

COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE ENTRE LES STADES PRÉIMAGINAUX DE QUELQUES ESPÈCES DE SIMULIES OUEST-AFRICAINES

par J.M. ELOUARD et F.M. GIBON

ORSTOM, 24 rue Bayard — 75008 PARIS — France

MOTS-CLÉS : Simulies - Larves - Compétition - Rhéopréférendum - Côte d'Ivoire.

KEY-WORDS : Simulium - Larvae - Competition - Rheopreferendum - Ivory coast.

RÉSUMÉ

Les auteurs étudient la compétition interspécifique qui s'exerce entre les larves de quatre espèces de Simulies peuplant une rivière d'Afrique de l'Ouest : la Maraoué (Côte d'Ivoire). La saison de développement larvaire et le courant sont les deux facteurs principaux qui séparent les niches des espèces. Toutefois pour certaines espèces, les rhéopréférendums sont les mêmes. Il y a alors exclusion, des substrats voire des biefs, des espèces les plus petites par les espèces les plus grandes. Ce schéma de base est modifié par le traitement hebdomadaire des rivières au téméphos, dans le cadre du programme de Lutte contre l'Onchocercose.

SUMMARY

The authors study the interspecific competition which exerts itself between the larvae of four Simulium species breeding in a ouest-African river : la Maroué. The larval development period and the current velocity are the two main factors which separate the species niches. Hence, some species have the same rheopreferendum. In this case the strongest species exclude from the breeding site the smallest ones, but this basic model is altered by the weekly treatments of the rivers with the téméphos sprayed by the Onchocerciasis Control Programme.

I — INTRODUCTION

Les larves de Simulies sont détritivores et filtrent les particules en suspension dans l'eau au moyen de leurs éventails prémandibulaires. Du fait de leur mode de vie fixé et de leur comportement passif d'alimentation, elles sont largement tributaires de la vitesse du courant et de la quantité de matière nutritive charriée par celui-ci. Ces deux facteurs écologiques interviennent pour une grande part dans la répartition des larves des différentes espèces. Malgré ces contraintes, sur les grandes rivières d'Afrique de l'Ouest, elles colonisent préférentiellement les substrats flottants immergés dans les eaux courantes.

Quatre espèces de Simulies sont sympatriques sur les biefs de la basse Maraoué (affluent du Bandama, Côte d'Ivoire). Il s'agit de *Simulium adersi* Pomeroy 1922, *S. tridens* Freeman & de Meillon 1953, *S. unicornutum* Pomeroy 1920 et des membres du complexe *S. damnosum* Theobald 1903 (*S. sirbanum* Vajime & Dunbar 1975, *S. damnosum* s.s. Theobald 1903, *S. sanctipauli* Vajime & Dunbar 1975, et *S. soubrense* Vajime & Dunbar 1975). Nous avons assimilé les membres du complexe à une espèce vu l'impossibilité de séparer morphologiquement les larves du complexe *S. damnosum*.

La coexistence sur un même bief de ces espèces aux écologies semblables met en défaut le principe d'exclusion compétitive énoncé par HARDIN (1960) : «deux ou plusieurs espèces présentant des modes d'utilisation des ressources identiques ne peuvent continuer de coexister dans un environnement stable, la plus apte éliminant les autres».

Selon ce principe, ces quatre espèces de Simulies n'occupent pas tout à fait la même niche (au sens de l'hypervolume d'HUTCHINSON, 1978), ou si elles l'occupent, leur apparition sur les biefs n'est pas synchronique. Nous allons donc déterminer quels sont les facteurs du milieu qui séparent les niches de ces espèces.

Nous devons mentionner que cette rivière a été traitée avec différents insecticides antisimulidiens durant plusieurs années dans le cadre du Programme de Lutte contre l'Onchocercose. Les épandages répétés de téméphos, de chlorphoxime (insecticides organophosphorés) et de Tecknar R (*Bacillus thuringiensis israelensis* sérotype H 14) ont éliminé des biefs *Simulium damnosum* s.l. le vecteur de l'onchocercose humaine en Afrique de l'Ouest. Ces épandages hebdomadaires ont également modifié la distribution des autres Simulies, fournissant ainsi de précieuses indications sur la compétition qui existait entre ces espèces durant la période précédant les traitements.

II — DONNÉES RÉCOLTÉES AVANT LES TRAITEMENTS

II.1. Occurrence saisonnière des espèces

Si les quatre espèces de Simulies précédemment citées sont sympatriques, elles ne sont cependant pas toutes présentes sur les biefs de la basse Maraoué aux mêmes saisons. En effet :

— *S. unicornutum* n'apparaît que durant la période des hautes eaux c'est-à-dire durant les mois de septembre, octo-

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

42 N° : 24431
M Cote B

bre et novembre.

— *S. adersi* est une espèce typique de la saison sèche c'est-à-dire des mois de janvier à juin.

— *S. tridens* est présente de septembre à février.

— enfin, les espèces du complexe *S. damnosum* sont présentes toute l'année. Dans ce complexe, les espèces *S. damnosum s.s.* et *S. sirbanum* constituent la majeure partie des larves rencontrées durant la saison sèche, tandis que la paire *S. soubrense* et *S. sanctipauli* domine en saison des pluies.

De l'examen de ces occurrences saisonnières, il apparaît que :

— *S. damnosum s.l.*, en étant présente toute l'année, est en compétition avec toutes les autres espèces de Simulies.

— *S. damnosum s.l.*, *S. unicornutum* et *S. tridens* sont sympatriques en saison des pluies.

— *S. damnosum s.l.*, *S. tridens* et *S. adersi* sont sympatriques durant la saison sèche.

La saison hydrologique différencie donc les niches des espèces de Simulies présentes sur la basse Maraoué, partiellement en ce qui concerne *S. unicornutum* et *S. tridens* et *S. adersi*, totalement pour *S. adersi* et *S. unicornutum*. Ces deux espèces n'étant quasiment jamais présentes en même temps sur un bief.

II.2. Distribution par rapport au courant

La distribution par rapport au courant a été mise en évidence lors de deux études de microrépartition des espèces sur les substrats artificiels flottants (substrats de type balai) (ELOUARD, 1983 ; ELOUARD sous presse 1 et 2). Ces deux expériences ont été menées en période de décrue sur un bief de la basse Maraoué. La première s'est déroulée en décembre 1978 alors que la rivière n'était pas traitée au téméphos, la seconde en 1979 après une période de 9 mois de traitements hebdomadaires.

2.1. *Simulium damnosum s.l.*

Les larves de cette espèce sont plutôt localisées dans les courants de 0,70 à 1,40 m/s avec une préférence pour les vitesses avoisinant 0,80 m/s. On peut toutefois noter la présence de quelques larves dans des courants presque nuls. La vitesse moyenne obtenue pour cette espèce, tous stades confondus est de 0,98 m/s, valeur qui s'intègre parfaitement dans les fourchettes avancées par différents auteurs pour ce complexe d'espèces (WANSON & HENRARD, 1944, 1945 ; WANSON, 1950 ; GRENIER & OVAZZA, 1951 ; RUZETTE, 1956 ; GRENIER *et al.*, 1960 ; BURTON & McRAE, 1965 ; LE BERRE, 1966 ; GRUNEWALD, 1976 ; ELSSEN, 1980).

Ce résultat brut est à nuancer si l'on tient compte du stade préimaginal (fig. 1 a). Il apparaît alors que :

— les larves de stade L1 et L2 vivent dans des eaux plus rapides que les larves âgées ;

— les rhéopréféréndums des larves âgées (larves des stades L3 et L7 et stade nymphal) sont par contre peu différents les uns des autres.

— les stades larvaires L1 et L2 possèdent des valences rhéophiliques faibles qui traduisent une distribution agrégative dans une gamme restreinte de vitesse de courant.

— les larves âgées possèdent, par contre, une valence rhé-

ophilique nettement plus grande. Elles sont donc beaucoup moins inféodées à un courant donné que ne le sont les jeunes larves, ce qui explique leur plus grande dispersion dans les biefs.

2.2. *Simulium adersi*

Cette espèce quoique moins abondante que *S. damnosum s.l.* a été récoltée en grand nombre dans cette expérience de zonation de bief (4.354 larves).

Globalement *S. adersi* se distribue autour de la vitesse moyenne de 0,68 m/s, valeur plus faible que celle de 0,98 m/s obtenue pour *S. damnosum s.l.* Les larves âgées de *S. adersi* sont parfois rencontrées sur des substrats où la vitesse du courant atteint 1,20 m à 1,30 m/s (Fig. 1 b).

L'étude plus fine de la distribution de cette Simulie par rapport au courant, menée au niveau du stade préimaginal précise quelque peu ce schéma global. Nous devons d'abord remarquer que très peu de stades L1 et L2 ont été récoltés au cours de cette expérience. Nous n'avons trouvé aucune ponte de cette espèce, ponte en losange décrite par CRISP (1956) ou par BALAY (1964). Le type de substrat (balai) n'est donc pas propice à l'oviposition de cette espèce car les brindilles qui les composent, n'offrent aucune surface plane et flottent quasiment à la surface de l'eau. Or, d'après les observations de CRISP (1956) et de BALAY (1964) la ponte de *S. adersi* est étalée, (d'un diamètre légèrement inférieur à 1 cm) et déposée souvent à quelques centimètres sous la surface de l'eau. Il est donc probable que les pontes de cette espèce au cours de notre expérience, furent déposées sur les substrats herbacés que forment les *Chloris* bordant la rivière, comme nous l'avons souvent observé.

Chez *S. adersi* comme chez *S. damnosum s.l.*, le développement des tous premiers stades larvaires s'effectue sur l'emplacement de ponte, les larves ne migrant qu'à la fin du deuxième stade et au troisième stade (BALAY, 1964). Il est donc normal que très peu de larves L1 et L2 aient été trouvées sur les substrats de type balai.

L'histogramme de distribution du stade L3 est très ramassé sur lui-même son mode étant à 0,45 m/s, c'est-à-dire en courant relativement faible, tandis que les nymphes ont une distribution beaucoup plus étendue avec un mode situé en courant moyen. La valence rhéophilique des jeunes stades est donc faible, traduisant une distribution agrégative qui s'oppose à la valence rhéophilique élevée des stades âgés.

2.3. *Simulium tridens*

La distribution des fréquences relatives de *S. tridens* en fonction des classes de courant est schématisée par la figure 1c. Aucun mode ne se distingue ce qui traduit une distribution relativement uniforme vis-à-vis du courant.

La vitesse moyenne de courant est de 0,64 m/s. Si l'on considère les stades préimaginaux séparément (nymphes, stades L2 à L7), il apparaît qu'il n'existe aucune différence notable dans leurs distributions, leurs valences rhéophiliques et leurs rhéopréféréndums. Il faut en conclure que le courant n'est pas le facteur principal qui régit la distribution de *S. tridens* au cours de cette expérience.

L'écologie de ponte de cette espèce n'est pas connue, néanmoins, au vu des effectifs des stades L1 et L2 récoltés sur les balais, nous pensons que cette Simulie, à l'instar de *S. adersi* ne pond pas sur les balais, mais préfère d'autres substrats. Il est également probable que les femelles ne pondent pas en gros agrégats, mais dispersent leurs pontes.

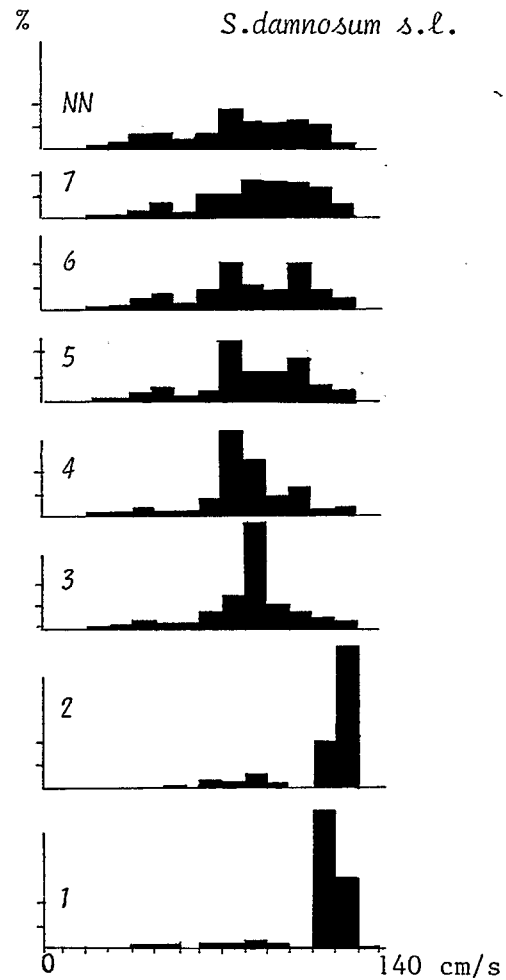


FIGURE 1a

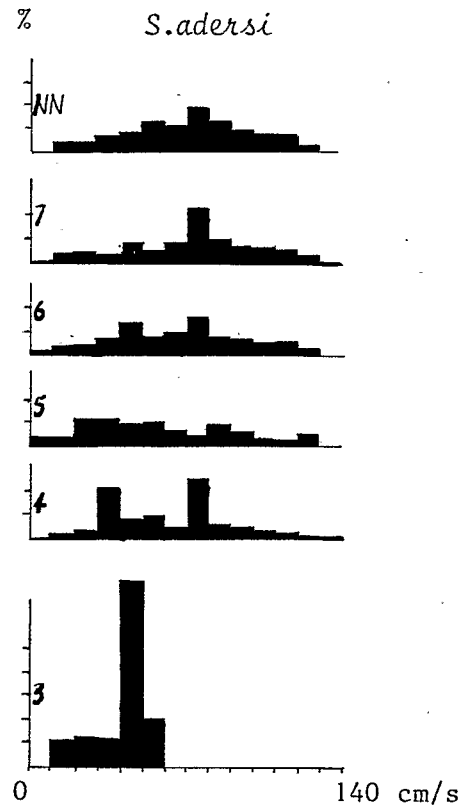


FIGURE 1b

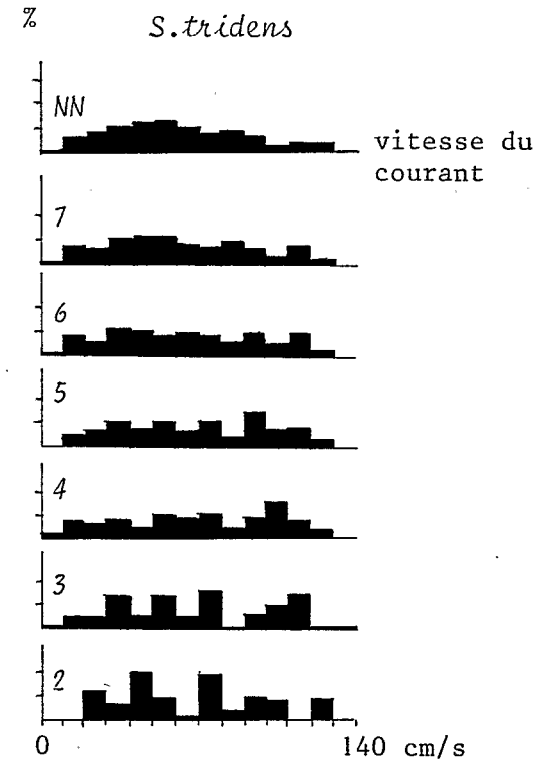


FIGURE 1c

Figure 1. Histogrammes de distribution des fréquences relatives des stades préimaginaux des Simulies en fonction des vitesses du courant (partitionnées de 10 en 10 cm/s).
 1a : *S.damnosum s.l.* ; 1b : *S.adersi* ; 1c : *S.tridens*

II.3. Discussion

L'expérience réalisée en 1978 montre une influence nette du courant sur la distribution des larves de *S. damnosum s.l.*, *S. adersi* et *S. tridens*; résultat confirmé par les observations faites sur d'autres espèces de cette famille (COLBO, 1979; COLBO & MOORHOUSE, 1979; CARLSSON, 1962; MAITLAND & PENY, 1967; PACAUD, 1942; PHILIPSON, 1957; STANAUS, 1913). D'une manière générale, les valences et les préférendums rhéophiliques sont des caractéristiques de l'espèce.

Ainsi, si l'on considère les espèces *S. damnosum s.l.* et *S. adersi*, il est évident que ces deux espèces n'occupent pas la même niche rhéologique. Il existe certes un recouvrement des valences rhéophiliques de ces deux espèces mais elles ont cependant des préférendums différents (0,98 m/s pour *S. damnosum s.l.*, 0,68 m/s pour *S. adersi*). De plus, les distributions obtenues montrent que chacune des espèces est plus abondante dans la gamme des courants située autour de son préférendum. Il est très probable que les larves sont plus compétitives lorsqu'elles se tiennent dans leur courant optimum et peuvent de ce fait réduire les populations des autres espèces. Leur compétitivité décroît par contre au fur et à mesure qu'elles se trouvent dans des vitesses de courant éloignées de ce préférendum.

La séparation des niches de *S. damnosum s.l.* et de *S. adersi* est renforcée par les rhéopréférendums très différents et les valences rhéophiliques faibles de leurs jeunes stades. Rappelons que ceux de *S. damnosum s.l.* vivent en agrégats dans des courants élevés tandis que ceux de *S. adersi* sont localisés, également en agrégats, mais dans des courants lents. De ce fait, les jeunes larves de ces deux espèces sont rarement associées.

Cette séparation des niches des espèces simuliennes se retrouve également chez certaines espèces paléarctiques. Ainsi, RAZIZIN (1972) observe que leurs jeunes stades sont situés près des lieux de ponte, les stades d'âge moyen dans les courants les plus forts et le septième stade dans des courants plus faibles. COLBO (1979) note que la densité des larves de certaines espèces canadiennes est fonction du stade de la larve.

Le cas de *S. tridens* est plus complexe car si les larves âgées de cette espèce ont un préférendum caractéristique situé en courant faible, les jeunes stades semblent distribués de façon assez régulière par rapport au courant, sans préférendums marqués. Il se pourrait que cette Simulie soit, pour une raison encore inconnue, moins compétitive que *S. damnosum s.l.* et *S. adersi* et ne puisse de ce fait coloniser que les substrats sur lesquels les densités de ces deux espèces sont faibles, c'est-à-dire les substrats sur lesquels la compétition pour l'espace disponible ne s'exerce pas.

III — DONNÉES RÉCOLTÉES APRÈS LES TRAITEMENTS

III.1. Occurrence saisonnière des espèces

Le traitement répété des rivières au téméphos entraîne nombre de modifications dans l'écologie et l'abondance des espèces. Ainsi du point de vue abondance, *S. adersi* s'est maintenue sur les biefs de la basse Maraoué durant les quatre premiers mois de traitement hebdomadaire au téméphos (mars, avril, mai et juin), puis comme chaque année, a disparu durant la saison des pluies. Elle n'est cependant jamais réapparue, ni durant la saison sèche de 1980 ni durant celle de

1981. Par contre l'espèce *S. schoutedeni* a fait son apparition et a été présente sur les biefs en 1979, 1980 et 1981 lors des décrues de la Maraoué.

Les effectifs de *S. damnosum s.l.* sont, quant à eux, extrêmement réduits; cette Simulie étant décimée par le téméphos. Enfin, ceux de *S. tridens* et ceux de *S. unicornutum* paraissent se maintenir (ELOUARD, 1983).

III.2 Distribution par rapport au courant.

2.1. *Simulium damnosum s.l.*

Les effectifs présents sont trop faibles pour que l'on puisse établir les histogrammes de distribution stade par stade. Notons cependant que la distribution globale a un mode situé en courant plus élevé que celui observé avant les traitements. Ce fait est dû à une dominance des effectifs des jeunes stades par rapport aux stades âgés (Fig. 2a). Il est normal que peu de larves âgées soient récoltées; les traitements hebdomadaires au téméphos rompant le cycle de développement des larves avant qu'elles n'aient pu atteindre les stades âgés. La récolte des jeunes larves est due à des recolonisations à partir de pontes écloses entre deux épandages d'insecticide.

2.2. *Simulium schoutedeni*

Cette Simulie était complètement absente des biefs de la basse Maraoué avant que ne débutent les traitements. Ces résultats sont confirmés par ceux de BELLEC (com. pers.) obtenus après étude des populations imaginaires.

Il faut remarquer que ce n'est que lorsque l'espèce *S. damnosum s.l.* a été complètement éliminée du bief que *S. schoutedeni* a pu s'y installer. Rappelons que la première espèce est sensible au téméphos tandis que la seconde ne l'est pratiquement pas aux doses employées dans le traitement des rivières (ELOUARD, 1983). Il semblerait donc que l'espèce *S. schoutedeni* ait remplacé en partie *S. damnosum s.l.* sur les gîtes. Cela n'est que partiellement exact, car s'il est vrai que les jeunes stades L1 et L2 de *S. schoutedeni* présentent une grande affinité pour les vitesses de courant relativement élevées, les stades âgés se cantonnent dans des courants plus lents que ceux préférés par les larves âgées de *S. damnosum s.l.* (Fig. 2c).

2.3. *Simulium tridens*

Sous traitement insecticide, les larves de *S. tridens* colonisent des courants plus élevés et si les jeunes larves présentent toujours une distribution non agrégative vis-à-vis du courant, sans préférendums marqués, les larves âgées présentent par contre une distribution plus agrégative centrée sur un mode situé entre 0,40 et 0,60 m/s (Fig. 2b) analogue à celui des larves âgées de *S. schoutedeni*.

La moindre compétitivité de *S. tridens* par rapport à *S. damnosum s.l.* et à *S. adersi* est donc confirmée. L'élimination totale de *S. adersi* et presque totale de *S. damnosum s.l.* a permis à *S. tridens* de se répartir dans les biefs selon ses préférences rhéophiliques. Cette Simulie était donc avant le début des traitements en compétition avec les deux espèces précédentes. Elle n'est plus que partiellement en compétition avec *S. schoutedeni* lorsque la rivière est traitée au téméphos.

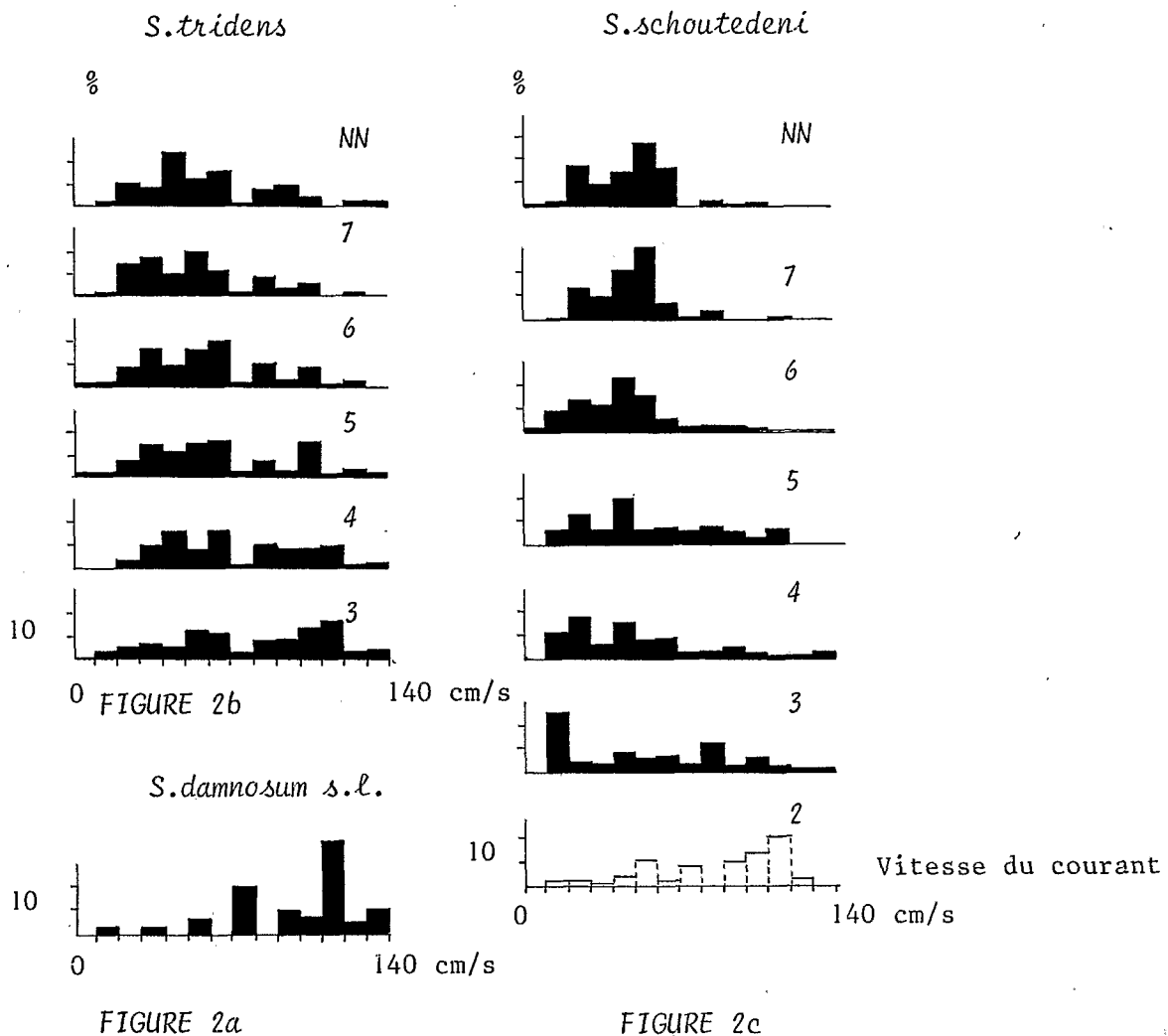


Figure 2. Histogrammes de distribution des fréquences relatives des stades préimaginaux des Simulies en fonction des vitesses du courant (partitionnées de 10 en 10 cm/s). 2a : *S. damnosum s.l.* ; 2b : *S. tridens* ; 2c : *S. schoutedeni*

IV — AUTRES OBSERVATIONS

Nous avons pu observer au début des traitements insecticides, une colonisation abondante, par les larves âgées de *S. adersi* de substrats immergés dans des courants de 1,00 à 1,30 m/s. Ces substrats étaient lors dépourvus de toute *S. damnosum s.l.* alors qu'ils étaient abondamment colonisés par cette espèce avant les traitements.

A partir de février 1982, le *Bacillus thuringiensis* sérotype H 14 a été employé à la place du téméphos dans le Programme de Lutte contre l'Onchocercose. La composition de la faune simulidienne en saison sèche sur les biefs de la basse Maraoué était la suivante (TROUBAT *et al.*, 1982).

- *S. damnosum s.l.* absente ;
- *S. adersi* abondante ;
- *S. tridens* peu abondante ;
- *S. schoutedeni* absente.

Il apparaît donc que malgré l'absence de *S. damnosum s.l.*, la prolifération de *S. adersi* limite le développement de *S. tridens* sur les biefs de la basse Maraoué et que ces deux espèces empêchent totalement l'installation de *S. schoutedeni* sur ces biefs.

V — CONCLUSION

De l'ensemble des résultats précédemment exposés, il apparaît que cinq espèces de Simulies sont susceptibles de coloniser les substrats flottants des biefs lotiques de la basse Maraoué. Il s'agit de *S. damnosum s.l.*, *S. adersi*, *S. tridens*, *S. unicornutum* et *S. schoutedeni*. Les relations de compétition entre *S. unicornutum* et les autres espèces n'ont pas été étudiées puisque cette Simulie n'est présente qu'en saison des hautes eaux, période durant laquelle peu de travaux ont été réalisés. Pour les quatre autres espèces, nous pouvons globalement résumer l'ensemble des observations comme suit.

En période non traitée aux insecticides, deux espèces dominent de par leur abondance. Ce sont *S. damnosum s.l.* et *S. adersi*. Elles ont chacune un rhéopréférendum caractéristique, situé respectivement à 0,68 m/s et 0,98 m/s. L'isolement de ces deux espèces est très grand pour les jeunes stades et moindre pour les stades âgés. Les pontes de *S. damnosum s.l.* sont déposées en courant rapide (1,00 à 1,30 m/s) tandis que celles de *S. adersi* sont déposées en courant lent (0,40 m/s). Le recouvrement des distributions des stades âgés de ces deux espèces est dû, d'une part à leur gamme de tolérance étendue vis-à-vis du courant et d'autre part à leur densité plus faible du fait de leur dispersion dans les biefs et de la baisse d'abondance due à la mortalité.

L'augmentation des effectifs de *S. adersi* en courant élevé lors de la disparition de *S. damnosum s.l.* démontre que cette dernière espèce est plus compétitive et limite l'installation de *S. adersi*.

D'autre part, vu que les deux espèces *S. damnosum s.l.* et *S. adersi* occupent globalement toute la gamme des courants moyens et forts, elles limitent de ce fait l'installation de *S. tridens* et cantonnent les larves âgées de cette espèce aux courants faibles (0,40 m/s) ou aux substrats sur lesquels les deux premières espèces sont peu abondantes. Les observations faites pendant les traitements au téméphos confirment cette hypothèse ; en l'absence de *S. damnosum s.l.* et de *S. adersi*, *S. tridens* était plus abondante et présentait un rhéopréférendum plus marqué bien que toujours situé dans les courants de 0,40 à 0,50 m/s.

La présence de *S. damnosum s.l.* et de *S. adersi* empêche par contre totalement l'installation de *S. schoutedeni* ; cette Simulie ne colonisant les biefs que lorsque ces deux espèces ont été éliminées par le téméphos.

De ces résultats nous pouvons conclure qu'il existe une réelle compétition entre ces quatre espèces de Simulies au sens de la définition de BIRCH (1957) : « il y a compétition quand plusieurs organismes (de même espèce ou d'espèces différentes) utilisent des ressources communes présentes en quantité limitée ou, si ces ressources ne sont pas limitantes, quand, en les recherchant, les organismes en concurrence se nuisent ».

Vu le régime détritivore et le mode d'alimentation des Simulies et compte tenu de la charge en particules organiques en suspension dans les eaux de la basse Maraoué, il ne semble pas que la compétition entre les espèces soit d'ordre alimentaire mais plutôt d'ordre spatial. En effet, la plupart du temps, le nombre de substrats flottants disponible est assez réduit. Il s'ensuit une forte compétition pour l'espace disponible et seules les espèces les plus « fortes » peuvent s'installer.

Dans notre schéma de la Maraoué, *S. damnosum s.l.* est l'espèce la plus compétitive dans la gamme des courants forts et *S. adersi* l'espèce dominante dans les courants moyens. Cette dernière est pratiquement la seule à limiter les populations de *S. tridens* et *S. schoutedeni*. Résultat corroboré par les observations faites lorsque la rivière était traitée au B. t. H 14 ; *S. damnosum s.l.* et *S. schoutedeni* étaient alors absentes des biefs, *S. tridens* était présente mais peu abondante.

La taille pourrait rendre compte, au moins partiellement, de cette différence de compétitivité entre les espèces de Simulies. *S. damnosum s.l.* est l'espèce la plus grande. *S. adersi* n'atteint que les 2/3 de la taille de cette espèce et *S. schoutedeni* que la moitié. Il est alors normal, vu les préférences rhéologiques de cette dernière espèce, qu'elle ne puisse s'installer sur les substrats que lorsque *S. damnosum s.l.* et *S. adersi* sont absentes.

Par contre, la taille des larves ne permet pas de rendre compte des différences de compétitivité entre *S. adersi* et *S. tridens*, ces deux espèces étant sensiblement de même taille.

L'écologie de ponte des femelles ou la distribution en fonction du courant pourraient rendre compte de cette différence.

Le principe d'exclusion compétitive est donc confirmé entre les espèces du genre *Simulium* qui colonisent les biefs lotiques et la basse Maraoué. Lorsque les espèces n'occupent pas la même niche rhéologique, elles peuvent être sympatriques, tandis que lorsqu'elles ont les mêmes préférences rhéologiques, elles s'excluent ou limitent mutuellement leurs distributions ou encore sont présentes de façon asynchrones.

BIBLIOGRAPHIE

- BALAY (G.), 1964. — Rapport d'enquête entomologique dans les foyers d'onchocercose de l'ouest de la république du Niger. *Doc. Ronéo. OCCGE, Centre Muraz, n° 158/Oncho* : 33 pp. Rapport final 8ème conférence technique OCCGE.
- BIRCH (L.C.), 1957. — The meaning of competition. *Amer. Nat.*, 91 : 5-18.
- BURTON (G.J.) & McRAE (T.M.), 1965. — Dam-spillway breeding of *Simulium damnosum* Theobald in northern Ghana. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 59 (4) : 405-412.
- CARLSSON (G.), 1962. — Studies on scandinavian black flies. *Opusc. ent. Suppl.*, 21 : 1-280.
- COLBO (M.H.), 1979. — Distribution of winter-developing Simuliidae (Diptera) in eastern Newfoundland. *Can. J. Zool.*, 57 (11) : 2143-2152.
- COLBO (G.) & MOORHOUSE (D.E.), 1979. — The ecology of preimaginal Simuliid (Diptera) in south-east Queensland, Australia. *Hydrobiologia*, 63 : 63-79.
- CRISP (G.), 1956. — *Simulium and onchocerciasis in the northern territories of the Gold Coast*. London, Lewis.
- DEJOUX (C.), ELOUARD (J.M.), FORGE (P.) & JESTIN (J.M.), 1981. — Mise en évidence de la microdistribution des Invertébrés dans les cours d'eau tropicaux. Incidence méthodologique pour la recherche d'une pollution à long terme par insecticide. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (3) : 253-262.
- ELOUARD (J.M.), 1983. — Impact d'un insecticide organophosphoré (le téméphos) sur les entomocénoses associées aux stades préimaginaux du complexe *Simulium damnosum* (Diptera : Simuliidae). *Thèse Doctorat d'État*, Université Paris XI, Centre d'Orsay : 576 pp.
- ELOUARD (J.M.), sous presse. — Une nouveau type de substrat artificiel de surface pour échantillonner la faune invertébrée lotique. *Rev. Hydrobiol. trop.*
- ELOUARD (J.M.), sous presse. — Rhéopréférendums des stades préimaginaux de quatre espèces de Simulies Ouest Africaines. Incidence des épandages répétés de téméphos. 18 pp.
- ELSEN (P.), 1980. — Contribution à l'étude écologique des populations préimaginales du complexe *Simulium damnosum* Theobald, 1903, (Diptera : Simuliidae) en Afrique de l'Ouest. *Thèse Doctorat 3ème cycle*, Univ. Paris Sud, Centre d'Orsay : 200 pp.
- GRENIER (P.), OVAZZA (M.) & VALADE (M.), 1960. — Note biologique et faunistique sur *S. damnosum* et les Simulies d'Afrique occidentale (Haute-Volta, Côte d'Ivoire, Dahomey, Soudan). *Bull. IFAN*, 22, A (3) : 892-918.
- GRENIER (P.) & OVAZZA (M.), 1951. — Simulies du moyen Congo. *Bull. Soc. Path. exot.* 44 (3/4) : 222-234.
- GRUNEWALD (J.), 1976. — Hydrochemical and physical conditions of environment of immature stages of some species of *Simulium* (*Edwardsellum*) *damnosum* complex (Diptera). *Tropenmed. Parasitol.*, 27 : 438-454.
- HARDIN (G.), 1960. — The competitive exclusion principle. *Sciences*, 131 : 1291-1297.
- HUTCHINSON (G.E.), 1978. — An introduction to population ecology. Yale University Press.

- ILLIES (J.) & BOTASANEANU (L.), 1963. — Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. int. Verein. Theor. angew. Limnol.* 12 : 1-57.
- LAPCHIN (L.), 1977. — Microrépartition des Invertébrés benthiques dans les ruisseaux à Salmonidae de Bretagne. *Ann. Hydrobiol.* 8 (3) : 319-322.
- LE BERRE (R.), 1966. — Contribution à l'étude biologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera : Simuliidae). *Mém. ORSTOM*, n°17 : 204 pp.
- LEWIS (D.J.), 1948. — The Simuliid of the anglo-egyptian Sudan. *Trans. T. ent. Soc. Lond.*, 99 : 475-496.
- MAITLAND (P.S.) & PENNEY (M.M.), 1967. — The ecology of the Simuliidae in a Scottish river. *J. Anim. Ecol.*, 36 : 179-206.
- PACAUD (A.), 1942. — Notes biologiques sur une station de *S. aureum* Fries, aux environs de Paris. *Bull. Biol.*, 76 : 226-238.
- PHILIPPSON (J.), 1957. — The effect of the current speed on the distribution of the larvae of the blackflies *Simulium variegatum* (Mg.) and *Simulium monticola* Fried. (Diptera). *Bull. ent. Res.*, 48 : 811-819.
- RAZIZIN (S.P.), 1972. — On the distribution and migration of the blackflies larvae (Diptera : Simuliidae) in Ilim river (Siberia). *XIIIth Int. Congr. Ent. Moscow, 2-9 August 1968, Proc.*, 3 : 232-233.
- ROSS (D.H.) & CRAIG (D.A.), 1979. — The seven larval instars of *Prosimulium mixtum* Syme and Davies and *P. fuscum* Syme and Davies (Diptera : Simuliidae). *Can. J. Zool.*, 57 (2) : 290-300.
- RUZETTE (M.A.), 1956. — Rapport sur l'avancement des travaux de prospection et des études sur l'assainissement du site d'Inga. Rapp. non publié.
- SACCHI (C.F.) & TESTARD (P.), 1971. — *Ecologie animale*. Doin : 480 pp.
- STANAUS (H.S.), 1913. — Pellagra in Nyassaland. *Trans. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 7 : 32-56.
- TROUBAT (J.J.); GIBON (F.M.), WONGBE (A.I.) & BITHOUM (M.), 1982. — Action du *Bacillus thuringiensis* Berliner H 14 sur les Invertébrés aquatiques. II. Effet d'un épandage sur le cycle de dérive et les densités d'insectes benthiques. Rapp. ORSTOM — Bouaké n°48, 17 pp.
- ULFSRTAND (S.), 1967. — Microdistribution of benthic species (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera : Simuliidae) in Lapland stream. *Oikos*, 18 : 293-310.
- WANSON (M.), 1950. — Contribution à l'étude de l'onchocercose africaine humaine (Problèmes de prophylaxie à Léopoldville). *Ann. Soc. Belge Med. Trop.*, 30 : 667-863.
- WANSON (M.) & HENRARD (C.), 1944. — Les Simulies de Léopoldville : description d'espèces nouvelles. *East Afric. Med. J.*, 21 : 34-47.
- WANSON (M.) & HENRARD (C.), 1945. — Habitat et comportement larvaire de *Simulium damnosum* Theobald. *Recl. Trav. Sci. Méd. Congo Belge*, 4 : 122-138.
- WILLIAMS (D.D.) & HYNES (H.B.N.), 1976. — The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshwat. Biol.*, 4 : 233-256.