

La Fécondité de *Baetis rhodani* Pictet

V. BENECH *Station d'Hydrobiologie, I.N.R.A., B.P. 79, 64200 Biarritz, France*

Manuscript accepted 8 May 1972

Résumé

La fécondité de *Baetis rhodani* Pictet a été étudiée sur tout un cycle saisonnier dans le Lissuraga, ruisseau du Sud-Ouest de la France.

La variation de la fécondité suit celle de la taille; les femelles les plus grandes sont les plus fécondes et pondent les plus gros oeufs. Le maximum est atteint en hiver; le minimum estival résulte à la fois d'une diminution du nombre d'ovarioles et d'ovules produits par ovariole.

Des lignes de régression ont été établies entre la fécondité et plusieurs mensurations larvaires et adultes, elles ont permis de calculer chaque mois le potentiel de reproduction de la population d'après des prélèvements quantitatifs de larves au dernier stade.

Une relation nombre d'oeufs pondus—nombre de larves au dernier stade qui en sont issues a fourni la base d'une estimation de la production de la génération printanière en utilisant la méthode de la courbe d'Allen. La part prise par les jeunes stades non capturables dans la production de cette cohorte a été calculée à partir de cette estimation.

Summary

The fecundity of *Baetis rhodani* throughout a seasonal cycle is measured and the production by the spring generation is calculated from the figures obtained. Females of *B. rhodani* cannot be identified with certainty and therefore they were not caught wild but bred from mature nymphs in the laboratory. Various measurements were made (Fig. 1). Eggs range in number from 4500 in February and March to 200 per female in July. This decrease coincides with a diminution in size and a rise in temperature (Fig. 2). In summer there are about 200 fewer ovarioles per female and production per ovariole is about half what it is early in the year. Smaller females produce not only fewer eggs but also smaller eggs (Fig. 3).

The relation between certain dimensions and number of eggs is found to remain close (Table 4), and it is therefore possible to predict how many eggs will be laid per square metre from a quantitative sample of full-grown nymphs that have been measured (Table 6). Continuous sampling and measuring therefore make it possible to calculate

Correspondence: V. Benech, O.R.S.T.O.M., B.P. 65, Fort Lamy, Tchad.

the number of eggs at the beginning of a given generation and the number of adults that ultimately emerge. Calculation of production is based on the assumption that mortality follows the Allen curve (Fig. 10). It is shown that the very small nymphs, ignored in many other calculations of production could contribute up to 18% to the total production of the spring generation.

Introduction

(1) Plusieurs auteurs ont établi une corrélation entre la variation de la taille et celle de la fécondité chez certains insectes aquatiques: Van den Heuvel (1963) chez *Aedes aegypti* (L.), Linley, Evans & Evans (1970) chez *Culicoïdes furens*, Chutter (1970) chez certains *Simulium*. Clifford (1970) a montré que la taille moyenne des oeufs et leur volume variaient dans le même sens que la fécondité et la taille de la femelle chez *Leptophlebia cupida* (Say).

L'influence des facteurs du milieu sur les variations de la fécondité a été analysée dans les travaux ci-dessus. Une température élevée (en rapport avec les limites thermiques de l'espèce considérée) pendant la vie larvaire entraînerait un abaissement de la fécondité qui apparaît être la résultante de deux mécanismes:

la diminution parfois mentionnée du nombre d'ovarioles qui limite le potentiel de reproduction de l'individu;

le rendement inférieur de chaque ovariole provenant d'une limitation des réserves utilisables à cause de la réduction de taille; la faiblesse des réserves pouvant d'autre part résulter d'une alimentation déficiente.

(2) Dans le Lissuraga, ruisseau du Sud-Ouest de la France (Thibault, 1971a), on constate, chez *Baetis rhodani* Pictet, une variation de taille importante au cours de l'année, autant chez les adultes (49% de la longueur maximale de l'aile) que chez les larves au dernier stade (37% de la longueur totale maximale) (Benech, sous presse).

Nous avons recherché quelles relations existaient entre la fécondité, les dimensions de l'oeuf et la taille des femelles d'après plusieurs mensurations effectuées sur les adultes et les larves au dernier stade.

Afin d'apprécier la part prise par les deux mécanismes précédents dans la réduction de la fécondité chez cette espèce, des dénombrements d'ovarioles par ovaire et d'ovules par ovariole ont été réalisés.

(3) Des relations établies entre la fécondité et certaines mensurations nous ont permis d'estimer, chaque mois, le nombre d'oeufs susceptibles d'être pondus par m² (potentiel de reproduction) d'après les échantillons de larves au dernier stade prélevés quantitativement au filet de Surber en aval du ruisseau étudié. D'après les résultats obtenus sur le cycle de développement de cette espèce (Benech, sous presse) nous avons comparé deux générations consécutives et déduit une correspondance entre le nombre d'oeufs potentiels ou effectivement pondus et les larves au dernier stade qui en sont issues. Ces données nous ont permis en plus d'établir une estimation de la production de la génération printanière de cette espèce dans le milieu aquatique et d'évaluer la part prise par les jeunes stades non capturables dans cette production.

Techniques d'étude

Obtention des femelles adultes

Les femelles adultes de *B. rhodani* n'étant pas déterminables, pour éviter toute confusion interspécifique, les larves au dernier stade de cette espèce furent élevées au laboratoire jusqu'au stade adulte de janvier 1970 à mars 1971.

Chaque lundi, des larves au dernier stade furent capturées dans le ruisseau à l'aide d'un filet de Surber puis ramenées au laboratoire. Placées individuellement dans des boîtes d'élevage, les larves atteignaient dans la semaine le stade subimaginal et un à deux jours après devenaient des imagos.

Mensurations effectuées

Les adultes et les larves au dernier stade ont été mesurés sous la loupe binoculaire à l'aide d'un micromètre oculaire (Fig. 1).

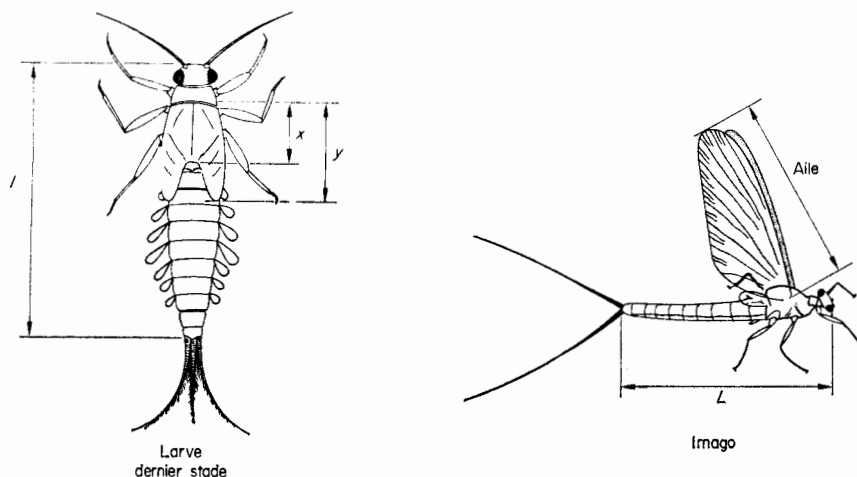


Fig. 1. Mensurations effectuées sur les larves au dernier stade (*l*, longueur du corps; *y*, longueur du mésothorax plus les fourreaux alaires; *x*, longueur du mésothorax) et les imagos (*L*, longueur du corps; longueur de l'aile) de *Baetis rhodani* Pictet.

De janvier à septembre 1970, seuls les adultes ont été mesurés:

longueur du corps: de la partie antérieure de la tête jusqu'à l'extrémité de l'abdomen (1 unité = 0,08 mm);

longueur de l'aile: de la base du bulbe qui termine la radiale jusqu'à l'extrémité (1 unité = 0,08 mm).

A partir d'octobre jusqu'en mars 1971, des mesures ont également été effectuées sur les larves au dernier stade ou leur exuvie:

longueur de la larve vivante: *l* (1 unité = 0,08 mm);

longueur du mésothorax: *x*

longueur du mésothorax (*x*) plus les fourreaux

alaires (*f*): $y = x + f$

d'après l'exuvie

larvaire

(1 unité = 0,04 mm)

Mesure de la fécondité

La fécondité des femelles était évaluée après dissection. Bien que la fécondité soit, par définition, le nombre d'oeufs pondus par une femelle, le dénombrement des oeufs contenus dans l'abdomen en est une évaluation correcte car la dissection des femelles, capturées après avoir pondu dans les conditions naturelles, a révélé que la totalité des oeufs était émise.

Pour les petites pontes d'été, les oeufs étaient comptés un à un tout de suite après la dissection, dans une goutte de liquide de Ringer qui les empêche de se coller entre eux ou au récipient.

Les pontes importantes étaient étalées puis photographiées; cet étalement se réalise beaucoup plus aisément deux jours environ après la mue imaginale; cela pourrait correspondre au passage des ovules des ovarioles dans les oviductes puisqu'au stade subimaginal et au début de la vie imaginale, les ovarioles sont encore bien individualisés. On pourrait établir une analogie entre ce vidage des ovarioles juste avant la ponte et les observations de Saftoiu (1969) sur des mécanismes de neurosécrétions qui semblent simultanés.

La photographie permet aisément le pointage des oeufs, et quand l'étalement est bien homogène on peut extrapoler le dénombrement d'une surface déterminée à la surface totale de l'étalement obtenue à l'aide d'un planimètre. L'erreur commise est de $\pm 4\%$.

Mesure des oeufs

Trente oeufs de chaque ponte baignant dans du liquide de Ringer ont été mesurés au microscope (longueur: L et largeur l) dans l'heure qui suivait la dissection. Les mesures sont données en unités du micromètre oculaire (1 unité = $6 \mu\text{m}$). Le volume moyen de l'oeuf (v), assimilé à celui d'un ellipsoïde, a été calculé à partir de ces mesures, d'après la formule $v = 1/6 \pi L l^2$ adoptée par Clifford (1970) pour les oeufs de *Leptophlebia cupida*.

Prélèvements quantitatifs de larves au dernier stade

Nous avons utilisé les larves au dernier stade issues de certains prélèvements mensuels (filet de Surber) effectués en 1967 dans le but d'établir le cycle de développement des différentes espèces de la faune benthique du Lissuraga (Thibault, 1971b). Ces prélèvements ont eu lieu en aval du ruisseau à la même localité d'échantillonnage que ceux que nous avons effectués pour l'étude de la fécondité (§ 20); il s'agit de trois échantillons de $1/10 \text{ m}^2$ chacun, tous pris en une zone de courant.

Résultats

Variations de la fécondité, de la taille et du volume des oeufs

Fécondité. La fécondité suit dans le temps une variation parallèle à celle de la taille, c'est-à-dire inverse de celle de la température (Fig. 2 et Benech, sous presse). Le nombre d'oeufs est maximal en février-mars avec 4500 oeufs environ et minimal en juillet avec 200 oeufs environ, soit 22,5 fois moins (Fig. 3). Il existe une relation d'allure exponentielle entre le nombre d'oeufs et la longueur de l'aile (Fig. 4) ainsi qu'avec les autres mensurations comme nous le verrons plus loin.

Grâce à des montages d'ovaires 'in toto' avant la vitellogenèse, quelques dénombrements d'ovarioles ont pu être effectués sur des individus capturés au cours du premier semestre 1970 (Tabl. 1). On constate une différence de 200 ovarioles environ entre les individus de janvier et ceux de mai.

En disséquant des subimagos chez lesquels les oeufs sont encore agencés dans les gaines des ovarioles qui les ont produits, nous avons obtenus quelques résultats concernant le rendement de chacun d'eux (Tabl. 2). La réduction de la production de chaque ovariole est nette puisqu'elle passe de 3 à 4 oeufs en janvier à 1 à 2 en été.

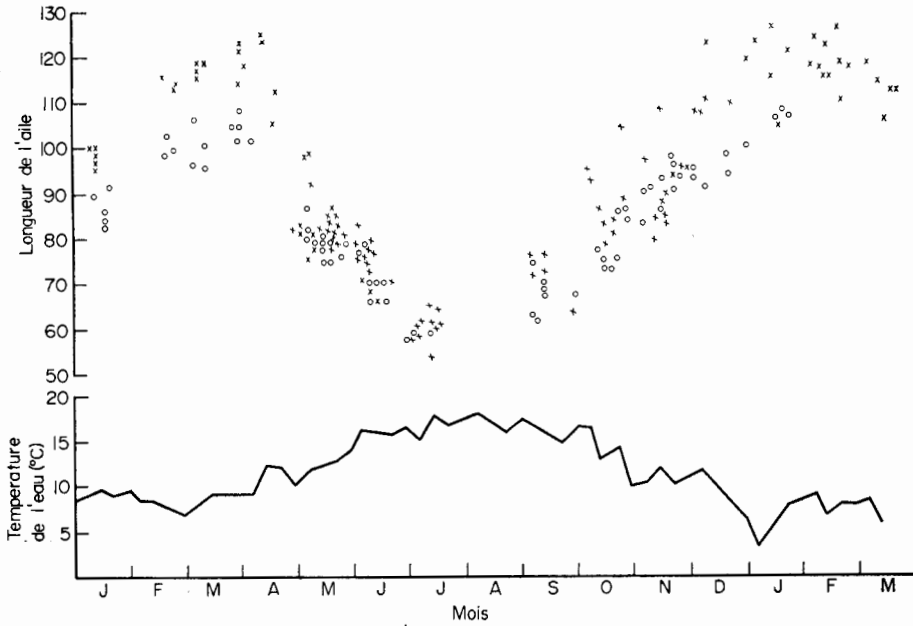


Fig. 2. Variation de la longueur de l'aile (1 unité = 0,08 mm) des adultes mâles (○) et femelles (+) de *Baetis rhodani* Pictet d'après les données individuelles obtenues de janvier 1970 à mars 1971. Variation de la température moyenne hebdomadaire pendant la même période.

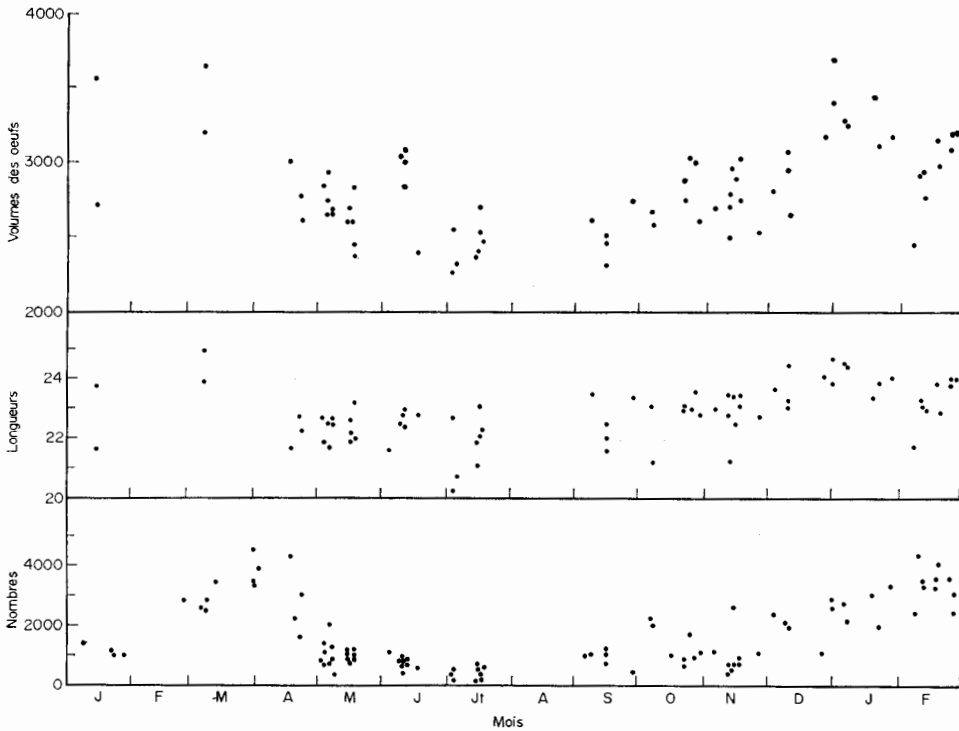


Fig. 3. Variation annuelle du nombre, de la longueur (1 unité = 6 μm) et du volume des oeufs (1 unité = 216 μm³) de *Baetis rhodani* Pictet.

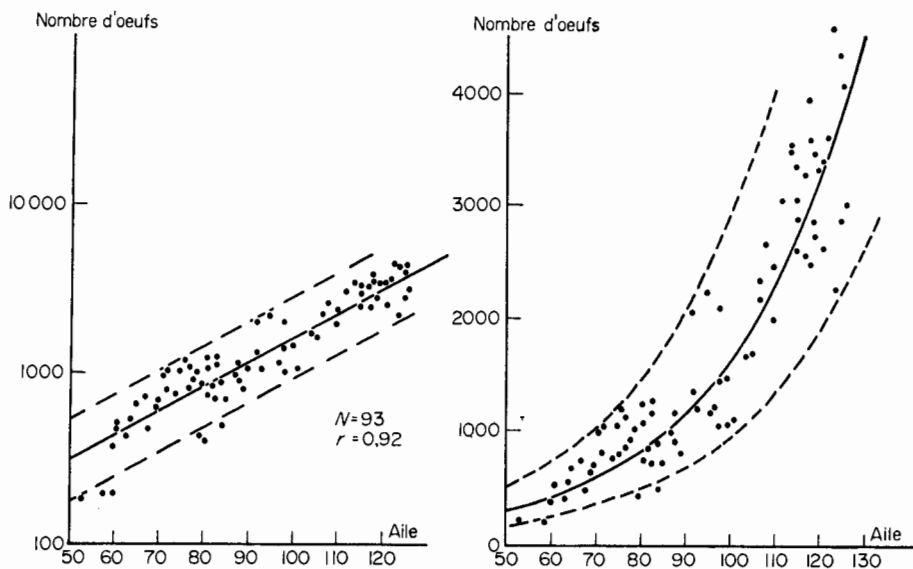


Fig. 4. Lignes de régression du nombre d'oeufs en fonction de la longueur de l'aile (1 unité = 83 μ m) chez *Baetis rhodani* Pictet. A gauche, coordonnées semi-logarithmiques.

Tableau 1. Variation du nombre d'ovarioles en fonction de la saison chez *Baetis rhodani* Pictet

Date de capture	Nombre d'individus examinés	Nombre d'ovarioles
14 janvier 1970	3	650 700 585
23 février 1970	1	610
2 mai 1970	3	467 468 474

Tableau 2. Variation du nombre d'oeufs produits par chaque ovariole en fonction de la saison chez *Baetis rhodani* Pictet

Mois	Nombre d'oeufs produits par chaque ovariole
Janvier	3 à 4
Mai-juin-juillet	1 à 2
Novembre	2

La réduction de la fécondité estivale chez *Baetis rhodani* provient donc à la fois d'une diminution du nombre d'ovarioles et d'un rendement plus faible de ces derniers. Quels sont les facteurs qui induisent ces mécanismes? Nous retrouvons la liaison possible avec la température subie pendant la vie larvaire, déjà mise en évidence par Van den Heuvel (1963) chez *Aedes aegypti* (L) et Linley *et al.* (1970) chez *Culicoides furens*. Le facteur alimentaire (malnutrition estivale?) pourrait également intervenir comme le fait remarquer Chutter (1970) d'après l'étude de certains *Simulium*.

*Taille et volume des oeufs.** La variation de la longueur de l'oeuf de *B. rhodani* (Fig. 3) a une amplitude très réduite (27 μm , soit 18% de la longueur maximale) par rapport à la fécondité (95% de la fécondité maximale) ou à celle de la longueur de l'aile (49% de la longueur moyenne maximale). L'oeuf est affecté par les plus faibles variations, c'est également ce que David & Clavel (1969) ont remarqué chez la *Drosophile*.

Tableau 3. Nombre de couples (*N*) et coefficients de corrélation (*r*) pour les droites de régression longueur de l'aile-volume de l'oeuf et nombre d'oeufs-volume de l'oeuf

Relation	<i>N</i>	<i>r</i>
Longueur de l'aile-volume de l'oeuf	73	0,668
Nombre d'oeufs-volume de l'oeuf	70	0,563

Le volume moyen de l'oeuf a été calculé d'après la formule citée précédemment et nous avons recherché s'il existait des corrélations significatives avec la longueur de l'aile et le nombre d'oeufs (Tabl. 3). Les animaux les plus grands ont des oeufs sensiblement plus gros (Fig. 5) et comme ce sont eux qui sont les plus féconds, il est normal de constater une corrélation positive entre le nombre d'oeufs et leur volume

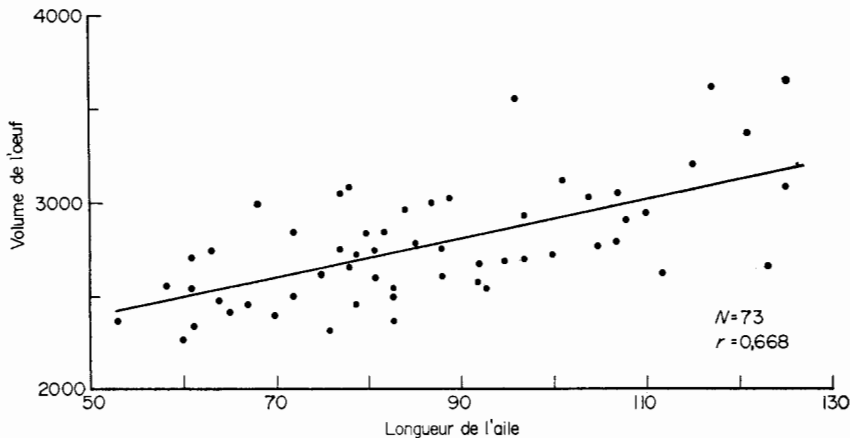


Fig. 5. Droite de régression du volume de l'oeuf en fonction de la longueur de l'aile chez *Baetis rhodani* Pictet.

* En réalité, ce sont probablement des ovules (peut-être des ovocytes II) puisqu'il s'agissait de femelles vierges.

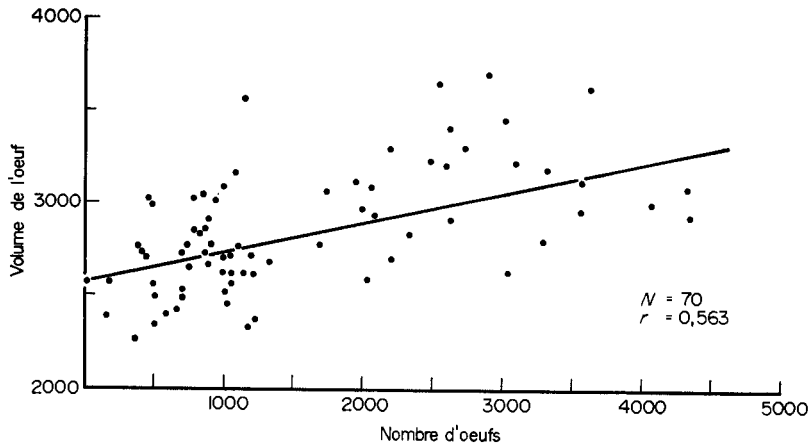


Fig. 6. Droite de régression du volume de l'oeuf en fonction du nombre d'oeufs chez *Baetis rhodani* Pictet.

individuel (Fig. 6) bien que cette dernière soit faiblement significative. Nous retrouvons les résultats de Clifford (1970) chez *Leptophlebia cupida* (Say).

Etablissement de droites de régression fécondité—mensurations

La correspondance des variations de la taille et de la fécondité nous a fait rechercher les relations qui pourraient exister entre la fécondité et certaines mensurations, de façon à obtenir des droites de régression qui puissent être utilisées pour établir le potentiel de reproduction de cette espèce d'après des prélèvements quantitatifs. Grâce à la méthode utilisée: mesure des larves au dernier stade puis des adultes qui en sont issus, il a été possible d'établir ces droites de régression pour des caractères larvaires et adultes; le potentiel de reproduction de la population peut être ainsi calculé à partir de prélèvements quantitatifs aquatiques ou aériens.

Pour toutes les relations fécondité—mesuration, la courbe obtenue a une allure exponentielle (Fig. 4). En prenant les logarithmes des nombres d'oeufs, nous avons obtenu des droites de régression dont nous avons calculé les équations et les coefficients de corrélation (Tabl. 4). Ces derniers sont toujours très élevés. La relation longueur de l'aile—racine cubique du nombre d'oeufs donne un coefficient de corrélation (0,94) légèrement supérieur à celui obtenu avec les logarithmes (0,927).

Pour les mensurations larvaires qui ne recouvrent que la période octobre 1970—février 1971 (d'où un nombre de couples de données inférieur (36) à celui obtenu pour les adultes (93)), le coefficient de corrélation est supérieur en transformant les deux données initiales (nombre d'oeufs et mensuration) en leurs logarithmes. Ceci provient sûrement d'un échantillonnage incomplet par rapport au cycle annuel puisque l'on constate le contraire pour les données obtenues à partir des adultes. Aussi n'avons-nous tenu compte que de la transformation semi-logarithmique pour construire les courbes (Fig. 7).

Nous avons voulu tester l'emploi de ces différentes courbes quant à la valeur des estimations du nombre d'oeufs que l'on peut en déduire. Ainsi, le nombre d'oeufs correspondant aux mêmes individus fut calculé à partir de x , y et de la longueur de l'aile; les résultats obtenus pour chacune de ces estimations furent confrontés au nombre d'oeufs réel (Tabl. 5). On constate que, quel que soit la courbe utilisée, la

Tableau 4. Equations des droites de régression du nombre d'oeufs en fonction de mensurations des adultes ou des larves au dernier stade. Les nombres de couples (*N*) et les coefficients de corrélation (*r*) sont indiqués

Larves au dernier stade				
<i>Y</i>	<i>X</i>	Equation de régression	<i>N</i>	<i>r</i>
Nombre d'oeufs	<i>y</i>	$\log Y = 0,2173 X + 1,54605$	36	0,883
Nombre d'oeufs	<i>y</i>	$\log Y = 3,84009 \log X - 4,00584$	36	0,899
Nombre d'oeufs	<i>x</i>	$\log Y = 0,03490 X + 1,67567$	36	0,911
Nombre d'oeufs	<i>x</i>	$\log Y = 3,55381 \log X - 2,61512$	36	0,919
Nombre d'oeufs	Longueur de l'exuvie	$\log Y = 0,01942 X + 1,28809$	36	0,934
		$\log Y = 4,47142 \log X - 5,69387$	36	0,952
Nombre d'oeufs	Longueur de la larve vivante	$\log Y = 0,01786 X + 1,34227$	29	0,948
		$\log Y = 4,24358 \log X - 5,33603$	29	0,958

Adultes				
<i>Y</i>	<i>X</i>	Equation de régression	<i>N</i>	<i>r</i>
Nombre d'oeufs	<i>L</i>	$\log Y = 0,01445 X + 1,78159$	90	0,923
Nombre d'oeufs	<i>L</i>	$\log Y = 2,94128 \log X - 2,63059$	90	0,918
Nombre d'oeufs	Longueur de l'aile	$\log Y = 0,01472 X + 1,74125$	93	0,927
Nombre d'oeufs	Longueur de l'aile	$\log Y = 3,07992 \log X - 2,90998$	93	0,917
Nombre d'oeufs	Longueur de l'aile	$\sqrt[3]{Y} = 0,142 X - 2,099$	93	0,94

précision est assez bonne et d'autant plus élevée que le caractère pris en considération est plus grand.

Tableau 5. Différences entre les estimations de la fécondité d'après les lignes de régression fécondité—mesuration et le nombre d'oeufs exact

Ligne de régression utilisée pour l'estimation du nombre d'oeufs	Différence entre l'estimation et le nombre d'oeufs exact
log du nombre d'oeufs— <i>x</i>	- 3,1 %
log du nombre d'oeufs— <i>y</i>	- 3,1 %
log du nombre d'oeufs—longueur de l'aile	+ 0,5 %

Calcul et comparaison des potentiels de reproduction mensuels pour 1967

Nous avons défini le potentiel de reproduction comme le nombre d'oeufs susceptibles d'être pondus par mètre carré. Il sera estimé chaque mois d'après les larves au dernier stade prélevées quantitativement (3/10 m²) en aval du Lissuraga au cours de 1967.

Grâce aux lignes de régression que nous avons précédemment établies nous avons estimé pour chaque larve au dernier stade, en fonction de la mesure de *y* (longueur du fourreau alaire + mésothorax), le nombre d'oeufs qu'elle aurait pu pondre. Le total des oeufs ainsi obtenu pour chaque échantillon mensuel de larves au dernier stade a

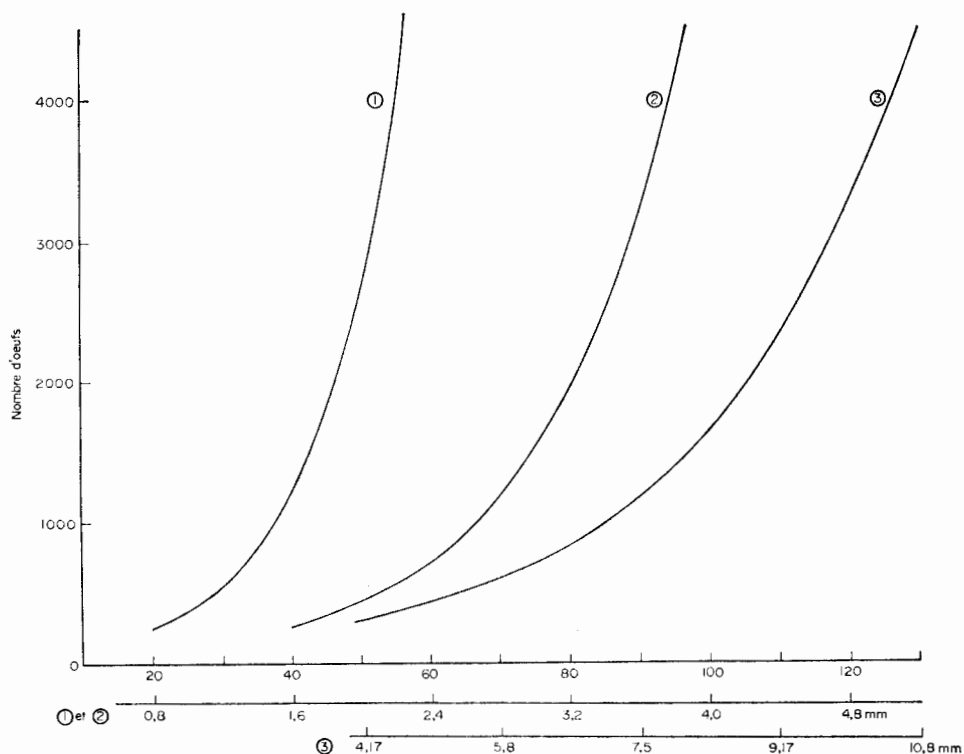


Fig. 7. Lignes de régression du nombre d'œufs en fonction de différentes mensurations chez *Baetis rhodani* Pictet: 1, en fonction de x (longueur du mésothorax); 2, en fonction de y (longueur mésothorax + fourreaux alaires); 3, en fonction de la longueur de l'aile.

été considéré comme une estimation du potentiel de reproduction de la population ce mois-là. Les larves parasitées (*Mermis*) ont été tenues pour stériles. Les résultats

Tableau 6. Densité mensuelle de larves femelles au dernier stade de *Baetis rhodani* Pictet et estimation du potentiel de reproduction correspondant, en 1967, en aval du Lissuraga

Mois	Nombre de larves ♀ au dernier stade par m ²	Estimation du potentiel de reproduction par m ²
Janvier	13,3	35 850 œufs
Février	43,3	136 083 œufs
Mars	23,3	63 283 œufs
Avril	23,3	26 233 œufs
Mai	70	56 500 œufs
Juin	26,6	13 266 œufs
Juillet	6,6	4083 œufs
Août	6,6	6166 œufs
Septembre	—	—
Octobre	6,6	4616 œufs
Novembre	3,3	3033 œufs
Décembre	—	—

sont présentés dans le Tabl. 6. On remarque, d'après ce tableau, la chute brutale du nombre de larves au dernier stade et du potentiel de reproduction à partir du second semestre. Dans les comparaisons qui suivent, nous ne considérerons que les résultats du premier semestre, plus particulièrement les deux maxima de larves au dernier stade que l'on observe en février et mai.

Le potentiel de reproduction est beaucoup plus élevé en février qu'en mai, bien que le nombre de larves femelles au dernier stade soit supérieur en mai (Fig. 8):

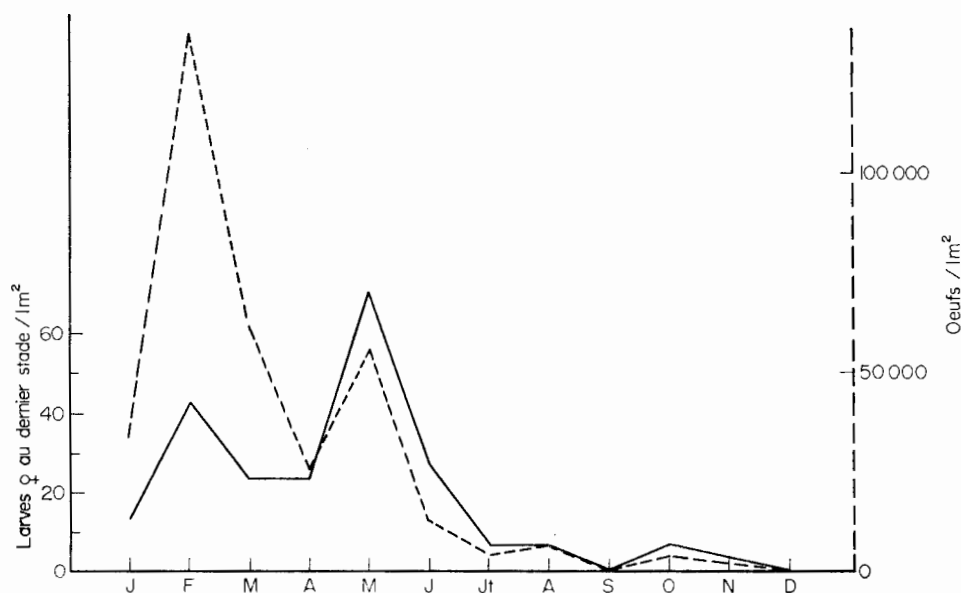


Fig. 8. Densité mensuelle de larves femelles au dernier stade de *Baetis rhodani* Pictet (————) et estimation du potentiel de reproduction correspondant (— — — —), en 1967, en aval du Lissuraga.

$$\text{Rapport des larves } \text{♀} \text{ au dernier stade } \frac{\text{février}}{\text{mai}} = 0,6$$

$$\text{Rapport des potentiels de reproduction } \frac{\text{février}}{\text{mai}} = 2,8$$

On remarque que l'abondance des derniers stades en mai (G_2) ne compense pas l'abaissement de la fécondité individuelle. La descendance des individus de février apparaît potentiellement presque trois fois moins importante que celle des individus de mai.

Si l'on admet que les larves au dernier stade de mai (G_2) sont les filles de celles de février (G_1) (Benech, sous presse), on peut établir les correspondances suivantes:

136 083 ovules en février → 70 larves femelles au dernier stade en mai soit approximativement:

1000 ovules → 1 larve ♂ ou ♀ au dernier stade (en supposant qu'il y a autant de ♂ que de ♀, ce qui n'est pas évident d'après nos prélèvements).

En réalité le nombre d'ovules est supérieur à celui des oeufs car le nombre de pontes est inférieur à celui des larves au dernier stade eu égard aux accidents ou à la

prédation dont peuvent être victimes ces dernières et les adultes qui en sont issus. C'est pourquoi nous avons tenté d'établir, sur une surface de ruisseau donnée, une relation nombre de larves au dernier stade—nombre de pontes.

Nous avons d'abord estimé le nombre de larves au dernier stade sur une surface déterminée (90 m²). Huit jours après (temps approximatif correspondant à la période larve au dernier stade-ponte), les pontes déposées sur la même surface ont été dénombrées. Les résultats nous ont donné 1 ponte pour 3,6 femelles. Dans ce cas, la relation précédente deviendrait donc:

$$277 \text{ oeufs} \rightarrow 1 \text{ larve } \text{♂} \text{ ou } \text{♀} \text{ au dernier stade.}$$

Cette conclusion résulte d'une seule expérience de terrain difficile à réaliser. Une mauvaise estimation des larves au dernier stade ou un allongement de leur vie larvaire sont des sources d'erreurs possible. D'autre part, la densité des pierres destinées à recevoir les pontes et leur disposition dans le ruisseau correspondaient-elles à une attraction normale susceptible de ne pas provoquer d'immigration ou d'émigration des femelles? Ceci nous amène à considérer la relation précédente avec une certaine incertitude. La mortalité larvaire que l'on peut en déduire (99,7%) peut paraître un peu élevée tout en étant proche des mortalités habituelles constatées chez les insectes.

Fécondité et production

Parmi les méthodes de calcul de la production des invertébrés benthiques qui ont été élaborées, certaines ne tiennent pas compte des jeunes stades qui meurent avant d'être récoltés c'est-à-dire ceux n'entrant pas dans la première classe de taille considérée, généralement 1 mm (Hynes & Coleman, 1968; Hamilton, 1969; Fager, 1969). Mann (1971) se propose d'en tenir compte en utilisant la méthode de la courbe d'Allen et les considère comme formant une part importante de la production, sans précisions.

Nous avons essayé d'après nos résultats précédents d'estimer cette part chez *Baetis rhodani* pour une génération printanière (G_2) qui se développe de février à mai en aval du Lissuraga (Benech, sous presse). Nous possédons les effectifs initial et terminal de la cohorte considérée: le nombre d'oeufs (potentiels et supposés pondus) et le nombre de larves au dernier stade qui en sont issues. A cette période, la température de l'eau permet une fertilité proche de 100% (Benech, 1972), c'est pourquoi nous n'avons pas tenu compte des oeufs qui n'éclosent pas. Les larves néonates ont été assimilées à des oeufs dont nous avons pu obtenir par pesée le poids individuel, tandis que le poids des larves au dernier stade de mai a été déduit de leur longueur d'après la formule de Matsuae Tsuda (dans Edmonson & Winberg, 1971). Ces données suffisent pour une estimation de la production de cette cohorte par la courbe d'Allen en supposant que la mortalité et la croissance suivent toutes deux des courbes exponentielles. Ce modèle déjà utilisé par Ness & Dugdale (1959) est valable chez certaines espèces. La courbe d'Allen est donc assimilée à une courbe dont l'équation $y = b'x^{-a}$ devient en coordonnées logarithmiques ($\log y = -a \log x + \log b'$) de la forme $Y = -aX + b$, équation qui peut être calculée grâce aux deux points connus correspondant aux oeufs et aux derniers stades.

Données. Les données concernant la densité larvaire et le potentiel de reproduction proviennent de trois prélèvements (3/10 m²) effectués au filet de Surber mensuellement; les résultats ont été extrapolés à 1 m².

Potentiel de reproduction en février 1967: 136 083 oeufs (Tabl. 6).

Oeufs supposés pondus (§ 32): $136\ 083/3,6 = 37\ 800$ oeufs.

Poids moyen d'un oeuf =

$$\frac{\text{Différence de poids d'une } \text{♀} \text{ avant et après dissection des oeufs}}{\text{nombre d'oeufs}} = 6 \times 10^{-4} \text{ mg}$$

Densité de larves au dernier stade ♂ et ♀ en mai: 113/m². (On constate—Tabl. 6— que les ♀ sont plus nombreuses que les ♂. En supposant un sex-ratio équilibré à la naissance, il se pourrait entre autres explications que les ♀ soient plus résistantes au parasitisme des Mermis assez important dans ce secteur.)

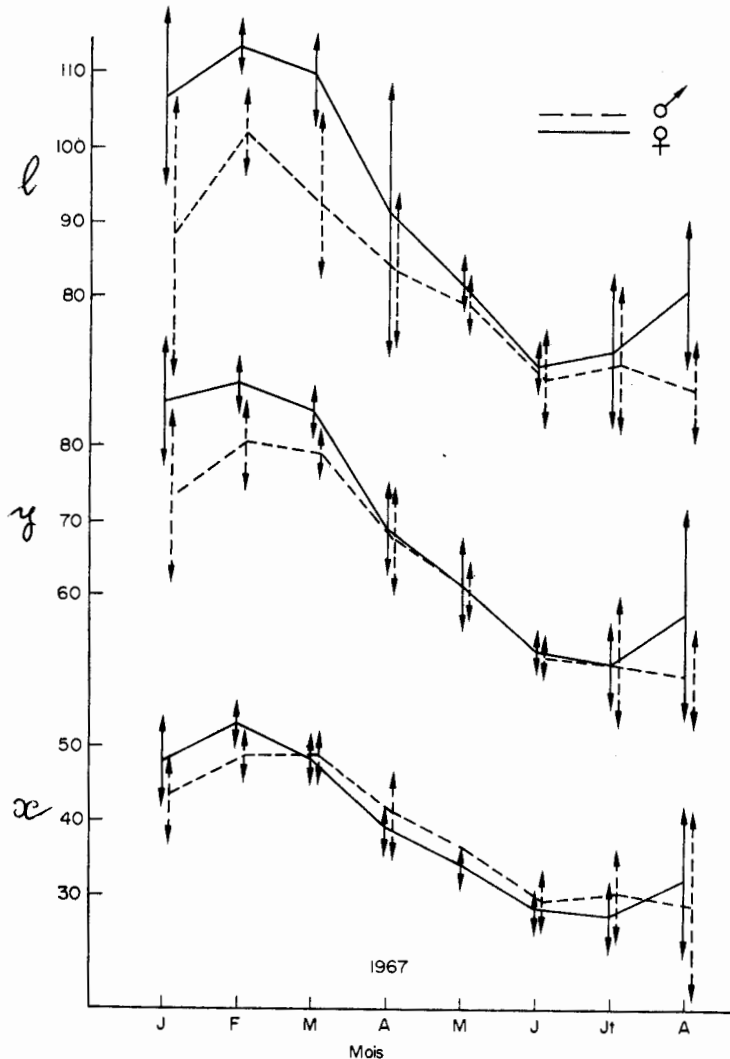


Fig. 9. Variations des moyennes (intervalle de confiance à 95%) des mensurations (*l*, longueur du corps; *y*, longueur du mésothorax + fourreaux alaires; *x*, longueur du mésothorax) effectuées sur les larves au dernier stade mâle (en pointillé) et femelle (en trait plein) de *Baetis rhodani* Pictet pour la période janvier-août 1967. (*l*, 1 unité = 0,08 mm; *y* et *x*, 1 unité = 0,04 mm).

Poids d'une larve de *Baetis* = 0,0012 (longueur)³ (d'après Matsuae Tsuda). La longueur des larves au dernier stade en mai, sensiblement la même chez les ♂ et les ♀ (Fig. 9) est en moyenne 6,72 mm, ce qui correspond à un poids de: $36\,415 \times 10^{-4}$ mg.

Calcul de l'équation de la courbe d'Allen

1er cas: d'après l'estimation du nombre d'oeufs effectivement pondus:

$$\text{Nombre d'oeufs: } y_0 = 37\,800 \rightarrow Y_0 = \log y_0 = 4,57749$$

$$\text{Poids d'un oeuf: } x_0 = 6 \rightarrow X_0 = \log x_0 = 0,77815$$

$$\text{Nombre de larve: } y_1 = 113 \rightarrow Y_1 = \log y_1 = 2,05308$$

$$\text{Poids d'une larve: } x_1 = 36\,415 \rightarrow X_1 = \log x_1 = 4,56122$$

$$Y - Y_0 = \frac{Y_0 - Y_1}{X_0 - X_1} (X - X_0)$$

$$Y = -0,66729X + 5,09674$$

$$\log y = -0,66729 \log x + 5,09674$$

$$y = \frac{10^{5,09674}}{x^{0,66729}} \quad (1)$$

2ème cas: d'après le potentiel de reproduction, c'est-à-dire avec $y_0 = 136\,083$. On obtient de la même façon que précédemment:

$$y = \frac{10^{5,76734}}{x^{0,8145}} \quad (2)$$

Calcul de la production. La production de la génération printanière, considérée du premier stade larvaire (assimilé à l'oeuf) jusqu'au dernier stade, correspond à l'aire ABCD (Fig. 10). Elle est exprimée en mg de poids frais par m².

D'après (1), nous avons:

$$\text{ABCD} = \int_6^{36\,415} \frac{10^{5,09674}}{x^{0,66729}} dx = 12\,296\,834 \text{ soit } 1229,68 \text{ mg}$$

D'après (2), nous avons:

$$\text{ABCD} = \int_6^{36\,415} \frac{10^{5,76734}}{x^{0,8145}} dx = 17\,655\,716 \text{ soit } 1765,57 \text{ mg}$$

Comparaison des résultats obtenus respectivement d'après (1) et (2). Différence entre les productions obtenues d'après (1) et (2):

$$1765,57 - 1229,68 = 535,89 \text{ mg}$$

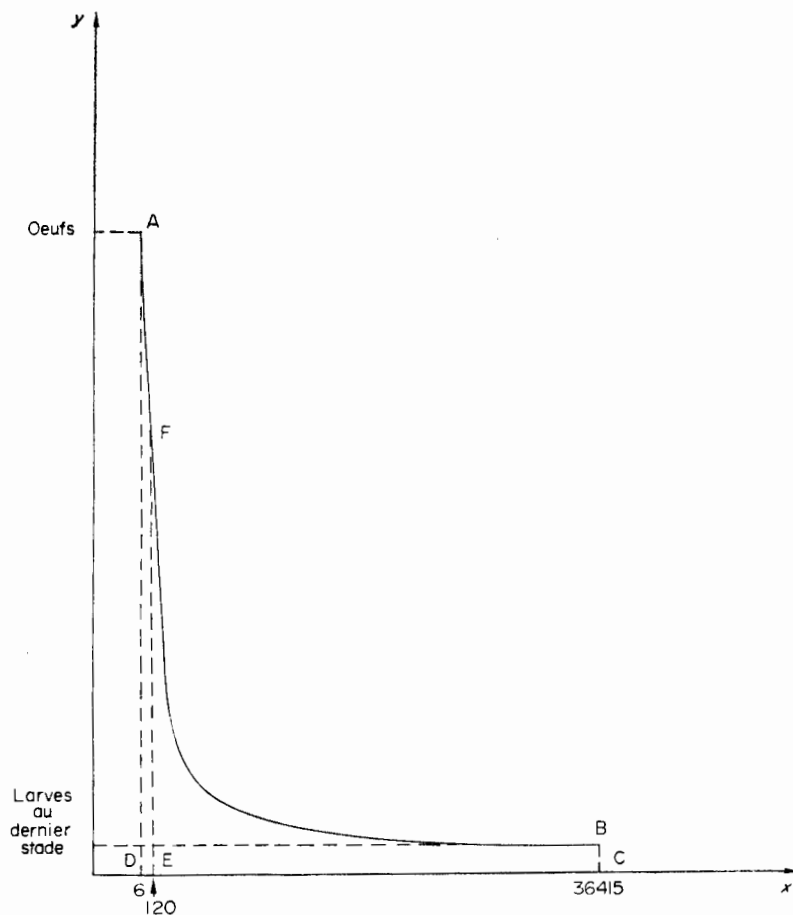


Fig. 10. Schéma relatif au calcul de la production d'après la méthode de la courbe d'Allen. y , nombre d'invidius par m^2 ; x , poids individuel en 10^{-4} mg.

On constate que la correction de la fécondité potentielle entraîne un abaissement de la production de 32%. D'où l'importance de déterminer le plus justement possible les oeufs effectivement pondus dans ce mode de calcul.

Part prise par les jeunes stades dans la production. Les stades inférieurs à 1 mm sont mal échantillonnés et souvent non considérés dans le calcul de la production. Leur production correspond à l'aire ADEF (Fig. 10).

Poids d'un individu de 1 mm: $0,012 \times (1)^3 = 0,012$ mg soit 120×10^{-4} mg

D'après (1), nous avons:

$$ADEF = \int_6^{120} \frac{10^{5,09674}}{x^{0,66729}} dx = 1\,149\,332 \text{ soit } 114,93 \text{ mg}$$

$$ADEF \text{ représente: } \frac{114,93 \times 100}{1\,229,68} = 9,3\% \text{ de } ABCD$$

D'après (2), nous avons:

$$ADEF = \int_6^{120} \frac{10^{5,76734}}{x^{0,8145}} dx = 3\,253\,525 \text{ soit } 325,35 \text{ mg}$$

$$ADEF \text{ représente: } \frac{325,35 \times 100}{1765,57} = 18,4\% \text{ de ABCD}$$

Discussion

Les données obtenues pour la production de cette génération printanière paraissent faibles vis à vis de celles obtenues par Waters (1966) sur *Baetis vagans* espèce aux caractéristiques voisines de celles de *B. rhodani*.

Mise à part l'erreur commise par l'hypothèse sur la croissance et la mortalité, il y a plusieurs possibilités de sous-estimation. D'une part, bien que l'échantillonnage des larves au dernier stade au filet de Surber soit sans doute représentative de l'effectif à cet instant, leur sous-estimation peut provenir du fait qu'il s'agit d'un stade final non cumulatif dont la période d'apparition est plus ou moins étendue. Le piégeage des subimagos serait donc plus précis. Le pourcentage de mortalité larvaire de l'oeuf jusqu'au dernier stade (99%) peut paraître en effet un peu fort. D'autre part, la détermination du nombre d'oeufs effectivement pondus est soumise à une certaine incertitude; toutefois, on peut se référer au potentiel de reproduction comme limite maximale. Enfin, une autre source de sous-estimation provient du calcul du poids moyen des larves à partir de leur longueur moyenne, comme l'a fait remarquer Hamilton (1969).

Ces différentes remarques ne doivent pas toutefois exclure la possibilité d'une faiblesse de la production du Lissuraga ruisseau pauvre (Thibault, 1971) par rapport à celui étudié par Waters (1966).

Quant à la part prise par les jeunes stades dans la production, la sous-estimation des derniers stades de mai entraînerait sa surestimation. Les pourcentages obtenus (9,3% et 18,4%) nous montrent, malgré les réserves précédentes, que cette part n'est pas négligeable. Il paraît peut-être dérisoire d'en tenir compte d'après Hamilton (1969) qui reconnaît qu'une erreur de 25% à 50% sur la production est acceptable devant les erreurs d'échantillonnage. Cette estimation a toutefois le mérite d'essayer de quantifier une part de la production négligée par certaines méthodes de calcul.

Conclusion

Cette étude sur la fécondité de *Baetis rhodani* nous a montré l'ampleur de ses variations saisonnières puisqu'en été elle est 22,5 fois inférieure à celle d'hiver. Cet abaissement important est intéressant à considérer du point de vue potentiel de reproduction; ainsi, malgré une augmentation de la densité des larves au dernier stade en mai (G_2) par rapport à février (G_1), le potentiel de reproduction de G_2 est inférieur, donc l'effectif de la descendance de la génération printanière (G_3) sera moins important que celui de la génération d'hiver (G_2). Le fait est intéressant à considérer car il correspond peut-être à un des facteurs responsables de la réduction des effectifs larvaires de cette espèce en été (Benech, sous presse).

Nous avons reconnu dans la diminution du nombre d'ovarioles et de leur rendement individuel, le mécanisme de cette réduction de la fécondité. Les causes sont plus

difficiles à déceler et si une correspondance avec la variation thermique apparaît, l'influence de la température, qui a été par ailleurs démontrée expérimentalement chez certains insectes, ne pourrait être qu'un des facteurs agissant, l'alimentation notamment pourrait entrer en jeu.

La comparaison du potentiel de reproduction et du nombre de larves au dernier stade qui en sont issues nous donne une idée des pertes numériques qui surviennent d'une génération à l'autre. Ces pertes seraient de 999 pour mille. Les erreurs d'estimation des larves au dernier stade sont toutefois susceptibles (§3.35) d'induire en erreur.

Ces pertes calculées à partir du potentiel de reproduction ne correspondent pas à la mortalité larvaire puisque toutes les femelles ne pondent pas. Ceci est important à considérer dans le calcul de production que nous avons effectué. Nous avons essayé de nous rapprocher de la réalité par l'obtention d'un rapport nombre de larves ♀ au dernier stade/nombre de pontes. Les données ainsi obtenues nous ont permis de calculer la production de la génération printanière de cette espèce d'après une adaptation de la méthode de la courbe d'Allen, ceci dans le but d'évaluer la part prise par les jeunes stades (< 1 mm) dans cette production. Les pourcentages obtenus ne sont pas négligeables et montrent donc l'importance de la prise en considération des stades jeunes dans les calculs de production ou plutôt la nécessité de connaître la fécondité pour en donner une estimation puisqu'il n'est pas possible d'en tenir compte par un échantillonnage direct.

Il est sans doute aventureux de vouloir calculer la production seulement à partir du stade initial et du stade final. Le court-circuit est pourtant tentant. La production calculée ainsi ne serait peut-être pas plus éloignée de la vérité que celle obtenue par le procédé habituel, ceci grâce à la possibilité technique d'agrandir l'aire échantillonnée, la rendant ainsi plus représentative de l'habitat étudié.

5. Remerciements

Le Dr T. T. Macan a bien voulu relire mon manuscrit et en accepter la publication, je lui en suis très reconnaissant.

Bibliographie

- BENECH V. (1972) Etude expérimentale de l'incubation des oeufs de *Baetis rhodani* PICTET. *Freshwat. Biol.* **2**, 243-252.
- BENECH V. (sous presse) Le polyvoltinisme chez *Baetis rhodani* Pictet (*Insecta, Ephemeroptera*) dans un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Annls Hydrobiol* **3**, 2.
- 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**, 1389-1400.
- CLIFFORD H.F. (1970) Analysis of a northern mayfly (*Ephemeroptera*) population, with special reference to allometry of size. *Can. J. Zool.* **48**, 305-316.
- DAVID J. & CLAVEL M.F. (1969) Influence de la température sur le nombre, le pourcentage d'éclosion et la taille des oeufs pondus par *Drosophila melanogaster*. *Annls. Soc. ent. Fr.* **5**, 161-177.
- EDMONDSON W.T. & WINBERG G.G. (1971) *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*. IBP Handbook No. 17 (Ed. by W.T. Edmondson and G. G. Winberg). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- FAGER E.W. (1969) Production of stream benthos: a critique of the method of assessment proposed by Hynes and Coleman (1968). *Limnol Oceanogr.* **14**, 766-770.
- HAMILTON A.L. (1969) On estimating annual production. *Limnol. Oceanogr.* **14**, 771-782.
- HYNES H.B.N. & COLEMAN M.J. (1968) A simple method of assessing the annual production of stream benthos. *Limnol Oceanogr.* **13**, 569-573.
- 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, Ceratopogonidae*). *J. Anim. Ecol.* **39**, 169-183.

- MANN K.H. (1971) In: *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters*. IBP Handbook No. 17 (Ed. by W. T. Edmondson and G. G. Winberg), pp. 160-165. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- NESS J. & DUGDALE R.C. (1959) Computation of production for populations of aquatic midge larvae. *Ecology* **40**, 425-430.
- SAFTOIU A. (1969) Phénomènes de neurosécrétion des imagos d'Ephéméroptères (*Insecta, Ephemeroptera*) Rev. Roum. Biol. Zoologie. **14**, 411-420.
- THIBAUT M. (1971a) Ecologie d'un ruisseau à truites des Pyrénées-atlantiques, le Lissuraga: 1 Etude critique du milieu. *Annls Hydrobiol.* **2**, 209-239.
- THIBAUT M. (1971b) Le développement des Ephéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-atlantiques, le Lissuraga. *Annls Limnol.* **7**, 53-120.
- VAN DEN HEUVEL M.J. (1963) The effect of rearing temperature on the wing length, thorax length, leg length and ovariole number of the adult mosquito, *Aedes aegypti* (L.). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* **115**, 197-216.
- WATERS T.F. (1966) Production rate, population density, and drift of a stream invertebrate. *Ecology* **47**, 595-604.