

CHAPITRE VI

LA NOTION D'ESPÈCE
CHEZ LES MOUSTIQUES :
ÉTUDE DE QUATRE COMPLEXES

par A. GRJEBINE, J. COZ, J.M. ELOUARD, J. MOUCHET et J. RAGEAU.

La notion d'espèce chez les Moustiques a beaucoup évolué depuis une trentaine d'années. La systématique moderne repose sur une étroite collaboration entre systématiciens classiques, écologistes et généticiens. Ses progrès sont dus pour une large part au développement de la lutte contre les vecteurs de maladies (paludisme, filarioses, arboviroses), tel vecteur, auparavant considéré comme une espèce unique, apparaissant en réalité comme un complexe d'espèces jumelles, tandis que tel autre se révèle renfermer plusieurs sous-espèces allopatriques susceptibles d'être distinguées, plus ou moins facilement, par la morphologie des adultes, des nymphes, des larves ou des œufs.

Il est ainsi devenu impossible au systématicien de travailler exclusivement, comme autrefois, sur du matériel de musée : il doit procéder, sur le terrain, à des études morphologiques, écologiques, éthologiques, génétiques et biogéographiques.

Les travaux récents ont porté à 31 le nombre de genres de Moustiques, à 95 celui des sous-genres, et, selon le catalogue de Stone, Knight et Starke (1959), à plus de 4 000 le nombre d'espèces, dont 2 426 validées. L'accroissement considérable du nombre d'espèces décrites est tout d'abord dû à des études systématiques classiques. Ainsi, parmi d'autres exemples, Stone, Knight et Starke (1959) ajoutent dans leur catalogue 110 espèces nouvelles pour les régions éthiopienne et malgache aux 294 recensées par Edwards (1941) ; de même, pour le Pacifique Sud, Belkin (1962) ajoute aux 104 espèces précédemment reconnues 155 espèces nouvelles et 22 douteuses. Une autre cause d'accroissement du nombre des espèces est le démembrement d'espèces anciennes en complexes d'espèces grâce aux observations faites sur le terrain et à l'application de techniques particulières morphologiques, génétiques et cytogénétiques. Les espè-

Fonds Documentaire IRD.

Cote : B x 26478 Ex : unique

Fonds Documentaire IRD



010026478

ces d'un même complexe. souvent jumelles, ne peuvent être aisément distinguées à l'aide de critères morphologiques ; dans certains cas extrêmes les critères génétiques et cytogénétiques sont seuls utilisables.

D'une manière générale, l'identification d'une espèce est désormais fondée sur la prise en compte simultanée de nombreux caractères : morphologie fine de tous les stades de développement, caractères biométriques (application de la taxonomie numérique), génétiques, chimiques (en particulier enzymologiques), physiologiques, éthologiques, écologiques, bigéographiques. L'utilisation de tous ces critères permet de donner une diagnose correcte de certaines espèces ; pour d'autres, elle montre qu'il s'agit de complexes à différents stades de la spéciation, l'isolement entre les composantes du complexe étant plus ou moins prononcé. Voici les principaux caractères utilisés :

1) Morphologie générale

— Caractères des adultes, mâles et femelles. Sur la tête, étude des écailles, soies, antennes, palpes, de la trompe et, éventuellement, de l'armature pharyngée des femelles. Etude des trois segments thoraciques, des ailes, des pattes et de tous les segments abdominaux. Description des genitalia mâles et femelles.

— Caractères de la nymphe : céphalothorax, trompettes respiratoires, segments abdominaux (chétotaxie), nageoires.

— Caractères de la larve : tête (éventuellement pièces buccales), segments thoraciques et abdominaux, notamment le 8^e segment abdominal et le segment anal, plaque stigmatique (Anophèles), siphon respiratoire (*Culicidae*). Chétotaxie détaillée.

— Caractères des œufs : morphologie fine et couleur.

2) Physiologie, éthologie, écologie

Caractères biochimiques et physiologiques, en relation avec la nature des gîtes larvaires (naturels ou urbains ; salinité ; etc.). Caractères de la reproduction (autogenèse ; sténogamie ; eurygamie). Préférences trophiques des femelles (zoophilie, anthropophilie). Fréquentation des habitations humaines ou des étables (endophilie, exophilie, endophagie, exophagie).

3) Critères cytogénétiques.

Etude des chromosomes des glandes salivaires des larves (recherche d'inversions et translocations, notamment).

4) Critère mixiologique

Essais de croisements. Etude des hybrides dans la nature et en élevage.

5) Répartition géographique

Sympatrie ou allopatrie des formes révélées par l'utilisation des différents critères.

Le présent chapitre est consacré à l'analyse de quatre complexes :

a) le complexe *Aedes scutellaris*, dont la spéciation est liée à l'isolement géographique dans le Pacifique Sud ;

b) le complexe *Anopheles maculipennis*, très important du point de vue historique, dont l'évolution a eu lieu dans les régions néarctiques et paléarctique ; le groupe néarctique renferme des espèces bien distinctes par les caractères morphologiques et cytogénétiques, alors que celles du groupe paléarctique ne diffèrent que par les caractères des œufs et par des caractères cytogénétiques discrets ;

c) le complexe *Anopheles gambiae* avec deux espèces d'eau saumâtre et plusieurs espèces d'eau douce ;

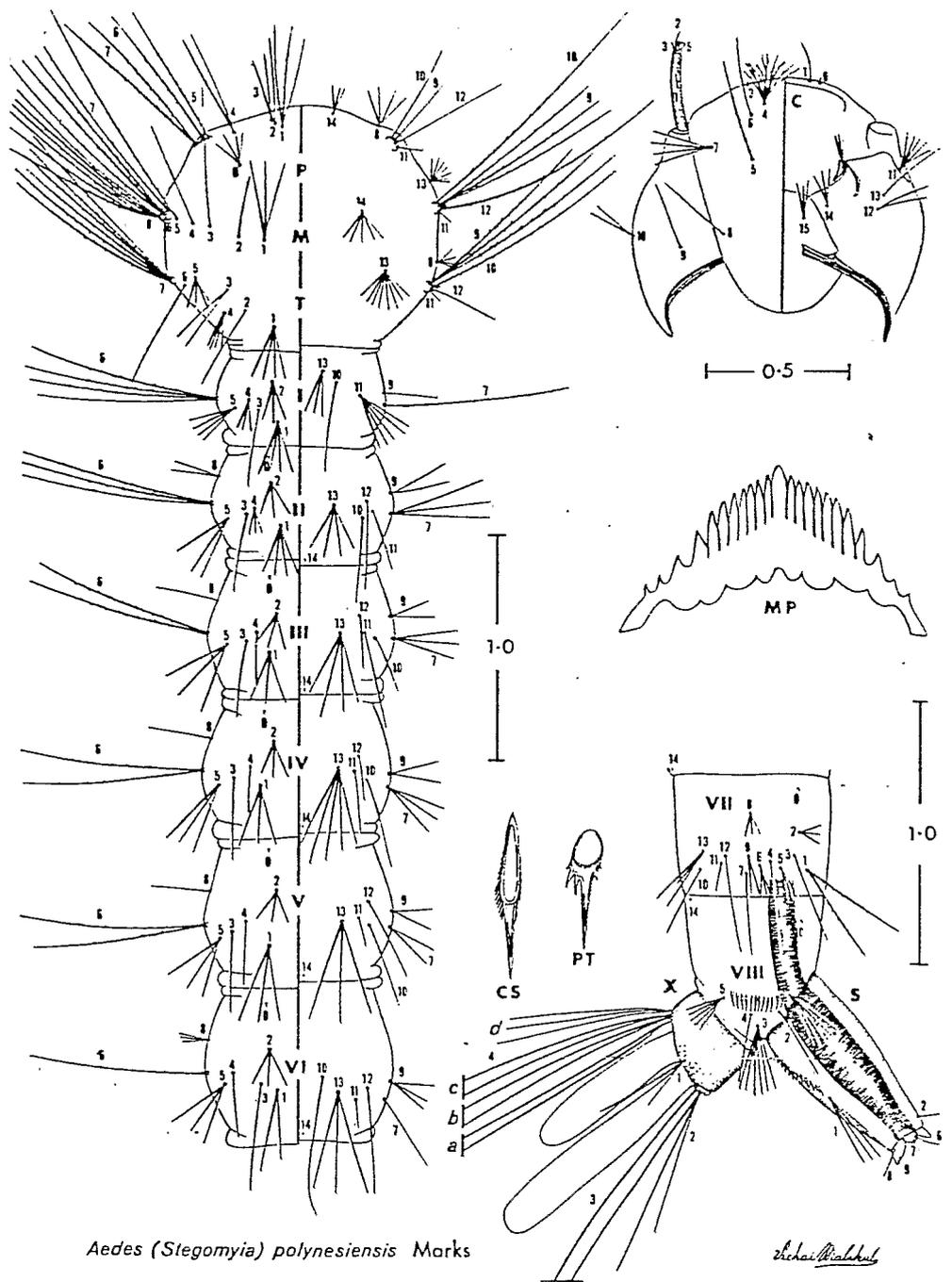
d) le complexe *Culex pipiens*, dont la spéciation s'est faite sur les cinq continents, engendrant une espèce monotypique et une espèce polytypique.

A. LES ESPÈCES JUMELLES DU GROUPE *Aedes (STEGOMYIA)* *SCUTELLARIS* DANS LE PACIFIQUE SUD

Le groupe *Aedes scutellaris* renferme une vingtaine d'espèces jumelles. Il est relativement peu diversifié vers l'ouest, où une dizaine d'espèces se rencontrent dans les régions malgache, indo-malaise, papoue, pacifique orientale, nord-australienne. Par contre sa diversification est remarquable dans le Pacifique Sud, où la spéciation allopatrique a différencié une quinzaine d'espèces endémiques à répartition souvent localisée, bien que certaines soient sympatriques.

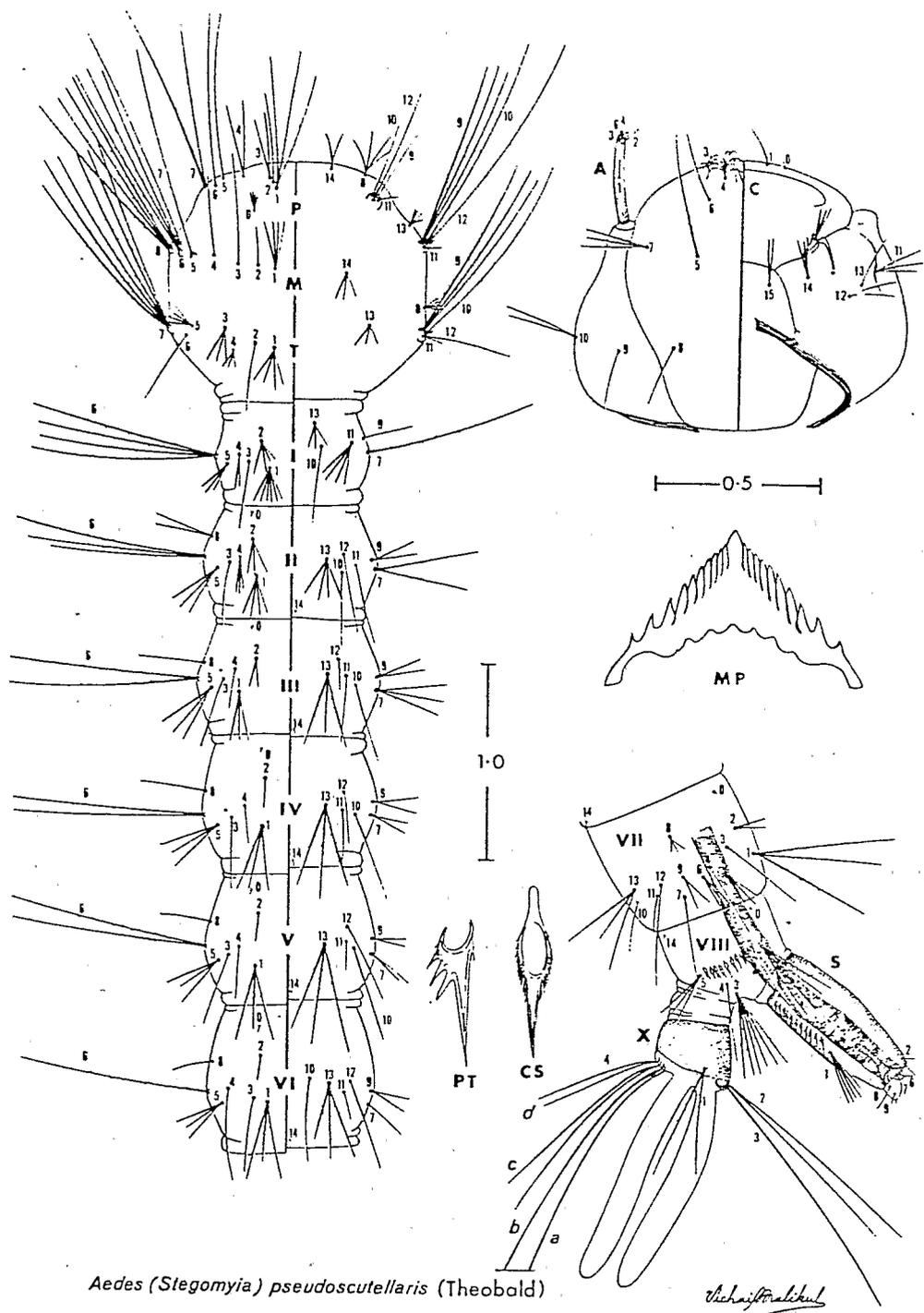
L'étude de ce groupe est principalement due à Marks (1954) et Belkin (1962) : des prospections intensives et des observations morphologiques très détaillées des stades immatures (chétotaxie des larves et des nymphes) et des adultes (genitalia mâles) ont fourni les données déterminantes pour la distinction des espèces. En outre, quelques croisements ont été réalisés : certains fournissent une F1 plus ou moins stérile ; la très relative infertilité des hybrides montre que les parents sont des formes extrêmement voisines (Rozeboom et Gilford, 1954 ; Woodhills, 1954).

Les différents spécialistes ne sont pas d'accord sur le statut taxinomique accordé aux différentes formes, en raison de la variabilité observée au sein des populations et de la difficulté d'interprétation des résultats de croisements



Aedes (Stegomyia) polynesiensis Marks

Fig. 1 - Morphologies comparées des larves de *A. polynesiensis* et de *A. pseudoscutellaris*. D'après Yian-Min Huang, 1975.



Aedes (Stegomyia) pseudoscutellaris (Theobald)

Theobald

réalisés au laboratoire. Belkin (1962) pense que les barrières entre espèces distinctes ne sont pas complètes et suppose que des espèces nouvelles peuvent apparaître à la suite des croisements naturels : ces espèces d'origine hybride seraient particulièrement adaptables aux nouveaux milieux insulaires. Cette hypothèse est en partie fondée sur la fixation expérimentale de types hybrides (Kitzmillier et Laven, 1960 ; Mattingly, 1956).

1. Critères de discrimination spécifique

Dans son travail de révision du groupe, Belkin (1962) ne reconnaît qu'une unité taxonomique, l'espèce ; il ne croit pas intéressant de recourir à la notion de sous-espèce. Les critères sur lesquels il se fonde sont avant tout morphologiques, les croisements étant souvent très difficiles, voire impossibles à réaliser.

a) Critères morphologiques

Des caractères morphologiques particulièrement utiles sont ceux de la chétotaxie des larves et des nymphes : pour la larve, 16 paires de soies pour la tête, 15 paires par segment thoracique ou abdominal (fig. 1). D'autres caractères s'y ajoutent : chez la larve, le mentum, les caractères des VIII^e et X^e segments, etc. ; chez la nymphe la morphologie générale (trompettes respiratoires, palettes natatoires) ; chez l'adulte, la description morphologique du corps est complétée par celle des genitalia mâles et, plus rarement, femelles. Les pièces buccales larvaires sont malheureusement négligées ; elles fourniraient vraisemblablement d'excellents critères, ainsi que les caractères observés, à tous les stades, au microscope électronique à balayage.

L'ensemble des caractères peut être utilisé pour détecter sans trop de risque des coupures spécifiques, sans faire appel aux longs calculs de la systématique quantitative.

Les espèces ainsi définies peuvent être regroupées en ensembles mettant en évidence leurs affinités, parfois sur la base de résultats de croisements. On peut ainsi réunir les espèces "à larves poilues" : cet aspect est dû à un développement important de soies plus ou moins barbelées et multiples. Ce groupe renferme des formes considérées comme primitives se développant en particulier dans les trous d'arbre. Les espèces à larves non poilues (soies plus simples et moins développées) ont des modes de reproduction plus variés, le développement ayant lieu soit dans divers milieux naturels (phytotelmes, etc.), soit dans des récipients artificiels. A la première catégorie appartiennent *A. futunae*, *hoguei*, *horrescens*, *pseudoscutellaris*, *upolensis* ; à la seconde, *A. albopictus*, *aobae*, *cooki*, *gurneyi*, *hebrideus*, *marshallensis*, *pernotatus*, *polynesiensis*, *quasiscutellaris*, *rotumae*, *tongae*, *varuae*.

b) Critères biologiques

Les pigments des yeux, les protéines des œufs, les caractères enzymologiques, la résistance aux insecticides n'ont pas été utilisés dans le groupe *A. scutellaris*, non plus que la morphologie des chromosomes. En revanche, les lieux de reproduction (urnes de *Nephentes*, phytotelmes restreints et spéciaux comme les fougères arborescentes) fournissent de bons critères de discrimination spécifique.

Des résultats pourraient être apportés par l'étude biologique des œufs : résistance à la dessiccation, développement aux différentes températures (altérations éventuelles de la sex-ratio).

c) Croisements

Des croisements réalisés au laboratoire ont permis de déceler des affinités entre espèces. Ainsi, le croisement entre *A. polynesiensis* et *A. pseudoscutellaris* donne lieu à un taux de fécondation des femelles relativement faible (20 p. cent ou 51 p. cent selon le sens) ; il engendre des hybrides intermédiaires féconds ; cependant, les œufs de F1 sont plus ou moins létaux (Rozeboom et Gilford, 1954).

2. Répartition géographique

Comme nous l'avons vu, le groupe *scutellaris* occupe une immense région depuis Madagascar, les Maldives et l'Inde jusqu'à l'Indonésie, les Philippines, l'Australie et le Pacifique Sud. Certaines espèces, particulièrement *albopictus* et *polynesiensis*, ayant été largement dispersées par l'homme, la première vers l'ouest (Madagascar et l'Asie), la seconde vers l'est (Pacifique Sud) (fig. 2).

D'après Belkin, les espèces de l'est (complexe *pseudoscutellaris*) semblent être les plus anciennes, s'étant isolées il y a longtemps du stock ancestral. Par contre, les formes des îles des régions de l'ouest semblent être plus récentes, bien que certaines puissent être les représentants des populations d'anciennes chaînes englouties. Parmi les espèces du groupe, certaines ont été probablement dispersées largement par les migrations humaines polynésiennes, telles *polynesiensis* dans la région est, *hebrideus* et *varuae* dans l'ouest ainsi que *marshallensis*. *A. quasiscutellaris* et *gurneyi* présentent également une large répartition insulaire, tandis que toutes les autres espèces du groupe dans le Pacifique Sud ont une répartition insulaire relativement limitée, comme *hoguei*, *varuae*, *aobae*, *pernotatus*, sp. 21 Belkin, *futunae*, sp. 22 Belkin, *pseudoscutellaris*, *horrescens*, *upolensis*, *tongae*, et *cooki* (fig. 2).

Le transport par les Polynésiens de populations qui se sont ultérieurement différenciées en espèces semble évident, car des espèces, parfois très localisées, ne

se trouvent qu'en association avec les populations polynésiennes. Fait remarquable, les migrations humaines ont permis une spéciation allopatrique, favorisée par le mode de ponte des membres du groupe sur des matériaux de nature surtout végétale (trous d'arbre, coques de noix de cocos, pirogues, feuilles de pandanus, etc.), spéciation qui jalonne les migrations successives des Mélanésiens et Polynésiens. Ainsi d'ouest en est, on trouve *quasiscutellaris* et *gurneyi*, en partie en sympatrie ; *hebrideus*, à large répartition, en sympatrie partielle avec cinq autres espèces endémiques, très localisées et allopatriques entre elles : *varuae*, *hoguei*, *aobae*, *pernotatus*. Plus loin, vers le nord, aux îles Gilbert : *marshallensis* à vaste répartition allopatrique ; vers l'est : *rotumae*, allopatrique ; et plus loin encore, vers l'est : *polynesiensis* occupant une vaste région des îles Ellice jusqu'à l'archipel des Tuamotu en sympatrie avec cinq espèces allopatriques entre elles, *futunae*, sp. 22 Belkin, *upolensis*, *pseudoscutellaris*, *horrescens*, et deux espèces vers le sud de l'aire de *polynesiensis*, toutes deux allopatriques entre elles : *tongae* et *cooki*.

3. Mécanismes d'isolement et spéciation

Dans une zone constituée d'un grand nombre d'îles, l'isolement géographique joue évidemment un rôle important dans la spéciation ; il s'agit alors de spéciation allopatrique. Cependant, des mécanismes d'isolement écologique ne sont pas exclus, d'où la possibilité de spéciation sympatrique.

La spéciation allopatrique résulte du transport de populations dans des îles lointaines vierges, isolées. Ces populations donnent naissance à des formes allopatriques. Le transport peut se faire soit par les moyens naturels (vents, courants, etc.), soit par l'Homme lors de ses migrations lointaines en pirogue (Mélanésiens, Polynésiens) ou à l'occasion de communications commerciales ou touristiques. Dans le cas des *Aedes* du genre *Stegomyia* ce sont surtout les œufs résistants qui sont transportés, collés à différents matériaux végétaux ou autres substrats naturels ou artificiels.

Un isolement sympatrique peut résulter du choix de lieux de ponte nouveaux, en particulier dans de petits biotopes de nature végétale, comme les phytotelmes (trous d'arbres, aisselles de feuilles, urnes de *Nephentes*, collections d'eau dans les fougères arborescentes, coques de fruits, feuilles tombées à terre, etc.), se situant parfois à des niveaux différents d'une même plante. Il peut aussi être dû à des différences dans les rythmes d'activité sexuelle.

Le groupe *Aedes scutellaris* constitue un complexe d'espèces jumelles et de formes insulaires illustrant bien la spéciation allopatrique et la spéciation sympatrique. Il occupe une zone immense comportant des régions très différentes : malgache, orientale, malaiso-andamans, îles Sunda, Bornéo, Philippines, îles du Pacifique oriental, Papouasie, Nord-Australienne et Pacifique Sud.

A partir d'une population, probablement ouverte à l'origine, le groupe, encore très homogène, a été transporté à travers les îles de la région orientale

(Philippines, Sumatra, Java, Les Célèbes, etc.), de la région Nord Australienne et de la Nouvelle Guinée dans la vaste région du Pacifique Sud où il a subi une spéciation allopatrique intense, en donnant des sous-populations plus ou moins fermées qui ont pu se différencier en espèces distinctes, parfois très difficilement identifiables.

Sur le plan écologique, les gîtes primitifs sont constitués par les trous d'arbre et les aisselles des feuilles (*Pandanus*, etc.), mais certaines espèces se sont adaptées à des gîtes très spécifiques, comme les cornes de *Nepenthes* ou des phytotelmes plus répandus comme les noix de cocos, ou encore des ustensiles métalliques (boîtes de conserves, etc.).

Quant aux préférences trophiques, certaines espèces sont restées zoophiles (omithophiles le plus souvent), tandis que d'autres sont devenues plus ou moins anthropophiles, suivant l'Homme dans ses migrations. Certaines d'entre elles sont vectrices de maladies : filariose de Bancroft, arboviroses : elles constituent par leur agressivité des nuisances, jouant ainsi un rôle important dans l'économie de la région.

4. Systématique

Belkin (1962) classant des espèces par ordre alphabétique, donne les caractères différentiels minimaux qu'il a constatés aux stades larvaires, nymphaux et adultes, en particulier des genitalia mâles :

1) *A. aobae* Belkin est une espèce assez bien différenciée à tous les stades, bien que proche de *pernotatus* et *futunae*.

2) *A. cooki* Belkin présente selon les stades des caractères de *polynesiensis* et de *tongae*.

3) *A. futunae* Belkin présente des affinités avec *aobae*, *pernotatus* et *quasiscutellaris* (genitalia mâles).

4) *A. gurneyi* Stone et Bohart montre des caractères proches de : *albopictus* (genitalia mâles), *marshallensis*, *hebrideus*, *futunae*, *quasiscutellaris* et *gurneyi* (suivant stades et sexes).

5) *A. hebrideus* Edwards, très semblable à *scutellaris* de Nouvelle Guinée et des Philippines, en diffère par les genitalia mâles. Très répandue par les Polynésiens, elle présente des formes variées dans des régions éloignées, surtout différenciées par les genitalia mâles. Perry (1950) a croisé des femelles d'*hebrideus* avec des mâles de *pernotatus* et a obtenu une F1 ne comportant que des femelles, les larves présentant de nombreuses anomalies.

6) *A. horrescens* Edwards est très différent surtout par les genitalia mâles ; les femelles sont plus ou moins semblables à celles de *cooki* et *polynesiensis* ; les nymphes proches de *rotumae*, *pseudoscutellaris* ; les larves présentant certains caractères de *cooki*, *polynesiensis*, *rotumae*.

7) *A. marshallensis* Stone et Bohart : adultes bien différenciés ; larves et nymphes très semblables à *albopictus*, *hebrideus*, *quasiscutellaris*, *gurneyi*.

8) *A. pernotatus* Farner et Bohart : genitalia mâles caractéristiques proches de *aobae* ; femelle plus ou moins semblable à *polynesiensis* ; nymphe assez proche de *aobae* ; larve assez différenciée. Les croisements avec *hebrideus* ont montré des différences génétiques (voir ci-dessus *hebrideus*).

9) *A. polynesiensis* Marks : très semblable à *pseudoscutellaris* dont il a été séparé, grâce aux différences minimales des genitalia mâles et l'absence d'une bande d'écailles chez les deux sexes. Larves et nymphes présentant des différences très petites avec *pseudoscutellaris*. Comme nous l'avons dit ci-dessus, les croisements effectués entre *polynesiensis* et *pseudoscutellaris* ont donné des hybrides féconds mais à fertilité réduite. D'autre part, le taux de fécondation dans les deux sens entre les deux espèces est réduit par rapport aux lots témoins. Remarquons que ces deux espèces sont allopatriques sauf aux îles Fidji où elles sont sympatriques.

Cette espèce est largement répandue et présente une très grande plasticité, se développant dans des gîtes très variés, depuis les troncs d'arbres jusqu'aux réservoirs artificiels, et même parfois des terriers de crabes.

10) *A. pseudoscutellaris* (Theobald) : très proche de *polynesiensis*, s'en distingue néanmoins à tous les stades. Connue seulement aux îles Fidji, l'espèce est proche de *horrescens* qui occupe une région adjacente à la sienne.

11) *A. quasiscutellaris* Farner et Bohart : très proche de *hebrideus* dont on peut la différencier, difficilement, par les genitalia mâles.

12) *A. rotumae* Belkin : ressemble à l'état adulte à *upolensis* mais les genitalia mâles sont bien distincts ; les larves et nymphes rappellent *horrescens*, *polynesiensis*, *pseudoscutellaris*.

13) *A. tongae* Edwards : bien différenciée ; les genitalia mâles sont proches de *cooki*, *upolensis*, *hoguei*, *varuae*. La nymphe rappelle *pseudoscutellaris* ; la larve a des caractères semblables à ceux de *pseudoscutellaris* et *pernotatus*.

14) *A. upolensis* Marks : adultes bien différenciés des autres membres, sauf de *rotumae* ; genitalia mâles similaires de *pseudoscutellaris* ; nymphe très semblable à celle de *polynesiensis* et *hoguei* ; larve à celle de *hoguei*. Belkin a trouvé des larves dans les fougères arborescentes.

15) *A. varuae* Belkin : très proche de *tongae*, mais genitalia mâles différents ; larve analogue à celle de *hebrideus*, *quasiscutellaris*, *gurneyi*, *marshallensis* et *albopictus*. L'espèce a été trouvée par Belkin dans des fougères arborescentes et des feuilles de *Pandanus*.

16) *Aedes* sp. forme Vanua Lava Belkin : proche de *pernotatus*.

17) *Aedes* sp. forme Wallis Belkin : proche de *polynesiensis*.

18) *A. tabu* Ramalingam et Belkin (1965) : proche de *tongae*.

Distribution : Iles Tônga : groupe Tongatabu et groupe Haapai.

5. Conclusion

Le groupe *Aedes scutellaris* du Pacifique Sud apparaît comme un complexe d'une quinzaine d'espèces jumelles dont la diversification résulte pour une large part de l'isolement géographique dû au caractère insulaire de la région. Ces espèces sont pour la plupart allopatriques. Il existe cependant une certaine sympatrie, limitée le plus souvent à 2 ou 3 espèces sur une même île.

Parmi ces espèces, certaines ont une aire de répartition très étroite, par exemple *rotumae*, *tongae*, *cooki* ; d'autres ont une large distribution, leur dispersion ayant été assurée, probablement, par les migrations des Mélanésien et des Polynésien : *quasiscutellaris*, *polynesiensis*, *hebrideus*, *gurneyi*, *marshallensis*.

Beaucoup de ces espèces sont polytypiques ; leurs populations sont très diversifiées à la fois sur les plans morphologique, physiologique et écologique. La diagnose d'une espèce ne peut donc pas reposer sur la simple description d'un holotype.

Il nous est difficile de suivre Belkin dans sa théorie d'origine de certaines espèces par hybridation : nous pensons qu'il s'agit de formes très plastiques, montrant des caractères communs susceptibles de s'exprimer différemment en fonction des conditions de milieu, et dont la spéciation est très récente, voire encore incomplète.

En revanche, nous pensons comme lui qu'il vaut mieux ne pas parler de sous-espèces, mais plutôt de formes géographiques ou physiologiques.

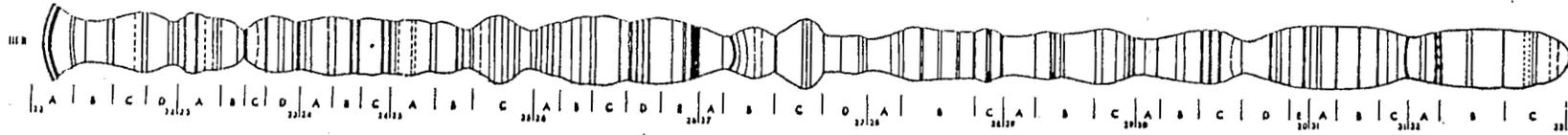
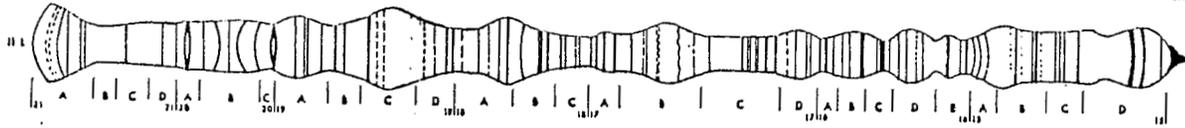
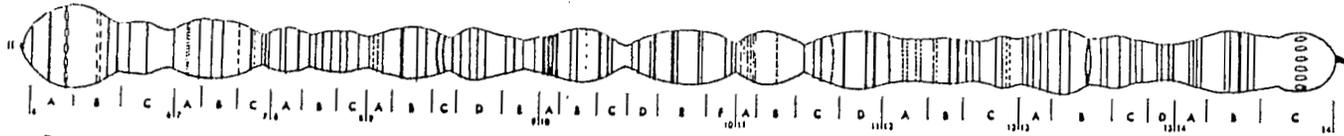
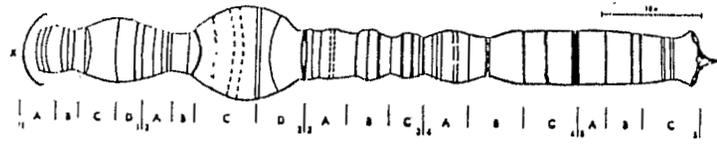
B. LE COMPLEXE *ANOPHELES MACULIPENNIS*

Le complexe *Anopheles maculipennis* comprend, d'une part un groupe de cinq espèces nord-américaines, d'autre part un ensemble d'espèces paléarctiques à vaste aire de répartition européenne et asiatique. Son étude a été faite en particulier par Kitzmiller, Frizzi et Baker (in Wright et Pal, 1967).

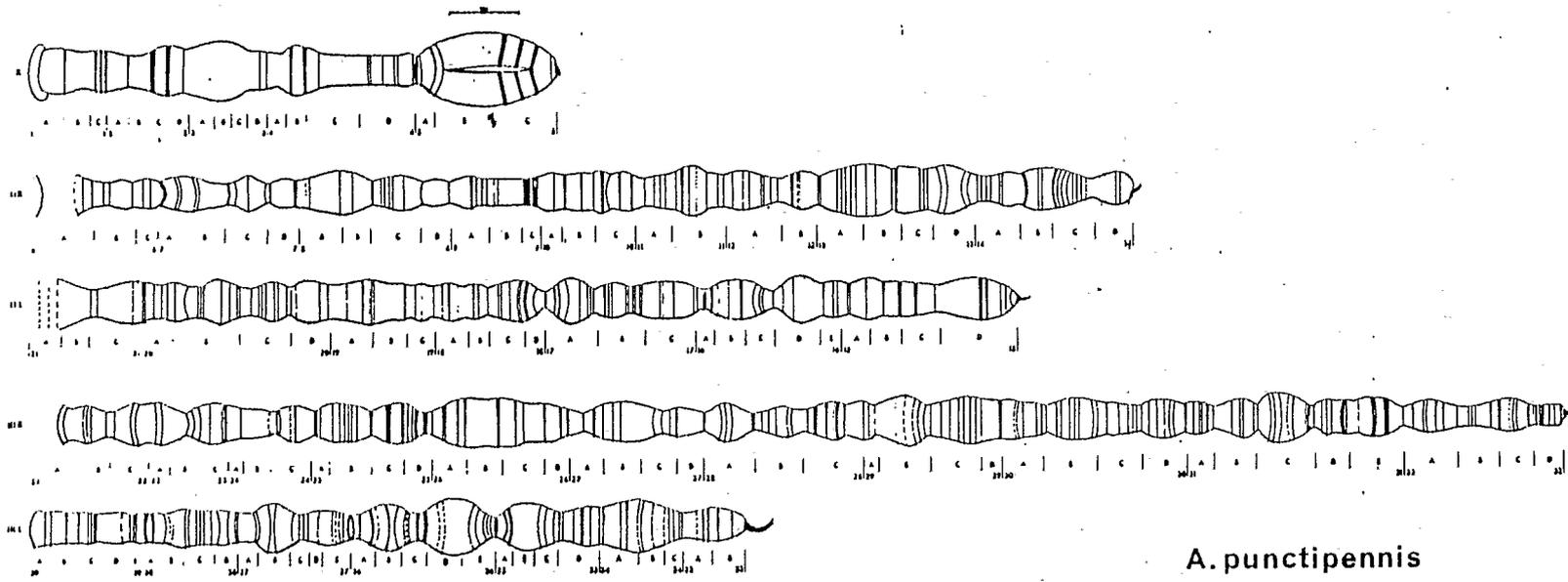
Le premier groupe semble être le plus ancien et traduit une évolution déjà importante, avec une spéciation relativement avancée. Le deuxième groupe, qui comprend l'espèce *Anopheles maculipennis* Meigen 1818, a donné lieu à une vaste étude épidémiologique qui a montré l'existence de formes biologiques différentes (anophélisme sans paludisme) et provoqué des recherches morpholo-



Fig. 3 — Distribution géographique des espèces néarctiques du complexe *maculipennis*
D'après Kitzmiller et al., 1967.



A. freeborni



A. punctipennis

Fig. 4 — Carte cytologique des chromosomes de *A. freeborni* et de *A. punctipennis*.
D'après Kitzmiller et al., 1967.

giques, cytogénétiques et génétiques approfondies. Ces travaux ont permis de reconnaître un complexe d'espèces jumelles (dont certaines sont considérées seulement comme des sous-espèces) à évolution récente, similaires à l'état adulte, très proches les unes des autres par la morphologie des chromosomes, mais différant par le type des œufs.

1. Les espèces néarctiques

a) Caractères morphologiques

Les espèces nord américaines du complexe *maculipennis* comprennent : *An. freeborni* Aitken, *An. quadrimaculatus* Say, *An. earlei* Vargas, *An. aztecus* Hoffmann, *An. occidentalis* Dyar et Knab et *An. punctipennis* (Say) ; contrairement aux espèces paléarctiques du complexe, elles sont relativement bien différenciées morphologiquement aux stades adulte et larvaire et présentent des divergences chromosomiques considérables. Ces espèces occupent des aires géographiques distinctes en Amérique du Nord (fig. 3) et montrent des préférences écologiques plus accentuées que les espèces paléarctiques ; elles sont donc taxonomiquement plus différenciées que ces dernières.

b) Caractères cytogénétiques

Les études de Kitzmiller et al., 1967, font apparaître avec évidence entre *freeborni*, *occidentalis* et *aztecus* une parenté chromosomique et une relation étroite que confirment les croisements. Les similitudes suggèrent que *freeborni*, *occidentalis*, *aztecus* et *quadrimaculatus* forment un groupe d'espèces étroitement apparentées ; de leur côté *punctipennis* et *earlei* sont étroitement apparentés et présentent de fortes affinités avec le groupe *freeborni* (fig. 4).

c) Croisements (Kitzmiller et al., 1967)

Les différents croisements montrent un isolement génétique considérable (fig. 5). Malgré la grande similitude de structure visible des chromosomes et en particulier des autosomes, l'asynapsis est presque complète chez les hybrides F1, plaidant pour l'existence de changements génétiques qui ne se reflètent pas dans les bandes. Ces différences génétiques accumulées avec l'évolution, ont rendu l'appariement impossible, contrairement aux formes paléarctiques chez lesquelles l'appariement se produit encore chez les hybrides. En outre, les inversions sont très nombreuses (de 100 à 200), contrairement aux espèces paléarctiques qui présentent un nombre d'inversions plus restreint. L'existence du fort polymorphisme chromosomique du groupe néarctique plaide en faveur de l'existence d'un centre d'origine proche de l'Amérique du Nord.

melanoon Hackett et Missiroli 1935, dont *An. maculipennis subalpinus* Hackett et Lewis 1935 est synonyme (= *An. melanoon subalpinus* Hackett et Lewis 1935); *An. sacharovi* Favre 1903; *An. labranchiae labranchiae* Falleroni 1926; *An. labranchiae atroparvus* van Thiel 1927. Cette classification est proche de celle de Bates, Beklemichev et La Face, qui sera mentionnée plus loin.

a) *Caractères morphologiques* (Bates et al., 1949; Rioux, 1958; Ghoutsevitch et al., 1970)

Les espèces du groupe sont très semblables aux différents stades de développement, et ne peuvent être distinguées morphologiquement que par les œufs. C'est surtout à la suite de constatations épidémiologiques comme l'anophélisme sans paludisme pour le complexe *maculipennis* (Celli pour l'Italie, travaux de Roubaud pour la France) et la découverte des races anthropophiles et zoophiles qu'on a abouti à une pulvérisation de l'espèce *maculipennis*.

Les travaux de biométrie de l'Ecole hollandaise (van Thiel, 1927) ont montré qu'il existait deux formes à longueur d'ailes différente, résultats confirmés par de Buck, Schoute et Swellengrebel (1930, 1932). Les formes microptères sont issues surtout des larves vivant en eau saumâtre; les femelles sont anthropophiles et en hiver se nourrissent occasionnellement; dans les conditions naturelles d'hibernation, au lieu de mûrir leurs œufs, elles accumulent des réserves dans les tissus gras (dissociation gonotrophique de Swellengrebel, 1929); placées expérimentalement à 20°C, elles pondent normalement. La forme macroptère est issue de larves vivant en eau douce; les femelles passent l'hiver dans les étables en état de repos complet, ne manifestant aucune activité de piqûre.

La découverte de deux espèces voisines donna lieu à la dénomination de la forme microptère *An. maculipennis* var. *atroparvus* van Thiel 1927 et permit l'explication de l'épidémiologie du paludisme en Hollande: la variété *atroparvus* anthropophile est la seule en cause comme vecteur, l'activité hématophage maintenue en hiver permettant d'expliquer les poussées printanières épidémiques du paludisme (Grenier, 1960).

La découverte de différents types d'œufs, de coloration plus ou moins foncée, est due à l'école italienne; il existe deux types d'œufs, les uns foncés à taches noires et barrés transversalement aux extrémités subapicales, les autres plus pâles, ornés seulement de taches noirâtres (fig. 6). Les œufs foncés "barrés" sont ceux de *An. m. race messeae* (race fréquente dans les régions non impaludées), les œufs pâles étant ceux d'*An. m. var. labranchiae*, variété fréquente dans les régions impaludées (Falleroni, 1926).

De Buck, Schoute et Swellengrebel (1930-1932) ajoutent des caractères morphologiques distinctifs; les uns concernent l'œuf (membrane inter-costale et nombre des côtes transversales), les autres la larve (nombre de branches de la soie

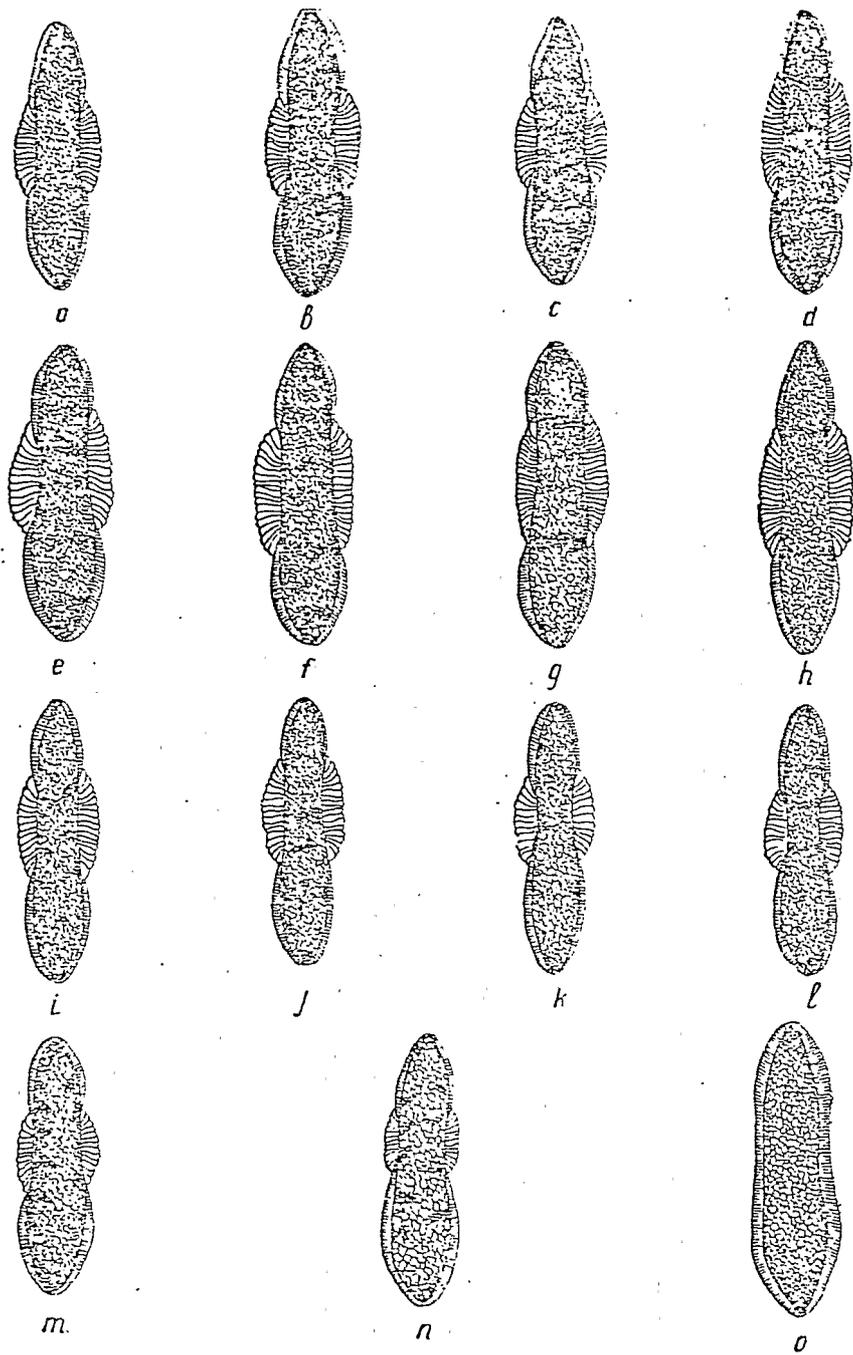


Fig. 6 - Œufs des espèces paléarctiques du complexe *A. maculipennis*. a, *An. mac. melanoon* Hackett ; b-f, *An. mac. messeae* Fall ; g-h, *An. mac. maculipennis* Mg. ; i-l, *An. mac. atroparvus* v. Thiel ; m-n - *An. mac. labranchiae* Fall ; o, *An. mac. sacharovi* Favre. D'après Missiroli, Hackett et Martini, 1933. In Ghoutsevitch et al., 1970.

palmée des segments abdominaux 4 et 5), d'autres encore l'imago (morphologie des claspettes de l'hypopygium du mâle).

Les travaux de Hackett, Martini et Missiroli (1932 à 1935) conduisirent à la reconnaissance de cinq "races", dont certaines furent mises ultérieurement en synonymie, la race d'œufs barrés de Falleroni (1932) correspondant à la forme type (*typicus* de Hackett et Missiroli, 1935). On aboutit ainsi à la liste suivante des races et variétés du complexe :

An. maculipennis maculipennis Meigen 1918 (= *typicus* Hackett et Missiroli 1935)

An. maculipennis messeae Falleroni 1926

An. maculipennis atroparvus Van Thiel 1927

An. maculipennis labranchiae Falleroni 1926

An. sacharovi Favre 1903.

Des travaux réalisés 1930 et 1936 décrivent des formes nouvelles en se fondant surtout sur les caractères des œufs et les caractères larvaires ; citons surtout *melanoon* Hackett et Missiroli 1935 et *subalpinus* Hackett et Lewis 1935 (fig. 6). Toutes ces descriptions ont donné lieu à des clés de détermination des œufs et des larves (Bates et Hackett, 1939).

b) Hybridation

L'étude de croisements expérimentaux, à partir de 1933, a contribué à l'émiettement de l'"espèce" *maculipennis* (Grenier, 1960). Au cours des essais de croisement, on constate en effet que certaines "races" ont des comportements différents au cours de l'accouplement : "*typicus*", *messeae*, *subalpinus*, *sacharovi* ne peuvent s'accoupler en espace réduit (eurygamie de Roubaud) ; au contraire *atroparvus* et *labranchiae* s'accouplent en espace réduit (sténogamie de Roubaud), *labranchiae* seulement dans certaines conditions d'éclairément.

Les résultats des croisements démontrent que certaines "formes" sont sexuellement isolées : confrontés avec les données fournies par l'éthologie (Roubaud), l'écologie (Missiroli) et la biométrie (Bates et Hackett, 1939), ils conduisent à admettre l'individualisation de véritables espèces. Hackett reconnaît ainsi trois espèces dans le complexe : *An. maculipennis*, *An. labranchiae*, *An. sacharovi*.

Bates, Beklemichev et La Face (*in* Boyd, 1949) donnent la liste des espèces du complexe dans laquelle certaines formes sont considérées comme des sous-espèces, d'autres comme des espèces jumelles ("cryptic-species" de Bates), dont la classification est proche de celle de Stone et al. 1959 et que nous signalons dans la colonne de droite :

- 1) *An. maculipennis* Meigen 1918 (= *typicus*
Hackett et Missiroli, 1935) *maculipennis, maculipennis*

- | | |
|---|--|
| 2) <i>An. messeae</i> Falleroni 1926 | <i>maculipennis messeae</i> |
| 3) <i>An. melanoon</i> sp. <i>melanoon</i>
Hackett et Missiroli 1935 | <i>maculipennis melanoon</i>
(synonyme de <i>melanoon</i>) |
| <i>An. melanoon</i> s. sp. <i>subalpinus</i>
Hackett et Lewis 1935 | |
| 4) <i>An. labranchiae</i> sp. <i>labranchiae</i> Falleroni 1926 | <i>labranchiae labranchiae</i> |
| <i>An. labranchiae</i> s. sp. <i>atroparvus</i> van Thiel 1927 | <i>labranchiae atroparvus</i> |
| 5) <i>An. sachavori</i> Favre 1903 | <i>sachavori</i> |

L'étude approfondie des croisements s'est faite dans la période de 1947 à 1965, simultanément à celle de la cytogénétique qui sera examinée plus loin. Un obstacle est constitué par le comportement : *An. atroparvus* est le seul qui s'accouple dans les cages de laboratoire. C'est donc seulement grâce à la copulation induite (provoquée) qu'il a été loisible d'effectuer tous les croisements possibles en tournant les barrières éthologiques. Ces expériences ont permis de constater divers degrés d'isolement physiologique et génétique : 1) les spermatozoïdes n'arrivent pas à féconder les œufs ; 2) ils fécondent les œufs dans des proportions variées mais sans éclosion ; 3) les œufs éclosent en pourcentage variés, mais la mortalité survient au stade larvaire ; 4) certains croisements produisent des larves, mais elles meurent aux stades I, II, III et IV ; 5) certaines croisements produisent des nymphes, mais l'émergence des adultes ne se fait pas ; 6) les croisements permettent l'émergence des adultes mais avec un déséquilibre marqué pour la sex-ratio ; 7) les croisements permettent la sortie des mâles et femelles en proportion normale mais avec une stérilité complète, soit pour les mâles, soit pour les femelles.

Tous les croisements possibles ont été obtenus, à l'exception de 4 croisements sur 5 concernant *sachavori* (l'astérisque * indiquant l'absence de croisement) :

atroparvus croisé avec : *labranchiae*, *maculipennis*, *subalpinus*, *messeae*, *sachavori*.

labranchiae croisé avec : *maculipennis*, *subalpinus*, *messeae*, *sachavori* *

maculipenni croisé avec : *subalpinus*, *messeae*, *sachavori* *

subalpinus croisé avec : *messeae*, *sachavori* *

sachavori croisé avec : *messeae* *

L'analyse de tous ces croisements artificiels en cage et des copulations provoquées montre qu'il existe un isolement reproductif dans le premier groupe (*atroparvus*), tandis que les copulations artificielles sont utilisées pour les formes présentant des barrières éthologiques : *labranchiae* avec *maculipennis*, *subalpinus*, *messeae* ; *maculipennis* avec *subalpinus* et *messeae* ; *subalpinus* avec *messeae* (fig. 7).

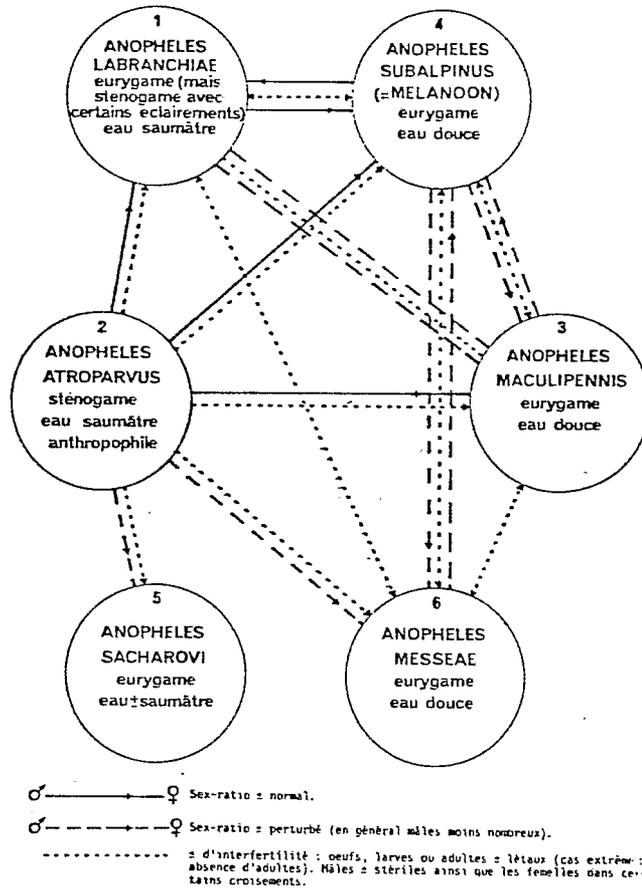


Fig. 7 – Complexe *Anopheles maculipennis*. Groupe paléarctique. Schéma des croisements naturels ou induits (copulation forcée).

Les croisements produisant soit des œufs non viables, soit des hybrides qui meurent sans se reproduire, on peut conclure qu'il s'agit d'espèces séparées, et qu'il existe une parenté génétique entre les espèces paléarctiques. Le croisement entre *labranchiae* et *atroparvus* donne des femelles fertiles mais des mâles stériles, ce qui permet de penser que ces deux formes sont génétiquement bien séparées et que, par conséquent, *atroparvus* doit être également considéré comme une espèce. Le degré de parenté entre ces six espèces jumelles serait ainsi : *atroparvus* et *labranchiae* → *maculipennis* → *subalpinus* → *sacharovi* → *messeae* (Kitzmiller et coll., 1967).

c) *Caractères cytogénétiques*

Le cytogénéticien Frizzi (1967) a étudié les chromosomes salivaires des larves en prenant l'arrangement d'*An. atroparvus* comme base "standard" et il a dressé la carte des chromosomes chez les diverses formes ainsi que chez les hybrides obtenus à la suite des croisements expérimentaux. Il conclut que l'image chromosomique est très conservatrice, présentant peu de changements d'une espèce à l'autre, avec un appariement des chromosomes chez les hybrides, des boucles d'inversion bien définies et des bandes similaires dans les autres parties chromosomiques. L'unité de ce groupe paléarctique est marquée en particulier par l'absence des inversions du chromosome 2. Les inversions observées sont, en général, en nombre bien plus restreint que dans le groupe néarctique. Malgré une identité apparente de modèles de bandes, les chromosomes X sont très asynaptiques dans certains croisements, ce qui laisse penser qu'il existe une variation génétique indépendante des modèles de bandes (Kitzmilller et al., 1967).

Les études cytogénétiques confirment celles des croisements mais on note des différences d'affinités entre les espèces selon qu'on examine le chromosome X ou le chromosome 3.

Les études des chromosomes effectuées par Frizzi lui ont permis, dès 1951, d'arriver à des conclusions qui confirmeraient celles de Bates, Beklemishev et La Face, le complexe *maculipennis* de la zone paléarctique représentant un ensemble de cinq espèces jumelles et deux sous-espèces :

- 1) *An. labranchiae labranchiae* Fall.
An. labranchiae atroparvus van Thiel
- 2) *An. messeae* Fall
- 3) *An. maculipennis (typicus)* Meigen
- 4) *An. subalpinus subalpinus* Hackett et Lewis
An. subalpinus melanoon Hackett et Missiroli
- 5) *An. sacharovi* Fabre

d) *Répartition géographique*

Le groupe paléarctique est réparti en Europe et en Asie.

— *An. maculipennis maculipennis* : Europe du Nord jusqu'au 60-62° (Allemagne, France), au sud jusqu'à l'Espagne, l'Italie, la Grèce. Sibérie occidentale ; certaines régions montagneuses de l'Asie centrale ; sud-ouest de l'Asie jusqu'au Golfe Persique, le nord de l'Iran.

— *An. m. messeae* : Europe du Nord, Europe centrale ; Asie du Nord. En Europe, au sud jusqu'à l'Espagne, la Grèce, la Caucase ; Kazakstan Sud-oriental et centre, jusqu'à la Géorgie du Nord ; en Asie, se rencontre en Mongolie et pénètre dans la Chine nord-orientale.

— *An. m. melanoon* (= *subalpinus*) Europe du Sud, Espagne, Italie, Sardaigne, Corse, Albanie, Balkans, U.R.S.S. Nord Caucase (parfois), Iran, Asie centrale.

— *An. m. labranchiae* : Méditerranée occidentale, à l'est jusqu'à la Yougoslavie, au nord jusqu'aux Pyrénées et les Alpes. Espagne, Italie, Sardaigne, Sicile, Corse, Afrique du Nord.

— *An. m. atroparvus* : Europe, au nord jusqu'au 55-56°, surtout littoral (Hollande, Normandie), au sud jusqu'à l'Espagne, Italie, Balkans, Caucase, Ukraine, Bielorussie.

— *An. m. sacharovi* : Méditerranée orientale. Italie, Sardaigne, Corse, Grèce, Balkans, Turquie, Liban, Syrie, Israël, Chypre, Afrique du Nord, Transcaucasie, Kazakstan, Turkestan, Irak, Caucase oriental, Asie mineure. Iran, Afghanistan. Chine orientale.

3. Conclusion

L'étude des caractères morphologiques différentiels (types d'œufs), cytogénétiques, et génétiques, laisse penser que six espèces jumelles forment le complexe paléarctique. L'absence d'inversions sur le chromosome 2 et l'absence d'hétérozygotes naturels sont les caractéristiques des populations paléarctiques, moins variables que les populations immigrantes relativement homogènes (Kitzmillier et al., 1967).

Il semble probable que le groupe paléarctique provient phylogénétiquement d'un stock américain et qu'une migration d'une population génétiquement uniforme en Eurasie a donné naissance aux espèces jumelles paléarctiques dont l'évolution s'est développée depuis une période plus récente que celle du groupe néarctique.

Notons aussi que les exemples des groupes néarctique et paléarctique ont montré l'intérêt des différences morphologiques et cytogénétiques (chromosomes) qui ont permis d'entrevoir l'existence d'un complexe d'espèces plus ou moins apparentées mais pour lesquelles seule l'étude génétique proprement dite est parvenue à définir les six espèces jumelles de la région paléarctique.

C. LE COMPLEXE *ANOPHELES GAMBIAE*

Anopheles gambiae Giles, 1902, est un Anophèle appartenant au sous-genre *Cellia*, série *Pyretophorus*. C'est l'un des principaux vecteurs du paludisme humain et de la filariose lymphatique humaine en Afrique, et par suite certainement l'un des moustiques les plus cités dans la littérature médicale.

Sa vaste répartition géographique, de Cape Verde à l'île Maurice, d'ouest en est, et du Sahara à l'Afrique du Sud, du nord au sud, n'a pas été sans causer des confusions. De nombreux noms, liés à certaines particularités, ont été proposés, dont ne furent retenus jusqu'en 1962 que ceux d'*A. gambiae* et d'*A. melas* Theobald, 1903. Tous les autres noms proposés, *A. costalis*, *A. gracilis*, *A. gambiensis*, etc. (Coz 1973 a) tombèrent en synonymie. La position taxonomique d'*A. melas* n'était d'ailleurs pas bien définie, certains auteurs la considérant comme une variété, d'autres comme une sous-espèce.

C'est à Muirhead-Thomson (1948) que l'on doit les premiers travaux permettant de cliver *A. gambiae* en deux espèces jumelles *A. gambiae* et *A. melas*. Cet auteur, en effet, démontra l'existence de barrières sexuelles entre ces deux formes : croisant à Lagos (Nigeria) une population d'*A. gambiae*, que l'on suppose "a posteriori" appartenir à l'espèce A du complexe, avec *A. melas*, il obtint des mâles stériles à la première génération (F1).

Davidson et Jackson (1962) mirent ensuite en évidence, par croisement interspécifique, la présence de deux espèces à larve d'eau douce nommées *A. gambiae* A et *A. gambiae* B.

Une quatrième espèce, halophile comme *A. melas* mais localisée en Afrique orientale, était mise en évidence par Kuhlou (1962) et Paterson (1962) : elle prenait le nom de *A. merus* Donitz, 1902.

La poursuite des études amena la mise en évidence de deux autres membres du groupe : une espèce entièrement zoophile, l'espèce C (Paterson et al., 1963 ; Davidson, 1963), et enfin une espèce à larves d'eaux thermales, très limitée géographiquement : l'espèce D (Davidson et White, 1972).

Le complexe *A. gambiae* comprend donc dans l'état actuel de nos connaissances 6 espèces :

- 2 espèces littorales à larves halophiles, *A. melas* et *A. merus* ;
- 4 espèces désignées par les lettres A, B, C et D.

Toutes ces espèces croisées entre elles produisent une F1 mâle stérile, le rapport des sexes étant plus ou moins perturbé.

La lettre A désigne selon toute vraisemblance *A. gambiae* (s. str.) si l'on considère la localité d'origine du type déposé.

Pour les formes B, C, D, il conviendra dans l'avenir de déposer des types et de les décrire. En l'absence de différences macromorphologiques, il faudra faire appel à des méthodes plus élaborées comme la cytogénétique ou l'enzymologie. En attendant, nous devons nous en tenir à l'appellation : espèces A, B, C, D, du complexe *A. gambiae*.

1. Identification des espèces

Avant de déterminer une espèce, il convient d'en donner une définition et nous reprendrons, parce qu'elle nous paraît adaptée, celle admise par Dobzhansky et al. (1959) : le statut d'espèce est conféré à des populations mendéliennes lorsqu'il y a pour elles une impossibilité de se croiser ou d'échanger des gènes. Il y a espèces différentes lorsqu'il y a isolement reproductif. Les différences morphologiques ne sont donc pas obligatoires entre deux espèces ; elles existent le plus souvent, mais elles ne sont pas indispensables ; en d'autres termes, elles n'en sont qu'un effet, non une cause.

a) Caractères morphologiques

La méthode classique de détermination des Anophèles est celle fondée sur l'examen de caractères morphologiques externes avec référence à un type déposé : holotype, lectotype, néotype.

Les principales clefs de détermination reposent sur les caractères suivants :

- pour l'adulte
- vestiture alaire (fig. 8) ;
- ornementation de l'abdomen, des pattes et des palpes (fig. 9) ;

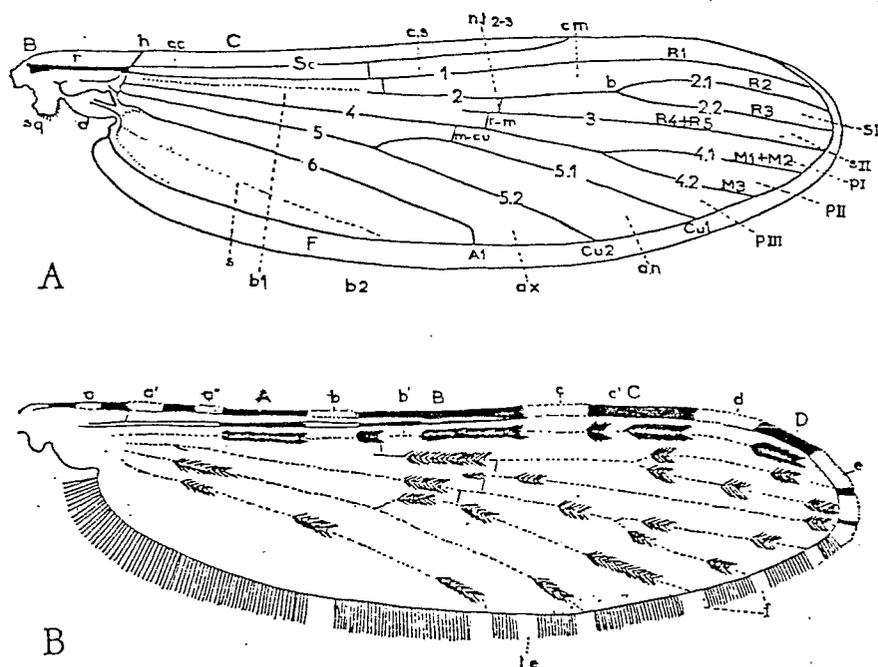


Fig. 8 - Vestiture alaire de *A. gambiae*. A, nervation ; B, taches usuelles de l'aile.

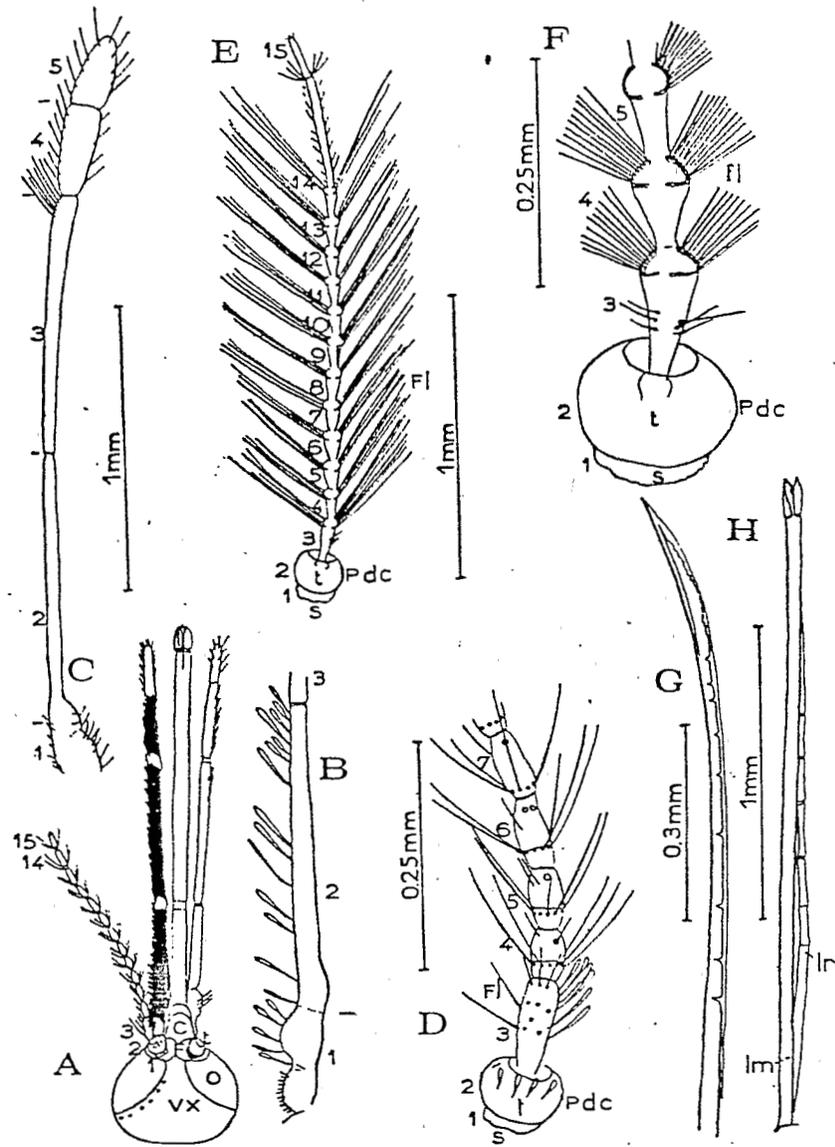


Fig 9 - Tête d'*Anopheles gambiae*.

A, tête ♀. B, palpe maxillaire ♀. C, palpe maxillaire ♂. D, antenne ♀. E, antenne ♂. F, antenne ♂, détails. G, labre. H, trompe.

C, clypéus ; F, front ; Fl, flagellum antennaire ; ed, écailles dressées ; eo, écailles oculaires ; lm, labrum ; lr, labre ; O, œil, s, scapè ; t, torus ou pédicelle (Pdc) ; Vx, vertex.

— pour la larve

- . ornementation chétotaxique,
- . peigne du VIII^e segment abdominal et stigmates.

On a également recours à des méthodes morphologiques plus élaborées nécessitant des préparations microscopiques, comme l'étude des génitalia mâles ou de l'armature pharyngée des femelles.

Dans le complexe *A. gambiae*, ces caractères ne permettent pas de distinguer entre elles les espèces jumelles : il faut faire appel à d'autres méthodes, moins classiques en taxonomie, comme les croisements avec des colonies de référence, l'examen des chromosomes et certaines analyses biométriques.

Détermination fondée sur la morphologie (morphologie générale).

A. melas et *A. merus*, les deux espèces à larves halophiles peuvent se distinguer des autres membres du complexe par la forme de leurs oeufs et, pour *A. melas* du moins, par le peigne du VIII^e segment abdominal de la larve (Ribbands, 1944 b, Muirhead-Thomson, 1945, Gelfand H.M., 1954, White, 1974). Le nombre des sensilles antennaires permet également de séparer les formes d'eau salée des formes d'eau douce (White, *loc. cit.*). Cependant, s'il est ainsi assez aisé de séparer ces deux types de populations, il existe souvent au niveau de l'individu des formes intermédiaires qu'il est difficile de classer (Coz et al, 1966).

Pour les espèces d'eau douce, certains auteurs se sont adressés à des méthodes biométriques (Coronel, 1962, Coluzzi, 1964, Chauvet et Déjardin, 1968, Clarke, 1971). Il n'apparaît toutefois pas que les résultats obtenus puissent être extrapolés, ces travaux s'adressant plus à des colonies ou à des populations limitées qu'à l'entité spécifique proprement dite (Coz, 1973 a, Eyraud et al., 1972, White, 1974).

b) Caractères cytogénétiques

Les méthodes cytogénétiques portent sur l'examen, après coloration, des chromosomes polytènes des glandes salivaires des larves et des cellules nourricières des follicules ovariens. Ces méthodes, déjà utilisées chez d'autres insectes, ont été mises au point pour le complexe *A. gambiae* par Coluzzi et Sabatini (1967) et Coluzzi (1968). Elles ont été utilisées sur le terrain pour l'étude de la répartition géographique et la biologie comparée des espèces d'eau douce.

Les résultats des travaux de Coluzzi et Sabatini (1967, 1968, 1969), Green (1972), Davidson et Hunt (1973) permettent de reconnaître chaque espèce membre du complexe *A. gambiae*, en se fondant sur l'extrémité du bras droit de l'hétérochromosome et sur un certain nombre d'inversions (White, 1974). Les inversions flottantes semblent pouvoir être reliées à une plus grande plasticité écologique, si l'on se base sur celles observées en plus grand nombre dans l'espèce B, espèce qui paraît bénéficier de la plus grande capacité d'adaptation.

c) Hybridation

Détermination par la méthode des croisements.

La reconnaissance des différents éléments du complexe *A. gambiae* repose sur des croisements entre populations inconnues et colonies de référence ; les mâles issus de ces croisements sont stériles pour des espèces différentes, fertiles dans le cas contraire. Stérilité et fertilité sont appréciées après dissection, à l'examen du tractus génital, testicules et glandes annexes (Davidson, 1964, Coz, 1973 a).

Cette méthode, assez difficile à mettre en œuvre, nécessite de plus beaucoup de temps ; il est donc nécessaire d'utiliser des procédés plus rapides de détermination et nous allons passer en revue ceux actuellement utilisés pour séparer les différents membres du complexe *A. gambiae*.

Relations entre les différentes espèces jumelles ; échanges génétiques.

Au laboratoire, les différentes espèces du complexe se croisent librement, produisant des hybrides mâles stériles ; les accouplements sont aisément obtenus dans des cages de 30 x 30 x 30 cm. Les hybrides mâles sont stériles et on observe dans quelques croisements une certaine distorsion du rapport des sexes (Coz, 1973 c). Les femelles hybrides sont, en revanche, fertiles et il suffit d'un nombre restreint de croisements en retour pour obtenir une colonie fertile.

Dans la nature, l'introgression ne se produit que rarement (Paterson, 1964, Coz, 1973 c, White, 1974) et, en tout état de cause, on peut admettre qu'il s'agit bien d'espèces distinctes.

La pauvreté des échanges génétiques entre espèces sympatriques s'explique vraisemblablement par des raisons éthologiques liées à des exigences bioclimatiques différentes. C'est à une différence de comportement qu'il faut attribuer l'insuccès de l'essai de contrôle de l'espèce A, à Bobo-Dioulasso (Haute-Volta), par lâcher de mâles stériles (Davidson et al., 1970).

L'hybridation qui se produira accidentellement sera corrigée par une série de croisements en retour, laissant dans une espèce quelques traces morphologiques (Eyraud et al., 1972 (ou des inversions caractéristiques d'une autre espèce (White, 1974).

d) Méthodes biologiques de détermination des espèces

Parmi celles-ci, nous classerons les méthodes biochimiques et les méthodes biologiques proprement dites.

Des techniques fondées sur des différences dans les pigments ptéridiniens de l'œil (Micks et al., 1966, 1967), et dans les protéines de l'œuf (Ross, 1968, White, 1974) ont été développées, mais sans résultat concluant.

Les recherches enzymologiques, pour l'instant, ne sont pas assez poussées sur le complexe *A. gambiae* pour être utilisées dans les déterminations.

La résistance des larves d'*A. melas* et d'*A. merus* à des concentrations élevées en chlorure de sodium permet de les différencier des autres espèces dulçaquicoles du complexe (Ribbands, 1944 a, Muirhead-Thomson, 1951). De même, la résistance à un insecticide du groupe des cyclodiènes, la dieldrine, a permis de séparer *A. melas* d'*A. gambiae* A (Coz et al., 1966). Ces deux méthodes présentent l'inconvénient de ne laisser survivre, lors du test, qu'une espèce ; de plus, dans un avenir prochain, la résistance à la dieldrine peut apparaître chez *A. melas*.

2. Répartition géographique

En 1964, Coz et Hamon proposaient pour les trois espèces présentes en Afrique de l'Ouest, la répartition suivante :

- *A. melas* sur la bordure littorale lagunaire, larves halophiles ;
- *A. gambiae* A, insecte de forêt et de savane humide ;
- *A. gambiae* B, forme de savane sèche et de sahel.

La récapitulation des différents résultats observés en Afrique de l'Ouest (Coz, 1973 a) montre à nouveau l'importance du facteur humidité relative sur la répartition des espèces A et B. L'espèce A se rencontre seule en forêt. En zone de savane et de sahel on observe conjointement les espèces A et B, mais la première, prédominante dans les zones plus humides, diminue progressivement d'importance vers les régions sèches et le désert. En Haute-Volta, où les deux espèces sont sympatriques, la saison humide favorise la prolifération de l'espèce A, tandis que l'espèce B prend la première place en saison sèche.

Des observations identiques sont faites par White (1974) qui note que seule l'espèce B est présente dans les zones très sèches du Soudan et du Sud de l'Arabie.

La répartition géographique des espèces A et B est ainsi liée aux conditions climatiques et l'humidité relative paraît être un facteur primordial. La climatologie ne doit cependant pas être regardée à l'échelle régionale, mais doit s'observer au niveau du biotope où vit la population d'insectes concernée. Les espèces ne sont pas répandues d'une manière uniforme sur leur aire de répartition ; elles sont constituées de populations pouvant n'avoir que peu de relations entre elles, et l'analyse doit se faire plus au niveau du micro- que du macro-climat.

Les zones de savane humide sont constituées de véritables mosaïques forêt-savane qui vont en s'épaississant vers la forêt et inversement en devenant plus claires vers la savane sèche.

Les zones de sahel, bien que très sèches, peuvent, le long de certains cours d'eau (Niger, région de Mopti) ou dans certaines oasis mauritaniennes comme Boutilimit et Aleg, permettre le maintien de populations de l'espèce A.

En Afrique de l'Ouest le problème paraît assez simple car les zones de végétation se succèdent en bandes sensiblement parallèles ; il est plus complexe en Afrique de l'Est où les zones climatiques et de végétation sont moins bien

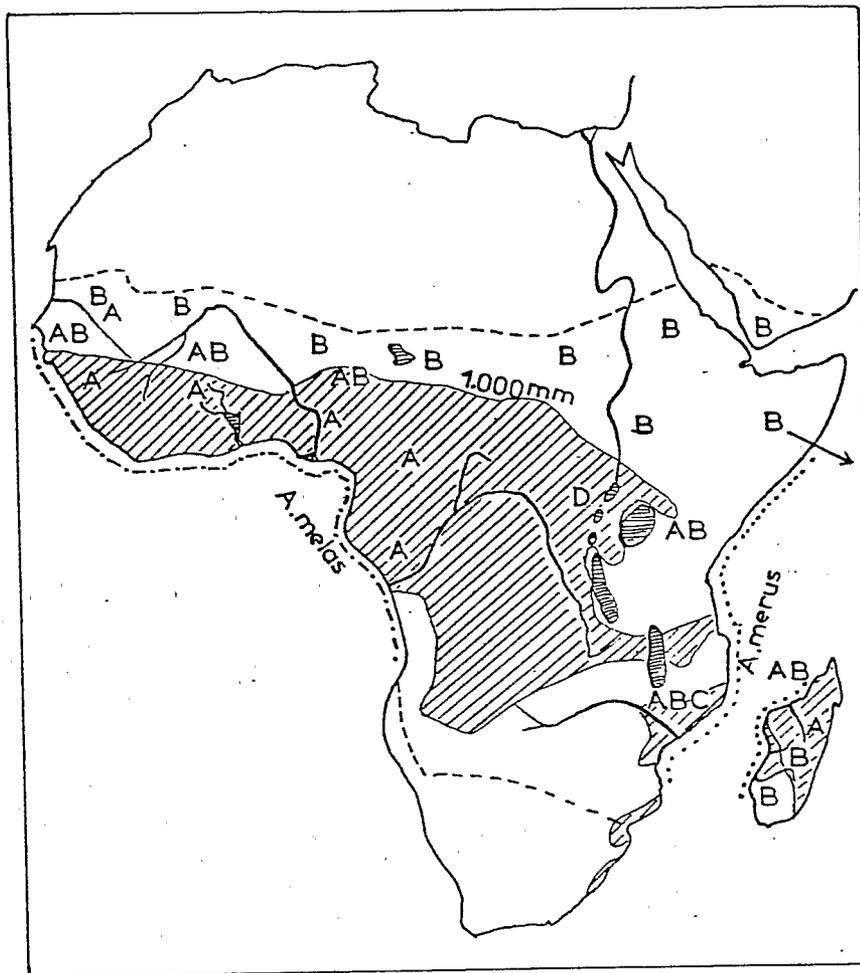


Fig. 10 – Distribution géographique des différentes espèces du complexe *A. gambiae* en Afrique

- | | | |
|------|-------|--|
| 1) | ----- | limites de répartition d' <i>A. gambiae</i> s.l |
| 2) | | <i>A. merus</i> |
| 3) | ----- | <i>A. melas</i> |
| 4) A | — | <i>A. gambiae</i> A |
| 5) B | — | <i>A. gambiae</i> B |
| 6) C | — | <i>A. gambiae</i> C |
| 7) D | — | <i>A. gambiae</i> D |
| 8) | ▨ | Zones de pluviométrie annuelle supérieure à 1 000 mm |

définies. Cependant White (1974), après analyse de l'ensemble du problème, conclut : "In general species A predominates in humid situations, whereas species B is relatively more successful in arid zones".

A. gambiae C n'a été rencontrée qu'en Afrique du Sud-Est et du Sud. C'est également une espèce à larves d'eau douce comme les espèces A et B, mais elle paraît manifester une plasticité écophénotypique moindre (White, 1974), en relation peut-être avec un polymorphisme chromosomique restreint.

A. gambiae D est vraisemblablement une espèce relique, de localisation géographique très limitée puisqu'on ne la trouve que dans la région de Bwamba (Afrique de l'Est), dans des gîtes en bordure de sources thermales.

A. merus constitue le pendant d'*A. melas* pour l'Afrique de l'Est ; ses larves se rencontrent également dans des eaux à haute teneur en chlorure de sodium.

La figure 10 rappelle de façon schématique la distribution géographique des différentes espèces du complexe *A. gambiae* en Afrique.

3. Biologie des espèces du complexe *A. gambiae* en relation avec les maladies transmises

A. gambiae A et B sont d'excellents vecteurs de paludisme humain, en conditions aussi bien expérimentales que naturelles (Coz et al., 1970, et Coz et Picq, 1972, Chauvet et al., 1972). Ils transmettent également bien la filariose de Bancroft (Bregues et Coz, 1972). Il nous semble toutefois que, dans les conditions naturelles, l'espèce B est en fait une moins bonne vectrice de maladies humaines que l'espèce A ; cette conclusion est en accord avec celle de White et al. (1972). Pour ces auteurs, comme pour nous d'ailleurs (Coz, 1973 b), c'est à une grande zoophilie de l'espèce B qu'il faut relier ces observations plus qu'à un pouvoir intrinsèque de transmission moins élevé. Cette dernière hypothèse ne saurait toutefois être rejetée d'une façon définitive : les expériences de Coz et Picq (1972), sur des colonies de laboratoire il est vrai, semblent indiquer que la colonie de Pala, de l'espèce A, transmet mieux *Plasmodium falciparum* que la colonie de Kano, de l'espèce B. Comme il s'agit, en l'occurrence, de colonies établies depuis plusieurs années, il est possible que, par dérive génétique, soit survenue une modification de la sensibilité à ce *Plasmodium*. Une autre hypothèse consiste à proposer la différence de sensibilité observée comme le signe d'un contact étroit entre la population de l'espèce A, dont est originaire la colonie étudiée, et le réservoir humain.

A. melas est aussi un insecte moins anthropophile qu'*A. gambiae* A. Dans la région de Sassandra (Côte d'Ivoire) il présente des indices sporozoïtiques moins élevés que l'espèce A (Coz et al., 1966).

Les populations de l'espèce C étudiées à ce jour (White, 1974) sont fortement zoophiles ; en tout état de cause elles ne peuvent être que de mauvaises vectrices de paludisme humain et de filarose de Bancroft.

L'espèce D paraît jouer un certain rôle dans la transmission du paludisme, mais cette espèce est très limitée géographiquement et dans la région où elle le fait ses indices de transmission sont bien moins élevés que ceux de l'espèce A.

A. merus enfin, comme son homologue *A. melas*, est plus zoophile que l'espèce A et peut-être que l'espèce B.

4. Conclusion

Par l'expression "espèces jumelles" employée par Cuénot (1917) pour traduire le terme de "*geschwisterarten*" de Ramme (1930), reprise par Mayr (1942) sous le vocable de "*sibling species*", on entend des groupes isolés au point de vue reproductif, mais de morphologie identique ou presque.

Pour Dobzhansky et Spassky (1959), les espèces jumelles sont des groupes d'espèces "*in statu nascendi*". Pour Mayr (1963), les espèces jumelles sont des espèces comme les autres, avec simplement des différences moins accentuées.

En fait, que les espèces jumelles soient des populations mendéliennes en voie de spéciation ou qu'elles représentent un cas d'isolement spécifique à l'extrémité d'un large spectre, l'étude de leurs caractéristiques et des mécanismes qui les maintiennent séparées, participe de la connaissance de l'espèce.

Pour nous, les différentes espèces du complexe *A. gambiae* se sont isolées dans des zones géographiques séparées ; des changements écologiques étant intervenus, on assiste à leur présence simultanée dans le même territoire. Ces espèces gardent toutefois des comportements différents, ce qui a pour conséquence de limiter, sinon d'éviter, les croisements interspécifiques.

A. gambiae s. l. a fait l'objet d'observations nombreuses et d'études approfondies depuis le début du siècle. C'est en effet, en région éthiopienne, le principal vecteur de filarose humaine à *Wuchereria bancrofti*. Il est susceptible également de transmettre quelques arborivus (Coz, 1973 b, White, 1974).

Les nombreuses observations effectuées sur cet insecte dans diverses zones d'Afrique ont fait ressortir de grandes différences biologiques. Les traitements insecticides à base de composés organochlorés entrepris à l'issue de la deuxième guerre mondiale pour lutter contre le paludisme, donnèrent des résultats très variables que l'on pense, par la suite, pouvoir attribuer à des différences de comportement spécifiques. Il est possible que la notion d'espèces jumelles permette de mieux comprendre les raisons des échecs observés et de mieux orienter la lutte à venir ; encore faudra-t-il garder en esprit que ces nouveaux taxons sont eux-mêmes constitués de populations ayant plus ou moins d'échanges génétiques et que les problèmes de lutte doivent être considérés, non au niveau de l'espèce, mais à celui de la population.

D. LE COMPLEXE *CULEX PAPIENS*

Le complexe *Culex pipiens* est, avec le complexe *Anopheles maculipennis*, l'un des plus anciennement étudiés. Toute une période trouble, encombrée de synonymies et de formes au rang taxonomique imprécis, marque toutefois le début de son étude. Plutôt que de reprendre cet historique, nous tenterons d'exposer l'état actuel des connaissances acquises sur ce groupe.

Culex pipiens s. l. est un important vecteur urbain de filariose. Toutes ses "formes" ne sont cependant pas inféodées à l'homme, ni causes d'endémie, et elles 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 biotope.

Deux problèmes principaux se posent 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*, et une espèce polytypique, *Culex pipiens*.

1. *Culex (Culex) globocoxitus* Dobrotworsky 1952

a) Caractères spécifiques

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

L'espèce constitue une entité relativement bien différenciée dans le complexe *C. pipiens*. Elle se distingue en effet 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 (1), la zoophilie, l'homodynamie (2) et l'auto-genèse (3).

- (1) Possibilité d'accouplement en espace restreint ; le contraire est l'eurygamie.
- (2) Cycle annuel sans diapause.
- (3) Première ponte ne nécessitant pas un repas de sang.

b) Relations avec les autres membres du complexe

Croisement *C. globocoxitus* x *C. p. pipiens* autogène (4)

Quelques hybrides de morphologie identique à celle des hybrides de laboratoire ont été trouvés dans la nature (Dobrotworsky, 1952). Dobrotworsky (1955) constate aussi 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 que les pontes s'avèrent hautement fertiles.

En revanche, 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. globocoxinus*.

Une certaine hybridation semble possible entre *C. globocoxitus* et *C. molestus*. Mais, précédant l'isolement génétique, un isolement écologique existe entre ces deux formes ; *C. globocoxitus* est en effet, un moustique rural tandis que *C. molestus* est un moustique urbain (Dobrotworsky, 1955).

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, *C. p. fatigans* étant un moustique urbain (Dobrotworsky, 1952, 1955).

Croisement *C. globocoxitus* x *C. p. australicus*

Aucun hybride naturel entre ces deux unités n'a été répertorié. Les hybrides de laboratoire obtenus par fécondation artificielle, ne sont pas viables (Dobrotworsky, 1955). Il existe un isolement comportemental dû aux préférences lors de l'accouplement (Dobrotworsky et Drummond, 1953). Un isolement mécanique apparaît en outre 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.

D'après Dobrotworsky (1955) et Mattingly (1957), *C. globocoxitus* est une espèce monotypique. L'isolement géographique en Australie l'aurait préservée 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.

(4) Forme appelée par Dobrotworsky *C. molestus* Forskal.

2. *Culex pipiens* s. l. Linné 1758.

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 1758,
- *Culex pipiens fatigans* Wiedemann 1828 (= *C. p. quinquefasciatus* Say 1823),
- *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* et atteint 0,6 chez *fatigans* ; la valeur est intermédiaire chez *C. p. australicus*.

a) *Culex pipiens pipiens* Linné 1758

C'est la forme des régions tempérées. Essentiellement septentrionale, elle est répertoriée 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 le statut taxonomique sera précisé ultérieurement :

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

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 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 : sur les abscisses sont portées quelques soies caractéristiques et sur les ordonnées les valeurs moyennes de ces soies (chaetogrammes). Callot (1947) a proposé un morphogramme un peu différent pour caractériser les deux biotypes.

Culex pipiens pipiens autogène

(= *C. autogenicus* Roubaud 1935 = *C. molestus* Forskal 1775).

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

Les caractères éthologiques associés à cette espèce sont la sténogamie, 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. *C. molestus* (*C. p. pipiens* autogène) est donc homodynamique (Roubaud, 1933).

Plusieurs traits morphologiques tendent à le rapprocher de *C. p. fatigans* plus que de *C. p. pipiens* (Marshall et Staley, 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, qui sont 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 d'espèce (*C. autogenicus* Roubaud, 1935). Les études ultérieures de génétique (Roubaud, 1941, 1954 ; Roubaud et Ghelelovitch, 1950 ; Callot, 1955 ; Laven, 1953, 1957) et la découverte d'hybrides naturels, autogènes x anautogènes, ne peuvent qu'infirmier 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'autogenèse plus ou moins développé (Whashino et Shaddel, 1961, sur *Culex peus* Speiser, 1904 ; Guille, 1972, chez *Mansonia richiardii* Ficalbi 1889). De même, *Culex modestus* Ficalbi 1889 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'autogenèse chez *C. p. fatigans*. Ces résultats semblent toutefois sujet à caution.

De nombreuses expériences de génétique attribuent une origine chromosomique à l'autogenèse, Roubaud (1930) émet ainsi l'hypothèse d'un contrôle génétique de l'autogenèse : pour Spielman (1957), un seul gène entre en jeu dans la transmission ; 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'autogenèse est transmise par deux gènes dont l'un est porté par l'hétérosome.

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 présentent 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'autogenèse chez ce dernier (Clements, 1956) ;

— le même auteur a constaté par ailleurs que l'accumulation de corps gras était nettement supérieure chez les larves de *C. molestus*, ce qui permettrait à la femelle de déposer sa première ponte sans prendre de repas sanguin.

Khan (1963) a effectué la première étude du problème de la transmission héréditaire de l'autogenèse par les méthodes génétiques (1). *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 entraînant une concentration des caractères de sténogamie, de développement homodynamique et l'autogenèse. Les auteurs ont en effet constaté que l'autogenèse et la sténogamie étaient presque toujours liées entre elles et associées 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, d'où l'apparition des caractères précédemment cités de sténogamie et d'autogenèse 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 poecilobiose. La diapause hivernale des cycles hétérodynamiques contribuerait de plus à isoler l'une de l'autre les deux populations. En effet, les populations homodynamiques (à cycle continu) ne peuvent pendant de longs mois se croiser avec les populations hétérodynamiques qui sont en diapause ovarienne.

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 subanautogène, sténeurygame, homodynamique et anthropophile. Les études morphologiques (Roubaud, 1953), ainsi que l'apparition sporadique de l'autogenèse dans les populations de *berbericus* incitent les auteurs à penser que cette forme est un hybride entre *C. p. pipiens* s. str. et *C. p. pipiens* autogène. Aux abords des villes les auteurs ont retrouvé en effet des formes hybrides entre *C. molestus* et *C. pipiens* rural : ces hybrides ressemblent à *C. p. berbericus*.

(1) Khan, 1963, fig. 33, in Wright and Pal 1967, p. 58.

C. p. pipiens s. l. constitue ainsi une sous-espèce formée de trois biotypes qui constituent une écocline qui va 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.

b) *Culex pipiens fatigans* Wiedemann 1828
(=ssp. *quinquefasciatus* Say 1823)

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 on l'a précisé antérieurement, elle peut être distinguée 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 ne sont pas constantes, mais dépendent de l'âge physiologique (Subra, 1970).

c) Hybrides *C. p. pipiens* × *C. p. fatigans*

Culex pipiens var. *comitatus* Dyar et Knab 1914.

Cette forme a été considérée pendant longtemps comme une variété américaine de *C. pipiens*. Cependant, toute une série de travaux ont établi les preuves de son caractère hybride.

C'est ainsi que quelques spécimens récoltés dans la nature présentent des caractéristiques morphologiques d'hybrides *C. p. pipiens* × *C. p. fatigans* de laboratoire (Sundaraman, 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*. Au Kansas, MacMillan (1958) 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* × *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 en retour, et 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*.

Culex pipiens var. pallens Coquillett 1901.

On retrouve pour ce moustique répandu dans toute l'Asie et le Japon, une série de résultats comparables à ceux donnés pour *C. p. var. comitatus*. On peut ajouter que Bekku (1956) décrit au Japon un gradient clinal nord-sud entre les formes *C. p. pipiens* et *C. p. fatigans* et que les formes intermédiaires récoltées ont été identifiées comme étant *C. p. var. pallens*.

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

d) *Culex pipiens australicus* Dobrotworsky et Drummond 1953:

Caractères sub-spécifiques.

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

Hybrides C. p. pipiens autogène × *C. p. pipiens australicus*.

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* (Dobrotworsky et Drummond, 1953).

Les nacelles hybrides, mâle *australicus* × femelles *molestus*, consécutives à un accouplement réussi, donnent toutefois 21 % à 95 % d'éclosions (Dobrotworsky, 1955). En revanche le croisement réciproque, mâle *molestus* × femelle *australicus*, paraît stérile.

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

Hybrides C. p. fatigans × *C. p. australicus*.

Les mêmes phénomènes que ceux qui viennent d'être cités se manifestent : on observe une sélectivité des mâles de *C. p. fatigans* défavorable aux femelles de *C. p. australicus* lors de l'accouplement. Bien que l'on ne connaisse pas d'hybridation naturelle, le croisement mâle *C. p. fatigans* × femelle *C. p. australicus* est fertile. Au contraire le croisement mâle *C. p. australicus* × femelle *C. p. fatigans* est stérile.

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. § b de 1) qui lui est sympatrique. En revanche, l'isolement n'est qu'écologique et éthologique vis-à-vis du *C. p. pipiens* et du *C. p. fatigans*. *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 de croisement.

e) Croisements intraspécifiques. Incompatibilité cytoplasmique

Si la plupart des croisements intraspécifiques sont fertiles dans le complexe *pipiens* (cf. fig. 11), les travaux de Roubaud (1941, 1944, 1945) de Roubaud et Ghelelovitch (1950) et ceux de nombreux autres auteurs (Marshall, 1938 ; Callot, 1947 ; Ghelelovitch, 1952 ; Laven, 1953, 1957) ont signalé entre diverses entités sub-spécifiques du complexe des phénomènes d'incompatibilité se traduisant par "la production d'un plus ou moins grand nombre d'oeufs stériles ou de larves abortives par les femelles fécondées par des mâles appartenant à une autre forme" (amixie, définie par Roubaud 1941).

- Lors de croisements 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 inversement : 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* :

- entre différentes souches de *C. p. pipiens* autogène (Marshall, 1938 ; Roubaud, 1945, 1950 ; Roubaud et Ghelelovitch 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).

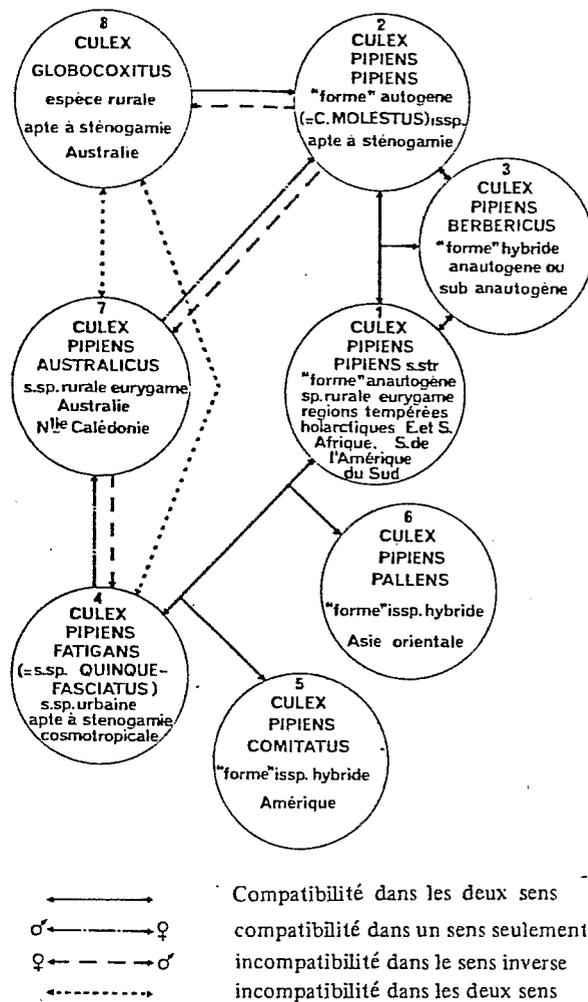


Fig. 11 – Complexe *Culex (culex) pipiens*. Schéma des croisements entre espèces, sous-espèces, et "formes".

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

L'incompatibilité d'origine cytoplasmique entre deux souches se traduit par une grande léthalité 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) signale la présence de quelques rares œufs donnant naissance à des larves viables qui donneront ensuite des femelles matures. Ces femelles sont haploïdes et issues de femelles parentales qui, quoique fécondées, présentent une *parthénogenèse induite*. La caryogamie, dans ce cas, n'a pas lieu ; les spermatozoïdes sont tués en pénétrant dans l'ovule, mais l'ovule est activé, ce qui induit son développement. 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'incompatibilité ont d'abord été apportées par Ghelelovitch (1952), puis confirmées 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 %). Le croisement femelle Ha. x mâle Og. s'avère au contraire 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. (♀ Ha. x ♂ Og.) x ♂ Og.) : ce croisement est toujours fertile. La même opération est répétée durant 50 générations. Lors de ces nombreux croisements en 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 Og. femelle x Hy mâle devrait donc être fécond si le phénomène provoquant l'amixie était chromosomique. Or c'est le résultat inverse qui s'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 en revanche fertile malgré le génome 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 de nombreuses générations.

L'hypothèse de l'existence d'un virus cytoplasmique symbiotique de chacune des souches a été émise. Dans ce cas, il devrait 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 a été suggérée (Laven, 1967 c).

3. Conclusion

En résumé, le complexe *pipiens* comprend une espèce monotypique (*Culex globocoxitus*) et une espèce polytypique (*Culex pipiens*), formée de trois sous-espèces (*Culex pipiens pipiens*, *Culex pipiens fatigans*, *Culex pipiens australicus*). *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, soit précopulatoires, soit post-copulatoires, agissant seules ou en synergie dans l'isolement des formes,

a) 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 :

— au niveau infraspécifique entre le *C. p. pipiens* européen et le *C. p. pipiens* américain ;

— au niveau sub-spécifique :

entre *C. p. pipiens* et *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 *C. p. pipiens* et *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 (Rioux et Pech, 1961) et en Afrique du Nord et quelques hybrides *C. molestus* × *Culex pipiens australicus* en Australie.

Isolement éthologique

L'attirance réciproque des partenaires joue un très grand rôle 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 dans le complexe *C. pipiens*, entre *C. globocoxitus* et *C. p. pipiens* autogène. Au contraire, certains moustiques reconnaissent les femelles de leur propre espèce et répugnent à féconder les femelles d'espèces voisines. On retrouve cet état de fait dans le croisement *C. p. pipiens* rural 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 est eurygame. 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 : ils sont sténogames.

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

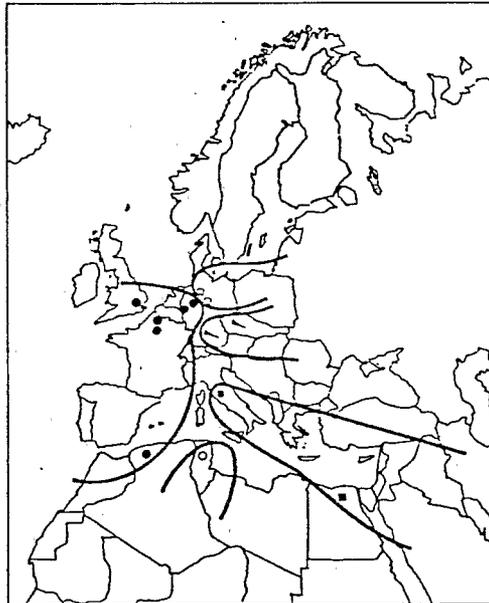


Fig. 12 — Distribution en Europe des types cytoplasmiques de *C. p. pipiens* (d'après Laven, 1959).

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 *C. globocoxitus* et *C. p. australicus*.

b) Isolement postcopulatoire

Ce type d'isolement comporte essentiellement l'incompatibilité cytoplasmique et l'incompatibilité chromosomique.

L'incompatibilité cytoplasmique chez *C. pipiens* représente un type d'isolement sexuel postcopulatoire intraspécifique. Laven (1959) regroupe les différentes souches européennes du *C. p. pipiens* en cinq types cytoplasmiques (fig. 12) et les souches du monde en 17 types différents. Les différentes compatibilités 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. *C. globocoxitus* et *C. p. pipiens* autogène sont isolés par une telle barrière génétique : les hybrides entre ces deux "formes" sont stériles.

CONCLUSION GENERALE

La systématique classique des Moustiques fondée sur les caractères morphologiques des spécimens types (déposés dans les musées) s'est heurtée au cours du XX^e siècle à des difficultés sans cesse accrues. Des observations biologiques (sur le terrain et au laboratoire), physiologiques, éthologiques, écologiques, biogéographiques et épidémiologiques ont provoqué l'éclatement et la pulvérisation de certaines espèces en "races" et formes biologiques diverses. Devant l'impossibilité d'identifier les espèces de certains groupes en utilisant exclusivement les critères morphologiques, les spécialistes ont cherché de nouveaux critères : des caractères cytogénétiques et génétiques notamment (croisement et étude hybrides), complétés par des observations biologiques, écologiques, éthologiques et bio-géographiques. Ainsi est née la "nouvelle systématique" largement appliquée pour l'étude des espèces d'intérêt épidémiologique. Certaines espèces comme *Anopheles maculipennis*, *Culex pipiens*, furent démembrés en sous-espèces et espèces de mieux en mieux définies par des critères morphologiques (à tous les stades), cytogénétiques et génétiques. Cette nouvelle systématique, qui exige de longues études (pour le croisement de différentes souches en particulier), ne peut toutefois progresser que très lentement) et il a fallu une vingtaine d'années pour avoir un premier aperçu de ce

que représentaient les différentes populations mises en commun sous la même appellation taxonomique. Le résultat de ces études a fait naître de nombreux complexes d'espèces jumelles, soumis à des critères d'identification approfondis et variés.

Critères morphologiques

Dans la nouvelle systématique, les critères morphologiques ne cessent naturellement pas d'être largement utilisés ; ils s'adressent à toutes les parties du corps et à tous les stades, les œufs y compris. La description du spécimen type est doublée par l'étude des variations au sein des populations (biométrie, morphologie quantitative). Sans dénier sa valeur au type déposé dans un musée, le systématicien est obligé d'étendre ses investigations pour aborder l'étude des espèces jumelles ou polytypiques et du polymorphisme. C'est ainsi que certains groupes comme les *Aedes scutellaris* du Pacifique sud ont donné naissance à de nombreuses espèces nouvelles dont certaines peuvent être considérées comme des espèces jumelles.

Critères cytogénétiques

Cherchant à approfondir les caractères descriptifs, le systématicien a effectué des études cytogénétiques, observant les chromosomes des glandes salivaires des larves, qui offrent des caractères spécifiques plus ou moins nombreux. C'est ainsi qu'on a dressé des cartes chromosomiques en se référant à un type standard (*An. atroparvus* du complexe *maculipennis*, par exemple). Les descriptions complètes des chromosomes X (sexuel), 2 et 3 ont été effectuées pour les espèces du complexe *maculipennis* et des différences mises en évidence, permettent de retracer la phylogénie des espèces. Ces études ont donné surtout de remarquables résultats dans l'étude du complexe *maculipennis* ; elles ont été moins déterminantes pour le complexe *An. gambiae*.

Critères génétiques

La réalisation de croisements, naturels ou forcés (copulation provoquée), pratiquée pour les espèces qui peuvent se développer en espace restreint dans un laboratoire, ont permis l'analyse des mécanismes génétiques d'isolement, en précisant, grâce à l'étude des hybrides, les relations entre les différentes espèces. Différents degrés d'incompatibilité, cytoplasmique ou chromosomique, ont été ainsi mis en évidence. Une barrière génétique est due dans certains cas à la stérilité des hybrides (*Culex globocoxitus* et de *Culex pipiens* forme autogène).

Les différents degrés d'incompatibilité peuvent être classés de la façon suivante : 1) absence de fécondation (incompatibilité cytoplasmique du complexe *pipiens*) ; 2) œufs léthaux non éclos ; 3) mortalité plus ou moins grande aux divers stades larvaires ; 4) production de nymphes sans émergence des imagos ; 5) émergence des imagos, mais avec une sex-ratio anormale ; 6) sortie des mâles et femelles en proportion normale mais avec stérilité complète d'un des sexes.

Les critères génétiques permettent de confirmer les observations morphologiques et cytogénétiques et d'affirmer qu'au lieu d'une espèce ou de différentes races, ou de sous-espèces, il existe un complexe d'espèces jumelles avec des barrières génétiques plus ou moins développées, comme c'est le cas des complexes *An. maculipennis*, *An. gambiae* et *Culex pipiens*.

L'incompatibilité cytoplasmique a été mise en évidence par l'étude du complexe *Culex pipiens* (Ghelelovitch, 1952) et représente un isolement intraspécifique fréquent comme l'a montré Laven (1959) en étudiant les différentes souches européennes de *C. p. pipiens*, regroupées en cinq types cytoplasmiques, ainsi que les souches du monde en 17 types différents ; les différentes compatibilités et incompatibilités font penser à un cline pluridimensionnel.

Les critères génétiques ne sont malheureusement pas toujours utilisables pour l'identification pratique des espèces du fait qu'ils nécessitent l'expédition du matériel vivant (en général des œufs) dans des laboratoires spécialisés, et la réalisation d'élevages importants ; ils ne s'appliquent pas aux espèces difficiles à élever pour des raisons éthologiques et écologiques, c'est-à-dire la grande majorité des espèces, bien que pour certaines d'entre elles on puisse procéder à la copulation forcée.

Critères écologiques

Les critères écologiques relatifs aux conditions de la reproduction, notamment aux différents biotopes, types de gîtes larvaires, différents par la nature du support, peuvent être de bons critères spécifiques. Donnons comme exemple les petites collections d'eau contenues dans différentes espèces végétales à l'aisselle de leurs feuilles, les coques de fruits, les urnes de *Nepenthes*, les trous d'arbres ou des gîtes d'eau à salinité déterminée comme les gîtes d'*Anopheles melas* et *An. merus*, ou les terriers de crabes pour d'autres groupes de moustiques.

Contrairement aux gîtes naturels, les gîtes artificiels servent souvent soit à une espèce monotypique (*Aedes aegypti*), soit à une espèce polytypique comme le complexe *Culex pipiens* dont la majeure partie des formes, largement répandues, est liée aux régions urbaines (*Culex molestus*, *C. p. fatigans*), les formes rurales *C. p. pipiens*, *C. p. australicus* utilisant des gîtes naturels.

Critères éthologiques

Les différences éthologiques peuvent provoquer un isolement dû au manque d'attraction sexuelle entre mâles et femelles, le manque d'attirance pour les espèces voisines ou des sous-espèces étant manifeste dans certaines confrontations entre formes du complexe *pipiens* (*C. p. pipiens* x *C. p. australicus*, *C. globocoxitus* x *C. p. australicus*).

Critères géographiques

L'isolement continental peut être illustré par le cas de *C. p. pipiens* et *C. p. australicus*.

L'isolement insulaire est l'un des principaux facteurs de la spéciation dans les régions océaniques, les îles d'origine volcanique ou corallienne permettant aux populations de moustiques de subir une spéciation intense après leur implantation due aux phénomènes de transport par le vent, les courants marins ou l'homme, comme nous l'avons vu pour ce dernier cas en étudiant le complexe *Aedes scutellaris* dans le Pacifique Sud.

On peut dire en conclusion qu'avec la nouvelle systématique il est nécessaire d'étudier aussi bien les isolements précopulatoires (écologiques, éthologiques, biologiques, géographiques, différence morphologiques) que les isolements post-copulatoires, c'est-à-dire génétiques (incompatibilité cytoplasmique et incompatibilité chromosomique).

La notion d'espèce attachée à un spécimen type déposé dans un musée fait de plus en plus place à des caractères de populations d'une espèce définie par les caractères morphologiques, cytogénétiques, écologiques, éthologiques et biogéographiques. L'espèce polytypique peut être elle-même subdivisée en sous-espèces allopatriques, formes biologiques et différentes souches de types divers en voie de spéciation.

La nouvelle systématique a de plus en plus tendance, avec l'application des méthodes génétiques (croisements), à démembrer les espèces, à élever des sous-espèces au rang d'espèces jumelles et faire apparaître au sein même des espèces jumelles l'existence des souches ("crossing types") entre lesquelles existent des barrières génétiques incomplètes. Avec la pulvérisation de l'espèce primitive, la notion d'espèce devient complexe pour les systématiciens qui ont tendance à freiner le démembrement des espèces et essaient de conserver les sous-espèces ou des formes comme c'est le cas pour les complexes *maculipennis*, *Culex pipiens*, ou les formes A, B, C, D du complexe *Anopheles gambiae*.

Malgré les nouveaux critères utilisés pour la notion de l'espèce, les anciennes méthodes basées sur la description d'un type et de paratypes apportent toujours de précieuses données, la majeure partie des espèces ne se prêtant pas à des études génétiques, comme le montre la progression très lente de nos connaissances des espèces monotypiques et des complexes d'importance épidémiologique.

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. f. Vectors Views*, 7, 17-21.
- Bates, M., 1934 – Cross-breeding experiments with Dutch and foreign races of *Anopheles maculipennis*. *Riv. Malariol.*, 13, 237-263.
- Bates, M., 1940 – The nomenclature and taxonomic status of the mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* complex. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 23, 243-356.
- Bates, M., Beklemishev, W.N. & La Face, L., 1949 – Anophelines of the palearctic region, in Boyd, *Malariology* 419-442.
- Bates, M. & Hackett, L.W., 1939 – The distinguishing characteristics of the populations of *Anopheles maculipennis* found in Southern Europe. *VII^e Intern. Kongress fur Ent.* Berlin 1938. 3, 1555-1569.
- 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 Igakkai Zassi)*, 31, 956-966.
- Belkin, J.N., 1962 – *The Mosquitoes of the South Pacific (Diptera, Culicidae)*. Berkeley et Los Angeles Univ., Cal. Press, vol. I, II.
- Belkin, J.N., 1965 – Mosquito Studies (*Diptera, Culicidae*). IV. The mosquitoes of Robinson-Peabody Museum of Salem expedition of the South west Pacific, 1956. *Contributions of the American Entomological Institute*, 1 (4), 11-34.
- Boyd, M.F., 1949 – *Malariology*. W.B. Saunders comp. Philadelphia and London, 1949, 1643 p.
- Bregues, J. & Coz, J., 1972 – Réceptivité comparée des trois espèces du complexe *Anopheles gambiae* Giles présentes en Afrique de l'Ouest; vis-à-vis de *Wuchereria bancrofti* Cobbold. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. med. Parasitol.*, 10, 207-217.
- Brown, W.J., 1959 – Taxonomic problems with closely related species. *Ann. Rev. Entom.*, 4, 77-98.

- 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 biotopes de *C. pipiens* Linné. *Ann. Parasitol.*, 30, 4.
- Chauvet, G. & Dejardin, J., 1968 – Caractères chétotaxiques de distinction des larves d'espèces A et B du complexe *Anopheles gambiae* à Madagascar. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd.*, 6, 69-101.
- Chauvet, G., Ravaonjanahary, C. & Duval, J., 1972 – Réceptivité comparée à *Plasmodium falciparum* des espèces A et B du complexe *Anopheles gambiae* à Madagascar. *C. R. Soc. Biol.*, 166, 489-491.
- Clarke, J.L., 1972 – Potential use of the spermatheca in the separation of species A and B of the *Anopheles gambiae* complex in Northern Nigeria. *Bull. Org. mond. Santé*, 45, 260-263.
- Coluzzi, M., 1964 – Morphological divergences in the *Anopheles gambiae* complex. *Riv. Malariol.*, 43, 197-232.
- Coluzzi, M., 1968 – Cromosomi politenici delle cellule nutrici ovariche nel complesso *gambiae* del genere *Anopheles*. *Parassitologia*, 10, 179-184.
- Coluzzi, M. & Sabatini, A., 1967 – Cytogenetic observations on species A and B of the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia*, 9, 73-88.
- Coluzzi, M. & Sabatini, A., 1968 – Cytogenetic observations on species C of the *Anopheles gambiae* complex. *Parassitologia*, 10, 2-3, 155-165.
- Coluzzi, M. & Sabatini, A., 1969 – Osservazioni cito-genetiche sul complesso *Anopheles gambiae*. *Parassitologia*, 11, 111.
- Coronel, L.T., 1962 – Morphological variations in *Anopheles gambiae* Giles. WHO/mal, 328.
- Coz, J., 1973 a – Contribution à l'étude du complexe *A. gambiae*. Répartition géographique et saisonnière en Afrique de l'Ouest. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasitol.*, 11, 3-31.
- Coz, J., 1973 b – Contribution à la biologie du complexe *Anopheles gambiae* Giles en Afrique Occidentale. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 11, 33-40.
- Coz, J., 1973 c – Les mécanismes d'isolement génétique dans le complexe *Anopheles gambiae* Giles. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 11, 41-56.
- Coz, J. & Hamon, J., 1964 – Le complexe *Anopheles gambiae* en Afrique Occidentale. *Riv. Malariol.*, 43, 233-263.
- Coz, J., Hamon, J., Sales, S., Eyraud, M., Brengues, J., 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. méd.*, 7, 13-42.
- Coz, J. & Picq, J.J., 1972 – Etude en laboratoire de la réceptivité à *Laverania falcipara* d'*Anopheles gambiae* A et d'*Anopheles gambiae* B. *Bull. Soc. Path. exot.*, 65, 668-675.
- Coz, J., Picq, J.J. & Ricosse, J.H. – 1970 – Sporogonie chez *Anopheles gambiae* "A" de souches de *Plasmodium falciparum* résistantes à la pyriméthamine. *Bull. Soc. Path. exot.*, 63, 201-208.
- Cuenot, L., 1936 – *L'espèce*. Encyclopédie scientifique, G. Doin & Cie, Paris.
- Davidson, G., 1963 – Speciation in *Anopheles gambiae* Giles. *C.R. 7^e Cong. int. Méd. trop. Paludisme*, Rio de Janeiro, 438-439.
- Davidson, G., 1964 – *Anopheles gambiae*, a complex of species. *Bull. Org. mond. Santé*, 31, 625-634.
- Davidson, G. & Hunt, R.H., 1973 – The crossing and chromosome characteristics of a new sixth species in the *Anopheles gambiae* complex. *Parasitologia*, 15, 121-128.
- Davidson, G. & Jackson, C.E., 1962 – Incipient speciation in *Anopheles gambiae* Giles. *Bull. Org. mond. Santé*, 27, 303-305.
- Davidson, G., Odetoyimbo, J.A., Colussa, B. & Coz, J., 1970 – A field attempt to assess the mating competitiveness of sterile males produced by crossing 2 member species of *Anopheles gambiae* complex. *Bull. Org. mond. Santé*, 42, 55-67.
- Davidson, G. & White, G.B., 1972 – The crossing characteristics of a new sixth species in the *Anopheles gambiae* complex. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 66, 531-532.
- De Buck, A., Schoute, E & Swellengrebel, N.H., 1930 – Racial differentiation of *Anopheles maculipennis* in the Netherlands and its relation to malaria. *Riv. Malariol.*, 9, 97-110.
- De Buck, A., Schoute, E. & Swellengrebel, N.H., 1932 – Further investigations on the racial differentiation of *Anopheles maculipennis* in the Netherlands and its bearing on malaria. *Riv. Malariol.*, 11, 137-156.
- De Buck, A. & Swellengrebel, N.H., 1934 – Behaviour of Dutch *Anopheles atroparvus* and *messeae* in winter under artificial conditions. *Riv. Malariol.*, 13, 404-416.
- 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. & Drummond, F.H., 1953 – The *Culex pipiens* group in south-eastern Australia. II. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 78, 131-146.
- Dobzhansky, Th., 1970 – *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia University Press.
- Dobzhansky, Th. & Spassky, B., 1959 – *Drosophila paulistorum*, a cluster of species in *statu nascendi*. *Proc. nat. Acad. Sci.*, 45, 419-428.
- Evans, A.M., 1938 – *Mosquitoes of Ethiopian Region. II*. British Museum (Natural History).
- Eyraud, M., Carnevale, P. & Coz, J., 1972 – Morphologie comparée des espèces-A et B du complexe *A. gambiae*, mesure de la spermathèque. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd.*, 4, 331-334.
- Eyraud, M. & Mouchet, J., 1970 – Incompatibilité cytoplasmique entre des souches de *Culex pipiens fatigans* Wiedemann d'Afrique, d'Asie et d'Amérique. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, 8, 1, 69-82.
- Falleroni, D., 1926 – Note sulla biologia dell'*Anopheles maculipennis*. *Riv. Malariol.*, 5, 353-380.
- Frizzi, G., 1947 a – Cromosomi salivari in *Anopheles maculipennis*. *Scientia Genetica*, 3, 1, 67-69.
- Frizzi, G., 1947 b – Determinazione del sesso nel genera *Anopheles*. *Scientia Genetica*, 3, 1, 80-88.
- Gelfand, H.M., 1954 – The Anopheline mosquitos of Liberia. *West. Afr. med. J.*, 3, 80-88.
- Ghoutsevitch, A.V., Montchadskii, A. & Chtakelberg, A., 1970 – Les Moustiques (Culicidae) Insectes Diptères. *Faune de l'U.R.S.S.* Académie des Sciences de l'U.R.S.S. (en Russe).
- Green, C.A., 1972 – Cytological maps for the practical identification of females of *Anopheles gambiae* complex. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, 66, 143-147.
- Grenier, P., 1960 – *La notion d'espèce dans la "nouvelle" systématique*. Document ronéo O.R.S.T.O.M.
- Hackett, L.W., 1935 – Les races d'*Anopheles maculipennis*. *Riv. Malariol.*, 14, 48-57.
- Hackett, L.W. & Missiroli, A., 1935 – The varieties of the *Anopheles maculipennis* and their relation to the distribution of malaria in Europe. *Riv. Malariol.*, 14, 45-109.
- Khan, M.A., 1963 – *Untersuchungen über die Vererbung der Autogenie im Culex pipiens Komplex mit Hilfe von Markiergenen*. Thèse, Mayence, 1963.
- Kitzmiller, J.B., 1953 – Mosquito genetic and cytogenetic. *Rev. Brasil. Malariol.*, 5, 285-359.

- Kitzmiller, J.B., Frizzi, G. & Beker, R.H., 1967 – Evolution and Speciation within the *Maculipennis* Complex of the genus *Anopheles*. in Wright and Pal, 1967, 151-210.
- Kitzmiller, J.B. & Laven, H., 1960 – Speciation in mosquitoes. *Cold Spring Harbor Symp. Quantit. Biol.*, 24, 161-175.
- Kuhlow, F., 1962 – Beobachtungen und Experimente über den *Anopheles gambiae* Komplex, Abtrennung von *Anopheles tangensis* n. sp. *Zeit. Tropenmed. Parasit.*, 13, 442-449.
- Laven, H., 1951 – Crossing experiments with *Culex* Strains. *Evolution*, 5, 370-375.
- Laven, H., 1953 – Reziprok unterschiedliche Kreuzbarkeit von Stechmüchen (*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*. In Wright and Pal, *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. & Aslamkhan, H., 1970 – Control of *Culex pipiens* and *C. p. fatigans* with integrated genetical systems. *Pakistan Journ. Sci.*, 22, 303-312.
- MacMillan, H.L., 1958 – Study of a naturally occurring population intermediate between *Culex pipiens* and *Culex pipiens quinquefasciatus*. *Amer. Jour. Trop. Med. Hyg.*, 7, 505-511.
- Marks, E.N., 1954 – A review of variation in *Aedes pseudoscutellaris* (Theobald). (*Diptera : Culicidae*). *Bull. British Museum (Natural History) Entomology* 3, (10) 349-414.
- Marshall, J.F., 1936 – *The british mosquitoes*. London, 1938.
- Marshall, J.F. & 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.

- Mattingly, P.F., 1956 – Species hybrids in mosquitoes. *Trans. R. Ent. Soc. London*, 108, 21-36.
- 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., Christophers, S.R. & Shute, D.G., 1951 – The *Culex pipiens* complex. *Trans. R. Entom. Soc. London*, 102, 331-382.
- Mayr, E., 1942 – *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, New-York, 334 p.
- Mayr, E., 1963 – *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press, 797 p.
- Mayr, E., 1974 – *Populations, espèces et évolution*. Hermann éd., Paris.
- Mayr, E., Linsley, E.G. & Usinger, R.L., 1953 – *Methods and principles of systematic Zoology*, Mc Graw Hill book C°, Inc., New-York, London, 327 pp.
- Micks, D.W., Jennings, J., Rehmert, A., Mason, G. & Davidson, G., 1967 – Further chromatographic studies of the systematic relationship within the *Anopheles gambiae* complex. *Bull. Org. mond. Santé*, 36, 309-318.
- Micks, D.W., Rehmert, A., Jennings, J. & Davidson, G., 1966 – A chromatographic study of the systematic relationship within the *Anopheles gambiae* complex. *Bull. Org. mond. Santé*, 35, 181-187.
- Missiroli, A., 1935 – Nuova varieta di *Anopheles maculipennis*. *Ann. Igiene*, 45, 333.
- Muirhead-Thomson, R.C., 1945 – Studies on the breeding places and control of *Anopheles gambiae* and *A. gambiae* var. *melas* in coastal districts of Sierra Leone. *Bull. ent. Res.*, 36, 185-252.
- Muirhead-Thomson, R.C., 1948 – Studies on *Anopheles gambiae* and *A. melas* in and around Lagos. *Bull. ent. Res.*, 38, 527-558.
- Muirhead-Thomson, R.C., 1951 – Studies on salt water and fresh water *Anopheles gambiae* on the East African coast. *Bull. ent. Res.*, 41, 487-502.
- Paterson, H.E., 1962 – Status of the East African salt-water breeding variant of *Anopheles gambiae* Giles. *Nature (Lond.)*, 195, 469-470.
- Paterson, H.E., 1964 – Direct evidence for the specific distinctness of forms A, B and C of the *Anopheles gambiae* complex. *Riv. Malar.*, 48, 191-196.
- Paterson, H.E., Paterson, J.S. & Van Eeden, G.J., 1963 – A new member of the *Anophelis gambiae* complex. A preliminary report. *Med. proc. Johannesburg*, 9, 414-418.
- Perry, W.J., 1950 – Biological and crossbreeding studies on *Aedes hebrideus* and *Aedes pernotatus* (Diptera, Culicidae). *Ann. ent. Soc. Amer.*, 43, 123-136.

- Ramalingam, S. & Belkin, J.N., 1965 – Mosquitoes Studies (*Diptera, Culicidae*).
III. Two new species of *Aedes* from Tonga and Samoa. *Contributions of the American Entomological Institute*, 1, 4, 1-10.
- Ramme, W., 1930 – Revisionen und Neubeschreibungen in der Gattung. *Phlebotomus* Wesm (Orth., Tergon). *Berlin Zool. Mus. Mitt.*, 16, 798-821.
- Ribbans, C.R., 1944 a – Differences between *Anopheles melas* (*A. gambiae* var. *melas*) and *Anopheles gambiae*. The larval pecten. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 38, 85-86.
- Ribbans, C.R., 1944 b – Differences between *Anopheles melas* and *Anopheles gambiae*. Salinity relations of larvae and maxillary palp banding of adult females. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 38, 88-98.
- Rioux, J.A. & Pech, J., 1961 – Apparition de l'autogenèse dans un élevage de *Culex berbericus* Roubaud. *C.R. Soc. Biol.*, 155, 343-344.
- 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. & 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. R. Ent. Soc. (Lond.)*, 102, 343-352.
- Rozeboom, L.E. & Gilford, B.N., 1954 – Sexual isolation between populations of the *Culex pipiens* complex in North America. *J. Parasitol.*, 40, 237-244.
- Rozeboom, L.E. & Gilford, B., 1954 – The genetics relationships of *Aedes pseudoscutellaris* Theobald and *A. polynesiensis* Marks (*Diptera: Culicidae*). *Amer. J. Hyg.*, 60, 117-134.
- Rozeboom, L.E. & Kitzmiller, J.B., 1958 – Hybridization and speciation in mosquitos. *Ann. Rev. Entom.*, 3, 231-248.

- Rozeboom, L.E. & Knight, K.L., 1946 – The *punctulatus* complex of *Anopheles* (*Diptera, Culicidae*). *J. Parasitol.*, 32, 95-131.
- Russel, P.F., West, L.S., Manwell, R.D. & MacDonald, G., 1963 – *Practical Malariology*. Oxford University Press, London.
- Spielman, A., 1957 – The inheritance of autogeny in the *Culex pipiens* complex of mosquitoes. *Amer. J. Hyg.*, 65, 404-425.
- Stone, A. & Hamon, J., 1965 – Remarques sur la systématique des moustiques (*Culicidae* s. str.). *Cahiers ORSTOM, Ent. méd.* 3-4, 3-9.
- Subra, R., 1970 – Etudes écologiques de *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (*Diptera, Culicidae*), dans une zone urbaine de savane soudanaïenne ouest-africaine. Lieux de repos des adultes. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasitol.*, 8, 4, 353-376.
- Subra, R., 1972 – Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (*Diptera, Culicidae*) dans une zone urbaine de savane soudanaïenne ouest-africaine. Différenciation de diverses souches par leurs relations d'incompatibilité. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasitol.*, 10, 1, 37-45).
- Sundararaman, S., 1949 – Biometrical studies on integration on the genitalia of certain populations of *Culex pipiens* and *Culex quinquefasciatus* in the United States. *Amer. J. Hyg.*, 50, 307-314.
- Swellengrebel, N., 1950 – The malaria epidemic of 1943-46 in Province of North Holland. *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, 43, 445-464.
- Tate, P. & Vincent, M., 1936 – The biologie of autogenous and anautogenous race of *Culex pipiens* L. (*Diptera, Culicidae*). *Parasitology*, 28, 115-145.
- Thiel, P.H. van, 1927 – Sur l'origine des variations de taille de l'*Anopheles maculipennis* dans les Pays-Bas. *Bull. Soc. Path. Exot.*, 20, 366-390.
- Thiel, P.H. van, 1939 – On zoophilism and anthropophilism of *Anopheles* biotypes and species. *Riv. Malariol.*, 18, 95-124.
- Weyer, F., 1936 – Kreuzungsversuche bei Stechmücken (*Culex pipiens* und *Culex fatigans*). *Arb. Physiol. Angew. Entomol.*, (Berl.), 3, 202-208.
- Whashino, R.K. & Shad-Del, F., 1961 – Autogeny in *Culex peus* Speiser. *Arch. Inst. Razi. Téhéran*, 23, 197, 88-91.
- White, G.B., 1974 – *Anopheles gambiae* and disease transmission in Africa. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 68, 278-298.
- Woodhill, A.R., 1954 – Experimental crossing of *Aedes (Stegomyia) pseudocutellaris* Theobald and *Aedes (Stegomyia) polynesiensis* Marks (*Diptera, Culicidae*). *Linn. Soc. N.S. W. Proc.* 79, 19-20.

Wright, J.W. & Pal, R., 1967 — *Genetics of Insect Vectors of diseases*. Publ. Org. mond. Santé. Elsevier Amsterdam.

Yiau-Min, H., 1975 — A Redescription of *Aedes (Stegomyia) pseudoscutellaris* (Theobald) with a Note on the Taxonomic Status of *Aedes (Stegomyia) polynesiensis* Marks (Diptera: Culicidae). *Mosquito Systematics*, 7, 1, 87-101.

Les problèmes de l'espèce dans le règne animal

sous la direction de

Charles BOCQUET, Jean GÉNERMONT
et Maxime LAMOTTE

TOME I



Mémoire n° 38 de la Société Zoologique de France, 1976

© by Société Zoologique de France, 1976.

ISBN 2-7080-0438-7

SOMMAIRE

	Pages
CHAPITRE I – <i>Introduction à la notion d'espèce dans le règne animal</i> , par Charles Bocquet, Jean Générmont et Maxime Lamotte	17
CHAPITRE II – <i>La notion d'espèce en Ornithologie</i> , par François Vuilleumier	29
A. Les problèmes de l'espèce en Ornithologie : une analyse qualitative .	31
1 ^{er} exemple : les Combassous	31
2 ^e exemple : les Salanganes	33
3 ^e exemple : les <i>Diglossa</i>	35
4 ^e exemple : la famille des Cracidés	38
Conclusions	39
B. Analyse quantitative des descriptions d'espèces nouvelles, 1955-1974	42
1. L'espèce en tant que population	43
2. L'espèce en tant que population dont la variation est reliée à celle d'autres espèces qui partagent un héritage génétique com- mun	44
3. L'espèce en tant qu'entité biologique	45
4. L'espèce en tant qu'entité géographique	47
C. Conclusions générales	49
D. Discussion : la notion d'espèce en Ornithologie	50
CHAPITRE III – <i>Les problèmes de l'espèce chez les Téléostéens</i> , par Jacques Daget et Marie-Louise Bauchot	67
A. Populations isolées et variabilité individuelle	69
1. Stades ontogénétiques	71
2. Variations non héréditaires	82
3. Polymorphisme génétique	86

.....	96	CHAPITRE V – <i>L'espèce chez les Drosophilidae</i> , par Léonidas Tsacas et Charles Bocquet	203
.....	97		
.....	101	A. L'espèce vue sous l'angle des critères morphologiques	207
.....	104		
.....	108	B. Les critères chromosomiques de l'espèce chez les <i>Drosophilidae</i>	228
.....	109		
.....	116	C. Les critères éthologiques chez les <i>Drosophilidae</i>	235
.....	117		
r Henri	129	CHAPITRE VI – <i>La notion d'espèce chez les Moustiques : étude de quatre complexes</i> , par Alexis Grjebine, Jean Coz, J.-M. Eluard, Jean Mouchet et Jean Rageau	249
ridae)	132		
idoptè-		A. Les espèces jumelles du groupe <i>Aedes (Stegomyia) scutellaris</i> dans le Pacifique Sud	251
.....	137	1. Critères de discrimination spécifique	254
.....	138	2. Répartition géographique	255
.....	142	3. Mécanismes d'isolement et spéciation	257
.....	144	4. Systématique	258
.....	149	5. Conclusion	260
.....	150		
.....	152	B. Le complexe <i>Anopheles maculipennis</i>	260
.....	153	1. Les espèces néarctiques	264
.....	153	2. Les espèces paléarctiques	265
.....	154	3. Conclusion	272
.....	163	C. Le complexe <i>Anopheles gambiae</i>	272
.....	164	1. Identification des espèces	274
.....	164	2. Répartition géographique	278
.....	167	3. Biologie des espèces du complexe <i>A. gambiae</i> en relation avec les maladies transmises	280
.....	170	4. Conclusion	281
.....	170		
.....	171		
.....	177	D. Le complexe <i>Culex pipiens</i>	282
.....	179	1. <i>Culex (Culex) globocoxitus</i>	282
.....	181	2. <i>Culex pipiens s. l.</i>	284
.....	183	3. Conclusion	292
.....	184	E. Conclusions générales	294

CHAPITRE VII – <i>Les problèmes de l'espèce chez quelques Crustacés : le genre Tisbe (Copépodes Harpacticoïdes) et le complexe Jaera albifrons (Isopodes Asellotes), par Charles Bocquet</i>	307
A. Le genre <i>Tisbe</i>	310
B. Le complexe <i>Jaera albifrons</i>	322
CHAPITRE VIII – <i>L'espèce chez les Lamellibranches marins, par Pierre Lubet</i>	341
A. Morphogenèse et morphologie	342
1. Morphologie de l'adulte	342
2. Morphogenèse de la coquille larvaire	344
3. Analyse biométrique de la croissance	344
4. Variations morphologiques en relation avec le milieu	350
B. Caractères physiologiques et biochimiques	355
1. Le problème des "races" physiologiques	355
2. Le polymorphisme biochimique	357
C. Caractères caryotypiques	362
D. L'hybridation	365
E. Discussion et conclusion	368
CHAPITRE IX – <i>Le problème de l'espèce chez les Protozoaires, par Jean Générmont</i>	375
A. Le complexe <i>Paramecium aurelia</i>	376
1. Caractères généraux	376
2. Les 14 espèces jumelles	376
3. Les types sexuels et leur déterminisme	378
4. Hybridation interspécifique	384
5. Différences morphologiques entre les espèces jumelles	385
6. Différences écophysiologiques entre les espèces jumelles	388
7. Différences biochimiques entre les espèces jumelles	389
8. Taxonomie	389

ustacés : le	
le comple-	
ur Charles	
.....	307
.....	310
.....	322
par Pierre	
.....	341
.....	342
.....	342
.....	344
.....	344
.....	350
.....	355
.....	355
.....	357
.....	362
.....	365
.....	368
s, par Jean	
.....	375
.....	376
.....	376
.....	376
.....	378
.....	384
s	385
les	388
.....	389
.....	389

B. Le complexe <i>Euplotes vannus</i>	391
1. Classification fondée sur les caractères morphologiques	391
2. Classification fondée sur le critère d'interfécondité	393
3. Comparaison des deux classifications	394
4. Nomenclature	395
C. Les Protozoaires dépourvus de reproduction sexuée	397
1. Généralités	397
2. Les Amibes du genre <i>Naegleria</i>	318
D. Conclusions	400
1. Les complexes d'espèces jumelles chez les Ciliés	400
2. Autres Protozoaires à reproduction sexuée	402
3. Protozoaires dépourvus de reproduction sexuée	403