

DIPLOME O.R.S.T.O.M.

Année 1974

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE COMPARATIVE DE TROIS COMPLEXES
D'ESPECES CHEZ LES CULICIDES D'INTERET MEDICAL.

- Complexe Culex pipiens
- Complexe Anopheles gambiae
- Complexe Anopheles punctulatus.

J. M. ELOUARD*

* Elève O.R.S.T.O.M. en Entomologie Médicale.

20.792 ex 1
B

17 JUIN 1987

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

86 N° : 20.792 ex 1

Cpte : B

11

P L A N

INTRODUCTION GENERALE.

Le complexe Culex pipiens :

1. Introduction
2. Culex globocoxitus
3. Culex pipiens s.l.
4. Conclusions.

Le complexe Anopheles gambiae :

1. Introduction
2. Caractérisation des formes en présence
3. Conclusions.

Le complexe Anopheles punctulatus :

1. Introduction
2. Espèces en présence
3. Conclusions.

CONCLUSIONS GENERALES.

INTRODUCTION GENERALE

La nomenclature linnéenne binominale permettant d'attribuer à tout être vivant un nom de genre et un nom d'espèce, sert de repère à la pensée conceptuelle et de support à la communication de l'information "espèce" entre plusieurs scientifiques. Mais pour qu'un tel concept existe, il est nécessaire de le faire reposer sur une ou plusieurs définitions qui tout en le précisant à l'esprit vont le limiter, le cloisonner et donc lui enlever une partie de sa réalité en éliminant les cas marginaux.

Ainsi, que la définition de l'espèce soit basée sur des critères de filiation : "l'espèce est une collection d'individus nés les uns des autres ou issus de parents communs et de tous ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux" CUVIER ;

qu'elle soit basée sur un critère mixiologique. Des individus sont considérés comme appartenant à la même espèce si leur croisement est fécond et si les hybrides issus de ces croisements sont fertiles et féconds ; ceci jusqu'à la Nième génération ;

qu'elle soit basée sur un concept typologique : "l'espèce est un groupe d'individus se distinguant de tous les autres groupes par la possession en commun de certains caractères de structure", THORPE (1931) ;

ou qu'elle soit basée sur un concept "non dimensionnel" : "l'espèce est une population d'individus préservés de l'intercroisement avec toutes les autres populations par des différences physiologiques (terme employé au sens large), que des différences structurales existent ou non", THORPE (1940),

nous trouverons toujours des individus ou des populations d'individus qui mettent en défaut ces définitions.

Certains de ces groupes sont constitués d'espèces qui possèdent entre elles des rapports si inextricables, qu'il est préférable, plutôt que d'essayer d'adapter les définitions à leur cas particulier, de les regrouper sous un vocable commun : le complexe d'espèces.

Afin d'illustrer le caractère hétérogène et compliqué du complexe d'espèce, nous avons choisi d'en traiter trois parmi ceux existant chez les Culicidae d'intérêt médical.

Ces trois complexes sont :

- Le complexe Culex pipiens dont nous traiterons (p. 4)
 - . l'espèce monotypique Culex globocoxitus (p. 4)
 - . l'espèce polytypique Culex pipiens et ses trois sous-espèces :

- Culex pipiens pipiens (p. 7)
- Culex pipiens fatigans (p. 10)
- Culex pipiens australicus (p. 12).

Nous aborderons aussi deux autres problèmes inhérents à ce complexe l'autogénèse et l'espèce C. pipiens pipiens autogène (p. 7) ainsi que les phénomènes d'incompatibilité cytoplasmique (p. 13).

- Le complexe Anopheles gambiae (p. 19) à propos duquel il sera exposé le problème des espèces jumelles et les différentes méthodes de caractérisation de ces espèces. La méthode génétique (p. 19), la méthode morphologique (p. 21), la cytogénétique (p. 24) et l'éthologie ainsi que l'écologie (p. 29).

- Le complexe Anopheles farauti pour lequel un plan identique au précédent sera suivi, à savoir que nous étudierons successivement : les différences morphologiques (p. 34), la cytogénétique (p. 34), la génétique (p. 35), l'éthologie (p. 37).

Enfin, avec une comparaison générale de ces trois complexes, une approche de la définition du "complexe" pourra être envisagée (p. 40).

COMPLEXE Culex (Culex) pipiens.

1. Introduction.
2. Culex (Culex) globocoxitus Dobrotworsky, 1952.
 - 2.1 - Caractères spécifiques.
 - 2.2 - Relations entre le C.globocoxitus et les autres membres du complexe.
 - 2.2.1 - Croisement C.globocoxitus X C.p.pipiens autoqène.
 - 2.2.2 - Croisement C.globocoxitus X C.p.fatigans.
 - 2.2.3 - Croisement C.globocoxitus X C.p.australicus.
 - 2.2.4 - Conclusions.
3. Culex (Culex) pipiens s.l.
 - 3.1 - Culex pipiens pipiens s.l., Linné, 1737.
 - 3.1.1 - Culex pipiens pipiens anautogène.
 - 3.1.2 - Culex pipiens pipiens autogène.
 - 3.1.3 - Culex pipiens berbericus.
 - 3.2 - Culex pipiens fatigans Wiedemann, 1828.
 - 3.3 - Hybrides C.p. pipiens X C.p. fatigans.
 - 3.3.1 - C. pipiens var. comitatus Dyar et Knab, 1914.
 - 3.3.2 - C. pipiens var. pallens Coquillet, 1901.
 - 3.4 - Culex pipiens australicus Dobrotworsky et Drummond, 1953.
 - 3.5 - Croisement intraspécifiques : incompatibilité cytoplasmique.
4. Conclusions. Relations entre les formes en présence.

LE COMPLEXE *Culex pipiens*.

1. Introduction.

Le complexe *Culex pipiens* est avec le complexe *Anopheles maculipennis* l'un des plus anciennement étudiés. Cependant, toute une période trouble, entachée de synonymie et de formes au rang taxonomique imprécis marque le début de son investigation. Il n'est pas de notre propos de reprendre cet historique, mais plutôt d'essayer d'exposer l'état actuel des connaissances acquises sur ce groupe.

Le *Culex pipiens* s.l. est un important vecteur urbain de filariose. Toutes les "formes" ne sont cependant pas inféodées à l'homme, ni causes d'endémie et ne possèdent pas la même écologie. Il est donc important de connaître exactement la position systématique de chaque "forme" afin de rattacher chaque spécimen à son biotype. Une lutte appropriée pourra être alors envisagée vis-à-vis de chaque entité taxonomique intéressée.

Deux problèmes principaux se retrouvent au sujet du complexe *C. pipiens* :

- la définition de l'espèce polytypique et la caractérisation de ses "formes" (sous-espèces, biotypes) ;
- l'incompatibilité cytoplasmique et le problème des souches différenciées dans une même espèce.

La plupart des auteurs admettent généralement que le complexe *C. pipiens* comprend, à l'heure actuelle, deux espèces :

- une espèce monotypique : *Culex globocoxitus*,
- une espèce polytypique : *Culex pipiens*.

2. *Culex (Culex) globocoxitus* Dobrotworsky, 1952.

2.1. Caractères spécifiques.

Ce moustique n'existe apparemment qu'en Australie et en Tasmanie, ainsi que dans quelques îles avoisinantes.

Cette espèce constitue une entité relativement bien différenciée dans le

complexe C. pipiens. Elle se distingue facilement des autres membres par le renflement des coxites de l'hypopygium et par les palpes courts chez le mâle, ainsi que par le quatrième segment du palpe qui est vestigial chez la femelle (DOBROTWORSKY, 1952).

Les principales caractéristiques éthologiques et écologiques de ce moustique sont la sténogamie, la zoophilie, l'homodynamie et l'autogénèse (DOBROTWORSKY, 1952).

2.2. Relations entre C. globocoxitus et les autres membres du complexe.

2.2.1. Croisement C. globocoxitus X C. p. pipiens autogène.

Quelques hybrides de morphologie identique à celle des hybrides de laboratoire ont été trouvés dans la nature (DOBROTWORSKY, 1952).

DOBROTWORSKY (1955) constate ainsi que, dans le croisement mâle C. globocoxitus X femelle C. p. pipiens autogène, il n'y a pas de choix spécifique lors de l'accouplement et les pontes s'avèrent hautement fertiles.

Par contre, le croisement mâle C. molestus (C. p. p. autogène) X femelle C. globocoxitus, est stérile et les mâles de C. molestus montrent une grande réticence à féconder les femelles de C. globocoxitus.

Il paraît y avoir une certaine hybridation possible entre le C. globocoxitus et le C. molestus. Cependant, précédant l'isolement génétique, un isolement écologique existe entre ces deux formes ; le C. globocoxitus est, en effet, un moustique rural tandis que le C. molestus est un moustique urbain (DOBROTWORSKY, 1955).

2.2.2. Croisement C. globocoxitus X C. p. fatigans.

Aucun hybride naturel n'est jusqu'ici répertorié. Il existe d'une part un isolement sexuel dû aux préférences sexuelles lors de l'accouplement, et d'autre part un isolement écologique : le C. p. fatigans étant comme le C. molestus un moustique urbain (DOBROTWORSKY, 1952, 1955).

2.2.3. Croisement C. globocoxitus X C. p. australicus.

Aucun hybride naturel entre ces deux entités n'a été répertorié.

Les hybrides de laboratoire, obtenus par fécondation artificielle, ne sont pas viables (DOBROTWORSKY, 1955).

Il existe un isolement comportemental sexuel dû aux préférences lors de l'accouplement (DOBROTWORSKY et DRUMMOND, 1953).

Un isolement mécanique apparaît dans le croisement C. globocoxitus mâle X C. p. australicus femelle.

Ces deux entités sont donc totalement isolées l'une de l'autre. Bien que sympatriques et occupant les mêmes niches écologiques, elles sont séparées par un isolement éthologique pré-copulatoire et un isolement génétique (post-copulatoire) partiel.

2.2.4. D'après DOBROTWORSKI (1955), MATTINGLY (1957), C. globocoxitus est une espèce monotypique. L'isolement géographique en Australie l'aurait préservé de toute introgression avec les autres membres du complexe. La présence, sur le continent australien, des "formes" C. p. pipiens autogène et C. p. fatigans, ainsi que de C. p. australicus, est due à une invasion plus tardive par ces espèces.

3. Culex pipiens s.l. Linné, 1737.

Cette espèce est considérée, à l'heure actuelle, comme une espèce polytypique comprenant trois sous-espèces et plusieurs "formes" de rang taxonomique imprécis. Sa répartition géographique est pratiquement cosmopolite.

Les trois sous-espèces sont :

- Culex pipiens pipiens Linné, 1737,
- Culex pipiens fatigans Wiedemann, 1828,
- Culex pipiens australicus Dobrotworsky et Drummond, 1953.

Ces trois sous-espèces paraissent différenciables par quelques caractères morphologiques. C'est ainsi que SUNDARARAMAN (1949) et ROZEBOOM (1951) trouvent une différence dans l'angle d'inclinaison des bras ventraux du mésosome. La valeur de l'angle, traduite par le rapport DV/D, est de 0,1 chez C. p. pipiens ; elle atteint 0,6 chez fatigans. C. p. australicus possède une valeur intermédiaire.

3.1. Culex pipiens pipiens Linné, 1737.

Il représente la forme des régions tempérées. Essentiellement septentrional, il est répertorié également dans l'hémisphère sud en Afrique du Sud, en Afrique de l'Est et sur les hauts plateaux malgaches (MATTINGLY et al., 1951 ; BRUNHES, 1973).

Cette sous-espèce est divisée habituellement en trois formes dont nous précisons le statut taxonomique ultérieurement :

- Culex pipiens pipiens anautogène,
- Culex pipiens pipiens autogène,
- Culex pipiens berbericus.

3.1.1. Culex pipiens pipiens anautogène Roubaud, 1930.

C'est un moustique rural se développant dans les petites collections d'eau claire. Il est ornithophile, eurygame et hétérodynamique (ROUBAUD, 1930, 1933, 1935). La femelle présente, d'autre part une hématophagie obligatoire avant la première ponte, ce qui lui confère le caractère anautogène.

MARSHALL (1937) essaye de différencier le C. p. pipiens anautogène du C. p. pipiens autogène par deux courbes (chaetographes) ; sur les abs-

cisses sont portées quelques soies caractéristiques et sur les ordonnées sont portées les valeurs moyennes de ces soies.

Un peu plus tard, CALLOT (1947) propose un morphogramme un peu différent pour caractériser ces deux biotypes.

3.1.2. Culex pipiens pipiens autogène.

(= C. autogenicus Roubaud, = C. molestus Forskal).

Ce moustique représente l'entité systématique la plus contestée du complexe.

Les caractères éthologiques associés à cette espèce sont la sténogamie, c'est-à-dire la possibilité de s'accoupler en espace réduit et l'anthropophilie. Le cycle de développement annuel est continu ; les femelles ne présentent pas de diapause ovarienne vraie obligatoire. Le C. molestus (C. p. pipiens autogène) est donc homodyname (Roubaud, 1933).

Plusieurs traits morphologiques tendent à rapprocher ce dernier du C. p. fatigans plus que du C. p. pipiens (MARSHALL et STANLEY, 1937 ; BARR, 1960 ; MATTINGLY, 1957).

La "forme" molestus est essentiellement urbaine et se développe dans les espaces réduits des petites collections d'eau des réservoirs ou des fosses d'accumulation des eaux usées (GASCHEN, 1949 ; ROUBAUD, 1933).

La caractéristique physiologique notoire du C. p. pipiens autogène est, comme son nom l'indique, le pouvoir "autogène" des femelles. Ces femelles sont, en effet, aptes à déposer leur première ponte sans prendre de repas sanguin (ROUBAUD, 1933). Le dépôt d'une deuxième ponte autogène a parfois été constaté.

ROUBAUD a élevé ce moustique au rang de sous-espèce (C. p. autogenicus Linné) et même d'espèce (C. autogenicus Roubaud, 1933).

Les études de génétique (ROUBAUD, 1941, 1954 ; CALLOT, 1955 ; LAVEN, 1953, 1957) et la découverte d'hybrides naturels, autogènes X anautogènes, ne peuvent qu'infirmes une telle hypothèse.

C'est ainsi que les travaux actuels entrepris sur d'autres espèces de Culicidae, ont montré qu'il existe de nombreuses espèces possédant un pouvoir d'autogénèse plus ou moins développé (WHASHINO et SHADDEL, 1961 sur Culex peus Speiser, 1904 ; GUILLE, 1972 chez Mansonia richardii, Ficalbi, 1889). De même, le Culex molestus est anautogène en Europe tandis qu'il est autogène en Asie centrale. Cette dualité de caractère est vraie pour de nombreuses espèces.

BHATNAGAR et al., (1958) en Inde et BARR (1960) en Californie, décrivent quelques cas d'autogénèse chez C. p. fatigans. Cependant, ces résultats semblent sujet à caution.

De nombreuses expériences de génétique attribuent une origine chromosomique à l'autogénèse :

- c'est ainsi que ROUBAUD (1930) émet l'hypothèse d'un contrôle géné-

tique de l'autogénèse ;

- pour SPIELMAN (1957), un seul gène entre en jeu dans la transmission de l'autogénèse ;
- KITZMILLER (1953) entrevoit la régulation du caractère autogène par trois gènes récessifs, chacun d'eux situé sur un des chromosomes ;
- tandis que pour ROZEBOOM et KITZMILLER (1958) l'autogénèse est transmise par deux gènes dont l'un est porté par l'hétérosome. Il n'est pas sûr pour ces deux auteurs que ce caractère soit toujours récessif.

D'après CLEMENTS (1956), cette différence génétique se traduit par la sécrétion d'une hormone gonadotrope. Cet auteur appuie son hypothèse sur les expériences suivantes :

- les femelles de C. p. pipiens autogène décapitées quelques heures après leur émergence, ne présente pas de développement ovarien bien que restant en vie et qu'une partie de leur maturation imaginale subsiste ;
- l'implantation de cerveau de C. p. pipiens autogène dans le corps d'un C. p. pipiens anautogène fait apparaître l'autogénie chez ce dernier (CLEMENTS, 1956) ;
- le même auteur a constaté, par ailleurs, que l'accumulation de corps gras était nettement supérieur chez les larves de C. molestus, ce qui permettrait à la femelle de déposer sa première ponte sans prendre de repas sanguin.

Le C. molestus (ou C. p. pipiens autogène), bien que présentant un génotype légèrement différent du C. p. pipiens anautogène, semble n'être qu'un biotype particulier de ce dernier.

D'après ROZEBOOM et KITZMILLER (1958) et LAVEN (1967 b), l'écologie urbaine en milieu clos et souvent plus chaud, favorise, sans doute, la sélection de plusieurs gènes, tous potentiellement présents chez la forme C. p. pipiens s. l. Cette sélection écologique darwinienne entraîne une concentration des caractères de sténogamie, de développement homodynamie et de l'autogénèse. Les auteurs ont, en effet, constaté que l'autogénèse et la sténogamie étaient presque toujours liées entre elles et corrélées à l'urbanisation. Les lieux clos tels que les fosses septiques et les réservoirs d'eau ne permettraient au moustique qu'un contact peu fréquent avec l'homme et les quelques animaux urbains. Il s'ensuivrait l'apparition des caractères précédemment cités se sténogamie et d'autogénèse ainsi qu'une anthropophilie de circonstance remplaçant l'ornithophilie naturelle de ces moustiques. ROUBAUD traduit la différenciation du cycle de développement au sein de la sous-espèce C. p. pipiens, en homodynamie et hétérodynamie par le terme de poecilobiose. La diapause hivernale des cycles hétérodynames contribuerait, d'autre part, à isoler l'une de l'autre les deux populations. En effet, les populations homodynames (à cycle continu), ne peuvent pendant de longs mois se croiser avec les populations hétérodynames qui sont en diapause ovarienne.

3.1.3. Culex pipiens berbericus Roubaud, 1933.

Ce moustique est surtout répertorié en Afrique du Nord et sur le littoral méditerranéen (ROUBAUD, 1953, 1954).

Il présente des caractères éthologiques et écologiques propres à C. p. pipiens et à C. molestus ; il est anautogène ou sub-anautogène, sténogame, homodynamique et anthropophile. Les études morphologiques (ROUBAUD, 1953), ainsi que l'apparition sporadique de l'autogénèse dans les populations de berbericus incitent les auteurs à penser que cette forme est un hybride entre le C. p. pipiens s. str. et le C. p. pipiens autogène.

Aux abords des villes les auteurs ont retrouvé des formes hybrides entre le C. molestus et le C. pipiens rural, ces hybrides ressemblent au C. p. berbericus.

Le C. p. pipiens s.l. constitue une sous-espèce formée de trois biotypes qui constituent un écocline de la "forme" rurale C. pipiens pipiens anautogène à la "forme" C. pipiens pipiens autogène urbaine, en passant par la "forme" transiens dite berbericus. Cet écocline sélectionne parmi le stock génique du C. pipiens pipiens s.l. les allèles chromosomiques les mieux adaptés aux différents milieux.

3.2. Culex pipiens fatigans Wiedemann, 1828.

Cette sous-espèce est cosmotropicale et sub-tropicale. Il est cependant difficile d'affirmer qu'elle soit autochtone sur toute son aire de répartition (MATTINGLY, 1957 ; LAVEN, 1959).

Comme nous l'avons précisé antérieurement, cette sous-espèce est séparable morphologiquement de C. p. pipiens par la conformation de son hypopygium mâle.

Elle présente à l'instar du C. p. pipiens autogène, une écologie urbaine un développement de type homodynamique ainsi qu'un comportement sexuel sténogame. Son caractère anthropophile en fait un excellent vecteur de filariose (BRUNHES, 1973). L'endophagie et l'endophilie des femelles n'est pas constante ; elle est fonction de l'âge physiologique (SUBRA, 1970).

3.3. Hybrides C. p. pipiens X C. p. fatigans.

3.3.1. Culex pipiens var. comitatus Dyar et Knab, 1914.

Il a été considéré pendant longtemps comme une variété américaine du C. pipiens. Cependant, toute une série de travaux ont établi les preuves du caractère hybride de cette forme.

C'est ainsi que quelques spécimens récoltés dans la nature présentent des caractéristiques morphologiques d'hybrides, C. p. pipiens X C. p. fatigans, de laboratoire (SUNDARARAMAN, 1949).

De même BARR (1957), à Sacramento et à Los Angeles, MACMILLAN (1958), en Californie, observent une hybridation naturelle entre les "formes", C. p. pipiens et C. p. fatigans.

MACMILLAN (1958), au Kansas, s'aperçoit que pendant les hivers sévères, C. p. fatigans est éliminé de cette région froide, tandis que se maintiennent la forme pipiens pipiens et les hybrides hétérozygotes, C. p. pipiens X C. p. fatigans.

BARR (1960) fait remarquer que l'aire de répartition de C. p. var. comitatus est superposable à la zone de sympatrie de C. p. pipiens et de C. p. fatigans.

Les croisements de laboratoire (ROUBAUD, 1941 ; ROZEBOOM et al., 1958 ; CALLOT, 1955 ; DOBROTWORSKY, 1955) effectués entre différentes souches de C. p. pipiens et de C. p. fatigans engendrent des descendants pleinement fertiles, qu'ils soient issus de croisements directs ou rétrogrades. L'accouplement se fait sans préférence sexuelle (ROZEBOOM et GILFORD, 1954).

Tous ces faits tendent à prouver qu'il y a, d'une part une certaine introgression génique entre les sous-espèces C. p. pipiens et C. p. fatigans, et d'autre part que le moustique C. p. var. comitatus n'est qu'un hybride entre les sous-espèces C. p. pipiens et C. p. fatigans.

3.3.2. Culex pipiens var. pallens Coquillet, 1901.

Insecte répandu dans toute l'Asie et le Japon. Nous retrouverons pour ce moustique toute une série de résultats identiques à ceux donnés pour C. p. var. comitatus. Nous pouvons ajouter le fait suivant :

BEKKU (1956), au cours d'un transect de Malaya à Hokkaido, au Japon, décrit un gradient clinal Nord-Sud entre les formes C. p. pipiens et C. p. fatigans. Les formes intermédiaires récoltées ont été identifiées comme étant C. p. var. pallens.

Pour les différents auteurs, le C. p. var. pallens représente donc la forme hybride orientale issue du croisement entre C. p. pipiens et C. p. fatigans (LAVEN B., 1967 ; ROZEBOOM, 1951). Cette forme hybride est stable et peut se maintenir en l'absence des formes parentales.

3.4. Culex pipiens australicus Dobrotworsky et Drummond, 1953.

3.4.1. Caractères sub-spécifiques.

Le Culex pipiens australicus est la troisième sous-espèce du C. pipiens s.l. Son aire de répartition géographique se trouve restreinte en Australie, en Nouvelle-Calédonie et aux Nouvelles Hébrides. Ce moustique est rural et anthropo-zoophile. Les mâles forment un essaim de fécondation, ce qui confère à cette sous-espèce le caractère d'eurygamie. Son cycle de développement est hétérodynamé.

3.4.2. Hybrides C. p. pipiens autogène X C. p. pipiens australicus.

Toute une série d'expériences tendent à démontrer un certain isolement entre ces deux formes.

C'est ainsi que durant les expériences de mixage lors de l'accouplement les mâles de C. p. pipiens répugnent à féconder les femelles de C. p. australicus (DOBROWORSKY et DRUMMOND, 1953).

Les nacelles hybrides, mâle australicus X femelles molestus, conséquentes à un accouplement réussi, donnent cependant 21 % à 95 % d'éclosion (DOBROWORSKY, 1955).

Par contre, le croisement réciproque, mâle molestus X femelle australicus, paraît stérile.

L'hybridation naturelle paraît aussi être assez réduite car les auteurs n'ont observé que deux cas d'hybridation (DOBROWORSKY et DRUMMOND, 1953).

3.4.3. Hybrides C. p. fatigans X C. p. australicus.

Les mêmes phénomènes que ceux sus-cités apparaissent.

On observe une sélectivité des mâles de C. p. fatigans défavorable aux femelles de C. p. australicus lors de l'accouplement.

Aucune hybridation naturelle n'est recensée.

Le croisement mâle C. p. fatigans X femelle C. p. australicus est fertile.

Par contre le croisement mâle C. p. australicus X femelle C. p. fatigans est stérile.

Le Culex pipiens australicus peut être considéré comme une sous-espèce du C. p. pipiens.

Il présente un isolement mécanique vis-à-vis du C. globocoxitus (cf. paragr. 2.2.3.) qui, lui, est sympatrique. Par contre, l'isolement n'est qu'écologique et éthologique vis-à-vis du C. p. pipiens et du C. p. fatigans. Le C. p. australicus est, en effet, rural et eurygame, tandis que les deux autres sous-espèces sont urbaines et sténogames. L'isolement génétique n'existe que dans quelques croisements entre ces trois formes, mais leur biologie contribue à éliminer ces possibilités d'intercroisement.

3.5. Croisements intraspécifiques. Incompatibilité cytoplasmique.

Si la plupart des croisements intraspécifiques sont fertiles dans le complexe pipiens, les travaux de ROUBAUD (1941, 1944, 1945) et ceux de nombreux autres auteurs (MARSHALL, 1938 ; GHELELOVITCH, 1952 ; CALLOT, 1947 ; LAVEN, 1953, 1957) ont signalé des phénomènes d'amixie (incompatibilité) entre diverses entités sub-spécifiques du complexe.

ROUBAUD (1941) définit l'amixie comme suit :

"L'amixie se traduit par la production d'un plus ou moins grand nombre d'oeufs stériles ou de larves abortives par les femelles fécondées par des mâles hétérogènes".

Lors de croisement entre deux souches quelconques appelées A et B, trois cas théoriques différents peuvent se présenter :

- le croisement, mâle A X femelle B, est fertile. Les souches sont dites compatibles ;
- le croisement, mâle A X femelle B, est fertile et le croisement réciproque, mâle B X femelle A, est stérile, ou bien le croisement, mâle A X femelle B, est stérile et le croisement, femelle A X mâles B, est fertile. Les auteurs parlent alors d'incompatibilité unidirectionnelle ;
- les croisements, mâle A X femelle B et mâle B X femelle A, sont tous les deux stériles. Les auteurs parlent alors d'incompatibilité bidirectionnelle.

Ces phénomènes d'incompatibilité ont été observés à différents degrés dans les sous-espèces du complexe C. pipiens, comme suit :

- entre différentes souches de C. p. pipiens autogène (MARSHALL, 1938 ; ROUBAUD, 1945, 1950 ; LAVEN, 1951, 1953 ; GHELELOVITCH, 1952 ainsi que de nombreux autres auteurs) ;
- entre C. molestus et C. p. s. str. (ROUBAUD, 1933, 1941 ; TATE et VINCENT, 1933 ; GHELELOVITCH, 1952) ;
- entre C. p. pipiens et C. p. berbericus (ROUBAUD, 1941) ;
- entre C. p. pipiens et C. p. fatigans (WEYER, 1936) ;
- entre plusieurs souches de fatigans (EYRAUD et MOUCHET, 1970 ; SUBRA, 1972 ; LAVEN, 1969).

Pour tous les croisements précédemment cités, exceptés ceux effectués par GHELELOVITCH (1952) et par LAVEN (1951), l'incompatibilité entre les souches est constatée par le fait que tous les oeufs étaient embryonnés mais la preuve de sa localisation cytoplasmique n'a pas été démontrée au moyen de rétrocroisements avec les lignées parentales.

Démonstration de l'incompatibilité cytoplasmique (LAVEN, 1953, 1959).

L'incompatibilité d'origine cytoplasmique entre deux souches se traduit par une grande létalité embryonnaire et un blocage, dans l'oeuf, de la larve au moment de l'éclosion. Une éclosion induite artificiellement par agitation mécanique, permet à la larve de se développer durant un stade ou deux, mais la mort survient en général au cours des stades suivants. Seules des femelles atteignent les stades larvaires et imaginaux, à l'exclusion de tout mâle.

Dans le cas de tels croisements incompatibles, LAVEN (1967 b) signale la présence de quelques rares oeufs donnant naissance à des larves viables qui donneront ensuite des femelles matures. Ces femelles sont ha-

ploïdes et sont issues de femelles parentales qui, quoique fécondées, présentent une parténogenèse induite. La karyogamie, dans ce cas, n'a pas lieu ; les spermatozoïdes sont tués en pénétrant dans l'ovule, mais l'ovule est, par contre, activé ce qui induit son développement embryonnaire.

Cette constatation permet d'expliquer l'absence de mâles dans les cas d'apparition d'hybrides issus de croisements dits "incompatibles".

Les preuves du caractère cytoplasmique de l'amixie ont d'abord été soupçonnées par GHELELOVITCH (1952), puis pleinement établies par LAVEN (1953, 1956, 1957).

Les souches de C. p. pipiens autogène Og. (Oggelshausen, Allemagne) et Ha. (Hamburg), présentent l'une, vis-à-vis de l'autre, une incompatibilité unidirectionnelle.

Lors du croisement, femelle Og. X mâle Ha., une stérilité presque totale est observée (99,1 % à 99,5 %). Par contre, le croisement femelle Ha. X mâle Og. s'avère fécond à 90 % et induit des émergences de mâles et de femelles fertiles.

Les individus F₁ femelles obtenus sont croisés en retour avec les mâles Og. ((f Ha. X m Og.) X m Og.). Ce croisement est toujours fertile. La même opération est répétée durant 50 générations. Lors de ces nombreux croisements retour, le patrimoine génétique Ha. est progressivement dilué et remplacé par les chromosomes Og. Les hybrides de la cinquantième génération, dénommés Hy dans la suite du texte, sont donc de patrimoine génétique Og.

Le croisement, Hy mâle X Og. femelle, devrait donc être fécond et le phénomène provoquant l'amixie était chromosomique. Or, c'est le résultat inverse qui est observé ; ce croisement est stérile. Les mâles Hy se comportent exactement comme les mâles Ha. dans le croisement, femelle Og. X Ha. mâle.

Le croisement, femelle Hy X mâle Ha., est, par contre, fertile malgré le génôme différent des deux entités croisées.

LAVEN conclut donc à une incompatibilité cytoplasmique et non chromosomique. Le cytoplasme contient un facteur capable de se transmettre extrachromosomiquement durant n générations.

L'hypothèse de l'existence d'un virus cytoplasmique symbiotique de chacune des souches a été émise. Dans ce cas, il devrait donc exister un virus par type de souche incompatible et ces virus seraient transmissibles de génération en génération. Cette hypothèse, trop difficile à soutenir, a été rejetée.

La présence d'ARN cytoplasmique provoquant des réactions de type immunitaire paraît plus plausible (LAVEN, 1967 c).

4. Conclusions.

En résumé, le complexe pipiens comprend une espèce monotypique (Cu-

lex globocoxitus) et une espèce polytypique (Culex pipiens), formée de trois sous espèces (Culex pipiens pipiens, Culex pipiens fatigans, Culex pipiens australicus). Le C.p.pipiens présente en plus deux principaux biotypes : Culex pipiens pipiens autogène et Culex pipiens pipiens anautogène.

Toutes ces formes, plus ou moins apparentées, sont isolées les unes des autres par différentes barrières qui interviennent au niveau de la reproduction. Ces barrières sont soit précopulatoires, soit post-copulatoires. Elles agissent seules ou en synergie dans l'isolement des formes.

- Isolement précopulatoire.

Ce terme regroupe tous les phénomènes qui empêchent le contact entre les espèces ainsi que leur copulation.

- Isolement géographique :

Il intervient entre les formes allopatriques du complexe à plusieurs niveaux.

• Un niveau infraspécifique entre le C.p.pipiens européen et le C.p.pipiens américain.

• Au niveau sub-spécifique :

entre le C.p.pipiens et le C.p.fatigans. L'isolement entre ces deux formes n'est pas parfait ; il existe des zones géographiques de transition dans lesquelles s'hybrident les deux sous-espèces. Les populations hybrides sont dénommées C.p. var. comitatus aux U.S.A. et C.p. pallens en Extrême-Orient (ces deux expressions ne correspondent pas à des entités systématiques mais constituent une commodité de langage) ;

entre le C.p.pipiens et le C.p.australicus. Dans ce cas, l'isolement de C.p.australicus est considéré comme pratiquement insulaire.

- Isolement écologique :

Dans les zones de sympatrie, un isolement dû à la colonisation de biotopes différents empêche la rencontre de certaines espèces.

Les Culex urbains (Culex molestus, Culex pipiens fatigans) et les Culex ruraux (Culex pipiens pipiens, Culex pipiens australicus) n'ont, à cause de cet isolement écologique, que peu de contacts entre eux. Il existe cependant aux abords des villes quelques populations hybrides (Culex berbericus dans le midi méditerranéen et en Afrique du Nord et quelques hybrides C.molestus X Culex pipiens australicus en Australie).

- Isolement éthologique :

L'attraction réciproque des partenaires joue un très grand rôle lors de l'accouplement. C'est ainsi que certains moustiques fécondent indifféremment les femelles de leur espèce et celles d'espèces voisines. C'est par exemple le cas pour le complexe C.pipiens, entre le C.globocoxitus et le C.p.pipiens autogène. Par contre, certains moustiques reconnaissent les femelles de leur propre espèce et répugnent à féconder les fe-

melles d'espèces voisines. Nous retrouvons cet état de fait dans le croisement C.p.pipiens X C.p.australicus et dans le croisement C.globocoxitus X C.p.australicus.

L'apparition des caractères de sténogamie et d'eurygamie est aussi une conséquence de l'adaptation à des milieux respectivement clos ou largement ouverts. Cependant, si les milieux clos sélectionnent le caractère sténogame, les milieux ouverts permettent le maintien des formes sténogame et eurygame.

Ainsi, dans le complexe C.pipiens, C.p.australicus forme des essaims de fécondation et requière un long espace pour l'accouplement. Par opposition, les moustiques C.globocoxitus, C.molestus et C.p.fatigans, sont aptes à copuler en espace réduit sans former d'essaim de fécondation.

Différences morphologiques : De telles différences ne sont souvent qu'un support pour la nomenclature et quoique caractérisant les entités systématiques, n'influent pas toujours sur l'isolement des espèces. Cependant, les organes copulateurs des moustiques étant très complexes et étroitement coaptés lors de l'accouplement, une impossibilité mécanique peut se produire si l'édéage mâle d'une espèce n'est pas exactement adapté aux parties réceptrices de la femelle. Un tel isolement mécanique est constaté par DOBROTWORSKY et DRUMMOND (1953), entre le C.globocoxitus et le C.p.australicus.

- Isolement postcopulatoire.

Ce type d'isolement correspond aux différents isolements sexuels. Nous retrouvons principalement l'incompatibilité cytoplasmique et l'incompatibilité chromosomique.

- L'incompatibilité cytoplasmique chez le C.pipien représente un type d'isolement sexuel postcopulatoire intraspécifique.

LAVEN (1959) regroupe les différentes souches européennes du C.p.pipiens en cinq types cytoplasmiques et les souches du monde en 17 types différents. Les différentes compatibilités et incompatibilités font penser à un cline pluridimensionnel de cette amixie.

- L'incompatibilité chromosomique est due à des lots chromosomiques trop hétérogènes qui se sont différenciés lors de phénomènes de spéciation. Le C.globocoxitus et le C.p.pipiens autogène sont isolés par une telle barrière génétique. La production d'hybrides stériles est observée entre ces deux "formes".

COMPLEXE Anopheles gambiae.

1. Introduction.

2. Caractérisation des formes en présence.

2.1 - Génétique.

2.1.1 - Hybridation en laboratoire.

2.1.2 - Hybridation naturelle.

2.2 - Différences morphologiques.

2.2.1 - Caractères de l'oeuf.

2.2.2 - Différenciation des larves au stade IV.

2.2.3 - Caractères nymphaux.

2.2.4 - Caractères imaginaux.

2.3 - Cytogénétique.

2.4 - Ecologie.

3. Conclusions.

LE COMPLEXE Anopheles gambiae.

1. Introduction.

Le complexe Anopheles gambiae ne comporta, pendant longtemps, que deux espèces : Anopheles (Celia) gambiae Giles, 1902 et Anopheles melas Theobald, 1903. Bien que possédant une écologie trop variée qui avait intrigué les auteurs, les premiers clivages de l'espèce An. gambiae ne commencèrent qu'avec les travaux de MUIRHEAD-THOMSON (1948) et surtout ceux de DAVIDSON (1956) qui portèrent sur les croisements entre "souches" de nombreuses localités et sur l'observation des mâles hybrides F_1 stériles.

2. Caractérisation des formes en présence.

2.1 Génétique.

Quoique souffrant de quelques exceptions, la méthode des croisements ou méthode mixiologique constitue, à l'heure actuelle, la meilleure façon de mettre en évidence de grandes différences génétiques entre certaines populations et ainsi d'inventer les espèces à part entière.

2.1.1. Hybridation en laboratoire.

Les premiers travaux de génétique mettant en évidence plusieurs formes spécifiques dans le complexe An. gambiae furent menés par MUIRHEAD-THOMSON en 1948. Mais ce n'est qu'après les travaux de DAVIDSON (1962, 1964 a et b), PATERSON (1962, 1964 a), PATERSON et al. (1963, 1964), BURGESS (1962), KUHLOW (1962), GOTLIB (1973), COZ (1973 c) et plus récemment WHITE (1973) pour la forme D, que le complexe An. gambiae fut clivé en six espèces : quatre espèces jumelles An. gambiae A, An. gambiae B, An. gambiae C et An. gambiae D, et deux espèces distinctes d'eau saumâtre An. merus et An. melas.

Les différentes souches de chaque espèce d'anophèle du complexe sont parfaitement interfécondes et leurs hybrides F_1 mâles et femelles sont fertiles à la nième génération (DAVIDSON, 1962 ; DAVIDSON et JACKSON, 1962 ; DAVIDSON, 1964 a et b ; COZ, 1973 c).

Par opposition, les mâles hybrides F_1 issus de chacun des croisements interspécifiques présentent un plus ou moins grand degré de stérilité qui se manifeste par une atrophie des testicules vides de spermatozoïdes. La stérilité des mâles est vraisemblablement chromosomique (MASON, 1964) et constituée donc une stérilité de type postcopulatoire (MAYR, 1963).

Les hybrides femelles F_1 sont par contre normalement fertiles dans tous les croisements. Les mâles et les femelles hybrides F_1 paraissent compétitifs dans la nature vis-à-vis des souches parentales, mais non vis-à-vis d'autres espèces du complexe.

Seuls les croisements mâles Anopheles gambiae A ou An. gambiae B X femelles An. melas ou An. merus donnent une génération F_1 à "sex-ratio" fortement perturbée, avec un excès notoire de mâles (54 % à 99 %) (BURGESS, 1962 ; PATERSON, 1962, KUHLOW, 1962 b ; DAVIDSON, 1962 ; COZ et al., 1973 a ; DAVIDSON, 1964 b, DAVIDSON et al., 1970). Dans tous les autres croisements la sex-ratio s'avère normale en F_1 .

2.1.2. Hybridation naturelle.

L'observation dans la nature de larves de morphologie intermédiaire (MARCHAL, 1959 ; COZ et HAMON, 1964) (-mâle An. melas X femelle An. gambiae A) et de mâles stériles (An. gambiae A X An. gambiae B) (COZ et HAMON, 1964, WHITE, 1970 ; WHITE et al., 1972) tend à prouver qu'il doit exister une certaine hybridation naturelle, de taux très faible, entre les formes sympatriques des différents membres du complexe. COZ et HAMON (1964) trouvent un taux de 9 % mais COZ et al. (1968) et COZ (1973 c) estiment que cette hybridation naturelle est d'un taux beaucoup plus faible. Leurs affirmations se basent sur le taux de résistance au cyclo-diène et au gammexane. Ce taux est beaucoup plus élevé pour An. gambiae A et par contre faible pour An. melas qui lui est pourtant sympatrique.

Il existe donc une certaine introgression naturelle des stocks géniques des espèces du complexe An. gambiae. Cette introgression se fait par le brassage des chromosomes lors d'hybridations et se transmet par les femelles hybrides qui seules sont fertiles (MASON, 1964).

Les travaux de DAVIDSON et al. (1962) et ceux de COZ (1973) montrent qu'il faut au moins trois générations en croisement retour pour éliminer totalement la stérilité des mâles dans la descendance des femelles.

La méthode mixiologique permet donc d'inventer les espèces, cependant elle est lente et compliquée. Pour chaque moustique trouvé, ou chaque population, un nombre de croisement important est nécessaire, ce qui exclut la possibilité d'utiliser une telle méthode lors d'études écologiques.

D'autres critères de différenciation devront donc être recherchés.

2.2. Différences morphologiques.

Les différences morphologiques intervenant entre les "formes" affines, ne constituent pas obligatoirement un critère taxonomique spécifique (il faut considérer les variations individuelles, spécifiques, les phénomènes tératologiques, etc.). La morphologie comparative ne peut en effet, servir de repère de distinction qu'une fois la preuve faite du statut réel des formes. Par contre, elle constitue ensuite un moyen rapide et efficace de classification.

En ce qui concerne l'An. gambiae, de nombreux critères, tant morphologiques que morphométriques, pour tous les stades du cycle biotique, ont été étudiés afin de différencier les membres du complexe.

2.2.1. Caractères de l'oeuf.

Les travaux de COLUZZI (1964 a) (espèces A, B, An. merus, An. melas), GRJEBINE (1966) (espèces An. gambiae A, B, C, An. melas, An. merus), DAVIDSON et al. (1967) (espèces An. gambiae A, B, C, An. merus, An. melas), WHITE (1973) (espèce An. gambiae D), montrent que les deux espèces d'eau saumâtre, An. merus et An. melas, peuvent être séparées des espèces dulçaquicoles An. gambiae A, B, C et D par des caractères de mensuration des oeufs.

Les oeufs d'An. merus et d'An. melas sont plus longs et plus larges que ceux des espèces d'eau douce. Les oeufs de An. melas sont cependant mieux séparés de ces derniers que ne le sont les oeufs d'An. merus. Mais certains auteurs (BRUCE-SCHWATT et SERVICE, 1957 ; COLUZZI, 1964) citent quelques cas d'exception à cette règle, ce qui permet de douter de la validité de l'utilisation de ce critère pour toute l'aire de répartition d'An. gambiae.

Le critère de mensuration des oeufs ne permet par contre pas de séparer les espèces An. gambiae A, B, C et D les unes des autres. Les différences observées ne sont souvent pas statistiquement acceptables et de plus varient selon les localités.

2.2.2. Différenciation des larves au stade IV.

Plusieurs critères ont été étudiés dont les dents du pecten larvaire, le nombre de branches de la soie prothoracique n° 1 et le nombre de branches de la soie mésothoracique n° 1.

- Les dents du pecten larvaire sont d'égale longueur chez An. melas, tandis qu'elles sont de taille inégale chez les autres espèces (RIBBANDS, 1944).

- An. melas se distingue facilement des autres membres par le peu de branches de la soie prothoracique n° 1 (COLUZZI, 1964). Les auteurs ne sont par contre pas tous du même avis quant à la valeur de ce caractère. Pour COLUZZI (1964) le nombre de branches de cette soie chez An. gambiae A est inférieur à celui de la soie de l'espèce B (souches An. gambiae A et An. gambiae B de Pala, Haute-Volta). Cependant,

d'après COZ (1973 a), les larves de An. gambiae A récoltées dans la région de Bobodioulasso (Haute-Volta) ont un nombre de branches supérieur à celui des larves de B analysées par COLUZZI. Le caractère paraît donc peu sûr. ZAHAR et al. (1970) ne retiennent ce caractère que pour les larves de l'espèce An. gambiae A de certaines régions seulement.

- Le nombre de branches de la soie mésothoracique n° 1 est un caractère reconnu comme acceptable à Madagascar (CHAUVET et DESJARDIN, 1968) pour distinguer An. gambiae A d'An. gambiae B. Ce caractère est cependant rejeté par COZ (1973 a), pour les colonies de la région de Pala.

Il résulte de ces études que les caractères chétotaxiques larvaires ne peuvent être retenus que localement et doivent être maniés avec prudence, en corrélation avec d'autres critères de différenciation.

2.2.3. Caractères nymphaux.

Parmi les nombreux caractères étudiés et parfois retenus par certains auteurs pour une utilisation locale, nous citerons :

- la longueur des tâches du secteur alaire (CORONEL, 1962 ; ZAHAR et al., 1970). Ce caractère paraît utilisable pour les Anopheles d'une même région géographique ;
- l'indice palpal des femelles (COLUZZI, 1964 ; GRJEBINE, 1966) ;
- le nombre de sensilles coelonique des antennes des femelles (ISMAIL et al., 1968). Ce caractère s'avère utile dans certaines régions d'Afrique de l'Est ;
- les mensurations de la spermatèque (CLARKE, 1972 ; EYRAUD et al., 1972 ; WHITE, 1972). Elles constituent apparemment le critère le plus acceptable pour séparer les espèces An. gambiae A et An. gambiae B du complexe au niveau d'une population en Afrique de l'Ouest (CLARKE, 1972 ; EYRAUD et al., 1972). Cependant, en Afrique de l'Est, le critère s'avère inopérant dans les zones de sympatrie des espèces An. gambiae A, An. gambiae B et An. gambiae C (WHITE et al., 1972 a).

D'autre part, le fait de n'être utilisable que pour les femelles lui donne un champ d'utilisation limité.

Conclusion.

Si quelques unes des variations observées entre les différents membres du complexe (taille de l'oeuf, chétotaxie larvaire ou nymphale, palpes des imagos, mensurations de la spermatèque, etc...) permettent une approche du problème de la différenciation des espèces, aucuns de ces critères ne présente de valeur absolue.

La plupart des études morphologiques et morphométriques permettent de distinguer, avec assez de sureté, les deux espèces d'eau saumâtre An. melas et An. merus, l'une de l'autre et celles-ci des espèces d'eau douce.

Par contre, les grandes variations alléliques intraspécifiques et les phénomènes de dérive génétique dus à l'isolement de certaines populations, ne permettent pas une distinction spécifique morphologique des espèces dulçaquicoles dans la totalité de leurs formes et sur toute leur aire de répartition géographique. Seules, des populations régionales des différentes espèces, sont parfois séparables morphologiquement mais, dans ce cas, une surveillance étroite de tout le pool génique s'impose.

Il apparaît d'après ces études que les espèces An. gambiae A, An. gambiae B, An. gambiae C et An. gambiae D sont des espèces jumelles (sibling species) car elles sont génétiquement isolées mais inséparables morphologiquement.

2.3. Cytogénétique.

Devant les échecs de la génétique et de la morphologie, les auteurs se sont tournés vers le cytogénétique pour essayer de caractériser les différentes espèces d'An. gambiae.

Les méthodes de détermination au moyen de la cytogénétique se sont fortement développées chez An. gambiae depuis les premières études de FRIZZI et HOLSTEIN (1956) et HOLSTEIN (1957). Elles portent, en ce qui concerne les adultes, sur l'expression morphologique des chromosomes mitotiques des cellules nourricières des ovaires, ainsi que, en ce qui concerne les larves (stade IV), sur les chromosomes méiotiques et sur les chromosomes des glandes salivaires ou du cerveau.

Le lot chromosomique de chacun des membres du complexe se compose de trois paires de chromosomes polytènes appariés, comprenant :

- une paire d'hétérosome ou chromosomes sexuels. Le chromosome X presque toujours sub-télocentrique, possède un bras court (XL) et un bras long (XR) ;
- deux paires d'autosomes médiocentriques ou métacentriques (2R-2L, 3R-3L).

Les trois paires de chromosomes salivaires forment une rosette de six bras faiblement rattachés dans la région du centromère.

D'une manière générale, il existe un appariement des chromosomes homologues dans les croisements homogamiques, c'est-à-dire, dans les croisements entre spécimens de souches différentes mais appartenant à la même espèce. Chez les hybrides issus de croisements hétérogamiques, les chromosomes sexuels ne sont pas appariés. On dit qu'il existe une "asynapsis". Exemple : dans le cas des hybrides issus du croisement A X B. Ces chromosomes sont partiellement appariés par des zones de synapse dans le cas d'hybrides issus de croisements hétérogamiques entre moustiques ayant des hétérosomes appartenant au même "type" (cf. plus loin la définition du type) ; exemple : An. gambiae A X An. merus, les femelles hybrides ont des hétérosomes partiellement synapsés.

Tous les chromosomes salivaires apparaissent, après coloration, striés

de bandes sombres ou claires, plus ou moins larges, regroupés pour l'étude en section ou en zones.

Espèces A et B (COLUZZI, 1966 ; COLUZZI et al., 1967 ; DAVIDSON et al., 1967).

Les chromosomes de l'espèce An. gambiae B servent de modèle standard de référence pour toutes les études cytogénétiques entreprises sur ce complexe depuis COLUZZI (1966).

- Chromosome X :

Les hétérosomes des espèces An. gambiae A et An. gambiae B sont sub-télocentriques et se différencient par la présence de bandes sombres pigmentées terminales, sur le bras long (XR) de l'espèce B, tandis que celui-ci est achromatique chez l'espèce A. Il existe, d'autre part, chez An. gambiae B un anneau de BALBIANI typique ainsi qu'une hernie terminale ("puff"). Chez An. gambiae A, le "puff" se trouve situé au tiers basal du chromosome.

Ces différences se matérialisent par un non appariement entre les hétérosomes X des femelles hybrides (An. gambiae A X An. gambiae B) (COLUZZI, 1966 ; COLUZZI et SABATINI, 1967 ; GREEN, 1972).

- Autosomes :

Il n'existe aucune différence importante tant sur le plan morphologique que génétique entre les deux paires d'autosomes métacentriques des espèces An. gambiae A et An. gambiae B. L'appariement des chromosomes homologues chez les hybrides An. gambiae A X An. gambiae B femelles en témoigne (COLUZZI, 1966 ; COLUZZI et SABATINI, 1967 ; GREEN, 1972).

Espèce C : (COLUZZI, 1968 ; GREEN, 1972).

- Hétérosome X :

Il présente, à l'instar de B, un anneau de BALBIANI ainsi qu'un "puff" terminal. Les femelles hybrides issues du croisement A X C présentent une zone de synapse assez prononcée, ce qui permet aux auteurs (COLUZZI et al., 1968) de dire que les espèces A et C ne diffèrent que par une longue inversion paracentrique. Par contre, le croisement B X C donne des femelles présentant un appariement beaucoup moins strict des hétérosomes et les auteurs envisagent au moins quatre inversions entre ces deux espèces.

- Autosomes :

Les chromosomes 2R, 2L, 3L sont identiques à deux des espèces A et B. Le chromosome 3R permet de différencier facilement l'espèce B de l'espèce C.

Espèce D ou cytotype de Bwamba (HUNT, 1972 ; WHITE, 1973).

- Hétérosome X :

Les zonations de l'hétérosome de l'espèce D sont très semblables à celles observées chez An. melas et An. g. C. (HUNT, 1972 ; WHITE, 1973). La présence de l'anneau de BALBIANI en 1B ainsi qu'une étroite bande pâle au-delà de la dernière bande noire du télomère permet de différencier D de C. Les femelles hybrides (D X A) présentent des chromosomes X totalement asynapsés. Les hybrides (D X B) possèdent de petites zones de contact des hétérosomes. Enfin, les hybrides (D X C) montrent un appariement plus important.

La configuration du chromosome X est acrocentrique chez l'espèce D dans les cellules mitotiques, ce qui le différencie du chromosome homologue des autres espèces d'eau douce (WHITE, 1973).

- Autosomes :

Aucune différence remarquable rapport aux chromosomes homologues de l'espèce An. gambiae C et de l'espèce An. melas.

Espèce An. merus.

- Hétérosome X :

Le chromosome X d'An. merus ressemble étroitement à celui de l'espèce An. gambiae A (COLUZZI et SABATINI, 1968), essentiellement dans la partie distale du bras XR. Un renflement de la zone 5 différencie An. merus de l'espèce An. gambiae A. Chez les femelles hybrides (An. merus X An. gambiae A), un appariement relativement étroit existe entre les deux hétérosomes. Dans le caryotype mitotique l'hétérosome X est acrocentrique (COLUZZI et SABATINI, 1969).

- Autosomes :

Ils présentent quatre inversions paracentriques sur 2R par rapport à l'espèce An. gambiae B et An. gambiae A.

Espèce An. melas.

- Hétérosome X :

Il n'est pas distinguable de celui de l'espèce An. gambiae C (COLUZZI et SABATINI, 1968). Chez les femelles hybrides (An. melas X An. gambiae C) on observe une synapse très intime mais cependant pas totale. Par contre, pour les femelles hybrides An. melas X An. gambiae A et An. melas X An. gambiae B, les auteurs observent les mêmes phénomènes que pour les femelles hybrides An. gambiae A X An. gambiae B. Le chromosome X de An. melas est acrocentrique dans les figures mitotiques. Il est, d'autre part, différent en taille et en forme des chromosomes homologues des autres membres du complexe, ceci étant dû à l'importance des parties hétérochromatiques (COLUZZI et SABATINI, 1969).

- Autosomes :

Il existe deux paires d'autosomes en V de morphologie comparable à ceux de An. merus dont il se différencie par trois inversions sur 2R.

Conclusion.

Le bras long de l'hétérosome X possède des caractéristiques qui permettent de différencier presque toutes les formes du complexe An. gambiae. Les différences enregistrées sur les autosomes servent à déterminer les membres qui ne le sont pas par les caractères du chromosome sexuel.

Les chromosomes X se présentent dans les cellules des glandes salivaires sous trois types différents :

- le type B (type de référence),
- le type C, D et melas,
- le type A et merus.

D'autre part, la configuration de l'hétérosome X dans les cellules mitotiques se présente sous deux formes :

- une forme d'eau douce subtélocentrique (espèces A, B et C) à laquelle les auteurs rattachent la forme D acrocentrique ;
- une forme d'eau saumâtre acrocentrique (An. merus et An. melas).

D'une manière générale le polymorphisme chromosomique est très élevé dans les différentes souches, avec de fréquentes aberrations matérialisées par des inversions sur tous les chromosomes exceptés X et 3R (COLUZZI et al., 1967, 1968, 1969). Seule l'espèce D paraît exemptée de ces inversions (WHITE, 1973).

Les études cytogénétiques permettent une bonne séparation taxonomique des différentes espèces du complexe gambiae. Elles nécessitent cependant une technique de laboratoire relativement lente et laborieuse. Il paraît encore difficile de concevoir une étude écologique intense des imagos à l'aide de la méthode cytotaxonomique.

Ces études ont cependant permis de mettre en évidence la phylogénie des différents membres du complexe et elles ont donné des informations de base sur les significations adaptatives des différents arrangements chromosomiques.

2.4. Ecologie, éthologie, répartition géographique.

Les travaux sur l'écologie d'An. gambiae (DE MEILLON, 1951 ; LACAN, 1954) associaient, à cet insecte, avant les études de DAVIDSON (1962, 1964 a et b), PATERSON (1962), PATERSON et al. (1963, 1964), une plage de variation écologique et éthologique relativement variée. C'est le fait de ne pas trouver ce vecteur confiné à un biotope défini qui a fortement intrigué les auteurs et leur a fait soupçonner la présence de plusieurs formes étroitement apparentées. Parmi les six "formes" du complexe, nous pouvons distinguer deux "formes" d'eau saumâtre et quatre "formes" dulçaquicoles.

2.4.1. Formes d'eau saumâtre : An. melas et An. merus (DE MEILLON, 1947, 1951 ; KUHLOW, 1962 ; PATERSON, 1962, 1964 b ; COLUZZI et SABATINI, 1969).

Les larves de ces deux espèces sont euryhalines et se développent dans les gîtes d'eau plus ou moins salés et saumâtres de lagunes ou de mangroves.

Ce caractère euryhalin n'est cependant pas toujours aussi strict. Ainsi, An. melas peut se développer dans les eaux pauvres en sels à l'instar d'An. gambiae s.l. Ce dernier, par contre, ne peut supporter l'eau salée (test de RIBANS, 1944).

Les deux espèces An. merus et An. melas sont allopatriques. An. melas n'a été répertorié que dans la sous-région éthiopienne occidentale de Richard Toll (Sénégal) (COZ, 1973 a), jusqu'au Nigéria et au Cameroun.

An. merus, par contre, occupe les sous-régions orientale, australe et malgache. Il se trouve distribué sur les côtes de l'est de l'Afrique (KUHLOW, 1962 ; COLUZZI, 1969 ; DAVIDSON et al., 1967), depuis la Somalie au Nord jusqu'au Natal au Sud, ainsi qu'à l'île Maurice (PATERSON et al., 1964 ; PATERSON, 1964 b) et à Madagascar (CHAUVET, 1969 ; CHAUVET et al., 1969).

Les imagoes de ces deux espèces sont endophages. Ils sont cependant plus exophiles que An. gambiae s.l. et moins anthropophiles que ces derniers (COZ, 1973 b).

Les deux formes An. merus et An. melas sont toutes deux vectrices de paludisme, cependant les indices sporozoïtiques sont loin d'atteindre ceux des espèces An. gambiae A et An. gambiae B (3,5 pour melas, MUIRHEAD-THOMSON, 1948 - 1,4 GELFAND, 1955 - 0,8 % merus, MUIRHEAD-THOMSON, 1951, rapporté par DAVIDSON, 1967). An. melas paraît être cependant meilleur vecteur que An. merus. An. melas est aussi vecteur de Wuchereria bancrofti (BRENGUES et al., 1972).

2.4.2. Espèces dulçaquicoles.

- Espèces An. gambiae A et An. gambiae B :

Les larves sont dulçaquicoles et vivent dans les petites collections d'eau douce, non ombragées et contenant un taux de matière organique relativement faible. Les adultes sont anthropophiles, endophages et endophiles. Cependant l'espèce An. gambiae présente parfois une tendance à la zoophilie (WHITE et al., 1972 b ; COZ, 1973 b ; HARIDI, 1972).

D'après les travaux de WHITE (1972) et COZ (1973 b), la forme An. gambiae A du complexe colonise les biotopes plus humides des clairières de la forêt galerie et de la savane guinéenne tandis que la forme An. gambiae B se développe dans les zones plus sèches de la savane guinéenne jusqu'au Sahel. Ces deux espèces présentent des zones de sympatrie dans toute leur aire de répartition géographique. Mais cette cohabitation n'est que géographique. COZ (1973) montre qu'il existe, en fait, un phénomène d'allochronie, les espèces n'étant pas présentes à la même saison.

Les deux espèces sont vectrices de paludisme. L'espèce An. gambiae A présente cependant un indice sporozoïtique supérieur à celui de An. gambiae B (COZ et HAMON, 1964 ; COZ, 1973) sans doute parce que An. gambiae A est plus anthropophile qu'An. gambiae B. Elles transmettent toutes deux le filaire de Bancroft (BRENGUES et al., 1972).

- Espèce An. gambiae C :

Découverte par PATERSON et al. (1963), DAVIDSON (1963).

Les larves sont dulçaquicoles. Les imagos sont zoophiles et exophiles. Ces deux caractéristiques éthologiques ainsi qu'un indice sporozoïtique nul permet d'éliminer l'espèce An. gambiae C en tant que vecteur de paludisme (PATERSON, 1963 ; DAVIDSON, 1964 b, 1967).

L'espèce An. gambiae C n'est répertoriée qu'en Afrique du Sud-Est (Rhodésie, Swaziland et Sud du Mozambique) ainsi qu'à l'île de Zanzibar.

Elle est parfois sympatrique des espèces An. gambiae A et B ainsi que de An. merus.

- Espèce An. gambiae D :

C'est une espèce endémique, présente seulement à Bwamba près du Lac Victoria. Elle se développe dans des sources chaudes ayant une composition chimique particulière. La physiologie larvaire paraît assez stricte, car seuls les élevages faits avec l'eau des gîtes réussirent. Les adultes sont exophiles ou endophiles mais toujours assez fortement anthropophiles (WHITE, 1973). Cependant, l'auteur trouve un faible taux sporozoïtique mais ne conclut pas quant au pouvoir vecteur.

3. Conclusions.

Parmi tous les critères de ressemblance et de divergence entre les différents membres du complexe An. gambiae, nous pouvons distinguer deux principaux niveaux où se manifeste la spéciation.

Un niveau interspécifique :

Les résultats fournis par la génétique, la cytogénétique, la morphologie et l'écologie, semblent démontrer que le complexe An. gambiae est formé de six espèces, deux espèces très bien séparables An. melas et An. merus dont les larves se développent dans les eaux saumâtres et quatre espèces jumelles An. gambiae A, B, C, et D non identifiables morphologiquement, tant aux stades préimaginaux qu'au stade imaginal. Les larves de ces quatre espèces sont dulçaquicoles. Ces formes sont isolées les unes des autres par un certain nombre de facteurs ; mais il est aussi probable qu'elles soient très voisines et qu'elles possèdent un certain lien de parenté. D'après COLUZZI (non publié) et WHITE (1973), le complexe An. gambiae serait issu d'un isiomorphon ancestral ou archétype vivant sans doute au tertiaire dans un écoclimat de type équatorial. Cet archétype devait être zoophile et, plus tard, anthropophile par hasard, en présence d'hominiens sans abris solides. De cette forme hypothétique

est issue, en considérant les résultats de la génétique et de la cytogénétique, la forme An. gambiae C toujours zoophile et exophile ainsi que deux formes plus spécialisées, adaptées à des biotypes particuliers (espèces An. gambiae D et An. melas). La forme An. gambiae C se serait maintenue comme telle, dans les mêmes conditions écoclimatiques et aurait donné naissance à deux autres formes : l'espèce An. gambiae A et An. gambiae B.

L'espèce An. gambiae A aurait suivi l'anthropisation des archantropiens et reste adaptée aux fortes humidités de l'Afrique de l'Ouest. L'espèce An. gambiae B se serait acclimatée à la savane et au sahel provenant de la région soudano-éthiopienne. Ces deux espèces sont à l'origine allopatriques mais avec l'évolution des climats, elles sont devenues sympatriques en certains points (COZ, 1973 b).

La régression des zones humides et fertiles aurait chassé la forme An. gambiae A qui a cédé la place, petit à petit, dans le désert, à la forme An. gambiae B. Ceci expliquerait la présence sporadique de populations reliques de l'espèce An. gambiae A dans les oasis (COZ, 1973 c).

Plus récemment, la forme An. gambiae A aurait donné naissance, en Afrique de l'Est, au biotype particulier : l'espèce An. merus.

La ressemblance entre les espèces jumelles An. gambiae A, B, C et D ne serait pas due à un phénomène de convergence écotypique mais à une certaine introgression génique. A l'heure actuelle, ce taux d'introgression naturelle est très faible. Le fait d'obtenir des hybrides F_1 mâles stériles démontre que l'isolement génétique (isolement post-copulatoire), est pratiquement total entre les différents membres du complexe.

Il existe également un isolement écologique (pré-copulatoire) entre les formes dulçaquicoles et les formes d'eau saumâtres. An. melas et An. merus sont, d'autre part, isolés géographiquement, vivant respectivement en Afrique de l'Ouest et en Afrique de l'Est.

L'espèce An. gambiae D est de même isolée des espèces A, B et C de par son écologie larvaire très spécialisée.

Les espèces An. gambiae A et An. gambiae B, quoique souvent sympatriques, possèdent en réalité des préférences écologiques marquées. L'espèce A se développe préférentiellement dans les zones humides, tandis que l'espèce B préfère les zones plus aride. Dans le cas de sympatrie des deux espèces, nous avons vu qu'il y avait allochronie dans l'apparition des deux espèces au cours de l'année. On peut donc conclure que ces deux espèces sont isolées écologiquement.

Quant à l'espèce An. gambiae C, elle possède une éthologie caractéristique de par son exophilie et sa zoophilie.

Un niveau infraspécifique :

Le fait d'observer des divergences entre les critères morphologiques permettant de séparer les espèces An. gambiae A et An. gambiae B du complexe (CHAUVET et al., 1968), permet de préciser que les populations allopatriques des espèces An. gambiae A et B possèdent des fréquences d'apparition dissemblables pour les différents allèles de leur

stock génique.

Les espèces An. gambiae A et B, à large répartition géographique, sont constituées d'un ensemble hétérogène de populations. Cependant, ces populations étant interfécondes, il est aisé de penser que nous sommes dans ce cas à la toute première phase de la voie conduisant à l'isolement génétique et à la spéciation.

COMPLEXE Anopheles punctulatus.

1. Introduction.

2. Espèces en présence.

2.1 - Différences morphologiques.

2.2 - Etudes cytogénétiques.

2.3 - Etudes génétiques.

2.4 - Ethologie.

3. Conclusions.

LE COMPLEXE Anopheles punctulatus.

1. Introduction.

A l'inverse des autres complexes étudiés dans ce présent travail, le complexe An. punctulatus possède une aire de répartition géographique fragmentaire, colonisant toute une série d'îles du Pacifique Sud. Il est ainsi répertorié depuis les îles Molluques à l'Ouest jusqu'aux îles Salomon et aux Nouvelles Hébrides à l'Est ainsi qu'en Nouvelle-Guinée au Nord, jusqu'au Nord de l'Australie au Sud.

BELKIN (1962), lui, attribue un rôle vecteur important dans la transmission de paludisme et de filariose. Mais, à l'instar des autres complexes, le pouvoir vecteur n'est pas d'importance égale chez les différents membres.

La connaissance approfondie de l'écologie de chacune des espèces va permettre un ajustement des méthodes de lutte qui gagneront ainsi une plus grande efficacité.

2. Espèces en présence.

Cinq espèces ont été recensées jusqu'à ce jour mais nous verrons que toutes ne sont pas à retenir. Par contre, BRYAN (1973 a) pense qu'un inventaire des espèces fondé sur l'emploi d'appât animaux va entraîner la découverte de nouvelles espèces zoophiles dans le complexe An. punctulatus.

Les cinq espèces sont :

- Anopheles punctulatus Doenitz 1901.
- Anopheles farauti s.l. Laveran 1902.

Divisée à l'heure actuelle en deux espèces An. farauti n° 1 et An. farauti n° 2. La première espèce est originaire de Rabaul en Nouvelle-Guinée, la seconde de Queensland en Australie (BRYAN, 1970).

- Anopheles koliensis Owen 1945.

Sa position systématique est restée longtemps contestée du fait des caractères morphologiques intermédiaires de cette espèce (LEE, 1944, WOODHILL, 1946). Les expériences génétiques exposées plus loin fournissent la preuve de la validité de cette espèce.

- Anopheles clowi Rozeboom et Knight 1946.

Il n'a été trouvé qu'une seule larve de cette espèce donnant naissance à une seule femelle. L'espèce est donc insuffisamment connue et il n'en sera donc plus fait état dans cet exposé.

2.1. Différences morphologiques.

Ces Anopheles sont morphologiquement très semblables. Les stades pré-imaginaux sont indifférenciables. ROZEBOOM et KNIGHT (1946) et BRYAN (1973 a) séparent les stades imaginaires par la coloration du proboscis des femelles. Ce caractère, quoique fort utile, présente pour An. koliensis un spectre de variation trop étendu pour être absolue.

Les femelles dont le proboscis est entièrement noir sont cataloguées par ROZEBOOM et KNIGHT (1946) comme An. farauti s.l. ; par contre, An. farauti n° 1 et An. farauti n° 2 ne sont absolument pas différenciables morphologiquement.

Chez les femelles d'An. punctulatus, la moitié ou le tiers distal du proboscis est blanc tandis que sa partie proximale est noire.

Chez An. koliensis, la coloration du proboscis présente des variations assez étendues. En effet, une petite zone d'écailles blanches entâche normalement l'extrémité distale du proboscis chez la femelle. La descendance de plusieurs femelles d'An. koliensis (WOODHILL, 1946), comprend à la fois des individus répondant aux caractéristiques de An. koliensis des individus au proboscis entièrement noir de type An. farauti s.l. et des individus au proboscis à moitié blanc de type An. punctulatus. Il devient, ainsi, malaisé de différencier une telle espèce quand se présentent d'aussi importantes variations.

Les mâles de ces trois espèces ne sont pas séparables.

2.2. Etudes cytogénétiques.

Les études cytogénétiques entreprises par les auteurs (BRYAN et COLUZZI, 1971) ne portent que sur les espèces An. farauti n° 1 et An. farauti n° 2. Ces études sont menées sur les chromosomes des glandes salivaires des larves du quatrième stade ou sur les chromosomes mitotiques des gonades nymphales.

Le caryotype mitotique est composé d'une paire d'hétérosomes arrondis (chromosome sexuel : chromosome 1) et de deux paires d'autosomes en V (chromosomes 2 et 3). Une des paires autosomales est métacentrique (chromosome 2) tandis que l'autre est sub-métacentrique (chromosome 3).

Les chromosomes des glandes salivaires forment une rosette de six bras striés, comme chez An. gambiae. Un des bras est nettement plus court et son extrémité centromérique est renflée. Ce bras est impair chez le mâle et représente donc le chromosome sexuel X.

Ces différences entre les chromosomes ont surtout été vues chez les hybrides An. farauti n° 1 X An. farauti n° 2. Les chromosomes des glandes salivaires diffèrent par deux inversions paracentriques. L'une sur le complément chromosomique 2R et l'autre sur le complément chromosomique 2L. Ces inversions se traduisent par des zones de non appariement chez les chromosomes hybrides appariés.

Par contre, aucune différence n'a pu être mise en évidence dans le caryotype mitotique.

Il n'existe, apparemment, pas de polymorphisme chromosomique. Ces deux espèces An. farauti n° 1 et An. farauti n° 2 paraissent donc bien caractérisées et bien individualisées, au moins en ce qui concerne l'expression morphologique des chromosomes polytènes.

2.3. Etudes génétiques ; différents croisements interspécifiques (BRYAN, 1973 b).

Excepté les cas d'incompatibilité cytoplasmique, la méthode mixiologique permet de conférer le statut d'espèce à deux entités ne donnant pas naissance à des lignées indéfiniment fécondes.

Chez tous les hybrides issus des croisements qui vont suivre, les testicules sont atrophiés et vides de spermatozoïdes. Chez les femelles, les ovaires sont très réduits et les glandes accessoires souvent atrophiées.

- An. farauti n° 1 X An. farauti n° 2.

Ce croisement donne un pourcentage d'hybrides F₁ sensiblement égal au taux parental. La sex-ratio est de 1 : 1 chez les adultes. La stérilité totale des imagos est observée, comme il l'a été précisé précédemment.

- An. farauti n° 1 X An. koliensis.

Le taux d'éclosion des oeufs est inférieur au taux parental. Le taux de survivance est identique dans les deux croisements réciproques. La sex-ratio est normale.

- An. farauti n° 1 X An. punctulatus.

Le pourcentage des oeufs éclos dans le croisement An. punctulatus mâle X An. farauti femelle est le double du taux de croisement réciproque. Aucun adulte n'a jamais été obtenu ; la plupart des larves meurent au deuxième ou au troisième stade.

- An. farauti n° 2 X An. koliensis.

Dans le croisement An. farauti mâle X An. koliensis femelle, seulement 9 % des oeufs éclosent, tandis que dans le croisement réciproque, An. farauti n° 2 ♀ X An. koliensis mâle, les auteurs obtiennent 79 % d'éclosion. Dans le premier cas, 21 % des larves meurent, tandis que dans le second la mortalité atteint 40 % des larves.

- An. farauti n° 2 X An. punctulatus.

Le taux d'éclosion est sensiblement égal dans les deux croisements directs et réciproques. Cependant, le pourcentage de larves survivantes est légèrement plus élevé dans le croisement An. farauti mâle X An. punctulatus femelle.

- An. koliensis X An. punctulatus.

Le croisement An. punctulatus mâle X An. koliensis femelle donne 9 % d'éclosion larvaire contre 60 % pour le croisement réciproque.

Colonie de Yabob.

BRYAN (1973 b) signale la présence d'une lignée possédant un proboscis de type An. farauti.

Une étude génétique partielle a été entreprise et les résultats obtenus méritent d'être pris en considération. Le croisement Yabob X An. farauti n° 2 donne des mâles F₁ stériles, ainsi que le croisement Yabob X An. koliensis. Le croisement Yabob X An. farauti n° 1 donne des mâles F₁ avec divers développements des gonades, allant parfois jusqu'à la production de spermatozoïdes. Le croisement F₁ (Yabob X farauti) mâle X F₁ (Yabob X farauti) femelle produit peu d'éclosions et les femelles meurent à l'émergence. Deux mâles stériles ont cependant éclos.

Le croisement retour hybrides mâles F₁ (Yabob mâle X farauti n° 1 femelle) X An. farauti femelle donne une ponte.

Les auteurs en concluent que l'isolement reproductif n'est que partiel entre An. farauti n° 1 et la colonie de Yabob.

Par contre, celui-ci est total entre la colonie de Yabob et les autres membres du complexe. Malheureusement, les études de l'auteur se sont arrêtées à ce point et il paraît difficile de statuer sur cette forme.

Chaque fois que la présence d'hybrides stériles est constatée lors de croisements interspécifique, la lutte génétique contre les lignées parentales est envisagée. BRYAN (1973 a) constate que les mâles hybrides An. farauti n° 1 X An. farauti n° 2 possèdent des glandes accessoires trop réduites pour inséminer suffisamment les femelles. Dans ce cas, les femelles, habituellement monogames, s'accouplent une seconde fois avec un autre mâle, fertile ou non.

Dans ces conditions, la lutte génétique ne peut passer par l'utilisation de mâles stériles. Les femelles hybrides, par contre, peuvent être utilisées étant stériles et normalement attractives. Cependant, l'utilisation de femelles stériles s'avère beaucoup moins intéressante en lutte génétique car elles nécessitent un surnombre de femelles très important.

2.4. Ethologie.

La littérature ne fournit que très peu de données sur les différences

éthologiques entre les membres du complexe An. punctulatus (DAGGY, 1945). Cependant, BRYAN (1973 a), reprenant les études de quelques auteurs, avance les résultats suivants.

Tous les oeufs d'une même ponte éclosent en même temps chez An. punctulatus et le développement de l'ensemble des larves est synchrone. Chez les trois autres espèces, les éclosions sont étalées dans le temps et le développement larvaire est asynchrone.

Les préférences trophiques d'An. farauti n° 1 et An. farauti n° 2 ne paraissent pas trop strictes en laboratoire, en ce sens que les deux espèces se nourrissent aussi bien sur l'homme que sur le cobaye. Par contre, l'anthropophilie paraît dominante dans la nature. An. punctulatus semble être d'une anthropophilie beaucoup plus stricte tandis qu'An. koliensis possède un large éventail trophique.

An. farauti s.l. est sténogame ou sténeurygame selon les populations étudiées. An. punctulatus est eurygame. (MACHERRAS et LEMERLE, 1949).

3. Conclusions.

D'après les données de la morphologie, de l'éthologie et de la génétique, le complexe An. punctulatus comprend, donc, actuellement quatre espèces : An. farauti n° 1, An. farauti n° 2, An. koliensis et An. punctulatus.

La stérilité des hybrides F₁ et l'obligation de recourir pour certains croisements à la fécondation artificielle, associent à ces "formes" des caractères qui permettent de les élever au rang d'espèce.

Les espèces An. farauti n° 1 et An. farauti n° 2 constituent un ensemble de deux espèces jumelles, étant inséparables morphologiquement. Seules, la méthode mixiologique ou la cytogénétique des chromosomes 2R et 2L, permettent de les différencier. Une stérilité totale existe chez les hybrides et empêche de faire des croisements retour avec les lignées parentales. Cependant, l'incompatibilité cytoplasmique est à rejeter en considérant les arguments suivants :

- la mortalité embryonnaire est faible ; le taux d'éclosion est donc relativement élevé ;
- il existe une forte émergence des deux sexes ;
- la présence d'hybrides mâles est constatée : nous avons vu dans le complexe C. pipiens que lors d'incompatibilités cytoplasmiques, seules des femelles issues de parthénogénèse induite arrivent à l'état imaginal. Ces deux espèces sont allopatriques bien que leurs aires de répartition soient très voisines. En conséquence, aucune introgression génique ne semble se produire entre les populations étudiées de ces deux espèces. Ces deux formes sont les plus étroitement liées du complexe d'après la définition de KITZMILLER et al., (1967). "Les espèces dont les hybrides ont le plus long développement ou le plus grand pourcentage de développement, sont les plus affines".

La colonie de Yabob représente peut-être une troisième espèce jumelle du groupe An. farauti. Le fait qu'elle soit presque entièrement isolée de An. farauti n° 1 et entièrement de An. farauti n° 2 lui enlève le statut de sous-espèce. Cependant, avant de pouvoir lui assigner le statut d'espèce, une étude plus précise est nécessaire.

An. koliensis est de même une espèce et non une sous-espèce d'An. farauti s.l. Le statut d'espèce jumelle vis-à-vis d'An. farauti est délicat à lui appliquer car il existe une différence morphologique, quoique variable, entre ces deux formes. Cet anophèle est plus affiné des "farauti" que d'An. punctulatus. Il présente, de plus, un polymorphisme important.

An. punctulatus constitue la forme la mieux individualisée, aussi bien génétiquement qu'éthologiquement. Son eurygamie stricte, le prévient, en plus de son isolement génétique, de tout croisement avec les autres membres du complexe et par là même, empêche toute introgression génique.

CONCLUSIONS GENERALES.

Les trois complexes étudiés : le complexe C. pipiens, le complexe An. gambiae et le complexe An. punctulatus, sont apparemment dissemblables quant à leur composition et leur structure. Nous pouvons néanmoins les regrouper en deux catégories : d'une part, le complexe "Culex" (C. pipiens), de niveau sub-spécifique et, d'autre part, le complexe "Anopheles" (Anopheles gambiae, An. punctulatus) de niveau spécifique (ce regroupement générique des complexes possède peut-être un fondement rationnel scientifique ; il relève aussi peut-être d'un effet du hasard mais aucun argument ne permet, à l'heure actuelle, de choisir entre l'une ou l'autre de ces deux hypothèses).

Le problème du complexe C. pipiens est donc de niveau sub-spécifique car les caractères séparant les deux espèces C. globocoxitus et C. pipiens sont bien marqués. Leur isolement correspond bien à celui qui existe habituellement entre plusieurs espèces d'un même genre. Aucun problème particulier n'est donc issu de cet état de fait. Par contre, l'espèce polytypique C. pipiens, possède de nombreuses sous-espèces et "formes" dont le statut taxonomique et les relations ont été précisés antérieurement. Ces formes sont plus ou moins isolées par différents facteurs mais sont, cependant, interfécondes lorsque les phénomènes d'incompatibilité cytoplasmique n'interviennent pas.

Bien qu'à l'heure actuelle ces sous-espèces soient relativement connues, leur degré d'isolement est cependant toujours extrêmement variable. Le statut de "complexe" permet donc de préciser qu'il existe un problème permanent dans ce groupe, à savoir que les relations entre les "formes" ne correspondent pas aux relations de type simple fournies par les définitions mais sont constituées d'une imbrication de facteurs variables et plus ou moins corrélés.

Par opposition, les complexes An. gambiae et An. punctulatus sont de niveau spécifique. Ils possèdent tous deux, en plus d'espèces caractéristiques, des espèces jumelles, morphologiquement indifférenciables et présentant un isolement génétique d'origine chromosomique. Ces espèces jumelles sont : An. gambiae A, An. gambiae B, An. gambiae C et An. gambiae D pour le complexe An. gambiae, et An. farauti n° 1 et An. farauti n° 2 pour le complexe An. punctulatus.

Nous pouvons aussi noter que le degré d'isolement génétique n'est pas de valeur égale. En effet, seules les hybrides mâles issus de croisements interspécifiques dans le complexe An. gambiae sont stériles ; par contre, lors de tels croisements dans le complexe An. punctulatus, lorsqu'il y a production d'hybrides viables, mâles et femelles sont stériles.

L'étendue de la répartition géographique constitue aussi un point remarquable en regard des trois complexes étudiés.

Les complexes An. gambiae et C. pipiens présentent tous deux une grande répartition géographique ainsi qu'une vaste plage d'adaptation écologique. Le complexe An. punctulatus, par contre, est géographiquement peu étendu ; il est restreint à quelques îles du Pacifique Sud.

A travers ces études, il apparaît donc que le terme de "complexe" constitue une commodité de langage permettant de définir en un vocable court les ambiguïtés taxonomiques des espèces en présence. Ces ambiguïtés sont dues, le plus souvent, aux définitions trop strictes et trop cloisonnées de la science, ne tenant pas compte des continuités linéaires de la nature et qui apposent un cadre fixe sur des phénomènes en évolution telle que la spéciation. Ces définitions restent valables pour la majorité des espèces "contigües" mais deviennent très vite ambiguës dès qu'apparaissent des espèces "marginales" ou "transiens" présentant des distinctions infimes qui s'appuient sur les limites des définitions.

Il serait désastreux de croire que les recherches sur les complexes d'espèces ne sont que des chimères servant à alimenter les querelles de taxonomistes en mal de publications.

Outre l'attrait purement scientifique de ces recherches sur le plan fondamental, elles présentent un intérêt pour la recherche appliquée en entomologie médicale ; la lutte génétique, en effet, se base en grande partie sur cette notion de complexe. S'il existe une hybridation naturelle interspécifique et si la stérilité des hybrides est constatée, un contrôle génétique des espèces parentales peut alors être envisagé. Des études, allant dans ce sens, ont été entreprises pour les différents complexes :

- dans le complexe C. pipiens (LAVEN, 1967 a ; LAVEN et ASLAMKHAN, 1970) par introduction de souches incompatibles dans certaines localités ;
- dans le complexe An. gambiae par introduction de mâles stériles issus du croisement An. melas X An. gambiae B mâle pour lutter contre l'espèce An. gambiae A. Cette expérience, malheureusement, échoua car les mâles hybrides compétitifs avec les mâles des lignées parentales, ne le sont pas avec une tierce espèce ;
- dans le complexe An. punctulatus (BRYAN, 1973 a), nous avons déjà vu que la production de femelles hybrides stériles issues du croisement An. farauti n° 1 X An. farauti n° 2, pourrait être envisagée pour lutter contre l'une ou l'autre de ces espèces. Par contre, les mâles stériles ayant des glandes accessoires trop réduites n'inséminent pas totalement les femelles, leur supprimant ainsi leur caractère monogame.

Si ces recherches, comme nous pouvons le constater, sont encore souvent à l'état embryonnaire, un espoir est cependant permis à l'heure où l'on voit apparaître un peu partout de nombreuses résistances aux insecticides.

Les trois complexes, ici exposés, ne sont que des exemples susceptibles d'évoluer dans leur constitution avec les découvertes à venir.

Mais, de nombreux autres complexes sont déjà répertoriés chez les culicides ainsi que chez de nombreuses autres espèces animales. Leur connaissance permettra, sans doute, une meilleure compréhension des écosystèmes.

GLOSSAIRE.

- Anthropophile** : Se dit des insectes hématophages qui se nourrissent de préférence de sang humain.
- Allèle** : Deux gènes sont des allèles lorsqu'ils peuvent se remplacer sur un même site chromosomique.
- Anautogène** : Qui n'est pas autogène (cf. autogène). Les femelles anautogènes sont obligées de prendre un repas sanguin pour effectuer chacune de leur ponte, y compris la première.
- Autogène** : Les femelles de moustique sont dites autogènes lorsqu'elles sont aptes à déposer leur première ponte sans prendre de repas sanguin. Les pontes suivantes nécessitent, par contre, la prise d'un repas sanguin.
- Autosome** : Représente les chromosomes sexuels autres que X et Y.
- Cline** : Terme proposé par HUXLEY (1938). Le cline correspond à une variation graduelle et continue d'un caractère mesurable (gradient d'un caractère). Des clines différents peuvent être désignés par adjonction d'un préfixe : écocline, géocline, géocline etc... (in GRENIER 1960. La notion d'espèce et la nouvelle systématique).
- Endophage** : Se dit des insectes hématophages pour lesquels la prise de repas sanguin se fait de préférence à l'intérieur des habitations.
- Endophile** : Se dit des insectes hématophages qui se reposent dans les habitations après la prise de leur repas sanguin.
- Eurygame** : Se dit de moustiques qui exigent de grands espaces pour s'accoupler. De telles espèces forment fréquemment des essaims de fécondation.
- Exophile** : Se dit des insectes hématophages dont les lieux de repos, après leur repas sanguin, sont extérieurs aux habitations.
- Hétérodyname** : Un moustique est dit hétérodyname lorsque la femelle présente une période d'asthénobiose ainsi qu'une diapause ovarienne vraie, non liée à la température, au cours de son cycle annuel.
- Hétérogamique** : Se dit normalement de croisements dans lesquels les stocks géniques parentaux sont différents.
- Hétérosomes** : Chromosome sexuel X ou Y.
- Homodynamique** : Se dit d'espèce ne présentant pas de diapause obligatoire au cours de leur cycle annuel. Leur cycle est continu et les périodes d'asthénobiose qui peuvent l'interrompre sont fonction de la température.

Homogamique : Se dit de croisements dans lesquels les stocks géniques parentaux sont identiques ou très proches.

Ornithophile : Se dit d'insectes hématophages qui se nourrissent de sang d'oiseaux.

Poecilobiose : "La poecilobiose correspond à la différenciation dynamique, dans une espèce donnée, d'un double processus évolutif, l'un homodynamique, l'autre hétérodynamique, l'un et l'autre stable et fixé dans l'espèce habituellement pour une race déterminée" (ROUBAUD, 1933).

Sténeurygame : Individu présentant à la fois des caractères d'eurygamie et d'hétérogamie.

Sténogame : Se dit de moustiques capables de se reproduire en espace réduit. Exemple : 50 cm X 50 cm X 50 cm.

Zoophile : Se dit des insectes hématophages qui se nourrissent de préférence, de sang animal.

BIBLIOGRAPHIE.

- BARR (A.R.) - 1957 - The distribution of Culex p. pipiens and C. quinquefasciatus in North America. Amer. Jour. Trop. Med. Hyg., 6, 153-165.
- BARR (A.R.) - 1960 - A new review of recent findings on the systematic status of Culex pipiens. Calif. Vectors Views, 7, 17-21.
- BELKIN (J.N.) - 1962 - The Mosquitoes of the South Pacific (Diptera, Culicidae). Berkeley et Los Angeles Univers., Cal. Press., t. 1.
- BEKKU (H.) - 1956 - Studies on the Culex pipiens group in Japan ; I. Comparative studies on the morphology of those obtained from various localities in the Far East. Nagasaki Med. Jour. (Nagasaki Igak-kai Zasshi), 31, 956-966.
- BHATNAGAR (V.N.), SINGH (D.) and RAGHAVAN (N.G.S.) - 1958 - Bull. Nat. Soc. India Malar., 6, 125.
- BRENGUES (J.) et COZ (J.) - 1972 - Réceptivité comparée de trois espèces comparées du complexe Anopheles gambiae Giles présentes en Afrique de l'Ouest vis-à-vis de Wuchereria bancrofti Cobbold. Cah. ORSTOM, sér. Ent. Med. Parasitol., X, 3.
- BRUCE-SCHWATT (L.J.) et SERVICE (M.W.) - 1957 - An aberrant form of Anopheles gambiae Giles form southern Nigeria. Nature (Lond.), 179-873.
- BRUNHES (J.) - 1973 - La filariose de Bancroft dans la sous-région zoogéographique malgache (Comores-Madagascar-Réunion). Thèse, Orsay, ORSTOM, 1-274.
- BRYAN (J.H.) - 1970 - A new species of the Anopheles punctulatus complex. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 64, 1, 28.
- BRYAN (J.H.) - 1973 a - Studies on the Anopheles punctulatus complexe. I. Identification by proboscis morphological criteria and by cross-mating experiments. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 67, 1, 64-69.
- BRYAN (J.H.) - 1973 b - Studies on the Anopheles punctulatus complex. II. Hybridization of the member species. Trans. R. Soc. Med. Hyg., 67, 1, 70-84.
- BRYAN (J.H.) - 1973 c - Studies on the Anopheles punctulatus complex. III. Mating behaviour of the F₁ hybrides adults from crosses between Anopheles farauti n° 1 et Anopheles farauti n° 2. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 67, 1.

- BRYAN (J.H.) and COLUZZI (M.) - 1971 - Cytogenetic observations on Anopheles farauti Laveran. Bull. Org. Mond. Santé, 45, 2, 266-267.
- BURGESS (R.W.) - 1962 - Preliminary experiments on the hybridization of Anopheles gambiae Giles and Anopheles melas Théoblad. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 11, 702-704.
- CALLOT (J.) - 1947 - Etudes sur quelques souches de Culex pipiens (sensu lato) et sur leurs hybrides. Ann. Parasit. Hum. Comp., 22, 380-393.
- CALLOT (J.) - 1955 - Etudes sur les hybrides des biotypes de C. pipiens Linné. Ann. de Parasitologie, XXX, 4.
- CHAUVET (G.) - 1969 - Répartition et écologie du complexe Anopheles gambiae à Madagascar. Cah. ORSTOM., sér. Ent. Med. Parasitol., VII, 3, 235.
- CHAUVET (G.) et DESJARDIN (J.) - 1968 - Caractères chétotaxiques de distinction entre les larves (stade IV) de l'espèce A et de l'espèce B du complexe Anopheles gambiae à Madagascar. Cah. ORSTOM, sér. Ent. Med., VI, 1.
- CHAUVET (G.), DAVIDSON (G.) et COZ (J.) - 1969 - Le complexe Anopheles gambiae en Afrique continentale et à Madagascar. Cah. ORSTOM., sér. Ent. Med. et Parasitol., VII, 1.
- CLARKE (J.L.) - 1972 - Potential use of the spermatheca in the separation of species A et B of the Anopheles gambiae complex in Northern Nigeria. Bull. Org. Mond. Santé., 45, 260-263.
- CLEMENTS (A.N.) - 1956 -
- COLUZZI (M.) - 1964 - Morphological divergences in the Anopheles gambiae complex. Riv. Malar., 43, 197-232.
- COLUZZI (M.) - 1966 - Osservazioni comparative sul cromosoma X nelle specie A e B del complesso Anopheles gambiae. Acc. Naz. Lincei, 4, VIII, XL, 671-678.
- COLUZZI (M.) et SABATINI (A.) - 1967 - Cytogenetic observations on species A and B of the Anopheles gambiae complex., Parasitologia, 2, octobre.
- COLUZZI (M.) et SABATINI (A.) - 1968 - Cytogénetic observations on species C of the Anopheles gambiae complex. Parasitologia, X, 2-3.
- COLUZZI (M.) et SABATINI (A.) - 1969 - Cytogénetic observations on the salt-water species Anopheles merus et Anopheles melas, of the gambiae complex. Parasitologia, XI, 3.
- CORONEL (L.T.) - 1962 - Variations morphologiques chez Anopheles gambiae Giles. Who. Malar., 328, 4, janvier.
- COZ (J.) - 1973 a - Contribution à l'étude du complexe An. gambiae. Répartition géographique et saisonnière en Afrique de l'Ouest. Cah. ORSTOM, sér. Ent. Med. et Parasitol., XI, 1.

- COZ (J.) - 1973 b - Contribution à la biologie du complexe An. gambiae Giles en Afrique occidentale. Cah. ORSTOM, sér., Ent. Med. et Parasitol., XI, 1.
- COZ (J.) - 1973 c - Les mécanismes d'isolement génétique dans le complexe Anopheles gambiae Giles. Cah. ORSTOM, sér. Ent. Med. et Parasitol., XI, 1.
- COZ (J.) et HAMON (J.) - 1964 - Le complexe Anopheles gambiae en Afrique occidentale. Riv. Malariol., 43, 233-263.
- COZ (J.), DAVIDSON (G.), CHAUVET (G.) et HAMON (J.) - 1968 - La résistance des anopheles aux insecticides en Afrique tropicale et à Madagascar. Cah. ORSTOM, sér., Ent. Med. et Parasitol., 6, 207-210.
- COZ (J.), SALES (S.), EYRAUD (M.), BRENGUES (J.) et SUBRA (R.) - 1966 - Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de forêt humide dense, la région de Sassandra, république de Côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM, sér., Ent. Med., 7, 13-42.
- DAGGY (R.H.) - 1945 - The biology and seasonal cycle of Anopheles farauti on Espiritu Santo, New Hebrides. Ent. Soc. Amer., Ann., 38, 1-13.
- DAVIDSON (G.) - 1956 - Insecticide resistance in Anopheles gambiae Giles complex a case of simple mendelian inheritance. Nature (Lond.), 178, 863-864.
- DAVIDSON (G.) - 1962 - Anopheles gambiae complex. Nature (Lond.), 196, 907.
- DAVIDSON (G.) - 1964 a - The five mating-types in the Anopheles gambiae complex. Riv. Malar., 43, 167-183.
- DAVIDSON (G.) - 1964 b - Anopheles gambiae, a complex of species. Bull. Wld. Hlth., Org., 31, 625-634.
- DAVIDSON (G.) - 1967 - A distribution map of the member species of the Anopheles gambiae complex. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 61, 454.
- DAVIDSON (G.), et JACKSON (C.E.) - 1962 - Incipient speciation in Anopheles gambiae. Bull. Wld. Hlth. Org., 15, 425-435.
- DAVIDSON (G.) et HAMON (J.) - 1962 - A case of dominant dieldrin resistance in Anopheles gambiae. Nature (Lond.), 196, 1012.
- DAVIDSON (G.), PATERSON (H.E.), COLUZZI (M.), MASON (G.F.) et MICKS (D.W.) - 1967 - The Anopheles gambiae complex. Genetic of Insect vectors of Disease. J.W. WRIGHT et R. PAL. Elsevier Publishing company.
- DAVIDSON (G.), ODETOYIMBO (J.A.), COLUSSA (B.) et COZ (J.) - 1970 - A field attempt to assess the mating competitiveness of steril mâles produced by crossing two member species of the Anopheles gambiae complex. Bull. Org. Mond. Santé, 42, 55-67.

- DE MEILLON (B.) - 1947 - The Anophelini of the Ethiopian geographical region. Publ. S. Afr. Inst. Med. Res. (Johannesburg), 272.
- DE MEILLON (B.) - 1951 - Species and varieties of malaria vectors in Africa and their bionomies. Bull. Org. mond. Santé, 4, 419-441.
- DOBROTWORSKY (N.V.) - 1952 - The Culex pipiens group in south-eastern Australia. I. Proc. Linn. Soc. N.S.W., 77, 357-360.
- DOBROTWORSKY (N.V.) - 1955 - The Culex pipiens group in south-eastern Australia. IV. Proc. Linn. Soc. N.S.W., 80, 33-43.
- DOBROTWORSKY (N.V.) et DRUMMOND (F.H.) - 1953 - The Culex pipiens group in south-eastern Australia. II. Proc. Linn. Soc. N.S.W., 78, 131-146.
- EYRAUD (M.) et MOUCHET (J.) - 1970 - Incompatibilité cytoplasmique entre des souches de Culex pipiens fatigans Wiedemann d'Afrique, d'Asie et d'Amérique. Cah. ORSTOM, sér. Ent. Med. et Parasitol., 8, 1, 69-82.
- EYRAUD (M.), CARNEVALE (P.) et COZ (J.) - 1972 - Morphologie comparée des espèces A et B du complexe Anopheles gambiae. Mesure de la spermatèque. Cah. ORSTOM, sér. Ent. Med. et Parasitol., X, 4.
- FRIZZI (G.) et HOLSTEIN () - 1956 - Etudes cytogénétiques d'Anopheles gambiae. Bull. Org. Mond. Santé, 15, 425-435.
- GASCHEN (H.) - 1949 - Note sur Culex autogenicus en Suisse. Bull. Soc. Entomol. Suisse, VXII, 2.
- GELFAND (H.M.) - 1955 - Studies on the vectors of Wuchereria bancrofti in Liberia. Am. J. Trop. Med. Hyg., 4, 52-60.
- GHELELOVITCH () - 1952 - Sur le déterminisme génétique de la stérilité dans les croisements entre différentes souches de Culex autogenicus Roubaud. C.R. Acad. Sc., 234, 2386-2388.
- GOTLIB (M.) - 1973 - Les complexes sexuels chez Anopheles gambiae. L'écho des Savanes, 5, 11-19.
- GREEN (C.A.) - 1972 - Cytological maps for the practical identification of females of three fresh-water species of the Anopheles gambiae complex. Ann. Trop. Med. Parasitol., 66, 1.
- GRJEBINE (A.) - 1966 - Biologie et taxonomie des Anophelinae de Madagascar et des îles voisines. Thèse.
- GUILLE (G.) - 1972 - Existence de l'autogénèse chez le moustique Mansonia (Coquillettidia) richardii du littoral du Languedoc méditerranéen. C.R. Acad. Sci., sér. D, Paris, 274, 9, 1335-1336.
- HARIDI (A.M.) - 1972 - Partial exophily of Anopheles gambiae species B in the Khashm Elgirba area in eastern Sudan. Bull. Org. Mond. Santé, 46, 1, 39-46.
- HOLSTEIN (M.) - 1957 - Cytogenetics of Anopheles gambiae. Bull. Wld. Hlth. Org., 16, 456.

- HUNT (R.H.) - 1972 - Cytological studies on a new member of the Anopheles gambiae complex. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 66, 532.
- ISMAIL (I.A.H.) et HAMMOUD (E.I.) - 1968 - The use of coelonic sensillae on the female antenna in differentiating the members of Anopheles gambiae Giles complex. Who. VBC., 68, 56.
- KITZMILLER (J.B.) - 1953 - Mosquito genetic and cytogenetic. Rev. Brasil. Malariol., 5, 285-359.
- KITZMILLER (B.), FRIZZI (G.) et BAKER (R.H.) - 1967 - Evolution and speciation within the Maculipennis complex of the Genus Anopheles. J.W. WRIGHT, genetics of insect vectors of disease.
- KUHLÖW (F.) - 1962 - Beobachtungen und experimente über den Anopheles gambiae komplex. Abtrennung von Anopheles tangensis n. sp. Zeit. Tropenmed. Parasit., 13, 442-449.
- LACAN () - 1954 - L'Anopheles gambiae à Tananarive au cours de l'année 1953. Madagascar médical, 24.
- LAVEN (H.) - 1951 - Crossing experiments with Culex strains. Evolution, 5, 370-375.
- LAVEN (H.) - 1953 - Reziprok unterschiedliche Kreuzbarkeit von Stechmücken (Culicidae) und ihre Deutung als plasmatische Verebung. Z. Verebungsl., 85, 118-136.
- LAVEN (H.) - 1956 - Cytoplasmic inheritance in Culex. Nature (Lond.), 177, 141-142.
- LAVEN (H.) - 1959 - Speciation by cytoplasmic isolation in the Culex pipiens complex. Trans. Roy. Ent. Soc. (Lond.), 102, 331-342.
- LAVEN (H.) - 1967 a - Eradication of Culex pipiens fatigans through cytoplasmic incompatibility. Nature (Lond.), 216, 383-384.
- LAVEN (H.) - 1967 b - A possible model for speciation by cytoplasmic isolation in the Culex pipiens complex. Bull. Org. Mond. Santé, 37, 263-266.
- LAVEN (H.) - 1967 c - Speciation and evolution in Culex pipiens. J.W. WRIGHT, genetics of insect vectors of disease.
- LAVEN (H.) - 1969 - Incompatibility tests in the Culex pipiens complex. I. African strains. Mosq. News, 29, 70-74.
- LAVEN (H.) et ASLAMKHAN (H.) - 1970 - Control of Culex pipiens et C. p. fatigans with integrated genetical systems. Pakistan Journ. Sci., 22, 303-312.
- LEE (D.J.) et WOODHILL (A.R.) - 1944 - The Anopheline mosquitoes of the Australasian Region. Publ. Univ. Sydney, Dept. Zool., 2, 209.
- MACHERRAS (J.M.) et LEMERLE (T.H.) - 1949 - Bull. Ent. Res., 40, 27.

- MACMILLAN (H.L.) - 1958 - Study of a naturally occurring population intermediate between Culex pipiens pipiens and Culex pipiens quinquefasciatus. Amer. Jour. Trop. Med. Hyg., 7, 505-511.
- MARCHAL (E.) - 1959 - Variation de la population anophélienne d'une mare à salinité variable de la région de Konakri (Guinée Française). Bull. Inst. Fr. Afr. Noire (A), 21, 180-203.
- MARCHAL (J.F.) - 1936 - The british mosquitoes. London, 1938.
- MARSHALL (J.F.) et STANLEY (J.) - 1937 - Some notes regarding the morphological and biological differentiation of Culex pipiens and Culex molestus. Proc. Roy. Entom. Soc. London, 12, 17-26.
- MASON (G.F.) - 1964 - The causes of anales sterility in Anopheles gambiae crosses. Riv. Malariol., 43, 185-190.
- MATTINGLY (P.F.) - 1957 - Notes on the taxonomie and bionomics of certain filariasis Vectors. Bull. Org. Mond. Santé, 16, 686-690.
- MATTINGLY (P.F.), ROZEBOOM (L.E.), KNIGHT (K.L.), LAVEN (H.), DRUMMOND (F.H.), CRISTOPHERS (S.R.) and SHUTE (D.G.) - 1951 - The Culex pipiens complex. Trans. R. Entom. Soc. London, 102, 331-382.
- MAYR (E.) - 1963 - Animal species and evolution. Harvard University press, 797 pp.
- MUIREHEAD-THOMSON (R.C.) - 1948 - Studies on Anopheles gambiae and Anopheles melas in and around Lagos. Bull. Ent. Res., 38, 527-558.
- PATERSON (H.E.) - 1962 - Status of the East African salt-water breeding variant of Anopheles gambiae Giles. Nature, London, 195, 469-470.
- PATERSON (H.E.) - 1963 - The species, species control and antimalariol spraying compaigns. Implications of recent work on the Anopheles gambiae complex. S. Afr. J. Med. Sci., 28, 33-44.
- PATERSON (H.E.) - 1964 a - Direct evidence for the specific distinctness of forms A, B and C of the Anopheles gambiae complex. Riv. Malariol., 43, 191-196.
- (x) PATERSON (H.E.), PATERSON (J.S.) and VAN EEDEN (G.J.) - 1963 - A new member of the Anopheles gambiae complex. Med. Proc., 9, 414-418.
- PATERSON (H.E.), PATERSON (J.S.) and VAN EEDEN (G.J.) - 1964 - Records of the breeding of "salt-water Anopheles gambiae" et island localities in southern Africa. Nature, London, 201, 524-525.
- RIBBANS (C.R.) - 1944 - Difference between Anopheles melas (An. g : var. melas) et Anopheles gambiae. I. The larval pecten. Ann. Trop. Med. Parasit., 38, 85-86.
- ROUBAUD (E.) - 1930 - Sur l'existence de races biologiques génétiquement distinctes chez le moustique commun Culex pipiens L. C.R. Acad. Sci., 191.
- (x) PATERSON (H.E.) - 1964 b - "Salt-water Anopheles gambiae" on Mauritius. Bull. Wld. Hlth. Org., 31, 635-644.

- ROUBAUD (E.) - 1933 - Essai synthétique sur la vie du moustique commun Culex pipiens. L'évolution humaine et les adaptations biologiques du moustique. Ann.Sci.Nat.(Zoologie), 16 .
- ROUBAUD (E.) - 1935 - Races ou sous-espèces physiologiques chez le moustique commun Culex pipiens. Titres et travaux scientifiques, Laval, imprimerie Barneoud, 137-141.
- ROUBAUD (E.) - 1941 - Phénomènes d'amixie dans les intercroisements de Culicidés du groupe pipiens. C.R.Acad.Sci., 212, 257-259.
- ROUBAUD (E.) - 1945 - L'hybridation facteur régulateur naturel des populations culicidiennes chez le moustique commun. C.R.Acad.Sci., 220, 229-231.
- ROUBAUD (E.) - 1954 - Les larves léthales et leur signification dans le complexe pipiens. Riv.Parassitologia, 15, 4.
- ROUBAUD (E.) et GHELELOVITCH (S.) - 1950 - Observations sur plusieurs souches naturelles hybridées de Culex autogène (Culex autogenicus Roub.). C.R.Acad.Sci., 230, 341-343.
- ROZEBOOM (L.E.) - 1951 - The Culex pipiens complex in North America. Trans.Roy.Ent.Soc. (Lond.), 102, 343-352.
- ROZEBOOM (L.E.) and KNIGHT (K.L.) - 1946 - The punctulatus complex of Anopheles (Diptera, Culicidae). J.Parasitol., 32, 95-131.
- ROZEBOOM (L.E.) and GILFORD (B.N.) - 1954 - Sexual isolation between populations of the Culex pipiens complex in North America. J.Parasitol., 40, 237-244.
- ROZEBOOM (L.E.) and KITZMILLER (J.B.) - 1958 - Hybridization and speciation in mosquitoes. Ann.Rev.Entom., 3, 231-248.
- SPIELMAN (A.) - 1957 - The inheritance of autogeny in the Culex pipiens complex of mosquitoes. Amer.J.Hyg., 65, 404-425.
- SUBRA (R.) - 1970 - Etudes écologiques de Culex pipiens fatigans Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Lieux de repos des adultes. Cah.ORSTOM., ser. Ent.Med. et Parasitol., VIII, 4, 353-376.
- SUBRA (R.) - 1972 - Etudes écologiques sur Culex pipiens fatigans Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Différenciation de diverses souches par leurs relations d'incompatibilité. Cah. ORSTOM., ser. Ent.Med. et Parasitol., X, 1, 37-45.
- SUNDARARAMAN (S.) - 1949 - Biometrical studies on intergradation in the genitalia of certain populations of Culex pipiens and Culex quinquefasciatus in the United States. Amer.J.Hyg., 50, 307-314.
- TATE (P.) and VINCENT (M.) - 1936 - The biologie of autogenous and anautogenous race of Culex pipiens L. (Diptera, Culicidae). Parasitology, 28, 115-145.

- WEYER (F.) - 1936 - Kreuzungsversuche bei Stechmücken (Culex pipiens und Culex fatigans). Arb. Physiol. Angew. Entomol., (Berl.), 3, 202-208.
- WHASHINO (R.K.), and SHAD-DEL (F.) - 1961 - Autogeny in Culex peus Speiser. Arch. Inst. Razi. Téhéran, 23, 197, 88-91.
- WHITE (G.B.) - 1970 - The use of cytogenetical methods for identification of Anopheles gambiae complex mosquitoes in the study of african malaria vectors. Cong. Int. Parasitol. Comm., Whashington D.C.
- WHITE (G.B.) - 1972 - The Anopheles gambiae complex and malaria transmission around Kisumu, Kenya. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. 66, 4.
- WHITE (G.B.) - 1973 - Comparative studies on sibling species of the Anopheles gambiae Giles complex (Diptera, Culicidae) III. The distribution, ecology, behaviour and vectorial importance of species D in bwamba county, Uganda, morphological and cytogenetical relationships of Uganda species D. Bull. Ent. Res., 63, 65-97.
- WHITE (G.B.) and MUNISS (J.N.) - 1972 a - Taxonomic value of spermatheca size for distinguishing between four members of the Anopheles gambiae complex of mosquitoes in East Africa. Bull. Wld. Hlth. Org., 46, 793-799.
- WHITE (G.B.), MAGAYUKA (S.A.), and BOREHAM (P.F.L.) - 1972 b - Comparative studies on sibling species of the Anopheles gambiae complex (Diptera, Culicidae) : bionomics and vectorial activity of species A and species B at Segera, Tanzania.
- ZAHAR (A.R.), HILLS (M.) and DAVIDSON (G.) - 1970 - An attempt to group freshwater species of the Anopheles gambiae complex by some morphological larval and adult characters. Parasitologia, 12, 1, 31-46.