Aspects physiologiques impliqués dans l'étude écologique des femelles d'*Aedes (Stegomyia) simpsoni* (Theobald, 1905) *(Diptera, Culicidae)* : âge physiologique, cycle gonotrophique, fécondité, longévité *

François-Xavier PAJOT **

RÉSUMÉ.

*Seule la méthode de Detinova peut être appliquée pour séparer les femelles d'*Aedes simpsoni *pares des nullipares. Les individus venant de naître peuvent être séparés de ceux âgés de* 24 *heures et de plus de* 24 *heures par l'observation des phragmes thoraciques.* 17,1 % *des femelles pares présentent un estomac coloré en vert. Toute femelle présentant un estomac vert et des ovaires n'ayant pas dépassé le stade II peut être considérée comme pare.* 8,7 % *des femelles pares contiennent des œufs résiduels. La proportion des femelles pares possédant de tels œufs s'échelonne au cours de l'année entre* 0 *et* 17.6 %.

La durée de la première phase de Beklemishev du cycle gonotrophique chez les femelles pares, dans la nature, est aussi variable que le temps mis par les nullipares âgées de plus de 24 *heures pour trouver un repas de sang. Celui-ci peut être inférieur à une heure ou peut atteindre huit jours. La durée de la seconde phase est habituellement de* 3 *jours et celle de la troisième inférieure à* 48 *heures. Nous avons estimé que la durée moyenne de la première phase pouvait être évaluée à* 4 *jours et celle du cycle gonotrophique dans son ensemble à* 9 *jours. La rareté des sources de nourriture sanguine dans les bananeraies semble être la cause de la fréquente longue durée de la première phase du cycle gonotrophique (évaluée selon deux méthodes différentes). Les femelles ne pondent pas la totalité de leurs œufs en une fois. Leur fécondité ne paraît pas constituer, en général, un facteur déterminant de la dynamique des populations. Le nombre de follicules ovariens s'abaisse avec l'âge, mais la fécondité des femelles âgées reste encore importante.*

L'auteur présente une courbe montrant la décroissance, en fonction du temps, d'une population de 154 *femelles élevées en cage après leur capture dans la nature. L'une d'entre elles a vécu* 85 *jours. Des pontes ont été obtenues tout au long de cet élevage jusqu'au* 76e *jour.* 918 *mâles et* 829 *femelles colorées ayant été lâchées dans la nature, il a pu être récupéré un représentant de chaque sexe* 31 *jours plus tard. L'auteur présente deux abaques permettant d'obtenir le taux de survie des femelles d'une population d'*A. simpsoni *dans la nature en fonction du rapport pares/nullipares, l'une correspondant à un cycle gonotrophique de* 6 *jours et l'autre de* 9 *jours et montre que le taux de survie quotidien moyen réel des femelles d'*A. simpsoni *chez des populations en équilibre dans la nature est compris entre les valeurs* 0,927 *et* 0,948. *Ces données ont permis d'établir deux courbes représentant la régression d'une population de* 1 000 *femelles en fonction du temps, le taux de survie quotidien étant égal à* 0,948 *pour l'une et à* 0,927 *pour l'autre. Ces deux courbes permettent d'établir que de* 14 *à* 18 % *des femelles d'*A. simpsoni *qui s'infecteraient au cours de leur premier repas seraient susceptibles de transmettre la fièvre jaune, sachant qu'elles peuvent transmettre ce virus* 19 *jours après le repas infectant.*

ABSTRACT.

The difference between all parous and nulliparous females can be made only by observation of ovarian trachea. Observation of thoracic phragmata allows separation between just-born imagines, imagines of 24 *hours old, and older.* 17,1 % *of parous females show a green-coloured stomach. Each female with a green*

* 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 : M. Bergerard, Le Berre, Paulian.

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

stomach and ovaries which are not further developed than stage II may be considered as parous. Ratio of parous females with residual eggs fluctuates between 0 *and* 17,6 % *through the year.*

In parous females, duration of the first phase of Beklemishev of gonotrophic cycle is as variable as the time needed to find a blood-meal for nulliparous ones older than 24 *hours. This time may be shorter than one hour or extend to* 8 *days. Duration of the second phase is generally of three days and that of the third phase is less than* 48 *hours. We estimated average of the first phase is* 4 *days, and of the whole gonotrophic cycle* 9 *days. The reason of the often long first phase of gonotrophic cycle appears to be scarcity of source of blood in banana stands.*

Oviposition does not occurs in one single operation. The fecundity of females does not appear to be, generally speaking, a factor determinating population dynamics. The decrease of fecundity in function of age is low. The number of ovarian follicles decreases with age, but fecundity of old females is again important.

A graph is produced showing the decrease, in function of time, of a population of 154 *females captured in nature and kept in captivity. One of them lived for* 85 *days. All along this captivity, oviposition has gone on until the* 76*th day.* 918 *males and* 829 *females mosquitos have been coloured and released in a banana plantation :* 31 *days later a representative of each sex has been caught again. Two abacuses are given in order to determine the survival rate of females in a population of* A. simpsoni *in function of the proportion parous/nulliparous; the first one corresponds to a gonotrophic cycle of* 6 *days, the second one of* 9 *days. It is shown that the average real daily survival rate of female* A. simpsoni, *in a balanced natural population, lies somewhere between* 0,927 *and* 0,948. *These data made it possible to construct the regression line of an initial population of* 1 000 *females evolving in function of time, one line using the daily survival rate of* 0,927 *and another identical one that of* 0,948. *These two lines allow to work out that* 14 *at* 18 % *of* A. simpsoni *females which should become infected in the course of their first blood meal should be liable to convey yellow fever, knowing she can convey this virus* 19 *days after the infected meal.*

INTRODUCTION.

Cet article est consacré à l'étude des différents phénomènes physiologiques qui constituent la base nécessaire d'une étude écologique des femelles :

— les méthodes de détermination de l'âge physiologique employées chez *A. simpsoni,* en République Centrafricaine;

— la durée du cycle gonotrophique chez les femelles des bananeraies de la forêt de Botambi (1) et ses variations;

— la fécondité des femelles;

— la longévité des imagos en captivité et dans la nature.

1. DÉTERMINATION DE L'AGE PHYSIOLOGIQUE.

Elle permet, au minimum, la classification des femelles capturées en femelles ayant déjà au moins pondu une fois (pares) et en femelles n'ayant encore jamais pondu (nullipares). Detinova (1963), a consacré une monographie à la détermination de l'âge physiologique des Insectes d'intérêt médical en développant plus particulièrement les données concernant les Anophèles. Dans un article plus récent, cet auteur (Detinova, 1968) s'est plus spécialement intéressé à la structure des populations étudiées à partir des méthodes précédemment décrites. Gillies (1958) et Hamon et coll. (1961) ont également publié des revues d'ensemble de ces méthodes. Aussi, nous ne nous arrêterons ici qu'aux techniques utilisées sur *Aedes simpsoni* et basées sur les variations irréversibles ou cycliques de certains organes de la femelle.

1.1. **Tractus génital.**

Nous utiliserons la terminologie employée par Bertram dans la description anatomique et histologique des ovaires et des ovarioles de Moustiques annexée à l'ouvrage de Detinova (*loc. cit.*).

1.1.1. Différenciation entre femelles pares et nullipares par l'examen du système trachéen des ovaires.

L'aspect le plus caractéristique du système trachéen des ovaires de *Culicidae* est la présence, à l'extrémité des trachées les plus fines, de pelotes résultant de l'en-

(1) Le lecteur désireux d'obtenir des précisions sur la forêt de Botambi pourra se reporter à l'article suivant : 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.,* vol. XIII, n° 3 : 135-164.

chevêtrement de trachées et trachéoles d'une extrême finesse. Certaines sont rondes, la plupart allongées; quelques unes ont la forme d'un 8. C'est Detinova (1945) qui a constaté que les pelotes se déroulaient progressivement au cours du premier cycle gonotrophique, au fur et à mesure de l'augmentation de la taille des ovaires. Ce déroulement est irréversible, les pelotons ne réapparaissent pas après la ponte. La présence de ceux-ci indique donc les femelles nullipares.

Pour vérifier le caractère tiré de l'enroulement en pelotes des branches terminales des trachéoles qui desservent les ovaires, nous avons appliqué la technique suivante :

L'abdomen de la femelle étant placé dans de l'eau physiologique, nous disséquons et isolons les ovaires. Ceux-ci étaient ensuite placés sur une lame propre dans une goutte distillée et laissés à la température du laboratoire jusqu'à dessiccation complète. Un séchage accéléré ne convient pas, car il conduit à un tel recroquevillement de l'ovaire qu'on ne peut plus distinguer nettement les trachéoles. Il faut prendre soin au moment de la dissection de ne pas trop tirer les ovaires et les troncs trachéens qui les alimentent, afin de ne pas dérouler les pelotons. Les ovaires étaient en général examinés dans l'heure qui suivait la dissection.

La dissection d'adultes d'âge physiologique connu a permis de vérifier que les résultats obtenus concordaient parfaitement avec la réalité.

Dès que les ovules contiennent beaucoup de vitellus, les ovaires cessent dêtre transparents après dissection et il est difficile d'observer les trachées. En outre, les pelotons ne sont plus nettement distincts au-delà du stade ovarien II âgé. Cette méthode est donc limitée aux femelles dont les ovaires n'ont pas atteint le stade III. Elle ne s'applique donc pas à toute une partie des Moustiques capturés au repos dans la végétation, mais elle convient très bien à tous ceux qui sont capturés sur appât, car leurs ovaires ont rarement dépassé le stade II.

Cette méthode semble très sûre, faisant peu appel à l'interprétation personnelle.

Il arrive quelquefois que les trachéoles des femelles pares présentent des amas ressemblant beaucoup aux pelotes des femelles nullipares. On peut se demander si on n'a pas alors affaire à des pelotes non déroulées, correspondant à des follicules ayant dégénéré aux premières phases. Nous pensons qu'il en est rarement ainsi. En effet, une telle pelote, examinée à l'objectif à immersion, se distingue facilement d'une pelote régulière de nullipare, l'enroulement apparaissant irrégulier et les spires n'étant pas aussi bien lovées qu'elles l'étaient avant le déroulement. Chez *A. simpsoni*, les trachées étant nombreuses sur les ovaires, celles-ci, après la première ponte, ne reconstituent pas des pelotes véritables, mais se recroquevillent et s'emmêlent quelquefois au hasard, si bien qu'au faible grossissement du microscope, certains des amas ressemblent beaucoup à des pelotes déroulées. La différence se fait sans difficultés en employant un fort grossissement et c'est pourquoi nous avons utilisé systématiquement l'objectif à immersion. On a constaté, une seule fois, sur plusieurs milliers de dissections, qu'une femelle d'*A. simpsoni* avait un ovaire avec des pelotes bien formées, tandis que l'autre possédait des trachéoles à extrémité terminale nettement déroulée. L'ovaire portant les pelotes était très petit. Nous pensons que ce phénomène doit être attribué à la dégénérescence en masse, lors du premier cycle gonotrophique, de tous les ovarioles d'un ovaire, alors que ceux de l'autre évoluaient normalement. En effet, lorsqu'un follicule dégénère aux premières phases, ses dimensions ne changent pas et, par conséquent, les pelotes des ovarioles respectifs ne se déroulent pas. Le non-déroulement de certaines pelotes des trachées a également été observé par Hamon (1961 b) chez *An. funestus* et Hamon et coll. (1961 b) chez *An. coustani.*

1.1.2. Numération des dilatations des funicules des ovarioles (reliques de ponte).

Polovodova (1947, 1949) constate que, chez les Anophèles du groupe *maculipennis,* chaque ponte entraîne l'apparition, sur le funicule de chaque ovariole, d'une dilatation qui persiste durant toute la vie de l'Insecte. Cette observation a conduit à l'établissement d'une technique de détermination de l'âge physiologique reposant sur l'étirement des ovarioles pendant la dissection, de manière à allonger les funicules et compter avec exactitude le nombre de dilatations présentes sur chacun. Comme chacune de celles-ci signale l'emplacement où un œuf s'est développé, leur nombre indique combien il y a eu de pontes. Cette technique très intéressante a donc été appliquée à *A. simpsoni* et utilisée sur de nombreux individus d'âge connu ou non. S'il est facile de voir le sac résiduel de ponte formé par la dilatation du funicule, provoquée par le passage de l'oocyte au moment de la ponte, il est vite apparu que ce sac disparaissait sans laisser une dilatation apparente. Bien que nous ayons opéré des moustiques aussitôt après leur mort, essayé plusieurs méthodes d'éclairage, examiné les funicules allongés au plus fort grossissement possible (loupe binoculaire et microscope), nous n'avons pu mettre en évidence que de très rares dilatations, nullement semblables à celles que l'on a pu observer chez un autre *Stegomyia* : *Aedes africanus* (Germain et coll., 1973). L'absence ou la rareté des dilatations chez *A. simpsoni* est probablement due à la relative petite taille des ovaires de cette espèce et à l'élasticité particulière de la tunique (membrane amorphe, mince et élastique constituant le tube folliculaire où se forment les œufs).

Si cette technique permet de mettre en évidence les sacs résiduels de ponte, ce qui n'est pas sans intérêt, elle ne donne donc pas le moyen de connaître, chez *A. simpsoni*, la composition de la population sur laquelle on opère, en classant les femelles suivant le nombre de pontes qu'elles ont effectuées.

1.1.3. Présence d'oeufs résiduels.

La présence dans les ovaires d'œufs résiduels d'une ponte précédente indique, bien entendu, la parité d'une femelle.

On a observé 210 tractus génitaux contenant des œufs résiduels au cours de la dissection de 4 748 femelles d'*A. simpsoni*, soit 8,7 % des femelles pares examinées. Cette proportion est nettement différente de celle (19 %) relevée par Mc Crae (1972) chez 127 femelles pares récoltées dans la région de Bwamba en Ouganda.

Le tableau I indique le nombre de femelles présentant des œufs résiduels chez les pares capturées chaque mois, de septembre 1968 à novembre 1971. Ce tableau met en évidence la variabilité de la fréquence des œufs résiduels au cours de l'année, puisque la proportion des femelles pares possédant de tels œufs s'échelonne entre 0 et 17,6 %. Cela infirme donc les propos d'Haddow et Gillett (1958) qui admettent que la fréquence des œufs résiduels est constante chez les femelles pares, mais confirme les observations de Grjebine au Moyen-Congo (République populaire du Congo) et à Madagascar sur *Anopheles gambiae* et d'Hamon (*in* Hamon et coll., 1961 b) sur *An. gambiae* et *An. coustani*.

On peut raisonnablement penser que la fréquence des œufs résiduels est plus grande chez les femelles âgées que chez les jeunes, la présence d'œufs résiduels dans les ovaires étant due à un fonctionnement défectueux du système ovarien. Ce sont les femelles capturées au mois de février qui présentent la plus grande proportion de tractus génitaux possédant des œufs résiduels. Ainsi, 10 des 21 femelles capturées au filet en février 67, 69 et 70 présentaient de tels œufs, soit une proportion de 47,6 %. Or, au mois de février l'âge moyen des populations d'*A. simpsoni* est élevé. L'augmentation de l'âge, qui s'accompagne d'un vieillissement des organes, est donc bien un facteur favorisant l'apparition des œufs résiduels.

Leur recherche ne saurait être utilisée comme méthode pour évaluer la proportion des pares dans une population donnée, mais elle peut cependant rendre service en apportant la preuve d'une ponte précédente lorsqu'on en trouve dans des ovaires pour lesquels une autre méthode ne peut être appliquée.

1.1.4. Recherche des spermatozoïdes dans les spermathèques.

Cette méthode est simple, mais peu intéressante car il est rare de trouver dans la nature une femelle présentant une spermathèque vide (Buxton et Leeson, 1926).

Les spermathèques d'*A. simpsoni* sont revêtues, à l'extérieur, de cellules doublées d'une cuticule brune épaisse. Cette cuticule s'oppose à un examen *in situ* et il est préférable d'écraser les spermathèques, pour les vider de leur contenu et vérifier ainsi, plus facilement, la présence de spermatozoïdes. L'examen est plus aisé sur du matériel frais car les cellules mâles, mobiles, se remarquent aisément.

Deux spermathèques d'*A. simpsoni* sont reliées directement à l'atrium génital par un canal individuel. Le canal de la troisième ne débouche pas dans l'atrium, mais dans le canal d'une des deux autres spermathèques.

Nous avons examiné les spermathèques de plus de 700 femelles d'*A. simpsoni* capturées soit au repos dans la végétation, soit lorsqu'elles venaient se gorger de sang sur appât vivant. On a alors constaté que le pourcentage des femelles non fécondées atteignait son maximum à l'arrivée de la saison des pluies, c'est-à-dire au moment des premières éclosions (le taux maximum a été observé à la SEFI (département de la Lobaye) en mars 1966 ou 45,8 % des femelles capturées sur appât humain étaient vierges) et devenait pratiquement nul aux moments les plus secs, les éclosions se faisant très rares.

Toutes les femelles à spermathèques vides peuvent être considérées comme nullipares, car nous avons pu vérifier que chez de très vieilles femelles, les spermathèques contenaient toujours des spermatozoïdes.

Le taux de femelles non fécondées peut donc rendre quelques services en donnant une indication sur le nombre de femelles récemment écloses. Par contre, la fécondation ayant lieu au début de la vie de l'Insecte, il est évident qu'il ne peut donner qu'une appréciation du taux de nullipares très inférieure au taux réel puisqu'un certain nombre de nullipares sont déjà fécondées lorsqu'elles sont capturées.

Par l'emploi combiné d'autres méthodes, la dissection de 291 femelles capturées de février à août 1966 montrait que 80 d'entre elles étaient nullipares, mais fécondées, tandis que 57 autres étaient encore vierges, soit 19,9 % du total. Celles-ci ayant été capturées sur appât humain, venaient donc prendre leur premier repas de sang avant l'accouplement; ce fait confirme les observations en laboratoire qui avaient permis de constater que les femelles de cette espèce se gorgeaient facilement même si elles n'étaient pas fécondées.

TABLEAU I. — Fréquence des femelles possédant des œufs résiduels chez les pares capturées de septembre 1968 à novembre 1971.

Mois	Nombre de femelles avec œufs résiduels	Nombre de femelles pares examinées	% des femelles pares avec œufs résiduels
Septembre 1968	13	118	11,0 %
Octobre	2	73	2,7 %
Novembre	1	37	2,7 %
Décembre	3	57	5,2 %
Janvier 1969	4	37	10,8 %
Février	2	8	non significative
Mars	0	37	0 %
Avril	7	52	13,4 %
Mai	3	93	3,2 %
Juin	10	99	10,1 %
Juillet	–	–	–
Août	3	50	6,0 %
Septembre	1	9	non significative
Octobre	4	50	8,0 %
Novembre	4	23	17,3 %
Décembre	5	53	9,4 %
Janvier 1970	10	84	11,9 %
Février	2	5	non significative
Mars	0	0	–
Avril	2	5	non significative
Mai	4	36	11,1 %
Juin	3	32	9,3 %
Juillet	10	143	6,9 %
Août	5	85	5,8 %
Septembre	–	–	–
Octobre	3	63	4,7 %
Novembre	0	33	0,0 %
Décembre	4	27	14,8 %
Janvier 1971	0	0	–
Février	0	0	–
Mars	7	25	17,6 %
Avril	2	27	7,4 %
Mai	12	106	11,3 %
Juin	14	138	10,1 %
Juillet	37	392	9,4 %
Août	12	177	6,7 %
Septembre	0	6	non significative
Octobre	5	117	4,2 %
Novembre	2	63	3,1 %
Total	196	2 358	8,3 %

Lorsqu'il y a eu fécondation, nous avons observé que dans 1,3 % des cas (sur 298 dissections), une seule spermathèque était pleine, que dans 2,1 % des cas les trois spermathèques étaient remplies et que dans 96,6 % des cas, soit l'énorme majorité, deux spermathèques seulement étaient pleines, la spermathèque vide étant toujours celle dont le canal ne rejoint pas directement l'atrium, mais débouche dans le canal de l'une des deux autres spermathèques.

1.2. Coloration de l'estomac.

En effectuant des dissections de femelles d'*A. simpsoni*, nous nous sommes aperçus que certains estomacs apparaissaient entièrement colorés en vert, plus ou moins foncé, mais toujours translucide. Nos observations avaient toujours lieu à l'aide d'une loupe binoculaire et l'estomac était examiné par transparence à la lumière électrique fournie par une petite ampoule

alimentée par un courant de faible voltage (abondance de rayons jaunes). Afin de connaître la signification de cette coloration verte, nous avons examiné systématiquement 2 139 estomacs. 1 117 d'entre eux appartenaient à des femelles pares, ayant donc déjà pris un repas de sang; 192 de ceux-ci étaient verts, soit 17,1 % des estomacs des femelles pares. Si l'on ne considère que ceux des femelles pares ne contenant aucune trace de sang, la proportion d'estomacs verts est de 20,7 % (tabl. II).

Par contre, l'estomac des femelles nullipares ne présentait jamais de coloration verte. Celle-ci ne se rencontre donc que chez les femelles d'*A. simpsoni* ayant déjà pris un repas de sang, c'est-à-dire chez les femelles ayant pondu au moins une fois. Il en découle que toute femelle présentant un estomac vert et des ovaires n'ayant pas dépassé le stade II peut être considérée comme pare. La présence de femelles à estomac vert n'ayant pu mûrir une ponte peut être considérée comme négligeable.

Les femelles à estomac vert ne représentant qu'une fraction des femelles pares, l'utilisation de cette coloration ne peut servir que de méthode d'appoint pour l'établissement de la parité des femelles d'une population donnée. Cependant elle peut rendre service dans les cas où une autre technique ne peut être employée.

La coloration verte semble représenter le terme ultime de la dégradation du repas sanguin. Cette hypothèse repose sur le fait que, dans deux cas, quelques traces de sang digéré, noir, se trouvaient encore dans l'estomac vert.

1.3. Croissance des apodèmes squelettiques.

La plupart des méthodes d'évaluation de l'âge physiologique des moustiques sont donc basées sur les changements apparaissant dans l'appareil reproducteur de la femelle. Certains auteurs ont cependant cherché à utiliser des modifications affectant d'autres organes. Neville (1963) observa chez les Sauterelles un épaississement de la cuticule par déposition de lamelles, ce qui lui permit de déterminer l'âge d'un individu par l'examen du dépôt quotidien des couches de cuticule. Schlein (1967) montra qu'un processus semblable de croissance existe chez les adultes d'*Hippoboscidae* et d'autres Diptères, de Coléoptères et d'Hyménoptères. Il intéresse le squelette (épaississement) et les muscles et les apodèmes (croissance). L'examen des apodèmes internes du thorax de *Culex pipiens molestus* et *d'Aedes aegypti* permet de déterminer l'âge jusqu'à 10 ou 11 jours chez 85-90 % des moustiques de ces deux espèces (Schlein et Gratz, 1972).

Nous avons cherché à savoir si une telle croissance postmétamorphique affectait également les apodèmes squelettiques d'*A. simpsoni* et pouvait être utilisée, dans l'avenir, pour évaluer l'âge d'un individu. Nous avons pour cela monté les furcas 1 et les phragmes thoraciques 1 situés sur la partie antérieure du thorax et les furcas 2 et 3 et les phragmes thoraciques 2 de la partie postérieure. Les furcas 1, 2 et 3 sont les apodèmes des sternites 1, 2 et 3 et se situent à l'extrémité de la partie postérieure des basisternums correspondants. Les phragmes, lobes apodémaux en forme de plaque de l'antécosta des mésonotum, métanotum et du premier tergite abdominal, sont dus à l'invagination d'une pièce tergale. Le phragme thoracique 1, rudimentaire, est situé entre le pronotum et le mésonotum et sert de point d'attache aux muscles du cou. Le phragme thoracique 2 est placé entre le métanotum et le postnotum et prolonge en quelque sorte ce dernier dans sa partie inférieure. Il s'y attache les muscles longitudinaux indirects du vol.

Les apodèmes du prothorax, c'est-à-dire les furcas 1 et les phragmes thoraciques 1 atteignent leur aspect définitif au cours des 24 heures qui suivent l'éclosion et sont donc de peu d'intérêt au point de vue pratique, d'autant plus qu'il n'y a pas toujours grande différence entre l'aspect offert à l'éclosion et celui montré 24 h plus tard. L'extrémité libre des furcas 2 et 3 montre une croissance continue au cours des jours qui suivent la sortie de la nymphe, mais il est très difficile d'y distinguer clairement des couches correspondant à un temps donné. Seule, l'observation du phragme thoracique 2 semble apporter des renseignements valables. La figure 1 montre l'aspect, au contraste de phase, d'un tel phragme chez un adulte tué moins d'une heure après l'émergence de la nymphe. Le bord supérieur montre quelques fines ponctuations et quelques striations concentriques. Chez un moustique âgé de 24 heures

TABLEAU II. — Coloration de l'estomac chez les femelles pares d'*Aedes simpsoni*.

Nombre d'estomacs observés	2 139
Nombre d'estomacs appartenant à des femelles pares	1 117
% d'estomacs verts chez les femelles pares	17,1 %
Nombre d'estomacs verts chez les femelles pares	192
Nombre d'estomacs de femelles pares contenant du sang	267
% d'estomacs verts chez les femelles pares à estomac vide	20,7 %

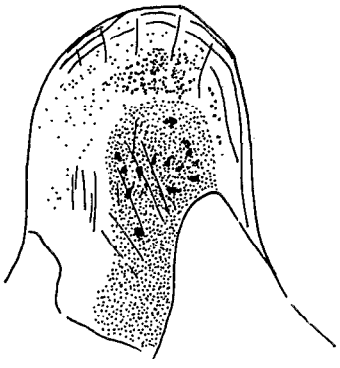

FIG. 1. — Phragme thoracique 2 d'un adulte de moins d'une heure

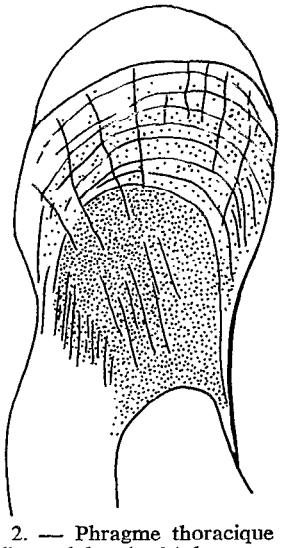

FIG. 2. — Phragme thoracique 2 d'un adulte de 24 heures.

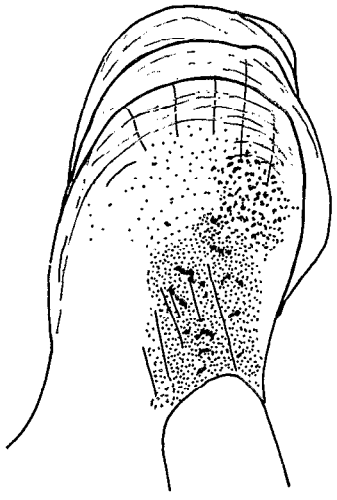

FIG. 3. — Phragme thoracique d'un adulte de 48 heures.

(fig. 2) apparaît une nouvelle couche de cuticule, transparente, en général peu ponctuée et striée. Chez un exemplaire de 48 heures (fig. 3), cette couche, qui apparaît maintenant striée, est surmontée d'une autre couche de cuticule. Nous n'avons pu distinguer nettement une nouvelle couche de cuticule chez les phragmes thoraciques 2 appartenant à des *Aedes* de 3 jours, mais dans ce dernier cas le nombre des observations a été réduit et il se peut qu'une nouvelle couche apparaisse nettement mieux chez d'autres exemplaires. Cette méthode est délicate et certains phragmes se prêtent mieux que d'autres à l'observation des différentes couches. La coloration des phragmes à la fuchsine acide et leur observation au microscope ordinaire ne nous a pas apporté plus de précision que l'observation au contraste de phase. Cette façon d'évaluer l'âge d'un moustique, avant d'être appliquée à une espèce donnée, doit être précédée d'une étude portant sur un grand nombre d'exemplaires d'âge connu.

En ce qui concerne *A. simpsoni*, elle peut permettre de distinguer les individus venant d'éclore de ceux âgés de 24 heures ou de plus de 24 heures, ce qui n'est pas sans intérêt, comme on le verra plus loin.

Cette méthode ne peut être utilisée qu'au laboratoire et par un personnel très compétent, le cœfficient personnel pour la détermination du nombre de couches pouvant être important.

1.4. **Conclusions.**

On peut estimer qu'à l'heure actuelle la seule méthode permettant de séparer de manière absolue les femelles pares et nullipares est l'examen de la forme des trachéoles des ovaires. La présence d'œufs résiduels et d'estomacs colorés en vert ne peut être utilisée qu'accessoirement, toutes les femelles pares ne présentant pas ces caractères.

Dans l'impossibilité de connaître le nombre exact de cycles gonotrophiques effectués par chaque femelle d'*A. simpsoni*, la méthode de Polovodova étant inapplicable chez cette espèce, on est donc dans l'obligation de se contenter de la distinction entre femelles pares et nullipares.

On verra plus loin que la méthode de Coz et de ses collaborateurs (1961) permet de déterminer, mais uniquement au niveau de la population, le nombre moyen de cycles gonotrophiques effectués par les femelles composant cette population.

Cette méthode nécessite la connaissance préalable du nombre de repas sanguin par cycle gonotrophique, ainsi que la durée du cycle et ses variations en fonction des facteurs intrinsèques et extrinsèques.

2. ÉTUDE DU CYCLE GONOTROPHIQUE.

La durée du cycle gonotrophique d'un vecteur détermine son degré de contact avec l'homme, et en conséquence sa capacité vectrice. C'est donc un facteur de première importance.

Le cycle gonotrophique des femelles d'*A. simpsoni* étant lié à l'absorption de sang, nous étudierons dans ce paragraphe :

— le repas sanguin, sans exposer les préférences trophiques de cette espèce dont on parlera seulement dans un prochain article;

— l'éventuelle possibilité pour les femelles d'effectuer un cycle gonotrophique sans prendre de repas sanguin (autogenèse);

— le développement ovarien succédant à ce repas sanguin ainsi que la durée des trois phases successives que comporte un cycle.

2.1. Le repas sanguin.

Les femelles et les mâles de Diptères Nématocères se nourrissent du nectar des fleurs. Cependant, cette seule nourriture ne permet pas aux femelles de certaines familles, dont les *Culicidae,* de conduire l'évolution des follicules jusqu'à l'œuf. A part quelques exceptions (cf. ci-après : autogenèse), elles se voient donc dans l'obligation de prendre, lors de chaque cycle ovarien, un ou plusieurs repas sanguins.

La prise de plusieurs repas de sang au cours d'un même cycle est importante, car elle allonge d'autant la durée séparant le premier repas de la ponte. Cette possibilité existe chez les moustiques. Par exemple, dans certaines parties d'Afrique, le premier cycle gonotrophique d'*Anopheles gambiae* diffère de ceux qui suivent en requérant deux repas pour la maturation de la première ponte. Ainsi, en Afrique de l'Ouest, en zone de savane humide, 42 % des femelles nullipares d'*An. gambiae* doivent prendre un second repas avant de pondre (Brengues et Coz, 1973).

Un bel exemple de dysharmonie gonotrophique est donné par *Anopheles caroni* Adam (Pajot, 1964) et *An. hamoni* Adam (Adam et Vattier, 1964; Adam, Vattier et Pajot, 1964). Chez ces moustiques, chaque repas de sang ne permet qu'une évolution restreinte des ovaires, limitée le plus souvent au passage au stade suivant. Deux stades pré-gravides ont pu être observés chez la première de ces espèces et trois chez la seconde.

Si, chez la plupart des moustiques, un seul repas permet l'évolution des follicules jusqu'à l'œuf, il faut encore que la quantité de sang ingéré soit suffisante. Il est donc important de savoir si les repas de sang sont fréquemment interrompus chez les femelles de Diptères hématophages dont on étudie le cycle gonotrophique.

Toutes les femelles que nous avons capturées sur appât ont été systématiquement disséquées. Elles étaient ensuite classées selon l'état de leur estomac (vide, gorgé de sang frais, contenant du sang en cours de digestion, montrant des traces d'un précédant repas) et leur stade ovarien.

Nous avons adopté, pour déterminer l'état du développement ovarien, la classification proposée par Gillies et coll. (1961, fig. 18, I) qui combine les propositions de Christophers (1911) et Macan (1950). Chez *A. simpsoni,* la distinction entre les deux derniers stades (IV et V) n'est pas toujours facile, contrairement aux Anophèles chez lesquels la présence ou l'absence de flotteurs constitue un caractère distinctif évident.

Le tableau III montre la composition des captures de femelles faites sur appât humain tout au long des années 1970 et 71, selon l'état de l'estomac et le stade ovarien. Afin d'en simplifier la présentation, nous avons groupé les stades II début, moyen et fin en un seul stade II.

L'examen de ce tableau amène aux réflexions suivantes :

FEMELLES AU STADE I.

La plupart (79,9 %) des femelles d'*A. simpsoni* viennent piquer avec des follicules sans vitellus apparent. Leur pourcentage étant significativement supérieur à celui des femelles nullipares dans ces récoltes, il apparaît clairement que si les femelles nullipares viennent piquer au stade I, tel qu'il est défini par Gillies et coll. (loc. cit.), il en est de même pour les femelles pares.

TABLEAU III. — Distribution des femelles capturées sur appât humain en 1970 et 1971 selon l'état de l'estomac et le stade ovarien.

	I	II	III	IV	V	Total
Estomac vide	1 079 60,9 %	22 1,2 %	4 0,2 %	13 0,8 %	35 2,0 %	1 153
Estomac récemment gorgé	270 15,2 %	35 2,0 %	8 0,4 %	0	0	313
Sang en cours de digestion	36 2,0 %	70 4,0 %	79 4,5 %	36 2,0 %	3 0,2 %	224
Traces d'un précédent repas	32 1,8 %	5 0,2 %	13 0,8 %	11 0,6 %	22 1,2 %	83
Total	1 417 79,9 %	132 7,4 %	104 5,9 %	60 3,4 %	60 3,4 %	1 773

Ce fait est confirmé par l'évaluation de l'âge physiologique des femelles venant piquer au stade I. *A. simpsoni* est donc en cela différent des Anophèles chez qui les ovaires des femelles pares, à jeun, sont au stade I-II ou II. Ainsi, les femelles pares d'*An. gambiae* A et *An. funestus* à jeun présentent en Afrique de l'Ouest des ovaires au stade II moyen-II âgé (Brengues et Coz, 1973). Chez *A. simpsoni*, l'apparition nette de vitellus autour du noyau de l'oocyte situé immédiatement au-dessus de l'oocyte en cours de maturation ne se produira pas au cours de celle-ci, mais après la ponte et un nouveau repas de sang.

La majorité de ces femelles (60,9 % au total des femelles capturées) viennent piquer, l'estomac vide et l'ovaire au repos (stade I).

Un petit nombre de femelles (32) avaient probablement pondu peu de temps avant leur capture, puisqu'elles étaient pares et que leur estomac contenait encore des traces du repas sanguin précédent. L'intervalle qui sépare la ponte du repas suivant peut donc être relativement court.

306 femelles ont eu le temps de prendre du sang avant d'être capturées. La dissection de leur estomac montre que bon nombre de ces repas ont été interrompus, la quantité de sang ingéré étant souvent minime. Toutes les femelles capturées étaient immédiatement mises au froid (dans une boîte isotherme contenant de la glace) afin de ralentir l'évolution des ovaires et la digestion du repas sanguin; cependant, 36 estomacs gorgés montraient déjà un début de digestion.

FEMELLES AU STADE II.

7,4 % (132) seulement des femelles capturées sur appât sont au stade II; 44 d'entre elles présentent des follicules au stade II début, 31 des follicules au stade II moyen et 57 des follicules au stade II âgé. Celles qui ont un estomac vide, ou récemment gorgé, ou ne contenant que des traces d'un repas précédent sont :

— soit des femelles venant piquer après la ponte ou pour la première fois avec des follicules exceptionnellement évolués. 6 de ces femelles montrent en effet des ovaires dont certains follicules sont au stade I et d'autres au stade II début, c'est-à-dire ayant déjà commencé à évoluer,

— soit des femelles venant prendre un second repas de sang, le premier ayant été insuffisant pour amener la maturité des follicules au-delà du stade II.

Les femelles présentant un repas de sang en cours de digestion sont :

— soit des femelles effectuant normalement leur cycle gonotrophique, mais qui, au lieu de rester au repos dans la végétation, sont venues sur les captureurs comme cela se produit quelquefois, par hasard ou pour une cause indéterminée;

— soit des femelles dont les ovarioles ont atteint le stade II corrélativement avec le début de la digestion, au cours des heures qui ont suivi leur capture. En effet, 17 des 22 femelles qui présentent des follicules au stade II début ou II moyen ont été prises au cours de la matinée et ont séjourné plus de 7 heures en boîte à glace; durant ce temps les follicules ont commencé à mûrir, la température n'étant pas toujours suffisamment basse pour stopper complètement leur évolution.

FEMELLES AU STADE III ET IV.

Les femelles qui viennent piquer, l'estomac vide ou avec seulement des traces d'un repas précédent et des follicules au stade III ou IV peuvent être considérées comme des femelles venant prendre un nouveau repas de sang nécessaire à la maturation de leurs follicules jusqu'au stade V.

La capture sur appât de femelles présentant des follicules au stade III ou IV et un repas sanguin en cours de digestion est plus surprenante. Nous avons pu constater que l'estomac de ces femelles contenait en général un volume de sang normal. On peut donc penser qu'il ne s'agit pas de femelles cherchant à prendre un autre repas de sang. Nous avons probablement affaire là à des femelles à cycle gonotrophique tout à fait normal récoltées par hasard ou attirées de façon aberrante par les captureurs et n'ayant pas besoin de prendre un repas sanguin. Nous sommes dans un cas comparable à celui des mâles d'*A. simpsoni* pris également par les captureurs sur eux-mêmes, au cours des mêmes récoltes, en nombre supérieur, d'ailleurs, à celui des femelles en cours de digestion. Le cas de ces dernières n'est d'ailleurs pas exceptionnel puisque chez certaines espèces d'Anophèles une petite proportion de femelles sont également trouvées en train de piquer, dans la nature, avec des œufs partiellement ou pleinement développés (Senior-White, 1953). Ceci est également confirmé par Hamon (1963 a) qui signale que chez certaines espèces, comme *An. gambiae* et *An. pharoensis*, il n'est pas rare que des femelles gravides viennent se gorger. Chez *A. aegypti*, un tiers des femelles sauvages, prises alors qu'elles étaient en train de piquer, peuvent être gravides (Mac Donald, 1956).

FEMELLES AU STADE V.

Il est probable que pour un bon nombre des femelles au stade V, nous nous trouvons dans un cas analogue au précédent : elles ont été récoltées sur des captureurs, mais elles n'ont pas été attirées, semble-t-il, par la nécessité immédiate de prendre un repas de sang.

L'étude du tableau que nous venons d'effectuer montre qu'au total le nombre de femelles d'*A. simpsoni* ayant besoin de plus d'un repas de sang pour effectuer un cycle gonotrophique est faible. Bien qu'il ne soit

pas possible de l'évaluer exactement, nous considérons, en fonction des données ci-dessus, qu'il est égal à environ 4 % du total des femelles capturées sur appât humain. Le taux de femelles ayant pris plusieurs repas sanguins pour effectuer un cycle gonotrophique semble donc, en République Centrafricaine, assez minime. La majorité des femelles d'*A. simpsoni* présente donc le phénomène caractéristique appelé par Swellengrebel en 1929 « concordance gonotrophique », c'est-à-dire que la prise d'un repas complet de sang est nécessaire et suffisante pour assurer le plein développement des œufs et la ponte.

Si, comme on l'a vu, les femelles gorgées récoltées par les captureurs sur eux-mêmes montraient quelquefois un estomac contenant un peu de sang, conséquence d'un repas interrompu, les dissections des femelles gorgées capturées au repos dans la nature montraient toujours un estomac bien rempli. Les repas pris dans la nature sont donc très rarement interrompus. Cela confirme d'ailleurs les observations faites en laboratoire. Nous avons pu constater sur nous-mêmes que les femelles d'*A. simpsoni* étaient peu sensibles au mouvement du support sur lequel elles se gorgaient et qu'il fallait vraiment les toucher avec le doigt ou les coiffer d'un tube de verre pour qu'elles s'en aillent. Nous avons également mis dans des cages des cobayes absolument libres de tous leurs mouvements. On a pu voir que les femelles se nourrissaient tout aussi bien sur ces animaux sans entraves que sur les cobayes présentés habituellement avec les pattes immobilisées. La salive des femelles d'*A. simpsoni* est de façon générale peu irritante et lorsqu'un peu de prurit apparaît, il ne se manifeste qu'après de nombreuses piqûres et un certain temps. Les repas interrompus semblent donc rares dans les conditions naturelles.

2.2. **Autogenèse.**

La première ligne du tableau III nous montre que quelques femelles d'*A. simpsoni* présentaient des follicules au stade II, III ou VI, alors que leur estomac ne contenait aucune trace de sang. Ce phénomène a également été observé chez quelques femelles capturées lorsqu'elles étaient au repos dans la nature. On a peut-être affaire, comme nous l'avons vu, à des femelles n'ayant pu mener à bien la maturation de leurs œufs à la suite d'un repas insuffisant. Il se pourrait également qu'il s'agisse de femelles ayant mûri leurs follicules en l'absence de repas sanguin, c'est-à-dire capables d'autogenèse (maturation de la première ponte d'œufs fertiles en l'absence de repas sanguin — Roubaud, 1929 —), ou du moins d'un début d'autogenèse si le premier cycle de ces femelles peut s'effectuer en partie sans repas de sang.

Nous avons élevé plusieurs milliers de femelles d'*A. simpsoni* obtenues à partir de larves très bien nourries (les femelles autogènes utilisent pour la maturation de leur première ponte les réserves accumulées au cours de leur vie larvaire). Aucune de ces femelles n'a montré un développement ovarien en l'absence de repas sanguin et toutes celles qui ont été disséquées ne présentaient que des follicules au stade I. Les larves d'*A. simpsoni* (Pajot, 1976) n'ont pas en général une nourriture très abondante dans leurs gîtes habituels. L'apport d'une alimentation abondante et riche ne semble pas apparemment modifier la physiologie de la croissance des follicules ovariens. Comme les femelles de nos élevages n'avaient pas copulé, de nombreux essais de fécondation artificielle n'ayant donné aucun résultat, nous en avons lâché dans la nature, qui provenaient de larves abondamment nourries. Récupérées quelques jours plus tard, la dissection montrait qu'elles étaient fécondées et que toutes celles qui n'avaient pas encore pris de repas de sang présentaient des follicules toujours au stade I.

Rien ne permet par conséquent de penser que le phénomène d'autogenèse existe chez *A. simpsoni*. On peut donc estimer que la grande majorité des femelles de cette espèce présentent une concordance gonotrophique absolue : un repas sanguin, et un seul, est nécessaire à l'accomplissement de chaque cycle gonotrophique.

Nous pouvons donc conclure à la validité de la méthode d'échantillonnage par capture sur appât humain, puisqu'elle permet en toutes saisons de rencontrer les femelles d'*A. simpsoni* anthropophiles, lors de chaque cycle gonotrophique.

2.3. **Durée du cycle gonotrophique.**

Dans la grande majorité des cas, les femelles d'*A. simpsoni* présentent donc une concordance gonotrophique absolue telle qu'elle a été définie par Swellengrebel (1929). Il sera donc possible, dans la suite de cet exposé, d'utiliser la classification de Beklemishev (1940) qui divise chaque cycle gonotrophique en trois phases successives :

Première phase : période qui s'écoule entre la ponte et le repas sanguin suivant. Chez la femelle nullipare, elle est remplacée par la période allant de l'éclosion imaginale au premier repas sanguin.

Deuxième phase : correspond à la digestion sanguine et à la maturation des follicules jusqu'au stade V, c'est-à-dire jusqu'à ce qu'ils soient prêts à être pondus.

Troisième phase : période pendant laquelle la femelle recherche un ou plusieurs lieux de ponte correspondant aux exigences préimaginales de l'espèce et se libère de ses œufs.

2.3.1. Première phase de Beklemishev.

Nous avons observé des femelles d'*A. simpsoni* (capturées dans la nature) se gorgeant de sang sur un cobaye au cours des premières heures suivant la dernière ponte.

D'autre part, certaines femelles capturées dans la nature en train de piquer, montraient à la dissection des ovarioles dont la portion terminale était en forme de sac allongé. Or, on observe chez des femelles ayant pondu en laboratoire que les ovarioles restaient sacciformes 24 heures au maximum et reprenaient un aspect normal au cours des 24 heures suivantes.

Enfin, chez six femelles pares dont les ovarioles étaient au stade I, on a trouvé à la dissection un œuf encore engagé dans l'oviducte commun, et même, par deux fois, à moitié expulsé. Il semble donc que quelques femelles prennent un repas de sang avant d'avoir achevé leur ponte.

Ces faits montrent qu'*A. simpsoni* est capable de prendre son repas non seulement au cours des 24 heures qui suivent la ponte, mais même dans l'heure qui suit, et, peut-être pour quelques individus, avant la fin de celle-ci.

Nous avons constaté que les femelles d'*A. simpsoni* ne prenaient aucun repas de sang durant les 24 heures qui suivaient leur éclosion, dans les élevages (t = 21-25 °C, HR = 80-90 %). Par contre, elles piquent volontiers dans les heures qui suivent cette période générale de repos. Ces observations correspondent donc à celles de Hartberg et Gerberg (1972) qui signalent également que les femelles d'*A. simpsoni* acceptent le premier repas de sang, de 24 à 28 heures après l'éclosion, en élevage (t = 26,5 °C + ou — I, HR = 80 %).

En conclusion, les femelles pares d'*A. simpsoni* peuvent prendre leur repas de sang dans les heures qui suivent la ponte et les femelles nullipares dans les heures qui suivent la période de repos juvénile de 24 heures.

Nous pouvions donc raisonnablement penser que la première phase de Beklemishev est habituellement très courte. Nous nous sommes cependant demandés si cela était vrai au niveau de la population, c'est-à-dire si elle était brève pour la majorité des individus des populations d'*A. simpsoni* des bananeraies de la forêt de Botambi.

Les dissections des femelles pares d'*A. simpsoni* capturées sur appât humain montraient, en effet, que la majorité des ovarioles examinés n'avaient ni portion terminale en forme de sac allongé, ni dilatation sacciforme en cours de rétraction. La plupart des femelles pares qui venaient piquer avaient donc pondu plus de 48 heures auparavant.

Afin de déterminer la durée moyenne réelle de la première phase de Beklemishev chez les femelles de la forêt de Botambi, nous avons employé la méthode suivante :

Bien que les difficultés rencontrées pour obtenir un grand nombre d'adultes d'*A. simpsoni* en élevage soient nombreuses, 780 mâles et 804 femelles de cette espèce, âgés de 24 heures et à jeun, furent lâchés dans une des bananeraies de la forêt de Botambi immédiatement après avoir été colorés soit en rouge, soit en vert, au moyen d'une poudre micronisée fluorescente aux rayons U.V. La bananeraie choisie était tout à fait représentative des bananeraies de la forêt de Botambi et possédait une végétation basse assez abondante, pouvant facilement servir d'abri aux imagos d'*A. simpsoni*. Nous lâchions en même temps mâles et femelles afin qu'elles puissent facilement être fécondées, ce qui n'avait pu se produire auparavant, *A. simpsoni* ne s'accouplant pas en cage. De nombreuses captures avaient eu lieu dans cette plantation : de ce fait, le nombre de mâles y était réduit jusqu'au moment où ont été lâchés les mâles colorés.

Des captures au filet permirent de récupérer certaines de ces femelles marquées 4, 7, 8, 11, 12, 13, 16, 17, 18 jours après leur lâcher dans la nature. La dissection des 39 femelles récoltées 4 jours après leur libération dans la bananeraie montrait que seulement 21 avaient pris un repas de sang, soit 53,8 % d'entre elles. 97,2 % étaient fécondées.

L'examen des 21 femelles récoltées 7 jours après montrait que toutes étaient fécondées et que 19 avaient pris un repas de sang, soit 90,4 % d'entre elles.

Après huit jours, toutes les femelles recapturées s'étaient gorgées.

Ces femelles colorées, ayant été capturées sur toute la surface de la bananeraie et dans tous les lieux de repos habituels, semblent assez représentatives de l'ensemble des femelles lâchées. Il apparaît donc qu'il faille 8 jours pour que toutes les femelles lâchées aient pris un repas de sang et 4 jours pour que la première moitié d'entre elles se soient nourries. Ces femelles ayant 24 heures (période de repos obligatoire pendant laquelle la femelle néonate ne prend pas de repas de sang) au moment de leur libération sur le terrain, ce n'est donc que 5 et 9 jours après leur naissance que se sont gorgées respectivement la moitié et la totalité d'entre elles.

Ceci concerne le premier repas des femelles d'*A. simpsoni*. On peut se demander s'il en est de même pour les femelles pares. Nous avons lâché dans la nature 898 mâles et 987 femelles, complètement gorgées, dans l'heure qui a suivi la prise de leur repas de sang. Nous avons récolté 18 d'entre elles dans les heures qui suivaient la ponte consécutive à ce premier repas de sang et 1, 2 et 4 jours après. On a constaté que seulement trois de ces femelles avaient pris un repas de sang. En

particulier, les 7 femelles capturées 4 jours après la ponte présentaient toutes un estomac vide. Il n'est donc pas étonnant, comme on l'a vu précédemment, que la plupart des femelles pares sauvages qui viennent piquer présentent des ovarioles témoignant qu'elles avaient pondu plus de 48 heures auparavant, et cela toute l'année. Il semble donc que la situation chez les femelles pares est comparable à celle observée chez les nullipares. Nous considérerons, en conséquence, que la durée de la première phase de Beklemishev chez la femelle de *simpsoni* est indépendante de son âge physiologique et que le temps mis par toutes les femelles pares d'une population pour prendre un repas de sang après la ponte est comparable à celui pris par les nullipares, après la période juvénile de 24 heures.

Les expérimentations ayant été effectuées à l'aide de femelles colorées provenant d'élevages, on peut se demander si ce fait n'a pas affecté leur comportement et leur aptitude à trouver un repas de sang dans la nature. Nous ne le pensons pas. Nous avons vu que de nombreuses femelles sauvages capturées dans la nature ne prenaient leur repas qu'au-delà de 48 heures après la ponte. Quant aux femelles provenant des élevages, elles sont très agressives et se nourrissent sans difficultés aussitôt passée la période juvénile, aussi bien sur homme que sur cobaye. Provenant de larves ayant reçu une nourriture abondante et riche, elles sont de grande taille et les expériences effectuées avec elle dans la nature montrent que leur longévité est grande et leur aptitude à se déplacer, bonne. Il ne semble donc pas que leur agressivité soit sur le terrain inférieure à celle des femelles sauvages.

Les phases actives de la vie des femelles de moustiques (repas de sang, oviposition, dispersion), sont entrecoupées de périodes de repos dont la durée couvre la plus grande partie de la vie de ces adultes. La connaissance précise des lieux de repos apparaît alors d'un grand intérêt, car elle permet la capture de femelles accomplissant leur cycle gonotrophique. Leur étude, si l'échantillonnage est valable, permet alors de reconstituer leur comportement durant cette période et d'apprécier la durée des diverses phases du développement ovarien.

Nous montrerons, dans un prochain article, que nous avons pu avoir une bonne connaissance des lieux de repos des femelles d'*A. simpsoni* et que nous avons pu y capturer un grand nombre d'entre elles. Leur examen montre qu'on les y trouvait à tous les stades de leur cycle gonotrophique : à jeun, gorgées, semi-gravides et gravides avec des follicules ovariens au stade I, II, III, IV ou V. Si la durée de la première phase de Beklemishev, chez une femelle de moustique, est d'un jour et que celle des deux autres phases est, au total, de 5 jours, il est évident que les récoltes permettront d'obtenir bien plus de femelles gorgées, semi-gravides ou gravides, que de femelles à jeun. Si la durée de cette première phase est supérieure à 24 heures, les chances d'obtenir des femelles à jeun s'accroissent alors en fonction de l'augmentation de cette durée. On verra plus loin que la longueur totale des deux dernières phases de Beklemishev peut être évaluée à cinq jours chez *A. simpsoni.*

La dissection de 2 228 femelles récoltées dans leurs lieux de repos montre que 1 530 d'entre elles sont à jeun, avec des follicules au stade I et quelquefois II d, soit 68,6 % du total, alors que seulement 698 sont gorgées ou gravides. Les femelles à jeun, avec les ovaires au repos, en attente d'un repas, sont donc nettement majoritaires. Cela signifie donc que la durée de la première phase, dans la nature, est longue, nettement supérieure à 24 heures. 66,5 % de ces femelles en attente étaient pares. Ce phénomène concerne donc pares et nullipares. Il paraît peu probable que ces données soient faussées par l'absence, dans notre échantillonnage, de nombreuses femelles gorgées ou gravides, car toutes les études montrent que ces femelles s'éloignent peu des gîtes larvaires; d'autre part, ces récoltes ont été effectuées en de multiples endroits, sur une période de trois ans environ.

Il semble donc que l'étude des femelles d'*A. simpsoni* prises au repos dans la nature, confirme ce que les précédentes recherches avaient montré, à savoir que la durée de la première phase de Beklemishev est longue dans la nature, nettement supérieure, en moyenne, à 24 heures, et qu'il en est de même pour la période séparant la phase de repos postnatal du premier repas de sang, chez les nullipares.

Il est évident qu'une faible densité des sources de nourriture habituelles dans le milieu que fréquentent les femelles d'*A. simpsoni* expliquerait le fait que bon nombre d'entre elles ne peuvent se gorger rapidement. Nous montrerons dans un prochain article que les femelles d'*A. simpsoni* de la forêt de Botambi piquent surtout des Rongeurs. Malheureusement, nous n'avons pas de données précises sur la densité de ces animaux dans les bananeraies et leur éthologie. Il n'est donc pas possible, dans l'état des connaissances actuelles, de pouvoir mesurer leur importance comme hôtes pour les femelles d'*A. simpsoni.*

En ce qui concerne l'homme, qui constitue également une part importante des repas des femelles de cette espèce, on a pu calculer, connaissant le nombre total de femelles d'*A. simpsoni* par hectare, la fréquence des repas de sang et la proportion des repas effectués sur homme, que de 19 à 29 repas de sang étaient pris quotidiennement dans un hectare de bananeraies, en fin de saison des pluies. Si on estime que les cultivateurs se font autant piquer que les captureurs (environ 55 piqûres par homme et par jour à cette époque), on voit qu'un seul d'entre eux a suffi à alimenter la totalité des

femelles qui se sont nourries, par jour, sur homme. En estimant que ces travailleurs se font moitié moins piquer que les captureurs (ils ne sont pas assis, se déplacent, ne restent pas toute la journée dans la bananeraie) deux d'entre eux ont suffi pour alimenter les femelles qui se sont nourries sur l'homme. Or, ayant passé des journées entières dans ces plantations, nous avons pu constater couramment que leur fréquentation est faible et qu'il y a rarement en permanence plus de deux travailleurs par hectare. Seule la route qui longe ces bananeraies voit de nombreux passages, mais les femelles d'*A. simpsoni* qui viennent y piquer sont en très petit nombre (Pajot, sous presse).

Les femelles d'*A. simpsoni* se déplaçant peu et prenant essentiellement leur repas dans les bananeraies qu'elles occupent ou à la lisière de la forêt, il se peut que la faible densité des cultivateurs œuvrant sur ces plantations soit un facteur limitant le nombre de repas pris sur homme.

La longue durée de la première phase de Beklemishev, chez de nombreuses femelles d'une population d'*A. simpsoni*, est un phénomène important puisqu'en allongeant la durée du cycle gonotrophique, elle diminue le nombre de repas que peut prendre ce vecteur au cours de sa vie et donc les occasions de « contact » avec un porteur de virus.

2.3.2. Deuxième phase de Beklemishev.

Nous avons déterminé la seconde phase de Beklemishev en utilisant :

— des femelles capturées dans la nature, donc fécondées, nourries en laboratoire sur homme et sur cobaye et sacrifiées et disséquées 1, 2, 3, ...6 jours après le repas de sang;

— des femelles élevées en laboratoire et lâchées dans une bananeraie dans l'heure suivant la prise d'un repas de sang sur cobaye ou sur homme; elles avaient été colorées à l'aide d'une poudre fluorescente aux rayons U.V. Des captures au filet permirent de récupérer quelques unes de ces femelles 1, 2, 3, ...9 jours après leur libération. A la suite de leur dissection, on a pu évaluer la durée de la digestion sanguine et celle du développement des ovaires dans les conditions écologiques de la bananeraie. 987 femelles gorgées furent ainsi lâchées en 6 séances pour l'étude des phases 2 et 3 de Beklemishev et 106 furent récupérées.

Nous avons constaté que la durée moyenne de la digestion, comme celle de la maturation des follicules, étaient de 3 jours dans les conditions de température et d'humidité habituelles en saison des pluies. 32 femelles sur 35 (91,4 %) présentaient des follicules au stade II au bout de 24 heures dont 24 au stade IIm. 32 estomacs renfermaient un sang nettement brun-rouge. 48 heures après le repas, les femelles sont au stade III. L'évolution des follicules s'accélère ensuite puisqu'ils atteignent le stade V au cours des 24 heures suivantes.

33 femelles sur 35 (94,2 %) n'étaient pas fécondées au bout de 24 heures, mais toutes l'étaient au bout de 48 heures. Les femelles fraîchement gorgées sont lourdes. Leur abdomen est distendu et bien que nous n'ayons pu le vérifier avec précision, il semble que le poids de sang ingéré soit au moins égal à celui de la femelle à jeun. Les capacités de vol et donc d'accouplement sont alors réduites tant qu'une partie du sang n'a pas été digérée, ce qui explique le petit nombre de femelles fécondées au cours des premières 24 heures.

Les données sur la maturation des follicules ainsi recueillies, chez des femelles ayant digéré dans la nature, recoupent tout à fait celles que nous avons établies lors de la dissection de femelles sauvages, conservées en laboratoire après le repas de sang dans des conditions de température et d'humidité proches de celles des bananeraies.

Les femelles lâchées après coloration étaient toutes nullipares, puisqu'elles venaient de prendre leur premier repas de sang et n'étaient pas encore fécondées. Nous avons voulu vérifier si la durée de la seconde phase de Beklemishev était la même chez les femelles nullipares et pares; en effet, une différence peut apparaître chez les Diptères comme l'a observé Le Berre (1966) chez *Simulium damnosum*. Chez les femelles pares de cette espèce, le développement folliculaire, contrairement aux femelles nullipares, ne débute qu'avec un certain retard (18 à 24 heures après le repas sanguin).

Nous avons pu récupérer 16 femelles que nous avions lâchées dans la nature et qui avaient effectué leur premier cycle gonotrophique : nous les avons libérées gorgées, et lorsque nous les avons reprises, elles avaient pondu. Nous avons élevé ces femelles et les avons disséquées 1, 2, 3 jours après un nouveau repas de sang. Nous avons vu que la durée totale de la seconde phase de Beklemishev était de 3 jours chez ces femelles pares, comme chez les nullipares. La durée des différents stades folliculaires est identique dans les deux catégories. Cette expérience confirme ce qui avait déjà été observé chez des femelles sauvages nourries en laboratoire dont on ignorait l'âge physiologique, mais dont certaines étaient inévitablement des pares et les autres des nullipares.

2.3.3. Troisième phase de Beklemishev.

Afin d'évaluer la durée de cette troisième phase de Beklemishev, nous avons lâché dans la nature 213 femelles marquées et gorgées. Quatre jours après, soit 24 heures après la maturation des œufs, nous avons constaté à la dissection que seules 13 femelles sur 32 (soit 40,6 %) récupérées avaient pondu la totalité de leurs œufs. Par contre, toutes les femelles capturées au

bout de 5 jours n'en possédaient plus aucun. Une seconde journée après la maturation des follicules apparaît donc nécessaire pour que toutes les femelles d*A. simpsoni* ayant débuté leur cycle au même moment aient pondu la totalité de leurs œufs.

Les femelles d'*A. simpsoni* ne pondent pas la totalité de leurs œufs en une fois. On a constaté chez des femelles en captivité, placées dans des cages individuelles, qu'une première ponte se produisait au cours de la quatrième journée qui suit le repas sanguin et que les œufs restants étaient pondus au cours de la cinquième journée. Nous nous sommes alors demandés si, dans l'exemple précédent, les femelles n'avaient pas interrompu leur première ponte du fait qu'elles avaient un seul lieu d'oviposition à leur disposition. Aussi, nous avons isolé les femelles dans des cages plus grandes contenant plusieurs pondoirs. Nous avons constaté que dans ce cas également une partie des œufs était déposée au cours du quatrième jour et le reste le lendemain.

En est-il de même dans la nature ? Alors que les femelles colorées lâchées, gorgées, dans la végétation possédaient en moyenne 96,8 (3390/35) follicules en cours d'évolution, on ne comptait plus que 69,3 (1248/18) œufs en moyenne, chez les femelles gravides récupérées et sacrifiées 4 jours après le repas de sang. Une partie des œufs avait donc déjà été éliminée. Une excellente preuve en est d'ailleurs apportée par l'observation des ovaires de ces dernières qui présentent, entre les œufs n'ayant pas encore été éliminés, de nombreux follicules au stade I de taille normale qui sont les seconds follicules, qui surmontaient les œufs déjà pondus et ont évolué à la suite de leur évacuation (présence d'un sac ouvert).

La figure 4 et le tableau IV représentent la fréquence du nombre d'œufs trouvés chez des femelles gravides, capturées alors qu'elles étaient au repos dans la végétation des bananeraies de la forêt de Botambi.

L'examen de ces données montre que les femelles contenant de 70 à 80 œufs sont les plus nombreuses, ensuite celles qui contiennent de 50 à 60 œufs. Nous pouvons constater que la moitié des femelles gravides au repos possèdent moins de 70 œufs.

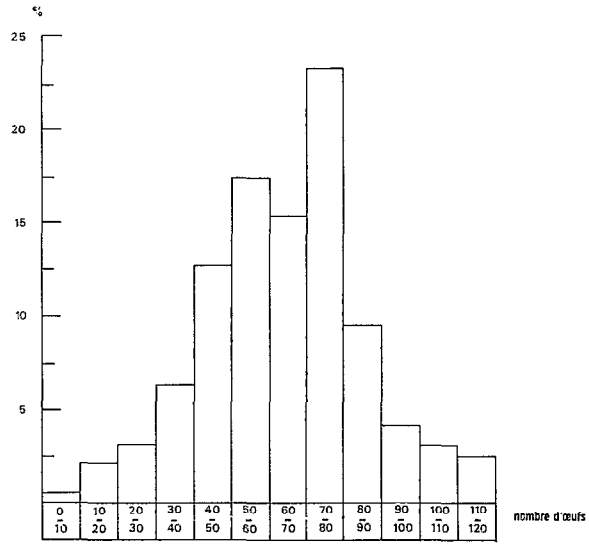

FIG. 4. - Fréquence du nombre d'œufs chez les ♀ ♀ gravides.

2.3.4. CONCLUSIONS. DURÉE TOTALE DU CYCLE.

A partir des observations présentées ci-dessus, on peut admettre :

— que la durée de la première phase de Beklemishev chez les femelles pares (intervalle entre la ponte et le repas sanguin suivant) est aussi variable que le temps mis par les nullipares (âgées de plus de 24 heures) pour trouver un repas de sang. Celui-ci peut-être inférieur à une heure et peut atteindre huit jours;

— que la durée de la deuxième phase (développement folliculaire) est de trois jours, dans les conditions de température et d'humidité relative qui règnent habituellement dans les bananeraies en saison des pluies;

— que la durée de la troisième phase, c'est-à-dire l'intervalle entre l'état de maturation des œufs et leur libération (exception faite des œufs résiduels) est inférieure à 48 heures. Par mesure de prudence, et afin de faciliter les calculs, c'est cette durée que nous adopterons.

TABLEAU IV. — Distribution des femelles gravides trouvées au repos dans la nature selon le nombre d'œufs qu'elles contenaient.

Classes	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	100-110	110-120
Nombre femelles observées	1	4	6	12	24	33	29	44	18	8	6	5
% par rapport au total	0,5 %	2,1 %	3,1 %	0,3 %	12,7 %	17,4 %	15,3 %	23,2 %	9,5 %	4,2 %	3,1 %	2,6 %

Comme il faut quatre jours pour que la moitié environ des femelles d'une population aient pris leur repas de sang, et huit jours pour qu'elles soient toutes gorgées, nous estimons que la durée moyenne de la première phase peut être raisonnablement évaluée à quatre jours. Dans ce cas, la durée globale du cycle gonotrophique est de neuf jours (4 + 3 + 2).

Elle est donc nettement plus importante que celle d'*A. aegypti* : 2,5 à 3,5 jours à Bangkok, en Thaïlande (Pant et Yasuno, 1973), 4 jours en moyenne à Dar-es Salaam, Tanzanie (McClelland et Conway, 1971) et supérieure à celle du cycle d'*A. africanus* en République Centrafricaine, d'un peu plus de 7 jours (Germain, Hervé et Geoffroy, 1974).

A. simpsoni présente donc un cycle gonotrophique long. Cette longueur apparaît inhabituelle pour une espèce tropicale, mais les études portant sur la longueur du cycle gonotrophique obtenue en milieu naturel demeurent relativement peu nombreuses ou concernent des espèces qui, comme *Anopheles gambiae* A, par exemple, sont en contact étroit avec la présence de l'homme. Il semble que l'étude d'espèces beaucoup plus liées au milieu forestier devrait permettre d'en rencontrer d'autres à cycle long; la récente mise en évidence d'un cycle long chez *A. africanus* est déjà une donnée favorable à cette hypothèse.

3. FÉCONDITÉ DES FEMELLES.

La fécondité des femelles et ses variations peuvent jouer un rôle important dans la dynamique des populations d'un espèce vectrice, dont la connaissance est primordiale pour évaluer le rôle d'un vecteur donné dans la transmission d'une maladie. La fécondité des femelles d'*A. simpsoni* et ses variations en fonction de quelques facteurs (âge de la femelle, taille, quantité de sang ingéré) a donc fait l'objet d'une étude.

3.1. **Fécondité en fonction de l'âge.**

Chez tous les moustiques, le nombre d'œufs pondus décroît au fur et à mesure des cycles gonotrophiques. Ce déclin de la fécondité, parallèle au vieillissement physiologique, s'explique par le fait qu'avec l'âge la proportion des ovarioles qui produisent des œufs normaux diminue, tandis que celle des ovarioles qui donnent des follicules dégénérés augmente. Putnam et Shannon (1934) estiment que chaque ponte d'*A. aegypti* contient 15 % d'œufs en moins que la précédente.

Etant donné qu'il est impossible d'établir si une femelle gravide est pare ou nullipare, nous avons dénombré les follicules alors qu'ils étaient encore au stade I, c'est-à-dire au début de leur développement. Nous isolions les deux ovaires de chaque femelle capturée. L'un des ovaires servait à établir si la femelle était pare ou nullipare et l'autre était dilacéré afin de pouvoir compter sans erreur tous les follicules. Le nombre de follicules au stade I est toujours supérieur au nombre d'œufs pondus à l'issue du cycle gonotrophique correspondant car quelques follicules dégénèrent au lieu de se développer comme les autres. Il suit cependant, chez une même femelle, une évolution quantitative parallèle. Notre méthode, si elle n'a pas de valeur absolue, permet cependant de faire des comparaisons valables.

Le tableau V montre que le nombre moyen de follicules par ovaire est plus élevé chez les femelles nullipares que chez les pares (la différence est hautement significative, l'écart-réduit étant égal à 3,4); il en est de même pour le nombre minimum de follicules observés chez un ovaire. La fécondité des femelles d'*A. simpsoni* s'abaisse donc avec l'âge, ce qui semble, on l'a vu, une règle générale chez les moustiques. Le nombre moyen de follicules par ovaire trouvé chez les pares (comprenant des femelles de tous âges) n'est cependant pas tellement éloigné de celui trouvé chez les nullipares, ce qui suggère que la diminution de fécondité reste discrète. Ceci est confirmé par les faits suivants : chez une femelle très âgée, ayant vécu 71 jours en insectarium, nous avons trouvé 68 œufs fraîchement évolués. Sa fécondité est donc élevée. Il doit en être de même pour les femelles dans la nature. Chez une femelle colorée, capturée au bout de 31 jours, nous avons encore trouvé 45 follicules par ovaire.

TABLEAU V. — Nombre de follicules au stade I chez les ovaires des femelles d'*Aedes simpsoni* en fonction de l'âge physiologique.

	Nulli-pares	Pares	Total
Nombre d'ovaires examinés	187	364	551
Nombre de follicules (stade I) observés au total	7 192	12 673	19 865
Nombre moyen de follicules par ovaire	38,4	34,8	36,0
Nombre minimum de follicules observés chez 1 ovaire	18	10	
Nombre maximum de follicules observés chez 1 ovaire	71	70	

Ceci semble important. La ponte des femelles, nées au début de la saison sèche et lui ayant survécu (donc âgées), apparaît alors comme un facteur non négligeable dans le repeuplement des gîtes larvaires apparus avec les nouvelles pluies.

3.2. Fécondité en fonction de la taille.

Il existe un rapport direct entre la taille des femelles de moustiques et leur fécondité, la taille des femelles étant elle-même influencée par les conditions de vie préimaginales. Chez *Aedes aegypti*, par exemple, le nombre des ovarioles est proportionnel à la taille et varie entre 50 et 150 (Colless et Chellapah, 1960).

On a observé au cours des différentes captures dans les bananeraies de la forêt de Botambi des variations considérables de la taille des femelles. Celles-ci semblent principalement dues aux variations de la quantité de nourriture disponible au moment de la vie larvaire. Nous avons observé chez les exemplaires de petite taille, un nombre moyen de 22 follicules par ovaire, donc très inférieur aux 36 follicules trouvés en moyenne chez des ovaires appartenant à des femelles de toutes tailles (voir tabl. V).

3.3. Fécondité en fonction de la quantité de sang ingérée.

Il y a également une corrélation positive entre la taille du repas de sang ingéré et le nombre d'œufs pondus chez certains moustiques; mais cela n'est vrai que dans le cas des repas de sang inférieurs à un certain poids, variable selon l'espèce considérée. Au-delà, le nombre d'œufs n'est plus fonction de l'élévation du poids de sang ingéré.

Aucune observation n'a été faite à ce sujet. Les femelles gorgées capturées au repos dans la nature montrent toujours un estomac bien rempli (voir étude du cycle gonotrophique, paragraphe 2.1.2. et la fécondité des femelles doit être rarement perturbée par une variation de ce facteur.

3.4. Variations saisonnières de la fécondité.

Des modifications saisonnières de la fécondité ont été signalées chez plusieurs espèces d'Anophèles. Le petit nombre de femelles d'*A. simpsoni* capturées en saison sèche n'a pas été suffisant pour comparer d'une façon valable le nombre moyen de follicules par ovaire avec celui des femelles récoltées en saison des pluies (36); mais le nombre d'œufs (de 21 à 97) observés chez quelques unes de ces femelles de saison sèche semble assez comparable à celui habituellement observé.

3.5. Conclusions.

Nos observations permettent de conclure que, chez les femelles d'*A. simpsoni* d'Afrique centrale :

— le nombre de follicules ovariens s'abaisse avec l'âge, mais cette diminution reste faible et la fécondité des femelles âgées reste tout à fait valable;

— ce nombre varie en fonction de la taille.

La fécondité des femelles est telle qu'elle ne paraît pas constituer, dans les conditions naturelles, en saison des pluies, un facteur déterminant de la dynamique des populations d'*A. simpsoni*. Sachant qu'en saison des pluies on peut évaluer qu'un hectare de bananiers de taille normale contient, en moyenne, environ 100 nymphes d'*A. simpsoni*, et que la fécondité moyenne des femelles est d'environ 70 œufs par ponte, il apparaît théoriquement, en se basant sur une mortalité préimaginale de 99 %, que 143 femelles (dans le cas d'une seule ponte par femelle) suffisent à assurer le total renouvellement de la population larvaire. Or, en saison des pluies, on a pu établir que le nombre absolu de femelles par hectare était très supérieur à ce nombre.

Nous avons également vu que lors d'une saison très sèche (février 1970, par exemple) le nombre de femelles trouvé dans les bananeraies était suffisant pour assurer le peuplement du petit nombre de gîtes en eau. Par contre, lorsqu'à cette saison le nombre de phytotelmes est élevé, comme en février 1971, il est probable que le taux d'occupation de ces gîtes a été limité par le nombre réduit des femelles existantes.

4. LONGÉVITÉ DES IMAGOS.

Nous avons exposé plus haut les méthodes permettant de déterminer l'âge physiologique de chaque femelle. Nous avons évalué ensuite la durée moyenne du cycle gonotrophique dans une population en saison des pluies. On peut donc maintenant évaluer mathématiquement selon la méthode de Coz et de ses collaborateurs (1961) :

— l'âge chronologique moyen des femelles composant les populations *en équilibre*, c'est-à-dire le nombre moyen de leurs jours d'existence;

— le nombre de cycles gonotrophiques effectués en moyenne par les femelles composant ces populations.

Ce dernier point est essentiel. En effet, connaissant le nombre de cycles effectués en moyenne par les femelles d'une population donnée, on a la possibilité d'estimer ses capacités vectrices, compte tenu de la durée d'incubation du virus absorbé lors d'un repas sanguin antérieur. Ce dernier paragraphe sera donc consacré à l'évaluation du taux de survie des femelles d'*A. simpsoni* et à celui de leurs capacités vectrices potentielles, après avoir examiné rapidement leur longévité en laboratoire et dans la nature, déterminée à l'aide de lâchers de femelles marquées.

4.1. Observations effectuées sur des femelles en captivité.

La courbe de la figure 5 représente la décroissance, en fonction du temps, d'une population de 154 femelles

élevées en cage pendant 85 jours. Afin d'effectuer cet élevage avec des femelles fécondées, nous avons dû utiliser des femelles sauvages, capturées dans la nature, d'âge inconnu (ces femelles provenaient d'une population renfermant 37,6 % de nullipares). Durant cette expérience la température a varié de 21 à 26° C et l'humidité relative de 65 à 92 %. Un cobaye était placé tous les jours pendant 4 heures dans la cage. Des raisins secs et un pondoir étaient continuellement à la disposition des femelles.

L'examen de cette courbe permet de voir que la mortalité est importante au début de l'élevage puisque le premier tiers des femelles disparaît au cours des 4 premiers jours. Elle s'atténue ensuite progressivement puisque le second tiers meurt entre le 4e et le 18e jours et le dernier entre le 18e et le 85e jours, soit au cours d'une période de 69 jours. Nous avons obtenu des pontes tout au long de cet élevage jusqu'au 76e jour. Aucune n'a été stérile et les 12 œufs récoltés le 76e jour ont donné 10 larves. Nous avons disséqué 5 femelles âgées de 63 à 71 jours. Elles contenaient respectivement 56, 68, 83, 114 et 156 œufs.

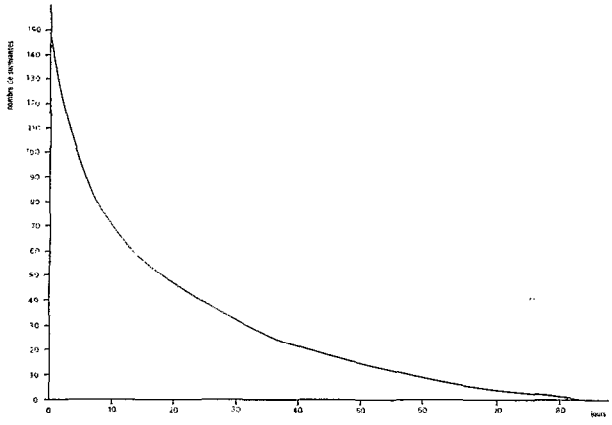

FIG. 5. — Décroissance en fonction du temps d'une population de 154 femelles élevées en cages pendant 85 jours.

La plus vieille femelle a vécu 85 jours. Fielding (1919) a obtenu une survie du même ordre (jusqu'à 93 jours) chez des femelles d'*A. aegypti* prenant des repas de sang. La potentialité de survie d'une femelle d'*A. simpsoni* à l'abri est donc importante, même lorsqu'elle se nourrit de sang et pond régulièrement (selon Bonne-Wepster et Brug — 1932 — l'oviposition est un facteur de mortalité).

4.2. Observations effectuées à l'aide de femelles marquées.

Nous avons récupéré au cours de notre étude du cycle gonotrophique (cf. paragr. 2.3.), des mâles et des femelles colorées jusqu'au 18e jour après leur lâcher dans la nature. Ces imagos étaient donc âgés de 19 jours. Afin de savoir si quelques adultes pouvaient survivre pendant au moins un mois dans les bananeraies, nous avons lâché 918 mâles et 829 femelles colorés, âgés de 24 heures, dans une plantation et effectué une capture au filet 31 jours après. Nous avons attrapé, au cours de cette séance de travail, 1 mâle et 1 femelle colorés, âgés donc de 32 jours. La femelle était pare; son estomac verdâtre attestait qu'elle avait récemment digéré un repas de sang. Nous avons compté dans chaque ovaire 45 follicules au stade I. Certaines femelles sont donc capables de vivre suffisamment longtemps dans leur milieu habituel pour effectuer 3 (première phase de Beklemishev de 4 jours) à 5 (première phase de Beklemishev de 24 heures) cycles gonotrophiques.

4.3. Calcul du taux de survie des femelles d'*A. simpsoni*.

Nous avons utilisé la méthode de Coz et coll. (1961) qui permet de déterminer avec précision la probabilité de survie d'une population lorsque sont connus le rapport Pares/Nullipares dans une population en équilibre et la durée de chaque cycle gonotrophique compte tenu de l'intervalle entre la ponte et le repas de sang suivant (phase 1 de Beklemishev).

Il est nécessaire, pour obtenir un résultat précis, que le rapport Pares-Nullipares de la population étudiée soit déterminé de façon aussi exacte que possible. Il faut donc que ce rapport soit établi sur un échantillonnage valable, c'est-à-dire que les captures soient effectuées durant toute la période d'activité des femelles et qu'il concerne une population en équilibre. Il est en effet évident que si les captures sont faibles au moment des premières pluies ou d'un fort accroissement de la population imaginale, le rapport P/N sera déséquilibré à la suite de l'augmentation du taux des nullipares. Il en sera de même au début de la saison sèche, mais cette fois-ci à la suite d'un excédent de femelles pares. Afin d'éviter ces causes d'erreur, les calculs ont été faits sur le pourcentage des femelles nullipares enregistrées durant deux cycles annuels de récoltes mensuelles d'une journée chacune, ce qui élimine des déséquilibres saisonniers possibles dans un sens ou dans l'autre. D'autre part, la détermination de la durée du cycle gonotrophique a été effectuée dans les conditions naturelles (paragr. 2.3.).

On a considéré, au cours de l'étude de ce cycle, que les femelles nullipares piquaient en moyenne 5 jours après l'éclosion et que les femelles pares prenaient un nouveau repas de sang 9 jours après le premier.

Si x est le nombre de femelles écloses le premier jour et p la probabilité de survie de ces femelles, l'en-

semble des nullipares âgées de 5 jours est représenté par la valeur xp^5 et l'ensemble des pares venant se nourrir 9 jours après le premier repas sanguin par la valeur $xp^{14} \times (1/1\text{-}p^9)$.

Le rapport P/N est alors égal à $p^9/1\text{-}p^9$.

On a pu, à l'aide de cette formule, construire une abaque (fig. 6, A) permettant d'obtenir le taux de survie (entre 0,80 et 0,975) suivant différentes valeurs du rapport P/N (1). Les dissections des femelles capturées sur appât humain au cours des récoltes durant les deux cycles annuels cités précédemment ont établi que le rapport P/N est égal à 1,78 (I 303/727). Il y correspond, selon l'abaque A, un taux de survie p = 0,948 ≠ 0,95.

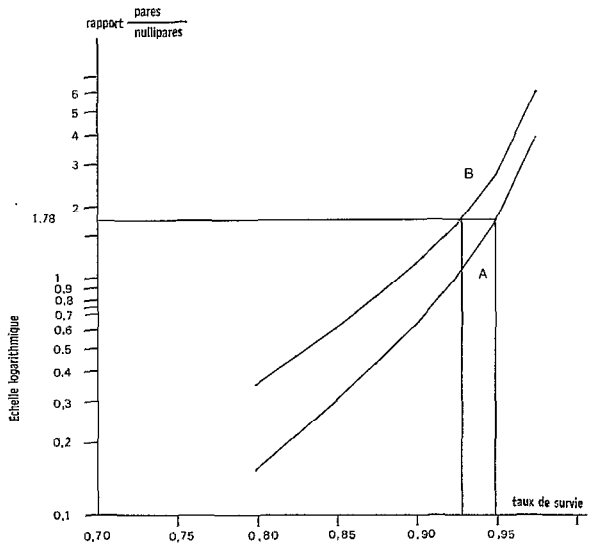

FIG. 6. — Taux de survie des femelles en fonction des valeurs du rapport Pares/Nullipares.

Ce taux de survie est élevé. Chez *An. gambiae* s. l., il est normalement compris entre 90 et 93 % et présente des valeurs plus faibles dans certaines zones (Gillies et coll., 1961). Chez *An. gambiae sp.* A, ce taux est compris entre 0,81 et 0,875 en zone de savane humide de l'Afrique de l'Ouest (Brengues et Coz, 1973). Chez *An. funestus*, le taux quotidien moyen de survie est d'environ 0,92 selon Davidson et Draper (1953) et est compris entre 0,88 et 0,92 en zone de savane humide en Afrique de l'Ouest (Brengues et Coz, loc. cit.). Mc Crae (1972) estime, en utilisant l'équation de Davidson (1955), que le taux de survie d'*A. simpsoni* à Bundinyama (Ouganda) est de 0,83 pour un cycle théorique de 3 jours et de 0,87 pour un cycle de 4 jours. Ces données ont été établies à l'aide d'une estimation du pourcentage des femelles pares portant sur deux captures seulement dont une de 8 heures (224 femelles disséquées au total). *A. simpsoni* vit dans des conditions écologiques (hygrométrie élevée, ressources en alimentation sucrée végétale abondantes) plus favorables que celles dans lesquelles vivent habituellement *An. gambiae* et *An. funestus*. D'autre part, les déplacements des femelles d'*A. simpsoni* sont moins importants et nécessitent donc une dépense d'énergie plus réduite, ce qui favorise peut-être également la longévité. Cependant, si les conditions de vie habituelles de cette espèce dans les bananeraies sont favorables à une longévité élevée, il se peut aussi que ce taux de survie soit dû également à une estimation de la durée moyenne du cycle gonotrophique un peu trop longue. Nous avons adopté une durée moyenne de quatre jours pour la phase du cycle gonotrophique consacrée à la recherche d'un repas sanguin chez les pares comme chez les nullipares. Nous avons démontré que la durée de cette période était nettement supérieure à 48 heures pour la grande majorité des individus, à partir d'observations portant sur des femelles sauvages. Par contre, nous avons dû, pour l'évaluer à quatre jours en moyenne, employer des femelles d'élevage lâchées dans la nature après coloration. Le petit nombre de recaptures, d'une part, et le fait que nous avons affaire alors à des individus peut-être moins aptes à trouver rapidement un repas de sang dans la nature que les femelles sauvages nous ont conduit à une estimation peut-être un peu trop longue de la durée de la phase consacrée à la recherche d'un repas.

A la suite de ces considérations, nous avons déterminé la probabilité de survie moyenne des populations d'*A. simpsoni* en équilibre en prenant une durée de 24 heures pour la durée de la période consacrée à la recherche d'un repas de sang. L'ensemble des femelles nullipares piquant le second jour de leur existence est alors représenté par la valeur xp et l'ensemble des pares venant se nourrir 6 jours après le premier repas sanguin par la valeur $xp^7 \times (1/1\text{-}p^6)$. Le rapport P/N devient alors égal à $p^6/1\text{-}p^6$. Nous avons construit, à l'aide de cette formule, une abaque (fig. 6, B) permettant d'obtenir le taux de survie (entre 0,80 et 0,975) suivant différentes valeurs du rapport P/N. Il y correspond, pour un rapport P/N de 1,78, une probabilité de survie de P = 0,927.

L'abaque A conduit à une estimation du taux moyen de survie quotidien P = 0,95 qui est élevée et constitue une limite, d'après ce que nous savons de ce taux chez d'autres espèces de moustiques. L'abaque B a été, elle, calculée en se basant sur un cycle gonotrophique de durée minimum. Nous pouvons considérer alors les abaques A et B comme des courbes représentant les

(1) Nous sommes heureux de remercier ici notre collègue J. Coz pour l'aide qu'il nous a apportée dans l'établissement du taux de survie des femelles d'*A. simpsoni*.

limites inférieures et supérieures des taux de survie en fonction du rapport P/N et que le taux de survie quotidien moyen réel est compris entre les valeurs 0,927 et 0,948.

5. CONCLUSION.

Les données présentées ci-dessus permettent de tracer maintenant deux courbes (fig. 7) montrant la régression d'une population de 1 000 femelles d'*A. simpsoni* en fonction du temps. La courbe A a été établie à partir d'un taux de survie quotidien de 0,948 et la courbe B avec un taux de 0,927. L'examen de ces deux courbes montre que dans le cas où P = 0,948 (courbe A), 18,1 % des femelles nées le même jour vivront suffisamment longtemps pour prendre un quatrième repas de sang et dans le cas où P = 0,927 (courbe B), 13,9 % des femelles nées le même jour pourront prendre un cinquième repas de sang.

14 à 18 % des femelles d'*A. simpsoni* vivront donc assez longtemps pour piquer 19 jours après le premier repas sanguin. Or, on sait (Philip, 1929) que les femelles d'*A. simpsoni* peuvent transmettre la fièvre jaune 19 jours après le repas infectant. L'utilisation de cette donnée (la durée de la phase d'incubation du virus chez le moustique varie en fait avec la température et sa durée minimum, pour une température donnée, n'a pas été établie chez *A. simpsoni*) permet d'établir que de 14 à 18 % des femelles qui s'infecteraient au cours de leur premier repas seraient donc susceptibles de transmettre ce virus.

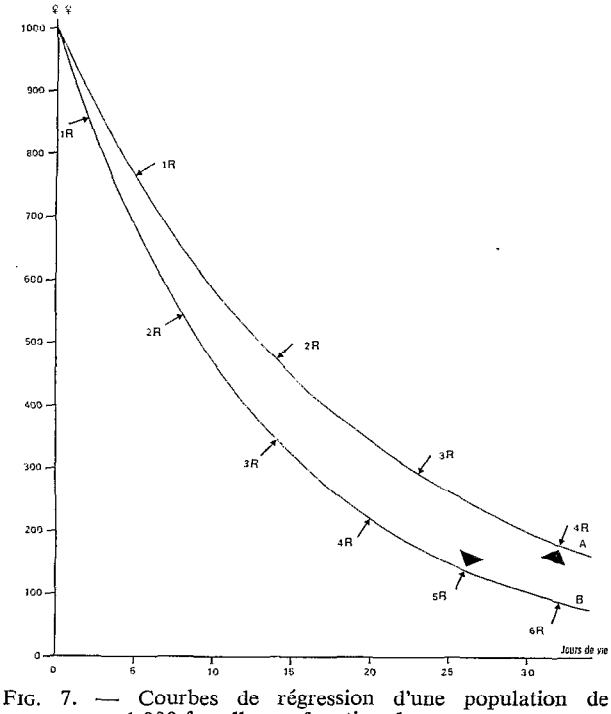

FIG. 7. — Courbes de régression d'une population de 1 000 femelles en fonction du temps.

REMERCIEMENTS.

Nous remercions vivement les personnes qui ont bien voulu nous aider de leurs conseils durant l'exécution et la rédaction de ce travail, et plus particulièrement Monsieur le Professeur J. Bergerard, Monsieur le Recteur R. Paulian et Monsieur le Professeur P. Grenier. Nous voudrions également exprimer notre reconnnaissance à Messieurs Geoffroy et Cornet, techniciens de l'ORSTOM en entomologie médicale, qui ont participé au travail sur le terrain dans des conditions souvent pénibles et fastidieuses. Enfin, ce travail n'aurait pu être mené à bien sans la compétence et le dévouement de ma femme qui a effectué une grande partie des élevages et des dissections qui ont été nécessaires pour la réalisation de ce travail.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'O.R.S.T.O.M. le 5 juillet 1976

BIBLIOGRAPHIE

ADAM (J.P.) et VATTIER (G.), 1964. — Contribution à l'étude biologique d'*Anopheles hamoni* Adam, 1962, (Diptera, Culicidae). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, n° 2 : 55-71.

ADAM (J.P.), VATTIER (G.) et PAJOT (F.X.), 1964. — Dysharmonie gonotrophique chez deux Anophèles cavernicoles du Congo (Brazzaville). *Bull. Soc. Path. exot.*, t. 57, n° 2 : 397-399.

BEKLEMISHEV (W.N.), 1940. — (Le cycle trophogonique, principe de base de la biologie d'*Anopheles*). *Vop. Fiziol. Ekol. Malar. Komara*, 1, 3 (en russe).

BONNE-WEPSTER (J.) et BRUG (S.L.), 1932. — The subgenus *Stegomyia* in Netherland India. *Geneesk. Tijdschr. Ned.-Ind. Bijblad*, 2 : 35-119.

BRENGUES (J.) et COZ (J.), 1973. — Quelques aspects fondamentaux de la biologie d'*Anopheles gambiae* (Sp. A) et d'*Anopheles funestus* Giles, en zone de savane humide d'Afrique de l'Ouest. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XI, n° 2 : 107-126.

BUXTON (P.A.) et LEESON (H.S.), 1926. — Anopheline mosquitoes : life history, *in* BOYD (M.F.), 1926 — An introduction to malariology. Cambridge, Mass. : Harvard Univ. Press., 457 p.

CHISTOPHERS (S.R.), 1911. — The development of the egg follicle in anophelines. *Paludism*, 2 : 73-88.

COLLESS (D.H.) et CHELLAPAH (W.T.), 1960. — Effects of body weight and size of blood-meal upon egg production in *Aedes aegypti* (Linnaeus) (Diptera,

Culicidae). *Ann. trop. Med. and Parasit.*, 54 : 475-482.

COZ (J.), GRUCHET (H.), CHAUVET (G.) et COZ (M.), 1961. — Estimation du taux de survie chez les Anophèles. *Bull. Soc. Path. exot.*, t. 54, n° 6 : 1353-1358.

DAVIDSON (G.), 1955. — Measurement of the ampulla of the oviduct as a means of determining the natural daily mortality of *Anopheles gambiae*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 49 : 23-36.

DAVIDSON (G.) et DRAPER (C.C.), 1953. — Field studies on some of the basic factors concerned in the transmission of malaria. *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, 47 : 522-535.

DETINOVA (T.S.), 1945. — (Détermination de l'âge physiologique d'*Anopheles* femelle d'après les modifications du réseau trachéen des ovaires). *Med. Parazit. (Mosc.)*, 14 : 45-49 (en russe).

DETINOVA (T.S.), 1963. — Méthode à appliquer pour classer par groupes d'âge les Diptères présentant une importance médicale. *Org. mond. Santé, Série Monogr.*, 47 : 220 p.

DETINOVA (T.S.), 1968. — Age structure of insect populations of medical importance. *Ann. Rev. Entomol.*, 13 : 427-450.

FIELDING (J.W.), 1919. — Notes on the bionomics of *Stegomyia fasciata*. Part I. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 13 : 259-296.

GERMAIN (M.), EOUZAN (J.P.), FERRARA (L.) et BUTTON (J.P.), 1973. — Comportement et écologie d'*A. africanus* (Theobald) dans le nord du Cameroun occidental. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XI, n° 2 : 127-146.

GERMAIN (M.), HERVÉ (J.P.) et GEOFFROY (B.), 1974. — Evaluation de la durée du cycle trophogonique d'*Aedes africanus* (Theobald), vecteur potentiel de fièvre jaune, dans une galerie forestière du sud de la République Centrafricaine. *Cah. O.R.S.-T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XII, n° 2 : 127-134.

GILLIES (M.T.), 1957. — Age-groups and the biting-cycle in *Anopheles gambiae*. A preliminary investigation. *Bull. ent. Res.*, 48 : 553-559.

GILLIES (M.T.), 1958. — A review of some russian publications on the technique of age determination in *Anopheles*. *Trop. Dis. Bull.*, 55 : 713-721.

GILLIES (M.T.), HAMON (J.), DAVIDSON (M.G.), MEILLON (B. de) et MATTINGLY (P.F.), 1961. — Guide d'entomologie appliquée à la lutte antipaludique dans la région africaine de l'O.M.S., O.M.S. éd., Brazzaville.

HADDOW (A.J.) et GILLETT (J.D.), 1958. — Laboratory observations on the oviposition-cycle in the mosquito *Taeniorhynchus (Coquillettidia) fuscopennatus* Theobald. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 52 : 320-325.

HAMON (J.), 1961. — Ovogénèse anormale chez une femelle d'*Anopheles funestus* Giles. *Bull. Soc. Path. exot.*, t. 54, n° 6 : 1212-1214.

HAMON (J.), 1963. — Etude de l'âge physiologique des femelles d'Anophèles dans les zones traitées au DDT et dans celles non traitées de la région de Bobo-Dioulasso, Haute-Volta. *Bull. Org. mond. Santé*, 28 : 83-109.

HAMON (J.), GRJEBINE (A.), ADAM (J.P.), CHAUVET (G.), COZ (J.) et GRUCHET (H.), 1961. — Les méthodes d'évaluation de l'âge physiologique des moustiques. *Bull. ent. Soc. France*, 66 : 137-161.

HARTBERG (W. K.) et GERBERG (E.J.), 1972. — Laboratory colonization of *Aedes simpsoni* (Theobald) and *Eretmapodites quinquevittatus* Theobald. *Bull. Org. mond. Santé*, 45 : 850-852.

LE BERRE (R.), 19966. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). Mém. O.R.S.T.O.M., n° 17, Paris, 204 p.

MACAN (T.T.), 1950. — The anopheline mosquitoes of Iraq and north Persia. *Mem. Lond. Sch. Hyg. Trop. Med.*, 7 : 109-219.

MCCLELLAND (G.A.H.) et CONWAY (G.R.), 1971. — Blood feeding and gonotrophic cycle of the mosquito *Aedes aegypti* assessed by mark-release-recapture in a suburban habitat in Tanzania. WHO/VBC/71. 272 (doc. *multigr.* non publié de l'O.M.S.).

MAC CRAE (A.W.R.), 1972. — Age-composition of man-biting *Aedes (Stegomyia) simpsoni* (Theobald) (Diptera : Culicidae) in Bwamba County, Uganda. *J. Med. Ent.*, 9 : 545-550.

MAC DONALD (W.W.), 1956. — *Aedes aegypti* in Malaya. II. Larval and adult biology. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 50 : 399-414.

NEVILLE (A.C.), 1963. — Daily growth for determining the age of grasshopper populations, *Oikos*, 14 : 1-8.

PAJOT (F.X), 1964. — Contribution à l'étude de la biologie d'*Anopheles caroni* Adam, 1961. *Bull. Soc. Path. exot.*, t. 57, n° 6 : 1290-1306.

PAJOT (F.X.) 1976. — Contribution à l'étude écologique d'*Aedes (Stegomyia) simpsoni* (Theobald, 1905) (*Diptera, Culicidae*). Observations concernant les stades préimaginaux. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XIV, n° 1 : 31-48.

PAJOT (F.X.), sous-presse. — Préférences trophiques, rythme journalier de piqûre, lieux de repos des imagos d'*Aedes (Stegomyia) simpsoni* (Theobald, 1905) (*Diptera, Culicidae*).

PANT (C.P.) et YASUNO (M.), 1973. — Field studies on the gonotrophic cycle of *Aedes aegypti* in Bangkok, Thailand. *J. Med. Ent.*, 10 : 219-223.

PHILIP (C.B.), 1929. — Preliminary report of further tests with yellow fever transmission by mosquitoes other than *Aedes aegypti. Amer Jl. Trop. Med.*, 9 : 267-269.

POLOVODOVA (V.P.), 1947. — (Modifications dues à l'âge dans l'appareil reproducteur femelle d'*Anopheles* et composition par âge des populations de moustiques), Rostov-sur-le-Don (Thèse).

POLOVODOVA (V.P.), 1949. — Determination of the physiological age of female *Anopheles* by the number of gonotrophic cycles completed. *Med. Parasit. and Parasitic Disease (Moscow)*, 18 : 352-355.

PUTNAM (P.) et SHANNON (R.C.), 1934. — The biology of *Stegomyia* under laboratory conditions. II. Egg-laying capacity and longevity of adults. *Proc. Ent. Soc. Wash.*. 36 : 217-242.

ROUBAUD (E.), 1929. — Cycle autogène d'attente et générations hivernales suractives inapparentes chez le moustique commun, *Culex pipiens. C. R. Acad. Sci., Paris,* 184 : 1491-1492.

SCHLEIN (Y.), 1967. — Post-metamorphic growth in *Lipoptena capreoli* Rondani (Hippoboscidae) and other insects. *Israel J. of Zoo.*, 16 : 69-82.

SCHLEIN (J.) and GRATZ (N.G.), 1972. — Age determination of some flies and mosquitos by daily growth layers of skeletal apodemes. *Bull. Org. mond. Santé*, 47 : 71-76.

SENIOR-WHITE (R.A.), 1953. — On the evening biting activity of three neotropical Anopheles in Trinitad, British West Indies. *Bull. ent. Res.*, 44 : 451-460.

SWELLENGREBEL (N.H.), 1929. — La dissociation des fonctions sexuelles et nutritives (dissociations gonotrophiques) d'*Anopheles maculipennis* comme cause du Paludisme dans les Pays-Bas et ses rapports avec l'« infection domiciliaire ». *Ann. Inst. Pasteur,* Paris, 43 : 1370-1389.