

RYTHMES CIRCADIENS DES METAMORPHOSES
ET DUREE DE DEVELOPPEMENT DES STADES PREIMAGINAUX
DE *SIMULIUM DAMNOSUM* s.l. (DIPTERA, SIMULIIDAE)
EN COTE D'IVOIRE

par

P. ELSÉN

Laboratoire de Zoologie Médicale, Institut de Médecine Tropicale Prince Léopold,
Nationaalestraat 155, B-2000 Antwerpen, Belgique

Résumé — Les observations suivantes ont été faites sur les stades préimaginaux de *Simulium damnosum* en Côte d'Ivoire. Les œufs se développent *in situ* en 41 à 71 heures suivant la température de l'eau (21 à 30 °C). Au laboratoire, la durée n'est jamais inférieure à deux jours et demi. L'éclosion s'effectue toujours entre 12 et 16 heures. Les jeunes larves se développent plus vite que les larves âgées, le total de la durée de développement étant de 7 à 9 jours à 30 °C, 10 à 13 jours à 28 °C et 16 à 18 jours à 24 °C. L'appauvrissement du milieu en nourriture allonge considérablement le développement (45 à 53 jours en eau de ville). Le développement est plus lent en période d'étiage (11 à 14 jours) qu'au début des crues (8 à 12 jours) à même température de l'eau. Les nymphoses s'effectuent essentiellement le matin et le soir, l'importance respectives des pics variant suivant la saison en relation avec le changement de la composition spécifique des populations. La température ne semble pas jouer de rôle. Les nymphes se développent en 2 à 3 jours. *S. sirbanum* se développe plus vite que *S. damnosum* s.s. (espèces de savane) et *S. soubrense* plus vite que *S. sanctipauli* (espèces de forêt). Par contre, ces deux groupes d'espèces se superposent. D'autre part, quelle que soit l'heure de nymphose, *S. sirbanum* émerge toujours l'après-midi et *S. damnosum* s.s. le matin. *S. soubrense* par contre émerge l'après-midi si la nymphose a eu lieu le matin, et inversement. Une température basse (24 °C) allonge le développement à 3 jours et demi tandis que les nymphes issues de larves mal nourries ont un développement de 3 à 5 jours. Les émergences ont lieu le matin et le soir, les remarques étant les mêmes que pour les nymphoses. Aucune différence n'a été observée entre mâles et femelles.

KEYWORDS : *Simulium damnosum*; Preimaginal Instars; Metamorphosis; Time of Development; Ivory Coast

Introduction

L'heure préférentielle des diverses métamorphoses préimaginales ainsi que la durée de développement des divers stades préimaginaux de *S. damnosum* s.l. varient parfois considérablement d'un auteur à l'autre. Le présent travail tente d'en donner les raisons à la lumière des observations que nous avons effectuées en Côte d'Ivoire, tant en nature qu'au laboratoire. D'autre part, dans le cadre de la lutte contre l'onchocercose, ces observations apportent des informations pour la planification des espacements entre les traitements larvicides suivant la saison, la zone bioclimatique concernée et les espèces vectrices présentes.

En nature, nous avons utilisé une gouttière placée en dérivation de la rivière et munie de cages d'émergences. Au laboratoire, nous avons utilisé les techniques d'élevage classiques à circuit fermé : verre sur pied et aquarium oxygénés par un aérateur qui provoque en même temps un courant d'eau. L'eau était renouvelée tous les deux jours. Nous avons également utilisé notre élevage individuel décrit ailleurs (Elsen et Hébrard,

1977) et qui nous permet de déterminer le sexe et l'espèce de chaque individu après avoir suivi son développement.

Rythmes circadiens des métamorphoses

— L'éclosion. — Crisp (1956) observe au Ghana que les larves du premier stade éclosent tôt le matin tandis que Wanson (1950) situe l'éclosion un peu plus tard, dans le courant de la matinée. Ce sont là les seuls auteurs que nous ayons trouvés citant avec précision le moment de l'éclosion chez *S. damnosum*. Pour le restant de la littérature, on est obligé d'effectuer une estimation à partir des variations horaires des pontes et des variations de durée de développement des œufs que nous verrons plus loin. Ces estimations couvrent toute la journée. Par conséquent, nous ne les retiendrons pas, n'ayant pas été précisées par les auteurs eux-mêmes.

Toutes les éclosions que nous avons pu observer, tant en nature qu'au laboratoire, se sont toujours effectuées au début de l'après-midi, entre 12 et 16 heures. Le moment exact est assez variable et ne semble pas dépendre de la température de l'eau. Nous n'avons jamais observé d'éclosion le matin. Les raisons de cette localisation dans le temps nous échappent mais sont peut-être à rechercher dans les effets du rayonnement.

— Les mues larvaires. — Nous n'avons pu observer les mues larvaires qu'au laboratoire. Dans ces conditions artificielles, elles se situent à n'importe quelle heure de la journée sans préférence apparente. La littérature semble muette sur l'existence ou non d'un cycle horaire des mues larvaires dans la nature.

— La nymphose. — Disney (1969) est à notre connaissance le seul auteur qui étudia le moment de la nymphose chez *S. damnosum* s.l. Cet auteur observe au Cameroun que les nymphoses se répartissent sur tout le nyctémère avec cependant les trois quarts s'effectuant le jour (6 à 18 h), le pic de densité se situant entre 12 et 15 heures. Les comptages ont été effectués sur l'ensemble de la nuit et toutes les trois heures le jour.

La figure 1 illustre les résultats que nous avons obtenus aux mois de mars, avril et juillet 1976. Au mois de mars, le nombre des nymphoses a été relevé durant un nyctémère complet, toutes les heures durant la journée et toutes les deux heures durant la nuit. Le graphique montre un pic important en début de matinée et un plus petit en fin de journée. Les nymphoses nocturnes sont peu nombreuses. Au mois d'avril, la situation est inverse. Deux journées consécutives montrent un pic matinal moins important que le vespéral et situé plus tard entre 9 et 11 heures tandis que le pic vespéral est déplacé vers le milieu de l'après-midi. Au mois de juillet, nous retrouvons la situation du mois de mars avec un pic matinal important. Le pic vespéral plus petit s'est toutefois considérablement déplacé vers le milieu de la journée.

La température de l'eau n'explique pas ces changements. Elle avait 27 °C la nuit et 29 °C le jour au mois de mars, 28 et 31 °C au mois d'avril, 24 et 28 °C en juillet. Le pic matinal correspond en effet aux eaux les plus froides. Or l'inversion de l'importance des pics s'effectue lorsque l'eau est la plus chaude, amenant ainsi le pic de densité principale dans l'après-midi lorsque la température de l'eau est la plus élevée. Toutefois, le cycle

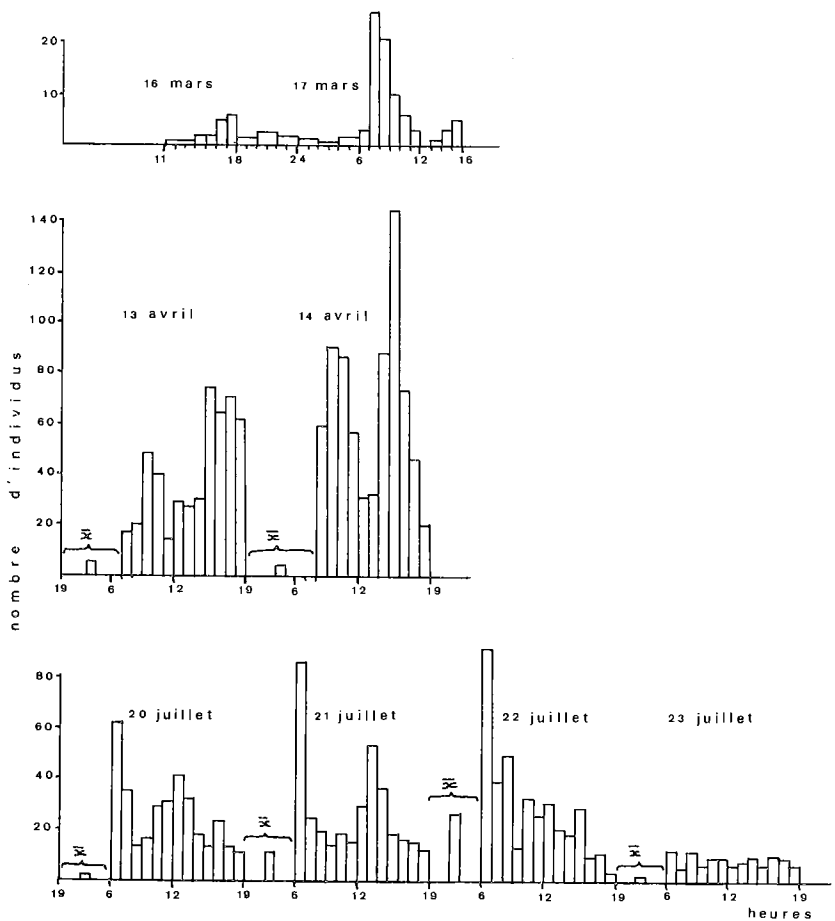


Figure 1.
Cycle des nymphes de *S. damnosum* s.l. en saison sèche
et durant les premières crues (\bar{x} = nombre horaire moyen durant la nuit).

de mars porte sur des effectifs très faibles et sur des journées incomplètes. Les observations de juillet montrent en effet qu'il peut y avoir de grandes variations de densité d'un jour à l'autre et il se peut que si l'expérience avait été poursuivie le 17 mars, nous aurions observé un pic plus important le soir. L'inversion de densité des pics entre la saison sèche (avril) et les premières crues (juin, juillet) correspondrait alors au changement dans la composition spécifique des populations préimaginales. Nous en reparlerons dans la discussion.

— L'émergence. — Wanson (1950) signale que les émergences ont lieu tôt le matin, à l'aube. Disney (1969) situe également les émergences le matin mais à une heure qui varie en fonction de la température de l'eau : 6 à 9 heures à 24-28 °C et de 9 à 12 heures à 20-24 °C. A tempé-

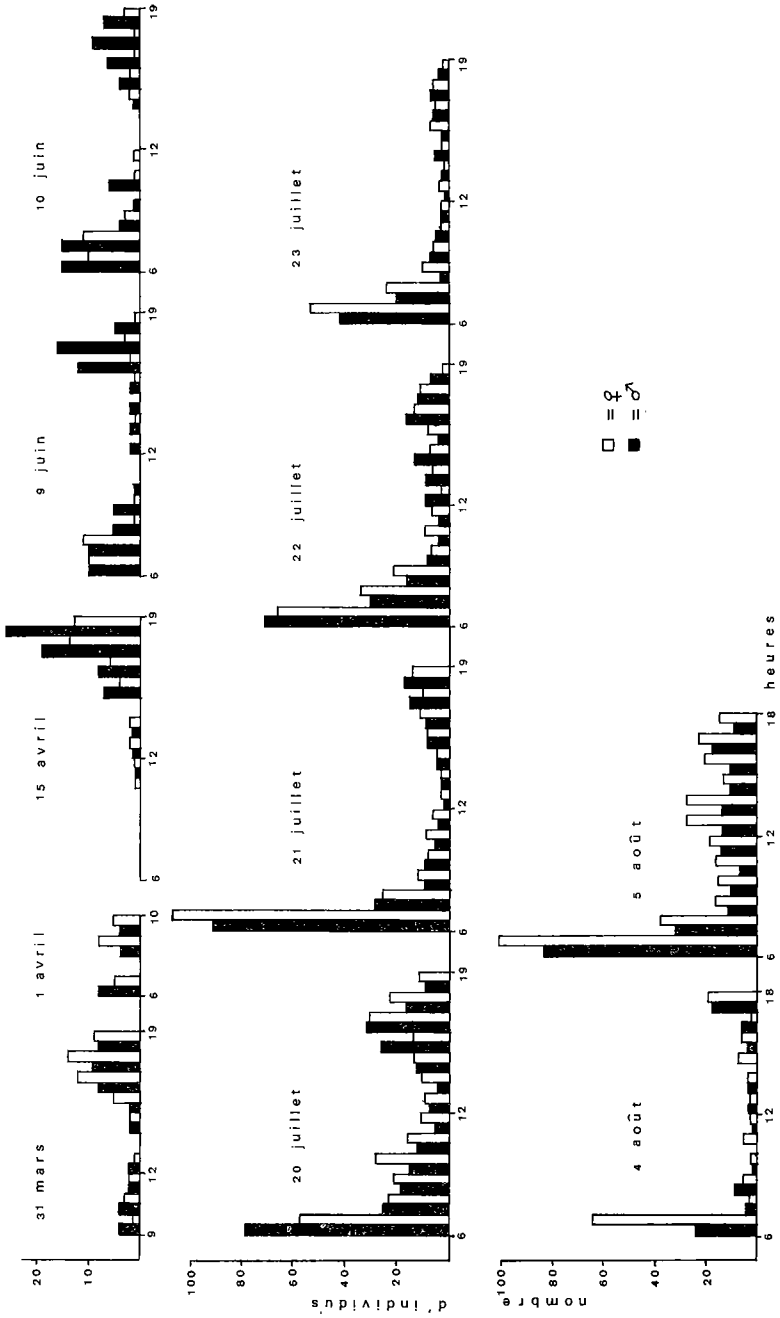


Figure 2. Cycle des émergences de *S. damnosum* s.l. suivant le sexe à divers moments de l'année.

rature artificielle de laboratoire (16-20 °C), les émergences sont reculées à la fin de l'après-midi. Par contre, Marr (1962), Le Berre (1966) et Raybould (1967) observent une courbe bimodale des émergences dont le pic principal se situe le soir pour les deux premiers auteurs (observations en nature) et le matin pour le troisième auteur (observation en élevage).

Mis à part Wanson (1950) qui constate que les femelles émergent quelques heures après les mâles, les autres auteurs font état d'un même cycle horaire d'émergence pour les deux sexes mais avec toutefois une dominance des mâles au début des émergences.

La capture des adultes néonates fait également ressortir cette courbe bimodale dont le pic vespéral est toujours plus important que le pic matinal (Lewis, 1956, 1958, 1960; Le Berre, 1966; Bellec, 1976; Philippon, 1976; Bellec et Hébrard, 1977), confirmant ainsi le pic vespéral des émergences observé par Marr (1962) et Le Berre (1966). Nos résultats ci-dessous montrent toutefois que cette concordance n'est pas nécessairement vraie.

Contrairement à certains auteurs, aucune de nos observations ne met en évidence une émergence plus précoce des mâles en début d'expérience (fig. 2). Les deux sexes présentent la même courbe bimodale d'émergence, le pic vespéral étant le plus important durant les mois de mars et avril, tandis que le pic matinal est le plus important durant les mois de juillet et août. Le mois de juin fait la transition avec des pics relativement égaux. Aucune émergence ne fut observée après 18 h 30 en juillet et après 18 h en août. Ce maximum des émergences se manifestant soit le matin, soit le soir suivant les saisons peut expliquer les divergences rencontrées dans la littérature.

Discussion

Nous venons de voir que les diverses métamorphoses du cycle biologique se manifestent en début et en fin de journée pour la majorité des individus. Le pic vespéral des nymphoses peut cependant se déplacer vers le milieu de la journée lorsque la température de l'eau décroît. Ce paramètre toutefois n'explique pas la présence d'un pic matinal beaucoup plus important que le vespéral lorsque l'eau est la plus froide (24 °C en juillet). D'autres paramètres sont donc en jeu et la composition spécifique des populations préimaginales ne semble pas étrangère au phénomène. Les déterminations que nous possédons ne couvrent pas l'année entière mais montrent un changement saisonnier dans la proportion des espèces, les espèces savaniques (*S. damnosum* s.s. et *S. sirbanum*) dominantes en saison sèche étant progressivement supplantées par une espèce forestière (*S. soubrense*) qui devient dominante en saison des pluies. Les captures des adultes sur plaques d'aluminium engluées et sur appât humain (Bellec *et al.*, 1979) confirment nos observations. Cette substitution d'espèces explique peut-être le changement saisonnier de densité entre les pics matinaux et vespéraux des nymphoses et des émergences. Toutefois, Bellec (1976) et Bellec et Hébrard (1977) obtiennent, par deux techniques de capture différentes, un maximum d'adultes néonates en fin de journée avec un pic plus léger tôt le matin, quelle que soit la saison. Or ces auteurs ont travaillé sur le même gîte que nous. Le comportement des adultes ne reflète donc pas nécessairement le cycle des émergences.

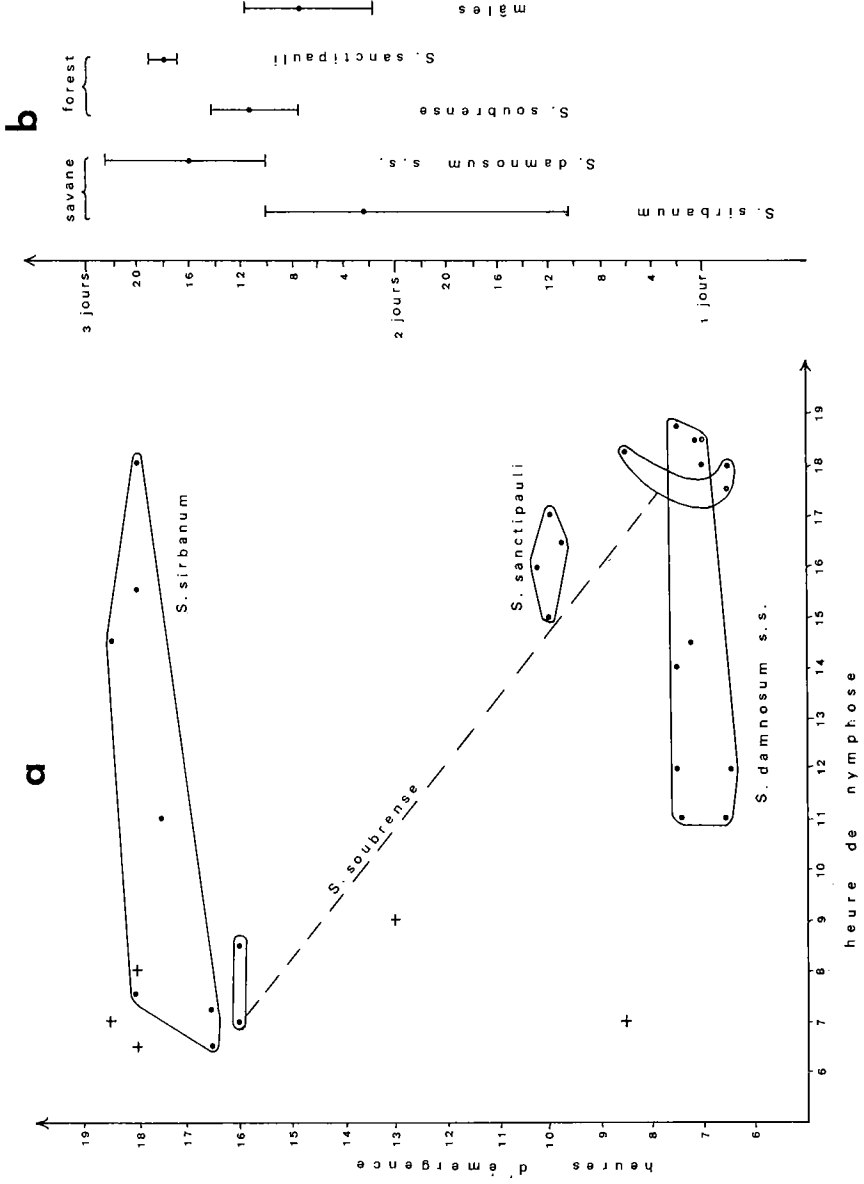


Figure 3.
 a) Heures d'émergence en fonction de l'heure de nymphose suivant l'espèce. Les croix (+) indiquent les mâles.
 b) Durée de développement des nymphes suivant l'espèce et le sexe (moyennes et valeurs extrêmes).

Nous ne possédons malheureusement pas la détermination du matériel des émergences qui aurait pu nous indiquer s'il y avait une préférence horaire d'émergence suivant l'espèce. Toutefois, une expérience de laboratoire nous a fourni des renseignements précieux à ce sujet. Une technique d'élevage individuel décrite ailleurs (Elsen et Hébrard, 1977) nous donne en effet des résultats qui montrent que la relation unissant les cycles des nymphoses et des émergences varie suivant l'espèce concernée (fig. 3 a). *S. damnosum* s.s. émerge avant 8 h du matin et *S. sirbanum* après 16 h 30, quelle que soit l'heure de nymphose. Par contre, chez *S. soubrense*, les individus qui se nymphosent avant 9 h du matin émergent au milieu de l'après-midi et ceux qui se nymphosent après 17 h émergent avant 9 h du matin. Les quatre individus de *S. sanctipauli*, autre espèce forestière, se sont nymphosés au milieu de l'après-midi et ont émergé en fin de matinée. Bien que nos résultats soient trop faibles pour être concluants, il semblerait que, pour les espèces forestières, plus la nymphose s'effectue tard dans la journée, plus l'émergence deux jours plus tard aura lieu tôt dans la journée, et inversement. Ceci a pour conséquence que les espèces forestières auraient une durée de développement nymphale plus constante (*S. soubrense* et *S. sanctipauli*) que celle des espèces sylvicoles (*S. damnosum* s.s. et *S. sirbanum*).

Enfin, les raisons qui poussent les stades préimaginaux de *S. damnosum* s.l. à effectuer leurs métamorphoses essentiellement en début et fin de journée sont à rechercher dans les effets de la lumière. L'action du photopériodisme sur le rythme des nymphoses et l'influence de ce rythme sur celui des émergences a été bien montré entre autres chez la *Drosophile* (Rensing et Hardeland, 1967) et chez *Aedes taeniorhynchus* (Nielsen et Evans, 1960; Nayar, 1967; Provost et Lunn, 1967). Le synchronisme entre nos courbes des nymphoses (fig. 1) et des émergences (fig. 2) peut nous faire penser que le processus est similaire chez *S. damnosum* s.l.. Il faut toutefois être prudent. En effet, si le pic des émergences, chez la *Drosophile*, est indépendant de la température dans les conditions naturelles d'alternances jour-nuit (Pittendrigh, 1954), il est par contre dépendant de ce même paramètre en lumière continue (Pittendrigh, 1960). De son côté, Kühnelt (1969) estime que les rythmes conditionnés de 24 heures observés chez beaucoup d'organismes sont conditionnés par ce qu'il nomme des « indicateurs de temps » (*Zeitgeber*). Cet auteur entend par là des fluctuations de certains paramètres du milieu à des moments précis et constants, synchronisés avec l'alternance jour-nuit. Cela veut dire que la lumière n'est pas nécessairement le déclencheur des rythmes observés mais jouerait le rôle de « lampe témoin » d'un changement du milieu.

En conclusion, les variations des proportions des espèces composant les populations préimaginales de *S. damnosum* s.l. sont le reflet de la dynamique des populations adultes. Dès lors, les raisons qui gouvernent les variations saisonnières des courbes circadiennes des métamorphoses préimaginales peuvent se résumer en deux hypothèses :

- ou bien les courbes sont le reflet d'un changement du milieu, toutes les espèces présentes réagissant dans le même sens. Dans cette hypothèse, les changements dans la composition spécifique des populations préimaginales n'influencent pas les courbes;

— ou bien ce sont les espèces qui réagissent différemment au milieu. Les courbes indiquent alors les preferences des espèces, et les variations saisonnières de ces courbes sont alors le reflet des changements dans la composition spécifique des populations préimaginales, ces changements étant la conséquence de la dynamique des populations adultes.

La réponse à cette double hypothèse demande des études complémentaires.

La durée de développement des stades préimaginaux

— Les œufs. — La durée de développement des œufs de *S. damnosum* s.l. varie assez bien suivant les auteurs. La plus courte, 4 heures, est fournie par Wanson (1950) à Kinshasa (Zaïre). Dans ce même pays, à Inga, Ruzette (1956) fait état de 24 heures. Barnley (1952 a) cite une durée de quelques heures à 24 heures en Uganda alors que dans un autre travail, ce même auteur (Barnley, 1952 b) indique 2 à 3 jours à une température de 26,5 °C, toujours en Uganda. Au Ghana, trois travaux font état de durées similaires pour une gamme de température assez grande : 30 à 43 heures pour 28 à 33 °C (Burton et McRae, 1965), 36 heures pour 26 °C et plus (Crisp, 1956) et 36 à 48 heures pour 20 à 28,5 °C (Marr, 1962). Dans un élevage en gouttière, Raybould (1979) obtient plus de deux jours. La même durée est obtenue en nature par Le Berre (1966) en Côte d'Ivoire, tandis que Muirhead-Thompson (1957) observe une durée de 65 heures au Libéria. Enfin Raybould et Grunewald (1975) obtiennent au laboratoire quatre jours à 20 °C (Tanzanie) avec la forme « Kibwezi » de *S. damnosum* alors que dans un autre élevage (Raybould, 1967) la durée variait de un à deux jours dans une eau oscillant entre 18 et 26 °C.

Nos observations tant en nature qu'au laboratoire montrent que la température de l'eau influence la durée de développement des œufs. Dans la nature, à la limite forêt-savane, les éclosions se font entre 41 et 47 heures après la ponte, les durées les plus longues s'observant lorsque l'eau est plus fraîche (26 à 28 °C) et les plus courtes lorsque l'eau est plus chaude (27,5 à 30 °C). Une exception toutefois avec une durée de 46 heures dans une eau oscillant suivant l'heure entre 28 et 31 °C. Dans le nord de la Côte d'Ivoire, à la frontière avec la Haute-Volta, le développement fut également plus long (71 heures), la température de l'eau oscillant entre 21 et 26,5 °C (janvier).

Au laboratoire par contre, la durée de développement obtenue à partir de pontes induites (femelles choquées artificiellement quatre jours après leur repas sanguin) est plus longue et n'a jamais été inférieure à deux jours et demi dans une eau d'environ 28 °C. Dans un cas, nous avons observé jusqu'à 88 heures 30, soit plus de trois jours et demi, à la même température que ci-dessus. La raison de cet allongement du développement des œufs en élevage est peut-être à rechercher dans le fait qu'il s'agit de pontes induites et non de pontes déposées naturellement, les œufs n'ayant pas atteint une maturité complète mais cependant suffisante pour permettre la suite de leur développement dans le milieu aquatique. Supposition de notre part qui reste à vérifier.

Par contre, nos observations en nature correspondent avec celles effectuées par divers auteurs en Afrique Occidentale mais non avec celles

effectuées en Uganda et au Zaïre. Ce fait est peut-être à rapprocher de la composition spécifique des populations de *S. damnosum* présentes dans ces pays.

— Les larves. — Les observations varient considérablement suivant les auteurs et les pays. Les valeurs les plus courtes proviennent du Zaïre : 4 jours pour Ruzette (1956) et 5 jours pour Wanson (1950). Ruzette signale toutefois, mais sans fournir de résultats chiffrés, que la durée de développement s'allonge assez bien lorsque la quantité de nourriture diminue. En Uganda, Barnley (1952 a et b) cite 6 à 8 jours. Au Ghana, Burton et McRae (1965) font état de 10 à 11 jours dans une eau assez chaude allant de 28 à 33 °C tandis que Crisp (1956) au contraire indique 10 à 13 jours en saison sèche dans le nord du pays où l'eau peut atteindre 10 °C la nuit. Dans ce même pays, Wright (1957) observe 14 à 17 jours dans un premier élevage et 14 à 40 jours dans un deuxième élevage avec un minimum de 14 jours pour les mâles et 18 jours pour les femelles, la température de l'eau oscillant entre 21 et 31 °C. Toujours au Ghana, Raybould (1979) indique une moyenne de 10 à 14 jours avec des écarts allant de 9 à 21 jours. Ce même auteur rapporte une durée de 18 à 50 jours en Tanzanie pour une eau variant entre 18 et 26 °C (Raybould, 1967). Enfin, au Niger, Balay (1968) renseigne 8 à 13 jours de la ponte à l'émergence, ce qui est très court mais correspond aux observations de J. B. Davies (communication personnelle) qui sont de 7 à 8 jours pour les larves, à 29 °C dans la rivière Baoule au Mali.

Afin de nous permettre de suivre le développement des larves stade par stade, un gîte à la limite forêt-savane fut traité à l'Abate 139 afin d'éliminer tout apport de larves dérivantes qui aurait faussé les observations faites à partir des pontes fraîchement déposées. La détermination des stades larvaires par échantillonnage toutes les 24 heures nous a permis d'établir que les stades I à IV ont chacun une durée de développement inférieure ou égale à 24 heures, que le stade V se développe en 24 à 48 heures et que les stades VI et VII ont chacun une durée de développement comprise entre deux et trois jours. Cela donne un total qui oscille entre 8 à 12 jours suivant les individus. La température de l'eau variait de 28 à 30 °C entre le jour et la nuit. Les résultats en gouttière sont identiques.

En janvier, dans le nord de la Côte d'Ivoire, la température de l'eau est beaucoup plus basse (21 à 26,5 °C) ce qui peut expliquer notre observation d'un développement plus long, la première nymphose s'étant produite 17 jours après l'arrêt des traitements.

Les élevages effectués en laboratoire se sont fait en eau de rivière régulièrement renouvelée (tous les deux jours environs) et à une température quasi constante de 28 °C. La durée de développement de l'ensemble des stades larvaires oscillait dans ces conditions entre 10 et 13 jours, ce qui correspond aux résultats obtenus en nature. Lorsque l'eau était maintenue à 30 °C au moyen d'une résistance à thermostat, la durée de développement se réduisait à 7-9 jours. Lorsque l'eau était maintenue à 24 °C (pièce climatisée), la durée de développement s'allongeait jusqu'à 16-18 jours.

Cependant, la nutrition joue également un rôle non négligeable. Un élevage effectué au laboratoire avec de l'eau de ville a fourni une durée de développement larvaire extrêmement longue de 45 à 53 jours suivant

les individus. La température de l'eau variait de 27 à 30 °C. La durée de développement fut normale jusqu'au stade III (environ 24 heures par stade) puis s'allongea considérablement pour atteindre les valeurs citées ci-dessus. La faible concentration en éléments nutritifs dans l'eau de ville peut expliquer ce ralentissement dans le développement sans toutefois aller jusqu'à la mort de tous les individus (la mortalité fut élevée, 8 individus ayant terminés leur développement avec trois pontes au départ). Des observations en période d'étiage et de début des crues semblent confirmer l'importance de ce facteur. Les résultats fournis au début de ce paragraphe (8 à 12 jours) concernaient le début des crues. En période d'étiage, la durée est sensiblement plus longue (11 à 14 jours) alors que la température de l'eau est similaire. Cette différence peut s'expliquer par une augmentation de la quantité de nourriture dans l'eau au mois de juin (premières crues) provoquée par les pluies suivant deux processus : l'enrichissement des eaux de ruissellement au détriment des terrains qu'elles traversent et la montée des eaux qui entraînent dans le courant les organismes qui se sont abondamment développés dans les mares et les vagues isolées. Toutefois, l'influence de l'espèce ne doit pas être perdue de vue. Nous avons attiré l'attention plus haut sur la dominance des espèces de savane en saison sèche et des espèces de forêt en saison des pluies qui pourrait expliquer partiellement les différences dont nous venons de faire état. Nos observations sur les nymphes exposées au paragraphe suivant semblent confirmer ce point de vue.

— Les nymphes. — La plupart des auteurs s'accordent pour une durée de développement nymphale de 4 jours chez *S. damnosum* s.l. (Wanson, 1950; Ruzette, 1956; Crisp, 1956; Le Berre, 1966; Burton, 1966, ...). Toutefois Barnley (1952 b) fait état d'une durée plus longue égale à 5 jours tandis que Marr (1962) indique 2 à 4 jours, le sexe pouvant jouer un rôle. Enfin Disney (1969) observe 2 à 3 jours, rarement 4 jours, la durée étant fonction de l'heure de la nymphose et s'allongeant lorsque la température de l'eau est basse.

Nos observations, tant en nature qu'au laboratoire, nous fournissent une durée de développement nymphale comprise entre 2 et 3 jours. Le cycle des émergences du 15 avril (fig. 2) fait suite aux cycles des nymphoses des 13 et 14 avril (fig. 1). Comme aucune nymphe ne se trouvait dans la gouttière au début de l'expérience, les premières émergences indiquent une durée de développement maximale de 2 jours et 16 heures. Le nombre de nymphes étant très élevé (un total de 1.333), il ne nous a pas été possible de les suivre individuellement pour connaître les écarts à cette durée.

En laboratoire par contre, notre technique d'élevage individuel (Elsen et Hébrard, 1977) nous a permis de déterminer la durée de développement nymphale par espèce. Malgré le faible effectif étudié, les résultats consignés à la figure 3 b montrent que le développement est bien de 2 à 3 jours. D'autre part, les valeurs du groupe des espèces forestières se superposent à celles des espèces savaniques mais, à l'intérieur de chaque groupe, les espèces possèdent des durées de développement bien distinctes. Nous n'avons obtenu que cinq émergences de mâles dont la détermination morphologique de l'espèce n'est jusqu'à présent pas possible dans le complexe *S. damnosum*.

L'influence de la température, surtout si elle est basse, se fait également sentir sur les nymphes. A 24 °C, en laboratoire, nous avons obtenu des durées de 3 jours et demi tandis qu'à 30 °C, il n'y avait pas de différence avec les valeurs citées plus haut. L'élevage en eau de ville, déjà cité plus haut, nous a fourni des durées oscillant entre 3 et 5 jours, conséquence vraisemblable d'une mauvaise nutrition des larves.

Discussion

L'influence de la nutrition sur la durée de développement est bien illustrée par notre élevage en eau de ville dont la température oscillait autour de 27 °C. Dans un travail antérieur (Elsen et Hébrard, 1979) nous avons souligné combien la concentration décroissante des particules en suspension pouvait ralentir considérablement la vitesse d'ingestion, voir l'arrêter. La faible teneur en éléments nutritifs dans l'eau de ville explique l'allongement considérable du développement et la forte mortalité observés.

Un abaissement de la température de l'eau ralentit également la vitesse d'ingestion (Elsen et Hébrard, 1979) et ce phénomène explique l'allongement de la durée de développement dans les eaux plus froides (nord de la Côte d'Ivoire en janvier et élevages en laboratoire).

La durée de développement de chaque espèce dépend donc des effets croisés de la température de l'eau et de la quantité de nourriture disponible qui expliquent l'allongement du cycle de l'œuf à l'adulte (19 jours et demi) en début de saison sèche (eau plus froide) et son raccourcissement (12 jours) en début des crues (augmentation de la quantité de nourriture). Entre ces deux périodes, la durée du cycle se maintient à une durée intermédiaire (14 à 16 jours) due à l'augmentation de la température et une nourriture moins abondante. Ces valeurs concernent *S. damnosum* s.s. Or, en saison sèche, J. B. Davies (communication personnelle) observe qu'à 29 °C les larves ont une durée de développement de 7 à 8 jours dans la rivière Baoule à Madina Diassa (Mali). Comme nous avons montré au niveau des nymphes que *S. sirbanum* est l'espèce qui se développe le plus vite, il serait intéressant de savoir de quelle espèce il s'agit, des observations du genre de celles de Davies montrant que des études complémentaires sont nécessaires. Nous pensons toutefois que les résultats exposés dans le présent travail permettent de mieux discerner les raisons des divergences parfois considérables rencontrées dans la littérature. Ils permettent également de mieux appréhender certains aspects de la dynamique des populations dont la compréhension doit permettre de rationaliser d'avantage les moyens de lutte utilisés.

Conclusion

Etant donné que les insecticides utilisés contre les stades préimaginaux des Simulies n'ont aucun effet léthal sur les œufs et les nymphes, c'est la durée de développement des larves qui déterminera la durée d'espacement des traitements. Jusqu'à présent, pour des raisons pratiques de logistique, ils sont fixés à 7 jours. En fonction de nos observations, il semble qu'en saison sèche cette durée peut-être portée à 10 jours en région de savane lorsque la température de l'eau ne dépasse pas 26 °C. Les espèces fores-

tières possédant un développement un peu plus long que celui des espèces de savane, un espacement de 11 à 12 jours peut être tenté en forêt. En saison des pluies, il semble que 8 jours soit le maximum d'espacement, quelle que soit l'espèce ou la zone bioclimatique concernée.

Si l'efficacité expérimentale de ces durées est prouvée, cela permettra une économie de 15 p. cent des traitements en zone de savane et de 21 p. cent en zone de forêt. Des études complémentaires sur les problèmes de la réinvasion des régions traitées et de la vitesse de peuplement d'un gîte doivent permettre d'allonger davantage les valeurs proposées ci-dessus dans les régions où les traitements ont fait leur preuve.

Remerciements — Ce travail a bénéficié d'une convention passée entre l'Organisation Mondiale de la Santé et l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer dans le cadre de la Lutte contre l'Onchocercose en Afrique de l'Ouest.

Circadian rhythm of metamorphosis and time of development of preimaginal instars of *Simulium damnosum* s.l. (Diptera, Simuliidae) in the Ivory Coast.

Summary — The following observations have been made on the preimaginal instars of *Simulium damnosum* s.l. in the Ivory Coast. The eggs develop *in situ* in 41 to 71 hours according to the water temperature (21 to 30 °C). In the laboratory, the time of development is never less than 2 days and a half. Hatching always takes place between 12 and 16 o'clock. The young larvae develop quicker than the older; the total time of development of larvae is 7 to 9 days at 30 °C, 10 to 13 days at 28 °C and 16 to 18 days at 24 °C. The lack of food increases considerably the time of development (45 to 53 days in tap water). Development is slower during low water period (11 to 14 days) than during the first floods (8 to 12 days) at the same water temperature. Cocoon formation takes place essentially during early morning and late afternoon, the respective importance of the peaks varying according to the season in relation with the specific composition of the populations. Temperature seems to play no role. Nymphs develop in 2 to 3 days. *S. sirbanum* develops quicker than *S. damnosum* s.s. (savanna species), and *S. soubrense* quicker than *S. sanctipauli* (forest species). But those two groups of species overlap. Independently of the cocoon formation time, *S. sirbanum* emerges always in the afternoon and *S. damnosum* s.s. in the early morning. On the other hand, *S. soubrense* emerges in late afternoon if cocoon formation has taken place in the morning, and vice versa. A low temperature (24 °C) increases the time of development to 3 days and a half while nymphs coming from larvae poorly fed have a development of 3 to 5 days. Emergences take place during early morning and late afternoon in the same sequence as noted for cocoon formation. No differences have been observed between males and females.

Dag- en nachtritme van de metamorfose en de ontwikkelingsduur van de onvolwassen stadia van *Simulium damnosum* s.l. (Diptera, Simuliidae) in Ivoorkust.

Samenvatting — De volgende waarnemingen werden gedaan bij onvolwassen stadia van *Simulium damnosum* in Ivoorkust. *In situ* komen de eieren tot ontwikkeling in 41 tot 71 uur naargelang de temperatuur van het water (21 tot 30 °C). In het laboratorium duurt deze ontwikkeling altijd minstens 2 dagen en half. Het uitsluipen gebeurt altijd tussen 12 en 16 uur. De jonge larven ontwikkelen zich sneller dan de oude larven, het geheel van de ontwikkelingsduur bedraagt 7 tot 9 dagen bij 30 °C, 10 tot 13 dagen bij 28 °C en 16 tot 18 dagen bij 24 °C. Een voedselarm milieu verlengt aanzienlijk de ontwikkeling (45 tot 53 dagen in stadswater). De ontwikkeling verloopt trager bij lage waterstand (11 tot 14 dagen) dan bij het begin van hoge waterstand (8 tot 12 dagen) bij een zelfde watertemperatuur. Het verpoppen gebeurt vooral 's morgens en 's avonds. Het respectievelijk belang van de pieken verandert volgens het seizoen afhankelijk van de verandering van de specifieke samenstelling van de populatie. De temperatuur schijnt geen rol te spelen. De nymphen ontwikkelen zich in 2 tot 3 dagen. *S. sirbanum* ontwikkelt zich sneller dan *S. damnosum* s.s. (savannesoorten), en *S. soubrense* sneller dan *S. sanctipauli* (woudsoorten). Nochtans overlappen deze twee groepen elkaar. Anderzijds, om het even op welk uur de verpopping ook plaats grijpt, *S. sirbanum* sluipt altijd 's middags uit en *S. damnosum* s.s. 's morgens. *S. soubrense* echter 's namiddags als de verpopping 's morgens plaats had, en omgekeerd. Een lage temperatuur (24 °C) verlengt de ontwikkelingsduur tot 3 dagen en half; de nymphen geboren uit slecht gevoede larven, hebben een ontwikkelingsduur van 3 tot 5 dagen. Het uitsluipen gebeurt 's morgens en 's avonds; de opmerkingen zijn dezelfde als voor de nymphosen. Er werd geen verschil vastgesteld tussen mannetjes en vrouwtjes.

Reçu pour publication le 19 juin 1979.

REFERENCES

- Balay, G. (1968) : Rapport d'enquête entomologique dans les foyers d'onchocercose de l'Ouest de la République du Niger. O. C. C. G. E. Centre Muraz, n° 158/Oncho/30.10.1968.
- Barnley, H. (1952a) : An attempt to eradicate *S. damnosum* Theo. from an area on the Victoria Nile, Uganda. (Rapport non publié cité par Crisp, 1956).
- Barnley, H. (1952b) : The Mbwa fly and problems of its control. Uganda J., **16** : 113-121.
- Bellec, Ch. (1976) : Captures d'adultes de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae) à l'aide de plaques d'aluminium, en Afrique de l'Ouest. Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., **14** (3) : 209-217.
- Bellec, Ch. & Hébrard, G. (1977) : Captures d'adultes de Simuliidae, en particulier de *Simulium damnosum* Theobald, 1903, à l'aide de pièges d'interception : les pièges-vitres. Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. et Parasitol., **15** (1) : 41-54.
- Bellec, Ch., Hébrard, G., Some, A., Moustapha, A. & d'Almeida, A. (1979) : Etude de méthodes applicables à l'échantillonnage d'espèces du complexe *Simulium damnosum*. Rapport ronéotypé OCCGE - ORSTOM n° 2/Oncho/Rap/79.
- Burton, G. J. (1966) : Observations on cocoon formation, the pupal stage and emergence of the adult of *Simulium damnosum* Theobald in Ghana. Ann. trop. Med. Parasit., **60** (1) : 48-56.
- Burton, G. J. & McRae, T. M. (1965) : Dam-spillway breeding of *Simulium damnosum* Theobald in northern Ghana. Ann. trop. Med. Parasit., **59** (4) : 405-412.
- Crisp, G. (1956) : *Simulium* and Onchocerciasis in the northern territories of the Gold Coast. H. K. Lewis and Co., London, 171 pp.
- Disney, R. H. L. (1969) : The timing of adult eclosion in blackflies (Diptera, Simuliidae) in West Cameroon. Bull. ent. Res., **59** (3) : 485-503.
- Elsen, P. & Hébrard, G. (1977) : A new rearing technique for studying individually the time of development of preimaginal instars of *Simulium damnosum* Theobald (Diptera, Simuliidae). Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., **71** (3) : 269-270.
- Elsen, P. & Hébrard, G. (1979) : Le transit intestinal chez les larves du complexe *Simulium damnosum* (Diptera, Simuliidae) en Afrique de l'Ouest. II. Influence de la température de l'eau, de la concentration des particules en suspension et de la nature de ces particules. Ann. Soc. belge Méd. trop., **59**, 49-58.
- Kühnelt, W. (1969) : Ecologie générale concernant particulièrement le règne animal. Précis de Sciences biologiques, Masson et Cie., Paris.
- Le Berre, R. (1966) : Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). Mém. ORSTOM n° 17, Paris, XV + 204 pp.
- Lewis, D. J. (1956) : Biting times of parous and nulliparous *Simulium damnosum*. Nature, London, **178** : 98-99.
- Lewis, D. J. (1958) : Observations on *Simulium damnosum* Theo. at Lokoja in northern Nigeria. Ann. trop. Med. Parasit., **52** : 216-231.
- Lewis, D. J. (1960) : Observations on *Simulium damnosum* in the southern Cameroon and Liberia. Ann. trop. Med. Parasit., **54** (2) : 208-223.
- Marr, J. D. M. (1962) : The use of an artificial breeding site and cage in the study of *Simulium damnosum* Theobald. Bull. Wild. Hlth. Org., **27** : 622-629.
- Muirhead-Thompson, R. C. (1957) : Effect of dessication on the eggs of *Simulium damnosum* Theo. Nature, **180** : 1432-1433.
- Nayar, J. K. (1967) : The pupation rhythm in *Aedes taeniorhynchus*. II. Ontogenetic timing, rate of development and the endogenous diurnal rhythm of pupation. Ann. ent. Soc. Am., **60** : 946-971.
- Nielsen, E. T. & Evans D. G. (1960) : Duration of the pupal stage of *Aedes taeniorhynchus* with a discussion of the velocity of development as a function of temperature. Oikos, **11** : 200-221.
- Philippon, B. (1976) : Etude de la transmission d'*Onchocerca volvulus* (Leuckart, 1893) (Nematoda, Onchocercidae) par *Simulium damnosum* (Diptera, Simuliidae) en Afrique tropicale. Travaux et Documents de l'ORSTOM, n° 63, 308 pp.
- Pittendrigh, C. S. (1954) : On the temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. Proc. nat. Acad. Sci. Wash., **40** : 1018-1029.
- Pittendrigh, C. S. (1960) : Circadian rhythm and the circadian organization of living systems. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., **25** : 159-184.
- Provost, M. W. & Lunn, P. T. M. (1967) : The pupation rhythm in *Aedes taeniorhynchus*. I. Introduction. Ann. ent. Soc. Am., **60** : 138-149.
- Raybould, J. N. (1967) : A method of rearing *Simulium damnosum* Theobald (Diptera, Simuliidae) under artificial conditions. Bull. Wild. Hlth. Org. **37** (3) : 447-453.
- Raybould, J. N. (1979) : A new simple technique for rearing F1 progeny from single females of the *Simulium damnosum* Theobald complex. WHO/Oncho/79.148.

- Raybould, J. N. & Grunewald, J. (1975) : Present progress towards laboratory colonization of african Simuliidae (Diptera). Z. Tropenmed. Parasit., **26** (2) : 155-168.
- Rensing, L. & Hardeland, R. (1967) : Zur wirkung der circadianen Rhythmik auf der Entwicklung von *Drosophila*. J. Insect Physiol., **13** : 1547-1568.
- Ruzette, M. A. (1956) : Rapport sur l'avancement des travaux de prospection et des études sur l'assainissement du site d'Inga. Rapport ronéotypé non publié.
- Wanson, M. (1950) : Contribution à l'étude de l'onchocercose africaine humaine (Problèmes de prophylaxie à Léopoldville). Ann. Soc. belge Méd. trop., **30** : 667-863.
- Wright, F. (1957) : Rearing of *Simulium damnosum* Theobald (Diptera, Simuliidae) in the laboratory. Nature, **180** : 1059.