

HYPOTHESES SUR LES DIVERGENCES RENCONTREES DANS LA LITTERATURE CONCERNANT L'ECOLOGIE DES GLOSSINES

par

P. ELSEN

Résumé — Une comparaison des données de la littérature avec les résultats obtenus par l'auteur dans un travail antérieur sur *G. fuscipes quanzensis* montra certaines divergences. Ces dernières furent également constatées pour d'autres espèces. L'auteur tente d'en donner les raisons en émettant quelques hypothèses qui sont : les différences dans les techniques employées; le type de biotope étudié; les variations du microclimat; les facteurs non mesurés qui peuvent avoir une grande importance; la notion de race géographique; la variation géographique de la virulence des trypanosomes qui serait un indice pour l'hypothèse précédente; les préférences trophiques des glossines et l'abondance du gibier. Quelques remarques sur un plan de travail interdisciplinaire sont émises.

KEYWORDS : Tsetse flies; Trypanosoma; Simulium; Anopheles; Insect vectors; Ecology.

Dans un travail sur l'écologie de *Glossina fuscipes quanzensis* au Zaïre (Elsen, 1973), nous avons remarqué que nos résultats ne coïncidaient pas toujours avec ceux de la littérature pour la même sous-espèce et que ce phénomène se retrouvait chez d'autres auteurs pour d'autres espèces. Nos comparaisons traitaient essentiellement des variations annuelles et journalières de la densité apparente, de l'activité et de la sex ratio. Dans la présente note, nous suggérons quelques hypothèses dont l'examen pourrait peut-être, sinon expliquer, tout au moins apporter un début de solution à ces divergences apparentes. Ces hypothèses sont les suivantes :

1. — Les techniques de capture des glossines et de mesure des différents facteurs peuvent présenter des variations dans leur emploi par divers auteurs. Concernant la capture, quelques auteurs ont comparé les résultats obtenus sur homme, sur animal et par piégeage. Ceci devrait être effectué sur une plus grande échelle géographique parce que les résultats ainsi obtenus ne seront pas nécessairement les mêmes partout pour la même espèce. Les raisons en sont exposées dans les hypothèses suivantes. Quant aux mesures des facteurs physiques du milieu, il faut arriver à déterminer exactement à quels endroits précis ils doivent être mesurés, un biotope, sur ce plan, n'étant jamais homogène. Les écarts observés, même à l'échelle horaire, ont leur importance et leurs variations apporteront peut-être des

indications précieuses dans leurs comparaisons d'un biotope à l'autre. Ces facteurs doivent en plus être standardisés au point de vue de l'appareillage, la précision de ce dernier pouvant présenter des écarts non négligeables suivant la marque utilisée et l'étalonnage effectué.

2. — Le choix du biotope étudié a une grande importance. On sait déjà, depuis longtemps, que les glossines occupent trois types de zones en fonction de leur état physiologique : les zones de ponte (breeding places), les zones de chasse (feeding places) et les zones de repos (resting places). A celles-ci doivent s'ajouter celles que Baldry (1969) a mises en évidence dans son étude sur *G. tachinoides* au Nigeria et qui consistent en des biotopes artificiels. Cet auteur en arrive ainsi à classer les biotopes en naturel, semi-naturel, semi-artificiel et artificiel suivant le degré de dégradation par l'agriculture, l'élevage et l'habitat. Dans chacun de ces biotopes, le comportement de la glossine est différent au point de vue des préférences trophiques. Certaines populations de *G. tachinoides* sont tellement adaptées aux biotopes artificiels que l'auteur suppose une sous-spéciation (voir plus loin l'hypothèse 5). Il semble cependant que cette adaptation n'est pas générale comme le montrent la disparition de *G. m. morsitans* observée par Popham (1972) dans de tels biotopes, et la méthode classique de contrôle par éclaircissement de la végétation.

3. — Le microclimat peut parfois présenter des différences importantes d'un gîte à l'autre. Le fait d'avoir un maximum de densité apparente à telle période de telle saison dans un endroit déterminé ne s'observe pas nécessairement ailleurs où les conditions peuvent être plus rigoureuses et déplacer ainsi le sommet de densité apparente vers une période plus favorable. Les diverses populations d'une espèce donnée se sont ainsi adaptées aux divers types microclimatiques de son aire de répartition. Ces adaptations ont-elles amené l'espèce à se diversifier en autant de races à comportement particulier (voir hypothèse 5) ? Mayr (1970, p. 213) fait remarquer : « *There is no antithesis between geographic race and ecological race (or ecotype) because not a single geographic race is known that is not also an ecological race; nor is there an ecological race that is not at the same time at least a microgeographic race* ». Il est donc, à notre avis, illusoire d'établir des plans de contrôle tant que ne seront pas bien connus les mécanismes régissant ces variations géographiques de l'écologie. Nous pensons qu'une fois arrivé à ce stade, nous serons obligés, pour une même espèce, d'établir autant de plans de contrôle particuliers qu'il y aura d'adaptations locales déterminées de l'espèce.

4. — Il existe certainement des facteurs importants qui ont échappé jusqu'ici aux investigations des chercheurs et dont la mesure pourrait nous fournir des renseignements précieux, comme par exemple, le taux de CO₂ atmosphérique. On sait que cette substance agit sur l'activité de la plupart des insectes. En ce qui concerne les glossines, des expériences furent effectuées en laboratoire (Turner, 1971, 1972) et en nature avec des pièges (Rennison et Robertson, 1958). Celles-ci ont montré que ce gaz possède une nette influence attractive et la mesure des variations de concentration du CO₂ atmosphérique apportera peut-être un complément d'information pour l'explication des courbes d'activité observées. D'autres

substances furent testées sur des pièges avec des résultats variables (Chorley, 1933; Langridge, 1960; Park, 1966; Persoons, 1966; etc...) ainsi qu'en laboratoire (Hughes, 1957; Turner, op. cit.). Ce dernier auteur étudia entre autres l'effet de l'odeur humaine de l'avant-bras et de la main et put mettre en évidence une action attractive, même en l'absence de CO₂ exhalé. Si la partie exposée aux glossines est lavée à l'acétone, l'effet devient nul. Ce sont donc les exsudats qui ont une influence. A-t-on à ce sujet étudié leurs compositions chez les divers récolteurs en fonction de leur alimentation ainsi que l'abondance de ces exsudats en fonction du climat ? L'importance des captures en dépend peut-être. Une étude dans ce sens a été faite chez les moustiques par Müller (1968) qui a pu déterminer une série de substances attractives, répulsives et/ou neutres, en proportions diverses suivant les sujets. Ce phénomène peut très bien jouer chez les glossines et différemment selon le sexe. D'autres substances, qui n'ont pas nécessairement un rapport direct entre le vecteur et l'hôte, sont à rechercher. N'y aurait-il pas dans le parfum de certaines fleurs abondantes ou de certains champignons (comme ceux appartenant au genre *Dictyophora* à odeur prononcée et portant très loin) des substances agissant sur le comportement des glossines ? Si d'autres insectes sont attirés, les glossines n'y sont pas nécessairement insensibles et de ce fait pourraient se concentrer en certains lieux.

5. — Une même espèce de glossine ne comporte-t-elle pas plusieurs races géographiques ? Cette hypothèse fut déjà émise par Roubaud (1910) et Machado (1954). Les études cytogénétiques de ces dernières années effectuées sur les glossines montrent que ce point mériterait d'être approfondi, la détermination de formes locales (Potts, 1970) apportant une information précieuse en résolvant la question des variations morphologiques signalées par divers auteurs. En effet, Maudlin (1970) a mis en évidence deux caryotypes différents chez *G. pallidipes* et il en serait de même chez *G. m. morsitans* (Itard, 1966, 1970; Maudlin, 1970; Southern *et al.*, 1972; etc...). On doit rechercher de telles différences chez d'autres espèces et sur une plus grande échelle géographique afin de déterminer si, comme chez *Simulium damnosum* (Diptera, Simuliidae), ces divers caryotypes ne correspondent pas à des types écologiques distincts. « *The recent work on geographic variations has led to the reinterpretation of the geographic race as a genetic-physiological response to a local environment* » (Mayr, 1970, p. 213). Ceci contribuerait également à expliquer des divergences entre les études écologiques de la littérature. Cette hypothèse est à rapprocher de celle émise plus haut au sujet de l'adaptation aux diverses zones à microclimats particuliers. Il importe donc de savoir quelle espèce ou sous-espèce on étudie, plusieurs caryotypes différents ne pouvant souvent être distingués l'un de l'autre par des caractéristiques morphologiques externes et par ce fait être confondus sous la même appellation. L'exemple de *Simulium damnosum* à ce sujet est significatif. Signalons également les récentes observations de Coz (1973) ayant trait au complexe *Anopheles gambiae*. Cet auteur constate que la répartition géographique indique que l'espèce A se trouve seule en zones humides. En plaçant des mélanges des espèces A et B dans des conditions d'humidité différentes, il obtient, quand l'humidité relative est élevée, l'isolement de l'espèce A; il n'obtient l'isolement de l'espèce B qu'en humidité faible.

Cet auteur suppose que l'isolement se produit vraisemblablement à partir des hybrides par des mécanismes de croisement en retour. Vu les premiers résultats cytogénétiques obtenus chez les glossines et ceux rencontrés chez d'autres insectes, nous pensons que le concept de race géographique est à vérifier de façon plus approfondie pour les tsésés.

6. — On sait qu'il existe en nature une variation géographique de la virulence des trypanosomes (Apted, 1970). Les raisons en sont fort complexes et il n'est pas impossible que ce phénomène soit en partie lié à l'hypothèse précédente. Des auteurs (Burt, 1946; Jadin *et al.*, 1966; Le Ray, 1968; etc...) ont mis en évidence des germes cytochromes-oxydase positifs dans la salive des vecteurs de trypanosomiase et constatent que les plus efficaces de ces vecteurs sont ceux qui possèdent ces germes. Nous posons la question de savoir, premièrement, si tous ces germes sont identiques sur le plan systématique, quel que soit l'hôte, et en second lieu, si tous ces germes ont la même intensité d'action d'une espèce à l'autre de vecteur ou même à l'intérieur d'une même espèce suivant son origine géographique ? Il se peut que le métabolisme du vecteur agisse sur le pouvoir des germes et rien n'interdirait *a priori* de penser que ce pouvoir varierait en intensité suivant l'hôte, influençant ainsi la virulence des trypanosomes. Rien n'interdit non plus de penser qu'une même espèce de vecteur puisse transmettre des trypanosomes à virulence différente d'après la zone géographique étudiée et qui serait due à des bactéries différentes acquises par les glossines dans ces diverses zones. Dans ce cas, il est utile de savoir comment ces bactéries sont acquises par les glossines et si elles ont un effet sur ces dernières ou non. Harmsen (1972) signale que la destruction de trypanosomes non transformés dans l'intestin moyen de la glossine mature (après avoir quitté le jabot) est considérée comme étant la cause majeure de l'établissement d'une barrière immunitaire qui diminue la capacité de développement des trypanosomes dans les infections suivantes. On peut supposer que l'intensité de cette barrière immunitaire varierait suivant l'espèce vectrice considérée d'après le degré d'adaptabilité entre le vecteur et le trypanosome, et peut-être influencer le degré de virulence de ce dernier suivant l'immunité rencontrée. Le fait que la maladie n'est pas transmise par toutes les espèces de glossines peut apporter une première indication bien que d'autres facteurs interviennent dans ce phénomène, par exemple le type de repas sanguin. Le problème est, nous l'avons déjà dit, très complexe et le fait important que la virulence dépend entre autres du degré d'hétérogénéité du réservoir ne facilite pas la tâche.

7. — L'abondance du gibier influence également le comportement des glossines vis-à-vis de l'homme. Cette abondance peut varier localement dans le temps comme elle peut présenter de grands écarts d'une région à l'autre au même moment. Des études effectuées sur les préférences trophiques de plusieurs espèces ont montré que certaines d'entre elles, comme *G. palpalis palpalis*, se nourrissent sur divers hôtes, dont l'homme, mais que ce dernier n'est pas l'hôte favori. Par conséquent, la courbe annuelle de densité apparente n'est pas nécessairement une variation quantitative de la population des glossines, mais peut-être l'expression de l'activité de ces dernières envers l'homme en fonction des migrations du gibier

(Bursell, 1961; Glasgow, 1963). Dès lors, les résultats obtenus dans des régions pauvres et d'autres riches en gibier peuvent avoir des allures très différentes, le gibier n'étant pas nécessairement conditionné de la même façon que les glossines par les divers facteurs du milieu. Il n'est pas impossible que la densité réelle de la population des glossines varie peu et que les fluctuations observées soient dues à des mouvements massifs de cette même population de l'homme vers le gibier et inversement. Ce phénomène serait déterminé par les déplacements de ce dernier, combiné à des périodes de moindre activité des glossines dues au climat, le tout variant d'une région à l'autre.

Les quelques hypothèses présentées ici font donc ressortir qu'il ne s'agit pas de découvrir quels sont les effets de tel ou tel facteur mais d'étudier simultanément et au même endroit l'ensemble des facteurs susceptibles d'avoir une influence sur le comportement de l'insecte. Les facteurs eux-mêmes s'influencent mutuellement et comme ils varient au cours du temps, l'étude de tels facteurs aujourd'hui et de tels autres demain donnera des résultats bien différents de ceux obtenus par leur étude simultanée. Il s'agit en fait d'effectuer une analyse quantitative plus approfondie. Nous ne pensons pas qu'elle ait été effectuée pour la simple raison qu'elle pose de sérieux problèmes sur le terrain. Nous sommes néanmoins certains que cette méthode apportera des résultats hautement plus précis quant aux variations géographiques du comportement d'une même espèce de glossine ou de tout autre insecte. Il ne faut pas perdre de vue que l'étude d'une population est l'étude d'un ensemble d'individus ayant chacun leur comportement propre. Les phénomènes observés expriment la tendance générale de cet ensemble mais n'expliquent pas l'amplitude de variation de cette tendance à l'échelle géographique. L'individualité génotypique de chaque individu est un fait connu (Dobzhansky et Boesiger, 1968; Mayr, 1970). Il se peut que cette individualité soit plus marquée dans certaines populations avec pour conséquence une hétérogénéité plus prononcée du comportement des individus. Pourquoi en effet y a-t-il des glossines actives en dehors des heures pendant lesquelles normalement la majeure partie de la population manifeste ce phénomène ? L'état physiologique de la glossine (âge, degré de nutrition, parité) ne l'explique pas entièrement puisqu'il existe toujours des individus qui ne respectent pas l'explication que l'on essaie de donner au phénomène.

Le sujet est loin d'être épuisé, de nombreuses hypothèses restant à formuler en divers domaines (physiologie, compétition, parasitisme, prédation, etc...). Cependant, si les quelques idées émises ici permettent d'approfondir certains problèmes ou d'élaborer de nouveaux plans de recherche, nous aurons atteint notre but. Une étude écologique d'un être vivant doit tenir compte du contexte entier dans lequel il évolue et ce dernier contient plus d'une subtilité insoupçonnée qui ont certainement une grande importance. Les facteurs climatiques, physiologiques et autres mesurés jusqu'à présent jouent un rôle certain mais nous pensons que les quelques hypothèses émises ici pourraient ouvrir des voies de recherche qui jumelées aux mesures effectuées jusqu'à ce jour permettraient de mieux cerner le problème. Ainsi, peut-être, expliquera-t-on peu à peu les divergences apparentes rencontrées dans la littérature.

Remarquons enfin que nos hypothèses concernent diverses disciplines telles que l'entomologie, la protozoologie et la bactériologie. Nous estimons

utile de répéter ce que d'autres ont déjà dit : il est souhaitable que se développe davantage des collaborations interdisciplinaires étroites, orientées vers un même problème d'ensemble. Il est inutile d'insister sur le grand intérêt et l'efficacité de telles collaborations qui malheureusement rencontrent souvent des réticences principalement liées à un esprit d'individualité où domine régulièrement la crainte de voir une « chasse privée » empiétée par un autre. De plus, il faudrait que l'optique des recherches en parasitologie médicale ne soit plus limitée par un but d'éradication à plus ou moins brève échéance condamnant ainsi toute étude fondamentale considérée par certains comme un jeu intellectuel gratuit dénué de toute considération pratique. Ces études fondamentales ne permettent malheureusement pas l'étalage de résultats applicables immédiatement, chose qui impressionne toujours favorablement les autorités dispensatrices de crédits. Il nous paraît cependant urgent d'entamer de telles recherches fondamentales inscrites dans un plan d'ensemble où la collaboration entre départements est loin d'être exclue. Ce n'est qu'à partir de la connaissance des mécanismes essentiels de la physiologie et de l'écologie des glossines, ainsi que des parasites, qu'on pourra envisager des systèmes de contrôle efficaces à long terme.

Bien que les travaux effectués jusqu'à présent sur les glossines soient fort importants, nous ne résistons pas au plaisir de citer Nash (1969) en guise de conclusion :

« *I understand, Dr Gomez, that a very important international conference on tsetse-fly ecology has been taking place in this city.*

» *That is so.*

» *Have you come to any important conclusion ?*

» *Yes ! We have.*

» *May I ask what the conclusion is ?*

» *Yes ! The tsetse fly is a bloody nuisance.*

Summary — Hypotheses on the divergent views encountered in the literature concerning the ecology of *Glossina*.

A comparison of the data of the literature with the results obtained by the author in a recent study of *G. fuscipes quanzensis* discloses some divergencies. These have also been stated for other species. The author tries to give some explanations for this and puts forward a number of hypotheses : the differences in techniques used; the type of biotope studied; the variations of the microclimate; the non-measured factors which might be of great importance; the notion of geographic race; the geographic variation of the virulence of the trypanosomes which would be an indication for the preceding hypothesis; the trophic preferences of the *Glossina* and the abundance of wild animals. Some suggestions for an interdisciplinary approach are given.

Samenvatting — Hypothesen over de tegenstrijdigheden aangetroffen in de literatuur in verband met de ecologie van de *Glossina*.

Vergelijking van de gegevens van de literatuur met de resultaten die door de auteur werden bekomen tijdens een recente studie van *G. fuscipes quanzensis* bracht een aantal tegenstrijdigheden aan het licht. Deze werden eveneens vastgesteld voor andere species. De auteur poogt hiervoor verklaringen te vinden en stelt hiermee een aantal hypothesen : de verschillen in gebruikte technieken; het type van het bestudeerde biotoop; de variaties van het microklimaat; de niet-gemeten factoren die van groot belang kunnen zijn; de notie van geo-

grafisch ras; de geografische variaties in virulentie der trypanosomen hetgeen een aanwijzing voor de voorgaande hypothese kan betekenen; de trofische voorkeuren van de *Glossina* en de mate van aanwezigheid van wilde dieren. Enige opmerkingen worden geformuleerd op het vlak van interdisciplinaire benadering van het probleem.

Institut de Médecine Tropicale Prince Léopold (Dir. : Prof. Dr. P. G. Janssens). Laboratoire de Zoologie médicale (Dir. : Prof. Dr. A. Fain) Nationalestraat 155, B-2000 Antwerpen, Belgique.

Reçu pour publication le 18 septembre 1973.

REFERENCES

- Apted F. I. C. (1970) : The epidemiology of Rhodesian Sleeping Sickness. *in* : Mulligan (editor). The African Trypanosomiases. Allen G. & Unwin Ltd., London. pp. 645-660.
- Baldry D. A. T. (1969) : Variations in the ecology of *Glossina* spp. with special reference to Nigerian populations of *G. tachinoides*. Bull. World Hlth. Org., **40**, 859-869.
- Bursell, E. (1961) : The behaviour of tsetse flies (*Glossina swynnertoni* Austen) in relation to problems of sampling. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), **36**, 9-20.
- Burtt, E. (1946) : Salivation by *Glossina morsitans* on to glass slides : a technique for isolating infected flies. Ann. trop. Med. Paras., **40**, 141-144.
- Chorley, C. W. (1933) : Traps for tsetse-flies of the « Crinoline » and « Ventilator » forms. Bull. ent. Res., **24**, 315-320.
- Coz, J. (1973) : Les mécanismes d'isolement génétique dans le complexe *Anopheles gambiae* Giles. Cah. O. R. S. T. O. M., Sér. Ent. méd. et Parasitol., **11**, 41-56.
- Dobzhansky Th. et Boesiger E. (1968) : Essais sur l'évolution. Masson et Cie., collection « Les grands problèmes de la biologie », monographie n° 9.
- Elsen, P. (1973) : Observations sur l'écologie des glossines dans la région de Kinshasa, Zaïre (*Glossina fuscipes quanzensis* et *Glossina tabaniformis*). Ann. Soc. belge Méd. trop., **53**, 137-163.
- Glasgow, J. P. (1963) : The distribution and abundance of tsetse. Pergamon Press, London.
- Harmsen, R. (1972) : The establishment and initial survival of *Trypanosoma brucei* in the gut of *Glossina pallidipes*. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., **66**, 338.
- Hughes, J. C. (1957) : Olfactory stimulation of tsetse flies and blowflies. Bull. ent. Res., **48**, 561-579.
- Itard, J. (1966) : Chromosomes de glossines (Diptera : Muscidae). C. R. Acad. Sci., Paris, **263**, 1395-1397.
- Itard, J. (1970) : Les caryotypes de six espèces de glossines. Criação de mosca tsé-tsé em laboratório e sua aplicação prática. 1º Symp. intern. 1969, Lisboa, pp. 361-367.
- Jadin, J., Wery, M., Le Ray, D. et Gatti, M. (1966) : Au sujet de la transmission de certains caractères biologiques chez les Trypanosomidae. Bull. Acad. R. Sc. Outre-Mer, **3**, 453-465.
- Langridge W. P. (1960) : Scent attractants for tsetse flies. *in* : International Scientific Committee for Trypanosomiasis Research. 8th Meeting, Jos, 19-23 July 1960 — 321 pp. Publ. n° 62, London, Commission for Technical Co-operation in Africa South of the Sahara.
- Le Ray, D. (1968) : Le mécanisme intime de la virulence des Trypanosomes. Mém. Acad. R. Sc. Outre-Mer, Classe des Sci. nat. méd. (N. S.), **17**, 1-45.
- Machado (de Barros), A. (1954) : Révision systématique des glossines du groupe *Palpalis* (Diptera). Publ. Cult. Co. Diam. Ang., Lisboa : 7-189.
- Maudlin, I. (1970) : Preliminary studies on the karyotypes of five species of *Glossina*. Parasitology, **61**, 71-74.
- Mayr, E. (1970) : Populations, species and evolution. An abridgment of animal species and evolution. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Müller, W. (1968) : Die Distanz- und Kontakt-Orientierung der Stechmücken (*Aedes aegypti*) (Wirtsfindung, Stechverhalten und Blutmahlzeit). Z. vergl. Physiol., Bd. 58, H. 3, 241-303.
- Nash, T. A. M. (1969) : Africa's bane. The tsetse fly. London, Collins.
- Park, P. O. (1966) : Tsetse attractants derived from pig-hair scrapings. 6 pp. Arusha. Trop. Pest. Res. Inst. Misc. Rep. n° 537.
- Persoons, C. J. (1966) : Trapping *G. pallidipes* and *G. palpalis fuscipes* in scented traps. *in* : International Scientific Council for Trypanosomiasis Research. 11th Meeting, Nairobi : 31 October - 4 November 1966. — 191 pp. Publ. n° 100, Lagos, Organisation of African Unity, Scientific, Technical and Research Commission.

- Popham, E. J. (1972) : The effects of local agriculture on the distribution of the species of *Glossina* in Northern Nigeria. (Second Symp. on tsetse flies breeding in the Labor. and its practical applications, Bristol, 28-29 Sept. 1971). Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., **66**, 321-322.
- Potts, W. H. (1970) : Systematics and Identification of *Glossina*. in : Mulligan (editor). The African Trypanosomiasis. Allen G. & Unwin Ltd., London, pp. 243-273.
- Rennison, B. D. et Robertson, D. H. H. (1959) : The use of carbon dioxide as an attractant for catching tsetse. E. A. Tryp. Res. Org. Ann. Rep. 1958, p. 26.
- Roubaud, E. (1910) : Influence des réactions physiologiques des glossines sur le développement salivaire et la virulence des trypanosomes pathogènes. C. R. Acad. Sci., Paris, **151**, 729-732.
- Southern, D. I., Graig-Cameron, T. A. et Pell, P. E. (1972) : The meiotic sequence in *Glossina m. morsitans*. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., **66**, 145-149.
- Turner, D. A. (1971) : Olfactory perception of live hosts and carbon dioxide by the tsetse fly *Glossina morsitans orientalis* Vanderplank. Bull. ent. Res., **61**, 75-96.
- Turner, D. A. (1972) : Some differences in behaviour of *G. morsitans* and *G. austeni* in an olfactometer. Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., **66**, 314.
-