

04 a

PREMIÈRES CAPTURES, AU CAMEROUN,
D'UNE SIMULIE DU COMPLEXE *NEAVEI*
SUR DES CRABES DE RIVIÈRES
ET DE *SIMULIUM BERNERI* FREEMAN
SUR DES LARVES D'ÉPHÉMÈRES.
REMARQUES SUR LA SIGNIFICATION BIOLOGIQUE
DE CES ASSOCIATIONS

Par P. GRENIER et J. MOUCHET (*)

La découverte de larves et nymphes de Simulies vivant en association avec des crabes de rivière remonte à 1928, puisque F. W. EDWARDS a signalé alors la présence de ce qu'il croyait être une simple variété de l'espèce éthiopienne *S. hirsutum* Pomeroy, sur le crabe *Potamon niloticum* M. Edw. Mais, à cette époque, l'éminent diptériste considéra la fixation de l'insecte sur le crustacé comme fortuite et, par la suite, on devait établir que la Simulie était *S. nyalalandicum* de M.

Le premier observateur qui décrivit une Simulie véritablement inféodé à un autre organisme aquatique et eut le mérite de comprendre que les relations entre les deux organismes étaient établies depuis longtemps et fixées dans le comportement, fut RUBTZOV. En 1947, cet auteur nommait, en effet, *S. ephemerophilum* n. sp., une espèce du Turkestan et dont les larves et nymphes sont fixées de façon régulière sur la face dorsale des larves d'Ephémères. RUBTZOV tenta, en outre, d'élucider la signification d'une telle association, et son analyse, à notre avis, mérite d'être évoquée à nouveau. L'un de nous a exposé il y a quelques années (GRENIER, 1953, p. 36) une interprétation qui se rapproche à certains égards de l'explication de RUBTZOV qu'il ignorait complètement à cette époque.

En 1950, MARLIER découvrait, dans des cours d'eau du Kivu (Congo Belge), sur des larves de *Baetidae* (Ephéméroptères), les stades pré-imaginaux de deux Simulies, que l'un de nous (P. G., 1950) identifia comme ceux de *S. marlieri* n. sp. et *S. (?) neavei* Roubaud. En effet les stades pré-imaginaux de cette dernière espèce, malgré son importance comme deuxième vecteur de l'Onchocercose humaine africaine, étaient, de façon vraiment surprenante, restés inconnus jusqu'alors. L'identification de *S. (?) neavei* ayant été faite sur une femelle obtenue *ex nymphe* et en mauvais état, un doute avait été conservé. Par la suite, FREEMAN et DE MEILLON (1953) devaient mon-

(*) Séance du 10 décembre 1958.

12 MARS 1969

C. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 13071 a1

B13071 109 a1

trer qu'il s'agissait, en fait, d'une espèce très apparentée mais nouvelle *S. dicerus* n. nov., il n'en resté pas moins que, pour la première fois, le nom de *neavei* venait d'être soulevé à propos de ces associations que MARLIER allait s'efforcer d'interpréter. FREEMAN et DE MEILLON devaient en outre affirmer que la seconde espèce n'était qu'une simple forme, la forme *marlieri* de *S. copleyi* Gibbins, 1941. Ils avaient réussi, en effet, à exhumer des préparations de cette espèce faites par GIBBINS, qui n'avait donné qu'une description véritablement inutilisable (*).

Prèsque en même temps, en 1950, VAN SOMMEREN et MACMAHON, au Kenya, signalaient la présence de *S. lumbwanus* de M. sur des larves d'Ephémères (*Afronurus*) et de *S. neavei* Rb. sur des crabes. Par la suite, dans diverses publications, MACMAHON (1951, 1952; 1957) montrait qu'au Kenya trois espèces de Simulies : *S. neavei* Rb., *S. woodi* de M., *S. nyalalandicum* de M. vivaient en association avec le crabe de rivière *Potamonautes niloticus* M.-Edw. et seulement celui-ci. Ces trois espèces très apparentées constituent ce que l'on appelle maintenant le « complexe *neavei* » (auquel appartiendrait aussi *S. renauxi* Wanson et Lebied pris, au Congo Belge, sur *P. lueboensis* et qui serait, d'après FREEMAN et DE MEILLON (1953), synonyme de *S. neavei* Rb.).

En 1957, MACMAHON s'efforçait de caractériser morphologiquement et biologiquement les trois espèces inféodées au crabe. Il signalait, notamment, que les larves et nymphes de *S. woodi* se tenaient électivement dans l'orifice de sortie de la chambre branchiale du crabe et que les denticulations latérales du submentum des larves présentaient des différences chez les trois espèces. La même année M. OVAZZA signalait, de la région de Brazzaville, sur des crabes, la présence d'une espèce du groupe *neavei* que diverses particularités (sur lesquelles nous reviendrons) du submentum larvaire, des branches nymphales et de la griffe femelle ne permettent cependant pas d'assimiler avec certitude à l'une ou l'autre des trois espèces du groupe. Plus récemment BARNLEY et PRENTICE (1958), en Uganda, ont constaté que les larves de *S. neavei* Rb. étaient associées à un autre crabe *P. (Rotundopotamonautes) beradi beradi* et que les larves de

(*) « While the female does not show any unique structural character, the male may be really distinguished in the terminalia by the anterior part of the pallosome which differs from all other known ethiopian Simuliids in that the basal process projects backwards at a right angle. The respiratory organ of the pupa is quite distinct and is composed of seventeen long slender, uniform filaments with an irregular sculpture of the outer wall. » Nous ajouterons que, chez *S. marlieri*, la nymphe possède une trentaine de filaments respiratoires au lieu des 17 de *copleyi*.

S. woodi se fixaient aussi bien sur la carapace du crabe que dans l'orifice de sortie de la chambre branchiale.

En ce qui concerne le groupe de Simulies inféodées à des larves d'Ephémères, FREEMAN décrivait, en 1954, la larve et la nymphe d'une espèce nouvelle : *S. berneri*. Celle-ci a été trouvée au Ghana sur des larves d'*Elassoneuria* et appartient au groupe *copleyi-lumbwanus*. Cette découverte porte, pour le monde, à six espèces et variétés le nombre des Simulies associées à des larves d'Ephémères.

1) La présence du « complexe *neavei* » dans l'Ouest africain.

En ce qui concerne le groupe inféodé aux crabes le problème revêt une importance indéniable du fait que l'une au moins (*S. neavei* Roub.) des espèces du complexe est connue depuis longtemps (DRY, 1921) comme responsable de la transmission de l'Onchocercose humaine au Kenya, Tanganyika et Congo Belge.

Les trois espèces du complexe *neavei* sont extrêmement voisines morphologiquement et biologiquement.

Au point de vue de leur répartition géographique ces trois espèces paraissaient jusqu'ici limitées aux Centre et Est africains. Mais il semble que ce point de vue ne puisse plus être admis maintenant, puisque OVAZZA (1957) a découvert en A. E. F. au Moyen-Congo (30°54 S, 4°29 E) une Simulie du groupe *neavei* sur des crabes et que l'un de nous (J. M.) vient de faire la même trouvaille dans une rivière de l'Ouest du Cameroun. Cette dernière capture se situe exactement à Bamindjing, alt. 1.300 m. Nord de la région Bamiléké, dans la zone des rapides de la rivière Noun. Dans cette grosse rivière permanente, coulant dans une zone de savane et hébergeant sur la végétation les larves et nymphes de *S. damnosum*, une trentaine de crabes, qui n'ont pu malheureusement être identifiés, ont été examinés. Trois étaient porteurs de Simulies fixées sur la carapace : deux d'entre eux portaient chacun une larve non mûre, sur l'autre était fixée, sur une patte, une nymphe âgée contenant un imago femelle.

Les filaments respiratoires de la nymphe étaient malheureusement sectionnés au ras du tégument et nous ne pouvons ainsi avoir aucune idée du nombre de filaments et du mode de branchement de ceux-ci.

Par contre, l'imago femelle présentait une griffe munie d'une nette denticulation basilaire (fig. 1 F) donc du type *woodi-nyasalanticum* (*neavei* présente au contraire une denticulation très peu prononcée) ; il ne peut s'agir par conséquent de la forme la plus occidentale « *renauxi* » signalée par WANSON et LEBIED. La patte postérieure (fig. 1 G) présente, comme les autres pattes, sur le fémur et le tibia, une aire claire ce qui correspondrait encore à *nyasalanticum*.

et non pas à *neavei* ou *woodi* qui ont des pattes entièrement noires ou brun. sombre (MACMAHON, 1957). En outre, les genitalia femelle (fig. I H) correspondent bien à la figure 34 d du groupe *neavei* donnée par FREEMAN et DE MEILLON (1953). L'armature cibariale

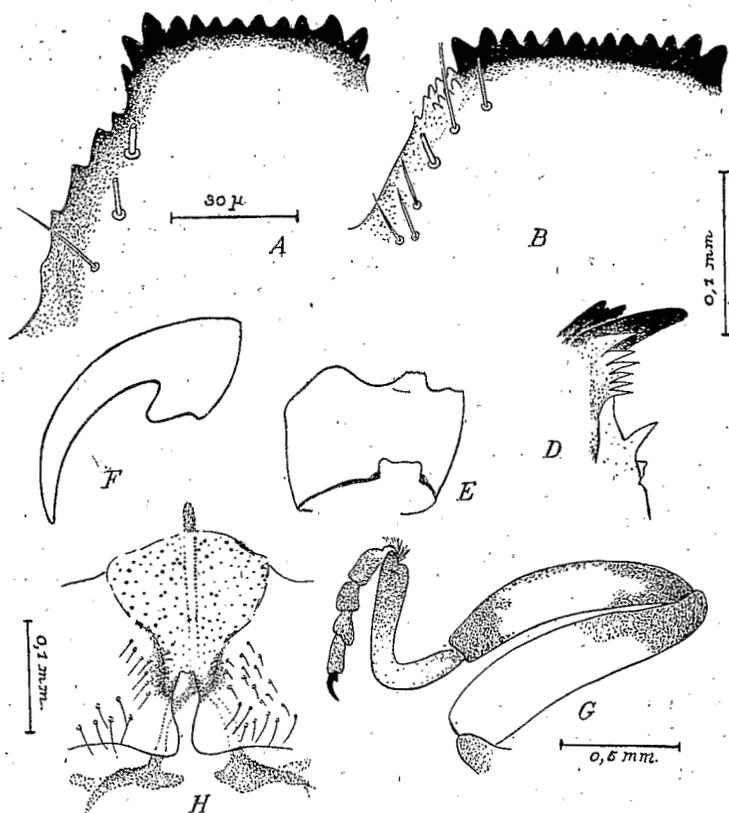


Fig. 1.

A) submentum d'une larve prise sur crabe au Cameroun ; B) submentum d'une larve (? *S. neavei* Roub.) provenant d'un crabe du Kenya. C à H : larve et femelle provenant du Cameroun ; D) mandibule de la larve ; E) tête de la larve (vue ventralement) ; F) griffe de la femelle ; G) patte postérieure de la femelle ; H) genitalia ♀ : gonapophyses et dépression médiane du segment VIII (A et F au même grossissement, B et D au même grossissement).

est dépourvue de denticulations, la mandibule est du type habituel du groupe *neavei*, c'est-à-dire avec le bord apical interne portant 23 dents environ, aucune dent n'étant présente sur l'autre bord.

L'unique larve, de taille moyenne, encore en notre possession a pu être disséquée et comparée avec une larve tombée de la carapace d'un crabe provenant du Kenya et qui serait d'après le submen-

tum (fig. 1 B) une larve de *S. neavei* Roub. La larve du Cameroun présente une échancrure ventrale de la capsule céphalique (fig. 1 E), du même type que la larve du Kenya. Les mandibules (fig. 1 D) et l'antenne sont identiques, le processus *tp* de la mandibule se rapprochant plus de celui de *woodi* (tel qu'il est représenté sur la fig. 5 E de MACMAHON). Le tégument est dépourvu d'écailles cuticulaires et l'ornementation du fronto-clypeus est du même type que chez la larve du Kenya. Si l'on considère par contre le submentum de la larve (fig. 1 A), auquel MACMAHON accorde beaucoup d'intérêt pour la séparation des trois espèces, on constate que si la disposition des dents du bord antérieur est bien caractéristique du type *neavei-nyasalandicum*, mais avec 11 dents au lieu de 13 (différence qui est peut-être due à l'âge de la larve), les denticulations latérales par contre, qui sont au nombre de cinq de chaque côté, sont nettement plus grandes que chez la larve du Kenya que nous avons montée et s'étendent sur les 2/3 antérieurs du bord latéral, comme MACMAHON l'observe chez *woodi*.

En résumé, par les caractères des pattes l'espèce paraît correspondre à *nyasalandicum*, et par les caractères larvaires à *woodi*. La possibilité de *neavei* paraît exclue. Ces particularités nous paraissent intéressantes à mentionner car, si l'on se rapporte au travail d'OVAZZA, rédigé avant que ne soit connu celui de MACMAHON (1957), on constate que la larve du Moyen-Congo présentait : 1° un submentum du type *woodi* à denticulations latérales occupant les 2/3 du bord ; 2° des pattes du type *nyasalandicum* à grande zone claire sur le tibia et fémur III ; 3° des griffes à nette denticulation basale caractéristique de ce même type. OVAZZA a pu dessiner les branchies nymphales : elles sont bien à 8 filaments (3-3-2) mais à divisions très rapprochées de la base, ce qui élimine *woodi* dont les divisions sont hautes, mais fait penser à *neavei-nyasalandicum*, avec ces divisions situées cependant encore plus bas que chez ces deux espèces.

Il semblerait, par conséquent, que la forme trouvée par OVAZZA au Moyen-Congo et par MOUCHET au Cameroun soit la même et se rapproche du type *nyasalandicum* par les caractères femelles et (?) nymphaux, du type *woodi* par le submentum larvaire. Ce qui ne simplifie pas le problème déjà compliqué du groupe *neavei* (*).

Une autre observation qui semble exclure la possibilité d'existence,

(* Nous n'avons pas fait intervenir dans cette discussion la position des larves sur le crabe pour les deux raisons suivantes : 1° les récoltes ont été faites rapidement et on n'a pas eu la possibilité sur le terrain de disséquer soigneusement les crabes du Cameroun et peut-être pas ceux d'A. E. F. ; 2° BARNLEY et PRENTICE (1958) ont annoncé que les larves de *S. woodi*, en Uganda, pouvait se trouver aussi bien sur la carapace des crustacés que dans la chambre branchiale.

dans l'Ouest africain, du véritable *neapei* anthropophile et vecteur d'Onchocercose, c'est que jamais jusqu'ici on n'a signalé dans ces régions les attaques d'une Simulie de ce groupe. D'autre part, *S. nyalalandicum* au Kenya attaque rarement l'homme, et aucune femelle de *woodi* n'a jamais été prise « au vol » pendant près de douze années malgré les centaines de captures effectuées (MACMAHON, 1957, p. 615).

Tout ceci semble faire pencher encore notre identification vers *nyalalandicum-woodi*, ou, peut-être, une forme nouvelle proche de celles-ci, problème qui ne pourra être tranché que par des nouvelles récoltes.

2) *Simulies associées à des Ephémères.*

Dans l'Ouest africain, la seule espèce de Simuliide connue comme vivant en association avec des larves d'Ephémères est *S. berneri* Freeman. Celle-ci n'avait été signalée jusqu'ici que du Ghana, où elle a été trouvée par L. BERNER dans la rivière Dayi, à Kpandu, Hohoe Road. Seule la nymphe et la larve sont décrites, les imagos restent inconnus. L'espèce est apparentée à *S. copleyi* et *S. lumbwanus* espèces toutes deux inféodées à des larves d'Ephémères. D'après FREEMAN les stades pré-imaginaux sont fixés sur des larves d'Ephémères du genre *Elassoneuria*.

L'un de nous (J. M. avec M. T. GILLIES) a retrouvé un exemplaire (1 nymphe) de cette Simulie fixée sur la partie dorsale du thorax d'une larve d'*Elassoneuria* (det. M. T. GILLIES), prise à Djaposten, Haut-Nyong, Sud Cameroun, dans la rivière Dja, dans une eau très noire à forte teneur en matière organique et à courant modéré.

3) *Signification biologique de ces associations.*

Comment peut-on interpréter ces curieuses associations qui, pour les auteurs anglais (FREEMAN, DE MEILLON et MACMAHON) constituent des phénomènes de simple « phorésie » et qui, pour MARLIER, sont des manifestations véritables de commensalisme « au sens étymologique du terme » ?

Il y a quelques années (P. G., 1953, p. 36), nous avons déjà discuté rapidement ces opinions, tout en faisant remarquer que, bien que l'opinion de MARLIER rejetant la simple phorésie pour le commensalisme constitue une plus juste appréciation des faits, nous n'en demeurions pas moins persuadé que l'explication devait être plus complexe, et que, notamment, la sensibilité au courant des larves de Simulies devait entrer en jeu. A cette époque nous n'avions pas eu connaissance du travail de RUBTZOV (1948) sur *S. ephemerophilum* et dans

lequel cet auteur donnait une explication très proche de celle que nous devions proposer par la suite.

A l'heure actuelle la comparaison des observations, bien souvent concordantes, publiées par les différents auteurs, peut, semble-t-il, nous aider à dégager une interprétation.

D'une façon générale, qu'il s'agisse d'espèces associées à des Ephémères ou associées à des crabes, on peut constater l'accord suivant :

1° Ces associations montrent une spécificité indéniable. Les Simulies du groupe *copleyi* étant associées à des larves d'Ephémères (*Baetis*, *Afronurus*, *Elassoneuria*), les Simulies du groupe *neavei* à diverses espèces de crabes du genre *Potamon*.

2° Il semble exister une concordance entre l'évolution du porteur et celui de la Simulie :

En effet MARLIER a noté, en ce qui concerne *S. copleyi martieri* et *S. diceros* que ce sont toujours des larves de Simulies au dernier stade que l'on trouve sur des Ephémères âgés, prêts à éclore. VAN SOMMEREN et MACMAHON (1950) ont constaté que l'évolution larvaire de la Simulie et celle de l'Ephémère présentent un certain synchronisme. La larve de *Simulium* se détache lorsque l'Ephémère effectue sa mue, mais se refixe aussi rapidement que possible sur la nouvelle cuticule de son hôte et effectue sa nymphose sur la larve d'*Afronurus*, dès que celle-ci a abandonné sa dernière exuvie. L'éclosion imaginale des deux insectes se fait, à 1 ou 2 heures près, de façon simultanée, pendant la nuit.

3° Le nombre de larves ou nymphes de Simulies fixées sur le porteur est peu élevé : RUBTZOV n'observe, d'ordinaire, qu'une seule larve de *S. ephemerophilum* par larve d'Ephémère, mais, lorsque la population de Simulies est très dense, constate la présence de deux et parfois trois nymphes sur la même larve d'Ephémère. FREEMAN a trouvé deux larves de *S. beneri* sur une larve d'*Elassoneuria*, une autre larve de cet Ephémère portait une nymphe et probablement aussi une grosse et deux petites larves de Simulies. Au Cameroun, la larve d'*Elassoneuria* prise par GILLIES et MOUCHET, ne portait qu'une seule nymphe de *S. beneri*. En ce qui concerne l'association *S. neavei*-*Potamon*, MACMAHON (1951) note que chaque crabe porte d'ordinaire 1 à 3 larves, le maximum observé étant 10, alors que les nymphes sont, en général, seules, et occasionnellement 2 à 3, sur chaque crabe.

Au Cameroun, deux crabes portaient chacun une larve, un autre une seule nymphe. OVAZZA a donné, pour sa capture d'A. E. F., des chiffres identiques.

4° Les Simulies fixées sur le porteur sont soit des nymphes, soit des larves âgées (*S. beneri* paraît cependant faire exception, voir plus haut) :

Pour RUBTZOV, les larves jeunes de *S. ephemerophilum* seraient fixées sur des pierres et ce seraient les larves âgées qui viendraient se placer sur les larves d'Ephémères. MARLIER, ainsi que nous l'avons déjà dit, a constaté, pour *S. copleyi marlieri* et *S. diceros*, que ce sont des larves mûres qui sont fixées sur des Ephémères prêts à éclore, et il n'a pu observer la ponte de ces Simulies. MACMAHON n'a jamais pu constater la présence de très petites larves de *S. neavei* sur les crabes et il considère, en conséquence, qu'il est très probable que la femelle de Simulie ne pond pas directement sur les crabes. D'ailleurs WANSON (cité par DE MEILLON, 1957) a constaté, dans l'Ouest du Congo Belge, que *S. neavei* pond sur la végétation, près des cascades où vivent les crabes.

5° La position des larves et nymphes de Simulies sur les porteurs est extrêmement intéressante à noter. Les nymphes de *S. neavei* et *nyasalandicum*, ainsi que MACMAHON (1952-1957) l'a observé au Kenya, sont fixées sur les crabes en particulier sur le bord de la carapace dorsale et [d'après la fig. 1 de MACMAHON (1952), l'ouverture du coton tournée vers la partie postérieure du crabe] alors que les larves se tiennent autour des pédoncules des pièces buccales et à la base des pattes. Les larves de *S. woodi* se localisent électivement, toujours d'après MACMAHON, dans l'orifice de sortie de la chambre branchiale et nulle part ailleurs, jusqu'à trois larves ayant été trouvées dans le même passage ; la nymphose se ferait dans cet endroit et les larves que l'on écarte de celui-ci cherchent à le regagner rapidement. Il faut ajouter, cependant, que les observations récentes faites en Uganda (BARNLEY et PRENTICE, 1958) indiquent qu'une telle localisation ne serait pas aussi stricte que MACMAHON l'a observé au Kenya : les larves de *S. woodi* se rencontrent aussi bien sur la face externe de la carapace que dans la chambre branchiale.

Les larves de *S. diceros* et *S. copleyi marlieri*, sur les larves d'Ephémères sont attachées latéralement sur le premier segment abdominal juste au-dessus de la branchie, le corps de la Simulie « inclinée vers le bas et se recourbant vers l'arrière de façon à se tourner vers la tête de l'Ephémère » (MARLIER). Les nymphes de ces mêmes espèces, de même que celles de *S. ephemerophilum* et *S. berneri*, sont régulièrement placées sur la face dorsale du thorax, l'ouverture du cocon tournée vers la partie postérieure du corps de l'animal porteur.

Toutes ces observations concernant la localisation des Simulies sur les crabes ou les Ephémères montrent, à notre avis, l'importance du facteur « courant » sur un tel comportement : sur le corps du transporteur les larves et nymphes choisissent la position qu'elles prennent normalement sur les supports habituels c'est-à-dire, pour les larves, la face dorsale de la partie postérieure de l'abdomen opposée au courant, la moitié antérieure du corps effectuant un mouvement de

rotation qui ramène la face ventrale de la tête face au courant permettant ainsi de présenter à celui-ci la concavité des éventails de capture. Seules font exceptions les larves situées dans l'orifice de sortie de la chambre branchiale des crabes, celles-ci d'après la figure de MACMAHON (1957, p. 608), ont la tête tournée vers la partie antérieure du crabe, mais elles sont orientées « négativement » par rapport au courant d'eau entretenu dans la chambre branchiale par le mouvement des scaphognathites faisant progresser l'eau d'arrière en avant. La position de ces larves, en particulier celles qui sont placées dans la chambre branchiale, montre qu'elles cherchent sur le porteur un abri contre le courant. Quant aux nymphes, leur position invariable est due à ce que le transporteur, dans le courant rapide se tient, lui aussi, de façon invariable : la tête tournée vers l'amont. Ce rhéotactisme positif de nombreux torrenticoles est bien connu et HUBAULT (1927, p. 273) à la suite de ROTH (1893) le décrit ainsi :

« Toutes les formes à abdomen libre et dont les organes de rétention sont localisés à la partie antérieure du corps sont douées de rhéotropisme positif ; larves d'Ephéméroptères, *Heptageniidae* notamment, larves de *Microsema* et d'*Oligolectrum* et à un degré moindre larve de Plécoptères... Chacun de ces organismes se place dans le courant comme s'oriente une girouette dans le vent. »

Une observation très intéressante et qui nous paraît, en ce qui concerne l'importance de ce facteur écologique, avoir presque la signification d'une expérience, est celle que RUBTZOV a faite sur *S. ephemerophilum* : les larves d'Ephémères capturées sur la rive droite de la rivière où il découvrit cette Simulie portaient, en très grande majorité, des nymphes sur le côté gauche de leur corps, le contraire s'observant pour les Ephémères capturés sur la rive gauche alors que sur les Ephémères pris au milieu du cours d'eau la position des nymphes était indifférente. RUBTZOV, qui a très bien discerné l'influence du courant, en conclut que la Simulie choisit le côté de l'Ephémère tourné vers le courant le plus vif c'est-à-dire le milieu de la rivière. A notre avis, c'est le contraire qui se produit : puisque la larve d'Ephémère fait face au courant, la Simulie est donc fixée sur le côté de l'Ephémère qui est tourné vers la berge, c'est-à-dire sur le côté où le courant est ralenti.

Tout ceci nous paraît prouver que les stades pré-imaginaux de ces Simulies viennent chercher sur le transporteur un abri contre un courant très vif (les crabes porteurs de *S. neavei*, d'après les auteurs, des spécialistes manifestent, en effet, une nette prédilection pour les eaux, rapides et même les cascades, il en est de même de certaines larves d'Ephémères porteuses de Simulies). Grâce à leurs porteurs, ces espèces de Simulies, peut-être particulièrement oxyphiles, pourraient ainsi venir s'établir dans des eaux très rapides, très aérées où elles ne

pourraient accéder seules ? En même temps, ainsi que MARLIER l'a vu, ces larves bénéficieraient sur leur hôte d'une partie des particules végétales dilacérées par celui-ci et emportées par le courant. Il nous semble difficile d'admettre un simple commensalisme rendu nécessaire par le fait que le plancton est nul dans les eaux torrentielles. On sait, au contraire, que beaucoup de Simulies vivent dans des courants très violents où l'efficacité de leurs éventails prémandibulaires leur permet de capter suffisamment de nourriture et d'avoir le tube digestif toujours abondamment rempli de détritiques variés. S'il s'agissait d'un simple commensalisme comment expliquer aussi le comportement des larves de *S. woodi* qui viennent se dissimuler dans un orifice aussi étroit que l'orifice de sortie de la chambre branchiale ?

Nous voyons plutôt dans ce comportement, ainsi que nous l'avons fait remarquer en 1953, une association plus complexe que le simple commensalisme dont parle MARLIER et nous l'avons déjà rapprochée d'une association observée entre larves de Chironomides et nymphes de Simulies (P. GRENIER, 1944 et 1953) : les larves de Chironomides, en effet, viennent souvent s'établir en grand nombre entre les filaments respiratoires des nymphes de *Simulium* : elles trouvent là un abri contre le courant que ralentissent les branchies de la nymphe et les fils de soie disposés sans ordre à l'entrée du cocon par la larve qui commence le tissage de celui-ci. De plus, dans cette zone, viennent toujours s'accumuler des détritiques variés : débris de végétaux, Diatomées... dont se nourrissent les larves de Chironomides. L'activité de celles-ci n'est d'ailleurs pas sans inconvénient pour la nymphe de Simulie, dont les filaments sont souvent sectionnés par les petites larves qui les raclent pour les débarrasser des substances accumulées.

Nous avons, d'ailleurs, constaté que MACMAHON (1957), dans les conclusions de sa dernière étude, ne considère plus ces faits comme relevant de la simple phorésie puisqu'il écrit : « Apart from the security enjoyed by the larva in the sheltered position it is thought probable that the association is essentially a commensal one ». C'est à peu de chose près l'opinion que nous avons formulée et qui est restée, semble-t-il, ignorée de MACMAHON.

L'interprétation donnée par RUBTZOV à propos de *S. ephemero-philum* et que nous ignorions en 1953, est, à certains égards, très comparable à celle que nous avons proposée, puisque cet auteur écrit : « Ce choix spécifique de l'endroit où se fera la nymphose (de la Simulie) est lié aux tendances rhéophilo-oxybiotiques des larves et nymphes de *Simulium* ; ceci confirme, semble-t-il, l'opinion suivant laquelle le facteur déterminant la symbiose entre larves de Simulies et d'Ephémères doit être, en même temps que la recherche d'un gîte protégé, le besoin d'oxygène et de nourriture. La quantité de ces derniers est faible dans les torrents froids et troubles de fonte des

neiges. En se plaçant sur les Ephémères, à la face inférieure des pierres, les Simulies trouvent en premier lieu une protection contre les cailloux et le sable charriés et, en même temps, elles se maintiennent à une certaine distance du substrat et se trouvent dans l'eau courante, ce qui est important car le cours d'eau où elles vivent est pratiquement dépourvu de végétation macrophytique ; ces larves rhéophiles et oxybiontes qui se nourrissent de plancton trouvent, sur le dos de l'Ephémère, des conditions écologiques plus favorables ». RUBTZOV songe encore à un autre avantage pour les Simulies : dans les torrents violents la position des pierres est souvent modifiée, si les Simulies se fixaient sur celles-ci les conséquences seraient catastrophiques car, pour que l'imago puisse effectuer sa sortie, le cocon doit être tourné vers l'aval ; c'est en se plaçant sur un support mobile, tel que la larve d'Ephémère, qui automatiquement se replace la tête face au courant, que la larve de Simulie assure à sa nymphe une incontestable sécurité.

Il est permis de penser aussi que la position très constante des nymphes de Simulies dont les branchies cuticulaires sont presque au contact des premières branchies abdominales des larves de l'Ephémère n'est pas sans rapport avec les exigences respiratoires de ces nymphes : en effet lorsque l'Ephémère se réfugie dans des anfractuosités très abritées où ne règne aucun courant, c'est probablement le battement de ses trachéo-branchies qui assure le renouvellement de l'eau autour des branchies cuticulaires de la Simulie. On pourrait, de la même façon, expliquer la présence des larves et nymphes de *S. woodi* dans l'orifice de sortie de la chambre branchiale du crabe où circule un courant d'eau permanent entretenu par les mouvements des scaphognathites.

Quels sont les avantages réciproques que peuvent retirer les deux membres de cette association ? S'agit-il vraiment d'une symbiose ? Il nous semble que le seul bénéficiaire soit la Simulie. Il paraît difficile d'admettre que le crabe ou l'Ephémère retire quelque avantage de la présence de l'organisme qu'il transporte. Dans le cas de *S. woodi* en particulier, il est infiniment peu probable que le crabe tire un bénéfice quelconque de l'obstruction de l'ouverture antérieure de sa chambre branchiale par quelques larves ou nymphes de Simulies ! Une telle association Simulie-Ephémère ou Simulie-crabe qui entre dans le cadre des phénomènes d'inquilinisme paraît constituer plutôt un pas vers le parasitisme et il nous semble assez curieux que personne jusqu'ici n'ait évoqué à ce propos le parasitisme des larves de certains Ephémères holarctiques par des larves de Chironomides (*Symbiocladius* et genres voisins) qui se fixent, peu après leur éclosion, sur la face dorsale des larves d'Ephémères (surtout *Ecdyonuridae*) sous leurs fourreaux alaires ; là elles effectuent tout leur développe-

ment, leur dernier stade larvaire coïncidant avec le stade pré-subimagineal de l'Ephémère. Il s'agit bien là d'un cas de véritable parasitisme car le développement des larves d'Ephémères porteuses de Chironomides est arrêté, la présence du Chironome ayant déclenché une réaction néoplasique qui se continue même après l'enlèvement du parasite [CODREANU, cité par M.-L. VERRIER (1956)].

CONCLUSIONS

Dans l'Ouest du Cameroun, sur des crabes d'eau douce, une Simulie du « complexe *neavei* » a été trouvée pour la première fois. Celle-ci ne paraît pas être *S. neavei* Roub., vecteur de l'Onchocercose humaine du centre et de l'Est africains, mais plutôt *S. nyasalandicum* de M. (si l'on considère les caractères de coloration des pattes) ou *S. woodi* de M. (si l'on considère le submentum de la larve). Peut-être s'agit-il d'une forme intermédiaire ? Cette forme semble identique à celle qui fut signalée récemment au Moyen-Congo. En outre *S. berneri* F. a été trouvée sur une larve d'Ephémère (*Elassoneuria*).

Nous en profitons pour revoir la question des associations crabes-Simulies et Ephémères-Simulies et discuter leur signification biologique. Etant donné la spécificité relative de telles associations et la concordance, d'ailleurs inexplicquée, qui semble établie entre les évolutions larvaires de l'animal hôte et de la Simulie, il ne semble plus possible de considérer ces phénomènes comme relevant de la simple phorésie. Le commensalisme à lui seul nous paraît une explication insuffisante. Nous pensons que ces associations ont une signification biologique plus complexe : les larves et nymphes de Simulies recherchent à la fois, sur l'animal hôte, une position abritée qui convient à leur sensibilité particulière au courant très rapide et peut-être aussi à leurs exigences respiratoires, et leur permet, en même temps, de satisfaire leurs besoins alimentaires en captant les détritiques alimentaires dilacérés par l'animal hôte et entraînés par le courant. Nous tentons un rapprochement entre ces associations et des observations antérieures concernant les larves de Chironomides et nymphes de Simulies et le parasitisme véritable des larves d'Ephémères par des larves de Chironomides.

Laboratoires d'Entomologie médicale
de l'Institut Pasteur de Paris

et de l'Institut de Recherches du Cameroun (O. R. S. T. O. M.).

BIBLIOGRAPHIE

- BARNLEY (G. R.) et PRENTICE (M. A.). — *Simulium neavei* in Uganda. *E. Afr. med. J.*, 1958, 35, 475-485.
- CODREANU (cité par M.-L. VERRIER, 1956) (voir plus bas).
- EDWARDS (F. W.). — *Simulium* larvæ and pupæ found on a crab. *Entomologist*, 1928, 61, 42.
- FREEMAN (P.). — A new african species of *Simulium* (Dipt. Simuliidae) in phoretic association with mayflies nymphs. *Ann. and Mag. Nat. Hist.* (sér. 12), 1954, 7, 113.
- FREEMAN (P.) et MEILLON (B. de). — Simuliidae of the Ethiopian Region, 1953, 224 pages, London, British Museum (Nat. Hist.).
- GRENIER (P.). — Contribution à l'étude biologique des Simuliides de France. *Physiol. comp. et écol.*, 1949, 1, 3-4, 165-330.
- GRENIER (P.). — Simuliidae de l'est congolais (description des nymphes et imagos ♂ et ♀ de : *S.* (?) *neavei* Roub. et *S. marlieri* n. sp. *Bull. Soc. Path. exot.*, 1950, 43, 92-100.
- GRENIER (P.). — Simuliidae de France et d'Afrique du nord (Systématique, Biologie, Importance médicale), 170 pages. *Encycl. Entom.*, 1953 (A), 29. Paris, P. Lechevallier, éd.
- MACMAHON (J. P.). — The discovery of the early stages of '*Simulium neavei*' in phoretic association with crabs and a description of the pupa and the male. *Bull. Ent. Res.*, 1951, 42, 419-426.
- MACMAHON (J. P.). — Phoretic association between Simuliidae and crabs. *Nature*, London, 1952, 169, 1018.
- MACMAHON (J. P.). — Notes on the *Simulium neavei* group of Simuliidae with particular reference to *S. nyasalandicum* and to *S. woodi*. *Bull. Ent. Res.*, 1957, 48, (3), 607-617.
- MARLIER (G.). — Sur deux larves de *Simulium* commensales de nymphes d'Éphémères. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 1950, 43, 135-144.
- MEILLON (B. de). — Bionomics of the vectors of onchocerciasis in the Ethiopian geographical region. *Bull. Org. Mond. Santé*, 1957, 16, 509-522.
- OVAZZA (M.). — Présence de Simulies du « groupe *neavei* » au Moyen-Congo, Afrique équatoriale française. *Bull. Soc. Path. exot.*, 1957, 50, (4), 537-539.
- RUBTZOV (I. A.). — Larves et nymphes de Simulies associées à des Éphémères (en russe). *Priroda*, 1948, n° 10, 77-80.
- VAN SOMMEREN (V. D.) et MACMAHON (J. P.). — Phoretic association between *Afronurus* and *Simulium* species, and the discovery of the early stages of *Simulium neavei* on fresh-water crabs. *Nature*, London, 1950, 166, 350-351.
- VERRIER (M.-L.). — Biologie des Éphémères, 216 pages. 1956, Paris, Armand Colin, éd.