

LE POLYVOLTINISME CHEZ *BAETIS RHODANI* PICTET (INSECTA, EPHEMEROPTERA) DANS UN RUISSEAU A TRUITES DES PYRÉNÉES-ATLANTIQUES, LE LISSURAGA

V. BENECH

avec la collaboration technique de J.-Cl. VIGNES

*Station d'Hydrobiologie, I. N. R. A.,
 B. P. 79, 64 200 Biarritz*

RÉSUMÉ

Le Lissuraga est un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques. Les observations ont été effectuées à 4 localités (fig. 2 et 3) ; les trois qui sont le plus en amont se situent sur un parcours forestier du ruisseau tandis que celle d'aval (n° 4) est représentative d'une partie plus dégagée (fig. 2).

Aux localités 1, 2 et 3 (fig. 8 B, C, D) une génération à croissance hivernale émerge en février et particulièrement en mars et donne une génération d'été qui sort à partir de juillet. Quelques spécimens sortent plus tôt et leur descendance accomplit probablement son développement dans l'été pour donner une troisième génération partielle.

A la localité 4, la rareté des jeunes larves en mai comparativement aux autres localités et l'abondance de larves au dernier stade indiquent une génération à développement rapide au début de l'été (fig. 8 E, F). Sa descendance apparaît en juin mais croît plus lentement. La plupart des larves accomplissent donc une troisième génération dans l'année.

La nourriture est probablement plus abondante à la localité 4 ; la température n'est pas beaucoup différente de celles des localités amont (fig. 5).

La taille décroît de février à juillet, tandis que la température de l'eau augmente pendant cette période, et ensuite croît (fig. 10 ; fig. 11).

Une analyse biométrique a été effectuée ; elle utilise le concept de la « cohorte » qui est un groupe de larves qui atteignent la même taille au dernier stade, qui sortent approximativement à la même période, mais qui peuvent être issues de différentes cohortes-mères.

Le nombre de mues (fig. 16) apparaît lié au taux de développement.

Mots - clés : *entomologie, écologie, dimorphisme sexuel, croissance - croissance relative (biométrie), croissance - description biologique, cycle de développement, Ephemeroptera, Baetis.*

I. — INTRODUCTION

Le Lissuraga est un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques dont les caractéristiques abiotiques ont été enregistrées depuis 1965 (THIBAULT, 1971 a). La population de truites de ce ruisseau est suivie depuis la même date. L'étude des invertébrés

benthiques, menée parallèlement dans le but de comprendre l'alimentation des poissons, s'est, dans un premier temps, limitée à un inventaire faunistique et à l'analyse des cycles de développement des espèces les mieux représentées, ceci grâce à un échantillonnage réalisé de 1965 à 1969.

Les Éphéméroptères constituent, dans ce ruisseau, l'ordre d'insectes le mieux représenté et, jusqu'ici, le mieux connu (THIBAUT, 1971 *b*) (1). Toutefois, la détermination du nombre de générations par an est difficile chez les polyvoltins qui, selon WATERS (1961), sont importants à considérer dans la production de ce type de ruisseau. Il était donc intéressant d'approfondir l'étude d'une de ces espèces polyvoltines. *Baetis rhodani* PICTET a été choisi en raison de son abondance dans le Lissuraga, et de l'étendue de son aire de répartition qui lui a valu de faire l'objet de nombreux travaux dans plusieurs pays européens : HARKER (1952) et MACAN (1957, 1961) en Grande-Bretagne, PLESKOT (1958, 1961) et BRETSCHKO (1965) en Autriche, THORUP (1963) au Danemark, ELLIOTT (1967) en Angleterre, LARSEN (1968) en Norvège et THIBAUT (1971 *b*) sur le Lissuraga dans le sud-ouest de la France.

Plusieurs étapes peuvent être distinguées dans l'étude du cycle de développement de *Baetis rhodani*. HARKER (1952), considérant seulement les larves de prélèvements successifs, n'obtient pas toutes les données nécessaires à l'explication du cycle. MACAN (1957), utilisant un filet à fines mailles d'une part, ce qui lui permet de récolter les jeunes stades, donc d'obtenir un point de départ et, d'autre part, grâce aux mensurations des adultes, réussit à distinguer deux générations : l'une, à croissance hivernale, donne de grands adultes ; l'autre, à croissance estivale, donne de petits adultes. Cet auteur formule cependant l'hypothèse d'un retard du développement embryonnaire pour expliquer la longue présence hivernale des jeunes larves. THIBAUT (1971 *b*) considérant à la fois les larves, les caractéristiques des adultes et des derniers stades, et le développement embryonnaire en incubation expérimentale, émet l'hypothèse de trois générations, la dernière étant partielle et supplémentaire par rapport aux résultats obtenus antérieurement chez cette espèce.

Afin d'essayer de distinguer plus nettement les différentes générations sur le Lissuraga, nous avons d'une part employé la méthode des polygones de fréquence sur le matériel de THIBAUT (larves échantillonnées en 1966 et 1967) utilisé différemment : traitement séparé des prélèvements de chaque localité d'échantillonnage, prise en considération des modifications de la répartition de l'espèce d'amont vers l'aval. D'autre part, une analyse biométrique des larves au dernier stade a été entreprise à partir de l'étude de la variation de taille de certains caractères pour tenter d'aborder, par une méthode autre que celle des polygones de fréquence, l'étude du cycle de développement de ce polyvoltin.

Les générations se distinguent par une différence de taille entre les stades finaux (MACAN, 1957). Nous avons recherché si cette différence de taille correspondait à une variation du nombre de mues effectuées. Celles-ci ont donc été dénombrées sur les adultes femelles recueillies au cours de tout un cycle saisonnier, d'après l'examen histologique de leur organe de Palmén.

(1) Nous remercions M. Max THIBAUT pour les échantillons de larves qu'il nous a prêtés et pour tous les renseignements concernant le milieu qu'il nous a fournis.

II. — LE MILIEU ET LA RÉPARTITION DE *B. RHODANI*

La présentation du *Lissuraga* a fait l'objet d'un article détaillé (THIBAUT, 1971 a) ; c'est pourquoi nous ne reprendrons ici sommairement que les principales caractéristiques utiles à considérer dans notre étude.

Le *Lissuraga* appartient au Bassin de la Nivelle (Pyrénées-Atlantiques). Il prend sa source en Espagne et coule entre deux massifs montagneux : la Rhune et l'Ibantelli sur un parcours de 7 km de la frontière jusqu'à son confluent (fig. 1).

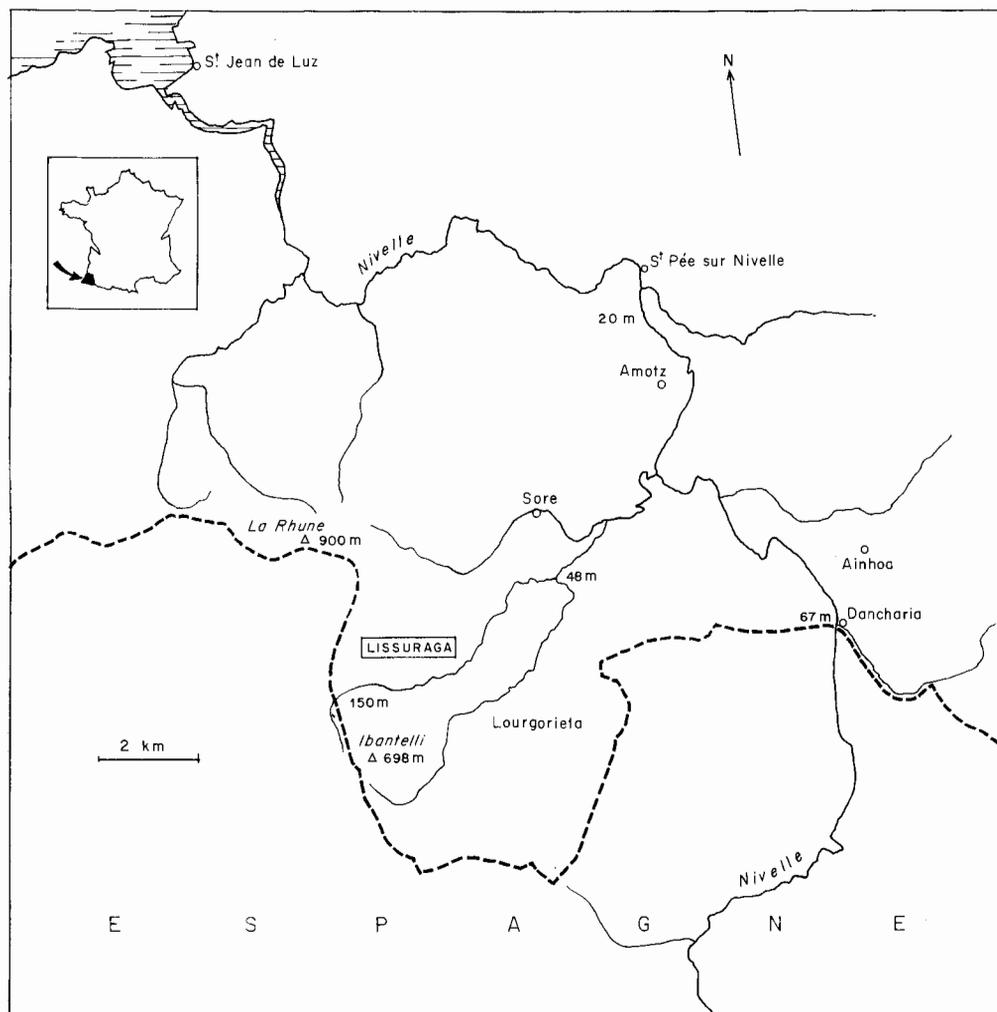


FIG. 1. — Bassin de la Nivelle
Les altitudes sont indiquées en mètres

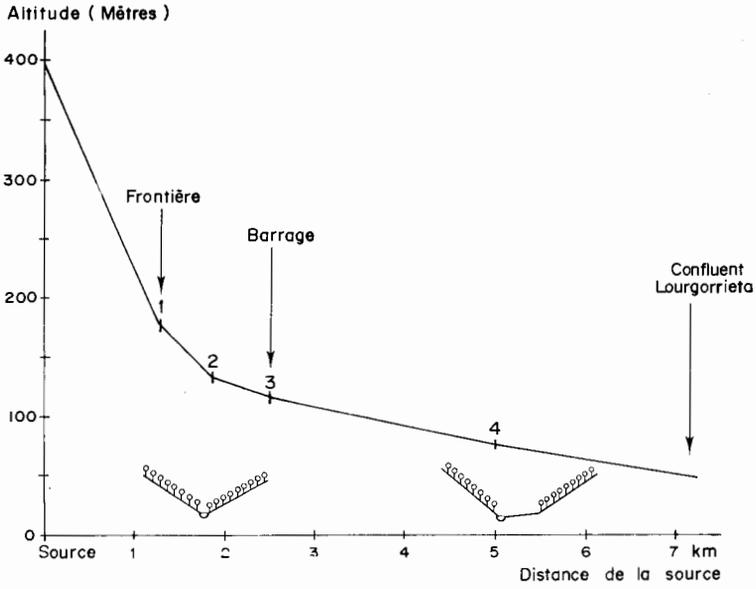


FIG. 2. — Profil en long et en travers du Lissuraga avec l'emplacement des quatre localités d'échantillonnage de la faune benthique

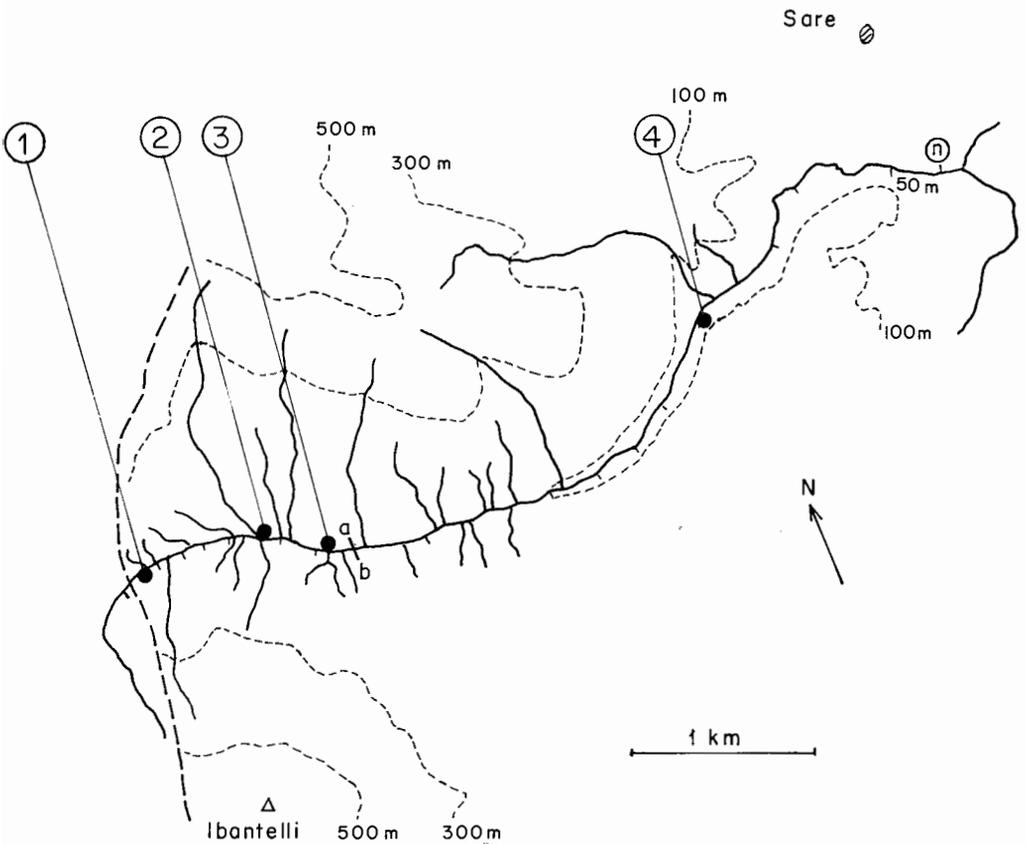


FIG. 3. — Le Lissuraga et ses affluents

1 à 4 : emplacement des différentes localités d'échantillonnage de la faune benthique
 (n) station de relevé du niveau d'eau
 (a-b) petit barrage artificiel

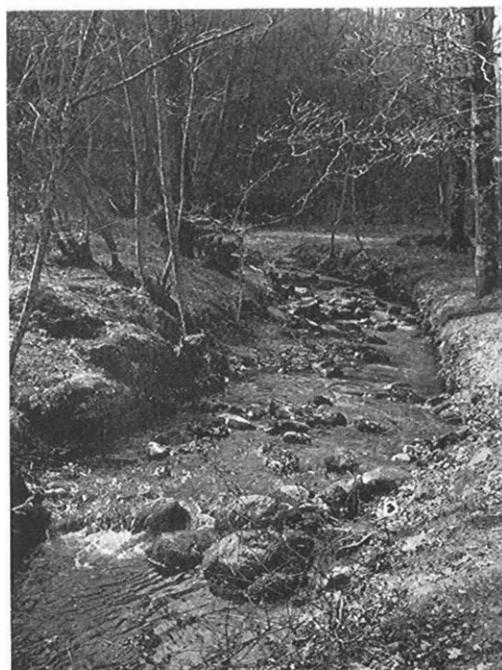
localité 1



localité 2



localité 3



localité 4



FIG. 4. — Localités d'échantillonnage de la faune benthique du Lissuraga

De par sa situation, le Lissuraga est soumis au climat océanique doux et pluvieux. Du point de vue thermique, les moyennes hebdomadaires des températures de l'eau sont comprises entre 5° et 20°C. Les moyennes des températures maximales hivernales ne sont pas inférieures à 10°C, l'hiver n'est donc pas rigoureux pour des espèces

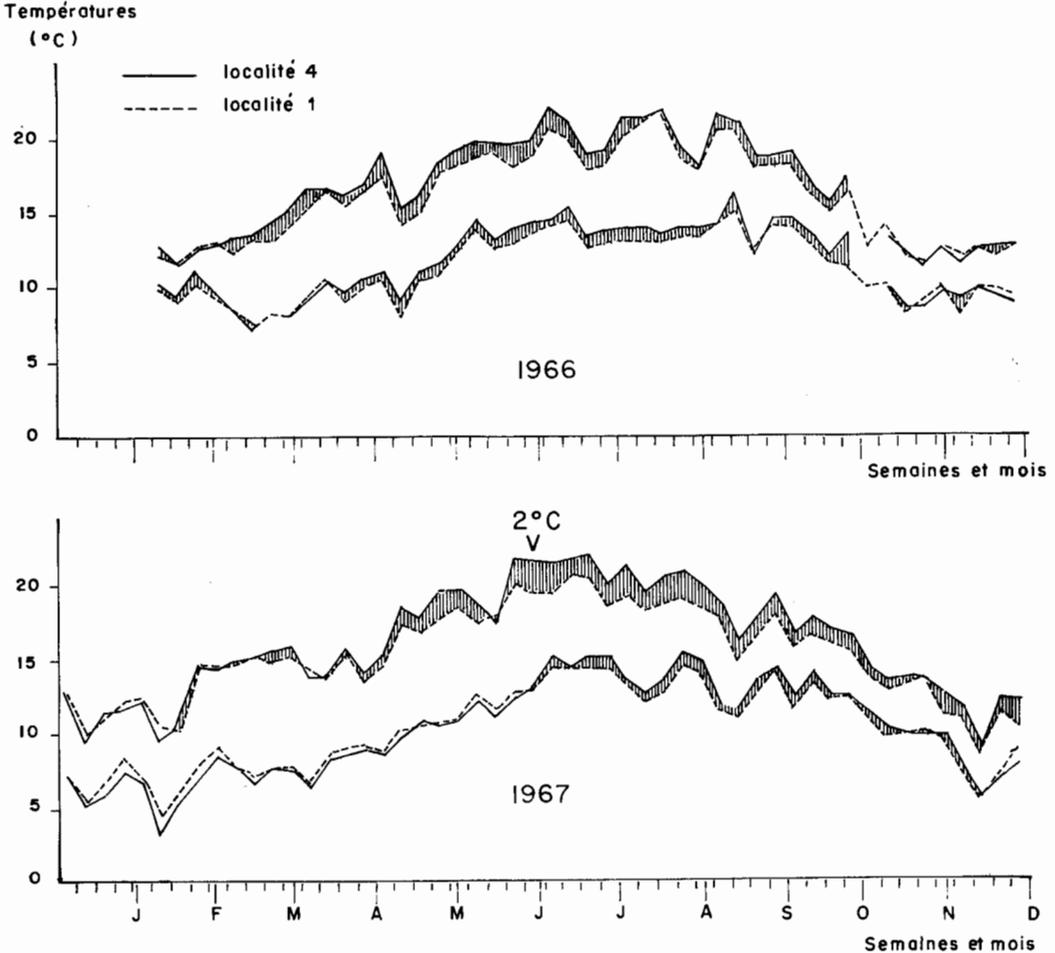


FIG. 5. — Comparaisons des températures minimales et maximales hebdomadaires de l'eau du Lissuraga aux deux localités de mesure 1 et 4 en 1966 et 1967

En hachuré, le surplus de température de la localité aval par rapport à la localité amont

d'eau froide ; par contre, les températures estivales atteignent leur seuil de tolérance. La pluviosité (1 800 mm en moyenne) s'étale sur toute l'année, mais on peut distinguer deux périodes particulièrement pluvieuses : l'automne et la fin de l'hiver-printemps ; des crues peuvent alors apparaître sur le Lissuraga.

La morphologie change de l'amont vers l'aval. La vallée, étroite, encaissée et très boisée en amont, s'élargit et s'ouvre en aval ; le boisement diminue, des prairies apparaissent sur les flancs du bassin versant (fig. 2).

Quatre localités d'échantillonnage de la faune benthique ont été choisies sur ce ruisseau et numérotées de l'amont vers l'aval (fig. 2 et 3). Les trois premières se situent dans la partie encaissée ; le Lissuraga peut y être défini comme un ruisseau forestier, donc très ombragé (fig. 4). La quatrième localité, équidistante de la précédente et du confluent avec le Lourgorietta, a un environnement très différent ; beaucoup plus éclairé grâce à des rives plus dégagées, le Lissuraga a ici l'aspect d'une petite rivière (fig. 4).

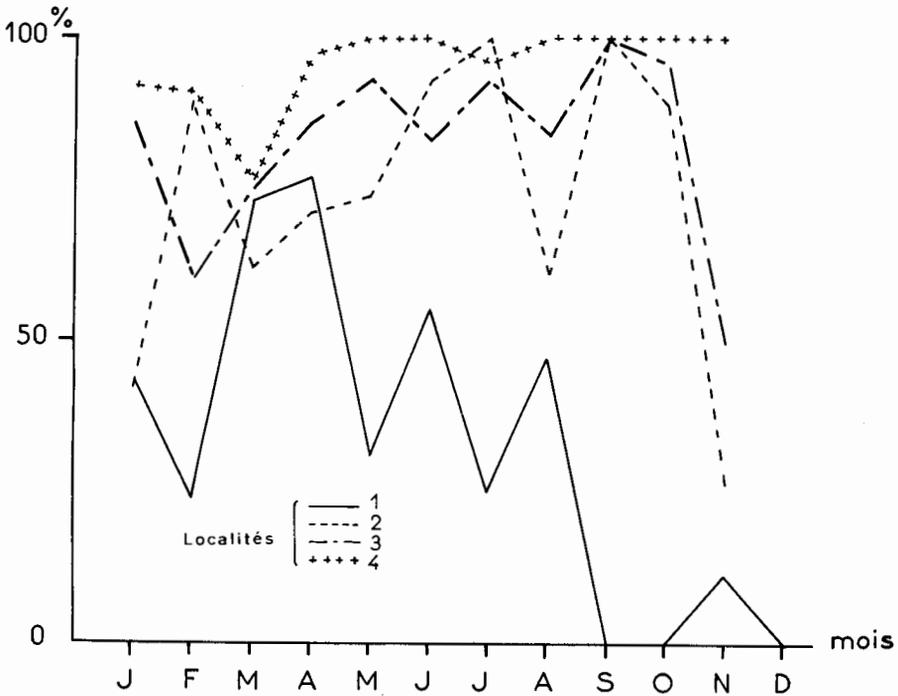


FIG. 6. — Proportions mensuelles des larves de *Baetis rhodani* PICTET par rapport à l'ensemble des deux espèces *B. rhodani* + *B. gemellus* pour les larves comprises entre trois et six millimètres, dans 4 localités du Lissuraga.

On peut donc, au premier abord, différencier la quatrième localité des trois premières. Cependant, des différences thermiques importantes n'ont pas été mises en évidence entre l'amont et l'aval (fig. 5) ; elles sont maximales en été et alors n'excèdent pas 2°C. On pourrait peut-être attribuer ce fait à l'isolement du ruisseau par un dense couvert forestier sur une grande partie de son cours. Des différences plus notables apparaissent dans le périphyton ; l'ensoleillement beaucoup plus important de la localité 4 pourrait être responsable du développement printanier de Diatomées plus précoce et plus abondant en aval.

Baetis rhodani n'est pas uniformément réparti tout au long du cours du Lissuraga : son abondance augmente de l'amont vers l'aval ; de plus, il se cantonne surtout dans les zones de courant. *Baetis gemellus* au contraire, espèce voisine dont les jeunes larves de moins de 3 mm ne sont pas différenciables de celles de *B. rhodani* (MÜLLER-LIEBENAU, 1969), se répartit inversement (fig. 6). Il semble donc qu'il y

ait une relation entre la morphométrie du ruisseau et l'abondance de ces deux espèces ; nous avons en effet remarqué à la localité 4 qu'un petit affluent, de même physionomie que le Lissuraga en amont, contient essentiellement des *Baetis gemellus*, tandis que cette espèce n'est pratiquement pas représentée dans le Lissuraga à cette localité. Cette constatation nous a incité à approfondir l'étude de *B. rhodani* d'après l'échantillonnage effectué à la localité 4 ; les prélèvements fournissent un matériel plus abondant et les confusions interspécifiques chez les jeunes stades sont très réduites.

III. — TECHNIQUES UTILISÉES

3. 0. — Prélèvements

Les prélèvements de THIBAUT repris dans cette étude ont été effectués mensuellement en 1966 à l'aide du filet de Surber de taille de maille 0,25 mm, en zone de courant. Nous avons également utilisé les larves au dernier stade des prélèvements mensuels de 1967 (taille de maille 0,8 mm).

Nous avons récolté chaque semaine, de janvier 1970 à mars 1971, des larves au dernier stade qui furent élevées jusqu'au stade adulte au laboratoire. L'émergence avait lieu dans la semaine qui suivait le jour de prélèvement. La variation de taille a ainsi été suivie à la fois chez les adultes et les larves au dernier stade.

3. 1. — Mensurations

Les mesures suivantes ont été effectuées :

— larves de tous les stades (récoltées en 1966) :

- longueur totale (antennes et cerques non compris) ;

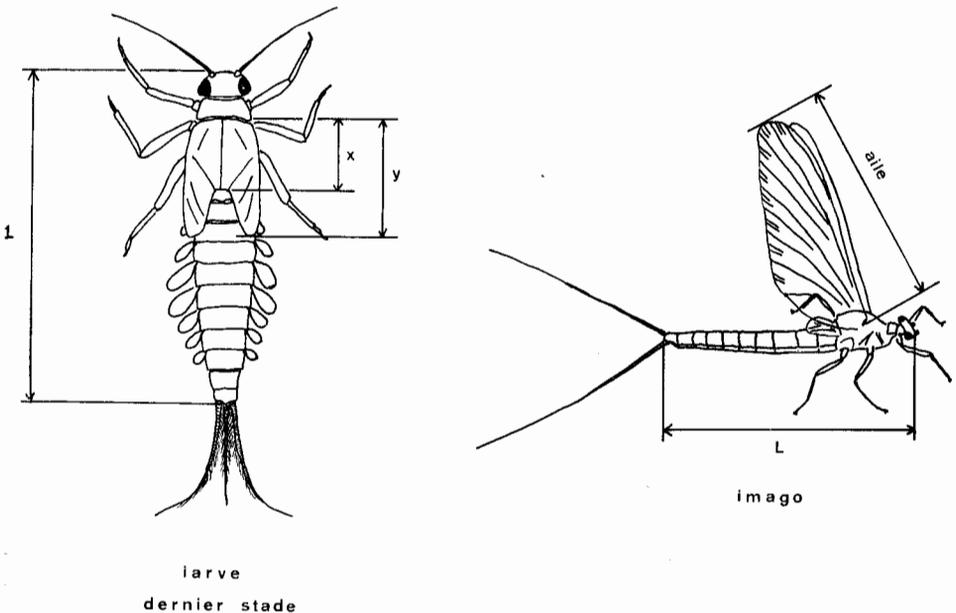


FIG. 7. — Mensurations effectuées sur les larves au dernier stade (l : longueur du corps ; y : longueur du mésothorax plus les fourreaux alaires ; x : longueur du mésothorax) et les imagos (L : longueur du corps ; longueur de l'aile) de *Baetis rhodani* PICTET.

- larves au dernier stade (récoltées en 1967 et 1970-1971) (fig. 7) :
 - longueur totale : l ,
 - longueur du mésothorax : x ,
 - longueur du mésothorax (x) plus les fourreaux alaires (f) : $y = x + f$;
- adultes d'élevage (1970-1971) (fig. 7) :
 - longueur totale,
 - longueur de l'aile.

Les larves au dernier stade récoltées en 1967 et en 1970-1971 proviennent toutes de la localité 4 pour éviter des variations dues à différents lieux de prélèvements.

Les mesures ont été pratiquées sous la loupe binoculaire à l'aide d'un micromètre oculaire ; elles sont donc exprimées soit en divisions de celui-ci, soit en millimètres après conversion.

Nous signalerons, pour les animaux conservés dans l'alcool, l'erreur qui peut être commise sur la longueur totale car, en mourant, les animaux s'étirent ou se contractent plus ou moins.

3. 2. — Histologie

La tête des femelles adultes était fixée au Bouin Hollande. (Nous n'avons étudié que les femelles car les mêmes animaux permettaient une étude parallèle de la fécondité.) Des coupes à la paraffine ont été effectuées à 4-7 μ d'épaisseur, puis colorées au bleu de Toluidine dans le but de mettre en évidence l'organe de Palmén.

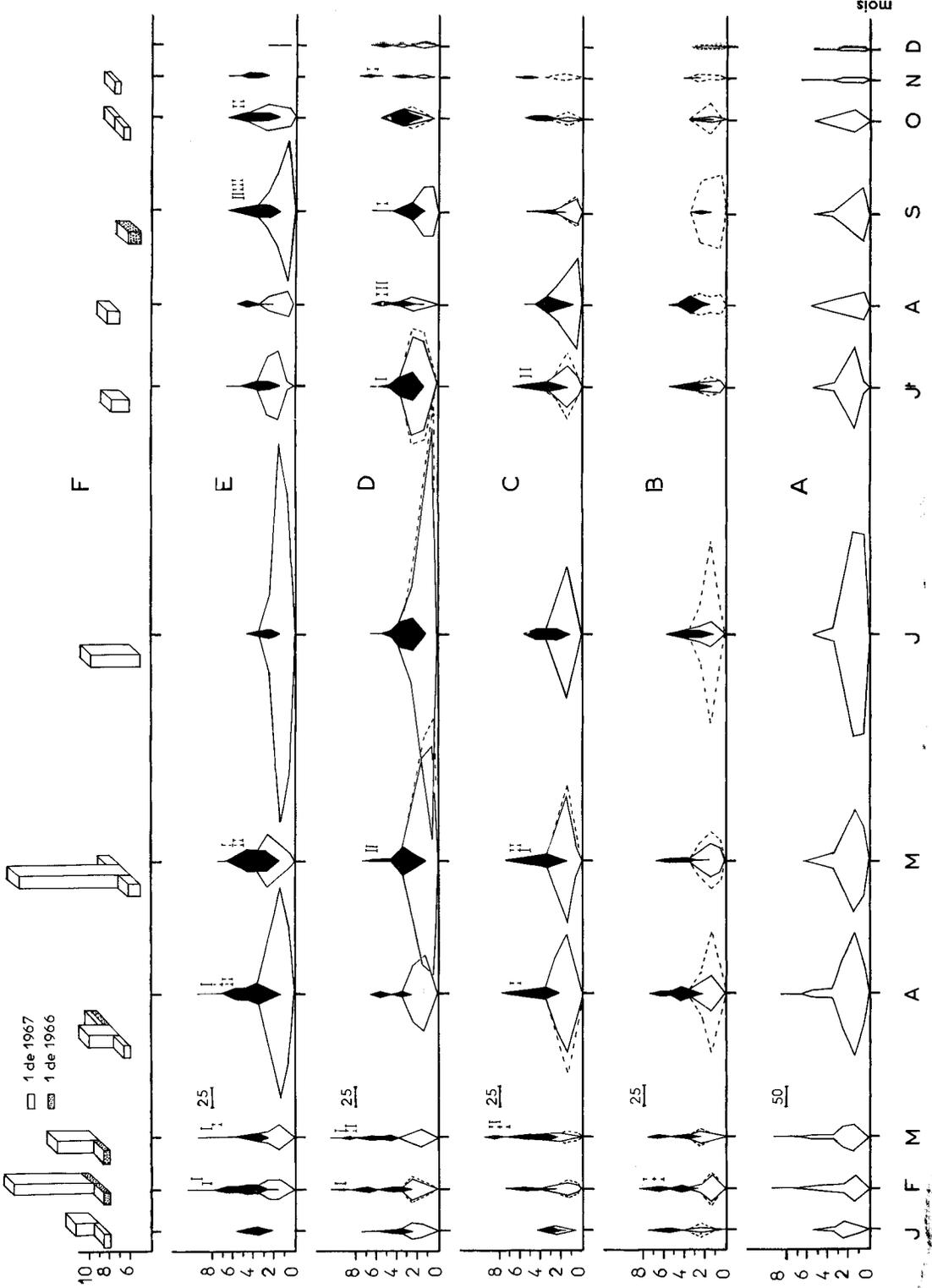
IV. — CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DE *BAETIS RHODANI* ÉTUDIÉ D'APRÈS LES POLYGONES DE FRÉQUENCE

La méthode classique d'interprétation du cycle de développement des Éphéméroptères consiste grâce à des prélèvements successifs généralement mensuels sur tout un cycle saisonnier à mettre en évidence des discontinuités dans l'évolution, due à la croissance, des histogrammes de fréquence mensuels (appelés aussi polygones de fréquence) des tailles des larves. Ces discontinuités correspondent au passage d'une génération à l'autre, ce qui peut être confirmé par un pic d'abondance de larves au dernier stade ou par la sortie d'adultes.

Ces discontinuités n'apparaissent pas nettement chez *Baetis rhodani*. Il existe dans pratiquement tous les prélèvements (fig. 8) des larves de toutes tailles. Il apparaît un chevauchement de générations qui rend l'interprétation difficile et auquel s'ajoute, notamment pour le deuxième semestre, une faiblesse des effectifs qui incite à la prudence. Les variations de forme des polygones nous permettent cependant d'avoir une idée de ce qui se passe. On peut ainsi supposer qu'il existe une discontinuité en mars-avril ; celle-ci est confirmée par un pic d'abondance des larves au dernier stade en février-mars.

Nous avons utilisé la méthode des polygones de fréquence pour l'étude du cycle de développement d'après les prélèvements mensuels de 1966, en interprétant les polygones de fréquence, non pas d'après le regroupement de l'ensemble des captures, (THIBAUT, 1971 *b* et fig. 8 A), mais en distinguant chaque localité (fig. 8 B, C, D, E), ceci pour tenir compte des différences de milieu entre l'amont et l'aval. D'autre part l'isolement de la localité aval nous permettait d'obtenir plus de certitude quant aux jeunes larves (taille inférieure à 3 mm) non déterminables (partie blanche des polygones, fig. 8 B, C, D, E) puisque *Baetis gemellus* est très rare en aval. Pour les trois localités amont, *B. gemellus* ne pouvant être négligé, nous avons estimé l'effectif

TAILLE DES LARVES EN MM .



des jeunes *B. rhodani* d'après les proportions des larves déterminables du mois suivant ; toutefois, l'effectif réel (*B. rhodani* + *gemellus*) a toujours été représenté en trait pointillé.

4. 0. — Localité (1) aval ou 4

L'individualisation des résultats de chaque localité a permis de mettre en évidence, en 4 seulement (fig. 8 E), une discontinuité supplémentaire en mai-juin, confirmée par un pic d'abondance de larves au dernier stade en mai (fig. 8 F et fig. 9). Nous avons donc émis l'hypothèse du développement printanier rapide d'une génération émergeant en mai, fille de celle d'hiver émergeant en février.

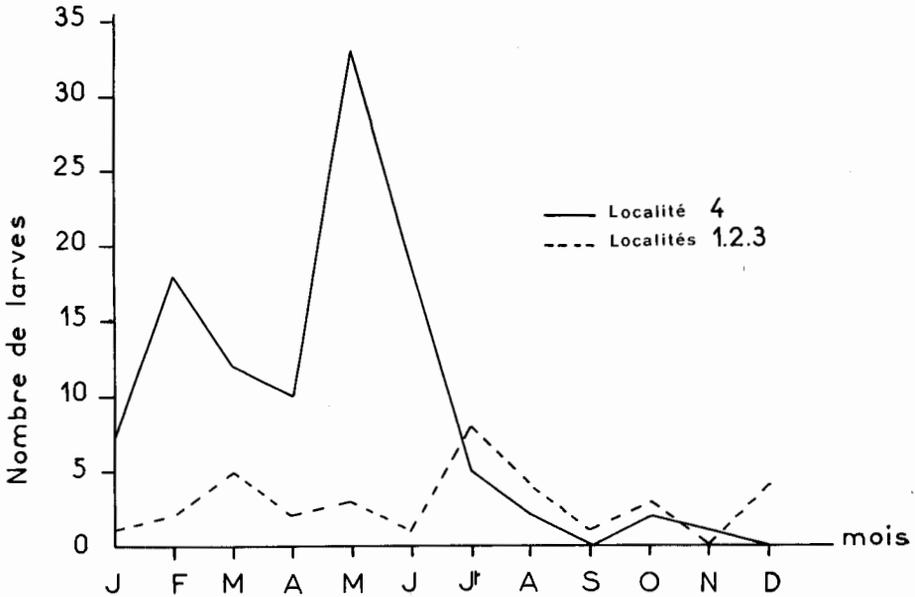


FIG. 9. — Nombre de larves au dernier stade de *Baetis rhodani* PICTET mâles et femelles trouvées dans les prélèvements de 1967

(1) Dans la suite du texte, chaque localité sera parfois désignée uniquement par son numéro.

FIG. 8. — Étude des populations larvaires de *Baetis rhodani* PICTET prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1966 et 1967

- A — Polygones de fréquence de tailles des larves récoltées au filet de Surber avec un vide de maille de 0,25 mm en 1966 : les prélèvements des différentes localités ont été groupés (d'après THIBAUT).
- B-C-D-E — Même chose qu'en A, mais chaque localité est individualisée ; B = localité 1, C = localité 2, D = localité 3, E = localité 4.
- Les larves inférieures à 2 mm dont les nombres ont été calculés (estimation de *Baetis rhodani*, § 4) sont représentées en trait continu. Les nombres exacts de larves indéterminées (*Baetis rhodani* + *B. gemellus*) sont en trait discontinu.
- Les zones noircies correspondent aux individus déterminés.
- Chaque trait vertical, à droite du sommet de certains polygones, indique la présence d'une larve au dernier stade dans la classe de taille correspondante. Un trait continu correspond à une femelle, un trait discontinu à un mâle.
- F — Stéréogrammes mensuels des nombres de larves ♀ au dernier stade en fonction de leur taille pour 1966 et 1967. Les individus de 1966 sont en pointillé.

Les différentes phases de l'évolution de cette génération printanière (que nous appellerons G_2) sont nettement caractérisées :

1° L'apparition d'une importante quantité de jeunes larves (G_2) début avril est confirmée par le pic d'abondance des larves au dernier stade (G_1) début février et leur diminution en mars-avril (fig. 9).

2° La croissance rapide de G_2 aboutit à un deuxième pic d'abondance de larves au dernier stade de taille plus petite en mai. La conséquence de cette réduction de taille se traduit par la possibilité de déterminer les jeunes larves à une taille inférieure (classe 2 mm au lieu de 3 mm) ; ce fait, qui apparaît en avril en 4, montre bien la correspondance entre les petites larves d'avril et les derniers stades de mai. Notons que cet abaissement de la taille de détermination n'apparaît qu'en mai dans les autres localités.

3° La descendance de G_2 apparaît en juin. Il existe ici un intervalle de temps moins important qu'en début d'année entre l'apparition des derniers stades et leur descendance car la durée d'incubation des œufs est raccourcie par l'élévation de la température de l'eau : 23 jours à 11°C ; 16 jours à 14°C (BOHLE, 1969 ; THIBAUT, à paraître ; BENECH, à paraître ; BENECH, 1971 ; ELLIOTT, 1972).

L'effectif très important de la troisième génération (G_3) en juin, est très réduit au cours de l'été. Cette mortalité larvaire estivale peut être due aux températures proches ou supérieures à 20°C pendant cette période ; les expériences de WHITNEY (1939) montrent qu'un séjour de 24 h à 20°C entraîne la mort de 32,7 p. 100 ou 39,6 p. 100 des larves suivant leur taille. La G_2 sortirait en septembre-octobre ; on remarque que sa période de sortie en 1966 (fig. 8 E et F) ne correspond pas à celle de 1967 (octobre-novembre) (fig. 8 F et fig. 9). Il pourrait exister des différences annuelles l'été de 1966 ayant été beaucoup plus chaud que celui de 1967 (THIBAUT, 1971 a).

C'est aussi en septembre qu'éclosent (maximum pour la classe 1 mm, fig. 8 E) les jeunes larves de la G_4 . Cette éclosion se superpose à l'apparition des larves au dernier stade (G_3) car la durée d'incubation est réduite à 10 jours pour la température estivale de l'eau qui atteint alors 17,5°C (BENECH, à paraître).

L'échantillonnage très faible des deux derniers mois de l'année est dû aux crues qui affectent le ruisseau et bouleversent le fond (il en est de même pour le prélèvement de janvier). Il est donc difficile d'interpréter le devenir de la G_4 et de pouvoir dire si elle sort en fin d'année ou constitue la G_1 de l'année suivante. Dans le premier cas il y aurait accomplissement de quatre générations en aval, la dernière étant sans doute partielle, dans le second cas il n'y en aurait seulement que trois.

4 I. — Les localités amont ou 1, 2 et 3

Pendant le premier semestre (fig. 8 B, C, D) l'évolution des polygones de fréquence est comparable dans les trois localités amont. Il existe une discontinuité en mars-avril, mais ici on remarque d'après la figure 9 que le premier pic d'abondance de larves au dernier stade (mars) ne coïncide pas avec celui d'aval ; il y a donc un retard d'un mois par rapport à l'aval. Ce retard se traduit par une abondance moindre des jeunes en avril et son augmentation en mai et dans le décalage du deuxième pic de larves au dernier stade en juillet au lieu de mai comme en 4.

Nous ne tenterons pas d'approfondir l'explication des polygones de fréquence des localités 1, 2 et 3 à cause de l'incertitude que représente l'estimation des jeunes larves inférieures à 3 mm. On peut toutefois supposer que la constance de la forme des polygones en avril, mai et juin peut résulter d'un renouvellement partiel de la population dû à un développement hétérogène de la G_2 dont quelques individus se développeraient assez vite pour sortir en mai-juin. La majorité de l'effectif, à croissance relativement lente avec une stagnation jusqu'à trois mm puis plus rapide au-dessus de cette taille, atteindrait sa maturité en juillet-début août. Des élevages seraient bien sûr nécessaires pour vérifier ces hypothèses, mais celles-ci expliquent les sorties qui précèdent le deuxième pic de juillet.

Ce retard des populations de *Baetis rhodani* d'amont du Lissuraga par rapport à celles d'aval ne permettrait peut-être que l'accomplissement d'une troisième génération partielle comme l'avait envisagé THIBAUT (1971 b).

4. 2. — Discussion

D'après les résultats obtenus en 1966 et 1967, sous réserve de la bonne représentativité des échantillons dont ils sont issus, on assiste en 4 à deux périodes de sortie pendant le premier semestre : l'une en début d'année (février principalement ; G_1) et l'autre au printemps (mai principalement ; G_2), les larves au dernier stade de mai constituant la descendance de celles de février. Pour le deuxième semestre, la G_3 sortirait en septembre-octobre (1966) ou octobre-novembre (1967) selon les années. Il y aurait donc accomplissement de trois générations en aval, mais le devenir de la descendance de la G_3 est difficile à envisager vu la faiblesse des échantillons de fin d'année.

Dans les localités amont, on ne peut trop s'appuyer sur les polygones de fréquence, mais d'après les périodes d'abondance des larves au dernier stade, on peut envisager deux sorties : la première correspondant au maximum de mars (G_1), la seconde à celui de juillet (G_2) ; une sortie partielle de la G_3 , descendance des individus précoces de la G_2 , pourrait exister en fin d'année.

Les deux périodes de sortie définies par THIBAUT (1971) (de janvier à mai et de juin à septembre-octobre) d'après le regroupement des résultats de l'ensemble des localités, ne correspondent pas à celles que nous proposons pour l'aval. Le traitement des données par localité montre des différences nettes entre l'amont et l'aval, à la fois dans l'apparition des derniers stades de la G_1 , dans la période d'éclosion et le développement de la G_2 . La présence des derniers stades de deux générations successives en 4 pendant le premier semestre résulte sans doute de l'avancement de l'émergence de la G_1 en aval qui place la G_2 dans des conditions de développement rapide de février à mai. Ces différences entre l'amont et l'aval ne proviennent pas de la température puisque nous avons vu que celle-ci variait très peu entre les deux localités considérées, notamment en début d'année (fig. 5), mais elles pourraient être la résultante d'une alimentation apparaissant plus précocement et plus abondante en aval.

Malgré l'absence de comparaison de contenus stomacaux entre l'amont et l'aval, on peut penser que le développement des Diatomées plus précoce en 4 (début janvier) pourrait être un facteur important du développement plus rapide de *Baetis rhodani*

en hiver et au printemps à cette localité. BROWN (1961) montre que les Diatomées n'interviennent que pour une faible part du point de vue volume dans la ration alimentaire de *Baetis rhodani*, mais il constate de grandes variations qui sont le reflet des fluctuations des populations algales dans l'habitat ; des différences locales dans les quantités et les espèces de Diatomées présentes dans la nourriture étaient en relation avec l'abondance et la composition de la flore de diatomées dans les habitats. CHAPMAN et DEMORY (1963) précisent que le genre *Baetis* se nourrit d'algues, principalement de Diatomées au printemps (jusqu'à 90 p. 100), mais de détritiques aux autres saisons. Les résultats de ces travaux ne sont pas en contradiction avec notre hypothèse et les diatomées sont sûrement un facteur important favorisant le développement puisque deux analyses ⁽¹⁾ de la couverture recouvrant les cailloux, à un mois d'intervalle en février-mars, ont montré une augmentation de la valeur nutritive de celle-ci ; le pourcentage de protéines 8,37 p. 100 et 8,95 p. 100 (par rapport à la matière sèche) paraît stationnaire et celui des lipides augmenter de 0,9 p. 100 à 3,3 p. 100. Cette augmentation a été parallèle au développement des Diatomées généralement caractérisées par une forte teneur en lipides.

Il est intéressant de constater qu'à partir d'effectifs larvaires sensiblement comparables en fin d'année, les localités d'amont et celle d'aval, en fonction de leurs environnements respectifs, induisent chez cet éphéméroptère des cycles biologiques particuliers et produisent des effectifs différents. Ceci apparaît clairement chez les derniers stades pour le premier semestre 1967 (fig. 9). Par contre, pour la deuxième moitié de cette même année, il y a à peu près égalité entre les effectifs d'amont et d'aval ; la température estivale plus élevée en aval (fig. 5) pourrait entraîner une mortalité larvaire plus importante.

Ces variations du cycle de développement de *B. rhodani* entre certains points d'un ruisseau paraissent avoir été pressenties par MACAN (1957) qui a, semble-t-il, lui aussi établi ses polygones de fréquence d'après les données cumulées des différents lieux de prélèvements ; cet auteur a pourtant calculé le pourcentage mensuel de grandes larves de sa station aval par rapport à celles de toutes les stations et a trouvé qu'il existait une variation. WATERS (1966) avait également supposé l'existence d'une variation du cycle de développement de *Baetis vagans* en fonction de son environnement, dans un même cours d'eau.

Finalement, l'interprétation du cycle de développement de *B. rhodani* pendant le premier semestre, à la localité 4 du Lissuraga, est assez aisée en travaillant uniquement sur les polygones de fréquence des tailles des larves et l'abondance des derniers stades. Cependant, l'explication des polygones du deuxième semestre demeure difficile vu la faiblesse des échantillons et notamment des larves du dernier stade. Nous avons essayé d'élucider l'interprétation du cycle de développement pour la fin de l'année en tentant de séparer les générations grâce à une analyse biométrique basée sur les variations saisonnières de la taille.

⁽¹⁾ Nous remercions M. LUQUET de la Station de Recherches de Nutrition I. N. R. A., 78350 Jouy en Josas qui a bien voulu analyser nos prélèvements.

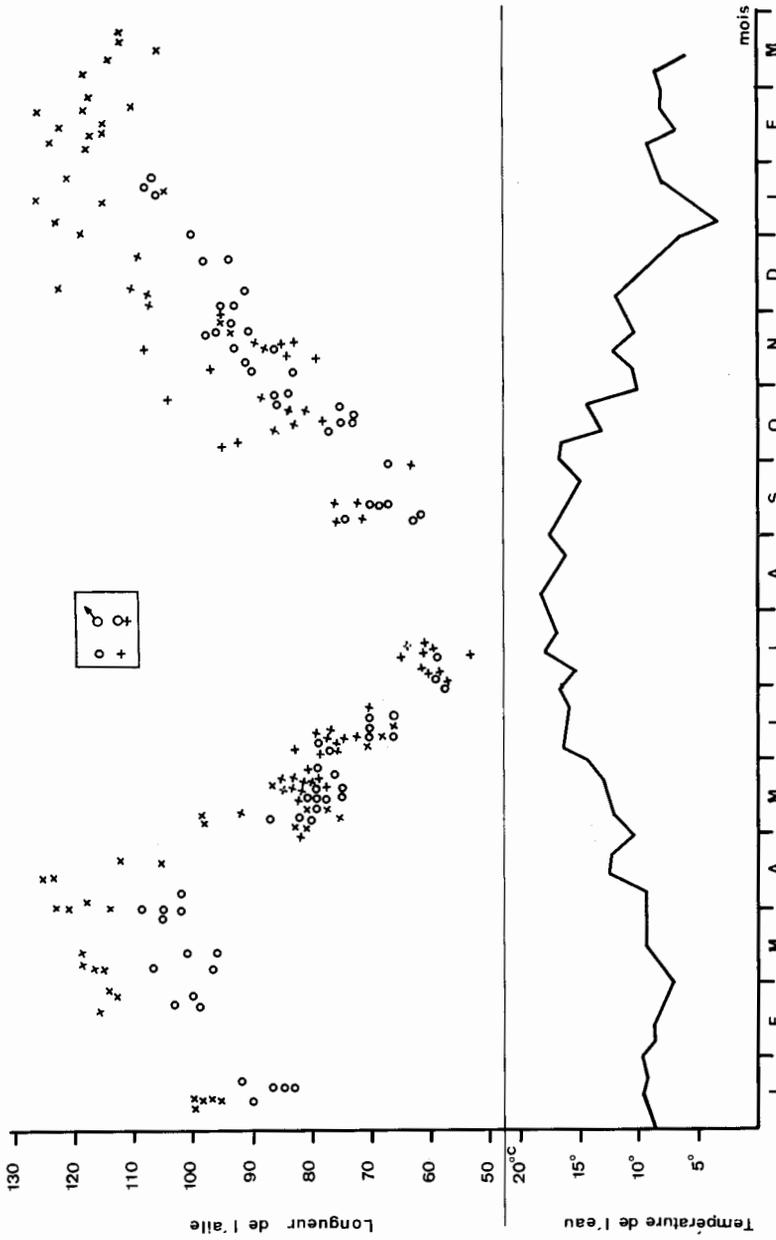


FIG. 10. — Variation de la longueur de l'aile (1 unité = 0,08 mm) des adultes mâles (o) et femelles (+) de *Baetis rhodani* PICTET d'après les données individuelles obtenues de janvier 1970 à mars 1971

Variation de la température moyenne hebdomadaire pendant la même période

V. — VARIATION DE TAILLE DE CERTAINS CARACTÈRES
ET SON UTILISATION POUR SÉPARER LES GÉNÉRATIONS

5. o. — Caractéristiques de la variation de taille des caractères mesurés

Chez l'imago (fig. 10), la variation de la longueur de l'aile au cours de l'année a une allure sinusoïdale dont l'amplitude est moins importante chez les ♂ que chez les ♀. Elle se produit en sens inverse de celle de la température de l'eau. Chez les ♀, l'am-

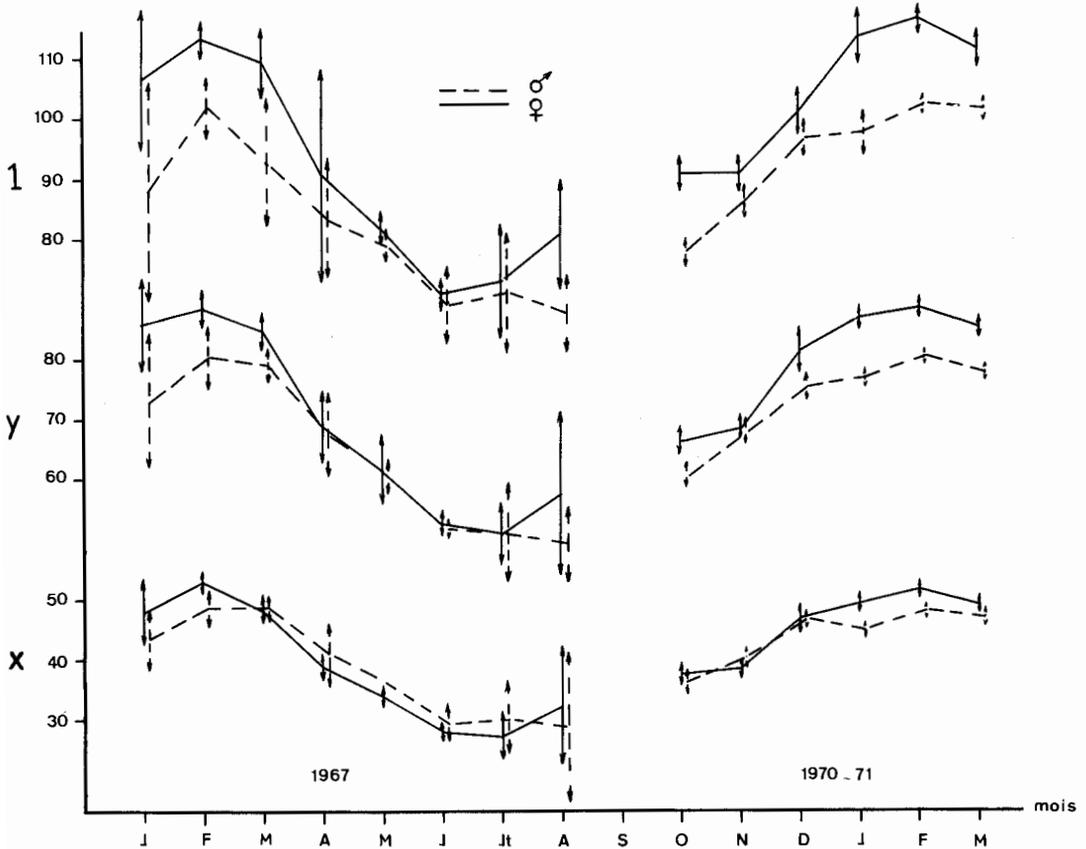


FIG. 11. — Variations des moyennes (intervalle de confiance à 95 p. 100) des mensurations (*l* : longueur du corps ; *y* : longueur du mésothorax + fourreaux alaires ; *x* : longueur du mésothorax) effectuées sur les larves au dernier stade mâle (en pointillé) et femelle (en trait plein) de *Baetis rhodani* PICTET pour les périodes janvier-août 1967 et octobre-mars 1970-1971.

(*l* : 1 unité = 0,08 mm ; *y* et *x* : 1 unité = 0,04 mm)

plitude de la variation représente presque la moitié (49 p. 100) de la longueur maximale atteinte en hiver. Nous pouvons rapprocher ce type de variation saisonnière d'autres variations fonction de la latitude qui, chez les Téléostéens, ont fait l'objet de la loi de JORDAN.

Chez les larves au dernier stade (fig. 11), les moyennes mensuelles des trois

mesurations effectuées et leurs intervalles de confiance ont été calculés pour chaque sexe. On constate le même phénomène que chez les adultes, mais les amplitudes de variations sont différentes :

$$\left. \begin{array}{l} l = 37 \text{ p. } 100 \\ y = 43 \text{ p. } 100 \\ x = 49 \text{ p. } 100 \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{par rapport à la moyenne mensuelle} \\ \text{maximale du caractère considéré.} \end{array}$$

Ces variations de taille qui s'effectuent sans respecter les proportions aboutissent à la formation d'individus morphologiquement différents, c'est ce que nous montre le rapport de mesures : longueur du fourreau alaire/longueur du mésothorax. Ce rapport n'est pas constant pour un stade déterminé, mais croît de l'hiver vers l'été (fig. 12).

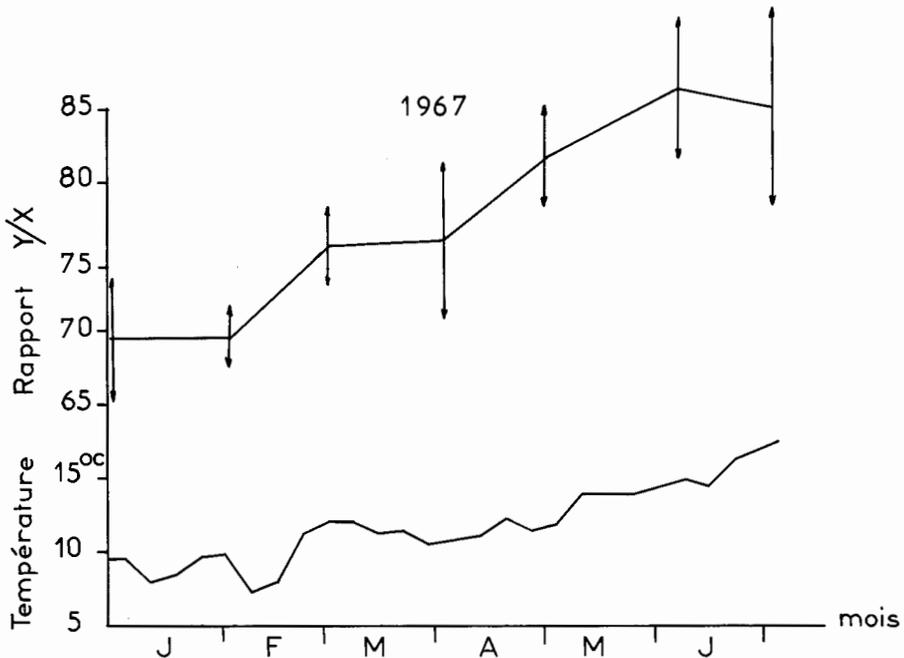


FIG. 12. — Variation de la moyenne mensuelle (intervalle à 95 p. 100) du rapport y/x (y = longueur mésothorax + fourreaux alaires ; x = longueur mésothorax) calculé sur les larves femelles au dernier stade de *Baetis rhodani* PICTET, de janvier à juillet 1967 et de la température de l'eau (moyennes hebdomadaires) pendant la même période.

5. I. — Discussion

Plusieurs auteurs mentionnent des variations saisonnières de la taille chez certains insectes aquatiques : HOSOI (1954) chez *Culex pipiens pallens*, VAN DEN HEUVEL (1963) chez *Aedes aegypti*, LINLEY *et al.* (1970) chez *Culicoides furens*, CHUTTER (1970) et NEVEU (1970) chez les *Simuliidae*. Nous avons également retenu le travail de DAVID et CLAVEL (1967) sur *Drosophila melanogaster*.

L'influence de la température est mise en évidence d'après des données de terrain (LINLEY *et al.*, 1970) et démontrée expérimentalement (VAN DEN HEUVEL, 1963) chez les moustiques. Chez *B. rhodani*, nous avons également trouvé une corrélation

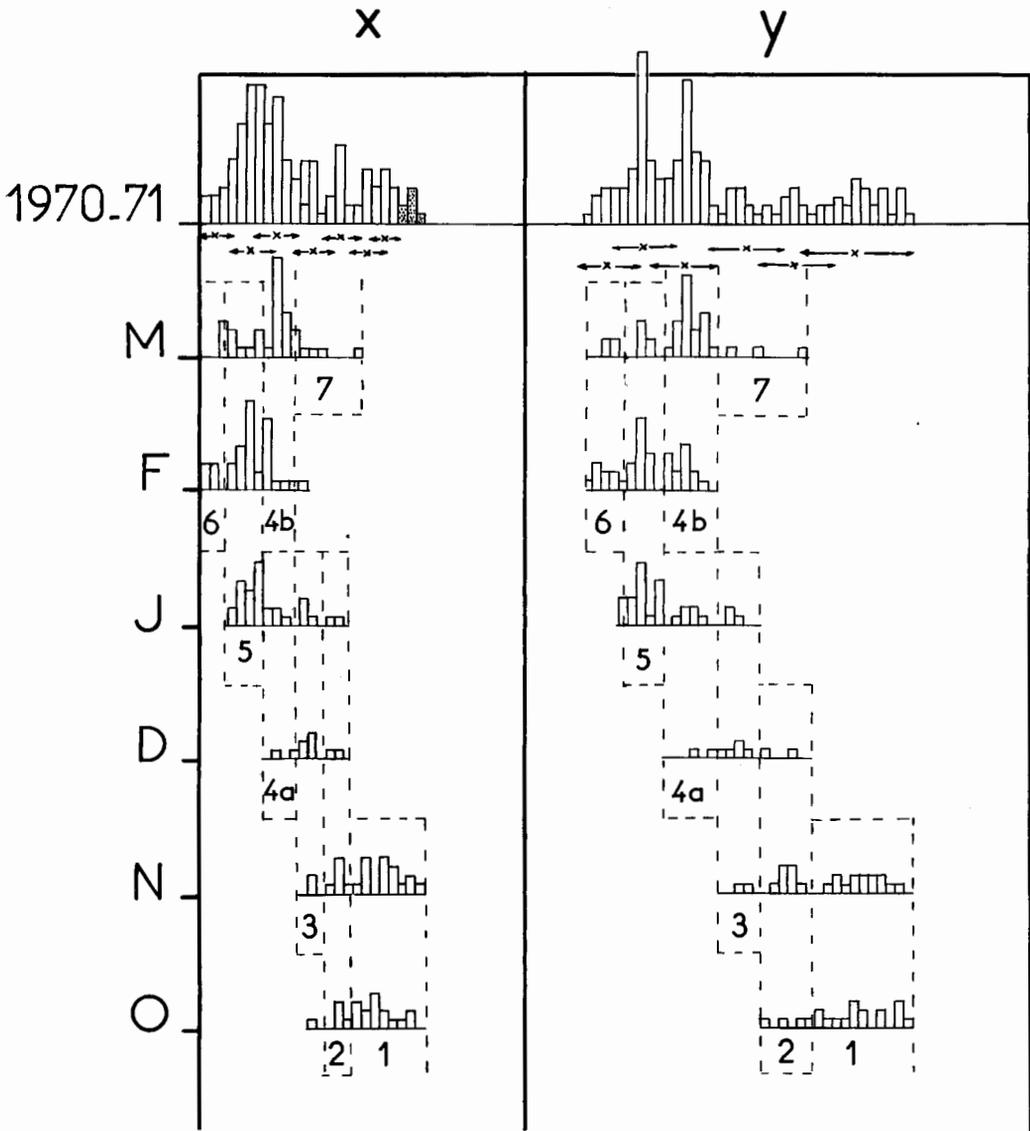
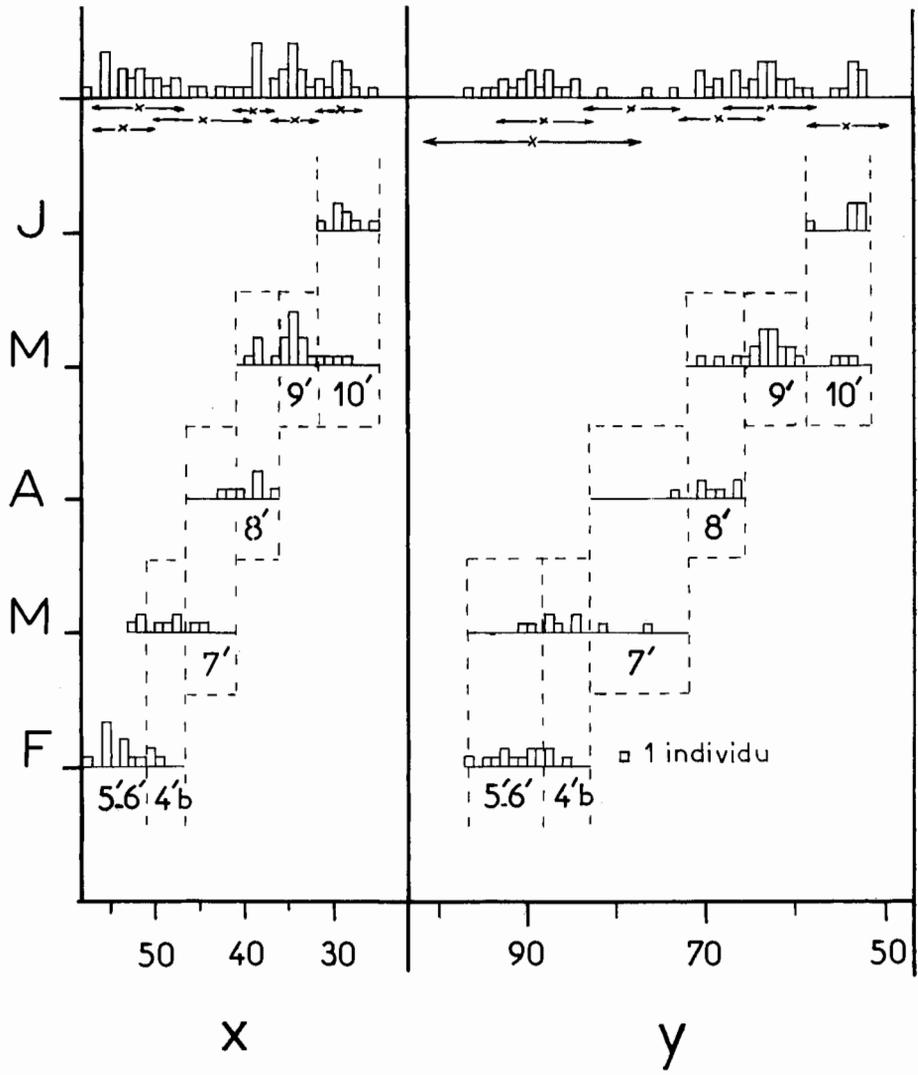


FIG. 13. — Histogrammes mensuels des fréquences de y (longueur mesurée sur les larves femelles au dernier stade de *Baetis rhodani*)

La somme des fréquences mensuelles a été effectuée pour chaque période. Chaque résultat de l'analyse numérique (moyenne et intervalle de confiance à 95 p. 100 de

1967



mésothorax + fourreaux alaires) et x (longueur du mésothorax), PICTET pour les périodes février-juin 1967 et octobre-mars 1970-1971. cohorte est délimitée par un rectangle en pointillé incluant le numéro de la cohorte. chaque cohorte) sont figurés sous les sommes des fréquences mensuelles de chaque période.

négative ($r = -0,85$; $N = 14$) entre la moyenne mensuelle de la longueur de l'aile et la température moyenne du mois précédent. La variabilité différentielle de divers caractères en fonction de la température se retrouve chez *Drosophila melanogaster*; DAVID et CLAVEL (1967) remarquent également une variation du dimorphisme sexuel, mais c'est à basse température que celui-ci est minimum, c'est-à-dire l'inverse de ce que nous avons obtenu pour *Baetis rhodani*. On peut donc penser que le dimorphisme sexuel maximum correspond à l'optimum thermique de l'espèce considérée, optimum beaucoup plus bas chez *Baetis rhodani* puisque la température maximum tolérée par cette espèce est 21°C (WHITNEY, 1939).

La température est-elle le seul facteur qui entre en jeu chez *B. rhodani*? BRETSCHKO (1965) s'étonne de la différence entre les générations qui se suivent malgré la constance de la température du ruisseau étudié. D'autre part, PLESKOT (1958) note qu'en Écosse elle a remarqué une variation au même moment entre adultes provenant de ruisseaux de pH différents. Malgré l'absence de relevés thermiques, CHUTTER (1970), en observant des différences importantes entre des individus de *Similium vittatum* prélevés le même mois à des localités différentes, insiste sur l'influence du facteur alimentaire chez cette espèce. DEEVEY (1964) définit l'influence respective des facteurs température et alimentation sur les variations de longueur des Copépodes marins; il existe une corrélation longueur-température lorsque l'amplitude thermique est grande; lorsque celle-ci est étroite, elle est remplacée par une corrélation longueur-cycle du phytoplancton.

Considérant la correspondance qui existe sur le Lissuraga entre la période des tailles maximales mesurées chez les derniers stades et la saison d'abondance du périphyton, nous pensons que l'alimentation peut influencer la croissance de *B. rhodani*. La variation de taille constatée chez *Baetis rhodani* pourrait donc résulter d'une action complexe de facteurs écologiques parmi lesquels la température ne serait pas le moindre mais non le seul.

5. 2. — Distinction de « cohortes » d'après l'analyse statistique des mensurations effectuées

5. 20. Hypothèses.

En supposant que la taille atteinte par les animaux au dernier stade résulte des conditions subies au cours de la vie larvaire, de par la variation de ces dernières dans le temps, des animaux présentant les mêmes mensurations dans des limites gaussiennes doivent avoir subi l'influence des mêmes conditions et sont donc nés sensiblement à la même époque. Ces groupements d'individus ont été appelés des « cohortes ». Nous avons également supposé que les animaux ainsi définis ont des durées de vie larvaire qui se distribuent de façon gaussienne et que l'on peut donc rencontrer des individus présentant les mêmes caractéristiques sur une certaine période.

Ces deux hypothèses nous ont permis d'employer un traitement statistique qui consiste à regrouper les animaux capturés pendant une période déterminée (correspondant soit à une partie ascendante, soit descendante de la variation de taille) éliminant ainsi la dispersion de chaque cohorte dans le temps, et à rechercher ensuite dans ce super-échantillon les groupements gaussiens que nous avons dénommés cohortes (fig. 13).

5. 21. *Analyse statistique* ⁽¹⁾.

Elle a été effectuée d'après la méthode de BHATTACHARYA (1967) adaptée par MASSON (1970). Il s'agit d'une solution approchée du problème de la résolution d'une distribution en composantes gaussiennes lorsque les distributions composantes sont « convenablement séparées ». Cette méthode permet de déterminer le nombre K de sous-populations d'un mélange ; MASSON la définit comme suit : « les données sont regroupées en classes d'égale amplitude h . Soit x et $x + h$ les points milieux de deux classes consécutives. On construit le graphe :

$$x \rightarrow \Delta \log z = \log z(x + h) - \log z(x)$$

(où $z(x)$ est la fréquence dans la classe de point moyen x). (Pour tout x on doit donc avoir $z(x) \neq 0$), sur lequel on recherche les régions qui ressemblent à une ligne droite de pente négative. »

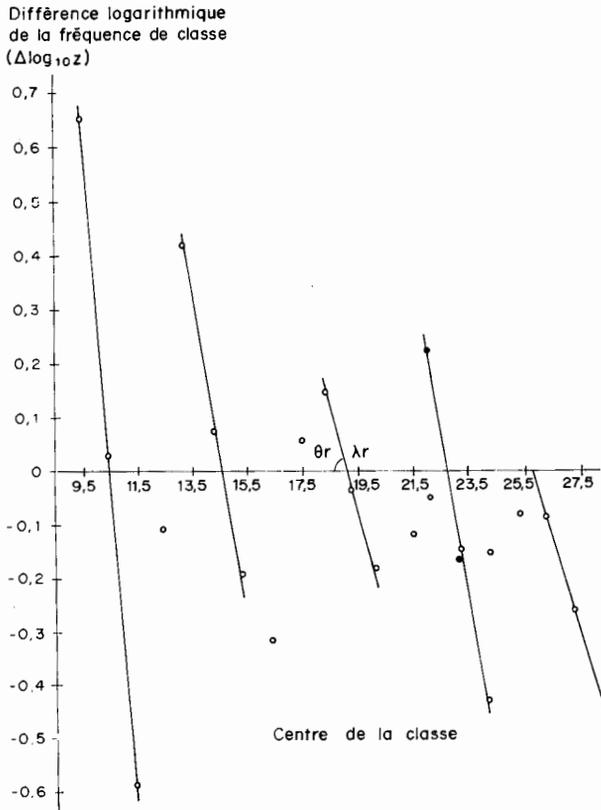


FIG. 14. — Résolution d'une distribution en composantes gaussiennes. Graphe des différences logarithmiques des fréquences des classes en fonction des milieux des classes.

Chaque droite de pente négative correspond à une population. Modifié d'après BHATTACHARYA (1967).

⁽¹⁾ Nous remercions M. Max LAURENT et le Service de Biométrie de l'I. N. R. A. de leur concours pour le traitement statistique de ces données.

La méthode ne s'applique que sous certaines conditions (distributions composantes suffisamment séparées pour qu'il existe pour chaque composante une région où l'effet des autres composantes est comparativement négligeable). On suppose également que les intervalles sont petits par rapport aux écarts-types σ_r . Le nombre K de telles régions est le nombre de composantes. On détermine les points d'intersection λ_r de ces droites avec l'axe de x et les angles aigus θ_r que font ces droites de pente négative avec l'axe des x ($r = 1, \dots, K$) (fig. 14).

On montre en axes orthonormés que :

$$\mu_r = \lambda_r + \frac{h}{2}$$

$$\sigma_r = h \cotg \theta_r \frac{h^2}{12}$$

Les proportions du mélange sont déterminables après estimation des μ et des σ .

5. 22. Résultats.

D'après l'analyse des mensurations x (longueur du mésothorax) et y (longueur du mésothorax plus les fourreaux alaires) sur une période de neuf mois (octobre à juin) en faisant intervenir le recoupement de deux années, il est possible de distinguer dix cohortes de larves au dernier stade, plus ou moins importantes.

TABLEAU I

Valeurs numériques des moyennes (μ), écarts-types (σ) et des proportions (%) des différentes cohortes obtenues d'après les traitements respectifs des fréquences des mesures de y et de x pour les périodes octobre-mars 1970-1971 et février-juin 1967.

y : (longueur du mésothorax + fourreaux alaires)
 x : (longueur du mésothorax)

y				x				
N°	μ	σ	%	N°	μ	σ	%	
1	66,55	2,89	16,33	1 bis	37,32	0,57	7,71	1970-1971
2	73,18	2,03	11,88	1	39,56	0,65	8,48	
3	78,90	1,98	9,90	2	42,26	0,88	9,31	
4	84,75	1,69	32,15	3	45,91	0,82	11,31	
(a + b)	84,75	1,69	32,15	4	49,47	0,84	21,39	
5	90,08	1,70	33,12	(a + b)	49,47	0,84	21,39	
6	93,33	1,66	12,89	5	52,14	1,21	31,24	1967
				6	56,76	0,84	5,43	
4'	88,20	2,38	23,40	4'5'6' }	51,54	2,54	24,20	
5' }	ou *	ou	ou		ou *	ou	ou	
6' }	88,92	6,07	50		53,27	1,41	21,18	
7' }	77,96	2,52	7	7'	44,63	2,27	11,60	
8'	68,20	2,16	20,16	8'	38,80	1,11	17,20	
9'	62,76	2,56	34,4	9'	34,51	1,15	23,3	
10'	53,96	2,13	21,6	10'	29,51	1,03	17,96	

* La méthode d'interprétation graphique donnait deux possibilités.

Connaissant les caractéristiques biométriques (μ et σ) des différentes cohortes (tabl. 1), nous avons pu déterminer leur durée d'apparition. Il s'agit des encadrements en pointillé incluant chacun le numéro de la cohorte ainsi délimitée (fig. 13). L'étalement dans le temps peut varier pour chacune d'elle de trois à un mois. Ces cohortes ont été numérotées de (1) à (7) d'octobre à mars 1970-71 et de (4') à (10') (1) de février à juin 1967 en essayant de faire coïncider les numérotations des deux années.

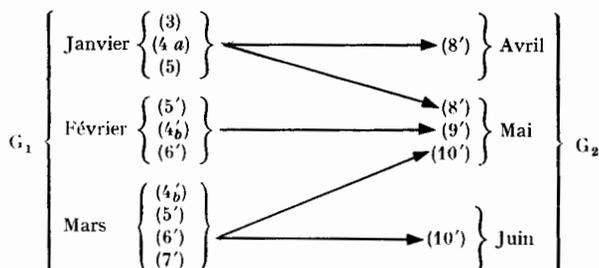
5. 23. *Interprétation et discussion.*

Les hypothèses de l'étalement gaussien des vies larvaires et de la distribution normale de la taille des individus appartenant à une même cohorte ont pu être vérifiées sur certaines par la méthode des « Probits ». Il s'agit d'une vérification grossière mais cependant rassurante.

Dans tous les échantillons mensuels, il existe une superposition de cohortes (fig. 13). La conséquence de cette superposition est une évolution progressive de la variation de taille des différents caractères mesurés en considérant leurs moyennes mensuelles, ceci à cause de l'effet tampon qu'elle produit (fig. 11). La chute relativement brutale des différentes mensurations de février-mars à avril (fig. 11) est due à la faible représentation de (7') (7 p. 100 d'après y). De même, la nette remontée de taille de novembre à décembre peut être attribuée aux faibles proportions des cohortes (2) et (3) (respectivement 11,8 p. 100 et 9,9 p. 100 d'après y ; (tabl. 1).

Le terme « cohorte » qui a été utilisé ne comprend pas le sens généalogique contenu dans le terme « génération ». Il apparaît impossible d'établir une généalogie pour chaque cohorte ; en effet l'étalement de la vie larvaire des individus de chaque cohorte entraîne la superposition de plusieurs d'entre elles à un même moment, leurs descendance naissent donc en même temps et constituent une nouvelle cohorte issue de parents ayant eu des vies larvaires différentes.

Chaque génération apparaît comme le groupement d'un certain nombre de cohortes qui se recouvrent de façon plus ou moins importante. Certaines cohortes à effectif restreint (exemple : (7') et (3)) assurent la continuité d'une génération à l'autre ; ces cohortes de transition sont difficilement rattachables à la génération précédente ou à la suivante. On peut établir les correspondances suivantes qui n'ont qu'une valeur schématique :



L'intérêt de cette analyse biométrique est de nous expliquer le mécanisme d'apparition des pics d'abondance des larves au dernier stade d'après les caracté-

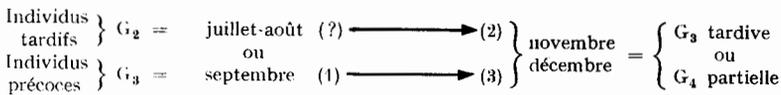
(1) Dans la suite du texte, chaque cohorte sera souvent désignée ainsi, uniquement par son numéro entre parenthèses.

stiques (importance et durée d'apparition) des principales cohortes qui les composent.

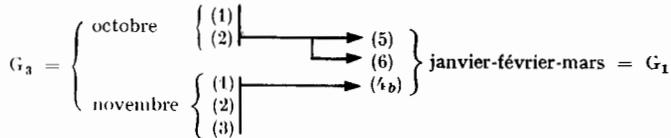
Comparons les cohortes (5) et (9') qui constituent les effectifs les plus importants, respectivement des G_1 et G_2 ; d'après l'allongement très réduit de (9') par rapport à (5), on peut penser que la réduction de cet étalement reflète la rapidité de croissance de G_2 .

On peut s'étonner de la longueur d'apparition des cohortes hivernales vu les hypothèses avancées dans la définition de la cohorte. Cet étalement important peut refléter la longueur de la croissance hivernale qui favorise l'hétérogénéité de la durée de la vie larvaire; de plus, les conditions de vie sont très voisines pendant cette période. C'est sans doute aussi pour cette deuxième raison que les cohortes d'hiver sont par ailleurs moins nettement séparées que celles de printemps, période où tous les facteurs du milieu évoluent très rapidement.

En ce qui concerne le second semestre, il est regrettable que l'échantillonnage de juillet, août et septembre ait été trop restreint et n'ait pu entrer dans l'analyse statistique. Nous avons distingué trois cohortes d'octobre à décembre. La plus importante (1) apparaît en octobre-novembre; on peut penser qu'il s'agit de la troisième génération qui apparaîtrait à la même époque qu'en 1967. Les cohortes (2) et (3) qui se poursuivent plus tardivement représentent peut-être une quatrième génération partielle, fille des individus précoces de G_3 , ou constitueraient la descendance des individus retardataires de la G_2 . Ces hypothèses peuvent être résumées dans le schéma suivant :



La majeure partie de la descendance de la G_3 doit constituer la G_1 de l'année suivante :



Nous avons distingué (fig. 14) deux cohortes (4 a) et (4 b) de mêmes caractéristiques biométriques, mais séparées dans le temps. (4 a) représenterait plus probablement que (2) et (3) une quatrième génération qui s'intègre à la G_1 de l'année suivante.

L'interprétation de cette analyse biométrique peut être critiquable, d'une part à cause des effectifs restreints et, d'autre part, à cause de la non vérification expérimentale des hypothèses sur lesquelles elle repose. Il est donc normal de suspecter ces résultats, mais l'utilisation du principe de leur obtention doit être sans doute intéressante pour l'analyse du cycle de polyvoltins à période de sortie ininterrompue et présentant des variations saisonnières marquées.

Cette analyse n'a pas résolu le problème de l'existence hypothétique d'une quatrième génération partielle en aval. Elle a fourni cependant des indications intéressantes sur les différentes générations, notamment sur la durée d'apparition et l'hétérogénéité de leurs cohortes composantes, caractères qui sont les reflets des conditions de vie larvaire de la génération considérée.

VI. — VARIATIONS DU NOMBRE DE MUES
AU COURS DES GÉNÉRATIONS SUCCESSIVES

La diminution de la taille pouvait provenir d'une croissance rapide et d'un nombre de stades larvaires restreint. C'est pourquoi nous avons dénombré, chez les femelles adultes, le nombre de mues effectuées d'après des coupes histologiques de l'organe de Palmén.

6. o. — *Organe de Palmén*

L'organe de Palmén est propre aux Éphéméroptères ; il s'agit d'une petite sphère située à l'arrière de la tête à l'intersection de quatre trachées, dans le plan médian de l'animal au-dessus de l'aorte, elle-même collée au tube digestif. Cet organe est formé de couches concentriques qui correspondent chacune à une mue de l'insecte (fig. 15). DEGRANGE (1959) a montré sur *Cloëon simile* que cette relation était par-



FIG. 15. — Coupe transversale de l'organe de Palmén de *Baetis rhodani* × 1 000

faite. Il suffit donc de compter les couches concentriques sur une coupe histologique passant par le centre de l'organe pour obtenir le nombre de mues effectuées par l'animal.

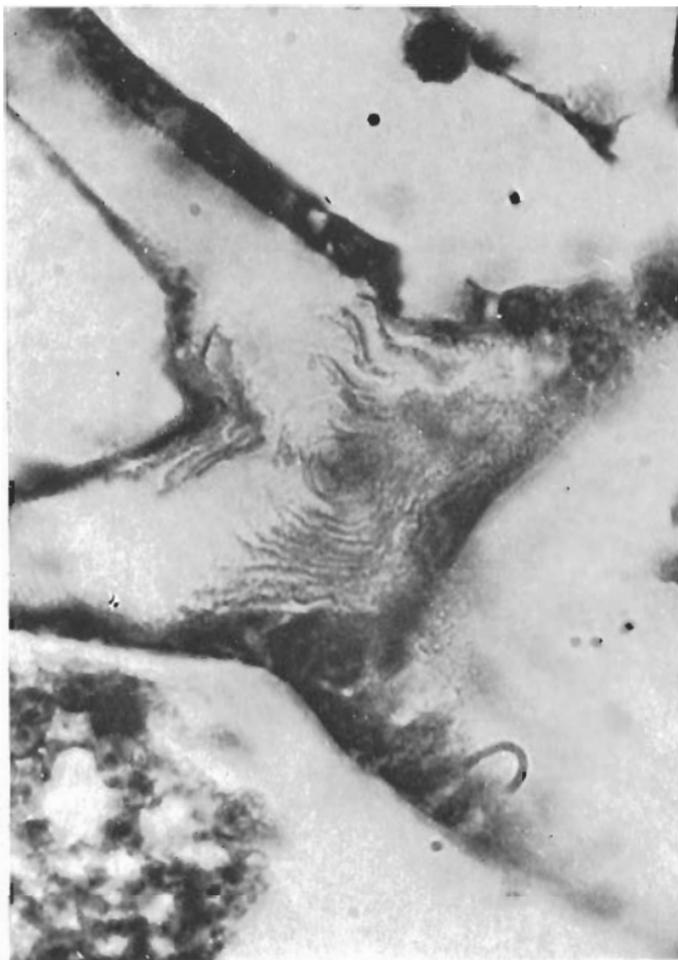


FIG. 15. — Coupe transversale de l'organe de Palmén de *Bactis rhodani* \times 1 000

6. I. — Résultats et discussion

Le nombre de mues varie entre 10 et 15, soit 9 à 14 stades larvaires puisqu'il s'agissait d'adultes et qu'il faut tenir compte de la mue subimaginale. Le nombre le plus fréquent est 13 mues, sauf fin avril et mai où il se situe vers 11-12 (fig. 16).

Nous avons rencontré deux individus parasités par un *Mermis*, ils avaient effectué le même nombre de mues que les autres.

Contrairement à la variation de taille, celle du nombre de mues est ici bien limitée dans le temps et ne peut donc être parallèle aux fluctuations saisonnières régulières d'un facteur du milieu comme la température par exemple.

Il n'y a pas concordance, comme nous l'avions supposé, entre la taille des adultes et le nombre de stades larvaires. En effet, le nombre de mues augmente à nouveau dès juin (fig. 16) tandis que la taille continue à décroître jusqu'en juillet (fig. 10).

La variation du nombre de mues est fréquente chez les espèces qui présentent un grand nombre de stades larvaires. Chez *B. rhodani*, cette variation (10 à 15) est moins importante que celle constatée par DEGRANGE (1959) chez *Cloëon simile* (21 à 30 pour des animaux issus d'une même ponte). Cette différence, moins élevée chez *B. rhodani* est-elle en relation avec la longueur du cycle vital comme cela est apparu à DEGRANGE pour les animaux issus d'une même ponte? Nous avons essayé de le vérifier d'après les résultats des individus de la cohorte (5) dont la répartition dans le temps s'effectue du 31-12-70 au 26-2-71. La sortie continue d'adultes et la douce température hivernale dans ce ruisseau nous permettent de penser que les larves ne sont pas en arrêt de développement pendant cette période. Les données (tabl. 2) ne montrent aucune relation entre le nombre de mues effectuées et la longueur de la vie larvaire des animaux d'une même cohorte. Quelle que soit la date de prélèvement, le nombre de mues est constant pour des individus prétendus être nés à la même période.

TABLEAU 2

Nombre de mues effectuées par les individus appartenant à la même cohorte d'après la mesure de y (longueur du mésothorax plus le fourreau alaire) et prélevés à différents moments

Date du prélèvement	y *	Nombre de mues
31-12-1970	90	13
31-12-1970	91	13
11-2-1971	90	13-14
24-2-1971	90	13
26-2-1971	91	12-13

* Moyenne de la cohorte (5) d'après $y : \mu = 90,08$.

Quelle est la signification du nombre de mues et quels sont les facteurs qui la provoquent?

— SCHALLER et MOUZE (1970) ont montré qu'une incubation plus courte était

responsable chez *Aeschna mixta* d'un nombre de stades larvaires moins élevé. D'après les résultats que nous avons obtenus sur le développement embryonnaire de *B. rhodani* (BENECH, à paraître) et l'augmentation de température qui a lieu du début de l'année jusqu'en été, on peut penser que la durée d'incubation des œufs diminue (à moins d'une action particulière des variations thermiques, ce que nous n'avons pas étudié) de 25 jours environ en hiver à une douzaine de jours en été (pour les températures du Lissuraga) ; ceci aurait pour conséquence, d'après une analogie avec l'exemple ci-dessus, une diminution du nombre de stades larvaires pendant cette période. Or, si cette diminution existe effectivement en mai, on constate une nouvelle augmentation en juin et juillet. Un développement embryonnaire plus court ne paraît donc pas être la cause d'une diminution du nombre de stades larvaires dans les conditions naturelles.

— Cette même période est également caractérisée par un allongement de la photopériode. KHOO (1968), d'après l'élevage de larves de Plécoptères apparemment immatures, a montré que les photopériodes longues induisent la différenciation des caractères adultes, vraisemblablement avec une réduction du nombre de stades normal. Ce facteur écologique pourrait donc entrer en jeu, mais la même contradiction entre les individus de mai et ceux de juin-juillet demeure.

— On peut donc envisager comme explication la possibilité d'une influence de l'alimentation conjuguée à l'action des facteurs précédents. La disparition fin avril des Diatomées, éléments nutritifs qui pourraient favoriser la croissance larvaire, empêcherait les larves les plus tardives de la G_2 (cohorte 10 en particulier) d'en bénéficier en fin de leur développement, d'où le nombre de mues plus important de ces dernières pour atteindre leur complet développement et leur taille également plus petite.

Nous obtenons ici encore une caractéristique supplémentaire de la génération printanière G_2 (ou du moins de la cohorte la plus importante qui la constitue). Cette génération effectue un nombre de stades larvaires inférieur à celui des autres générations ; c'est une preuve de plus en faveur de l'hypothèse de son développement rapide.

VII. — CONCLUSION

Nous avons utilisé la méthode des polygones de fréquence pour déterminer le nombre de générations de *Baetis rhodani* dans l'année sur le Lissuraga. Une démarche nouvelle a été adoptée par rapport au travail réalisé par THIBAUT (1971 b) ; nous avons tenu compte des localités d'échantillonnage et de la répartition de l'espèce de l'amont vers l'aval pour éviter au maximum les confusions interspécifiques chez les jeunes stades. Ces considérations nous ont permis de mettre en évidence des différences dans le cycle de développement de cette espèce en amont et en aval de ce ruisseau. Ces différences se réalisent principalement au cours du premier semestre. La précocité de la sortie de la génération hivernale en aval permet l'accomplissement d'une génération printanière à croissance rapide ; ceci peut être le résultat de conditions alimentaires meilleures qu'en amont, reflétant le changement des caractéristiques de la vallée. Cette avance des populations d'aval doit permettre au cours du

deuxième semestre le développement complet d'une troisième génération tandis que celle-ci n'est que partielle en amont.

L'interprétation du cycle de développement n'étant toutefois pas très nette de par la faiblesse des effectifs, notamment en fin d'année, nous avons tenté de l'éclairer par une analyse biométrique des larves au dernier stade d'aval. Cette analyse, basée sur la variation de taille de certains caractères, n'a pas pu soutenir l'hypothèse de l'identification des larves au dernier stade de fin d'année à une quatrième génération partielle ; cependant, la notion de « cohorte » (groupe d'individus nés à la même période atteignant sensiblement la même taille finale et dont la sortie peut s'échelonner dans le temps), sur laquelle elle repose, a permis de comprendre la structure hétérogène de chaque génération et de préciser d'après les caractéristiques des cohortes composantes quelques-unes des particularités de la vie larvaire de la génération considérée.

D'après l'étude du phénomène de variation de taille, préalable à l'analyse biométrique, nous avons constaté que la taille suit une variation inverse de celle de la température et présente un dimorphisme sexuel hivernal. L'augmentation de taille en début d'année correspond également à un abondant développement du périphyton ; il est donc fort possible, comme cela a déjà été montré chez d'autres espèces, que la variation de taille ne résulte pas uniquement de la variation thermique mais que l'alimentation puisse jouer un rôle.

Cette variation de taille importante et les modes de développement particuliers des générations successives nous ont conduit à rechercher si cela correspondait à des nombres de mues différents. Contrairement à la taille, le nombre de mues effectuées au cours de la vie larvaire présente une réduction bien limitée dans le temps, correspondant à la génération printanière d'aval à développement rapide. Il semblerait donc exister une relation entre le nombre de stades larvaires et la vitesse de leur déroulement, mais non pas avec la taille atteinte par les larves au dernier stade.

Dans cette étude du polyvoltinisme de *Baetis rhodani* dans le Lissuraga, nous avons rencontré trois variations différentes qui affectent respectivement le nombre de générations par an, la taille des larves au dernier stade et des adultes, enfin le nombre de mues effectuées.

La première affecte le cycle de développement ; en fonction des caractéristiques de l'environnement de localités pourtant très proches (3 km), on constate dans l'année une différence d'une génération presque entière.

La seconde est celle de la taille, en opposition de phase avec les fluctuations périodiques de la température dont l'action peut être renforcée par celle du facteur alimentaire. L'amplitude élevée de cette variation est à souligner, la longueur de l'aile en particulier passe du simple au double chez les femelles.

La troisième variation est celle qui affecte le nombre de mues. Ce n'est pas une variation régulière comme la précédente ; elle apparaît un peu comme un décrochage dans les « habitudes » biologiques de cet animal qui, en quelque sorte, s'« adapte » à une combinaison de circonstances favorables pour réaliser son développement plus rapidement. En fait, cette troisième variation apparaît un peu comme un mécanisme explicatif de la première.

SUMMARY

POLYVOLTINISM IN *BAETIS RHODANI* PICTET (*INSECTA, EPHEMEROPTERA*)
 IN A TROUT STREAM FLOWING FROM THE PYRÉNÉES-ATLANTIQUES : THE LISSURAGA

The Lissuraga is a trout stream flowing from the Pyrénées near the Atlantic Coast. Observations were made at 4 stations (figs. 2, 3), of which the three uppermost were in forest and the lowest (n^o. 4) in more open country (fig. 2). At stations 1, 2 and 3 (fig. 8 B, C, D) an overwintering generation emerges in February and particularly in March and gives a summer generation emerging from July onwards. A few specimens emerge earlier and their offspring probably complete development within the summer so that there is a partial third generation. At station 4 a scarcity, compared with the other stations, of small nymphs in May and an abundance of ripe nymphs then indicate a quick generation in early summer (fig. 8 E, F). Its progeny appears in June but grows more slowly. Here most nymphs pass through three generations a year.

Food is probably more abundant at station 4 ; the temperature is not greatly different from that at stations further upstream (fig. 5). Size decreases from February to July, during which period water temperature is rising, and then increases (fig. 10, fig. 11). A biometric analysis was made using the concept of cohorts, that is groups of nymphs which reach the same size in the final instar and which emerge at about the same time, but which may have originated from different cohorts. The number of moults (fig. 16) appears to depend on the rate of development.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BENECH V., 1971. *Les variations saisonnières chez un Éphéméroptère polyvoltin (Baetis rhodani PICTET) d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga.* Thèse Doctorat 3^e cycle, Fac. Sc. Univ. Orléans, 80 p.
- BENECH V. (sous presse). Étude expérimentale de l'incubation des œufs de *Baetis rhodani* PICTET. *Freshwat. Biol.*
- BHATTACHARYA C. C., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, **23**, 1, 115-135.
- BOHLE H. W., 1969. Untersuchungen über die Embryonalentwicklung und die embryonale Diapause bei *Baetis vernus* CURTIS und *Baetis rhodani* (PICTET) (*Baetidae, Ephemeroptera*). *Zool. Jb. Anat.*, **86**, 493-575.
- BRETSCHKO G., 1965. Zur Larvalentwicklung von *Cloëon dipterum*, *Cloëon simile*, *Centroptilum luteolum* und *Baetis rhodani*. *Z. Wiss. Zool.*, **172**, 1/2, 17-36.
- BROWN D. S., 1961. The food of the larvae of *Cloëon dipterum* L. and *Baetis rhodani* (PICTET) (*Insecta, Ephemeroptera*). *J. Anim. Ecol.*, **30**, 55-75.
- CHAPMAN D. W., DEMORY R. L., 1963. Seasonal changes in the food ingested by aquatic insect larvae and nymphs in two Oregon streams. *Ecology*, **44**, 1, 140-146.
- CHUTTER F. M., 1970. A preliminary study of factors influencing the number of oocytes present in newly emerged blackflies (*Diptera: Simuliidae*) in Ontario. *Can. J. Zool.*, **48**, 6, 1389-1400.
- DAVID J., CLAVEL M. F., 1967. Influence de la température subie au cours du développement sur divers caractères biométriques des adultes de *Drosophila melanogaster* MEIGEN. *J. Insect Physiol.*, **13**, 717-729.
- DEEVEY G. B., 1964. Annual variations in length of copepods in the Sargasso sea of Bermuda. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **44**, 589-600.
- DEGRANGE Ch., 1959. Nombre de mues et organe de Palmén de *Cloëon simile* ETN. (Éphéméroptères). *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci.*, **249**, 20, 2118-2119.
- ELLIOTT J. M., 1967. The life histories and drifting of the *Plecoptera* and *Ephemeroptera* in a Dartmoor stream. *J. Anim. Ecol.*, **36**, 343-362.
- ELLIOTT J. M., 1972. Effect of temperature on the time of hatching in *Baetis rhodani* (*Ephemeroptera: Baetidae*). *Ecologia*, **9**, 1, 47-51.
- HARKER J. E., 1952. A study of the life cycles and growth rates of four species of mayflies. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.*, **A**, **27**, 77-85.
- KHOO S. G., 1968. Experimental studies on diapause in stoneflies. I. Nymphs of *Capnia bifrons* (NEWMAN). *Proc. R. Ent. Soc. Lond.*, **A**, **43**, 1/3, 40-48.

- LARSEN R., 1968. The life cycle of Ephemeroptera in the lower Part of Aurland River in Sign and Fjordane, Western Norway. *Norsk ent. Tidsskr.*, **15**, 1, 49-59.
- LINLEY J. R., EVANS H. T., EVANS F. D. S., 1970. A quantitative study of autogeny in a naturally occurring population of *Culicoides furens* (POEY) (Diptera: Ceratopoginidae). *J. Anim. Ecol.*, **39**, 1, 169-183.
- MACAN T. T., 1957. The life Histories and Migrations of the Ephemeroptera in a stony Stream. *Trans. Soc. Br. Ent.*, **12**, 129-156.
- MACAN T. T., 1961. A key to the nymphs of the British species of Ephemeroptera with notes on their Ecology. *Scient. Publs Freshwat. biol. Ass.*, **20**, 63 p.
- MASSON J. P., 1970. Estimation des paramètres d'un mélange de distributions gaussiennes. *Station de Biométrie du C. N. R. F.*, Document 70/3, 85 p.
- MÜLLER-LIEBENAU I., 1969. Revision der europäischen Arten der Gattung *Baetis* LEACH, 1815 (Insecta, Ephemeroptera). *Gewass. Abwass.*, **48/49**, 1-214.
- NEVEU A., 1970. *Écologie des Simuliidae* (Diptera, Nematocera) d'un ruisseau des Pyrénées-Atlantiques: le Lissuraga. Thèse Doctorat, 3^e cycle, Fac. Sc. Univ. Paris, 109 p.
- PLESKOT G., 1958. Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. *Wass. Abwass.*, **4**, 1-32.
- PLESKOT G., 1961. Die Periodizität der Ephemeropteren Fauna einiger osterreichischer Fließgewässer. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **14**, 1, 410-416.
- SCHALLER F., MOUZE M., 1970. Effet des conditions thermiques agissant durant l'embryogenèse sur le nombre et la durée des stades larvaires d'*Aeschna mixta* (Odon. Aeschnidae). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **6**, 2, 339-346.
- THIBAUT M., 1971 a. Écologie d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. I. Étude critique du milieu. *Ann. Hydrobiol.*, **2**, 2, 209-239.
- THIBAUT M., 1971 b. Le développement des Éphéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Ann. Limnol.*, **7**, 1, 53-120.
- THIBAUT M. (à paraître). *Le développement embryonnaire des Éphéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga.*
- THORUP J., 1963. Growth and Life cycle of Invertebrates from Danish Springs. *Hydrobiologia*, **22**, 55-84.
- VAN DEN HEUVEL M. J., 1963. The effect of rearing temperature on the wing length, thorax length, leg length and ovariolo number of the adult mosquito, *Aedes aegypti* (L). *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **115**, 7, 197-216.
- WATERS T. F., 1961. Standing crop and drift of stream bottom organisms. *Ecology*, **42**, 3, 532-537.
- WATERS T. F., 1966. Production rate, population density, and drift of a stream invertebrate. *Ecology*, **47**, 4, 595-604.
- WHITNEY J. R., 1939. The thermal resistance of mayfly nymphs from ponds and streams. *J. exp. Biol.*, **16**, 374-385.