Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828, (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne Ouest-Africaine. (1) Tendances endo-exophages et cycle d'agressivité.

R. SUBRA

Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M. Centre O.R.S.T.O.M. de TANANARIVE - B.P. 434 (Rép. Malgache)

RÉSUMÉ

Les tendances endo-exophages et le cycle d'agressivité de C. p. fatigans, à Bobo-Dioulasso, ont été étudiés par des captures effectuées pendant 21 mois (1966-1967) sur appâts humains.

Ces captures ont montré que les femelles se gorgent durant la nuit et manifestent des tendances nettement endophages, quelle que soit la période d'observation. Ces tendances ont pu être mises en relation, à certaines saisons, avec des facteurs particuliers, comme l'âge des femelles et la température extérieure.

Pendant toute l'année, le cycle d'agressivité, aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur des habitations, se caractérise par une courbe en cloche, avec un pic à ,1 heure ou deux heures du matin. L'aspect de cette courbe varie légèrement au cours de l'année. Pendant la saison froide notamment, le pic de la courbe est beaucoup plus marqué qu'aux autres époques. Une telle variation peut être liée aux températures relativement basses qui caractérisent cette saison. L'influence du facteur température sur le cycle d'agressivité est apparue cependant comme secondaire, tout comme celle de l'âge des femelles. En saison des pluies, cependant la répartition des femelles pares capturées dans les habitations n'est pas homogène tout au long de la nuit; ce phénomène semble lié au cycle de ponte de l'espèce. La pluie et le vent ont une influence nette mais très épisodique.

De l'examen des données recueillies dans ce travail, il ressort que C. p. fatigans a un cycle de piqûre nocturne relativement stable, peu modifié par l'âge des femelles ou les facteurs climatiques. Des remarques sur le comportement du moustique et la périodicité des microfilaires de Wuchereria bancrofti terminent ce travail.

ABSTRACT.

A 21 months study of feeding habits and biting rates of Culex p. fatigans in Bobo Dioulasso (Upper Volta) is reported here.

C. p. fatigans females feed mainly during the night. They show a strong endophagous tendancy. The biting rate is almost the same outside and inside the houses. Gaussian curves with a peak at 2 (a.m.) represent C. p. fatigans agressivity. The seasonal variations of biting rate are unimportant. The agressivity rather depend on intrinsic species factors.

INTRODUCTION

La connaissance des tendances endo-exophages et du cycle d'agressivité des différentes espèces de moustiques, apporte des éléments importants dans l'appréciation de leur rôle vecteur de certaines maladies tropicales.

Rappelons que l'on nomme endophagie la tendance des moustiques à se nourrir à l'intérieur des habitations, exophagie la tendance à se gorger à l'extérieur.

⁽¹⁾ Ce travail a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat qui a été soutenue le 30 juin 1971 à la Faculté des Sciences d'Orsay, Jury: MM. Possompès (Président), Bergerard (Rapporteur), R. Le Berre.

Le rôle vecteur d'une espèce à tendances nettement endophages, piquant la nuit, lorsque les humains sont à l'intérieur de leurs habitations sera plus important que celui d'une espèce chez laquelle cette tendance est moins marquée, toutes choses étant semblables par ailleurs. Il sera encore plus marqué s'il y a coïncidence entre le rythme de piqûre de l'insecte et la périodicité du parasite qu'il transmet, comme DE MEILLON et SEBASTIAN (1967) l'ont observé pour C. p. fatigans et Wuchereria bancrofti Cobbold, 1877, à Rangoon.

De plus les récoltes d'insectes effectuées au cours de telles études constituent certainement un des échantillonnages les plus valables des populations culicidiennes d'un lieu donné, dans la mesure où l'espèce étudiée est anthropophile, ce qui est le cas de C. p. fatigans à Bobo-Dioulasso (Hamon et al., 1967; Subra, 1970). Les captures sur appâts humains sont susceptibles de mettre en évidence les variations saisonnières des densités des adultes et surtout d'apporter des indications valables sur l'âge physiologique moyen des femelles. Bien sûr ceci n'est plus vrai en ce qui concerne les populations autogènes, mais ce phénomène est mineur ou inexistant dans les populations ouest-africaines de C. p. fatigans (Subra, 1972). Il faudrait également envisager le cas où les préférences alimentaires changent avec l'âge, mais nous n'avons pas eu la preuve de telles modifications de comportement au cours de nos études.

1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

1.1. Tendances endo-exophages

Nous n'évoquerons dans cette revue que les travaux consacrés à des espèces endo-exophages, sans mentionner ceux ayant trait à des espèces purement exophages.

Ces tendances se manifestent chez plusieurs espices d'anophelini et de culicini.

Anopheles gambiae Giles, 1901, le principal vecteur du paludisme dans la région éthiopienne est surtout endophage, mais ce caractère est susceptible de grandes variations, allant de l'endophagie complète en forêt du Cameroun (LIVADAS et al., 1958) jusqu'à une indifférence dans le choix des lieux de piqure, comme l'ont observé HAMON et al. (1962) en secteur préforestier ouestafricain et CAVALIE et MOUCHET (1961) dans le Nord Cameroun. Dans la savane sahélienne de Haute-Volta, zone climatique analogue au Nord Cameroun, il est par contre beaucoup plus endophage (HAMON et al., 1965). Le comportement de ce moustique varie très largement en fonction de la localisation des hôtes disponibles et des conditions écologiques locales. Certaines de ces différences de comportement sont à mettre certainement en relation avec la distribution du complexe A. gambiae (Coz et Hamon, 1964).

De telles différences dans le choix des lieux de piqûre apparaissent également chez Anopheles funestus Giles, 1900. L'espèce est nettement endophage en zone sahélienne (HAMON et al., 1965) et en savane humide (Brengues et al., 1968), mais ne manifeste pas de tendance très marquée en secteur pré-forestier (HAMON et al., 1962).

Comme les deux espèces précédentes *C. p. fatigans* n'a pas dans ce domaine un comportement constant. En Afrique de l'Est, Van Someren *et al.* (1959) et Smith (1961) ont observé que cette espèce manifestait des tendances nettement endophages. A Bangkok, des récoltes effectuées durant une période de 8 mois (janvier à août) ont montré également que les repas de sang étaient pris plus volontiers dans les habitations (Sasa *et al.*, 1965). A Rangoon, par contre, un nombre légèrement plus élevé de femelles piquaient à l'extérieur lorsque De Meillon et Sebastian (1967) ont effectué leurs observations.

Il ressort donc des travaux rapportés dans cette revue que les femelles de certaines espèces de moustiques se gorgent à l'intérieur et à l'extérieur des habitations. Dans certains cas l'une des deux tendances (endophage ou exophage) est la plus marquée. Pour une espèce donnée, d'ailleurs, ce choix peut être variable d'une région à l'autre. Des raisons multiples conditionnent sans doute ces tendances.

1.2. Cycle d'agressivité

Le déclenchement de l'activité de piqûre des moustiques est sous la dépendance de stimuli externes (variations de luminosité par exemple) mais ne se manifeste que dans le cadre d'un rythme circadien endogène réglé par une «horloge biologique» («endogenous clock» des auteurs anglo-saxons). Mattingly (1969, p. 111 et suiv.) rapporte à ce sujet les études faites sur A. gambiae: l'activité est déclenchée par la baisse de la luminosité, mais ce stimulus n'est efficient que s'il intervient suivant un rythme de 24 heures.

Dans les conditions naturelles, le rythme d'activité d'une population possède des caractéristiques propres à l'espèce (diurne, nocturne, crépusculaire) modifiables par les conditions écologiques locales (BATES, 1949, p. 22) et, dans certains cas, par l'âge des femelles.

1.2.1. Influence de l'age des individus sur le cycle d'agressivité des diptères hématophages.

Les femelles pares et nullipares de Simulium damnosum Theobald, 1903, se nourrissent à des heures différentes du jour (LE BERRE, 1966, p. 60 et suiv.). Les premières piquent généralement plus tôt. Cette différence entre pares et nullipares est un phénomène constant, mais plus ou moins accentué suivant les saisons. Chez les moustiques, l'influence de l'âge a été mise en évidence chez quelques espèces seulement.

En Afrique Occidentale, l'importance des femelles âgées augmente dans les chiffres de capture de la tombée de la nuit au lever du jour chez Anopheles gr. coustani et Anopheles flavicosta Edwards, 1911 (HAMON, 1963). Chez A. funestus et Anopheles nili Theobald, 1904, l'excédent des femelles pares se situe au milieu de la nuit (HAMON, 1963). Par contre cet auteur n'a pas observé de différences entre les rythmes de piqûres des femelles pares et nullipares d'A. gambiae s.l., pas plus que Gillies (1957) en Afrique de l'Est. A Madagascar, par contre, des différences de cycle liées à l'âge des femelles de cette espèce ont été mises en évidence par Coz (1964).

A cette différenciation dans le temps entre pares et nullipares, peut s'en ajouter une autre dans l'espace. En Ouganda, l'étude en forêt du cycle d'agressivité de *Mansonia aurites* Theobald, 1901, à différents niveaux au-dessus du sol, a montré que les femelles pares piquaient de préférence au-dessus de la canopée. Une observation similaire avait d'ailleurs été effectuée chez *Mansonia fuscopennata* Theobald, 1903 (CORBET, 1962).

Signalons enfin qu'à Ceylan, SAMARAWICKREMA (1968) a observé chez les vieilles femelles de *Mansonia uniformis* Theobald 1901, un rythme de piqûre variable avec le lieu où était pris le repas de sang.

Des variations de comportement, en relation avec l'âge des femelles se manifestent donc chez plusieurs espèces de diptères hématophages. Cependant, elles ne sont pas toujours constantes, des différences pouvant exister d'une région à l'autre, pour une même espèce.

1.2.2. FACTEURS CLIMATIQUES.

Chez S. damnosum, Le Berre (1966, p. 62 et suivantes) a montré que la température influait considérablement sur le cycle d'agressivité. Le vent et la pluie diminuent le rendement des captures et peuvent même les supprimer. L'hygrométrie ne joue qu'un rôle limité dans les caractéristiques de ce cycle.

Les pourcentages de Leptoconops bequaerti Kieffer (Ceratopogonidae) piquant l'homme sont en relation directe avec la température. Les vents de vitesse trop élevée (15 miles/heure soit environ 24 km/heure, et plus) empêchent les adultes de se gorger (Kettle et Linley, 1967). Le déficit de saturation n'affecte pas le cycle de cette espèce.

L'influence du facteur température semble moins nette dans le cas des moustiques, surtout lorsque le repas de sang est pris durant la nuit.

Plusieurs auteurs ont signalé qu'au-dessous d'une certaine température les femelles de moustiques ne cherchent pas à piquer. Pour Culex pipiens Linné, 1758,

cette température serait de l'ordre de 10° C (LACOUR, 1937, p. 38). Au-dessus de ces températures limites, les femelles se nourrissent, mais ce facteur peut alors intervenir, ici aussi, en modifiant l'aspect du cycle d'agressivité: des variations de température importantes accentuent les pics du cycle d'agressivité de *Culex salinarius* Coquillett, 1904. Cette espèce pique de façon beaucoup plus uniforme lorsque les écarts de température sont minimes (MURPHEY et DARSIE, 1962).

Plusieurs auteurs ont étudié conjointement l'action de la température et d'un autre facteur (humidité relative ou déficit de saturation). En Ouganda, HADDOW (1945) a observé que le cycle d'agressivité d'A. gambiae s.l. variait en sens inverse de la température et du déficit de saturation, et dans le même sens que l'humidité relative. A l'égard de ces mêmes facteurs, deux espèces d'Eretmapodites se comportaient de manière opposée. L'auteur en concluait que les caractéristiques du microclimat influaient sur le cycle de ces deux espèces. Reprenant ultérieurement ses observations sur les Eretmapodites, il estimait cependant, que le microclimat ne permettait pas d'expliquer clairement les différences de cycle existant pour une espèce donnée dans deux régions voisines (HADDOW, 1955). Etudiant le rythme de piqure de deux moustiques, Aedes vexans, Meigen, 1830 et Aedes trivittatus Coquillett, 1902, Wright et Knight (1966) ont observé que pour chacune de ces espèces, il existait des températures et des humidités relatives pour lesquelles le nombre de pigûres était maximum.

L'influence du vent a été reconnue par de nombreux auteurs (in CLEMENTS, 1963, p. 251). Parmi ceuxci, nous citerons WRIGHT et KNIGHT (1966) qui ont observé que l'activité des femelles d'Ae. vexans et Ae. trivittatus était interrompue, lorsque le vent atteignait des vitesses trop élevées.

La lumière lunaire, enfin, peut entraîner, de façon plus ou moins marquée, une augmentation du nombre de piqûres, comme l'ont observé Wang et Chang (1957) chez A. sinensis, GILLIES et FURLONG (1964) chez Anopheles parensis Gillies, 1962 et Chang et al. (1965) chez C. tritaeniorhynchus.

Des pluies importantes peuvent empêcher les femelles de se gorger (WANG et CHANG, 1957).

En conclusion, il apparaît que l'influence de la température et de l'humidité relative sur le cycle d'agressivité a été appréciée de façons diverses. Le rôle du vent et des précipitations a par contre été bien établi par les auteurs ayant étudié ce facteur : de fortes pluies ou des vents soufflant à des vitesses élevées diminuent, d'une façon générale l'activité des femelles. L'influence des variations de luminosité semble bien établie, de même que celle de la lumière lunaire, qui intensifie le rythme de piqûre de certaines espèces.

1.2.3. CYCLE D'AGRESSIVITÉ DE C. p. fatigans.

Au Kenya, Van Someren et al. (1959) ont étudié ce cycle en 3 sites différents d'un même lieu. A l'intérieur des habitations les récoltes les plus nombreuses ont été effectuées à 2 heures du matin, dans un enclos proche des habitations entre minuit et une heure du matin, loin des habitations entre 3 et 5 heures. Le cycle d'agressivité varie donc avec le site de capture. Au Kenya également, TEESDALE (1959) n'a pas observé de variations notables entre trois points de capture différents: à l'intérieur d'une habitation, à l'extérieur, d'une part au niveau du sol, d'autre part sur une plate-forme. Si le pic de la courbe établie au niveau du sol se situe à une heure plus tardive qu'à l'intérieur des habitations dans tous les cas, le maximum de captures a lieu après minuit. En Tanzanie, les récoltes les plus importantes ont été effectuées, ici aussi, après minuit, mais à la même heure (3 heures) à l'intérieur et à l'extérieur des habitations (SMITH, 1961).

A Bangkok, Sasa et al. (1965) n'ont pas observé de différences notables entre les captures effectuées à l'intérieur et à l'extérieur des habitations, les femelles se gorgeant surtout entre 1 heure et 3 heures du matin.

Par contre, à Rangoon, les femelles piquant à l'extérieur prennent leur repas plus tôt (nombre maximum de piqûres vers 24 heures) que celles se nourrissant à l'intérieur des habitations (nombre maximum de piqûres vers 2 heures du matin) (DE MEILLON et SEBASTIAN, 1967).

Certains auteurs ont étudié ce cycle uniquement à l'extérieur ou à l'intérieur des habitations.

Ayant travaillé dans la première situation, Lums-DEN (1955) a observé que la plus grande période d'activité se situait entre 20 heures et 2 heures. De même à La Réunion, Hamon (1956) a effectué ses récoltes les plus nombreuses entre 19-20 heures et minuit, alors que dans la région de Bobo-Dioulasso, il ne signale pas de pic bien défini (1963).

Les observations de Chow et al. (1959) effectuées uniquement à l'intérieur des habitations de Djakarta ont montré que les femelles de C. p. fatigans se gorgeaient essentiellement après minuit. A Ceylan Samarawickrema (1967) a obtenu des résultats analogues.

Tous les auteurs cités précédemment ont observé que les femelles de *C. p. fatigans* se gorgent durant la nuit, dans leur grande majorité.

L'allure des courbes traduisant les divers cycles d'agressivité en fonction des lieux de captures varie ensuite selon les auteurs et les régions.

Les uns (LUMSDEN, 1955 - HAMON, 1956 et 1963) n'observent pas de période d'activité maximum ou la situent en début de nuit.

Pour les autres, les femelles piquent essentiellement après minuit, les pics de la courbe d'activité se situant à la même heure ou à des heures différentes, suivant que les captures ont été effectuées à l'intérieur ou à l'extérieur des habitations.

Des facteurs locaux peuvent évidemment expliquer ces résultats. Il faut en particulier noter qu'à La Réunion, où ont été effectuées certaines des observations de Hamon (1956), il y a au cours de la nuit une baisse très marquée de la température, qui doit, selon toutes vraisemblances, amener une baisse corrélative du nombre des moustiques prenant leur repas de sang. De plus, les observations de Lumsden (1955) et Hamon (1956 et 1963) portent sur un petit nombre d'individus, alors que les conclusions des autres auteurs sont basées sur des nombres élevés, en particulier dans le cas de Sasa et al. (1965) et de DE MEILLON et SEBASTIAN (1967), même si leurs captures sont relativement peu nombreuses. Aussi, en concluerons-nous que d'une manière générale C. p. fatigans a une activité essentiellement nocturne et que les femelles prennent leur repas de sang peu après minuit, aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur des habitations.

Cependant, ce problème des cycles discordants sera à nouveau abordé à la fin de ce travail.

2. METHODES DE TRAVAIL.

Le rythme de piqûre horaire des femelles de C. p. fatigans a été étudié grâce à des captures effectuées dans 4 stations situées dans deux quartiers centraux de Bobo-Dioulasso. Une capture hebdomadaire avait lieu dans chacune de ces stations. Afin d'étudier les tendances endo-exophages de l'espèce et d'avoir un échantillonnage valable de la population culicidienne considérée dans son ensemble, nos captures avaient lieu à l'intérieur et à l'extérieur des habitations.

A chaque point de capture se trouvait une équipe de deux hommes qui travaillaient pendant 6 heures (de 18 heures à 24 heures et de 0 heure à 6 heures). Chaque équipe opérait alternativement pendant l'une ou l'autre de ces deux périodes. L'espèce se nourrissant essentiellement de nuit, il n'a pas été procédé à des récoltes diurnes sur appât humain. Chaque captureur était assis et récoltait dans des tubes de verre les moustiques se posant sur ses jambes qu'il laissait découvertes pendant toute la durée de la capture. Les observations de SELF et al. (1969) ont montré que la plupart des femelles de C. p. fatigans se nourrissant de sang sur des individus assis, piquaient précisément au-dessous du genoux. Le nombre de celles piquant sur d'autres parties du corps et ne pouvant de ce fait être récoltées, peut donc être considéré comme négligeable.

Des visites fréquentes aux différentes équipes permettaient de vérifier que le travail s'effectuait dans des conditions satisfaisantes. La température extérieure et celle régnant dans l'habitation où avaient lieu les captures, étaient relevées lors de chaque récolte. La valeur de l'humidité relative avait été établie de façon moins fréquente.

En fin de capture, au lever du jour, les moustiques étaient transportés au laboratoire et disséqués. Les dissections intéressaient le plus grand nombre possible de moustiques. Lorsque les récoltes étaient trop abondantes, une fraction du total était seule disséquée, après prélèvement d'une certaine proportion d'individus dans chaque tranche horaire, ceci afin de tenir compte d'éventuelles variations de comportement liées à l'âge des femelles (Chauvet et al. 1965). Ces dissections permettaient d'examiner le stade ovarien de chaque femelle et de déterminer son âge physiologique par examen du funicule de chaque ovariole selon la méthode de Polovodova (in Detinova, p. 76) basée sur la présence ou l'absence de reliques de ponte. Chez les femelles pares, une distinction était établie entre les individus dont le funicule des ovarioles était distendu, en forme de sac, et ceux dont le funicule avait un aspect normal et présentait une ou plusieurs reliques de ponte.

Les observations effectuées dans les conditions précédemment décrites ont porté à deux reprises (1966 et 1967) sur les saisons suivantes : saison sèche, début de saison des pluies, saison des pluies, début de saison sèche. Elles n'ont intéressé qu'une seule saison froide (Décembre 1966, janvier-février 1967).

3. RESULTATS

Les données obtenues pour chacun des points de capture étaient comparables entre elles et ont donc été groupées dans l'exposé des différents aspects saisonniers du cycle d'agressivité. Elles sont le résultat de 297 nuits de capture.

3.1. Endophagie-exophagie

Le nombre de femelles piquant à l'intérieur des habitations est toujours plus élevé que le nombre de celles se gorgeant à l'extérieur (tabl. 1).

Le calcul des pourcentages de femelles récoltées dans ces deux situations, aux différentes saisons de l'année, montre que la tendance endophage est légèrement plus marquée en saison froide qu'aux autres périodes de l'année ($\chi^2=10,943$ pour 4 degrés de liberté). Ce phénomène pourrait être mis en relation avec les températures extérieures relativement peu élevées qui caractérisent cette saison. Les femelles entreraient plus volontiers dans les habitations où la température est plus élevée qu'à l'extérieur et y prendraient leur repas de sang.

Nous avons cherché s'il existait une relation entre l'âge des femelles et ces tendances. Les divers calculs de χ^2 montrent qu'en début de saison sèche et en début de saison des pluies, la répartition des femelles

Saison où a été effectuée l'étude	Tendances endo- exophages (1)		Age physiologique des femelles capturées à l'intérieur et à l'extérieur des habitations (2)					
	Intérieu- rement	Extérieu- rement	Intérieur		Extérieur		-,2	
			N	P	N	P	χ2	
Saison sèche, chaude .	451 59,9	302 40,1	218 50,0	218 50,0	157 53,2	138 <i>46</i> ,8	0,819	
Début de saison des pluies	887 <i>57,1</i>	666 <i>42,9</i>	418 48,5	443 51,5	340 54,4	285 45,6	4,873	
Saison des pluies	4 091 60,7	2 652 39,3	1 458 <i>41,9</i>	2 020 58,I	878 41,0	1 261 59,0	0,448	
Début de saison sèche.	4 014 61,1	2 557 38,9	1 007 47,5	1 115 52,5	681 51,0	655 49,0	4,106	
Saison sèche, froide .	1 022 62,4	617 37,6	450 48,4	479 51,6	288 51,1	276 48,9	0,922	

Tableau I. — Tendances endo-exophages de C. p. fatigans et influence de l'âge physiologique sur ces tendances

N = nullipares

P = pares

⁽¹⁾ Les chiffres en italique indiquent les pourcentages de femelles capturées à l'intérieur et à l'extérieur des habitations pour chaque saison étudiée.

⁽²⁾ Les chiffres en italique indiquent les pourcentages de femelles pares et nullipares récoltées, à chaque saison, soit à l'intérieur, soit à l'extérieur des habitations.

pares et nullipares à l'intérieur et à l'extérieur des habitations n'est pas homogène. Nous remarquerons que ce phénomène se situe à deux époques présentant des points communs (pluies assez rares, températures élevées) et assurant la transition entre la saison des pluies et les autres périodes de l'année, mais nous n'avons pu lui trouver d'explication valable.

3.2. Rythme de piqûre

3.2.1. DESCRIPTION DU PHÉNOMÈNE

Les informations fournies par les captures effectuées durant nos observations ont été groupées suivant les saisons : saison chaude (mars-avril), début de saison des pluies (mai-juin), saison des pluies (juilletaoût-septembre), début de la saison chaude (octobre-novembre) et saison froide (décembre-janvier-février).

Dans l'exposé de ces résultats d'ensemble, nous avons exclu les données recueillies les jours où de fortes pluies avaient empêché les captures à l'extérieur de se dérouler normalement. Il en a été de même pour

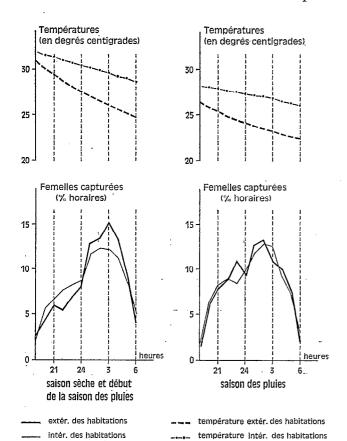


Fig. 1. — Cycle d'agressivité des femelles de C. p. fatigans en saison sèche et début de la saison des pluies, et en saison des pluies.

les données obtenues les jours de grand vent, le cycle étant alors considérablement modifié. Ces résultats feront l'objet d'un chapitre particulier dans lequel nous traiterons de l'influence de ces deux facteurs.

Les divers aspects du cycle d'agressivité aux différentes saisons de l'année ont été représentés sur les graphiques des figures 1 et 2. Afin de mieux faire ressortir les points de ressemblances et de différences entre ces cycles, nous avons porté en ordonnée les pourcentages de piqûres observés à chacune des heures de la nuit.

La comparaison des cycles obtenus aux différentes saisons, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur des habitations, n'a pas fait apparaître de différence entre la saison chaude et le début de la saison des pluies. Aussi, les résultats relatifs à ces deux périodes ont-ils été regroupés sur les graphiques de la figure 1.

Une analyse par un test de χ^2 des résultats relatifs aux autres saisons a fait apparaître des différences significatives entre les divers cycles qui sont donc représentés, chacun séparément. Dans tous les cas, cependant, les courbes traduisant les variations horaires du cycle d'agressivité présentent une forme voisine. Le nombre de piqûres augmente régulièrement depuis le début de la nuit jusqu'à 1 ou 2 heures du matin, où il passe par un pic plus ou moins marqué. Il décroît ensuite régulièrement jusqu'au lever du jour.

La comparaison entre les cycles obtenus à l'intérieur et à l'extérieur des habitations, à chaque saison de l'année, ne fait apparaître de différences ni en saison sèche-début de saison des pluies, ni en début de saison sèche. Ces cycles sont par contre différents en saison des pluies ($\chi^2 = 28,816$ pour 11 degrés de liberté) et en saison froide ($\chi^2 = 26,718$ pour 11 degrés de liberté).

Dans notre revue bibliographique, nous avons mentionné que le rythme de piqûre des insectes hématophages pouvait dépendre de différents facteurs (âge des femelles, facteurs climatiques). Nous allons examiner dans les chapitres suivants dans quelle mesure de tels facteurs influent sur le cycle d'agressivité des femelles de *C. p. fatigans*.

3.2.2. Influence de l'age sur le cycle d'agressivité des femelles de *C. p. fatigans*

Afin de disposer de chiffres plus élevés et d'éliminer des variations horaires d'âge physiologique, dues au hasard, nous avons groupé nos captures horaires par tranches de 3 heures (18-21 h, 21-24 h, 0-3 h, 3-6 h).

Il n'a pas été observé de différence entre le cycle d'agressivité des femelles pares et celui des nullipares, exception faite de la saison des pluies, où des différences significatives ont été relevées aux différentes tranches horaires (tabl. 2). En effet, à cette période, les

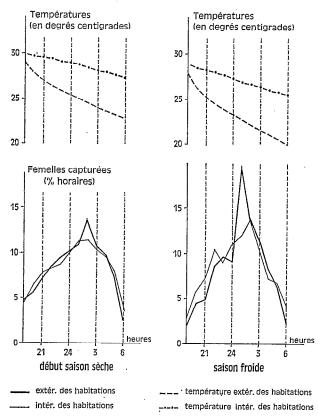


Fig. 2. — Cycle d'agressivité des femelles de C. p. fatigans en début de saison sèche et en saison froide.

femelles pares capturées à l'intérieur des habitations, sont significativement plus nombreuses en début et en fin de nuit ($\chi^2=14,652$ pour 3 degrés de liberté).

Ce comportement particulier de cette catégorie d'individus peut être mis en relation avec le rythme de ponte et la prise du repas sanguin qui suit cette oviposition. D'une manière générale, en effet, les femelles de C. p. fatigans déposent leurs œufs en début et en fin de nuit (de Meillon et al., 1967 - Subra, 1971). En saison des pluies certaines des femelles qui ont pondu à la tombée de la nuit se gorgent quelques heures plus tard. La dissection des ovaires de tels individus montre que le funicule des ovarioles est distendu et a la forme d'un sac.

Très peu de femelles pares récoltées en début de nuit présentent de tels sacs qui se rencontrent surtout chez celles capturées après minuit. Ceci nous amène donc à conclure que les deux excédents de femelles pares observés en saison des pluies à l'intérieur des habitations correspondent à deux catégories de moustiques ayant déposé leurs œufs à des périodes différentes :

— les femelles ayant pondu au lever du jour se gorgent au début de la nuit suivante, — celles ayant pondu à la tombée de la nuit prennent leur repas dans les heures suivantes, en fin de nuit.

Tableau II. — Influence de l'âge physiologique sur le cycle agressivité des femelles de C. p. fatigans piquant à l'intérieur des habitations durant la saison des pluies

	Nu	llipares	1		
Périodes de récolte	Nom- bres récol- tés	Pour- centa- ges	Nom- bres récol- tés	Pour- centages	Total
18-21 h	208	37,6	345	62,4	553
21-24 h	392	43,1	517	56,9	909
0 h-3 h	589	45,03	719	54,97	1 308
3-6 h	269	38,0	439	62,0	708

Ces deux excédents de femelles pares n'apparaissent pas dans les captures effectuées à l'extérieur des habitations. Ce phénomène peut s'expliquer, à notre avis, par le fait que les femelles présentant les sacs folliculaires décrits précédemment sont significativement moins nombreuses à l'extérieur des habitations (124 individus présentant des sacs sur un total de 1015 femelles pares à l'extérieur des habitations, contre 253, sur un total de 1564 à l'intérieur; $\chi^2=7,502$ pour un degré de liberté). Les femelles venant de pondre manifesteraient donc une tendance endophile plus marquée que les autres individus. Nous pensons que là réside une des causes de la différence existant entre les deux cycles, à l'intérieur et à l'extérieur des habitations, et que nous avons déjà signalée.

L'absence de différence aux autres saisons entre les femelles pares et nullipares peut s'expliquer par le fait que le repas de sang n'étant pas pris immédiatement après la ponte, la répartition des femelles pares au cours de la nuit s'effectue de manière homogène.

3.2.3. Influence des facteurs climatiques sur le cycle d'agressivité

Les températures horaires moyennes relevées à chaque saison ont été reportées sur les divers graphiques traduisant les rythmes de piqûre des femelles. Les températures de saison sèche et de début de saison des pluies étant très voisines ont été regroupées. Deux constatations peuvent être tirées de l'examen de ces températures moyennes:

- les variations de température sont relativement faibles au cours de la nuit, surtout à l'intérieur des

habitations, et sont sans corrélation avec les variations du rythme de piqûre.

— il ne semble pas y avoir correspondance entre le pic du cycle d'agressivité et une température déterminée.

La température ne semble donc pas jouer ici un rôle majeur. Cependant les pics les plus marqués s'observent en saison froide, lorsque les températures minimums sont les plus basses. A cette époque, les femelles semblent se gorger normalement, mais le nombre de celles piquant à ces températures est plus limité qu'aux autres saisons, ce qui pourrait expliquer, d'une part que ces pics soient plus marqués qu'aux autres périodes, d'autre part que les cycles obtenus à l'intérieur et à l'extérieur des habitations soient significativement différents, l'écart entre les températures intérieures et extérieures étant alors le plus important.

L'humidité relative, pratiquement constante durant la saison des pluies ne semble pas modifier de manière notable le cycle d'agressivité. Par ailleurs il n'a pas été mis en évidence de relations entre les variations nocturnes de ce facteur et le rythme de piqûre durant la saison sèche. L'humidité relative ne semble donc pas influer de façon sensible sur le cycle d'agressivité des femelles de C. p. fatigans.

3.2.4. INFLUENCE DE LA PLUIE ET DU VENT

Le rôle de la pluie à l'extérieur des habitations n'a pas été étudié car les captures étaient interrompues lorsque les précipitations devenaient trop abondantes.

Par contre son influence est perceptible sur le cycle d'agressivité établi à l'intérieur des habitations: les fortes chutes de pluie s'accompagnent en effet d'une forte baisse des captures quelle que soit l'heure de récolte. Les observations de Subra (1970) sur le rythme d'entrée des femelles dans les habitations ont montré que ce rythme concordait approximativement avec le cycle d'agressivité. Il ne s'écoule donc pas de grands délais entre le moment où les femelles pénètrent dans les habitations et celui où elles prennent leur repas de sang. En période de pluie, les femelles ne quittent pas leurs abris ou ne peuvent atteindre les habitations où elles se gorgent normalement, et dans le même temps s'observe la diminution déjà mentionnée du nombre de piqûres.

L'influence du vent est surtout sensible à l'extérieur des habitations. Les captures deviennent peu importantes ou même nulles lorsque soufflent des vents assez violents.

A l'intérieur des habitations, les captures peuvent diminuer de façon parfois considérable, mais elles ne sont pas interrompues. Le vent empêche donc les femelles de se gorger à l'extérieur des habitations, mais il n'arrête pas les déplacements de certaines d'entre elles vers ces habitations où elles peuvent se nourrir, l'influence de ce facteur étant alors beaucoup moins perceptible.

4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La tendance endophage des femelles de C. p. fatigans de Bobo-Dioulasso est constante pendant toute l'année, mais plus marquée durant la saison froide. Elle a été signalée par d'autres auteurs, comme nous l'avons déjà mentionné, à l'exception de De Meillon et Sebastian (1967) dont les observations limitées à une courte période de l'année, ne donnent peut-être pas une vue d'ensemble du phénomène.

Les courbes traduisant les variations horaires du cycle d'agressivité aux diverses saisons de l'année présentent des différences significatives comme l'ont montré nos calculs de y2. Quelle est l'importance de telles différences? Elles indiquent seulement que ces courbes ne sont pas superposables par suite de certains écarts enregistrés en des points particuliers. L'aspect d'ensemble de ces courbes demeure cependant voisin aux différentes saisons de l'année, comme le montrent, d'une part nos graphiques, d'autre part le calcul du coefficient de corrélation des rangs de Spearman. Les cycles relevés à l'intérieur des habitations ont été comparés deux à deux. Il en a été de même pour ceux obtenus à l'extérieur. Ce calcul destiné à tester l'indépendance des classements des points sur chacune des deux courbes comparées, a montré que ce coefficient était dans tous les cas hautement significatif, ce qui reflète donc l'étroite parenté de forme de ces courbes, malgré les différences locales mises en évidence pour les calculs de y^2 .

Donc dans le cas de C. p. fatigans, à Bobo-Dioulasso, le rythme de piqûre diffère assez peu quelle que soit la saison et le lieu où est pris le repas de sang.

Ceci nous amène d'ailleurs à estimer que le rôle de plusieurs des facteurs examinés au cours de cette étude est secondaire.

Nous avons signalé qu'à l'intérieur des habitations, en saison des pluies, la répartition des femelles pares, aux différentes heures de la nuit n'était pas homogène. Cependant l'écart entre les deux pourcentages extrêmes de femelles pares n'est que de 6,4 %, ce qui explique sans doute que la courbe d'agressivité ne soit pas modifiée de façon importante. Hamon et al. (1964) ont également noté que la fréquence relative des femelles jeunes et âgées n'influence guère la forme du cycle d'agressivité de A. funestus.

Des températures basses peuvent empêcher les femelles de moustiques de se gorger, mais ce n'est pas

le cas de *C. p. fatigans* à Bobo-Dioulasso. Les températures relevées au cours de nos observations étaient suffisamment élevées pour que ce facteur ne joue pas ici un rôle essentiel. Tout au plus observe-t-on une relation entre les températures les moins élevées enregistrées en saison froide, et les pics les plus marqués des cycles d'agressivité durant cette période, comme l'avaient noté Murphy et Darsie (1962) chez *C. salinarius*.

Le vent et la pluie jouent tous deux un rôle important mais épisodique.

Nous estimons donc qu'à Bobo-Dioulasso, le cycle d'agressivité de C. p. fatigans demeure essentiellement sous la dépendance de facteurs endogènes propres à l'espèce. Le début et la fin de ce cycle coïncident avec des variations lumineuses intenses. A Bobo-Dioulasso, où la durée du jour demeure pratiquement constante d'un mois à l'autre, ces variations se produisent sensiblement à la même heure. Si elles interviennent dans le déclenchement du cycle, leur apparition à heure à peu près fixe explique sans doute en partie que l'aspect du cycle diffère peu au cours des différentes saisons de l'année.

L'origine endogène du cycle d'agressivité a été également avancée par Hamon et al. (1964) à propos de A. gambiae s.l. et A. funestus.

Ceci expliquerait d'ailleurs que la plupart des auteurs ayant étudié ce rythme de piqûre ont fait des observations assez comparables aux nôtres (VAN SOMEREN et al., 1958; SMITH, 1961; SASA et al., 1965; DE MEILLON et SEBASTIAN, 1967). Les travaux de HAMON (1963) et LUMSDEN (1955) ont donné des résultats différents, mais il semble nécessaire de noter que les observations de ces auteurs ont été effectuées hors des habitations, alors que C. p. fatigans manifeste dans la plupart des cas des tendances endophiles. De plus, elles ont été conduites dans un milieu qui n'est pas celui où vit ordinairement l'insecte: loin des habitations (LUMSDEN, 1955), et en dehors des zones urbaines (HAMON, 1963) ce qui pourrait à notre avis influer considérablement sur le rythme de piqûre de l'espèce.

Dans tous les cas, cependant, C. p. fatigans est une espèce qui se gorge durant la nuit. Son cycle d'activité correspond donc à celui des microfilaires de W. bancrofti. En Afrique de l'Ouest, le rôle vecteur de l'espèce n'a pas été prouvé jusqu'à présent, bien que W. bancrofti y existe sous sa forme périodique, transmise par A. gambiae et A. funestus (Brengues et al., 1968). Cependant, les tendances endophages de C. p. fatigans, qui accentuent le contact homme-vecteur, et la concordance des rythmes de piqûre et d'activité du parasite, nous amènent à conclure que, de ces deux points de vue, ce moustique peut être considéré, à Bobo-Dioulasso, comme un vecteur potentiel important de la filariose de Bancroft.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements aux personnes qui nous ont apporté leur aide au cours de la réalisation de ce travail : M. le Professeur Bergerard, M. J. Dejardin, M. le Professeur Grenier, M. J. Hamon, M. R. Le Berre et M. J. Mouchet. Nous remercions également MM. R. Accrombessi et V. K. Ouedraogo pour leur aide technique, ainsi que M^{mo} Razafindrasolo qui a exécuté les figures de cet article.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 9 juin 1972.

BIBLIOGRAPHIE (1)

- Bates (M.), 1949. The natural history of mosquitoes. The Macmillan company, New York, 379 p.
- Brengues (J.) et al., 1968. La transmission de Wuchereria bancrofti Cobbold en Afrique occidentale. Etude préliminaire d'un foyer de savane nord-guinéenne. Bull. Org. mond. Santé, 38, 595-608.
- Cavalie (Ph.) et Mouchet (J.), 1961. Les campagnes expérimentales d'éradication du paludisme dans le nord de la République du Cameroun. I. Les vecteurs et l'épidémiologie du paludisme dans le Nord-Cameroun. Méd. trop., 21, 847-870.
- * CHANG (Tao-Yi) et al., 1965. All-night outdoor observations on the biting activity of Culex tritae-niorhynchus in the Hsuchow area, Kiangsu Province. Acta ent. sin., 14, 552-558.
- CHAUVET (G.), COZ (J.) et Grenier (P.), 1965. Relations entre l'âge physiologique et le comportement des moustiques. Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd., 3-4, 103-109.
- CHOW (C. Y.) et al., 1959. The vector of filariasis in Djakarta and its bionomics. Bull. Org. mond. Santé, 20, 667-676.
- CORBET (P. S.), 1962. The age-composition of biting mosquito populations according to time and level: a further study. *Bull. ent. Res.*, 43, 409-416.
- Coz (J.), 1964. Etude des variations de l'âge physiologique d'A. gambiae et A. mascarensis, De Meillon, au cours de captures de nuit. Bull. Soc. Path. exot., 57, 619-626.
- Coz (J.) et Hamon (J.), 1964. Le complexe Anopheles gambiae en Afrique Occidentale. Riv. malariol., 43, 233-244.
- DETINOVA (T. S.), 1963. Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âge les Diptères présentant

⁽¹⁾ Les références marquées d'un astérisque (*) n'ont pas été consultées dans le texte original, mais d'après une analyse en langue anglaise.

- une importance médicale. Org. mond. Santé, sér. monographies, 47, 220 p.
- GILLIES (M. T.), 1957. Age-groups and the biting cycle in *Anopheles gambiae*. A preliminary investigation. *Bull. ent. Res.*, 48, 553-559.
- GILLIES (M. T.) and FURLONG (M.), 1964. An investigation into the behaviour of *Anopheles parensis* Gillies at Malindi on the Kenya coast. *Bull. ent. Res.*, 55, 1-16.
- Haddow (A. J.), 1945. The mosquitoes of Bwamba County, Uganda. II. Biting activity with special reference to the influence of microclimate. *Bull. ent. Res.*, **36**, 33-73.
- Haddow (A. J.), 1955. Observations on the biting-habits of african mosquitoes in the genus *Eretmapodites* Theobald. *Bull. ent. Res.*, 46, 761-772.
- HAMON (J.), 1956. Seconde note sur la biologie des moustiques de l'île de la Réunion. Ann. Parasit. hum. comp., 31, 598-606.
- Hamon (J.), 1963. Les moustiques anthropophiles de la région de Bobo-Dioulasso (République de Haute-Volta). Cycles d'agressivité et variations saisonnières. Ann. Soc. ent. France, 132, 85-144.
- HAMON (J.), DEDEWANOU (B.) et EYRAUD (M.), 1962. Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone forestière africaine, la région de Man, République de Côte d'Ivoire. Bull. I.F.A.N., 24 A, 854-879.
- HAMON (J.) et al., 1964. Age physiologique et cycle d'agressivité chez Anopheles gambiae Giles et A. funestus Giles dans la région de Bobo-Dioulasso (Haute Volta). Bull. Soc. ent. France, 69, 110-121.
- Hamon (J.) et al., 1965. Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de steppe boisée, la région de Dori (République de Haute Volta). Bull. I.F.A.N., 27 A, 1115-1150.
- HAMON (J.) et al., 1967. Culex pipiens fatigans Wiedemann, Wuchereria bancrofti Cobbold, et le développement de l'Afrique tropicale. Bull. Org. mond. Santé, 37, 217-237.
- KETTLE (D. S.) and LINLEY (J. R.), 1967. The biting habits of *Leptoconops bequaerti*. II. Effect of meteorological conditions on biting activity; 24 hour and seasonal cycles. *J. appl. Ecol.*, 4, 397-420.
- LACOUR (P.), 1937. Etude biologique de la race rurale de *Culex pipiens* L. Thèse, Clermont-Ferrand, 119 p.
- LE BERRE (R.), 1966. Contribution à l'étude biologique et écologique de Simulium damnosum Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). Mémoires O.R.S. T.O.M., Paris, 17, 204 p.

- LIVADAS (G.) et al., 1958. Peut-on envisager l'éradication du paludisme dans la région forestière du Sud Cameroun? Riv. Malariol., 37, 229-256.
- Lumsden (W. H. R.), 1955. Entomological studies, relating to yellow fever epidemiology, at Gede and Taveta, Kenya. *Bull. ent. Res.*, **46**, 149-183.
- MATTINGLY (P. F.), 1969. The biology of mosquitoborne disease. *The Sciences of biology series*, 1, George Allen and Unwin Ltd., London.
- Meillon (B. de) and Sebastian (A.), 1967. The biting cycle of *Culex pipiens fatigans* on man in Rangoon, Burma, and the microfilarial periodicity. *Bull. Org. mond. Santé*, 36, 174-176.
- Meillon (B. de), Sebastian (A.) and Kahn (Z. H.), 1967. Time of arrival of gravid Culex pipiens fatigans at an oviposition site, the oviposition cycle and the relationship between time of feeding and time of oviposition. Bull. Org. mond. Santé, 36, 39-46.
- MOUCHET (J.) et GARIOU (J.), 1957. Exophilie et exophagie d'Anopheles gambiae Giles 1902, dans le Sud Cameroun. Bull. Soc. Path. exot., 50, 446-461.
- Murphey (F. J.) and Darsie (R. F.), 1962. Studies on the bionomics of *Culex salinarius* Coquillet. I. Observations on the crepuscular and nocturnal activities of adult females. *Mosquito News*, 22, 162-171.
- Samarawickrema (W. A.), 1967. A study of the agecomposition of natural populations of *Culex pipiens* fatigans Wiedemann in relation to the transmission of filariasis due to *Wuchereria bancrofti* (Cobbold) in Ceylon. *Bull. Org. mond. Santé*, 37, 117-137.
- Samarawickrema (W. A.), 1968. Biting cycles and parity of the mosquito *Mansonia (Mansonioides)* uniformis (Theo.) in Ceylon. Bull. ent. Res., 58, 299-314.
- Sasa (M.), Kurihara (T.) and Harinasuta (C.), 1965.

 Studies on mosquitoes and their natural ennemies in Bangkok. Part. I. Observations on the bionomics of *Culex pipiens fatigans* Wiedemann. *Japan. J. exp. Med.*, 35, 23-49.
- SELF (L. S.), ABDULCADER (M. H. M.) and Tun (M. M.), 1969. — Preferred biting sites of Culex pipiens fatigans on adult burmese males. Bull. Org. mond. Santé, 40, 324-327.
- SMITH (A.), 1961. Observations on the man-biting habits of some mosquitoes in the South Pare Area of Tanganyika. East afr. med. J., 38, 246.
- Subra (R.), 1970. Etudes écologiques sur Culex pipiens fatigans Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne

- ouest-africaine. Lieux de repos des adultes. Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol., **8**, 353-376.
- Subra (R.), 1971 b. Etudes écologiques sur Culex pipiens fatigans Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Rythme de ponte et facteurs conditionnant l'oviposition. Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol., 9, 3, 317-332.
- Subra (R.), 1972. Etudes écologiques sur Culex pipiens fatigans Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Longévité et déplacements d'adultes marqués avec des poudres fluorescentes. Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol., 10, 1, 3-36.

- TEESDALE (C.), 1959. Observations on the mosquito fauna of Mombasa. Bull. ent. Res., 50, 191-208.
- VAN SOMEREN (E. C. C.), HEISCH (R. B.) and FURLONG (M.), 1958. Observations on the behaviour of some mosquitoes of the Kenya Coast. *Bull. ent.* Res., 49, 643-660.
- * Wang (Hsing-hsiang) and Chang (Chum), 1957. The outdoor nocturnal biting activity of *Anopheles hyrcanus* var. *sinensis* in relation to the factors of temperature, humidity, light and rain. (En chinois). *Acta ent. sin.*, 7, 473-480.
- WRIGHT (R. E.) and KNIGHT (K. L.), 1966. Effect of environmental factors on biting activity of *Aedes vexans* (Meigen) and *Aedes trivittatus* (Coquillett). *Mosquito News*, **26**, 565-578.