible, pour des raisons que nous ignorons, lorsque les bacs sont situés au fond des puits, attirant ainsi un plus grand nombre de femelles gravides de l'extérieur, dont les pontes s'ajouteront à celles des individus ayant choisi le puits comme lieu de repos ;

— les femelles pénètrent dans les différents puits, en quantités à peu près égales. Les bacs étant situés à différents niveaux, seules les femelles posées au-dessus seront attirées par l'eau polluée qu'ils renferment et y déposeront leurs œufs. Les femelles posées au-dessous demeureront insensibles à l'attraction de cette eau. Au moment de l'oviposition, elles remonteront les parois du puits et la plupart d'entre elles s'en échappera pour pondre à l'extérieur.

Existe-t-il des éléments nous permettant de pencher pour l'une ou l'autre hypothèse ?

Nous avons fait état, à plusieurs reprises, de l'éventuelle influence du microclimat que pourraient contribuer à créer les bacs d'eau polluée. Il y aura sans doute des différences entre les microclimats de deux puits dans lesquels ces bacs sont situés près du niveau du sol dans un cas, à la plus grande profondeur dans l'autre cas. De tels puits peuvent attirer de façon différente des femelles à la recherche d'un lieu de repos, et cette différence apparaîtra dans les nombres de pontes recueillies. Par contre, dans le cas de puits où ces bacs sont situés à — 1,5 m et — 2 m, les écarts sont sans doute minimes et les nombres de femelles qui s'y réfugient ne sont sans doute pas différents au point d'expliquer l'écart considérable existant entre les totaux de pontes recueillies dans l'un et dans l'autre cas (1 386 pontes, contre 2 549).

Ceci nous amène alors à conclure que le puits au fond duquel reposait le bac d'eau polluée aurait recueilli la grande majorité des pontes des femelles qui s'y étaient réfugiées ; dans le puits où était suspendu un bac, à 1,5 m de profondeur, seules auraient pondu les femelles qui étaient posées au-dessus de ce bac. De plus, il ressort de ces données que les femelles qui cherchent un refuge dans les abris de ce type se concentrent dans leur grande majorité, au fond de ces puits.

Ces observations apportent en outre d'intéressantes données, concernant le comportement des femelles gravides de *C. p. fatigans*. Nous avons déjà mentionné qu'il ne différait guère de celui des individus aux autres stades de réplétion, jusqu'au moment où ces femelles étaient sur le point de pondre. Elles vont alors avoir un comportement particulier, répondant à des stimuli dont le mécanisme n'apparaît pas encore clairement, mais en relation, sans doute, avec la perception des gîtes où seront déposés les œufs.

4. CONCLUSIONS

Quelle est l'importance des phénomènes qui viennent d'être décrits sur la dynamique des populations de *C. p. fatigans* ?

L'incidence du rythme de ponte sur la durée du cycle gonotrophique de cette espèce a déjà été signalée par DE MEILLON *et al.* (1967) et nous avons développé ce point particulier dans un autre travail (SUBRA, 1971 *b*).

Le nombre de pontes déposées dans un gîte donné dépend, essentiellement, des substances chimiques que renferme ce gîte et de sa structure.

Les femelles gravides de *C. p. fatigans* pondent dans les eaux de puisards, de préférence à celles des autres gîtes potentiels, et il ne semble pas que la couleur de ces différents liquides soit en relation avec le nombre d'œufs pondus. Cette attractivité des puisards est due à l'action de substances qui ont été désignées sous l'appellation de phéromones et de kairomones (chapitre 1.2.1.2.) et qui ne paraissent pas avoir, dans le cas de *C. p. fatigans*, une importance égale. En effet, dans l'étude que nous avons rapportée au chapitre 3.2.1.1., nous n'avons pas observé de relations entre les plus fortes densités nymphales et le nombre de pontes déposées. Nos observations n'ont évidemment porté que sur un seul cas et il est possible que l'effet de ces phéromones ne se manifeste pas en toutes occasions, mais seulement sous l'influence de certains facteurs qu'il serait intéressant de déterminer.

Dans la mesure où les phéromones influeraient de manière marquée sur l'oviposition des femelles, il convient de noter que les pontes les plus nombreuses seraient déposées dans le gîte lorsque les densités nymphales, arrivées à un maximum vont ensuite décroître dans les jours suivants. Donc la baisse des densités préimaginales serait compensée par un apport de pontes supplémentaires qui contribuerait à repeupler rapidement le puisard et à utiliser au maximum le milieu rendu disponible par cette baisse de densité. Il faudrait alors préciser les relations existant entre ces phéromones et les substances émises au moment de la nymphose et qui ont un effet toxique pour les jeunes larves (SUBRA, 1971 *a*).

Cependant, l'absence de relations nettes et constantes, entre les variations des densités nymphales et les fluctuations du nombre de pontes, nous amène à penser que le rôle des kairomones est déterminant dans l'attractivité des gîtes larvaires et ce point de vue est également partagé par IKESHOJI (communication personnelle). Ces substances semblent largement répandues dans des eaux diversement polluées puisque des pontes, relativement nombreuses, ont été recueillies dans les macérations de déjections animales. En outre, le peuplement des gîtes négatifs ne peut se faire que sous leur influence et l'oviposition, dans les gîtes trop pollués où tout développement larvaire est impossible, est également le fait de ces substances (SUBRA, 1971 *a*).

Les variations d'attractivité de certains gîtes, décrites au chapitre 3.2.1.2. sont très certainement dues dans ces conditions à une absence de kairomones.

Il a été montré que les femelles n'étaient pas attirées de façon identique par tous les types de puisards et que la structure de ces derniers était un élément très important dans le choix des lieux de ponte. La température étant un des facteurs majeurs conditionnant la vitesse de croissance des formes préimaginales, il apparaît donc que les puisards profonds et couverts offrent de ce point de vue des conditions de développement optimales. Les femelles gravides leur préfèrent toutefois les gîtes profonds mais découverts qui constituent cependant un milieu plus favorable que les eaux de surface. En saison froide, en effet, leur température présente des minimums beaucoup plus élevés (nous avons noté entre les deux types de gîtes des écarts de 5 à 6 °C) et ne subit que de faibles variations journalières.

Si le volume d'eau joue aussi un rôle dans l'attractivité des femelles gravides, les pontes les plus nombreuses seraient déposées à la surface des masses d'eau les plus importantes, susceptibles donc d'assurer les conditions de développement les plus favorables.

Nous avons déjà signalé la présence de pontes à la surface d'eaux trop polluées pour permettre le développement larvaire. Le choix de tels gîtes par les femelles gravides est donc un facteur de limitation des populations préimaginales, mais, d'une manière générale, les puisards constituent pour les larves les gîtes les plus riches en matières organiques et le facteur limitant « manque de nourriture » y intervient moins qu'ailleurs. Ils représentent de plus les gîtes offrant la plus grande surface et le plus grand volume. Le facteur « place disponible » mis en évidence pour certaines espèces animales y est le moins sensible. C'est dans ce type de gîte que la température présente le moins de variations; les prédateurs sont présents, mais ne constituent pas un problème important (SUBRA, 1971 a). Toutes les conditions y sont donc réunies pour que le rendement de l'espèce y soit maximum. Aussi la présente étude montre que le choix, par la femelle, du lieu de ponte, constitue un élément essentiel de la dynamique des populations de *C. p. fatigans*.

Manuscrit reçu le 7 juillet 1971.

REMERCIEMENTS.

Nous adressons nos vifs remerciements aux personnes qui ont bien voulu nous apporter leur aide, lors de la rédaction de ce travail : le Professeur BERGERARD, le Professeur M. GRENIER, J. HAMON, le Docteur IKÉSHOJI, M. R. LE BERRE, le Docteur B. DE MEILLON et M. J. MOUCHET. Nous ne saurions oublier M^{me} S. SALES qui a effectué certaines des observations de terrains, et MM. Sanoh MAMADY et TRAORÉ TIÉBA François dont l'aide nous fut précieuse tout au long de l'exécution de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- BATES (M.), 1949. — *The natural history of mosquitoes*. The Macmillan company, New York, 379 p.
- CLEMENTS (A.N.), 1963. — *The physiology of mosquitoes*. Pergamon Press, Oxford, London, New York, 393 p.
- CORBET (P.S.), 1963. — The oviposition-cycles of certain Sylvan culicine mosquitoes (Diptera, Culicidae) in Uganda. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **57**, 371-381.
- FAY (R.W.) & PERRY (A.S.), 1965. — Laboratory studies of ovipositional preferences of *Aedes aegypti*. *Mosq. News*, **25**, 276-281.
- FAY (R.W.) & ELIASON (D.A.), 1966. — A preferred oviposition site as a surveillance method for *Aedes aegypti*. *Mosq. News*, **26**, 531-535.
- FIELD (G.) & MATSUI (T.), 1965. — Attractiveness of dyed waters as oviposition sites to *Culex tritaeniorhynchus*. *J. econ. Ent.*, **58**, 1172-1173.
- GJULLIN (C.M.), 1961. — Oviposition responses of *Culex pipiens quinquefasciatus* Say, to waters treated with various chemicals. *Mosq. News*, **21**, 109-113.
- GOELDI (E.A.), 1905. — Os mosquitos no Para. Reunião de quatro trabalhos sobre os mosquitos indigenas, principalmente as especies que molestam o homen. *Mem. Mus. Goeldi (paraense)*, (Para), **4**, 154 p.
- HADDOW (A.J.) & GILLET (J.D.), 1957. — Observations on the oviposition-cycles of *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Linnaeus). *Ann. trop. Med. Parasit.*, **51**, 169.
- HADDOW (A.J.) & SENKUBUGE (Y.), 1962. — Laboratory observations on the oviposition cycle in the mosquito *Anopheles (Cellia) gambiae*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **56**, 352-355.
- HADDOW (A.J.) GILLET (J.D.) & CORBET (P.S.), 1961. — Observations on the oviposition cycle of *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Linnaeus). *Ann. trop. Med. Parasit.*, **55**, 343-356.
- HAZARD (E.I.), MAYER (M.S.) & SAVAGE (K.E.), 1967. — Attraction and oviposition stimulation of gravid female mosquitoes by bacteria isolated from hay infusion. *Mosq. News.*, **27**, 133-136.

- HIRAKOSO (S.), 1964. — Studies on oviposition site of *Culex pipiens* (L.). *Jap. J. sanit. Zool.*, **15**, 150-165.
- HUDSON (A.) & McLINTOCK (J.), 1967. — A chemical factor that stimulates oviposition by *Culex tarsalis* Coquillet (Diptera, Culicidae). *Anim. Behav.*, **15**, 336-341.
- IKESHOJI (T.), 1965. — An attractant for oviposition *Culex pipiens fatigans* Wied. occurring in breeding field waters. *WHO/VC/130.65*, 11 p. (doc. multigr. non publié de l'O.M.S.).
- IKESHOJI (T.), 1966. — Attractant and stimulant factors for oviposition of *Culex pipiens fatigans* in natural breeding-sites. *Bull. Org. mond. Santé*, **35**, 905-912.
- IKESHOJI (T.), UMINO (T.) & HIRAKOSO (S.), 1967. — Studies on mosquito attractants and stimulants. Part. IV. An agent producing stimulative effects for oviposition of *Culex pipiens fatigans* in field water and the stimulative effects of various chemicals. *Jap. J. exper. Med.*, **37**, 61-69.
- IKESHOJI (T.), 1968. — Studies on mosquito attractants and stimulants. V. Gas-chromatographic separation of the attractants for oviposition of *Culex pipiens fatigans* from the field water. *Appl. Ent. Zool.*, **3**, 176-188.
- IKESHOJI (T.) & MULLA (M. S.), 1970. — Oviposition attractant for four species of mosquitoes in natural breeding waters. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **63**, 1322-1327.
- LACOUR (P.), 1937. — Etude biologique de la race rurale de *Culex pipiens* L. Thèse, Clermont-Ferrand, 119 p.
- MEILLON (B. DE), SEBASTIAN (A.), & KHAN (Z.H.), 1966. — Positive geotaxis in gravid *Culex pipiens fatigans*. *Bull. Org. mond. Santé*, **35**, 808-809.
- MEILLON (B. DE), SEBASTIAN (A.), & KHAN (Z.H.), 1967. — Time of arrival of gravid *Culex pipiens fatigans* at an oviposition cycle and the relationship between time of feeding and time of oviposition. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 39-46.
- MURPHEY (F. J.) & BURBUTIS (P.P.), 1967. — Straw infusion attractiveness to gravid female *Culex salinarius*. *J. econ. Ent.*, **60**, 156-161.
- ODA (T.), 1967. — Hourly and seasonal distribution of the number of egg rafts of *Culex pipiens pallens* deposited in earthen jars. *Trop. Med., Nagasaki*, **9**, 39-44.
- PERRY (A. S.) & FAY (R. W.), 1967. — Correlation of chemical constitution and physical properties of fatty acid esters with oviposition response of *Aedes aegypti*. *Mosq. News*, **27**, 175-183.
- PETERSEN (J.J.), 1969. — Oviposition response of *Aedes sollicitans*, *Aedes taeniorhynchus* and *Psorophora confinnis* to seven inorganic salts. *Mosq. News*, **29**, 472-483.
- SOMAN (R. S.) & RUEBEN (R.), 1970. — Studies on the preference shown by oviposition females of *Aedes aegypti* for water containing immature stages of the same species. *J. med. Ent.*, **7**, 485-489.
- SUBRA (R.), 1970. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Lieux de repos des adultes. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **VIII**, 4, 353-376.
- SUBRA (R.), 1971 a. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone de savane soudanienne ouest-africaine. Dynamique des populations préimaginales. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **IX**, 1, 69-98.
- SUBRA (R.), 1971 b. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone de savane soudanienne ouest-africaine. Longévité et déplacements d'adultes marqués avec des poudres fluorescentes. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **IX**.
- WALLIS (R.C.), 1954. — A study of oviposition activity of mosquitoes. *Amer. J. Hyg.*, **60**, 136-168.