

Contribution à l'étude systématique et biologique des Phlébotomes cavernicoles en Afrique intertropicale (1)

2^e Partie (2)

par

G. VATTIER-BERNARD (3)

RÉSUMÉ.

La deuxième et dernière partie de ce travail comprend :

— *quelques données écologiques : conditions climatiques, description des lieux de repos et de ponte des Phlébotomes cavernicoles, inventaire de la faune associée...*

— *et une étude biologique (cycle évolutif, cycle gonotrophique, préférences trophiques...). La biologie de Spelaeophlebotomus gigas Parrot et Schwetz, 1937, et de Phlebotomus mirabilis Parrot et Wanson, 1939, est comparée à celle de Phlebotomus schwetzi Adler, Theodor et Parrot, 1929, espèce épigée étudiée au Congo-Brazzaville. Trois caractères particuliers de la biologie des espèces cavernicoles sont à noter : l'allongement du cycle, la dysharmonie gonotrophique, la réduction du nombre des œufs.*

ABSTRACT.

The second and last part of this work includes :

— *some ecological data : climatic conditions, descriptions of the sandfly resting and breeding-places, associated fauna...*

— *and a biological study (life history, gonotrophic cycle, feeding habits...). The biology of Spelaeophlebotomus gigas Parrot et Schwetz, 1937, and Phlebotomus mirabilis Parrot et Wanson, 1939, is compared to that of an epigeous species Phlebotomus schwetzi Adler, Theodor et Parrot, 1929, which has also studied in the Republic of Congo. The cavernicolous species present three biological distinctive features : a longer cycle, a gonotrophic dysharmony, a smaller number of eggs.*

(1) Ce sujet a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat soutenue, le 27 juin 1970, à la Faculté des Sciences d'Orsay (n° d'enregistrement aux archives du C.N.R.S. : A.O. 4973). Jury : MM. BERGERARD (président), DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (rapporteur), PAULIAN et LE BERRE.

(2) La première partie de cette étude est parue dans les Cahiers O.R.S.T.O.M., Série Entomologie médicale et Parasitologie, vol. VIII, n° 2, 1970.

(3) Entomologiste médicale de l'O.R.S.T.O.M.

SOMMAIRE

(suite)

4. HABITAT DES ESPECES CAVERNICOLES CONGOLAISES ET DONNEES ECOLOGIQUES	
4.1. NOTES GÉOLOGIQUES ET GÉOGRAPHIQUES	233
4.2. CARACTÉRISTIQUES DE CE MILIEU CAVERNICOLE INTERTROPICAL	234
4.2.1. Facteurs climatiques	234
4.2.2. Sources de nourriture	235
4.2.3. Comparaison avec le milieu cavernicole paléarctique	236
4.2.4. Isolement écologique relatif du cavernicole tropical	236
4.3. LIEUX DE REPOS ET DE PONTE DES PHLÉBOTOMES	237
4.3.1. De l'adulte	237
4.3.2. Des stades préimaginaux	238
Description des gîtes larvaires	238
Résultats des analyses de la terre de gîte	239
4.4. FAUNE ASSOCIÉE	240
4.4.1. Vertébrés	240
4.4.2. Invertébrés.	241
4.5. ACTION DE DIFFÉRENTS FACTEURS SUR LES POPULATIONS PHLÉBOTOMIENNES	242
4.5.1. Influence de la présence de l'Homme dans les grottes	242
4.5.2. Influence des crues en saison des pluies	243
4.5.3. Réaction des Phlébotomes à la lumière	245
5. ETUDE BIOLOGIQUE	246
5.1. STADES PRÉIMAGINAUX	246
5.1.1. Données bibliographiques	246
5.1.2. Observations personnelles	249
5.1.2.1. Durée du développement embryonnaire	249
<i>Phlebotomus schwetzi</i> ; <i>Phlebotomus mirabilis</i> ; <i>Spelaophlebotomus</i> <i>gigas</i>	252
5.1.2.2. Durée totale de la vie préimaginale	252
<i>Phlebotomus schwetzi</i> ; <i>Phlebotomus mirabilis</i> (plusieurs séries d'ob- servations)	252
5.1.2.3. Durée de la vie nymphale	258
<i>Phlebotomus schwetzi</i> ; <i>Phlebotomus mirabilis</i>	258
5.1.3. Conclusion	258

5.2. IMAGO	261
5.2.1. Accouplement et fécondation chez <i>Phlebotomus mirabilis</i>	261
5.2.2. Alimentation et hôtes des trois espèces précitées	
5.2.2.1. Nourriture des mâles	262
5.2.2.2. Préférences trophiques des femelles	262
5.2.3. Etude du cycle gonotrophique	263
5.2.3.1. Définitions	263
5.2.3.2. Données bibliographiques	263
5.2.3.3. Observations personnelles	264
Cycles gonotrophiques de <i>Phlebotomus schwetzi</i> , <i>Phlebotomus mirabilis</i> et <i>Spelaeophlebotomus gigas</i>	264
5.2.3.4. La ponte; mécanisme; importance, bibliographie; observations personnelles chez <i>Phlebotomus schwetzi</i> , chez <i>Phlebotomus mirabilis</i> ; dégénérescence ovarienne; discussion; conclusion	271
5.3. ETUDE DES PARASITES	278
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	279
REMERCIEMENTS	281
BIBLIOGRAPHIE	281

4. HABITAT DES PHLÉBOTOMES CAVERNICOLES CONGOLAIS ET DONNÉES ÉCOLOGIQUES

Dans ce chapitre, nous nous proposons de présenter le milieu de vie des phlébotomes cavernicoles du Congo-Brazzaville (situation des grottes, conditions climatiques ⁽¹⁾, lieux de repos et de ponte, faune associée), et de montrer les influences que peuvent avoir sur ces phlébotomes certains facteurs, même extrinsèques au milieu souterrain (présence humaine, crues, lumière).

4.1. Notes géologiques et géographiques.

Toutes les grottes qui furent prospectées au Congo-Brazzaville sont creusées dans des terrains schisto-calcaires. Ces schisto-calcaires, comme d'ailleurs tous ceux d'Afrique Centrale, sont caractérisés par une absence déconcertante de fossiles, à l'exception de constructions d'algues calcaires sans signification stratigraphique précise, ce qui conduit les géologues à leur attribuer un âge très ancien : les uns le situent au Cambrien, les autres à la fin du Précambrien (HEUTS et LELEUP, 1954).

Dans l'état actuel de nos connaissances et jusqu'à plus ample prospection, les grottes les plus riches en phlébotomes se situent (la grotte de Doumboula excepté) en bordure de la forêt de Bangou (carte 2, 3) et appartiennent au réseau hydrographique de la Louolo, grande et belle rivière, affluent du Niari.

(1) Nos appareils n'étant pas d'une très grande précision (thermomètre et hygromètre enregistreurs Richard), nous n'avons pu faire une étude écologique très fine et nos mesures demeurent assez grossières malgré l'étalonnage effectué au préalable.

Toute la région du bassin de la Louolo et de ses affluents se présente comme un vaste ensemble de collines couvertes de savane, culminant aux environs de 450 mètres. La monotonie de ce paysage est rompue par la lisière de la forêt de Bangou et par quelques îlots forestiers reliques.

Dans les schisto-calcaires, les rivières ont creusé de profondes vallées, occupées par des galeries forestières; c'est ainsi que le laboratoire souterrain aménagé dans la grotte « cutanée » de Bitorri domine de 110 mètres le lit actuel de la Louolo. Parfois, ces rivières se sont frayé une voie souterraine : telle est, par exemple, l'origine de la grotte de Meya actuellement parcourue par le Nzouari, qui se jette ensuite dans la Louolo. Des dolines boisées sont fréquentes.

Les grottes de Meya-Nzouari et de Doumboula ont déjà été décrites (ADAM et VATTIER, 1964; VATTIER et ADAM, 1966; VATTIER-BERNARD, 1967).

4.2. Caractéristiques de ce milieu cavernicole intertropical.

Le milieu cavernicole en région intertropicale humide présente des caractères écologiques semblables à ceux du milieu cavernicole paléarctique (humidité relative, éclaircissement, ventilation...). Certains cependant lui sont propres (température, sources de nourriture...). Aussi, au terme de ce paragraphe, il nous a semblé utile de comparer les deux milieux.

4.2.1. FACTEURS CLIMATIQUES.

Des enregistrements prolongés de température et d'humidité relative n'ont pu être effectués que dans les grottes de Meya-Nzouari, Bitorri, Doumboula; mais un certain nombre de mesures ont été relevées lors des prospections dans plusieurs autres cavités.

— *Température.*

Dans les grottes explorées au Congo-Brazzaville et dans lesquelles nous avons pu effectuer des mesures, la température de l'air est de $24,5 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}$; dans les grottes où des enregistrements ont été faits, cette température s'est révélée constante.

L'altitude de ces grottes est comprise entre 350 et 500 mètres environ; il s'agit essentiellement des grottes de la région de Kindamba et de la grotte de Doumboula. De telles mesures n'ont pas, à notre connaissance, été faites dans les grottes de la région de Divénié et de Sibiti.

HEUTS et LELEUP (1954) avaient noté, au cours de leurs prospections dans les cavités du Congo-Kinshasa, des températures variant de 18° à 24° °C suivant l'altitude de celles-ci.

— *Humidité relative.*

Les différentes mesures effectuées révèlent une humidité relative variant de 96 à 100 %. Nous avons toutefois enregistré une fois 91-92 % dans la grotte de Doumboula pendant la saison sèche 1967 qui, d'ailleurs, fut particulièrement sévère (1). Rappelons

(1) Le climat de la région de Loudima beaucoup plus sec que celui de Meya est, en fait, celui où la saison sèche est la plus marquée au Congo-Brazzaville.

que Doumboula est une grotte sèche, sans rivière souterraine, sans la moindre flaque d'eau et, qu'étant donné sa conformation, l'eau reçue au moment des précipitations de la saison des pluies n'y peut séjourner.

— *Eclaircement.*

A l'exception de quelques grottes vraiment peu profondes comme Malala II, l'obscurité est totale dans la plupart des gîtes à phlébotomes.

— *Ventilation.*

Là où vivent des phlébotomes, il n'existe aucun courant d'air, l'atmosphère est totalement calme, si l'on fait abstraction des lents courants de convection que seules des méthodes spéciales peuvent mettre en évidence (ballons équilibrés).

— CO_2 .

Aucun dosage de gaz carbonique n'a pu être fait. Nous savons seulement qu'une nappe de ce gaz, insupportable pour l'homme, doit exister dans la grotte de M'Vounda près de Meya. Nous y avons, en effet, tenté une prospection, mais au bout d'un quart d'heure environ, étant donné les troubles respiratoires ressentis par les différents membres de l'équipe, nous avons dû quitter les lieux assez rapidement, d'autant plus qu'il nous fallait, pour sortir, remonter sans corde une pente raide et dangereuse. La dénivellation devait être d'environ cinquante mètres entre l'entrée et le fond de la salle. Parmi la faune récoltée, il est noté dans un rapport de l'époque ⁽¹⁾ : « larves d'Anophèles, Phlébotomes géants, *Phaeophilacris*, Réduves; nous y avons vu également une Roussette ».

4.2.2. SOURCES DE NOURRITURE.

Les grottes abritant des Diptères hématophages se caractérisent souvent par la présence d'une source abondante de nourriture aussi bien pour les imagos que pour les larves.

Les premiers vivent aux dépens d'importantes colonies de chauves-souris : Microchiroptères insectivores et Mégachiroptères frugivores. Les secondes trouvent sur le sol une masse importante d'aliments d'origine variée. Ceux-ci proviennent, en effet, des déjections relativement sèches des Microchiroptères insectivores, des dépôts de guano dus aux colonies de Mégachiroptères frugivores, des débris végétaux amenés par les crues lors d'intenses précipitations anciennes ou plus récentes.

Ces aliments se présentent sous des formes diverses : solutions plus ou moins concentrées dans l'eau des gours et des flaques (gîtes d'élection des larves de *Culicidae*); boues plus ou moins épaisses au bas des surfaces hygropétriques ou sous le goutte à goutte des stalactites; mélange intime avec le sol meuble, soit humide et granuleux, soit pulvérulent et relativement sec (gîtes à larves de Phlébotomes); enfin, masse de guano pur, grouillant de larves de *Ceratopogonidae* (*Dasyhelea adami* Vattier, 1964) et de *Psychodidae* (*Telmatoscopus albipunctatus* Will).

A ces aliments d'origine exogène ou allochtones, selon la terminologie classique de DUDICH (1932), c'est-à-dire provenant de l'extérieur (apports aériens, apports par les eaux, apports par les êtres vivants), s'ajoutent vraisemblablement des aliments d'origine endogène ou autochtones, provenant de la grotte elle-même (rôle des bactéries autotrophes).

(1) J.-P. ADAM, G. VATTIER et M. DEMELLIER, — Avril 1964. Doc. multigr.

4.2.3. COMPARAISON AVEC LE MILIEU CAVERNICOLE PALÉARCTIQUE.

Dans la région paléarctique, le troglobie vit dans un milieu caractérisé par trois facteurs : obscurité totale, hygrométrie très élevée, température basse, dont les deux derniers présentent des variations de très faible amplitude et de basse fréquence. La réunion de ces trois facteurs n'est, par ailleurs, pratiquement jamais réalisée dans le monde extérieur.

Ces facteurs écologiques rendent compte du métabolisme anormalement bas et de l'isolement quasi total du troglobie paléarctique, à tout jamais prisonnier du domaine souterrain qui lui assure seul les conditions nécessaires à sa survivance. Cet isolement écologique va de pair souvent avec des manifestations morphologiques parfois fort révélatrices d'une « évolution régressive » (JEANNEL, 1943).

Les conditions écologiques des grottes de la zone intertropicale sont bien différentes de celles des grottes de région tempérée (VATTIER et ADAM, 1966; VATTIER-BERNARD et ADAM, 1969). L'hygrométrie est toujours très forte, l'obscurité plus ou moins épaisse, mais la température y est plus élevée et la nourriture généralement abondante.

D'une part, une telle température s'avère très favorable à la vie d'Arthropodes à métabolisme normalement assez élevé, en particulier à bon nombre d'Insectes hématophages qui font défaut dans les grottes des régions paléarctiques, et d'autre part, la réunion des facteurs : température élevée et nourriture abondante entraînent, dans certaines grottes, une densité très forte de population. Une idée de cette densité peut être donnée par le résultat de certains piégeages lumineux.

Dans la galerie aval de Meya-Nzouari par exemple, nous avons pris par heure, en juillet 1963, avec un piège à lumière ultra-violette :

- 112 à 431 *Ceratopogonidae*,
- 21 à 156 Diptères divers (autres que *Culicidae* et *Phlebotominae* qui ne venaient pas à la lumière),
- 0,5 à 2 Ephémères,
- 36 à 71 Coléoptères,
- 10 à 72 Hyménoptères,
- 0,5 à 2 Lépidoptères.

Nous pensons intéressant de signaler aussi l'extraordinaire densité des guanos, même si cette densité ne constitue pas un caractère uniquement propre aux grottes des régions intertropicales. Dans 10 cm³ de guano liquide prélevé dans la galerie aval de Meya-Nzouari, nous avons compté 812 larves et 3 nymphes de *Dasyhelea adami* ainsi que 85 larves et 3 nymphes de *Telmatoscopus albipunctatus*.

Bref, c'est un grouillement de vie qui étonne le biologiste visitant ces grottes (Meya-Nzouari, Doumboula) pour la première fois. Très vite, il pourrait être tenté d'émettre l'hypothèse que ces cavernicoles, apparemment si favorisés par la nature de ce milieu souterrain, ne cherchent pas à en sortir et que, peut-être même, ils y sont fixés pour toujours.

4.2.4. ISOLEMENT RELATIF DU CAVERNICOLE DES RÉGIONS INTERTROPICALES.

En réalité, malgré ces conditions internes très favorables, semble-t-il, à leur développement, l'isolement des cavernicoles en Afrique Centrale est certainement moins absolu que celui des cavernicoles paléarctiques; ceci en raison de certains facteurs extrinsèques au milieu souterrain.

En effet, l'un des aspects typiques des régions karstiques du Bas-Congo est celui de vallées très profondes où coulent rivières ou ruisseaux. Au fond de ces vallées, le ruissellement a accumulé, au bénéfice d'épaisses galeries forestières, la terre végétale enlevée au plateau où ne subsiste plus qu'une savane chichement arborée.

Les grottes « actives », les plus intéressantes généralement pour le biologiste, s'ouvrent pour la plupart dans de telles vallées. La densité du couvert y entretient une pénombre permanente et une humidité toujours élevée. La ventilation enfin y reste très faible quand des vents modérés soufflent sur le plateau. Dans de telles conditions, il est parfaitement concevable qu'à certaines heures du jour ou de la nuit suivant les saisons, un cavernicole, un Phlébotome en l'occurrence, puisse sortir de la grotte « sans s'en apercevoir », les facteurs écologiques étant alors à l'extérieur fort proches de ceux qui règnent en permanence à l'intérieur.

La réciproque doit être vraie pour les troglaphiles et les troglaxènes qui sont particulièrement abondants dans les grottes des régions intertropicales humides. Ces hôtes temporaires ou accidentels du milieu cavernicole, venus spontanément ou apportés par les eaux lors d'épisodes torrentiels auxquels succèdent généralement des décrues rapides, doivent trouver dans certaines cavités des conditions (température, hygrométrie, nourriture) très voisines de celles de certaines vallées boisées, très encaissées, qui sont leur milieu de vie habituel.

4.3. Lieux de repos et de ponte des Phlébotomes.

4.3.1. ADULTES.

— *Conditions communes à toutes les grottes abritant des Phlébotomes.*

Les grottes qui hébergent des colonies de Phlébotomes sont extrêmement variées quant à leurs dimensions, leur topographie, etc. On a pu, en effet, observer et capturer *P. mirabilis* et *S. gigas* dans des salles immenses (Doumboula, Kila-N'Tari), dans des galeries plus modestes où la voûte est à portée de la main (galerie amont de Meya-Nzouari, Meya II) ou dans des laminoirs (grotte Nzao au Congo, grotte des Chimpanzés en Guinée). Mais tous ces gîtes, quelles que soient leurs différences, présentent certaines conditions qui leur sont communes, à savoir : une absence de ventilation sensible, une hygrométrie très forte, une température relativement élevée, enfin le plus souvent une obscurité totale, cette dernière règle tolérant toutefois quelques exceptions.

En effet, contrairement à *P. mirabilis* que nous avons toujours récolté dans les zones profondes et totalement obscures, *S. gigas* semble pouvoir vivre en des zones semi-obscurées. D'une part, nous connaissons une colonie de cette espèce qui vit en permanence dans la petite grotte de Malala II où l'obscurité n'est pas totale, d'autre part, F. LEPONT a observé, en juin 1969, des *S. gigas* aux abords et à l'entrée de la grotte de Bianga près de Sibiti. Malheureusement nous n'avons pu, pour des raisons indépendantes de notre volonté, prospecter personnellement cette grotte et faire les observations qui s'imposaient.

— *Répartition des Phlébotomes adultes dans les grottes.*

Dans les cavités étroites, genre laminoir, ou plus vastes, telles Meya-Nzouari ou Meya II, où le plafond est à portée de la main, nous avons observé et capturé des Phlébotomes adultes posés soit sur la voûte, soit sur les pentes verticales, sans préférence particulière de leur part, semble-t-il, pour l'une ou pour les autres. Dans les très vastes salles, comme la grotte de Doumboula par exemple, nous n'avons pu les observer qu'entre le niveau du sol et deux mètres de hauteur environ sur les parois verticales, mais il n'est pas exclu qu'ils puissent peupler le haut de ces parois et la voûte, même si celle-ci est à une vingtaine de mètres.

Toutefois, mâles et femelles sont en général inégalement répartis sur ces différentes surfaces. En effet, deux facteurs déterminent la répartition des Phlébotomes adultes à l'intérieur d'une grotte : la localisation des gîtes larvaires et l'emplacement des colonies de Chauves-souris et plus précisément des Microchiroptères.

Au-dessus des gîtes larvaires (0 à 1,50 m au-dessus du sol) se trouvent généralement une majorité de mâles et de femelles à jeun (observations faites avec *P. mirabilis*

à Doumboula et *S. gigas* à Meya II). Des dissections nous ont permis de constater que la presque totalité des femelles de *P. mirabilis* ainsi récoltées à Doumboula étaient nullipares (ovocytes au stade I et glandes annexes non développées).

Par contre, les femelles plus âgées, affamées, fraîchement gorgées ou en cours de digestion, se récoltent le plus souvent près des Chauves-souris (Meya-Nzouari, Meya II, Doumboula).

Dans de telles grottes, où les Chauves-souris se trouvent à portée de la main, il est fréquent d'observer autour d'un Minioptère ou d'un *Hipposideros* par exemple, soit à la voûte, soit sur une paroi verticale, un « anneau » de femelles de *P. mirabilis* ou de *S. gigas*, fraîchement gorgées, commençant leur digestion. La Chauve-souris envolée, les femelles de Phlébotomes demeurent un certain temps ainsi disposées.

Enfin, des femelles gravides, sur le point de pondre, ont été observées tant à Meya-Nzouari qu'à Meya II, soit sur la terre même des gîtes larvaires (*P. mirabilis*), soit à la base des rochers (*S. gigas*).

4.3.2. STADES PRÉIMAGINAUX.

DESCRIPTION DES GÎTES LARVAIRES :

— *De Phlebotomus mirabilis.*

Nous connaissons de très beaux gîtes larvaires de *P. mirabilis* dans deux grottes. Les premiers furent découverts en 1964 à Meya-Nzouari, dans la galerie amont, les seconds en 1966 à Doumboula.

Le milieu dans lequel sont déposées les pontes et où se développent larves et nymphes de cette espèce, est constitué d'un mélange guano-terreux sombre, très meuble, qui ne colle pas aux doigts.

À Meya-Nzouari, cette terre de gîte occupe soit des creux de rochers, soit des endroits généralement abrités au pied des parois ou de certains blocs de dimensions variables. Sa couleur est à peu près la même que celle du sol de la grotte. Ces gîtes sont particulièrement nombreux dans la salle dite des « Phlébotomes », dans la galerie amont de cette grotte. Nous n'en n'avons jamais découvert dans la galerie aval.

À Doumboula, le sol de la grotte, dans la deuxième salle, est constitué, au centre, par des éboulis rocheux, plus ou moins recouverts de guano. À la périphérie et jusqu'aux parois, il est fait d'une argile compacte de colmatage présentant des fissures de retrait plus ou moins larges et plus ou moins profondes. En de nombreux endroits, sur cette argile brunâtre, se détachent des plages sombres d'étendue variable, constituées du même mélange guano-terreux que celui observé dans la grotte de Meya-Nzouari. Certains amas de ce mélange occupent des fissures de retrait, d'autres s'étendent en de longs rubans au pied des parois.

Plusieurs échantillons de cette terre, prélevés soit à Meya-Nzouari, soit à Doumboula, ont été étudiés à la loupe; nous y avons trouvé, en assez grand nombre, des larves à différents stades et des nymphes qui, misés en élevage, ont donné naissance à des adultes appartenant à l'espèce *P. mirabilis*. C'est ainsi que furent découverts les gîtes des stades préimaginaux de cette espèce.

Ces gîtes sont d'épaisseur variable, quelques centimètres au plus; les larves s'enfoncent plus ou moins dans la terre et se maintiennent apparemment au niveau où elles trouvent leur hygropreferendum.

— *De Spelacophlebotomus gigas.*

C'est à F. LEPONT que nous devons la découverte en 1968 des gîtes larvaires de *S. gigas* dans la grotte de Meya II.

Au cours d'une prospection, nous avons pu personnellement observer larves et nymphes de cette espèce dans leur milieu naturel. Nous avons vu des nymphes fixées sur la tranche sèche de blocs calcaires et protégées par les irrégularités ou les stries de la roche. Quelques-unes étaient fixées sur la face inférieure d'un bloc en surplomb. Des larves à des stades différents se déplaçaient sur la terre pulvérulente plus ou moins

mêlée à du sable et à des matières organiques, ceinturant la base des dalles formant banquettes; quelques-unes progressaient sur la paroi verticale de ces dalles. Ces larves semblaient très vives et se déplaçaient à la façon des chenilles processionnaires. Apparemment, elles ne s'enfoncent pas dans le sol comme celles de *P. mirabilis*, mais vivent à la surface du substrat (sol ou rocher).

— Résultats des analyses de la terre de gîtes.

Plusieurs échantillons de terre pris dans ces gîtes larvaires ont été analysés au Laboratoire de Chimie des Sols du Centre O.R.S.T.O.M. de Brazzaville. Quatre échantillons ont été prélevés dans des gîtes de *P. mirabilis*; deux proviennent de la grotte de Meya-Nzouari, deux autres de la grotte de Doumboula. Un cinquième échantillon a été prélevé à Meya II, à la base des blocs de calcaire sur lesquels nous avons observé larves et nymphes de *S. gigas*. Sont donnés également, pour permettre quelques comparaisons, les résultats partiels d'analyses de terres prélevées en forêt et en savane dans la région de Kindamba. Les résultats figurent dans le tableau ci-dessous :

		Meya-Nzouari I	Meya-Nzouari II	Doumboula I	Doumboula II	Meya II	Forêt	Savane
Granulo-métrie %	Humidité	4,8	5,4					
	Argile (— 2 μ) .	13,4	19,8					
	(Limon fin (2 à 20 μ)	18,9	23,9					
	Limon grossier (20 à 50 μ) . . .	0,03	0,04					
	Sable fin (50 à 200 μ)	18,2	20,6					
	Sable grossier (200 à 2 mm) .	26,1	14,8					
Bases totales pour 100 g en mé	CaO mé	27,9	15,0	68,9	66,8	12,69		
	MgO mé	3,78	4,23	27,9	25,0	5,67		
	K ₂ O mé	2,97	2,97	14,7	7,7	2,54		
	Na ₂ O mé	1,35	1,2	3,2	3,0	0,39		
	Somme mé	36,0	23,40	114,7	102,5	21,29		
Bases échangeable pour 100 mg en mé	CaO mé	27,7	12,3	68,6	66,8	3,92	9,42	1,65
	MgO mé	1,81	1,54	15,6	9,8	0,38	4,94	1,31
	K ₂ O mé	2,10	1,11	5,3	5,1	0,15	1,26	0,37
	Na ₂ O mé	0,74	0,33	1,9	1,2	0,13	0,22	0,08
	Somme mé	33,36	15,27	91,4	85,9	4,58	15,84	3,41
Carbone ‰	106	104	171	184	41	60,8	41,8	
Azote ‰	14,40	14,15	37	31	2	4,3	2,5	
C/N	7,3	7,3	4,6	5,9	20,5	14,1	16,7	
Matières organiques ‰	183	180	296	318	70,7	104,8	72,1	
C humique ‰	0,6	9,6	6,06	2,00				
C fulvique ‰	4,4	3,0	5,2	4,1				
C humifié total ‰	5,0	12,6	11,3	6,1				
Fe ₂ O ₃ total %	2,6	3,6	4,2	5,6	4,4			
F ₂ O _R libre %			2,6	3,5	3,2			

N.B. — L'humidité est mesurée par la différence de poids entre un échantillon de terre fraîche et le même échantillon de terre desséchée. Pour effectuer cette mesure, la terre est préalablement séchée à l'air pendant une dizaine de jours, puis passée à l'étuve à 60 °C.

— Bases totales : on entend par bases totales toutes les bases extraites par HCl.

— Bases échangeables : ce sont les bases fixées sur le complexe absorbant, c'est-à-dire l'ensemble des colloïdes contenus dans le sol.

— mé : signifie milli-équivalent ; un milli-équivalent pour un corps donné est égal au poids atomique ou moléculaire en milligrammes divisé par la valence. Exemple : pour le calcium, un milli-équivalent égale 40 milligrammes/2 soit 20 milligrammes.

— Matière organique = $C \times 1,7$.

Il ressort de ces analyses que les larves de *P. mirabilis* et *S. gigas* se développent dans des milieux très différents.

La terre des gîtes larvaires de *P. mirabilis*, tant à Meya qu'à Doumboula, est caractérisée par une extraordinaire richesse en bases et en matière organique. Il s'agit d'un sol depuis longtemps en place et dont la matière organique, comme l'indique le rapport C/N (4,6 à 7,3) est bien décomposée.

La terre des gîtes larvaires de *S. gigas*, au contraire, est pauvre en matière organique. Cette matière organique est beaucoup moins décomposée. La terre de Meya II doit en partie sa pauvreté, comme celle du sol de savane dont elle est proche, au lessivage résultant des crues relativement fréquentes en saison des pluies.

Après examen de ces deux types de gîte, on s'explique mieux la différence de comportement entre les larves de *P. mirabilis* et celles de *S. gigas*. Les premières se déplacent peu étant donné la richesse du milieu dans lequel elles vivent ; les secondes en quête de nourriture mènent une vie errante à la surface des rochers et du sol.

4.4. Faune associée.

4.4.1. VERTÉBRÉS.

— *Inféodation aux Chiroptères.*

Toutes les grottes renfermant des Phlébotomes abritent, en plus ou moins grand nombre, des Chiroptères : Microchiroptères seuls ou Microchiroptères et Mégachiroptères. Là où la population phlébotomienne est particulièrement dense, les Chiroptères, eux aussi, constituent d'importantes colonies. Dans les grottes de Meya-Nzouari et de Doumboula, où ces derniers sont particulièrement nombreux, un inventaire aussi complet que possible a été fait :

La grotte de Meya-Nzouari abrite dans la galerie amont les espèces suivantes (1) :

— *Hipposideros caffer* Sundwall ; *Miniopterus minor minor* Peters (= *newtoni* Bocage) ; *Rhinolophus adami* Aellen et Brosset ; *Rhinolophus sylvestris* Aellen ; *Rhinolophus landeri* Martin ; *Triaenops persicus* subsp. nov.

tandis que *Roussettus aegyptiacus occidentalis* Eisentraut colonise sa partie aval.

La grotte de Doumboula héberge en grand nombre :

— *Roussettus aegyptiacus occidentalis* Eisentraut ; *Triaenops persicus* subsp. nov. ; *Miniopterus minor minor* Peters ; *Hipposideros caffer* Sundwall ; *Myotis megalopus* (Dobson) ; *Pipistrellus nanus* (Peters) ; *Nycteris macrotis* Dobson.

Les autres grottes sont beaucoup moins riches en Phlébotomes et en Chiroptères.

L'inféodation étroite des Phlébotomes cavernicoles aux Chiroptères et plus particulièrement aux Microchiroptères, est confirmée par deux observations :

— dans la nature, nous avons fréquemment observé des Phlébotomes disposés en anneau autour des Chauves-souris et nous avons pu souvent assister à la prise des repas. Le Phlébotome pique généralement sur la membrane alaire ou les membres, parfois sur le museau ;

(1) Ces chiroptères ont été confiés par J.-P. ADAM à MM. AELLEN et BROSSET pour détermination.

— nos élevages expérimentaux ont été réalisés en utilisant régulièrement des Roussettes comme hôtes.

— *Hôtes divers possibles.*

Dans de nombreuses grottes, nous avons vu des traces ou des piquants d'*Atherurus africanus* Gray, parfois l'animal lui-même. Ce porc-épic est un hôte assez apprécié des femelles de *S. gigas*.

Des rats du genre *Praomys* ont été pris dans des nasses placées dans les grottes de Meya-Nzouari et de Bitorri.

L'Homme, enfin, est un hôte rare mais possible pour les femelles de *S. gigas*. Nous ne pouvons en douter après avoir subi personnellement ses nombreuses attaques, soit à Meya-Nzouari et à Meya II lors des captures, soit au laboratoire souterrain de Bitorri pendant les soins aux élevages.

4.4.2. INVERTÉBRÉS.

A Meya-Nzouari, avec *P. mirabilis* et *S. gigas* cohabitent *Anopheles hamoni* Adam, 1962, *Uranotaenia cavernicola*, Mattingly, 1945, de nombreux *Chironomidae* et *Ceratopogonidae* [nous avons décrit dix-huit espèces nouvelles de cette dernière famille (VATTIER et ADAM, 1966)]; une espèce de *Psychodinae* : *Telmatoscopus albipunctatus* Will. déterminée par L. W. QUATE, et divers autres Diptères ; des Coléoptères *Xylophilidae* et *Staphylinidae* ; plusieurs espèces de *Streblidae* (*Raymondoidea leleupi* Jobling, 1954 ; *Raymondia simplex* Jobling, *Raymondia seminuda* Jobling 1954 ; *Nycteribosca alluandi* Falcoz, 1929, *Nycteribosca africana* Walker, 1849 ; des *Afrocimex* (*A. leleupi*) et *Ornithodoros faini* Hoogstraal, 1960.

Dans la grotte de Doumboula près de Loudima, *P. mirabilis* et *P. emilii* coexistent avec une importante colonie de *Dasyhelea flava* C.I.M., 1921, *Aedes (Aedimorphus) minutus* (THEOBALD, 1901) et *Aedes (Aedimorphus) cumminsii* (THEOBALD, 1903), espèces troglodéennes. Dans cette grotte vit un grand nombre d'autres petits Insectes indéterminés : *Chironomidae*, Diptères variés, etc., qui viennent en masse autour des lampes et entrent dans le nez, la bouche ou les oreilles du prospecteur.

Signalons aussi que, dans cette grotte, de nombreux ectoparasites ont été trouvés sur les Chiroptères. Ils ont été déterminés par R. TAUFFLIEB. Ce sont :

ACARIENS.

— *Spinturnicidae* : *Periglischrus moucheti* Tell, *Periglischrus africanus* Zumpt, *Spinturnix semilunaris* de Meillon et Lavoipierre.

— *Laelaptidae* : *Bewsiella fledermaus* Domrow, *Hirstesia transvaalensis* Zumpt,

— *Trombiculidae* : *Riedlinia* sp. et *Trombicula* sp.

DIPTÈRES.

— *Nycteribiidae* : *Eucampsipoda africanus* Theodor et *Nycteribia schmidlii scotti* Falcoz.

— *Streblidae* : *Nycteribosca longiarista* Jobling.

Dans la grotte de Malala II et celle de Matouridi, *S. gigas* et *P. mirabilis* vivent en compagnie d'*Anopheles caroni* Adam, 1961, espèce troglodéenne.

Quant au milieu guano-terreux qui constitue les gîtes larvaires de *P. mirabilis* à Meya-Nzouari et à Doumboula, il semble être le lieu d'élection de nombreux Acariens, de larves de Coléoptères, d'Isopodes terrestres... Il est vraisemblable qu'un certain nombre de stades préimaginaux de *P. mirabilis* sont victimes de divers prédateurs.

Enfin, toutes les cavités visitées abritent en plus ou moins grand nombre des Acridiens (*Phaeophilacris*), des Blattes, des Hémiptères (*Reduviidae*), des Coléoptères, de nombreux Arachnides (Araignées et Phrynes).

4.5. Action de différents facteurs sur les populations phlébotomiennes.

4.5.1. INFLUENCE DE LA PRÉSENCE DE L'HOMME DANS LES GROTTES.

« Les écosystèmes qui ont mis des millions d'années à s'établir sont des formations fragiles, en équilibre instable, facilement détruites. En quelques années l'homme peut, par son imprévoyance ou son ignorance, détruire d'une façon irrémédiable ce que la nature a mis des siècles à réaliser » (DAJOZ, 1970).

Nos travaux ont nécessité de nombreuses incursions et de longues heures de présence dans plusieurs grottes. Dans celles de Meya-Nzouari et de Doumboula, notamment, la présence trop prolongée de l'homme a eu, très tôt, une influence sur les colonies de Chiroptères et sur les Phlébotomes.

— Influence sur les Chiroptères.

A Meya-Nzouari, après un certain nombre d'allées et venues, les Chauves-souris, tant les Microchiroptères de la galerie amont que les Roussettes de la partie aval, effrayées par notre présence, se firent de moins en moins nombreuses et nous avons craint la disparition complète de la colonie. Afin d'éviter le pire, un certain nombre de mesures ont dû être prises : louer le terrain aux Chefs de terre, afin de pouvoir interdire l'accès de la grotte à toute personne étrangère au service; ne faire aucune capture de Chauves-souris pendant un certain temps; réduire au minimum nos incursions dans la grotte et n'y pénétrer que la nuit lorsque les Chauves-souris étaient sorties.

Grâce à ces précautions, maintenues pendant plusieurs années, la colonie de Chiroptères s'est petit à petit reformée et la grotte a repris progressivement, au moins en partie, son aspect d'antan.

Dans la grotte de Doumboula, les Microchiroptères particulièrement abondants occupent généralement les parois verticales d'une très vaste salle, à partir de 1,50 m au-dessus du sol. Deux ou trois incursions successives dans cette grotte suffisent pour que tous les Chiroptères quittent leur place habituelle et se réfugient sous la voûte.

— Influence sur les Phlébotomes.

Elle s'est faite sentir de diverses manières.

Tout d'abord, les Phlébotomes étant étroitement liés aux Chiroptères, la diminution du nombre de ceux-ci entraîne inévitablement pour les Phlébotomes une plus grande difficulté à se nourrir et en conséquence une baisse de leur population. Rappelons que les Phlébotomes sont de très mauvais voiliers et qu'ils ne peuvent aller très loin à la recherche d'un hôte. La disparition totale de la colonie de Chiroptères entraînerait vraisemblablement celle de la population phlébotomienne. Ceci est vrai pour *P. mirabilis* (cf. les préférences trophiques de cette espèce, § 5).

Par ailleurs, les prélèvements répétés, tant d'adultes que de larves, qu'il nous a été nécessaire d'effectuer pour la mise au point de techniques d'élevage valables, ont porté préjudice à la population phlébotomienne de plusieurs grottes; ceci d'autant plus que le cycle évolutif de ces phlébotomes est très long. Aussi par la suite avons-nous diminué sérieusement l'importance de nos captures pour ne pas détruire certaines stations.

Enfin, l'homme étant un hôte éventuel — c'est le cas pour *S. gigas* — il peut influencer le déroulement du cycle gonotrophique.

Il est difficile de chiffrer cette influence de l'homme, qu'elle soit directe par les prélèvements ou indirecte par l'intermédiaire des Chauves-souris, d'autant plus que d'autres facteurs, plus ou moins mal connus, interviennent certainement. Par ailleurs, il ne nous a pas été possible de faire une véritable étude de la dynamique de la population. Toutefois, quelques observations et quelques chiffres sont assez révélateurs du dommage causé.

Lors des toutes premières prospections que nous avons faites en 1963 et 1964 à Meya-Nzouari, le taux des captures était de l'ordre de 60 à 75 Phlébotomes par homme et par heure suivant l'agilité du captureur.

Mais, à partir de 1965, la population allait décroître régulièrement. Les résultats des captures effectuées en 1965 et 1966 sont les suivants :

		Phlébotomes par homme et par heure.		
— Janvier 1965	43			
— Février 1965	33	»	»	»
— Avril 1965	36,5	»	»	»
— Septembre 1965	31,5	»	»	»
— Octobre 1965	24	»	»	»
— Novembre 1965	45	»	»	»
— Décembre 1965	34	»	»	»
— Février 1966	15	»	»	»
— Avril 1966	20	»	»	»
— Septembre 1966 : pas de capture possible étant donné la rareté des Phlébotomes. Nous en avons aperçu une dizaine; à l'action de l'homme s'était jointe celle des crues dont nous parlerons dans le paragraphe suivant.				

Comme l'indique ce tableau, nous laissons la grotte « se refaire » pendant certaines périodes. D'avril à septembre, aucune capture n'a été faite; en 1966, deux captures seulement ont été effectuées. A partir de septembre 1966, nous avons cessé toute capture importante de ce genre; nous faisons des prélèvements assez espacés, d'une dizaine ou d'une vingtaine de Phlébotomes à chaque fois.

A Doumboula, deux captures ont été faites en 1965, au taux de 75 Phlébotomes par homme et par heure. En août 1967, trois captureurs, dont deux expérimentés, en récoltaient 45 à eux trois en une heure.

4.5.2. INFLUENCE DES CRUES EN SAISON DES PLUIES.

Dans certaines grottes, notamment dans les grottes « goules » et dans celles qui s'ouvrent au fond de vallées très encaissées dont la rivière grossit très rapidement (Meya II, Meya-Nzouari), les crues modifient sérieusement la répartition et la densité de la population phlébotomienne. Elles peuvent entraîner, en effet, d'après nos observations personnelles :

- la destruction des gîtes larvaires,
- le déplacement des adultes,
- l'éloignement des Chiroptères.

Nous avons pu constater ces trois phénomènes consécutifs à une crue importante dans la grotte de Meya II qui abrite une importante colonie de *S. gigas*. Lors de précipitations violentes et importantes, l'eau monte très haut dans la grotte, notamment dans la première partie où elle peut atteindre la voûte. Les débris végétaux, relativement frais et peu décomposés accrochés çà et là, en font foi. L'eau à de tels moments lessive le sol et les dalles formant banquettes sur les côtés. Les stades préimaginaux de *S. gigas*, qui se promènent ou sont fixés sur ces dalles et la terre qui les entoure, doivent se trouver entraînés et une grande partie d'entre eux, même si la décrue est rapide, comme c'est généralement le cas, doit disparaître. Quant aux adultes, ils sont très nombreux dans cette partie de la grotte pendant la saison sèche, mais ils le deviennent beaucoup moins pendant la saison des pluies et sont même très rares à la fin de celle-ci, certaines années. Quelques chiffres vont confirmer ces observations.

Précisons auparavant que la saison des pluies s'étend du mois d'octobre à la fin mai-début juin, et la saison sèche du mois de juin au mois d'octobre. Il existe une petite saison sèche, plus ou moins marquée suivant les années, vers le mois de janvier.

Les premières prospections dans cette grotte ont été effectuées pendant la saison des pluies : les 3 novembre et 19 décembre 1963. La récolte avait été assez pauvre : *Iulidae*, *Acrididae* (*Phaeophilacris*), *Tipulidae*, 2 *Culicidae* et 2 *S. gigas*. Il est d'ailleurs noté dans un rapport multigraphié de l'époque (ADAM, VATTIER et DEMELLIER, 1964) : « La prospection faunistique de cette grotte a été assez décevante. »

Nous sommes restés de longs mois sans y retourner, vu le peu d'intérêt que semblait présenter cette cavité. Mais en août 1965, étant obligés de réduire au maximum nos captures à Meya-Nzouari, nous sommes retournés à tout hasard dans cette grotte de Meya II pour essayer de récolter quelques adultes nécessaires à nos élevages. Notre surprise fut grande alors d'y observer des Phlébotomes un peu partout sur les rochers et d'en récolter, aidés d'un captureur, 88 en une heure.

D'autres captures ont suivi; voici les résultats :

— en septembre	56	par homme et par heure.
— au début d'octobre, avant les premières pluies....	54	» »
— fin octobre, après les premières pluies	25	» »
— en novembre, après plusieurs grosses tornades	3	» »

Pendant la saison sèche 1966, la population de *S. gigas* est redevenue abondante dans cette partie de la grotte.

Au début du mois d'octobre de la même année, avant les premières pluies, nous avons capturé 55 Phlébotomes par homme et par heure; les chiffres ont diminué à nouveau pendant la saison des pluies qui a suivi.

Une baisse légère de la population au mois de novembre 1965 aurait pu s'expliquer par le fait des prélèvements précédents. A Meya-Nzouari, pour *P. mirabilis*, à la suite de captures beaucoup plus importantes que celles faites à Meya II, nous avons vu la densité de la population décroître progressivement, mais pas brutalement comme dans cette dernière cavité.

Par ailleurs, bien que nous n'ayons pas réussi l'élevage des stades préimaginaux de *S. gigas*, nous le soupçonnons d'avoir, comme *P. mirabilis*, une vie larvaire assez longue. En supposant qu'elle soit de même durée que celle de *P. mirabilis* obtenue en élevage, la baisse de population consécutive à nos prélèvements aurait dû se faire sentir plus tard.

Nous pensons donc que l'eau est responsable des variations de population observées dans cette grotte. Une partie des gîtes larvaires, ceux que nous avons étudiés notamment, ne peuvent résister à certaines crues violentes comme furent celles de la saison des pluies 1965-66. Quant aux adultes, pour subsister, ils doivent se retirer dans certains endroits de la grotte que l'eau ne peut atteindre et qui sont peu accessibles à l'homme (petites niches, fentes) ou émigrer au fond de celle-ci, au-dessus de la nappe d'eau, là où la voûte est haute. Ils doivent aussi pendant la saison des pluies chercher d'autres endroits de ponte que ceux que nous connaissons.

Autre fait intéressant : pendant la saison des pluies les rares femelles de *S. gigas*, capturées dans la première partie de la grotte, sont toutes à jeun, tandis qu'en saison sèche une partie d'entre elles sont bien gorgées. Ceci peut s'expliquer : en effet, bien que les Microchiroptères ne soient jamais très abondants dans la première partie de la grotte, quelques-uns y viennent pendant la saison sèche. A la saison des pluies, au contraire, vraisemblablement gênés par la montée des eaux, ils se réfugient au fond de la grotte, au-dessus de la nappe d'eau, où la voûte est plus haute.

Un autre exemple de destruction des gîtes larvaires par les crues nous a été donné à Meya-Nzouari. Dans la salle des Phlébotomes existent, avons-nous dit, de très beaux gîtes larvaires constitués d'un mélange guano-terreux très meuble. Ces gîtes sont demeurés inchangés de 1964 à 1966. Or, à la fin de la saison des pluies 1966, plusieurs d'entre eux, les plus bas, situés au ras du sol ou dans des creux de celui-ci ont été détruits. Pourtant l'eau n'avait pas pénétré dans cette salle qui est surélevée par rapport à l'entrée et au lit de la rivière souterraine; il n'y avait pas trace de lessivage. Mais à plusieurs reprises, notamment au mois de mai 1966, lors des pluies abondantes qui ont duré plusieurs jours, le Nzouari a énormément grossi; il s'engouffrait comme un torrent dans la grotte au point d'en interdire complètement l'entrée. Le niveau de la rivière souterraine a tellement monté que des régions de la grotte généralement intouchées par les eaux, ont été imprégnées d'eau par capillarité; la terre meuble des gîtes s'est trouvée colmatée et les larves de *P. mirabilis* détruites.

Il est évident que les crues sont d'une violence variable suivant les années et qu'elles ne sont pas toujours aussi dévastatrices.

N.B. — Des observations analogues (influence de l'homme, action des crues) ont été faites par J.-P. ADAM et nous-même sur la population d'*Anopheles hamoni*, Adam, 1962, espèce cavernicole vivant dans la grotte de Meya-Nzouari.

4.5.3. RÉACTION DES PHLÉBOTOMES A LA LUMIÈRE.

A Meya-Nzouari, à Meya II, à Doumboula, ni *P. mirabilis* ni *S. gigas* ne nous ont semblé être particulièrement attirés par la lumière; nous n'en n'avons jamais vu venir voler autour des lampes éclairant nos Laboratoires. Les piègeages à la lumière ultra-violette, à la lumière noire et à la lumière polychromatique n'ont jamais rien donné.

En 1964 (Adam, Vattier et Pajot, doc. multigr.), nous avons effectué dans la grotte de Meya-Nzouari, 23 heures de piègeage à la lumière blanche, 45 heures à la lumière noire, 28 heures à la lumière ultra-violette. Le nombre de Phlébotomes capturés, exprimé en moyenne/heure fut de 0 avec les lumières blanche et noire et de 0,03 avec la lumière ultra-violette, alors que pour les *Ceratopogonidae* par exemple, elle était respectivement pour ces trois types de pièges, de 61, 129 et 126. Nous lisons d'ailleurs dans le rapport précité : « Il est remarquable que, en dépit de l'existence dans la salle amont où était placé le piège, de nombreux *Culicidae* (*Anopheles hamoni*, *Uranotaenia cavernicola*), de très nombreux Phlébotomes (*Spelaeophlebotomus gigas* et *Phlebotomus mirabilis*) et de nombreux *Streblidae*, pas un de ces insectes ne s'est pris. Nous pensons qu'il faut voir là un effet de la très grande hygrophilie de tous ces insectes que doit repousser la zone plus sèche qui se crée forcément autour de l'ampoule du piège. Il serait intéressant de monter un piège utilisant un tube à lumière froide (tube à décharge). » Quelques mois plus tard, nous utilisons un tube à décharge dans la grotte de Doumboula (ADAM et VATTIER, 1965, rapport multigraphié); 105 femelles et 54 mâles de *Dasyhelea flava* (*Ceratopogonidae*) furent récoltés mais pas un seul *P. mirabilis*. Ce piègeage ne dura qu'une heure.

Dans tous ces cas, *S. gigas* et *P. mirabilis* ne présentaient aucune phototaxie positive. F. LEPONT, par contre, a capturé plus tard au piège lumineux C.D.C., dont l'éclairage est très faible, un certain nombre de *S. gigas* dans les grottes de Meya-Nzouari et de Nzaou. On pourrait donc conclure que *S. gigas* supporte sans gêne apparente la lumière et qu'il est attiré par celle-ci lorsqu'elle ne dépasse pas une certaine intensité (1).

En fait, les réactions à la lumière semblent être variables suivant les populations.

Dans la grotte semi-obscur de Malala II, nous avons trouvé une population de *S. gigas* ayant un comportement vis-à-vis de la lumière différent des colonies-sœurs des grottes voisines. Les Phlébotomes de cette cavité sont très nettement photophobes. Dès qu'on les éclaire, ils s'envolent et se retirent dans des fentes ou dans les moindres infractuosités de la roche où ils demeurent inaccessibles. On ne peut faire de bonnes captures qu'à l'aide d'un aspirateur.

J.-P. ADAM (communication personnelle) avait observé une telle réaction chez les *S. gigas* de la grotte des Chimpanzés en Guinée.

Signalons aussi, et cela n'est pas sans nous surprendre à divers titres, que plusieurs exemplaires de *P. mirabilis* ont été récoltés en Angola (ABONNENC, 1967) par A. DE BARROS MACHADO, à l'aide d'un piège lumineux dit « New Jersey Light Trap »; les uns ont été pris à « Parque Carisso » dans la galerie forestière de la rivière Luachimo, les autres sous la véranda d'une maison à Dundo. Toute grotte serait absente dans la région ! Précisons qu'à Meya, notre campement de surface est juste au-dessus de la grotte de Meya-Nzouari et que le soir nous avons pris fréquemment autour de nos lampes plusieurs espèces de Phlébotomes épigés mais que jamais nous n'avons observé de *P. mirabilis*.

(1) On peut se demander si des captures n'auraient pas pu être obtenues avec un piège C.D.C. fonctionnant sans lumière seulement avec l'aspiration.

Apparemment, il n'y a pas de différences morphologiques entre les *P. mirabilis* du Congo et ceux de l'Angola identifiés par ABONNENC, ni entre les *S. gigas* de Meya II et ceux de Malala II. Pour les déceler, s'il en existe, il faudrait procéder à une étude biométrique d'importantes séries prélevées dans chacune des populations.

5. ÉTUDE BIOLOGIQUE

5.1. Stades préimaginaux.

5.1.1. DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES.

Depuis plus d'un demi-siècle, un certain nombre de biologistes se sont intéressés à la vie préimaginale des Phlébotomes; ils en ont étudié la durée, les variations et, dans quelques cas, les facteurs susceptibles d'en modifier le cours. De tels travaux ont été réalisés sur des espèces de la région paléarctique, telles que *Phlebotomus papatasi* Rond. et *perniciosus* Newstead, ainsi que sur des formes de la région éthiopienne et du continent américain. Nous rappellerons ici quelques-uns des résultats obtenus.

Après MARETT (1915), WITTINGHAM et ROOK (1923) ont étudié le cycle de *Phlebotomus papatasi*. Ils ont enregistré des durées de développement très variables (24 jours à 202 jours) pour la période allant de la ponte à la nymphose.

D'après ces auteurs, un abaissement de température au-dessous de 18 °C et un accroissement de l'humidité provoqueraient l'entrée en hibernation des larves au stade IV.

Quatre années plus tard, ROUBAUD et COLAS-BELCOUR (1927) ont fait paraître les résultats de leurs observations sur cette même espèce : le cycle évolutif de *Phlebotomus papatasi* Rond. dure plus d'un mois à 27 °C et plus de deux mois à 25-26 °C. Ils insistent « sur le phénomène du ralentissement évolutif qui, même à l'étuve à 27 °C, affecte spontanément certaines larves au 4^e stade, et qui doit être certainement considéré comme un phénomène de pseudo-hibernation obligatoire, affectant l'allure d'une diapause ou phénomène d'asthénobiose spontanée ». Leurs observations les amènent « à constater que le ralentissement de l'évolution larvaire au 4^e stade peut être indépendant des circonstances extérieures de température et d'humidité du milieu... Les Phlébotomes, ou tout au moins certaines espèces d'entre eux, doivent être considérés comme des Insectes hétérodynames, c'est-à-dire dont les générations successives ne sont pas toutes douées de la même activité évolutive ».

Phlebotomus perniciosus a été également étudié par ces différents auteurs : WITTINGHAM et ROOK notent une vie préimaginale de huit semaines en été, MARETT de 34 jours à 4 ou 5 mois. ROUBAUD et COLAS-BELCOUR, à 25-26 °C, ont observé un minimum de 54 jours et un maximum de 140 jours.

Quelques années plus tard, après avoir étudié la même espèce, ADLER et THEODOR (1935), remarquent « It was pointed out that whatever its origin, hibernation in *Phlebotomus perniciosus* is apparently a cyclical phenomenon which cannot be explained by changes in temperature only ».

LINDQUIST (1936) signale une diapause de 167 jours chez les œufs de *Phlebotomus diabolicus* Hall, espèce du Texas.

BARRETTO (1942) observe des diapauses de 96 à 203 jours chez 47,6 % des larves au 4^e stade de *Phlebotomus whitmani*, espèce brésilienne qu'il maintient en élevage. Véritable diapause, considère-t-il, parce que indépendante des conditions de température, d'humidité et de nourriture. Cette hypothèse rejoint celle des Insectes « hétérodynames » de ROUBAUD et COLAS-BELCOUR (1927).

ADDIS (1945), travaillant au Texas sur une espèce néarctique *Phlebotomus anthophorus* Addis, ne peut obtenir au bout de deux mois la nymphose des larves au 4^e stade,

tant qu'ils les nourrit d'un mélange de fèces de lapin et de sang séché. Dès qu'il ajoute quelques gouttes d'un complexe vitaminique B au milieu nutritif, les larves se nymphosent dans les 3 jours. Il est donc possible que des conditions d'élevage défavorables (baisse de température, excès de moisissures dans le milieu, nourriture déficiente) déclenchent des périodes de quiescence.

ABONNENC, LARIVIÈRE et YVINEC (1957) ont étudié le cycle évolutif de plusieurs espèces de la région éthiopienne. Ils ont réalisé pour cela des élevages à différentes températures dans des étuves.

Les résultats sont les suivants :

Espèces	T°	Périodes ponte-éclosion (en jours)	Durée totale du cycle évolutif (en jours)
<i>P. freetownensis sudanicus</i> (*)	23-28°	7	39 à 41
	29-31°	4-5	25 à 40
	28°	5	25 à 34
	20-30°	9-13	62 à 64
<i>P. freetownensis magnus</i> (*)	27°		42
	28,5°		25 à 33
	29-30°		24 à 33
<i>P. antennatus occidentalis</i> (**)	28-30°	4-6	21 à 37
<i>P. dubius</i>	28°	5-8	24 à 38
<i>P. schwetzi</i>	28°	—	29 à 31

* *P. freetownensis sudanicus* et *P. freetownensis magnus* sont compris dans la synonymie de *P. magnus* Sinton, 1932 (ABONNENC et YVORE, 1969).

** *P. antennatus occidentalis* est synonyme de *P. antennatus* Newstead, 1912.

En terminant, ils signalent : « Au cours de tous nos élevages, nous n'avons jamais observé de phénomène d'asthénobiose signalé par ROUBAUD, c'est-à-dire le ralentissement de la vie de certaines larves vivant dans le même milieu et dans les mêmes conditions que leurs sœurs ». Il faut remarquer que ABONNENC *et coll.* travaillaient sur des espèces éthiopiennes et ROUBAUD sur des espèces paléarctiques naturellement soumises à des variations saisonnières de climat beaucoup plus grandes.

JOHNSON et HERTIG (1961), travaillant sur une série d'espèces américaines, ont mis en évidence l'influence de différences faibles de la température (1 ou 2 degrés en plus ou en moins).

Ils ont observé que certaines espèces dans des salles à air conditionné avec une température de 26,5 °C se développaient beaucoup mieux qu'à 25,5 °C dans des salles semblables, et que, si les larves se portaient bien à 26,5 °C, l'éclosion des œufs et le développement larvaire étaient plus satisfaisants à des températures plus élevées.

Aussi ont-ils modifié les conditions de leur élevage en conséquence.

Les pots avec les œufs et les larves sont maintenus dans des pièces largement aérées à une température de 26 à 29 °C avec occasionnellement des montées à 30-31 °C à midi pendant la saison chaude. Pendant la saison sèche, l'humidité relative varie de 54 à 92 % ; pendant la saison humide, elle est supérieure à 90 %.

Quand les adultes commencent à sortir, les pots sont transférés dans une salle à air conditionné avec une température de 26,6 °C le jour et 27-28,5 °C la nuit.

Ces auteurs ont obtenu les résultats suivants :

Espèces	Durée de l'évolution de l'œuf	Durée totale du cycle évolutif	Durée de la nymphose
<i>P. sanguinarius</i> F. et H.	9 à 13	50 (44-63)	12 à 16
<i>P. gomezi</i> Nitz.	4 à 14	34 (28-45)	5 à 10
<i>P. panamensis</i> Dyar	8 à 12	38 (30-48)	3 à 9
<i>P. pessoana</i> Barr.	8 à 12	32 à 38	—
<i>P. ylephiletor</i> F. et H.	7 à 13	50 (34-49)	7 à 10
<i>P. trapedoi</i> F. et H.	8 à 14	38 à 54	7 à 14
<i>P. aclydiferus</i> F. et H.	—	33	—
<i>P. apicalis</i> Fl. et A.	9 à 11	36	5
<i>P. arboralis</i> Fl. et A.	9 à 11	38 à 44	7 à 8
<i>P. camposi</i> Rodr.	8 à 10	42	11
<i>P. cayennensis</i> Fl. et A.	—	26 à 27	—
<i>P. galindoi</i> F. et H.	13 à 17	76	12
<i>P. isovespertilionis</i> F. et H.	9 à 12	36 à 45	9 à 12
<i>P. nordestinus</i> Mang.	—	38	—
<i>P. serranus</i> D. et A.	6 à 9	35 à 37	7 à 11
<i>P. shannoni</i> Dyar	11 à 14	42 à 51	8 à 10
<i>P. spinosus</i> Fl. et A.	—	52 ± 3	10
<i>P. trinidadensis</i> Newst.	8 à 10	38	10 à 13
<i>P. triramulus</i> F. et H.	8	41 à 46	11 à 14
<i>P. vespertilionis</i> F. et H.	15	45	11
<i>P. vexillarius</i> F. et H.	8	55	9

JOHNSON et HERTIG ont observé quelques phénomènes de quiescence dont la cause pour eux serait les conditions défavorables d'élevage.

Plusieurs chercheurs soviétiques ont également effectué de nombreuses observations sur la durée de développement des stades préimaginaux (PERFIL'EV, 1968). Nous donnons sous forme de tableaux les principaux résultats obtenus :

Auteurs	Lieu	Espèce	Température	Durée de la vie préimaginale
SHEVCHENKO (1929-1930)	Uzbekistan	<i>P. papatasi</i>	22 à 28 °C	44 à 53 jours
»	»	<i>P. sergenti</i>	»	37 à 44 jours
KAMALOV (1937) ...	Tiflis	<i>P. papatasi</i>	20 à 28 °C	41 à 69 jours
»	Géorgie	<i>P. grimmi</i>	»	36 à 46 jours
LISOVA (1931)	Tachkent	<i>P. chinensis</i>	»	46 jours

La durée de la vie préimaginale de *P. chinensis* fut également étudiée en Chine par RAYNAL (1937). A 25-35 °C, elle variait de 44 à 53 jours.

VOLKOVA (1950) a étudié à Sébastopol la durée du développement préimaginal chez trois espèces. Les résultats de ses expériences sont les suivants :

Espèce	Température	H. R.	Œuf	Durée en jours stades larvaires	Nymphe
<i>P. papatasi</i> ..	22°1-24°6	62,23-74,68 %	10-17	27-71	8-41
	22°4-28°	51,29-80,22 %	10	31-39	8-41
	(le plus souvent 28°)	(le plus souvent 80,22 %)			
<i>P. major</i>	22°1-24°6	62,23-74,68 %	9-13	21-31	5-10
<i>P. perfiliewi</i> ..	»	»	9-13	32-33	5-10

SOKOLOV et TARVIT (1934) ont observé que les larves de *Phlebotomus papatasi* meurent au bout de 30 minutes quand la température descend à — 10 °C, qu'elles restent vivantes pendant 2 heures 30 à — 6 °C, survivent 2 à 3 jours à — 2 °C et 4 jours et demi à 0 °C. De semblables observations ont été également faites par THEODOR (1936).

Au sujet de la diapause, PERFIL'EV écrit : « This phenomenon, i. e., the seasonal decrease in activity which takes place under definite conditions or at certain stages of development, is called the diapause and results from internal causes not connected with changes of the environment; it may take place even under optimal conditions (LATYSHEV and others, 1947). The diapause can be artificially induced by lowering the temperature to 10-12 °C. This stops the development of the larvae and the diapause begins; larvae may remain in this state for a long period. If the temperature is raised again after a certain period, development begins again ».

Enfin, KOZHEVNIKOV, DOBROTVORSKAYA et LATYSHEV (1947) estiment que des facteurs actuellement mal connus, autres que la température, l'humidité et la nourriture, influencent la durée du développement larvaire : « It is almost regularly observed that pre-imaginal forms under the same conditions and from the same group of eggs develop irregularly ». Cette opinion avait été déjà émise par ROUBAUD et COLAS-BELCOUR en 1927, ADLER et THEODOR en 1935, BARRETTO en 1943.

5.1.2. OBSERVATIONS PERSONNELLES.

5.1.2.1. Durée du développement embryonnaire.

Nous avons étudié la durée du développement embryonnaire d'une part à Brazzaville, chez *Phlebotomus schwetzi*, sur 170 pontes obtenues en saison des pluies et sur 63 pontes de la même espèce déposées en saison sèche, et d'autre part, au laboratoire souterrain de Bitorri, sur 60 pontes de *Phlebotomus mirabilis* et quelques rares pontes de *Spelaophlebotomus gigas*.

La durée de l'évolution de l'œuf que nous allons donner correspond à la période comprise entre le jour de la ponte et le jour où a été constatée la sortie des premières larves quel qu'en soit le nombre. Autrement dit, nos pondoirs étant examinés chaque matin, nos observations ont été faites, suivant les cas, tantôt au tout début de l'éclosion de la ponte, alors que deux ou trois œufs seulement étaient éclos, tantôt après l'éclosion d'une partie plus importante ou de la totalité de la ponte. Etant donné le milieu dans lequel se développent ces larves (terre qui constitue les pondoirs de *Phlebotomus mirabilis*, nourriture qui doit être mise dès l'apparition des jeunes larves dans les pots renfermant les pontes de *Phlebotomus schwetzi*), notre méthode ne permet pas de suivre de façon précise l'éclosion des derniers œufs et, en particulier, d'identifier les cas de quiescence individuelle.

Cependant, nous pouvons préciser que dans de nombreux cas, notamment chez *Phlebotomus schwetzi* où les œufs sont déposés directement sur le fond et les parois des pots de terre, nous avons eu l'occasion d'observer l'éclosion de la totalité de la ponte.

Chez *Phlebotomus mirabilis*, nous avons fréquemment constaté l'éclosion de tous les œufs visibles à la surface de la terre qui constitue le pondoir.

Sans pouvoir être très catégorique en ce domaine, nous estimons cependant qu'en général :

- l'éclosion de la plupart des œufs viables d'une même ponte est étalée sur 24 heures au maximum,
- les œufs non éclos au cours de ce laps de temps — nous en avons observé chez plusieurs pontes — n'éclosent pas dans les jours ou les semaines qui suivent et généralement meurent,
- enfin, les cas de quiescence individuelle, qui ont pu exister chez ces deux espèces, ont dû être peu nombreux, dans les conditions d'expérimentation qui étaient les nôtres.

5.1.2.1.1. *Phlebotomus schwetzi*.

La durée du développement embryonnaire a été étudiée chez cette espèce à partir de pontes déposées par des femelles sauvages, capturées à jeun, mises en élevage et nourries sur Souris blanches (VATTIER-BERNARD, 1968).

Rappelons que du mois de janvier 1967 au mois de mai inclus, l'élevage fut installé au Centre O.R.S.T.O.M. de Brazzaville dans le sous-sol d'un insectarium en construction, où cette espèce était venue spontanément s'abriter. A partir du mois de juin, pour des raisons techniques, notre élevage dut être transféré dans une pièce en demi-sous-sol, à l'Institut Pasteur de cette même ville.

Dans le tableau ci-dessous figurent les résultats obtenus, sous forme de moyennes mensuelles, ainsi que les conditions de température et d'hygrométrie dans lesquelles fut réalisé cet élevage.

	Durée moyenne de l'évolution (en jours)	Nombre de pontes	Température (1)	H. R.	Mois
Saison des pluies	8 et 9	2	≠ 26 à 27 °C	72 à 92 %	janvier
	8,5	24	» »	» »	février
	8,8	30	» »	» »	mars
	8,8	51	» »	» »	avril
	8,3	63	» »	» »	mai
Saison sèche ...	9,9	21	24 à 26,5 °C	72 à 89 %	juin
	11,3	17	20 à 24	70 à 85 %	juillet
	11	6	22 à 25	60 à 88 %	août
	10,6	19	23 à 25	73 à 88 %	septembre

(1) De janvier à juin, ne disposant pas d'appareils enregistreurs, nous avons quotidiennement relevé la température et l'H.R. à l'aide d'un thermomètre et d'un psychomètre placés en permanence dans le sous-sol de l'insectarium. Les mesures étaient faites chaque matin (7 à 10 h) et chaque soir (17 à 18 h) au moment des soins aux élevages. D'autres mesures ont été effectuées à des moments bien particuliers tels qu'après une tornade ou après que la plate-forme formant le toit du sous-sol ait subi plusieurs heures d'insolation ; quelques mesures ont été effectuées la nuit.

La lecture de ce tableau fait apparaître l'influence déterminante de la température sur la durée du développement embryonnaire.

Les moyennes mensuelles, en saison des pluies, diffèrent peu les unes des autres. Les variations de température, pendant cette période, sont d'ailleurs de faible amplitude. Par contre, en saison sèche, la durée moyenne de l'évolution de l'œuf augmente à mesure que la température baisse, et, au mois le plus froid (juillet), correspond la durée moyenne la plus longue.

SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIE DES PHLÉBOTOMES CAVERNICOLES AFRICAINS

Etant donné les différences constatées entre saison des pluies et saison sèche, nous représentons graphiquement les résultats obtenus par deux courbes C1 et C2 (fig. 21), chacune correspondant à l'une et l'autre des périodes précitées.

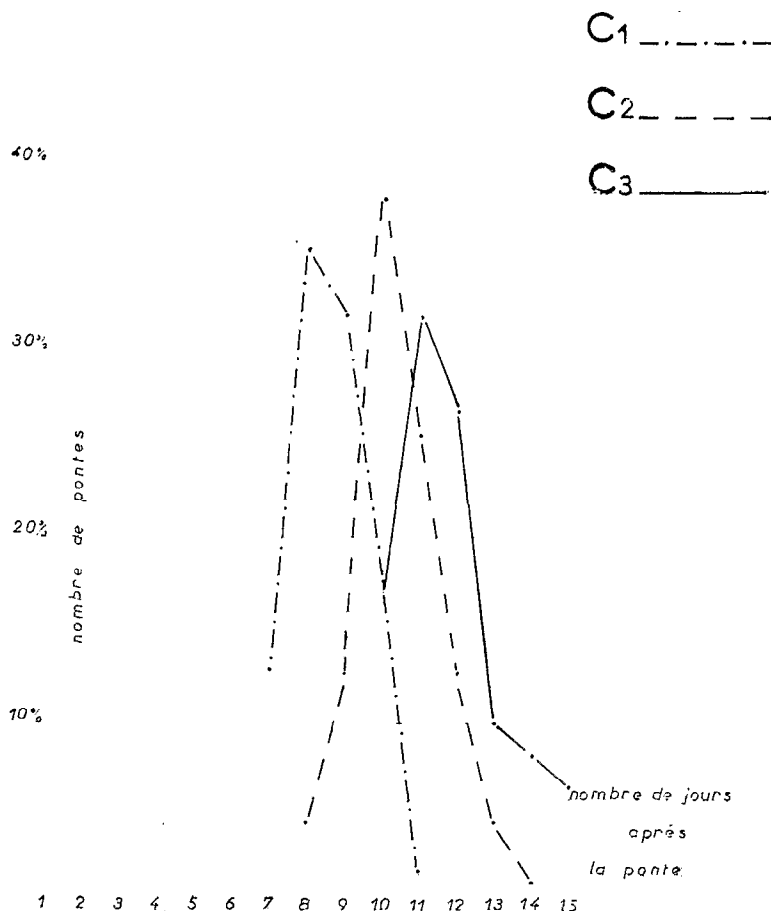


FIGURE 21. — Etude de la durée du développement embryonnaire : C1, chez *P. schwetzi* en saison des pluies ; C2 chez *P. schwetzi* en saison sèche ; C3, chez *P. mirabilis*.

La durée moyenne du développement embryonnaire est de 8,6 jours en saison des pluies et de 10,4 jours en saison sèche.

5.1.2.1.2. *Phlebotomus mirabilis*.

L'élevage ayant été réalisé au laboratoire souterrain de Bitorri, les pontes étudiées ont évolué à une température constante de 24 °C et en atmosphère quasi saturée d'humidité (H.R. = 96 à 100 %). Les temps obtenus sont les suivants :

Durée de l'évolution des œufs	Nombre de pontes	
	Absolu	en %
10 jours	10	16,7 %
11 »	19	31,7 %
12 »	16	26,7 %
13 »	6	10,0 %
14 »	5	8,3 %
15 »	4	6,6 %

La durée moyenne de la période ponte-éclosion de l'œuf, dans les conditions du laboratoire souterrain de Bitorri, est donc de 11,6 jours (courbe C3, fig. 21).

Signalons que deux pontes de *Phlebotomus mirabilis*, transportées en boîte isotherme de Bitorri à Brazzaville par la route (250 km, soit 8 à 10 heures de piste), et placées ensuite dans une enceinte à la température du laboratoire soit 26 °C environ, en atmosphère saturée d'humidité grâce à un dispositif à ruissellement d'eau, et dans l'obscurité totale, ont éclos respectivement au bout de 9 et 7 jours.

5.1.2.1.3. *Spelaeophlebotomus gigas*.

Les quelques rares pontes de *Spelaeophlebotomus gigas* obtenues au laboratoire souterrain de Bitorri ont éclos au bout de 14 jours.

5.1.2.2. Durée totale de la vie préimaginale.

Nous entendons par durée totale de la vie préimaginale la période écoulée entre le jour de la ponte et le jour de l'exuviation de l'adulte (1).

5.1.2.2.1. Chez *Phlebotomus schwetzi*.

Cette période de la vie de *Phlebotomus schwetzi* a été étudiée à partir de pontes individuelles, déposées par des femelles sauvages, capturées à jeun, mises en élevage dans le sous-sol de l'insectarium et nourries sur souris blanches. Ces pontes ont donné naissance à 470 adultes. La vie préimaginale de ces phlébotomes s'est déroulée entièrement en saison des pluies, dans les conditions de température et d'hygrométrie déjà citées.

Les résultats figurent dans le tableau ci-dessous et sont représentés graphiquement par la courbe C4 (fig. 22).

Durée totale de la vie préimaginale	Nombre d'adultes éclos	
	Réel	en %
31 à 40 jours	35	7,4 %
41 à 50 »	118	25,1 %
51 à 60 »	195	41,5 %
61 à 70 »	99	21,1 %
71 à 80 »	23	4,9 %

La moyenne est de 54 jours.

5.1.2.2.2. Chez *Phlebotomus mirabilis*.

La durée de la vie préimaginale de cette espèce a fait l'objet d'une série d'observations effectuées à partir de pontes déposées soit par des femelles sauvages, soit par des femelles d'élevage.

Elle a été étudiée :

— sur 3 463 individus provenant de pontes déposées par des femelles capturées dans la grotte de Meya-Nzouari et mises en élevage collectif au laboratoire souterrain de Bitorri. Les résultats sont les suivants (courbe C5, fig. 22) :

(1) Nous avons choisi la durée totale de la vie préimaginale plutôt que celle de la vie larvaire pour éviter un grand nombre de manipulations et des risques d'erreur.

SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIE DES PHLÉBOTOMES CAVERNICOLES AFRICAINS

Durée totale de la vie préimaginale	Nombre d'adultes éclos	
	Réel	en %
71 à 80 jours	13	0,4 %
81 à 90 »	17	0,5 %
91 à 100 »	95	2,7 %
101 à 110 »	238	6,8 %
111 à 120 »	390	11,4 %
121 à 130 »	630	18,2 %
131 à 140 »	738	21,3 %
141 à 150 »	526	15,2 %
151 à 160 »	366	10,6 %
161 à 170 »	198	5,7 %
171 à 180 »	127	3,7 %
181 à 190 »	62	1,8 %
191 à 200 »	30	0,9 %
201 à 210 »	25	0,7 %
211 à 220 »	5	0,1 %
221 à 230 »	2	0,05 %

Durée minima : 70 jours,
 Durée maxima : 230 jours,
 Durée moyenne : 133,7 jours (1).

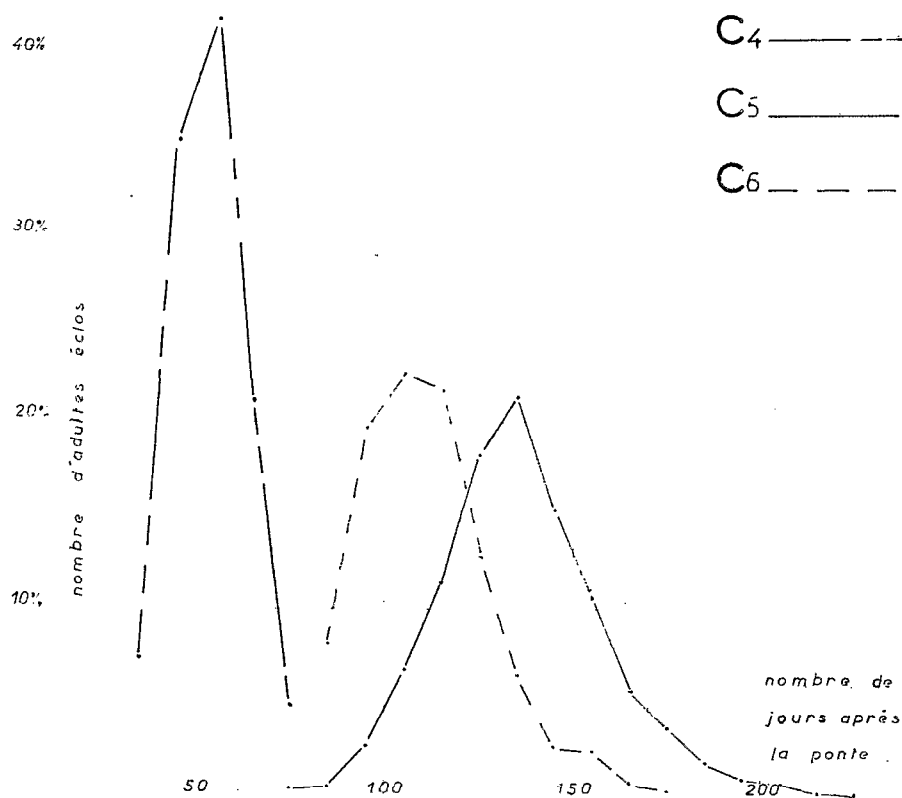


FIGURE 22. — Etude de la durée totale de la vie préimaginale : C4, chez *P. schwetzi*; C5, chez *P. mirabilis* (pontes provenant de femelles sauvages); C6, chez *P. mirabilis* (pontes provenant de femelles d'élevage).

(1) Cette moyenne et plusieurs de celles qui vont suivre sont calculées en prenant la valeur centrale de chaque classe.

— sur 416 éclosions d'adultes provenant de pontes déposées par des femelles d'élevage (1^{re} génération) au laboratoire souterrain de Bitorri (courbe C6, fig. 22). Les résultats obtenus sont :

Durée totale de la vie préimaginale	Nombre d'adultes éclos	
	Réel	en %
71 à 80 jours	11	2,6 %
81 à 90 »	34	8,2 %
91 à 100 »	82	19,7 %
101 à 110 »	94	22,6 %
111 à 120 »	90	21,7 %
121 à 130 »	53	12,8 %
131 à 140 »	27	6,5 %
141 à 150 »	11	2,6 %
151 à 160 »	10	2,4 %
161 à 170 »	3	0,7 %
171 à 180 »	1	0,2 %

Durée minima : 70 jours,
Durée maxima : 180 jours,
Durée moyenne : 110,6 jours.

— à partir de quelques pontes individuelles.

a. Ponte d'une femelle capturée à Meya-Nzouari, nourrie en captivité sur Roussettes. Cette femelle, après avoir pris cinq repas de sang successifs (les 2, 4, 6, 8 et 10 octobre 1965), a effectué une première ponte le 12, puis s'est gorgée à nouveau le 15, pour finalement achever sa ponte le 16. Le 19, elle ne présentait aucun œuf résiduel. Dans le premier pondoir nous avons compté une dizaine d'œufs; dans le second plus d'une trentaine étaient visibles. Malencontreusement, les deux pondoirs ont été mis dans la même cage et y sont demeurés quand l'époque de l'éclosion des adultes est arrivée; aussi nous ne pouvons donner qu'un résultat global pour les deux pontes :

Nombre de jours après la première ponte	Nombre d'adultes éclos	
	Réel	en %
81 à 90 jours	2	3,3 %
91 à 100 »	10	16,6 %
101 à 110 »	3	5 %
111 à 120 »	3	5 %
121 à 130 »	3	5 %
131 à 140 »	18	30 %
141 à 150 »	7	11,6 %
151 à 160 »	7	11,6 %
161 à 170 »	3	5 %
171 à 180 »	3	5 %
181 à 190 »	1	1,6 %

Ces résultats sont représentés graphiquement par la courbe C7 (fig. 23). Cette courbe bimodale est particulièrement intéressante car elle révèle manifestement que les deux pontes ont eu un temps de développement différent.

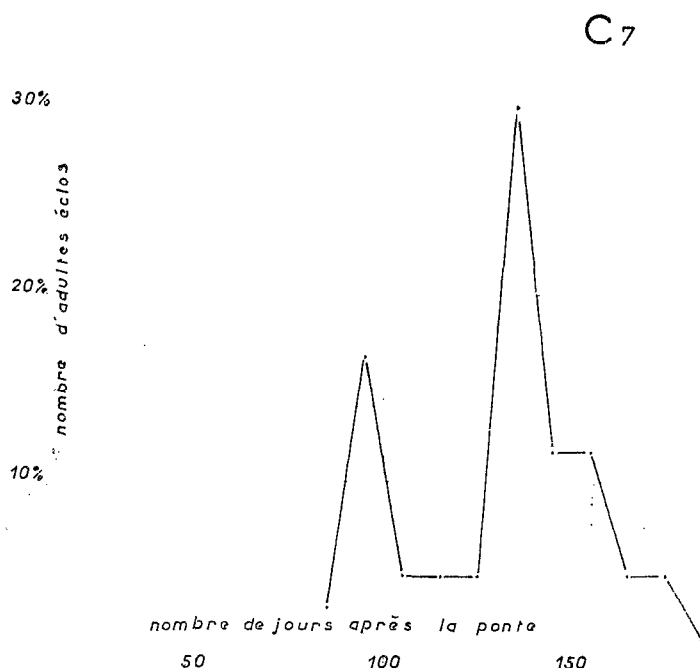


FIGURE 23. — Durée totale de la vie préimaginale étudiée à partir d'une ponte individuelle de *P. mirabilis* (ponte déposée par une femelle de capture).

b. Ponte d'une femelle d'élevage (1^{re} génération). Cette femelle est née dans notre élevage le 13 février 1966; elle a pris quatre repas de sang successifs (les 14, 15, 19 et 21 février); elle a effectué sa ponte en une seule fois le 28; elle est morte le 1^{er} mars. A la dissection, nous n'avons trouvé aucun œuf résiduel.

Les résultats sont les suivants (courbe C8, fig. 24) :

Durée totale du cycle évolutif	Nombre d'adultes éclos	
	Réel	en %
101 à 110 jours	9	14,5 %
111 à 120 » . . .	25	40,3 %
121 à 130 » . . .	17	27,4 %
131 à 140 »	8	12,9 %
141 à 150 » . . .	3	4,8 %

— *Autres observations.*

Dans la grotte de Doumboula, près de Loudima, de la terre a été prélevée dans un gîte larvaire très richement peuplé. Elle a été transportée au laboratoire souterrain de Bitorri et mise dans de petites cuvettes placées à l'intérieur de cages en tergal de 30 × 30 × 30 cm. Cette opération avait pour but de nous donner des individus neufs pour expérimentation.

C8

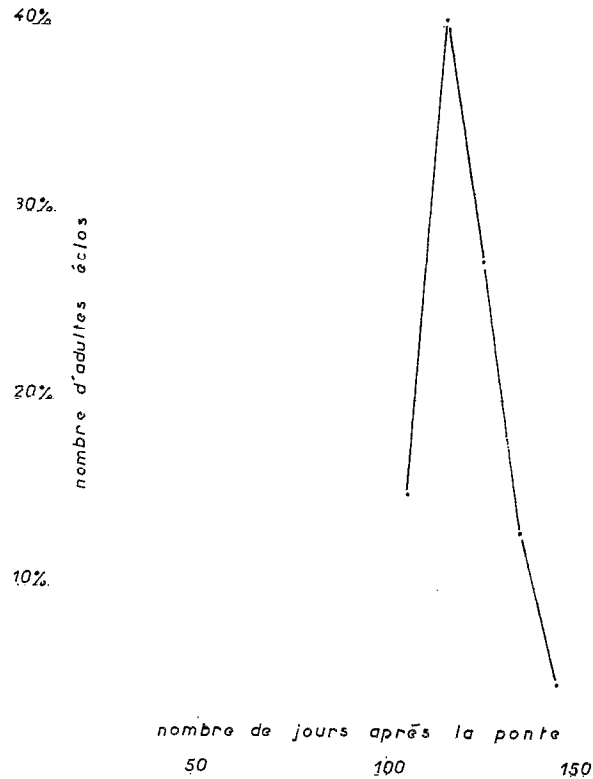


FIGURE 24. — Durée totale de la vie préimaginale étudiée à partir d'une ponte individuelle de *P. mirabilis* (ponte déposée par une femelle d'élevage).

1 633 adultes (786 femelles et 847 mâles) sont sortis de cette terre au cours des huit mois qui ont suivi le prélèvement. Bien que les dates de pontes nous soient bien entendu inconnues, il est intéressant de noter l'étalement dans le temps de ces éclosions, ce qui permet de fixer un temps maximum de développement (courbe C9, fig. 25).

Temps après le prélèvement de terre	Nombre d'adultes éclos
1 ^{er} mois (1 à 30 j)	354
2 ^e mois (31 à 60 j)	252
3 ^e mois (61 à 90 j)	122
4 ^e mois (91 à 120 j)	261
5 ^e mois (121 à 150 j)	361
6 ^e mois (151 à 180 j)	191
7 ^e mois (181 à 210 j)	87
8 ^e mois (211 à 240 j)	5

C9

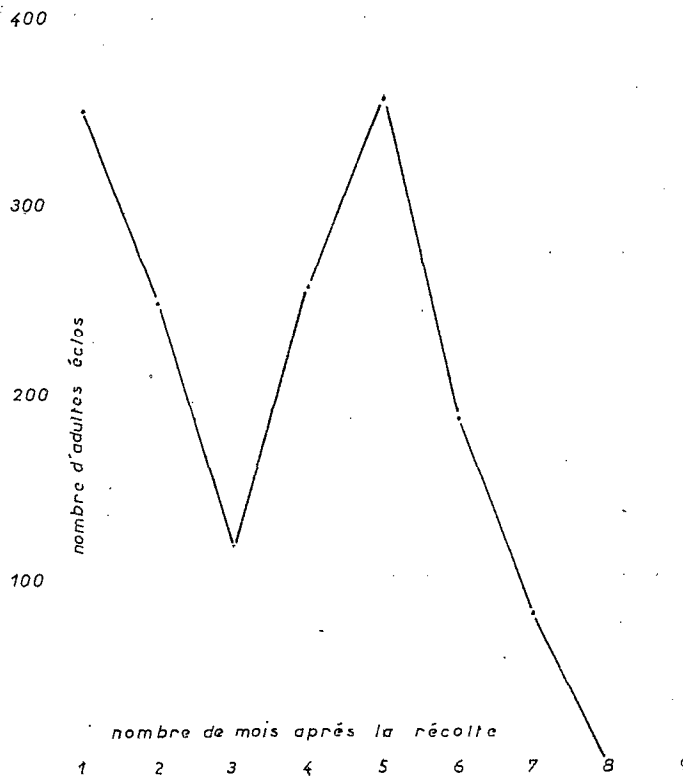


FIGURE 25. — Etude de la durée de la vie préimaginale de *P. mirabilis* à partir d'un lot de larves prélevé à Doumboula.

La courbe C9 présente, au niveau du 3^e mois, un minimum difficile à interpréter. Nous proposons deux hypothèses :

- 1° le fait du prélèvement et du transport (12 heures de piste pendant lesquelles les larves ont subi une certaine élévation de température) aurait provoqué une accélération sélective sur les larves du 4^e stade;
- 2° il y aurait eu, durant une certaine période, très peu de pontes dans le gîte larvaire où a été effectué le prélèvement du fait d'un déplacement de population dans la grotte qui est très vaste.

Enfin, nous avons placé ensemble dans une cage d'élevage collectif, cinq pondoirs semblables que nous avons laissés 10 jours, puis que nous avons sacrifiés plus tard à des dates diverses dans le but de faire l'inventaire numérique des différents stades larvaires contenus dans chacun d'eux.

Les résultats sont les suivants :

N° du pondoir	Age des larves	Nombre de					Total
		St. I	St. II	St. III	St. IV	Nymphes et adultes	
1	5 à 15 jours	32	2				34
2	56 à 66 »			55	21		76
3	87 à 97 »			8	80	3	91
4	113 à 123 »			23	64	8	95
5	164 à 174 »				7	16	23

5.1.2.3. *Durée de la vie nymphale.*

Au moment de la nymphose, la larve gagne la surface du pondoir et se fixe sur les bords de celui-ci.

Pour connaître la durée de la vie nymphale, nous avons isolé 76 nymphes de *Phlebotomus mirabilis* et 72 nymphes de *Phlebotomus schwetzi*.

5.1.2.3.1. *Phlebotomus schwetzi* (pendant la saison humide).

Les résultats sont les suivants :

Durée de la vie nymphale	Nombre de nymphes	
	Réel	en %
9 jours	15	20,8 %
10 »	22	30,6 %
11 »	25	34,7 %
12 »	10	13,9 %

La durée moyenne est de 10,4 jours (courbe C10, fig. 26).

5.1.2.3.2. *Phlebotomus mirabilis.*

Durée de la vie nymphale	Nombre de nymphes	
	Réel	en %
13 jours	16	21 %
14 »	24	31,6 %
15 »	22	28,9 %
16 »	10	13,2 %
17 »	4	5,3 %

La durée moyenne est de 14,5 jours (courbe C11, fig. 26).

5.1.3. CONCLUSIONS.

Deux conclusions principales se dégagent des différents résultats obtenus :

- 1° le développement postembryonnaire de *P. mirabilis*, espèce cavernicole, est en moyenne nettement plus long que celui des espèces épigées. Parmi ces dernières, seules des espèces des régions paléarctiques et néarctiques, qui entrent en diapause pour des périodes plus ou moins longues, présentent des cycles évolutifs de longueur comparable aux durées moyennes ou maxima de la vie préimaginaire de *P. mirabilis*;
- 2° la durée du développement des stades préimaginaux chez *P. mirabilis* présente des variations de très grande amplitude. Elle peut varier, en effet, du simple au triple (80 à 240 jours).

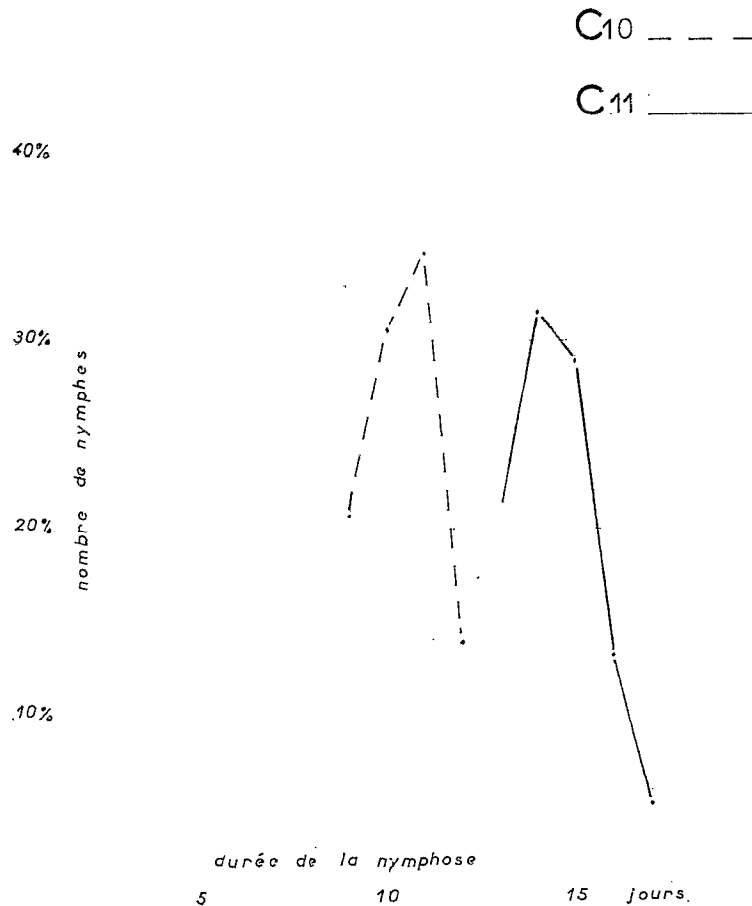


FIGURE 26. — Etude de la durée de la vie nymphale : C10, chez *P. schwetzi*; C11 chez *P. mirabilis*.

Essai d'interprétation.

S'agit-il de phénomène d'asthénobiose chez *P. mirabilis* ? Personnellement, nous ne pensons pas qu'il y ait un arrêt de croissance à un moment particulier du cycle chez cette espèce; par contre, nous pouvons affirmer que l'évolution de chacun des stades préimaginaux exige chez *P. mirabilis* une durée plus longue que chez les espèces épigées.

L'allongement du développement embryonnaire et postembryonnaire est un phénomène classique chez les cavernicoles. Différents auteurs l'ont observé chez plusieurs troglobies : DEROUET-DRESCO (1960) chez des Aranéides, JACOKI (1954) chez *Bathynella natans* (Syncaride), GINET (1960) chez *Niphargus orcinus virei* (Amphipode), GLACON-DELEURANCE chez les *Bathyscinae*, HEUTS (1952) chez un poisson : *Caecobarbus geertzi*, etc.

P. mirabilis, qui passe tout son cycle dans la grotte, se comporte comme un véritable troglobie et, en tant que tel, il est soumis à un ensemble de facteurs climatiques : humidité élevée, température modérée, obscurité, absence de mouvement d'air, taux élevé de gaz carbonique, dont les variations sont de très faible amplitude. Il est de ce fait privé d'un certain nombre de stimuli qui influent couramment l'activité et le métabolisme des épigés.

P. mirabilis présenterait donc, comme le dit VANDEL (1964) : « un ralentissement général de l'ontogénèse traduisant simplement, sur le plan embryogénique, le ralentissement du métabolisme et de l'activité endocrinienne qui sont des manifestations communes à tous les cavernicoles anciens ».

Mais ce ralentissement général de l'ontogénèse se révèle très inégal suivant les individus, puisque la durée de la vie préimaginale chez *P. mirabilis* présente des variations de très grande amplitude (80 à 240 jours) qui ne sont pas sans surprendre l'observateur.

Les inventaires respectifs des pondoirs 4 et 5, dans la dernière expérience, donnent des résultats assez révélateurs : larves du stade IV, nymphes et adultes sont ensemble proportionnellement plus nombreux chez le lot âgé de 87 à 97 jours que chez le lot de 113 à 123 jours.

Ces variations n'existent pas seulement d'une ponte à l'autre (variations inter-ponte) mais également au sein d'une même ponte (variations intraponte).

Il est fréquent d'observer par exemple dans un lot de larves provenant d'une même ponte, des individus ayant atteint le stade IV tandis que d'autres sont encore au stade II, ou bien encore d'obtenir à partir d'une ponte un certain nombre d'adultes alors que des larves sont encore au stade III.

Plusieurs facteurs sont susceptibles d'intervenir sur la plus ou moins grande rapidité du développement préimaginal de *P. mirabilis* : l'âge de la mère, la quantité et la qualité des repas de sang pris par celle-ci lors de l'ovogénèse, etc. Ces facteurs pourraient expliquer en partie la différence « d'activité évolutive » dont parlait ROUBAUD et qui existe entre certains Phlébotomes que cet auteur qualifiait d'Insectes « hétérodynamiques ».

Outre ces facteurs, dont nous reparlerons ultérieurement, il en est un autre, d'ordre nutritionnel, concernant les larves.

Le milieu dans lequel se développent les larves de *P. mirabilis* (mélange guano-terreux) est un milieu hétérogène; les particules nutritives y sont inégalement réparties; une larve de phlébotome dans ce milieu ne se déplace qu'avec lenteur. Il est donc possible que certaines larves trouvent à la sortie de l'œuf de quoi se nourrir correctement et croissent relativement vite, tandis que d'autres, moins favorisées, sont obligées de se déplacer afin de trouver, péniblement peut-être, de quoi survivre. Il est alors possible que le plus ou moins bon départ, pris par ces jeunes larves, influence au moins partiellement leur développement ultérieur.

Une ultime remarque nous semble devoir être faite au sujet de la dernière expérience.

Après 10 jours passés dans les mêmes conditions, les pondoirs 1 et 5 ne comptaient respectivement que 34 et 23 individus alors que les trois autres en contenaient 76, 91 et 95. Était-ce le fruit du hasard ? Les femelles avaient-elles fait un choix ? Y avait-il eu plus de mortalité dans les pondoirs 1 et 5 ? Dans les deux dernières hypothèses, pourquoi ?

Qu'il y ait eu choix ou mortalité, ce fait révélerait, s'il en était encore besoin après les nombreux échecs que nous avons eus au début de nos élevages, l'extrême sensibilité de *P. mirabilis* à certains facteurs du milieu et les conséquences qu'entraînent de légères variations de ceux-ci.

En effet, il est évident que les 5 pondoirs, malgré les précautions prises lors de leur confection, présentaient des différences telles que le degré d'humidité, le tassement de la terre, la répartition des matières nutritives... A ces différences, qu'il ne nous était pas possible d'apprécier, femelles et larves de *Phlebotomus mirabilis* sont vraisemblablement très sensibles.

Pour conclure, nous pensons :

- que l'allongement du cycle chez *P. mirabilis* est dû, comme chez tous les cavernicoles, à un ralentissement du métabolisme et de l'activité endocrinienne;
- que certains facteurs et conditions d'expérience, qui doivent parfois se retrouver dans la nature, peuvent freiner également le développement post-embryonnaire;
- mais que ces facteurs ou conditions ne sont pas les seuls à expliquer la très grande amplitude des variations observées;

- et qu'enfin, il existe vraisemblablement un rapport entre les larves à long développement et les œufs dont l'évolution a été lente et qui ont été pondus plus tardivement que les autres (cas de la ponte effectuée en deux fois, séparée par un repas (fig. 23, courbe C7).

5.2. Imago.

5.2.1. ACCOUPLEMENT ET FÉCONDATION.

Dans la nature aussi bien qu'en élevage, nous avons pu observer à maintes reprises des *P. mirabilis* et *S. gigas* accouplés.

Chez les deux espèces, mâle et femelle posés sur une paroi sont dans le prolongement l'un de l'autre, opposés par leur extrémité postérieure. S'ils sont sur une paroi verticale, la femelle est généralement en haut au-dessus du mâle. Nous avons vu des couples se déplacer et voler *in copula*, soit dans la nature soit dans des cages d'élevage de faibles dimensions.

Il s'agit donc de deux espèces sténogames.

L'accouplement est généralement très long. Nous avons eu l'occasion d'observer deux *S. gigas* accouplés pendant cinq heures dans une cage d'élevage au laboratoire de Bitorri.

A 10 heures du matin, mâle et femelle étaient accouplés, depuis peu de temps vraisemblablement, car il s'agissait d'une femelle que nous venions d'isoler un quart d'heure environ auparavant. Le couple était posé sur une paroi verticale de la cage en tergal, la femelle au-dessus du mâle. Ce dernier, agité d'une sorte de tremblement, entraînait sa partenaire dans un mouvement régulier de va-et-vient parallèle au support, leurs pattes restant fixées à celui-ci. De 10 heures à 13 h 30, ce mouvement fut continu, avec toutes les 20, 30 et 40 secondes une pause durant 2 à 5 secondes.

Au cours de ces trois heures et demie, le couple a changé trois fois de place. De la paroi verticale de la cage il est allé au plafond de celle-ci, puis sur la paroi verticale externe du pot servant de pondoir. A plusieurs reprises, nous avons vu le mâle lâcher le support et laisser ses pattes dans le vide tout en restant attaché à la femelle par ses genitalia. De 13 h 30 à 14 h, la femelle, apparemment épuisée, s'est aplatie à dix reprises le long du support; le couple restait ainsi un moment immobile : 30 secondes à une minute. De temps en temps la femelle était agitée de soubresauts. Puis le mâle semblait la soulever et le mouvement continu de va-et-vient recommençait.

A partir de 14 heures, ce mouvement se fit plus lent et les pauses plus longues. Puis le couple s'immobilisa. Vers 15 heures, mâle et femelle se séparèrent.

Certaines femelles de *P. mirabilis* s'accouplent plusieurs fois. Nous avons, en effet, observé un même couple de cette espèce à deux reprises *in copula*, à 24 heures d'intervalle.

Des dissections ont été pratiquées sur 75 femelles de *P. mirabilis* d'élevage, d'âge connu, avec examen des spermathèques afin de savoir à quel moment de leur vie les femelles étaient fécondées.

Les 25 femelles disséquées pendant les 10 premières heures de leur existence étaient toutes vierges. Chez 25 autres, disséquées 38 à 48 heures après leur exuviation, 54 % étaient fécondées. Enfin les 25 dernières, disséquées alors qu'elles étaient âgées de 48 à 58 heures, étaient toutes fécondées.

La fécondation dans la plupart des cas se produit avant la prise du premier repas de sang. 50 femelles d'âge connu ont été disséquées dès après leur premier repas de sang. 4 seulement avaient leurs spermathèques vides et 3 parmi celles-ci étaient très imparfaitement gorgées. Ces 4 femelles étaient âgées de 38 à 48 heures. Nous avons observé aussi quelques rares femelles gorgées *in copula*.

Il ne nous a pas été possible d'effectuer de semblables dissections sur *S. gigas*.

5.2.2. ALIMENTATION ET HÔTES.

5.2.2.1. *Nourriture des mâles.*

Chez les Phlébotomes, comme chez tous les représentants de certaines autres familles de Diptères Nématocères hématophages (*Culicidae*, *Ceratopogonidae*, *Simuliidae*), mâles et femelles se nourrissent de jus sucré et de nectar, mais seules les femelles sont hématophages.

Les mâles de *P. schwetzi* que nous avons recueillis dans le sous-sol de l'insectarium et qui s'abritent également dans la forêt voisine, peuvent trouver dans celle-ci jus sucré et nectar qui leur sont nécessaires. Le domaine souterrain ne peut vraisemblablement pas offrir aux mâles de *S. gigas* et de *P. mirabilis* une nourriture analogue. Mais il est possible qu'ils trouvent l'équivalent dans les déjections de Chauves-souris ou dans l'eau suintant à la surface des parois humides.

5.2.2.2. *Préférences trophiques des femelles.*

Ces préférences trophiques sont variables suivant les espèces.

— *Préférences trophiques de Phlebotomus mirabilis.*

Cette espèce est strictement inféodée au monde des Chauves-souris, et plus particulièrement à celui des Microchiroptères. La population de *P. mirabilis* est très dense dans les grottes où les Microchiroptères constituent d'importantes colonies. Ainsi en est-il dans la galerie amont de la grotte de Meya-Nzouari et dans la grotte de Doumboula, où *Miniopterus*, *Rhinolophus*, *Hipposideros*, *Triaenops*... sont très nombreux.

A défaut de Microchiroptères, *P. mirabilis* accepte de se nourrir sur Roussettes (*Roussettus aegyptiacus*) et il s'y gorge très bien.

Par contre, *P. mirabilis* refuse de se gorger sur Rat du genre *Praomys*, sur Souris blanche, sur Cobaye et sur Homme. Tous les essais que nous avons tentés demeurèrent sans succès. La femelle se laisse mourir plutôt que de se nourrir sur de tels hôtes. Nous n'avons jamais observé de femelles de cette espèce piquer un Athérure ou rôder autour des cages qui les contenaient.

— *Préférences trophiques de Spelaeophlebotomus gigas.*

Les préférences trophiques de cette espèce sont beaucoup plus variées que celles de l'espèce précédente.

Si *S. gigas* se nourrit aussi aisément sur Microchiroptères et Roussettes que *P. mirabilis*, il pique également le *Praomys*, divers Rats, la Souris blanche et l'Athérure (*Atherurus africanus*). Nous sommes même tentés de penser que l'Athérure est un de ses hôtes favoris au même titre que les Microchiroptères. Ceci pour deux raisons :

— dans la grotte-laboratoire de Bitorri, de nombreuses femelles de *S. gigas* étaient attirées par les Athérures qui étaient là en permanence, maintenus en captivité; elles venaient relativement nombreuses autour de leurs cages. Plusieurs fois, nous en avons observé en train de se gorger sur ces Porcs-épics;

— des *S. gigas* ont été récoltés dans des grottes où des traces d'Athérures (empreintes, piquants) étaient nombreuses.

Enfin, il attaque spontanément l'Homme dans les grottes.

Les différentes durées de repas que nous avons pu chronométrer ont varié de 3 à 15 minutes. Temps très courts, si on les compare à ceux enregistrés par ABONNENC *et coll.* (1957). Ceux-ci, en effet, ont observé chez les Phlébotomes épigés des durées de repas très variables allant de 10 minutes à 4 h 30. JOHNSON et HERTIG (1961) signalent que des femelles de *Phlebotomus gomezi* et *Phlebotomus sanguinarius* peuvent se gorger en moins d'une minute, tandis que d'autres le font en 5 minutes.

— *Préférences trophiques de Phlebotomus schwetzi.*

Notre élevage expérimental a été réalisé en nourrissant *P. schwetzi* sur Souris blanche et les femelles se gorgaient très bien.

Nous avons également essayé avec succès Roussettes et Gekkos.

Enfin dans la nature, cette espèce est très agressive pour l'Homme.

5.2.3. ETUDE DU CYCLE GONOTROPHIQUE.

5.2.3.1. *Définitions.*

Dès 1903, KOZHEVNIKOV soupçonnait une liaison étroite entre le repas de sang d'une femelle d'Anophèle et le développement de ses ovaires. En 1920, SELLA la mettait en évidence. En 1929, SWELLENGREBEL l'appelait « Concordance gonotrophique » et lui donnait valeur de loi; celle-ci pouvait s'énoncer ainsi : la prise d'un repas complet de sang est nécessaire et suffisante pour assurer le complet développement des œufs et la ponte. Chez les Arthropodes hématophages que caractérise cette loi de « Concordance ou harmonie gonotrophique », la période comprise entre deux repas comprend trois phases :

- la recherche de l'hôte et la prise de sang;
- la digestion de ce sang et la formation des œufs;
- la recherche des gîtes de ponte et l'oviposition;

dont l'ensemble constitue ce que l'on appelle le « cycle gonotrophique » (BEKLEMISCHEV, 1940).

5.2.3.2. *Données bibliographiques.*

La plupart des Phlébotomes épigés semblent, comme beaucoup de Diptères hématophages (*Anopheles*, *Culex*, *Simuliidae*), obéir à cette loi de la concordance gonotrophique. Ainsi en est-il, par exemple, des espèces éthiopiennes (*Phlebotomus magnus*, *Phlebotomus fretownensis sudanicus*, *Phlebotomus antennatus occidentalis*, *Phlebotomus dubius* et *Phlebotomus schwetzi*) élevées par ABONNENC *et coll.* (1957) ou des espèces américaines de Panama élevées par JOHNSON et HERTIG (1961).

Il arrive chez certains Phlébotomes comme aussi chez les *Aedes* (ROY, 1936) qu'une femelle ayant pris un repas incomplet ne mène à maturité qu'un certain nombre d'œufs; ce nombre est proportionnel à la quantité de sang ingérée. DETINOVA (1962) écrit à ce sujet : « For the time being it is not clear what neuro-humoral factors play in the oogenesis in some species of such bloodsucking *Diptera* as *Aedes*, *Phlebotomus*, *Simuliidae*, *Heleidae* and *Tabanidae*, in which ovarian development can occur even when an incomplete blood-meal is taken and digested (ROY, 1936, RUBTZOVA, 1936, 1955, 1956; WOKE, 1937; DETINOVA, 1942; DOLMATOVA, 1942; CHAGIN, 1943; AMOSOVA, 1956; DUKE, CREAWE et BEESLEY, 1956; KRIVOSHEINA, 1957; PROKOFIEVA, 1957; GLUKHOVA, 1958). In these insects a close connexion has been noted between the amount of ingested blood and the number of developing eggs. This suggests that they possess a higher degree of gonotrophic concordance than those blood-sucking insects, such as *Anopheles maculipennis*, in which egg development can take place only when a full blood-meal has been taken and digested ».

Les œufs peuvent aussi se développer par autogenèse, c'est-à-dire sans que la femelle ait pris un repas de sang. DOLMATOVA (1946) signale des cas de développement par autogenèse chez *Phlebotomus papatasi* des régions précaucasiennes. Pour BEKLEMISCHEV (1957), ces phénomènes d'autogenèse constituent un premier pas vers la perte de l'hématophagie.

Des cas de dysharmonie gonotrophique ont été également observés.

Dès 1935, ADLER et THEODOR en ont signalé chez *Phlebotomus papatasi*; certaines femelles, en effet, se seraient nourries plusieurs fois entre deux pontes successives.

JOHNSON et HERTIG (1961) pensent avoir trouvé chez des femelles capturées dans la nature (5 sur 700) des indices laissant présumer chez certaines espèces de Panama la

prise de deux repas entre deux pontes successives. Ainsi des femelles prises en train de piquer ou aussitôt après s'être gorgées présentaient lors de la dissection qui a suivi des traces d'un ancien repas. Ces auteurs ont également observé que certaines femelles de capture pondaient leurs œufs très rapidement après le repas de sang (1 ou 2 jours), alors que la plupart de leurs sœurs pondaient leurs œufs plus tard (3 à 7 jours ou 4 à 8 jours) après le repas. En conséquence, ils émettent l'hypothèse d'un repas supplémentaire chez certaines femelles.

UNSWORTH et GORDON (1946) ont eu dans leur élevage de *Phlebotomus papatasi* en Grande-Bretagne de nombreux cas de dysharmonie gonotrophique puisque sur 48 femelles :

1	a	pondu	après	avoir	pris	1	repas	de	sang,
13	ont	»	»	3	»				
27	»	»	»	4	»				
7	»	»	»	5	»				-

Mais ces auteurs n'indiquent pas si les femelles étaient fécondées avant la prise du premier repas. Chez de nombreuses espèces, les femelles vierges peuvent avoir leur développement ovarien inhibé.

Des cas de dysharmonie gonotrophique ont été signalés chez d'autres Diptères hématophages.

Chez *Anopheles gambiae* et *Anopheles funestus*, GILLIES (1954-1955) a observé de nombreux cas de discordance gonotrophique; il s'agissait surtout de femelles nullipares.

5.2.3.3. Observations personnelles.

5.2.3.3.1. Cycle gonotrophique de *Phlebotomus schwetzi*.

— Nombre de repas.

Dans notre élevage, *Phlebotomus schwetzi* a fait preuve d'une parfaite harmonie gonotrophique. Chaque femelle, en effet, n'a pris qu'un repas pour assurer le développement des œufs et la ponte.

— Intervalle exuviation de l'adulte - prise du repas.

97,1 % des femelles de *P. schwetzi*, dans les conditions de notre élevage, se sont gorgées dans les vingt-quatre heures qui ont suivi l'exuviation. Nos observations ont porté sur 140 femelles (courbe C12, fig. 27).

— Intervalle repas - ponte.

ABONNENC (1957) l'a étudié chez quelques espèces éthiopiennes (celles déjà citées précédemment); il a obtenu des temps variables de 3 à 9 jours.

JOHNSON et HERTIG l'ont également observé chez plusieurs espèces panaméennes. Nous donnons quelques-uns de leurs résultats choisis parmi les espèces piquant l'homme :

— <i>Phlebotomus sanguinarius</i>	3 à 10 jours,
— <i>Phlebotomus gomezi</i>	3 à 10 jours,
— <i>Phlebotomus trapidoi</i>	3 à 5 jours,
— <i>Phlebotomus ylephiletor</i>	2 à 8 jours,
— <i>Phlebotomus panamensis</i>	1 à 4 jours,
— <i>Phlebotomus pessõana</i> ,	3 à 7 jours.

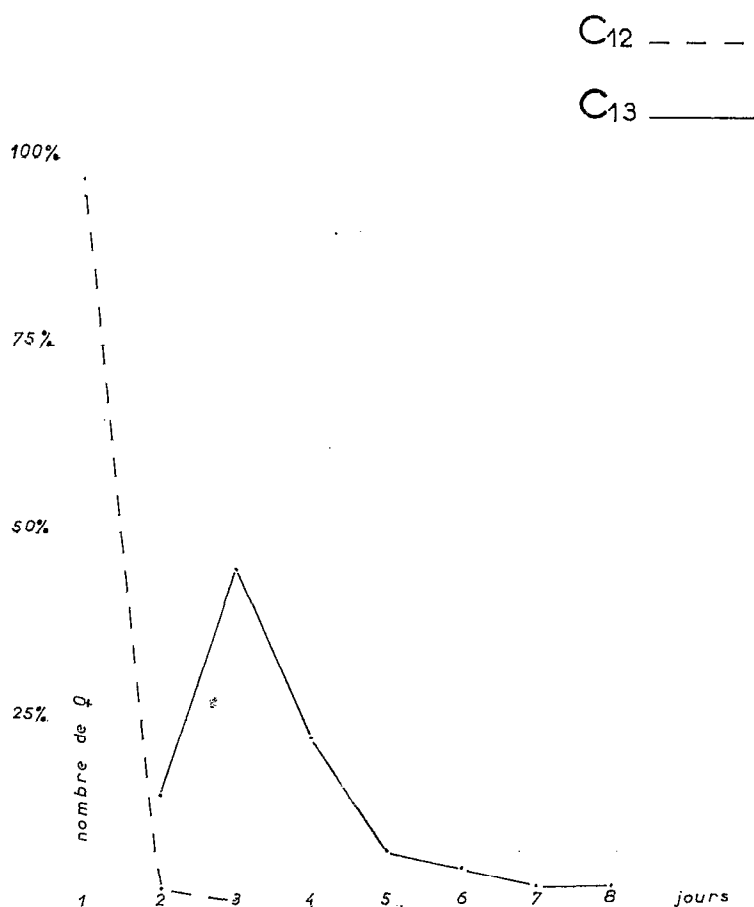


FIGURE 27. — Etude du temps écoulé entre l'exuviation de la femelle et la prise de son premier repas de sang : C12, chez *P. schwetzi*, C13, chez *P. mirabilis*.

Chez *P. schwetzi*, élevé à Brazzaville dans les conditions que nous avons décrites, l'intervalle entre le repas et la ponte a varié de 4 à 7 jours avec 290 femelles de capture (courbe C14, fig. 28) et de 4 à 8 jours avec 103 femelles d'élevage de première génération (courbe C15, fig. 28).

L'adulte se gorgeant en général le premier jour de son existence, les cycles les plus courts sont de 5 jours, les plus longs de 9 jours, mais ceux-ci sont assez rares. Il faut compter en moyenne des cycles de 6 et 7 jours.

5.2.3.3.2. Cycle gonotrophique de *Phlebotomus mirabilis*.

— *Proportion des femelles d'élevage qui se gorgent en captivité.*

Plusieurs centaines de *P. mirabilis* femelles ont éclos dans notre laboratoire souterrain de Bitorri. Certaines provenaient de la population de Meya-Nzouari, d'autres de la population de Doumboula. Quelle que soit leur origine, 55 % environ des femelles de première génération d'élevage acceptaient de se nourrir en captivité. Ainsi sur 796 femelles issues des larves d'un lot de terre prélevée à Doumboula, 444 se sont gorgées dans nos cages, sur Roussettes.

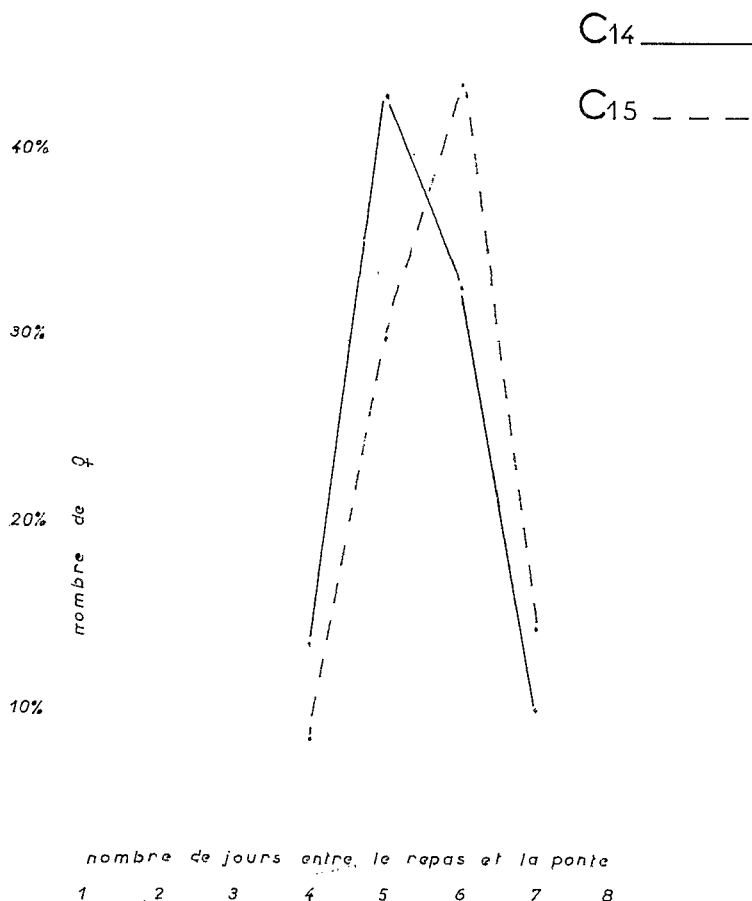


FIGURE 28. — Etude de l'intervalle repas-ponte chez *P. schwetzi* : C14, chez des femelles de capture; C15, chez des femelles d'élevage.

— *Nombre de repas par cycle.*

La dysharmonie gonotrophique est de règle chez *P. mirabilis* : plusieurs repas sont nécessaires, en effet, pour le complet développement des œufs et pour la réussite de la ponte. Mais celle-ci ne se produit pas dans tous les cas après le même nombre de repas.

— *Intervalle exuviation de l'adulte - premier repas.*

Les femelles de *P. mirabilis* se nourrissent plus tardivement que celles de *P. schwetzi*. Sur 444 femelles de *P. mirabilis* observées, aucune ne s'est gorgée au cours des 24 heures qui ont suivi l'exuviation et 67,5 % ont attendu les 3^e et 4^e jours après celle-ci pour prendre leur premier repas (courbe C13, fig. 27).

— *Cycles obtenus en nourrissant Phlebotomus mirabilis sur Roussettes.*

Nourri sur Roussettes, *P. mirabilis* prend un nombre très variable de repas pour mûrir sa ponte. Celle-ci peut commencer après 2, 3, 4 repas ou plus. Elle peut s'effectuer en plusieurs fois, entrecoupée d'un ou deux repas. La ponte est souvent incomplète, certaines femelles meurent d'ailleurs avant de l'avoir achevée.

La lettre R affectée d'un indice figurant le nombre de repas et la lettre P la ponte, nous avons représenté comme suit les différents cycles obtenus chez 80 femelles d'élevage de première génération nourries sur Roussette.

SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIE DES PHLÉBOTOMES CAVERNICOLES AFRICAINS

R2 P	15 femelles	}	25 %	} Total des œufs inférieur à 60
R2 P R2 P	3 »			
R2 P R3 P	2 »	}	27,5 %	
R3 P	18 »			
R3 P R P	3 »			
R3 P R2 P	1 »	}	17,5 %	
R4 P	10 »			
R4 P R P	2 »			
R4 P R P R2 P	1 »			
R4 P R3 P	1 »	} Total des œufs égal ou supérieur à 60		
R5 P	15 »		}	20 %
R5 P R2 P	1 »			
R6 P	4 »		}	5 %
R7 P	1 »			
R3 P R3 P	1 »		}	1,25 %
R4 P	1 »			
R5 P R P	1 »			

P. mirabilis nourri sur *Rousettus aegyptiacus* fait donc preuve d'une dysharmonie gonotrophique absolument déconcertante. Il prend un grand nombre de repas pour ne donner finalement qu'un nombre assez réduit d'œufs viables.

Nous sommes dans l'impossibilité d'établir un schéma de cycle gonotrophique quel qu'il soit.

— *Cycles obtenus en nourrissant* *Phlebotomus mirabilis* sur *Miniopterus minor minor* Peters.

Ainsi nourri, *P. mirabilis*, à Doumboula, s'est montré beaucoup moins fantaisiste. Malheureusement, nous n'avons pu expérimenter que sur un nombre restreint de femelles.

a. Résultats obtenus avec les femelles neuves d'âge connu.

Les gîtes larvaires dans lesquels nous comptons trouver bon nombre de nymphes susceptibles de nous donner des femelles neuves, se sont révélés lors de cette expérience à Doumboula beaucoup plus pauvres que lors des missions précédentes. En 7 semaines, nous n'avons pu obtenir que 10 femelles neuves.

Sur ces 10 femelles :

- 2 ont refusé de se gorger et sont mortes au bout de 4 et 5 jours,
- 2 ont été sacrifiées volontairement après leur deuxième repas,
- 6 ont accompli un cycle complet.

Schémas des cycles obtenus.

(Nous appelons X le jour de l'exuviation de la femelle.)

X : éclosion.	}	Chez 5 femelles.
X + 2 jours : premier repas,		
X + 4 jours : deuxième repas, X + 8 jours : ponte.		
X : éclosion.	}	Chez 1 femelle.
X + 3 jours : premier repas,		
X + 5 jours : deuxième repas, X + 9 jours : ponte.		

Toutes ces femelles ont été disséquées après la ponte; aucune d'entre elles ne conservait d'œufs résiduels.

b. Résultats obtenus chez les femelles à jeun, récoltées au-dessus des gîtes larvaires.

Étant donné le petit nombre de femelles obtenues à partir de la terre de gîte larvaire, nous avons isolé des femelles de capture. Chaque matin, en effet, lors des captures effectuées en partie sur des parois dominant des gîtes larvaires, nous récoltions à Doumboula une assez forte proportion de femelles qui, examinées soigneusement à la loupe binoculaire, nous paraissaient être à jeun. Nous en avons disséqué une trentaine pour connaître leur état physiologique.

A cet effet, nous examinons les ovocytes et les glandes annexes. Ces dernières permettent notamment chez des femelles ayant des ovocytes au stade I de conclure avec un minimum d'erreur si les femelles sont nullipares ou pares.

Les résultats furent les suivants :

- 10 femelles nullipares avec ovocytes au stade I,
- 15 femelles pares avec ovocytes au stade I,
- 2 femelles pares ou nullipares (?) avec ovocytes au stade I,
- 1 femelle pare ou nullipare (?) avec ovocytes au stade II,
- 2 femelles pares avec ovocytes au stade I et respectivement 1 et 2 œufs résiduels.

Parmi ces femelles nous avons donc, d'une part des femelles nouvellement écloses et d'autre part, des femelles venant d'achever leur ponte et recommençant un cycle. Malgré les risques d'erreur, nous avons jugé utile d'isoler un certain nombre de ces femelles et de suivre leur évolution.

Sur 51 de ces femelles isolées, 36 ont effectué au moins un cycle complet. Parmi les 15 autres, certaines avaient vraisemblablement effectué déjà plusieurs cycles ; elles sont mortes sans même avoir pris un repas en captivité.

Schémas des cycles obtenus.

(Nous appelons Y le jour du premier repas pris en captivité.)

Y : premier repas.	}	Chez 23 femelles.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 6 jours : ponte.		
Y : premier repas.	}	Chez 5 femelles.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 7 jours : ponte.		
Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 3 jours : deuxième repas.		
Y + 9 jours : ponte.		
Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 4 jours : deuxième repas.		
Y + 6 jours : troisième repas.		
Y + 10 jours : ponte.		
Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 6 jours : troisième repas.		
Y + 11 jours : ponte.		
Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 5 jours : troisième repas.		
(gorgée légèrement).		
Y + 7 jours : ponte.		

SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIE DES PHLÉBOTOMES CAVERNICOLES AFRICAINS

Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 3 jours : troisième repas.		
Y + 6 jours : ponte.		
Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 3 jours : troisième repas.		
Y + 8 jours : ponte.		
Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 3 jours : troisième repas.		
Y + 5 jours : quatrième repas.		
Y + 8 jours : ponte.		
Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 4 jours : troisième repas.		
Y + 8 jours : ponte suivie d'un repas, (1 ^{er} repas du 2 ^e cycle).		
Y + 10 jours : 2 ^e repas du 2 ^e cycle.		
Y + 14 jours : 3 ^e repas du 2 ^e cycle.		
Y + 17 jours : ponte.		
Y + 18 jours : 1 ^{er} repas du 3 ^e cycle.		
Y + 21 jours : 2 ^e repas du 3 ^e cycle.		
Y + 24 jours : ponte.		
Y + 26 jours : 1 ^{er} repas du 4 ^e cycle.		
Y + 30 jours : 2 ^e repas du 4 ^e cycle.		
Y + 32 jours : 3 ^e repas du 4 ^e cycle.		
Y + 34 jours : morte dans ponte, (n'a pu être disséquée).		

En résumé, nous avons obtenu les catégories suivantes :

- R2 P : 34, soit 82,8 %,
- R3 P : 6, soit 14,6 %,
- R4 P : 1, soit 2,4 %.

Il semblerait donc que d'une façon habituelle, deux repas suffisent à *P. mirabilis* nourri sur Microchiroptère pour mûrir sa ponte. Dans la plupart des cas, ces deux repas se font à 48 heures d'intervalle et la ponte se produit quatre jours après le deuxième repas. La digestion du premier repas se fait environ en 48 heures, celle du deuxième repas entre 48 et 72 heures. Comme le plus souvent le premier repas est pris le deuxième ou troisième jour après l'exuviation de la femelle, les cycles s'étaleraient donc sur 8 à 9 jours.

— *Dissections.*

Des dissections de femelles fraîchement gorgées ont été effectuées afin de savoir à quel moment de leur développement ovarien les femelles prenaient leurs différents repas de sang.

70 femelles fraîchement gorgées furent récoltées à Doumboula et aussitôt disséquées. Les résultats furent les suivants :

- 41,4 % avaient des ovocytes au stade I (45 — 50 μ m),
- 11,4 % avaient des ovocytes au stade II (50 — 100 μ m),
- 41,4 % avaient des ovocytes au stade III (100 — 200 μ m),
- 5,7 % avaient des ovocytes au stade IV (> 200 μ m).

2 femelles d'élevage furent sacrifiées aussitôt après leur deuxième repas; la première présentait des ovocytes au stade III de 110 à 125 μ m, la seconde des ovocytes également au stade III de 180 à 195 μ m.

— *Interprétation.*

Il semblerait donc que le schéma du cycle gonotrophique le plus courant chez *P. mirabilis*, lorsque celui-ci est nourri sur l'hôte de son choix, soit ainsi :

- à la date Y : ovaire au stade I : premier repas,
- à la date Y + 2 jours : ovaire au stade III : deuxième repas,
- à la date Y + 6 jours : ovaire au stade V : ponte.

Précisons que certaines femelles prennent leur deuxième repas en début de stade III et d'autres à la fin. Les ovocytes des 2 femelles d'élevage qui ont été disséquées aussitôt après leur deuxième repas sanguin mesuraient respectivement : 100-125 μm et 180-195 μm .

Parmi les femelles ayant pris trois repas avant la ponte (14,6 %), plusieurs vraisemblablement avaient pris un repas incomplet : celui-ci ayant été interrompu (mouvement de l'hôte par exemple). En élevage comme dans la nature, il est relativement fréquent d'observer des femelles fraîchement gorgées (sang rouge vif) mais n'ayant pris qu'un très faible volume de sang.

Il est possible qu'une autre partie des 14,6 % comprenne des femelles pares plus affaiblies que les autres, parce que plus âgées. Celles qui ont accompli plusieurs cycles se gorgent plus difficilement et moins complètement. Nous avons, en effet, observé que beaucoup de femelles sont très affaiblies après la ponte; en élevage la plupart meurent après celle-ci.

Par ailleurs, nous avons observé à plusieurs reprises que certaines femelles en élevage, prenant un repas après la ponte, le digéraient très rapidement (24 heures). Dès le lendemain, elles semblaient presque à jeun et ne présentaient pas l'aspect prégravide (correspondant au stade II ovarien) observé chez les femelles neuves après la digestion de leur premier repas. Elles semblaient avoir pris un repas « pour rien ».

Bien que nos expériences à Doumboula aient porté malheureusement sur un nombre assez limité de sujets, nous pensons qu'il y a un rapport entre les femelles prenant trois repas (14,6 %) et celles se gorgeant au stade II (11,4 %).

Le schéma de leur cycle gonotrophique pourrait être le suivant :

- stade ovarien I : premier repas,
- stade ovarien II : deuxième repas,
- stade ovarien III fin, ou IV : troisième repas.

Il est possible que les femelles qui prennent un deuxième repas au stade II voient leur troisième repas repoussé au stade IV. Certaines femelles fraîchement gorgées puis disséquées présentaient des ovaires à ce stade.

Quant au cas des femelles prenant 4 repas, il semble être accidentel.

— *Discussion.*

- *P. mirabilis* présente une dysharmonie gonotrophique certaine, non seulement en élevage mais aussi dans la nature comme le prouvent les dissections effectuées sur des femelles de capture fraîchement gorgées,
- cette dysharmonie gonotrophique n'est pas accidentelle; elle n'est pas le fait de quelques femelles, comme il arrive parfois dans certains élevages; elle semble absolument générale et se rencontre chez toutes les femelles des populations de Meya-Nzouari et de Doumboula,
- le schéma du cycle gonotrophique est variable et semble dépendre principalement de l'animal-hôte : cycle le plus souvent à deux repas lorsque l'hôte est un Minioptère, cycle particulièrement perturbé à nombre variable et imprévisible de repas lorsque l'hôte est une Roussette.

Pourquoi cette dysharmonie ? Est-elle la conséquence pour *P. mirabilis* de la vie en milieu cavernicole ? Est-ce la preuve d'une adaptation plus ou moins réussie de

cette espèce au domaine souterrain ou plutôt d'une évolution encore en cours ? La dysharmonie gonotrophique existe-t-elle chez d'autres Diptères hématophages cavernicoles ?

L'étude biologique des *Culicidae* et *Phlebotominae* cavernicoles n'avait jamais été abordée jusqu'à ces dernières années; aussi les données que nous possédons sont de date récente, les observations trop souvent fragmentaires et l'expérimentation insuffisamment poussée pour que nous puissions essayer de répondre à tant de questions.

Nous savons cependant qu'une dysharmonie gonotrophique existe chez *Anopheles caroni* Adam, 1961, espèce troglophile et chez *Anopheles hamoni* Adam, 1962, espèce troglobie. Il y aurait chez ces deux espèces, respectivement, 2 et 3 stades prégravidés (ADAM et VATTIER, 1964; ADAM, VATTIER et PAJOT, 1964).

Il serait prématuré d'affirmer que cette dysharmonie gonotrophique est plus ou moins générale chez les Diptères hématophages cavernicoles. Toutefois, nous pensons que celle-ci, au même titre que l'extrême lenteur du développement larvaire, peut être la conséquence, en partie tout au moins, de la constance des conditions physiques du milieu souterrain : haut degré d'humidité, teneur élevée en gaz carbonique, etc., qui abaissent le métabolisme de ces espèces.

5.2.3.3.3. Cycle gonotrophique de *Spelaeophlebotomus gigas*.

Nous n'avons pu obtenir le cycle complet de cette espèce mais quelques observations cependant ont été faites.

A défaut de femelles d'âge connu que nous n'avons pu nous procurer, des femelles de capture ont été isolées et observées suivant les techniques employées pour *P. mirabilis*.

Ces femelles en captivité furent nourries dans la plupart des cas sur nous-même ou sur Roussette et accidentellement sur Athérure.

Une quarantaine de femelles de capture furent ainsi isolées. Certaines déjà subgravidés ont déposé des pontes plus ou moins complètes sans se nourrir en captivité, d'autres se sont gorgées. Parmi ces dernières, 9 ont pris un repas unique et 10 autres, deux repas, avant de pondre. Les 9 femelles qui n'ont pris qu'un repas, se sont gorgées sur nous ou sur Roussette. Quant aux autres :

- 3 ont pris leur 2 repas sur nous-même,
- 3 ont pris leurs 2 repas sur Roussette,
- 2 ont pris 1 repas sur nous-même et 1 repas sur Roussette,
- 2 ont pris 1 repas sur Athérure et 1 repas sur Roussette.

La dysharmonie gonotrophique existe donc chez *Spelaeophlebotomus gigas*, au moins dans certaines conditions.

5.2.3.4. La ponte.

5.2.3.4.1. Mécanisme de la ponte.

ABONNENC (1957) l'a bien observé et décrit chez *Phlebotomus freetownensis sudanicus*. « Dans un premier temps, la femelle allonge en l'abaissant par contractions lentes, son abdomen, de façon que la face ventrale de ce dernier soit en contact avec le support; dans un deuxième temps relativement rapide, on voit les trois derniers segments abdominaux se redresser, formant avec les autres un angle de 45°; en même temps, les cerques s'écartent et un œuf est évacué au deux tiers; dans un troisième temps aussi rapide que le second, l'extrémité de l'abdomen se recourbe vers le bas, les cerques toujours écartés et l'œuf est déposé. Les contractions reprennent alors pour la ponte d'un autre œuf... ».

Cette description et les observations personnelles qui suivent sont valables pour les trois espèces que nous avons étudiées : *Phlebotomus schwetzi*, *Phlebotomus mirabilis*, *Spelaeophlebotomus gigas*.

Tous les œufs ne sont pas pondus régulièrement, les uns après les autres. La femelle s'arrête parfois et s'accorde un temps de repos de durée très variable allant de quelques minutes à plusieurs heures, puis la ponte reprend.

Les œufs sont généralement éparpillés à la surface du pondoir, mais il arrive qu'ils soient groupés par deux ou trois ou agglomérés en paquets. Si l'adulte a été isolé dans un pot, on observe aussi bien des œufs sur les parois verticales que sur le fond.

5.2.3.4.2. Importance de la ponte.

— Rappel bibliographique.

ABONNENC (1957) a obtenu en élevage :

chez *Phlebotomus freetownensis sudanicus* * : 9 pontes de 17 à 83 œufs,
 chez *Phlebotomus freetownensis magnus* * : 3 pontes de 18, 28 et 55 œufs,
 chez *Phlebotomus antennatus occidentalis* ** : 3 pontes de 42, 52 et 80 œufs,
 chez *Phlebotomus dubius* : 1 ponte de 37 œufs,
 chez *Phlebotomus schwetzi* : 2 pontes de 25 et 31 œufs.

JOHNSON et HERTIG (1961). Résultats obtenus avec quelques espèces piquant l'homme. Ce sont des pontes de femelles de capture.

Espèces	Nombre moyen d'œufs par ♀	Extrêmes	Nombre de ♀ sur lequel portent les résultats
<i>Phlebotomus sanguinarius</i>	27	1 à 80	2.268
<i>Phlebotomus gomezi</i>	29	1 à 72	377
<i>Phlebotomus trapidoi</i>	21	1 à 75	1.103
<i>Phlebotomus ylephiletor</i>	27	1 à 92	449
<i>Phlebotomus panamensis</i>	28	1 à 90	1.215
<i>Phlebotomus pessoana</i>	20	2 à 55	147

— Observations personnelles.

a) CHEZ PHLEBOTOMUS SCHWETZI. La dissection de 71 femelles de capture dont les ovocytes étaient au stade IV et V permet de supposer que les pontes dans la nature sont beaucoup plus importantes que celles obtenues en élevage. Les résultats *** de ces dissections ont été les suivants (courbe C16, fig. 29) :

Nombre d'ovocytes IV et V bien développés	Nombre de ♀
31 à 40	2,8 %
41 à 50	7,0 %
51 à 60	8,4 %
61 à 70	9,9 %
71 à 80	19,7 %
81 à 90	22,5 %
91 à 100	14,1 %
101 à 110	14,1 %
111 à 120	1,5 %

Moyenne : 74,6.

* *P. freetownensis sudanicus* et *P. freetownensis magnus* sont compris dans la synonymie de *P. magnus* Sinton, 1932 (ABONNENC et YVORE, 1969).

** *P. antennatus occidentalis* est synonyme de *P. antennatus* Newstead, 1912.

*** Ces résultats, ainsi que les suivants, sont représentés sous forme de courbes cumulatives (C16, C17, C18 et C19) par souci de clarté et afin de rendre plus facile la lecture de ces graphiques.

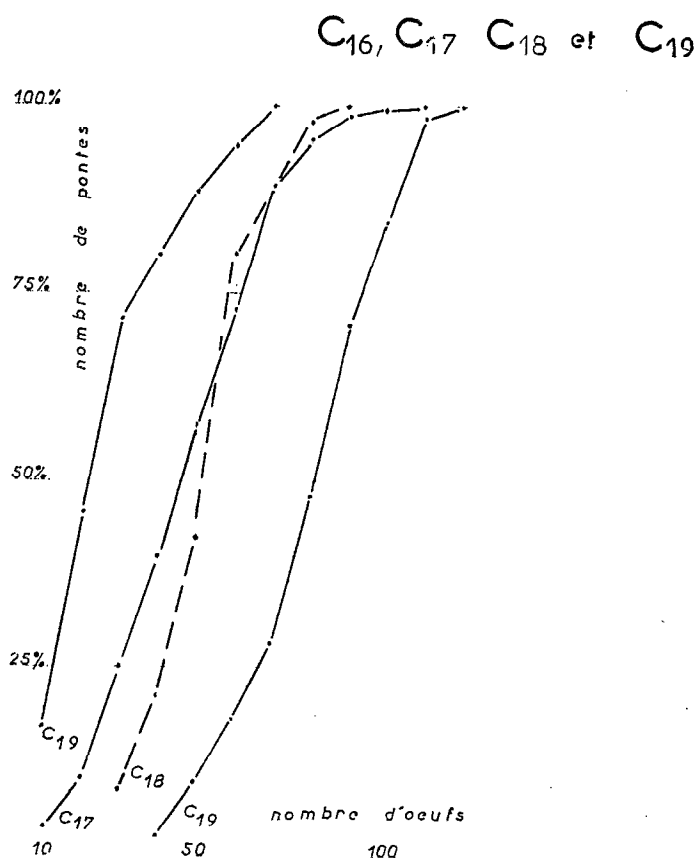


FIGURE 29. — Etude de l'importance de la ponte : C₁₆, chez *P. schwetzi* dans la nature (d'après les dissections); C₁₇, chez *P. schwetzi* en élevage; C₁₈, chez *P. mirabilis* dans la nature (d'après les dissections); C₁₉, chez *P. mirabilis* en élevage (d'après le nombre d'adultes éclos).

Le nombre d'œufs de 137 pontes déposées par des femelles d'élevage de première génération a été soigneusement compté. Il s'agit de pontes obtenues dans des pots ne contenant pas de terre. Les risques d'erreur sont donc minimes. Les résultats furent les suivants (courbe C₁₇, fig. 29) :

Nombre d'œufs	Nombre de pontes	
	Réel	en %
1 à 10	5	3,6 %
11 à 20	9	6,5 %
21 à 30	21	15,3 %
31 à 40	20	14,6 %
41 à 50	24	17,5 %
51 à 60	21	15,4 %
61 à 70	23	16,8 %
71 à 80	8	5,9 %
81 à 90	4	3,0 %
91 à 100	1	0,7 %
101 à 110	1	0,7 %

Moyenne : 45,2.

Les pontes moyennes dans la nature peuvent donc atteindre 70 à 80 œufs tandis qu'en élevage elles ne dépassent pas 40 à 50 œufs.

b) CHEZ PHLEBOTOMUS MIRABILIS.

Comme chez *P. schewtzi*, un certain nombre de femelles de capture ayant des ovocytes aux stades IV et V ont été disséquées aussitôt après la récolte pour pouvoir évaluer la ponte moyenne réalisée dans la nature.

Nos résultats furent les suivants (courbe C18, fig. 29) :

Nombre d'ovocytes bien développés	Nombre de femelles	
	Réel	en %
21 à 30	5	8,9 %
31 à 40	7	12,5 %
41 à 50	12	21,4 %
51 à 60	21	37,5 %
61 à 70	5	8,9 %
71 à 80	5	8,9 %
81 à 90	1	1,8 %

Moyenne : 51,3.

En élevage : vu le risque d'erreur qu'il y a à évaluer une ponte en comptant les œufs sur la terre des pondoirs, les chiffres suivants correspondent non pas au nombre des œufs observés mais au nombre d'adultes éclos à partir de ces pontes.

Résultats sur 70 pontes déposées par des familles d'élevage de première génération (courbe C19, fig. 29) :

NOMBRE D'ADULTES ÉCLOS	NOMBRE DE PONTES	
	RÉEL	EN %
1 à 10	12	17,1 %
11 à 20	20	28,6 %
21 à 30	18	25,7 %
31 à 40	6	8,6 %
41 à 50	6	8,6 %
51 à 60	4	5,7 %
61 à 70	4	5,7 %

Moyenne : 25,8.

En résumé :

ESPÈCE	PONTE MOYENNE DANS LA NATURE	PONTE MOYENNE EN ÉLEVAGE
<i>Phlebotomus schewtzi</i>	74,6	45,2
<i>Phlebotomus mirabilis</i>	51,3	25,8

5.2.3.4.3. *Dégénérescence ovarienne.*

Au cours de nos multiples dissections, nous avons fréquemment observé des phénomènes de dégénérescence ovarienne soit sur des femelles de capture récoltées à Meya-Nzouari, soit chez des femelles d'élevage au laboratoire de Bitorri.

A Doumboula, nous avons fait une série de récoltes et de dissections afin de connaître l'ampleur de ces phénomènes de dégénérescence.

Sur 101 femelles de capture récoltées dans la grotte de Doumboula et aussitôt disséquées, 66 d'entre elles, soit 65,3 %, présentaient des ovocytes dégénérés ou des ovocytes à différents stades de développement (fig. 30).

Nous avons fréquemment observé des follicules dont le développement du vitellus n'était pas en rapport avec la taille; le vitellus occupait par exemple les 4/5 ou les 5/6 du follicule, et celui-ci conservait la taille d'un stade III jeune. Ces follicules devaient avoir stoppé leur croissance et étaient appelés à dégénérer.

Dans le pourcentage de 65,3 % sont incluses toutes les femelles chez lesquelles nous avons pu observer et compter au moins une dizaine d'ovocytes soit dégénérés, soit très en retard dans leur développement par rapport aux autres. Chez 22,5 % de ces femelles, le nombre d'ovocytes anormaux atteint au minimum 30.

Voici quelques cas observés assez typiques :

- 1° 49 ovocytes au stade IV (200-220 μm) et 21 ovocytes complètement dégénérés;
- 2° 50 ovocytes au stade IV (200-220 μm), 12 au stade III (150-160 μm) et 10 dégénérés;
- 3° 60 ovocytes de 70 à 185 μm et 10 dégénérés;
- 4° 58 ovocytes de 85 à 210 μm (st. II, III et IV), 6 dégénérés;
- 5° 25 ovocytes au stade IV (250-285 μm), 10 au stade III (120 à 150 μm), très nombreux ovocytes dégénérés;
- 6° 30 ovocytes au stade IV (300 à 320 μm), tous les autres ovocytes dégénérés.

— *Discussion.*

Les phénomènes de dégénérescence folliculaire sont fréquents chez les Diptères, hématophages; plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer cette dégénérescence; quelques-unes ont été confirmées (DETINOVA, 1962).

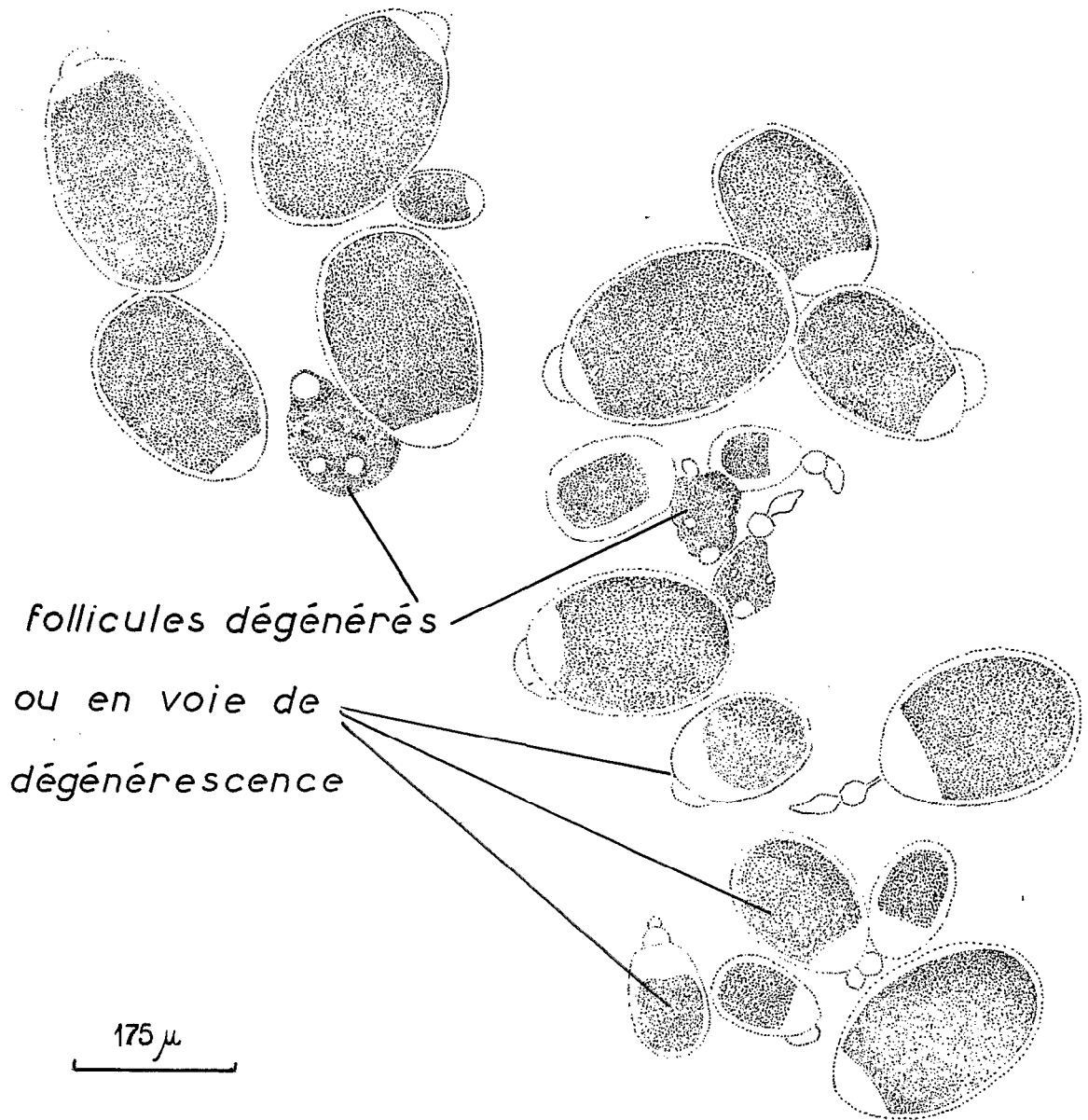
D'après cet auteur, l'analyse de toutes les données montre qu'en général il est impossible d'expliquer la dégénérescence ovarienne par l'influence de quelque facteur agissant sur l'organisme, puisqu'elle peut être due aux causes les plus variées.

Elle a été décrite chez *Anopheles maculipennis* (NICHOLSON, 1921; POLOVODOVA, 1947; DETINOVA, 1949; MARKOVICH, 1951) et il est probable qu'une des causes principales de la dégénérescence folliculaire chez le moustique soit l'ingestion par la femelle d'une quantité insuffisante de sang.

Cette hypothèse se trouverait confirmée chez les femelles dont les estomacs sont infectés de Microsporidies (DETINOVA, 1962). Chez ces femelles, en effet, une dégénérescence à grande échelle et même totale des follicules a été notée durant une série de cycles gonotrophiques consécutifs.

Selon Hosoi (1954) lorsque *Culex pipiens pallens* est nourri avec de la caséine, un nombre considérable de follicules se développe jusqu'au stade II, mais la majorité d'entre eux dégénère ensuite. La raison de la dégénérescence doit être due à un manque en certains facteurs nutritifs nécessaires à l'entier développement des follicules.

DETINOVA (1962) confirme l'hypothèse que la cause de la dégénérescence est une insuffisance qualitative de la nourriture. Chez des femelles dont les estomacs ont été artificiellement distendus et qui n'ont pas pris de repas de sang complet, les follicules commencent à se développer, mais le développement n'est pas total.



follicules dégénérés
ou en voie de
dégénérescence

175 μ

FIGURE 30. — Follicules dégénérés ou en voie de dégénérescence vus au microscope après dilacération des ovaires chez une femelle de *P. mirabilis* récoltée à Doumboula.

DETINOVA (1962) dit encore qu'en étudiant la fertilité des femelles à différents âges, elle arrive à la conclusion qu'il existe une relation directe entre l'âge de la femelle et le nombre d'ovarioles donnant des œufs normalement développés.

Selon DOLMATOVA (1949) chez les Phlébotomes un accroissement du pourcentage de follicules en dégénérescence est dû à une température défavorable, agissant directement sur la femelle, pendant une phase particulière de l'ovogénèse. Il est presque probable, écrit aussi DETINOVA (1962), que ce facteur est le plus important dans le cas des phlébotomes, quoique nier une relation entre l'âge physiologique des femelles et la proportion des follicules qui dégénèrent, soit impensable.

Les principaux facteurs invoqués comme responsables de la dégénérescence folliculaire chez les Diptères hématophages sont donc :

- l'insuffisance qualitative ou quantitative de la nourriture,
- la température,
- l'âge.

Que se passe-t-il dans le cas des phlébotomes cavernicoles et notamment de *P. mirabilis* ?

Les nombreuses dégénérescences folliculaires observées chez nos femelles d'élevage nourries à Bitorri sur *Roussettus aegyptiacus* peuvent s'expliquer par une insuffisance qualitative de la nourriture puisque *P. mirabilis* se nourrit naturellement sur Microchiroptères.

Mais comment expliquer la dégénérescence folliculaire si fréquente chez les femelles de capture récoltées à Doumboula ?

Nous ne pouvons expliquer ces phénomènes par l'âge avancé des femelles, car il nous faudrait croire que seules des vieilles femelles auraient été capturées, ceci est peu vraisemblable, puisque nos captures étaient faites en grande partie au-dessus des gîtes larvaires.

Les Microchiroptères, hôtes préférés de *P. mirabilis*, sont abondants dans cette grotte.

Nous n'avons jamais observé de microsporidies dans l'estomac.

La température est généralement de 24 °C avec des montées à 24,5 °C quand il fait très chaud à l'extérieur, tandis que l'humidité relative ne descend pas au-dessous de 91-92 %.

Conclusion.

Un bref rappel bibliographique s'impose : « L'un des faits les plus remarquables mis en évidence par les biospéléologues, écrit VANDEL (1964), réside dans la réduction des œufs pondus par les cavernicoles; ce nombre est généralement bien moindre que celui fourni par les formes épigées appartenant aux mêmes groupes. La diminution du nombre des œufs est corrélative d'une augmentation de leur taille. Plus la forme cavernicole est spécialisée, plus ce double caractère s'accroît... Il est apparu que cette « loi » se trouve vérifiée chez de très nombreux cavernicoles (CHAPPUIS, 1920; SPANDL, 1926; HNATEWYTSCH, 1929; WACHTLER, 1929; JEANNEL, 1943; VANDEL, 1958). Cette « loi » s'applique également aux représentants de la faune interstitielle (REMANE, 1951; DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1960) ».

Les exemples de ce phénomène existent dans des groupes zoologiques divers, tous invertébrés et ils sont suffisamment nombreux pour donner force de « loi » à ce double caractère. Nous en citerons quelques-uns afin de pouvoir mieux situer les phlébotomes cavernicoles qui nous intéressent :

- les cocons de planaires obscuricoles élevées par de BEAUCHAMP (1932) n'ont donné que 4 à 5 jeunes alors que ceux des formes de surface peuvent en renfermer au moins une quarantaine;

- « la réduction du nombre des œufs est un phénomène qui paraît général chez les Copépodes cavernicoles » (VANDEL, 1964). Nous ne citerons qu'un exemple, celui de certains Harpacticides (*Anthrocampus catherinae* et *Nitocrella subterranea*) dont le sac ovigère ne renferme que 4 à 6 œufs alors que la moyenne est de 15 à 25 œufs chez les formes de surface (ROUCH, 1961);
- chez *Bathynella natans* (Syncaride) chaque ovaire ne renferme qu'un seul œuf, très gros et riche en vitellus (CHAPPUIS, 1915). Chez *Bathynella chappuisi* (REMANE, 1951; DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1960) forme du milieu interstitiel, l'ovaire gauche est seul fonctionnel; dans l'ovaire droit les œufs avortent. Un seul œuf constitue chaque ponte (DELACHAUX, 1919; SIEWING, 1958);
- chez des *Bathyscinae* (Coléoptères) cavernicoles hautement spécialisés tels *Speonomus longicornis*, *Isereus serullazi*, etc.; un seul œuf est formé à la fois, il est très riche en vitellus et sa taille est énorme (GLACON-DELEURANCE, 1953, 1954...).

D'autres cas existent chez les Insectes, les Opilionides, les Palpigrades, les Aranéides, les Amphipodes, les Mollusques...

Les phlébotomes cavernicoles du Congo et notamment *P. mirabilis* que nous avons plus particulièrement étudié auraient-ils subi une évolution comparable à celle de ces cavernicoles anciens paléarctiques ?

La longueur de l'œuf, chez les Phlébotomes épigés, varie en général de 300 à 400 μm selon les espèces.

Chez *P. mirabilis* et chez *S. gigas*, nous avons relevé respectivement des longueurs variant de 380 à 420 μm et 454 à 560 μm .

Etant donné que les adultes de ces deux espèces sont nettement plus grands que ceux des espèces épigées connues, la taille des œufs de *P. mirabilis* et *S. gigas* ne peut guère être considérée comme étant vraiment supérieure à celle des œufs des autres espèces.

Par contre, chez *P. mirabilis*, la dégénérescence ovarienne et la réduction du nombre des œufs sont certaines, même si elles sont beaucoup moins spectaculaires et évidentes que chez les cavernicoles anciens.

5.3. Etude des parasites.

Chez des femelles de *P. mirabilis*, récoltées dans la grotte de Meya-Nzouari, nous avons observé, lors de nombreuses dissections, dans l'intestin postérieur et plus précisément dans l'ampoule rectale, d'abondants parasites flagellés trypanosomorphes. Ceux-ci se présentaient soit agglomérés constituant de véritables touffes sur les papilles de l'ampoule rectale, soit libres et circulant dans celle-ci.

Nous avons fait des étalements colorés au Giemsa selon la technique indiquée au début de ce travail et nous les avons adressés au Professeur GARNHAM pour étude.

Celui-ci a déterminé des formes *Leishmania*, des *Crithidia* avec de gros kinétoplastes et quelques formes de trypanosomes métacycliques du type *Trypanosoma cruzi*. Il pensait (communication personnelle) que ces flagellés provenaient de Chauves-souris insectivores.

Des frottis sanguins de *Miniopterus newtoni* récoltés à Meya-Nzouari ont été également envoyés au Professeur GARNHAM. Ceux-ci contenaient « quelques rares trypanosomes » que ce dernier a déterminés comme étant des *Trypanosoma vespertilionis*.

Plus récemment, des trypanosomes ont été trouvés chez des *Miniopterus* de la grotte de Bimbi.

Le taux de parasitisme chez *P. mirabilis* à Meya-Nzouari est très élevé. Sur 80 femelles de capture disséquées, nous en avons trouvé 47, soit 58,75 % d'infectées.

Nous donnons ci-dessous les résultats de ces dissections en fonction de l'âge physiologique (stade des ovaires) :

	Nombre de femelles				
	St. I	St. II	St. III	St. IV	St. V
Positives ..	5 (6,25 %)	8 (10 %)	10 (12,5 %)	14 (17,5 %)	10 (12,5 %)
Négatives ..	5 (6,25 %)	8 (10 %)	12 (15 %)	3 (3,75 %)	5 (6,25 %)

Dans la grotte de Doumboula, bien que la population de *P. mirabilis* soit abondante et les Minioptères également, nous n'avons jamais trouvé de femelles porteuses de tels parasites et les frottis sanguins effectués sur une trentaine de Minioptères n'ont révélé la présence d'aucun trypanosome.

L'étude de ces parasites et de leur cycle nous paraît particulièrement digne d'intérêt et nous souhaitons qu'elle puisse être réalisée dans l'avenir.

6. CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Nos recherches sur les Phlébotomes cavernicoles d'Afrique intertropicale humide nous ont permis :

- de décrire deux espèces nouvelles : *P. emilii* et *P. moucheti* ainsi que les stades préimaginaux de *P. mirabilis* et de *S. gigas*;
- et de mettre en évidence un certain nombre de données entièrement nouvelles relatives à la biologie et à l'écologie de *P. mirabilis* et de *S. gigas*.

Dans nos conclusions générales, nous allons faire une brève synthèse de ces résultats et essayer de dégager les éléments susceptibles de mieux définir la position écologique des deux espèces que nous avons particulièrement étudiées : *P. mirabilis* et *S. gigas*.

6.1. Caractères morphologiques et données biologiques propres à *Phlebotomus mirabilis*.

- *P. mirabilis* s'est révélé, au Congo, comme un spéobionte strict, ne fréquentant que les zones parfaitement obscures des grottes;
- tout son cycle se déroule dans le milieu cavernicole;
- ses larves se développent dans un milieu guano-terreux bien particulier;
- la durée de son cycle de développement est beaucoup plus longue que chez les espèces épigées et elle présente des variations de grande amplitude;
- ses adultes sont étroitement inféodés au monde des Chiroptères; les Microchiroptères sont leurs hôtes naturels et préférés; en captivité, ils peuvent se nourrir sur des Roussettes mais le cycle gonotrophique dans ce cas est très nettement perturbé; ils refusent tout autre catégorie d'hôte;
- la dysharmonie gonotrophique existe quel que soit l'hôte utilisé : Roussette ou Microchiroptère;
- cette espèce présente une réduction du nombre des œufs par rapport aux espèces épigées et une dégénérescence ovarienne fréquente;
- elle n'offre pratiquement pas de caractères morphologiques faisant preuve d'une évolution régressive à l'exception d'une certaine dépigmentation;
- sa répartition géographique en tant que cavernicole est limitée aux schistocalcaires du Congo-Brazzaville et du Congo-Kinshasa.

6.2. Caractères morphologiques et données biologiques propres à *Spelaeophlebotomus gigas*.

- Cette espèce semble être un spéobionte moins strict que *P. mirabilis*; ses habitats sont variés; on la trouve parfois dans des zones semi-obscurées;
- elle est dépigmentée et présente une réduction des yeux;
- tout son cycle cependant se déroule dans le milieu cavernicole;
- ses larves errantes sur les rochers se développent dans un milieu beaucoup moins riche en matières organiques que celles de *P. mirabilis*;
- ses adultes ont des préférences trophiques très variées;
- la dysharmonie gonotrophique semble être de règle;
- les réactions à la lumière sont diverses suivant les populations;
- cette espèce, enfin, a une vaste répartition géographique.

6.3. Discussion.

Ces deux espèces offrent, soit en commun, soit individuellement, un certain nombre de caractères morphologiques ou biologiques propres à d'authentiques cavernicoles, à savoir :

- dépigmentation et yeux réduits;
- allongement du cycle;
- inféodation stricte au monde des grottes (= troglobie de JEANNEL).

Peut-on pour autant qualifier ces Phlébotomes de troglobies au sens de VANDEL, c'est-à-dire les considérer comme des cavernicoles « anciens », « définitivement fixés dans leur forme, dans leur physiologie et dans leur comportement » ?

Non, et pour plusieurs raisons.

Les caractères morphologiques et biologiques témoignant d'une évolution régressive sont beaucoup moins spectaculaires que chez les cavernicoles « les plus évolués » des régions paléarctiques.

S. gigas, malgré une réduction des yeux très nette, présente une variété d'habitats et d'hôtes qui témoigne d'un pouvoir d'autorégulation encore étendu et va à l'encontre d'une très haute spécialisation physiologique.

P. mirabilis vit dans les zones totalement obscures des grottes; ses adultes et ses larves ont des exigences très étroites quant à l'hôte et à l'habitat, par contre il est pauvre en caractères morphologiques typiquement cavernicoles.

Morphologiquement, *P. mirabilis* semble être un cavernicole plus « récent » que *S. gigas* mais physiologiquement il paraît être plus « ancien ». Il est possible aussi que l'inféodation de *P. mirabilis* aux Microchiroptères ait existé avant sa pénétration dans le domaine souterrain et que son étroite dépendance vis-à-vis des Chauves-souris l'ait conduit peu à peu et préparé à la vie cavernicole.

En conséquence et bien que notre étude ne soit pas exhaustive, nous croyons pouvoir affirmer que ces phlébotomes vivent en troglobies mais sont des cavernicoles encore en phase d'instabilité. L'état de troglobie ne se réalise pas en une seule étape. *S. gigas* et *P. mirabilis* présentent déjà des signes très nets d'évolution régressive et celle-ci est appelée à se poursuivre. Il conviendrait donc selon la terminologie classique de qualifier ces Phlébotomes de cavernicoles « récents ».

Mais ces termes « anciens » et « récents » sont imprécis et prêtent à confusion car ils impliquent une notion de temps (installation dans les grottes ancienne ou proche) qui ne va pas forcément de pair avec le degré d'évolution régressive.

En effet, cette évolution régressive est plus ou moins rapide suivant les espèces et il est difficile de connaître à quelle étape de leur évolution se trouvaient certains cavernicoles lors de leur pénétration dans les grottes et à quelle vitesse ils ont continué d'évoluer dans le milieu souterrain.

D'autre part, dans des régions intertropicales humides, demeurées depuis longtemps isothermiques, où le climat n'a pas changé depuis le Tertiaire, certaines espèces ont pu pousser très loin leur évolution dans le milieu extérieur et s'installer très tard dans le milieu cavernicole. LELEUP (1956) a pu écrire qu' « en Afrique, les cavernicoles ne se rencontrent point dans les grottes mais dans l'humus ». Par contre, l'écart entre les conditions climatiques du milieu souterrain et celles du milieu extérieur étant beaucoup plus réduit qu'en région paléarctique, des lignées relativement jeunes doivent pouvoir s'installer dans des grottes non pas tant pour y trouver un refuge mais parce que les conditions permettent un passage facile d'un milieu à l'autre.

Pour ces différentes raisons, à l'expression « cavernicoles récents », à laquelle une signification chronologique risque d'être donnée, nous préférons pour *P. mirabilis* et *S. gigas*, celle de « cavernicoles encore en période d'instabilité ».

En conclusion, nous souhaitons que l'étude de ces Diptères hématophages cavernicoles soit poursuivie et approfondie. Il serait particulièrement intéressant d'étudier le cycle de développement et le cycle gonotrophique en faisant varier les conditions d'expériences, ce qui permettrait notamment de mieux estimer le pouvoir d'autorégulation de ces Phlébotomes.

Bien des espoirs sont permis, puisque la phase d'instabilité, selon VANDEL, « offre le matériel le plus favorable au biospéléologue expérimentateur, car c'est à ce stade seulement que ses interventions ont quelque chance d'être couronnées de succès ».

REMERCIEMENTS.

Au terme de ce travail, nous exprimons notre profonde et sincère reconnaissance à Monsieur le Recteur PAULIAN, à Monsieur le Professeur BERGERARD et à Monsieur le Professeur DELAMARE-DEBOUTTEVILLE qui, dès le début de nos recherches, se sont intéressés à nos travaux et n'ont cessé de nous prodiguer leurs conseils éclairés et leurs encouragements.

Nos vifs remerciements vont aussi à Monsieur J.P. ADAM, Inspecteur Général de Recherches à l'O.R.S.T.O.M., à qui nous devons le meilleur de notre formation sur le terrain et notre initiation au milieu cavernicole.

Nous remercions très sincèrement de son dévouement le personnel du Laboratoire d'Entomologie Médicale du Centre O.R.S.T.O.M. de Brazzaville : MM. GEOFFROY et LEPONT, M^{me} N'GALLI-MARSALA, MM. BOUTSINDI, SAMBA, MAHOUKOU et BEMBA.

Nous exprimons enfin notre reconnaissance à M. RAGEAU, Directeur de Recherches à l'O.R.S.T.O.M., qui a bien voulu relire ce travail en vue de sa publication dans les Cahiers O.R.S.T.O.M.

Manuscrit reçu le 22 octobre 1970.

BIBLIOGRAPHIE

- ABONNENC (E.), 1956. — L'œuf et les formes pré-imaginaires de deux Phlébotomes africains : *P. antennatus* var. *occidentalis* Theodor, 1933 et *P. dubius* Parrot, Mornet et Cadenat, 1945, *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **34** (4) : 518-539.
- ABONNENC (E.), 1956. — L'œuf et les formes larvaires de trois Phlébotomes africains : *P. freetownensis sudanicus* Theodor, 1933. *P. freetownensis magnus* Sinton, 1932 et *P. schwetzi* Adler, Theodor et Parrot, 1929. *Arch. Inst. Pasteur, Algérie*, **34** (4) : 540-549.
- ABONNENC (E.), 1967. — Les Phlébotomes de l'Angola. *Publ. cult. Comp. Diamantes Angola*, **14**, XII-1967 : 57-122.
- ABONNENC (E.), LARIVIÈRE (M.) et YVINEC (M.), 1957. — Observations sur la biologie de quelques Phlébotomes de la région éthiopienne en milieu expérimental. *Ann. Parasit. hum. comp.*, **32** (1) : 173-184.

- ABONNENC (E.), ADAM (J.P.) et BAILLY-CHOUMARA (H.), 1959. — Sur trois Phlébotomes cavernicoles nouveaux de la région éthiopienne : *Phlebotomus crypticola*, *P. balmicola* et *P. somaliensis*. *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **37** (4) : 577-590.
- ABONNENC (E.), MINTER (D.M.), 1965. — Tables d'identification bilingues des Phlébotomes de la région éthiopienne. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.* **5** : 1-63.
- ADAM (J.P.), 1961. — *Anopheles caroni* sp. n. (Diptera-Culicidae) Anophèle cavernicole nouveau de la République du Congo. *Bull. Soc. Path. exot.*, **54** : 714-717.
- ADAM (J.P.), 1962. — Un Anophèle cavernicole nouveau de la République du Congo-Brazzaville : *Anopheles (Neomyzomyia) hamoni* n. sp. (Diptera-Culicidae). *Bull. Soc. Path. exot.*, **55** : 153-165.
- ADAM (J.P.), ABONNENC (E.), 1960. — Sur *Phlebotomus renauxi* Parrot et Schwetz, 1937. Description du mâle. *Arch. Inst. Pasteur, Algérie*, **38** (4) : 527-529.
- ADAM (J.P.), BAILLY-CHOUMARA (H.) et ABONNENC (E.), 1960. — Notes écologiques sur quelques phlébotomes cavernicoles de la région éthiopienne. *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **38** (2) : 299-303.
- ADAM (J.P.), BAILLY-CHOUMARA (H.), 1964. — Les Culicidae et quelques autres Diptères hémato-phages de la République de Guinée. *Bull. I.F.A.N.*, **26**, série A, (3) : 900-923.
- ADAM (J.P.), VATTIER (G.), 1964. — Contribution à l'étude biologique d'*Anopheles hamoni* Adam, 1962 (Diptera-Culicidae). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, **2** : 55-71.
- ADAM (J.P.), VATTIER (G.) et PAJOT (F.X.), 1964. — Dysharmonie gonotrophique chez deux *Anopheles* cavernicoles du Congo (Brazzaville). *Bull. Soc. Path. exot.*, **57** : 397-399.
- ADAM (J.P.), VATTIER (G.), 1967^a. — « Bitorri », laboratoire souterrain de l'O.R.S.T.O.M. en Afrique intertropicale (République du Congo). *Spelunca*, Mémoire **5** : 220-222.
- ADAM (J.P.), VATTIER (G.), 1967^b. — Essais réussis d'introduction d'arthropodes cavernicoles dans une grotte aménagée, au Congo (Brazzaville). *Spelunca*, Mémoire **5** : 223-225.
- ADAM (J.P.), CARON (R.) et VATTIER (G.), 1967. — Etat actuel des recherches spéléologiques en République du Congo. *Spelunca*, Mémoire **5** : 216-219.
- ADDIS (C. G.), 1945. — Laboratory rearing and life cycle of *Phlebotomus (Dampfomyia) anthophorus* Addis. *J. Parasit.* **31** : 319-322.
- ADLER (S.), THEODOR (O.), 1935. — Investigations on Mediterranean Kala azar. VIII. Further observations on Mediterranean sandflies. *Proc. Roy. Soc. London (B)*, **116** : 505-515.
- ADLER (S.), THEODOR (O.) et PARROT (L.), 1929. — Phlébotomes du Congo Belge. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **17** : 72-89.
- AMOSOVA (I.S.), 1956. — Fauna and the biology of sandflies (*Culicoides* fam. *Heleidae*) in coniferous and broad-leaf forests of the southern coastal areas (en russe). Leningrad (Thesis, *Zoological Institute of the URSS Academy of Medical Sciences*). (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- BARRETTO (M.P.), 1940. — Morfologia dos ovos, das larvas e pupas do *Phlebotomus intermedius* Lutz et Neiva, 1912 (Diptera, Psychodidae). *An. Fac. Med. Univ. S. Paulo*, **16** : 91-105.
- BARRETTO (M.P.), 1942. — Contribuição para o estudo da biologia dos Flebotomos em condições experimentale. Tese de Doutorado Faculdade de Medicina Universidade de Sao Paulo Cadeira de Parasitologia, 162 pages.
- BEKLEMISHEV (W.N.), 1940. — « Gonotrophic rythms as a basic principle of the biology of *Anopheles* ». *Vop. Fiziol. Ekol. Malar. Komara*, **1** (3) (en russe) (in DETINOVA, 1962, p. 96).
- BEKLEMISHEV (W.N.), 1957. — Some general problems of the biology of blood-sucking Diptera (en russe). *Med. Parazit. (Moskva)*, **26**, 562 (in PERFIL'EV, 1968, p. 116).
- CHAGIN (K.P.), 1943. — Hibernation of malaria mosquitos in the Ivanov Oblast. (en russe). *Med. Parazit. (Moskva)*, **10** : 440 (in DETINOVA, 1962, p. 38).

- CHAPPUIS (P.A.), 1915. — « *Bathynella natans* » und ihre Stellung im System. *Zool. Jb. Abt. Systemat.*, XLIV. (in VANDEL, 1964, p. 424).
- CHAPPUIS (P.A.), 1920. — Die Fauna der unterirdischen Gewässer der Umgebung von Basol. *Archiv. Hydrobiol.* XIV. (in VANDEL, 1964, p. 423).
- COLAS-BELCOUR, 1928. — Contribution à l'étude du développement et de la biologie des formes larvaires des Phlébotomes. *Thèse*, Bayeux, P. Colas, 92 pages.
- DELACHAUX (Th.), 1919. — *Bathynella chappuisi* n. sp., une nouvelle espèce de Crustacé cavernicole. *Bull. Soc. Neuchâtel, Sci. Nat.*, 44 (in VANDEL, 1964, p. 424).
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1950. — Recherches écologiques sur la microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Thèse*, Paris, 360 p.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Actual. Sci. Industr.*, n° 1280, 743 p.
- DETINOVA (T.S.), 1942. — On the biology of the genus *Aedes*. *Med. Parazit. (Moskva)*, 11 : 44 (en russe) (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- DETINOVA (T.S.), 1949. — Physiological changes of ovaries in females of *A. maculipennis*. *Med. Parazit. (Moskva)*, 18, 410 (en russe) (in DETINOVA, p. 60).
- DETINOVA (T.S.), 1962. — Age grouping methods in *Diptera* of medical importance. *W.H.O., Monogr. ser.*, 47 : 1-216.
- DOLMATOVA (A.V.), 1942. — The life-cycle of *Phlebotomus papatasi* (en russe). *Med. Parazit. (Moskva)*, 11 : 52 (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- DOLMATOVA (A.V.), 1946. — The autogenous development of eggs in *Phlebotomus papatasi* (en russe). *Med. Parazit. (Moskva)*, 15 : 58 (in DETINOVA, 1962, p. 37).
- DOLMATOVA (A.V.), 1949. — Observations on the biology of sandflies in Feodosia (en russe). *Med. Parazit. (Moskva)*, 18 : 507 (in DETINOVA, 1962, p. 40 et 45).
- DOLMATOVA (A.V.), DERGACHEVA (T.I.), 1963. — Number of sandfly (*Phlebotominae*) and their turnover of it in *Rhombomys opimus* burrows. *Med. Parazit. (Moskva)*, 32 (1) : 72-77.
- DOLMATOVA (A.V.), DEMINA (A.N.A.), 1965. — Les Phlébotomes et les maladies qu'ils transmettent (en russe). *Edit. Medecine, Moscou*, 210 pages.
- DRESCO-DEROUET (L.), 1960. — Etude biologique de quelques espèces d'Araignées lucicoles et troglodiles. *Archiv. Zool. exper. gén.*, 98 : 271-354.
- DUDICH (E.), 1932. — Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle « Baradla », Ungarn. *Speleol. Monographien.*, 13 (in VANDEL, 1964, p. 24).
- DUKE (B.O.L.), CREAWE (W.) et BEESLEY (W.N.), 1956. — The relationship between the size of the blood-meal taken in by *Chrysops silaceae* and the development of the microfilariae of *Loa-loa* taken in with the blood-meal. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 50 : 283.
- FALCOZ (L.), 1914. — Contribution à l'étude de la faune des microcavernes; faune des terriers et des nids, Lyon.
- FALCOZ (L.), 1923. — Biospeologica, n° 49. Pupipara (Diptera). *Arch. Zool. exp. gén.*, 61 : 521-522.
- FRANCA (C.), PARROT (L.), 1920. — Introduction à l'étude systématique des Diptères du genre *Phlebotomus*. *Bull. Soc. Path. exot.*, 13 : 695-708.
- FRANCA (C.), PARROT (L.), 1921. — Essai de classification des Phlébotomes. *Arch. Inst. Pasteur Afr. Nord*, 1 (3) : 279-284.
- GILLIES (M.T.), 1955. — The pregravid phase of ovarian development in *Anopheles funestus*. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 49, 320-325.
- GINET (R.), 1960. — Ecologie, Ethologie et Biologie de *Niphargus* (Amphipode Gammaridés hypogés). *Ann. Spéléol.*, 15.
- GLACON (S.), 1953. — Sur le cycle évolutif d'un Coléoptère troglobie, *Speonomus longicornis* Saulcy. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 236 : 2443-2445.
- GLACON (S.), 1954. — Sur le cycle évolutif de quelques *Speonomus* (Coléoptères *Bathysciinae*) cavernicoles. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 238 : 398-400.

- GLACON-DELEURANCE (S.), 1958. — Biologie et morphologie larvaire d'*Isercus serullazi* F., *Isercus colasi* Bon et *Cytodromus dapsoides* Ab. C.R. Acad. Sci. Paris, 246 : 3286-3287.
- GLACON-DELEURANCE (S.), 1959. — Contribution à l'étude des Coléoptères troglobies. Sur la biologie des *Bathysciinae*. *Ann. Spéléol.* 14.
- GLUKHOVA (V.M.), 1958. — Gonotrophic cycle of *Culicoides* in the Karelian ASSR (en russe). *Parazit. Sbornik zool. Inst. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, 18, 239, (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- HERTIG (M.), JOHNSON (P.T.), 1961. — The rearing of *Phlebotomus* sandflies (*Diptera Psychodidae*). I. Technique. *Ann. ent. Soc. America*, 54 (6) : 753-764.
- HESSE (R.), 1924. — Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. G. Fischer. Jena (in VANDEL, 1964, p. 24).
- HEUTS (M.J.), 1952. — Ecology, variation and adaptation of the blind cave fish, *Caecobarbus geertsi* Boulenger. *Ann. Soc. Zool. Belgique*, 82.
- HEUTS (M.J.), LELEUP (N.), 1954. — La géographie et l'écologie des grottes du Bas-Congo. Les habitats de *Caecobarbus geertzi* Boulenger. *Ann. Mus. R. Congo Belge, Sci. Zool.*, 35.
- HNATENWYTSCH (B.), 1929. — Die Fauna der Erzgruben von Schneeberg in Erzgebirge. *Zool. Jb. Abt. Systemat.* 56. (in VANDEL, 1964, p. 423).
- HOOGSTRAAL (H.), 1960. — *Ornithodoros (Reticulinasus) faini* n. sp. (*Ixodoidea-Argasidae*) from Congo fruit bats, *Roussettus leachi* (Smith). *Rev. Zool. Bot. afr.*, 62 : 358-372.
- HOSOI (T.), 1954. — Egg production in *Culex pipiens pallens* Coquillet. III. Growth and degeneration of ovarian follicles. *Jap. J. med. Sci. Biol.*, 7 : 111.
- JAKOBI (H.), 1954. — Biologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von *Bathynella natans* Vejd. *Zool. Abt. Systemat.* LXXXIII. (in VANDEL, 1964, p. 438).
- JEANNEL (R.), 1943. — Les fossiles vivants des cavernes, Ed. Gallimard, 321 p.
- JOBLING (B.), 1954. — *Streblidae* from the Belgian Congo, with a description of a new genus and three new species (*Diptera*). *Rev. Zool. Bot. afr.*, 50 : 89-115.
- JOBLING (B.), 1955. — New species of *Raymondia* from the Belgian Congo (*Diptera-Streblidae*). *Rev. Zool. Bot. afr.*, 51 : 208-211.
- JOHNSON (P.T.), HERTIG (M.), 1961. — The rearing of *Phlebotomus* sandflies (*Diptera : Psychodidae*). II. Development and behaviour of Panamanian sandflies in laboratory culture. *Ann. ent. Soc. America*, 54 (6) : 764-776.
- JOSEPH (G.), 1882. — Systematisches Verzeichnis der in den Tropfsteingrotten von Krain einheimischen Arthropoden nebst Diagnosen der vom Verfasser entdeckten und bisher noch nicht beschriebenen Arten. *Berlin ent. Z.*, XXV. (in VANDEL, 1964, p. 24).
- KAMALOV (N.G.), 1937. — The Biology of the sandflies of Georgia. — *Candidate's Thesis*, Tiflis, 1-200. (in PERFIL'EV, 1968, p. 103).
- KIRK (R.), LEWIS (D.J.), 1951. — The *Phlebotominae* of the Ethiopian region. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 102 : 383-510.
- KIRK (R.), LEWIS (D. J.), 1952. — Some Ethiopian *Phlebotominae*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 46 : 337-350.
- KOGAI (E.S.), 1958. — *Phlebotomus pavlovskyi* Perf. in the Nura-Tau caves of the Samar-kand region. *Med. Parazit. (Moskva)* 2 : 683-686.
- KOZHEVNIKOV (G.A.), 1903. — Observations on the biology of *Anopheles* collected by the Voronezh malaria expedition, Moscow. Collected works on the study of malaria in Russia, p. 69 (en russe) (in DETINOVA, 1962, p. 14).
- KOZHEVNIKOV (P.V.), DOBROTVORSKAYA (N.V.) et LATYSHEV (N.I.), 1947. — The Study of Cutaneous Leishmaniasis, 1-371, Moskva, *Medgiz.* (in PERFIL'EV, 1968; pp. 101 et 103).
- KRIVOSHEINA (N.P.), 1957. — On the autogenous maturation of ovaries in female *Culicoides* (en russe). *Med. Parazit. (Moskva)*, 26, suppl. au n° 1, p. 53 (in DETINOVA, 1962, p. 38).

- LATYSHEV (N.I.), SHOSHINA (M.A.), CHERNYSHEV (V.I.) et GRIGOR'YAN (M.M.), 1947. — Cutaneous Leishmaniasis in the Mountains of Tadzhikistan. In *Parazitologiya i transmissivnye bolezni*. 7-8, Moskva. (in PERFIL'EV, 1968, p. 103).
- LELEUP (N.), LIPS (M.), 1950. — Un Anophèle cavernicole nouveau du Katanga : *Anopheles rodhaini* n. sp. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **43** : 303-308.
- LELEUP (N.), 1952. — Un Anophèle cavernicole nouveau du Kibali-Ituri : *Anopheles faini* n. sp. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **46** : 151-158.
- LELEUP (N.), 1956. — La faune cavernicole du Congo Belge et considérations sur les Coléoptères reliques d'Afrique intertropicale. *Ann. Mus. R. Congo Belge*. Tervuren (Belgique). *Sci. biol.*, **46**.
- LELEUP (N.), 1965. — La faune entomologique cryptique de l'Afrique Intertropicale. *Ann. Mus. R. Afrique Centrale*. Tervuren, Sci. zool., **141**, 1-186.
- LERUTH (R.), 1939. — La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. *Mém. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, **87**.
- LEWIS (D.J.), KIRK (R.), 1954. — Notes on the *Phlebotominae* of the Anglo-Egyptian Sudan. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **48**, (1) : 33-45.
- LINDQUIST (A.W.), 1936. — Notes on the habits and biology of a sandfly, *Phlebotomus diabolicus* Hall in Southwestern Texas. *Proc. ent. Soc. Washington*, **33** : 29-32.
- MARETT (P.J.), 1913. — The *Phlebotomus* flies of the Maltese Islands. *J. R. Army Med. Corps*, **20** : 162-171.
- MARETT (P.J.), 1910. — Preliminary report on the investigation into the breeding places of the sand-fly in Malta. *J. R. Army. Med. Corps*, **15** : 286-291.
- MARETT (P.J.), 1915. — The bionomics of the Maltese Phlebotomi. *Brit. Med. J.*, **2** : 172-173.
- MARKOVICH (N.Y.), 1951. — Fertility of *A. bifurcatus* and its changes under the influence of environmental conditions (en russe). *Med. Parazit. Moskva*, **20** : 50 (in DETINOVA, 1962, p. 41).
- MARTEL (E.A.), 1894. — *Les Abîmes*, Delagrave, Paris.
- MARTINS (A.V.), SOUZA (M.A. de) et SILVA (J.E. da), 1961. — Estudos sobre os flebotomos do Estado de Minas Gerais. II. Descrição do macho e redescricao da fêmea da « *Lutzomyia cavernicola* » (Costa Lima, 1932) (*Diptera, Psychodidae*). *Rev. Brasil. Biol.*, **21** (2) : 225-232.
- MARTINS (A.V.), FALCO (A.D.) et SILVA (J.E. da), 1961. — Estudos sobre os flebotomos dos Estado de Minas Gerais. III. Descrição da « *Lutzomyia appendiculata* » sp. n. (*Diptera, Psychodidae*). *Rev. Brasil. Biol.*, **21** (3) : 297-300.
- MARTINS (A.V.), SOUZA (M.A.) et FALCAO (A.L.), 1962. — Estudos sobre os flebotomos do Estado de Minas Gerais. IV. Descrição de duas novas espécies de subgenero « *Lutzomyia* » Franca, 1924 (*Diptera, Psychodidae*). *Rev. Brasil. Biol.*, **22** (1) : 39-46.
- MARTINS (A.V.), FALCAO (A.L.) et SILVA (J.E. da), 1964. — Estudos sobre os flebotomos do Estado de Minas Gerais. VI. Descrição de « *Lutzomyia termitophila* » sp. n. e « *Lutzomyia cipoensis* » sp. n. (*Diptera - Psychodidae*). *Rev. Brasil. Biol.*, **24**, (3) : 309-315.
- MATTINGLY (P.F.), 1945. — Notes on Ethiopian *Uranotaenia* (*Diptera, Culicidae*) with a description of a new species. *Proc. R. Ent. Soc. London*, **23**, part. 9-19 : 167-171.
- NICHOLSON (A.J.), 1921. — The development of the ovary and ovarian eggs of the mosquito *A. maculipennis* Meig. *Quart. J. micr. Sci.*, **65** : 395.
- PARROT (L.), SCHWETZ (L.), 1937. — Phlébotomes du Congo Belge. VI. Trois espèces et une variété nouvelles. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **29**, (3) : 221-228.
- PARROT (L.), WANSON (M.), 1938. — Phlébotomes du Congo Belge. VIII. Sur le mâle de *Phlebotomus gigas*. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **31** : 153-156.

- PARROT (L.), WANSON (M.), 1939. — Phlébotomes du Congo Belge. IX. *Phlebotomus* (*Prophlebotomus*) *mirabilis* n. sp. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **32** : 149-153.
- PARROT (L.), WANSON (M.), 1946. — Notes sur les Phlébotomes. LIII. Sur *Phlebotomus gigas* et sur *Phlebotomus mirabilis*. *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **24** (2) : 143-152.
- PERFIL'EV (P.P.), 1968. — Fauna of the U.S.S.R. Diptera. *Phlebotominae* (Sandflies); vol. III, n° 2. *Academy of Sciences of the U.S.S.R.* [Translated from Russian.] Published by the Israel program for scientific translations, 363 p.
- POLOVODOVA (V.P.), 1947. — Age changes in the female reproductive system of *Anopheles* and age composition of mosquito populations (en russe). Rostov-on-Don (*Thesis*). (in DETINOVA, 1962, p. 40).
- PROKOFIEVA (K.K.), 1957. — Gonotrophic cycle of blood-feeding sandflies of Eastern Siberia (en russe). *Zool. Z.*, **36**, 1831, (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- QUATE (L.W.), 1962. — The *Psychodidae* of Batu Caves, Malaya. *Pacific Insects*, **4** : 219-234.
- QUATE (L.W.), 1965. — A taxonomic Study of Philippine Phlebotomines (*Diptera* : *Psychodidae*). *J. Med. ent.*, **2** (1) : 17-37.
- QUATE (L.W.), FAIRCHILD (G.B.), 1961. — *Phlebotomus* sandflies of Malaya and Borneo. *Pacific Insects*, **3**, (2-3) : 203-222.
- QUTUBUDDIN, 1961. — A description of the hitherto unknown female of « *Phlebotomus darlingi* » Lewis et Kirk. Notes on the male. *An. Magaz. Nat. Hist.* **4** (13) : 51-54.
- RACOVITZA (E.G.), 1907. — Essai sur les problèmes biospéléologiques. *Biospéologie*, I. *Arch. Zool. exper. génér.*, **6**, (4) : 371-488.
- RAYNAL (J.), 1937. — Contribution à l'étude des Phlébotomes de la Chine du Nord. *Arch. Inst. Pasteur Indochine*, **24** (1) : 37-99.
- REMANE (A.), 1951. — Die Besiedlung des Sandbodens in Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Oekologie. *Verh. dtsh. Zool. Gesellsch.* (in VANDEL, 1964, p. 424).
- RONDANI (A.C.), 1843. — Species italioae generis Hebotomi, RNDN, ex insectis dipteris : Fragmentum septimum ad inserviendam dipterologiam italicam. *Ann. Soc. ent. Fr.*, **1** : 263-268.
- ROUBAUD (E.), COLAS-BELCOUR (J.), 1927. — Recherches biologiques sur les Phlébotomes de la Tunisie du Nord. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, **16** : 59-80.
- ROUGH (R.), 1961. — Le développement et la croissance des Copépodes Harpacticides cavernicoles (Crustacés). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **252** : 4062-4064.
- ROY (D.N.), 1936. — On the role of blood in ovulation in *Aedes aegypti*. *Bull. Ent. Res.*, **27** : 423.
- RUBTZOVA (I.A.), 1936. — Biology and ecology of black flies (*Simuliidae*) in Eastern Siberia. *Parazit. Sbor. zool. Inst. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, **6** : 169. (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- RUBTZOVA (I.A.), 1955. — Changes in the activity of blood-sucking gnats in relation to the gonotrophic cycle. *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, **11** : 353, (en russe) (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- RUBTZOVA (I.A.), 1956. — Fauna of the U.S.S.R. Insecta, Diptera. *Simuliidae*. Moscow, Publishing House U.S.S.R. Acad. Sci., **6**, 6 (en russe) (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- SCHINER (J.R.), 1854. — Fauna der Adelsberger, Lueger und Magdalener Grotte, in A. SCHMILD, die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas. Wien, Braumüller, (in VANDEL, 1964, p. 24).
- SCHIÖDTE (J.C.), 1849. — Specimen Faunae subterraneae. Bidrag til den underjordiska Fauna. Kjöbenhavn; (in VANDEL, 1964, p. 23).
- SELLA (M.), 1920. — Relazione della campagna antianofelica di Fiumicino (1919) con speciale riguardo alla biologia degli Anofeli ed agli Anofeli infecti. *Ann. Igiene*, **30**, Supplemento 85.

- SHEVCHENKO (F.I.), 1929-1930. — The external morphology of sandfly larvae (*P. papatasi*, *P. chinensis*, *P. sergenti*. *Meditinskaya Mys'Uzbekistana i Turkmenistana*, n° 7/8, 67-83. (in PERFIL'EV, 1968, p. 103).
- SIEWING (R.), 1958. — Syncarida. Bronn's. Klassen Ordnungen Tierreichs. V.; Abt. 1; 4, Buch; Teil II. (in VANDEL, 1964, p. 424).
- SOKOLOV (N.P.), TARVIT (I.A.), 1934. — The cold resistance of *Phlebotomus*. *Byulleten' Uziem*, 1 : 27-32 (in PERFIL'EV, 1968, p. 104).
- SPANDL (H.), 1926. — Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. *Speläol. Monogr.* XI. (in VANDEL, 1964, p. 423).
- SUDIA (W.D.), CHAMBERLAIN (R.W.), 1962. — Battery operated light traps : an improved model. *Mosq. News*, 22 : 126-129.
- SWELLENGREBEL (N.M.), 1929. — La dissociation des fonctions sexuelles et nutritives (dissociation gonotrophique) d'*Anopheles maculipennis* comme cause du paludisme dans les Pays-Bas et ses rapports avec « l'infection domiciliaire ». *Ann. Inst. Pasteur*, Paris, 43 : 1371-1389.
- THEODOR (O.), 1948. — Classification of the Old World species of the subfamily *Phlebotominae* (Diptera Psychodidae). *Bull. ent. Res.*, 39 : 85-115.
- THIENEMANN (A.), 1926. — Die Binnengewässer Mitteleuropas. Die Binnengewässer, Bd. I., Stuttgart (in VANDEL, 1964, p. 24).
- UNSWORTH (K.), GORDON (P.M.), 1946. — The maintenance of a colony of *Phlebotomus papatasi* in Great Britain. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 40 : 219-227.
- VANDEL (A.), 1958. — Sur l'édification de logettes de mue et de parturition chez les Iso-podes terrestres et sur certains phénomènes de convergence observés dans le comportement des animaux cavernicoles. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 247 : 1538-1540.
- VANDEL (A.), 1964. — *Biospéléologie*, Ed. Gauthier-Villars, Paris, 619 pages.
- VATTIER (G.), 1964. — *Dasyhelea adami* n. sp. (Diptera-Ceratopogonidae); morphologie et biologie. *Bull. Soc. Path. exot.*, 57 : 1159-1177.
- VATTIER (G.), 1966 a). — Contribution à l'étude biologique des Phlébotomes troglobies des grottes du Congo-Brazzaville. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 262, série D : 1725-1728.
- VATTIER (G.), 1966 b). — *Phlebotomus emilii*, espèce nouvelle découverte dans la grotte de Doumboula près de Loudima au Congo-Brazzaville. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 262, série D : 1640-1641.
- VATTIER (G.), ADAM (J.P.), 1966. — Les *Ceratopogonidae* (Diptera) des grottes de la République du Congo (Brazzaville). *Ann. Spéléol.*, 21 (3) : 711-773.
- VATTIER-BERNARD (G.), 1967. — Sur deux espèces de Phlébotomes d'une grotte du Congo-Brazzaville. Description de *Phlebotomus (Prophlebotomus) bembai* n. sp. Complément à la description de *P. (P.) emilii* Vattier, 1966. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, V (4) : 283-290.
- VATTIER-BERNARD (G.), 1968 a). — Contribution à la connaissance morphologique des imagos de *Phlebotomus emilii* Vattier, 1966 (Diptera Psychodidae), espèce cavernicole du Congo-Brazzaville. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Ent. méd.*, VI (2) : 119-125.
- VATTIER-BERNARD (G.), 1968 b). — Elevage de *Phlebotomus schwetzi* Adler, Theodor et Parrot, 1929 (Diptera Psychodidae), au Congo-Brazzaville. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, VI (2) : 127-137.
- VATTIER-BERNARD (G.) et ABONNENC (E.), 1967. — *Phlebotomus moucheti* (Diptera Psychodidae) espèce nouvelle récoltée dans les grottes au Cameroun et en République Centrafricaine. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd.*, vol. V (2) : 67-70.
- VATTIER-BERNARD (G.) et ADAM (J.P.), 1969. — Connaissances actuelles sur la répartition géographique des Phlébotomes cavernicoles africains. Considérations sur l'habitat et la biologie *Ann. Spéléol.*, 24 (1) : 143-161.
- VOLKOVA (N.V.), 1950. — Some data on the developmental cycle of Crimean sandflies. *Trudy Voenno-Morskoi Meditsinskoi Akademii*, 22, 31-54. (in PERFIL'EV, 1968, p. 103).

- WÄCHTLER (W.), 1929. — Anatomie und Biologie der augenlosen Landlungenschnecke *Caecilioïdes acicula* Müll. *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, **XIII** (in VANDEL, 1964, p. 419).
- WANSON (M.) et LEBIED (B.), 1946. — L'habitat des Phlébotomes cavernicoles de Thysville (Congo Belge). *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **24** (2) : 153-156.
- WITTINGHAM (H.E.) et ROOK (A.F.), 1922. — Demonstration of the life-history of *Phlebotomus papatasii* and its maintenance in captivity. *Trans. Roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **16** : 262-266.
- WITTINGHAM (H.E.) et ROOK (A.F.), 1923. — Observations on the life-history and biometrics of *Phlebotomus papatasii*. *Brit. Med. J.*, n° 3285, 1144-1154.
- WOKE (P.A.), 1937. — Comparative effects of the blood of different species of vertebrates on egg-production of *Aedes aegypti*, *L. Amer. J. trop. Med.*, **17** : 729.