ENTOMOLOGIE GÉNÉRALE

L'ovolarviparité de Cloëon dipterum (L.)

[Ephem. Baetidae]

par Ch. Degrange

Le mode particulier de reproduction de *Cloëon dipterum* (L.) ayant déjà fait l'objet de nombreux travaux, nous résumons brièvement l'état de la question avant d'exposer les résultats de nos recherches.

Dès 1837, V. Siebold (**25**) signale un cas de viviparité chez un Ephémère sans préciser sur quelle espèce portait son observation.

L. Calori (**6**), en 1848, assiste à l'émission d'embryons et découvre ainsi la viviparité de cet Ephémère.

En 1877, E. Joly (**17**) joint à la traduction du mémoire de l'auteur précédent quelques remarques personnelles et propose, comme lui paraissant plus indiqué, le terme de « subviviparité ».

Tout en rapportant ces observations et l'opinion de leurs auteurs (femelles fécondées déposant des embryons après une incubation de plusieurs semaines), A. E. Eaton (**11**), en 1883, suggère qu'il peut s'agir aussi bien d'un cas de parthénogenèse : les embryons provenant alors d'œufs déjà à maturité chez la nymphe et dont l'éclosion aurait lieu dès le passage de celle-ci à l'état d'imago.

En 1896, M. Causard (**7**), ignorant les travaux précédents, redécouvre le phénomène. A propos de cette dernière note, R. Heymons (**16**), 1897, rappelle les observations des chercheurs antérieurs et signale qu'à Berlin *C. dipterum* (L.) se reproduit aussi par œufs et qu'il n'est pas impossible que chez cette espèce la viviparité soit limitée aux régions plus méridionales et à certaines périodes de l'année.

A. Giard (**13**), 1905, retient des communications précédentes que *C. dipterum* (L.) est ovipare dans le Nord de l'Europe et vivipare dans le Sud et en fait un cas de poecilogonie géographique.

C. Bernhard (**3**) reprend en 1907 les observations de Calori dans l'intention de les vérifier et de les compléter. Il constate la dépositions d'embryons encore enfermés dans un chorion mou qui, au contact de l'eau, est déchiré par la larve. Cependant il note que dans un cas les larves s'échappaient déjà du chorion dans la « fente intersegmentaire » de la femelle. Au cours de la même étude, il établit un certain nombre de critères (structure des tubes ovariens et du chorion) pour déterminer l'oviparité ou la viviparité d'un Ephémère.

F. Brocher (**4**), en 1913, signale à son tour la viviparité de *C. dipterum* (L.) à Genève.

La même année, S. Bengtsson (**1**), dans son important mémoire sur les œufs des Ephémères, ruine par ses expériences la supposition de Eaton en ce qui concerne la possibilité d'un développement parthénogénétique chez *C. dipterum* (L.). Il limite en Europe la viviparité à cette seule espèce et reconnaît le bien-fondé des critères établis par Bernhard pour la mettre en évidence.

J.-A. LESTAGE (**20**), traitant de la biologie des *Cloëon,* attribue au genre tout entier un mode de reproduction caractéristique qui ne s'applique en réalité qu'à une espèce déterminée.

En 1924, H.-E. MURPHY, lors de la dissection d'un spécimen de *Callibaetis* du Brésil, découvre des embryons à complet développement. Pour cette raison, l'espèce fut nommée *Callibaetis vivipara* par J.-G. NEEDHAM et MURPHY (**22**).

O.R. SMITH (**23**) fait une observation identique à propos d'une femelle du même genre mais appartenant à une espèce nord-américaine indéterminée.

Dès 1928, F. BROCHER (**5**), dans une note qui semble être passée inaperçue, conteste la viviparité de *C. dipterum* (L.) (1). Il indique que les femelles de cet Ephémère déposent des œufs qui éclosent immédiatement au contact de l'eau et que la rapidité de l'opération a induit en erreur la plupart des naturalistes.

En 1941, M. GRANDI (**14**), dans un mémoire très détaillé sur *C. dipterum* (L.) décrit la déposition, observée au laboratoire, de larvules dépourvues d'enveloppes. Ses observations confirmeraient celles de CALORI et de CAUSARD et de tous ceux qui ont parlé de viviparité. Elle signale toutefois que les affirmations de HEYMONS et le travail de BERNHARD laissent supposer que dans les pays plus nordiques l'insecte peut réellement déposer des œufs qui éclosent immédiatement au contact de l'eau.

En 1941 également, L. BERNER (**2**) mentionne trois cas d'ovoviviparité chez *Callibaetis floridanus* Banks et *C. pretosius* Banks de Floride et *Callibaetis* sp. du Michigan. Il décrit la larve à l'intérieur d'un mince chorion et avant son éclosion qui doit avoir lieu au moment de l'oviposition.

Enfin, G.-F. EDMUNDS (**12**), en 1945, constatant la rapidité avec laquelle *Callibaetis claudiae* Edmunds colonisait les mares temporaires, examine des femelles de cette espèce et y découvre des œufs avec des embryons développés. Il observe également de très jeunes larvules dans les flaques d'eau de la chaussée où venaient de pondre des femelles de *Callibaetis montanus* Eaton et l'examen de ces imagos lui montre des œufs avec des larvules à complet développement.

Trois espèces européennes avaient été signalées par BERNHARD (**3**) comme vivipares. Après l'élimination de *Cloëon simile* Etn. par BENGTSSON (**1**) et l'identification par D. E. KIMMINS (**18**) du *Chloeon dimidiatum* de LUBBOCK à *C. dipterum*, il en résulte que, pour l'instant, seul ce dernier présente ce mode de ponte particulier.

Lors de l'examen de spécimens de *C. dipterum* (2), notre attention avait été attirée par une femelle, conservée dans l'alcool, qui avait déposé des œufs contenant des embryons à complet développement. Mais cette expulsion pouvait être considérée comme une réaction de l'animal au contact du liquide conservateur.

Le 31 août 1955, nous reprenions l'expérience classique avec une femelle (capturée au Laboratoire deux jours auparavant) qui fut placée au contact de l'eau dans un cristallisoir. L'émission de la ponte fut immédiate sous forme de jeunes larvules qui restaient quelques instants immobiles, repliées sur elles-mêmes au fond du récipient avant de commencer à nager.

(1) Ces observations avaient déjà été rapportées par LESTAGE (**19**) en 1920.

(2) Capturés en août 1939 à Saulieu (Côte-d'Or) dans une habitation par M. le Professeur DORIER.

Nous avions été intrigué par l'aspect ramassé du corps des larves au moment de leur déposition et par la présence de fragments de membranes dans le cristallisoir. Malheureusement, la période trop brève (une demi-minute) entre le moment où les larves touchent l'eau et le moment où elles commencent à nager ne nous avait pas permis d'observer de plus près le phénomène.

Le 9 juillet 1958, nous capturions à nouveau une femelle de *C. dipterum*. L'insecte étant maintenu par les ailes, on lui fit effleurer la surface de l'eau, d'où on le retira immédiatement. Cette manœuvre provoqua le balancement caractéristique des trois derniers segments abdominaux, accompagné de l'émission de la ponte sous forme d'une masse brunâtre.

Cette ponte fut divisée en deux parts : on fit tomber la première dans un liquide fixateur, celle-ci était constituée par des œufs contenant des larves prêtes à éclore. Cependant, comme l'avait remarqué F. Brocher (**5**), certaines d'entre elles, au contact du fixateur, s'étaient gonflées et libérées de l'œuf.

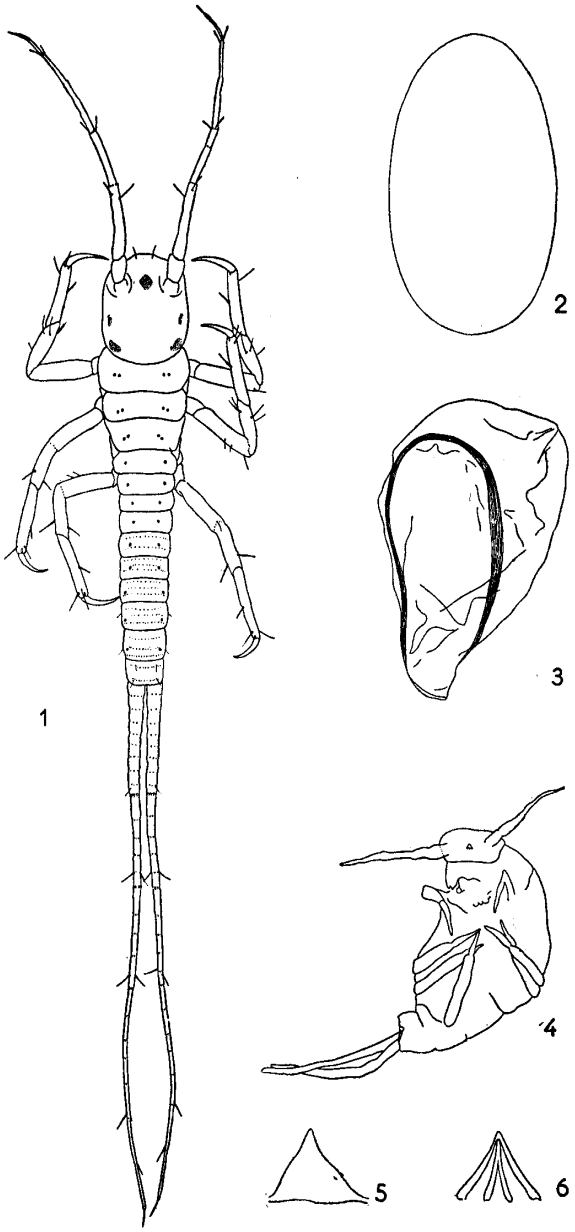
La deuxième fut examinée au binoculaire. Nous avons constaté qu'elle était également formée d'œufs contenant des larves prêtes à éclore. En ajoutant de l'eau, on voit les œufs tomber rapidement au fond du récipient. A l'intérieur du chorion, les larves ont des mouvements de déglutition accompagnés de déplacements de la tête de bas en haut. L'œuf se rompt et la larve, expulsée, est alors très faiblement courbée avec les appendices étendus vers l'arrière. On observe de nouveaux mouvements de déglutition, un gonflement du corps, puis quelques contractions brusques de l'insecte qui se débarasse de sa peau prélarvaire et commence alors à se déplacer.

En ajoutant un colorant (bleu d'aniline) dans la coupelle où s'est produite l'éclosion, on met en évidence la coque des œufs (fig. 3) adhérant au fond du récipient. Une observation plus attentive permet de retrouver également les dépouilles prélarvaires flottant dans le liquide. Elles portent dans la région frontale un « ruptor ovi » (fig. 5 et 6) sous forme d'une saillie conique de 8 µ de haut, légèrement arquée vers l'arrière (3).

Dès lors, le comportement des larves néonates de *C. dipterum* noté par les auteurs antérieurs s'explique aisément par ce que nous avons observé chez les espèces ovipares (**10**). Chez celles-ci, l'embryon à maturité porte également dans la région frontale une « épine d'éclosion » impaire qui, pressée contre le chorion, amène la rupture de l'œuf. Par la fente ainsi produite, seule la tête de la larve fait d'abord saillie, encore enfermée dans la cuticule embryonnaire qui porte le ruptor ovi. A ce moment, des mouvements de déglutition se manifestent : la larve absorbe de l'eau et le gonflement du corps produit la rupture de la peau prélarvaire dans la région occipitale. La tête et le thorax se libèrent en premier lieu de cette membrane, les appendices thoraciques ensuite et l'insecte, prenant appui sur ses pattes, dégage enfin ses cerques et s'échappe. Sa taille s'est considérablement accrue et toutes les soies de son corps sont maintenant redressées.

Chez *C. dipterum*, le processus d'éclosion est semblable, mais extrêmement rapide (une minute environ). La déglutition du liquide amniotique qui précède de quelques heures l'éclosion chez les espèces ovipares a lieu ici immédiatement au contact de l'eau et ne dure que quelques secondes. Il en est de même des

(3) Sur les larves du premier lot fixées dans l'œuf, cette formation existe et se trouve au-dessous de l'ocelle médian.



Cloëon dipterum (L.). — Fig. 1, larve néonate (× 125). — Fig. 2, œuf avant éclosion (× 155). — Fig. 3, œuf après éclosion avec zone de fixation (× 155). — Fig. 4, dépouille prélarvaire portant le *ruptor ovi* (× 155). — Fig. 5, *ruptor ovi* vu de profil (× 1460). — Fig. 6, *ruptor ovi* vu de face (× 1460).

mouvements qui amènent la rupture du chorion à l'aide du ruptor ovi. En raison de la structure du chorion, la larve est expulsée enfermée dans sa dépouille embryonnaire, alors que chez les espèces ovipares elle est retenue à l'intérieur de l'œuf où a lieu la première mue. Le gonflement caractéristique qui suit est bien dû à une absorption d'eau comme le supposait BERNHARD (**3**), mais celle-ci se fait « per os » et provoque la rupture de la cuticule embryonnaire. Les soubresauts exécutés par l'insecte entraînent le rejet de cette enveloppe. Comme chez les espèces ovipares, il s'agit d'une véritable « peau prélarvaire » (fig. 4), qui enferme indépendamment chaque appendice.

M. GRANDI (**14**) avait noté et figuré, lors de son étude sur *C. dipterum*, l'attitude caractéristique des larves néonates, qui rappelle celle d'un embryon à maturité à l'intérieur de l'œuf chez une espèce ovipare. L'auteur italien décrivait les premiers mouvements de la larve et le gonflement du corps mais n'avait observé ni le chorion, ni la membrane embryonnaire, ni le ruptor ovi, vraisemblablement en raison de leur transparence et de la rapidité de l'opération de dépouillement.

Est-il vraisemblable que *C. dipterum* présente, ainsi que l'ont supposé divers auteurs, des comportements différents selon les latitudes et les circonstances ? Nous ne le pensons pas ; la présence du chorion et de la membrane prélarvaire conditionne le mode d'éclosion des larves.

Celle-ci ne peut avoir lieu qu'au contact de l'eau, comme on peut s'en assurer en provoquant la rétention artificielle des œufs parvenus à maturité chez des femelles fécondées. Après la mort de celles-ci et à la dissection, tous les embryons sont encore enfermés dans le mince chorion.

Au reste, l'observation de HEYMONS sur l'oviparité de *C. dipterum* (L.) à Berlin est trop imprécise pour être une objection sérieuse et pourrait facilement s'expliquer par une confusion entre *C. dipterum* (L.) et *C. simile* Etn. Ces espèces sont toutes deux abondantes en certains étangs et les caractères distinctifs des nymphes n'ont été précisés que tout récemment par T. T. MACAN (**21**). Or *Cloëon simile* Etn. est un ovipare strict, comme l'avait signalé BENGTSSON (**1**) et comme nos recherches nous l'ont confirmé (**9**).

De toutes façons, on ne saurait faire rentrer le mode de reproduction de *C. dipterum* dans les cas de poecilogonie géographique puisqu'il ne s'agit pas d'oviparité ou de viviparité ainsi que l'indique A. GIARD (**13**), mais de viviparité au sens le plus général du terme comme l'entend R. SELLIER (**24**) : « Insectes dont les œufs sont retenus normalement, habituellement et au moins jusqu'à leur complet développement dans l'organisme maternel. »

Toutefois, tenant compte des remarques de H. R. HAGAN (**15**), puisque chez *C. dipterum* l'œuf est muni d'un chorion et que l'embryon est nourri par le vitellus et non par un appareil spécial, il s'agit là d'ovoviviparité ou d'ovolarviparité.

*
**

RÉSUMÉ. — Rappel des observations des auteurs antérieurs et de leurs interprétations du mode de reproduction de *C. dipterum* (L.).

Lors de la ponte, les larves sont encore enfermées dans un mince chorion déchiré au contact de l'eau sous l'action d'un « ruptor ovi ». Celui-ci est porté par une « peau prélarvaire » rejetée par la larve au sortir de l'œuf.

Similitude entre ce processus d'éclosion et celui des espèces ovipares.

Le mode de reproduction de *C. dipterum* est un cas typique d'ovoviviparité.

BIBLIOGRAPHIE

1. Bengtsson (S.), 1913. — Undersökningar öfver äggen hos Ephemeriderna (*Ent. Tidskr.*, Stockholm, 34, pp. 271-320).
2. Berner (L.), 1941. — Ovoviviparous mayflies in Florida (*Florida Ent.*, 24, pp. 32-34).
3. Bernhard (C.), 1907. — Uber die vivipare Ephemeride *Chloëon dipterum* (*Biol. Centralbl.*, Berlin, 28, pp. 467-479).
4. Brocher (F.), 1913. — L'Aquarium de chambre. Librairie Payot, Paris.
5. Brocher (F.), 1928. — Observations et réflexions d'un naturaliste dans sa campagne. 1re partie. Librairie Kundig, Genève.
6. Calori (L.), 1848. — Sulla generazione vivipara della Chloë diptera (*Nuovi Annali delle Scienze nat. Bologna*, (2) 9, pp. 38-53).
7. Causard (M.), 1896. — Sur un Ephémère vivipare (*C.R. Acad. Sci.*, Paris, 123, pp. 705-708).
8. Coggi (A.), 1897. — Ancora sulla viviparità di un'efemera (*Anat. Anz.*, Jena, 13, pp. 498-499).
9. Degrange (Ch.), 1955. — Nouveaux cas de parthénogenèse chez les Ephéméroptères (*C.R. Acad. Sci.*, Paris, 241, pp. 1860-1861).
10. Degrange (Ch.), 1956. — Sur l'éclosion des larves des Ephéméroptères (*C.R. Acad. Sci.*, Paris, 242, pp. 2054-2056).
11. Eaton (A. E.), 1883-1888. — A revisional Monograph of recent *Ephemeridae*. (*Trans. Linn. Soc. (Zool.) London*, sec. Ser. Zool., 3, pp. 1-352).
12. Edmunds (G. F.), 1945. — Ovoviviparous mayflies of the Genus *Callibaetis* (Ephemeroptera Baetidae) (*Ent. News*, Philad., 56, pp. 169-171).
13. Giard (A.), 1905. — La poecilogonie (*Bull. sci. France-Belgique*, Paris, 39, pp. 153-187).
14. Grandi (M.), 1941. — Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. III, *Cloëon dipterum* L. (*Boll. Ist. Ent.*, Bologna, 13, pp. 29-71).
15. Hagan (H. R.), 1951. — Embryology of the viviparous insects. New York, Ronald Press Co., xiv + 472 p.
16. Heymons (R.), 1897. — Uber den Nachweis der Viviparität bei den Eintagsfliegen (*Zool. Anz.*, Leipzig, 20, pp. 205-206).
17. Joly (E.), 1877. — Sur la génération vivipare du *Cloe diptera* (*Ephemera diptera* Linn.). Observations du Professeur Luigi Calori (*Bull. Soc. étud. Sci. nat.*, Nimes, 5).
18. Kimmins (D. E.), 1957. — Notes on *Procloëon pseudorufulum* sp. n. (= *Procloëon rufulum* (Eaton) and on *Cloëon simile* Eaton (Ephemeroptera) (*Ent. Gazette*, 8, pp. 29-35).
19. Lestage (J. A.), 1920. — Nouvelles observations sur la ponte de *Cloëon dipterum* L. (Ephémère) (*Bull. Soc. ent. Belg.*, Bruxelles, 2, pp. 74-75).
20. Lestage (J. A.), 1921. — *In* Rousseau (E.). Les larves et nymphes aquatiques des Insectes d'Europe, Vol. I. Office de Publicité, Bruxelles, xx + 967 p.),

21. MACAN (T. T.), 1949. — Descriptions of the nymphs of the British species of *Cloeon, Procloeon* and *Centroptilum* (Ephem., Baetidae) (*Ent. month. Mag.*, London, 85, pp. 222-228).

22. NEEDHAM (J. G.) et MURPHY (H. E.), 1924. — Neotropical mayflies (*Bull. Lloyd Libr.*, Cincinnati, 24, Ent. ser. 4, pp. 1-79).

23. NEEDHAM (J. G.), TRAVER (J. R.), et HSU (Y. C.), 1935. — The Biology of Mayflies. Comstock Publishing Co. Ithaca, New York.

24. SELLIER (R.), 1955. — La viviparité chez les Insectes (*Année biol.*, Paris, 31, pp. 525-545).

25. SIEBOLD (C. T. VON), 1837. — Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere (*Arch. Anat. Physiol. Med.*, Berlin, pp. 381-439).

(Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Grenoble).

La pénétration des larves de Laspeyresia pomonella L. dans les fruits des Pomacées

par R. COUTIN

La femelle du Carpocapse (*L. pomonella* L.) dépose généralement ses œufs isolément à la face supérieure des feuilles, sur les fruits et parfois sur les rameaux du Pommier et du Poirier (**2-7**). Au moment de l'éclosion, les jeunes larves s'échappent à travers le chorion par une petite fente latérale suffisante au passage de la tête.

Ces larves mesurent environ 1,4 mm de long. Elles sont très vivaces, parcourant le support d'une façon désordonnée, sans but (**8**). On observe au cours de cette phase de locomotion, communément appelée « stade baladeur » (**3-4**) des volte-faces subits, des arrêts de quelques minutes à quelques heures qui se produisent habituellement dans des abris : craquelures, dépressions ou fentes entre les sépales persistants. La rapidité de locomotion a été mesurée, elle correspond approximativement à un déplacement linéaire de 6 cm à la minute. La durée de cette phase de locomotion est variable, de 12 minutes à 5 jours, mais son ordre de grandeur habituel est 24 à 48 heures. Pendant ce temps, la chenille, en parcourant d'assez longues distances, finit par atteindre des fruits éloignés de 80 à 100 cm. Apparemment, la découverte des fruits est le fait du hasard (**8**). La chenille tisse un « chemin » de soie au cours de sa progression, touchant de place en place les rugosités du support avec sa filière labiale.

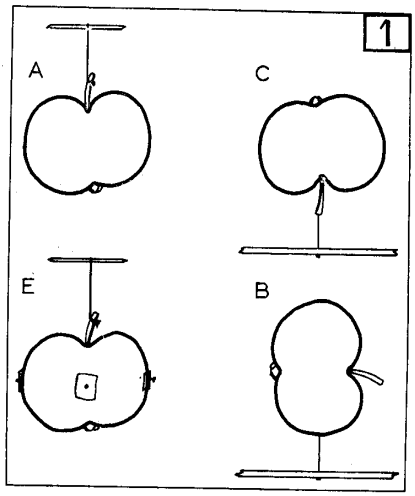


Fig. 1, disposition des pommes dans les expériences sur les points de pénétration des jeunes larves de Carpocapse.