

P 3

1991

Elevage et éléments de biologie des larves de *Cheumatopsyche digitata* (Trichoptère: Hydropsychidae)

Par P. HIDEUX, J.-M. ELOUARD et J.-J. TROUBAT¹

Avec 3 figures dans le texte

Abstract

A running water breeding apparatus, the "fluvarium", made up of several gutters, allows the larvae of the caddis fly to go through their larval and pupal development and then to emerge. Several experiments carried out in different conditions have allowed the authors to estimate the duration of the life cycle and to distinguish the preferences of the larvae as regards current speed, water temperature, food quality and quantity and dissolved oxygen. The information obtained from this breeding is compared with field information concerning the biology of this species as well as with information from literature about the *Cheumatopsyche* in general.

1. Introduction

De part leur abondance, leur taille ainsi que leur large répartition dans la plupart des cours d'eau d'Afrique de l'Ouest, les Hydropsychidae constituent une part très importante de la biomasse des invertébrés lotiques². L'évaluation des populations présentes dans les rivières puis de l'impact éventuel des insecticides épandus dans les rivières pour lutter contre *Simulium damnosum* s.l., vecteur de l'Onchocercose humaine (DAVIES et al., 1978), nécessite d'une part de connaître la bioécologie des Hydropsychidae (durée des cycles, voltinisme, rhéopréférendum, régime alimentaire, etc.) et d'autre part de tester à court terme leur sensibilité aux différents insecticides. Si les méthodes de test et les sensibilités sont relativement bien connues en ce qui concerne les insecticides classiques (DEJOUX, 1975; TROUBAT, 1981), ces éléments sont à définir pour les insecticides régulateurs de croissance. Or, le décalage temporel entre l'application et les effets de ces produits impose, d'une part, le développement complet des larves et d'autre part, un taux de succès suffisant pour que le test soit sig-

¹ Adresses des auteurs: P. HIDEUX P. ELOUARD-HIDEUX, 30120 Rogues, France.

J.-M. ELOUARD, ORSTOM, Av. du Val Montferrand, BP 5045, 34032 Montpellier, France.

J.-J. TROUBAT, ORSTOM, B. P. 2528, Bamako, Mali.

² Ce travail a été financé par le Programme de Lutte contre l'Onchocercose et a bénéficié de l'aide (locaux, matériel, véhicule) du Laboratoire d'Hydrobiologie de l'ORSTOM de Bamako.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 35698

0003-9136/91/0122-0493 \$ 5.00

© 1991 E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, D-7000 Stuttgart 1

Cote : B

- 4 JUIL. 1992

B 35698

nificatif. Il nécessite donc la création d'un dispositif d'élevage, développé en fonction de l'espèce considérée. Adapté aux *Cheumatopsyche* et notamment à *C. digitata* ce dispositif fournit en retour de nombreuses informations sur la biologie et les préférences de ces organismes. Ces informations vérifient ou viennent en complément des données acquises sur le terrain.

En Afrique de l'Ouest, la famille des Hydropsychidae comprend plusieurs genres; le plus abondant est le genre *Cheumatopsyche* qui comprend 7 espèces bien distinctes à tous les stades (STATZNER, 1984). *C. digitata* constitue, bien souvent, avec *C. falcifera* et *C. copiosa*, la majorité des *Cheumatopsyche* peuplant les rivières de savane (ELOUARD, 1983; STATZNER, 1982). Comme tous les *Cheumatopsyche*, il possède cinq stades larvaires; la nymphe à l'issue de son développement sort de son cocon et mue. Les différents stades larvaires sont identifiables biométriquement par la taille de la capsule céphalique (STATZNER, 1982); les dimensions de la capsule d'un stade donné sont approximativement le double de celles du stade précédent.

Sur les rivières permanentes, les *Cheumatopsyche* sont présents toute l'année, avec cependant un recrutement maximal en début de crue et des densités très élevées de stades âgés en fin de crue (ELOUARD, 1983; STATZNER, 1981, 1982). Dans les cours d'eau temporaires, leurs populations apparaissent 6 à 8 semaines après le début de l'écoulement (HYNES, 1975; STATZNER, 1982) lorsque les Podostémacées commencent à recouvrir les rochers. STATZNER (1982) montre que *C. digitata* apparaît entre un à deux mois après la reprise de l'écoulement; les densités sont maximales durant la crue puis diminuent avec la décrue. D'une manière générale la localisation dans les biefs dépend des espèces (EDINGTON et al., 1983). *C. digitata* quant à lui, est présent sur la face supérieure des rochers couverts de Podostémacées mais également dans les anfractuosités et sous les pierres (DEJOUX et al., 1981 a). La microdistribution n'est pas la même selon les stades larvaires (ELOUARD, 1983). La distribution longitudinale de ce *Cheumatopsyche* semble indépendante du rang de la rivière («stream order»): il est présent aussi bien dans les petits affluents que dans les cours majeurs. De plus, on le trouve aussi bien en savane qu'en forêt (GIBON & STATZNER, 1985). En revanche, plusieurs études menées sur des Hydropsychidae de zones tempérées ou froides font état de remplacement d'espèces de la source aux grands fleuves en accord avec la théorie du «continuum concept» (in: WALLACE et MERRITT, 1980).

Les *Cheumatopsyche* et *C. digitata* particulièrement, ont un régime omnivore et sont des consommateurs occasionnels de larves de *Simulium damnosum* s.l. De ce fait, l'utilisation d'insecticides contre les larves des *S. damnosum* influe sur l'abondance des populations d'Hydropsychidae directement par action des toxiques antisimulidiens épandus dans les rivières, et peut-être indirectement par la raréfaction des proies invertébrées, notamment simuliennes.

La sensibilité des *Cheumatopsyche* ouest africains aux différents insecticides chimiques employés par le Programme de Lutte contre l'Onchocercose a pu être estimée. Elle est moyenne ou faible comparée à celle des autres taxons benthiques présents dans les mêmes rivières. Leur sensibilité au téméphos a été mesurée par DEJOUX & ELOUARD (1977), DEJOUX (1983), ELOUARD & JESTIN (1982 et 1983); leur sensibilité au chlorphoxime par STATZNER (1982); celle au *Bacillus thuringiensis* par YAMBOGO (1980), DEJOUX et al. (1985) et TROUBAT et al. (1982); leur sensibilité à la perméthrine par ELOUARD & HIDEUX (1984), PAUGY et al. (1984) ainsi que TROUBAT & BIHOUM (1985); enfin leur sensibilité à la déltaméthrine par DEJOUX (1983) et celle aux ichtyotoxiques végétaux par ELOUARD et al. (1982).

Après la description du dispositif d'élevage tel qu'il fonctionne actuellement, des résultats concernant *C. digitata* seront exposés. Ils illustrent d'une part, quelques uns des problèmes particuliers liés à l'élevage de la faune entomique aquatique et notamment la faune prédatrice et d'autre part, permettent de donner quelques précisions sur la durée du dernier stade larvaire et du stade nymphal de cette espèce.

2. Matériel et méthode

2.1. Description du dispositif d'élevage

Le principe de base de bien des dispositifs destinés à évaluer sur la faune lotique les effets des insecticides utilisés dans le cadre de Programme de Lutte contre l'Onchocercose est la gouttière, gouttière simple et large dérivant dans sa forme et dans sa conception de celle décrite par DEJOUX (1975) ou en batterie, de taille réduite (TROUBAT, 1981). C'est ce principe permettant de placer les organismes en eau courante qui a été développé lors de ces expérimentations (HIDEUX, 1985 a).

L'ensemble du dispositif (Fig. 1 a et b) se compose de 2 unités parallèles dont l'une est transportable. Chaque unité se compose: 1) de quatre gouttières (no 1) de 3 m de longueur et 7 cm de largeur, en aluminium gaufré à section rectangulaire, chacune composée de deux unités de 1,50 m mises bout à bout et portées par un châssis indépendant. Les pentes des gouttières sont réglables individuellement. L'extrémité inférieure des gouttières est munie d'un embout filtrant; à l'extrémité antérieure, un bac (no 2) (dimensions 10 cm × 37 cm × 24 cm) associe les gouttières deux à deux; 2) d'une petite cuve de réception de l'eau (no 3). Elle communique par un tuyau souple à 2 bidons au rôle tampon (no 4) de 270 litres chacun qui sont placés sous les gouttières; 3) d'une pompe aspirante-refoulante (no 5) qui permet la circulation de l'eau; 4) de deux bidons (no 6) placés en amont des gouttières et en hauteur. Ils ont un volume de 270 litres chacun et communiquent entre eux. L'un d'entre eux porte une valve électrique (no 7); 5) d'un bac (20 cm × 76 cm × 20 cm) de répartition d'eau (no 8); 6) d'un bloc de quatre cuves (no 9) de 40 litres chacune située en amont des gouttières et porté par un châssis indépendant. Chacune des cuves est équipée d'un trop-plein (no 12) qui s'évacue dans la cuve (no 3) par un tuyau souple; 7) en annexe d'une cuve de 500 litres et d'une pompe aspirante-refoulante.

Des cages d'élevage sont prévues; elles sont formées par un bâti métallique fermé sur cinq faces par du tissu en nylon de vide de maille de 500 μ ou 1000 μ . Ce bâti supporte

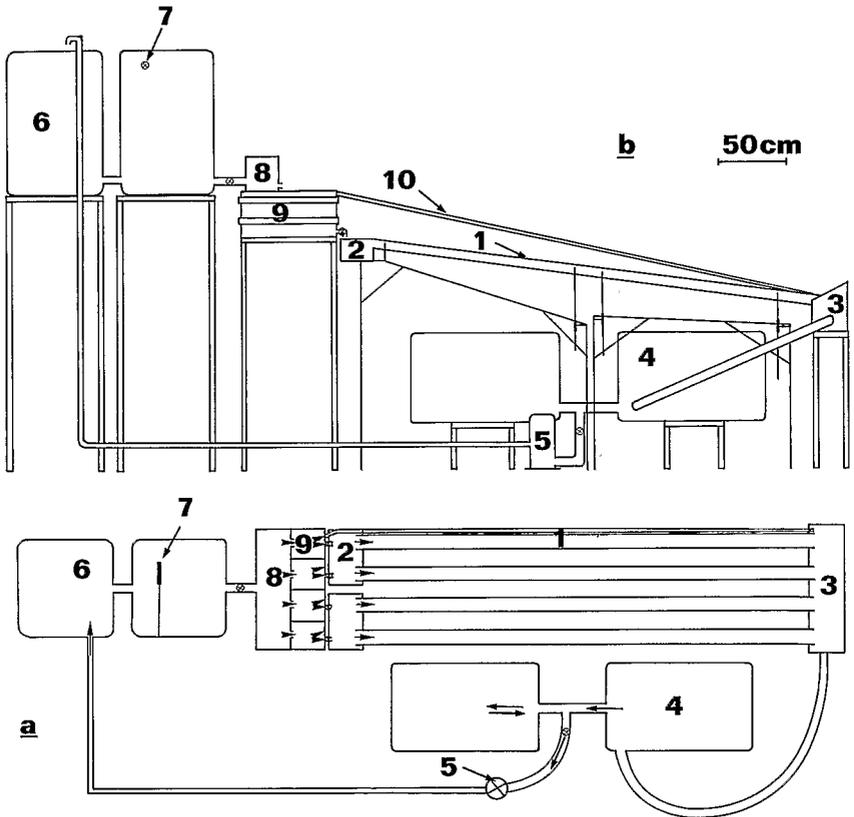


Fig. 1. Schéma du dispositif à batteries de gouttières construit pour élever les *Cheumatopsyche digitata*. a: Vue de dessus, b: vue latérale.

Fig. 1. Scheme of the device with battery of gutters built to breed *Cheumatopsyche digitata*. a: upper view, b: lateral view.

une cage d'émergence constituée d'un cadre de bois à l'intérieur duquel se trouve un cône en tissu de type moustiquaire et d'un couvercle en tissu de même nature.

Le dispositif d'élevage peut fonctionner en circuit ouvert sur un gîte ou en circuit fermé, en laboratoire. Sur le terrain, l'appareil est prévu pour être placé hors de l'eau, celle-ci est alors apportée par la pompe (no 5). Au laboratoire, en circuit fermé, la circulation de l'eau se déroule de la façon suivante: l'eau qui s'écoule dans les gouttières arrive dans le bac (no 3), elle est évacuée par un tuyau souple dans les cuves inférieures (no 4) d'où elle est aspirée par la pompe et refoulée vers les bidons supérieurs (no 6). Une valve électrique contrôlant le niveau d'eau dans les fûts supérieurs, commande le fonctionnement de la pompe. La régulation du volume d'eau circulant et donc la régulation du débit dans les gouttières est assurée par le réglage d'une vanne placée entre les deux bidons supérieurs et celles placées aux sorties du bloc de cuves (no 9).

L'eau utilisée est celle de la ville, elle a été au préalable déchlorée par station dans la cuve annexe de 500 litres, et sa qualité est contrôlée régulièrement (mesure du pH, de la température, du chlore et des nitrites). Afin d'éliminer les plus grosses impuretés, deux

filtres en tissus de vide de maille de $500\ \mu$ sont placés, l'un en bout de gouttière, l'autre sur le bloc de cuves (no 9). Eventuellement des filtres à charbon peuvent être placés en dérivation sur ce même bloc de cuves. Au laboratoire, cet appareil est placé dans une salle climatisée; un éclairage s'est avéré nécessaire, il est assuré par deux paires de rampes U.V. d'une longueur d'un mètre.

2.2. Expérimentations

Deux expérimentations sont présentées: l'une concerne l'élevage de nymphes, la seconde celui de larves de *C. digitata* (HIDEUX, 1985 b, 1986 a). Les larves et les nymphes placées en élevage proviennent de substrats artificiels (cylindres de grillage remplis de cailloux) déposés dans un des bras du Niger dans la région de Bamako. Le temps minimum de colonisation sur le terrain est de trois semaines voire un mois. Durant leur transport du gîte au laboratoire (30—45 mn), les substrats sont enveloppés dans les linges mouillés et placés serrés les uns contre les autres au fond d'une bassine. Le dispositif d'élevage est situé dans une salle climatisée, il fonctionne en circuit fermé tel que décrit précédemment. Les individus, larves ou nymphes, sont placés directement dans les gouttières. Aucun système de récupération des adultes n'est prévu; à l'émergence les exuvies nymphales qui dérivent sont collectées dans les embouts filtrant et comptées.

- Elevage de nymphes. Les cailloux portant les cocons nymphaux pleins sont directement déposés dans les gouttières. Le contenu des embouts filtrants est récolté quotidiennement. Le taux de succès ne peut être établi puisque l'on ne connaît pas l'état (mort ou vif) des individus dans les cocons au début de l'expérimentation.
- Elevage des larves. Au laboratoire les substrats artificiels sont ouverts et les larves sont déposées avec un pinceau en tête de deux gouttières. Afin d'avoir une population homogène et des résultats plus facilement interprétables, on ne prend que des larves estimées à vue être de stade III ou IV. Des cailloux sont répartis dans les gouttières, ils permettent aux larves d'ancrer leurs filets. La température de l'eau est de $26\ ^\circ\text{C}$.

Tous les jours le contenu des embouts filtrant est relevé, la température de l'eau est mesurée. Les larves sont nourries deux fois par jour avec des aliments pour poisson, lyophilisés et pilés.

On trouve dans la dérive des larves mortes entières, des fronto-clypéus libres qui proviennent d'exuvies larvaires, des exuvies nymphales, des larves vivantes, des nymphes mortes ou vivantes, des adultes. On trouve également des capsules céphaliques plus ou moins incomplètes, constituées de la partie antérieure des joues (l'arrière étant déchiqueté), du fronto-clypeus généralement intact et souvent des mandibules. L'aspect déchiqueté du bord postérieur de ce qui reste de ces capsules céphaliques donnent à penser que les parties molles de ces larves ont été mangées par leurs congénères, les parties plus sclérifiées telles les mandibules et le fronto-clypeus n'étant pas consommées.

Le nombre d'émergence est égal au nombre d'exuvies nymphales récoltées et le nombre de mues larvaires est égal au nombre de fronto-clypeus libres rencontrés dans la dérive. Les stades larvaires sont déterminés par la mesure de la largeur du fronto-clypeus. Deux mortalités sont établies: 1) celle qui correspond à la différence entre le nombre d'individus placés en élevage et le nombre d'adultes obtenus; 2) celle qui correspond au total des larves récoltées mortes dans la dérive et des capsules céphaliques plus ou moins mangées.

L'expérimentation est arrêtée quand il n'y a plus de signe d'activité dans les gouttières. Les gouttières sont alors doucement brossées et l'on compte les individus, les nymphes et les cocons restant.

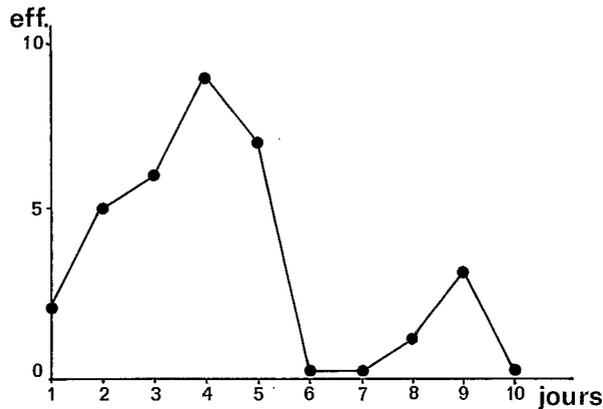


Fig. 2. Abondance des éclosion nymphales en fonction du temps.

Fig. 2. Abundance of pupal hatching with time.

Remarquons qu'un certain nombre d'expérimentations préliminaires, non exposées dans cet article, ont permis d'effectuer un premier calibrage des principaux paramètres.

3. Resultats

- **Elevage des nymphes** (Fig. 2). L'expérimentation dure 14 jours. Les émergences sont groupées sur neuf jours. Si l'on suppose que les nymphes les plus jeunes sont celles qui émergent les dernières (il y a sans doute des exceptions dues aux variations individuelles), on estime la durée du stade nymphal à environ une semaine.
- **Elevage des larves**. L'expérimentation dure 33 jours au bout desquels il ne reste dans les gouttières qu'une exuvie nymphale (gouttière I) et une larve morte de stade V (gouttière II). Cela signifie que la quasi-totalité des individus morts et des exuvies larvaires et nymphales sont emportées par le courant puis récoltées dans les embouts filtrants.

Pour l'ensemble de l'expérimentation, les pourcentages d'individus (morts ou vivants) trouvés dans la dérive sont, respectivement pour les gouttières I et II, de 26,7 et 16,7 %. Mais le calcul de la différence entre le nombre de larves placées en élevage et les émergences montre que la mortalité réelle est nettement supérieure: 63,3 et 45 %; un fort pourcentage de larves (36,7 et 28,3 %) disparaît donc sans laisser de trace. Or, excepté un, tous les organismes comptés morts dans la dérive sont des larves dont les parties molles ont été mangées. On suppose donc que les larves disparues ont été totalement dévorées.

Les mues larvaires se déroulent entre le premier et les huitième et neuvième jours, mais essentiellement le premier jour de l'expérimentation (Fig. 3 a et b). Pour la gouttière I, les seules mues larvaires sont celles de stades IV. Aux premiers jours d'élevage il y a donc, dans les gouttières, une majorité de larves des

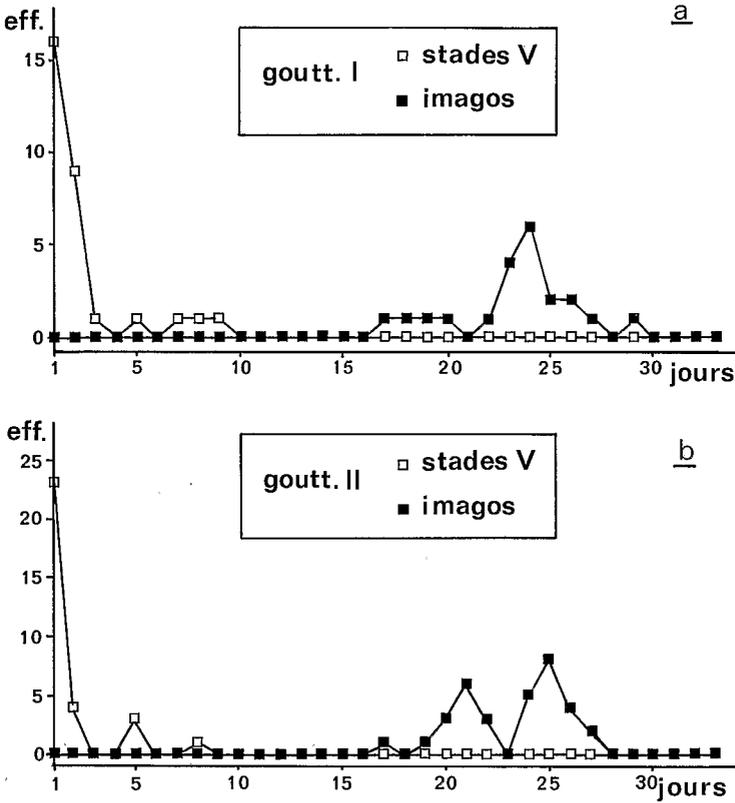


Fig. 3. Effectifs quotidiens de larves dérivantes et d'adultes émergents de *C. digitata*. a: gouttière 1, b: gouttière 2.

Fig. 3. Daily abundance of drifting larvae and emerging adults of *C. digitata*. a: gutter 1; b: gutter 2.

stades V, et peut-être des larves de stades III et IV. Néanmoins comme aucune mue de stade III n'est constatée, on suppose que la population qui émerge est celle qui a mué en début d'expérimentation. Les premières émergences ont lieu vers le 17^{ème} jour. Ce délai correspond à la durée du stade V suivi de la nymphose pour les larves les plus âgées et/ou au développement rapide. L'ensemble des émergences se déroulent en 12 jours, soit dans un laps de temps très proche de celui observé lors de l'élevage des nymphes. Les derniers adultes émergent le 29^{ème} jour, soit 20 jours après la dernière mue larvaire. Si on estime la durée de la nymphose de *C. digitata* à environ une semaine, celle du cinquième stade larvaire lui doit être un peu supérieur mais ne doit pas dépasser dans nos conditions d'élevage la quinzaine de jours. Dans la gouttière II, on observe en plus des mues larvaires de stade IV, trois mues larvaires des stade III. Néanmoins, même si ces mues ont lieu les premier et deuxième jours, les émergences appa-

raissent à la même époque et présente le même étalement que celles de la première gouttière. On suppose donc que, comme précédemment, les adultes qui émergent proviennent de larves de stades IV qui ont mué en début d'élevage et qu'aucune larve de stade précédent n'achève son développement.

4. Discussion

La réalisation de tests d'insecticides et particulièrement d'insecticides régulateurs de croissance nécessite de garder en survie, quelques temps au moins, les larves et de n'enregistrer lors de cette période qu'une faible mortalité naturelle (HIDEUX, 1986 b).

La mortalité mesurée lorsque les organismes sont installés dans les gouttières, est assimilée à la dérive. Or, il faut rappeler que la dérive comprend des organismes morts ou moribonds (dérive de mortalité-morbidité) mais également des organismes vivants qui se laissent dériver (dérive d'activité). La dérive comportementale a des origines très diverses. Elle peut être liée au comportement spécifique, au stade physiologique mais aussi aux migrations qu'entraîne la recherche de milieux mieux adaptés aux exigences de l'espèce lorsque celles-ci font défaut dans le dispositif d'élevage ou lorsqu'elles sont trop différentes des préférences de l'espèce. Faire baisser la mortalité revient donc à s'intéresser à la dérive et donc à minimiser l'action des facteurs biotiques et abiotiques qui favorisent la mort ainsi que le dérive active des organismes installés.

La dérive quotidienne des populations d'Hydropsychidae est un phénomène qui a déjà été en évidence (CHASTON, 1969, 1972; WATERS, 1972; ADAMUS & GAUFIN, 1976). En zone tempérée, les Hydropsychidae présentent une dérive nocturne supérieure à la dérive diurne (CELLOT, 1982; MOGEL et al., 1985) et variable en intensité et localisation selon le stade et la saison considérés (CELLOT, 1982; CELLOT et al., 1983). Les *Cheumatopsyche* d'Afrique de l'Ouest, et en particulier *C. digitata* (ELOUARD, 1983), ont une éthologie identique avec un maximum nocturne et un minimum diurne (STATZNER et al., 1985 b, 1987). Une partie des organismes dérivants sont des individus morts; ils constituent la majorité des organismes récoltés le jour et seulement une partie de ceux récoltés la nuit (BOURNAUD & THIBAUT, 1973; ELOUARD & LÉVÈQUE, 1977). La dérive de nuit, active, correspond au comportement de migration vers l'aval, comportement bien connu pour la majorité des organismes lotiques.

La dérive active dépend de très nombreux facteurs abiotiques tels que la température de l'eau, son débit et sa turbidité, la vitesse du courant et la nature des substrats, ainsi que des facteurs biotiques que sont la densité des taxons sur ou sous les substrats, l'abondance de la nourriture et des prédateurs (STATZNER et al., 1985 a); la relation entre dérive et ces facteurs est variable d'un genre à l'autre, d'une espèce à l'autre.

Pour ce qui est du cas particulier des Hydropsychidae et notamment de *C. digitata*, certaines relations entre la dérive et la vitesse du courant, la densité de la faune, la qualité et la quantité de nourriture sont connues. Au travers des résultats acquis lors de nos expériences et des données de la littérature, nous allons préciser l'influence de ces différents paramètres sur la dérive des *Cheumatopsyche* et évaluer leur optimum ou leur plage de tolérance.

4.1. Vitesse du courant

Le courant véhicule l'oxygène et la nourriture des insectes filtreurs et constitue en ce sens un facteur nécessaire. Néanmoins chaque espèce vit dans une gamme de courants définie, qu'elle tend à rejoindre par migration (dérive active, émigration). Mais la vitesse du courant est également un facteur limitant dans la mesure où contribue, lorsqu'elle est trop élevée et de part la pression qu'elle engendre, au décrochement des organismes et donc alimente la dérive.

Pour ce qui est des Hydropsychidae, la vitesse du courant est un facteur important dans la distribution des espèces et surtout dans le partitionnement de l'espace entre les différentes espèces affines et sympatriques (EDINGTON, 1965, 1968; EDINGTON et al., 1983), chaque espèce ayant son propre rhéopréférendum (MALAS & WALLACE, 1977; WALLACE et al., 1977). En Afrique de l'Ouest, les deux espèces *C. falcifera* et *C. digitata*, ont des rhéopréférendum distincts; celui de la première espèce étant plus élevé ($0,70 \text{ m s}^{-1}$) que celui de la seconde ($0,50 \text{ m s}^{-1}$, ELOUARD, 1983). Notons que dans les deux cas la valence rhéophile (= plage de tolérance vis-à-vis du courant) est très étendue, surtout celle des stades âgés. Des expériences préliminaires, avec le même dispositif d'élevage, nous ont montré que *C. digitata* préférerait des courants moyens ($0,5 \text{ m s}^{-1}$) à des courants plus lents (HIDEUX, 1985 b, 1986 a). Remarquons que la première valeur est identique à celle mesurée dans la nature pour cette espèce. La vitesse du courant employée dans nos expériences correspond donc à l'optimum requis pour l'espèce *C. digitata*. Il ne nous paraît donc pas vraisemblable que la quantité de dérive soit, dans nos conditions d'élevage, fortement influencée par la vitesse du courant.

4.2. Densité des larves

Les larves d'Hydropsychidae peuvent atteindre dans leur milieu des densités très importantes. MÜLLER (1956) note dans certaines rivières de Suède des densités de larves d'*Hydropsyche* supérieures à 50 millions l'hectare. Dans les rivières d'Afrique de l'Ouest, STATZNER et al. (1987) signalent des densités de 22 000 par m^2 de *C. digitata* soit 220 millions à l'hectare. Toutefois, des densités de 176 000 Hydropsychidae par m^2 , soit 1,76 milliard à l'hectare, ont également été observées (ELOUARD et al., 1979). Une telle abondance d'Hydropsychidae

provoque parfois des nuisances (UÉNO, 1952; TSUDA, 1961). Ces densités sont très largement supérieures à celles de nos gouttières.

La dérive a été considérée par certains hydrobiologistes comme le moyen employé par les organismes lotiques d'échapper aux trop fortes densités (MÜLLER, 1954; WATERS, 1961). De ce fait beaucoup d'espèces apparaissent comme dérivant selon une loi de densité dépendance (WALTON et al., 1977; WALTON, 1980) tandis que d'autres présentent un taux de dérive indépendant de leur densité (CORKUM, 1978; CIBOROWSKI, 1983). Il est donc intéressant de vérifier si les densités de larves dans les gouttières ne sont pas trop fortes et n'engendrent pas de ce fait, un surcroît de dérive. Pour ce qui est de *C. digitata*, STATZNER et al. (1987), après étude de la dérive dans différents type de gouttières, concluent qu'il n'y a pas de relation significative entre la densité et la dérive et ce, quelque soit le stade larvaire.

Toutefois, les milieux naturels sont beaucoup plus complexes que nos gouttières qui forment des espaces lisses et simples, largement ouverts où les probabilités de rencontre sont grandes (GLASS & BORBJERG, 1969). Dans les rivières, les cailloux alvéolés sont couverts de *Tristicha* (Podostémacées moussues) qui offrent de nombreuses caches permettant des densités plus élevées que dans les gouttières. Cette observation a également été faite pour les larves d'*Hydropsyche* d'Angleterre plus abondantes sur les rochers couverts de mousses épaisses que sur ceux qui en sont dépourvus (PERCIVAL & WHITEHEAD, 1929). Notons que dans les cas de densité extrêmement forte observées dans la nature, nous ne connaissons pas le taux de dérive des *Cheumatopsyche*. Nous concluons donc, vu les faibles effectifs des *C. digitata* dans les gouttières, que la densité ne doit pas être dans nos expériences un facteur qui augmente la dérive dans de fortes proportions.

4.3. La qualité et la quantité de nourriture

Le manque de nourriture ou son inadaptation au mode de nutrition ou au régime des organismes mis en élevage peut provoquer la mortalité par inanition ou l'émigration des organismes affamés. Dans les deux cas, la quantité d'individus dérivants va augmenter.

D'une manière générale, les Hydropsychidae ont un régime omnivore et opportuniste (WIGGINS & MACKAY, 1978; PETERSEN, 1986 b; WALLACE & MERRITT, 1980; CHUTTER, 1968) mais peuvent opérer une certaine sélection (PETERSEN, 1985, 1986 a). Pour PETERSEN (1985), ils préfèrent les matières organiques animales. BENKE & WALLACE (1980), ROSS & WALLACE (1983) ainsi que VALETT & STANDFORD (1987) confirment ce fait et signalent qu'ils peuvent aussi brouter le périphyton ou bien même se nourrir du seston capturé par leur filet. D'une étude assez précise sur le régime alimentaire de trois *Hydropsyche* néarctiques, FULLER & MACKAY (1980, 1981) concluent que la croissance est plus

rapide lorsque le régime alimentaire est constitué de matière organique animales, moyenne lors de la consommation de diatomées et faible pour les débris de feuille ou les détritus. Toutefois, les plus jeunes stades consomment proportionnellement d'avantage de détritus que les stades âgés. Il semblerait également que le degré de consommation des proies soit différent selon les espèces et la saison.

La majorité des espèces d'Hydropsychidae tisse un filet. Ce filet sert à la fois de retraite dans sa partie resserrée et de filtre dans sa partie ouverte pour retenir les particules organiques en suspension ou les organismes dérivants. Son rôle n'est donc pas négligeable dans la nutrition des larves.

De très nombreux travaux ont été consacrés aux filets des Hydropsychidae et au rôle qu'il assume (PHILIPPSON, 1953; WALLAS & MALAS, 1976; WALLACE, 1985 b; TACHET et al., 1986; EDINGTON et al., 1983). Il en découle que la forme et la taille des mailles sont spécifiques (WALLACE & MALAS, 1976; TACHET et al., 1986), voire intraspécifiques (ALSTAD, 1980; MALAS & WALLACE, 1976; WALLACE et al., 1977; WILLIAMS & HYNES, 1973). Les espèces qui tissent les mailles les plus grandes vivent dans des courants aux vitesses élevées (WALLACE, 1975 a; WALLACE et al., 1977; ALSTAD, 1980, 1982; FULLER et al., 1983) ou chargées en matière organique (TACHET et al., 1986). La consommation de proies a été mentionnée pour de nombreux Hydropsychidae. Elle est variable selon les espèces considérées mais comprend la majorité des insectes aquatiques. Citons pour l'Afrique les Chironomides et les *Centroptilum* (HYNES, 1975). La prédation des Simulies a été et plus particulièrement étudiée (POMEROY, 1916; GRENIER, 1943; DAVIES, 1950; JONES, 1950; CRISP, 1956; PETERSON, 1960; PETERSON & DAVIES, 1960; CARLSSON, 1962; HYNES & WILLIAMS, 1962; CHUTTER, 1968, 1971; BURTON & McRAE, 1972; MECOM, 1972; CROSBY, 1975; RHAME & STEWART, 1976). La capture de proies à l'aide de ces filets en font dans la majorité des cas des prédateurs passifs, opportunistes (OSWOOD, 1979) et globalement non sélectifs quant aux proies capturées; la sélection étant cependant plus grande lorsque l'on s'approche de la satiété (PASTOROK, 1980). Il semblerait toutefois que plus les *Cheumatopsyche* sont grands, plus grandes sont les proies capturées et plus large est le spectre de taille de proies (WALLACE, 1975 a et b; MALAS & WALLACE, 1977; ZARET, 1980; ALLAN, 1983).

En Afrique, les différentes espèces de *Cheumatopsyche* sont prédatrices (HYNES, 1975) et se nourrissent entre autres de Simulies (SERVICE & LYLE, 1975). *C. digitata* en consomme également avec parfois 30 % d'individus ayant ingéré des *S. damnosum* (SERVICE & ELOUARD, 1980). Vu leur faible association spatiale avec les larves de Simulies, cette prédation est essentiellement passive (ELOUARD, 1983). Si la majorité des auteurs s'accorde à penser que les *Cheumatopsyche* peuvent être carnivores, nous ne possédons aucune information quant à l'impérativité éventuelle de cet état pour l'ensemble du cycle larvaire ou surtout pour certains stades. Ces observations semblent donc confirmer que d'une

manière générale, les *Cheumatopsyche* sont omnivores; la prédation étant opportuniste, fonction de la disponibilité des proies et quasiment non sélective si ce n'est vis-à-vis des proies trop grosses. Il résulte de ce régime alimentaire fort souple et de cette prédation passive, qu'en dehors d'un impact direct des insecticides sur les populations d'Hydropsychidae, un effet important des campagnes de lutte contre l'onchocercose sur les populations larvaires de *Simulium damnosum* s.l. et sur l'ensemble de la faune aquatique non-cible, ne devrait pas notoirement influencer sur l'abondance des populations larvaires des *Cheumatopsyche*; fait qui semble jusqu'à lors se confirmer (ELOUARD, 1983; ELOUARD & JESTIN, 1983; ELOUARD & FAIRHURST, 1990). A l'inverse, l'arrêt des traitements et la réapparition des larves de *Simulium damnosum* s.l. ne devrait pas entraîner de forte augmentation des populations de *Cheumatopsyche*.

La construction de filets ne semble pas obligatoire. En zone arctique, certains Hydropsychidae ne construisent pas de filets pendant l'hiver, bien qu'ils continuent de se nourrir (MECOM, 1970; WILLIAMS & HYNES, 1973). Nous avons, à l'instar de STATZNER (1982), également observé que dans les rivières d'Afrique de l'Ouest, tous les individus ne construisent pas de filets. La proportion de *C. digitata* ayant tissé une nappe est parfois assez faible lorsque les densités sont élevées.

En gouttière on constate par contre que tous les individus tissent un filet. Ils sont disposés dans les angles des gouttières ou des cailloux voire entre un caillou et le bord de la gouttière. La qualité de l'eau, la vitesse du courant et surtout la quantité de matière organique en suspension pourrait rendre compte de ce fait. Rappelons d'une part, que les *C. digitata* sont nourris dans nos expériences, deux fois par jour avec un peu d'aliments lyophilisé. Vu le volume total du dispositif d'élevage, la densité de particules nutritives par volume d'eau est assez faible. D'autre part, au moins pendant les premiers jours de l'expérience, il n'y a point de périphyton dans les gouttières. Les larves de *C. digitata* pour se nourrir sont donc obligées de tisser des filets pour filtrer l'eau et retenir les particules en suspension ou de se livrer au cannibalisme. Il a de plus été observé dans la nature que la vitesse du courant influence sur l'abondance des filets tissés; plus la vitesse est réduite et plus la quantité de filets est faible (PHILIPSON, 1969; PHILIPSON & MOORHOUSE, 1974).

Dans les rivières africaines, au moins durant l'étiage, la quantité de périphyton sur les rochers est importante, de même que la matière organique qui s'y dépose, ce qui pourrait suffire à nourrir la majorité des larves d'Hydropsychidae qui n'aurait de ce fait pas besoin de filets. Il reste à savoir si la quantité de nourriture mise dans le dispositif d'élevage est suffisante à nourrir la population d'Hydropsychidae qui s'y trouve. La réponse semble être affirmative puisque au moins 30 % des individus terminent leur cycle de développement. Toutefois, le cannibalisme observé pourrait signifier le contraire sachant que la sélectivité de la nourriture et des proies est inversement proportionnelle à l'état

de jeûne (PASTOROK, 1980). Nous ne pouvons toutefois nous prononcer car nous ne savons si les victimes du cannibalisme dérivait mortes ou vivantes ou ont été capturées après une chasse active. Cette dernière éventualité nous paraît toutefois la moins probable vu les faibles densités des *C. digitata* dans les gouttières et sachant que les larves étaient toutes à peu près de même taille. Ce fait est important car bien que les larves d'Hydropsychidae préfèrent les grosses proies, il semble qu'un congénère de même taille constitue une proie dangereuse qui demande en plus une grande dépense d'énergie. Toutefois nous sommes certain que cela se produit lorsque les individus sont confinés dans un espace restreint, tel que les cages de 7 × 7 cm, d'où ils ne peuvent s'échapper. L'observation du comportement de larves de *C. digitata* lors de la rencontre d'un congénère confirme quelque peu cette hypothèse. Les deux combattants, érigent aux maximum leurs branchies ce qui les fait paraître deux fois plus volumineux qu'ils ne sont en réalité. Ce comportement est accompagné de mouvements de charge et de recul. La mort de l'un des combattant est une issue fréquente.

4.4. Conditions physico-chimiques

Certaines espèces animales exigent des conditions physico-chimiques très particulières pour se développer. Lorsque les valeurs requises ne sont pas présentes, la mort intervient à plus ou moins brève échéance; mort qui se traduira dans nos élevages par un accroissement de la dérive.

Nous n'avons que peu d'éléments pour juger de l'adéquation des paramètres physico-chimiques de nos élevages aux préférendums biologiques de *C. digitata*. Toutefois, la connaissance du milieu naturel dans lequel vit cette espèce nous fournit quelques indications.

Températures: Les larves de *C. digitata* sont trouvées dans des cours d'eau dont les températures varient généralement de 21 à 33 selon les saisons, gamme de variation dans laquelle sont comprises les températures de l'eau du dispositif d'élevage (HIDEUX, 1986 a). Nous ignorons toutefois s'il existe un optimum permettant une croissance maximale.

Oxygène: La teneur en oxygène dissous dans notre élevage oscille autour de 5 ppm, valeur légèrement supérieure à celle enregistrée à Tienfala sur le Niger sur le bief d'où proviennent les *C. digitata*.

Lumière: Les expériences préliminaires menées avec le même dispositif d'élevage ont mis en évidence que la mortalité dans les gouttières était plus faible lorsque celles-ci étaient soit exposées directement à la lumière naturelle, soit éclairées par de la lumière blanche enrichie aux U.V. Nous ne savons pas si l'action est directe en agissant sur la synthèse de la chitine ou indirecte en permettant le développement d'algues.

Cette constatation rejoint celle faite par HUGHES (1966 a, b) qui observe dans la nature que les *Cheumatopsyche* et les *Hydropsyche* du Natal préfèrent la pleine lumière à l'ombre. Toutefois, cet auteur ne détermine pas si la lumière agit directement ou non; l'action indirecte pouvant se manifester à travers la croissance des plantes aquatiques, la température ou les débris organiques tombant des arbres.

Conclusions

Les différentes expériences nous ont permis de confirmer la durée du cycle de développement de *C. digitata*. Elles nous ont également montré que l'élevage des larves et des nymphes de *Cheumatopsyche digitata* est possible en laboratoire. Les taux d'émergences obtenus dans les dernières expériences prouvent que les paramètres retenus sont voisins de ceux nécessaires au développement de cette espèce. Rappelons que les valeurs des paramètres fixés dans le dispositif d'élevage sont également voisins de ceux mesurés dans la nature; ces paramètres mesurés étant la vitesse du courant, les densités des larves, la qualité et la quantité de nourriture, la température de l'eau, l'oxygène dissous et succinctement la lumière.

Peut-on améliorer le fluvarium et modifier les paramètres principaux de façon à obtenir un taux supérieur de survie et d'émergence? Une réponse affirmative à cette question, conduisant à l'obtention de taux de survie de l'ordre de 80 % dans les gouttières témoins, permettrait de tester les IGR's sur cette espèce, avec une rigueur statistique.

Faute de pouvoir à l'heure actuelle répondre, il nous faut tout d'abord constater que nous ne connaissons pas la mortalité naturelle (s'il y en a une définie) de *C. digitata* dans la nature lorsque les paramètres sont optimum pour son développement.

Il faut ensuite rappeler que dans nos expériences le taux de mortalité est assimilé à la dérive. Or, nombre d'individus dérivants ne sont ni morts ni moribonds. Il est donc impératif de trouver une méthode pour décompter jour et nuit, les individus vivants qui dérivent, ce qui nous permettrait de connaître la mortalité réelle. Une autre solution consisterait à recycler dans l'appareil les individus vivants qui ont dérivé. Rappelons toutefois que l'observation d'une dérive importante de *Cheumatopsyche* vivants traduit très certainement une inadéquation des valeurs des paramètres mis en oeuvre. La modification du système en vue de limiter tout cannibalisme est également impérative.

On voit donc que la méthode d'élevage et les résultats présentés, permettent une assez bonne approche de la biologie et des préférences de l'espèce *C. digitata*. Ils ne sont toutefois, pas encore assez précis pour envisager des tests reproductibles et statistiquement fiables, d'insecticides régulateurs de croissance.

Remerciements

Nous tenons à remercier ici Madame R. LE BRETON pour la traduction du résumé en Anglais.

Bibliographie

- ADAMUS, P. R. & GAUFIN, A. R. (1976): A synopsis of nearctic taxa found in aquatic drift. — *Am. Midl. Nat.* **95**: 198–204.
- ALLAN, J. D. (1983): Predatory-Prey relationships. — In: *Stream Ecology. Application and Testing of general Ecological Theory.*, 191–229. J. R. BARNES et W. MINSHALL ed.: 399 pp.
- ALSTAD, D. N. (1980): Comparative biology of the common Utah Hydropsychidae (Trichoptera). — *Amer. Midl. Nat.* **103**: 167–174.
- (1982): Current speed and filtration rate link caddisfly phylogeny and distributional patterns on a stream gradient. — *Science* **216**: 553–554.
- BOURNAUD, M. & THIBAUT, M. (1973): La dérive des organismes dans les eaux courantes. — *Ann. Hydrobiol.* **4**: 11–49.
- BURTON, G. J., McRACE M. (1972): Observations on Trichopteran predators of aquatic stages of *Simulium damnosum* and other *Simulium* species in Ghana. — *J. Med. Entomol.* **9**: 289–294.
- CARLSSON, G. (1962): Studies on Scandinavian black flies. — *Opusc. ent. Suppl.* **21**: 1–280.
- CELLOT, B. (1982): Cycle annuel et zonation de la dérive des macroinvertébrés du Rhône en amont de Lyon. — Thèse Doct 3^{ème} cycle. — Univ. Claude Bernard, Lyon 1: 167 p.
- CELLOT, B., BOURNAUD, M. & TACHET, H. (1983): The movements of the larvae of *Hydropsyche* (Trichoptera) in a large river. — *Proceeding of the 4th intern. Symp. Trichoptera, Clemson (south Carolina)*, 11–16 July 1983, ed. MORSE (J.C.): 57–68.
- CHASTON, I. (1969): The light threshold controlling the periodicity of invertebrate drift. — *J. Anim. Ecol.* **38**: 171–181.
- (1972): Non-catastrophic invertebrate drift in lotic systems. — In: *Essays in Hydrobiology*, R. B. CLARK & R. J. WOOTTON Eds., Exeter: 33–51.
- CHUTTER, F. M. (1968): On the ecology of the fauna of stones in the current in a south African river supporting a very large *Simulium* (Diptera) population. — *J. Appl. Ecol.* **5**: 531–561.
- (1971): Hydrobiological studies in the catchment of Vaal Dam, South Africa. Part 2. The effect of stream contamination on the fauna of stones-in-current and marginal vegetation biotopes. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **56**: 227–240.
- CIBOROWSKI, J. J. H. (1983): Influence of current velocity, density and detritus on drift of two mayfly species (Ephemeroptera). — *Can. J. Zool.* **61**: 119–125.
- CORKUM, L. D. (1978): The influence of density and behavioral type on the active entry of two mayfly species (Ephemeroptera) into the water column. — *Can. J. Zool.* **56**: 1201–1206.
- CRISP, G. (1956): An ephemeral fauna of torrents in northern territories of the Gold Coast, with special references to the enemies of *Simulium*. *Ann. trop. — Med. Parasitol.* **50**: 260–267.
- CROSBY, T. K. (1975): Food of the New Zealand trichopterans *Hydrobiosis parumbripennis* McFarlane and *Hydropsyche colonica* McLACHLAN. — *Freshwat. Biol.* **5**: 105–114.

- DAVIES, D. M. (1950): A study of the black fly population of a stream in Algonquin Park, Ontario. — *Trans. R. Can. Instit.* **28**: 121—159.
- DAVIES, J. B., LE BERRE, R., WALSH, J. F. & CLIFF, B. (1978): Onchocerciasis and *Simulium* control in the Volta river basin. — *Mosquito News*, **38** (4): 466—472.
- DEJOUX, C. (1975): Nouvelle technique pour tester in situ l'impact de pesticides sur la faune aquatique non cible. — *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasitol.* **13** (2): 75—80.
- (1981): Toxicité pour la faune aquatique non-cible de quelques nouveaux insecticides. III. La deltaméthrine. — *Rev. Hydrobiol. trop.* **16** (3): 263—275.
- (1983): Utilisation du téméphos en campagne de lutte contre *Simulium damnosum* en Afrique de l'Ouest. Impact des premiers cycles de traitement sur le milieu aquatique. — *Rev. Hydrobiol. trop.* **16** (2): 165—179.
- DEJOUX, C. & ELOUARD, J.-M. (1977): Action de l'Abate sur les invertébrés aquatiques. I. Cinétiques du décrochement à court et moyen terme. — *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.* **11** (3): 217—230.
- DEJOUX, C., ELOUARD, J.-M., FORGE, P. & JESTIN, J.-M. (1981 a): 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 pesticides. — *Rev. Hydrobiologie trop.* **14** (3): 253—262.
- DEJOUX, C., GIBON, F.-M. & TROUBAT, J.-J. (1981 b): Impact de six semaines de traitement au chorphoxime sur les invertébrés du bassin du Bandama. — *Rapp. ORSTOM, Lab. Hydrobiologie Bouaké*, no 41: 27 p.
- DEJOUX, C., GIBON, F. M. & YAMEOGO, L. (1985): Toxicité pour la faune non-cible de quelques insecticides nouveaux utilisés en milieu aquatique tropical. IV. Le *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis*. — *Rev. Hydrobiol. trop.* **18** (1): 31—49.
- EDINGTON, J. M. (1965): The effect of water flow on populations of net-spinning Trichoptera. — *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.* **13**: 40—48.
- (1968): Habitat preferences in net-spinning caddis larvae with special reference to the influence of water velocity. — *J. Anim. Ecol.* **37**: 675—692.
- EDINGTON, J. M., EDINGTON, M. A. & DORMAN, J. A. (1983): Habitat partitioning amongst Hydropsychid larvae of a Malaysian stream. — *Proceeding of the 4th intern. Symp. Trichoptera, Clemson (south Carolina), 11—16 July 1983*, ed. MORSE (J. C.): 123—129.
- ELOUARD, J.-M. (1983): Impact d'un insecticide organophosphoré (le téméphos) sur les entomocénoses associées aux stades préimaginaux du complexe *Simulium damnosum* THEOBALD (Diptera: Simuliidae). — *Thèse de Doctorat d'État, Université Paris XI, centre d'Orsay, ORSTOM publ., Paris*: 576 p.
- ELOUARD, J.-M., DEJOUX, C., TROUBAT, J.-J.M. & MASLIN, J.-L. (1979): Les peuplements d'Invertébrés benthiques de la Maraoué avant son traitement au téméphos. I. Equilibres faunistiques. — *Rapp. ORSTOM, Lab. Hydrobiologie Bouaké*, no 298: 150 pp.
- ELOUARD, J.-M., DEJOUX, C. & TROUBAT, J.-J. (1982): Action du *Tephrosia vogelii* (Leguminosae) employé dans les pêches traditionnelles sur les Invertébrés benthiques de la Maraoué (Côte d'Ivoire). — *Rev. Hydrobiol. trop.* **15** (2): 177—178.
- ELOUARD, J.-M. & FAIRHURST, C. P. (1990): Impact des insecticides antisimulidiens employés par le Programme de Lutte contre l'Onchocercose sur les entomocénoses aquatiques. Emploi alterné de l'Abate, du chlorphoxime et du *Bacillus thuringiensis*. — *Bull. IFAN 47 A* (1): 165—183.
- ELOUARD, J.-M. & HIDEUX, P. (1984): Test à moyen terme de la toxicité de la Permethrine épanchée sur le *Sassandra* dans le cadre du programme de Lutte contre

- L'Onchocercose. I: quatre premières semaines de traitement. — Rapp. ORSTOM, lab. Hydrobiol. Bamako, 3: 74 p.
- ELOUARD, J.-M. & JESTIN, J.-M. (1982): Impact of the temephos on the non target fauna. A. Utilization of correspondence analysis for studying surveillance data collected in the onchocerciasis control programme. — Rev. Hydrobiol. trop. 15 (1): 23—31.
- — (1983): Impact du téméphos (Abate) sur les Invertébrés non cibles. B. Un indice biocénotique pour mesurer l'action du téméphos sur la faune lotique non cible des rivières traitées dans le cadre du Programme de Lutte contre l'Onchocercose. — Rev. Hydrobiol. trop. 16 (4): 341—351.
- ELOUARD, J.-M. & LEVEQUE, 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.
- FULLER, L. R. & MACKAY, R. J. (1980): Feeding ecology of three species of *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae) in southern Ontario. — Can. J. Zool. 58 (12): 2239—2251.
- — (1981): Effects of food quality on the growth of three *Hydropsyche* species (Trichoptera: Hydropsychidae). — Can. J. Zool. 59 (6): 1133—1140.
- FULLER, L. R., MACKAY, R. J. & HYNES, H. B. N. (1983): Seston capture by *Hydropsyche betteni* nets (Trichoptera: Hydropsychidae). — C. R. Acad. Sci., Paris 276: 375—378.
- GIBON, F. M. & STATZNER, B. (1985): Longitudinal zonation of lotic insects in the Bandama river system (Ivory Coast). — Hydrobiologia 122: 61—64.
- GLASS, L. W. & BOJBERG, R. V. (1969): Density and dispersion in laboratory culture of caddisfly larvae (*Cheumatopsyche*; Hydropsychidae). — Ecology 50 (6): 1082—1084.
- GRENIER, P. (1943): Observations sur quelques stations de Simulies. Parasites et prédateurs de larves et nymphes. — Bull. Soc. Path. Exot. 36: 105—110.
- HIDEUX, P. (1985 a): Test des insecticides régulateurs de croissance (IGR's) sur l'entomofaune aquatique. Première phase: construction et mise au point d'un appareil de mise en survie des organismes. — Rapp. ORSTOM, Lab. Hydrobiol. Bamako, no 6: 7 pp.
- (1985 b): Test des insecticides régulateurs de croissance (IGR's) sur l'entomofaune aquatique. II — Mise en élevage de la faune entomique non-cible en vue de tester les IGR's. — Rapp. ORSTOM, Lab. Hydrobiol. Bamako, no 7: 27 pp.
- (1986 a): Test des insecticides régulateurs de croissance (IGR's) sur l'entomofaune aquatique. III — Elevage d'éléments de la faune entomique. Test de l'OMS 3019. — Rapp. ORSTOM, lab. Hydrobiol. Bamako, no 18:, 56 pp.
- (1986 b): Test des insecticides régulateurs de croissance (IGR's) sur l'entomofaune aquatique. IV — Test de l'OMS 3019 et du Dimilin sur les larves de Trichoptères Hydropsychidae. — Rapp. ORSTOM, lab. Hydrobiol. Bamako, no 20, 15 pp.
- HUGHES, D. A. (1966 a): Mountain streams of the Barbeton area, eastern Transvaal. Part 1: A survey of the fauna. — Hydrobiologia 27: 401—438.
- (1966 b): Mountain streams of the Barbeton area, eastern Transvaal. Part II: The effect of vegetational shading and direct illumination on the distribution of the fauna. — Hydrobiologia 27: 439—459.
- HYNES, H. B. N. & WILLIAMS, T. R. (1962): The effect of DDT on the fauna of a central African stream. — Ann. trop. Med. Parasit. 56: 78—91.
- HYNES, J. D. (1975): Annual cycles of macro-invertebrates of a river in southern Ghana. — Freshwat. Biol. 5: 71—83.

- JONES, J. R. E. (1950): A further ecological study of the river Rheidol: the food of the common insects of the main-stream. — *J. Anim. Ecol.* **19**: 159—174.
- MALAS, D. & WALLACE, J. B. (1977): Strategies for coexistence in three species of net-spinning caddisfly (Trichoptera) in second order southern Appalachian streams. — *Can. J. Zool.* **55**: 1829—1840.
- MECOM, J. O. (1970): Unusual case building behavior of *Hydropsyche occidentalis* larvae. — *Entomol. News* **81**: 33—35.
- (1972): Feeding habits of Trichoptera in a mountain stream. — *Oikos* **23**: 401—407.
- MOGEL, R., RIEDER, N. & STATZNER, B. (1985): Ein Gerät zur Freilandbeobachtung des nächtlichen Verhaltens von benthischen Bachtieren, mit Befunden aus der Gattung *Hydropsyche* (Trichoptera, Insecta). — *Carolinea* **42**: 121—128.
- MÜLLER, K. (1954): Investigations on the organic drift in north Swedish streams. — *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* **35**: 133—148.
- (1956): Das produktionsbiologische Zusammenspiel zwischen See und Fluß. — *Ber. Limnol. Flußstn. Freudenthal* **7**: 1—8.
- OSWOOD, M. W. (1979): Abundance pattern of filter feeding caddisflies (Trichoptera: Hydropsychidae) and seston in Montana (U.S.A.) lake outlet. — *Hydrobiologia* **63**: 177—183.
- PASTOROK, R. A. (1980): The effects of predator hunger and food abundance on prey selection of *Chaoborus* larvae. — *Limnol. Oceanogr.* **25**: 910—921.
- PAUGY, D., YAMEOGO, L., BIHOUM, M., COULIBALY, B., DOLBEZANGA, B. & SINEYOGO, T. (1984): Premiers traitements du Sassandra à la Permethrine (Talcord). Impact sur la faune non-cible. — *Rapp. OMS/OCP/VCU* **84**: 13 p.
- PERCIEVAL, E. & WHITEHEAD, H. (1929): A quantitative study of some types of stream bed. — *J. Ecol.* **17**: 282—314.
- PETERSEN, L. B.-N. (1985): Food preference of three species of *Hydropsyche* (Trichoptera). — *Verh. intern. Verein. Limnol.* **22**: 3270—3274.
- (1986 a): Direct observations of *Hydropsyche* prey selection. — *Proceeding of the 5th intern. symp. trichoptera*, Lyon (France), ed. BOURNAUD (M.) & TACHET (H.): 293—297.
- PETERSEN, R. C. (1986 b): Seston quality as a factor influencing trichopteran populations. — *Proceeding of the 5th intern. symp. trichoptera*, Lyon (France), ed. BOURNAUD (M.) & TACHET (H.): 293—297.
- PETERSON, B. V. (1960): Notes on some natural enemies of Utah blackflies (Diptera: Simuliidae). — *Can. Entomol.* **92**: 266—274.
- PETERSON, B. V. & DAVIES, D. M. (1960): Observation on some insect predators of black flies (Diptera: Simuliidae) of Algonquin Park, Ontario. — *Can. J. Zool.* **38**: 9—18.
- PHILIPSON, G. N. (1953): The larva and pupa of *Hydropsyche instabilis* CURTIS (Trichoptera: Hydropsychidae). — *Proc. R. ent. Soc. Lond., (A)* **28**: 17—23.
- (1969): Some factors affecting the net spinning of caddisfly *Hydropsyche instabilis* CURTIS (Trichoptera: Hydropsychidae). — *Hydrobiologia* **34**: 369—377.
- PHILIPSON, G. N. & MOORHOUSE, B. H. S. (1974): Observations on ventilatory and net-spinning activities of larvae of the genus *Hydropsyche* Pictet under experimental conditions. — *Freshwat. Biol.* **4**: 525—533.
- POMMEROY, A. W. J. (1916): Note on five north American buffalo gnats of the genus *Simulium*. — *U.S. Depart. Agric. Bull.* **329**: 1—48.
- RHAME, R. E. & STEWART, K. W. (1976): Life cycle and food habits of three Hydropsychidae (Trichoptera) species in the Brazos river, Texas. — *Trans. Am. ent. Soc.* **102**: 65—69.

- ROSS, D. H. & WALLACE, J. B. (1983): Longitudinal patterns of production, food consumption, and seston utilization by net-spinning caddisflies (Trichoptera) in a southern Appalachian stream (U.S.A.). — *Holarctic Ecol.* 6: 270—274.
- SERVICE, M. W. & ELOUARD, J.-M. (1980): Serological identification of the predators of the complex of *Simulium damnosum* THEOBALD (Diptera: Simuliidae) in the Ivory Coast. — *Bull. ent. Res.* 70: 657—663.
- SERVICE, M. W. & LYLE, P. T. W. (1975): Detection of the predators of *Simulium damnosum* by the precipitin test. — *Ann. trop. Med. Parasitol.* 69 (1): 105—108.
- STATZNER, B. (1981): A progress report on Hydropsychidae from the Ivory Coast: characters of specific identification of larvae and population dynamics of four abundant species. — *Proceeding of the 3rd intern. symp. Trichoptera, Perugia (Italie)*. Ed. G. P. MORETTI, ser. *Entomologica* 20: 329—335. Junk publ., La Hagues.
- (1982): Population dynamics of Hydropsychidae (Insecta: Trichoptera) in the N'Zi river (Ivory Coast), a temporary stream partly treated with the insecticide Chlorphoxim. — *Rev. Hydrobiol. trop.* 15 (2): 157—176.
- (1984): Keys to adult and immature Hydropsychidae in the Ivory Coast (West Africa) with notes on their taxonomy and distribution (Insecta: Trichoptera). — *Spixiana* 7: 23—50.
- STATZNER, B., DEJOUX, C. & ELOUARD, J.-M. (1985 a): Field experiments on the relationship between drift and benthic densities of aquatic insects in tropical streams (Ivory Coast). I. Introduction: review of drift literature, methods and experimental conditions. — *Rev. Hydrobiol. trop.* 17 (4): 319—333.
- STATZNER, B., ELOUARD, J.-M. & DEJOUX, C. (1985 b): Field experiments on the relationship between drift and benthic densities of aquatic insects in tropical streams (Ivory Coast). II. *Cheumatopsyche falcifera* (Trichoptera: Hydropsychidae). — *J. Animal. ecol.* 55: 93—110.
- — — (1987): Field experiments on the relationship between drift and benthic densities of aquatic insects in tropical streams (Ivory Coast). III. Trichoptera. — *Freshwater biology* 17: 391—404.
- TACHET, H., PIERROT, J. P. & BOURNAUD, M. (1986): Distribution of the *Hydropsyche* larvae and the structure of their nets. — *Proceeding of the 5th intern. symp. trichoptera, Lyon (France)*, ed. BOURNAUD (M.) & TACHET (H.): 281—286.
- TROUBAT, J.-J. (1981): Dispositif à gouttières multiples destiné à tester in situ la toxicité des insecticides vis-à-vis des invertébrés benthiques. — *Rev. Hydrobiol. trop.* 14 (2): 149—152.
- TROUBAT, J.-J., GIBON, F.-M., WONGBE, A. I. & BIHOUM, M. (1982): Action du *Bacillus thuringiensis* BERLINER H14 sur les Invertébrés aquatiques. II. Effet d'un épandage sur le cycle de dérive et les densités d'insectes benthiques. — *Rapp. ORSTOM, Lab. Hydrobiologie Bouaké*, no 48: 17 pp.
- TROUBAT, J.-J. & BIHOUM, M. (1985): Test à moyen terme de la toxicité de la Permethrine épanchée sur le *Sassandra* dans le cadre du Programme de Lutte contre l'Onchocercose. II. septième et huitième semaine de traitements. — *Rapp. ORSTOM, lab. Hydrobiologie Bamako*, 4: 20 p.
- TSUDA, M. (1961): Important role of net-spinning caddis-fly larvae in Japanese running water. — *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.* 14: 376—377.
- UENO, M. (1952): Caddis fly larvae interfering with the flow in the waterway tunnels of a hydraulic power plant. — *Kontyû* 19 (1—8): 188.
- VALETT, H. M. & STANDFORD, J. A. (1987): Food quality and Hydropsychid caddisfly density in a lake outlet stream in Glacier National Park, Montana, USA. — *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 44 (1): 77—82.

- WALLACE, J. B. (1975 a): Food-partitioning in net-spinning Trichoptera larvae: *Hydropsyche venularis*, *Cheumatopsyche etrona* and *Macronema zebratum*. — Ann. Ent. Soc. Amer. **68**: 463–472.
- (1975 b): The larval retreat and food of *Arctopsyche*, with special phylogenetic notes on feeding adaptations in Hydropsychidae larvae. — Ann. Entomol. Soc. Am. **68**: 167–173.
- WALLACE, J. B. & MALAS, D. (1976): The significance of the elongate, rectangular mesh found in capture nets of fine particle filter feeding Trichoptera larvae. — Arch. Hydrobiol. **77** (2): 205–212.
- WALLACE, J. B. & MERITT, W. (1980): Filter-feeding ecology of aquatic insects. — Ann. Rev. Entomol. **25**: 103–132.
- WALLACE, J. B., WEBSTER, J. R. & WOODALL, W. R. (1977): The role of filter feeders in flowing waters. — Arch. Hydrobiol. **79**: 506–532.
- WALTON, O. E. (1980): Invertebrate drift from predator-prey associations. — Ecology **61**: 1486–1497.
- WALTON, O. E., REICE, S. R. & ANDREWS, R. W. (1977): The effect of density, sediment particle size and velocity on drift of *Acroneuria abnormis* (Plecoptera). — Oikos **28**: 291–298.
- WATERS, T. F. (1961): Standing crop and drift of stream bottom organisms. — Ecology **42**: 532–537.
- (1972): The drift of stream insects. — Ann. Rev. Entomol. **17**: 253–272.
- WIGGINS, G. B. & MACKAY, R. J. (1978): Some relationships between systematics and trophic ecology in nearctic aquatic insects, with special reference to Trichoptera. — Ecology **59** (6): 1211–1220.
- WILLIAMS, N. E. & HYNES, H. B. N. (1973): Microdistribution and feeding of the net-spinning caddisflies of a canadian stream. — Oikos **24**: 73–84.
- YAMEOGO, L. (1980): Modification des entomocénoses d'un cours d'eau tropical soumis à un traitement antisimulidien avec *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis*. — Mém. d'Ingénieur de l'Université de Ouagadougou: 127 p.
- ZARET, T. M. (1980): Predation and freshwater communities. — Yale Univ. Press, New Haven, 187 pp.

Submitted: 12 July 1990; accepted: 14 April 1991.