

04 a

OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES  
SUR LES STADES PRÉ-IMAGINAUX D'UNE SIMULIE  
(*S. BERNERI KUMBOENSE* N. SSP.)  
ASSOCIÉE AUX LARVES D'*ELASSONEURIA*  
(*EPHEMEROPTERA : OLIGONEURIDAE*)

Par P. GRENIER, M. GERMAIN et J. MOUCHET (\*)

Quelques espèces de Simulies offrent la curieuse particularité biologique de vivre, à l'état larvaire et nymphal, en association avec des arthropodes torrenticoles, crabes ou larves d'Éphémères. Ces espèces ont été réunies par CROSSKEY (1960, p. 23) dans le groupe *neavei* qu'il divise en deux sous-groupes :

1° le complexe *neavei*, réunissant 5 espèces jumelles associées à des crabes : *S. neavi* Roubaud, deuxième vecteur de l'onchocercose humaine en Afrique (\*\*), *S. woodi* de Meillon ; *S. nyalalandicum* de Meillon ; *S. ovazzae* Grenier et Mouchet ; *S. hightoni* Lewis.

2° le complexe *copleyi*, réunissant les espèces associées à diverses larves d'Éphémères : *S. copleyi* Gibbins, fixé sur *Afronurus* ; *S. copleyi marlieri* Grenier, sur *Baetis* et sur *Afronurus negi* Corbet (CORBET, 1960) ; *S. lumbwanus* de Meillon sur *Afronurus* ; *S. diceros* Freeman

(\*) Séance du 10 mars 1965.

(\*\*) J. FONTAINE (1964, p. 164) dans une revue des travaux, mentionne à tort que, d'après VAN SOMMEREN et MACMAHON, *S. neavei* Roubaud est « fixé sur des larves d'Éphémères et également sur des crabes d'eau douce ». Ceci est inexact : *S. neavei* de même que les autres membres du complexe *neavei* n'est jamais porté par des Éphémères. Plus loin, dans le même texte (p. 166), J. FONTAINE signale que MARLIER a trouvé des larves d'*Afronurus* et de *Baetidae* porteuses de *S. marlieri* et *S. neavei*. Ceci reste toujours vrai pour *S. marlieri*, mais ne l'est plus pour la deuxième espèce (qui d'ailleurs avait été déterminée avec un point d'interrogation, par l'un de nous, en 1950, à l'époque où l'on ne connaissait pas encore les stades pré-imaginaux du vrai *neavei*). Le *S. (?) neavei* trouvé sur Éphémères est devenu ultérieurement *S. diceros* Freeman et de Meillon et fait partie du complexe *copleyi*.

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

Collection de Référence

n° 13081 ex 1

109

B13087 ex 1

12 MARS 1969

et de Meillon sur *Baetidae*. A ce deuxième complexe est rattaché le curieux *S. berneri* Freeman, encore très mal connu, dont les larves et les nymphes ont été trouvées sur des larves d'*Elassoneuria* sp. (Oligoneuridae) par L. BERNER (1954).

Les caractères larvaires de cette espèce, et en particulier son hypostome de forme tout à fait spéciale, ont amené CROSSKEY à écrire que cette extraordinaire Simulie pourrait être raisonnablement placée, en tenant compte seulement des caractères larvaires, dans un genre autre que le genre *Simulium* (\*).

Les points de récolte de *S. berneri* sont, à l'heure actuelle, peu nombreux. L'espèce a été signalée du Ghana et du Cameroun et, d'après CROSSKEY (1960), doit exister au Nigeria et probablement ailleurs dans l'Ouest africain. Les exemplaires recueillis et cités dans la littérature sont très rares :

— 1 nymphe (holotype) et 5 larves, dont 2 presque mûres, trouvées près de Huime (Kpandu-Hohoe Road), rivière Dayi (Ghana, 17 août 1950) sur une larve d'*Elassoneuria* sp. n'ayant pas encore atteint le stade final (L. BERNER);

— 1 nymphe sur *Elassoneuria* sp. dans une rivière équatoriale, riche en matières organiques, au Cameroun français (Djaposten, rivière Dja altitude 400 m. Est-Cameroun), (M. T. GILLIES rec, P. FREEMAN det) où l'espèce paraît peu fréquente (cf. GRENIER et al., 1961). Elle n'a pas été retrouvée dans des biotopes similaires malgré de nombreuses recherches effectuées par l'un de nous (J. M.).

*S. berneri* serait connu aussi de l'Ouganda (M. T. GILLIES, communication personnelle) (\*\*).

Les récoltes entreprises récemment au Cameroun, dans la région de Kumbo par deux d'entre nous (J. M. et M. G.) nous ont permis de faire, sur la morphologie et la biologie d'une forme que nous considérons comme une sous-espèce nouvelle (*S. berneri kumboense*) de cette curieuse espèce, quelques observations que nous rapportons ci-après.

(\*) Il faut ajouter que en plus de ces espèces vivant *obligatoirement* fixées sur Arthropodes, d'autres espèces ont été récemment signalées comme se fixant, de façon très certainement fortuite, sur des larves d'Odonates rhéophiles. C'est ainsi que des œufs de *S. adersi* Pom. ont été trouvés sur *Aeschna* (? *rileyi* Calvert) en Rhodésie du Sud, et que les larves de *S. medusaeforme hargreavesi* ont été récoltées sur une larve de Libellulide (cf. LEWIS et al., 1960). CORBET (1961) a signalé, en Ouganda, des nymphes de *S. adersi* Pom., *S. damnosum* Theo., et *S.* (?) *vorax* Pom., sur des larves de *Zygonyx natalensis* Martin, 13 cocons ayant été trouvés sur une seule larve d'Odonate.

(\*\*) L'espèce a été signalée récemment de l'Angola par LUNA DE CARVALHO (1962).

## Matériel examiné.

Dans la région montagneuse de Kumbo (Nord du Cameroun Occidental) à Tabessob, ont été capturées, le 20 avril 1964, dans un torrent aux eaux claires, à fond de galets, au courant rapide et au débit important, 7 larves d'*Elassoneuria* sp. mesurant, filaments caudaux (1 cm.) compris, 4 cm. de longueur, et porteuses de 6 nymphes de *S. bernerii kumboense* n. ssp. et 6 larves, dont deux au dernier stade.

Nous avons observé, à la fois chez les larves et chez les nymphes de cette forme, certaines particularités qui diffèrent des descriptions de la forme type de *S. bernerii* Freeman telles qu'elles ont été données par P. FREEMAN (1954) et R. W. CROSSKEY (1960). Nous les signalerons en les comparant aux observations de ces auteurs.

## NYMPHE

*Longueur* : 3,8 à 4 mm. (sans les filaments) (chez la forme type : 2 mm. 8).

*Appareil respiratoire* : de chaque côté, 95 filaments grêles, du même type que chez *bernerii* F. (qui possède 38 filaments seulement) et longs seulement comme le 1/4 ou le 1/3 environ du corps de la nymphe, soit 1,2 à 1 mm. 3. Sur toutes les nymphes ces filaments sont ramenés vers la face ventrale, comme l'indique la figure 2.

*Cocoon* : longueur : 4 à 5 mm., bien développé, recouvrant toute la nymphe ; ouverture semi-circulaire.

## LARVE

*Longueur au dernier stade* : 7 mm. environ.

*Tête* : *Capsule céphalique* : de longueur normale ; mais de forme caractéristique (lorsqu'on l'examine sans compression par la face centrale ou dorsale), c'est-à-dire présentant une constriction très marquée au bord occipital (fig. 1, A). De profil (fig. 1 B), aussi large, dans la région antérieure que dans la région occipitale et par conséquent d'aspect différent de ce qu'il est chez une espèce du complexe *neavei* telle que *S. ovazzae* (fig. 1, C) chez qui la région occipitale est nettement plus étroite que la région antérieure.

*Fronto-clypeus* (apotome céphalique) (fig. 1, A et D) : forme caractéristique, identique à celle de l'espèce paléarctique *P. hirtipes* (cf. PURI, 1925, GRENIER, 1953) et avec des traces de rides plus ou moins transversales. Pas d'ornementation, couleur uniformément jaune brunâtre, avec cependant une bande étroite un peu plus foncée sur le bord postérieur. Latéralement la capsule céphalique présente des taches oculaires extrêmement petites, surmontées d'un « sourcil » assez nettement marqué. Capsule complètement sclérifiée ventralement avec une incision ventrale postgénéale, très réduite (fig. 1, E).

*Hypostome* (fig. 1, F) : plus brun que le reste de la capsule céphalique et présentant une ornementation finement crénelée ; du même type que celui représenté par FREEMAN (*loc. cit.*) et CROSSKEY (*loc. cit.*, fig. 68, p. 39),

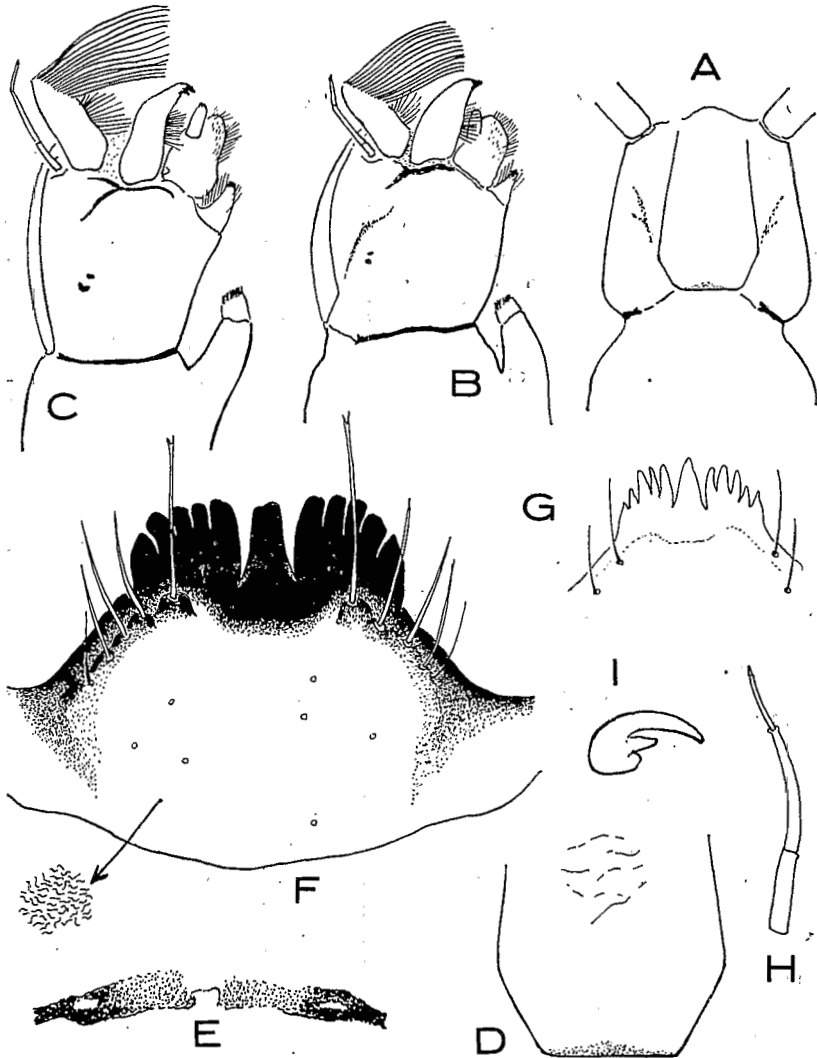


Fig. 1. — *S. berneri kumboense* ns. sp. : A) tête de la larve, en vue dorsale, sans compression ; B) tête de la larve au dernier stade, en vue latérale ; C) *S. ovazzae* tête de la larve au dernier stade, en vue latérale ; D) fronto-clypeus de la larve de *S. kumboense* ; E) *S. b. kumboense* : incision postgénale céphalique de la larve ; F) *S. b. kumboense* : hypostome d'une larve jeune (3<sup>e</sup> ou 4<sup>e</sup> stade) ; H) *id.* : antenne de la larve au dernier stade ; I) *id.* : griffe de la femelle.

plaires décrits par les auteurs anglais et doit dépasser probablement le niveau des dents latérales sur des exemplaires intacts (chez les deux très fortement sclérifiés et noir antérieurement et latéralement, avec une très grande dent médiane enfoncée dans une profonde échancrure ; de chaque côté de celle-ci 5 dents subégales émoussées et légèrement courbées vers l'extérieur. La dent médiane paraît plus longue que chez les exem-

plaires au dernier stade que nous avons examinés, l'apex de la dent médiane paraît avoir été « cassé » (\*); les bords latéraux de la dent médiane ne présentent pas de denticulation. L'aspect général des dents latérales paraît, sur les exemplaires examinés par nous, un peu différent de la figure donnée par CROSSKEY pour *berneri* puisque, par rapport à cette forme, on peut noter : le bord supérieur des dents marginales dans son ensemble moins arrondi, le bord interne, de la première dent marginale intérieure moins arquée, la dent marginale externe plus large à sa base et plus triangulaire.

*Antenne* courte, non pigmentée, de 3 articles, le troisième long comme la moitié du deuxième et égal au premier (fig. 1, H).

*Mandibule* du même type que celui représenté par CROSSKEY (1960, fig. 90 b). Seule différence : un seul peigne de 10 dents claires, les 8 antérieures subégales, la neuvième plus courte (CROSSKEY, fig. 114, représente 7 dents).

*Dent Ms (Processus tp.)* : une seule dent très petite suivie d'une légère sinuosité du bord interne de la mandibule (même aspect que sur la fig. 107 de CROSSKEY).

*Labre* : les crochets disposés en une plage ovulaire ventrale très nette chez les larves des autres espèces, sont ici indiscernables et n'existent probablement pas.

*Prémandibules* : normales, avec environ 58 grandes baguettes à l'éventail principal ; celles-ci peu chitinisées et assez étroites.

*Thorax* : pseudopode prothoracique paraissant moins développé que d'ordinaire.

*Abdomen* : segmentation très nette. Pas de papille ventrale, ni d'écailles rectales. Papilles rectales présentant de nombreuses digitations secondaires (6 à 8 sur chaque lobe principal). Sclérite anal mince, comme chez *berneri* ; couronne de crochets peu puissante et occupant une position très nettement apico-ventrale.

*Tégument* : ventralement et dorsalement le tégument du thorax (pseudopode compris) et de l'abdomen est couvert (même chez les larves jeunes), de longues soies translucides légèrement dilatées à l'apex (comme chez *b. berneri*).

*Imagos* : Aucune nymphe ne contenait d'imago suffisamment avancé en développement pour être disséqué. Seule une patte extraite d'une nymphe a permis d'observer la griffe femelle (fig. 1, I) qui est pourvue d'une dent basale nettement développée.

#### *Position systématique.*

Il est difficile d'affirmer actuellement si cette *Simulie* doit être identifiée à *S. berneri* Freeman, ou s'il s'agit d'une espèce jumelle, d'une sous-espèce ou d'une simple forme nymphale, traduisant dans

(\*) Il faut noter que plusieurs des exemplaires que nous avons examinés présentaient des malformations de l'hypostome : 5 dents marginales d'un côté, 4 de l'autre ; ou encore dent médiane doublée avec d'un côté 5 dents marginales et de l'autre 4. Peut-être l'aspect « cassé » de la dent médiane correspond-il aussi à une malformation ? Cependant une larve très jeune (3<sup>e</sup> ou 4<sup>e</sup> stade ?) possédait un hypostome intact avec une dent médiane dépassant nettement le niveau des dents marginales (fig. 1, G).

ce dernier cas, chez l'espèce, une variation clinale dans les caractères nymphaux (filaments respiratoires). Cependant nous devons mettre en évidence les caractères distinctifs :

1° nombre très élevé des filaments respiratoires nymphaux : 95 chez la forme étudiée ici, au lieu de 38 chez *berneri* du Ghana. Longueur des filaments :  $1/3$  de la longueur du corps, au lieu de « au moins la moitié de la longueur de la nymphe » chez *berneri* ;

2° aspect général de l'hypostome qui diffère de celui de *berneri* par les caractères suivants :

— Dent médiane, non convexe sur ses bords et non denticulée et latéralement alors que ces bords sont légèrement convexes et denticulées chez *berneri*, (cf. dessins de CROSSKEY et de FREEMAN). En outre, cette dent paraît dépasser nettement le niveau des dents latérales, alors que chez *berneri* elle atteint seulement celui-ci. Notons aussi l'aspect moins arqué vers l'extérieur de la dent marginale interne ;

3° la mandibule porte un peigne de 10 dents, au lieu de 7 chez *berneri* ;

4° la tête est de longueur normale alors qu'elle est décrite comme « unusually long » chez *berneri*.

Si l'on compare la forme de la tête, sur des larves de même taille, non comprimées de *S. ovazzae* (qui font partie du complexe *neavei*) et de cette espèce, nous constatons :

1° que chez *S. ovazzae*, la tête est longue, avec en vue latérale un fronto-clypeus très fortement bombé et un cou nettement rétréci (fig. 1 C) ; en vue ventrale, on ne note pas de constriction à la partie postérieure ;

2° chez *S. b. kumboense* de Tabessob, la tête ne peut pas être considérée comme « unusually long ». L'aspect en vue latérale (fig. 1 B) ne présente bien l'aspect très bombé du fronto-clypeus mais la partie occipitale est aussi large que la partie antérieure, forme comparable par conséquent à ce qui existe chez *S. bovis* (fig. 6 in CROSSKEY). Par contre une nette constriction à la partie postérieure apparaît lorsqu'on examine la tête en vue centrale ou dorsale *sans compression*.

De plus, la partie postérieure du fronto-clypeus est ici d'une forme inhabituelle, quadrangulaire, et la tête est nettement plus large postérieurement, ce qui souligne la jonction tête-thorax par un net rétrécissement. Cependant nous ne pouvons affirmer si ces particularités du fronto-clypeus et de la forme de la tête sont spéciales à la forme de Kumbo, car elles ont peut-être échappé aux descripteurs de *S. berneri*. Étant donné cependant que les caractères morphologiques qui ont servi à distinguer les espèces appartenant au complexe *neavei* ne sont pas d'une plus grande amplitude que ceux que nous

mentionnons ici, nous pensons qu'il est possible de séparer cette forme, peut-être provisoirement, de *S. berneri* et de la considérer comme une sous-espèce de celle-ci sous le nom de *S. berneri kumboense*.

### Biologie

Larves et nymphes de *S. berneri kumboense* ont été trouvées fixées sur de grosses larves d'Éphéméroptères (longueur du corps : 3 cm. filaments caudaux : 1 cm.) appartenant au genre *Elassoneuria* (\*) et dont l'espèce n'a pu être précisée mais qui paraît être différente de celle trouvée porteuse de *S. berneri* à Djaposten. Sur une centaine de larves d'*Elassoneuria* examinées, 5 seulement étaient porteuses de nymphes et 3 de larves de *S. b. kumboense*. Cinq des larves d'Éphémères portaient chacune une nymphe, une seule en portait deux. Nous avons trouvé au total 6 larves de la Simulie dont deux étaient au dernier stade.

Toutes les nymphes de Simulies étaient fixées dorsalement sur l'Éphémère, sur les étuis alaires mésothoraciques, (ce qui paraît être la règle absolue dans ces associations) du côté droit ou gauche indifféremment. Toutes étaient orientées de la même façon, l'ouverture du cocon tournée vers l'abdomen de l'Éphémère, c'est-à-dire à l'opposé du courant ; de plus toutes étaient fixées sur la partie postérieure de l'étui alaire et de façon caractéristique : la partie ouverte du cocon surplombant l'espace compris entre la ptérothèque et la base de l'abdomen, de façon telle que les filaments respiratoires étaient ramenés vers la face ventrale (fig. 2) ; c'est-à-dire dans un espace où doivent se produire des remous et où le courant doit être très sensiblement ralenti.

Les larves récoltées consistaient en un mélange de larves au dernier stade (7 mm.), de larves de taille moyenne (4,2 mm.) et de petite taille (2,2 à 2 mm. 5), ces dernières d'après leur taille et le nombre d'articles antennaires (3) étant des larves au stade III ou IV. Contrairement aux nymphes, toutes les larves étaient fixées sur la face ventrale de l'Éphémère et toujours en des endroits très abrités : une Éphémère portait 3 larves, 2 fixées à la base de la troisième patte et 1 en arrière de l'œil, à la base de la patte antérieure. Une autre Éphémère portait une larve de taille moyenne fixée à la face ventrale de la première palette branchiale abdominale, au milieu de la touffe de fibrilles trachéennes (fig. 2).

La position très curieuse, nettement ventrale de leur disque postérieur de crochets permet à ces larves d'occuper une position très

(\*) Nous remercions vivement le Docteur M. T. GILLIES qui a bien voulu se charger de cette détermination.

« couchée » sur leur support ; cette position était particulièrement nette pour la larve accrochée à la face ventrale de la palette branchiale et qui opposait au courant toute sa face ventrale sans avoir besoin de se retourner comme d'ordinaire (GRENIER, 1949, p. 232). La position anormale de cette couronne de crochets constitue très probablement, une adaptation au support tout à fait spécial choisi par ces larves, ainsi que le suggère CROSSKEY (*loc. cit.*, p. 58) ; mais nous n'avons pas retrouvé ce caractère chez *S. ovazzae* fixé sur crabes, alors que CROSSKEY, paraît considérer la position plus ventrale du disque postérieur comme une particularité commune à tout le groupe *neavei* (complexe *neavei* et complexe *copleyi*).

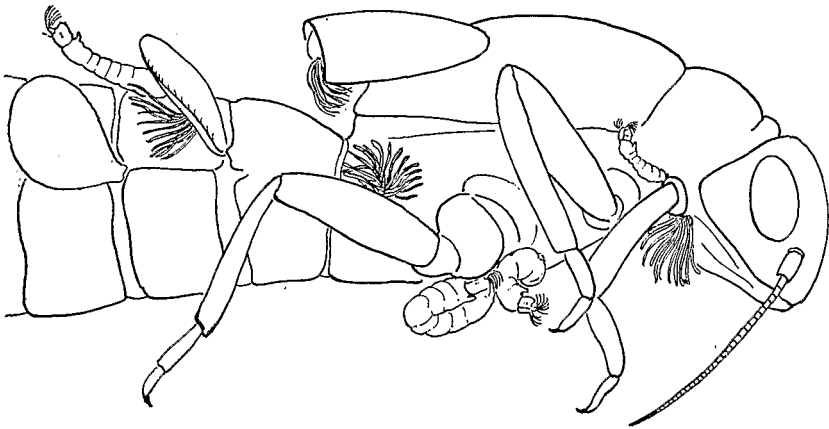


Fig. 2. — Larve de *Ellassoneuria* sp.,  
porteuse de 4 larves et une nymphe de *S. berneri kumboense* n. ssp.

Le cours d'eau où ont été trouvées les larves d'*Ellassoneuria* était un torrent de montagne aux eaux claires, rapides, coulant à une altitude de 1.500 m. à 1.800 m. sur fond de galets et de cailloux. La largeur du lit était de 4 mètres environ et la profondeur de 0,30 à 0 m. 40 à l'endroit de la récolte. A proximité immédiate (quelques mètres) du gîte, sur des branchages arrêtés dans le courant et sur la végétation riveraine plongeant dans l'eau ont été trouvées des Simulies appartenant à deux espèces différentes : *S. aureosimile* Pom. et *S. cervicornutum* Pom., qui sont considérées comme des espèces d'eaux rapides (cf. FREEMAN et DE MEILLON, 1953).

La question de ces associations entre certaines espèces de Simulies et des arthropodes aquatiques, crabes ou larves d'Éphémères, a fait couler beaucoup d'encre depuis une quinzaine d'années.



En 1958, à propos de l'étude d'une espèce nouvelle, *S. ovazzae* appartenant au complexe *neavei* et découverte sur des crabes au Cameroun, deux d'entre nous (GRENIER et MOUCHET) avaient passé en revue les opinions admises. Ils étaient arrivés à la conclusion déjà exprimée (GRENIER, 1953) que ces associations considérées comme simplement phorétiques (VAN SOMMEREN et MACMAHON, 1950; BERNER, 1954, etc.), puis comme relevant du pur commensalisme (MARLIER, 1950) étaient de nature plus complexe et que la sensibilité des larves au courant (rhéotaxie) jouait, dans leur déclenchement, un rôle prédominant, sans qu'il faille pour cela éliminer d'autres facteurs écologiques (dépendant d'ailleurs directement du courant) : l'apport de nourriture et l'oxygénation de l'eau. Nous ne referons pas l'historique de la question, mais nous indiquerons simplement que, depuis 1958, nous avons eu la satisfaction de voir D. J. LEWIS (1960 et 1961) exprimer des idées très proches des nôtres et écrire « the importance of water current in the association between Simuliids and the animals (*Ephemeroptera* and crabs) which carries them is evident from the interesting discussions on the subject by GRENIER and MOUCHET (1958) and by RUBTZOV whom they quote ». LEWIS ajoute encore « each species is suited to a certain range of current and changes in water level or larval drift can place it in an insuitable environment ». En outre, et cela nous paraît extrêmement pertinent, LEWIS ajoutait que MACMAHON lui avait fait remarquer que les filaments respiratoires chez les nymphes des espèces fixées sur arthropodes et appartenant au complexe *neavei* et *copleyi* étaient fins et fragiles (c'est-à-dire du type caractéristique des espèces de courant lent) bien que ces espèces vivent dans des cours d'eau torrentiels rapides et même très rapides, les crabes porteurs de *neavei* fréquentant souvent les cascades. Pour LEWIS ces espèces « transportées » dériveraient de formes de petits cours d'eau lents et c'est en s'associant à des transporteurs qui les amènent dans des zones favorables qu'elles ont pu se reproduire à la fois dans des cours d'eau lents et des cours d'eau turbulents. Le rôle d'abri contre un courant trop violent pour ces espèces mal adaptées à la vie dans les cours d'eau torrentiels semblait donc admis.

Cependant CORBET (1960) a émis une interprétation très différente. Revenant à une idée déjà exprimée par RUBTZOV (1947) (cet auteur ayant cependant invoqué *en premier lieu* la rhéophilie des larves), CORBET écrit que le problème de ces associations qui paraît si complexe se simplifie si l'on admet que la « raison d'être » (en français dans le texte anglais), le facteur principal qui a provoqué la fixation des larves c'est la nécessité pour les futures nymphes d'être placées sur des supports toujours convenablement orientés dans le courant.

Puisque dans les cours d'eau torrentiels les galets sont fréquemment déplacés, seuls des arthropodes aquatiques (crabes ou Éphémères) se plaçant toujours face au courant, peuvent être choisis par les larves de Simulies. Comment, d'après CORBET, les larves de Simulie en quête d'un transporteur localisent-elles l'Éphémère ? Celles-ci, qu'il reconnaît comme très sensibles au facteur courant, sont attirées vers leur transporteur réfugié à l'abri de pierres, par le courant créé par les mouvements des branchies. Nous discuterons cette idée plus loin. CORBET semble finalement revenir à l'idée d'une simple phorésie et conclut qu'il s'agit là, d'abord d'une adaptation grâce à laquelle les nymphes, immobiles et fixées, du *Simulium*, obtiennent une protection contre une mauvaise orientation par rapport au courant et contre les dommages pouvant résulter des déplacements fréquents que subissent les supports minéraux dans les eaux torrentielles. Pour CORBET la principale preuve de ce qu'il avance est que les associations « Éphémères ou crabes + Simulies » se rencontrent typiquement dans des cours d'eau au cours rapide et que les stades des Simulies présents sur les transporteurs révèlent un nombre disproportionné de grosses larves et de nymphes. Quant aux larves de Simulies tout bénéfice direct qu'elles peuvent tirer de ces associations est considéré comme une caractéristique secondaire de celles-ci.

J. FONTAINE (1964) considère l'hypothèse de CORBET comme fort séduisante, mais rappelle cependant une constatation de MARLIER (1950) qui va à l'encontre des idées de l'auteur anglais : nous en reparlerons plus loin. Dans ce travail J. FONTAINE passe complètement sous silence les conclusions des observateurs attribuant un rôle important ou primordial au courant dans ces associations c'est-à-dire RUBTZOV (1947) GRENIER (1953), GRENIER et MOUCHET (1958), LEWIS (1960). Ce qui ne l'empêche pas d'interpréter les associations Éphémères-larves de chironomides comme un véritable commensalisme permettant aux chironomes de trouver sur son hôte « abri et nourriture », idée qui avait été émise dès 1944, puis 1953, par l'un de nous (P. GRENIER) à propos de l'association nymphe de Simulie-larves de chironomides, puis reprise ultérieurement (GRENIER et MOUCHET, 1958 ; LEWIS, 1960).

#### *Critiques des idées de CORBET.*

L'interprétation de CORBET se heurte à des constatations embarrassantes :

1<sup>o</sup> elle n'explique pas pour quelle raison les larves de toutes les espèces inféodés à des arthropodes occupent de façon si caractéris-

tique des positions très abritées sur leur hôte : le fait est particulièrement net chez *S. berneri* et aussi pour *S. woodi* qui va se fourrer dans les orifices de la chambre branchiale des crabes ;

2° Diverses observations dont celle de MARLIER (1950) à laquelle fait allusion J. FONTAINE, et les nôtres sont fort gênantes. Elles montrent que dans un même biotope certaines espèces de Simulies se fixent électivement sur crabes ou sur Éphémères et qu'en même temps d'autres espèces de Simulies à quelques mètres de ces transporteurs, vivent accrochées à des pierres immergées ou à des morceaux de bois ou des végétaux plongeant dans l'eau. Ainsi dans la rivière Noun au Cameroun, *S. damnosum* était présent sur la végétation, à proximité de l'association crabe/*S. ovazzae* et dans le torrent de Tabessob, l'association *Elassoneuria*/*S. b. kumboense* a été découverte à côté de Simulies (*S. aureosimile* et *cervicornutum*) fixées sur des morceaux de bois. Ces espèces « libres » n'éprouvaient donc pas, dans le même gîte, le besoin d'assurer la sécurité de leurs nymphes, en se fixant sur arthropodes ! Ces observations permettent d'éliminer du même coup un des arguments mis en avant par BERNER (1954) et suivant lequel une des raisons de ces associations serait la rareté des supports convenant à la fixation des larves ;

3° centrer tout le problème du comportement de la larve sur l'obligation, pour sa future nymphe, d'être fixée sur un transporteur orienté de façon constante par rapport au courant, nous paraît inadmissible. Il faudrait en effet admettre que la larve, douée dès son jeune âge d'un psychisme pour le moins assez surprenant, soit capable de prévoir les dangers auxquels sera soumis sa future nymphe et agisse en conséquence

#### *Interprétation proposée.*

Les observations que nous avons pu faire à propos de *S. berneri kumboense*, s'ajoutant à celles de LEWIS et MACMAHON (1960), nous fortifient dans notre opinion que c'est dans la sensibilité particulière des larves d'une espèce à l'égard du courant qu'il faut chercher le facteur déterminant, et chronologiquement le premier, à intervenir dans ces associations. Tout ce que l'on sait du comportement des larves de Simulies montre que ce facteur écologique domine tout leur comportement : dans un aquarium il suffit de créer, par le jeu d'une palette rotative par exemple, un courant pour assister au déplacement des larves qui viennent occuper des endroits *précis*.

Or c'est à ce facteur que sont soumises les larves dès leur sortie de l'œuf et c'est à celui-ci qu'elles resteront exposées pendant toute leur évolution. De plus, les espèces inféodées à des arthropodes vivent

dans des eaux très turbulentes bien que, ainsi que l'a vu justement МАСМАНОН, elles possèdent les caractéristiques morphologiques nymphales et larvaires d'espèces de courant lent : le fait est particulièrement net pour *S. berneri* et nous ajouterons à ce propos, que les appareils de fixation des larves de cette espèce paraissent particulièrement mal « adaptés » à la vie dans des courants violents (disque postérieur moins développé, crochets beaucoup moins nombreux que d'ordinaire, sclérite anal peu puissant, prémandibules grêles, et, si cela est confirmé, car nous n'avons pu examiner qu'un nombre de larves, absence de la plage habituelle de crochets pectinés du labre servant à la remontée sur le fil d'amarre).

On peut imaginer alors la succession des opérations comme suit :

Il semble exclu que les pontes des Simulies des espèces épizoïtes soient déposées sur le transporteur lui-même. Éclosant de pontes fixées sur des rochers ou des pierres, à la limite air-eau, les larves néonates peuvent gagner l'eau en choisissant d'abord des zones abritées du courant et, de proche en proche, atteindre l'arthropode porteur sur le corps duquel elles se fixent. Ces mêmes larves néonates peuvent aussi bien atteindre l'arthropode transporteur lorsqu'il passe à leur portée au cours de ses incursions hors de l'eau. Sur le transporteur les larves se localisent *invariablement* en des endroits protégés où le courant est ralenti (bases des pattes, branchies, orifice branchial), où elles peuvent se maintenir, faire fonctionner leurs prémandibules assez faibles et ainsi bénéficier des particules échappant à la mastication ou au filtrage opéré par leur hôte.

En fin d'évolution les larves, au dernier stade, des Simulies doivent gagner sur leur transporteur un endroit où elles trouveront une place suffisante pour effectuer le délicat tissage du cocon nymphal : sur les Éphémères le seul emplacement convenable est la face *dorsale* du thorax, car il ne faut pas oublier que la larve doit disposer d'un emplacement d'une longueur sensiblement double de celle de son futur cocon, puisqu'elle tisse d'abord, vers l'aval, un réseau lâche de fils de soie qui assurera sa sécurité au cours des opérations de tissage et de mue. De même, sur les crabes, les larves du 7<sup>e</sup> stade gagnent les bords de la carapace dorsale (cf. МАСМАНОН, 1952).

Cette succession d'opérations difficiles permet d'expliquer la présence, sur les arthropodes porteurs, d'une quantité disproportionnée de larves âgées et d'expliquer aussi que le nombre des larves qui parviennent au stade nymphal est très réduit par rapport au nombre des larves plus jeunes (VAN SOMMEREN et МАСМАНОН ont trouvé, par crabe jusqu'à dix larves de *naevi*, alors que le nombre maximum

de nymphe est seulement de 3). Ce que nous voyons en effet c'est ce qui reste d'une population après l'intervention de facteurs limitatifs extrêmement sévères :

- 1° chaque larve doit trouver un transporteur ;
- 2° le nombre de larves jeunes qui sont éliminées au cours de la recherche des transporteurs doit être considérable et peu d'entre elles, une fois le transporteur trouvé, peuvent s'y maintenir ;
- 3° la larve âgée, pour gagner l'emplacement permettant le tissage du cocon (c'est-à-dire le dos plus exposé au courant) doit effectuer un cheminement dangereux, puis une opération délicate. Nombre d'entre elles doivent alors se trouver emportées par le courant ;
- 4° un autre facteur limitatif, ainsi que l'a suggéré LEWIS (1961), est que les organismes transporteurs, en particulier les crabes, effectuent parfois des sorties hors de l'eau, au cours desquelles nombre de larves et nymphes doivent succomber.

En contrepartie de cette vie difficile les *Simulies* bénéficient (et elles sont très certainement les seules bénéficiaires de l'association) d'un apport de nourriture supplémentaire provenant de la mastication du transporteur, lequel, en même temps (et nous pensons surtout aux crabes qui fréquentent souvent les cascades) entraîne les larves et nymphes en des zones de courant convenable, agitées et bien oxygénées, où elles ne pourraient certainement pas accéder par leur propres moyens (cf. aussi LEWIS, 1960, p. 110).

En outre les arthropodes aquatiques transporteurs peuvent du fait de leur mobilité, se maintenir constamment dans l'eau et échapper ainsi aux dangers créés par les fluctuations rapides du niveau des torrents. Les *Simulies* (larves et nymphes) fixées, bénéficient ainsi de la mobilité de leurs supports, cet avantage étant cependant tempéré par le fait que certains transporteurs, et ceci est surtout vrai pour les crabes, effectuent hors de l'eau des déplacements néfastes aux organismes qu'ils véhiculent.

C'est à une interprétation générale comparable, faisant à la fois intervenir les conditions de courant, d'apport de nourriture, et de support convenant aux larves, notamment les supports végétaux flottants, qu'aboutit R. LE BERRE dans un travail consacré à *S. damnosum* et dont la publication est prochaine.

Reste à expliquer la spécificité de ces associations :

*Simulies* du complexe *neavei* sur crabes.

*Simulies* du complexe *copleyi* (auxquelles il faut ajouter *S. berneri* et *S. berneri kumboense*) sur Ephémères et même sur certains genres particuliers à l'intérieur de cet ordre.

Le problème est plus difficile.

Il nous semble qu'il faut songer à une concordance écologique étroite entre les espèces inféodées et leurs transporteurs.

A ce propos, nous avons comparé les larves de deux espèces en notre possession : *S. ovazzae* et *S. berneri*. Nous avons été frappés par la différence de puissance des organes de fixation des larves : *S. ovazzae* présente un disque d'accrochage normalement développé (comparable à celui des espèces de courant rapide, telles que *S. damnosum*), *S. berneri* un disque très particulier, à crochets beaucoup moins nombreux. La différence est frappante, bien qu'il s'agisse de larves ayant, au dernier stade, une taille sensiblement égale. Or la première espèce vit fixée à des crabs fréquentant des eaux très violemment agitées et des cascades, la seconde se tient dans des zones plus abritées de cours d'eau moins « brutaux ».

D'autres observations seraient nécessaires et il sera indispensable, pour conclure, de comparer les dispositifs d'accrochage de toutes les espèces de Simulies inféodées à divers arthropodes. Cependant la différence que nous avons constatée, nous a paru trop nette pour que nous la passions sous silence. Cette particularité morphologique, qui semble en rapport avec le comportement du transporteur et la possibilité pour le transporté de résister plus ou moins efficacement à la violence des courants d'eau, nous incite à penser que c'est probablement dans une concordance écologique étroite entre l'organisme épizoïte et son porteur qu'il faut chercher l'explication de ces associations et que le facteur « courant » doit jouer là encore un rôle primordial.

En conclusion, nous dirons que nous nous trouvons, en ce qui concerne ces associations, en présence d'espèces de Simulies qui sont probablement très oxyphiles et doivent donc choisir, en forêt ou sous galerie forestière (c'est-à-dire dans un milieu où, faute d'ensoleillement, la photosynthèse n'assure pas l'oxygénation de l'eau) des biotopes très agités, où elles ne pourraient cependant pas parvenir et se maintenir par leurs propres moyens puisqu'elles ne bénéficient que des adaptations morphologiques d'espèces de courant lent. Le choix d'un transporteur, leur fournissant abri et alimentation détritophage, leur permet d'accéder à des zones de courant où seules elles ne pourraient survivre. Mais ceci se réalise au prix d'une impitoyable destruction, expliquant la rareté de ces espèces et la faiblesse remarquable de leurs populations.

#### RÉSUMÉ

Les auteurs décrivent du Cameroun occidental, région de Kumbo, la larve et la nymphe d'une Simulie vivant associée aux larves de *Elassoneuria* sp. (*Ephemeroptera* : *Oligoneuridae*) dans un petit tor-

rent de montagne (altitude 1.500 m. 1.800 m.). Étant donné les caractères nymphaux (95 filaments respiratoires) et larvaires (morphologie de l'hypostome, de la capsule céphalique et du fronto-clypeus) ils proposent de considérer cette forme, dans l'état actuel des connaissances, comme une sous-espèce de *berneri*, sous le nom de *S. berneri kumboense* n. ssp. Ils rapportent quelques observations biologiques à la lumière desquelles est discutée, en tenant compte des constatations récentes de LEWIS, la signification écologique des associations curieuses établies entre Simulies et crabes ou Ephéméroptères.

#### SUMMARY

The authors describe from Western Cameroons (Kumbo Region) the larva and pupa or a Simuliid living in association with nymphs of *Elassoneuria* sp. (*Ephemeroptera* : *Oligoneuridae*) in a small turbulent stream of a mountainous area (1,500-1,800 m.). Some pupal (95 respiratory filaments) and larval (hypostomium, head, fronto-clypeus) characters indicate that this form, from our actual knowledge, is a subspecies or perhaps a sibling species of *S. berneri* Freeman, to which the name *S. berneri kumboense* n. ssp. is proposed. Biological informations are given and the authors, quoting LEWIS' recent observations, discuss the ecological significance of the curious associations. Between Simuliids and Ephemeroptera or crabs.

*Institut Pasteur, Paris,  
Laboratoire d'Entomologie médicale  
et Office de la Recherche Scientifique  
et Technique d'Outre-mer.*

#### BIBLIOGRAPHIE

(Pour la bibliographie complète, antérieure à 1958,  
cf. GRENIER (P.) et MOUCHET (J.), 1958).

- BERNER (L.). — Phoretic association between a species of *Simulium* and a mayfly nymph with a description of the nymph. *Ann. Mag. Natur. Hist.*, 1954, série 12, 7, 116-121.
- CORBET (P. S.). — A new species of *Afronurus* (Ephemeroptera) and its association with *Simulium* in Uganda. *Proc. R. entom. Soc. London* (B), 1960, 29, 5-6, 68-72, 12 réf. 9 fig.
- CROSSKEY (R. W.). — A taxonomic study of the african larvae of west african Simuliidae (Diptera : Nematocera) with comments on the morphology of the larval blackfly head. *Bull. Brit. mus. (Nat. Hist.)*, *Entomology*, 1960, 10, 1, 74 p. London.
- FONTAINE (J.). — Commensalisme et parasitisme chez les larves d'Ephéméroptères. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 1964, 33<sup>e</sup> année, n° 5, mai 1964, 163-174.

- FREEMAN (P.). — A new african species of *Simulium* (Diptera, Simuliidae) in phoretic association with may fly nymphs. *Ann. Mag. Natur. Hist.*, 1954, série 12, c, 113-115.
- GRENIER (P.). — Remarques sur la biologie de quelques ennemis des Simulies. *Bull. Soc. Ent. France*, 1944, 49, 10, 130-132.
- GRENIER (P.). — Contribution à l'étude biologique des Simuliides de France. *Physiologia comparata et oecologia*, 1949, 1, 1948, 3-4, 165-330.
- GRENIER (P.) et MOUCHET (J.). — Premières captures au Cameroun d'une Simulie du complexe *neavei* sur des crabes de rivières et de *Simulium berneri* Freeman, sur des larves d'Éphémères. Remarques sur la signification biologique de ces associations. *Bull. Soc. Path. exot.*, 1958, 51, 6, 968-980.
- LEWIS (D. J.). — Observations on the *Simulium neavei* complex at Amani in Tanganyika. *Bull. Entom. Res.*, 1960, 51, 1, 95-113.
- LEWIS (D. J.). — The *Simulium neavei* complex (Diptera, Simuliidae) in Nyasaland. *J. Anim. Ecol.*, 1961, 30, 303-310.
- LEWIS (D. J.). — The use of the larval cuticular pattern in classifying the *Simulium neavei* Roubaud complex (Diptera : Simuliidae). *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (B)*, 1961, 30, 7-8, 107-111.
- LEWIS (D. J.). — Some recent observations on African Simuliidae. *Intern. Kongr. f. Ent. Wien.*, 1962, Bd. III, 132-133.
- LEWIS (D. J.), REID (E. T.), CROSSKEY (R. W.) et DAVIES (J. B.). — Attachment of immature *Simuliidae* to other Arthropods. *Nature*, 1960, 187, n° 4737, 618-619.
- MARLIER (G.). — Sur deux larves de *Simulium* commensales de nymphes d'Éphémères. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 1950, 43, 134-135.
- PURI (I. M.). — On the life history and structure of the early stages of Simuliidae (Diptera, Nematocera). *Parasitology*, 1925, 17, 3-4, 295-369.
- VAN SOMMEREN (V. D.) et MACMAHON (J. P.). — Phoretic association between *Apronurus* and *Simulium* sp., and the discovery of the early stages of *Simulium neavei* on fresh-water crabs. *Nature*, London, 1950, 166, n° 4217, 350-351.