

RECHERCHES CONCERNANT L'ÉTHOLOGIE ET
L'ÉCOLOGIE DES ÉPHÉMÉROPTÈRES.
CONSIDÉRATIONS CONCERNANT LE VOL POUR LA PONTE
ET LE DÉTERMINISME DE L'AIRE
DE RÉPARTITION DES ÉPHÉMÉROPTÈRES

CONSTANTIN BOGOESCU

Docteur docent, Professeur à l'Université de Bucarest,
Faculté de Biologie, Bucarest, Roumanie

La littérature scientifique (5, 11) montre que le vol nuptial précède le vol pour la ponte. Chez les espèces de certains genres, le vol pour la ponte commence immédiatement après l'accouplement (*Palingenia*, *Polymitarcys*, *Ephemerella*, etc.) tandis que chez d'autres espèces, avant cet acte, les femelles se retirent et se cachent dans des endroits ombrageux, situés près des cours d'eau, où elles restent fixées à la face inférieure des feuilles des arbres et des arbustes durant 2 à 14 jours, selon l'espèce.

Dans cette seconde catégorie se rangent les espèces des genres *Ecdyonurus*, *Rhithrogena*, *Ephemerella*, *Baetis*, *Cloeon*, etc. Ce temps de repos est connu sous le nom de «pause de maturation des œufs.»

L'on sait aussi que dans les eaux froides des régions montagneuses, vivent les larves de nombreuses espèces d'éphéméroptères sténothermes cryophiles. Une partie de ces espèces, typiques pour les rivières de montagne, comme par exemple *Baetis carpatica*, *Epeorus alpicola*, *Acentrella sinaica*, *Ecdyonurus venosus*, *Rhithrogena semicolorata*, etc., vivent habituellement dans la zone supérieure des rivières, et un petit nombre seulement, parvenues à une étape avancée de l'évolution larvaire, et surtout leurs nymphes se rencontrent aussi dans la zone inférieure; elles sont localisées dans les endroits où la vitesse du courant d'eau est plus grande et la température plus basse (3).

D'autres espèces telles que *Baetis rhodani*, *Baetis vernus*, *Ecdyonurus fluminum*, *Habroleptoides modesta*, etc., vivent habituellement dans les ruisseaux jusqu'à leur confluence avec les rivières (3).

Pendant la période du vol pour la ponte, à la suite d'une série répétée d'observations, nous avons constaté que toutes ces espèces migrent en amont et commencent la danse précédant la ponte. Cette danse a lieu dans les régions plus humides, ombrageuses, où l'eau s'écoule avec une plus grande vitesse et où la température est plus basse que dans les endroits où se développent habituellement les larves. Les femelles, dont les larves vivent dans la zone supérieure et moyenne, exécutent des migrations de ponte dans le voisinage des sources, tandis que celles de la zone inférieure effectuent leur vol pour la ponte dans la zone moyenne et supérieure des ruisseaux.

S'il s'agit d'eaux plus importantes dans une région de collines ou de plaines, les espèces d'éphéméroptères caractéristiques font des migrations pour la ponte toujours en amont, déposant les œufs en des zones où se trouve une plus grande quantité d'oxygène dissoute dans l'eau, grâce à l'aération continue, favorisée par l'écoulement des eaux sur le lit pierreux (rocaillieux, ou formés de graviers), ainsi que par la confluence avec d'autres cours d'eau.

Là où l'aération de l'eau n'est pas possible, en raison de l'immobilité relative des eaux, les œufs sont déposés dans les endroits riches en végétation submergée qui enrichit l'eau en oxygène.

Pour comprendre le processus de migration pour la ponte, ainsi que la dispersion des larves dans leur milieu, il faut retenir le fait que les larves d'éphéméroptères ont une respiration qui dépend de la quantité d'oxygène dissoute, nécessaire pour leur développement normal. En même temps la quantité d'oxygène dissoute est d'autant plus grande que la température de l'eau est plus basse et la vitesse du courant plus grande, déterminant une continue aération.

Dans les eaux stagnantes, ou qui s'écoulent lentement, la quantité d'oxygène nécessaire est assurée par les plantes submergées. En dehors de l'oxygène dissoute, la répartition des larves dépend aussi du mécanisme de la respiration, qui est à son tour conditionné par le degré de développement des trachéobranches et par la possibilité d'aération de l'eau autour d'elles. Nous avons, par rapport à ce dernier facteur, effectué de nombreuses recherches sur l'adaptation des larves d'éphéméroptères.

Les larves qui vivent, par exemple, dans les ruisseaux froids de la montagne ont une moindre surface branchiale que celles qui vivent dans les eaux des régions de plaine et dans les lacs. Chez celles-ci la respiration est complétée par l'échange gazeux qui a lieu au niveau du tégument (respiration cutanée). Chez certaines espèces, comme par exemple celles des genres *Rhithrogena*, *Acentrella*, *Epeorus*, *Baetis*, chez lesquelles les trachéobranches remplissent aussi le rôle d'organe adhésif, la respiration s'effectue surtout par voie tégumentaire.

Enfin, toutes les larves néonates ou très jeunes, de toutes les espèces d'éphéméroptères, ont une respiration tégumentaire dans n'importe quelle eau (7).

Pour réaliser les échanges gazeux dans des conditions normales, elles occupent seulement les régions dans lesquelles, à côté de l'oxygène dissoute, il existe aussi la possibilité d'une aération automatique continue de l'eau autour du corps, ce qui est possible seulement là où la vitesse de l'eau est plus grande et la température moindre.

Les larves chez lesquelles les branchies remplissent le rôle principal dans le processus de respiration, comme, par exemple, celles des espèces *Baetis rhodani*, *B. vernus*, *Ephemerella ignita*, *Habrophlebia fusca*, *Ecdyonurus fluminum*, etc., peuvent vivre aussi dans les zones où la vitesse de l'eau est moindre et la température plus forte, ce qui est facilité par les mouvements rythmiques des branchies, qui renouvellent l'eau autour d'elles perpétuellement.

Une troisième catégorie de larves ont une surface branchiale très grande, étant donnée leur division en plusieurs filaments disposés d'une façon bisérite sur une branche axiale, d'aspect plumeux. Celles-ci ont la possibilité de vivre aussi dans des rivières et des fleuves dont la température est plus élevée, comme, par exemple, les larves de *Potamanthus*, *Ephemerella*, *Paltingenia*, *Polymitarcys*, et certaines larves lacustres comme, par exemple, les larves de *Cloeon*, *Siphonurus*, *Procloeon*, etc., qui présentent des branchies foliacées, doubles. Elles peuvent aussi effectuer des mouvements rythmiques puissants, grâce auxquels elles renouvellent continuellement l'eau autour d'elles.

Les larves des espèces des rivières froides, de montagne, ont une surface respiratoire plus réduite, elles sont sténoxybiontes. Elles requièrent une eau plus froide, mieux aérée et mouvante, se renouvelant sans cesse et rapidement auprès du corps. En échange les larves des espèces des eaux des régions moins montagneuses et de plaine ont une aire de répartition d'autant plus grande que la surface respiratoire des branchies est plus grande et les mouvements branchiaux rythmiques puissants; elles sont demi-sténoxybiontes.

Il est aussi établi que le métabolisme des formes néonates et très jeunes est plus actif, elles se

nourrissent activement et ont des mues fréquentes; les nymphes ont une activité biologique moindre lors de la mue finale qu'elles subissent.

Les larves néonates et les larves très jeunes, qui n'ont pas encore des branchies, et dont la respiration a lieu à travers le tégument, ont donc besoin d'une eau riche en oxygène et d'une nourriture abondante.

Pour les larves cryophiles, de tels milieux, offrant les meilleures conditions de développement, peuvent être trouvés dans la zone supérieure des eaux froides des montagnes. Pour les larves, des cours d'eau plus importants dans les régions de collines et de plaines, les zones de confluence et de plantes submergées représentent le milieu le plus favorable pour la vie.

Au fur et à mesure que les larves croissent et que leurs branchies se développent, elles peuvent migrer et s'établir dans des portions plus ou moins étendues, où elles trouvent des conditions normales de vie : l'espace pour vivre et une nourriture abondante. De cette manière elles accroissent leur aire initiale. L'ampleur de ces aires de répartition dépend aussi de la capacité d'adaptation des espèces respectives. Les genres sténothermes cryophiles, dont les branchies transformées en organes adhésifs ont perdu leur fonction respiratoire (*Rhithrogena*, *Epeorus*, *Acentrella*), restent dans l'eau riche en oxygène, au milieu du courant d'eau puissant, qui leur facilite la respiration tégumentaire par le renouvellement de l'eau autour du corps. Dans ces conditions, elles ne peuvent descendre en aval que dans les rivières où la température et la vitesse de l'eau sont équivalentes à celle de leur zone habituelle de vie. Par contre, les types de larves chez lesquelles la respiration est réalisée surtout par les branchies, ont des possibilités plus grandes de migrer en aval jusqu'à la confluence des ruisseaux avec les rivières. Dans l'aire élargie elles occupent seulement les portions qui leur offrent les meilleures conditions de vie (température, lumière ou obscurité, selon le stade de développement, débit de l'eau, espace suffisant, nourriture, etc.). Cette dispersion des espèces est déterminée par l'espace et par la nourriture qui deviennent insuffisantes au fur et à mesure que les individus grandissent. Dans leur aire de répartition les larves ne sont pas uniformément dispersées, les larves occupant des zones déterminées (4).

La dispersion des larves dans leur aire ne se produit donc pas d'une façon passive, comme il semblerait tout d'abord, sous l'effet de l'eau courante.

La migration des larves dans leur aire a un caractère actif et elle est déterminée par des nécessités biologiques.

Le fait que les femelles ne déposent pas leurs œufs au hasard dans les eaux courantes, mais les fixent en rangées sous les pierres et que les larves néonates se rencontrent abondamment dans les zones de ponte, cramponnées sur les pierres dans la biostrate, où elles trouvent leur nourriture, représente aussi un argument en faveur de cette conception.

Les femelles qui déposent leurs œufs dans les eaux courantes à vitesse lente, les jettent soit par paquets, ce qui favorise leur chute rapide sur le fond de l'eau, soit en les dispersant; dans ce cas, les œufs sont pourvus de filaments avec lesquels ils se fixent sur les plantes submergées.

C'est ainsi que s'explique aussi la sélection des types de larves à respiration plutôt tégumentaire et qui continuent de vivre plus loin dans les zones supérieure et moyenne des eaux des montagnes (leur aire étant moindre), des types qui, étant donnée la respiration bronchiale facilitée par une surface plus grande et le renouvellement de l'eau, migrent et occupent des espaces de plus en plus larges, avec des conditions normales de développement. La température est aussi un facteur écologique essentiel qui influence la migration des larves dans leur aire. Les larves d'éphéméroptères sont connues comme étant des types sténothermes cryophiles ou thermophiles. La température influence aussi le contenu en oxygène de l'eau, ainsi que les

fonctions métaboliques des larves. Les larves vivent à l'intérieur de certaines limites thermiques au-dessous et au-dessus desquelles les larves manifestent une souffrance et périssent. Dans de tels cas, au fur et à mesure que la température diminue, une fois l'automne et l'hiver arrivés, en dépit du fait que la quantité d'oxygène est suffisante et même accrue, les larves restent pourtant sur place : les jeunes larves et les nymphes migrent en aval, tandis que les très jeunes larves migrent vers le fond de l'eau (ce mode de migration s'appelle migration sur la verticale); elles se cachent alors sous les pierres et réussissent même à arriver dans les eaux qui existent sous le lit du courant d'eau (eaux hyporhées). Des migrations similaires s'effectuent aussi lorsque la température de l'eau atteint ou dépasse la limite supérieure dans la période des chaleurs d'été.

DISCUSSION

1. La migration pour la ponte n'est autre chose que l'exode des adultes vers les endroits où l'espèce a initialement pris naissance, et où les œufs trouvent les meilleures conditions de développement.

2. On doit rechercher la cause de ces migrations dans l'histoire des éphéméroptères qui apparaissent dans l'ère primaire, leur comportement réflexe étant l'expression des changements subis par le milieu d'existence de ces espèces, comportement comparable à celui des poissons migrateurs.

3. L'orientation des adultes vers ces endroits est déterminée, selon nos observations, par une série de facteurs qui varient d'une espèce à l'autre, comme par exemple le degré d'humidité, l'intensité du flux lumineux, les reflets lumineux de la surface de l'eau, les courants aériens produits dans les vallées et dans le voisinage des cours d'eau, etc.

4. Avant de pondre, les femelles des espèces des eaux courantes exécutent au-dessus de l'eau une danse, en touchant la surface de l'eau avec les cerques en plusieurs endroits, comme pour estimer quelle est la température de l'eau. L'on peut déduire de ces faits que la température facilite le déclenchement du réflexe de la ponte. La température agirait aussi, dans des limites étroites, sur les ovaires, limites qui correspondent à la température optimale de développement des œufs et des larves néonates.

5. Les larves, au fur et à mesure de leur développement, se dispersent dans leur aire autant que les facteurs du milieu le permettent.

6. La répartition des larves sur l'horizontale et la verticale se fait activement et en rapport avec certains facteurs écologiques, comme la température, la lumière, et surtout l'espace et la nourriture nécessaires pour la croissance et le développement normal des larves jusqu'au stade nymphal.

7. Étant des êtres sténothermes très sensibles aux changements de température, les larves d'éphéméroptères sont dispersées dans leur aire d'une façon non uniforme, chaque espèce se trouvant confinée à une certaine zone.

SUMMARY

*Research concerning the ethology and ecology of mayflies
Considerations concerning the oviposition flight and the distribution of mayflies*

The oviposition flight of mayflies is the upstream flight of imagos from the area of emergence back to the area of birth. This upstream orientation is determined by factors which vary among

species : humidity, light intensity, light reflections, and air currents. In general, females of species from the middle and upper areas of cold mountain streams migrate almost to the source of the stream; those of species inhabiting the lower and middle areas migrate to the upper areas; and those of large rivers migrate upstream to rocky areas, areas of confluence, or areas of abundant vegetation.

There is an optimum temperature for egg development. This explains the behavior of female imagos who, prior to oviposition, touch the surface of the water with their tails as if estimating temperature.

One major factor affecting dispersal is the gill structure of the nymphs. Newly hatched and very young nymphs have no gills, but respire through the tegument. In cold mountain areas small nymphs are found on rocks, but in lowland rivers they are found in vegetation or in areas of confluence where the dissolved oxygen content is high. As nymphs grow, they move into other areas : cold mountain species, especially those with gills modified into an adhesive disk, still require cold water and strong current; nymphs who respire with their gills can move downstream, but choose only the most suitable habitats in their expanded range; and nymphs with filamentous or foliate gills from large rivers and lakes have broad distributional ranges. Horizontal and vertical distribution of nymphs is active and influenced by biological needs and environmental factors. Each species is dispersed in a non-uniform way within its area depending on these factors.

ZUSAMMENFASSUNG

Forschungen über die Ethologie und Ökologie der Eintagsfliegen Berücksichtigungen über den Eiablageflug und die Verteilung der Eintagsfliegen

Der Eiablageflug der Eintagsfliegen ist der Fluss der Imagos stromaufwärts von dem Gebiet des Ausschlüpfens zurück zu dem Gebiet der Geburt. Diese stromaufwärts Orientierung ist von Faktoren bestimmt, welche verschieden unter den Arten sind : Feuchtigkeit, Lichtintensität, Lichtreflektionen und Luftzirkulationen. Im Allgemeinen ziehen die Weibchen der Arten von den mittel- und oberen Gegenden der kalten Bergströme fast bis zum Ursprung des Flusses; die Arten, welche die unteren und mittleren Gegenden bewohnen, ziehen zu den oberen Gegenden; und diejenigen von grossen Flüssen ziehen stromaufwärts zu steinigigen Gegenden, Gegenden des Zusammenflusses, oder Gegenden von reichlichem Pflanzenwuchs.

Dort ist eine optimale Temperatur für die Eientwicklung. Dies erklärt das Betragen der Imagoweibchen welche vor der Eiablage die Oberfläche des Wassers mit den Schwänzen berühren, als ob sie die Wassertemperatur abschätzen würden.

Ein Hauptfaktor, welcher die Verteilung beeinträchtigt, ist die Kiemenstruktur der Nymphen. Neu ausgeschlüpfte und sehr junge Nymphen haben keine Kiemen, atmen aber durch das Tegument. In kalten Berggegenden findet man Nymphen an den Steinen, aber in Flachland-Flüssen findet man sie in Vegetation oder in Gegenden des Zusammenflusses, wo der aufgelöste Sauerstoffgehalt hoch ist. Wie die Nymphen wachsen, bewegen sie sich in andere Gegenden : kalte Bergarten, besonders diejenigen deren Kiemen zu anhaftenden Scheiben modifiziert sind, brauchen immer noch kaltes Wasser und starke Strömung; Nymphen, welche mit den Kiemen atmen, können stromabwärts wandern, wählen aber nur die best geeigneten Habitate in ihren ausgedehnten Bereich. Nymphen mit haarigen oder blättrigen Kiemen von grossen Flüssen und Seen haben grosse Verbreitungsgebiete. Hozirontale und vertikale Verteilung von Nymphen ist aktiv und beeinflusst durch biologischen Bedürfnisse und Umgebungsfaktoren. Jede

Art ist auf ungleichmässige Weise innerhalb ihrer Gegend verteilt, jedoch abhängig von den erwähnten Faktoren.

DISCUSSION

B. RUSSEV : Der Bericht von Dr. BOGOESCU war sehr interessant, nur will ich folgende Bemerkung über einen dieser Punkte sagen. Dr. BOGOESCU meint, dass sich die Weibchen vor der Eiablage in das Wasser eintauchen damit sie die Temperaturverhältnisse sehen, aber es ist meiner Meinung nach nicht richtig. Die Temperaturverhältnisse für die Eier sind sicher gut, wenn die Nymphen schon metamorphosiert sind, und die Kopulation und der Flug schon vorhanden sind. Ich meine jedoch, dass das Eintauchen in das Wasser eine Möglichkeit für das Tasten der Stromrichtung ist.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) BOGOESCU, C.D. (1932). Cîteva observatii asupra pontei la Efemeroptere. *Not. Biol.* **1**(1) : 16-21.
- (2) —, (1938). Biologische Beobachtungen an Efemeropteron. *Proc. VII Intern. Kongr. Entomol.*, pp. 1032-1043.
- (3) —, (1952). Influenta temperaturii si vitezii apei asupra respiratiei larvelor speciilor de Efemeroptere în torenti. *Rev. Univ. "C. I. Parhon" Buc. Ser. St. Natur* **1** : 172-177.
- (4) —, (1957). Date noi din biologia Efemeropterelor. *Anal. Univ. "C. I. Parhon" Buc. Ser. St. Natur.* **14** : 141-147.
- (5) —, (1958). "Efemeroptera," IN, *Fauna R. P. R. Insecte* **7**(3). 189 pp.
- (6) DEGRANGE, Ch. (1960). Recherches sur la reproduction des Éphéméroptères. Thèse Fac. Sci. Grenoble, 193 pp.
- (7) GROS, A.J. (1925). Quelques conseils pour les élevages en aquarium des larves des Éphémères. *Ann. Biol. Lacustre* **14**(1-2) : 1-49.
- (8) ILLIES, J. (1967). "Ephemeroptera," IN, *Limnofauna Europaea*. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 212-219.
- (9) MOTAS, C. (1936). Zborul nuptial al "Vetritelor" sau "Rusalilor" la Ada-Kaleh. *Rev. St. V. Adamachi* **22**(2) : 1-2.
- (10) RUSSEV, B. (1959). "Vol de compensation pour la ponte" de *Palingenia longicauda* OLIV. (Ephem.) contre le courant du Danube. *C. R. Acad. Bulg. Sci.* **12**(2) : 165-168.
- (11) ULMER, G. (1934). "Ephemeroptera," IN, *Biologie der Tiere Deutschlands*, **34**. G. Bointraeger, Berlin, 40 pp.