

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

Etude expérimentale de l'incubation des oeufs de *Baetis rhodani* Pictet

V. BENECH avec la collaboration technique de J. C. VIGNES
Station d'Hydrobiologie, I.N.R.A., B.P.79, 64 Biarritz, France

Manuscript accepted April 1972

Résumé

Les oeufs de *Baetis rhodani* recueillis juste après la ponte dans les conditions naturelles, ont été mis en incubation à différentes températures constantes, de 7,5°C à 27,5°C et à photopériode constante. La durée d'incubation est d'autant plus courte que la température est élevée, jusqu'à 25°C (8 jours d'incubation); au-delà, les oeufs n'éclosent plus. Le zéro de développement déterminé par extrapolation se situerait vers 3°C (théoriquement 130 jours d'incubation). La période d'éclosion est toujours très courte (3 à 5 jours environ). La fertilité diminue pour les températures élevées.

Summary

The eggs of *Baetis rhodani* were collected from natural conditions just after laying and incubated at different constant temperatures (from 7.5°C to 27.5°C) with a constant photoperiod. The incubation period was shorter at higher temperatures up to 25°C (8 days); above this eggs no longer hatched. The slowest development (determined by extrapolation) was at about 3°C (theoretically 130 days). The hatching period was always very short (about 3-5 days). Fewer eggs hatched at higher temperatures.

Introduction

L'établissement du cycle de développement de *Baetis rhodani* a posé quelques problèmes, notamment à cause de la présence des jeunes larves dans tous les prélèvements mensuels, notamment en hiver bien après la période de sortie des adultes (Macan, 1957); l'hypothèse d'un retard des éclosions avait donc été émise (Macan, 1957; Pleskot, 1958) et étayée par les expériences d'Illies (1959) qui montra le long étalement des éclosions pour un groupe de pontes appartenant au genre *Baetis*. Mais, d'après une détermination spécifique des pontes mises en incubation, Bohle (1969) montra qu'une diapause des oeufs existait seulement chez *Baetis vernus* tandis que ceux de *Baetis rhodani* se développaient dès la ponte, plus ou moins rapidement en fonction de la température et sans influence de la photopériode. Thibault (en préparation) est arrivé à la même conclusion chez *Baetis rhodani-gemellus*.

Nous avons repris ces expériences sur la durée d'incubation avec une gamme de température plus étendue que chez Bohle pour les hautes températures, ceci pour

refléter les conditions estivales existant dans le ruisseau étudié, le Lissuraga (Thibault, 1971a). Nous avons de plus noté la fertilité dans chaque expérience.

Thibault (en préparation) rapporte seulement quelques données sur le développement embryonnaire de *Baetis sp.* (*Baetis rhodani-gemellus*). Cette étude, en effet, nécessite l'obtention d'oeufs fécondés, or il ne lui a pas été possible de capturer au filet suffisamment de femelles adultes fécondées. La fécondation artificielle préconisée par cet auteur a été tentée sans succès. Nous avons donc été obligé de récolter des oeufs après la ponte dans les conditions naturelles, ce qui nous a permis d'effectuer quelques observations sur le comportement de ponte de *B. rhodani*.

Trois espèces de *Baetis* (*Baetis rhodani*, *B. gemellus* et *B. scambus*) déposant leurs oeufs sur la face immergée des pierres, coexistent dans le Lissuraga. Afin d'éviter des confusions interspécifiques dans les récoltes d'oeufs, celles-ci ont été limitées dans l'espace et le temps. Les récoltes ont toujours eu lieu à la localité d'échantillonnage la plus aval du ruisseau où *B. gemellus* est très faiblement représentée (Benech, à paraître, a), de fin janvier à février pour éviter de prélever des pontes de *B. scambus* dont les premières subimagos n'apparaissent qu'en mars (Thibault, 1971b); en outre, les pontes de *B. scambus*, très abondantes en mai, sont plus petites que celles de *B. rhodani* et les oeufs sont agencés avec beaucoup plus d'ordre.

Remarques sur le comportement de ponte

La femelle se pose sur une pierre émergée dans une zone de courant. Elle descend vers l'eau puis s'y enfonce lentement; à ce moment là, ses ailes s'abattent le long de l'abdomen. Nous avons observé plusieurs femelles en train de pondre sur la partie inférieure des pierres; elles se placent toujours la tête face au courant et collent leurs oeufs à la pierre en balayant celle-ci avec l'extrémité de leur abdomen tout en avançant progressivement. Quand on retourne une pierre sur laquelle une femelle dépose ses oeufs, le plus souvent ses ailes se relèvent aussitôt et elle s'envole ou peut continuer à pondre (Photo 1).

Les oeufs sont disposés les uns contre les autres; ils peuvent se superposer par endroits. Bohle (1969) précise que la caractéristique des pontes de *B. rhodani* est d'être formée de plusieurs couches d'oeufs; nous avons constaté que cette répartition n'était pas uniforme sur toute l'étendue de la ponte. Le contour de la ponte a grossièrement la forme d'une ellipse tronquée.

Nous avons remarqué qu'il existe sur les pierres des endroits de ponte préférentiels où de nombreuses pontes peuvent se superposer. Il doit sans doute s'agir de micro-conditions favorables. Dans ces zones, l'orientation commune des pontes, toujours face au courant, est remarquable (Photo 2).

La ponte s'étale sur toute la journée avec une intensité plus importante en début d'après-midi.

Techniques d'étude

Il est difficile de décoller les pontes du substrat sans les abîmer; afin de d'éviter cet inconvénient, toute la face immergée de plusieurs pierres fut carrelée avec des petits carreaux en grès noir (3 × 3 cm). Il s'agissait d'un scellement léger afin de pouvoir les décoller après le dépôt des oeufs (Photo 2).

Les oeufs étaient ramenés au laboratoire l'après-midi même de la ponte (au plus tard le lendemain matin) et mis en incubation à différentes températures. Ainsi, ils ne subissaient que quelques heures la température du ruisseau, ce qui, pensons-nous,



Photo 1. Une pierre a été retournée alors qu'une femelle de *Baetis (rhodani)* était en train de pondre. Ses ailes se sont relevées et elle continue à déposer ses oeufs.



Photo 2. Pontes déposées sur des carreaux de grès (3 × 3 cm) collés sur la face inférieure d'une pierre que l'on immerge à moitié dans le ruisseau.

n'a pu influencer sur la durée de l'incubation au jour près. Chaque ponte était mise en incubation décollée ou non de son support selon qu'elle était partagée ou non entre différentes températures. Chaque lot d'oeufs était immergé dans 15 cm³ environ d'eau du ruisseau dans une petite boîte ronde en matière plastique transparente (diamètre 5 cm et hauteur 1,8 cm). Cette dernière, numérotée, était mise dans une boîte plus grande, elle-même placée dans un bain thermostatique à l'une des températures suivantes: 7,5°C; 12,5°C; 15°C; 17,5°C; 20°C; 22,5°C; 23,2°C; 25°C et 27,5°C. La fourchette de température varie avec les différents bains: $\pm 0,5^\circ\text{C}$ pour 17° à 27,5°C et $\pm 1^\circ\text{C}$ pour 7,5° à 15°C. La photopériode de la salle d'incubation était de 16 heures d'éclairément.

Les larves nouvellement écloses étaient comptées chaque jour en fin d'après-midi. Chaque expérience fut arrêtée 15 jours au moins après le dernière éclosion.

Résultats

Tous les résultats sont récapitulés dans le Tableau n° 1.

Influence de la température sur la durée d'incubation

A l'intérieur des limites thermiques dans lesquelles l'expérimentation a été effectuée, la durée d'incubation des oeufs de *Baetis rhodani* est en liaison étroite avec la température de l'eau (Fig. 1); il existe entre les logarithmes des couples de données une relation linéaire (Fig. 2) dont le coefficient de corrélation est très élevé: $r = 0,991$ ($N = 12$).

Tableau 1. Résultats concernant la mise en incubation d'oeufs de *Baetis rhodani* Pictet à différentes températures

Température d'incubation	Numéro de la ponte	Nombre d'oeufs	Nombre d'éclosions	% fertilité	Oeufs morts embryonnés		Durée d'incubation en jours jusqu'à		
					Nbre	%	1ère éclos.	50% d'éclos.	90% d'éclos.
7,5	1	1496	1486	99,3	10	0,66	36	38	41
12,5	5	571	543	95 ± 1,7	1	0,1	17	19	22
15	5	572	534	93 ± 2	2	0,3	14	15	19
15	7	2074	2047	98	5	0,24	14	15	16
15	8	1856	1839	99	4	0,21	15	16	17
17,5	4	280	221	79 ± 4,7	2	0,7	10	11	12
20	4	449	395	87 ± 3,1	3	0,6	9	10	11
22,5	4	217	129	59 ± 6,5	6	2,7	8	9	10
22,5	5	363	283	77 ± 5,1	4	1,1	8	9	11
23,2	6	161	103	63 ± 7,4	2	1,2	8	8	9
23,2*	6	3235	2848	87 ± 1,1	19	0,5	8	—	—
25	4	377	81	21 ± 4	18	4,7	8	8	9
25	5	327	2	0,6	0	—	10	—	—
27,5	4	217	0	0	0	—	—	—	—
27,5	5	459	0	0	0	—	—	—	—

* Oxygénation de l'eau pendant l'incubation.

La température létale supérieure pour l'oeuf de *B. rhodani*, n'a pas été déterminée exactement. On peut cependant présumer qu'elle se situe vers 25°C (Fig. 1), ce qui est à rapprocher des résultats de Whitney (1939) qui a montré que les larves de cette espèce toléraient la température de 21°Celsius.

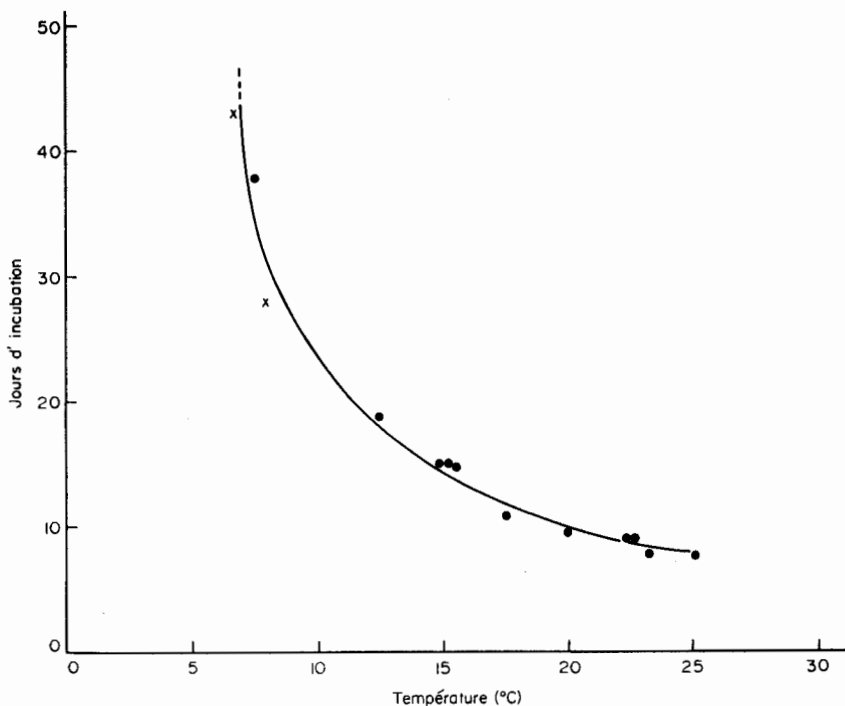


Fig. 1. Relation entre la durée du développement embryonnaire et la température d'incubation chez *Baetis rhodani* Pictet. ×, données obtenues par Bohle (1969).

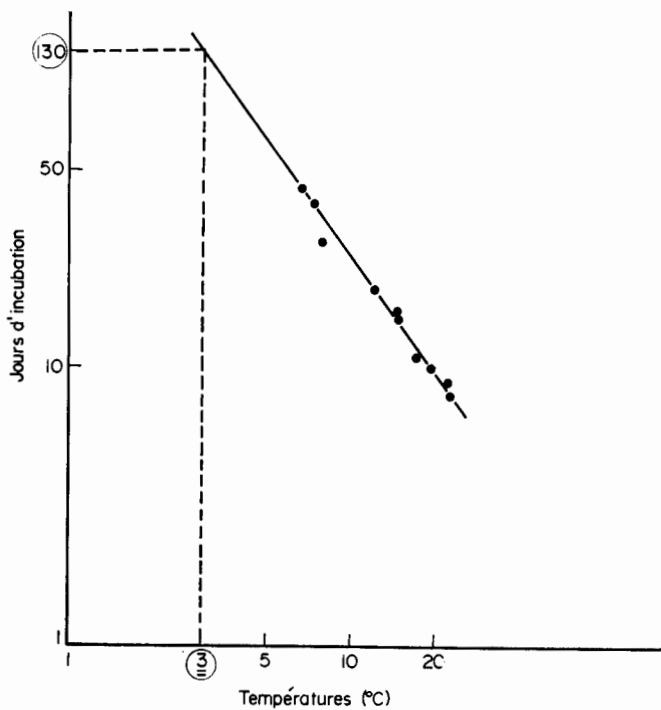


Fig. 2. Relation entre la durée du développement embryonnaire et la température d'incubation chez *Baetis rhodani* Pictet. Coordonnées logarithmiques. ($r = 0,991$; $N = 12$).

La température létale inférieure n'a pas été recherchée; Bohle (1969) a montré que, sur dix pontes à 0°C, sept avaient eu une mortalité de 100% après quelques jours, trois autres un développement lent et n'avaient pu éclore à cette température. D'après les résultats de cet auteur (Tableau n° 2) et ceux que nous avons obtenus (Tableau 1 et

Tableau 2. Durée d'incubation des oeufs de *Baetis rhodani* Pictet d'après Bohle (1969)

Température (°C)	Durée d'incubation jusqu'à 50% des éclosions
8	environ 28 jours
6,8	environ 43 jours

Fig. 1), on constate que la durée d'incubation s'allonge considérablement au-dessous de 10°C. Sur la Fig. 1, la courbe semble prendre une direction asymptotique à l'axe des ordonnées (durée d'incubation); ceci s'accorde avec ce qui se passe à 0°C (Bohle, 1969): on pourrait dire que la durée d'incubation est alors théoriquement illimitée.

Afin de connaître la limite thermique inférieure du développement de l'oeuf, pour chaque température étudiée la vitesse du développement embryonnaire

$$V = 1/\text{durée d'incubation}$$

a été calculée. En établissant la courbe $V = f(\text{température})$, on obtient pour

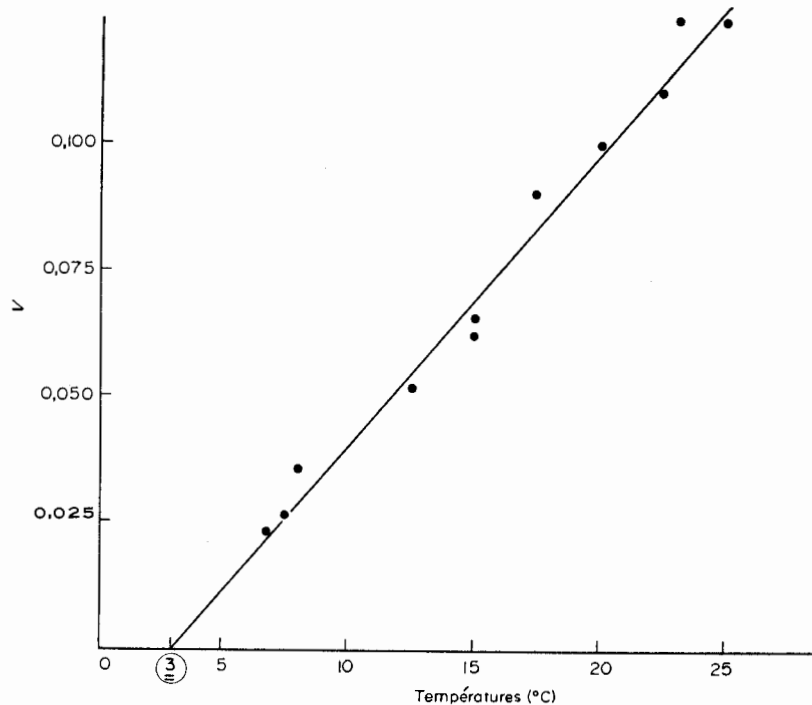


Fig. 3. Relation entre la vitesse du développement embryonnaire (V) et la température d'incubation des oeufs de *Baetis rhodani* Pictet. ($r = 0,996$; $N = 13$).

$V = 0$ la température qui correspond au zéro de développement: 3°C (Fig. 3). D'après la Fig. 2, cette température de 3°C demanderait une durée d'incubation de 130 jours environ.

La zone de température dans laquelle l'incubation est possible se situe donc approximativement entre 25°C et 3°C et le développement embryonnaire dure de 8 jours à 130 jours environ dans ces limites thermiques. Cet allongement important de la durée d'incubation aux basses températures pourrait expliquer le prolongement des éclosions en hiver bien après l'arrêt de la sortie des adultes.

Durée de la période d'éclosion

Comme l'a déjà noté Bohle (1969), on remarque que, quelle que soit la température, la courbe des éclosions cumulées (Fig. 4) a toujours la même allure en 'S' très redressé. Les éclosions sont très groupées dans le temps, il faut environ trois jours pour qu'elles atteignent 90% du total jusqu'à la température de 15°C et environ 5 jours au-dessous. Même à $7,5^{\circ}\text{C}$, nous n'avons jamais obtenu une durée d'éclosion aussi longue que celle rapportée par Thibault (en préparation): 36 jours. Cet allongement serait peut être explicable par l'agglomération des oeufs empêchant l'éclosion de ceux du centre, le fait est envisagé par Thibault (en préparation) qui cite Hunt pour lequel ce retard d'éclosion serait dû à une oxygénation moindre des oeufs du centre ou de ceux enfouis dans la vase. Un tel phénomène n'a pu se produire dans nos expériences car les oeufs utilisés, provenant de fractions de pontes collées au substrat, se présentaient toujours en plaque. Nous avons cependant remarqué, pour les pontes laissées entières, que les oeufs de la périphérie éclosaient les premiers; ceux du centre ne paraissent éclore qu'après avoir été décompressés par les éclosions périphériques. Bohle (1969) note que, dans le cas de superposition de pontes, les oeufs inférieurs éclosent quand on dégage les

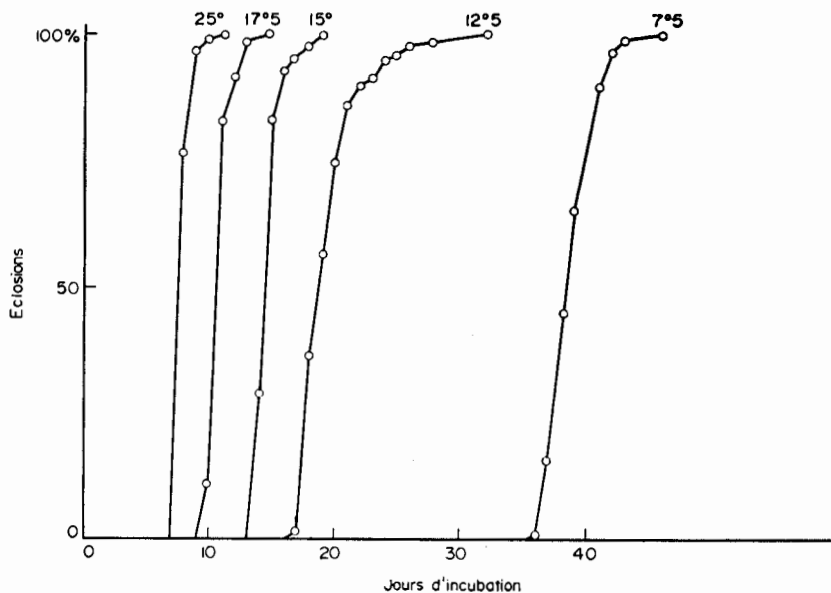


Fig. 4. Durée d'incubation des oeufs de *Baetis rhodani* Pictet à différentes températures: 25° , $17,5^{\circ}$, 15° , $12,5^{\circ}$ et $7,5^{\circ}\text{C}$.

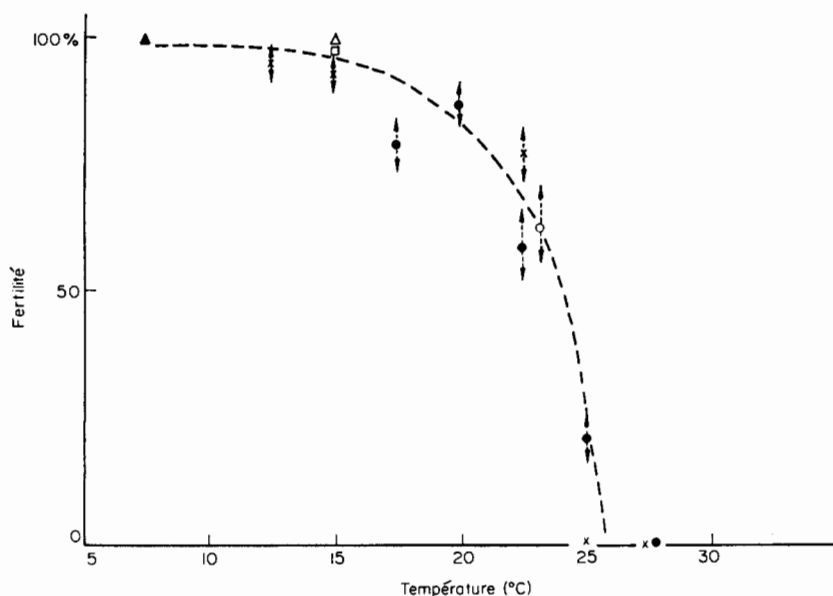


Fig. 5. Relation entre la fertilité et la température d'incubation chez *Baetis rhodani* Pictet. Intervalle de confiance à 95 pour cent. Un signe particulier correspond aux oeufs d'une même ponte.

coquilles vides supérieures, ceci pendant une période limitée au-delà de laquelle les embryons meurent. Il a été signalé précédemment qu'il existait certains microsites préférentiels où les pontes sont nombreuses à se superposer; ceci pourrait provoquer une mortalité embryonnaire non négligeable dans les conditions naturelles.

Fertilité

La fertilité a été étudiée en fonction de la température (Fig. 5). Bohle (1969) ne précise pas ce point; il signale seulement qu'il a eu jusqu'à 4% de mortalité embryonnaire, mais cela sans avoir utilisé de températures supérieures à 20°C. Thibault (en préparation) conclut pour la plupart des espèces d'Ephéméroptères du Lissuraga à une fertilité de 90 à 100% entre 15 et 25°C; cet auteur note un abaissement à 4% chez *B. pumilus* à 27,5°C contrairement à *Ephemera danica* dont les oeufs éclosent à 30°C mais présentent une diminution de fertilité à partir de 12,5°C aboutissant à une absence totale d'éclosion à 8°Celsius.

Nous avons constaté une fertilité de plus de 90% pour les températures d'incubation inférieures à 17,5°C. Une baisse brutale de 80% à 0% est apparue de 22,5 à 25°C; ceci ne concorde pas avec les résultats de Thibault. Si l'on entre dans le détail de l'expérimentation, on constate que la ponte n° 4 qui présente 21% de fertilité (Cf. Tableau 1) a passé une matinée à la température de l'eau du ruisseau. La ponte n° 5 (0,6% de fertilité) est restée seulement deux heures après la ponte hors de 25°C. Les oeufs récoltés par Thibault ont aussi séjourné assez longtemps à 15°C avant d'être mis à 25°C. Ces résultats différents pourraient donc être expliqués par une plus grande sensibilité de l'oeuf à cette température élevée, juste après la ponte.

La fertilité moins élevée aux alentours de 22,5°C pourrait être la conséquence soit d'un effet direct de la température, soit d'un effet indirect. Dans ce dernier cas, il

pourrait s'agir de la concentration en O_2 de l'eau, celle-ci diminuant lorsque la température s'élève. Ce facteur est à considérer puisque, dans notre expérimentation, l'eau n'était ni renouvelée ni aérée et son volume réduit.

Richards (1964) montre que la consommation d' O_2 des oeufs de certains insectes suit une loi d'Arrhénius (relation linéaire entre le logarithme de la consommation d' O_2 et l'inverse de la température absolue) et il suppose que ce phénomène est général pour les oeufs d'insectes. Il se pourrait donc, dans notre cas, qu'il y ait une contradiction entre les besoins des oeufs et l'oxygène disponible dans l'eau pour ces températures élevées.

Nous avons donc mis en incubation à 23,2°C deux parties de la même ponte, l'une avec un aérateur et l'autre dans une boîte identique à celle des autres expériences. La première éclosion a eu lieu le même jour mais les pourcentages de fertilité sont différents, respectivement 87 et 63%. L'oxygénation de l'eau semblerait donc avoir un effet bénéfique sur la fertilité des oeufs, mais ces résultats mériteraient d'être complétés par d'autres expériences; nous ne les avons pas faites car, dans les conditions naturelles, ce phénomène n'existe sans doute pas, la turbulence de l'eau assurant toujours une bonne oxygénation. On doit toutefois constater que si la température joue un rôle indirect par l'intermédiaire de la concentration en O_2 de l'eau, l'abaissement de la fertilité ($87\% \pm 1,1$), malgré une bonne aération de l'eau, est l'indice d'un effet direct.

Dans les conditions naturelles, c'est surtout en juillet que l'eau atteint une température supérieure à 20°C, mais les variations thermiques pourraient peut-être la faire supporter. En août, l'existence d'une température élevée à faibles variations journalières (Thibault, 1971a) pourrait être un des facteurs limitants de la descendance de la génération estivale.

Discussion et conclusion

Cette expérimentation sur la durée du développement embryonnaire en fonction de la température est critiquable en ce sens qu'elle fait abstraction de l'effet accélérateur ou inhibiteur des variations thermiques. Thibault (en préparation) signale toutefois que les oeufs éclosent dans les conditions naturelles, après des temps d'incubation comparables à ceux obtenus en laboratoire. Ces résultats donnent donc des indications utiles pour expliquer le temps qui sépare l'apparition des pics d'abondance des larves au dernier stade de ceux des jeunes larves (Benech, à paraître, a).

La durée du développement embryonnaire a été étudiée d'après les oeufs d'une d'une même saison (janvier-février), or il existe une variation du volume des oeufs au cours des saisons (Benech, à paraître, b). Richards & Kolderie (dans Schaller & Mouze, 1970) notent que la dimension des oeufs d'*Oncopeltus fasciatus* exprimée en fonction de l'âge de la mère, suit une courbe gaussienne et que le développement embryonnaire est le plus long pour les oeufs de la première et de la dernière période de ponte, ceux pondus pendant la période moyenne étant les plus gros. D'après Thibault (en préparation) chez *B. pumilus*, les oeufs pondus en octobre sembleraient avoir une durée d'incubation légèrement supérieure à ceux pondus en début d'année, ce décalage apparaissant surtout aux températures inférieures à 15°C. Il serait donc intéressant de refaire les mêmes expériences avec des oeufs récoltés en été (les plus petits) ou en automne pour voir si la durée d'incubation est alors un peu plus longue. Nous pensons toutefois que cette variation, si elle existe, doit être trop minime pour entraîner des différences notables intéressantes à considérer dans l'étude du cycle de développement de cet insecte.

Il est intéressant d'établir une comparaison entre les caractéristiques du développement embryonnaire de *B. rhodani* et celles d'autres espèces qui cohabitent avec elle dans le Lissuraga, auxquelles Thibault (en préparation) affecte un maximum de fertilité dans la gamme des températures comprises entre 12,5 et 25°Celsius.

A partir de 10°C, les oeufs d'*Habroleptoïdes modesta* amorcent une baisse de leur fertilité et à 8°C, 10% seulement éclosent. Il en est de même pour *Ephemera danica* dont les oeufs n'éclosent pas à 8°C et qui, par contre, résistent à 30°Celsius.

La fertilité de *B. rhodani* atteint 99,3% à 7,5°C et certains oeufs se développent à 0°C (Bohle, 1969). Ses oeufs subissent sans dommage des températures plus basses que ceux des autres espèces, mais moins résistants aux températures élevées, possèdent donc des limites thermiques particulières qui reflètent l'adaptation de cette espèce aux eaux froides.

Addendum

Nous n'avons eu connaissance de l'article d'Elliott (1972): *Effect of temperature on the time of hatching in Baetis rhodani (Ephemeroptera: Baetidae)* qu'après la rédaction définitive de notre article.

Cet auteur a utilisé une gamme de températures comprises entre 3°C et 22,8°C; il ne précise pas si ces températures extrêmes correspondent expérimentalement aux températures limites pour le développement embryonnaire chez cette espèce, mais elles correspondent effectivement à celles que nous avons trouvées.

L'ensemble de nos résultats sur les longueurs des périodes d'incubation et d'éclosion concordent. Les expériences aux basses températures sont intéressantes car elles montrent une baisse de la fertilité en-deçà de 4,4°C; il y a donc un palier de fertilité maximale qui correspond aux températures comprises entre 4,4°C et 15°C.

La réussite de quelques-unes des difficiles expériences de terrain d'Elliott confirme la remarque de Thibault (en préparation) en ce que les fluctuations thermiques n'interviennent pas sur la longueur du développement embryonnaire. Les résultats obtenus avec des températures constantes peuvent donc être repris pour les températures moyennes d'un milieu naturel; c'est un aspect pratique intéressant.

Nous remarquons que l'auteur a utilisé des oeufs récoltés à différentes saisons (mars, avril, mai, juillet, octobre et novembre). Nous n'avons employé que des oeufs de janvier et février. Puisque nos résultats sont semblables, on peut en conclure que la variation du volume de l'oeuf au cours de l'année (Benech, à paraître, b) n'a pas d'influence apparente sur la longueur des périodes d'incubation et d'éclosion ainsi que sur la fertilité.

Bibliographie

- BENECH V. (à paraître, a) Le polyvoltinisme chez *Baetis rhodani* Pictet (Insecta, Ephemeroptera) dans un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Annls Hydrobiol.*
- BENECH V. (à paraître, b) La fécondité de *Baetis rhodani* Pictet. *Freshwat. Biol.* 2.
- BOHLE H.W. (1969) Untersuchungen über die Embryonalentwicklung und die embryonale Diapause bei *Baetis vernalis* Curtis und *Baetis rhodani* (Pictet) (Baetidae, Ephemeroptera). *Zool. Jb. Anat.* 86, 493-575.
- ELLIOTT J.M. (1972) Effect of temperature on the time of hatching in *Baetis rhodani* (Ephemeroptera: Baetidae). *Oecologia*, 9 (1), 47-51.
- ILLIES J. (1959) Retardierte Schlupfzeit von *Baetis* Gelegen (Ins. Ephem.). *Naturwissenschaften*, 46 (3), 119-120.
- MACAN T.T. (1957) The life histories and migrations of the *Ephemeroptera* in a stony stream. *Trans. Soc. Br. Ent.* 12, 129-156.

- PLESKOT G. (1958) Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. *Wass. Abwass.* 1-32.
- RICHARDS A.G. (1964) The generality of temperature effects on developmental rate and on oxygen consumption in insect eggs. *Physiol. Zoöl.* 37, 199-211.
- 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). *Anns Soc. ent. Fr.* 6 (2), 339-346.
- THIBAUT M. (1971a) Ecologie d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga: 1. Etude critique du milieu. II. Les fluctuations thermiques de l'eau; répercussion sur les périodes de sortie et la taille de quelques Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères. *Anns Hydrobiol.* 2 (2), 209-274.
- THIBAUT M. (1971b) Le développement des Ephéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Anns Limnol.* 7, 1, 53-120.
- THIBAUT M. (en préparation) Le développement embryonnaire des Ephéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga.
- WHITNEY J.R. (1939) The thermal resistance of mayfly nymphs from ponds and streams. *J. exp. Biol.* 16, 374-385.