Ecologie des Cératopogonidés de la plaine d'Alsace

II. Répartition spatiale des larves de *Culicoides* d'un gîte fluvial

par J.-P. RIEB et M. KREMER

(Collaboration technique : J.-C. DELECOLLE)

Laboratoire de Parasitologie et de Pathologie tropicale, Faculté de Médecine,
3, rue Koeberlé, F 67000 Strasbourg

RESUME. Les conditions de vie larvaire des *Culicoides* ont été étudiées sur un banc de vase en bordure de rivière. Les caractéristiques pédologiques et physiques ont été mesurées. La répartition des espèces en fonction du taux de saturation est la suivante : *C. clastrieri* : 45 à 100 % de saturation (max. : vers 100 %), *C. odibilis* : 85 à 100 % (max. : 97-99 %), *C. cubitalis* : 45 à 100 % (max. : 85 %), *C. musilator* : 85 à 100 % (max. : 95 %), *C. subfascipennis* : 85 à 99 %, *C. pumilus* : 45 à 85 % (max. : 45 %).

Ecology of the Ceratopogonids of the Alsace plain. II. Spatial distribution of Culicoides larvae in a fluvial breeding-place.

SUMMARY. The conditions of larval life of *Culicoides* in a mud-bank near a river are studied. Pedological and physical characteristics are measured. The distribution of species in regard to the saturation rate is following :

C. clastrieri : 45 to 100 % of saturation (max. : near 100 %), *C. odibilis* : 85 to 100 % (max. : 97-99 %), *C. cubitalis* : 45 to 100 % (max. : 85 %), *C. musilator* : 85 to 100 % (max. : 95 %), *C. subfascipennis* : 85 to 99 %, *C. pumilus* : 45 to 85 % (max. : 45 %).

Accepté le 14 mai 1980.

Dans ce travail, nous étudions les conditions de vie larvaire et la répartition spatiale des larves de *Culicoides* d'un gîte fluvial. Le gîte choisi se trouve en plaine d'Alsace, à une altitude de 150 m, à 15 km au sud de Strasbourg (1). Il est situé sur le bord d'un bras latéral de l'Ill appelé « Petite Ill » traversant une ancienne forêt d'inondation très ombragée (chênaie - charmaie) dite « Forêt d'Ichtratzheim ».

1. Le gîte

Le gîte est un banc de vase de 7 mètres de large, à pente très faible (2,5 %), déposé sur la rive convexe d'une boucle de la Petite Ill. Nous avons établi un transect perpendiculaire à la rive, comportant 9 stations équidistantes qui sont, de la berge vers la rivière : α , A, B, C, D, E, F, G, H (fig. 1).

Fig. 1. Coupe du gîte et localisation des stations.

1. — Caractéristiques pédologiques.

La station α est située sur la berge. C'est un sol forestier couvert de brindilles, sous un dôme d'arbres et d'arbustes dense diminuant très fortement la luminosité. Le banc de vase occupe l'espace entre A et H. La partie généralement émergée de A à F est une vase très fine et noire, d'une épaisseur de 20 à 32 cm, reposant sur un

(1) Coordonnées : 48°28'30" Nord, 7°41'20" Est de Greenwich.

fond de gros gravier. Elle contient de nombreuses brindilles et branches mortes dont la densité augmente vers A. La station G immergée en permanence est riche en débris de plantes aquatiques (tiges, racines, rhizomes). La station H termine le banc de vase au fond du lit de la rivière ; la vase plus claire et sableuse mesure à peine 10 cm d'épaisseur, et laisse apparaître par endroits le fond de gravier. L'épaisse litière de feuilles mortes qui recouvre le gîte en automne est très rapidement décomposée en hiver et au début du printemps.

Fig. 2. Densité, matière organique et granulométrie.

La matière organique (fig. 2) est la plus importante en A, elle diminue faiblement jusqu'en D, puis plus fortement vers le lit de la rivière. α est relativement pauvre en matière organique. L'argile (particules inférieures à 2 μ) est répartie d'une façon assez uniforme sur le gîte. Le limon (0,02 à 0,002 mm) croît régulièrement de α à G et diminue rapidement en H. Le sable fin est surtout important en H et en α. Le sable grossier (2 à 0,2 mm) est bien représenté en α et en H, mais est presque absent de la partie médiane du banc de vase.

La granulométrie explique la répartition de la densité réelle. Celle-ci est la plus faible en A station la plus riche en matière organique. Elle est élevée en α et en H, stations riches en sables fin et grossier.

La porosité totale (fig. 3) exprimée en % de volume de boue fraîche est très élevée entre A et G, elle est plus faible en α et en H.

L'humidité du banc de vase est en permanence très élevée. Le niveau moyen de l'eau de la rivière se situe près de la station F. Après de fortes précipitations, le gîte peut être exceptionnellement recouvert en totalité, la limite de l'eau arrive alors entre A et α . Les mesures ont montré que, même en période de temps sec, la vase était proche de la saturation de B à H. α est beaucoup moins humide (45 %).

Fig. 3. Porosité, humidité et taux de saturation.

En période pluvieuse, α a un taux de saturation voisin de 54 % et le banc de vase est à saturation sur toute son étendue à partir de A.

Le pH du gîte se situe entre 7,2 et 7,6 et le potentiel entre — 100 et — 300 m V.

La température du banc de vase mesurée au thermomètre à mercure entre 1 et 2 cm sous la surface, est toujours légèrement supérieure à celle de α : elle augmente de A à E (fig. 4). En été, elle est environ 2 °C en-dessous de la température de l'air mesurée en début d'après-midi. En hiver, elle est supérieure à la température de l'air (jusqu'à 1,6 °C en F).

Fig. 4. Température et luminosité.

La luminosité du gîte a été mesurée avec un luxmètre AEG dont la surface photosensible est tenue horizontalement vers le ciel par temps uniformément couvert. Le pourcentage de lumière arrivant au sol est fonction de la couverture végétale.

2. — Zonation de la végétation.

L'humidité du sol conditionne la zonation végétale. En α , la strate arborescente est représentée par *Fraxinus excelsior* et *Alnus incana*. Ce dernier, penché sur le gîte, fait ombre et élimine la végétation herbacée du banc de vase à l'emplacement de l'étude. Les autres espèces en α sont : *Cornus sanguinea*, *Hedera helix*, *Humulus lupulus*, *Circaea lutetiana*, *Geum urbanum*, *Viola silvestris*, *Glechoma hederacea* et *Carex pseudocyperus*.

En A et B (taux de saturation entre 85 et 95 % au moins) toutes les espèces précédentes sont éliminées, sauf *Carex pseudocyperus*. De C à G en zone saturée poussent *Glyceria aquatica* et *Phalaris arundinacea*.

II. Les *Culicoides* du gîte

1. — Méthode.

Le nombre et la répartition des larves sont étudiés par des prélèvements de boue qui sont effectués une fois par semaine en chacune des stations du transect. Le volume

moyen d'un prélèvement est de 750 cm³ et la surface décapée correspondante est environ de 250 à 280 cm². Ces boues sont placées dans des bocaux en verre et conservées au laboratoire pendant une durée de 9 à 17 mois. Les adultes qui en éclosent sont capturés tous les 2 ou 3 jours.

La présence des larves est également contrôlée directement sur d'autres prélèvements, par flottation au sulfate de magnésium.

Les émergences des adultes sur le gîte sont étudiées grâce à des pièges d'émergence placés sur le transect aux stations α à F sur une ligne parallèle à celle des prélèvements de boue. Les pièges sont déplacés chaque semaine de part et d'autre de la ligne pour permettre aux adultes du gîte de pondre sur la boue, et pour éviter une concentration éventuelle des larves à phototropisme négatif sous les pièges (Davies J. B., 1966). La surface de ces pièges est de 1 000 cm². En 1977, nous avons utilisé des pièges rectangulaires en résine acrylique transparente, munis sur les côtés de fenêtres d'aération grillagées. Le fond est formé de deux plans inclinés ménageant une fente vers le haut et fonctionnant comme une nasse. Ce type de piège doit perturber le moins possible le milieu puisque l'éclairage, l'aération et la température ne sont pas modifiés. Le rendement nous a cependant semblé faible, et nous les avons remplacés en 1978 par des cônes métalliques opaques ouverts au sommet et coiffés d'un godet en résine acrylique, dont le fond conique et percé fait office de nasse. A l'intérieur du godet une solution de savon liquide et de formol conserve les insectes. Le rendement de ces pièges n'est guère différent de celui des premiers pièges.

2. — Résultats.

L'étude du gîte étant encore en cours, nos premiers résultats portent sur une période de 68 semaines allant du 21 avril 1977 au 1^{er} août 1978. Les prélèvements de boue ont été faits une fois par semaine, sauf en hiver (fin novembre, décembre 1977, janvier, février et mars 1978) où ils ont été faits une fois par mois. Les résultats des éclosions au laboratoire correspondent ainsi à 53 séries de prélèvements.

On a tenu compte, dans ce travail, des éclosions survenues jusqu'au 1^{er} septembre 1979.

a. Importance numérique des espèces.

Le nombre total d'éclosions au laboratoire est de 28 012 Cératopogonidés. Le genre *Culicoides* est très fortement représenté avec 25 290 individus, soit 90,3 % de l'ensemble. Les autres genres (*Dasyhelea*, *Stilobezzia*, *Monohalea*, *Mallochohelea*, *Probezia*, *Palpomyia*, *Bezzia*) ne représentent que 2 722 individus, soit 9,7 %.

Nous ne considérons ici que le genre *Culicoides*, dont l'importance numérique des espèces est la suivante (fig. 5).

Le total des émergences sur le terrain, récoltées par les pièges d'émergences du 17 mai 1977 au 1^{er} août 1978 est de 1 035 Cératopogonidés, dont 810 *Culicoides*.

Espèce	Nbre d'éclosions	Pourcentage	Densité larvaire maximale/m ²
<i>C. clastrieri</i>	13 078	51,7	13 040
<i>C. odibilis</i>	9 331	36,9	15 680
<i>C. cubitalis</i>	1 928	7,6	4 040
<i>C. musilator</i>	524	2,0	840
<i>C. subfascipennis</i>	379	1,5	1 400
<i>C. pumilus</i>	37	0,14	280
<i>C. punctatus</i>	13	0,05	80

Fig. 5. Importance numérique de : *Culicoides clastrieri* (CL), *C. odibilis* (OD), *C. cubitalis* (CU), *C. musilator* (MU), *C. subfascipennis* (SU), *C. pumilus* (PM) et *C. punctatus* (PU).

Le rendement des pièges d'émergences est plus faible que celui des éclosions au laboratoire. Pour le calcul de ce rendement, nous comparons le nombre d'individus capturés pendant une saison d'émergence, aux éclosions des prélèvements faits pendant cette même période. Ce rendement brut doit être corrigé en rendement réel, en considérant d'une part que la surface d'un prélèvement est 4 fois plus petite que celle d'un piège d'émergence, et que d'autre part la récolte des pièges d'émergence pendant toute la saison est homologue de la récolte d'une série de prélèvements.

En effet, les premiers exploitent une surface fixe, alors que les seconds prélèvent chaque semaine une nouvelle surface dont le stock de larves va donner éclosion aux adultes au laboratoire.

Calcul du rendement des éclosions au laboratoire par rapport aux émergences sur le terrain, pour *C. clastrieri* et *C. odibilis* :

C. clastrieri : émergences du 3 juin au 6 septembre 1977 : 72 ; éclosions de 14 séries de prélèvements correspondants (Ich 7 à Ich 20) : 802.

$$\text{Rendement brut : } \frac{802}{72} = 11,13$$

Rendement réel des éclosions par rapport aux émergences :

$$\frac{11,13 \times 4}{14} = 3,18$$

C. odibilis : émergences du 17 mai au 9 septembre : 114 ; éclosions de 18 séries de prélèvements correspondants (Ich 4 à Ich 21) : 1 668.

$$\text{Rendement brut : } \frac{1\,668}{114} = 14,63$$

Rendement réel des éclosions par rapport aux émergences :

$$\frac{14,63 \times 4}{18} = 3,25$$

Le maintien au laboratoire favorise donc les éclosions. Les causes pourraient en être la suppression de certains prédateurs, et la récolte au laboratoire des individus souvent noyés alors que dans un piège d'émergence, ils ne sont pas comptabilisés. La mue imaginale est une étape périlleuse, sans doute liée à une importante mortalité dans la nature (prédateurs, variations de température, coups de vent, pluie, mouvements d'eau, etc...). Cette mortalité doit être partiellement diminuée sous un piège d'émergence (suppression du vent et de la pluie) et fortement diminuée au laboratoire (absence de prédateurs aériens, immobilité de l'air, de l'eau du substrat, température toujours supérieure à 20 °C).

b. Répartition spatiale des espèces sur le transect (fig. 6 et tableau I).

Isaev, V.A. (1977) met en évidence en Russie (région d'Ivanovo) une migration horizontale qui conduit en hiver les larves sous le plan d'eau et qui les ramène au printemps dans la vase exondée. A l'endroit de notre étude, nous avons constaté des variations hebdomadaires de la répartition horizontale des larves, qu'il est difficile de mettre en relation avec l'un des facteurs du milieu, et qui correspondent peut-être aux erreurs d'échantillonnage. Mais il n'y a pas de migration saisonnière horizontale. Cette dernière constatation nous permet d'analyser les résultats globalement : les histogrammes de répartition des espèces correspondent aux sommes des éclosions en chaque station obtenues au laboratoire, sur l'ensemble de la période étudiée.

Fig. 6. Répartition spatiale des espèces de Culicoides.

C. clastrieri :

L'espèce recouvre l'ensemble du gîte ; elle recherche surtout les surfaces saturées mais émergées. Elle est très importante de A à F (96,5 %) et croît vers la zone saturée.

L'espèce est cependant tolérante aux conditions extrêmes du gîte : en α (taux de saturation de 45 %) et en H au fond de la rivière.

Tableau I. Importance numérique des éclosions par stations.

	Stations	α	A	B	C	D	E	F	G	H
<i>C. clastrieri</i>	Nbre d'éclosions	14	912	1 897	1 760	2 242	2 929	2 889	395	40
	%	0,1	7,0	14,5	13,4	17,1	22,4	22,1	3,0	0,3
<i>C. odibilis</i>	Nbre d'éclosions	0	413	1 235	1 966	2 169	1 874	1 571	96	7
	%	0	4,4	13,2	21,1	23,2	20,1	16,8	1,0	0,07
<i>C. cubitalis</i>	Nbre d'éclosions	105	1 063	236	222	146	123	22	6	5
	%	5,4	55,1	12,2	11,5	7,6	6,4	1,1	0,3	0,25
<i>C. musilator</i>	Nbre d'éclosions	0	99	192	98	59	58	13	4	1
	%	0	18,9	36,6	18,7	11,2	11,0	2,5	0,76	0,19
<i>C. subfascipennis</i>	Nbre d'éclosions	0	98	83	69	75	51	3	0	0
	%	0	25,8	21,9	18,2	19,8	13,4	0,8	0	0
<i>C. pumilus</i>	Nbre d'éclosions	33	3	0	1	0	0	0	0	0
	%	89,2	8,1	0	2,7	0	0	0	0	0

C. odibilis :

Cette espèce est également très fortement représentée dans la zone humide et émergée : 98,9 % entre A et F. Elle est faiblement représentée en zone immergée et absente en α . *C. odibilis* se trouve dans des sols à taux de saturation compris entre 85 % et 100 %, le préférendum se situant entre 97 et 99 %. Son absence en-dessous de 85 % de saturation est un caractère biologique distinguant *C. odibilis* de l'espèce *C. clastrieri* très voisine au point de vue systématique.

C. cubitalis.

L'espèce recouvre l'ensemble du gîte, mais les effectifs les plus importants se trouvent dans les sols en général non saturés. Le préférendum est déplacé vers la berge, en A (taux de saturation de 85 %). L'espèce est représentée dans les sols à 45 % de saturation, et elle est tolérante à l'immersion. En plus du facteur humidité, la répartition de *C. cubitalis* peut être mise en parallèle avec la teneur en matière organique dont elle semble suivre la répartition.

C. musilator.

L'espèce se trouve dans les sols entre 85 % et 100 % de saturation, avec un préférendum vers 95 % (B). Elle diminue vers la zone saturée, mais reste faiblement présente en zone immergée. Elle est absente en α .

C. subfascipennis.

Cette espèce se trouve dans les sols entre 85 % et 99 % de saturation (99,2 % des effectifs entre A et E). Elle diminue très fortement dès que commence la saturation permanente (F). Elle est exclue des surfaces immergées ainsi que des sols ayant moins de 85 % de saturation (α).

C. pumilus.

Cette espèce, contrairement aux précédentes, est localisée près de la berge (α) dans un sol modérément humide (45 à 54 % de saturation) sous couvert forestier. L'espèce disparaît dans les sols au-dessus de 85 à 90 % de saturation.

C. punctatus.

L'espèce a été trouvée dans la partie très humide et émergée du gîte, entre A et F, mais les valeurs numériques sont trop faibles pour établir une courbe de répartition.

La figure 7 donne la représentation en chaque station des valeurs numériques réelles des six premières espèces. La lecture du tableau I et de la figure 7 permet de voir quelle est en chaque station l'espèce dominante et d'affecter à chaque espèce un rang d'importance numérique (tableau II).

III. Discussion

Parmi les nombreux facteurs physico-chimiques du gîte, il est difficile d'estimer quels sont les facteurs déterminant la répartition des espèces et quels sont les facteurs indifférents. Nous pouvons cependant apporter quelques précisions en comparant les conditions aux extrémités du transect. En effet, un heureux concours de circonstances fait que la densité, la matière organique, la granulométrie et la porosité totale sont identiques en α et en G - H (ceci est dû à une cause historique : la régularisation du Rhin au siècle dernier a entraîné un abaissement du réseau hydrographique : la station α est une ancienne station G-H exondée). Les seuls facteurs variant d'une façon importante aux deux extrémités du transect sont : le taux de saturation, la teneur en O_2 (non mesurée, mais variant probablement en sens inverse du taux de saturation), et la luminosité.

Considérons *C. clastrieri* et *C. odibilis*. Leur répartition semble être déterminée par un taux de saturation très élevé ; ces espèces recherchent les sols saturés. En G et H immergés en permanence, les effectifs sont très fortement réduits : la faible teneur en O_2 devient facteur limitant, sans pour autant éliminer complètement ces espèces. Par contre en α où la teneur en O_2 est en excédant, *C. clastrieri* est faiblement présent, alors que *C. odibilis* est entièrement éliminé : le facteur limitant est ici le taux de saturation relativement bas.

Le même raisonnement peut être fait pour *C. musilator* qui est faiblement représenté en G et H, et totalement éliminé en α . Il semblerait donc que le taux de saturation soit un facteur déterminant majeur. L'influence de la luminosité est plus diffi-

Fig. 7. Importance numérique, en chaque station, de : *Culicoides clastrieri* (CL), *C. odibilis* (O), *C. cubitalis* (CU), *C. musilator* (M), *C. subfascipennis* (S) et *C. pumilus* (P).

Tableau II. Rang d'importance numérique des espèces en chaque station.

	α	A	B	C	D	E	F	G	H
<i>C. clastrieri</i>	3	2	1	2	1	1	1	1	1
<i>C. odibilis</i>	—	3	2	1	2	2	2	2	2
<i>C. cubitalis</i>	1	1	3	3	3	3	3	3	3
<i>C. musilator</i>	—	4	4	4	5	4	4	4	4
<i>C. subfascipennis</i>	—	5	5	5	4	5	5	—	—
<i>C. pumilus</i>	2	6	—	6	—	—	—	—	—

cile à mettre en évidence. L'espèce *C. pumilus* est localisée sur la berge parce qu'elle recherche un taux de saturation relativement faible, mais peut-être aussi parce que la luminosité y est très faible. Considérons la répartition de *C. cubitalis* et de *C. musilator* sur l'ensemble du transect : il n'est pas exclu que la diminution de la luminosité vers la berge soit responsable du déplacement des pics de ces deux espèces dans le même sens. Le pic s'arrêterait à l'endroit au-delà duquel le taux de saturation trop faible limiterait le développement de l'espèce. Dans une étude précédente (Kremer M., Rieb J. P., Rebholtz C., 1978) nous avons constaté que *C. cubitalis* pouvait se trouver dans des gîtes ensoleillés, mais que cette espèce, ainsi que *C. musilator*, étaient plus fréquemment en des endroits ombragés.

En conclusion, la teneur en O_2 est certainement le facteur limitant en zones immergées en permanence, la luminosité a peut-être une influence sur la dispersion sur le transect, mais le taux de saturation semble être le facteur prépondérant dans la répartition.

Les espèces se différencient en fonction de leur tolérance aux conditions extrêmes. Nous pouvons distinguer :

— deux espèces qui se répartissent sur l'ensemble du transect, de 45 % de saturation jusqu'à la zone immergée en permanence : *C. clastrieri* et *C. cubitalis* ;

— deux espèces qui sont absentes en-dessous de 85 % de saturation, mais qui sont faiblement tolérantes à l'immersion permanente : *C. odibilis* et *C. musilator* ;

— une espèce qui est absente en-dessous de 85 % de saturation ainsi qu'en zone à immersion permanente : *C. subfascipennis* ;

— une espèce qui est localisée entre 45 et 54 % de saturation, et qui disparaît lorsque le taux de saturation dépasse 85 à 90 % : *C. pumilus*.

Littérature citée

- Davies J. B. : An evaluation of the emergence or box trap for estimating sandfly (Culicoides spp. : Heleidae) populations. *Mosq. News.*, 1966, 26, 69-72.
- Isaev V. A. : Seasonal migrations of larvae of the blood-sucking midges *Culicoides odibilis* Austen (Diptera, Ceratopogonidae). *Med. Parazit.*, Moskva, 1977, 46, 41-45.
- Kremer M., Rieb J.-P., Rebholtz C. : Ecologie des Cératopogonidés de la plaine d'Alsace. I. — Le genre *Culicoides* des sols humides du Ried. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1978, 53, 101-115.
-