

Contribution à l'étude écologique
d'*Aedes (Stegomyia) simpsoni* (Theobald, 1905) (Diptera, Culicidae)
Observations concernant les stades préimaginaux⁽¹⁾

François-Xavier PAJOT *

RÉSUMÉ.

Cet article montre dans quelle mesure et par quels caractères les stades préimaginaux d'*Aedes simpsoni* sont adaptés à la vie dans les aisselles des bananiers du type le plus fréquent en zone forestière en République Centrafricaine. La période d'incubation des œufs est d'environ 3 jours à une température moyenne de 23 °C. Une partie importante des œufs n'est pas sensible aux conséquences d'une immersion intervenant rapidement après la ponte et éclôt même si elle est immergée dans les 24 heures qui suivent celle-ci. La plupart des œufs mûrs éclosent rapidement, dès qu'ils sont submergés, au laboratoire, comme dans la nature; cependant, une partie (8,7 % en laboratoire) n'éclôt qu'à la suite d'une seconde immersion. En fin de saison sèche, tous les œufs n'éclosent pas dès l'immersion, la sortie des larves s'étalant sur huit jours. La résistance des œufs à la dessiccation atteint six semaines pour quelques uns d'entre eux. Elle est suffisante pour permettre à l'espèce de franchir le cap de la saison sèche sous cette forme. La résistance à la dessiccation apparaît très vite après la ponte. La durée moyenne du développement larvaire est de 10,7 jours au laboratoire, mais d'environ un mois dans la nature. Expérimentalement, le manque de nourriture prolonge le développement larvaire. La longue durée de la vie larvaire dans la nature est probablement due à ce facteur, la majorité des larves vivant dans les aisselles terminales et subterminales des bananiers dont l'eau, fréquemment renouvelée, en saison des pluies, est pauvre en nourriture. Cette longue durée est surtout le fait des larves du quatrième stade. Les larves d'*A. simpsoni* peuvent vivre sur de la boue humide ou dans une mince lame d'eau au fond de l'aisselle d'un bananier. Expérimentalement, plus de 85 % des larves au

stade IV vivent et se nymphosent après être restées 15 jours hors de l'eau, sur de la boue humide et près de 2 % après une période d'un mois. Plus de 90 % des nymphes supportent de passer toute leur vie hors de l'eau. La nymphose et l'éclosion des adultes ne nécessitent pas l'immersion des larves ou des nymphes et peuvent se passer de façon très normale sur un substrat humide. La durée moyenne de la vie larvaire et celle de la vie nymphale apparaissent significativement plus courtes chez les mâles que chez les femelles.

ABSTRACT.

This article shows to what extent and by which characters the preimaginal forms of *Aedes simpsoni* are adapted to the life in the leaf-axils of the most common type of banana trees found in the forests of Central African Republic. The incubation period of the eggs is of about 3 days in an average temperature of 23 °C. A good number of eggs are not sensitive to the consequences of an immersion operated quickly after the laying and even hatch out if they were immersed within 24 hours following the laying. Most of the mature eggs hatch out rapidly, as soon as they are submerged, in the lab, as in the nature; however, some of them (8,7 % in the lab) hatch out only after a second immersion. At the end of the dry season the coming out of the larvae continuing for 8 days. The resistance of the eggs to the drying attains six weeks to some of them, and is quite sufficient to allow the specimen to outlive the dry season, in this shape. The resistance to the dessiccation appears very quickly after the laying. The average duration of larval development is of 10,7 days in the lab, but of about a month in the nature. Experimentally, the lack of food prolongs

(1) Ce sujet fait l'objet d'une thèse de Doctorat ès-Sciences d'Etat qui a été effectuée sous la direction du Professeur Bergerard et soutenue à la Faculté des Sciences d'Orsay, le 15 juin 1973. Jury : MM. Bergerard, Le Berre, Paulian.

* Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M., O.R.S.T.O.M., B.P. n° 165, 97301 Cayenne, Guyane française.

the larval development of Aedes simpsoni. The length of larval stage life in nature is probably due to that fact, since the majority of the larvae live in terminal and subterminal leaf axils of the banana trees, the water of which, frequently renewed in the rainy season, is poor in food. This long duration mainly happens in the fourth stage of larva. The larvae of A. simpsoni can live on the wet mud or in a thin layer of water at the bottom of the leaf-axil of a banana-tree. Experimentally more than 85 % of the larvae at the fourth stage live and pupate after having remained 15 days out of water, on the wet mud and nearly 2 % after a month. More than 90 % of the pupae manage to spend whole of their life out of water. The pupation and hatching out of adults don't need the immersion of larvae or of pupae and could happen very normally on a wet area. The average length of larval life and that of pupate life appear significantly shorter in case of males than in that of females.

INTRODUCTION.

Nous avons montré, dans une publication précédente (Pajot, 1975), que la présence d'*Aedes simpsoni* en République Centrafricaine paraissait liée aux plantes à feuilles engainantes et que parmi celles-ci le bananier *Fondo* à pétioles à marges juxtaposées jouait un rôle de premier plan. Cette plante est en effet la seule qui offre, en zone forestière, des gîtes larvaires en abondance sur une grande période de l'année. L'aisselle de bananier, comme d'ailleurs l'aisselle de toute plante à feuilles engainantes, est un gîte de nature particulière dont certaines caractéristiques : remplissage discontinu, dépendant des pluies, étanchéité souvent imparfaite, exposition au soleil favorisant l'évaporation, dilution des matières en suspension au cours des fortes pluies, sont loin d'être toujours favorables au développement des stades préimaginaux des Culicidés. Nous verrons dans quelle mesure et par quels caractères les stades préimaginaux d'*A. simpsoni* sont adaptés à ce type de gîte.

1. L'ŒUF.

1.1. Période d'incubation.

La période d'incubation est, comme le propose Christophers (1960), la durée pendant laquelle l'embryon évolue et se transforme en larve, c'est-à-dire la durée du développement embryonnaire. Cette période est également appelée par Buxton et Hopkins (1927)

temps de maturation. Les données bibliographiques concernant cette période sont inexistantes en ce qui concerne *A. simpsoni*, mais nous avons quelques renseignements sur l'espèce voisine : *A. aegypti* (Linné, 1762). Chez celle-ci, la période d'incubation est de 2 à 3 jours à 25-26 °C, selon Marchoux et coll. (1903). Johnson (1937) indique 100 heures à 21-24 °C, Shannon et Putman (1934) : 2-3 jours à 25 °C et 4-5 jours à 23,5 °C. Christophers (1960) signale que la période d'incubation est de 3 jours à 28 °C, 4 jours à 25 °C, 5 jours à 23 °C et 12 jours à 18 °C. Ces données s'appliquent à des œufs pondus sur un substrat humide. Les œufs immergés juste après l'oviposition montrent un développement ralenti selon Shannon et Putman (1934). Howard et coll. (1912), notent que l'immersion des œufs juste après l'oviposition risque de les tuer. Christophers (1960) écrit également (p. 165) : « submergence before the eggs are ready for hatching may be fatal to them » et signale que les œufs placés immédiatement dans l'eau après la ponte ne peuvent même pas subir les processus habituels de gonflement et d'assombrissement. Même immergés un peu plus tard, ils peuvent ne pas se développer. Tout récemment, Sinègre (1974) indique que sur le terrain, l'œuf d'*Aedes caspius* (Pallas, 1771) venant d'être pondu doit rester exondé au cours du développement embryonnaire : l'anoxie consécutive à la mise en eau bloque l'organogenèse et tue l'embryon si l'immersion se prolonge. Il est donc important de respecter le délai nécessaire à la maturation des œufs pour obtenir un bon pourcentage d'éclosions, et, à fortiori, pour étudier l'action des facteurs déclenchant l'éclosion.

Afin de voir ce qui en était pour *A. simpsoni*, nous avons immergé des œufs de cette espèce, quelques heures, puis 24, 48, 72 et 96 heures après l'oviposition. Ces œufs étaient observés 24 heures après l'immersion et le nombre des larves était alors relevé. Les œufs, entre le moment de la ponte et celui de la mise en eau, étaient gardés sur du papier filtre humide. La température fut en moyenne de 23 °C (20-25 °C) lors de toutes les expériences et l'eau employée provenait d'un même stock d'eau d'aisselles de bananiers. Les difficultés pour obtenir des pontes en élevage n'ont malheureusement pas permis d'utiliser un grand nombre d'œufs et de multiplier les observations. Le tableau I indique les résultats de cette expérience. On constate les faits suivants :

— Quelle que soit la date de l'immersion, il n'y a jamais d'éclosion durant les 48 heures qui suivent la ponte. La période d'incubation est donc au moins égale à 48 heures.

— Lorsque les œufs sont immergés 72 heures après la ponte, presque tous les œufs (sauf dans un cas) donnent des larves dans les quelques heures (pour la plupart, dans les minutes) qui suivent.

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE D'*Aedes (Stegomyia) simpsoni*

TABLEAU I. — Etude de l'éclosion des œufs d'*A. simpsoni* en fonction du temps séparant la ponte de l'immersion.

Ponte	24 heures	48 heures	72 heures	96 heures	120 heures	144 heures	168 heures
21 immersion	0	0	0	0	14 (66,6 %)	21 (100 %)	—
96 immersion	0	0	0	19 (19,7 %)	80 (83,3 %)	82 (85,4 %)	85 (88,5 %)
20 —	immersion	0	0	0	14 (70 %)	20 (100 %)	—
18 —	immersion	0	3 (16,6 %)	12 (66,6 %)	—	—	—
41 —	immersion	0	22 (53,6 %)	41 (100 %)	—	—	—
47 —	immersion	0	45 (95,7 %)	—	—	—	—
25 —	—	immersion	10 (40 %)	25 (100 %)	—	—	—
33 —	—	immersion	28 (84,8 %)	33 (100 %)	—	—	—
58 —	—	—	immersion	—	—	—	—
			54 (93,1 %)				
41 —	—	—	immersion	—	—	—	—
			38 (92,6 %)				
12 —	—	—	immersion	—	—	—	—
			7 (58,3 %)				
41 —	—	—	immersion	—	—	—	—
			41 (100 %)				

Dans la première colonne les chiffres indiquent le nombre d'œufs utilisés pour l'expérience. Dans les autres colonnes, ils indiquent le nombre d'éclosions. Les chiffres entre parenthèses donnent le pourcentage d'œufs immergés ayant éclos.

— Si les œufs sont immergés au bout de 48 heures, il n'y a pas d'éclosion. C'est à la fin des 24 heures suivantes qu'on peut constater l'éclosion d'une partie seulement des œufs. Plus de 48 heures sont donc nécessaires à un œuf pour se transformer en larve, à une température moyenne de 23 °C, et il lui faut pratiquement 3 jours.

— Lorsque l'immersion a lieu 24 heures après la ponte, les résultats apparaissent assez variables. Une fois, le développement a été considérablement retardé, puisque les premières éclosions n'ont eu lieu que 120 heures après la ponte. Deux autres fois, seule une partie des œufs avaient éclos au bout de 72 heures, tandis que dans le quatrième cas, presque tous les œufs avaient déjà éclos 72 heures après.

— Le temps de maturation a été également beaucoup plus long lorsque l'immersion eut lieu peu après la ponte et après (un peu plus de 4 heures) que les œufs aient entièrement noirci.

Dans 3 cas sur 6, lorsque la mise en eau fut effectuée quelques heures ou 24 heures après la ponte, il y eut finalement 100 % d'œufs éclos. Dans les autres cas, il y eut respectivement 95,7 %, 88,5 % et 66,6 % d'œufs qui donnèrent des larves. Il apparaît donc qu'une partie importante des œufs d'*A. simpsoni* n'est pas sensible aux conséquences d'une immersion intervenant rapidement après la ponte. Cela semble une adaptation heureuse aux conditions climatologiques. En effet, en forêt de Botambi, d'où ces œufs étaient originaires, les pluies en juillet, août, septembre et octobre sont

souvent journalières (16 jours de suite avec pluie en octobre 1968, par exemple). Il arrive donc souvent que les œufs soient immergés dans les 24 heures qui suivent la ponte, mais cela n'empêche pas l'éclosion d'un nombre important d'œufs.

La coloration noire de l'endochorion de l'œuf interdit toute observation directe du développement embryonnaire. Cependant quelques œufs, conservés sur du papier filtre humide, ont pu être débarrassés du chorion à l'aide de minuties et examinés 24, 48 et 72 heures après la ponte.

24 heures après celle-ci, on peut distinguer un lobe procéphalique et une segmentation thoracique et abdominale (légères constriction annulaires). 48 heures après, on aperçoit les ocelles qui sont déjà bien formées, l'ébauche du *ruptor ovi* (appareil d'éclosion) et les papilles anales. 72 heures après, la larve est parfaitement formée et prête à éclore.

1.2. L'éclosion.

Il est nécessaire que les œufs d'*A. simpsoni* soient immergés pour éclore. Il a été souvent constaté, en effet, que les œufs d'*A. simpsoni*, lorsqu'ils étaient pondus sur du papier filtre en partie dans l'eau, éclosaient quand ils étaient submergés, ce qui n'était pas le cas de ceux qui étaient sur le papier simplement humide. Dans ce dernier cas, lorsque l'hygrométrie est élevée, certains œufs montrent, 3 jours après la ponte, un

début d'éclosion. L'une des extrémités de l'enveloppe est entièrement ou partiellement séparée du reste de l'œuf. La larve est toujours à l'intérieur et meurt si l'œuf n'est pas immergé.

Selon Christophers (1960) (p. 174), la submersion est suffisante pour provoquer l'éclosion de la grande majorité des œufs. Par contre, pour Clements (1963), tous les œufs d'*Aedes* ont besoin pour éclore, outre l'immersion dans l'eau, d'un stimulus appelé par certains auteurs « stimulus d'éclosion » (« hatching stimulus »). Chez *A. aegypti*, l'éclosion est favorisée par de nombreux facteurs : l'agitation (Dupree et Morgan, 1902; Young, 1922; Hearle, 1929), la richesse en matières organiques (Bacot, 1917; Young, 1922), la présence de micro-organismes (Bacot, 1916, 1917; Atkin et Bacot, 1917; Roubaud et Colas-Belcour, 1929; Rozeboom, 1934), d'enzymes (Roubaud et Colas-Belcour, 1929), de substances chimiques (Dupree et Morgan, 1902; Roubaud, 1927), d'auxines (Abdel-Malek, 1948), un abaissement de la température (Fielding, 1919; Gillett, 1955 a) et de la quantité d'oxygène dissous dans le milieu (King et Bushland, 1940, in Gjullin et coll., 1941, in Christophers, 1960). Chez *A. triseriatus* (Say, 1823) des variations dans la durée de l'exposition à la lumière du jour stimulent également l'éclosion (Baker, 1935).

Gjullin et coll. (1941) et Geigy et Gander (1949) (in Clements, 1963) montrent qu'un abaissement de la quantité d'oxygène dissous de 7 ppm (1) à moins de 3 ppm stimule l'éclosion des œufs d'*Aedes*, qu'il soit causé par des moyens physiques, chimiques ou biologiques. L'absence d'un tel stimulus expliquerait l'éclosion irrégulière des œufs flottant à la surface de l'eau (Buxton et Hopkins, 1927; Shannon et Putnam, 1934); au contraire, plus il y a d'œufs pour un volume donné, plus le taux d'oxygène diminue, et donc favorise l'éclosion (Thomas, 1943). Un abaissement du taux d'oxygène a été constaté dans les solutions d'acide ascorbique (Judson, 1960), les préparations contenant des enzymes et les infusions de bactéries (Gjullin et coll., 1941, in Clements, 1963). Sinègre (1974) montre que la litière organique provoque une désoxygénation extrêmement rapide de l'eau dès son contact avec la terre, créant un stimulus « dynamique » parfaitement favorable à l'éclosion des œufs d'*A. caspius*. La diminution du taux d'oxygène du milieu aquatique paraît donc être un excellent stimulus d'éclosion, plus efficace (Clements, 1963) que les stimuli d'une autre nature.

La plupart des œufs d'*A. simpsoni*, après une période d'incubation de 3 jours, éclosent rapidement, dès qu'ils sont submergés et les premières larves apparaissent dans les minutes qui suivent. Nous avons employé pour nos élevages de l'eau provenant, soit du fleuve Oubangui,

soit de l'eau de la ville (eau de l'Oubangui traitée), laissée pendant plusieurs jours à l'extérieur, au soleil. Ces deux qualités d'eau conviennent parfaitement à l'éclosion des œufs d'*A. simpsoni* originaires de la forêt de Botambi. Nous avons pu également constater que les œufs d'*A. simpsoni* éclosaient très bien dans l'eau de pluie et dans l'eau distillée.

En introduisant dans différentes aisselles de bananiers *Fondo* en eau un total de 168 œufs d'*A. simpsoni* mûrs, nous avons vu que l'éclosion de la plupart de ceux-ci était aussi rapide qu'au laboratoire. L'eau des aisselles contient des matières organiques et des micro-organismes, facteurs favorables, comme nous venons de le voir, à l'éclosion des œufs d'*Aedes*.

Tous les œufs d'une ponte n'éclosent pas en même temps chez la plupart des *Aedes*; ce phénomène peut s'étendre sur une période relativement longue. Pour quelques uns, plusieurs immersions répétées, séparées par des périodes de sécheresse, sont nécessaires pour que l'éclosion se produise. C'est ce que l'on constate, par exemple, chez *A. sollicitans* (Walker, 1956), *A. taeniorhynchus* (Wiedemann, 1821) et *Psorophora cinnifinis* (Lynch Arribalzaga, 1891) (Travis, 1953). Cette caractéristique est nette chez certains *Aedes* qui pondent dans des trous d'arbre (Service, 1965), ce qui est un avantage pour ces espèces, car ce type de gîte peut rapidement être desséché.

Le tableau II indique le nombre d'œufs éclos à la première, seconde, troisième et quatrième immersion chez 26 lots totalisant 2 157 œufs d'*A. simpsoni*.

Entre chaque immersion, les œufs sont mis au sec pendant quelques jours. La première mise à l'eau provoque l'éclosion de 1 817 œufs (84,2 % du total) et la seconde, de 189 (8,7 % du total). Aucune larve n'apparaît au cours des 3^e et 4^e submersions.

Lorsque des œufs mûrs d'*A. simpsoni* sont gardés dans une atmosphère sèche, ils n'éclosent pas immédiatement quand ils sont remis dans l'eau et il faut parfois attendre quelques jours pour que toutes les larves apparaissent. Nous avons récolté, en fin de saison sèche, des œufs d'*A. simpsoni*, en grattant les parois internes de nombreuses aisselles de bananiers *Fondo*. Les produits du grattage étaient immergés au retour au laboratoire dans de l'eau recueillie dans les aisselles et l'apparition de chaque larve d'*A. simpsoni* était notée, ce qui nous permettait d'évaluer le temps immersion-éclosion de l'œuf correspondant. Nous avons pu obtenir de cette façon l'éclosion de 68 œufs et le tableau III indique quel est le nombre d'œufs, parmi ces 68, ayant éclos au cours du 1^{er}, 2^e, 3^e, 8^e jours après l'immersion.

L'étalement des éclosions dans le temps est un phéno-

(1) ppm = mg/l ou partie par million.

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE D'*Aedes (Stegomyia) simpsoni*

TABLEAU II. — Éclosion des œufs d'*A. simpsoni* en fonction du nombre des immersions.

Nombre d'œufs mis à éclore	1ère immersion Nombre d'œufs éclos	2ème immersion Nombre d'œufs éclos	3ème immersion Nombre d'œufs éclos	4ème immersion Nombre d'œufs éclos
71	57	9	0	0
59	53	6	0	0
224	192	23	0	0
15	13	2	0	0
157	132	13	0	0
169	146	8	0	0
5	3	0	0	0
63	46	6	0	0
70	55	6	0	0
257	216	20	0	0
104	83	7	0	0
71	61	4	0	0
18	16	1	0	0
120	109	3	0	0
13	13	0	0	0
71	59	8	0	0
81	73	4	0	0
20	13	2	0	0
83	69	10	0	0
94	82	4	0	0
54	49	3	0	0
7	6	0	0	0
57	53	0	0	0
31	29	0	0	0
86	80	2	0	0
157	109	48	0	0
2157	1817 (84,2 %)	189 (8,7 %)	0	0

TABLEAU III. — Nombre d'œufs récoltés dans la nature en fin de saison sèche ayant éclos au cours du 1^{er}, 2^e, 3^e .. 8^e jour suivant l'immersion.

Nombre de jours	éclosion immédiate	1er	2ème	3ème	4ème	5ème	6ème	7ème	8ème
Nombre d'œufs éclos	7	27+	10	8	8	3	3	1	1
% par rapport au nombre total d'œufs	10,2 %	39,6 %	14,7 %	11,7 %	11,7 %	4,4 %	4,4 %	1,4 %	1,4 %

+ : non compris les 7 œufs ayant éclos immédiatement.

même important. En saison sèche, certaines pluies provoquent l'éclosion des œufs mais ne sont pas suffisantes pour assurer le développement larvaire. Dans ce cas, toute la ponte ne sera pas perdue puisqu'une partie n'écloira qu'avec la ou les précipitations suivantes. En saison des pluies, de nombreuses aisselles, alimentées

par un système de collecte d'eau déficient, ne sont remplies que par des pluies importantes. Les œufs qu'elles contiennent, qui étaient au sec, n'éclorent pas en même temps et l'apparition des larves sera donc étalée dans le temps, ce qui n'est pas sans influencer la dynamique des populations de cette espèce.

1.3. Résistance des œufs à la dessiccation.

Toutes les espèces des genres *Aedes*, *Psorophora* et *Haemagogus* ont des œufs qui peuvent encore éclore après un certain temps de conservation hors de l'eau. La résistance des œufs d'*A. aegypti* à la dessiccation est anciennement connue puisqu'elle a été notée par Finlay en 1886. Bacot (1918) signale que des œufs de cette espèce, gardés au sec à une température variant entre 6,6 et 17,8 °C, sont encore viables au bout de 15 mois. Cependant, Buxton et Hopkins (1927) montrent que plus la dessiccation est longue, plus la mortalité des œufs est élevée. Christophers (1960) remarque que, de façon générale, la viabilité des œufs chez *A. aegypti* reste inchangée après un mois au sec et est encore importante au bout de quatre mois. Elle s'abaisse ensuite rapidement et après six mois, il n'y a plus qu'un faible pourcentage d'éclosions. Le temps pendant lequel les œufs restent viables dépend en grande partie de l'hygrométrie du milieu ambiant. Il est bref lorsque ceux-ci sont placés dans un récipient contenant un desséchant (moins de 26 jours selon Fielding, 1919 et entre 30 et 40 jours selon Buxton et Hopkins, 1927). Par contre, les œufs survivent pendant un an environ si l'humidité relative ne descend pas en dessous de 70 % (Geigy et Gander, 1949). Les œufs d'*A. squamiger* (Coquillett, 1902) peuvent rester en vie dans le sol pendant au moins deux saisons (Telford, 1958) et un grand nombre d'œufs d'*A. vexans* (Meigen, 1830) et d'*A. sticticus* (Meigen, 1838) survivent pendant trois ans, et quelques uns même pendant quatre ans, à condition que l'humidité relative soit élevée (Gjullin et coll., 1950).

Les données concernant les œufs d'*A. simpsoni* sont succinctes. Dunn (1926) a montré le premier que les œufs de cette espèce étaient résistants à la sécheresse. Il recueillait tout le contenu des trous d'arbre, y compris les débris obtenus par le grattage des parois de ces gîtes, et les immergeait. Ces récoltes furent faites au cours de la saison sèche. Un certain nombre de larves apparût et seules quelques unes étaient des *simpsoni*. Ces larves provenaient d'une récolte faite plus de 56 jours après les dernières pluies; malheureusement, ignorant à quel moment les femelles ont pondu, on ne peut en déduire pendant combien de temps ces œufs se sont trouvés au sec. Haddow (1948) refit la même expérience en grattant cette fois-ci l'intérieur des aisselles de *Xanthosoma sagittifolium* au cours de la saison sèche et obtint également un petit nombre de larves d'*A. simpsoni*.

Mattingly (1952) suggère que la résistance des œufs à la sécheresse n'est pas nécessaire dans les zones où les pluies sont suffisamment rapprochées pour permettre l'existence de gîtes larvaires tout au long de

l'année. Nous avons voulu savoir ce qui en était en forêt de Botambi (Pajot, 1975), où il y a toujours des aisselles de bananiers en eau, même aux moments les plus secs.

Après avoir été conservés pendant trois jours après la ponte, sur du papier filtre humide, les œufs étaient mis à sec en laissant simplement sécher le papier qui les supportait dans le laboratoire! Ils étaient ensuite mis à l'abri des Insectes et immergés au bout d'un temps variant entre 8 et 60 jours. Une partie des œufs servait de témoin pour tester la viabilité des œufs employés pour ces expériences et était immergée au bout des 72 heures de la période d'incubation. 48 heures après l'immersion, ces œufs étaient de nouveau mis à sec, puis immergés une seconde fois, trois jours plus tard. Les pourcentages d'éclosion des œufs témoins furent tous supérieurs à 90 %.

100 % des œufs ont éclos au bout d'une semaine de sécheresse. Après quinze jours, le pourcentage d'œufs éclos a varié entre 56,5 % et 78,9 %. Au bout de trois semaines, nous avons obtenu encore 34,3 % d'éclosions (un lot testé seulement). Au bout d'un mois de sécheresse, les résultats ont varié de 4,6 à 42,1 %, selon les lots. Au-delà de cette période, aucune larve n'est apparu, sauf dans un seul cas où, après six semaines de dessiccation, nous avons obtenu 1,7 % d'éclosions (1 larve sur 60 œufs).

Ces résultats montrent que la résistance à la dessiccation des œufs d'*A. simpsoni* de la région de Botambi est beaucoup moins importante que celle constatée couramment chez *A. aegypti*. En réalité, le problème est de savoir si la résistance à la sécheresse des œufs d'une espèce est suffisante pour lui permettre de franchir le cap de la saison sèche. La plus longue période sans pluie, en forêt de Botambi, a été au cours des années 1965 à 1971 de 38 jours, soit un peu plus de cinq semaines. Or, quelques œufs arrivent à résister à six semaines de sécheresse. Les gîtes restent encore en eau un certain temps après la dernière pluie, ce qui fait que la production d'adultes ne s'arrête pas immédiatement avec celle-ci. De plus, il y a toujours, durant la saison sèche, quelques femelles gonotaxiques, même aux moments les plus secs. Un certain nombre d'œufs ne subissent donc qu'une période de dessiccation bien inférieure à six semaines. La résistance des œufs à la sécheresse est donc suffisante pour permettre à l'espèce de passer le cap de la saison sèche. La correspondance entre la durée maximum de la résistance et la durée maximum de la période sans pluie paraît remarquable.

Comme on l'a vu au début du paragraphe, le temps pendant lequel les œufs mis au sec restent viables, dépend en grande partie de l'hygrométrie du milieu ambiant, du moins chez *A. aegypti*. On peut se demander si l'abaissement de l'humidité relative au cours de la saison sèche ne diminue pas la résistance des œufs à

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE D'*AEDES (STEGOMYIA) SIMPSONI*

la sécheresse. L'humidité relative moyenne mensuelle ne descend jamais dans la région de Botambi au-dessous de 66 %. L'humidité relative la plus basse que nous ayons enregistrée dans une bananeraie au cours d'une journée de capture fut de 30 % et, au cours de cette même journée, elle ne fut inférieure à 63 % que pendant sept heures. L'atmosphère de la petite cavité constituée par l'aisselle du bananier, en relation avec l'extérieur par une ouverture étroite qui ne favorise pas les échanges, doit être toujours un peu plus humide que l'air ambiant (production de vapeur d'eau par le tissu végétal formant les parois de la cavité).

L'étude de la résistance des œufs à une période de sécheresse égale ou supérieure à un mois eut lieu, en saison sèche, dans un local non climatisé, largement ouvert sur l'extérieur. La résistance des œufs à la dessiccation, dans la nature, doit donc être raisonnablement du même ordre que celle trouvée au laboratoire.

Nous avons toujours remarqué en forêt, dans la zone d'études, des aisselles de bananiers en eau, même aux moments les plus secs. *A. simpsoni* pondait-il alors uniquement dans ces gîtes, ou également sur les parois des aisselles sèches ou presque sèches qui seront remplies par les premières pluies ? Pour le savoir, nous avons récolté les produits du grattage des parois de 612 aisselles sèches, ainsi que les débris qu'elles contenaient. Ceci eut lieu tout à fait en fin de saison sèche, après une longue période de 31 jours sans pluie. Les contenus de chaque aisselle étaient conservés individuellement et placés en élevage en insectarium. On a pu ainsi constater que 37 aisselles sur 612, soit 6,04 %, avaient reçu une ponte d'*A. simpsoni*. Si, comme on le verra plus loin, *A. simpsoni* franchit les périodes les plus sèches sous la forme larvaire et, comme on l'a déjà indiqué, sous la forme adulte, il les franchit également sous la forme œuf. Cette espèce

vit dans des régions où existent toujours des gîtes larvaires en eau, même aux moments les plus secs; mais elle possède aussi des œufs résistants à la dessiccation, si bien que des aisselles vides seront rapidement occupées par des larves dès les premières pluies. Au point de vue dynamique des populations larvaires, cela est intéressant. En effet, s'il n'y avait pas d'éclosion d'œufs avec les premières pluies, le niveau des populations larvaires remonterait surtout grâce aux pontes des adultes issus des larves trouvées en fin de saison sèche. Avec l'existence d'œufs résistants à la sécheresse, ce niveau remontera plus vite, puisque les premières pluies provoqueront rapidement des éclosions.

L'arrêt du développement chez les Insectes peut prendre la forme de la quiescence. C'est un stade d'inactivité induit par un environnement défavorable, qui cesse dès que les conditions redeviennent normales (Clements, 1963, p. 221). Ce critère s'applique tout à fait aux œufs d'*A. simpsoni* mis au sec puisque l'arrêt de leur développement a été provoqué par un environnement défavorable (absence d'eau) et qu'il suffit de les immerger pour obtenir rapidement leur éclosion. Bacot (1917) semble être le premier à avoir noté qu'il était essentiel que les œufs soient dans une atmosphère humide après la ponte, pendant quelque temps, si on voulait par la suite qu'ils résistent à la dessiccation. Chez *A. aegypti*, la majorité des œufs supportent la mise au sec lorsqu'ils ont été gardés pendant 24 heures après la ponte dans une ambiance humide; mais il faut attendre 48 heures pour que ce soit le cas de presque tous les œufs. Les œufs fraîchement pondus sont perméables à l'eau puisqu'ils meurent presque immédiatement quand ils sont placés dans un dessiccateur et qu'ils regagnent rapidement leur forme quand ils sont remis dans l'eau. Lorsque les œufs d'*A. dorsalis* sont incubés à 26 °C, une forte résistance à la dessiccation se développe graduellement 20-27 heures après l'ovipo-

TABLEAU IV. — Etude de l'éclosion des œufs d'*A. simpsoni* soumis à la sécheresse de 18 à 120 heures après la ponte.

Nombre d'œufs étudiés	Période séparant la ponte des œufs de leur mise au sec (en heures)				Nombre d'œufs éclos après immersion
	18	24	60	96	
68	Mise au sec				65 (95,6 %)
228		Mise au sec			226 (99,1 %)
325			Mise au sec		321 (98,7 %)
238				Mise au sec	230 (96,6 %)

sition chez les œufs fertiles. La cuticule (*serosal cuticle* des auteurs anglo-saxons) sécrétée par la séreuse de l'embryon, et dont la continuité avec le chorion assure l'imperméabilité (Beckel, 1954) apparaît et s'épaissit au cours de cette période (Telford, 1957). Les œufs d'*A. aegypti* ne deviennent résistants aux effets déshydratants des solutions hypertoniques que 16-17 heures après avoir été pondus, lorsque la cuticule est formée (Harwood et Horsfall, 1959) et chez *A. hexodontus* cette résistance se développe également avec l'apparition de la cuticule (Beckel, 1958).

Afin d'évaluer l'âge de l'embryon à partir duquel se développe la résistance à la sécheresse, chez *A. simpsoni*, on a mis au sec 4 lots d'œufs respectivement 18, 24, 60 et 96 heures après la ponte. Le tableau IV montre le pourcentage d'éclosion après l'immersion.

On constate que la résistance à la dessiccation apparaît très vite puisque 18 heures après la ponte 95,6 % des œufs survivent au manque d'eau. On voit également que cette résistance ne concerne pas seulement la larve en cours de formation, mais aussi la larve complètement développée puisque 96,6 % de celles mises au sec 96 heures après la ponte, alors qu'elles sont prêtes à éclore depuis 24 heures, subissent sans aucun inconvénient cette épreuve.

2. LA LARVE.

2.1. Durée de la vie larvaire en laboratoire.

2.1.1. DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES.

Il ne semble pas exister de données bibliographiques sur la durée de la vie larvaire d'*A. simpsoni* dans la nature ou en laboratoire. Par contre, les renseignements pour l'espèce voisine *A. aegypti* sont assez nombreux. Francis (1907) indique que la durée minimum de la vie larvaire est chez cette espèce de 7 jours à une température constante de 27 °C. Mitchell (1907) donne 8 à 13 jours par temps moyennement chaud. Newstead et Thomas (1910) indiquent 9 jours à 23 °C. Howlett (1913) constate que la période la plus courte est de 5 jours, la plus longue de 22 jours, avec une durée moyenne d'une semaine. Macfie (1915) indique une période de 7-13 jours et (1916) 7 jours sous un climat tropical avec une nourriture suffisante. De nombreux auteurs signalent une grande extension de cette durée sous certaines conditions, comme Macfie (1915, 1916) : jusqu'à 100 jours, Bacot (1916) : jusqu'à 70 jours et Bonne-Wepster et Brug (1932) jusqu'à 60 jours. De telles périodes sont en général le fait d'un manque de nourriture. Shannon et Putnam (1934) indiquent une moyenne de 6,4 jours (154 heures) de l'éclosion à la

nymphose à 27 °C et 7 jours à 23-26 °C. Haddow et coll. (1959) établissent que la durée de la vie des larves de sexe mâle est plus courte de 8 à 10 heures que celle des larves de sexe femelle.

Les observations de Service (1970), faites dans la nature, montrent que chez *A. vittatus* les premières nymphes apparaissent quelquefois 4 jours après l'immersion des gîtes, en juin (saison des pluies) et après 5 à 6 jours en octobre, novembre et décembre (mois le plus frais). Boorman (1961) signale l'apparition de nymphes d'*A. vittatus* dans les creux de rochers dans les 4 jours qui suivent les pluies. Philip (1962) trouve dans le Sud Nigeria des adultes d'*A. vittatus* émergeant le 6^e, 7^e et 8^e jours après l'immersion du produit de raclage de creux de rochers, ce qui laisse supposer que les nymphes apparaissent le 4^e, 5^e et 6^e jours. Lamborne (1930) cite une période encore plus courte de 3 jours entre la tombée de la pluie et l'apparition des nymphes d'*A. vittatus* au Nyassaland.

2.1.2. TECHNIQUES D'ÉLEVAGE.

Les œufs d'*A. simpsoni* ont été mis à éclore dans des plateaux émaillés de 20,5 × 14,5 × 2,5 cm, remplis d'un demi-litre d'eau de ville laissée pendant plusieurs jours au soleil. Un petit morceau de bractée de fleur de bananier était disposé dans chaque récipient, lieu de développement de nombreux micro-organismes servant de nourriture aux larves venant d'éclore. La même eau a été conservée jusqu'à la nymphose. L'évaporation était compensée par l'addition d'une eau à la même température.

Le problème le plus important pour les larves est celui de la nourriture. Les meilleurs résultats ont été obtenus en employant le mélange suivant :

Levure de bière	8 parts
Lait de vache complet en poudre	4 parts
Complexe minéral polyvitaminé (Sofcanis) ..	1 part

Ce mélange comprend entre autres les constituants suivants : méthionine, acide folique, vitamine B1, B2, B5 (acide pantothénique), B6, PP, qui sont indispensables à la croissance des larves d'*A. aegypti* (Golberg et coll., 1945; Singh et Brown, 1957; Akov, 1962), ainsi que du calcium dont la nécessité a été démontrée par Trager (1953). L'acide folique est, en particulier, nécessaire à la nymphose (Singh et Brown, 1957) et à l'obtention d'adultes vigoureux, s'envolant rapidement après la sortie de la nymphe (Golberg et coll., 1945; De Meillon et coll., 1945). Lichtenstein (1948) signale également que l'acide folique est un facteur nécessaire à la nymphose de la larve de *Culex molestus* Forskal, 1775.

Ce mélange, finement broyé au mortier, était distribué une fois par jour aux larves du 1^{er}, 2^e et 3^e stades et deux fois par jour aux larves du 4^e stade.

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE D'*Aedes (Stegomyia) simpsoni*

2.1.3. OBSERVATIONS PERSONNELLES.

On a mesuré (tabl. V et VI) le temps séparant l'éclosion de la nymphose chez 2 333 larves réparties en 13 lots. Les premières nymphoses eurent lieu au cours du 6^e jour qui suivit l'éclosion et les dernières au cours du 21^e jour. L'apparition des premières nymphes s'échelonne, suivant les lots, entre le 6^e et le 9^e jour; celle

des dernières, entre le 9^e et le 21^e jour. Dans la première série d'expériences (tabl. V), plus de 50 % des larves s'était nymphosé 10 jours après l'éclosion, mais dans la seconde série, un tel taux n'a été atteint qu'un jour plus tard. Les conditions d'élevage étaient semblables dans les deux séries, mis à part la température qui varia, au cours de la première expérience, de 22,5 à 28 °C et de 21 à 24 °C au cours de la seconde.

TABLEAU V. — Nombre de nymphes apparues dans 6 lots de larves du 6^e au 21^e jour suivant l'éclosion (22,5 °C < t < 28 °C).

Jours	1er	2ème	3ème	4ème	5ème	6ème	Total	% nombre total larves	% cumulés
6ème					1 N	3 N	4	1,0	1,0
7ème	5 N				2 N	8 N	15	4,0	5,0
8ème	12 N		4 N		3 N	7 N	26	6,9	11,9
9ème	32 N		14 N	25 N	1 N	1 N	73	19,1	31,0
10ème	37 N	10 N	12 N	31 N			90	23,6	54,6
11ème	5 N	15 N	3 N	15 N			38	10,0	64,6
12ème	3 N	13 N	1 N	11 N			28	7,3	71,9
13ème	4 N	10 N	3 N	16 N			33	8,6	80,5
14ème	4 N	1 N		31 N			36	9,4	89,9
15ème	3 N	11 N		10 N			24	6,3	96,2
16ème	2 N	4 N					6	1,6	97,8
17ème	2 N	3 N					5	1,3	99,1
18ème		1 N					1	0,3	99,4
19ème		0 N					0	0,0	99,4
20ème		1 N					1	0,3	99,7
21ème		1 N					1	0,3	100,0
Total	109 N	70 N	37 N	139 N	7 N	19 N	381 N		

TABLEAU VI. — Nombre de nymphes apparues dans 7 lots de larves du 6^e au 18^e jour suivant l'éclosion (21 °C < t < 24°).

Jours	1er lot	2ème lot	3ème lot	4ème lot	5ème lot	6ème lot	7ème lot	Total	% nombre total larves	% cumulés
6ème			2 N			1 N		3	0,2	0,2
7ème			10 N	4 N	2 N	5 N		21	1,0	1,2
8ème			22 N	74 N	6 N	1 N	4 N	107	5,5	6,7
9ème	1 N	1 N	88 N	79 N	14 N	1 N	3 N	187	9,6	16,3
10ème	36 N	65 N	98 N	44 N	31 N	1 N	22 N	297	15,2	31,5
11ème	126 N	154 N	77 N	38 N	57 N	5 N	42 N	499	25,6	57,1
12ème	109 N	116 N	28 N	51 N	23 N	7 N	26 N	360	18,4	75,5
13ème	56 N	51 N	24 N	40 N	13 N	28 N	27 N	239	12,3	87,8
14ème	63 N	10 N	10 N	13 N	1 N	18 N	14 N	129	6,6	94,4
15ème	47 N	4 N		3 N		7 N	2 N	63	3,2	97,6
16ème	20 N			1 N		8 N		29	1,5	99,1
17ème	9 N					5 N		14	0,7	99,8
18ème	2 N					2 N		4	0,2	100,0
Total	469 N	401 N	359 N	347 N	147 N	89 N	140 N	1 952 N		

TABLEAU VII. — Etude de la durée de la vie larvaire suivant le sexe.

Jours après l'éclosion	Nombre de larves donnant des mâles	% des larves donnant des mâles	Nombre de larves donnant des femelles	% des larves donnant des femelles
8ème	4	100 %	0	0 %
9ème	3	100 %	0	0 %
10ème	22	100 %	0	0 %
11ème	28	68,3 %	13	31,7 %
12ème	10	38,5 %	16	61,5 %
13ème	12	46,1 %	14	53,9 %
14ème	2	14,3 %	12	85,7 %
15ème	0	0 %	2	100 %
Total	81		57	

Lors d'une autre expérience, la température de l'eau dans laquelle étaient élevées les larves a été maintenue à $25^{\circ}\text{C} \pm 1/10$. Les premières nymphes n'apparurent qu'au cours du 8^e jour qui suivit l'éclosion. Chez un autre lot maintenu à une température de $22,5^{\circ}\text{C}$, les premières nymphoses n'eurent lieu que le 9^e jour.

Nous avons évalué (tabl. VII) la durée de la vie larvaire des mâles et des femelles issus d'un lot de 138 larves élevées en laboratoire dans les conditions habituelles. Les premières nymphes, apparues au cours des 8^e, 9^e et 10^e jours après l'éclosion ont toutes donné des mâles. Il y avait encore plus de mâles que de femelles chez les adultes issus des nymphes récoltées le 11^e jour, et ce n'est que le lendemain que la proportion s'est inversée en faveur des femelles. En accordant aux larves nymphosées au cours de la 8^e, 9^e, ... 15^e journée après l'éclosion une vie moyenne de 7,5-8,5, ... 14,5 jours, la durée moyenne de la vie larvaire apparaît être de 10,5 jours pour les mâles et de 12,0 jours pour les femelles. Le calcul de l'écart-réduit ($t = 7,7$) montre que la différence entre ces deux moyennes est nettement significative ($t > 2,6$ pour un degré de sécurité de 99 %).

2.2. Durée de la vie larvaire dans la nature.

En accordant aux larves s'étant nymphosées au cours de la 8^e, 9^e, ... 21^e journée après l'éclosion une vie moyenne de 7,5, 8,5, ... 20,5 jours, la durée moyenne générale de la vie larvaire apparaît être de 10,7 jours dans nos élevages. Cette période ne représente qu'une des potentialités du développement larvaire, car des variations dans l'environnement (température, quantité de nourriture, qualité de l'eau, présence d'autres espèces, etc.) peuvent la modifier de façon importante. Il serait illusoire de conclure que la durée moyenne de la vie larvaire dans la nature est du même ordre

que celle trouvée en laboratoire. Or, sa connaissance est importante au point de vue dynamique des populations. Il est donc nécessaire d'évaluer la longueur de la vie larvaire d'une espèce dans les conditions de vie habituelles et c'est ce qui a été tenté pour *A. simpsoni*.

— Il a été constaté, au cours d'une capture effectuée au mois de juin 1970, une très forte augmentation des populations larvaires se traduisant par un pic important sur la courbe de variations saisonnières des populations larvaires de la forêt de Botambi (fig. 1). Celle représentant les variations des populations nymphales devrait donc montrer un pic correspondant dans les 10-15 jours qui suivent, si la durée moyenne de la vie larvaire est de l'ordre de 11 jours comme en laboratoire. Or, 30 jours après la première capture, aucune augmentation du nombre des nymphes, ni d'ailleurs des adultes n'a été constatée. Par contre, 77 jours après la première capture, le niveau des populations nymphales apparaissait très élevé, se traduisant sur la courbe par un pic remarquable (fig. 2). Il avait déjà été constaté, 34 jours après la première capture, un très net accroissement des populations adultes, indiquant de nombreuses nymphoses quelques jours auparavant. Ces observations permettent d'établir que la durée de la vie larvaire dans les aisselles de bananiers est remarquablement plus longue qu'au laboratoire, puisqu'au lieu d'être en moyenne de 10,7 jours, elle semble être d'un mois environ.

— Nous avons essayé de préciser la durée de vie larvaire, dans les aisselles de bananiers, d'un certain nombre d'individus en employant la méthode suivante : on a choisi 42 aisselles en bon état, contenant de l'eau, et éliminé de ces gîtes toutes larves ou nymphes qui s'y trouvaient, en effectuant plusieurs rinçages soigneux. L'aisselle était ensuite remplie d'eau avec un morceau de papier filtre portant 4 œufs d'*A. simpsoni* prêts à l'éclosion (gardés 3 jours sur papier humide). Ce gîte était numéroté et entouré d'une gaze de coton solide-

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE D'*Aedes (STEGOMYIA) SIMPSONI*

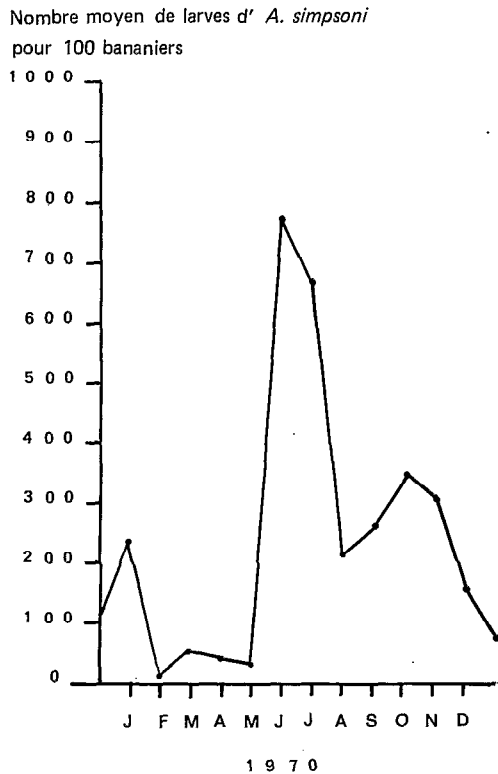


FIG. 1. — Variations du nombre moyen de larves d'*Aedes simpsoni* contenues dans les aisselles de 100 bananiers des bananeraies de la forêt de Botambi au cours de l'année 1970.

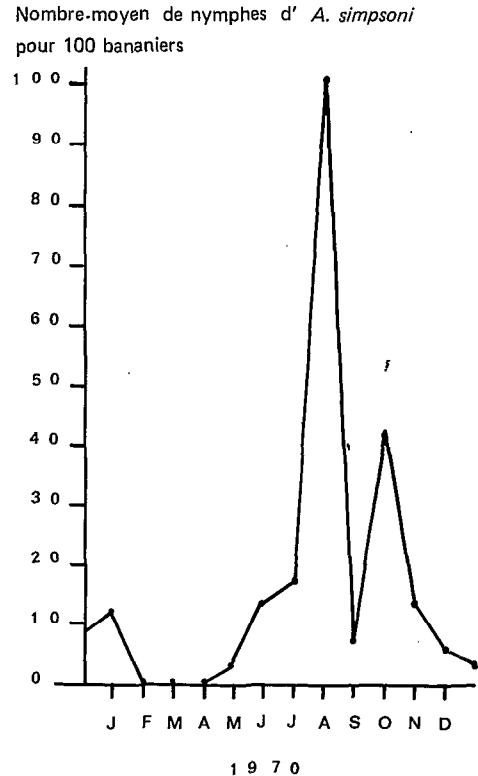


FIG. 2. — Variations du nombre moyen de nymphes d'*Aedes simpsoni* contenues dans les aisselles de 100 bananiers des bananeraies de la forêt de Botambi au cours de l'année 1970.

ment attachée, obstruant l'ouverture, de façon à ce qu'aucun moustique ne puisse venir y pondre. Ces aisselles furent visitées 8, 13, 18 et 26 jours après, et, chaque fois, le contenu de chacune d'entre elles fut examiné, remis en place, ainsi que la gaze qui fermait l'ouverture.

Cette expérience permet de constater :

- que les 53 œufs récupérés étaient éclos ;
- que la mortalité larvaire est très grande dans ces conditions naturelles puisque 26 jours après le début de l'expérience 16 larves seulement s'étaient nymphosées ou étaient encore vivantes, ce qui correspond à une mortalité supérieure à 90 % pour cette durée.

Une seule nymphe était récoltée au bout de huit jours, soit 1,2 % du total des stades préimaginaux encore en vie (1/80). Il n'y avait aucune exuvie nymphale. Le treizième jour, 2 nouvelles nymphes étaient récoltées, soit 3,6 % des stades examinés ce jour-là (2/55). Le dix-huitième jour, 8 nymphes et exuvies nymphales étaient récoltées, soit 21,6 % des stades présents (8/37). Le vingt-sixième jour, il n'y avait qu'une nymphe sur les cinq individus restants. Ces

résultats confirment donc que le développement larvaire est plus long dans la nature qu'au laboratoire, puisque treize jours après l'éclosion 5,3 % (3/56) seulement des larves s'étaient nymphosées alors qu'en élevage 80,5 % des larves, dans un cas, et 87,8 % dans l'autre, avaient terminé leur développement.

Un perfectionnement de cette méthode n'est guère possible. Des essais semblables montrèrent que le pipetage fréquent du contenu des aisselles, malgré les précautions prises, entraînait rapidement une mauvaise étanchéité de ces gîtes qui devenaient inutilisables. D'autre part, les manipulations subies par les larves au cours de leur transvasement hors de l'aisselle pour leur examen, puis au cours de leur retour dans ce lieu, augmente leur mortalité déjà élevée. Si un examen quotidien ne peut pas être fait, il n'est pas possible d'évaluer la durée des quatre stades larvaires et la date exacte d'apparition de chaque nymphe.

La méthode suivante a alors été utilisée, qui bien qu'artificielle, offre aux larves des conditions de vie assez semblables à celles des aisselles. Elle permet un examen quotidien ou même plus fréquent des larves.

Des lots de tube à hémolyse furent placés, en pleine saison des pluies, dans un groupe de bananiers à hauteur des aisselles de quelques uns d'entre eux. Chaque tube était rempli de 9 ml d'eau (volume moyen de l'eau des aisselles de bananier *Fondo* occupées par *A. simpsoni*) provenant d'aisselles terminales ou subterminales. On y ajoutait un peu de débris végétaux recueillis dans le fond de celles-ci. Chaque tube recevait 3 larves (la densité moyenne des larves d'*A. simpsoni* est de 2,9 par phytotelme de *Fondo*) venant d'éclore. On a pu par ce procédé suivre le développement larvaire de 62 larves qui s'étendit de 20 à 47 jours et dura en moyenne 33 jours (tabl. VIII). Il est évident, dans ce cas, qu'il n'y a pas les échanges qui se produisent sans doute entre les parois de l'aisselle et l'eau qu'elle contient et que le milieu, au moment des précipitations, reçoit moins d'eau de pluie que les aisselles, ce qui est plutôt favorable aux larves, la nourriture disponible étant moins diluée.

On a pu constater, dans ces conditions, que la durée du premier stade s'étendait de 30 à 57 heures et que 48 heures après l'éclosion 54,5 % (66/121) des larves avaient mué. La durée du second stade larvaire est tout à fait semblable et s'étend de 30,5 à 57 heures. Celle du troisième stade est supérieure à celle des deux premiers puisqu'on a pu calculer qu'elle était en moyenne (chez 30 larves) de 3,7 jours. La durée moyenne des trois premiers stades est donc d'environ 8 jours dans ces conditions semi-naturelles et la longue durée de la vie larvaire dans la nature est surtout le fait des larves du quatrième stade.

Les facteurs qui agissent sur la vitesse du développement des larves de moustiques sont nombreux. La température est l'un d'entre eux (Pajot, 1975). Nous ajouterons seulement que Christophers (1960, p. 277) signale qu'au-dessous de 25 °C il y a, chez *A. aegypti*, un très grand allongement de la vie larvaire qui s'accroît au fur et à mesure que la température baisse, jusqu'à l'arrêt du développement à 10 °C. Chez *Culex molestus* Forskål, 1775, la durée de la vie larvaire est de 26 jours à des températures variant entre 22 et 25 °C et de 48 jours lorsqu'elle oscille entre 14 et 15 °C (Gaschen, 1932).

La quantité de nourriture disponible influe, au niveau de l'individu, sur la taille et sur la vitesse du développement. Roubaud et Treillard (1934) ont montré que des larves d'*Anopheles maculipennis* Meigen, 1818, convenablement nourries, se développent plus rapidement et atteignent une taille plus grande que celles qui reçoivent une nourriture plus pauvre.

L'accumulation de déchets toxiques rejetés par les larves de *C. pipiens* au cours de leur développement peut ralentir la croissance de ces larves et même entraîner une forte mortalité chez les larves âgées comme l'ont montré Roubaud et Toumanoff en 1930. Subra

TABLEAU VIII. — Nombre de nymphes apparues dans un lot de larves élevées dans des conditions semi-naturelles du 20^e au 47^e jour après l'éclosion.

Nombre de nymphes	Nombre de jours	Nombre de nymphes	Nombre de jours
1	20ème	2	35ème
0	21ème	1	36ème
1	22ème	2	37ème
0	23ème	2	38ème
1	24ème	7	39ème
3	25ème	3	40ème
5	26ème	1	41ème
6	27ème	2	42ème
3	28ème	2	43ème
2	29ème	0	44ème
1	30ème	1	45ème
4	31ème	0	46ème
2	32ème	1	47ème
7	33ème		
2	34ème	62	

(1971) a pu mettre également en évidence l'action toxique de substances émises par les larves âgées de *C. p. fatigans* durant le quatrième stade et au moment de la nymphose. Cette action toxique des déchets est particulièrement sensible lorsque des jeunes larves sont introduites dans des eaux déjà utilisées pour des élevages de larves plus âgées, chez *An. maculipennis*, selon Roubaud et Gaschen (1932).

Chez *A. aegypti*, lorsque la densité de population larvaire s'accroît, la mortalité s'élève, la durée du développement s'allonge et les nymphes produisent des adultes de petite taille, présentant un excès de mâles (Wada, 1965, in Pichon et Gayral, 1970). Des processus neuro-physiologiques complexes seraient responsables de telles anomalies. Ikeshoji et Mulla (1970) ont mis en évidence des facteurs toxiques pour les larves de stade 1 de *Culex pipiens quinquefasciatus* Say, 1823 (= *fatigans* Wied.) dans des eaux ayant servi à l'élevage de larves âgées de cette espèce dans des conditions de surpopulation (5-7 larves/ml).

La température ne peut être tenue pour responsable de l'allongement du développement larvaire d'*A. simpsoni* dans la nature, car dans les deux expériences relatées précédemment la température moyenne et les températures extrêmes furent supérieures à celles relevées au cours des études du développement larvaire en laboratoire. Par contre, le manque de nourriture (en quantité et peut-être en qualité) paraît être le principal facteur du retard de la croissance larvaire dans la nature. La majorité des larves d'*A. simpsoni* (78,8 %) vivent dans les aisselles terminales et subterminales des bananiers (Pajot, 1975). L'eau que contiennent ces aisselles est presque toujours claire et pauvre en débris

végétaux et en micro-organismes (ce qui n'est pas le cas des aisselles inférieures), car elle est plus fréquemment renouvelée. Celles-ci sont en effet les plus récemment formées et correspondent donc à des feuilles généralement en bon état, si bien que chaque pluie apporte un renouvellement total ou partiel de l'eau des aisselles, chasse à l'extérieur une partie des matières et des organismes en suspension et dilue ce qui reste dans l'aisselle. Or, en juillet, août, septembre et octobre, les pluies sont souvent journalières (16 jours de suite avec pluie en octobre 1968, par exemple). On comprend que dans ces conditions l'appauvrissement des gîtes terminaux en nourriture soit important et que ce phénomène retentisse sur le développement des larves d'*A. simpsoni* et la dynamique des populations de l'espèce.

Nous avons élevé en laboratoire, à une température variant entre 20,5 et 28,5 °C un lot de 200 larves en ne leur donnant pour toute nourriture que le produit du raclage d'aisselles de bananiers et des morceaux de pétiole de cette plante autour desquels se développaient de nombreux micro-organismes. Les nymphes apparurent entre le 14^e et le 45^e jours suivant l'éclosion et la durée moyenne de la vie larvaire fut de 25,3 jours.

Comme il a été signalé précédemment le volume moyen des phytotelmes de bananiers est de 9 ml et la densité moyenne des larves d'*A. simpsoni* est de 2,9 individus par gîte, soit un volume moyen de 3,1 ml par larve. La question se posait alors de savoir si cette quantité d'eau était suffisante pour un développement normal de la larve. Nous avons alors élevé en laboratoire 456 larves placées dans un volume d'eau inférieur à 231 ml, soit un volume d'eau par larve inférieur à 0,5 ml, à une température moyenne de 25 °C. Le 23^e jour après l'éclosion, la totalité des larves s'était nymphosée. Malgré un volume d'eau minime par larve, le développement larvaire s'est donc effectué de façon normale et n'a pas été perturbé par l'action toxique des déchets; la mortalité fut faible et les adultes de taille normale. Les anomalies du développement induites par les densités larvaires élevées ne se produisent apparemment pas chez *A. simpsoni* quand la densité n'est pas supérieure à une larve pour 0,5 ml d'eau.

2.3. Résistance des larves à la sécheresse.

De façon générale, les larves de moustiques supportent très mal les conséquences d'une émergence et meurent rapidement si elles sont laissées quelques heures ou même quelques fractions d'heures hors de l'eau. Les rares espèces avec des larves ayant une certaine résistance à la sécheresse apparaissent donc tout à fait remarquables.

C'est le cas d'*Aedes kochi* var. *samoana* dont les larves peuvent errer et vivre sur les surfaces humides,

ce qui est une caractéristique de grande valeur pour ces larves en saison sèche (Buxton et Hopkins, 1927). Les larves et les nymphes d'*A. vittatus* montrent également une certaine capacité à vivre émergées (Service, 1970). De 0 à 19 % seulement des larves de cette espèce mouraient après être restées sur de la boue humide (placée dans une atmosphère présentant de 80 à 90 % d'humidité relative) pendant trois jours. Au bout de 4 et 5 jours, la mortalité s'élevait respectivement de 56 % à 86 % et au bout de 6 jours toutes les larves mouraient. La limite à la résistance à la sécheresse ne dépasse pas 4-6 jours chez les larves d'*Anopheles gambiae* lorsqu'elles sont conservées sur des substrats humides, selon Holstein (1952) et Omer et Cloudsley-Thompson (1970). Muirhead Thompson (1945, p. 223) observe que les larves au 4^e stade de cette espèce vivent seulement quelques heures sur de la boue humide, mais que des stades plus jeunes peuvent survivre deux jours. Les nymphes arrivent à donner naissance aux adultes lorsqu'elles sont conservées sur un support humide. Ramsdale et Fontaine (1970) n'observent aucun survivant chez les stades préimaginaux d'*An. gambiae* species B placés sur de la boue toujours humide au bout de 3, 4 ou 5 jours.

En ce qui concerne *A. simpsoni*, Haddow (1948), au cours de l'observation de mille aisselles en saison sèche trouva quatre larves vivant dans un minuscule film d'eau restant tout au fond de l'aisselle entre le pétiole et le pseudo-tronc et remarqua que la larve de *simpsoni* peut résister à la sécheresse à un degré plutôt remarquable. Plus récemment, Rozeboom et Burgess (1962) ont montré que les larves d'*A. simpsoni* peuvent résister plusieurs semaines dans les aisselles des feuilles de *Colocasia* et de bananiers en absence de toute pluie, une très mince pellicule d'eau suffisant à assurer leur survie. Ces auteurs, qui récoltèrent plus de 300 stades préimaginaux d'*A. simpsoni* au cours de l'examen de 89 bananiers, estiment que plus de la moitié des spécimens récoltés étaient des larves actives aux premier, second et troisième stades; les larves au quatrième stade étaient également nombreuses et il y avait quelques nymphes, de petite taille, pour la plupart. Une partie de ce matériel fut prélevé cinq semaines après la dernière pluie. Les larves vivaient dans le mince film d'eau joignant les parois au fond de l'aisselle, entretenu, selon les auteurs, par la rosée et les brouillards.

Au cours de l'examen des aisselles des bananiers de la forêt de Botambi, effectué en fin de saison sèche après une période de 31 jours sans pluie (plus de 612 aisselles examinées), on a trouvé une aisselle contenant une larve d'*A. simpsoni* vivant dans la boue humide occupant le fond de cette aisselle. La larve fut prélevée et élevée dans des conditions normales, ce qui lui permit de se nymphoser et de donner un adulte.

Il est évidemment difficile d'évaluer pendant combien de temps une larve d'*A. simpsoni* peut vivre dans ces conditions dans la nature; mais il est probable que cette possibilité permet à quelques unes d'attendre la prochaine pluie pour achever leur développement. Si comme Haddow et nous même l'avons constaté, ce cas est rare en saison sèche, il semble plus fréquent en saison des pluies. En effet, au cours de prospections larvaires faites à ce moment là, on a trouvé de temps en temps des larves vivant ainsi dans la boue ou la mince lame d'eau retenue entre le pétiole et le « tronc » au fond de l'aisselle. Ces larves se trouvaient probablement dans une aisselle imparfaitement étanche, se vidant avant qu'elles aient pu achever leur développement. Leur aptitude à vivre dans si peu d'eau leur permet certainement d'attendre la prochaine pluie importante.

Afin d'évaluer la durée pendant laquelle les larves d'*A. simpsoni* de la forêt de Botambi peuvent vivre hors de l'eau, sur un substrat humide, une série d'expériences a été faite :

Des lots de nymphes et de larves de différents stades étaient placés sur un support humide pendant un temps variant de 1 à 30 jours. A la fin de chaque expérience, les larves et nymphes encore vivantes étaient remises dans l'eau et élevées dans les conditions habituelles.

Pour chaque durée de séjour hors de l'eau, la mortalité des lots testés a été établie. Pour cela, ont été comptées comme mortes toutes les larves décédées au cours de l'expérience, ainsi que toutes celles qui moururent ensuite avant d'avoir pu se nymphoser; de même, furent comptées comme mortes toutes les nymphes

décédées au cours de l'expérience et toutes celles qui ne purent ensuite donner des adultes vivants.

Ces larves étaient placées, par lots de 10, dans des boîtes de Pétri de 10 cm de diamètre dont le fond était recouvert d'une rondelle de papier Chardin humidifié. Nous déposions sur ce papier une couche de quelques millimètres d'épaisseur du mélange boue-matières organiques prélevé dans le fond des aisselles des bananiers *Fondo*. La présence d'une rondelle de papier Chardin humide empêche la dessiccation de la couche de boue sur laquelle sont placées les larves et les nymphes. L'humidification du papier était maintenue grâce à l'apport, lorsqu'il se révélait nécessaire, de quelques gouttes d'eau puisée dans les aisselles de bananiers. L'ensemble était placé à l'abri des fourmis à une température moyenne de 25 °C et une humidité relative variant entre 80 et 90 %. Les larves n'étaient pas nourries tant qu'elles étaient gardées dans ces conditions. Seules celles n'ayant pas changé de stade ou ne s'étant pas nymphosées au cours de la période hors de l'eau, étaient comptées dans les résultats, ainsi que les nymphes n'ayant pas donné d'adultes. Lors de chaque test, un lot témoin de 40 larves ou nymphes subissait les mêmes manipulations que les autres larves, mais ces stades ne restaient que cinq minutes sur la couche de boue. Dans tous les cas, leur mortalité fut négligeable, sauf au cours d'une expérience (tabl. IX); la mortalité des témoins fut alors de 12,5 % (5/40). Nous avons vérifié, par ailleurs, que les transformations subies par le papier Chardin sous l'action de l'humidité, durant ces expériences, ne libéraient pas des substances toxiques pour les larves.

TABLEAU IX. — Etude de la résistance des larves et des nymphes d'*A. simpsoni* à la vie hors de l'eau, sur un substrat humide.

Durée de l'exposition (en jours)	Stades				
	I	II	III	IV	N
1	0 % (0/23)	0 % (0/23)	0 % (0/24)	0 % (0/45)	4,3 % (2/46)
2	0 % (0/25)	0 % (0/25)	1,6 % (1/60)	0 % (0/59)	8,6 % (4/46)
3	—	—	—	2,4 % (1/41)	—
4	—	—	6,2 % (2/32)	13,1 % (8/61)+	—
5	—	—	—	1,7 % (1/58)	—
6	—	—	—	2,8 % (1/35)	—
8	—	—	54,5 % (18/33)	15,8 % (6/38)	—
10	—	—	37,2 % (19/51)	9,6 % (3/31)	—
15	—	—	—	13,3 % (2/15)	—
21	—	—	—	63,6 % (14/22)	—
30	—	—	—	98,2 % (57/58)++	—

+ Dans ce cas, la mortalité des larves témoins fut de 12,5 % (5/40), alors que dans tous les autres elle fut nulle.

++ Après un mois, 3 larves étaient encore vivantes, mais deux moururent avant la nymphose.

Le premier chiffre de chaque colonne indique le pourcentage des larves ou des nymphes testées mortes, le premier chiffre entre parenthèses le nombre de larves ou de nymphes mortes et le second, le nombre de larves ou de nymphes ayant passé la durée de l'expérience sur la couche de boue.

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE D'*Aedes (Stegomyia) simpsoni*

L'examen des résultats obtenus (tabl. IX) permet de constater les faits suivants :

- la mortalité des larves des deux premiers stades est nulle, même lorsqu'elles passent la totalité de leur vie (48 heures) sur la couche de boue ;
- la mortalité des larves au troisième stade n'est que de 6,2 % après 4 jours hors de leur milieu habituel, c'est-à-dire pendant la durée moyenne de leur vie ;
- plus de 80 % des larves au quatrième stade ne sont pas affectées par quinze jours de vie dans les conditions décrites; plus d'un tiers résiste trois semaines; la mortalité est très élevée au bout d'un mois, mais n'est pas totale, c'est-à-dire que quelques larves sont encore capables de donner des nymphes (et des adultes) après avoir passé une telle période hors de l'eau, sur la boue du fond de l'aisselle ;
- plus de 90 % des nymphes supportent de passer toute leur vie hors de l'eau. Nous avons observé un grand nombre de larves au quatrième stade, placées dans ces conditions spéciales, se transformer en nymphes et donner ensuite des adultes parfaitement viables. La nymphose et l'éclosion des adultes ne nécessitent donc pas l'immersion des larves ou des nymphes et peuvent se passer de façon très normale sur un substrat humide. Il en est de même, d'ailleurs, pour le passage d'un stade à un autre.

3. LA NYMPHE.

Selon Marchoux et coll. (1903), la durée du stade nymphal d'*A. aegypti* varie ordinairement de 30 à 50 heures et demande 3 à 4 jours à 22 °C. Pour Mitchell (1907), il faut de 1 à 5 jours; pour Newstead et Thomas (1910) : 2-3 jours à 23 °C; pour Howlett (1913) : 2-3 jours ; et pour Bonne-Wepster et Brug (1932) : 2-3 jours dans un climat tropical. De Meillon et coll. (1945) trouvent que le temps moyen de la période nymphale étudiée chez 1 000 spécimens est de 2,4 jours (57 heures), 97 % des nymphes éclosant entre 47 et 69 heures. Pour Shannon et Putnam (1934), la durée de la période nymphale, à 23-27 °C, est de 45 heures pour les nymphes produisant des mâles et de 60 heures pour celles donnant des femelles. Selon Christophers (1960), les mâles d'*A. aegypti* émergent avant les femelles, cela n'étant pas dû à une période nymphale plus courte, mais au fait que les larves de sexe mâle évoluent plus vite que celles du sexe femelle. Haddow et coll. (1959) établissent, eux, que la durée de la vie chez les nymphes de sexe mâle est plus courte d'environ 2-3 heures que chez les nymphes de sexe femelle.

Service (1970) indique que la durée moyenne de la vie nymphale d'*A. vittatus*, en laboratoire, est de 44,8

heures pour les femelles et de 45,0 heures pour les mâles. La différence n'est pas significative et même si elle l'était, elle eut été insuffisante pour expliquer l'apparition des mâles 1 à 2 jours avant les femelles. Cet auteur conclut donc que la différence est due au temps de la croissance larvaire, plus rapide chez les mâles que chez les femelles. Dans la nature la durée de la vie nymphale est de deux jours chez 94 % des individus, de un jour chez 4 % d'entre eux et de 3 jours chez 2 %.

On n'a pas de données bibliographiques concernant la durée de la vie nymphale d'*A. simpsoni*.

Nous avons observé, en laboratoire, que la durée de la vie nymphale, à une température entre 21 et 24 °C, s'étendait de 65 à 72 heures (tabl. X) et était en moyenne de 67,7 heures chez les nymphes de sexe mâle, alors qu'elle était en moyenne de 68,5 heures chez les nymphes de sexe femelle. La différence entre les deux moyennes est significative ($t = 3,19$, donc plus grand que 2,6 pour un degré de sécurité de 99 %). Bien qu'elle soit réelle, elle n'est pas très importante et l'apparition des mâles avant les femelles, dans la nature, au moment des premières pluies importantes, est essentiellement due à une durée moyenne de vie plus courte chez les larves de sexe mâle que chez les femelles (voir 2.1.3).

TABLEAU X. — Durée de la vie nymphale d'*A. simpsoni* selon le sexe (21 °C < t < 24 °C).

Durée (en heures)	Nombre de nymphes donnant des mâles	Nombre de nymphes donnant des femelles
72	1	1
71	4	4
70	7	18
69	12	15
68	32	5
67	11	9
66	10	8
65	11	2
	88	62

Dans la nature, la durée de la vie nymphale est variable, car elle dépend de la température de l'eau des gîtes qui (Pajot, 1975), subit de fortes variations au cours de la journée. Ainsi, en pleine saison des pluies (août 1971), une aisselle à l'abri des rayons solaires voit sa température journalière moyenne varier en un mois de 22,8 à 26,7 °C et les températures extrêmes s'échelonnent entre 18,8 et 33,2 °C. La majorité des nymphes, dans ces conditions, ont une durée de vie d'environ deux jours.

CONCLUSIONS.

Les caractères suivants des œufs : résistance aux immersions précoces, étalement des éclosions dans le temps, résistance à la dessiccation pouvant atteindre six semaines pour certains d'entre eux et apparaissant rapidement après la ponte, et des larves : remarquable résistance à la sécheresse permettant la survie sur de la boue humide pendant un mois, possibilité de passer d'un stade à un autre et de se nymphoser dans de telles conditions, auxquels il faut ajouter le fait que 90 % des nymphes peuvent passer toute leur vie sur un substrat humide et donner ensuite des imagos parfaitement viables, montrent que les formes préimaginales d'*A. simpsoni* sont remarquablement adaptées à la vie dans les aisselles des bananiers du type le plus courant en République Centrafricaine. Cette adaptation concerne surtout leur aptitude à subir sans trop de dommages pour l'espèce les irrégularités considérables du remplissage en eau des aisselles, celui-ci pouvant être quotidien au plus fort de la saison des pluies et nul pendant près de six semaines en saison sèche.

Ces caractéristiques des œufs, des larves et des nymphes d'*A. simpsoni* et la longueur du développement larvaire, associée à une mortalité élevée, conséquence de la fréquente pauvreté du milieu en nourriture, jouent bien entendu un rôle important dans les variations des populations de cette espèce. Leur importance sera examinée et précisée dans un prochain article consacré à la dynamique des populations d'*A. simpsoni* en République Centrafricaine en zone forestière.

REMERCIEMENTS.

Nos remerciements les plus vifs iront à tous ceux qui nous ont conseillé et aidé durant l'élaboration de ce travail, et plus particulièrement à Monsieur le Professeur J. Bergerard, Monsieur le Recteur R. Paulian et Monsieur le Professeur P. Grenier, ainsi qu'à ma femme pour la compétence et le dévouement avec lesquels elle a réalisé les élevages d'*A. simpsoni*.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'O.R.S.T.O.M., le 17 décembre 1975

BIBLIOGRAPHIE

- ABDEL-MALEK (A.), 1948. — Plant hormones (auxins) as a factor in the hatching of *Aedes trivittatus* (Coquillett) eggs. *Ann. ent. Soc. Am.*, **41** : 51-57.
- AKOV (S.), 1962. — A qualitative and quantitative study of the nutritional requirements of *Aedes aegypti* L. larvae. *J. Insect Physiol.*, **8** : 319-335.
- ATKIN (E.A.) et BACOT (A.W.), 1917. — The relation between the hatching of the egg and the development of the larva of *Stegomyia fasciata* and the presence of bacteria and yeasts. *Parasitology*, **9** : 482-536.
- BACOT (A.W.), 1916. — Report of the entomological investigation undertaken by the commission for the year August 1914 to July 1915. *Invest. Rep. Yellow Fev. Comm. W. Afr.*, **3** : 1-191.
- BACOT (A.W.), 1917. — The effect of the presence of bacteria or yeasts on the hatching of eggs of *Stegomyia fasciata* (the yellow fever mosquito). Summary. *J. R. micr. Soc.*, **3** : 173-174.
- BACOT (A.W.), 1918. — A note on the period during which the eggs of *Stegomyia fasciata* (*Aedes calopus*) from Sierra Leone stock retain their vitality in a humid temperature. *Parasitology*, **10** : 280-283.
- BAKER (F.C.), 1935. — The effect of photoperiodism on resting tree-hole mosquito larvae (preliminary report). *Can. Ent.*, **67** : 149-153.
- BECKEL (W.E.), 1954. — Studies of the biology of the *Aedes* of northern Canada (*Culicidae*). I. Preliminary of development in the eggs. Ottawa, Defense Research Board, Laboratory technical paper No. 6.
- BECKEL (W.E.), 1958. — Investigations of permeability, diapause, and hatching in the eggs of the mosquito *Aedes hexodontus* Dyar. *Canad. J. Zool.*, **36** : 541-554.
- BONNE-WEPSTER (J.) et BRUG (S.L.), 1932. — The subgenus *Stegomyia* in Netherland India. *Geneesk. Tijdschr. Ned.-Ind. Bijblad*, **2** : 35-119.
- BOORMAN (J.), 1961. — Observations on the habits of mosquitos of Plateau Province, Northern Nigeria, with particular reference to *Aedes* (*Stegomyia*) *vitatus* (Bigot). *Bull. ent. Res.*, **52** : 709-725.
- BUXTON (P.A.) et HOPKINS (G.H.E.), 1927. — Researches in Polynesia and Melanesia. Parts I-IV. *Res. Mem. Lond. Sch. Hyg. trop. Med.*, Mem. I, 261 p.
- CHRISTOPHERS (S.R.), 1960. — *Aedes aegypti* (L.). The Yellow Fever Mosquito: Its Life History, Bionomics, and Structure. Cambridge University Press, London and New York, 739 p.
- CLEMENTS (A.N.), 1963. — The physiology of Mosquitoes. Pergamon Press, Oxford, 393 p.
- DUNN (L.H.), 1926. — Mosquitoes bred from dry material taken from holes in trees. *Bull. ent. Res.*, **17** : 183-187.
- DUPREE (J.W.) et MORGAN (H.A.), 1902. — Mosquito development and hibernation. *Science*, (n.s.), **16** : 1036-1038.

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE D'*Aedes (Stegomyia) simpsoni*

- FIELDING (J.W.), 1919. — Notes on the bionomics of *Stegomyia fasciata*. Part I. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **13** : 259-296.
- FINLAY (C.), 1886. — Yellow fever transmission by means of the *Culex* mosquito. *Amer. J. med. Sci.*, **92** : 395-409.
- FRANCIS (E.), 1907. — Observations on the life cycle of *Stegomyia calopus*. *Publ. Hlth Rep. Wash.*, **22** : 381-383.
- GASCHEN (H.), 1932. — Influence de la température et de la nutrition larvaire sur le développement de *Culex pipiens* (race autogène). *Bull. Soc. Path. exot.*, **25** : 577-581.
- GEIGY (R.) et GANDER (R.), 1949. — Aeussere Einwirkungen beim Schlüpfen von *Aedes aegypti* aus dem Ei. *Acta trop.*, Basel, **6** : 97-104.
- GILLET (J.D.), 1955 a. — Variations in the hatching response of *Aedes* eggs (Diptera : Culicidae). *Bull. ent. Res.*, **46** : 241-254.
- GJULLIN (C.M.), HEGARTY (C.P.) et BOLLEN (W.B.), 1941. — The necessity of a low oxygen content for the hatching of *Aedes* mosquito eggs. *J. Cell. comp. Physiol.*, **17** : 193-202.
- GJULLIN (C.M.), YATES (W.W.) et STAGE (H.H.), 1950. — Studies on *Aedes vexans* (Meig.) and *Aedes sticticus* (Meig.) flood-water mosquitoes; in the Lower Columbia River Valley. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **43** : 262-275.
- GOLBERG (L.), MEILLON (B. de) et LAVOPIERRE (M.), 1945. — The nutrition of the larva of *Aedes aegypti* L. II. The essential water-soluble factors from yeast. *J. exp. Biol.*, **21** : 90-96.
- HADDOW (A.J.), 1948. — The mosquitoes of Bwamba County, Uganda. VI. Mosquito breeding in plant axils. *Bull. ent. Res.*, **39** : 185-212.
- HADDOW (A.J.), GILLET (J.D.) et CORBET (P.S.), 1959. — Laboratory observations on population and emergence in the mosquito *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Linnaeus). *Ann. trop. Med. Parasit.*, **53** : 123-131.
- HARWOOD (R.F.) et HORSFALL (W.R.), 1959. — Development structure, and function of coverings of eggs of flood-water mosquitoes. III. Functions of coverings. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **52** : 113-116.
- HEARLE (E.), 1929. — The life history of *Aedes flavescens* Müller - a contribution to the biology of mosquitoes of the Canadian prairies. *Trans. Roy. Soc. Can.*, **23** : 85-102.
- HOLSTEIN (M.H.), 1952. — Biologie d'*Anopheles gambiae*. Recherches en Afrique Occidentale Française. *Org. mond. Santé, Série Monogr.*, **9** : 176 p.
- HOWARD (L.O.), DYAR (H.G.) et KNAB (F.), 1912. — The mosquitoes of North and Central America and the West Indies. vol. I, General, including yellow fever and mosquito bionomics. Carnegie Institution, Washington, 520 p.
- HOWLETT (F.M.), 1913. — *Stegomyia fasciata*. *Proc. 3rd Meet. Gen. Mal. Comm., Madras*, 1912.
- IKESHOJI (T.) et MULLA (M.S.), 1970. — Overcrowding factors of mosquito larvae. *J. econ. Ent.*, **63** : 90-96.
- JOHNSON (H.A.), 1937. — Note on the continuous rearing of *Aedes aegypti* in the laboratory. *Publ. Hlth Rep. Wash.*, **52** : 1177-1179.
- JUDSON (C.L.), 1960. — The physiology of hatching aedine mosquito eggs: hatching stimulus. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **53** : 688-691.
- LAMBORNE (W.A.), 1930. — The medical entomologist's report for 1929. *Annu. med. Rep. Nyasald.* (1929).
- LICHTENSTEIN (E.P.), 1948. — Growth of *Culex molestus* under sterile conditions. *Nature*, London, **162** : 227.
- MACFIE (J.W.S.), 1915. — Observations on the bionomics of *Stegomyia fasciata*. *Bull. ent. Res.*, **6** : 205-229.
- MACFIE (J.W.S.), 1916. — Rep. Accra Lab. for year 1915, 71-79. Abstract in *Rev. appl. Ent.*, **5** : 47.
- MARCHOUX (E.), SALIMBENI (A.) et SIMOND (P.L.), 1903. — La fièvre jaune. Rapports de la Mission Française. *Ann. Inst. Pasteur*, **17** : 665-731.
- MATTINGLY (P.F.), 1952. — The sub-genus *Stegomyia* (Diptera, Culicidae) in the Ethiopian region. I. A preliminary study of the distribution of species occurring in the west african sub-region with notes on taxonomy and bionomics. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, **2** : 233-304.
- MEILLON (B. de), GOLBERG (L.) et LAVOPIERRE (M.), 1945. — The nutrition of the larva of *Aedes aegypti* L. *J. exp. Biol.*, **21** : 84-89.
- MITCHELL (E.G.), 1907. — Mosquito Life. G.P. Putnam's Sons, New York and London, 281.
- MUIRHEAD-THOMSON (R.C.), 1945. — Studies on the breeding-places and control of *Anopheles gambiae* var. *melas* in coastal districts of Sierra Leone. *Bull. ent. Res.*, **36** : 185-252.
- NEWSTEAD (R.) et THOMAS (H.W.), 1910. — The mosquitoes of the Amazon Region. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **4** : 141-150.
- OMER (S.A.) et CLOUDSLEY-THOMPSON (J.L.), 1970. — Survival of female *Anopheles gambiae* Giles through a 9-month dry season in Sudan. *Bull. Org. mond. Santé*, **42** : 319-330.

- PAJOT (F.X.), 1975. — Contribution à l'étude écologique d'*Aedes (Stegomyia) simpsoni* (Theobald, 1905) (Diptera, Culicidae). Etude des gîtes larvaires en République Centrafricaine. *Cah. O.R.S.T.O.M. Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, **XIII**: 135-164.
- PHILIP (C.B.), 1962. — Breeding of *Aedes aegypti* and other mosquitoes in West African rock-holes. *Ann. ent. Soc. Am.*, **55**: 706-708.
- PICHON (G.) et GAYRAL (P.), 1970. — Dynamique des populations d'*Aedes aegypti* dans trois villages et savane d'Afrique de l'Ouest. Fluctuations saisonnières et incidences épidémiologiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **VIII**, n° 1: 49-68.
- RAMSDALE (C.D.) et FONTAINE (R.E.), 1970. — Ecological investigations of *Anopheles gambiae* and *Anopheles funestus*. II. Dry season studies with colony-reared *A. gambiae* species B, Kaduna, Nigeria 1970. WHO/VBC/70.249 (doc. multigr. non publié de l'O.M.S.).
- ROUBAUD (E.), 1927. — L'éclosion de l'œuf et les stimulants d'éclosion chez le *Stegomyia* de la fièvre jaune, etc. *C.R. Acad. Sci., Paris*, **184**: 1491-1492.
- ROUBAUD (E.) et COLAS-BELCOUR (J.), 1929. — Action des diastases et des facteurs microbiens sur l'éclosion des œufs durables du moustique de la fièvre jaune. *Ann. Inst. Pasteur*, **43**: 644-655.
- ROUBAUD (E.) et GASCHEN (H.), 1932. — Concurrency larvaire et peuplements anophéliens. *Bull. Soc. Path. exot.*, **25**: 428-430.
- ROUBAUD (E.) et TOUMANOFF (C.), 1930. — Intoxications d'encombrement, chez les larves de *Culex* vivant en milieu non renouvelé. *Bull. Soc. Path. exot.*, **23**: 978-986.
- ROUBAUD (E.) et TREILLARD (M.), 1934. — Influence de la nourriture larvaire sur le développement et le comportement agressif des Anophèles. Note préliminaire. *Bull. Soc. Path. exot.*, **27**: 461-467.
- ROZEBOOM (L.E.), 1934. — The effect of bacteria on the hatching of mosquito eggs. *Amer. J. Hyg.*, **20**: 496-501.
- ROZEBOOM (L.E.) et BURGESS (R.W.), 1962. — Dry-season survival of some plant-cavity breeding mosquitoes in Liberia. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **55**: 531-535.
- SERVICE (M.W.), 1965. — The ecology of the tree-hole breeding mosquitoes in the northern guinea savannah of Nigeria. *J. appl. Ecol.*, **2**: 1-16.
- SERVICE (M.W.), 1970. — Studies on the biology and taxonomy of *Aedes (Stegomyia) vittatus* (Bigot) (Diptera; Culicidae) in Northern Nigeria. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **122**: 101-143.
- SHANNON (R.C.) et PUTNAM (P.), 1934. — The biology of *Stegomyia* under laboratory conditions. I. The analysis of factors which influence larval development. *Proc. ent. Soc. Wash.*, **36**: 185-216.
- SINEGRE (G.), 1974. — Contribution à l'étude physiologique d'*Aedes (Ochlerotatus) caspius* (Pallas, 1771) (Nematocera, Culicidae). Eclosion-Dormance-Développement-Fertilité. Thèse présentée devant l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- SINGH (K.R.P.) et BROWN (A.W.A.), 1957. — Nutritional requirements of *Aedes aegypti* L.. *J. Insect. Physiol.*, **1**: 199-220.
- SUBRA (R.), 1973. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Dynamique des populations préimaginales. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, vol. XI, n° 2: 73-102.
- TELFORD (A.D.), 1957. — The pasture *Aedes* of central and northern California. The egg stage: gross embryology and resistance to desiccation. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **50**: 537-543.
- TELFORD (A.D.), 1958. — The pasture *Aedes* of central and northern California. Seasonal history. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **51**: 360-365.
- THOMAS (H.D.), 1943. — Preliminary studies on the physiology of *Aedes aegypti*. I. The hatching of eggs under sterile conditions. *J. Parasit.*, **29**: 324-327.
- TRAGER (W.), 1953. — In « Insect Physiology » (K.D. Roeder, ed.), Wiley, New York: 350-386.
- TRAVIS (B.V.), 1953. — Laboratory studies on the hatching of marsh-mosquito eggs. *Mosquito News*, **13**: 190-198.
- WADA (Y.), 1965. — Effect of larval density on the development of *Aedes aegypti* (L.) and the size of adults. *Quaest. ent.*, **1**: 223-249.
- YOUNG (C.J.), 1922. — Notes on the bionomics of *Stegomyia calopus* Meig. in Brazil. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **16**: 389-406.