

ACADÉMIE ROYALE DES SCIENCES D'OUTRE-MER

Classe des Sciences naturelles et médicales
Mémoires in-8°, Nouvelle Série, Tome 21, fasc. 2, Bruxelles, 1986

**Étude de la nutrition
des larves
de *Simulium damnosum* s.l.**

**Son importance dans la lutte contre
ce vecteur d'onchocercose en Afrique**

PAR

Pierre ELSÉN

Chef de Travaux
au Service d'Entomologie
Institut de Médecine tropicale «Prince Léopold»
(Anvers)

KONINKLIJKE ACADEMIE VOOR OVERZEESE WETENSCHAPPEN

Klasse voor Natuur- en Geneeskundige Wetenschappen
Verhandelingen in-8°, Nieuwe Reeks, Boek 21, afl. 2, Brussel, 1986

ACADÉMIE ROYALE DES SCIENCES D'OUTRE-MER

Classe des Sciences naturelles et médicales
Mémoires in-8°, Nouvelle Série, Tome 21, fasc. 2, Bruxelles, 1986

**Étude de la nutrition
des larves
de *Simulium damnosum* s.l.**

**Son importance dans la lutte contre
ce vecteur d'onchocercose en Afrique**

PAR

Pierre ELSÉN

Chef de Travaux
au Service d'Entomologie
Institut de Médecine tropicale «Prince Léopold»
(Anvers)

KONINKLIJKE ACADEMIE VOOR OVERZEESE WETENSCHAPPEN

Klasse voor Natuur- en Geneeskundige Wetenschappen
Verhandelingen in-8°, Nieuwe Reeks, Boek 21, afl. 2, Brussel, 1986

Mémoire présenté au Concours annuel 1982
et couronné
par la Classe des Sciences naturelles et médicales
en sa séance du 22 juin 1982
Rapporteurs : MM. A. FAIN, J. JADIN et J. MORTELMANS

Texte définitif déposé le 23 janvier 1986

ACADÉMIE ROYALE
DES
SCIENCES D'OUTRE-MER

Rue Defacqz 1 boîte 3
B-1050 Bruxelles (Belgique)
Tél. (02)538.02.11

KONINKLIJKE ACADEMIE
VOOR
OVERZEESE WETENSCHAPPEN

Defacqzstraat 1 bus 3
B-1050 Brussel (België)
Tel. (02)538.02.11

D/1986/0149/4

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	5
Introduction	7
Chapitre I. Techniques et méthodes	11
1. Détermination du sexe, de l'espèce et du stade larvaire	11
2. Le transit alimentaire des larves	11
2.1. Rappel bibliographique	11
2.2. Méthodes employées	12
2.2.1. Marquage du bol alimentaire	12
2.2.2. Variation de la vitesse du transit le long du tube digestif	13
2.2.3. Effet de la température de l'eau et de la concentration des particules en suspension	13
2.2.4. Influence de la nature des particules	13
2.3. Examen des larves	14
3. Transport des larves vivantes du terrain au laboratoire	14
4. Maintenance des populations préimaginales au laboratoire	14
Chapitre II. Présentation des gîtes étudiés	15
1. Zone de forêt tropicale du Domaine Guinéen (Côte-d'Ivoire)	15
1.1. Secteur ombrophile	15
1.2. Secteur mésophile	17
2. District préforestier Guinéen (Côte-d'Ivoire)	17
3. Savane du Domaine Soudanien	17
3.1. Secteur Sub-Soudanien (Côte-d'Ivoire)	17
3.1.1. La rivière Boa	17
3.1.2. La rivière Nzi	18
3.1.3. Le radié de Niakaramandougou	18
3.2. Secteur Soudanien	18
3.2.1. Le gîte Gréchan (Côte-d'Ivoire – Burkina-Faso)	18
3.2.2. Le pont routier de la Léraba (Côte-d'Ivoire – Burkina- Faso)	18
3.2.3. La rivière Woyowayango (Mali)	19
3.2.4. La rivière Semanko (Mali)	19
Chapitre III. Le transit digestif chez les larves du complexe <i>Simulium</i> <i>damnosum</i>	20
1. Introduction	20
2. Le mécanisme du transit digestif	20

3. Le choix des particules naturelles ingérées	22
3.1. La nature des particules ingérées	22
3.2. La taille des particules ingérées	23
4. La vitesse du transit digestif	25
4.1. Influence de l'espèce	25
4.1.1. Résultats	25
4.1.2. Discussion	26
4.2. Influence du sexe	29
4.3. Influence du stade larvaire	29
4.3.1. Résultats	29
4.3.2. Discussion	30
4.4. Influence de la température de l'eau et de la concentration des particules en suspension dans l'eau	30
4.4.1. Résultats	30
4.4.2. Discussion	31
4.5. Influence de la vitesse du courant	32
4.6. Influence des caractères physiques des particules	33
4.7. Influence de la valeur nutritive du milieu	34
4.8. Influence du nyctémère	35
4.8.1. En fonction du stade larvaire	35
4.8.2. En fonction de l'espèce	35
4.8.3. Discussion	36
4.9. Variations saisonnières de la vitesse du transit digestif	37
4.10. Vue d'ensemble sur les paramètres étudiés	37
5. Implications pratiques de la vitesse du transit digestif	38
5.1. Le temps d'un transit complet	39
5.1.1. Méthodologie	39
5.1.2. Résultats	39
5.2. Le volume ingéré par unité de temps	40
5.2.1. Méthodologie	40
5.2.2. Résultats	41
5.3. Discussion	41
6. Conséquences bio-écologiques de la vitesse du transit digestif	43
6.1. La durée de développement des larves	43
6.1.1. Rappel bibliographique	43
6.1.2. Résultats	43
6.1.3. Conclusions	44
6.2. Le nombre d'œufs par ponte et la survie des larves	44
Conclusions	46
Bibliographie	48

AVANT-PROPOS

L'importance de l'onchocercose et de son impact économique en Afrique de l'Ouest est à l'origine de l'installation d'un vaste programme de lutte contre cette maladie dans la zone du bassin de la Volta. Ce programme possède le grand mérite de coordonner tous les aspects du problème et de l'étendre au niveau international. Notre travail s'est effectué dans le cadre de ce programme, d'octobre 1974 à novembre 1977, en collaboration avec la Mission entomologique de l'Office de la Recherche scientifique et technique Outre-Mer (ORSTOM) auprès de l'Office de la Coopération et de la Coordination pour la Lutte contre les Grandes Endémies (OCCGE) à l'Institut de Recherches sur l'Onchocercose (IRO), actuellement l'Institut de Recherches sur la Trypanosomiase et l'Onchocercose (IRTO) de Bouaké en Côte-d'Ivoire. Il bénéficia en outre de l'appui financier de l'Organisation Mondiale de la Santé (OMS).

Nous tenons tout spécialement à exprimer ici nos profonds remerciements à M. le professeur P. G. Janssens, directeur honoraire de l'Institut de Médecine tropicale «Prince Léopold» d'Anvers, grâce à qui ce travail a pu être entrepris et dont les conseils tout au long de sa réalisation nous furent fort utiles.

L'appui, l'assistance et la collaboration de très nombreuses personnes nous ont été d'un précieux secours. Il nous est particulièrement agréable d'en remercier ici M. le professeur A. Fain, chef honoraire du Service de Zoologie médicale de l'Institut de Médecine tropicale «Prince Léopold» d'Anvers, à qui nous devons notre formation en entomologie médicale et qui nous accorda toutes les facilités en son laboratoire ; M. le professeur J. Bergerard, de l'Université Paris-Sud, Centre d'Orsay, M. J. Mouchet, inspecteur général de l'ORSTOM et le docteur R. Le Berre, du Département VBC de l'OMS avec qui nous eumes de fructueuses discussions et dont les critiques judicieuses nous ont été des plus utiles ; l'Organisation Mondiale de la Santé sans l'appui financier de laquelle ce travail n'aurait jamais trouvé sa réalisation ; M. le docteur C. Sow, secrétaire général de l'OCCGE, qui s'intéressa toujours à nos recherches et qui mit à notre disposition les moyens matériels indispensables pour leur réalisation ; M. B. Philippon, directeur de l'IRO, M. J. Brunhes, directeur a.i. et toute son équipe, en particulier MM. C. Bellec

et G. Hébrard, dont l'aide logistique et les conseils scientifiques nous furent fort bénéfiques. Nous ne les oublierons jamais ; feu M. F. Hébrant, dont nous avons beaucoup apprécié l'aide et les conseils dans le domaine des statistiques ; M. B. Siaka, auxiliaire de laboratoire, dont la conscience professionnelle et la qualité du travail nous ont été du plus grand secours. Qu'ils trouvent ici l'expression de notre profonde gratitude.

INTRODUCTION

L'onchocercose est un des grands fléaux du continent africain. Répartie entre le 12° parallèle nord et le 17° parallèle sud, elle y affecte entre 20 et 30 millions d'habitants selon les auteurs. Cette maladie est importante par les complications oculaires qu'elle occasionne, ces dernières pouvant entraîner la cécité. Le recensement des aveugles est très incomplet. Toutefois, HISSETTE (1932) signalait déjà une forte prévalence de l'onchocercose au Kasai (Zaire), les porteurs de nodules dans certains villages pouvant atteindre 73% de la population totale, les complications oculaires 43,5% et les aveugles 14,8%. STRONG (1938) constate jusqu'à 95% de porteurs de nodules. Plus près de nous, rien que dans la zone du programme de lutte contre l'onchocercose dans le Bassin de la Volta (700 000 km²), l'estimation la plus récente du nombre d'aveugles est d'environ 100 000 [*Chroniques OMS*, 34 (1980-1) : 38-39].

Les vecteurs de cette maladie appartiennent à plusieurs espèces de petits Diptères du genre *Simulium* dont les stades préimaginaux sont strictement aquatiques et confinés dans les zones de rapides et de chutes. Il en résulte que les populations adultes de ces insectes sont essentiellement concentrées le long des cours d'eau, d'où la localisation géographique particulière de la maladie qui lui a valu le qualificatif de «cécité des rivières». Il en résulte une situation économique grave dans les zones hyperendémiques à cause de la désertion des vallées fertiles par les populations atteintes.

Étant donné l'absence à l'heure actuelle de thérapeutique utilisable en campagne de masse, la lutte contre l'onchocercose s'effectue au niveau des vecteurs afin d'interrompre la transmission, ou tout au moins la réduire au maximum. Comme les lieux de repos des adultes sont mal connus et que la capacité de dispersion des femelles vectrices est considérable, la lutte se réduit à la destruction des larves dont la localisation dans des zones précises des cours d'eau permet une action plus rationnelle.

Paradoxalement, les larves de *S. damnosum* s.l. font figure de parents pauvres dans les divers domaines de la recherche en comparaison avec ce qui est fait au niveau des adultes. Avant 1970, alors que ces derniers font l'objet d'une très abondante littérature, les travaux approfondis sur l'écologie des stades préimaginaux de cet insecte sont peu nombreux et se résument

essentiellement à ceux de WANSON (1950) au Zaïre, de CRISP (1956) au Ghana et de LE BERRE (1966) en Côte-d'Ivoire et au Burkina Faso. Chacun de ces auteurs d'ailleurs les inclut dans une étude d'ensemble des divers stades de l'insecte et l'associe au problème de la transmission de l'onchocercose. Tous les autres travaux traitant des stades préimaginaux font état de l'un ou l'autre aspect écologique dans une région bien déterminée. La synthèse de ces recherches mène la plupart du temps à des marges de variations assez grandes qui sont fonction des régions ou zones bio-climatiques étudiées. L'explication se trouve dans la mise en évidence que *S. damnosum* constitue un complexe d'espèces (DUNBAR 1966, 1969 ; DUNBAR & VAJIME 1981 ; VAJIME & DUNBAR 1975, 1977) occupant chacune des biotopes définis (GARMS 1973 ; GARMS & VAJIME 1975 ; GRUNEWALD 1976 ; QUILLÉVÉRÉ *et al.* 1976b, 1977b), possédant chacune une bio-écologie propre (GARMS 1973 ; PHILIPPON 1977 ; QUILLÉVÉRÉ *et al.* 1977b) et manifestant des différences physiologiques au niveau de la nutrition des larves (ELSEN *et al.* 1978 ; ELSEN & HÉBRARD 1979 ; ELSEN 1980a, b), des préférences trophiques des femelles (PHILIPPON 1977) et du potentiel vecteur des femelles anthropophiles (QUILLÉVÉRÉ *et al.* 1977b, 1978 ; QUILLÉVÉRÉ 1979).

Pour chaque région étudiée, une étude cytotoxinomique préliminaire devra dès lors être effectuée. Vaste programme permettant seul une approche correcte pour la compréhension des variations géographiques de l'écologie. Notre travail eut la chance de débiter lorsque les bases taxinomiques étaient établies dans les régions étudiées. Ces dernières (Côte-d'Ivoire, Burkina-Faso et Mali) sont situées dans la zone du plus vaste foyer d'onchocercose de l'Afrique occidentale où cette maladie atteint près d'un dixième de la population.

Bien que la résistance des larves de *S. damnosum* au DDT ait été signalée par GUILLET *et al.* en 1977, jusqu'à récemment, les traitements larvicides chimiques apparaissaient comme l'unique recours immédiat pour se débarrasser du fléau qu'est l'onchocercose (PHILIPPON & LE BERRE 1978 ; LE BERRE 1980). Or, à la fin de 1980, GUILLET *et al.* mettent en évidence une forte résistance au Temephos (Abate®) dans le groupe *S. sanctipauli* - *S. soubrense*, deux espèces de forêt. Il fallait donc de toute urgence trouver un insecticide de remplacement étant donné que *S. soubrense*, médiocre vecteur forestier, est capable de s'implanter dans les foyers hyperendémiques de savane où il devient par contre un excellent vecteur. QUILLÉVÉRÉ & SÉCHAN (1981) font remarquer que «les gîtes larvaires de savane guinéenne ayant été libérés de toutes les larves de *Simulies* par les traitements insecticides à l'Abate, on court le risque de voir *S. soubrense* s'y installer, pulluler et

transmettre l'onchocercose de savane à un niveau bien plus élevé qu'auparavant». *Bacillus thuringiensis israelensis*, encore appelé *B. thuringiensis* H-14, constitue actuellement l'insecticide de remplacement le plus prometteur. En effet, «étant donné qu'il possède une toxicité remarquable vis-à-vis des larves de *S. damnosum* s.l., une innocuité totale pour la faune non-cible et que les risques d'apparition d'une résistance sont pratiquement nuls, il ne représente plus une solution d'avenir élégante mais une nécessité opérationnelle immédiate et impérieuse» (GUILLET *et al.* 1981).

Tous les insecticides chimiques utilisés jusqu'à ce jour étaient fournis aux larves sous la forme de solutions. Or, l'action de ces produits, *in situ*, n'agit que suite à leur ingestion par les larves, ce qui implique la fixation de ces produits sur les particules naturelles en suspension dans l'eau des rivières. Les larves en effet se nourrissent de ces particules en les filtrant avec les brosses en éventail de leurs prémandibules qu'elles peignent ensuite avec leurs pièces buccales. Indépendamment des problèmes de dispersion et de suspensibilité dans l'eau, la concentration de matière active à utiliser dépend à la fois de la taille des particules naturelles, de la vitesse de leur ingestion et de la quantité de produit actif se fixant sur ces particules. Or, *B. thuringiensis* H-14 est le premier insecticide particulaire utilisé. Sa formulation dépend donc directement de la connaissance fine de la nutrition des larves. Notre étude sur ce sujet s'inscrit dès lors parfaitement dans l'optique d'utilisation de ce nouvel insecticide d'avenir.

CHAPITRE I

Techniques et méthodes

1. DÉTERMINATION DU SEXE, DE L'ESPÈCE ET DU STADE LARVAIRE

Après coloration des larves au Feulgen, leur sexe est déterminé par l'examen des ébauches génitales. Ces dernières sont rondes chez le mâle, allongées chez la femelle, et très bien colorées par le Feulgen. Le sexe étant déterminé, les glandes séricigènes sont séparées de la larve et écrasées entre lame et lamelle après les avoir placées dans une goutte d'acide acétique à 50%. Les chromosomes sont ensuite examinés au microscope en s'aidant de la carte chromosomique établie pour les espèces d'Afrique de l'Ouest (QUILLÉVÉRÉ 1975).

Afin de gagner du temps et de conserver les données correspondantes à chaque larve (distance parcourue par le bol alimentaire, sexe et espèce), nous avons imaginé un petit panier compartimenté, en toile moustiquaire de plastique à fines mailles, et dont chacun des 36 compartiments fait un centimètre carré de surface (ELSEN *et al.* 1978). Avec un repaire pour le départ des rangées, les larves peuvent ainsi être aisément numérotées et colorées sans risque d'être mélangées.

Cependant, nos expériences ne permettent pas toujours une détermination cytogénétique. Aussi, dans ces cas-là, nous avons fait appel aux différences morphologiques établies par QUILLÉVÉRÉ *et al.* (1976a). Elles sont moins précises en ce sens qu'elles ne permettent de différencier que des paires d'espèces *S. damnosum* s.s. - *S. sirbanum*, *S. sanctipauli* - *S. soubrense* et *S. squamosum* - *S. yahense*, les caractères différentiels à l'intérieur des paires étant trop sujet à erreur d'interprétation. Les sept stades larvaires sont déterminés d'après les critères établis par GRENIER & FERAUD (1960).

2. LE TRANSIT ALIMENTAIRE DES LARVES

2.1. Rappel bibliographique.

Une technique aisée pour suivre le bol alimentaire ou pour connaître la quantité de nourriture ingérée par unité de temps consiste à faire passer les

animaux d'expérience (arthropodes, mollusques) en des milieux présentant des colorations différentes et de suivre dans le tube digestif la progression de la limite entre les deux couleurs (RIGLER 1971). Diverses substances peuvent ainsi être utilisées soit au laboratoire soit *in situ*: culture de bactéries (*Bacillus subtilis*) colorée à la fuchsine rouge (FREDEEN 1964), encre de Chine (DADD 1968, 1970), poudre de charbon de bois (LADLE 1972; LADLE *et al.* 1972; DADD 1973; ELSEN *et al.* 1978), poudre rouge fluorescente (MULLA & LACEY 1976; ELOUARD & ELSEN 1977).

Une autre méthode consiste à fournir aux larves une suspension de microcapsules de latex calibrées qui sont aisément différenciées du contenu intestinal naturel. La taille des particules ingérées en fonction du stade larvaire peut ainsi être étudiée (CHANCE 1969, 1970; DADD 1971; KURTAK 1973; DINKEL 1975), de même que les vitesses d'ingestion et le transit digestif (CHANCE 1969, 1970). En 1974, cet auteur a également utilisé des particules de latex colorées.

2.2. Méthodes employées.

2.2.1. Marquage du bol alimentaire.

Indépendamment de MULLA & LACEY (1976), nous avons utilisé depuis 1974 la même méthode que ces auteurs: le déversement au niveau du support pendant environ 30 secondes d'une poudre rouge fluorescente en suspension. Cette poudre présente toutefois le désavantage de ne pas être facilement mouillable, ce qui provoque un dépôt colloïdal important à la surface du récipient de mélange. L'addition de divers mouillants à faible dose (alcool, typol, ...) a donné de très bonnes suspensions homogènes, mais il s'est avéré qu'ils perturbaient les larves *in situ* et étaient mortels dans les élevages. Comme en l'absence de mouillant il y a suffisamment de poudre en suspension pour marquer le tube digestif *in situ*, nous avons opté pour cette méthode qui possède l'avantage de permettre, par transparence à la loupe binoculaire, une localisation aisée du culot rouge dans le tube digestif.

Cependant, pour les études cytotaxinomiques, cette poudre se décolore dans le fixateur de Carnoy. De la poudre de charbon de bois s'est avérée adéquate dans ce cas, mais demande une dissection de la larve pour localiser le culot noir. Un autre désavantage de cette substance est qu'elle sédimente assez vite au cours des expériences en aquarium.

Afin donc d'étudier l'influence de la concentration des particules, en suspension dans l'eau, sur la vitesse du transit digestif, nous avons utilisé un bâton de carbone tel celui préconisé par DADD (1968) dans des études similaires sur les larves de Culicidae. Cette substance se dilue dans l'eau sous

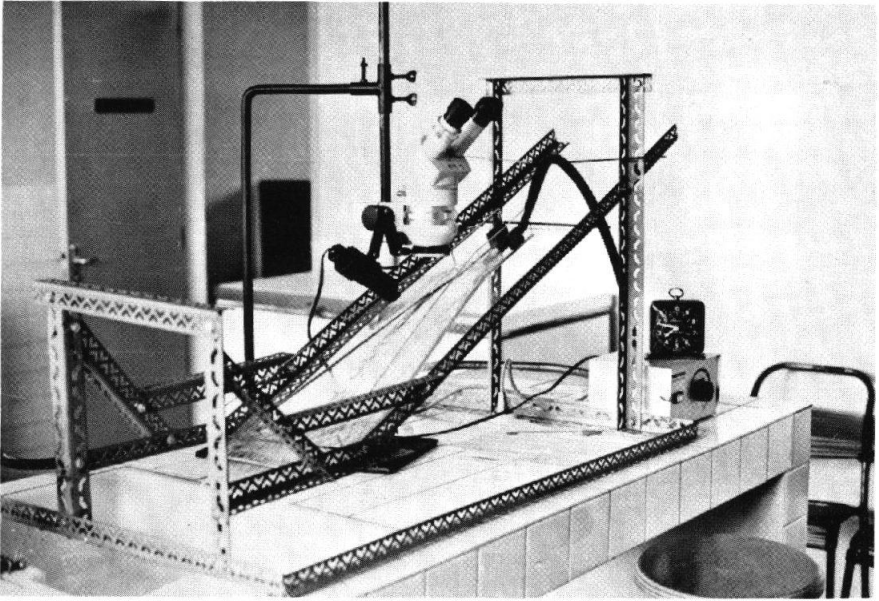


FIG. 1. — Système de la gouttière en verre pour l'observation sur le vivant de la variation de la vitesse du transit digestif le long du tube digestif des larves.

la forme de très petites particules de dimension relativement constantes (environ 0,5 μm) sédimentant très lentement. La suspension assez homogène ainsi obtenue permet d'établir des concentrations décroissantes relativement précises. Fournissant de bons résultats au laboratoire en aquarium, cette substance n'est cependant pas applicable *in situ*, les culots obtenus étant trop diffus. Par conséquent, la substance utilisée (poudre rouge fluorescente, poudre de charbon de bois, carbone) variera en fonction de l'expérience à effectuer.

2.2.2. Variation de la vitesse du transit le long du tube digestif.

Afin de connaître, avec précision, le temps nécessaire pour effectuer un transit complet, il fallait nous assurer de la constance de la vitesse du transit le long du tube digestif. Le meilleur moyen était de suivre le culot coloré sur des larves vivantes. A cet effet, nous avons mis au point un système très simple (fig. 1). Il s'agit d'une gouttière à fond plat en verre alimentée par l'eau de ville et disposée sous une loupe binoculaire elle-même fixée à un bras télescopique. Le pied amovible de ce dernier permet des déplacements verticaux et horizontaux du système optique tout le long de la gouttière dont la pente peut être réglée par un jeu de crémaillères. Enfin, la gouttière en verre permet un jeu d'éclairage direct et indirect qui facilite l'observation par transparence du bol alimentaire coloré en rouge suivant la méthode exposée au paragraphe précédent.

2.2.3. Effet de la température de l'eau et de la concentration des particules en suspension.

Ces expériences demandant une très grande quantité de larves furent effectuées sur le terrain. Une série de bocaux en verre, contenant chacun un litre d'eau filtrée, est disposée dans un bain-marie dont la température de l'eau est maintenue par adjonction régulière de glace ou d'eau bouillante suivant l'expérience. Des larves prélevées *in situ* sont placées dans les bocaux pendant une demi-heure pour les habituer à leur nouveau milieu qui est oxygéné par des aérateurs sur piles. Des suspensions de carbone de concentration décroissante (voir § 2.2.1.) sont ensuite déversées dans chaque bocal. Après 20 minutes, les larves sont tuées par adjonction de formol et examinées ultérieurement au laboratoire.

2.2.4. Influence de la nature des particules.

La technique est similaire à celle utilisée dans le paragraphe précédent. La température est celle de la pièce (environ 27°C) et les diverses concentra-

tions de carbone sont remplacées par des concentrations quasi identiques de diverses substances. Ces concentrations sont obtenues par dilution et comptage à la cellule de Nageotte jusqu'à obtention de valeurs similaires qui oscillent entre 446 et 460 particules par mm^3 . Ces valeurs ont été choisies en fonction des résultats obtenus dans les expériences précédentes.

2.3. *Examen des larves.*

Après fixation, les larves examinées sous loupe binoculaire sont dessinées au tube à dessin avec emplacement du bol alimentaire coloré. On mesure ensuite la longueur du corps de la larve et la longueur parcourue par le bol alimentaire coloré. A partir de ces deux mesures, nous pouvons calculer la vitesse du transit digestif qui peut s'exprimer sous deux formes : la vitesse absolue qui fournit la longueur réelle du tube digestif parcourue par unité de temps, et la vitesse relative qui fournit la proportion du tube digestif parcourue par unité de temps. Nous utiliserons cette deuxième forme car elle permet des comparaisons entre les individus, indépendamment de la taille de ces derniers, les différences observées reflétant celles existant au niveau des temps de transit complet.

3. TRANSPORT DES LARVES VIVANTES DU TERRAIN AU LABORATOIRE

Nous utilisons des bouteilles en plastique du commerce pour l'eau minérale dans lesquelles les échantillons récoltés sur le terrain sont oxygénés par des petits aérateurs fonctionnant sur une ou deux piles de 1,5 V suivant le modèle. Sous les tropiques, les larves peuvent ainsi survivre pendant 2 à 3 heures à l'abri du soleil, dans un endroit aéré.

4. MAINTENANCE DES POPULATIONS PRÉIMAGINALES AU LABORATOIRE

Le système d'élevage utilisé pour maintenir les stades préimaginaux en vie au laboratoire est simple. Il est composé d'un aquarium d'une contenance de 10 à 20 litres rempli d'eau de ville, à laquelle nous ajoutons un peu d'eau de rivière contenant les éléments nutritifs nécessaires. L'eau est oxygénée par un aérateur branché sur secteur et est changée tous les deux jours pour éliminer les métabolites d'excrétion et éviter la prolifération des micro-organismes.

CHAPITRE II

Présentation des gîtes étudiés

Différents gîtes de Côte-d'Ivoire et du Mali ont été choisis afin de couvrir l'ensemble des cinq espèces du complexe *S. damnosum* les plus répandues en Afrique de l'Ouest. Ces espèces sont : *S. damnosum* s.s. Theobald, 1903, *S. sirbanum* Vajime et Dunbar, 1975, *S. soubrense* Vajime et Dunbar, 1975, *S. sanctipauli* Vajime et Dunbar, 1975 et *S. yahense* Vajime et Dunbar, 1975. Les quatre autres espèces sur les neuf actuellement recensées en Afrique de l'Ouest n'ont pu être étudiées pour diverses raisons. Ce sont : *S. dieguerense* Vajime et Dunbar, 1975 qui n'est connue que d'une localité du Mali occidental ; *S. sudanense* Vajime et Dunbar, 1975, très proche de *S. sirbanum*, possède un statut spécifique encore discuté qui nous l'a fait inclure dans l'espèce *S. sirbanum* ; *S. squamosum* (Enderlein, 1921) une espèce de forêt peu représentée en Côte-d'Ivoire ; enfin *S. mengense* Vajime et Dunbar, 1977 décrite du Cameroun qui est largement en dehors de notre zone d'étude.

Les gîtes retenus sont localisés sur la carte (fig. 2) et couvrent l'ensemble des zones biogéographiques de la région étudiée.

1. ZONE DE FORÊT TROPICALE DU DOMAINE GUINÉEN (CÔTE-D'IVOIRE)

1.1. Secteur ombrophile.

Le village de Wa est situé sur un petit affluent du fleuve Cavally à environ 25 km au nord de la ville de Danané (7° 26' N. ; 8° 10' W.). La région est couverte d'une forêt dense humide sempervirente de montagne à *Tarrietia utilis* et *Chrysophyllum perpulchrum*. L'altitude du gîte situé juste à côté du village est d'environ 400 mètres. La rivière coule sur un socle de dolérite dans une zone à anorthosite, norite et charnockite. Du complexe *S. damnosum*, nous n'y avons rencontré que *S. yahense* associé à *S. cervicornutum*, *S. unicornutum* et *S. schoutedeni*.

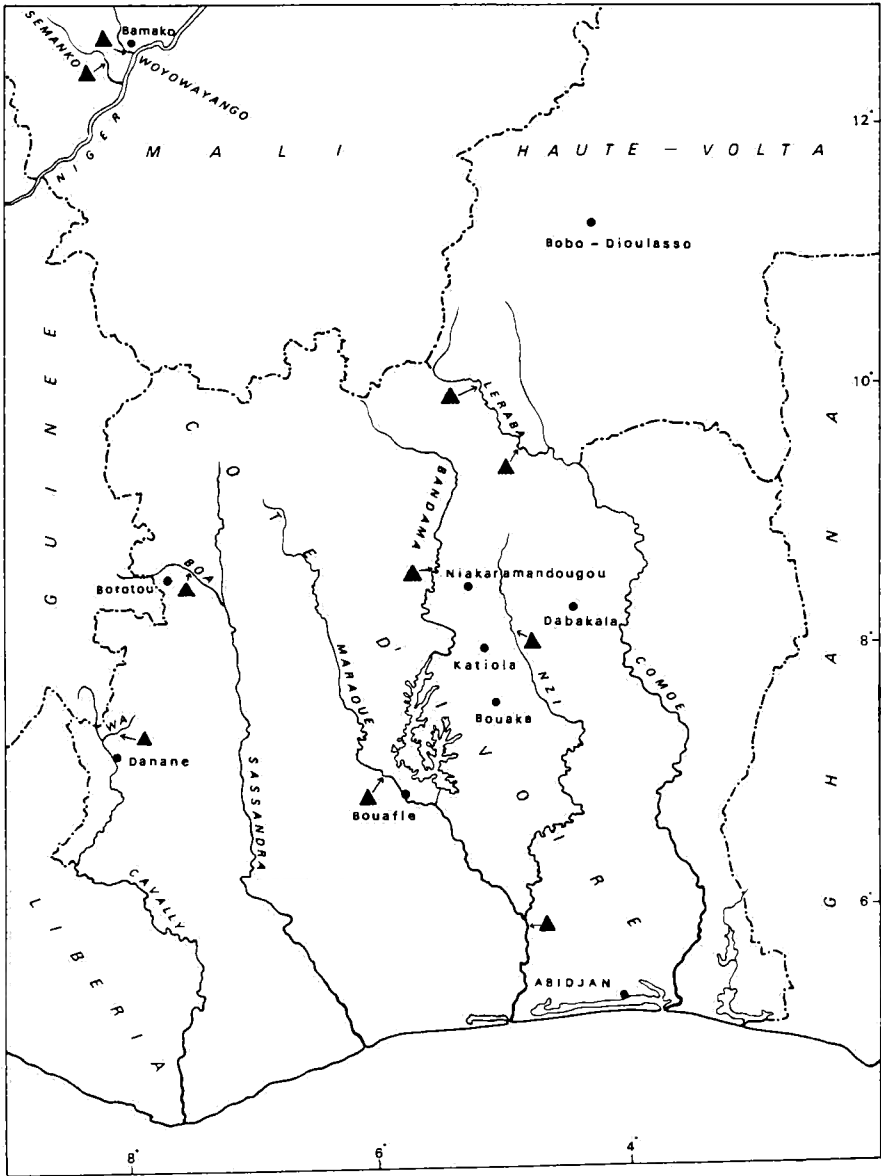


FIG. 2. – Situation géographique des gîtes étudiés.

1.2. Secteur mésophile.

Les chutes Gauthier sont situées sur le fleuve Bandama un peu en aval du confluent avec le Nzi (5° 56' N. ; 4° 49' W.). Cet endroit appartient à la zone de forêt dense humide semi-décidue à *Celtis* spp. et *Triplochiton scleroxylon*. Les plantations de caféiers, cacaoyers, bananiers et ananas ont cependant fortement dégradé cette forêt. Il existe toutefois au niveau du fleuve une forêt intacte de *Pandanus* qui constitue d'excellents supports pour les stades préimaginaux des Simulies. L'altitude est très basse (environ 40 mètres). Ce gîte est essentiellement colonisé par *S. sanctipauli* avec quelques rares *S. soubrense* associés avec *S. cervicornutum* et *S. unicornutum*.

2. DISTRICT PRÉFORESTIER GUINÉEN (CÔTE-D'IVOIRE)

Il s'agit d'une zone tampon entre les deux domaines guinéen et soudanais qui se caractérise par des lambeaux de forêt mésophile et de larges mailles de savane séparées par des forêts galeries. Le gîte que nous y avons choisi est situé en aval du village de Danangoro sur le fleuve Maraoué (Bandama Rouge) à une trentaine de kilomètres en amont de la ville de Bouaflé (7° 8' N. ; 5° 55' W.). A la limite entre la savane subsoudanienne et la forêt semi-décidue à *Aubrevillea kerstingii* et *Khaya grandifoliola*, ce gîte coule sur un socle de granidiorite et de diorite. L'altitude y est d'environ 160 mètres. On y trouve *S. damnosum* s.s., *S. sirbanum* et *S. soubrense* dont les proportions varient suivant l'époque de l'année, mais ces trois espèces sont toujours présentes et associées à *S. adersi*, *S. unicornutum*, *S. griseicolle tridens* et *S. alcocki*.

3. SAVANE DU DOMAINE SOUDANIEN

3.1. Secteur Sub-Soudanien (Côte-d'Ivoire).

3.1.1. La rivière Boa.

Le gîte étudié se situe à l'est du village de Borotou (8° 51' N. ; 7° 22' W.) et coule entre une zone de granitoïdes hétérogènes à biotites et une zone de gneiss. La forêt claire sèche est mélangée à de la savane boisée de type soudanien. L'altitude est de 319 m. Ce gîte présente la particularité d'avoir une alternance saisonnière des espèces du complexe *S. damnosum* qui le colonisent : espèces de savane (*S. damnosum* s.s. et *S. sirbanum*) en saison sèche et espèces de forêt (*S. sanctipauli*, *S. soubrense* et *S. yahense*) en saison des pluies (QUILLÉVÉRÉ & PENDRIEZ 1975 ; QUILLÉVÉRÉ *et al.* 1976b,

1976c, 1977a). Nous y avons également trouvé des hybrides *S. sanctipauli* - *S. soubrense* en nombre appréciable à la saison des pluies. *S. adersi* et *S. unicornutum* y sont également présents.

3.1.2. La rivière Nzi.

Le gîte choisi se situe au niveau du pont routier entre Katiola et Dabakala (8° 14' N. ; 5° 50' W.). Il coule sur un mélange de granites et de migmatites dans une petite galerie forestière bordée de savane arbustive. L'altitude est d'environ 150 m. On y trouve *S. damnosum* s.s. et *S. sirbanum* associés à *S. schoutedeni* et quelques *S. unicornutum*, *S. cervicornutum* et *S. medusaeforme*.

3.1.3. Le radié de Niakaramandougou.

Ce radié est situé sur le fleuve Bandama à hauteur de Niakaramandougou (8° 46' N. ; 5° 32' W.) et constitue le gîte proprement dit qui est donc accidentel. Il est situé dans une petite galerie forestière en savane arbustive, à une altitude d'environ 250 m. On y rencontre *S. damnosum* s.s. associé à *S. unicornutum*, *S. griseicollis tridens* et *S. alcocki*.

3.2. Secteur Soudanien.

3.2.1. Le gîte Gréchan (Côte-d'Ivoire – Burkina-Faso).

Il s'agit du plus vaste complexe de gîtes à *S. damnosum* de la Côte d'Ivoire qui est localisé sur la rivière Léraba, frontière naturelle avec le Burkina-Faso, environ à mi-chemin entre le confluent avec la Comoé et le pont routier décrit au paragraphe suivant (environ 9° 52' N. ; 4° 52' W.). Ce complexe s'étend sur plusieurs kilomètres. Il est formé d'un chaos de gros rochers gréseux et schistiques, aspect typique des flyschs qui caractérisent cette région. Cet ensemble est bordé d'une forêt claire sèche au milieu de la savane arbustive soudanienne. L'altitude y est d'environ 250 m. On y trouve *S. damnosum* s.s. et *S. sirbanum* ainsi que plusieurs autres espèces : *S. adersi*, *S. ruficorne*, *S. schoutedeni*, *S. unicornutum* et quelques *S. medusaeforme*.

3.2.2. Le pont routier de la Léraba (Côte-d'Ivoire – Burkina-Faso).

Ce pont qui permet la liaison routière entre Abidjan et Bobo-Dioulasso enjambe la Léraba juste en aval de l'ancien radié (10° 10' N. ; 5° 4' W.). Les ruines de ce radié constituent un gîte accidentel qui fait suite à un petit gîte naturel formé de dalles granitiques. La rivière à cet endroit est enserrée dans une mince galerie forestière au milieu d'une savane arbustive. L'altitude est

similaire à celle de Gréchan. On y trouve *S. damnosum* s.s. et *S. sirbanum* ainsi que *S. adersi*, *S. schoutedeni* et *S. unicornutum*.

3.2.3. La rivière Woyowayango (Mali).

Le gîte se trouve à la sortie de la ville de Bamako sur la route de Guinée (12° 34' N. ; 8° 54' W.). La rivière est dépourvue de galerie forestière et coule au milieu de la savane arborée soudanienne sur un socle gréseux primaire. L'altitude est d'environ 350 m. On y trouve exclusivement *S. sirbanum*. Nous n'avons pas fait de prospection pour la recherche des autres espèces.

3.2.4. La rivière Semanko (Mali).

Le gîte est situé dans la forêt classée des Monts Mandingues, à l'ouest de la ville de Bamako (12° 31' N. ; 8° 11' W.). Il s'agit d'une forêt claire sèche en savane arborée soudanienne. La rivière coule sur un socle gréseux primaire et héberge à cet endroit *S. sirbanum*. Ici également, nous n'avons pas recherché les autres espèces.

CHAPITRE III

Le transit digestif chez les larves du complexe *Simulium damnosum*

I. INTRODUCTION

La lutte contre *Simulium damnosum* est essentiellement basée sur la destruction des populations larvaires par l'épandage d'insecticides dans les rivières. Que ces derniers soient chimiques à l'état de solution ou enrobés dans des capsules de latex, ou qu'ils soient biologiques comme le *Bacillus thuringiensis israelensis*, ils agissent tous suite à leur ingestion par les larves. Il est dès lors primordial pour les formulations et les doses à utiliser de connaître la taille des particules ingérées, la quantité de nourriture ingérée par unité de temps et le temps nécessaire à la réalisation d'un transit digestif complet.

La vitesse du transit digestif, c'est-à-dire la longueur du tube digestif parcourue par unité de temps, va nous fournir les indications nécessaires. Cette vitesse peut s'obtenir de deux manières. La première consiste à mesurer le temps que met le bol alimentaire pour parcourir une longueur donnée du tube digestif. Cette méthode nécessite des techniques élaborées (voir chap. I, § 2.2.2.), mais nous permettra de définir les variations de la vitesse du transit le long du tube digestif (voir § 5 du présent chapitre). La deuxième manière est plus aisée. Elle consiste à mesurer la longueur du tube digestif parcourue par le bol alimentaire pendant un temps donné (voir chap. I, § 2.3.).

Avant d'entamer cette étude, il nous faut tout d'abord connaître le mécanisme du transit digestif et savoir si les larves effectuent ou non un choix dans les particules qu'elles filtrent dans l'eau.

2. LE MÉCANISME DU TRANSIT DIGESTIF

Les larves des Simulies sont des organismes fixés sur les supports immergés dans les eaux courantes et qui se nourrissent en filtrant les particules entraînées par le courant en dressant en travers de ce dernier les éventails de

leurs prémandibules (fig. 3a). Nous ne décrirons pas ici le mécanisme de cette filtration qui est très bien détaillé par HARROD (1965), CHANCE (1970) et CRAIG (1977). Notre propos est de déterminer par quel moyen le bol alimentaire est entraîné le long du tube digestif qui est composé de trois parties : un oesophage très court, un intestin moyen assez large qui prend les 4/5 de la longueur du tube digestif et un intestin postérieur étroit.

Quatre lots de *S. damnosum* s.l. furent répartis dans des bâteaux contenant de l'eau filtrée à laquelle était ajoutée une poudre colorée aux concentrations : 1 (saturation) ; 0,1 ; 0,01 et 0,001, l'oxygénation étant assurée par aérateur à bulles. Le tableau 1 montre les longueurs marquées après 2 heures pour les différents stades aux concentrations 1 et 0,1, les valeurs à cette dernière concentration étant nettement plus faibles. Les mesures se sont par contre révélées impossibles à la concentration 0,01 car seules quelques particules étaient visibles au début de l'oesophage. A la concentration 0,001 aucune absorption n'a été enregistrée (ELOUARD & ELSEN 1977). Si d'autre part on place des larves dans de l'eau filtrée, donc dépourvue de toute nourriture, la progression du bol alimentaire est arrêtée. En fait, après deux ou trois heures (dans le cas de *S. damnosum*) une lumière apparaît dans la partie antérieure du tube digestif indiquant ainsi l'existence d'une progression très lente, dans cette condition particulière. Dans un paragraphe ultérieur, nous reviendrons toutefois plus en détail sur l'influence de la concentration des particules disponibles.

Tableau 1

Influence de la concentration en particules
sur la progression du bol alimentaire.

Stades larvaires	Longueurs marquées en mm/heure	
	Concentration 1	Concentration 0,1
7	0,83	0,30
6	0,77	0,18
5	0,74	0,12
4	0,65	0,10
3	0,51	0,05

Étant donné que la vitesse de progression du bol alimentaire est quasi nulle en l'absence de particules et qu'elle augmente en fonction des concentrations croissantes de ces particules, on pourrait donc en conclure qu'elle s'effectue par «bourrage» sous la pression des particules nouvellement ingérées. Or, les

contractions péristaltiques et la production de la membrane péritrophique sont deux processus physiologiques importants pour la progression du bol alimentaire. Nous ne reviendrons pas sur le mode de sécrétion et le rôle de la membrane péritrophique dans la digestion qui sont très bien résumés par LE BERRE (1967). Signalons toutefois que la membrane péritrophique est produite sans interruption et que son cheminement dans le tube digestif est facilité par la masse alimentaire qui, sous la pression des mouvements péristaltiques, entraîne cette membrane (AUBERTOT 1934). Cependant, chez *Periplaneta* sp., bien que les mouvements musculaires du jabot, du proventricule et de l'intestin postérieur soient indépendants l'un de l'autre et sous contrôle nerveux, ils sont influencés par l'ingestion de nourriture (DAY & WATERHOUSE 1953). Il faudrait donc déduire de nos observations que c'est l'ingestion (la prise de nourriture) qui commande les contractions péristaltiques et non la présence d'un contenu dans le tube digestif. Or, WATERHOUSE (1954) montre d'autre part que si la production de la membrane péritrophique est activée lors des repas, elle n'est toutefois pas interrompue en l'absence d'alimentation. Il y aurait dans ces conditions une accumulation de la membrane avec le temps qui pourrait alors expliquer l'apparition après quelques heures d'une lumière au début de l'intestin moyen causée cette fois par un phénomène de «bourrage» dû à la pression du surplus de la membrane péritrophique qui pousse le bol alimentaire vers l'arrière. Ce processus beaucoup plus lent reste cependant à démontrer.

Le mécanisme de la progression du bol alimentaire que nous venons de décrire brièvement est important pour la suite de l'exposé. Il montre en effet que la vitesse de progression du bol alimentaire (ou vitesse du transit digestif) et les processus physiologiques qui y sont rattachés dépendent de la vitesse d'ingestion, elle-même liée aux conditions du milieu dans lequel se trouve la larve. Ce sera donc l'étude du milieu qui nous permettra de définir les variations de la vitesse du transit digestif. Mais avant d'entamer cette étude, il nous faut savoir d'abord si les larves n'effectuent pas une sélection dans les particules en suspension qui l'environnent.

3. LE CHOIX DES PARTICULES NATURELLES INGÉRÉES

3.1. *La nature des particules ingérées.*

Les premiers auteurs (RILEY 1886, KELLOGG 1901, MIALL 1912, ...) estimaient que les larves de *Simulies* se nourrissaient de petits crustacés et «autres petits animalcules» ainsi que des Diatomées. D'autres, tels JOHANNSEN

(1903), POMEROY (1916), etc., leur attribuaient plutôt une préférence pour les algues. PURI (1925) mit les choses au point en démontrant que le contenu intestinal varie avec le lieu d'origine des larves et que ces dernières ne choisissent pas leur nourriture et qu'elles sont capables d'ingérer tout ce qui passe à leur portée. Maintes fois confirmé (JONES 1950, FREEMAN & DE MEILLON 1953, CRISP 1956, ANDERSON & DICKE 1960, ...), ce fait est maintenant admis à l'unanimité et nos propres observations sur les larves de *S. damnosum* ne dérogent pas à la règle.

Plusieurs auteurs signalent aussi un certain cannibalisme, les stades âgés dévorant les jeunes stades (SMART 1944, BADCOCK 1949, PETERSON & DAVIES 1960, MAITLAND & PENNY 1967, BURTON 1964, 1971). De son côté SERRA-TOSIO (1967) fait état de prédation. Cet auteur affirme avoir observé des larves de Simulies s'attaquant à des larves de Chironomides en les déchiquetant pour les ingérer. USOVA & RYBINTSEV (1977) signalent que les larves de Chironomides sont un élément constant dans la nourriture de *S. baracorne*.

Nous avons personnellement trouvé des jeunes stades larvaires de Simulies dans le contenu intestinal de stades âgés de *S. damnosum* s.l. élevé en aquarium. Il ne s'agissait pas d'exuvies car on distinguait nettement leur tube digestif grâce au contenu de ce dernier. Nous n'avons cependant jamais observé le fait sur les milliers de larves examinées en provenance de diverses rivières de Côte-d'Ivoire, comme nous n'avons jamais observé de larves d'autres insectes dans leur contenu digestif. Nous concluons dès lors que le «cannibalisme» observé est accidentel et dû aux conditions particulières de l'élevage et que la prédation ne peut être qu'exceptionnelle dans les conditions naturelles, mais nous réservons ce jugement pour *S. damnosum*. Il se peut en effet que certaines espèces soient réellement prédatrices et que le cannibalisme soit dès lors la conséquence d'une absence de sélection vis-à-vis des organismes se trouvant à leur proximité.

3.2. La taille des particules ingérées.

Tous les travaux traitant de la taille des particules ingérées se rapportent à des espèces paléarctiques ou néarctiques et nous ne connaissons que deux auteurs (DINKEL & WENK 1976, WENK & DINKEL 1981) qui aient traité le sujet sur une espèce tropicale, *S. damnosum*. Ces auteurs observent, expérimentalement, que la taille des particules ingérées par le premier stade larvaire se situe en moyenne entre 5 et 8 μm et que les autres stades larvaires n'effectuent pas de choix, les particules ingérées variant de 1,15 à 40,3 μm de diamètre.

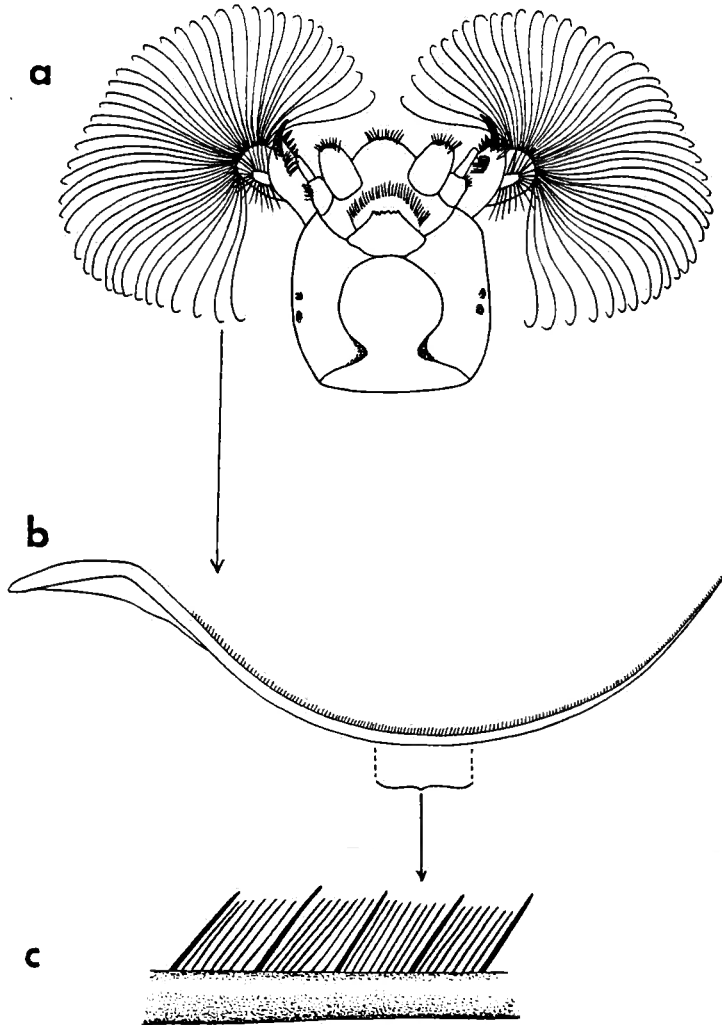


FIG. 3. — a. vue ventrale de la tête d'une larve montrant les soies prémandibulaires en éventail ; b. agrandissement d'une soie prémandibulaire ; c. détails de la pectination d'une soie prémandibulaire.

Nos observations semblent montrer que les larves de *S. damnosum* s.l. ne choisissent pas mais absorbent toutes les particules en suspension passant à leur portée, avec cependant une limite supérieure dans leur taille liée à la capacité d'ingestion qui dépend du stade larvaire considéré. Il est difficile de préciser la taille optimale pour chacun des stades âgés à partir des observations *in situ*, étant donné la faible densité des grosses particules dans la rivière, et, par conséquent, dans le tube digestif des larves. Cependant, l'intérêt des recherches de DINKEL & WENK (1976), ELSÉN (1979a) et WENK & DINKEL (1981) ne réside pas dans les performances d'ingestion, mais dans la détermination des tailles des particules ingérées facilement par tous les stades larvaires, afin de l'appliquer aux larvicides particuliers (capsules de latex, *B. thuringiensis* H-14). Dans cette optique, les particules non déformables semblent devoir présenter une taille inférieure à 9 µm pour qu'elles soient absorbées facilement par tous les stades larvaires (stade I non compris) de *S. damnosum* s.l. On peut toutefois se demander comment les larves parviennent à retenir de si petites particules, étant donné l'espace entre les soies prémandibulaires. Les schémas de la figure 3 montrent que ces soies sont pectinées sur toute leur longueur. ROSS & CRAIG (1980) ont d'autre part démontré que les soies des prémandibules sont enduites d'une substance mucoïde, sécrétée par des glandes spéciales, sur laquelle les fines particules viennent se coller, ce qui explique en partie la possibilité de nourrir des larves avec des cultures de bactéries (FREDEEN 1964). Les bactéries semblent d'ailleurs constituer une part appréciable de la nutrition larvaire (WOTTON 1980). Il faut toutefois retenir la possibilité pour les larves de morceler de grosses particules avant de les ingérer, mais cela n'est pas encore démontré à ce jour.

4. LA VITESSE DU TRANSIT DIGESTIF

4.1. Influence de l'espèce.

4.1.1. Résultats.

Afin d'éliminer au maximum les variations dues au stade larvaire et à l'âge de la larve dans un stade donné, variations qui seront examinées plus loin, nous n'avons considéré que les larves du stade VII à ébauches branchiales non entièrement mélanisées, c'est-à-dire des jeunes larves du stade VII.

L'application des contrastes orthogonaux fournit des valeurs de F très significatives entre les zones bioclimatiques prises deux à deux, sauf entre le gîte de la Boa (savane subsoudanienne) et celui de Danangoro (zone de transition) (dernier cas ci-dessous). Les valeurs sont les suivantes :

1. forêt – zone de transition	: 26,94
2. forêt – savane subsoudanienne	: 7,72
3. forêt – savane soudanienne	: 8,63
4. savane subsoudanienne – savane soudanienne	: 23,09
5. savane soudanienne – zone de transition	: 44,54
6. savane subsoudanienne – zone de transition	: 2,90

Or, il ne faut pas perdre de vue que dans ces contrastes, on ne tient pas compte du complexe d'espèces à l'intérieur des gîtes. En effet, un test de comparaison des moyennes par la statistique *t* de Student entre les espèces prises deux à deux fait ressortir une différence significative entre *S. sirbanum* de la Boa et les trois espèces du gîte de Danangoro (tableau 2). Les contrastes orthogonaux n'ont donc pas fait ressortir la différence existant entre ces deux gîtes et qui est due à l'espèce *S. sirbanum* de la Boa. Ces comparaisons des moyennes font également ressortir d'une part quelles sont les espèces responsables des différences obtenues par les contrastes orthogonaux entre zones bioclimatiques, et d'autre part les différences existant entre espèces d'un même gîte.

4.1.2. Discussion.

L'examen des données montre que les espèces forestières *S. yahense* et *S. sanctipauli* ne présentent pas de différence entre elles. Il en est de même entre les espèces de savane *S. sirbanum* et *S. damnosum* s.s. tant à Danangoro que sur la Boa.

Cependant, une même espèce peut présenter des différences marquées en fonction du gîte où on la rencontre. C'est ainsi que *S. sirbanum* présente une vitesse relative du transit qui est rapide au Mali (gîte typique), plus lente à la Boa (savane plus humide) et davantage encore à Danangoro, limite sud de son aire de répartition, à la transition forêt-savane. Il en est de même pour *S. damnosum* s.s. qui présente une vitesse relative du transit plus rapide à la Boa qu'à Danangoro ; inversement, cette vitesse est plus rapide à Danangoro qu'à la Boa chez *S. soubrense*. Ces dernières valeurs sont cependant assez proches l'une de l'autre. Ces deux derniers gîtes sont en fait situés dans la zone de transition entre la forêt et la savane, Danangoro étant plus forestier que le Boa. C'est ce que nous nommons des gîtes intermédiaires. Or, nous constatons que plus un gîte intermédiaire est proche des conditions de la savane, plus *S. damnosum* s.s. présente une vitesse relative du transit se rapprochant de celle de *S. sirbanum*. De même, plus un gîte intermédiaire est proche des conditions de la forêt, plus *S. soubrense* présente une vitesse relative du transit se rapprochant de celle des espèces forestières. Nous

constatons donc que la vitesse relative du transit est plus rapide chez les espèces de savane que chez les espèces de forêt et que ces vitesses, dans les deux cas, vont en décroissant lorsque les espèces se trouvent dans des gîtes de plus en plus proches de la limite de leur aire de distribution.

Enfin les hybrides *S. sanctipauli*-*S. soubrense* sont intermédiaires entre *S. soubrense* et *S. sanctipauli*. QUILLÈVÈRÈ *et al.* (1976c) pensent que le polymorphisme balancé de la population pourrait expliquer les proportions variables de *S. sanctipauli*, *S. soubrense* et leurs hybrides dans les différents gîtes larvaires selon la saison et la situation géographique, c'est-à-dire selon les conditions du milieu, ce qui expliquerait dans une certaine mesure la gradation entre les espèces et leurs hybrides que nous observons dans le phénomène physiologique étudié ici.

Ces différences restent vraies au niveau des espèces n'appartenant pas au complexe *S. damnosum*. Des nutritionnements d'une heure en aquarium furent exécutés sur le Nzi au pont routier de Katiola-Dabakala et sur le Bandama au radier de Niakaramandougou (fig. 2). La vitesse du transit mesurée chez le stade VI de *S. damnosum* s.l. et *S. schoutedeni* est nettement plus rapide sur le Nzi que sur le Bandama, indépendamment de l'espèce (tableau 3). D'autre part, quel que soit le gîte, *S. damnosum* s.l. présente un transit plus lent que *S. schoutedeni*, cette dernière espèce possédant sur le Bandama un transit plus lent que celui de *S. griseicollae tridens*, espèce absente du Nzi. Ces dernières différences sont liées à la taille des larves, phénomène que nous retrouverons au paragraphe suivant.

Tableau 3

Vitesse du transit digestif chez le stade larvaire VI de diverses espèces de Simuliidae dans deux gîtes différents : le Nzi au pont routier Katiola-Dabakala, et le Bandama au radier de Niakaramandougou (nutrition en aquarium pendant 1 heure : novembre 1974).

Espèces	<i>S. damnosum</i> s.l.		<i>S. schoutedeni</i>		<i>S. griseicollae tridens</i>
	Nzi	Bandama	Nzi	Bandama	Bandama
L_r	30,08	9,96	33,33	14,20	28,29
\bar{L} (en mm)	5,3694	5,1480	3,8478	4,1370	3,5460

Toutefois, les écarts de vitesse relative de transit à l'intérieur d'une même espèce et pour un même gîte restent élevés. Au niveau du support, il existe des microturbulences qui entraînent des variations de vitesse de courant et par conséquent de quantités de particules passant par unité de temps qui

pourraient expliquer éventuellement les différences observées entre les individus d'une même espèce dans un même gîte, mais pas nécessairement entre différents gîtes. Nous prendrons pour exemple *S. yahense* à Wa où le nombre de particules passant par unité de temps est plus du triple de celui mesuré aux chutes Gauthier où se trouve *S. sanctipauli*. Or, il n'y a pas de différence significative entre ces deux espèces. De même, lorsqu'on considère une même espèce, par exemple *S. sirbanum*, nous obtenons une différence très significative entre les individus du Mali et ceux de Danangoro, alors que le nombre de particules par unité de temps est presque le même dans les deux gîtes. Il semble donc bien que les différences observées entre gîtes pour une espèce donnée soient essentiellement dues au degré d'adaptation.

En conclusion, les espèces de savane présentent un transit digestif relativement plus rapide que celui des espèces de forêt. D'autre part, les espèces de forêt adaptées à la savane ainsi que celles de savane adaptées à la forêt présentent des vitesses intermédiaires. Enfin, la vitesse du transit digestif des diverses espèces semble être fonction de l'éloignement des conditions de leurs biotopes typiques. Nous verrons ces conclusions confirmées dans la suite de ce travail.

4.2. *Influence du sexe.*

La vitesse relative du transit digestif n'est pas plus rapide chez les mâles que chez les femelles. Un test de comparaison des moyennes par la statistique *t* de Student ne fournit une différence significative entre mâles et femelles que chez *S. soubrense* à Danangoro et *S. sirbanum* à la Semanko. Dans ce test, il a été tenu compte d'une approximation lorsque les variances d'échantillonnage variaient significativement l'une de l'autre. Les raisons pour lesquelles il n'y a pas de différence significative dans les autres cas sont soit dues au fait que les moyennes sont très proches l'une de l'autre, soit au fait que leurs intervalles de confiance sont grands et se chevauchent, ce qui est surtout le cas des petits échantillons. Il semble a priori qu'en général au niveau de l'espèce, le sexe n'ait pas d'influence sur la vitesse du transit.

4.3. *Influence du stade larvaire.*

4.3.1. Résultats.

Dans une première étude en milieu artificiel (ELOUARD & ELSÉN 1977), nous avons remarqué que les jeunes larves présentent en moyenne une vitesse absolue de transit (longueur réelle parcourue) plus lente que chez les larves âgées, mais ces différences sont dans la majorité des cas peu importantes. Par contre, étant donné que la taille des larves est proportionnelle à leur

âge, les jeunes larves manifestent une vitesse relative de transit (longueur relative parcourue) nettement plus rapide que celle des larves âgées. Un transit complet est de ce fait beaucoup plus vite réalisé chez les jeunes larves. Ces expériences ont été reprises dans la rivière et les résultats obtenus confirment ceux exposés ci-dessus. La différence réside dans le temps des expériences. Dans celles réalisées *in situ*, le temps de nutrition fut de deux minutes tandis que dans nos expériences antérieures utilisant des récipients dont l'eau était oxygénée par des aérateurs à bulles, ce temps était de deux heures ! La concentration des particules et la vitesse du courant (ELSEN & HÉBRARD 1979) sont vraisemblablement à l'origine de ces différences de temps pour obtenir des longueurs parcourues similaires.

4.3.2. Discussion.

FREDEEN (1964), KURTAK (1973) et SCHRÖDER (1979) signalent que la vitesse relative du transit digestif respectivement chez *S. venustum*, *S. pictipes* et *Odagmia ornata* est la même pour tous les stades larvaires. Par contre, MULLA & LACEY (1976) montrent que ce temps varie d'un stade à l'autre chez *S. vittatum*. WOTTON (1978a, b) confirme cette observation chez *S. truncatum*, *S. argyreatum* et *Metacnephia tredecimatum*, et que nous confirmons à notre tour chez *S. damnosum* s.l.

Les différences observées entre les stades larvaires impliquent deux conséquences importantes : d'une part, une particule ingérée par une jeune larve restera moins longtemps en contact avec son tube digestif que chez une larve âgée ; d'autre part, le volume ingéré par unité de temps sera proportionnellement plus élevé chez les jeunes stades larvaires. Ce deuxième aspect compense le premier et peut expliquer la raison pour laquelle les jeunes larves se décrochent de leurs supports plus vite que les larves âgées lors des épandages d'insecticide. Il se peut toutefois que les jeunes larves soient intrinsèquement plus sensibles que les larves plus âgées sans que la question de quantité ingérée n'intervienne. Quantité ingérée par unité de temps et durée de contact avec la paroi du tube digestif sont deux aspects importants pour l'emploi des larvicides. Nous les reprendrons plus en détail au paragraphe 5 après avoir analysé les paramètres qui font varier le temps de contact.

4.4. Influence de la température de l'eau et de la concentration des particules en suspension dans l'eau.

4.4.1. Résultats.

La vitesse relative du transit digestif est maximale aux environs de 220 000 particules de carbone $s^{-1} \cdot mm^2$ quelle que soit la température de l'eau et est

maximale à la température de 25°C quelle que soit la concentration des particules en suspension, ceci pour toutes les espèces étudiées. Nous spécifions bien «pour le carbone» car nous verrons au paragraphe 4.6. que cette concentration optimale varie en fonction de la nature de la substance fournie. D'autre part, l'amplitude de ces vitesses relatives varie en fonction de l'espèce, celles de savane ayant un transit plus rapide que celles de forêt. Ces amplitudes ne sont cependant pas toutes significativement différentes. C'est le cas d'une part entre les espèces *S. damnosum* s.s. + *S. sirbanum* et *S. soubrense* à la température de 10°C, et d'autre part aux concentrations de 220 192 et 6 881 particules s⁻¹. mm². La même chose s'observe entre *S. soubrense* et *S. sanctipauli* à la température de 35°C et à la concentration de 13 762 particules s⁻¹. mm². Ceci est dû à la proximité des moyennes et/ou à l'importance des intervalles de confiance. Il est toutefois remarquable que l'ordonnance des espèces reste la même.

4.4.2. Discussion.

Nous avons montré au début de ce travail que la progression du bol alimentaire chez les larves de Simulies est provoquée par l'ingestion de nouvelles particules. On peut dès lors en déduire que la vitesse de progression dépend de la vitesse d'ingestion. Nos résultats montrent en effet que plus il y a de particules disponibles, plus cette ingestion sera rapide et par voie de conséquence la vitesse du transit sera plus rapide également. Au-dessus d'un certain seuil de disponibilité des particules, l'ingestion décroît avec l'accroissement de leur concentration. La concentration en particules alimentaires joue donc un rôle important dans l'ingestion des particules et le transit digestif. Une trop faible concentration en particules entraînant un ralentissement de la nutrition par pénurie de particules, une saturation du milieu doit également gêner la larve dans l'ensemble de ses mouvements d'ingestion. Ainsi VARGAS (1945), au Mexique, et RUZETTE (1956), au Zaïre, signalent que l'excès de turbidité de l'eau provoque l'encrassement des prémandibules et joue ainsi un rôle important dans la nutrition.

De plus, la température influence l'amplitude de ce phénomène. WEBSTER (1973) avait déjà étudié cette influence chez *S. vittatum* en obtenant une valeur optimale de 20°C. MULLA & LACEY (1976) observent chez *S. tescorum*, *S. vittatum* et *S. argus* que la vitesse du transit est trois fois plus rapide à 30°C (86°F) qu'à 12,5°C (55°F). Enfin, BOITEUX & NOIRTIN (1979) et NOIRTIN *et al.* (1981) rapportent que les traitements à l'Abate dans le Neuné (Vosges) n'ont pas produit de résultats en raison de la température basse (11°C) de l'eau. La dose utilisée était celle préconisée en Afrique et il a fallu au minimum la tripler pour obtenir un effet positif.

Étant donné que pour chaque espèce étudiée, nous obtenons des courbes similaires de vitesse relative du transit digestif en fonction de la température de l'eau et de la concentration en particules, et que ces courbes ne se différencient l'une de l'autre que par leur amplitude d'après l'espèce considérée, il nous semble dès lors que les différences observées entre les espèces ne sont pas dues à ces paramètres mais sont un caractère intrinsèque de chaque espèce.

Au paragraphe 4.1., nous écrivions que les différences existant au sein d'une même espèce semblent être fonction de l'éloignement des conditions de son biotope préférentiel (ELSEN *et al.* 1978). Les variations que nous observons ici n'expliquent pas celles observées en nature. Prenons pour exemple *S. sirbanum* qui présente un transit rapide (73% en 20 minutes) au Mali, plus lent (67%) sur la Boa en Côte-d'Ivoire et encore plus lent (54%) à Danangoro, dans ce même pays. Or, la température de l'eau dans ces trois gîtes ne variait que de 1°C de l'un à l'autre et les concentrations en particules (en tenant compte de la vitesse du courant) étaient similaires. Bien que les résultats acquis dans le présent paragraphe prouvent que la température de l'eau et la concentration en particules jouent un rôle certain sur la vitesse du transit digestif, la comparaison avec les résultats obtenus sur le terrain pour *S. sirbanum* montre que d'autres facteurs (non déterminés) manifestent également une influence non négligeable.

4.5. Influence de la vitesse du courant.

La vitesse du courant influence le taux de nutrition des larves, des vitesses de courant trop faibles ou trop fortes ayant un effet dépresseur sur l'ingestion des particules. Cet effet dépresseur est en fait la résultante d'une série de phénomènes extrinsèques et intrinsèques.

Extrinsèques, d'abord au niveau de l'eau elle-même. Il va de soi que plus un courant d'eau est rapide, plus le flux (quantité de particules passant par unité de temps) augmente et par conséquent, l'ingestion s'accélère. Par contre, il existe un seuil dû au fait que, dans toute situation hydrodynamique, il est une vitesse maximale au-delà de laquelle l'écoulement sur un objet passe du courant laminaire à la turbulence (AMBÜHL 1959, DECAMPS *et al.* 1975), cette dernière rendant le captage des particules beaucoup plus difficile et provoquant dès lors une diminution dans la vitesse d'ingestion.

Intrinsèques, d'autre part, par une action sur la larve elle-même. Le courant d'eau serait nécessaire pour ouvrir les prémandibules (HARROD 1965). Il semble qu'il n'en soit rien et que l'ouverture des prémandibules soit due à un mécanisme de «click» (KURTAK 1973, CRAIG & CHANCE 1982)

similaire à celui rencontré dans le mécanisme du vol des Diptères (NACHTIGALL 1974). Ce «click» serait d'après les uns provoqué par un mécanisme, non décrit, de pression hémodynamique (FORTNER 1937, WOOD *et al.* 1963, CHANCE 1970) étant donné qu'une pression exercée sur l'abdomen de larves mortes provoque l'ouverture des prémandibules ; d'après d'autres, l'ouverture serait provoquée par accumulation d'énergie dans la cuticule des prémandibules lors des mouvements de fermeture (DAVIES 1974, CRAIG & CHANCE 1982). Ce processus expliquerait dès lors le fait que la fréquence de fermeture des prémandibules augmente avec la vitesse du courant (SCHRÖDER 1980). La conséquence en courant très rapide serait une augmentation du temps de fermeture des prémandibules et par conséquent une diminution du temps de filtrage, donc de nutrition. Par contre, dans un courant trop faible, il y aurait insuffisance d'énergie accumulée pour provoquer le «click», et dès lors diminution dans la capacité de filtrage.

Quoi qu'il en soit, il reste à déterminer la vitesse de courant nécessaire à une nutrition optimale de la larve de *S. damnosum*. Nous pensons qu'il y a de fortes chances que celle-ci corresponde au rhéopréférendum habituel des Simulies, c'est-à-dire à la vitesse de courant du lieu où se tiennent les larves. Les Simulies se développeraient donc, dans la majorité des cas, dans la fourchette des vitesses optimales de courant nécessaire à une bonne nutrition. Toutefois, dans l'optique d'une efficacité optimale d'un épandage insecticide, il faut tenir compte des larves qui se situent en dehors de cette fourchette optimale de vitesse de courant, et qui auront donc un comportement alimentaire différent.

4.6. *Influence des caractères physiques des particules.*

Les différences de vitesse relative du transit chez une même espèce en fonction de la substance ingérée sont la résultante d'un ensemble de facteurs liés aux particules elles-mêmes (ELSEN & HÉBRARD 1979). Une conséquence de ce fait est que la vitesse relative maximale du transit digestif peut se manifester à des concentrations optimales différentes suivant la substance utilisée. La concentration optimale déterminée dans nos expériences décrites au paragraphe 4.4. n'est donc valable que pour les particules de carbone, comme nous l'avons souligné d'ailleurs. Toutefois, l'intérêt de ces résultats réside dans le fait que les variations de concentration en particules font varier la vitesse du transit et cette dernière est maximale à une concentration spécifique à chaque substance, quelle que soit la température de l'eau. Cette concentration est à déterminer pour chaque substance utilisée.

4.7. Influence de la valeur nutritive du milieu.

L'influence stimulante de la présence de particules nutritives (DADD 1970) peut être supputée ici par le fait que le transit digestif des substances expérimentales est beaucoup plus rapide en eau de rivière qu'en eau filtrée. Nos expériences *in situ* (ELSEN *et al.* 1978) montrent en effet un transit deux à trois fois plus rapide suivant les espèces que ceux obtenus au laboratoire. Rappelons que dans nos bocaux d'expérience, les larves n'ingèrent que la substance fournie, tandis que dans nos expériences *in situ* citées ci-dessus, nous n'avons fourni une substance colorée que pendant 30 secondes. Si nous les avons fournies *in situ* pendant le même temps qu'au laboratoire, une extrapolation nous montre que nous aurions obtenu des valeurs deux à trois fois plus élevées *in situ* qu'en eau filtrée pour les mêmes particules artificielles pendant le même temps. Ces particules artificielles sont donc ingérées plus vite en présence des particules naturelles contenant les éléments nutritifs et, par conséquent, le transit complet s'effectuera beaucoup plus vite également.

La qualité nutritive des particules doit vraisemblablement agir au niveau de la digestion (intestin moyen) en créant une stimulation de l'ingestion en rapport avec cette qualité nutritive. C'est la seule explication que nous ayons de l'augmentation de la vitesse du transit en milieu nutritif par rapport au milieu minéral car tout processus gustatif ou tactile qui serait à la base d'un tel mécanisme implique la possibilité d'une sélection dans les particules filtrées. Or nous avons vu que cette sélection n'existe pas (voir § 3). Cette qualité nutritive des particules en suspension est sans doute le paramètre clé pouvant expliquer les différences observées chez une même espèce dans différents gîtes (tableaux 2 et 3). Cependant, cette hypothèse restera sans réponse tant que l'on n'aura pas établi quelles sont les particules naturelles nécessaires au métabolisme des larves, afin de comparer leur concentration dans diverses rivières hébergeant les mêmes espèces, indépendamment de la concentration totale des particules en suspension. ANDERSON & CUMMINS (1979) suggèrent qu'étant donné le temps de rétention très bref de la nourriture dans le tube digestif des Simulies, les bactéries arrachées de la surface des particules de détritus contribuent probablement à la plus grande part de la valeur nutritive. WOTTON (1980) considère pourtant que l'ensemble des bactéries ne constitue que 14% du total de l'assimilation mesuré chez les larves. Les Diatomées semblent d'autre part constituer une source appréciable de nourriture, plus de 50% d'entre elles étant digérées (KURTAK 1979, McCULLOUGH *et al.* 1979, MACIOLEK & TUNZI 1968, LACEY & LACEY 1983).

4.8. Influence du nycthémère.

4.8.1. En fonction du stade larvaire.

Les variations de la vitesse du transit digestif au cours d'un nycthémère évoluent de la même manière d'un stade larvaire à l'autre, mais varient en amplitude suivant le stade larvaire (voir § 4.3.), cette amplitude étant la moins prononcée chez les stades larvaires âgés. La modulation temporelle du phénomène est moins précise dans les expériences en aquarium que dans les expériences *in situ*. Cela provient vraisemblablement du fait que les larves placées en aquarium se sont trouvées dans des conditions défavorables de courant et de turbidité. Il n'en reste pas moins que la vitesse du transit y est un peu plus rapide de nuit. Ce phénomène apparaît plus nettement dans les expériences *in situ*. Cependant ces dernières font également ressortir un deuxième pic plus important vers le milieu de l'après-midi.

Il n'existe aucune corrélation avec le nombre de particules mesurées dans l'eau à chaque heure ($r = 0,021$) leur quantité variant de 118 à 251 par mm^3 suivant l'heure. Par contre, si l'on ne considère que la quantité de plancton (matière vivante) dans chacun de ces échantillons, nous obtenons un pic de densité très important qui se superpose au pic nocturne de la vitesse du transit. Le minimum de cette courbe correspond au pic diurne de la vitesse du transit.

4.8.2. En fonction de l'espèce.

Bien que les valeurs entre espèces soient très proches l'une de l'autre cette expérience confirme une fois de plus les différences existant entre elles (voir § 4.1.). L'allure parallèle des courbes montre d'autre part que les variations nycthémérales sont indépendantes de l'espèce. Cette expérience confirme la précédente : existence d'un pic nocturne et d'un pic diurne, mais ici leur importance est inversée.

La température de l'eau ne varie que de 27°C à 29°C, ce qui est peu et n'explique pas les différences constatées. Le nombre de particules par mm^3 d'eau de rivière variait de 202 à 288 suivant l'heure. Ces variations ne présentent aucune corrélation avec la courbe nycthémérale de la vitesse du transit ($r = -0,039$ pour *S. soubrense* et $-0,066$ pour l'ensemble des deux autres espèces *S. sirbanum* et *S. damnosum* s.s.). Par contre, à nouveau, la courbe de densité planctonique présente un pic lors du maximum nocturne de la vitesse du transit, et un minimum lors du pic diurne de la vitesse du transit.

4.8.3. Discussion.

L'allure bimodale de ces courbes s'explique difficilement. Nous en sommes réduits à procéder par élimination des paramètres qui ne semblent pas intervenir dans ce phénomène. La température de l'eau, nous l'avons vu, peut être écartée vu ses très faibles variations. La vitesse du courant est constante et ne joue donc aucun rôle dans les variations observées de la vitesse du transit. L'amplitude du phénomène varie en fonction du stade larvaire et de l'espèce, mais ces deux paramètres n'influent pas son allure générale.

La concentration en particules est plus difficile à interpréter. La courbe nyctémérale du nombre total des particules ne présente aucune corrélation avec celle de la vitesse du transit digestif. Par contre, celle des éléments planctoniques pris isolément manifeste une corrélation positive la nuit et négative le jour. La corrélation positive nocturne pourrait trouver son explication dans une augmentation de la qualité nutritive des éléments ingérés (voir § 4.7.). La corrélation négative diurne semble cependant démentir cette possibilité. Un examen attentif pourtant montre que les amplitudes des deux pics de vitesse de nutrition varient entre elles d'une expérience à l'autre, tandis que la courbe nyctémérale du plancton présente la même allure dans les deux expériences. Elle correspond d'ailleurs aux courbes de dérive de la faune aquatique qui présente une activité plus grande la nuit (ANDERSON 1966, DISNEY 1972, ELOUARD & LÉVÊQUE 1977, KURECK 1969, NEVEU 1974, STEINE 1972). On peut dès lors supposer que le pic nocturne de la vitesse du transit est lié à cette activité nocturne de la faune aquatique et par conséquent au pic de dérive du plancton.

Vu la relative constance du pic nocturne du plancton, cela expliquerait la présence, bien qu'atténuée, du pic nocturne de vitesse du transit dans les expériences de laboratoire, montrant ainsi l'existence d'un rythme circadien qui serait lié à la courbe de dérive du plancton. La présence de ce rythme endogène est peut-être à l'origine du pic diurne, mais cette hypothèse est à vérifier.

Il est toutefois utile dans le cadre de la lutte antisimulidienne par les larvicides de savoir que les larves présentent une vitesse de transit plus élevée durant les heures chaudes de la journée, ce qui implique un plus grand nombre de particules ingérées par unité de temps.

Il est également important de noter que les larves mangent à toutes heures du jour et de la nuit. Il n'existe pas de période de repos comme chez les adultes. Les larves ne semblent s'arrêter de manger que lorsqu'elles se déplacent ou qu'elles sont dérangées. Ces arrêts temporaires d'ingestion relativement brefs, mais assez fréquents sur des supports fortement colonisés

(compétition inter- et intraspécifiques) jouent certainement un rôle important dans les variations de la vitesse du transit digestif observées à l'intérieur de chaque échantillon de larves examiné (ELSEN 1980a).

4.9. Variations saisonnières de la vitesse du transit digestif.

Pour des raisons diverses, nous n'avons pu réunir que des données fragmentaires concernant ce paramètre. Toutefois, les quelques données rassemblées montrent que, dans un même gîte, la corrélation est très nette entre la vitesse du transit digestif et les variations de la quantité de particules passant par unité de temps ($r = 0,9765$ pour *S. soubrense*; $r = 0,9664$ pour l'ensemble des deux autres espèces *S. sirbanum* et *S. damnosum* s.s.). Le jeu combiné de la vitesse du courant et du nombre de particules par mm^3 d'eau de rivière fournit un plus grand nombre de particules par seconde lors des crues. Toutefois, la qualité nutritive des matières en suspension contribue vraisemblablement pour une part non négligeable dans les variations saisonnières de la vitesse du transit. Nous ne possédons pas de données à ce sujet, mais les observations de SAMMAN & THOMAS (1978), au Ghana, sur la dérive planctonique contribue à notre hypothèse. Ces auteurs en effet observent que la dérive planctonique augmente de mars à juillet, c'est-à-dire durant la saison sèche et les premières pluies. Elle est donc maximale lors des crues, ce qui expliquerait en partie nos observations. Cela peut également expliquer en partie les raisons pour lesquelles les populations simuliennes sont plus denses en saison des pluies lors de la stabilisation du niveau des eaux.

4.10. Vue d'ensemble sur les paramètres étudiés.

La vitesse du transit digestif est l'expression de l'enchaînement physiologique fort simplifié de l'ingestion des particules en suspension qui sont ensuite digérées puis suivies du rejet des résidus non assimilables. La vitesse de ce processus varie sous l'action de nombreux paramètres qui agissent à divers niveaux. Tout d'abord la concentration des particules en suspension dans l'eau dont la valeur optimale d'ingestion varie en fonction de la structure des particules qui agit au niveau de l'orifice buccal, c'est-à-dire de la capacité de leur ingestion. Vient ensuite la qualité nutritive des particules. Comme nous l'avons souligné au § 4.7., elle doit vraisemblablement agir au niveau de la digestion (l'intestin moyen) en créant une stimulation de l'ingestion en rapport avec cette qualité nutritive. L'effet nutritif est limité par les effets physiques cités plus haut. L'ensemble de ces paramètres varie en fonction des crues et décrues, c'est-à-dire les saisons, qui font fluctuer la vitesse du courant

et la concentration des particules tant minérales qu'organiques. La température de l'eau varie également suivant la saison, mais peu. Toutefois, des amplitudes expérimentales plus grandes de température montrent que cette dernière influence fortement la vitesse du transit, indépendamment des paramètres que nous avons exposés. Enfin, les fluctuations nyctémérales peuvent s'expliquer en partie par la dérive planctonique qui influence partiellement la valeur nutritive du milieu. Il est cependant certain que d'autres paramètres non déterminés interviennent également. Nous pensons entre autres aux maladies parasitaires, microbiennes et physiologiques des larves, à la mue entre les stades larvaires, au rayonnement, aux variations de la qualité nutritive des particules, aux compétitions inter- et intraspécifiques qui influencent en partie la durée des arrêts temporaires de nutrition, etc. ; la liste est longue.

Les larves se nourrissent à n'importe quelle heure du jour et de la nuit, mais diverses causes (déplacement des larves, compétition, changement du milieu...) peuvent provoquer des arrêts temporaires de l'ingestion et, par voie de conséquence, ralentir le transit digestif. Il semble toutefois que ce paramètre soit de moindre importance bien qu'il puisse peut-être intervenir partiellement dans les fluctuations nyctémérales.

L'ensemble de ce schéma simplifié est à la base des variations de la vitesse du transit et fluctue suivant le biotope étudié en fonction de l'importance des interactions que nous venons d'exposer. Viennent ensuite s'ajouter, pour chaque biotope, les influences de l'espèce et du stade larvaire à l'intérieur de chaque espèce.

L'action de ces divers paramètres n'explique pas tout, mais fait toutefois ressortir plusieurs points importants, à savoir que la vitesse du transit digestif varie en fonction de l'espèce, du stade larvaire, de l'heure, de l'époque de l'année et du lieu géographique. Ces cinq points sont fort importants pour la lutte par les larvicides dont la dose létale est fonction du volume ingéré par unité de temps, ce volume découlant du temps nécessaire pour effectuer un transit complet. Or, ce temps est directement tributaire de l'ensemble des paramètres examinés, par conséquent des cinq points soulevés ci-dessus. Cet aspect du problème, centré sur le temps d'un transit complet et le volume ingéré par unité de temps, fera l'objet du paragraphe suivant.

5. IMPLICATIONS PRATIQUES DE LA VITESSE DU TRANSIT DIGESTIF

On peut, à partir de la vitesse du transit digestif, déterminer le temps nécessaire pour ce que ce transit soit achevé, c'est-à-dire le temps de contact

des substances ingérées avec la paroi du tube digestif. On peut de même en déduire le volume ingéré par unité de temps puisque la vitesse du transit dépend de la vitesse d'ingestion. On voit de suite l'intérêt de ces deux aspects dans le cadre des moyens de lutte utilisés.

5.1. *Le temps d'un transit complet.*

5.1.1. Méthodologie.

Afin de connaître, avec précision, le temps nécessaire pour effectuer un transit complet, il fallait nous assurer de la constance ou non de la vitesse du transit le long du tube digestif. Le meilleur moyen est de suivre le culot coloré sur des larves vivantes (voir chap. I, § 2.2.1. et 2.2.2.).

La méthodologie a été publiée par ailleurs (ELSEN 1980b). Nous rappellerons seulement que le temps relatif est la portion du temps d'un transit complet, exprimé en pourcentage de ce temps, nécessaire pour parcourir une portion du tube digestif exprimée en pourcentage de la longueur totale (= longueur relative). Ce temps relatif, combiné aux longueurs relatives, va nous permettre d'établir la courbe relative moyenne de la progression du bol alimentaire pour n'importe quelle larve de n'importe quel stade.

Cette courbe est du 3^e degré. Après calcul des coefficients, elle équivaut à :

$$t_r = 5,04457 - 0,46295 L_r + 0,03809 L_r^2 - 0,00024 L_r^3$$

où (t_r) est le temps relatif correspondant au temps réel (t) de l'expérience et (L_r) est la longueur relative du tube digestif parcourue pendant (t).

Le temps réel d'un transit complet (T) s'obtient par extrapolation à partir de cette équation et du temps réel (t) de l'expérience exprimé en secondes, suivant la relation :

$$T = 100 t/t_r$$

Notre courbe permet de déterminer à quelle portion du temps nécessaire pour effectuer un transit complet correspond le temps de l'expérience pour parcourir la longueur relative mesurée du tube digestif.

5.1.2. Résultats.

L'équation établie au paragraphe précédent nous permet d'établir le temps d'un transit complet par une extrapolation qui tient compte des variations de la vitesse du bol alimentaire le long du tube digestif. Le tableau 4 montre que

suivant l'heure, le plus jeune stade effectue un transit complet 15 à 20 fois plus vite que le stade le plus âgé. Les valeurs de ce tableau ne sont valables que pour les conditions régnant au mois de mars dans le gîte de Danangoro. En effet, il existe des variations non seulement entre espèces, mais aussi chez une même espèce d'un gîte à l'autre ainsi qu'au long de l'année dans un même gîte.

Dans ce dernier cas, les valeurs en période de crue (août-septembre) sont plus faibles qu'en période d'étiage (janvier-mai). Ceci est vraisemblablement dû à l'augmentation de la valeur nutritive du milieu en période de crue et qui a été confirmé par CHEKE & HARRIS (1980) sur le même gîte que nous avons étudié. Ces auteurs ont en effet comparé la taille des adultes qui est, pour une même espèce, plus grande après les premières crues que durant la période d'étiage, ce qui indique une meilleure nutrition des larves dont ils sont issus.

Tableau 4

Le temps nécessaire pour effectuer un transit digestif complet chez les différents stades larvaires de *S. damnosum* s.l. suivant l'heure du nyctémère (Danangoro, mars 1976).

Heures	Stades larvaires						
	VII min s	VI min s	V min s	IV min s	III min s	II min s	I min s
10	35 53	20 07	9 15	5 28	2 31	2 19	2 04
12	41 07	26 07	10 30	7 03	4 17	2 25	2 07
14	37 40	21 11	8 30	5 30	4 47	2 24	2 04
16	31 45	17 32	12 21	5 19	2 49	2 12	2 04
18	35 41	17 09	12 06	6 43	3 31	2 21	2 11
20	34 59	21 07	14 14	12 21	4 44	2 33	2 14
22	45 08	24 49	14 33	15 23	6 38	2 51	2 20
24	45 24	24 36	13 55	9 21	6 19	3 36	2 40
2	44 56	28 40	17 10	9 29	7 19	3 03	2 15
4	39 17	29 40	15 58	11 34	11 59	3 23	2 12
6	50 41	33 28	16 48	15 17	12 22	3 01	2 16
8	45 45	28 00	22 06	13 08	8 44	7 06	4 09
\bar{x}	40 41	24 22	13 57	9 43	6 20	3 10	2 23

5.2. Le volume ingéré par unité de temps.

5.2.1. Méthodologie.

Le volume du bol alimentaire ingéré par minute (V') s'obtient à partir du temps de transit complet (T) exprimé en secondes (voir § 5.1.1.) et du volume (V) du tube digestif suivant la relation :

$$V' = 60V/T$$

Ce volume varie en fonction de la taille des larves. Afin de pouvoir le comparer d'une larve à l'autre, nous l'exprimerons en valeur relative (V'_r) par rapport au volume total (V) par la relation :

$$V'_r = 100 V'/V = 6000/T$$

Il n'est donc pas nécessaire de connaître le volume du tube digestif (V) pour obtenir la valeur relative du volume ingéré par unité de temps.

5.2.2. Résultats.

Les valeurs relatives du volume ingéré par unité de temps (tableau 5) montrent que le stade I ingère proportionnellement 17 fois plus que le stade VII. Par contre, le volume réel ingéré est 30 fois moindre. Cette différence entre le proportionnel et le réel, nous le verrons, est importante au niveau des larvicides.

Les variations des volumes relatifs et réels ingérés par minute suivant l'espèce, le biotope et la saison doivent permettre de déterminer la quantité d'insecticide ingérée par minute en fonction des concentrations déversées dans les rivières.

Tableau 5

Longueur (L) et volume (V) moyens du tube digestif pour chaque stade larvaire ainsi que le volume du bol alimentaire ingéré par minute (V') et sa valeur relative (V'_r) par rapport au volume total (V). (Danangoro, mars 1976).

Stades larvaires (n/stade = 20)	\bar{L} (en mm) $\bar{L} \pm t.s_x$	\bar{V} (en mm ³)		\bar{V}' (en mm ³ /min)		V'_r %
		min.	max.	min.	max.	
I	0,63 ± 0,15	0,0002	0,0011	0,0001	0,0005	42,0
II	0,93 ± 0,07	0,0013	0,0022	0,0004	0,0007	31,6
III	1,29 ± 0,11	0,0032	0,0061	0,0005	0,0010	15,8
IV	1,82 ± 0,12	0,0098	0,0166	0,0010	0,0017	10,3
V	3,01 ± 0,12	0,0481	0,0695	0,0035	0,0050	7,2
VI	4,23 ± 0,23	0,1264	0,2003	0,0052	0,0082	4,1
VII	5,99 ± 0,24	0,3784	0,5480	0,0093	0,0135	2,5

5.3. Discussion.

Plusieurs auteurs ont déjà tenté de déterminer le temps nécessaire aux larves de *Simulies* pour effectuer un transit digestif complet. Les résultats rencontrés dans la littérature sont cependant contradictoires. PETERSON (1956) signale 1,5 h à 5,5 h en fonction du gîte pour *S. vittatum*. WOTTON

(1978b) obtient 2 h à 12°C pour *Metacnephia tredecimatum*. Par contre les auteurs, quelle que soit l'espèce étudiée, s'accordent pour une durée qui oscille entre 20 et 30 minutes, mais les uns n'observent pas de différences entre les stades larvaires (FREDEEN 1964, CHANCE 1970, LADLE *et al.* 1972), tandis que d'autres en observent (MULLA & LACEY 1976, WOTTON 1978a). Enfin LADLE *et al.* (1972) n'observent pas de différence entre les espèces ni de variabilité entre 8°C et 21°C tandis que MULLA & LACEY (1976) publient des valeurs allant du simple au triple en fonction de la température de l'eau et observent de légères différences entre espèces. A notre connaissance, WOTTON (1978a) est le seul à avoir mis l'accent sur les raisons de ces variations qui sont les fluctuations des divers facteurs du milieu, ce en quoi nous le rejoignons (ELSEN & HÉBRARD 1979, ELSÉN 1980a, b).

Nos résultats sont importants tant au point de vue physiologique que sur le plan de la lutte par les larvicides. Au point de vue physiologique, la vitesse d'ingestion agit sur la durée de développement (ELSEN 1979b) et par voie de conséquence sur la fécondité des adultes, deux éléments importants que nous développerons dans le dernier paragraphe de ce travail (§ 6.).

En ce qui concerne les larvicides, il est connu que la sensibilité des larves décroît avec leur âge (MUIRHEAD-THOMPSON 1957, ESCAFFRE *et al.* 1974, MOUCHET *et al.* 1977). Or, bien que le stade I ingère 30 fois moins que le stade VII, ce volume est, proportionnellement à la taille de la larve, 17 fois plus élevé (tableau 5). Cela veut dire que la quantité de larvicide nécessaire pour tuer une jeune larve est bien moindre que pour une larve âgée et qu'il faut dès lors plus de temps à ces dernières pour ingérer, à partir d'une concentration donnée de larvicide, la dose qui leur est létale pour cette concentration de larvicide.

Ce qui est beaucoup plus important, c'est la variation existant entre différents gîtes pour un stade donné d'une même espèce. Cela veut dire que la quantité de larvicide ingérée par une espèce varie géographiquement. Nos résultats montrent en effet que *S. sirbanum* ingère 1,5 fois plus vite au Mali dans son biotope typique qu'à Danangoro à la limite sud de son aire de répartition. Il en est de même suivant l'époque de l'année dans un même gîte où la quantité ingérée par unité de temps est plus grande en saison des pluies (1,9 pour *S. sirbanum* et *S. damnosum* s.s. confondus, et 1,7 pour *S. soubrense*). De même, les espèces de savane ingèrent plus vite que celles de forêt lorsqu'elles se trouvent respectivement dans leurs conditions favorables (§ 4. et ELSÉN *et al.* 1978). Les conclusions importantes à ces observations sont que la vitesse d'ingestion de la dose létale varierait suivant l'espèce et, pour une même espèce, en fonction de la saison et du lieu géographique, la

vitesse d'ingestion décroissant alors avec l'augmentation des conditions défavorables.

Ces faits sont à mettre en relation avec le temps de passage, en un point, de la vague de larvicide d'un épandage (dose pouvant être ingérée) et le temps d'un transit complet (temps de contact de la dose ingérée avec la paroi du tube digestif) afin de permettre la détermination des quantités minimales de larvicide pouvant être utilisées avec un effet létal.

6. CONSÉQUENCES BIO-ÉCOLOGIQUES DE LA VITESSE DU TRANSIT DIGESTIF

On peut dire que la nourriture d'un être vivant est le paramètre de base de son écologie puisqu'elle déterminera de façon majeure l'habitat que l'être vivant occupera. En retour, l'hétérogénéité de l'habitat agira sur les processus de la nutrition, comme nous pensons l'avoir montré au cours de ce travail. Les conséquences physiologiques et écologiques sont multiples et la plupart du temps difficiles à dégager des autres interactions du milieu. Nous ne nous étendrons pas sur ce sujet qui dépasse largement le cadre de ce travail pour n'en retenir que certains aspects pratiques du point de vue de la lutte antilarvaire.

6.1. La durée de développement des larves.

6.1.1. Rappel bibliographique.

Les observations sur la durée de développement de la phase larvaire de *S. damnosum* s.l. varient considérablement suivant les auteurs et les pays. Les valeurs les plus courtes observées au Zaïre sont de 4 jours pour RUZETTE (1956) et 5 jours pour WANSON (1950). Au Mali, SECHAN (1980) observe 5 à 6 jours, et même 4 jours dans un cas, pour une eau oscillant entre 28,5 et 33°C. Ailleurs, les durées de développement varient entre 6 et 21 jours selon les auteurs (BALAY 1968, BARNLEY 1952a, b, BURTON & MCRAE 1965, CRISP 1956, RAYBOULD 1979). En élevage, des durées beaucoup plus longues (14 à 50 jours) ont été observées (RAYBOULD 1967, WRIGHT 1957).

6.1.2. Résultats.

Après avoir traité à l'Abate 139 un bras du gîte de Danangoro, nous avons suivi le développement des larves à partir des pontes nouvellement déposées. Un échantillonnage toutes les 24 heures nous a permis d'établir que les stades I à IV ont chacun une durée de développement inférieure ou égale à 24 heures, que le stade V se développe en 24 à 48 heures et que les stades VI et VII ont chacun une durée de développement comprise entre 2 et 3 jours.

Cela donne un total qui oscille entre 8 à 12 jours suivant les individus. La température de l'eau variait de 28 à 30°C entre le jour et la nuit.

En janvier, dans le nord de la Côte-d'Ivoire, la température de l'eau est beaucoup plus basse (21 à 26,5°C) ce qui peut expliquer notre observation d'un développement plus long, la première nymphose s'étant produite 17 jours après l'arrêt des traitements (ELSEN *et al.* 1981).

Pendant, la nutrition joue également un rôle non négligeable. Un élevage effectué avec de l'eau de ville a fourni une durée de développement larvaire extrêmement longue de 45 à 53 jours suivant les individus. La température de l'eau variait de 27 à 30°C. La faible concentration en éléments nutritifs dans l'eau de ville peut expliquer ce ralentissement dans le développement sans toutefois aller jusqu'à la mort de tous les individus (sur 3 pontes, 8 individus ont terminé leur développement). Une durée de développement sensiblement plus longue (11 à 14 jours) en période d'étiage que durant les premières crues (8 à 12 jours) alors que la température de l'eau est similaire, semble confirmer l'importance de la nourriture. Sa quantité dans l'eau augmente en effet au mois de juin (premières crues) suivant deux processus : l'enrichissement des eaux de ruissellement des pluies au détriment des terrains qu'elles traversent et la montée des eaux qui entraînent dans le courant les organismes qui se sont abondamment développés dans les mares et les vasques isolées.

6.1.3. Conclusions.

La durée de développement dépend donc des effets croisés de la température de l'eau et de la quantité de nourriture disponible qui expliquent l'allongement de la durée de développement en début de saison sèche (eau plus froide) et son raccourcissement en début des crues (augmentation de la quantité de nourriture). Entre ces deux périodes, la durée de développement se maintient à des valeurs intermédiaires dues à l'augmentation de la température et une nourriture moins abondante (ELSEN 1979b). Il va de soi que ces variations dans la durée de développement sont très importantes pour la fixation de l'espacement des traitements.

6.2. *Le nombre d'œufs par ponte et la survie des larves.*

Au mois de mars (saison sèche), nous avons observé un très grand écart dans le nombre d'œufs composant une cinquantaine de pontes déposées sur nos rubans de plastique (= méthode d'échantillonnage, voir ELSEN & HÉBRARD 1977), les valeurs allant de 94 à 1177 avec une moyenne de 567. En juillet (début des crues), nous obtenons une moyenne similaire (547) sur

30 pontes avec un écart allant de 144 à 1120 œufs par ponte. Toutefois, la distribution des pontes par tranches cumulatives de 100 œufs est différente suivant la saison : elle est unimodale en mars, bimodale en juillet. Ces deux modes se situent alors respectivement dans les 600 œufs ($\bar{x} = 600,1$) et dans les 400 œufs ($\bar{x} = 443,7$). En examinant 62 femelles gravides, BELLEC (*In* : BELLEC *et al.* 1975) obtient dans le même gîte et à la même époque (juillet) une moyenne de 473 œufs avec un écart allant de 183 à 1014. La distribution est également bimodale, mais nous n'en avons pas les valeurs. La différence entre mars et juillet dans la distribution du nombre d'œufs par ponte peut s'expliquer par le fait que, dans ce gîte (Danangoro) situé à la limite forêt-savane, les espèces de savane sont 2,5 fois plus nombreuses que les espèces forestières au mois de mars alors qu'elles sont presque à égalité au mois de juillet.

Sachant que la fécondité moyenne varie suivant l'espèce (LEWIS 1960, LE BERRE 1966) et que la composition spécifique des populations varie suivant la saison (QUILLÉVÉRÉ *et al.* 1977a), le fait d'obtenir sur l'ensemble des pontes, des moyennes d'œufs par ponte assez proches entre les saisons sèches et le début de la saison des pluies indique soit la manifestation des paramètres qui réduisent la fécondité (âge, repas, taille, parasitisme, ...), soit un taux de mortalité plus élevé chez les espèces forestières, soit encore la combinaison des deux.

Nous avons vu au paragraphe 6.1. que la nourriture est un élément essentiel dans la durée de développement larvaire. Or, une nutrition déficiente des larves provoquera non seulement un allongement de cette durée, mais également une réduction de la taille des femelles d'émergence et du nombre de leurs oocytes (LE BERRE 1966, CHUTTER 1970, COLBO & PORTER 1979). Enfin, l'allongement de la durée du développement agit sur la survie en augmentant les risques de mortalité par les facteurs régulateurs de la densité des populations qui, ici, sont essentiellement les prédateurs et la dérive avec son cortège de causes diverses.

La nutrition agit dès lors de façon sensible au niveau de la densité des populations. En effet, plus la durée de développement préimaginale est courte, plus les chances de survie sont grandes, plus le nombre d'oocytes sera élevé chez les femelles d'émergence et plus la densité des adultes augmente par accumulation de générations ce qui, en retour, augmente le nombre des œufs pondus. Par contre, lorsque la durée de développement préimaginale est plus longue, les chances de survie diminuent, le nombre d'oocytes se réduit chez les femelles d'émergence et il y aura moins de générations d'adultes simultanées, par conséquent moins d'œufs pondus.

CONCLUSIONS

Nous avons montré que la progression du bol alimentaire dépend de l'ingestion et que les vitesses respectives de ces deux phénomènes sont liées entre elles. Ceci est important car, en rapport avec les insecticides, la mesure de la vitesse du transit digestif nous renseigne à la fois sur le volume de particules ingéré par unité de temps (= dose ingérée) et sur la durée de contact de ces particules avec la paroi du tube digestif.

Nos recherches nous ont permis de mettre en évidence les variations de la vitesse du transit digestif en fonction de divers paramètres intrinsèques et extrinsèques. L'importance pratique de ces variations découle des paramètres considérés. L'espèce, le stade larvaire, l'heure, l'époque de l'année et le lieu géographique sont en effet d'importance stratégique étant donné que si la vitesse d'ingestion (directement proportionnelle à la vitesse du transit) en dépend, les effets des épandages varieront en conséquence. Non pas aux lieux proches des épandages puisqu'il y a toujours, au départ, surdosage pour obtenir un effet à longue portée. C'est la longueur de cette portée qui variera car en fin de course, le larvicide atteint la dose létale minimale. Or cette dose, pour les solutions, équivaut à une certaine quantité absorbée sur les particules naturelles, et à un certain nombre de particules pour les insecticides particuliers, valeurs qui doivent encore être déterminées. Si les larves présentent des vitesses d'ingestion différentes, la dose sera ingérée dans certains cas et pas dans d'autres, ce qui veut dire que la portée de l'épandage dépendra de la vitesse d'ingestion des larves à la fin de cette portée, ou encore que la concentration létale minimale pour une durée de passage donnée de la vague d'insecticide dépend de la vitesse d'ingestion des larves.

Nous avons montré d'autre part que la taille des particules devait être inférieure à 9 μm pour être facilement ingérées par tous les stades larvaires.

Enfin, ce travail montre que la nutrition influence la durée du développement des larves et la fécondité des femelles d'émergence, ces deux aspects physiologiques étant directement proportionnels à la quantité de nourriture ingérée par unité de temps. La nutrition des larves influence donc à la fois la dynamique des populations adultes et le temps entre l'éclosion des œufs

et les nymphoses. Ce dernier point est important pour l'espace des traitements.

La nutrition apparaît ainsi non seulement comme un élément important dans l'écheveau des paramètres qui régissent l'écologie des stades préimaginaux du complexe *Simulium damnosum*, et par voie de conséquence l'épidémiologie de l'onchocercose, mais également comme l'élément principal dont la connaissance permet d'améliorer les moyens de lutte utilisés.

BIBLIOGRAPHIE

- AMBÜHL, H. 1959. Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. — *Schweiz. Z. Hydrol.*, **21** : 133-264.
- ANDERSON, J. R. & DICKE, R. J. 1960. Ecology of the immature stages of some Wisconsin blackflies (Simuliidae, Diptera). — *Ann. ent. Soc. Am.*, **53** (3) : 386-404.
- ANDERSON, N. H. & CUMMINS, K. W. 1979. Influence of diet on the life histories of aquatic insects. — *J. Fish. Res. Board Can.*, **36** : 335-342.
- ANDERSON, N. H. 1966. Depressant effect of moonlight on activity of aquatic insects. — *Nature*, **209** : 319-320.
- AUBERTOT, M. 1934. Recherches sur les péritrophiques des insectes, et en particulier des Diptères. — Thèse Sciences, Nancy, Imp. Georges Thomas, 357 pp.
- BADCOCK, R. M. 1949. Studies in stream life in tributaries of the Welsh Dea. — *J. anim. Ecol.*, **18** : 193-208.
- BALAY, G. 1968. Rapport d'enquête entomologique dans les foyers d'onchocercose de l'Ouest de la République du Niger. — OCCGE, rapport n° 158/Oncho/30.10.1968.
- BARNLEY, G. R. 1952a. An attempt to eradicate *S. damnosum* Theo. from an area on the Victoria Nile, Uganda. — Rapport non publié (In : CRISP 1956).
- BARNLEY, G. R. 1952b. The Mbwa fly and problems of its control. — *Uganda J.*, **16** : 113-121.
- BELLE, C., ELOUARD, J. M. & ELSEN, P. 1975. Échantillonnage des populations larvaires et adultes de *Simulium damnosum*. — Rapport ronéotypé n° 25/Oncho/Rap./75.
- BOITEUX, P. & NOIRTIN, C. 1979. La mort de 25 animaux de ferme par piqûres de Simulies dans les Vosges. — *Bull. Acad. Soc. lorraine Sci.* (Nancy), **18** (2) : 75-80.
- BURTON, G. J. 1964. The feeding mechanism of *S. damnosum* larvae and the nature of ingested matter. — *Ghana med. J.*, **3** (4) : 178.
- BURTON, G. J. 1971. Cannibalism among *Simulium damnosum* (Simuliidae) larvae. — *Mosq. News*, **31** (4) : 602-603.
- BURTON, G. J. & McRAE, T. M. 1965. Dam-spillway breeding of *Simulium damnosum* Theobald in northern Ghana. — *Ann. trop. Med. Parasit.*, **59** (4) : 405-412.
- CHANCE, M. M. 1969. Functional morphology of the mouthparts of blackfly larvae (Diptera, Simuliidae). — Thesis, Univ. Alberta, Edmonton, USA.
- CHANCE, M. M. 1970. The functional morphology of the mouthpart of blackfly larvae. — *Quaest. Ent.*, **6** : 245-284.
- CHANCE, M. M. 1974. The analysis of feeding of blackfly larvae. — Progress Report n° 10, Depart. Ent. Univ. Alberta, Canada.
- CHEKE, R. A. & HARRIS, J. R. W. 1980. Seasonal size variations in females of the *Simulium damnosum* complex in the Ivory Coast. — *Tropenmed. Parasit.*, **31** : 381-385.
- CHUTTER, F. M. 1970. A preliminary study of factors influencing the number of oocytes present in newly emerged blackflies (Diptera, Simuliidae) in Ontario. — *Can. J. Zool.*, **48** (6) : 1389-1400.
- COLBO, M. H. & PORTER, G. N. 1979. Effects of the food supply on the life history of Simuliidae (Diptera). — *Can. J. Zool.*, **57** (2) : 301-306.

- CRAIG, D. A. 1977. Mouthparts and feeding behaviour of Tahitian larval Simuliidae (Diptera, Nematocera). — *Quaest. Entomol.*, **13** (3) : 195-218.
- CRAIG, D. A. & CHANCE, M. M. 1982. Filter feeding in larvae of Simuliidae (Diptera, Culicomorpha) : aspects of functional morphology and hydrodynamics. — *Can. J. Zool.*, **60** (4) : 712-724.
- CRISP, G. 1956. *Simulium* and onchocerciasis in the northern territories of the Gold Coast. — H. K. Lewis & Co., London, 171 pp.
- DADD, R. H. 1968. A method for comparing feeding rates in mosquito larvae. — *Mosq. News*, **28** (2) : 226-230.
- DADD, R. H. 1970. Comparison of rates of ingestion of particles solids by *Culex pipiens* larvae : phagostimulant effect of water-soluble yeast extract. — *Ent. exp. & appl.*, **13** : 407-419.
- DADD, R. H. 1971. Effects of size and concentration of particles on rates of ingestion of latex particulates by mosquito larvae. — *Ann. Ent. Soc. Am.*, **64** (3) : 687-692.
- DADD, R. H. 1973. Autophagostimulation by mosquito larvae. — *Ent. exp. & appl.*, **16** : 295-300.
- DAVIES, L. 1974. Evolution of larval headfans in Simuliidae (Diptera) as inferred from the structure and biology of *Crozetia crozetensis* (Womersley) compared with other genera. — *Zool. J. Linn. Soc.*, **55** : 193-224.
- DAY, M. F. & WATERHOUSE, D. F. 1953. Functions of the alimentary system. — In : ROEDER, K. D. (ed.), *Insect physiology*. John Wiley & Sons, New York, pp. 299-310.
- DECAMPS, H., LARROUY, G. & TRIVELLATO, D. 1975. Approche hydrodynamique de la microdistribution d'invertébrés benthiques en eau courante. — *Ann. Limnol.*, **11** (1) : 79-100.
- DINKEL, J. 1975. Die Aufnahme von Latex-Partikeln und Larviziden in Mikrokapseln durch die Larvenstadien der Kriebelmücken (Simuliidae, Diptera). — Diplomarbeit dem Fachbereich Biologie, Univ. Tübingen.
- DINKEL, J. & WENK, P. 1976. Aufnahme von Partikeln und Insekticiden durch die Larvenstadien der Simuliiden. — *Z. Parasit.*, **50** : 189-190.
- DISNEY, R. H. L. 1972. Observations on sampling preimaginal populations of blackflies (Diptera, Simuliidae) in West Cameroon. — *Bull. ent. Res.*, **61** (3) : 485-503.
- DUNBAR, R. W. 1966. Four sibling species included in *Simulium damnosum* Theobald (Diptera, Simuliidae) from Uganda. — *Nature*, **5023** : 597-599.
- DUNBAR, R. W. 1969. Nine cytological segregates in the *Simulium damnosum* complex (Diptera, Simuliidae). — *Bull. World. Health. Org.*, **40** (6) : 974-979.
- DUNBAR, R. W. & VAJIME, C. G. 1981. Cytotaxonomy of the *Simulium damnosum* complex. — In : LAIRD, M. (ed.), *Blackflies, the future for biological methods in integrated control*. Academic Press, London, pp. 31-43.
- ELOUARD, J. M. & ELSEN, P. 1977. Variations de l'absorption des particules alimentaires et de la vitesse de transit digestif en fonction de certains paramètres du milieu chez les larves de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). — *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, **15** (1) : 29-39.
- ELOUARD, J. M. & LÉVÊQUE, C. 1977. Rythme nyctéméral de dérive des insectes et des poissons dans les rivières de Côte-d'Ivoire. — *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.*, **11** (2) : 179-183.
- ELSEN, P. 1979a. La nature et la taille des particules ingérées par les larves du complexe

- Simulium damnosum* dans les rivières de Côte-d'Ivoire (Diptera, Simuliidae). — *Rev. Zool. afr.*, **93** (2) : 476-484.
- ELSEN, P. 1979b. Rythmes circadiens des métamorphoses et durée de développement des stades préimaginaux de *Simulium damnosum* s.l. (Diptera, Simuliidae) en Côte-d'Ivoire. — *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **59** (4) : 371-384.
- ELSEN, P. 1980a. Le transit intestinal chez les larves du complexe *Simulium damnosum* (Diptera, Simuliidae) en Afrique de l'Ouest. III. Influence du stade larvaire, du nyctémère et de la saison. — *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **60** (2) : 203-212.
- ELSEN, P. 1980b. Le transit intestinal chez les larves du complexe *Simulium damnosum* (Diptera, Simuliidae) en Afrique de l'Ouest. IV. Conséquences des variations observées sur le temps d'un temps de transit complet et le volume ingéré par unité de temps. — *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **60** (2) : 213-222.
- ELSEN, P. 1981. Variation morphologique intraspécifique, liée au biotope, chez les larves du complexe *Simulium damnosum*. — *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **61** (3) : 399-403.
- ELSEN, P. & HÉBRARD, G. 1977. Méthodes d'échantillonnage des populations préimaginales de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae) en Afrique de l'Ouest. II. Observations sur le choix des couleurs, l'évolution du peuplement et la répartition horizontale au moyen de rubans de plastique. — *Tropenmed. Parasit.*, **28** (4) : 471-477.
- ELSEN, P. & HÉBRARD, G. 1979. Le transit intestinal chez les larves du complexe *Simulium damnosum* (Diptera, Simuliidae) en Afrique de l'Ouest. II. Influence de la température de l'eau, de la concentration des particules et de la nature de ces particules. — *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **59** (1) : 49-58.
- ELSEN, P., BELLEC, C. & HÉBRARD, G. 1981. Vitesse de repeuplement d'un gîte de Côte-d'Ivoire par *Simulium damnosum* s.l. (Diptera, Simuliidae) après l'arrêt expérimental des traitements larvicides : conséquences sur la stratégie de la lutte contre ce vecteur de l'onchocercose. — *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.* **19** (1) : 5-9.
- ELSEN, P., QUILLÉVÉRÉ, D. & HÉBRARD, G. 1978. Le transit intestinal chez les larves du complexe *Simulium damnosum* (Diptera, Simuliidae) en Afrique de l'Ouest. I. Influence du sexe et de l'espèce. — *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **58** (3) : 209-217.
- ESCAFFRE, H., BRUHNE, J., SECHAN, Y., CARLSSON, G., STILES, A., KULZER, H., PAWLICK, O. & MERTENS, J. 1974. Lutte contre *Simulium damnosum* vecteur de l'onchocercose humaine en Afrique Occidentale. VII. Épandage par hélicoptère de nouvelles formulations et de nouveaux insecticides dans la région de Korhogo en Côte-d'Ivoire. — Rapport ronéotypé n° 207/Oncho/Tech./74.
- FORTNER, G. 1937. Zur Ernährungsfrage der *Simulium* Larve. — *Z. Morph. u. Ökol. Tiere*, **32** : 360-383.
- FREDEEN, F. J. H. 1964. Bacteria as food for blackfly larvae (Diptera, Simuliidae) in laboratory cultures and in natural streams. — *Can. J. Zool.*, **42** (4) : 527-548.
- FREEMAN, P. & DE MEILLON, B. 1953. Simuliidae of the Ethiopian region. — *Brit. Mus. (N.H.)*, London, 224 pp.
- GARMS, R. 1973. Zur Verbreitung von *Simulium damnosum* in Liberia. — *Z. Tropenmed. Parasit.*, **24** : 222-231.
- GARMS, R. & VAJME, C. G. 1975. On the ecology and distribution of the species of the *Simulium damnosum* complex in different bioclimatic zones of Liberia and Guinea. — *Tropenmed. Parasit.*, **26** (3) : 375-380.
- GRENIER, P. & FERAUD, L. 1960. Étude biométrique et morphologique de la croissance larvaire chez *Simulium damnosum* Theobald. — *Bull. Soc. Path. exot.*, **53** : 563-581.

- GRUNEWALD, J. 1976. Hydro-chemical and physical conditions of environment of immature stages of some species of *Simulium* (*Edwardsellum*) *damnosum* complex (Diptera). — *Z. Tropenmed. Parasit.*, **27** : 438-454.
- GUILLET, P., ESCAFFRE, H. & PRUD'HOM, J. M. 1981. Les perspectives d'utilisation de *Bacillus thuringiensis* H-14 dans le cadre de la lutte contre l'onchocercose en Afrique de l'Ouest. — XXI^e Conf. Tech. OCCGE (Bamako, 13-17 avril 1981), rapport n° 7.708/81/Doc. Tech. OCCGE.
- GUILLET, P., ESCAFFRE, H., OUEDRAOGO, M. & QUILLÉVÉRÉ, D. 1980. Mise en évidence d'une résistance au théméphos dans le complexe *Simulium damnosum* (*S. sanctipauli* et *S. soubrense*) en Côte-d'Ivoire. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. et Parasitol., **18** (3) : 291-299.
- GUILLET, P., MOUCHET, J. & GREBAUT, S. 1977. DDT resistance in *Simulium damnosum* s.l. (Diptera, Simuliidae) in West Africa. — WHO/VBC/77.678.
- HARROD, J. J. 1965. Effect of current speed on the cephalic fans of the larva of *Simulium ornatum* var. *nitidifrons* Edwards (Diptera, Simuliidae). — *Hydrobiologia*, **26** (1-2) : 8-12.
- HISSETTE, J. 1932. Mémoire sur l'*Onchocerca volvulus* (Leuckart) et ses manifestations oculaires au Congo belge. — *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **12** : 433-529.
- JOHANNSEN, O. 1903. Aquatic nematoceros Diptera. — *N.Y. State Mus. Bull.*, **68** : 328-441.
- JONES, J. R. E. 1950. A further ecological study of the river Reidol : the food of the common insects of the main-stream. — *J. anim. Ecol.*, **19** : 159-174.
- KELLOGG, V. L. 1901. Food of larvae of *Simulium* and *Blepharocera*. — *Psyche*, **9** : 166-167.
- KURECK, A. 1969. Tagesrhythmen lappländischer Simuliiden (Diptera). — *Oecologia* (Berlin), **2** : 385-410.
- KURTAK, D. C. 1973. Observations on filter feeding by the larvae of blackflies (Diptera, Simuliidae). — *Dissert. Abstr. intern. B.*, **34** (10) : 5003 B.
- KURTAK, D. C. 1978. Efficiency of filter feeding of black fly larvae (Diptera, Simuliidae). — *Can. J. Zool.*, **56** (7) : 1608-1623.
- KURTAK, D. C. 1979. Food of black fly larvae (Diptera, Simuliidae) : seasonal changes in gut content and suspended material at several sites in a single watershed. — *Quaest. Ent.*, **15** : 357-374.
- LACEY, L. A. & LACEY, J. M. 1983. Filter feeding of *Simulium fulvotum* (Diptera, Simuliidae) in the Central Amazon Basin. — *Quaest. Ent.*, **19** : 41-51.
- LADLE, M. 1972. Larval Simuliidae as detritus feeders in chalk streams. — *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.*, **29** (suppl.) : 429-439.
- LADLE, M., BASS, J. A. B. & JENKINS, W. R. 1972. Studies on production and food consumption by the larval Simuliidae (Diptera) of a chalk stream. — *Hydrobiologia*, **39** (3) : 429-448.
- LE BERRE, R. 1966. Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). — *Mém. ORSTOM*, **17**, Paris, xv + 204 pp.
- LE BERRE, R. 1967. Les membranes péritrophiques chez les arthropodes. Leur rôle dans la digestion et leur intervention dans l'évolution d'organismes parasitaires. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. et Parasitol., **5** (3) : 143-204.
- LE BERRE, R. 1980. The onchocerciasis control programme in the Volta river basic area. 2. Vector control. — 10th Int. Congr. trop. Med. Mal. (Manilla 9-15 Nov. 1980), Abstracts : 113-114.
- LEWIS, D. J. 1960. Observations on *Simulium damnosum* in the Southern Cameroon and Liberia. — *Ann. trop. Med. Parasit.*, **54** (2) : 208-223.

- McCULLOUGH, D. A., MINSHALL, G. W. & CUSHING, C. E. 1979. Bioenergetics of lotic filterfeeding insects *Simulium* spp. (Diptera) and *Hydropsyche occidentalis* (Trichoptera) and their function in controlling organic transport in streams. — *Ecology*, **60** (3): 585-596.
- MACIOLEK, J. A. & TUNZI, M. G. 1968. Microseston dynamics in a simple Sierra Nevada lake-stream system. — *Ecology*, **49**: 60-75.
- MAITLAND, P. S. & PENNY, M. M. 1967. The ecology of the Simuliidae in a Scottish river. — *J. anim. Ecol.*, **36** (1): 179-206.
- MIALL, L. C. 1912. The natural history of aquatic insects. — London.
- MOUCHET, J., QUELENNEC, G., BERL, D., SECHAN, Y. & GREBAUT, S. 1977. Méthodologie pour tester la sensibilité aux insecticides des larves de *Simulium damnosum* s.l. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. Méd. et Parasitol., **15** (1): 55-66.
- MUIRHEAD-THOMPSON, R. C. 1957. Laboratory studies on the reaction of *Simulium* larvae to DDT. — *Am. J. trop. Med. Hyg.*, **6**: 926-932.
- MULLA, M. S. & LACEY, L. A. 1976. Feeding rates of *Simulium* larvae on particulates in natural streams (Diptera, Simuliidae). — *Environ. Entom.*, **5** (2): 283-287.
- NACHTIGALL, W. 1974. Insects in flight: a glimpse behind the scenes in biophysical research. — George Allen & Unwin Ltd., London.
- NEVEU, A. 1974. La dérive des stades aquatiques de quelques familles de Diptères torrenticoles. — *Ann. Hydrobiol.*, **5** (1): 15-42.
- NOIRTIN, C., BOITEUX, P., GUILLET, P., DEJOUX, C., BEAUCOURNU-SAGUEZ, F. & MOUCHET, J. 1981. Les Simulies, nuisance pour le bétail dans les Vosges: les origines de leur pullulation et les méthodes de lutte. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. et Parasitol., **19** (2): 101-112.
- PETERSON, B. V. 1956. Observations of the biology of Utah blackflies (Diptera, Simuliidae). — *Can. Ent.*, **88**: 496-501.
- PETERSON, B. V. & DAVIES, D. M. 1960. Observations on some insects predators of black flies (Diptera, Simuliidae) of Algonquin Park, Ontario. — *Can. J. Zool.*, **38**: 9-18.
- PHILIPPON, B. 1977. Étude de la transmission d'*Onchocerca volvulus* (Leuckart, 1893) (Nematoda, Onchocercidae) par *Simulium damnosum* (Diptera, Simuliidae) en Afrique tropicale. — *Trav. et Doc. ORSTOM*, n° 63, 308 pp.
- PHILIPPON, B. & LE BERRE, R. 1978. La lutte contre les vecteurs d'onchocercose humaine en Afrique intertropicale. — *Méd. trop.*, **38** (6): 667-675.
- POMEROY, A. W. J. 1916. Notes on five North American buffalo gnats of the genus *Simulium*. — *U.S. Dept. Agric. Bull.*, **329**.
- PURI, I. M. 1925. On the life-history and structure of the early stages of Simuliidae (Diptera, Nematocera), I & II. — *Parasitology*, **17**: 295-369.
- QUILLÉVÉRÉ, D. 1975. Étude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. I. Techniques d'étude. Identification des cytotypes. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. et Parasitol., **13** (2): 85-98.
- QUILLÉVÉRÉ, D. 1979. Contribution à l'étude des caractéristiques taxonomiques, bioécologiques et vectrices des membres du complexe *Simulium damnosum* présents en Côte-d'Ivoire. — *Trav. & Doc. ORSTOM*, n° 109, 304 pp.
- QUILLÉVÉRÉ, D. & SECHAN, Y. 1981. Une conséquence possible de la résistance au temephos (Abate) dans le groupe vecteur *S. sanctipauli*-*S. soubrense*: une aggravation de la transmission de l'onchocercose dans les zones de savane réenvahies par *S. soubrense*. —

- XXI^e Conf. Tech. OCCGE (Bamako 13-17 avril 1981), rapport n° 7.710/81/Doc. Tech. OCCGE.
- QUILLÉVÉRÉ, D. & PENDRIEZ, B. 1975. Étude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. II. Répartition géographique des cytotypes en Côte-d'Ivoire. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. et Parasitol., **13** (3) : 165-172.
- QUILLÉVÉRÉ, D., RAZET, P. & LE PIVERT, M. M. 1976a. Étude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. III. Étude de la morphologie larvaire des cytotypes présents en Côte-d'Ivoire. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. et Parasitol., **14** (3) : 245-258.
- QUILLÉVÉRÉ, D., GOUZY, M., SECHAN, Y. & PENDRIEZ, B. 1976b. Étude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. IV. Analyse de l'eau des gîtes larvaires en saison sèche. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. et Parasitol., **14** (4) : 315-330.
- QUILLÉVÉRÉ, D., PHILIPPON, B., PENDRIEZ, B. & SECHAN, Y. 1976c. La notion d'espèce dans le complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. — Rapport n° 23/Oncho/Rap./76.
- QUILLÉVÉRÉ, D., GOUZY, M., SECHAN, Y. & PENDRIEZ, B. 1977a. Étude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. VI. Analyse de l'eau des gîtes larvaires en saison des pluies : comparaison avec la saison sèche. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. et Parasitol., **15** (3) : 195-207.
- QUILLÉVÉRÉ, D., PENDRIEZ, B., SECHAN, Y. & PHILIPPON, B. 1977b. Étude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. VII. Étude de la bioécologie et du pouvoir vecteur des femelles de *S. sanctipauli*, *S. soubrense* et *S. yahense* en Côte-d'Ivoire. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. et Parasitol., **15** (4) : 301-329.
- QUILLÉVÉRÉ, D., PHILIPPON, B., SECHAN, Y. & PENDRIEZ, B. 1978. Étude du complexe *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. VIII. Étude de la bioécologie et du pouvoir vecteur des femelles de savane. Comparaison avec les femelles de forêt. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. et Parasitol., **16** (2) : 151-164.
- RAYBOULD, J. N. 1967. A method of rearing *Simulium damnosum* Theobald (Diptera, Simuliidae) under artificial conditions. — *Bull. World Health Org.*, **37** (3) : 447-453.
- RAYBOULD, J. N. 1979. A new simple technique for rearing F1 progeny from single females of the *Simulium damnosum* Theobald complex. — WHO/VBC/79.714 & WHO/ON-CHO/79.148.
- RIGLER, F. H. 1971. Feeding rates in zooplankton. Methods of measuring filtering and feeding rates. — In : EDMONSON, W. T. & WINBERG, G. G. (ed.), A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. IBP Handbook n° 17, London, 230-255.
- RILEY, C. V. 1886. Buffalo gnats, family Simuliidae. — U.S. Dept. Agric. Ent. Report : 492-517.
- RIVOCCHI, L. 1971. Osservazioni preliminari sulla scomparsa di focolai larvali di Simuliidae da acque inquinate. — *Parassitologia*, **13** (1-2) : 321-331.
- ROSS, D. H. & CRAIG, D. A. 1980. Mechanisms of fine particle capture by larval black flies (Diptera, Simuliidae). — *Can. J. Zool.*, **58** (6) : 1186-1192.
- RUZETTE, M. A. 1956. Rapport sur l'avancement des travaux de prospection et des études sur l'assainissement du site d'Inga. — Rapport ronéotypé non publié.
- SAMMAN, J. & THOMAS, M. P. 1978. Changes in zooplankton populations in the White Volta with particular reference to the effect of Abate. — *Intern. J. Environ. Studies*, **12** (3) : 207-214.

- SCHRÖDER, P. 1979. Zur Ernährungsbiologie der Larven von *Odagmia ornata* (Diptera, Simuliidae). — Thèse de doctorat, Univ. Freiburg, RFA, 229 pp.
- SCHRÖDER, P. 1980. Zur Ernährungsbiologie der Larven von *Odagmia ornata* (Diptera, Simuliidae). I. Die Filtriertätigkeit unter dem Einfluss von Fließgeschwindigkeit, Wassertemperatur und Futterkonzentration. — *Arch. Hydrobiol.*, Suppl., **59** : 43-52.
- SECHAN, Y. 1980. Durée de développement des stades préimaginaux de *Simulium sirbanum* Vajime et Dunbar, 1975 à la limite Nord de son aire de répartition en Afrique Occidentale. Note préliminaire. — *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. et Parasitol., **18** (1) : 59-60.
- SERRA-TOSIO, B. 1967. La prise de nourriture chez la larve de *Prosimulium inflatum* Davies, 1957 (Diptera, Simuliidae). — *Trav. Lab. Hydrobiol.* (Grenoble), **57-58** : 97-103.
- SMART, J. 1944. The British Simuliidae with keys to the species in the adult, pupal, and larval stages. — *Freshwater biol. Assoc. Brit. Empire, Scient. Publ.*, No. **9**, 57 pp.
- STEINE, I. 1972. The number and size of drifting nymphs of Ephemeroptera, Chironomidae (Dipt.) and Simuliidae (Dipt.) by day and night in the river Stranda, Western Norway. — *Nor. Entomol. Tidsskr.*, **19** (2) : 127-131.
- STRONG, R. P. 1938. Onchocerciasis in Africa and Central America. — *Amer. J. trop. Med.*, **18** (Suppl.) : 1-57.
- USOVA, Z. V. & RYBINTSEV, N. T. 1977. The feeding of simuliid larvae. — Proc. VIIIth Sci. Conf. Parasit. Ukrainian SSR, **2** : 223-224.
- VAJIME, C. G. & DUNBAR, R. W. 1975. Chromosomal identification of eight species of the subgenus *Edwardsellum* near and including *Simulium* (*Edwardsellum*) *damnosum* Theobald (Diptera, Simuliidae). — *Tropenmed. Parasit.*, **26** : 111-138.
- VAJIME, C. G. & DUNBAR, R. W. 1977. The chromosomal identification of *Simulium* (*Edwardsellum*) *mengense* new species (Diptera, Simuliidae). — *Parasitologia*, **19** (1-2) : 95-102.
- VARGAS, L. 1945. Simulidos del Nuevo Mondo. — Monographie n° 1 Inst. Salubr. Enferm. Trop. Mexico, 241 pp.
- WANSON, M. 1950. Contribution à l'étude de l'onchocercose africaine humaine (problèmes de prophylaxie à Léopoldville). — *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, **30** : 667-863.
- WATERHOUSE, D. F. 1954. The rate of production of the peritrophic membrane in some insects. — *Austr. Biol. Soc.*, **7** : 59-72.
- WEBSTER, J. M. 1973. Manipulation of environment to facilitate use of Nematodes in biological control of insects. — *Exper. Parasit.*, **33** : 197-206.
- WENK, P. & DINKEL, J. 1981. Die Aufnahme von Latex-Partikeln und mikroenkapsulierten Larviziden durch verschiedene Larvenstadien der Simuliiden (Diptera). — *Z. angew. Entomol.*, **91** (2) : 179-192.
- WOOD, D. M., PETERSON, B. V., DAVIES, D. M. & GYORKOS, H. 1963. The black flies (Diptera, Simuliidae) of Ontario. Part II. Larval identification with description and illustrations. — *Proc. Entomol. Soc. Ont.*, **93** : 99-129.
- WOTTON, R. S. 1978a. Growth, respiration and assimilation of blackfly larvae (Diptera Simuliidae) in a lake-outlet in Finland. — *Oecologia* (Berlin), **33** : 279-290.
- WOTTON, R. S. 1978b. The feeding rate of *Metacnephia tredecimatum* larvae (Diptera, Simuliidae) in a swedish lake-outlet. — *Oikos*, **30** : 121-125.
- WOTTON, R. S. 1980. Bacteria as food for blackfly larvae (Diptera, Simuliidae) in a lake-outlet in Finland. — *Ann. Zool. Fennici*, **17** : 127-130.
- WRIGHT, F. 1957. Rearing of *Simulium damnosum* Theobald (Diptera, Simuliidae) in the laboratory. — *Nature*, **180** : 1059.

Achevé d'imprimer le 17 octobre 1986
par l'imprimerie
Universa P.V.B.A., Wetteren

Gedrukt op 17 oktober 1986
door drukkerij
Universa P.V.B.A., Wetteren