

## ***Cinétique de colonisation des substrats flottants par les stades préimaginaux de Simulies (Diptera : Simuliidae)***

Jean-Marc ELOUARD (1)

### RÉSUMÉ

*Les stades préimaginaux de Simulium damnosum s. l. ont une dynamique de colonisation des substrats flottants différente selon qu'ils sont jeunes ou âgés. La distribution des premiers étant de type agrégatif, celle des seconds accumulatif.*

*Ce modèle n'est pas observé pour les autres espèces de Simulies peuplant les biefs de la basse Maraoué (Côte d'Ivoire). Les mêmes expériences menées alors que la rivière était traitée depuis 9 mois au téméphos ne permettent pas de mettre en évidence l'impact hebdomadaire des traitements. Si un impact existe, il est du même ordre de grandeur que les variations naturelles.*

MOTS-CLÉS : Simulies — *Simulium damnosum* — Colonisation — Téméphos — Côte d'Ivoire.

### ABSTRACT

#### THE COLONIZATION DYNAMICS OF FLOATING SUBSTRATES BY PREIMAGINAL INSTARS OF SIMULIUM (DIPTERA; SIMULIDAE)

*Experiments were performed on floating stripes of polyethylene and brush or broom-type substrates, before and after a nine month insecticide treatment of the River Maraoué (Ivory Coast).*

*Simulium damnosum s. l. preimaginal instars colonized the substrate according to their age : the younger were distributed following an aggregative model, while the older larvae followed a cumulative model. The other Simulium species (S. adersi, S. unicornutum and S. tridens) appeared later on.*

*The methods used did not show any influence of the insecticide treatment on the colonization dynamics by Simulium sp.*

KEY-WORDS : Simulium — *S. damnosum* — Insecticide — West Africa — Ivory Coast.

### INTRODUCTION

Lors des études de terrain portant sur la biologie ou l'écologie des insectes aquatiques, l'utilisation de substrats artificiels s'avère bien souvent plus performante que l'échantillonnage de substrats naturels.

Les premiers présentent plusieurs avantages tels qu'une dégradation faible assurant un aspect, une texture et une attractivité constants; une forme et une taille invariables qui permettent de les assimiler à des unités de prélèvement statistiquement comparables; une abondance sur le lieu d'expérience en

(1) Hydrobiologiste ORSTOM, Laboratoire d'Hydrobiologie, ORSTOM, BP 2528, Bamako, Mali.

fonction des objectifs et des besoins. Or, la quantification écologique *in situ*, nécessite un échantillonnage fréquent comportant de nombreux prélèvements comparables et s'il est souvent difficile de trouver le nombre suffisant de substrats naturels satisfaisant aux mêmes conditions du milieu, il est par contre aisé de disposer sur un bief de la quantité requise pour une expérience donnée.

La colonisation des substrats nouvellement immergés n'est pas instantanée. Leur utilisation doit donc tenir compte de la cinétique de colonisation. Des expériences préalables auront pour but de déterminer la durée d'immersion nécessaire à une colonisation optimale pour l'usage recherché.

De nombreuses études expérimentales ont montré que de nouvelles collections d'eau ou que des portions de rivière nouvellement mises en eau, sont rapidement colonisées par quantité d'invertébrés provenant d'habitats voisins (WILLIAMS & HYNES, 1976, 1977; PATERSON & FERNANDO, 1969). Le temps requis pour que la communauté du nouvel habitat soit riche, diversifiée et peut-être en équilibre, dépend, d'une part de la maturité de l'habitat (KENSIER & CRISP, 1965), des espèces présentes et de leur abondance dans les habitats voisins (SIMBERLOFF & WILSON, 1969).

Le processus de colonisation fait partie du cycle permanent de redistribution du benthos tel que le suggèrent TOWNSEN & HILDREW (1976). SHELDON (1977) postule que la faune de chaque bief se trouve dans un équilibre transitoire maintenu par un taux élevé d'émigration et immigration. Les conséquences de cette perspective dynamique sont nombreuses. STOUT & VANDERMEER (1975) suggèrent, par exemple, que les interactions entre espèces pourraient être gouvernées par le taux auquel les nouveaux individus arrivent sur une aire de la rivière.

McARTHUR & WILSON (1963) formalisent ces notions par un modèle d'équilibre apparenté à la diffusion moléculaire, en ce qui concerne la colonisation des îles et les critères nécessaires à la formation de communautés stables. Ils suggèrent que le nouvel habitat doit avoir un taux de colonisation élevé pour les nouvelles espèces, combiné à un taux d'extinction faible pour celles qui sont installées. Puis, si la colonisation continue à un taux constant, l'influx de nouvelles espèces doit entraîner un accroissement progressif du taux d'extinction pour les espèces établies et un taux décroissant de colonisation jusqu'à ce qu'un équilibre soit atteint. Celui-ci a lieu lorsque le taux de colonisation est équivalent au taux d'extinction. Toutefois, l'occupation transitoire d'unités d'habitat adjacentes par des mouvements s'apparentant à la diffusion est considérée par certains auteurs comme triviale (SMITH, 1972).

DICKSON & CAIRNS (1972), ROSENBERG & RESH

(1982), utilisent ce modèle pour affirmer l'utilité de certains types de substrats artificiels pour récolter des données quantitatives sur les invertébrés aquatiques.

Le modèle de diffusion simple a été vérifié à plusieurs reprises dans le cas de colonisations de biefs ou de portions de rivières (WILLIAMS & HYNES, 1976, 1977). Par contre, l'état d'équilibre<sup>1</sup> relatif a été atteint dans certaines expériences de colonisation de substrats (KHALAF & TACHET, 1977) mais pas dans d'autres (DICKSON & CAIRNS, 1972). En fait, il semblerait qu'un équilibre relatif s'instaure lorsque le substrat, ou son recouvrement, se modifie peu au cours du temps. Dans le cas contraire, les espèces se succèdent en fonction de leur adaptation aux modifications du substrat. Ainsi, le développement du périphyton et l'encrassement des substrats avec le temps d'exposition influencent grandement le taux de colonisation et la composition des communautés de macro-invertébrés qui s'y développent (McAULIFFE, 1983). Le temps d'immersion est donc primordial pour obtenir une communauté d'organismes représentative (cas d'atteinte de l'équilibre) ou pour comparer des données (cas d'évolution permanente).

La dynamique de colonisation a déjà été étudiée pour de nombreux types de substrats artificiels. Les cinétiques observées sont relativement différentes d'une expérimentation à l'autre, et selon les espèces concernées. KHALAF et TACHET (1977) observent une stabilité relative des effectifs au bout de 16 jours de colonisation mais une structure du peuplement évoluant tout au long des 34 jours. MEIER *et al.* (1969) observent que le maximum de colonisation apparaît à 39 jours puis décroît jusqu'à la fin de l'expérience (60 jours). En ce qui concerne la recolonisation de substrats rocheux d'un bief WILLIAM & HYNES (1976) rapportent qu'un état d'équilibre est atteint après 109 jours. Les résultats présentés par DEJOUX *et al.* (1983) sont également très différents d'une expérience à l'autre, et pour chacun des taxons considérés. En saison sèche et sans épandage hebdomadaire d'insecticides, ils observent une abondance qui est maximale au bout d'une quinzaine de jours, puis qui décroît jusqu'à la fin de l'expérience (25 à 30 jours). En saison sèche et avec des épandages hebdomadaires d'insecticide ou en saison des pluies sans épandage, l'abondance croît jusqu'à la fin de l'expérience.

La richesse et la diversité des peuplements varient également en fonction du temps d'exposition. Toutefois, les résultats publiés sont également très différents. KHALAF & TACHET (1977) montrent que ces

(1) Selon les auteurs, il s'agit de la stabilité du nombre d'espèces ou de l'abondance totale.

deux paramètres croissent rapidement durant les quatre premiers jours après leur immersion puis se stabilisent, alors qu'ils augmentent durant les 60 jours de l'expérience de MEIER *et al.*

DEJOUX *et al.* n'observent aucune stabilité des communautés dans leurs expériences et invoquent des « pulsions » (axes 3 et 4 d'une analyse factorielle des correspondances) tendant à stabiliser en un « pseudo climax passager » les variations de structure des communautés observées sur les axes 1 et 2.

Sans s'engager dans de telles spéculations, on peut conclure au vu des résultats très différents publiés par les auteurs, que les modèles, les vitesses et l'équilibre des colonisations dépendent de nombreux facteurs (dont la densité de la faune, l'habitat environnant, la mobilité des espèces, le type de substrat, la production en péryphyton, la compétition spécifique...), et que leur étude nécessite un protocole très strict.

Les expériences utilisant des substrats artificiels devront donc être réalisées dans les mêmes conditions d'environnement et de durée. Celles que nous avons réalisées sur un bief de la Maraoué (bassin du Bandama, Côte d'Ivoire), avaient pour but d'étudier la colonisation par les stades préimaginaux de *Simulies* et plus particulièrement de *S. damnosum s. l.*, des substrats flottants, c'est-à-dire des supports ayant un point fixe, immergés ou non, et dont la partie distale est mobile à la surface de l'eau ou juste en dessous (tiges, feuilles d'arbres ou de graminées, plantes aquatiques...). Nous avons choisi d'étudier les substrats flottants car les larves de *S. damnosum s. l.* les colonisent préférentiellement aux substrats ancrés (rochers, troncs) (LE BERRE, 1966). Sur ces substrats, les densités des *Simulies*, ainsi que leurs associations spécifiques, ne sont pas constantes. Elles fluctuent en fonction des saisons, des variations climatiques, hydrologiques, rhéologiques, biocénotiques et phytocénotiques. (ELOUARD, 1983; ELOUARD & GIBON, 1985).

Les substrats flottants sont périodiquement immergés et exondés. Il est alors logique de penser que la composition faunistique de l'entomocénose portée par un substrat nouvellement immergé, varie à court terme selon le schéma classique de colonisation des milieux vierges qui voient se succéder toute une série de structures faunistiques allant de la faune pionnière jusqu'à un certain équilibre biocénotique. Il est donc intéressant de suivre la dynamique de colonisation des substrats, par les stades préimaginaux (larves et nymphes) des *Simulies* en général et de *Simulium damnosum s. l.* en particulier. Rappelons que *S. damnosum s. l.* est un complexe d'espèces vectrices de l'onchocercose humaine en Afrique.

Une telle étude devait permettre :

— De déterminer le nombre de jours nécessaires à

l'obtention d'une biocénose arrivée à l'équilibre et dans laquelle se développe *S. damnosum s. l.* Cela, d'une part, pour utiliser de façon optimale les substrats artificiels, et d'autre part, pour reconnaître, sur un substrat naturel, le degré de « maturation » de la biocénose qui le colonise voire sa durée approximative d'immersion.

— D'identifier les espèces pionnières et les espèces des entomocénoses structurées.

— Enfin, d'essayer de percevoir à l'échelle de la semaine les modifications biocénotiques qu'entraînent les épandages répétés d'insecticide tel que le téméphos (Abate ®, organophosphoré), utilisé pour détruire les populations larvaires du vecteur de l'onchocercose.

## 2. TECHNIQUES D'ÉTUDE

Cette étude a été menée avec deux types de substrats artificiels :

— Les bandelettes en polyéthylène : bien qu'elles soient très employées pour l'étude de la bioécologie des stades préimaginaux des *Simulies* dans toutes les régions du globe (ELSEN, 1980; FALLIS, 1968; OBENG, 1967; PEGEL & RUHM, 1976; WILLIAMS & OBENG, 1962), elles ont cependant l'inconvénient de n'abriter que peu de faune entomique non simuli-dienne (ELOUARD, 1983).

— Des substrats artificiels de type balai : ils sont colonisés de façon très satisfaisante par toutes les espèces de *Simulies* présentes sur les biefs de la basse Maraoué et également par une quantité non négligeable de groupes entomiques non simuli-diens (ELOUARD, 1984).

Substrats et bandelettes étaient suspendus par un fil à un treillis en câble tendu au-dessus de la rivière. Les vitesses de courant enregistrées allaient de 0,80 m s<sup>-1</sup> à 1 m s<sup>-1</sup>.

Deux expériences ont été réalisées, l'une alors que la rivière n'était pas encore traitée aux insecticides antisimuli-diens dans le cadre du Programme de Lutte contre l'Onchocercose, l'autre alors que la rivière était, depuis 9 mois, traitée chaque semaine au téméphos. Durant la première expérience, les deux techniques (balais et bandelettes) ont été utilisées simultanément sur le même bief, durant 27 jours, de fin novembre à mi-décembre. Cette période fut retenue car elle est caractérisée, non seulement par une faune riche et abondante, mais parce qu'elle permet, de par la structure du gîte et l'hydraulicité de la rivière, de disposer d'importantes surfaces d'eau aux courants semblables et relativement semblables dans le temps. Durant la seconde expérience conduite, durant 29 jours, l'année suivante, également aux mois de novembre et décembre, seuls les balais ont été utilisés car ils s'étaient révélés, lors

de la première expérience, plus performants que les bandelettes dans la récolte de la faune autre que *S. damnosum s. l.*

Durant les 27 et 29 jours que durèrent les expériences, trois balais et trois bandelettes étaient prélevés quotidiennement et de façon aléatoire. Les résultats sont exprimés en moyenne par échantillon. Les stades larvaires ont été déterminés par biométrie, en mesurant la longueur entre le phragme mandibulaire et la postgéné (ELOUARD, 1978; FREDEEN, 1976).

### 3. RÉSULTATS

#### 3.1. Expérience réalisée avant les traitements au téméphos

##### 3.1.1. COLONISATION PAR LES LARVES DU COMPLEXE *Simulium damnosum*

Les populations de *S. damnosum s.l.* colonisent

très rapidement les bandelettes (fig. 1a). En effet, dès les premiers jours, on peut noter la présence de quelques larves et à partir du cinquième jour, on observe des densités relativement grandes. Ces observations confirment celles de DISNEY (1972), LEWIS & BENNETT (1974), MARR (1962), ZAHAR (1951). Tous ces auteurs constatent que, dès 24 heures après la mise en place des substrats, on trouve des pontes et des larves de *Simulies* de tous stades.

L'évolution globale des densités est très variable, conférant à la courbe un profil en dents de scie (fig. 1a). Ce résultat semble en désaccord avec les observations de DISNEY (1972) et de ELSÉN (1980), rapportant une augmentation du nombre de larves, fonction du temps de colonisation.

Si l'on examine la cinétique de colonisation pour chacun des stades préimaginaux, on s'aperçoit alors que *i)* les densités des nymphes (LN) augmentent progressivement avec le temps (fig. 1b); *ii)* les densités des stades L1 et L2 sont faibles, à l'except-

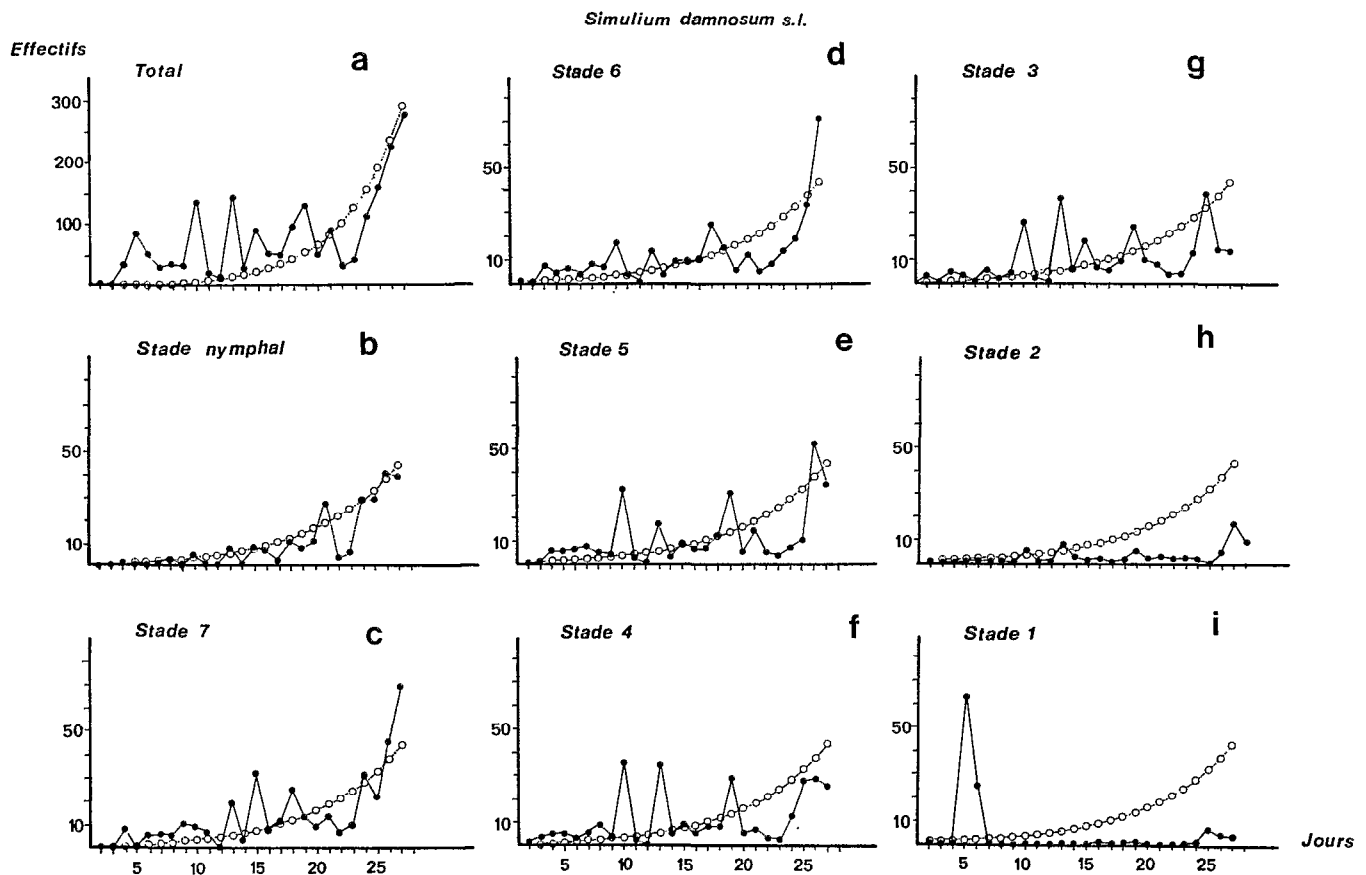


FIG. 1. — Dynamique de colonisation des substrats artificiels de type bandelette par l'ensemble des stades préimaginaux de *S. damnosum s. l.* Expérience réalisée en l'absence de traitement au téméphos. *Colonization dynamics of stripe type artificial substrates by preimaginal instars of S. damnosum s. l. Experiment without temephos treatment*

*Simulium damnosum*

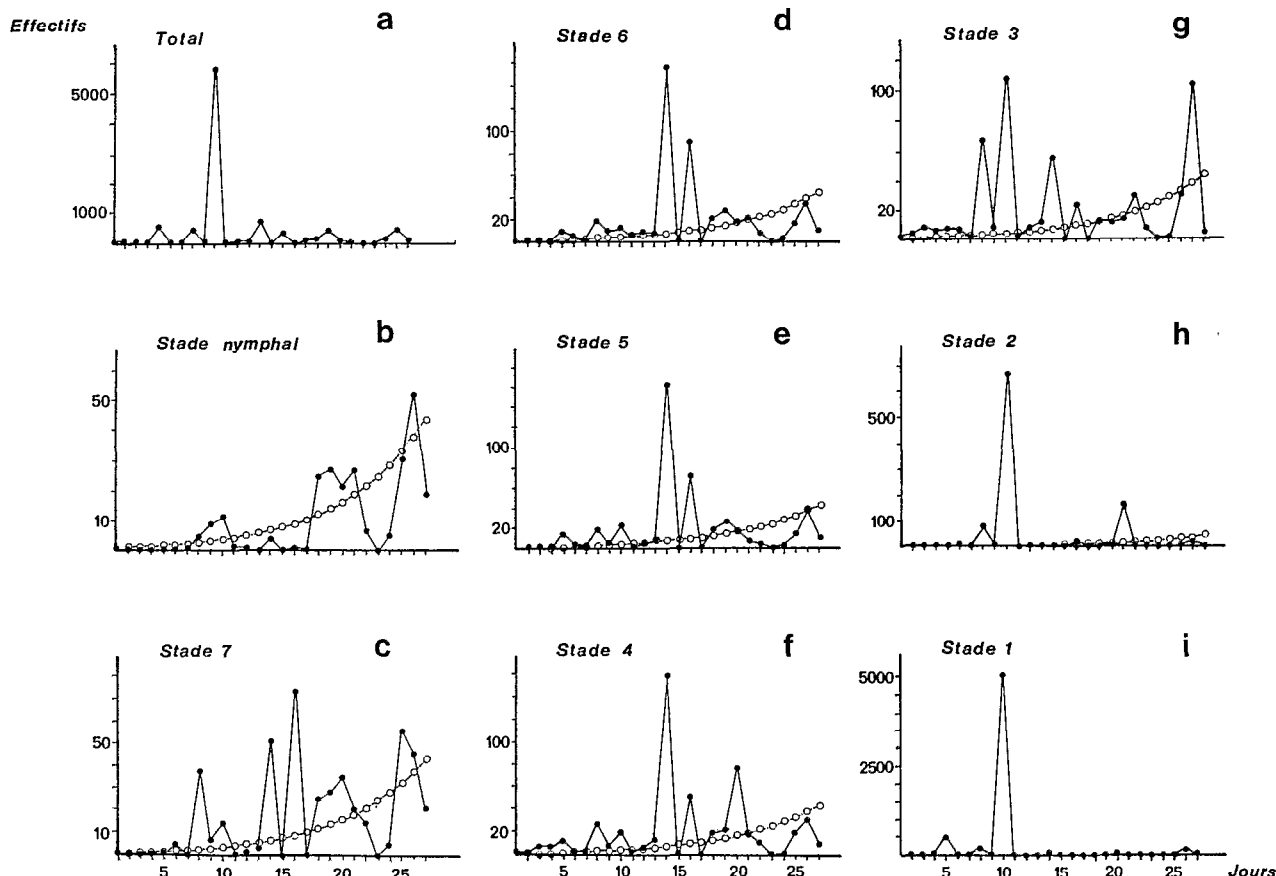


FIG. 2. — Dynamique de colonisation des substrats artificiels de type balai par l'ensemble des stades préimaginaux de *S. damnosum* s. l. Expérience réalisée en l'absence de traitement au téméphos. Colonization dynamics of broom type artificial substrates by preimaginal instars of *S. damnosum* s. l. Experiment without temephos treatment

tion des pics traduisant des densités élevées mais limitées dans le temps (fig. 1h et i); *iii*) les stades intermédiaires (L3 à L7) sont moins sujets aux fortes variations dues aux distributions agrégatives. Ce phénomène s'amenuise au fur et à mesure que l'on s'adresse aux stades les plus âgés et une tendance à une augmentation progressive des densités apparaît (fig. 1c à g).

L'évolution des densités des populations préimaginales de *S. damnosum* s.l. sur les balais est analogue à celle constatée sur les bandelettes. On constate que *i*) l'évolution de densités de *S. damnosum* s.l., tous stades confondus, est très irrégulière et se traduit par une courbe en dents de scie, avec un pic très important le 10<sup>e</sup> jour (fig. 2a); *ii*) les densités des nymphes augmentent progressivement avec le temps de colonisation, bien qu'il y ait de grandes fluctua-

tions quotidiennes (fig. 2b); *iii*) les courbes des densités des stades L4, L5, L6 et L7 sont en dents de scie (fig. 2c à f); *iiii*) les densités des stades L1 et L3 sont dans l'ensemble très faibles. Elles ne sont importantes que durant deux à trois jours non consécutifs (fig. 2f à h).

La dynamique de colonisation des balais ou des bandelettes est donc différente selon le stade préimaginal de *S. damnosum* s.l. Les variations en dents de scie observées pour les jeunes stades résultent d'une distribution agrégative des larves, aussi bien dans l'espace que dans le temps. Cette distribution serait la conséquence de l'éthologie de ponte de ce complexe d'espèces. Rappelons que les femelles du complexe *Simulium damnosum* ont tendance à pondre en agrégats et de façon contagieuse; elles déposent préférentiellement leurs œufs sur les sub-

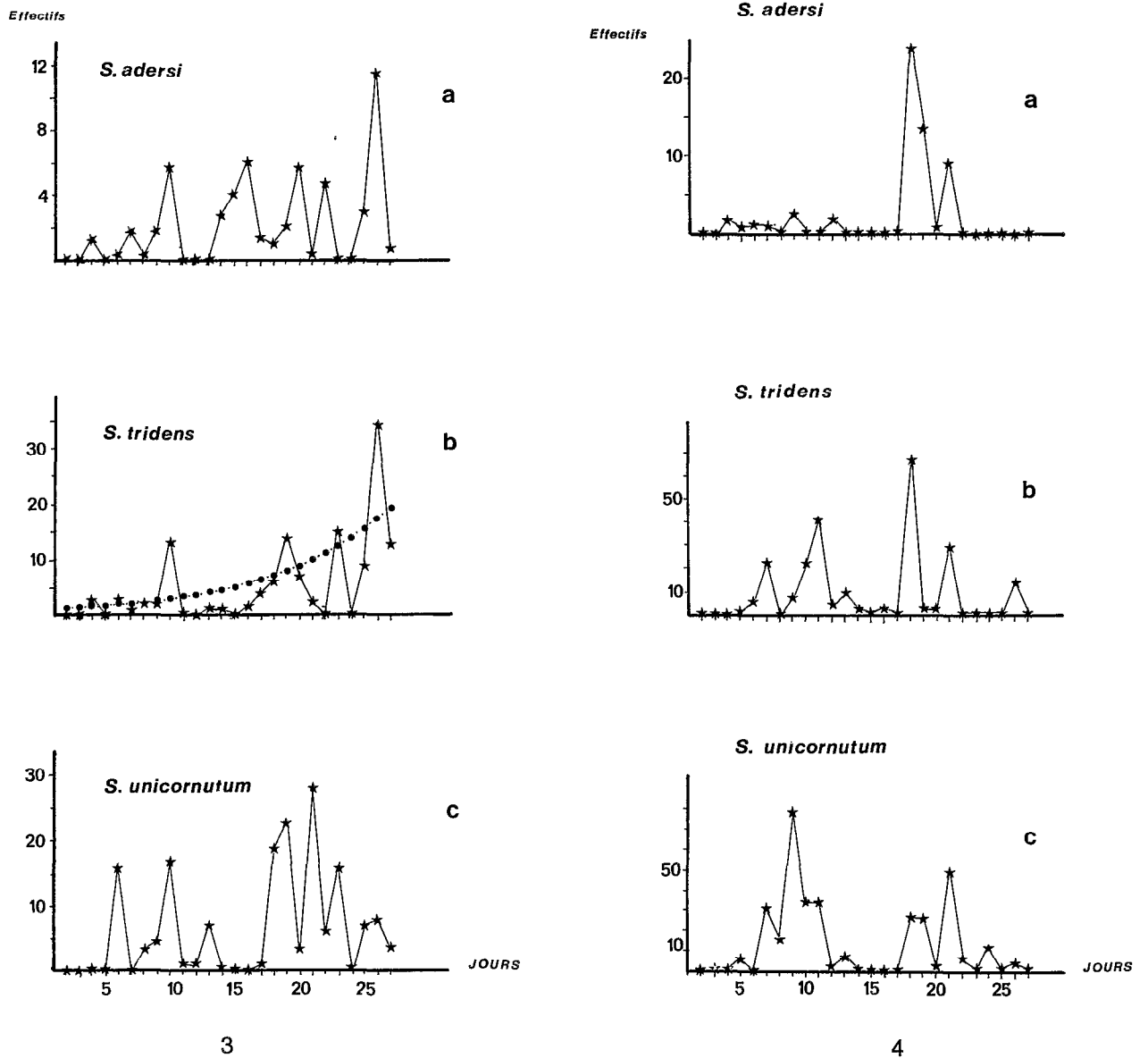


FIG. 3. — Dynamique de colonisation des substrats artificiels de type bandelette par trois espèces de Simulies : a : *Simulium adersi* ; b : *S. tridens* ; c : *S. unicornutum*. Expérience réalisée en l'absence de traitement au téméphos. *Colonization dynamics of stripe type artificial substrates by three Simulium species. a : Simulium adersi, b : Simulium tridens, c : Simulium unicornutum. Experiment without temephos treatment*

FIG. 4. — Dynamique de colonisation des substrats artificiels de type balai par trois espèces de Simulies : a : *Simulium adersi* ; b : *S. tridens* ; c : *S. unicornutum*. Expérience réalisée en l'absence de traitement au téméphos. *Colonization dynamics broom type artificial substrates by three Simulium species. a : Simulium adersi, b : Simulium tridens, c : Simulium unicornutum. Experiment without temephos treatment*

strats supportant déjà les pontes d'autres congénères. Il en résulte que la récolte d'un substrat ayant reçu de fortes pontes quelques jours auparavant, fournit des effectifs élevés de jeunes stades larvaires tandis que la récolte d'un substrat dépourvu de ponte se traduit par des effectifs quasi nuls (fig. 1i et 2i). L'absence presque complète de stades L1 en dehors des agrégats, incite à penser qu'ils migrent peu ou pas, et s'ils sont entraînés par le courant, ils sont incapables de se fixer sur les substrats situés en zone de courant élevé.

La tendance à l'émigration croît avec l'âge des larves et a pour conséquence la diminution des densités des larves les plus âgées. Deux facteurs y contribuent. Ce sont d'une part, la perte d'un grand nombre de larves dans la dérive et d'autre part, la dispersion des stades préimaginaux sur un nombre de substrats, diminuant de ce fait la densité d'organismes par unités de prélèvements. A ces deux facteurs influençant les densités des larves, il faut ajouter la mortalité naturelle et celle due à la prédation. L'augmentation de la densité des stades âgés, se fera donc par accumulation progressive. Ainsi, lorsque les populations larvaires vieillissent, on passe progressivement d'une distribution agrégative dans l'espace et le temps (cas des jeunes) à une distribution dispersive et régulières dont les effectifs s'accroissent du fait d'une accumulation (cas des larves âgées). NEVEU & LAPCHIN (1979) constatent chez les *Wilhemia* (Simuliidae) des densités plus fortes de nymphes que de larves. Les larves exigent une certaine distance entre elles, tandis que la passivité nymphale permet un resserrement des individus.

SHELDON (1977) propose un modèle empirique traduisant la colonisation de substrats par le benthos. Ce modèle est de la forme  $N_t = at^b$  où  $N_t$  est le nombre d'animaux présents au temps  $t$ ,  $a$  et  $b$  étant des constantes. Toutefois, il appert que nos données ne suivent pas ce modèle. Par contre, les nymphes et les stades âgés colonisent les substrats selon la fonction  $y = e^{at}$  où  $a$  est une constante ( $a = 0,14$ ) et le  $t$  le temps. On constate que le taux d'accroissement des populations larvaires est assez faible puisqu'il est inférieur à 6 individus par jour pour les nymphes et les stades âgés, le 26<sup>e</sup> jour. Il semble, de plus, être constant pour le bief puisque nous obtenons à peu près les mêmes valeurs pour les balais et les bandelettes. Dans les deux cas  $a = 0,14$ . La colonisation par les stades plus jeunes ne suit bien évidemment pas ce modèle.

### 3.1.2. COLONISATION PAR LES AUTRES ESPÈCES DE SIMULIES

Trois observations générales peuvent être faites après examen des figures 3 et 4 :

— Les deux types de substrats sont colonisés dès le premier jour par les larves de *S. damnosum s.l.* mais pratiquement aucun spécimen d'une autre espèce ne colonise les balais et les bandelettes durant les quatre à cinq premiers jours de l'expérience. Il est fort probable que dans cette gamme de courants rapides et pour ces types de substrats, *S. damnosum s.l.* soit toujours l'espèce pionnière,

— L'ensemble des effectifs des Simulies associées est plus faible que celui des *S. damnosum s.l.*;

— Enfin, il apparaît que l'abondance des autres Simulies associées diminue lorsque augmentent les densités de *S. damnosum s.l.*, fait mis en évidence par une analyse factorielle des correspondances (sur le premier axe *S. damnosum s.l.* s'oppose à l'ensemble des Simulies : *S. adersi*, *S. tridens*, *S. unicornutum*) (fig. 5). Cela peut s'expliquer soit par une hétérogénéité des vitesses de courant dans lesquelles étaient placés les substrats, soit par une compétition spatiale entre *S. damnosum s.l.* et les autres Simulies. Selon la première hypothèse, certains substrats auraient été placés dans des vitesses de courant marginales par rapport à la rhéophilie de *S. damnosum s.l.* et donc par rapport à sa distribution; dans un tel cas, les effectifs de cette Simulie sont moindres. Selon la seconde hypothèse, la densité

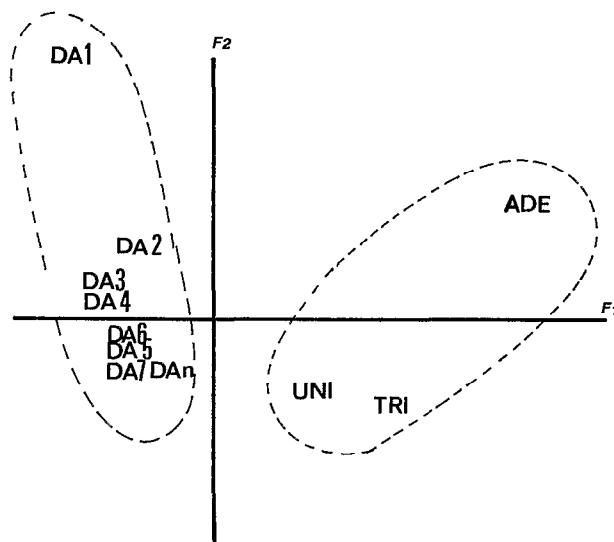


FIG. 5. — Analyse factorielle des correspondances appliquée à l'ensemble des balais et des bandelettes. Expérience réalisée en l'absence de traitement au téméphos. DA1, DA2, ... DAN = *S. damnosum* stades 1, 2... nymphes; ADE = *S. adersi*; TRI = *S. tridens*; UNI = *S. unicornutum*. Reciprocal averaging analysis applied to broom and stripe artificial substrates. Experiment without temephos treatment

des larves de *S. damnosum s.l.* limite par la compétition spatiale, au-delà d'un certain seuil, les possibilités d'installation des populations des autres espèces lotiques. Ce phénomène ne serait pas toujours vérifié. Il est probable que certains substrats, de par leur position dans le bief, sont mal colonisés par l'ensemble de la faune, y compris *S. damnosum s.l.* Par contre, sur ceux qui le sont abondamment, la compétition semble probable, surtout entre les Simulies.

#### Colonisation par *Simulium adersi*

Ses effectifs étaient faibles lors de cette expérience du fait, d'une part, de la rareté habituelle de cette espèce en cette saison, et d'autre part, de la

localisation des substrats dans des courants relativement rapides ( $v > 0,8 \text{ m s}^{-1}$ , fig. 3a et 4a). On sait que cette *Simulie* préfère les courants relativement lents (0,40 à 0,60  $\text{m s}^{-1}$ ). Il est difficile de préciser s'il y a colonisation par accumulation ou non, car le tri des stades larvaires n'a pas été fait.

#### Colonisation par *Simulium tridens*

On constate une augmentation progressive de la densité des stades préimaginaux de cette espèce sur les bandelettes (fig. 3b). Cette évolution est néanmoins perturbée par de fortes variations d'un jour à l'autre. Une telle augmentation progressive au cours du temps n'existe pas sur les balais (fig. 4b); les variations quotidiennes d'abondance sont très mar-

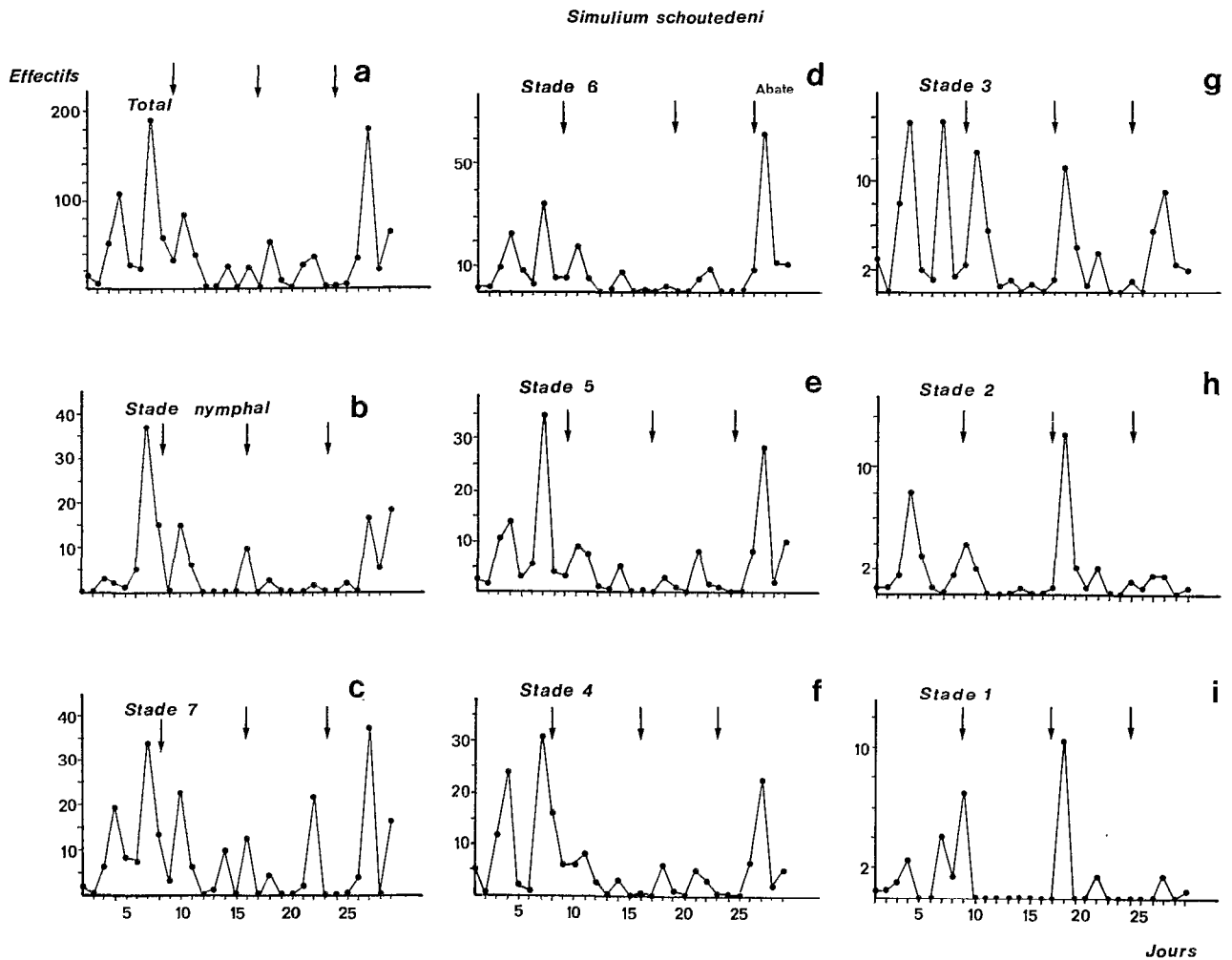


FIG. 6. — Dynamique de colonisation des substrats artificiels de type balai durant une période de traitement hebdomadaire au téméphos. Variation des effectifs totaux et de chacun des stades larvaires de *S. schoutedeni* en fonction du nombre de jours de mise en eau des substrats. Colonization dynamics of broom type artificial substrates by preimaginal instars of *S. schoutedeni* during a weekly treatment period with temephos



quées et correspondent, soit à des agrégations spatiales ou temporelles, soit à une compétition avec *S. damnosum s.l.*

#### Colonisation par *Simulium unicornutum*

Les effectifs des populations préimaginales de cette espèce présentent deux périodes d'abondance marquées, tant sur les bandelettes que sur les balais. Les fluctuations de cette espèce semblent parfois être en alternance avec celles de *S. damnosum s.l.* (fig. 3c et 4c). Rappelons que les mois de novembre et décembre correspondent à la saison optimale pour *S. unicornutum*.

### 3.2. Colonisation après 9 mois de traitement au téméphos

Les tests de toxicité à court terme, ainsi que les études portant sur les structures des entomocénoses traitées depuis plusieurs mois au téméphos, ont montré un impact variable selon les taxons, voire selon leurs écophases (ELOUARD, 1983). Dans un tel contexte, il est probable que la dynamique de colonisation des substrats qui sont soumis chaque semaine à un épandage, soit différente de celle constatée en dehors de tout traitement. L'hypothèse d'une réduction hebdomadaire des effectifs consécutive aux épandages, est formulée.

Afin de la vérifier, nous avons réitéré après une période de 9 mois de traitement aux téméphos, l'expérience de colonisation des substrats artificiels de type balai, telle que nous l'avions réalisée durant la période qui précédait les épandages. Il faut remarquer que *S. damnosum s.l.*, *S. adersi* et *S. unicornutum* sont devenus rares sur les biefs du fait des traitements répétés au téméphos (ELOUARD & JESTIN, 1982). Seule l'espèce *S. tridens* s'est maintenue sous les traitements antisimulidiens. A cette *Simulie* s'est jointe *S. schoutedeni*, absente auparavant du bief. Cette espèce est plus petite, a un cycle court (3 à 4 jours contre 7 pour *S. damnosum s.l.*) et montre une faible sensibilité au téméphos.

Les courbes de colonisation en dents de scie traduisent de grandes variations journalières ou spatiales du nombre d'individus par substrats (fig. 6a et 7). Malgré ces fluctuations importantes, deux principales périodes d'abondance se dessinent. L'une est située au 3<sup>e</sup> au 11<sup>e</sup> jour pour *S. schoutedeni* (fig. 6) et du 3<sup>e</sup> au 14<sup>e</sup> jour pour *S. tridens* (fig. 7), l'autre qui apparaît à partir du 28<sup>e</sup> jour est commune aux deux espèces. Les épandages sont toujours suivis d'une baisse de l'abondance de la faune, mais les variations constatées sont néanmoins de la même amplitude que celles observées durant les jours exempts de traitement, il ne semble donc pas y avoir un impact important des épandages de téméphos sur les populations de *S. schoutedeni* et *S. tridens* qui colonisent les substrats flottants.

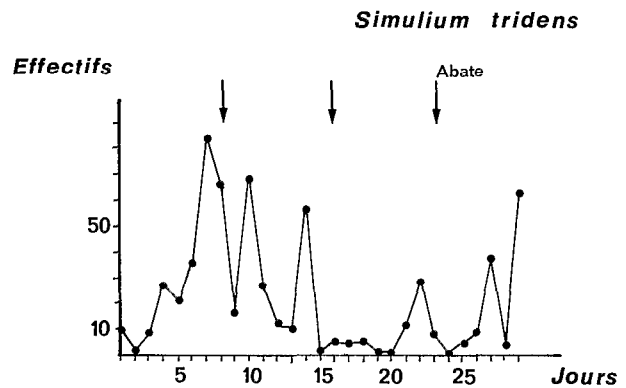


FIG. 7. — Dynamique de colonisation des substrats artificiels de type balai durant une période de traitement hebdomadaire au téméphos. Variation des effectifs totaux de *S. tridens* en fonction du nombre de jours de mise en eau des substrats. *Colonization dynamics of broom type artificial substrates by S. tridens during a weekly treatment period with temephos*

Les études des substrats artificiels non soumis à des épandages de téméphos, nous ont montré que la dynamique de colonisation était différente selon le stade larvaire de *Simulies*. Il est ainsi possible que les grandes variations constatées sur les figures 6a et 7a soient dues aux distributions très agrégatives des jeunes stades ; celles-ci masqueraient alors l'ampleur réelle de l'impact des épandages. Toutefois, l'étude de la dynamique de colonisation des substrats de type balai, pour les différents stades larvaires de *S. schoutedeni*, ne lève pas l'ambiguïté (fig. 6b à i) (cette espèce a été prise comme exemple pour la famille des *Simulies* du fait de l'importance de ses effectifs). Ses différents stades présentent des dynamiques très semblables, qui suivent le schéma général de la figure 6. Il existe donc pour chacun des stades préimaginaux, deux périodes d'abondance. Nous en concluons que si les épandages sont suivis de baisses d'effectifs, celles-ci sont du même ordre de grandeur que les variations constatées les jours sans épandages de pesticide.

## 4. DISCUSSION

Des observations faites sur ces différentes espèces, on peut retenir :

- qu'il n'y a pas un modèle général de cinétique de colonisation pour les différentes espèces de *Simulies*.

- que chaque stade larvaire de *S. damnosum s.l.* possède une cinétique de colonisation qui est propre ; phénomène qui n'est pas vérifié pour *S. schoutedeni*.

— que l'insecticide n'a pas d'impact notable sur cette cinétique de colonisation.

Un examen critique des résultats obtenus montre qu'il faut moduler ces assertions.

(a) La différence de cinétique de colonisation entre les espèces de Simulies observée dans cette expérience, peut être attribuée à la rhéophilie des espèces. On sait en effet que *S. damnosum s. l.* est une espèce rhéobionte (1) tandis que *S. tridens*, *S. adersi* et *S. unicornutum* sont des espèces rhéophiles (2) (ELOUARD, 1987). Or il faut se souvenir que dans ces expériences, les balais ont été placés dans des vitesses de courants élevés (0,80 à 1,0 m s<sup>-1</sup>). Seul donc *S. damnosum s. l.* se trouvait être dans son rhéopréférendum. Il n'est donc pas étonnant que cette espèce y soit la plus abondante, qu'elle soit représentée par tous ses stades préimaginaux et qu'elle limite, du fait de la compétition spatiale, l'installation des autres espèces de Simulies. Il n'est donc pas sûr que le modèle obtenu pour *S. damnosum s. l.* ne soit pas valable pour les autres espèces si l'on avait étudié leur cinétique de colonisation pour des vitesses de courant correspondant à leur rhéopréférendum. D'autres expériences sont nécessaires pour préciser ce point.

(b) S'il paraît bien établi que sur les substrats flottants chaque stade préimaginal de *S. damnosum s. l.* a une cinétique qui lui est propre (les jeunes ont une distribution temporelle de type agrégatif, les âgés et les nymphes de type cumulatif), il ne peut être affirmé qu'il en est de même pour les autres espèces de Simulies, même dans le cas où elles se trouveraient dans leur rhéopréférendum. On peut en effet remarquer que *S. adersi* pond de façon peu contagieuse et généralement pas sur les substrats flottants, chaque femelle déposant sa ponte en un endroit différent (BALAY, 1964). *S. tridens* semble également disperser ses œufs (ELOUARD, 1987), fait qui n'est toutefois pas encore bien établi.

Enfin il faut remarquer que *S. schoutedeni* est relativement rhéobionte. On aurait donc pu penser que ses larves suivent la même dynamique de colonisation que les larves du vecteur de l'onchocercose. Cette supputation est infirmée par les résultats obtenus. Cela est sans doute dû au fait que seuls les jeunes stades de cette espèce sont rhéobiontes et que la ponte ne se fait pas selon un modèle contagieux. Enfin, cette espèce est très petite par rapport aux autres espèces de Simulies et plus particulièrement par rapport à *S. damnosum s. l.* et à *S. tridens*. Elle

peut donc difficilement lutter contre *S. tridens* et la limitation de ses populations par *S. tridens* est donc l'hypothèse la plus probable. Le modèle de colonisation des substrats par *S. schoutedeni* est peut-être fondamentalement le même que celui suivi par *S. damnosum s. l.*, mais serait profondément perturbé par la compétition spécifique.

D'une manière générale, les balais et les bandelettes ondulants à la surface de l'eau échantillonnent très bien les stades préimaginaux des Simulies. Mais, du fait qu'ils abritent des pontes et par conséquence des très jeunes stades, les résultats, si l'identification des stades n'est pas faite, sont moins éloquentes que ceux obtenus avec des substrats ancrés sur lesquels seules les larves âgées sont présentes et les colonisent selon une dynamique accumulative.

(c) Le fait que l'insecticide n'ait pas d'impact sur la cinétique de colonisation des espèces vivant sur les substrats flottants contredit certains résultats obtenus dans d'autres expériences (ELOUARD, 1983; ELOUARD & JESTIN, 1983). Il avait été estimé que 40 à 50 % de la faune de ces substrats étaient décimés par les épandages de téméphos. Ces comparaisons étaient faites d'une année sur l'autre pour la faune des rochers ou portaient sur l'impact des premiers épandages sur certaines rivières ou encore sur une faune en gouttière dont l'abondance était connue (ELOUARD & TROUBAT, 1979; DEJOUX *et al.*, 1983; ELOUARD, 1983). On se trouve par contre, dans cette expérience de colonisation après traitement, en présence d'une faune qui a déjà été sélectionnée par 9 mois de traitements hebdomadaires au téméphos. Elle présente de ce fait une moindre réaction à chaque épandage, soit du fait d'une moindre sensibilité écologique, soit du fait de l'apparition d'une résistance génétique semblable à celle apparue chez *S. sanctipauli* et *S. soubrense*, espèces du complexe *S. damnosum*, soit encore du fait de l'élimination des espèces sensibles (*S. adersi*, *S. unicornutum*, *S. damnosum s. l.*) et de l'implantation d'espèces peu sensibles (*S. schoutedeni*). Dans une telle hypothèse, et vu les variations naturelles de densité des Simulies observées dans les expériences réalisées durant la période non traitée, il n'est pas étonnant que les effets des épandages ne soient pas perceptibles et s'ils existent, ils sont du même ordre de grandeur que les variations naturelles. DEJOUX *et al.*, affirment observer l'impact de chaque épandage sur les cinétiques de colonisation des substrats artificiels rocheux et ce, aussi bien pour l'ensemble des insectes aquatiques que pour les larves de Simulies. Nous émettons quelques réserves quant à leurs conclusions. La figure 9 que présentent ces auteurs, traduisant l'évolution des effectifs moyens, permet de constater que l'épandage correspond tantôt à un pic (épandages 3 et 4 pour la faune totale, épandages

(1) rhéobionte : qui se développe dans des vitesses de courant élevées.

(2) rhéophile : qui se développe dans des vitesses de courant moyennes ou faibles.

1, 2 et 4 pour les Simulies), tantôt à un creux (épandages 1 et 2 pour la faune totale, épandages 3 pour les Simulies). Le jour de l'épandage est lui-même suivi tantôt d'une remontée des effectifs, tantôt d'une baisse. On pourrait également constater que l'impact du deuxième épandage a commencé deux jours auparavant. Ce schéma est encore différent pour les Baetidae, Orthocladiinae et Hydropsychidae. Enfin, il faut constater que les baisses d'effectifs, lorsqu'elles existent, sont du même ordre de grandeur que celles constatées entre les épandages (dues aux variations naturelles ou à l'échantillonnage) que ce soit dans cette expérience ou dans celles effectuées alors que la rivière n'était pas traitée aux insecticides antisimulidiens.

Nous concluons qu'il y a, que se soit lors de nos expériences ou que se soit lors de celles de DEJOUX *et al.*, très certainement un impact du téméphas à chaque épandage, mais que la méthode des substrats n'est pas suffisamment fine pour le mettre en évidence. D'autres méthodes, telle que la dérive, y sont plus aptes (DEJOUX & ELOUARD, 1977).

La colonisation par les Simulies des substrats artificiels (balais et bandelettes) provient de deux sources principales : les pontes et la dérive. Cet apport permanent est compensé ou non par une émigration continue. Dans nos expériences, l'immigration de *S. damnosum s. l.* est supérieure à l'émigration en ce qui concerne les substrats où il n'y a pas de ponte, ce qui entraîne une augmentation progressive des effectifs des stades âgés selon la fonction  $y = e^{0,14t}$ . Il nous est, par contre, impossible de savoir quels sont les taux réels d'émigration et d'immigration correspondant au nombre d'individus qui se mettent dans la dérive ou se reimplantent au temps  $t$ , ni avec quelle fréquence ils le font, ni sur quelle distance ils migrent ; la colonisation n'étant que la résultante de ces phénomènes (ULFSTRAND, 1968). Les causes de l'émigration sont nombreuses et dépendent du comportement des espèces (STATZNER & MOGEL, 1984, WILEY & KNOLER, 1984), de leurs densités (STATZNER *et al.*, 1984), des interactions

prédateurs-proies (CORKUM & CLIFFORD, 1980 ; KUBICEK, 1970 ; CHARNOV *et al.*, 1976, WILLIAMS & MOORE, 1982), des contraintes du milieu (PECKARSKY, 1983). Les distances parcourues sont difficiles à estimer et ont été étudiées soit sur le terrain, soit en laboratoire (voire revue dans STATZNER *et al.*, 1984). Une seule étude (ELLIOTT, 1971) mentionne les distances parcourues par des Simulies néarctiques (de 2,1 à 16,6 m). L'immigration dépend des possibilités des espèces à se réimplanter sur les substrats et donc de la morphologie et du comportement des organismes par rapport à l'environnement physique (WATERS, 1964, 1965 ; MADSEN, 1966, 1968, 1969, ELLIOTT, 1967, TOWNSEND & HILDREW, 1976, WALTON, 1978 ; CIBOROWSKI & CORKUM, 1980).

Dans aucune de nos expériences, un taux d'équilibre des effectifs n'a été atteint. On pourrait en premier lieu conclure que les expériences n'ont pas duré suffisamment longtemps et donc que des périodes plus longues sont nécessaires pour atteindre cet équilibre. Rappelons que WILLIAMS & HYNES observent un équilibre au bout de 109 jours, MEIR *et al.* au bout de 39 jours. On peut également se demander si les conditions ou le temps requis pour que les communautés ou les densités d'insectes lotiques colonisant les substrats flottants atteignent un équilibre, existent dans la nature, car ces substrats se dégradent souvent très vite et sont périodiquement exondés et immergés.

On peut conclure que l'utilisation des substrats flottants dans un programme de surveillance des populations ou des peuplements s'avère très délicate. D'une part, parce qu'aucun équilibre n'est atteint au bout d'un mois d'expériences et d'autre part parce qu'ils ne permettent pas de mettre en évidence l'impact des épandages d'insecticides. Leur utilisation se limitera à des études ponctuelles de distribution des Insectes voire de compétition.

*Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 10 juin 1986*

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALAY (G.), 1964. — Rapport d'enquête entomologique dans les foyers d'onchocercose de la république du Niger. Rapp. final de la 8<sup>e</sup> conférence technique OCCGE. *Doc. ronéo. OCCGE*, centre Muraz, n° 158 / Oncho : 33 p.
- CHARNOV (E. L.), ORIANI (G. H.) & HYATT (K.), 1976. — Ecological implication of resource depression. *Am. Nat.*, 110 : 247-259.
- CIBOROWSKY (J. J. H.) & CORKUM (L. D.), 1980. — Importance of behavior to the re-establishment of drifting Ephemeroptera. In : *Advances in Ephemeroptera Biology*. J. F. Flanagan & K. E. Marshall eds. New York, Plenum : 321-330.
- CORKUM (L. D.) & CLIFFORD (H. F.), 1980. — The importance of species associations and substrates type of behavioural drift. In : *Advances in Ephemeroptera Biology*. J. F. Flanagan & K. E. Marshall eds. New York, Plenum : 331-341.
- DEJOUX (C.) & ELOUARD (J.-M.), 1977. — Action de l'Abate sur les invertébrés aquatiques. Cinétique de décrochement à court et moyen terme. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, vol XI, n° 3 : 217-230.
- DEJOUX (C.), JESTIN (J.-M.) & TROUBAT (J.-J.), 1983. — Validité de l'utilisation d'un substrat artificiel dans le cadre d'une surveillance écologique des rivières tropicales traitées aux insecticides. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 181-193.
- DICKSON (K. L.) & CAIRNS (J.), 1972. — The relationship of freshwater macroinvertebrate communities collected by floating artificial substrates to the Mac Arthur-Wilson equilibrium model. *Am. Midl. Nat.*, 88 : 68-75.
- DISNEY (R. H. L.), 1972. — Observation on sampling preimaginal population of blackflies (Dipt., Simuliidae) in West Cameroon. *Bull. ent. Res.*, 61 : 485-503.
- ELLIOTT (J. M.), 1967. — Invertebrates drift in a Dartmoor stream. *Arch. Hydrobiol.*, 63 : 202-237.
- ELLIOTT (J. M.), 1971. — The distances travelled by drifting invertebrates in a Lake district stream. *Oecologia*, 6 : 350-379.
- ELOUARD (J.-M.), 1978. — Identification biométrique des stades larvaires de *Simulium damnosum* s. l. et de *S. adersi* (Diptera : Simuliidae). *Tropenmed. Parasitol.*, 29 : 77-81.
- ELOUARD (J.-M.), 1983. — Impact d'un insecticide organophosphoré (le téméphos) sur les entomocénoses associées aux stades préimaginaux du complexe *S. damnosum* (Diptera : Simuliidae). Thèse doctorat d'état, Université de Paris XI, centre d'Orsay : 576 p.
- ELOUARD (J.-M.), 1984. — Un nouveau type de substrats artificiels de surface pour échantillonner la faune invertébrée lotique. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (1). 77-81.
- ELOUARD (J.-M.), 1987. — Rhéopréférendums des stades préimaginaux de quatre espèces de Simulies ouest-africaines. Incidence des épandages répétés de téméphos. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol XXV, n° 1 : 3-11.
- ELOUARD (J.-M.) & GIBON (F. M.), 1985. — Compétition interspécifique entre les stades préimaginaux de quelques espèces de Simulies ouest-africaines. *Bull. Ecol.*, 16 (3) : 223-229.
- ELOUARD (J.-M.) & JESTIN (J.-M.), 1982. — Impact of temephos (Abate) 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.
- ELOUARD (J.-M.) & JESTIN (J.-M.), 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) : 341-451.
- ELOUARD (J.-M.) & TROUBAT (J.-J.), 1979. — Action de l'Abate (téméphos) sur les invertébrés aquatiques. Effets des premiers traitements de la basse Maraoué. *Rapp. ORSTOM, Lab. Hydrobiologie Bouaké*, n° 32 : 30 p.
- 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 3<sup>e</sup> cycle. Univ. Paris-Sud, centre d'Orsay. 200 p.
- FALLIS (A. M.), 1968. — L'onchocercose et la lutte contre *S. damnosum*. WHO/Oncho/68.71.
- FREDEEN (F. J. H.), 1976. — The seven larval instars of *Simulium arlicum*. (Diptera : Simuliidae). *Can. Ent.*, 108 : 591-600.
- KENSIER (C. B.) & CRISP (D. J.), 1965. — Colonization of artificial crevices by marine invertebrates. *J. Anim. Ecol.*, 34 : 507-516.
- KHALAF (G.) & TACHET (H.), 1977. — La dynamique de colonisation des substrats artificiels par les macroinvertébrés d'un cours d'eau. *Annls. Limnol.*, 13 (2). 169-190.
- KUBICEK (F.), 1970. — On the drift of a brook running through a pond. *Acta Soc. Zool. Bohemoslovacae*, 33 : 219-226.

- LE BERRE (R.), 1966. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera : Simuliidae). *Mém. ORSTOM*, 17 : 204 p.
- LEWIS (D. J.) & BENNETT (G. F.), 1974. — An artificial substrate for quantitative comparison of densities of larval Simuliid (Diptera) populations. *Can. J. Zool.*, 52 (6). 773-775.
- MADSEN (B. L.), 1966. — Om rytmisk aktivitet hos døgnfluenymfer. *Flora og Fauna*, 72 : 148-154.
- MADSEN (B. L.), 1968. — A comparative ecological investigation of two related mayfly nymphs. *Hydrobiologia*, 31 : 337-349.
- MADSEN (B. L.), 1969. — Reaction of *Brachiptera risi* nymphs (Plecoptera). *Oikos*, 27 : 281-287.
- MARR (J. D. M.), 1962. — The use of an artificial breeding site and cage in the study of *Simulium damnosum* Theobald. *Bull. Org. Mond. Santé*, 27 : 622-629.
- MCARTHUR (R. H.) & WILSON (E. O.), 1963. — An equilibrium theory of insular geography. *Evolution*, 17 : 373-387.
- MCAULIFFE (J. R.), 1983. — Competition, colonization patterns, and disturbance in stream benthic communities : 137-155 In *Stream ecology*. J. R. Barnes & G. W. Minshall edit. Plenum Press.
- MEIER (P. G.), PENROSE (D. L.) & POLAK (L.), 1969. — The rate of colonization by macro-invertebrates on artificial substrate samplers. *Freshwater Biol.*, 9 : 381-392.
- NEVEU (A.) & LAPCHIN (L.), 1979. — Écologie des principaux invertébrés filtreurs de la basse Nivelle (Pyrénées atlantiques). I. Simuliidae (Diptera : Nematocera). *Annls. Limnol.*, 14 (3) : 225-234.
- OBENG (L. E.), 1967. — Life history and population studies on the Simuliidae of North-Wales. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, 61 : 472-487.
- PATERSON (C. G.) & FERNANDO (C. H.), 1969. — Macroinvertebrate colonization of the marginal zone of a small impoundment in eastern Canada. *Can. J. Zool.*, 47. 1229-1238.
- PEGEL (M.) & RUHM (W.), 1976. — Versuche zur Besiedlung künstlicher Substrate such präimagile Stadien von Simuliidae unter besondere Berücksichtigung von *Boophthora crythrocephala* De geer (Simuliidae : Dipt.). *Z. angew.*, 82 (1) : 65-71.
- PECKARSKY (B. L.), 1983. — Biotic interactions or abiotic limitations? A model of lotic community structure. In : *Dynamic of lotic ecosystems*, T. D. Fontaine & S. M. Bartell Eds. Ann Arbor, Ann Arbor Science Publ. : 303-323.
- ROSENBERG (D. M.) & RESH (V. H.), 1982. — The use of artificial substrates in the study of freshwater benthic macroinvertebrates : 175-235. In : J. Cairns, Jr. Ed. *Artificial substrates*. Ann Arbor Science Publishers Inc., Ann Arbor, MI. 219 p.
- SHELDON (A. L.), 1977. — Colonization curves : application to stream insects on semi-natural substrates. *Oikos*, 28 : 256-261.
- SHELDON (A. L.), 1984. — Colonization dynamics of aquatic insects. In : *The ecology of aquatic insects*. V. H. Resh & D. M. Rosenberg Edit., Praeger, 625 p.
- SIMBERLOFF (D. S.) & WILSON (E. O.), 1969. — Experimental zoogeography of islands. The colonization of empty islands. *Ecology*, 50 : 278-296.
- SMITH (F. E.), 1972. — Spatial heterogeneity, stability and diversity in ecosystems. *Trans. Connect. Acad. Art. Sci.*, 44 : 309-330.
- STATZNER (B.) & MOGEL (R.), 1984. — No relationship between the substrate surface densities and drift of the stream caddisfly *Micrasema longulum* (Brachycentridae, Trichoptera). *Ser. Entomol.*, 30 : 383-389.
- STATZNER (B.), DEJOUX (C.) & ELOUARD (J.-M.), 1984. — 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. — 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.
- STOUT (J.) & VANDERMEER (J.), 1975. — Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *Am. Nat.*, 109 : 263-280.
- TOWNSEND (C. R.) & HILDREW (A. G.), 1976. — Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos. *J. Animal. Ecol.*, 45. 759-777.
- ULFSTRAND (S.), 1968. — Benthic animal communities in Laplands streams. *Oikos*, suppl. 10 : 1-120.
- WALTON (O. E.), 1978. — Substrate attachment by drifting aquatic insect larvae. *Ecology*, 59 : 1023-1030.
- WATERS (T. F.), 1964. — Recolonization of denuded stream bottom areas by drift. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 93 : 311-315.
- WATERS (T. F.), 1965. — Interpretation of invertebrate drift in streams. *Ecology*, 46 : 327-334.
- WILEY (M. J.) & KOHLER (S. L.), 1984. — Behavioral adaptation of aquatic insects. In : *The ecology of aquatic insects*, V. H. Resh & D. M. Rosenberg Eds. New York, Praeger : 101-133.
- WILLIAMS (D. D.) & HYNES (H. B. N.), 1976. — The recolonization mechanism of stream benthos. *Oikos*, 27 : 265-272.
- WILLIAMS (D. D.) & HYNES (H. B. N.), 1977. — Benthic community development in a new stream. *Can. J. zool.*, 55 : 1071-1076.

- WILLIAMS (D. D.) & MOORE (K. A.), 1982. — The effect of environmental factors on the activity of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda). *Hydrobiologia*, 96 : 137-147.
- WILLIAMS (T. R.) & OBENG (L.), 1962. — A comparison of two methods of estimating changes in *Simulium* larval population with a description of a new method. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, 56 : 359-361.
- ZAHAR (A. R.), 1951. — The ecology and the distribution of blackflies (Simuliidae) in south-east Scotland. *J. anim. Ecol.*, 20 : 33-62.