

Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans*
Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine
de savane soudanienne ouest-africaine.
Dynamique des populations préimaginales *

par

R. SUBRA **

RÉSUMÉ.

L'auteur a pu observer que, dans certains puisards de la ville de Bobo-Dioulasso (Haute-Volta), les densités nymphales de C. p. fatigans passaient par une série de maximums et de minimums.

Des expériences de laboratoire ont montré que ces variations ne pouvaient pas être mises en relation avec le rythme de ponte des femelles et qu'elles existaient indépendamment de la quantité de nourriture fournie aux larves. Des larves de stade I ont été élevées en utilisant comme milieu, des filtrats provenant d'élevages antérieurs menés jusqu'au stade nymphal. Ces expériences semblent montrer que les formes âgées émettent, dans l'eau des gîtes, une ou plusieurs substances toxiques pour les jeunes larves. La toxicité de ces substances semble proportionnelle au pourcentage de nymphes présentes parmi ces formes âgées. Leur nature et leur mode d'action n'ont pu être précisés avec exactitude.

L'influence de la nourriture larvaire et celle de la température ont été également étudiées au laboratoire. La vitesse de développement larvaire et d'apparition des nymphes varie dans le même sens que ces deux facteurs. Aussi conditionnent-ils, au moins en partie, la plus ou moins grande abondance des substances toxiques émises par les formes pré-imaginales. Il faut noter cependant qu'une nourriture excédentaire pollue le milieu de façon irréversible.

A la lumière des observations sur le terrain et des expérimentations de laboratoire, un essai de classification des facteurs influençant la dynamique des populations préimaginales de C. p. fatigans a été tenté. L'influence des précipitations et le degré de pollution de l'eau des gîtes larvaires sont des facteurs limitants. En leur absence, les variations de densité de ces populations sont fonction de l'action plus ou moins intense des substances toxiques émises par les formes pré-imaginales âgées.

* Ce sujet fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat qui a été soutenue en juin 1971 à la Faculté des Sciences d'Orsay. Jury : MM. Possompès, Bergerard, R. Le Berre.

** Entomologiste médical, Mission O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E., B.P. 171, Bobo-Dioulasso, Hte-Volta.

ABSTRACT.

In Bobo-Dioulasso town (Upper Volta, West Africa) cesspits constitute the main larval breeding places of Culex pipiens fatigans which, in some instances, coexists with Culex cinereus. The dynamics of field preimaginal populations of both species have been studied in five cesspits during 1967 and 1968; pupal densities vary usually widely with time and present successive minima and maxima which are apparently unrelated to the coexistence of the two mosquito species where and when it occurs.

Laboratory investigations were carried out for assessing the influence of the food amount on the preimaginal development of C. p. fatigans populations, using bowls with a constant level of water in which a constant number of young first instar larvae and a constant amount of food were added daily. In one set of experiments the amount of food was the same in all containers but they were supporting different initial larval densities. In a second set this larval density was the same in all the bowls but each container was receiving a different amount of food. Except when an excessive amount of food was present, preventing all larval development through heavy water pollution, the daily pupal production has been very uneven, as observed in nature. The most extreme variations in pupal production have been recorded when the food amount was apparently the most favourable for larval growth.

Further investigations involved the study of the biological characteristics of the breeding medium at different stages of larval development. Larvae of C. p. fatigans were bred in known conditions, the breeding medium was filtrated and then used for breeding batches of young first instar larvae. It was then observed that filtrates from bowls containing old fourth instar larvae or pupae were containing substances toxic for first instar larvae (according to some authors such toxic substances would arise from larval excreta and wastes). The investigations recorded here allow to conclude that toxic substances are released into the breeding medium during pupation. Filtrates of plain water in which old fourth instar larvae had pupated were toxic for young first instar larvae, where as the toxicity of breeding medium filtrates was correlated with the number of pupations having taken place into the bowls. The presence of such a toxicant released during pupation does not exclude the possibility that other toxic substances could be produced with larval excreta and wastes (as published by some authors).

Other experiments have shown that the speed of larval growth was increasing with the amount of food available and with the water temperature in the breeding bowls. Through their influence on the speed of production of fourth instar larvae and on the pupation rate these two factors are then partly determining the rhythm of production and the level of concentration of the unknown toxic substances. These rhythm and level, in turn, are responsible for the cyclical appearance of the larval and pupal production both in cesspits and in laboratory containers supporting uninterrupted breeding.

It appeared that the two major factors limiting the preimaginal production of C. p. fatigans in the cesspits of Bobo-Dioulasso were the rainfall amount and rhythm (mechanical effect) and the level of pollution of these breeding places. When these two factors permit larval growth the dynamics of the preimaginal populations are dependent on the production and action of the toxic substances released by old fourth instar larvae before pupation; the production and action of these substances, in turn, vary with the amount of food available and with the temperature. Predators and pathogens played apparently no role in the dynamics of preimaginal populations.

INTRODUCTION

C. p. fatigans est l'espèce de moustique la plus fréquemment rencontrée dans la ville de Bobo-Dioulasso, Haute-Volta, où ses principaux gîtes préimaginaux sont constitués par les puisards recueillant les eaux usées et une partie des eaux de pluie.

A Bobo-Dioulasso, l'abondance des adultes de *C. p. fatigans* varie de façon importante au cours de l'année. Divers facteurs peuvent être responsables de ces variations de fréquence, soit en agissant directement sur les populations imaginales, soit indirectement en influençant les populations préimaginales.

Les facteurs intervenant directement sur les moustiques adultes seront étudiés par ailleurs, et nous présentons ici certaines des recherches faites sur les variations saisonnières des populations préimaginales de *C. p. fatigans* occupant les puisards.

Afin de suivre les éventuelles variations annuelles des densités nymphales et larvaires dans les puisards, nous avons entrepris une série d'observations dans une dizaine de ces gîtes. A cet effet, des prélèvements hebdomadaires étaient effectués dans chacun de ces puisards. Nous avons rapidement observé que les proportions des différents stades larvaires pouvaient varier de façon considérable au cours de brèves périodes et des observations plus rapprochées nous avaient montré que si dans certains cas les larves âgées et les nymphes étaient fort rares elles pouvaient, dans d'autres, représenter au contraire la grande masse de la population du puisard considéré. Ces importantes variations survenaient, le plus souvent, en l'espace de quelques jours. Il semblait y avoir là un phénomène fort important dont l'étude méritait d'être approfondie.

Dans un premier temps, cette étude a été menée sur le terrain afin d'avoir une confirmation du phénomène et d'apprécier sa fréquence. Dans un deuxième temps, elle s'est poursuivie au laboratoire afin que soient déterminés les facteurs responsables de ces variations.

1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

Les facteurs conditionnant les chances de multiplication ou de survie des espèces animales ont été diversement classés par les différents auteurs qui ont abordé leur étude (ANDREWARTHA, 1961, p. 14 et suiv.; ELTON, 1962, p. 33 et suiv.; DAJOZ, 1970, p. 21 et suiv.). Dans le cas particulier des populations préimaginales de moustiques, nous les avons classés, pour la commodité de l'exposé, en quatre catégories différentes.

1.1. Caractères physico-chimiques des gîtes.

La température est un facteur important dans la dynamique des populations préimaginales de moustiques. Pour BATES (1949, p. 114 et suivantes), il convient, lorsqu'on étudie ce facteur, de séparer les températures favorables des températures limitantes. Pour chaque espèce, il existe un seuil au-dessous duquel le développement ne peut s'effectuer. De plus, BAR-ZEEV (1958) a montré, chez *Aedes aegypti* Linné, 1762, que ce développement était inhibé non seulement par les basses températures, mais également par des températures élevées (38 °C). La vitesse de développement est conditionnée par la température des eaux d'élevage qui agit surtout sur la durée de la vie larvaire et à un degré moindre sur celle de la vie nymphale, comme l'ont montré chez *Culex pipiens* Linné, 1758, DE BOISSEZON (1930, p. 304 et 305) et GASCHEN (1932). Ce dernier auteur a observé que chez la race autogène de ce moustique, ces durées d'évolution étaient respectivement de 26 et 2 jours à des températures variant entre 22 et 25 °C, et de 48 et 9 jours à des températures oscillant entre 14 et 15 °C.

La composition chimique de l'eau des gîtes est un des éléments déterminants de la survie des larves de moustiques. Au Cameroun, DOBY et MOUCHET (1957) ont observé qu'elle conditionnait la répartition des larves des différentes espèces dans les divers types de gîtes de la région de Yaoundé. Pour FERNANDO (1964), les formes préimaginales de *C. p. fatigans*, à Rangoon, sont toujours associées à des milieux pollués.

1.2. Influence des précipitations.

De trop fortes précipitations peuvent provoquer des débordements des gîtes, entraînant avec eux les formes préimaginales de *C. p. fatigans*, comme cela a été signalé à Rangoon par DE MEILLON et SEBASTIAN (1967). D'une façon plus générale d'ailleurs, cet effet mécanique s'observe pour la plupart des espèces de moustiques se développant dans des milieux soumis à l'influence des précipitations.

1.3. Quantité de nourriture disponible.

Au niveau de l'individu, la nourriture influe sur la taille et sur la vitesse de développement. ROUBAUD et TREILLARD (1934) ont montré que des larves d'*Anopheles maculipennis* Meigen, 1818, convenablement nourries, se développent plus rapidement et atteignent une taille plus grande que des individus recevant une nourriture moins riche.

Entre animaux de la même espèce ou d'espèces différentes occupant un gîte donné, il peut s'établir une concurrence pour le partage de la nourriture. Dans le premier cas, une nourriture insuffisante aura pour effet de limiter le nombre des individus de cette population. ROUBAUD et TREILLARD (1934) ont montré que la proportion d'adultes obtenue à partir de larves d'*A. maculipennis* est d'autant plus élevée que ces larves ont reçu une nourriture plus riche. Dans ce cas, seuls pourront survivre les individus les plus compétitifs. Ce phénomène peut s'appliquer aux populations composées d'individus âgés, de grande taille, qui utilisent la plus grande partie de la nourriture disponible, ralentissant ainsi le développement ou même empêchant la survie des individus plus jeunes, moins compétitifs. Ce type de compétition peut s'établir entre individus d'espèce différente, entrant en concurrence pour l'attribution d'une nourriture identique. Cependant, dans le cas de certaines espèces prédatrices, une nourriture abondante n'entraîne pas forcément une augmentation correspondante du nombre des prédateurs comme l'a observé IKESHOJI (1966) à Rangoon où, en dépit d'énormes densités larvaires de *C. p. fatigans*, les populations de *Culex (Lutzia) fuscans* Wiedemann, 1820, demeurent à un niveau très bas.

La quantité de nourriture disponible dans les gîtes étant aussi fonction du nombre des individus qui l'utilisent, l'étude de l'influence de ce facteur relève également du chapitre consacré à l'action des autres animaux.

1.4. Action des autres animaux.

1.4.1. ANIMAUX D'ESPÈCES DIFFÉRENTES.

1.4.1.1. Observations sur le terrain.

L'implantation ou la multiplication de certaines espèces de moustiques, dans un habitat donné, n'est souvent rendue possible que par l'élimination d'espèces déjà existantes. En Afrique orientale, GILLIES et SMITH (1960) ont ainsi observé que la pullulation d'*Anopheles rivulorum* Leeson, 1935, coïncidait avec la disparition d'*Anopheles funestus* Giles, 1900, à la suite de traitements insecticides. DEBACH (1966) appelle déplacement compétitif (« competitive displacement ») un tel phénomène. De même au Nigeria, SERVICE (1966) a observé que *C. p. fatigans* qui était, il y a quelques dizaines d'années, une espèce très rare, était devenue maintenant très abondant, car il avait pu coloniser les gîtes autrefois occupés par *Culex nebulosus* Theobald, 1901, que les traitements insecticides avaient pratiquement éliminé. Un autre exemple à peu près analogue, mais

non encore expliqué par son auteur, est donné par STEFFAN (1970) qui a observé à Hawaii, le remplacement de *Toxorhynchites brevipalpis* Theobald, 1901, par *Toxorhynchites amboinensis* Doleschall, 1857. Un tel phénomène pourrait, selon GILOTRA *et al.* (1967), intervenir également à Calcutta où *Ae. aegypti* et *Aedes albopictus* Skuse, 1894, colonisent l'un le centre de la ville, l'autre la périphérie. La disparition de l'une de ces espèces, à la suite d'éventuels traitements insecticides, pourrait amener l'occupation de la totalité de la ville par l'autre espèce.

Ces différents auteurs n'ont pas précisé cependant si de telles espèces s'étaient implantées parce qu'elles avaient eu à leur disposition, soit une plus grande quantité de nourriture, soit un espace plus considérable. Aussi ces références ont-elles été placées dans le présent chapitre.

Lorsque dans un gîte larvaire coexistent plusieurs espèces de moustiques, les densités larvaires de chacune d'elles sont parfois limitées par un phénomène dont le mécanisme, dans ce cas également, n'a pu être expliqué (GRAHAM et BRADLEY, 1962).

1.4.1.2. Observations de laboratoire.

Lorsque deux espèces de moustiques *Ae. aegypti* et *C. pipiens* sont élevées ensemble à l'état larvaire, les larves d'*Ae. aegypti* peuvent avoir un effet inhibiteur sur le développement de celles de *C. pipiens* (PETERS *et al.*, 1969). Cet effet est d'autant plus marqué que le pourcentage d'*Ae. aegypti* dans la population est plus élevé. Malheureusement ce phénomène extrêmement intéressant n'a pu être expliqué par les auteurs. *Ae. aegypti*, moins sensible, sans doute, à la pollution du milieu, se montre également plus compétitif qu'*Aedes triseriatus* Say, 1823, lorsque ces deux espèces cohabitent à l'état larvaire (WILTON, 1968).

De récentes observations de laboratoire ont cependant apporté une contribution importante à l'étude de tels phénomènes. MOORE et FISHER (1969) ont observé un allongement de la période de développement larvaire et une mortalité plus grande lorsque *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus* sont élevés ensemble. Ce phénomène serait dû à une substance particulière libérée dans le milieu par la première de ces espèces.

1.4.2. INDIVIDUS APPARTENANT A LA MÊME ESPÈCE.

ROUBAUD et TOUMANOFF (1930) avaient déjà observé, au laboratoire, que l'accumulation de déchets toxiques rejetés par les larves de *C. pipiens* au cours de leur développement, pouvait ralentir la croissance de ces larves ou même entraîner une forte mortalité chez les larves âgées. Cette action toxique des déchets est particulièrement sensible lorsque les jeunes larves sont introduites dans des eaux déjà utilisées pour des élevages de larves plus âgées, comme l'ont montré au laboratoire ROUBAUD et GASCHEN (1932), avec *A. maculipennis*.

Chez *Ae. aegypti*, de hautes densités de populations préimaginales peuvent se traduire par une mortalité élevée, un allongement de la durée du développement, la production d'adultes de petite taille et un excès de mâles (WADA, 1965 *in* PICHON et GAYRAL, 1970). Des processus neuro-physiologiques complexes seraient responsables de telles anomalies.

Dans des eaux ayant servi à l'élevage de larves âgées de *Culex pipiens quinquefasciatus* Say, 1823 (= *fatigans* Wied.), IKESHOJI et MULLA (1970) ont mis en évidence des facteurs toxiques pour les larves de stade I de cette espèce. Ces facteurs sont solubles dans l'éther.

Sur le terrain, PICHON et GAYRAL (1970), ont observé, dans des gîtes à *Ae. aegypti*, certaines variations de densités de population, dues selon eux aux processus neuro-physiologiques complexes mentionnés par WADA (*loc.cit.*).

1.5. Conclusions.

De nombreux facteurs conditionnent donc la survie et le développement des formes préimaginales des différentes espèces de moustiques. Cependant, la plupart des observations concernant l'influence de ces facteurs ont été faites au laboratoire. Elles ont porté sur des individus placés en élevage à un jour donné et dont on suivait le devenir jusqu'à ce qu'ils atteignent le stade nymphal ou le stade adulte. Or dans la nature, il y a un apport permanent de nouveaux individus, provenant de l'éclosion des jeunes larves. C'est le devenir de telles populations composées d'individus de tous âges que nous avons tenté de suivre dans le présent travail, tant sur le terrain qu'au laboratoire.

2. OBSERVATIONS PERSONNELLES

2.1. Observations sur le terrain.

2.1.1. MÉTHODE DE TRAVAIL.

2.1.1.1. *Choix des gîtes observés.*

Il existe à Bobo-Dioulasso 3 types de gîtes où peuvent se développer les larves de *C. p. fatigans* : les puisards, les fossés et caniveaux, les récipients divers. Seuls les puisards ont été retenus pour la présente étude, d'autant qu'ils constituent les gîtes les plus nombreux et les plus productifs, et que l'échantillonnage de leur population pré-imaginale est particulièrement aisé. Une autre espèce de moustique, *Culex cinereus* Theobald, 1901, peut également cohabiter dans les puisards, à l'état larvaire, avec *C. p. fatigans*. D'une façon générale, cette espèce s'accommode d'eaux plus polluées que *C. p. fatigans*. Cinq puisards ont été suivis de façon continue au cours de cette étude. Pour la commodité de l'exposé, ils ont été numérotés de 1 à 5.

Le puisard n° 1 a été essentiellement prospecté en 1967, du 14 septembre au 8 janvier 1968. Cette période couvrait la fin de la saison des pluies, le début de la saison sèche et une partie de la saison sèche froide. Ce puisard était un trou aux contours mal définis, creusé au flanc d'un talus assez abrupt. Son orifice était limité, sur une partie de son pourtour, par des briques grossièrement placées côte à côte, et scellées avec de la boue. Le trop-plein de ses eaux s'évacuait par filtration à travers les interstices situés entre ces briques. Il recueillait des eaux de toilette et de faibles quantités d'eau de pluies.

Les quatre autres puisards (Planche I), ont été prospectés du 21 août 1968 au 19 décembre 1968. Cette étude a donc débuté au plus fort de la saison des pluies, et s'est poursuivie jusqu'à la saison froide.

Le puisard n° 2 a été creusé dans un sol imperméable et son orifice était entouré d'une ceinture de pierres, à la base de laquelle aucune infiltration n'était possible, contrairement à ce qui a été décrit dans le puisard n° 1. Un mince chenal taillé dans cette ceinture permettait l'écoulement du trop-plein des eaux. Ce puisard recueillait non seulement des eaux de toilette, mais également de grandes quantités d'eaux de pluies provenant des toits avoisinants. Le niveau d'eau du puisard affleurait à la surface du sol et durant la saison des pluies, le trop-plein s'écoulait presque quotidiennement à l'extérieur, entraînant de nombreuses pontes et de jeunes larves.

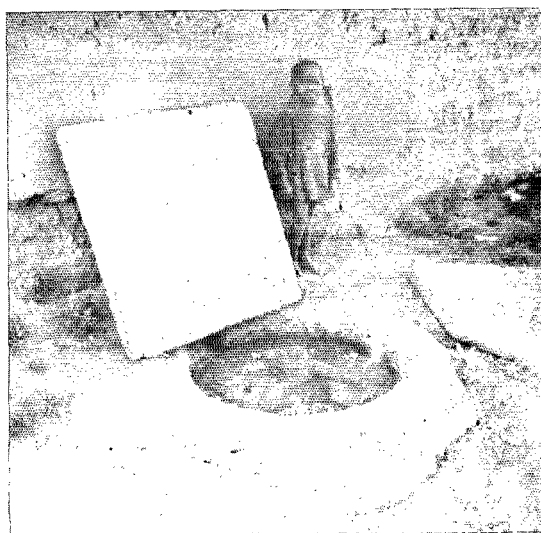
Le puisard n° 3, creusé dans un sol relativement perméable, recueillait des eaux de toilette et de petites quantités d'eaux de pluies. Son orifice était entouré d'un mince collier de ciment qui dépassait la surface du sol d'une dizaine de centimètres. Le trop-plein des eaux s'évacuait par des infiltrations à la base de ce collier de ciment. Aussi son volume d'eau demeurait-il pratiquement constant et même en saison des pluies, sa surface n'était

PLANCHE I

Puisard n° 2



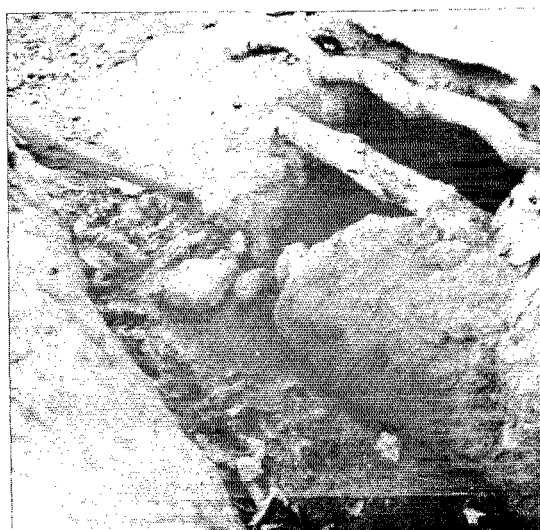
Puisard n° 3



Puisard n° 4



Puisard n° 5



l'objet d'aucune perturbation sérieuse, capable d'entraîner au dehors des pontes ou des jeunes larves.

Le puisard n° 4 était normalement alimenté par les eaux de toilette et par de faibles quantités d'eaux de ruissellement. Les eaux de toilette étaient amenées dans le puisard par un chenal, qui était détérioré lorsqu'ont débuté nos observations. Ces eaux se déversaient alors à l'extérieur du puisard qui n'était plus alimenté que par de faibles quantités d'eaux de ruissellement. Son niveau était à peu près constant.

Le puisard n° 5 était du même type que le puisard n° 2. En saison des pluies, il recueillait, outre les eaux de toilette, d'importantes quantités d'eaux de pluie, et débordait fréquemment.

2.1.1.2. *Echantillonnage des gîtes larvaires.*

Il eut été idéal, dans ce travail, de connaître, lors de chaque observation, la totalité des formes préimaginales occupant les puisards prospectés. Malheureusement, une telle numération directe n'est possible que dans le cas de gîtes très particuliers comme ceux d'*A. gambiae* au Tanganyika, durant la saison sèche (CHRISTIE, 1954). Aussi est-il procédé habituellement à des mesures de densités relatives. BRADLEY *et al.* (*in* BOYD, 1949, p. 349) décrivent divers appareillages et différentes méthodes utilisés pour échantillonner les populations préimaginales de moustiques. En fait, la plupart des auteurs effectuent des prélèvements normalisés à l'aide de filets calibrés. Dans le sud de la France, RIOUX *et al.* (1965) mesurent par cette méthode les variations des densités préimaginales de *C. p. pipiens* tout au long d'un cours d'eau. En R.A.U., SOLIMAN *et al.* (1967) mesurent, de même, les variations annuelles des populations larvaires d'*Anopheles pharoensis* Theobald, 1901. De très nombreux auteurs américains mesurent les densités préimaginales en prélevant une certaine quantité d'eau, à l'aide d'une louche, soit pour évaluer l'efficacité de produits larvicides [CHAPMAN et LEWALLEN (1963) ; MULLA *et al.* (1964) ; LEWIS *et al.* (1965) ; LUDWIG et MCNEIL (1966) ; STEVENS et STROUD (1967)], soit pour échantillonner des populations larvaires dans un gîte donné (BREELAND et PICKARD, 1963 et 1967), soit pour comparer les peuplements culicidiens de différents types de gîtes (REES et ANDERSEN, 1966). Pour BAGSTER-WILSON et MSANGI (1955), une telle méthode doit cependant être utilisée avec prudence lorsqu'elle s'applique à des gîtes de très faibles densités larvaires.

Dans le cas particulier des gîtes larvaires de surface réduite, qui sont les gîtes à *C. p. fatigans* les plus fréquents à Bobo-Dioulasso, BASU (1967) préconise un minimum de 5 prélèvements à l'aide d'une épuisette normalisée. Pour notre part, nous avons effectué dans les puisards prospectés des prélèvements à la louche. En 1967 (puisard n° 1), 8 prélèvements étaient effectués sur le pourtour du gîte, où les formes préimaginales étaient réparties de façon homogène. En 1968, aux 8 prélèvements périphériques nous avons ajouté un prélèvement au centre du puisard.

Divers échantillonnages de contrôle, effectués à quelques heures d'intervalle, n'ont pas montré entre eux de différences significatives.

Ces prélèvements n'intéressaient que les nymphes. Les larves étaient remises dans les puisards et les nymphes étaient transportées au laboratoire jusqu'à leur éclosion. Des formes préimaginales de *C. cinereus* pouvant, dans certains cas, cohabiter avec celles de *C. p. fatigans*, il était plus facile de distinguer ces deux espèces à l'éclosion des adultes. D'autre part, il était possible de calculer la sex-ratio de ces populations et cette donnée devait par la suite fournir des informations précieuses. Nos prélèvements étaient effectués un jour sur deux. En effet, durant la saison des pluies et le début de la saison sèche, la durée de la vie nymphale chez *C. p. fatigans* est de l'ordre de 40 heures, ce qui nous permettrait ainsi, au cours de chaque échantillonnage, de prélever une nouvelle tranche de la population étudiée. Cette durée est plus importante chez *C. cinereus* (supérieure à 48 h), et l'échantillonnage de cette espèce n'était donc pas entièrement comparable à celui de *C. p. fatigans*. Il était cependant difficile d'échantillonner séparément les deux espèces, et

il faudra donc admettre que les densités nymphales de *C. cinereus* ont été certainement surestimées dans nos évaluations.

2.1.2. RÉSULTATS.

2.1.2.1. *Puisard n° 1* (fig. 1).

Nos observations ont débuté en fin de saison des pluies. La température moyenne de l'eau du gîte, relevée au moment de nos prélèvements (entre 7 et 8 heures), était de l'ordre de 25 °C. Ses variations journalières n'excédaient pas 1 °C.

Les deux espèces, *C. p. fatigans* et *C. cinereus*, cohabitaient alors dans le puisard. Les densités nymphales de *C. p. fatigans* passent par une série de maximums et minimums très marqués. La sex-ratio, calculée lors de chaque prélèvement, montre un excédent de

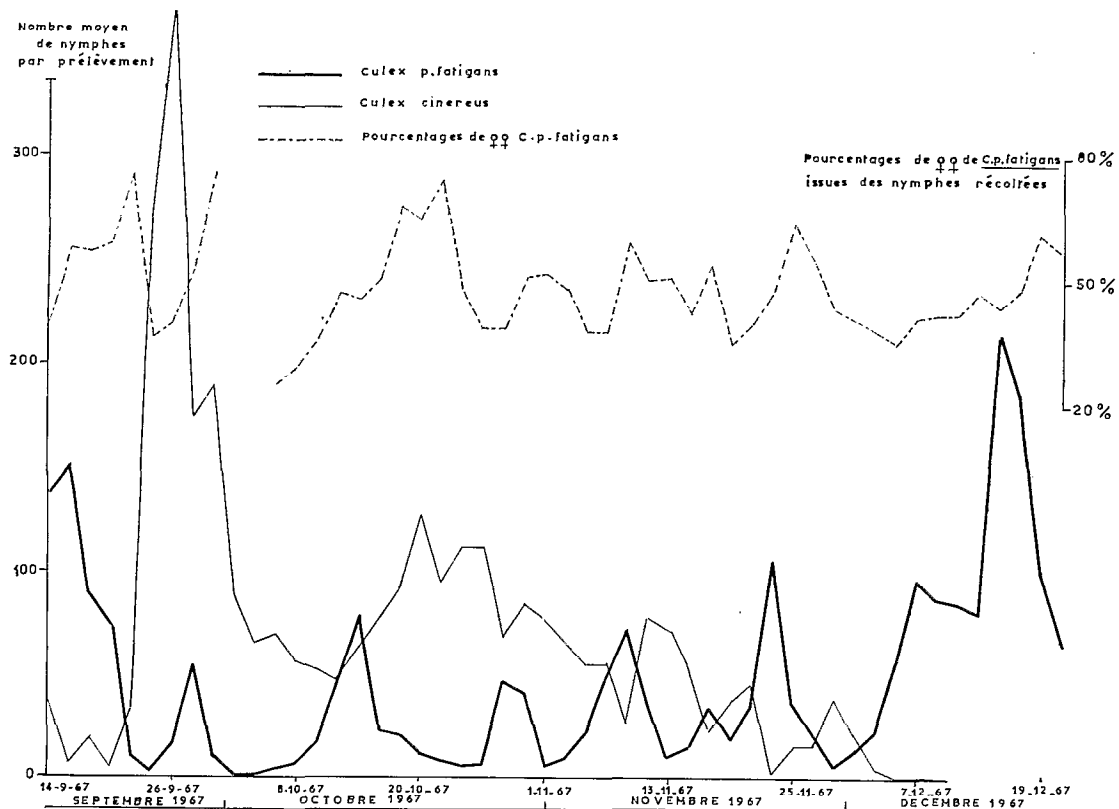


FIGURE 1. — Etude de la dynamique des populations nymphales de *Culex p. fatigans* et de *Culex cinereus* dans un puisard de la ville de Bobo-Dioulasso (puisard n° 1) au cours de l'année 1967.

mâles lorsque les courbes représentant ces variations sont dans leur partie ascendante, et un excédent de femelles lorsqu'elles sont dans leur partie descendante. Notre méthode d'échantillonnage est donc valable, car lorsqu'une population culicidienne en est à ses débuts, les nymphes les premières écloses donnent essentiellement des mâles, les dernières écloses donnant surtout des femelles (HOWARD, 1900 in GOELDI, p. 79; GOELDI, 1905, p. 79; QUTUBUDDIN, 1952; RACHOU, 1954).

La courbe représentant les variations des densités de populations nymphales de *C. cinereus* passe également par une série de maximums et minimums, dont certains sont d'ailleurs moins bien marqués que dans le cas de *C. p. fatigans*. Cela pourrait être dû

au fait que la durée de la vie nymphale chez *C. cinereus* étant supérieure à 48 heures, comme nous l'avons déjà signalé, une même tranche de population était échantillonnée deux fois lors de deux prélèvements successifs.

Notre représentation graphique s'achève à la date du 21 décembre 1967, mais nos observations se sont poursuivies jusqu'au 10 janvier 1968. A partir du 23 décembre 1967, les densités nymphales de *C. p. fatigans* vont à nouveau passer par un maximum, puis décroître jusqu'à zéro à la date du 10 janvier. Dans les semaines suivantes, il ne sera plus récolté de nymphes dans ce puisard. Cette disparition coïncide d'ailleurs avec une très nette augmentation de la pollution des eaux de ce gîte. Du 7 décembre 1967 au 13 décembre 1967, les densités nymphales ont une valeur sensiblement constante. Elles augmentent ensuite et l'aspect de la courbe ne diffère guère de celui des précédentes courbes. La courbe de la sex-ratio nous permet de conclure que nous avons une tranche de population unique du 29 novembre 1967 au 21 décembre 1967. Son évolution, ainsi que celle de la tranche suivante, s'effectue de façon très lente, contrairement à ce que nous avons observé jusque là. La moyenne des températures de l'eau du puisard relevées le matin était jusqu'à la fin novembre de l'ordre de 24-25 °C. Elle s'abaissait ensuite à 19-20 °C. Les variations journalières pouvaient atteindre 3 à 4 °C. Cela amène un ralentissement du développement préimaginal, et cet allongement de la vie nymphale se traduit d'ailleurs par des chiffres de capture plus élevés.

Nous avons calculé la sex-ratio de ces diverses tranches de population, et l'écart réduit (e-r) établi pour chacune d'elles n'est pas significatif jusqu'à la date du 25 novembre 1967, exception faite de la période du 24 octobre 1967 au 3 novembre 1967, pour laquelle d'ailleurs cette signification est peu importante (tableau I). Pour les deux tranches qui occupent successivement le puisard à compter du 27 novembre 1967, cet écart est par contre très significatif, le pourcentage de mâles issus du puisard étant supérieur au pourcentage des femelles.

TABLEAU I
Etude de la sex-ratio des populations de *C. p. fatigans* issues du puisard n° 1

Périodes du	Mâles	Femelles	Total	e.r.
24-9 au 2-10-67	324 <i>46,4</i>	375 <i>53,6</i>	699	1,907 N.S.
4-10 au 22-10-67	903 <i>50,79</i>	875 <i>49,21</i>	1778	0,640 N.S.
24-10 au 3-11-67	514 <i>54,8</i>	424 <i>45,2</i>	938	2,938 S
5-11 au 9-11-67	588 <i>51,09</i>	563 <i>48,91</i>	1151	0,764 N.S.
11-11 au 17-11-67	383 <i>49,5</i>	391 <i>50,5</i>	774	0,278 N.S.
19-11 au 25-11-67	816 <i>51,94</i>	755 <i>48,06</i>	1571	1,507 N.S.
27-11 au 23-12-67	4607 <i>53,27</i>	4041 <i>46,73</i>	8648	19,235 S
25-12 au 8-1-68	2794 <i>57,80</i>	2040 <i>42,20</i>	4834	34,300 S

e.r. = écart réduit.
N.S. = non significatif.
S. = significatif.

Les chiffres en italiques indiquent les divers pourcentages des mâles et des femelles.

De tels déséquilibres de la sex-ratio peuvent intéresser, soit les mâles, soit les femelles. ANDERSON et HORSFALL (1965) ont montré qu'une augmentation de la température des eaux d'élevage d'*Aedes stimulans* Walker, 1848, pouvait modifier la morphologie des mâles issus de ces élevages, et donner des individus dont l'aspect évoque celui des femelles. Ces deux auteurs ont également observé le même phénomène chez *Aedes sierrensis* Ludlow, 1905. En Haute-Volta, LE BERRE (1966) a également observé, chez les Simulies, un tel déséquilibre, intervenant lorsque les conditions de milieu deviennent défavorables (nourriture insuffisante) et se traduisant par une plus forte proportion de formes préimaginales mâles.

Dans le cas particulier de notre puisard, il nous paraît intéressant de noter que ce phénomène coïncide avec la disparition de *C. cinereus* et le début de la saison froide. La baisse de température qui s'ensuit ralentit le développement des formes préimaginales, et provoque donc une augmentation de leurs densités. Le milieu, rendu alors moins favorable, ne favoriserait pas de façon égale le développement préimaginal des deux sexes. Les larves mâles, moins exigeantes, se développeraient alors plus facilement que les formes femelles. Nous rejoignons ainsi l'opinion émise par LE BERRE, d'autant plus que dans la nature, à Bobo-Dioulasso, nous n'avons observé que très peu de gynandromorphes qui pourraient se comparer à ceux d'HORSFALL et ANDERSON, en supposant que le phénomène que nous avons observé soit inverse de celui décrit par ces deux auteurs, ce qui ne semble pas être le cas.

L'importance de ce déséquilibre de la sex-ratio ne sera pas discutée dans le présent travail, puisque ses conséquences sont surtout sensibles sur la dynamique des populations imaginales.

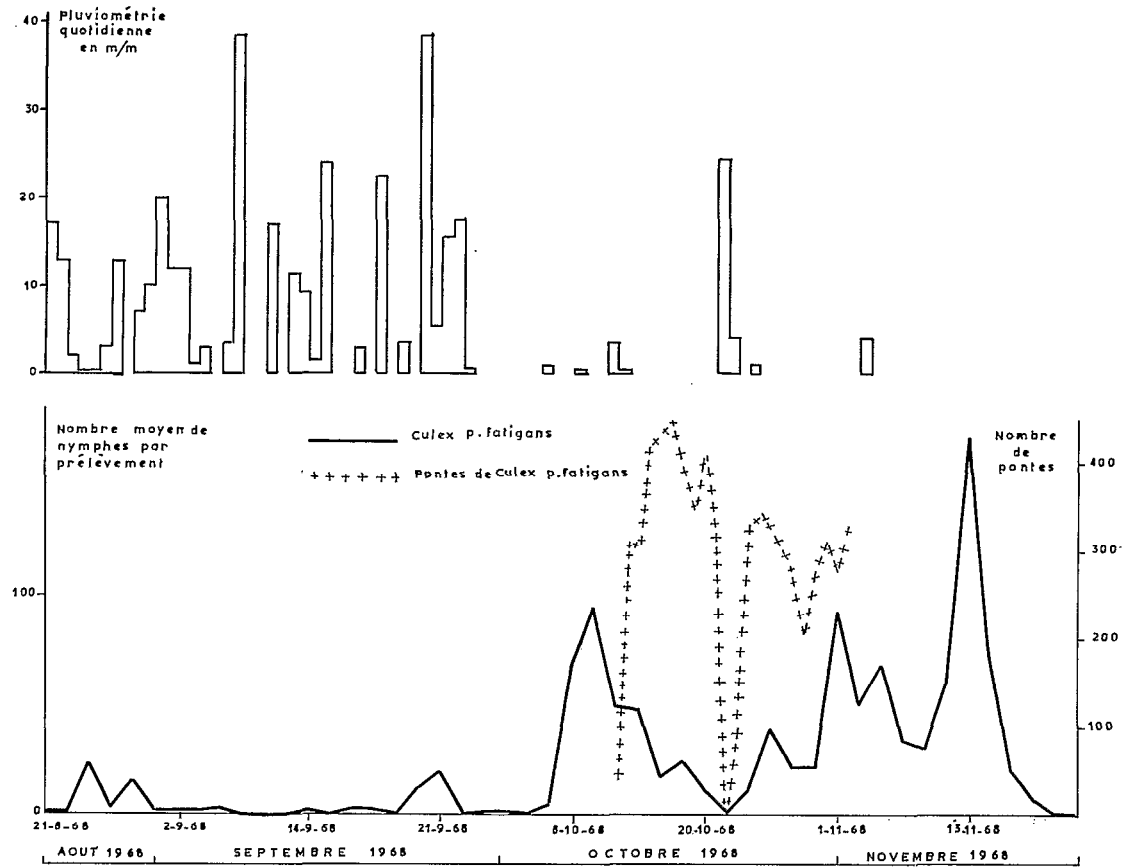


FIGURE 2. — Étude de la dynamique des populations nymphales de *Culex p. fatigans* dans un puisard de la ville de Bobo-Dioulasso (puisard n° 2) au cours de l'année 1968.

2.1.2.2. *Puisard n° 2* (fig. 2).

Nos observations ont débuté au plus fort de la saison des pluies. Comme nous l'avons indiqué en décrivant ce puisard, sa surface était très fréquemment balayée par les eaux de pluie qui entraînaient pontes et jeunes larves. Aussi les densités nymphales se maintiennent-elles à un niveau bas jusqu'à la fin de la saison des pluies. Elles passent ensuite par une série de maximums et minimums comme dans le cas précédent. *C. cinereus* n'était pas présent dans ce puisard.

2.1.2.3. *Puisard n° 3* (fig. 3).

Les eaux de ce puisard étaient beaucoup plus polluées que celles des autres gîtes; cela pourrait expliquer en partie que *C. cinereus* soit l'espèce d'abord dominante et

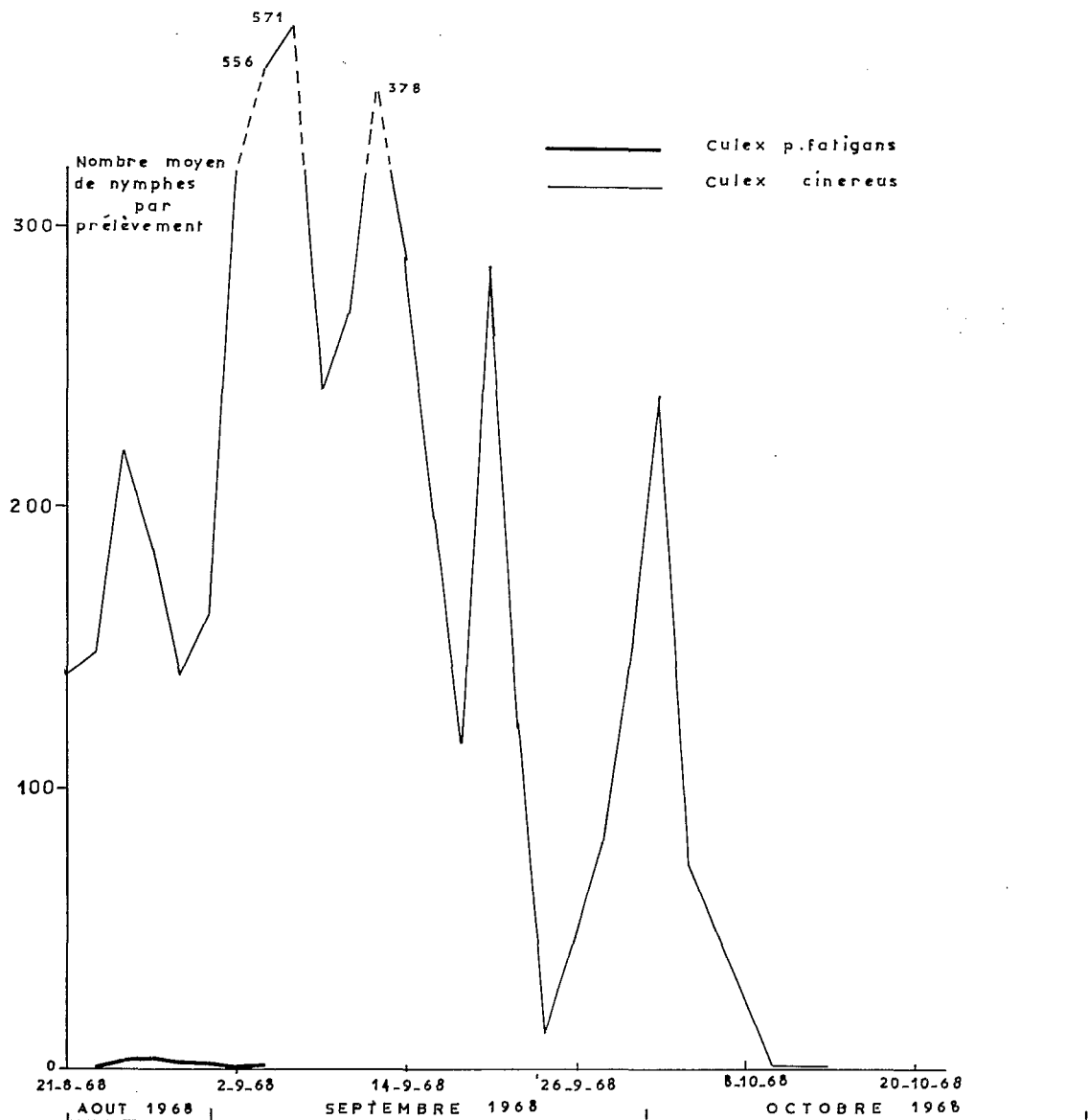


FIGURE 3. — Etude de la dynamique des populations nymphales de *Culex p. fatigans* et de *Culex cinereus* dans un puisard de la ville de Bobo-Dioulasso (puisard n° 3) au cours de l'année 1968.

ensuite unique, pendant toute la durée de nos observations. Les densités nymphales passent ici aussi par une série de maximums et minimums très marqués et l'espèce disparaît du puisard en fin de saison des pluies, bien que nous ayons pu observer de nombreuses pontes de *C. cinereus* plusieurs semaines après la disparition des dernières nymphes.

2.1.2.4. *Puisard n° 4* (fig. 4).

Durant la saison des pluies le puisard n° 4 n'était alimenté que par des eaux de ruissellement, donc très pauvres en matières nutritives. Les densités nymphales demeuraient à un niveau bas et les adultes, mâles et femelles, étaient de petite taille. Quelques jours après la fin des pluies, nous avons observé une très brusque augmentation du degré de pollution de l'eau du puisard en même temps que les densités nymphales augmentaient très rapidement pour passer ensuite par une série de maximums et minimums comme précédemment. Cette augmentation des densités nymphales s'accompagnait également d'une augmentation de la taille des adultes issus de ces nymphes.

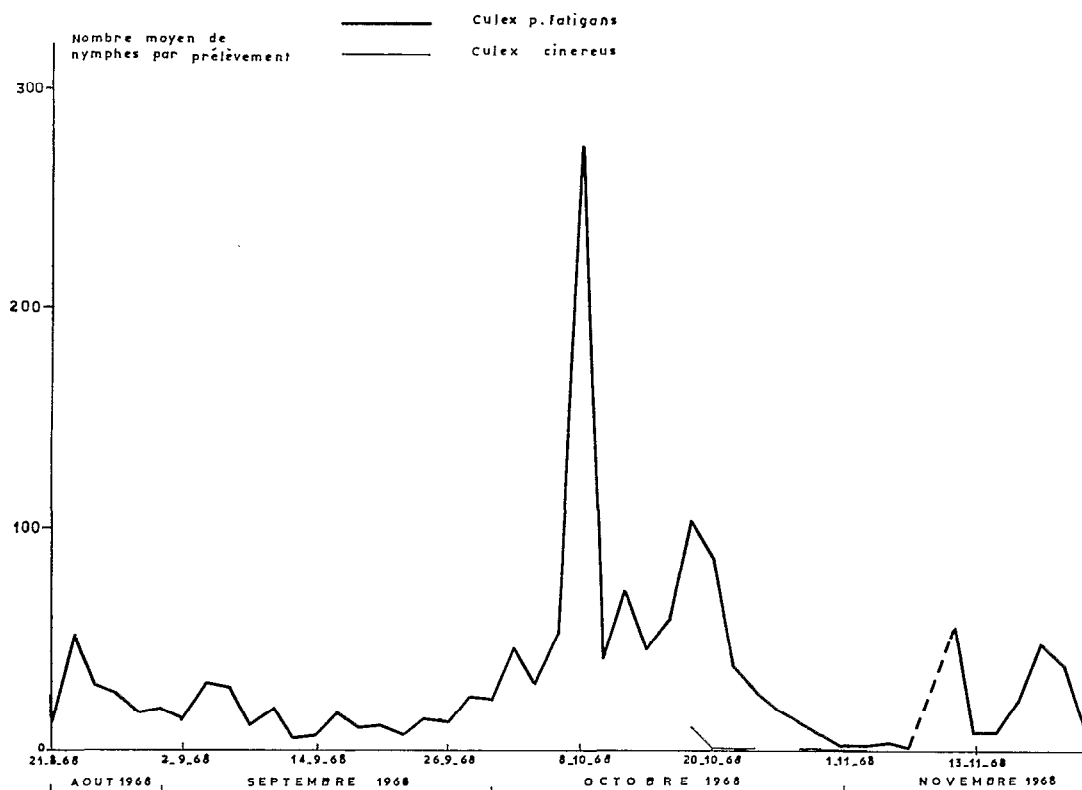


FIGURE 4. — Etude de la dynamique des populations nymphales de *Culex p. fatigans* et de *Culex cinereus* dans un puisard de la ville de Bobo-Dioulasso (puisard n° 4) au cours de l'année 1968.

Nous avons effectué des mesures d'ailes sur des individus issus du puisard à ces deux périodes. Pour la saison des pluies, nous avons choisi des femelles des 27 et 29 août, pour le début de la saison sèche, des femelles du 8 octobre. La méthode, utilisée pour apprécier ces différences de tailles, sera exposée en détail dans le chapitre consacré aux observations de laboratoire. Les diagrammes de fréquence établis pour les 2 périodes

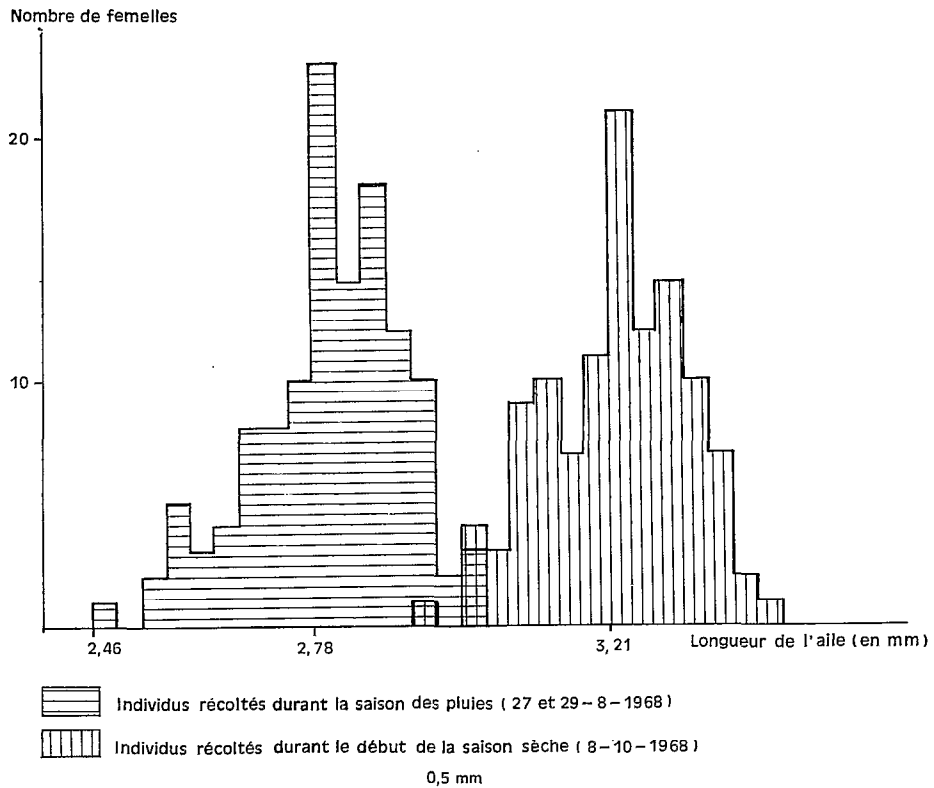


FIGURE 5. — Etude biométrique des imagos femelles de *Culex p. fatigans* issues du puisard n° 4, à différentes saisons de l'année. Mesures de l'aile effectuées à partir des dessins exécutés à la chambre claire.

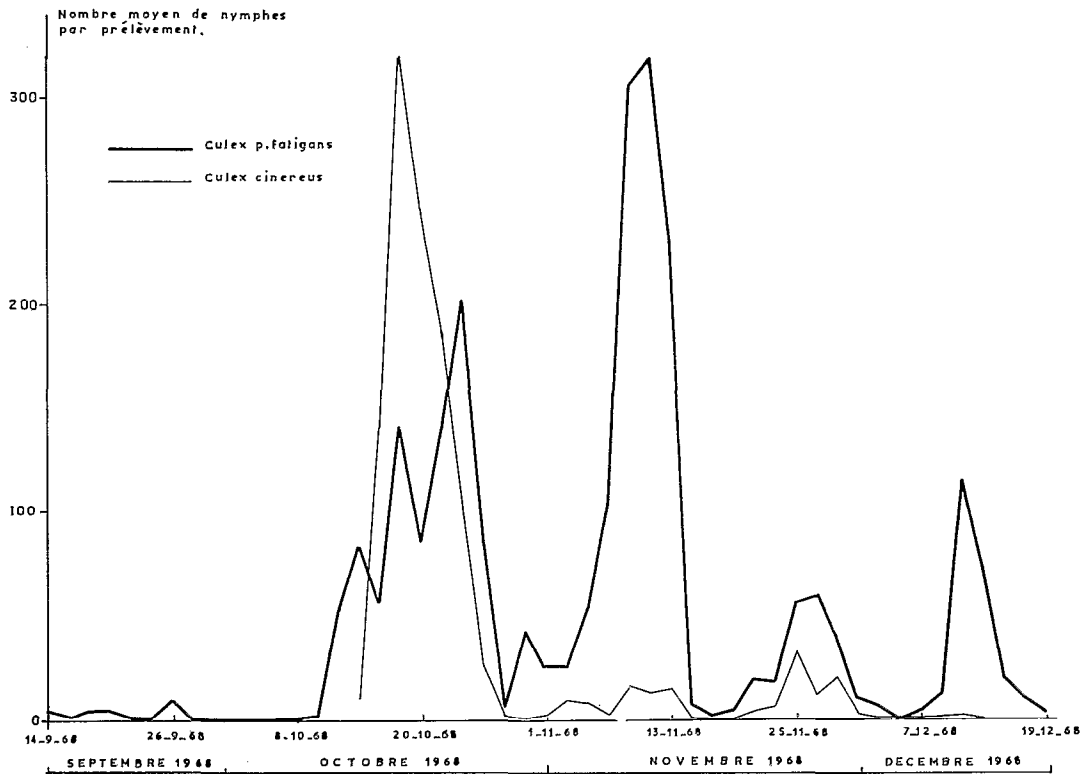


FIGURE 6. — Etude de la dynamique des populations nymphales de *Culex p. fatigans* et de *Culex cinereus* dans un puisard de la ville de Bobo-Dioulasso (puisard n° 5) au cours de l'année 1968.

(figure 5) sont nettement différents, puisque l'écart réduit est égal à 30,2 (cet écart est significatif pour une valeur supérieure à 1,96). Outre le fait qu'elle conditionne, en partie, la dynamique des populations préimaginales, la nourriture larvaire influe donc, également, sur la taille des adultes, et nous verrons dans un autre chapitre l'importance de ce facteur sur la dynamique des populations adultes.

2.1.2.5. Puisard n° 5 (fig. 6).

Les observations dans ce puisard ont débuté le 21 août 1968. Comme dans le cas du puisard n° 2, les densités nymphales sont demeurées à un niveau très bas pendant toute la durée de la saison des pluies. Le début de ces observations n'a donc pas été reporté sur notre graphique. Quelques jours après les dernières pluies, d'énormes densités nymphales de *C. p. fatigans* et *C. cinereus* ont pu être observées dans le puisard. Elles ne présentaient qu'un seul pic important pour *C. cinereus* et plusieurs pics d'importance inégale pour *C. p. fatigans*.

2.1.3. DISCUSSION.

Plusieurs points intéressants peuvent être dégagés de ces observations. Dans certains cas, les pluies ont un rôle mécanique extrêmement important et elles peuvent même annuler la production de certains puisards. En l'absence de ce facteur, les densités nymphales de *C. p. fatigans* passent par une série de maximums et de minimums plus ou moins réguliers. Il s'agit là d'un phénomène général, dans tous les puisards que nous avons étudiés. Il en est de même des densités de *C. cinereus*.

Il serait tentant d'expliquer ces observations par un phénomène de concurrence entre ces 2 espèces. Dans ces conditions, on devrait observer un décalage entre les pics des courbes traduisant les variations des densités nymphales des deux espèces. Ce décalage ne serait d'ailleurs pas constant, puisque les durées de vie nymphale des deux espèces ne sont pas équivalentes.

Dans le puisard n° 1, ce décalage existe dans certains cas, mais un tel phénomène ne se produit pas dans le puisard n° 5. Aussi sans l'exclure totalement, nous ne retiendrons pas l'hypothèse d'une concurrence interspécifique comme une des causes essentielles de ces variations de densité, d'autant que le phénomène se produit aussi lorsqu'une seule espèce occupe un puisard (*C. cinereus* dans le cas du puisard n° 3, *C. p. fatigans* dans le cas des puisards n° 2 et 4) ou lorsqu'une des deux espèces vient de disparaître (puisard n° 1).

Trois autres causes peuvent alors expliquer ces variations :

- une périodicité dans le rythme de ponte des femelles gravides,
- une nourriture insuffisante qui, monopolisée par les larves âgées, plus compétitives, empêcherait le développement des jeunes larves,
- l'effet toxique de substances émises par les larves âgées ou les nymphes, qui entraînerait la mort des jeunes larves.

Le premier de ces points a été vérifié sur le terrain, les deux autres au laboratoire.

Le rythme de ponte quotidien a été étudié dans le puisard n° 2 (figure 2). Tous les jours, les pontes étaient prélevées dans ce puisard, comptées et placées dans un bac. Le lendemain, à l'éclosion, les larves de stade I étaient introduites dans le puisard. Les nacelles d'œufs se désagrégeant lentement même après l'éclosion des larves, il est parfois difficile de séparer les nacelles du jour, nouvellement pondues, de celles des jours précédents. En prélevant les pontes quotidiennement, et en introduisant seulement des larves de stade I, nous éliminons ce risque d'erreur. Nos observations ont débuté le 14 novembre 1968. Le nombre de pontes recueillies à cette date est relativement faible par suite d'une légère précipitation qui avait eu lieu la veille. Le 22 et le 23 octobre, le

nombre de pontes recueillies a été également faible pour la même raison que précédemment. Les autres jours, le nombre de pontes a été variable. Si au vu de la courbe on peut admettre qu'il y a une certaine périodicité dans le rythme de ponte, son amplitude n'est pas suffisamment importante pour expliquer les variations des densités nymphales. La cause de ces variations devait donc être trouvée par des expériences de laboratoire susceptibles de mettre en évidence l'action d'autres facteurs.

Dans le cas de *C. p. fatigans*, à Bobo-Dioulasso, les valeurs extrêmes de la température des gîtes larvaires ne sont pas telles qu'on puisse considérer ce facteur comme limitant majeur des populations préimaginales. Cependant, son influence n'est pas négligeable pour autant, et nous a paru devoir faire l'objet d'une expérimentation.

2.2. Observations effectuées au laboratoire.

2.2.1. MÉTHODE DE TRAVAIL.

2.2.1.1. Etude de l'influence de la nourriture.

Dans une première expérimentation, nous avons étudié cette influence en partant de densités larvaires constantes, les quantités de nourriture variant de façon géométrique. Dans une première série de bacs contenant tous le même volume d'eau, nous avons ajouté tous les jours une ponte de *C. p. fatigans*, en même temps qu'une certaine quantité de nourriture (0,15-0,45 et 1,35 gramme de biscuit de chien par jour). Nous avons opéré de même avec une deuxième série de bacs où nous ajoutions 2 pontes tous les jours (les quantités de nourriture disponible étaient de 0,1-0,3 et 0,9 grammes de biscuit de chien par jour).

Chacune de ces pontes n'a pas fait l'objet d'une numération particulière. Une telle opération aurait nécessité leur mise hors de l'eau et une exposition assez prolongée à la lumière d'une loupe binoculaire, ce qui pouvait évidemment léser les jeunes larves. Aussi nous a-t-il semblé préférable d'introduire, dans les eaux d'élevage, des pontes non comptées, mais dont la taille était tous les jours à peu près semblable et qui étaient, dans tous les cas, comparées avant leur introduction avec les pontes du jour précédent. Le nombre moyen de larves issues de chacune de ces pontes était de l'ordre de 145.

Dans une deuxième expérimentation, nous avons renouvelé ces observations, mais en les menant de front avec une nouvelle série d'observations où nous partions d'une quantité de nourriture constante, les densités larvaires variant de façon géométrique. Lors de cette deuxième expérimentation, nos observations portaient sur 3 bacs (a, b, c) et non plus sur un seul, pour chaque valeur « densité-nourriture ». Dans la série « densités larvaires constantes/nourriture variable », nous avons choisi comme valeur de la densité larvaire moyenne, celle obtenue par l'introduction quotidienne d'une ponte, comme valeurs de la nourriture = 0,05 g - 0,15 g et 0,45 g/jour. Dans la série « nourriture constante/densités larvaires variables », la quantité de nourriture introduite quotidiennement dans les bacs était de 0,45 g/jour de biscuit de chien, le nombre de pontes étant de 1,4 et 16.

Les caractéristiques de certains insectes adultes sont déterminées, pour une bonne part, par les conditions dans lesquelles ils ont été élevés à l'état larvaire. Dans le cas des moustiques, NAYAR (1968) a montré que chez *Culex nigripalpus* Theobald, 1901, certaines de ces caractéristiques dépendaient d'une part de la température des élevages préimaginaux, d'autre part de la quantité de nourriture fournie aux larves. Le premier de ces facteurs influe essentiellement sur la longueur et la largeur de l'aile, et sur la longueur du tibia, le deuxième sur la longueur du thorax, le poids sec et la quantité de réserves énergétiques.

C'est cependant la longueur de l'aile que nous avons retenue comme critère nous permettant de comparer les effets sur les adultes, d'une nourriture larvaire plus ou

moins abondante. Il s'agit, en effet, d'un caractère facilement mesurable et néanmoins valable, comme le montrent nos résultats. Nous avons choisi la série 2 pontes par jour avec des nourritures respectives de 0,1 - 0,3 et 0,9 gramme par jour de biscuit de chien. Nos mesures étaient prises entre le point de séparation alula-aile proprement dite et l'extrémité de cette aile. Après avoir vérifié que pour un individu donné, il n'existait pas de différence significative entre l'une et l'autre aile, nous avons procédé à la mesure d'un seul de ces organes, pour toutes les femelles étudiées. Afin de pouvoir examiner notre matériel à plusieurs reprises si besoin était, nous n'avons pas effectué de mesure directe, mais chaque aile a été dessinée à la chambre claire (loupe Wild M5) et mesurée ensuite. La précision obtenue était de 0,5 millimètre, et nos chiffres ont été arrondis au millimètre le plus proche. La longueur de l'aile a été calculée à partir de ces données.

2.2.1.2. *Etude de l'influence d'éventuelles substances toxiques émises par les larves âgées ou les nymphes.*

Dans des bacs d'élevage, nous avons placé au début de notre expérience un certain nombre de pontes (30 pontes par bac). Les larves issues de ces pontes ont été nourries quotidiennement. Lorsqu'elles ont atteint le stade 3, un bac a été sacrifié tous les 2 jours et son eau filtrée. Cette eau était divisée en un certain nombre de lots dans chacun desquels étaient mises en élevage 100 larves de stade I. Un élevage témoin identique aux précédents était mené de façon analogue avec de l'eau de robinet, filtrée de la même façon. Nous avons eu ainsi quatre séries de bacs d'élevage. L'eau de la première série renfermait, au moment de la filtration, des larves de stade III, l'eau de la deuxième série des larves de stade IV et quelques rares nymphes, l'eau de la troisième série des nymphes et quelques rares larves de stade IV, l'eau de la dernière série enfin renfermait seulement des exuvies nymphales. Le rendement des élevages effectués dans ces filtrats était déterminé par le nombre de nymphes obtenues dans chaque série en fin d'expérimentation.

Afin de mieux préciser la nature des facteurs mis ainsi en évidence, nous avons ensuite procédé à d'autres expérimentations qui seront décrites en même temps que l'exposé de nos résultats, mais dont le principe est analogue à celui décrit ci-dessus : mise en observation de larves ou nymphes âgées, filtration des eaux d'élevage et étude de l'effet des filtrats sur de jeunes larves.

2.2.1.3. *Etude de l'influence de la température sur le développement des formes pré-imaginale.*

Notre expérimentation a été effectuée dans deux pièces, l'une climatisée, l'autre à la température ambiante. Les températures extrêmes des eaux d'élevage variaient entre 20,8 et 23° dans la première salle, entre 28,5 et 30 °C dans la deuxième. Dans chacune d'elles, nous avons placé un bac où avaient été déposées, le jour de leur éclosion, 500 larves de stade I, qui recevaient quotidiennement 0,4 gramme de biscuit de chien. La densité larvaire choisie était relativement peu importante, ceci afin d'éliminer le plus possible l'influence des déchets larvaires qui peuvent être un facteur de ralentissement du développement préimaginal.

2.2.2. RÉSULTATS.

2.2.2.1. *Influence de la nourriture.*

La figure 7 traduisant les résultats de la première expérimentation montre que, quelle que soit la quantité de nourriture offerte aux larves, nous obtenons des populations nymphales en déséquilibre. La production nymphale obtenue pour les valeurs 1 ponte/jour - 1,35 g de nourriture/jour devient rapidement nulle. En effet, la nourriture nettement excédentaire fournie aux larves de cet élevage, entraîne rapidement une trop grande pollution du milieu, impropre au développement larvaire. Ce cas excepté, les courbes obtenues passent par une série de maximums et de minimums, quelles que soient les populations étudiées.

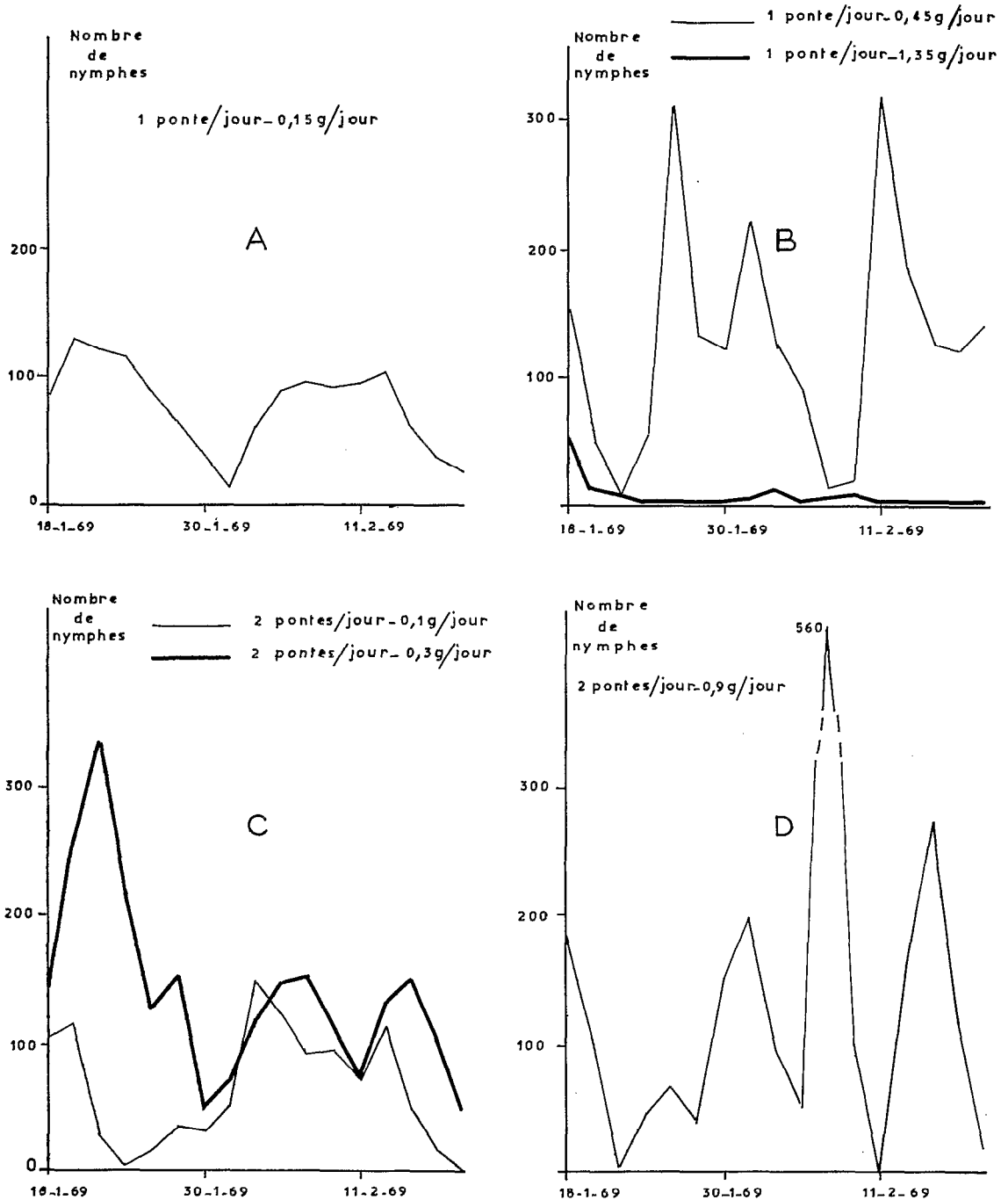


FIGURE 7. — Etude expérimentale de la dynamique des populations préimaginales de *Culex p. fatigans*. Première expérimentation : quantité de nourriture variable, densité larvaire constante.

Les mesures d'ailes que nous avons effectuées sur les adultes issus de ces nymphes (toutes choisies lorsque les différentes courbes de densité passaient par un maxi-

POPULATIONS PRÉIMAGINALES DE *C. P. FATIGANS*

mum), montrent que nous avons 3 populations distinctes, chez lesquelles la taille des individus varie en fonction de la quantité de nourriture disponible (figure 8). Les écarts réduits calculés pour les populations nourries avec 0,1 et 0,3 gramme par jour, et pour celles nourries avec 0,3 et 0,9 gramme par jour sont significatifs, puisqu'égaux respectivement à 20,4 et à 33,7. Ce calcul n'a d'ailleurs fait que confirmer une différence déjà apparente sur les diagrammes. Si on utilise la taille des adultes, issus des nymphes produites dans les différents bacs, comme critère d'une nourriture suffisante ou insuffisante, il semble que 0,45 g et 0,90 g de biscuit de chien par jour constituent une quantité satisfaisante pour des populations larvaires auxquelles on ajoute respectivement 1 et 2 pontes par jour (ceci dans les conditions de notre expérimentation, l'eau des élevages étant à une température moyenne de 25 °C). En deçà de cette quantité, on obtient des adultes de plus petite taille, donc la nourriture apportée est insuffisante.

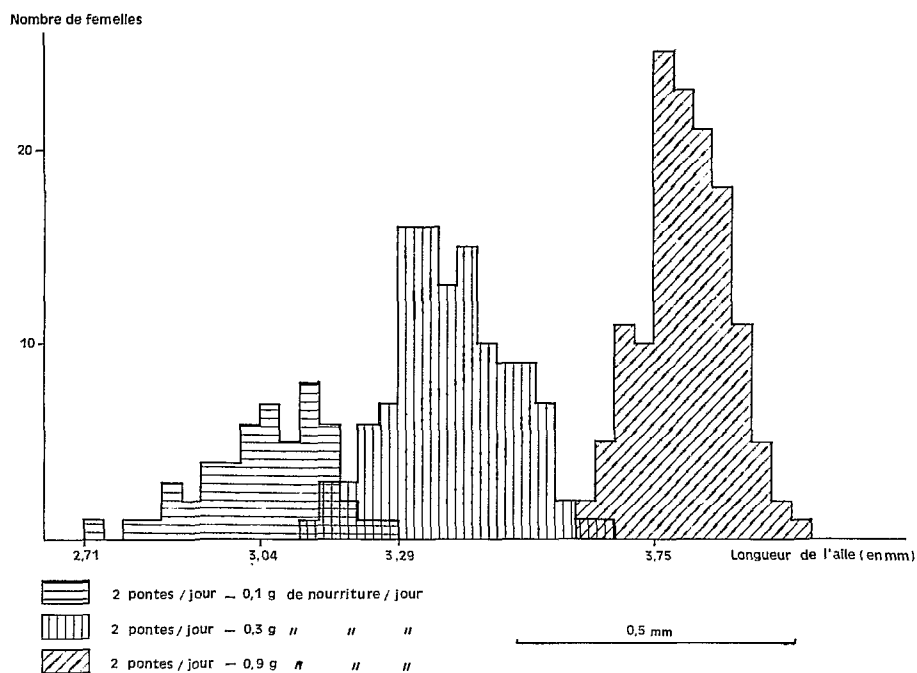


FIGURE 8. — Etude biométrique des imagos femelles de *Culex p. fatigans* issues de 3 populations larvaires ayant reçu au laboratoire des quantités de nourriture différentes. Mesures de l'aile effectuées à partir des dessins exécutés à la chambre claire.

Les résultats de la deuxième expérimentation (figures 9 et 10), montrent également que nous obtenons dans tous les cas des populations en déséquilibre, que ce soit dans la série des valeurs « densités constantes/nourriture variable », ou dans celle des valeurs « densités variables/nourriture constante ». Les 3 courbes obtenues pour chaque valeur « densité larvaire/quantité de nourriture » ne concordent pas exactement. Cela est peut-être dû au fait que le nombre de larves issues de chaque ponte n'était pas tous les jours rigoureusement identique, à moins qu'il ne se crée dans chaque bac un milieu particulier sous l'influence d'agents extérieurs (bactéries) introduits au cours des manipulations. Il est assez difficile de tirer des conclusions particulières de chacun des graphiques obtenus à partir de la deuxième expérimentation. Dans la série des valeurs « densités constantes/nourriture variable », nous noterons que les premières nymphes apparaissent plus rapidement dans les bacs recevant 0,45 g de nourriture par jour que dans ceux recevant simplement 0,05 g par jour. Cette observation est également valable dans la série « densités variables/nourriture constante », où les premières nymphes

apparaissent plus rapidement dans les bacs où les densités de populations sont les moins élevées, ce qui indiquerait donc qu'une nourriture insuffisante retarde le développement préimaginal.

La valeur « 1 ponte/jour - 0,45 g/jour de nourriture » qui avait été retenue lors de la première expérimentation a été reprise pour la deuxième expérimentation. Les résultats obtenus pour cette valeur au cours des 2 expérimentations ne sont pas concordants. Dans le premier cas, on obtient 2 pics très marqués, dans le deuxième cas, le maximum de nymphes est obtenu le premier jour de la production nymphale. Cette discordance entre les 2 résultats pourrait s'expliquer par le fait que lors de la 2^e expéri-

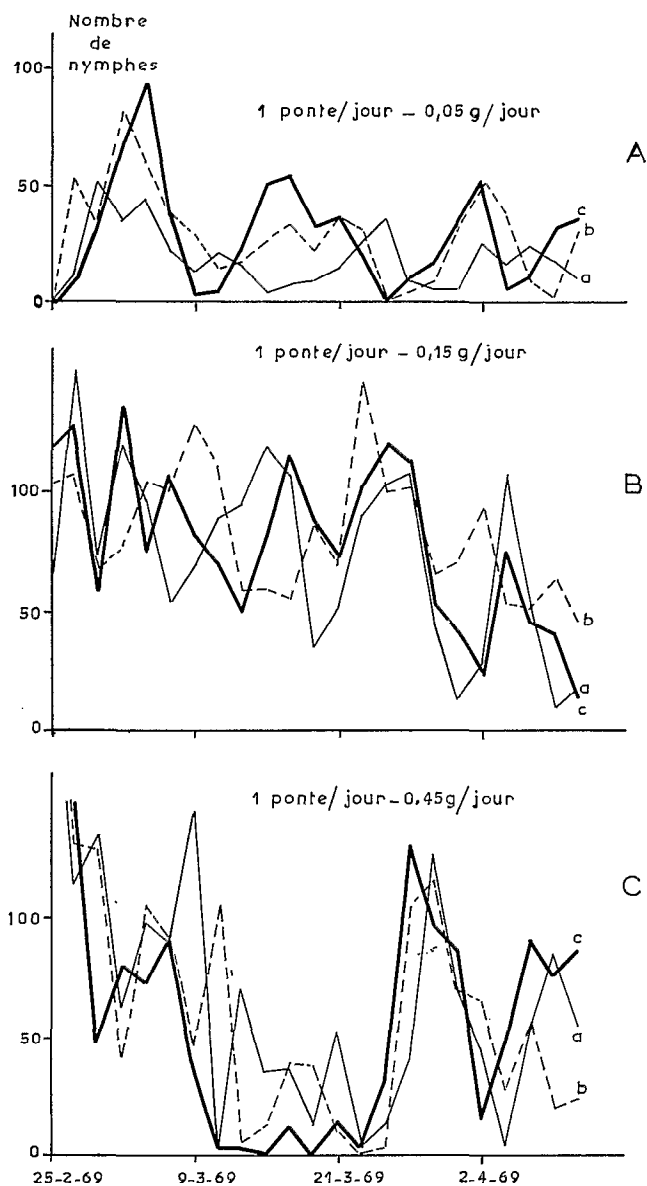


FIGURE 9. Etude expérimentale de la dynamique des populations préimaginales de *Culex p. fatigans*. Seconde expérimentation : quantité de nourriture variable, densité larvaire constante.

POPULATIONS PREIMAGINALES DE *C. P. FATIGANS*

mentation, une plus grande prolifération bactérienne ait été favorisée par la température plus élevée des eaux d'élevage (28°-29 °C contre 25 °C lors de la première expérimentation). Cette plus grande prolifération bactérienne aurait par la suite limité les rendements nymphaux.

2.2.2.2. Influence d'éventuelles substances toxiques.

2.2.2.2.1. Mise en évidence de leurs effets.

Le tableau II montre qu'il n'y a guère de différence entre la production nymphale du témoin et celle obtenue dans un filtrat provenant d'un élevage ayant contenu des larves de stade III. Cette production est plus faible lorsqu'on utilise un milieu provenant

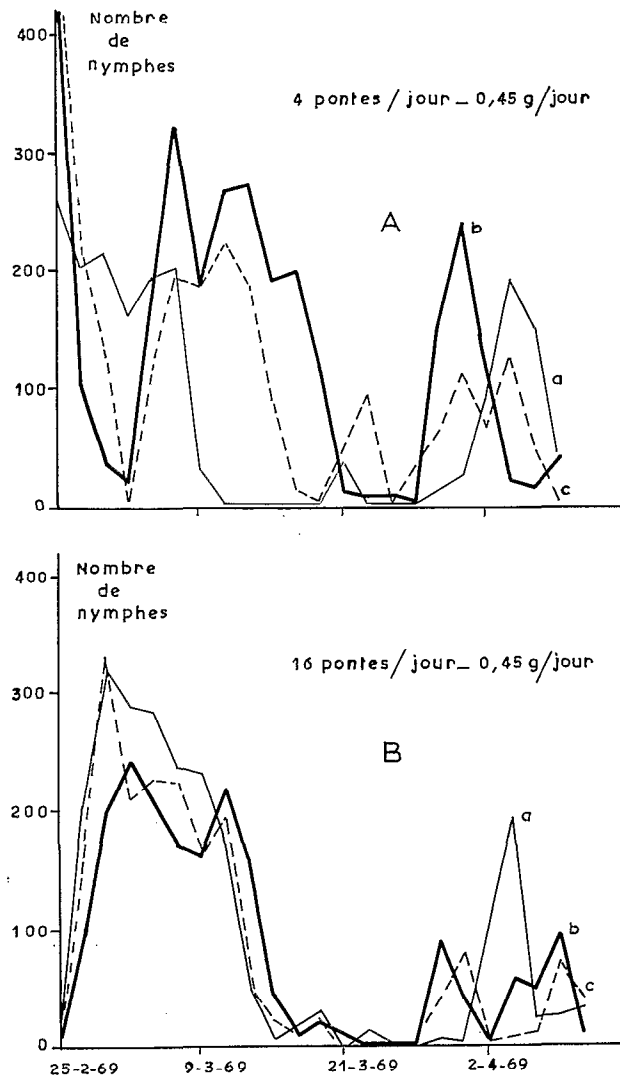


FIGURE 10. Etude expérimentale de la dynamique des populations préimaginales de *Culex p. fatigans*. Seconde expérimentation : quantité de nourriture constante, densité larvaire variable.

TABLEAU II
Etude de la toxicité des filtrats des eaux d'élevage de *Culex pipiens fatigans*,
vis-à-vis des jeunes larves de la même espèce

Origine du filtrat étudié	Nombre de larves de stade I élevées dans le filtrat et le témoin	Production nymphale									
		Filtrat					Témoin				
		1 ^{er} jour	2 ^e jour	3 ^e jour	4 ^e jour	Total	1 ^{er} jour	2 ^e jour	3 ^e jour	4 ^e jour	Total
Eau ayant contenu des larves de stade III	800	577	143	10	—	730 (91,3 %)	228	476	49	—	753 (94,1 %)
Eau ayant contenu des larves de stade IV et quelques rares nymphes	600	130	51	3	—	184 (30,7 %)	96	293	123	32	544 (90,7 %)
Eau ayant contenu des nymphes et quelques rares larves de stade IV	600	—	—	—	—	0 (0,0 %)	335	129	9	6	479 (79,8 %)
Eau ayant contenu des mues nymphales	300	193	57	3	—	253 (84,3 %)	151	62	4	—	217 (72,3 %)

Les pourcentages représentent le nombre de nymphes obtenues à partir des larves I placées en observation.

d'un élevage ayant contenu des larves de stade IV et quelques nymphes. Elle devient nulle lorsque le filtrat a pour origine des eaux ayant renfermé une majorité de nymphes. La présence de mues, après éclosion de toutes les nymphes, n'a pratiquement pas d'action. Il faut donc admettre que les eaux d'élevage renferment à certains moments une ou plusieurs substances toxiques empêchant le développement des jeunes larves. L'effet inhibiteur de ces substances est passager (2 ou 3 jours). Il se manifeste avec la plus grande intensité lorsque la plupart des individus constituant l'élevage ont terminé leur cycle larvaire.

2.2.2.2. Origine de ces substances.

Trois hypothèses doivent être envisagées pour expliquer cette origine :

- l'accumulation des déchets est maximum lorsque les larves IV âgées vont se nymphoser,
- les exuvies larvaires peuvent libérer une substance toxique qui provoquerait également la mortalité des jeunes larves,
- il y aurait libération dans les eaux d'élevage, au moment de la nymphose, d'une substance toxique.

L'influence des seuls déchets était difficilement vérifiable dans les conditions de notre expérimentation, puisque nous ne pouvions opérer à aucune extraction chimique.

Nous avons vérifié la deuxième hypothèse en élevant des jeunes larves dans des bacs contenant des exuvies larvaires en nombre variable. Nous n'avons pas observé de différence significative entre le rendement nymphal obtenu dans ces bacs et celui obtenu dans les bacs témoins.

La vérification de la troisième hypothèse nous a amené à effectuer l'expérience suivante : des larves de *C. p. fatigans* ont été élevées normalement. Après avoir atteint le stade IV âgé, 900 d'entre elles ont été transférées sans nourriture dans un bac de 250 cm³ contenant de l'eau ordinaire. 24 heures plus tard, toutes les larves avaient nymphosé. 100 larves de stade I étaient placées dans l'eau de nymphose préalablement filtrée. Les résultats de cette expérimentation, rapportés dans le tableau III, montrent que le rendement nymphal de l'eau où avaient été placées les larves âgées du stade IV était bien inférieur au rendement témoin. La même expérience répétée avec des larves IV, moins âgées que les précédentes, qui n'avaient donc pas eu la possibilité de nymphoser au bout de 24 heures, avait permis d'obtenir un rendement nymphal légèrement moins important que le rendement témoin, mais en tous cas beaucoup plus élevé que précédemment.

Nous ne pensons pas que la différence quantitative entre les déchets émis par ces deux catégories de larves soit telle qu'elle entraîne d'aussi importantes variations dans ce rendement. Pour IKESHOJI et MULLA (1970), ce facteur limitant semble issu des eaux ayant hébergé des larves de stade III. Cependant, ces deux auteurs ont opéré avec des densités préimaginales beaucoup plus élevées que les nôtres (1 500 à 2 000 larves de stade III pour 300 ml d'eau), et il est possible que dans ces conditions les substances émises

TABLEAU III
Etude du rendement nymphal du filtrat d'une eau déjà utilisée
pour la seule nymphose de larves de *C. p. fatigans*.

Dates de la nymphose	Nombre de nymphes	
	Eau de nymphose	Eau témoin
1 ^{er} jour	3	7
2 ^e jour	16	71
3 ^e jour	—	7
Total	19	85

100 larves de stade I ont été mises en observation dans chacun des deux filtrats.

par ces larves aient considérablement limité à elles seules les populations de jeunes larves. Pour notre part, sans nier l'influence de tels facteurs, nous sommes donc amené à admettre qu'il existe dans les filtrats un autre élément limitant des populations préimaginales. Sa présence pourrait être liée à l'apparition des nymphes, dans ces populations, comme nous l'avons montré ci-dessus.

2.2.2.2.3. Rôle des composants du milieu dans la manifestation de ces substances.

Dans deux bacs renfermant 1 200 cm³ d'eau, nous avons placé 45 pontes. A leur éclosion, les larves étaient nourries, dans un cas avec une certaine quantité de nourriture que nous appellerons nourriture 1, dans l'autre cas avec une quantité de nourriture, 6 fois supérieure à la précédente et que nous appellerons nourriture 6. En même temps, un bac contenant le même volume d'eau, mais pas de larves, recevait lui aussi une nourriture 6. 40 heures environ après l'apparition des premières nymphes, les eaux d'élevages avaient été filtrées et les formes préimaginales dénombrées. Le bac où avait été introduite la nourriture 1 renfermait 4 785 individus (4 612 larves et 173 nymphes). Le bac contenant la nourriture 6 hébergeait 3 293 individus (2 713 larves et 580 nymphes). Filtrée suivant le processus habituel, chacune de ces eaux était ensuite fractionnée en 4 volumes égaux et utilisée pour l'élevage de larves de stade I (chacun de ces volumes représentant environ 250 cm³, recevait 100 larves de stade I).

En fin d'expérimentation (tableau IV), le filtrat qui avait contenu la nourriture 6 donnait un nombre de nymphes beaucoup moins élevé que celui ayant renfermé la nourriture 1. Cette différence peut s'expliquer soit par le nombre de nymphes plus élevé qui se trouvait dans le bac renfermant la nourriture 6, soit par la plus grande quantité de nourriture offerte à cette colonie préimaginale, nourriture qui entraînerait une augmentation du métabolisme des individus, et donc le rejet d'une plus grande quantité de déchets toxiques. Ce métabolisme plus élevé pourrait peut être expliquer également la différence existant entre les totaux des individus des deux colonies-mères (4 785 contre 3 292), puisque l'action des déchets toxiques peut être perceptible sur les individus mêmes qui les émettent (ROUBAUD et TOUMANOFF, 1930). Dans ce cas, le rendement du bac recevant le plus de nourriture en serait forcément affecté. Si le rendement de l'eau ayant reçu la nourriture 1 n'est pas très affecté par l'influence de ces substances toxiques, la durée du développement larvaire est par contre considérablement allongée.

TABLEAU IV
Rendement nymphal des filtrats de diverses eaux
ayant hébergé des formes pré-imaginale ou reçu
seulement de la nourriture

Nombre de jours après le début de la première nym- phose	Nombre de nymphes			
	Nourriture 6 seule	Nourriture 6 + larves et nymphes	Nourriture 1 + larves et nymphes	Témoin (eau ordinaire)
1 ^{er} jour	299	—	—	—
2 ^e jour	85	2	81	328
3 ^e jour	—	1	103	5
4 ^e jour	—	—	38	4
5 ^e jour	—	—	37	—
Total	384	3	259	337

400 larves de stade 1 ont été mises en élevage dans chacun de ces filtrats.

Nous pouvons donc conclure de cette expérimentation, que l'intoxication des jeunes larves est le seul fait des formes préimaginale âgées, mais qu'elle n'est pas obligatoirement fonction du nombre total de ces formes âgées. La quantité de nourriture introduite dans les eaux d'élevage ne joue pas de rôle dans cette intoxication. En effet, le tableau IV montre bien que le filtrat du bac ayant reçu seulement de la nourriture assure un développement larvaire plus rapide et une production nymphale supérieure à celle du témoin, contrairement d'ailleurs à ce qu'avaient observé IKESHOJI et MULLA (1970).

2.2.2.3. Influence de la température.

Le nombre de nymphes obtenues aux deux températures était comparable. A basse température, les larves se développent plus lentement qu'à température élevée. La durée de la vie moyenne larvaire est de 9,4 jours dans le premier cas, contre 5,2 dans le deuxième. De plus, la vitesse d'apparition des nymphes est considérablement modifiée, puisque dans la pièce climatisée elles apparaissent en 5 jours, alors que cette durée est de 2 jours seulement dans la pièce à température normale, et encore convient-il de noter, dans ce dernier cas, que 78 % environ des nymphes apparaissent le premier jour.

2.2.3. DISCUSSION.

Si l'on utilise comme critère d'une quantité de nourriture insuffisante la taille des adultes issus des divers élevages (2 pontes/jour recevant 0,1 g/jour de nourriture dans la première expérimentation), il paraît logique, au moins dans ce cas-là, que la courbe des densités nymphales passe par une série de maximums et de minimums. La plus grande partie de la nourriture larvaire serait consommée par les larves de stade IV, plus compétitives que les larves plus jeunes. Lorsque ces larves de stade IV sont transformées en nymphes, les générations suivantes de jeunes larves disposent d'une nourriture suffisante pour se développer normalement.

Le phénomène semble plus difficile à expliquer lorsque la quantité de nourriture paraît suffisante (0,45 g/jour pour une ponte et 0,90 g/jour pour 2 pontes, lors de la première expérimentation). Il faut alors faire intervenir l'hypothèse de l'action d'autres facteurs : accumulation des déchets, émission d'une ou plusieurs substances toxiques au moment de la nymphose. Nous avons pu observer, au cours de nombreuses expériences de laboratoire dont le détail ne sera pas exposé ici, que dans une population de larves âgées, la nymphose s'effectuait d'autant plus rapidement que la quantité de nourriture fournie à ces larves était plus appropriée. Aussi les facteurs limitants des populations préimaginales seraient-ils conditionnés par la nourriture. Les courbes qui présentent les maximums et les minimums les plus marqués sont justement celles correspondant aux quantités de nourriture les plus appropriées (0,45 g/jour pour une ponte et 0,90 g/jour pour deux pontes lors de la première expérimentation). Une population importante de larves âgées entraînerait, d'une part une grande accumulation de déchets, d'autre part la formation de nombreuses nymphes, ce qui se traduirait par une forte mortalité chez les jeunes larves. Dans le cas d'une nourriture insuffisante, les populations de larves âgées étant numériquement moins importantes, les substances de déchets sont émises en quantités moindres et le nombre de nymphes est plus restreint. L'opposition entre les minimums et les maximums paraîtra moindre évidemment.

Dans le cas des élevages contenant une quantité de nourriture excédentaire, le phénomène paraît irréversible, la courbe de production nymphale, tendant rapidement et définitivement vers zéro, par suite d'une fermentation bactérienne intense qui rendrait le milieu rapidement impropre à toute production nymphale.

Si la nourriture est le facteur majeur conditionnant ce phénomène, il nous faut aussi rappeler le rôle de la température qui influe également sur la vitesse d'apparition des nymphes, comme l'ont montré nos expériences de laboratoire.

La nature exacte des diverses substances toxiques qui provoquent un ralentissement de la croissance ou la mort des jeunes larves serait évidemment très intéressante à connaître, mais nous en sommes réduits aux hypothèses. On peut cependant admettre que durant la vie larvaire, les excréta rejetés par les formes préimaginales âgées sont en partie responsables de cette intoxication des jeunes larves et que les importantes modifications survenant chez les larves âgées au moment de la nymphose, s'accompagnent de l'émission de nouvelles substances toxiques, chimiquement différentes, sans doute, des précédentes. Il serait intéressant de déterminer si l'effet de ces substances sur les jeunes larves est le même, suivant qu'elles ont été émises par des formes préimaginales de l'un ou de l'autre sexe. Leur action (qu'il s'agisse de substances émises durant la vie larvaire, ou de substances émises au moment de la nymphose) sur les jeunes larves demeure également inconnue. S'agit-il d'une action directe ou bien agissent-elles indirectement, notamment sur les bactéries conditionnant la vie larvaire ? Là encore, nous devons nous en tenir aux seules hypothèses dans l'état actuel de nos connaissances.

Dans nos expériences de laboratoire, les effets de ces substances ne semblent pas excéder quelques jours. Cependant sur le terrain, nous observons, dans certains cas, une périodicité des maximums des densités nymphales, de 10 à 20 jours (supérieure donc à la durée d'efficacité que nous avons déterminée et au temps de développement d'une génération préimaginale). En dépit de la dégradation de ces substances toxiques, il faudrait donc admettre que, durant quelques jours, il subsiste dans les gîtes un certain nombre de

conditions, liées peut-être aux différents composants du milieu (température, nourriture, degré de pollution) et ne se prêtant pas à un développement optimum des formes préimaginales.

Nous n'avons pu étudier au laboratoire l'effet de ces substances sur des individus appartenant à d'autres espèces et notamment *C. cinereus*. IKESHOJI et MULLA (1970) ont pu observer, pour leur part, que ces facteurs isolés à partir d'eaux utilisées pour les élevages de *C. quinquefasciatus* étaient actifs contre *Culex tarsalis* Coquillet, 1896, *Anopheles albimanus* Wiedemann, 1821 et *Ae. aegypti*, mais pour notre part, nous n'avons guère recueilli d'informations sur le terrain à ce sujet.

Ces expériences de laboratoire montrent enfin que le phénomène observé est indépendant d'une certaine périodicité dans le rythme de ponte, puisque la quantité de pontes introduites quotidiennement dans nos élevages était constante.

3. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Des observations effectuées sur le terrain et au laboratoire, il ressort que plusieurs facteurs conditionnent, à des degrés divers, la dynamique des populations préimaginales de *C. p. fatigans* dans la ville de Bobo-Dioulasso.

3.1. Structure des puisards et importance des précipitations.

Certains puisards, nous l'avons vu, sont peu productifs en saison des pluies. La surface de l'eau étant voisine du niveau du sol, les précipitations même peu importantes balayent les pontes et les jeunes larves de façon régulière. Dès la fin des précipitations, aucune perturbation ne venant troubler la surface du gîte, la productivité de ces puisards augmente de façon considérable. Ce facteur ne joue pas dans tous les cas, mais son rôle peut être déterminant, en saison des pluies, et conditionne à lui seul le devenir de certaines populations préimaginales.

3.2. Degré de pollution de l'eau des gîtes.

Comme nous l'avons exposé au début du présent travail, *C. p. fatigans* ne s'accommode pas d'eaux aussi polluées que *C. cinereus*. Bien que le degré de pollution de l'eau des gîtes ne puisse être mesuré de façon précise, nous avons pu vérifier que les puisards les plus pollués de Bobo-Dioulasso étaient essentiellement colonisés par *C. cinereus*. Ils n'en étaient pas moins attractifs pour les femelles gravides de *C. p. fatigans*, puisque de nombreuses pontes de cette espèce pouvaient être observées quotidiennement à leur surface. Cependant, les larves issues de ces pontes ne pouvaient effectuer leur développement normalement. Le degré de pollution des gîtes est donc un facteur limitant des populations préimaginales de *C. p. fatigans*. Ce fait a d'ailleurs été confirmé par les observations de laboratoire, où dans le cas d'une nourriture nettement excédentaire (1,35 g de nourriture/jour dans un bac où était placée une ponte tous les jours), le milieu se pollue très rapidement, et interdit tout développement préimaginal ultérieur.

3.3. Température.

La température conditionne la durée de développement des formes préimaginales. Une baisse de température entraîne donc une surpopulation des gîtes larvaires, qui

pourrait avoir pour effet de rendre le milieu moins favorable. Cette modification semble avoir pour conséquence un déséquilibre de la sex-ratio des individus issus des puisards où est observé un tel phénomène.

Une hausse de température accélère la vitesse de développement larvaire et d'apparition des nymphes, et nous avons vu que ce phénomène pouvait jouer un rôle important dans la limitation des populations préimaginales.

3.4. Quantité de nourriture disponible dans les puisards.

Il s'agit là d'un facteur dont l'importance n'a pas été appréciée sur le terrain dans la présente étude. En laboratoire, l'existence de ce facteur a pu être démontrée, mais ici aussi, son importance exacte est difficile à déterminer, car elle se superpose à celle d'autres facteurs biotiques.

3.5. Action des individus de la même espèce.

Seule a pu être mise en évidence l'action toxique de substances émises par les larves âgées durant le quatrième stade et au moment de la nymphose. Son importance peut être variable, allant de la limitation à la destruction des populations de jeunes larves. Elle ne se manifeste pas de façon constante, mais ses effets n'en ont pas moins une répercussion capitale sur certains groupes de jeunes larves dont ils conditionnent le devenir.

L'importance de ces substances semble dépendre au moins en partie de la quantité de nourriture larvaire disponible et de la température de l'eau des élevages.

3.6. Action des autres animaux.

C. cinereus peut occuper, dans certains cas, les mêmes gîtes que *C. p. fatigans*. Il est possible qu'une concurrence s'établisse entre ces deux espèces pour l'attribution de la nourriture, mais ce phénomène ne nous paraît pas particulièrement net, comme nous l'avons déjà montré précédemment. En effet, nous n'avons pu trouver de corrélation, ni d'influence du cycle d'une espèce sur l'autre lorsqu'elles étaient toutes deux présentes dans le gîte. De plus, chacune des deux espèces présente un cycle de densités comportant des maximums et des minimums, qu'elle occupe seule le gîte ou non.

A certaines époques, des larves de *Culex tigripes* Grandpré et Charmoy, 1900, peuvent occuper les puisards, mais leur nombre est toujours très faible. En dépit de leur voracité, elles ne peuvent influer de façon tangible sur la dynamique des populations préimaginales de *C. p. fatigans*. Un éventuel rôle cannibale des larves de *C. p. fatigans* et *C. cinereus* à l'égard des jeunes larves de leur propre espèce ou de l'autre espèce, n'a pas été mis en évidence.

3.7. Importance de ces différents facteurs.

Les précipitations en tant qu'agent mécanique, et le degré de pollution des gîtes nous paraissent les facteurs limitants les plus importants de la dynamique des populations préimaginales de *C. p. fatigans*, puisqu'ils conditionnent l'établissement de ces populations dans les puisards. Dans le cas où une population préimarginale s'établit dans un gîte, sa dynamique est fonction de l'action des substances toxiques

émises par les larves âgées. Cette action, en effet, se manifeste dans tous les cas. Elle peut se jumeler avec celle d'une nourriture insuffisante, mais elle oriente à elle seule le sens de l'évolution des populations préimaginales, qu'une espèce ou deux soient présentes dans le puisard considéré.

L'action réunie des autres facteurs ne peut, à elle seule, modifier le sens de cette évolution.

REMERCIEMENTS.

Nous remercions vivement les personnes qui ont bien voulu nous aider de leurs conseils durant l'exécution et la rédaction de ce travail, et plus particulièrement Monsieur le Professeur J. BERGERARD, Monsieur le Professeur P. GRENIER, Monsieur J. HAMON et le Docteur M. OVAZZA. Nous voudrions également exprimer notre reconnaissance à Monsieur P. SALES qui a réalisé la plupart des figures accompagnant notre texte, et à Monsieur DÉJARDIN, statisticien de l'O.R.S.T.O.M. qui a bien voulu exécuter nos calculs d'écart réduit.

Manuscrit reçu le 22 janvier 1971.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (J.F.) & HORSFALL (W.R.), 1963. — Thermal stress and anomalous development of mosquitoes (Diptera = Culicidae). I. Effect of constant temperature on dimorphism of adults of *Aedes stimulans*. *J. exper. Zool.*, **154**, 67-107.
- ANDREWARTHA (H.G.), 1961. — Introduction to the study of animal populations. *Phœnia Sci. Ser.*, The University of Chicago Press, Chicago, 281 p.
- BAGSTER WILSON (D.) & MSANGI (A.S.), 1955. — An estimate of the reliability of dipping for mosquito larvae. *East afr. med. J.*, **32**, 37-39.
- BAR-ZEEV (M.), 1958. — The effect of temperature on the growth rate and survival of the immature stages of *Aedes aegypti* (L.). *Bull. ent. Res.*, **49**, 157-163.
- BASU (P.C.), 1967. — Notes relatives à la méthodologie de l'évaluation épidémiologique. *WHO/Fil/67.72*, 7 p. (Doc. multigr., O.M.S., Genève).
- BATES (M.), 1949. — The natural history of mosquitoes. The Macmillan Company, New-York, 379 p.
- BOISSEZON (P. DE), 1930. — Contribution à l'étude de la biologie et de l'histophysiologie de *Culex pipiens* L. *Ed. Arch. Zool. exper.* **70**, 281-431.
- BOYD (M.F.), 1949. — Malariology, 1. W.B. Saunders, Philadelphia and London, 787 p.
- BREELAND (S. G.) & PICKARD (E.), 1963. — Life history studies on artificially produced broods of floodwater mosquitoes in the Tennessee Valley. *Mosq. News*, **23**, 75-85.
- BREELAND (S.G.) & PICKARD (E.), 1967. — Field observations on twenty-eight broods of floodwater mosquitoes resulting from controlled floodings of a natural habitat in the Tennessee Valley. *Mosq. News*, **27**, 343-358.
- CHAPMAN (H. C.) & LEWALLEN (L. L.), 1963. — Field tests with insecticides against mountain *Aedes* larvae in California. *Mosq. News*, **23**, 41-44.
- CHRISTIE (M.), 1954. — A method for the numerical study of larval populations of *Anopheles gambiae* and other pool-breeding mosquitoes. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **48**, 271-276.
- DAJOZ (R.), 1970. — Précis d'écologie. Dunod, Paris, 357 p.
- DEBACH (P.), 1966. — The competitive displacement and coexistence principles. *Ann. Rev. Ent.*, **11**, 183-212.

- DOBY (J.M.) et MOUCHET (J.), 1957. — Ecologie larvaire de quelques espèces de Culicidés dans la région de Yaoundé (Sud-Cameroun). *Bull. Soc. Path. exot.*, **50**, 945-957.
- ELTON (Ch.), 1962. — Animal ecology. Sidgwick et Jackson, London, 204 p.
- FERNANDO (C.H.), 1964. — Report on a study of some freshwater habitats in Rangoon with special reference to the ecology of *Culex pipiens fatigans*. *J. Ceylon med. Sci.*, **13**, 78-112.
- GASCHEN (H.), 1932. — Influence de la température et de la nutrition larvaire sur le développement de *Culex pipiens* (race autogène). *Bull. Soc. Path. exot.*, **25**, 577-581.
- GILLIES (M.T.) & SMITH (A.), 1960. — The effect of a residual house spraying campaign in East Africa on species balance in the *Anopheles funestus* group. The replacement of *A. funestus* Giles by *A. rivulorum* Leeson. *Bull. ent. Res.*, **51**, 243-252.
- GILOTRA (S.K.), ROZEBOOM (L.E.) & BHATTACHARYA (N.C.), 1967. — Observations on possible competitive displacement between populations of *Aedes aegypti* Linnacus and *Aedes albopictus* Skuse in Calcutta. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 437-446.
- GOELDI (D.A.), 1905. — Os mosquitos no Para. Reunião de quatro trabalhos sobre os Mosquitos indigenas, principalmente as especies que molestam o homem. *Mem. Mus. Goeldi (paraense)*, (Pará), **4**, 154 p.
- GRAHAM (J.E.) & BRADLEY (I.E.), 1962. — The effects of species on density of mosquito larval populations in Salt Lake County, Utah. *Mosq. News*, **22**, 239-247.
- HORSFALL (W.R.) & ANDERSON (J.F.), 1964. — Thermal stress and anomalous development of mosquitoes (Diptera = Culicidae). III. *Aedes sierrensis*. *Canad. Ent.*, **96**, 1369-1372.
- IKESHOJI (T.), 1966. — Bionomics of *Culex (Lutzia) fuscans*. *Jap. J. exper. Med.*, **36**, 321-334.
- IKESHOJI (T.) & MULLA (M.S.), 1970. — Overcrowding factors of mosquito larvae. *J. econ. Ent.*, **63**, 90-96.
- LE BERRE (R.), 1966. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). *Mém. O.R.S.T.O.M., Paris*, **17**, 204 p.
- LEWIS (L.F.), CHRISTENSON (D.M.) & EDDY (C.W.), 1965. — Control of mosquito larvae in Willamette Valley, Oregon log ponds. *Mosq. News*, **26**, 400-402.
- LUDWIG (P.G.) & MCNEIL (J.C.), 1966. — Results of laboratory and field tests with dursban insecticide for mosquito control. *Mosq. News*, **26**, 344-351.
- MEILLON (B. DE) & SEBASTIAN (A.), 1967. — Qualitative and quantitative characteristics of adult *Culex pipiens fatigans* populations according to time, site and place of capture. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 75-80.
- MOORE (C.G.) & FISHER (B.R.), 1969. — Competition in mosquitoes. Density and species ratio effects on growth, mortality, fecundity and production of growth retardant. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **62**, 1325-1331.
- MULLA (M.S.), METCALF (R.L.) & KATS (G.), 1964. — Evaluation of new mosquito larvicides, with notes on resistant strains. *Mosq. News*, **24**, 312-319.
- NAYAR (J.K.), 1968. — The biology of *Culex nigripalpus* Theobald (Diptera, Culicidae). Part. 2. Adult characteristics at emergence and adult survival without nourishment. *J. med. Ent.*, **5**, 203-210.
- PETERS (M.), CHEVONE (B. I.) & CALLAHAN (R.A.), 1969. — Interactions between larvae of *Aedes aegypti* (L.) and *Culex pipiens* L. in mixed experimental populations. *Mosq. News*, **29**, 435-438.
- PICHON (G.) et GAYRAL (Ph.), 1970. — Dynamique des populations d'*Aedes aegypti* dans trois villages de savane d'Afrique de l'Ouest. Fluctuations saisonnières et incidence épidémiologique. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **VIII**, **1**, 49-68.
- QUTUBUDDIN (M.), 1952. — The emergence and sex-ratio of *Culex fatigans* Wied. (Diptera, Culicidae) in laboratory experiments. *Bull. ent. Res.*, **43**, 549-565.

- RACHOU (R.G.), LIMA (M.M.), FERREIRA NETO (J.A.), 1954. — Alguns dados relativos à evolução do *Culex fatigans* em condições de laboratório em Florianópolis. *Rev. brasil. Malar. Doen. trop.*, **6**, 429-431.
- REES (D.M.) & ANDERSEN (D.M.), 1966. — Results of multipurpose water management studies on marshes adjacent to the great Salt Lake, Utah. *Mosq. News*, **26**, 160-168.
- RIOUX (J.A.) *et al.*, 1965. — Les problèmes théoriques et pratiques posés par la lutte contre *Culex pipiens* L. dans le sud de la France. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, **41**, 473-503.
- ROUBAUD (E.) et TOUMANOFF (C.), 1930. — Intoxications d'encombrement, chez les larves de *Culex* vivant en milieu non renouvelé. *Bull. Soc. Path. exot.*, **23**, 978-986.
- ROUBAUD (E.) et GASCHEN (H.), 1932. — Concurrence larvaire et peuplements anophéliens. *Bull. Soc. Path. exot.*, **25**, 428-430.
- ROUBAUD (E.) et TREILLARD (M.), 1934. — Influence de la nourriture larvaire sur le développement et le comportement agressif des anophèles. Note préliminaire. *Bull. Soc. Path. exot.*, **27**, 461-467.
- SERVICE (M.W.), 1966. — The replacement of *Culex nebulosus* Theo. by *Culex pipiens fatigans* Wied. (Diptera, Culicidae) in towns in Nigeria. *Bull. ent. Res.*, **56**, 407-415.
- SOLIMAN (A.A.), RIFAAT (M.A.) & IBRAHIM (M.T.H.), 1967. — Biology of Egyptian anophelines. 1. Biological activities of *Anopheles pharoensis* in nature. *J. trop. Med. Hyg.*, **70**, 63-67.
- STEFFAN (W.A.), 1970. — Evidence of competitive displacement of *Toxorhynchites brevipalpis* Theobald by *T. amboinensis* Doleschall in Hawaii. *Mosq. Syst. Newsletter*, **2**, 68.
- STEVENS (L.F.) & STROUD (R.F.), 1967. — Control of mosquito adults and larvae with ultra-low volume aerial applications of Baygon (R) and Baygon-Baytex (R) mixture. *Mosq. News*, **27**, 482-485.
- WADA (Y.), 1965. — Effects of larval density on the development of *Aedes aegypti* (L.) and the size of adults. *Quaest. ent.*, **I**, 223-249.
- WILTON (D.P.), 1968. — A laboratory study of larval competition between *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes triseriatus* (Say). *Mosq. News*, **28**, 627-630.