

L'importance des changements de comportement chez les insectes

J. HAMON¹

On distingue trois grands types de changements de comportement chez les insectes à la suite de l'emploi d'insecticides. Il peut s'agir de changements temporaires qui disparaissent généralement au cours des années suivant l'abandon de l'insecticide : l'insecte, irrité par l'insecticide, s'envole plus ou moins rapidement des surfaces traitées et les tendances exophages et zoophiles semblent augmenter chez les survivants. Dans le deuxième type on constate une augmentation de l'irritabilité naturelle aux insecticides, les insectes évitant de plus en plus rapidement les surfaces traitées ; seule une fraction réduite de la population est tuée par l'insecticide. Dans un troisième type enfin, l'emploi massif de certains insecticides semble entraîner une modification de comportement durable qui persiste après l'arrêt des campagnes insecticides et se manifeste dans les habitations non traitées.

La transmission des maladies peut être interrompue si le changement aboutit à la sélection d'une population entièrement exophile et zoophile (sauf s'il s'agit de zoonoses). L'hyperirritabilité peut diminuer l'intensité de la transmission et ralentir l'apparition de populations résistantes homozygotes, facilitant ainsi l'éradication du paludisme, même en présence d'un caractère de résistance au DDT. Mais en général les changements de comportement diminuent l'efficacité des campagnes dirigées contre les vecteurs.

L'étude des changements de comportement chez les insectes est un sujet très vaste; il ne s'agira ici que des insectes d'importance médicale. Le sujet ainsi limité a été traité récemment en détail en ce qui concerne les moustiques, et plus particulièrement les anophèles, par Mattingly (1962) et par Muirhead-Thomson (1960). Peu de faits nouveaux sont apparus depuis ces mises au point.

Les changements de comportement chez les insectes vecteurs de maladies sont généralement causés par une modification du milieu environnant, soit spontanée, soit plus fréquemment sous l'influence de l'homme.

On sait que la raréfaction de la grande faune de mammifères, à la suite d'épidémies, ou par abattage systématique, peut amener certains arthropodes piqueurs, ainsi privés de leur source habituelle de nourriture, à attaquer plus fréquemment l'homme. C'est peut-être une telle raréfaction temporaire qui a entraîné *Anopheles rufipes* à piquer l'homme et à

transmettre le paludisme dans les savanes de Haute-Volta et du Mali en 1948-1950, alors que normalement cette espèce se nourrit essentiellement sur les bovidés (Hamon & Mouchet, 1961). Holstein (1951) a observé en effet un indice sporozoïtique supérieur à 4% sur plus de 1000 dissections faites en Haute-Volta et au Mali, alors que, depuis 1956, près de 4000 dissections de cette espèce ont été faites dans les mêmes Etats, toutes négatives. Un phénomène analogue se produit lors du peuplement par l'homme de zones précédemment inhabitées, favorisant ainsi, au moins temporairement, la transmission de zoonoses à l'homme. Inversement Roubaud (1920) a montré que l'accroissement numérique du cheptel pouvait diminuer la fréquence relative des repas pris sur l'homme par les vecteurs du paludisme et contribuer ainsi à la régression spontanée de la maladie.

La plus importante intervention de l'homme dans l'environnement des populations d'insectes est certainement, depuis une vingtaine d'années, l'emploi massif des insecticides à action rémanente. De nombreuses campagnes visent à faire disparaître les parasites et les vecteurs et, lorsqu'elles réussissent,

¹ Entomologiste de l'Office de la Recherche scientifique et technique Outre-Mer, Paris; Chef du Laboratoire d'Entomologie du Centre Muraz, OCCGE, Bobo Dioulasso, Haute-Volta.

n'entraînent évidemment pas de modifications de comportement. D'autres campagnes, au contraire, ont seulement pour but de réduire la densité des vecteurs ainsi que leur âge physiologique et ont entraîné différents changements de comportement chez les insectes.

CHANGEMENTS DE COMPORTEMENT TEMPORAIRES

Un premier type correspond aux changements de comportement temporaires. La principale cause est l'effet irritant du DDT, signalé dès 1945 par Metcalf et al., et étudié en détail, sur le terrain comme au laboratoire, par de nombreux auteurs, dont Kennedy (1947), Hocking (1947), McInnes (1947), Muirhead-Thomson (1947), Fay & Sheppard (1948) et Coluzzi (1958). Sous l'action irritante du DDT, les moustiques s'envolent plus ou moins rapidement des surfaces traitées et tentent de quitter les locaux traités. Davidson (1953) a précisé, grâce à l'emploi de cases pièges, combien ce phénomène pouvait être important pour l'avenir de la lutte contre le paludisme et a montré qu'il était très marqué avec le DDT, mais n'existait pratiquement pas avec la dieldrine, ce qui a été confirmé par de nombreux auteurs au laboratoire, et par Smith & Gillies (1960) sur le terrain dans le South Pare-Taveta, Afrique orientale. Une partie des moustiques chassés des habitations par l'effet irritant du DDT meurt; les survivants terminent leur cycle gonotrophique en exophilie, et leurs tendances exophages et zoophiles augmentent, au moins en apparence. L'intensité de l'effet irritant varie avec l'espèce et, d'après les méthodes de mesure actuellement en usage, n'est pas proportionnel au degré de sensibilité au DDT (Coluzzi, 1958; Dupont et al., 1959; Busvine, 1962¹). Cet effet irritant peut aussi réduire l'entrée des moustiques dans les habitations si le pourtour des orifices d'entrée est traité, ou contaminé, par l'insecticide.

Le nouveau comportement, imposé par l'action irritante du DDT, disparaît généralement au cours des années suivant l'abandon de cet insecticide. Le retour au comportement d'avant traitement peut être lent car, au moins sur les parois de boue, le DDT persiste plusieurs années, son action irritante se faisant sentir bien après la disparition de l'effet toxique, ainsi que nous avons eu l'occasion de l'observer dans la région de Bobo Dioulasso, Haute-

Volta, et que Kuhlow (1961)¹ l'a constaté dans le Sokoto occidental, Nigeria.

Nous avons observé à La Réunion, océan Indien, un phénomène probablement voisin portant sur le choix des lieux de ponte par les femelles d'*A. gambiae*. Dans la partie orientale de l'île, qui est boisée, les gîtes larvaires sont constitués par des creux de rochers dans le lit des torrents; à l'origine, seuls les creux de rocher situés à faible distance des habitations étaient peuplés par les larves d'*A. gambiae* et ils furent traités avec du gas-oil à 2% de DDT; à mesure qu'avancait le traitement, les femelles d'*A. gambiae* déposèrent leurs œufs dans des creux de rochers situés à plus grande distance des habitations, et il fallut traiter tous les gîtes possibles dans un rayon d'au moins 1 km autour des lieux habités pour entraîner l'élimination complète d'*A. gambiae* dans cette zone sans bétail ni mammifères sauvages autres que des rongeurs et des insectivores. Cette augmentation de la distance de vol d'*A. gambiae* pour aller pondre semble avoir été provoquée par l'action répulsive du gas-oil imprégnant les rochers constituant les gîtes habituels, ou par l'action irritante du DDT restant à l'état de traces à la surface des roches.

AUGMENTATION DE L'IRRITABILITÉ NATURELLE

Un second type de modification est constitué par l'augmentation de l'irritabilité naturelle aux insecticides, les insectes évitant de plus en plus rapidement les emplacements traités. La fraction de la population tuée par l'insecticide est alors très réduite.

L'exemple le plus connu et le plus discuté (Thomson, 1960; Mattingly, 1962) est celui d'*A. albimanus* dans la région du Rio Chagres, Panama (Trapido, 1952 et 1954). Les observations initiales de Trapido montrent une augmentation de la population d'*A. albimanus*, entre 1946 et 1952, la fréquence relative des femelles gorgées trouvées dans les habitations traitées au DDT étant inchangée, et la mortalité de ces femelles gorgées mises en observation 24 heures n'étant plus que de 4% en 1952 contre 35% en 1946, toutes conditions d'observations semblant égales par ailleurs. La mesure par Brown (1958) de l'irritabilité au DDT de diverses populations panaméennes d'*A. albimanus* n'a pas permis de conclure nettement à l'existence d'une population hyperirri-

¹ Busvine, J. R. (1962) *Observations on the modified irritability test for mosquitoes*. Document de travail non publié, de l'OMS. Ins. 13/5.14.5.

¹ Kuhlow, F. (1961) *Etude du comportement des vecteurs du paludisme humain dans une hutte traitée au DDT et dans une hutte non traitée, Nigeria septentrional*. Document de travail non publié, WHO/Mal/310.

table au DDT dans la région du Rio Chagres, mais la technique de mesure employée n'était peut être pas susceptible de fournir une telle information (Mouchet & Cavalié, 1961; Hamon & Eyraud, 1961; Cullen & Zulueta, 1962¹; Busvine, 1962). Cependant Duret (1958), en étudiant sur le terrain le comportement d'*A. albimanus* de différentes zones de Panama à l'aide de cases pièges traitées au DDT, a pu montrer que la proportion de femelles s'échappant des cases était de 43 à 77% pour celles récoltées dans la région de Rio Chagres contre 1 à 6% seulement pour celles des colonies de laboratoire provenant des zones témoins. Les taux de survie par rapport à la population totale en expérience ont été respectivement de 12 à 42% et de 0,5 à 1%. L'irritabilité observée directement dans les maisons pièges par Duret varie peu d'une population à l'autre, mais elle aboutit à la sortie de la majorité des femelles de la région du Rio Chagres, alors que les femelles d'autres origines restent presque toutes jusqu'à leur mort à l'intérieur des habitations traitées. L'existence de cette population d'*A. albimanus* hyperirritable au DDT est donc possible quoique la démonstration de son existence n'ait pas encore été prouvée de façon irréfutable. Les études de Coluzzi (1958) permettent d'ailleurs de soupçonner la possibilité théorique d'apparition de telles populations hyperirritables car la courbe de fréquence du premier vol après contact avec le DDT est bimodale chez trois des huit espèces qu'il a étudiées; le phénomène est particulièrement net chez *A. labranchiae*, où les deux modes correspondent respectivement à 6 et 16 minutes, et est sensible chez *A. sacharovi* et *A. atroparvus*.

Sur la côte sud de Java, le traitement d'une région au DDT a entraîné une diminution considérable de la fréquence des femelles d'*A. sundaicus* au repos dans les habitations; le remplacement du DDT par de la dieldrine, pourtant sans effet irritant, n'a entraîné aucune modification de ce nouveau comportement d'*A. sundaicus*, alors que dans une région voisine qui n'avait pas été traitée précédemment au DDT, les femelles d'*A. sundaicus* se posaient sur les parois traitées à la dieldrine et s'y intoxiquaient. Sundararaman (1958) a conclu à la sélection par le DDT d'une population hyperirritable d'*A. sundaicus*. Une autre explication est parfaitement possible, c'est que le DDT persiste en quantité suffisante sous la dieldrine pour irriter les anophèles et les chasser des parois traitées avant que la dieldrine ait eu le temps

de les intoxiquer (Davidson, dans Brown, 1958).

On a également signalé une telle modification de comportement chez *Musca domestica* en différents points des Etats-Unis, où certaines souches résistantes au malathion non seulement sont moins sensibles à cet insecticide mais évitent des appâts empoisonnés au malathion alors qu'elles sont normalement attirées par les appâts non empoisonnés ou par ceux empoisonnés avec du Dipterex ou du dichlorvos (Kilpatrick & Schoof, 1958; Fay & Sheppard, 1958; Schmidt & Labrecque, 1959).

CHANGEMENTS DE COMPORTEMENT DURABLES

Dans un troisième type l'emploi massif des insecticides semble avoir entraîné une modification de comportement durable, qui persiste après l'arrêt des campagnes insecticides, et se manifeste dans les habitations non traitées. Au Swaziland et dans la vallée du Mazoé (Rhodésie du Sud). *A. gambiae* était autrefois abondant dans les habitations. Après plusieurs années de traitements intensifs à l'HCH, *A. gambiae* existe toujours en abondance, mais ne se rencontre pratiquement jamais dans les habitations, même non traitées, et se nourrit presque exclusivement aux dépens du bétail, l'homme était très rarement attaqué, même à l'extérieur (Muirhead-Thomson, 1960; Hadjinicolaou, 1962¹).

DISCUSSION

L'étude de ces modifications de comportement est très délicate car elles apparaissent seulement après l'emploi des insecticides, et l'on constate généralement alors que l'on manque de données de base avant traitement susceptibles de servir de points de comparaison.

Les changements de comportement temporaires sont parfois plus apparents que réels, car une partie des insectes meurent sous l'effet de l'insecticide et échappent à l'attention de l'observateur. C'est ainsi que dans la région de Bobo Dioulasso, Haute-Volta, le traitement des habitations du DDT a fait passer le taux d'exophagie d'*A. funestus* de 1,25 à 8,7, alors que la densité anophélienne diminuait considérablement par rapport à celle des villages témoins (Hamon et al., 1959). Cette augmentation de l'exophagie était due certainement à ce qu'une partie des femelles à jeun se posant sur les murs

¹ Cullen, J. R. & Zulueta, J. de (1962) *Observations on the irritability of mosquitoes to DDT in Uganda*. Document de travail non publié, WHO/Mal/331.

¹ Hadjinicolaou, J. (1962) *Réactions des vecteurs aux insecticides. Evitement de l'insecticide*. Document de travail non publié de l'OMS, Afro/Mal/9/20.

traités étaient tuées avant d'avoir eu le temps de piquer, alors que d'autres, irritées par l'insecticide, sortaient pour piquer ou mourir à l'extérieur. Dans la même zone, la fréquence des repas d'*A. funestus* pris sur l'homme a passé de 63 à 99% dans les villages témoins à 19% dans les villages traités au DDT; là encore, une des explications, outre la différence dans les méthodes d'échantillonnage, est qu'une partie des femelles gorgées sur l'homme à l'intérieur des habitations a été tuée, alors que la majorité des femelles piquant les animaux à l'extérieur a survécu, ce qui diminue d'autant la fréquence relative des repas pris sur l'homme. Le changement apparent de comportement peut également être causé par l'élimination des insectes les plus âgés par l'insecticide. C'est ainsi que l'on a noté au Tanganyika chez *Mansonia uniformis* (Smith, 1961) en Haute-Volta chez divers anophèles (Hamon et al. (Orstom) 1959) que les traitements insecticides modifiaient de façon plus ou moins importante le cycle d'agressivité; or, chez certaines espèces d'anophèles les femelles pares n'ont pas le même cycle d'activité que les femelles nullipares (Hamon, 1962); dans de tels cas la diminution de fréquence des femelles pares modifie le cycle d'agressivité. Chez les espèces dont les femelles pares et nullipares semblent avoir presque le même cycle d'activité (Corbet, 1961) il est possible que les femelles très âgées aient un comportement différent de celui des pares relativement jeunes et des nullipares.

Dans les deux autres types de changements, pour autant que les observations sur le terrain soient exactes, et leur interprétation correcte, il n'est pas certain qu'il s'agisse de modification du comportement des individus. Il semble plus probable que, comme dans le cas de la résistance aux insecticides, la population initiale contienne des individus aux potentialités très variées; la modification du comportement de la population se fait alors par élimination de tous les individus de la population initiale ne possédant pas les caractéristiques requises pour survivre en présence de traitements insecticides. Il est intéressant de constater à ce propos que les modifications de comportement qui semblent les mieux établies concernent *Musca domestica* aux Etats-Unis et *A. gambiae* en Rhodésie du Sud; or ces modifications ont été entraînées respectivement par l'emploi du malathion et du HCH, qui n'ont pas d'effet irritant (Coluzzi, 1962¹), ou dont l'effet

irritant se fait sentir trop tardivement pour que l'insecte puisse échapper à l'action létale de l'insecticide, et qui exercent donc de ce fait une pression sélective intense.

Les répercussions des changements de comportement des vecteurs sur la transmission des maladies sont très variées. L'importance d'une partie des facteurs entrant en ligne de compte a été étudiée récemment par Mouchet (1962)¹ en ce qui concerne le paludisme, et par Hamon & Garrett-Jones (1962) en ce qui concerne la résistance aux insecticides.

Dans le cas où le changement de comportement aboutit à la sélection d'une population entièrement exophile et zoophile, la transmission des maladies a beaucoup de chances d'être interrompue, à condition qu'il ne s'agisse pas de zoonoses; il faut cependant se souvenir que certains vecteurs de paludisme sont essentiellement zoophiles, mais jouent un rôle par leur nombre considérable.

Dans le cas où le changement de comportement est dû à l'irritabilité ou l'hyperirritabilité aux insecticides, il entraîne généralement une diminution de la fréquence des repas pris sur l'homme, un allongement de la durée de développement du parasite et peut-être une diminution de la longévité du vecteur du fait du microclimat extérieur souvent moins favorable que celui des habitations, et donc une diminution de l'intensité de la transmission qui s'ajoute à celle due à l'action toxique de l'insecticide (Fay & Sheppard, 1948; Gabaldon, 1953; Coluzzi & Coluzzi, 1961). La réduction de la transmission dépendra alors des tendances zoophiles et exophiles naturelles du vecteur, du type d'habitation, de l'instant auquel la majorité des femelles cherchent à quitter les habitations (avant ou après avoir pris le repas de sang), ainsi que du microclimat des abris extérieurs, et des coutumes des habitants; si ces derniers dorment fréquemment à l'extérieur à l'heure où les vecteurs sont actifs la réduction de la transmission sera faible. Dans l'ensemble les changements de comportement dus à l'effet irritant de l'insecticide ont plutôt un effet défavorable sur le déroutement des campagnes d'éradication. Il semble également que l'irritabilité au DDT continue de modifier le comportement de certaines populations résistantes d'*A. culicifacies* (Luen & Shalaby, 1962). Le seul aspect favorable de ces changements de comportement se manifeste chez certaines des espèces posséd-

¹ Coluzzi, M. (1962) *Comparative tests on the irritant effect of DDT, dieldrin, malathion and Baytex on anopheles mosquitoes*. Document de travail non publié de l'OMS, Ins. 13/5.14.11.

¹ Mouchet, J. (1962) *Les cas de persistance de la transmission palustre imputables au comportement des vecteurs*. Document de travail non publié de l'OMS, Mal/Exp. Com.9/WP/12.

dant un facteur de résistance au DDT; en diminuant la pression sélective du DDT, l'irritabilité ralentit l'apparition de populations résistantes homozygotes de vecteurs dans de telles proportions que dans certaines zones de Grèce à *A. sacharovi*, ou de l'Inde à *A. culicifacies* on semble être parvenu à éradiquer le paludisme en dépit de la présence d'un caractère de résistance au DDT.

De nombreux aspects du comportement des vecteurs de maladies dans les zones traitées par les insecticides, et même dans les zones non traitées,

sont encore imparfaitement connus, et les méthodes d'étude du comportement sont loin d'être au point et standardisées. Il est donc difficile d'estimer parfaitement l'ampleur et l'importance des changements de comportement des populations d'insectes, quelle qu'en soit la cause. Il faut intensifier les recherches détaillées sur ce sujet si l'on veut comprendre certaines causes d'échec des campagnes insecticides. Il faut en outre, dans toute la mesure du possible, étudier les populations d'insectes sur le terrain et non dans les conditions artificielles du laboratoire.

SUMMARY

Behaviour changes in insect vectors of disease are usually due to a modification of the environment. This may be spontaneous but is more often brought about through the agency of man, especially through the massive use of residual insecticides. Three main types of behaviour change in insects have been described.

A temporary change in the behaviour of mosquitos has long been familiar to all those using DDT against these insects. The insecticide has an irritant action which causes the mosquitos to fly away more or less rapidly from treated surfaces and to avoid treated buildings. Some of these insects die, while the survivors tend to become exophilic and sometimes show an at least apparent increase in exophagy or zoophily. Once the use of DDT or other irritant insecticides has been stopped, the behaviour of the insects generally reverts to normal within a few years. This reversion may be slow because, at least on mud walls, an insecticide like DDT persists for several years and its irritant action is still manifest long after the disappearance of the toxic effect.

A second type of behaviour change consists in an augmentation of a natural irritability to insecticides, the insects avoiding treated surfaces more and more rapidly. The proportion of the population killed by the insecticide is thus very much reduced. The best known example is that of *Anopheles albimanus* in Panama. In Bethesda, USA, similar behaviour has been observed in *Musca domestica*, which avoids baits poisoned with malathion. Although the existence of such hyperirritable strains has not yet been proved conclusively, there is considerable experimental evidence pointing in this direction. Thus, the proportion of female *Anopheles albimanus* escaping from window traps was between 43% and 77% for insects collected in the Rio Chagres area of Panama as compared with 1-6% for laboratory colonies derived from control zones.

In some instances, the massive use of certain insecticides appears to have provoked a permanent change in behaviour, persisting after cessation of the campaign and also evident in untreated dwellings. The best known example

is that of *Anopheles gambiae* in Southern Rhodesia. Several years after the intensive application of BHC *A. gambiae* is still present in large numbers but is hardly ever encountered inside dwellings, even untreated ones, although formerly it was highly endophilic. Moreover, it now feeds almost exclusively on cattle and very rarely attacks man, even out of doors.

The study of these behaviour changes is complicated by the fact that data regarding the behaviour of the insects before use of the insecticide are usually lacking and there is thus no reliable basis of comparison. Temporary behaviour changes are probably more apparent than real, since those insects that are not irritated by the insecticide remain in contact with it long enough to be killed and therefore tend to escape observation. In the other two types of behaviour change of a more permanent nature, it seems probable that, as in the case of resistance, there is no actual change in behaviour of individuals but rather an elimination from the population of those individuals not possessing the characteristics needed to survive in the presence of insecticides.

The repercussions of these behaviour changes on the transmission of vector-borne diseases are very varied. In general, avoidance of insecticides reduces the chances of contact between the insect and man and may also have an unfavourable effect on the development of the parasite inside the vector if the latter finds new resting places that afford a less favourable microclimate. The effect on transmission will depend upon the natural zoophilic and exophilic tendencies of the vector, the type of human dwelling with which it is associated, the microclimate of the external shelters and other factors, such as whether the local human population is accustomed to sleep out of doors at the time when the vectors are active. It is also evident that the vector population will not be sensibly reduced in numbers if the insects avoid the insecticide; certain vectors of malaria are mainly zoophilic yet play an important part in transmission merely because of their high numbers. On balance, behaviour changes due to the irritant effect of an insecticide are more often a

hindrance than a help to the successful conduct of eradication campaigns. However, knowledge of this problem is still very incomplete and it is necessary to intensify research on behaviour changes in insects in order to

understand the reasons for the failure of certain insecticide campaigns. Above all, every effort should be made to study insect populations in the field rather than in the laboratory.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Brown, A. W. A. (1958) *Résistance des arthropodes aux insecticides (Organisation mondiale de la Santé : Série de monographies, N° 38)*, Genève
- Cavalié, P. & Mouchet, J. (1962) *Méd. trop.*, **22**, 95
- Coluzzi, A. & Coluzzi, M. (1961) *Riv. Malariol.*, **40**, 1
- Coluzzi, M. (1958) *Riv. Malariol.*, **37**, 199
- Corbet, P. S. (1961) *Trans. roy. ent. Soc. (London)*, **113**, 336
- Davidson, G. (1953) *Bull. ent. Res.*, **44**, 231
- Duret, J. P. (1958) *Inf. Circ. Res. Probl.*, **15**, 1
- Fay, R. W., Kilpatrick, J. W. & Morris, G. C. (1958) *J. econ. Ent.*, **51**, 452
- Fay, R. W. & Sheppard, E. H. (1949) *J. nat. Mal. Soc.*, **8**, 147
- Gabalton, A. (1953) *Riv. Malariol.*, **32**, 155
- Hamon, J. (1963) *Bull. Org. mond. Santé*, **28**, 83
- Hamon, J. & Eyraud, M. (1961) *Riv. Malariol.*, **40**, 218
- Hamon, J. & Garrett-Jones, C. (1963) *Bull. Org. mond. Santé*, **28**, 1
- Hamon, J. & Mouchet, J. (1961) *Méd. trop.*, **21**, 643
- Hocking, K. S. (1947) *Trans. roy. Soc. trop. med. Hyg.*, **40**, 589
- Holstein, M. H. (1951) *Bull. Org. mond. Santé*, **5**, 463
- Kennedy, J. S. (1947) *Bull. ent. Res.*, **38**, 123
- Kilpatrick, J. W. & Schoof, H. F. (1958) *J. econ. Ent.*, **51**, 18
- Luen, S. C. & Shalaby, A. M. (1962) *Bull. Org. mond. Santé*, **26**, 128
- McInnes, D. G. (1947) *Bull. ent. Res.*, **38**, 123
- Mattingly, P. F. (1962) *Ann. Rev. Ent.*, **7**, 419
- Metcalf, R. L., Hess, A. D., Smith, G. E., Jeffery, G. M. & Ludwig, G. W. (1945) *Publ. Hlth Rep. (Wash.)*, **60**, 753
- Mouchet, J. & Cavalié, P. (1961) *Riv. Malariol.*, **40**, 191
- Muirhead-Thomson, R. C. (1947) *Bull. ent. Res.*, **38**, 449
- Muirhead-Thomson, R. C. (1960) *Bull. Org. mond. Santé*, **22**, 721
- Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (1959) *Le paludisme dans la zone pilote de Bobo Dioulasso, Haute-Volta*, Paris, (Cahiers de l'ORSTOM, n° 1)
- Roubaud, E. (1920) *Ann. Inst. Pasteur*, **34**, 181
- Schmidt, C. H. & Labrecque, G. C. (1959) *J. econ. Ent.*, **52**, 345
- Smith, A. (1961) *E. Afr. med. J.*, **38**, 246
- Smith, A. & Gillies, M. T. (1960) *The assessment of change in Anopheles*. Dans: *Report on the Pare-Taveta malaria scheme, 1954-1959*, Dar-es-Salam, p. 15
- Sundararaman, S. (1958) *Ind. J. Malar.*, **12**, 129
- Trapido, H. (1952) *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **1**, 853
- Trapido, H. (1954) *Bull. Org. mond. Santé*, **11**, 885