

STRUCTURE GENETIQUE DES POPULATIONS D'ANOPHELES NILI S.S VECTEUR DU PALUDISME EN MILIEU RURAL ET PERIURBAIN DE COTE D'IVOIRE

Akre Maurice Adja, PhD

Laboratoire de Zoologie et de Biologie Animale, UFR Biosciences,
Université de Félix Houphouët Boigny,
Institut Pierre Richet (IPR), Côte d'Ivoire

Mahama Toure, PhD

Centre d'Entomologie Médical et Vétérinaire, Bouaké
Université de Jean Lorougnon Guédé, Côte d'Ivoire

Pierre Kengne, PhD

Institut de Recherche pour le Développement, Montpellier, France

Abstract

In Côte d'Ivoire, the *Anopheles nili* s.s species plays an important role in malaria transmission. However, the transmission of malaria by the populations of *An. nili* s.s in different regions of Côte d'Ivoire exhibits heterogeneous patterns. The study was initiated to find out whether the diversity of malaria vectorial transmission with *An. nili* s.s from different regions was linked to a heterogeneity of these species populations in Côte d'Ivoire. To better conduct this study, 134 individuals of *An. nili* s.s mosquitoes were obtained from a human landing collection and a study on the structure of the populations was carried out by isoenzyme analysis of 7 loci (IDH1, IDH2, PGI, GOT, ME, MDH, PGM).

The study sites include Ganse (rural, shrubby savannah), Gbatta, Gouliako (rural, forest zone), Nambekaha (rural, Sudanian savannah), and Kpehiri (peri-urban, forest zone).

The *An. nili* s.s populations in Côte d'Ivoire have on average 1.5 to 2.5 alleles per locus and were at Hardy-Weinberg equilibrium. The comparison of the populations shows over the 7 loci, no significant difference between the pairs of populations. The comparison of the *An. nili* s.s populations from Kpehiri to that of Ganse shows over all loci a significant difference ($F_{st} = 0,1086$; $P = 0,0147$).

The structure of the *An. nili* s.s populations in Côte d'Ivoire is not linked to the distribution of the large vegetal groups (forest, shrubby savannah,

Sudanian savannah). Yet, there is a difference between the Ganse population, in a rural zone, located close to the Comoe National Park and that of Kpehiri in the peri-urban area.

Keywords: *Anopheles nili*, isoenzyme, structure of populations, malaria

Résumé

En Côte d'Ivoire, l'espèce *Anopheles nili* s.s joue un rôle important dans la transmission du paludisme. Cependant, on constate qu'il existe une hétérogénéité au niveau du potentiel de transmission du paludisme par les populations de *An. nili* s.s de différentes régions de Côte d'Ivoire.

Le présent travail a été initié pour savoir si la diversité de potentiel de transmission du paludisme observé chez *An. nilis*.s de différentes régions géographiques était liée à une hétérogénéité des populations de cette espèce en Côte d'Ivoire. Pour mener cette étude, 134 moustiques de l'espèce *An. nilis*.s ont été récoltés sur sujet humain et une étude de la structure des populations a été réalisée à partir de 7 loci isozymatiques (IDH1, IDH2, PGI, GOT, ME, MDH, PGM). Les sites de l'étude sont : Gansé(savane arborée), Gbatta, Gouliako, (forêt), Nambekaha (savane Soudanaise) et Kpehiri, (forêt) seule localité située en zone peri-urbain.

Les populations de *An. nili* s.s en Côte d'Ivoire ont en moyenne entre 1,6 et 2,4 allèles par locu et sont à l'équilibre de Hardy-Weinberg. La comparaison des populations les unes avec les autres ne montre, sur l'ensemble des 7 loci, aucune différence significative entre les différentes paires de populations. La comparaison des populations de *An. nili* s.s. de Kpéhiri avec celle de Gansé présente, sur l'ensemble des loci, une différence significative ($F_{st} = 0,1086$; $P = 0,0147$).

La structure des populations de *An. nilis*.s. en Côte d'Ivoire, n'est pas liée à la répartition des grandes formations végétales (forêt, savane arborée, savane soudanienne). Toutefois, il existe une différence entre la population de Gansé, en zone rurale, située à proximité du Parc National de la Comoé et celle de Kpéhiri située en milieu péri-urbain.

Mots clés: *Anopheles nili*, isoenzyme, structure des populations, paludisme

1. Introduction

En Afrique intertropicale, la transmission du paludisme est très hétérogène du fait des variations écoclimatiques (Antonio-Nkondjio *et al.*, 2002). De nombreuses espèces anophéliennes assurent la transmission du paludisme à l'homme de façon permanente, temporaire ou occasionnelle.

En Côte d'Ivoire, le paludisme fait également des ravages. Il est la principale cause de mortalité des enfants, de 0 à 30 mois, dans le sud-est du

pays (Diplo, 1990). Dans les services de pédiatrie des hôpitaux régionaux, le paludisme est la principale cause de mortalité (Niangué et Bassalia, 1992). AAlloukouro, en savane humide, l'indice parasitaire des enfants de 0 à 9 ans était partout supérieur à 50% et pouvait atteindre 91% en fin de saison des pluies (Mouchet *et al.*, 2004).

La diversité bio-climatique, du sud forestier au nord savanicole de la Côte d'Ivoire, induit des faciès de transmission variés. Les travaux réalisés, par le passé, dans le pays ont montré l'implication de *Anopheles gambiae* et de *Anopheles funestus* dans la transmission du paludisme (Dossou-yovoet *al.*, 1995; Girardin *et al.*, 2004).

Outre ces espèces, *An. nili* connu, dans certaines régions d'Afrique sub-saharienne, comme un bon vecteur du paludisme (Hamon et Mouchet, 1961), joue aussi un rôle important dans la transmission du paludisme en Côte d'Ivoire (Adja *et al.*, 2010). En effet, les travaux réalisés par Adja *et al.* (2006) en zone de savane, dans le village de Gansé montrent que *An. nili* est un bon vecteur du paludisme dans cette région du Nord- Est de la Côte d'Ivoire, avec un taux d'inoculation entomologique (TIE) de 34,16 piqures infestés/homme/an. D'autres études réalisées par Adja *et al.* (2010) dans l'Ouest forestier du pays montrent que *An. nili* fait partie des vecteurs qui assurent la transmission du paludisme dans cette région ou le TIE de cette espèce est estimé à 18,25 piqures infestés/homme/an. Dans le Sud forestier, précisément dans la région de Soubré, *An nili* se présente comme l'un des principaux vecteur du paludisme. Il présente un taux d'inoculation entomologique élevé et estimé à 211,7 piqures infestés/homme/an. Ainsi, on observe qu'en Côte d'Ivoire, il existe une hétérogénéité dans le niveau de transmission du paludisme par *An. nili*.

Les études de génétique des populations de vecteurs permettent de déterminer leurs niveaux de polymorphisme qui reflètent leurs capacités d'adaptation aux pressions de sélection environnementales. Elles permettent d'identifier les populations à fort potentiel de transmission et celles qui sont moins impliquées au niveau épidémiologique. Elles contribuent également à la compréhension des échanges génétiques entre populations, ce qui permet d'expliquer le procédé selon lequel un gène d'intérêt peut se répandre dans les populations naturelles (Manguin *et al.*, 1999). Malgré, une grande diversité dans le potentiel de transmission du paludisme par *An. nili*, aucune donnée concernant la structure génétique des populations de cette espèce n'existe en Côte d'Ivoire. C'est donc, dans ce contexte que le présent travail a été initié pour savoir si la diversité de potentiel de transmission du paludisme observé chez *An. nili* de différentes régions géographiques était liée à une hétérogénéité des populations de cette espèce en Côte d'Ivoire.

2. Méthodologie

2.1. Site d'étude

La récolte des moustiques destinés à l'étude de la structure des populations a été faite, de novembre 2001 à janvier 2002, dans les zones rurales de Gansé (région de savane arborée au Nord Est), Gbatta, Gouliako, (région forestière de l'Ouest), Nambekaha (région de savane Soudanienne au Nord). Le site de Kpehiri, dans le Sud forestier, a été la seule localité située en zone périurbaine (Figure 1).

2.2. Traitement des moustiques

Les moustiques capturés sur sujets humains ont été identifiés sur la base de critères morphologiques grâce aux clefs de détermination de Mattingly (1971) et de Gillies et Meillon (1968).

Les moustiques vivants ont été placés individuellement dans les tubes, et conservés sur le terrain dans de l'azote liquide puis, dans un congélateur à -80°C au laboratoire. Une fois retirés du congélateur, les tubes contenant les moustiques sont placés dans de la glace. Chaque moustique est divisé en deux parties : les pattes et les ailes sont replacées dans un nouveau tube Eppendorf avec l'étiquette d'origine, pour les tests d'identification moléculaires. Le reste du corps est utilisé pour les analyses isoenzymatiques. Cependant seul, les moustiques de l'espèce *An. nili* s.s identifiées par la PCR mise au point par Kengne *et al* (2003) ont été utilisés pour les tests isoenzymatiques.

Pour cette étude nous avons utilisé 6 systèmes enzymatiques : malatedéshydrogenase (MDH), phosphoglucomutase (PGM), glutamate-oxaloacétate-transaminase (GOT), isocitrate-déshydrogénase (IDH), malico-enzyme (ME), phosphogluco-isomérase (PGI). La migration des loci isoenzymatiques s'est faite par électrophorèse sur gel d'amidon horizontale (Pasteur *et al*, 1987). Ces loci ont permis de tester 134 femelles de *An. nili* s.s. provenant des cinq sites d'étude.

2.3. Analyses statistiques

Les données recueillies pour l'étude de la structure des populations de *An. nili* s.s. sont analysées à l'aide du logiciel Genepop (version 8). L'équilibre de Hardy-Weinberg est testé à chaque locus microsatellite de chacune des populations à l'aide du test de probabilité exact (Raymond et Rousset, 1995).

Le déséquilibre de liaison est testé pour chaque paire de locus et dans chaque population à l'aide du test exact de Fisher. La différenciation génétique, entre populations, est étudiée à l'aide de l'indice F_{st} de Wright (Wright, 1951), selon la méthode de Weir et Cockerham (1984). La P-value de la F_{st} est évaluée en utilisant le test exact G de la différenciation

génotypique de Goudet *et al.* (1996). Le niveau de significativité de chaque test est ensuite ajusté en tenant compte du nombre de tests effectués simultanément selon la procédure séquentielle de Bonferroni (Rice, 1989).

3. Résultats et discussion

3.1. Variabilité génétique des populations

L'étude de la structure des populations de *An. nili* s.s. a été réalisée à partir de 7 loci isozymatiques (IDH1, IDH2, PGI, GOT, ME, MDH, PGM). Pour cette espèce, il y a en moyenne entre 1,6 et 2,4 allèles par locus et le taux moyen d'hétérozygotie varie entre 0,095 et 0,193 (Tableau 1).

Au sein des populations de *An. nili* s.s. récoltées dans les 5 sites d'étude, le nombre moyen des allèles a varié entre 1,6 et 2,4 par locus. Un nombre semblable d'allèles a été observé par Awono-Ambene *et al.*, (2006), avec les *An. nili* s.s. du Cameroun. L'étude de la diversité génétique de cette espèce à partir cette fois-ci, du taux d'hétérozygotie, montre une grande diversité génétique des populations de Côte d'Ivoire (taux d'hétérozygotie observé variant de 0,095 à 0,193) par rapport à celles du Cameroun (taux d'hétérozygotie observé de 0,030).

3.2. Equilibre de Hardy-Weinberg

Quand tous les échantillons sont considérés comme appartenant à une seule population, un important déséquilibre de Hardy-Weinberg est constaté aux loci IDH1 ($P=0,0004$), IDH2 ($P=0,0378$) et MDH ($P=0,0001$), avec un indice Fis positif, indiquant un déficit d'hétérozygote à ces loci. Deux loci (IDH1 et MDH) sont restés en déséquilibre de Hardy-Weinberg, même après la correction des probabilités par le test de Bonferroni, suggérant ainsi l'existence de sous-populations.

Parmi les échantillons étudiés individuellement, ceux des localités de Kpéhiri ($P=0,0481$) et Gouliako ($P=0,0225$) ont présenté un déséquilibre de Hardy-Weinberg aux loci IDH1. L'échantillon récolté à Gbatta ($P=0,0261$) a également présenté un déséquilibre de HW, mais au locus MDH. Les valeurs de l'indice Fis sont toutes positives et comprises entre 0,392 et 0,769, ce qui suggère un déficit d'hétérozygote à ces loci (Tableau 1). Toutefois, aucun de ces écarts à la panmixie (déséquilibre de HW) n'est significatif si l'on tient compte du test de Bonferroni.

Lorsqu'on considère les échantillons de *An. nili* s.s. comme appartenant à une seule population, l'analyse génétique indique un important déséquilibre de Hardy-Weinberg avec un déficit d'hétérozygote. Par contre, les populations prises individuellement, sont en équilibre de Hardy-Weinberg. De même, la comparaison des populations entre elles, a permis de déterminer un indice F_{st} hautement significatif. Cet indice montre une

divergence génétique qui suggère une structuration des populations de *An. nili* s.s.

3.3. Déséquilibre de liaison

Ce test réalisé pour chacune des 5 populations a permis d'analyser au total 105 combinaisons alléliques. Sur ce nombre testé, une seule combinaison a présenté une probabilité $P < 0,05$. Cette association allélique n'est pas significative lorsque, l'on tient compte du test de Bonferroni. Lorsque les populations sont regroupées, une seule combinaison sur 21 présente une association allélique qui s'avère également non significative quand on utilise le test de Bonferroni. Ces résultats montrent une absence de déséquilibre de liaison au niveau des 5 populations. Ainsi, les informations apportées par chacun des loci étudiés sont indépendantes les unes des autres.

3.4. Différenciation génétique des populations de *An. nili* s.s en Côte d'Ivoire

Sur l'ensemble des 5 populations et sur la base des données recueillies au niveau de des 7 loci, il est observé une différenciation génétique significative ($F_{st} = 0,0281$; $P = 0,0382$) entre les populations, à laquelle contribuent les loci IDH1 et MDH.

La comparaison des populations (Gouliako, Kpéhiri, Gbatta et Nambékaha) les unes aux autres, ne montre sur l'ensemble des 7 loci, aucune différence significative entre les différentes paires de populations (Tableau 2). Bien qu'il existe au niveau du locus MDH des différences entre la population de Gansé et celles de Gouliako, Gbatta et Nambékaha, les 4 populations sur l'ensemble des 7 loci ne présentent aucune différence significative.

Comparée à la population de *An. nili* s.s. de Kpéhiri, celle de Gansé présente sur l'ensemble des loci, une différence significative ($F_{st} = 0,1086$; $P = 0,0147$). A cette différenciation génétique contribuent deux loci à savoir le locus IDH1 ($F_{st} = 0,1538$; $P = 0,0047$) et le locus MDH ($F_{st} = 0,0881$; $P = 0,0045$).

L'étude détaillée, effectuée par comparaison deux à deux des échantillons de *An. nili* s.s. a permis de montrer que l'indice F_{st} est hautement significatif. En effet, des comparaisons ont été effectuées entre populations de forêt et celles de la région pré-forestière et entre celles-ci et la population de savane. Il ressort de cette étude, qu'il n'existe pas de différence génétique entre les populations de forêt (Gbatta, Gouliako et Kpéhiri) et celle de savane soudanienne (Nambékaha). De même, aucune différence n'a été observée entre la population de savane soudanienne (Nambékaha) et celle de la région de savane arborée (Gansé), ni entre cette dernière et les *An. nili*s.s. de deux villages de forêt (Gbatta et Gouliako). Il

n'existe donc pas une séparation des populations de *An. nili* s.s. en fonction des grandes régions phytogéographiques.

Cette similitude des populations de *An. nili* s.s. en Côte d'Ivoire est due au fait que les moustiques de cette espèce sont installés dans des milieux comparables. Ces milieux sont constitués par les bordures des cours d'eau et des grands fleuves qui représentent en fait les gîtes des *An. nili* s.s. (Carnevale *et al.*, 1992). De même, la végétation à proximité des cours d'eau est toujours fournie, même en zone de savane. Ce qui crée un microclimat, généralement observé sur les rives des cours d'eau. D'où, l'absence de différence génétique entre les populations de *An. nili* s.s. Dans certains pays d'Afrique orientale (Kenya et Ouganda), il a été constaté de très faibles différenciations entre populations de *An. funestus* s.s. localisées dans un milieu écologique comparable, telle que la région du lac Victoria (Temuet *al* 2004). Des résultats semblables ont été obtenus par Braginetset *al.*, (2003), Lehmann *et al.*, (1997) dans le même environnement du lac Victoria.

Toutefois, une différence génétique a été observée entre les populations de *An. nili* s.s. de Gansé et celles de Kpéhiri. Celle-ci serait due à une contre sélection ou faiblesse des hybrides dans chacune des localités. En effet, ces deux localités appartiennent à deux environnements extrêmes. Gansé est un village très éloigné de la ville et ne bénéficie d'aucune commodité moderne (électricité, eau courante). Ce village enclavé, est situé entre le parc de la Comoé et le fleuve Comoé. Ce village est donc dans un milieu naturel loin de toute urbanisation. A Kpéhiri, l'environnement est tout autre ; ce village est situé à proximité du fleuve Sassandra et appartient à la grande ville de Soubré. Il est situé en milieu périurbain et bénéficie de plusieurs commodités modernes. L'environnement est plutôt proche des zones urbaines. Les hybrides, bien que viables et fertiles, pourraient probablement être contre-sélectionnés par les conditions écologiques qui agiraient comme responsables de la disparition de ceux-ci (Solignac *et al.*, 1995).

4. Conclusion

Les populations de *An. nili* s.s. étudiées (Gouliako, Gbatta, Kpéhiri, Gansé) sont en équilibre de HW. La structure des populations de *An. nili* s.s. en Côte d'Ivoire, n'est pas liée à la répartition des grandes formations végétales (forêt, zone pré-forestière, savane soudanienne). En effet, les résultats indiquent que les populations de forêt (Gouliako, Gbatta) ne sont pas différentes de celles de zone pré-forestière (Gansé) et de savane soudanienne (Nambékaha). Toutefois, des différences existent entre la population de Gansé (située à proximité du Parc National de la Comoé) et celle de Kpéhiri (située dans le sud en milieu péri-urbain). Des études ultérieures seront réalisées à l'aide d'un outil moléculaire (le microsatellite)

pour approfondir les connaissances sur la structure des populations de ce vecteur du paludisme en Côte d'Ivoire.

Remerciement

Nous tenons à remercier Dr Anna COHUET, Fabrice CHANDRE, Didier FONTENILLE de l'IRD de Montpellier (France) pour toute l'aide qu'ils nous ont apporté. Cette étude a bénéficié du financement du programme du programme PAL+ du ministère Français de la recherche

References :

- Adja A.M., N'Goran K. E., Kengne P., Koudou, G.B., Toure M., Koffi, A.A., Tia E., Fontenille D., Chandre F., 2006. Transmission vectorielle du paludisme en savane arborée à Gansé en Côte d'Ivoire. *Med Trop.* 66 : 449-455.
- Adja A. M., N'Goran, E. K., Koudou ,B. G., Dia I., Kengne , P., Fontenille, D., Chandre, F., 2011, Contribution of *Anopheles funestus*, *An. gambiae* and *An. nili* (Diptera: Culicidae) to the perennial malaria transmission in the southern and western forest areas of Côte d'Ivoire. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 105: 13-24.
- Antonio-Nkondjio C., Awono-ambene P., Toto J.C., Meunier J.Y., Zébazé-Kemleu S., Nyambam R., Wondji C., Tchuinkam T., Fontenille D., 2002. High malaria transmission intensity in a village close to Yaounde, the capital city of Cameroon. *J Med Entomol.* 39 : 350-355.
- Awono-Ambene H. P., Simard F., Antonio-Nkondjio C., Cohuet A., Kengne P., Fontenille D., 2006. Multilocus enzyme electrophoresis supports speciation within the *Anopheles nili* group of malaria vectors in Cameroon. *Am J Trop Med Hyg.* 75 : 656- 656.
- Braginets O.P, Minakawa N., Mbogo C.M., Yan G., 2003. Population genetic structure of African malaria mosquito *Anopheles funestus* in Kenya. *Am J Trop Med Hyg.* 69: 303-308.
- Carnevale P., Le Goff G., Toto J.C., Robert V., 1992. *Anopheles nili* as the main vector of human malaria in villages of southern Cameroon. *Med VetEntomol.* 6: 135-138.
- Diplo L.N., 1990. La mortalité infantile et ses causes dans une sous-préfecture de Côte d'Ivoire. *Méd Trop.* 50 : 429-432.
- Dossou-Yovo J., Doannio J., Rivière F., Chauvancy G., 1995. Malaria in Côte-d'Ivoire wet Savannah region : The entomological input. *Trop Med Parasitol.* 46 : 263 – 269.
- Gillies M.T., De Meillon B., 1968. The Anophelinae of Africa South of the Sahara (Ethiopian zoogeographical region, 2° Ed. edn. *The South African Institute for Medical Research*, Johannesburg. 54: 343 p.

- Girardin O., Dao D., Koudou G.B., Essé C., Cissé G., Tano Y., N'goran K.E., Tschannen B.A., Bordmann G., Lehmann., N'Sabimana C., Keiser J., Killeen G., Singer B.H., Tanner M., Utzinger J., 2004. Opportunities and limiting factors of intensive vegetable farming in malaria endemic Côte d' Ivoire. *Acta Tropica*. 89 : 109-123.
- Goudet J., Raymond M., De Meeus T., Rousset F., 1996. Testing differentiation in diploid populations. *Genetics*. 144: 1933-1940.
- Hamon J., Mouchet J., 1961. Les vecteurs secondaires du paludisme humain en Afrique. *Med Trop*. 21: 643-660.
- Kengne P., Awono-Ambene P., Nkondjio C.A., Simard F., Fontenille D., 2003. Molecular identification of the *Anopheles nili* group of African malaria vectors. *Med Vet Entomol*. 17: 67-74.
- Lehmann T., Besansky N.J., Hawley W.A., Fahey T.G., Kamau L., Collins F.H., 1997. Microgeographic structure of *Anopheles gambiae* in Western Kenya based on mtDNA and microsatellite loci. *Mol Ecol* . 6 : 243-253.
- Manguin S., Fontenille D., Chandre F., Lochouarn L., Mouchet J., Kengne P., Guillet P., 1999. Génétique des populations anophéliennes. *Bull Soc Path Exot*. 92 : 229-235.
- Mattingly P.F., 1971. The mosquitoes of Ethiopian Region. *Sutcliffe ED.*, London, 184 p.
- Mouchet J., Carnevale P., Coosemans M., Julvez J., Manguin S., Richard-Lenoble D., Sircoulon J., 2004. Biodiversité du paludisme dans le monde. *John LibbeyEurotext*. 428p.
- Niangué J., Bassalia D., 1992. Programme National de Lutte contre le Paludisme. *Ministère de la Santé Publique et de la Population, République de Côte d' Ivoire*. 56 p.
- Pasteur N,PasteurG,BonhommeF,CatalanJ,Britton-Davidian J,1987.*Manuel Technique de Génétique par Electrophorèse des Protéines*.Lavoisier,Paris:217.
- Rice W.R., 1989. Analysing tables of statistical test. *Evolution*. 43: 223-225.
- Solignac M., Periquer G., Anxolabéhère D., Petit C. 1995. Génétique et évolution Tome II, l'espèce, l'évolution moléculaire. *Hermann, éditeurs des sciences et arts*. 367 p.
- Temu E.A., Hunt R.H., Coetzee M., 2004. Microsatellite DNA polymorphism and heterozygosity in the malaria vector mosquito *Anopheles funestus* (Diptera: Culicidae) in east and southern Africa. *Acta trop*. 90 :39-49.
- Weir B., Cockerham E., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*. 38 : 1358-1370.
- Wright S., 1951. The genetical structure of populations. *Ann Eugen*. 15: 323-354.

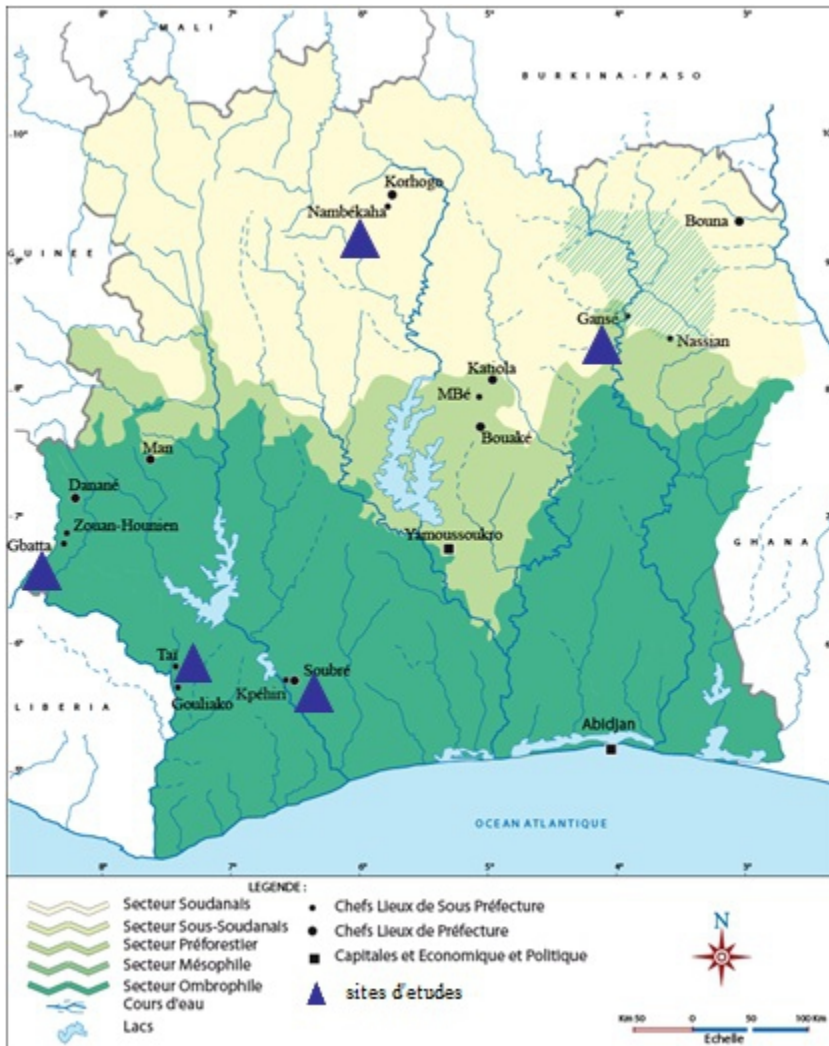


Figure 1: Carte phytogéographique de la Côte-d'Ivoire présentant les sites d'étude de la structure des populations de *An. nilis*.s(Institut Pierre Richet, 2006).

Tableau 1: Etude de la diversité génétique et de l'équilibre de Hardy-Weinberg au sein des populations *An. nilis.s.* de Côte d'Ivoire par utilisation de marqueurs isoenzymatiques

Locus	Population de <i>An. nili</i>						Total
	Forêt			Zone pré-forestière	Savane soudanaise		
	Pkéhiri	Gouliako	Gbatta	Gansé	Nambé		
		N = 30	N = 30	N = 14	N = 30	N = 30	N = 134
IDH1	n	2	2	2	2	3	3
	Hobs	0,233	0,267	0,462	0,433	0,393	0,341
	Fis	0,392	0,470	-0,043	0,141	0,281	0,284§
IDH2	n	2	1	1	2	2	2
	Hobs	0,033	--	--	0,033	0,034	0,023
	Fis	--	--	--	--	0,659	0,393
PGI	n	2	2	1	3	1	4
	Hobs	0,033	0,033	--	0,071	--	0,030
	Fis	--	--	--	-0,018	--	-0,006
GOT	n	2	4	1	--	2	3
	Hobs	0,033	0,100	--	--	0,034	0,049
	Fis	--	-0,018	--	--	--	-0,008
ME	n	3	3	2	1	1	3
	Hobs	0,067	0,133	0,154	--	--	0,060
	Fis	-0,009	-0,040	-0,043	--	--	-0,036
MDH	n	4	3	2	1	2	4
	Hobs	0,233	0,111	0,077	--	0,138	0,116
	Fis	0,147	0,477	0,769	--	0,434	0,400§
PGM	n	2	2	2	2	2	2
	Hobs	0,033	0,167	0,077	0,133	0,138	0,120
	Fis	--	-0,074	--	-0,055	-0,057	-0,053
Mean	n	2,4	2,4	1,6	1,8	1,9	3
	Hobs	0,095	0,135	0,193	0,168	1,147	0,106
	Fis						

n : nombre d'allèles; Hobs : hétérozygote observé
Fis calculé selon la méthode de Weir et Cockerham (1984)

En gras : $P < 0,05$; § : $P < 0,05$ après Bonferroni

N: nombre d'individus testés dans la population

Tableau 2 : Différenciation génétique (estimée par l'indice Fst) entre les populations de *An. nilis.s.* de Côte d'Ivoire

Loci	IDH1	IDH2	PGI	GOT	ME	MDH	PGM	Tout loci
Kpéhiri/ Nambé	0,1026	0,0061	-0,0001	-0,0085	0,0079	-0,0115	0,0172	0,0515
Gansé/ Nambé	- 0,0145	-0,0069	0,0164	--	--	0,1185	-0,0162	0,0076
Gansé / Kpéhiri	0,1538	-0,0084	-0,0110	--	0,0086	0,0881	0,0151	0,1086
Gbatta/ Nambé	0,0385	-0,0084	--	-0,0159	0,0953	-0,0336	-0,0189	0,0128
Gbatta / Kpéhiri	- 0,0268	-0,0161	-0,0161	-0,0161	0,0054	-0,0102	-0,0175	-0,0168
Gbatta/ Gansé	0,0831	-0,0161	-0,0031	--	0,0982	0,2476	-0,0197	0,0883
Gouliako/ Nambé	- 0,0136	0,0252	-0,0006	-0,0046	0,0377	-0,0099	-0,0146	-0,0072
Gouliako/ Kpéhiri	0,0493	0,0001	-0,0169	0,0004	-0,0048	-0,0205	0,0305	0,0195
Gouliako/ Gansé	0,0052	0,0001	-0,0110	--	0,0388	0,0782	-0,0138	0,0110
Gouliak / Gbatta	- 0,0043	--	-0,0161	-0,0031	-0,0228	0,0001	-0,0108	-0,0064
Total	0,0436	0,0012	-0,0066	-0,0047	0,0179	0,0277	-0,0038	0,0281

(Probabilité exacte à chaque locus et sur l'ensemble des loci ; en gras : valeur de P significativement < 0,05)