TRAVAUX

DU

LABORATOIRE D'HYDROBIOLOGIE ET DE PISCICULTURE

DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

FONDÉS PAR L. LÉGER

Publiés par A. DORIER
Professeur à la Faculté des Sciences

L^{e} et LIe ANNÉES

Années 1958 et 1959

—

Fascicule unique

GRENOBLE
IMPRIMERIE ALLIER
26, Cours Jean-Jaurès, 26
—
1960

RECHERCHES SUR LA REPRODUCTION DES ÉPHÉMÉROPTÈRES

par Charles DEGRANGE

AVANT-PROPOS

Depuis les travaux de F. J. Pictet (1843-1845) et A. E. Eaton (1883-1888) qui inaugurent la « période moderne » de l'étude des Ephéméroptères, ceux-ci ont fait, dans divers pays, l'objet de recherches nombreuses concernant surtout la systématique. Toutefois, la morphologie des premiers stades et les phénomènes de reproduction de ces Insectes sont loin d'être parfaitement connus, et c'est à quelques-uns de leurs aspects encore négligés que nous avons voulu apporter une contribution.

La découverte d'un premier cas de parthénogenèse accidentelle nous a conduit à étudier ce mode de reproduction chez la plupart des espèces françaises d'Ephéméroptères. Par ailleurs, l'obtention et l'élevage des pontes, qui étaient indispensables pour les recherches que nous poursuivions, nous ont fourni le matériel nécessaire à une description précise de la morphologie des œufs, en particulier des structures adhésives et micropylaires, du mode d'éclosion et des caractères des larves néonates.

Ces différents résultats ont été regroupés dans un ordre logique et pour leur exposé nous avons adopté le plan suivant :

Première Partie

SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIE DES ÉPHÉMÉROPTÈRES

Généralités 11
La poecilogonie et les Ephéméroptères 13
Les Ephéméroptères de la faune européenne et de la faune française 16

Biologie des Ephéméroptères adultes 21
Vol nuptial 21
Accouplement, Polygamie et Polyandrie, Accouplements aberrants 22
Oviposition 24
Longévité des Ephéméroptères 27

Deuxième Partie

ŒUFS. ÉCLOSION. LARVES NÉONATES

Les œufs des Ephéméroptères 29
Techniques et Matériel d'étude 29
Etude morphologique des œufs 31
Partie descriptive 34
Remarques et Conclusions 58
L'utilisation des œufs des Ephéméroptères en Systématique .. 60
Addendum : Les œufs des Plécoptères et des Odonates 63

L'éclosion 65
Historique 65
Processus d'éclosion 66
Les ruptor ovi des Ephéméroptères 69
Le mécanisme de l'éclosion chez d'autres Insectes à larves aquatiques. Discussion 75

Larves néonates 78
Introduction 78
Etude morphologique des larves 78
Caractères larvaires et différences génériques. Discussion ... 105

Troisième Partie

PARTHÉNOGENÈSE

Historique 111
Conduite des élevages 112
Obtention des femelles vierges et des pontes parthénogénétiques 114
Incubation des pontes parthénogénétiques et élevages des larves néonates 120
Liste des cas de parthénogenèse 124
Les types de parthénogenèse des Ephéméroptères 126
Tychoparthénogenèse de type indéterminé 126
La parthénogenèse deutérotoque de *Centroptilum luteolum* (Müll.) 136
La parthénogenèse thélytoque 143
Action de facteurs externes sur le développement embryonnaire parthénogénétique 150
Etude comparée des développements embryonnaires normaux et parthénogénétiques 152
Etude comparée des développements post-embryonnaires normaux et parthénogénétiques 160
Discussion : Les gynandromorphes et les intersexués des Ephéméroptères 166
La parthénogenèse dans quelques groupes d'Insectes à larves aquatiques (Trichoptères, Plécoptères) 172
L'évolution de la parthénogenèse chez les Ephéméroptères 175

Résumé 177

Bibliographie 181

C'est à M. le Professeur A. Dorier que je dois ma formation de zoologiste et le goût qui m'a porté à entreprendre des recherches sur les Ephéméroptères. Je lui suis infiniment reconnaissant de la façon dont il a, en toutes circonstances, orienté et facilité mes recherches. Ce travail n'aurait pas été mené à son terme sans les constants encouragements et conseils qu'il m'a prodigués, je suis heureux de lui adresser ici le témoignage de ma respectueuse affection.

PREMIERE PARTIE

SYSTEMATIQUE ET BIOLOGIE DES EPHEMEROPTERES

Généralités

Les travaux de F. J. PICTET [204] et de A. E. EATON [83] sont à l'origine de la classification des Ephéméroptères actuels. Ce dernier subdivisait sa famille des *Ephemeridæ* en trois groupes, de rang indéterminé, comportant 13 types génériques.

Les auteurs ultérieurs divisent cette famille en tribus ou sous-familles (BANKS, HANDLIRSCH) ou distribuent les espèces connues en un certain nombre de familles groupées ou non en trois ou quatre sous-ordres ou superfamilles (KLAPALEK, ULMER, SPIETH, NEEDHAM, BURKS).

Plus récemment, G. F. EDMUNDS et J. R. TRAVER [87] ont proposé une nouvelle classification comprenant 19 familles groupées en 5 superfamilles. L'étude de certains stades (larves néonates) ou de certaines structures (chorion, ruptor ovi) faisant apparaître le caractère artificiel de quelques groupements (superfamilles *Heptagenioidea* et *Leptophlebioidea* en particulier), nous n'adopterons pas cette classification au cours du présent travail.

Le « Nouveau schéma de classification » proposé par G. DEMOULIN [69] inclut les formes éphéméroptériennes fossiles et actuelles. Pour ces dernières il propose une nouvelle distribution des genres en 6 superfamilles.

Nous avons suivi ce plan qui correspond mieux à la réalité, bien qu'il nous paraisse que les *Baëtidæ*, en raison de leur type de « ruptor ovi », devraient être isolés des *Siphlonuroidea* dans une

superfamille spéciale et qu'il soit nécessaire, ainsi que G. DEMOULIN l'a pressenti, d'élever les *Leptophlebiidæ* au rang de superfamille.

LA DÉTERMINATION DES ADULTES.

La Systématique moderne utilise, pour la détermination de ces Ptérygotes primitifs, certains critères dont nous citerons les plus importants :

La structure de la nervation alaire, la présence ou l'absence d'ailes postérieures, la segmentation des tarses, permettent de séparer les différentes familles.

Les genres sont distingués par certains caractères de nervation, la forme des ailes postérieures (lorsqu'elles existent), la conformation générale des pénis du mâle, etc...

Enfin, les espèces sont essentiellement fondées sur la forme des genitalia mâles et éventuellement sur des caractéristiques de nervation, de coloration ou de taille.

Il en résulte que si la détermination des familles est relativement aisée pour les imagos des deux sexes, le problème de la détermination générique se pose pour certaines familles (*Heptageniidæ* par exemple) et la diagnose spécifique ne peut se faire qu'avec des imagos mâles.

Du point de vue pratique, il sera presque toujours nécessaire d'obtenir des imagos des deux sexes avant d'entreprendre toute expérimentation.

LA DÉTERMINATION DES LARVES ET DES NYMPHES.

Le problème de la détermination des larves et nymphes se pose de façon toute différente. Les principaux caractères des branchies et des pièces buccales sont utilisés pour distinguer les familles et les genres. Mais il faut faire appel à des détails de structure souvent très précis pour tenter de séparer les différentes espèces, sans qu'il soit toujours possible d'y parvenir.

DIFFICULTÉS DE DÉTERMINATION.

Ces difficultés ont plusieurs causes, pour la plupart inhérentes à l'état de la Systématique de l'Ordre.

Tout d'abord le recensement de la faune est loin d'être terminé, ce qui ne serait pas un inconvénient majeur si les descriptions antérieures et originales, pour la plupart fondées sur des caractères de coloration, ne présentaient pas une imprécision qui interdit souvent toute possibilité de comparaison avec une espèce nouvelle.

La « Revisional Monograph » de A. E. EATON [83] reste l'ouvrage fondamental auquel tout spécialiste doit se reporter, mais ce n'est pas un ouvrage de détermination et il n'est pas conçu comme tel.

Les « Faunes » des pays voisins, en particulier de F. KLAPALEK [144], P. ESBEN-PETERSEN [88], G. ULMER [243], E. SCHŒNEMUND [219], J. S. MIKULSKI [184], ne présentent pas cet inconvénient; malheureusement des oublis ou des confusions rendent inutilisables les tables dichotomiques des familles les plus importantes (*Heptageniidæ, Baëtidæ, Caenidæ*).

Les travaux récents de D. E. KIMMINS [140] pour les adultes et de T. T. MACAN [170] pour les larves constituent une base sûre malheureusement limitée à la faune britannique qui est assez restreinte.

Enfin les recherches de M. GRANDI [99] et E. BIANCHERI [19] en Italie, de C. BOGOESCU [23] et I. TABACARU [24] en Roumanie permettront également d'établir la systématique des Ephéméroptères européens sur des données solides.

En effet, les caractères dont la variation a été reconnue (ceux de la nervation de l'aile postérieure de certains *Baëtidæ* et *Leptophlebiidæ*, cf. E. BIANCHERI) ne peuvent plus être retenus pour établir des critères spécifiques, encore moins des distinctions génériques. De même il paraît nécessaire d'adopter certains caractères microscopiques : ornementation des pénis des ♂ des *Heptageniidæ*, vestiture des pattes des larves de *Baëtidæ* par exemple, pour établir des séparations spécifiques.

LA POECILOGONIE ET LES ÉPHÉMÉROPTÈRES

Le problème de la détermination spécifique nous conduit à évoquer celui de la poecilogonie.

Rappelons que A. GIARD [96] distinguait :

— des « espèces convergentes » : ce sont des *espèces distinctes* présentant des larves bien différentes et ayant des états adultes très voisins;

— des « espèces poecilogoniques » chez lesquelles les différents individus d'une *même espèce* ont des larves qui ne se ressemblent pas, bien que les adultes restent constamment identiques.

L'auteur reconnaissait qu'il était difficile d'établir une distinction très nette entre ces deux groupes et citait à l'appui de sa thèse le cas de *Cloëon dipterum* (L.), considéré comme ovipare dans le Nord de son habitat et vivipare dans le Sud, comme exemple de

poecilogonie géographique. Nous avons montré [65] que cet Ephéméroptère est un ovovivipare strict et que les différences de comportement notées par les auteurs antérieurs proviennent d'erreurs d'observations.

M.-L. VERRIER [252] au cours d'études sur les variations des Ephéméroptères introduit la notion de poecilogonie en lui donnant un sens quelque peu différent : elle réunit sous le nom de « poecilogonie convergente » les espèces convergentes et les espèces poecilogoniques de GIARD et propose par opposition le terme de « poecilogonie divergente » pour les cas de polymorphisme d'adultes provenant de larves semblables. Ce faisant, d'une part elle détruit la distinction de GIARD entre cas de convergence et cas de poecilogonie et, d'autre part, elle réunit sous le terme de « poecilogonie divergente » les quelques cas connus d'imagos appartenant à des espèces ou des genres distincts ayant des larves semblables.

Existe-t-il des « espèces convergentes » au sens de GIARD chez les Ephéméroptères ? Ce serait le cas du « complexe *Ephemerella - Torleya* » cité par M.-L. VERRIER [258].

Rappelons que les larves de ces deux sous-genres sont très différentes, mais que leurs imagos ♂ sont difficiles à séparer. Le problème se poserait de la même façon s'il s'agissait de deux espèces d'un même sous-genre, ce qui serait vraisemblablement le cas si l'adulte avait été connu avant que J.-A. LESTAGE décrive la larve de *E.* (*Torleya*) *belgica* Lest.

Les deux espèces pouvant se retrouver dans les mêmes stations, ce complexe constituerait, d'après M.-L. VERRIER, un cas de « poecilogonie saisonnière », l'une des espèces étant plus précoce que l'autre. Leur répartition en altitude appuierait cette manière de voir : *Torleya* ne dépassant pas 600 m dans le Massif Central, tandis qu'*Ephemerella* abonde encore à 1 200 m. Malheureusement, nos propres observations ne concordent pas avec ces conclusions : nous avons obtenu des imagos d'*Ephemerella ignita* dès la mi-février, soit trois mois avant l'apparition des adultes de *Torleya belgica* dans la même région. De plus, nous avons retrouvé des larves de cette dernière espèce à près de 1 300 m dans l'Ardèche [74].

Quant à envisager *Torleya* comme une forme de printemps d'*Ephemerella,* c'est méconnaître le cycle vital de ces deux espèces qui, comme nous avons pu l'établir, est d'une année entière.

En conséquence, nous pourrions fort bien adopter des conclusions entièrement opposées à celles de M.-L. VERRIER en disant que « ces deux espèces » ne « diffèrent » en rien « par leur répartition géographique, l'écologie de leurs larves et le cycle de leur

développement[1] » et nous ne pouvons, dans l'état actuel, que nous borner à constater sans l'expliquer la similitude de ces adultes provenant de larves différentes.

Le problème inverse s'est posé et a été signalé par G. ULMER[2] : ce spécialiste n'a pu trouver aucune différence entre des larves d'*Ecdyonurus fluminum* (Pict.), espèce européenne, et celles de *Thalerosphyrus determinatus* (Walk.), espèce de Java, bien que les imagos correspondants soient nettement différents. M.-L. VERRIER [258] a retenu ce cas pour illustrer sa thèse de la « poecilogonie divergente entre espèces de genres différents ».

Mais l'exemple pris par cet auteur comme type de « poecilogonie divergente entre espèces de même genre » nous paraît mal choisi : les larves de *Cloëon simile* Etn. et de *Cloëon dipterum* (L.) étant nettement distinctes comme l'ont encore précisé les récents travaux de T. T. MACAN [171]. Par contre, ce dernier a reconnu [172] qu'il lui était impossible de séparer les larves de *Baëtis vernus* Curt. et de *Baëtis tenax* Etn. dont les imagos mâles sont, il est vrai, très voisins.

Enfin, les cas de « poecilogonie divergente entre individus de même espèce » signalés chez des imagos de *Baëtis vernus* Curt. relèvent simplement d'un phénomène général chez les Ephéméroptères et plus accentué dans certaines familles (*Baëtidæ*) celui de la variation de la nervation alaire, variation qui affecte surtout les nervures transverses et intercalaires de l'aile postérieure.

En résumé, ces différents aspects ne représentent pas des cas de poecilogonie au sens précis de GIARD.

Toutefois, nous avons pu constater quelques rares cas de « convergence » entre larves ou imagos de genres ou d'espèces différents et des variations individuelles à l'intérieur d'une même espèce, variations qui sont du ressort de la systématique et concernent les limites de l'espèce.

NÉCESSITÉ D'UNE SYSTÉMATIQUE EXACTE.

Tous les travaux de morphologie, de biologie, de répartition, n'ont de sens et de valeur que s'ils reposent sur des déterminations sûres.

Nous en donnerons deux exemples :

---

[1] A l'exception toutefois du développement embryonnaire qui est marqué, comme nous le signalons au cours de ce travail, par une quiescence embryonnaire chez *Ephemerella ignita* dont celui de *Torleya belgica* est dépourvu.

[2] Cité d'après J.-A. LESTAGE [157].

Rhithrogena semicolorata (Curt.) a été considéré comme ayant dans les Alpes une répartition altitudinale extrêmement étendue depuis les ruisseaux de plaine jusqu'aux torrents issus des névés. D'une part, il ne s'agit pas de l'espèce en question propre à la faune britannique, mais d'une espèce voisine *R. semitincta* (Pict.). D'autre part, cette dernière se cantonne, d'après nos recherches, aux zones de basse et moyenne altitude et est relayée aux altitudes supérieures par deux ou trois espèces différentes non encore décrites. Les conclusions biogéographiques sont évidemment tout autres.

Cloëon simile Etn. est un Ephéméroptère commun dont les larves colonisent les lacs, les étangs et les mares de plaine. Nous avons retrouvé dans quelques lacs de montagne du Massif de Belledonne (lac de l'Infernet, lac Achard) un *Cloëon* dont les adultes étaient très semblables à l'espèce de plaine. Celle-ci présente deux générations annuelles, alors que l'espèce d'altitude est univoltine. Nous aurions pu conclure qu'en raison des conditions climatiques le nombre de générations variait. Ce qui est inexact puisque, ramenée en plaine, l'espèce de montagne maintient son cycle univoltine. Une observation attentive nous a montré que les deux espèces, très voisines à l'état adulte, diffèrent cependant par certains caractères des œufs et des larves, on ne sera donc pas surpris que du point de vue parthénogénétique les résultats soient également dissemblables.

Afin de préciser la distribution systématique du matériel qui a fait l'objet de nos recherches, nous rappellerons brièvement l'état actuel de nos connaissances sur la faune européenne des Ephéméroptères, les familles et genres représentés en France. Nous y ajouterons quelques réflexions critiques relatives à certaines questions de systématique.

LES ÉPHÉMÉROPTÈRES DE LA FAUNE EUROPÉENNE

Ils se répartiraient actuellement en 15 familles de 38 genres ou sous-genres :

Famille Behningiidæ Motas et Bacesco 1937 :
Behningia Lestage 1929.

Famille Palingeniidæ Klapalek 1909 :
Palingenia Burmeister 1839.

Famille Polymitarcyidæ Klapalek 1909 :
Ephoron Williamson 1802.

Famille Potamanthidæ Klapalek 1909 :
Leucorhoënanthus Lestage 1931;
Potamanthus Pictet 1845.

Famille Ephemeridæ Klapalek 1909 :
Ephemera Linné 1746.

Famille Siphlonuridæ Klapalek 1909 :
Ameletus Eaton 1885;
Metreletus Demoulin 1951;
Parameletus Bengtsson 1908;
Siphlonurus Eaton 1868.

Famille Baëtidæ Klapalek 1909 :
Baëtis Leach 1815;
Centroptilum Eaton 1869;
Cloëon Leach 1815;
Procloëon Bengtsson 1915;
Pseudocentroptilum Bogoescu 1946.

Famille Isonychiidæ Edmunds et Traver 1954 :
Isonychia Eaton 1871.

Famille Oligoneuriidæ Ulmer 1914 :
Oligoneuriella Ulmer 1924;
Oligoneurisca Lestage 1938.

Famille Ametropodidæ Ulmer 1933 :
Ametropus Albarda 1878;
Metretopus Eaton 1901.

Famille Heptageniidæ Traver 1935 :
Arthroplea Bengtsson 1909;
Ecdyonurus Eaton 1868;
Epeorus Eaton 1881;
Heptagenia Walsh 1863;
Rhithrogena Eaton 1881.

Famille Leptophlebiidæ Klapalek 1909 :
Calliarcys Eaton 1882;
Choroterpes Eaton 1881;
Habrophlebia Eaton 1881 avec 2 sous-genres :
Habroleptoïdes Schoenemund 1928,
Habrophlebia Eaton;
Leptophlebia Westwood 1840;
Paraleptophlebia Lestage 1917;
Thraulus Eaton 1881.

Famille Ephemerellidæ Klapalek 1909 :
Ephemerella Walsh 1862 avec 3 sous-genres :
Chitonophora Bengtsson 1909,
Ephemerella Walsh,
Torleya Lestage 1917;

Famille Prosopistomatidæ Lestage 1917 :
Binoculus Fourcroy 1785.

Famille Caenidæ Klapalek 1909 :
Brachycercus Curtis 1834;
Caenis Stephens 1835.

On notera un certain nombre de différences avec le dernier recensement de H. Bertrand [18]. Elles sont dues aux remaniements systématiques intervenus depuis sa parution :

— Suppression de la famille des *Metretopodidæ;*
— Isolement du genre *Isonychia* dans une famille distincte;

— Disparition des genres *Acentrella* Bengtsson et *Siphlurella* Bengtsson tombés en synonymie respectivement avec les genres *Baëtis* et *Siphlonurus;*
— Régression des genres *Habroleptoïdes* Schœnemund et *Iron* Eaton au rang de sous-genres respectifs des genres *Habrophlebia* et *Epeorus.*

En outre, nous n'avons pas cité le sous-genre *Iron* dans la liste des Ephéméroptères européens : jusqu'à preuve contraire, il est uniquement néarctique. Les formes qui lui ont été rapportées par P. STEINMANN [232], L. LÉGER [156] et E. HUBAULT [127] appartiennent à une espèce du genre *Epeorus : E. alpicola* Etn., comme l'a montré M. GAUTHIER [93]. Quant à *Iron yougoslavicus* Samal, son attribution à ce sous-genre n'a pas été confirmée.

Le genre *Cinygma* est également néarctique : sa découverte au Danemark par P. ESBEN-PETERSEN [88] restant douteuse.

LES ÉPHÉMÉROPTÈRES DE LA FAUNE FRANÇAISE

Deux familles de la faune européenne ne sont pas représentées dans notre pays :

— Famille *Behningiidæ* (genre *Behningia*);
— Famille *Ametropodidæ* (genres *Ametropus* et *Metretopus*).

Six autres genres n'ont pas été signalés jusqu'ici en France :

Leucorhoënanthus;
Parameletus;
Pseudocentroptilum;
Oligoneurisca;
Arthroplea;
Calliarcys.

Les Ephéméroptères actuellement connus de la faune française se répartiraient dans les 29 genres et sous-genres restants.

Deux genres sont cités ici avec des réserves :

— *Palingenia,* dont l'espèce *P. longicauda* Ol. n'est connue en France que d'une seule station (près de Cette), mais d'après A. E. EATON [83] cette mention ne repose que sur la capture d'une seule larve conservée dans les collections du Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass., U.S.A. D'après J.-A. LESTAGE [162], *P. longicauda* Ol. semble avoir disparu d'Europe occidentale.

— *Procloëon* : la plupart des Ephéméroptères, adultes ou larves, rapportés à celui-ci n'appartiennent pas à ce genre. En particulier, les deux *Procloëon* décrits par M.-L. VERRIER [257], *P. Hovassei*

est très vraisemblablement *Cloëon simile* Etn. et *P. Rabaudi* est au stade imago un *Cloëon* typique [255].

Enfin certains genres (*Baëtis, Cloëon, Ecdyonurus, Rhithrogena, Caenis*) demanderaient une révision complète. Quant aux déterminations spécifiques antérieures, elles n'ont souvent qu'une valeur tout à fait approximative. Signalons toutefois que M.-L. VERRIER [261] répartissait les Ephéméroptères de notre pays en 75 espèces et 29 genres.

Matériel d'étude

Nos recherches ont porté sur 53 espèces réparties en 23 genres et sous-genres.

1. *Ephoron virgo* (Oliv.)	La Vienne à Chinon (Indre-et-Loire);
2. *Potamanthus luteus* (L.) ..	La Saône à Belleville-sur-Saône (Rhône).
3. *Ephemera danica* Müll. ...	Le Rhône à Soyons (Ardèche). L'Ainan à Massieu (Isère); Ruisseau à Saint-Jean-de-la-Porte (Savoie); Le Foron à Bonne-sur-Menoge (Hte-Savoie).
4. *Ephemera glaucops* Pict. ..	Lac d'Annecy (Haute-Savoie).
5. *Ephemera vulgata* L.	Lac d'Annecy (Haute-Savoie); Lac de Paladru (Isère); Lac de Saint-Sixte (Isère); Lac de Laffrey (Isère).
6. *Siphlonurus aestivalis* Etn.	Ruisseau affluent du lac de Paladru (Isère).
7. *Siphlonurus lacustris* Etn. ..	« Délaissés » du Fier au pont de Nâves (Haute-Savoie); Lac Noir du Taillefer (Isère); Lac de Montriond (Haute-Savoie).
8. *Baëtis dorieri* Degrange ..	Le Charmeyran à La Tronche (Isère).
9. *Baëtis gemellus* Etn.	Le Charmeyran à La Tronche (Isère).
10. *Baëtis niger* (L.)	Le Méaudret à Méaudre (Isère).
11. *Baëtis pumilus* (Burm.) ...	Le Charmeyran à La Tronche (Isère).
12. *Baëtis rhodani* (Pict.)	Le Charmeyran à La Tronche (Isère); La Vence à La Monta (Isère).
13. *Baëtis scambus* Etn.	Le Fier au pont de Nâves (Haute-Savoie).
14. *Baëtis subatrebatinus* Grnd.	Le Fier au pont de Nâves (Haute-Savoie).
15. *Baëtis vernus* Curt.	Le Réaumont à Réaumont (Isère); La Veuroise à Veurey (Isère).
16. *Centroptilum ? lituratum* (Pict.)	Le Fier au pont de Nâves (Haute-Savoie).
17. *Centroptilum luteolum* (Müll.)	Etangs à Réaumont (Isère); Lac d'Annecy (Haute-Savoie).
18. *Centroptilum pennulatum* Etn.	Le Méaudret à Méaudre (Isère).
19. *Centroptilum* sp.	La Filière à son confluent avec le Fier (Haute-Savoie).
20. *Cloëon dipterum* (L.)	Bassin du Laboratoire à Grenoble (Isère); Etang du Génie à Grenoble (Isère).
21. *Cloëon inscriptum* Bengtss .	Bassin du Laboratoire à Grenoble (Isère); Etang de Jarrie (Isère).
22. *Cloëon simile* Etn	Etang à Réaumont (Isère); Lac d'Annecy (Haute-Savoie).
23. *Cloëon* sp.	Lacs Achard et de l'Infernet, Massif de Belledonne (Isère).

24. *Oligoneuriella rhenana* (Imh.)	L'Eyrieux en amont de Beauchastel (Ardèche); Le Doux à Tournon (Ardèche).
25. *Ecdyonurus fluminum* (Pict.)	Le Méaudret à Méaudre (Isère).
26. *Ecdyonurus forcipula* (Pict.)	Le Fier à Alex (Haute-Savoie).
27. *Ecdyonurus helveticus* (Etn.)	Source de l'Archiane (Drôme).
28. *Ecdyonurus insignis* (Etn.).	L'Eyrieux en amont de Beauchastel (Ardèche).
29. *Ecdyonurus venosus* (Fabr.).	Le Fier au pont de Nâves (Haute-Savoie).
30. *Epeorus alpicola* Etn.	Le Doménon à Revel (Isère); Ruisseau de Theys (Isère).
31. *Epeorus assimilis* Etn.	Le Furon à Sassenage (Isère).
32. *Heptagenia coerulans* (Rostock)	Le Rhône à Valence (Drôme).
33. *Heptagenia lateralis* (Curt.).	Le Charmeyran à La Tronche (Isère); Le Fier au pont de Nâves (Haute-Savoie).
34. *Heptagenia sulphurea* (Müll.)	Le Rhône à Valence (Drôme); Lac d'Annecy (Haute-Savoie).
35. *Rhithrogena semitincta* (Pict.)	Le Lanfrey au Fontanil (Isère); Le Furon à Lans (Isère).
36. *Rhithrogena* sp.	La Drevenne à Saint-Gervais (Isère).
37. *Choroterpes picteti* (Etn.) ..	L'Eyrieux en amont de Beauchastel (Ardèche).
38. *Habrophlebia auberti* Biancheri	Le Fier au pont de Nâves (Haute-Savoie).
39. *Habrophlebia lauta* Mc Lach.	Le Méaudret à Méaudre (Isère).
40. *Habrophlebia modesta* (Hag.)	Le Charmeyran à La Tronche (Isère).
41. *Leptophlebia marginata* (L.)	Le Rhône à Valence (Drôme).
42. *Leptophlebia vespertina* (L.)	Lac de Saint-André (Savoie); Lac Noir du Taillefer (Isère); Lac Achard (Isère).
43. *Paraleptophlebia submarginata* (Steph.)	Ruisseau des Iles à Moirans (Isère); Le Rhône à Valence (Drôme).
44. *Thraulus bellus* Etn.	Lac de Laffrey (Isère).
45. *Ephemerella ignita* (Poda)..	Le Fier au pont de Nâves (Haute-Savoie). Le Furon à Engins (Isère).
46. *E. (Chitonophora) krieghoffi* Ulm.	Le Fier au pont de Nâves (Haute-Savoie).
47. *E. (Torleya) belgica* Lest.	Ruisseau de St-Etienne-de-St-Geoirs (Isère); L'Herbasse à Pont-de-l'Herbasse (Drôme).
48. *Binoculus pennigerus* (Müll.)	Le Rhône à Valence (Drôme).
49. *Caenis horaria* (L.)	Etang à Réaumont (Isère).
50. *Caenis macrura* Steph.	Le Méaudret à Méaudre (Isère); L'Herbasse à Pont-de-l'Herbasse (Drôme).
51. *Caenis moesta* Bengtss	Lac d'Annecy (Haute-Savoie); Lac de Saint-Sixte (Isère).
52. *Caenis robusta* Etn.	Etang du Génie à Grenoble (Isère); Etang de Jarrie (Isère).
53. *Caenis* sp.	Le Fier à Alex (Haute-Savoie); Le Guiers au pont de Saint-Béron (Savoie).

Biologie des Ephéméroptères adultes

LE VOL NUPTIAL

Le vol des Ephéméroptères, la plus spectaculaire manifestation de ces Insectes avec les « chutes de manne », a été remarqué depuis fort longtemps. Il correspond à l'unique activité locomotrice de l'adulte ou presque (du mâle tout au moins), mais ce n'est que relativement tard, ainsi que le fait remarquer P. BRINCK [29], que l'on comprit qu'il s'agissait d'une sorte de danse nuptiale.

Dans son type le plus caractéristique, il peut être défini sous le nom de « vol pendulaire [3] » et a été bien décrit par F. J. PICTET [204], A. E. EATON [83] et de nombreux auteurs : c'est une sorte de mouvement plusieurs fois répété de bas en haut comportant une montée rapide, le corps maintenu presque à la verticale, et une descente en chute libre, ailes demi-ouvertes, pattes et cerques écartés.

Ce type de vol, dont de nombreux exemples ont été rapportés, est effectué par les représentants des *Ephemeridæ, Baëtidæ, Siphlonuridæ, Leptophlebiidæ, Ephemerellidæ.*

On ne l'observe cependant pas chez tous les Ephéméroptères. Chez les *Heptageniidæ,* les *Ecdyonurus* en particulier, le vol qui a souvent lieu à plusieurs mètres de hauteur est caractérisé par une sustentation presque sur place entrecoupée de brusques déplacements horizontaux de quelques mètres et retour au point de départ comme nous avons pu le constater pour *E. forcipula* Pict. (le Fier à Alex, Hte-Savoie) [4].

Les imagos ♂ en vol nuptial sont toujours orientés face à la brise, mais un coup de vent trop violent disperse les Insectes qui s'abattent sur le sol. De même, la pluie interrompt toute activité.

Seuls les mâles participent à ces danses, les femelles ne pénétrant au milieu de « l'essaim » qu'au moment de l'accouplement.

L'activité de certaines espèces semble directement influencée par l'ensoleillement. C'est ainsi qu'en juillet 1956, dans la cluse du Fier (Hte-Savoie), les danses d'*Ephemerella ignita* (Poda) débutaient vers 18 h et se poursuivaient jusqu'au coucher du soleil. On pouvait suivre la montée en altitude de ces Ephéméroptères au

---

[3] Ce type de vol n'est pas le propre des Ephéméroptères; il est pratiqué aussi par les *Chironomidæ.*

[4] De même pour *Oligoneuriella rhenana* (Imh.) dont le vol nuptial à contre courant est entrecoupé de brusques retours en arrière. Cf. M. GRANDI [104]

fur et à mesure de l'avancée de l'ombre dans la gorge, et à 20 h les derniers vols avaient lieu sur le plateau encore illuminé. *Heptagenia sulphurea* (Müll.), fin septembre 1958, sur les bords du lac d'Annecy, apparaissait vers 17 h et disparaissait avec le coucher du soleil.

Certaines espèces sont plus tardives, dans la même station en août 1957, les subimagos de *Caenis lactea* Pict. se posaient sur les promeneurs pour muer et les danses des mâles avaient lieu en pleine nuit (21 h - 22 h).

Une activité uniquement crépusculaire a été souvent attribuée aux adultes d'Ephéméroptères, en réalité leur période d'activité varie d'une espèce à l'autre.

C'est ainsi que les mâles d'*Habrophlebia modesta* Hag. dansaient de 11 h à 18 h, de mars à mai 1956, dans le vallon du Charmeyran (Isère); ceux de *Habrophlebia lauta* Mc Lachl. de 10 à 15 h à Méaudre (Isère), le 27 août 1958, et ceux de *Cloëon simile* Etn. de 14 à 17 h à Réaumont (Isère), le 20 septembre 1957.

Il existe des zones de prédilection, déjà remarquées par A. E. Eaton [83], qu'affectionnent les Ephéméroptères pour effectuer leur vol. C'est ainsi que le 6 juin 1956, le long du ruisseau de La Forteresse (Isère), les *Ecdyonurus forcipula* (Pict.) dansaient sur la route parallèle au ruisseau et distante d'une cinquantaine de mètres, alors que les *Ephemera danica* (Müll.) évoluaient au-dessus des haies qui bordaient la route. A Annecy, le 28 septembre 1958, les *Cloëon simile* Etn. volaient au-dessus des pelouses du Champ de Mars, tandis que les *Heptagenia sulphurea* Müll. étaient localisés au-dessus des allées plus chaudes qui longeaient le lac.

L'ACCOUPLEMENT

L'appariement des Ephéméroptères se produit au cours du vol nuptial. Nous l'avons observé bien des fois et chez de nombreuses espèces. Nous le décrirons chez *Cloëon simile* Etn. dont les mâles volant souvent à hauteur d'homme sont plus faciles à observer, surtout si l'on a soin de choisir un « essaim » dont les constituants soient peu nombreux. Si aucun incident ne trouble le vol (vent, nuage, odonate ou oiseau prédateurs), celui-ci peut se poursuivre pendant plusieurs minutes.

Une femelle, s'élevant des herbes où elle était posée et traversant en vol rectiligne et oblique l'essaim des mâles, est immédiatement assaillie et l'un d'eux la saisit. Le couple s'abaisse lentement puis se sépare avant de toucher le sol.

Les détails de l'accouplement n'ont pu être précisés que récemment par P. BRINCK [29] qui est parvenu à photographier l'accouplement de *Parameletus chelifer* Bengtss. dont le caractère exceptionnel est de pouvoir s'effectuer sur le sol.

Polygamie et polyandrie

A. E. EATON [83] a noté que les mâles d'Ephéméroptères étaient disposés à la polygamie et que beaucoup de femelles étaient polyandres.

Il est souvent difficile d'observer les deux partenaires d'un couple qui vient de se dissocier. Cependant, H. DRENKELFORT [76] a établi que chez *Siphlonurus lacustris* Etn. les mâles s'accouplaient jusqu'à épuisement, tandis qu'une femelle qui venait de s'apparier refusait un nouveau mâle.

Par contre, nous avons capturé un couple d'*Epeorus assimilis* Etn. (Ruisseau St-Etienne-de-St-Geoirs, 6 juin 1956) dont l'union avait duré une minute et demie et dont la femelle ne contenait plus qu'un petit nombre d'œufs, ce qui semblerait indiquer l'existence de plusieurs accouplements chez cette espèce.

A l'opposé, des femelles de *Cloëon simile* Etn. (Etang à Réaumont), dont la ponte normale a lieu en plusieurs émissions, montraient par l'évolution ultérieure de leurs œufs qu'une seule copulation avait suffi à les féconder entièrement.

Accouplements aberrants

Aucun cas d'accouplement interspécifique, encore moins intergénérique, ne paraît avoir été signalé chez les Ephéméroptères. Il se peut que, comme pour d'autres Insectes (Odonates en particulier, cf. E. LOIBL [166]), la barrière qui s'oppose à ces croisements consiste dans le comportement de refus des femelles pourchassées, alors que les mâles tentent de s'accoupler ou tout au moins se précipitent sur de nombreux leurres : diptères, coléoptères, plumes, etc.

Par contre, quelques cas d'accouplements entre imagos et subimagos ou même entre subimagos de même espèce ont été observés.

A.-J. GROS [112] a vu deux subimagos d'*Ephemera danica* Müll. accouplées, dont il ne put, il est vrai, s'emparer.

C. WESENBERG-LUND [262] note que les femelles d'*Ephemera danica* Müll. ou d'*E. vulgata* L. qui viennent de s'échapper de la dépouille nymphale sont parfois saisies par les mâles, mais il n'a pas pu s'assurer de la réalité de l'accouplement.

Le 6 juin 1956 nous avons capturé un couple aberrant de *Ephemera danica* Müll. : imago ♂ × subimago ♀. Après avoir mué, la femelle déposa ses œufs dont le développement montra qu'ils avaient été fécondés.

Une observation semblable a été faite pour un couple de *Cloëon simile* Etn. : imago ♂ × subimago ♀, capturé le 12 octobre 1955. Après la mue subimaginale, la femelle déposait ses œufs qui éclosaient les 5 et 6 novembre suivant.

Un couple semblable de *Centroptilum luteolum* (Müll.) avait été capturé le même jour. Même comportement de la femelle que ci-dessus et éclosion des œufs les 2 et 3 novembre 1955.

Il est à noter que dans les trois cas, les femelles avaient été assaillies par les mâles au sortir de l'eau, alors qu'elles traversaient un « essaim » en danse nuptiale.

L'accouplement aberrant entre subimago ♀ et imago ♂ est donc suivi d'une fécondation réelle, le gonopore de la subimago étant soit ouvert, soit perforé par les pénis du mâle. Mais la ponte n'a lieu qu'au stade imago.

Par contre, l'appariement des subimagos ♂ avec des imagos ou subimagos ♀ ne semble pas possible : les subimagos ne participant pas au vol nuptial et leurs pénis n'étant pas fonctionnels.

Ces accouplements, qui semblent exceptionnels pour les espèces où nous les avons observés, deviennent la règle chez d'autres. Les femelles d'*Oligoneuriella rhenana* (Imh.), d'après M. Grandi [104], s'accouplent à l'état de subimagos et subissent leur dernière mue (partielle) avant la ponte.

D'après le même auteur, les femelles de *Choroterpes picteti* Etn. s'accouplent, pondent et meurent à l'état de subimagos, le mâle seul atteignant le stade adulte. Nous avons pu établir qu'il en était de même chez *Thraulus bellus* Etn.

L'OVIPOSITION

L'oviposition suit l'accouplement, c'est du moins ce que l'on admet communément.

Compte tenu de très nombreuses observations faites depuis celles de J. Swammerdam [235] sur *Palingenia longicauda* (Ol.), on peut distinguer :

— les pontes en vol (fractionnées ou massives);
— les pontes à l'arrêt et en surface;
— les pontes sur support immergé.

Les pontes en vol.

Pontes fractionnées. — La femelle volette à la surface de l'eau, immerge de temps à autre l'extrémité de son abdomen et abandonne chaque fois quelques œufs. Nous l'avons observé pour *Ephemera danica* Müll., *E. glaucops* Pict. et *Rhithrogena semitincta* (Curt.).

Pontes massives. — La femelle transporte ses œufs sous forme d'une masse sphérique retenue au voisinage du gonopore par les derniers segments abdominaux excavés et recourbés. Ce type de ponte est pratiqué par *Ephemerella ignita* (Poda), il est vraisemblable que la masse d'œufs se détache en vol.

Les pontes à l'arrêt et en surface.

Chez *Habrophlebia modesta* Hag., d'après G. Pleskot [206], la femelle, agrippée à une pierre en surplomb, laisse tomber ses œufs dans l'eau.

Chez *Cloëon dipterum* (L.), espèce ovovivipare, la femelle, après une incubation de durée variable, vole vers l'eau et s'abat, les ailes étalées à la surface d'où elle ne se détachera plus. L'éclosion a lieu dès le contact des œufs avec l'eau.

Les pontes sur support immergé.

Le premier cas de ponte sous l'eau fut signalé par A. E. Eaton [81]. D'autres observations faites par de nombreux auteurs, notamment A. H. Morgan [189], H. E. Murphy [192], C. Wesenberg-Lund [262] et E. Percival et H. Whitehead [203], concernent toutes des représentants du genre *Baëtis*.

La femelle pénètre sous l'eau, tête la première, en s'accrochant fortement au substrat. Les ailes se rabattent alors sur l'abdomen, non pas en dehors et volontairement ainsi que l'indique et le figure C. Bogoescu [22], mais en dedans et passivement, sous l'effet de la tension superficielle.

En se rabattant, les ailes emprisonnent une certaine quantité d'air qui entoure également la tête et les pattes.

Puis la femelle parcourt avec agitation la pierre, parfois ressort. Dans ce cas, les ailes se redressent instantanément et les cerques se disjoignent.

Le moment de la ponte étant venu, la femelle prend un appui solide, balance vivement l'abdomen de droite à gauche et dépose des rangées d'œufs régulières et contiguës.

Après la ponte, la femelle quitte l'eau ou reste collée à sa ponte. Celle-ci est presque semi-circulaire chez *Baëtis rhodani* (Pict.), allongée en raquette chez *Baëtis dorieri* Degrange.

SLADE[5] et C. BOGOESCU [22] ont étendu ce mode de ponte aux genres *Ecdyonurus* et *Rhithrogena*. Nous n'avons pu confirmer leurs observations.

Remarques

Les mouvements des muscles alaires faciliteraient la progression des œufs à l'intérieur des oviductes et leur expulsion chez certaines espèces dont la ponte s'accomplit au cours d'un vol particulier : *Ephemerella, Rhithrogena* (voir pontes provoquées).

Comme l'a suggéré J. A. PALMEN [201], le tube digestif semble jouer également un rôle lors de l'oviposition. Chez *Centroptilum luteolum* (Müll.) et *Cloëon simile* Etn., dont nous avons pu obtenir facilement la ponte des femelles vierges, il arrive parfois que le tube digestif fasse hernie par le gonopore : la ponte est alors ralentie. Mais si le tube digestif vient à se perforer, quelques bulles de gaz s'échappent, et l'émission des œufs cesse définitivement. Ce prolapsus du tube digestif est normal chez certaines espèces (*Caenis robusta* Etn.) et suit l'expulsion des œufs.

Des pontes aberrantes, dont les « chutes de manne » sont l'un des aspects les plus spectaculaires, ont été signalées notamment par J.-A. LESTAGE [163] et M.-L. VERRIER [251]. Certaines surfaces humides, lumineuses, attirent les Ephéméroptères; cette attraction est due pour une bonne part au phototropisme positif de nombre d'espèces crépusculaires, mais aussi à un thermotropisme qui explique la localisation de certaines danses au-dessus d'allées ou de routes bituminées et réfléchissantes plutôt que sur les pelouses ou prairies avoisinantes. Les femelles porteuses d'œufs peuvent alors s'abattre sur ces surfaces et y abandonnent leur ponte.

Cette attraction s'exerce sur les individus des deux sexes, comme nous l'avons observé pour *Epeorus assimilis* Etn. et *Ephemera danica* Müll. (La Forteresse, Isère, 6 juin 1956), où, en outre, de nombreux Plécoptères ♂ et ♀ se comportaient de la même façon.

---

[5] Cité d'après C. WESENBERG-LUND [262].

LONGÉVITÉ DES ÉPHÉMÉROPTÈRES

Il peut sembler paradoxal de parler de longévité chez des Insectes dont la brièveté de la vie à l'état adulte semble l'une des caractéristiques.

Cependant, la durée du stade ailé varie normalement dans d'assez larges limites d'une espèce à l'autre. C'est ainsi que si elle n'est que de 1 à 2 heures chez *Caenis robusta* Etn. (juin 1955), elle peut atteindre 6 à 8 jours pour *Siphlonurus æstivalis* Etn. (mai 1954).

De Geer [51] avait déjà remarqué qu'il était possible de prolonger la vie des Ephéméroptères en séparant les deux sexes. Puis A. E. Eaton [83] a signalé la relation existant entre la durée du stade subimaginal et le temps de vie de l'imago : plus la première est grande, plus le second est long.

Longévité des mâles. — La vie des mâles est toujours plus courte que celle des femelles et elle est fonction de la température :

Baëtis rhodani (Pict.) :

Subimago,	16 mai	1956.
Imago,	18 mai	1956.
Meurt,	24 mai	1956.
Subimago,	10 juin	1956.
Imago,	11 juin	1956.
Meurt,	15 juin	1956.

Heptagenia lateralis (Curt.) :

Subimago,	5 mai	1956.
Imago,	7 mai	1956.
Meurt,	11 mai	1956.

Mais la vie des imagos ♂ peut être infiniment plus brève : nous avons observé une véritable « pluie des morts » au cours d'un vol nuptial de *Caenis macrura* Steph. (15 août 1956, 18 h 30 - 19 h, le Fier au pont de Nâves, Hte-Savoie).

Longévité des femelles. — Il faut évidemment distinguer les espèces ovipares des ovovivipares (L. Berner [12], G. F. Edmunds [84]) et tenir compte de l'état physiologique des sujets (femelles vierges, fécondées ou ayant pondu).

D'après nos observations chez *Cloëon dipterum* (L.) la durée de l'incubation est d'une quinzaine de jours et la déposition des œufs est suivie presque immédiatement de la mort de l'Insecte. Par

contre, des femelles vierges ont eu la durée de leur vie imaginale doublée (30 mai 1956 au 26 juin 1956).

Chez les espèces ovipares, à la suppression du vol et de la fécondation correspond un allongement de la vie de l'imago (7 jours pour *Baëtis rhodani* (Pict.) et 24 h seulement pour *Cloëon simile* Etn.).

Il est communément admis que les femelles d'Ephéméroptères ne survivent pas à la ponte, on note cependant de nombreuses exceptions : *Baëtis rhodani* (Pict.) 48 h, et *Ephemerella ignita* (Poda) 4 jours de survie après ponte fécondée, *Baëtis pumilus* (Burm.) 4 jours après ponte provoquée non fécondée.

DEUXIEME PARTIE

ŒUFS - ECLOSION LARVES NEONATES

Les œufs des Ephéméroptères

De même qu'il ne nous a pas été possible de citer toutes les observations concernant la ponte des Ephéméroptères, nous ne pouvons indiquer toutes les descriptions isolées concernant les œufs de ces Insectes. Nous signalerons seulement les travaux d'ensemble, relativement peu nombreux.

Le premier, celui de S. BENGTSSON [7], présente un intérêt particulier car il concerne des Ephéméroptères paléarctiques et comporte une étude approfondie de la structure du chorion et des appareils de fixation.

La même année, 1913, paraît le travail de A. H. MORGAN [189] où se trouvent figurés ou brièvement décrits les œufs de 17 espèces d'Ephéméroptères américains.

Enfin, en 1933, une étude de O. R. SMITH [227] portant sur les œufs de 130 espèces nord-américaines est incorporée à l'ouvrage de NEEDHAM, TRAVER et HSU [197].

TECHNIQUES ET MATÉRIEL D'ÉTUDE

Toutes les fois que cela a été possible, nous avons étudié les œufs à l'état frais. En effet, les œufs extraits de spécimens fixés ont souvent une forme atypique et les structures adhésives y sont mal conservées.

Les œufs éclos représentent un matériel encore plus favorable. Leur examen nous a permis de mettre en évidence certaines structures, telles que les micropyles, restées méconnues jusqu'ici.

Pour l'étude du chorion et de ses dispositifs de fixation, nous avons utilisé des colorations au mucicarmin et au bleu d'aniline (en solution à 2 % dans l'eau acétifiée).

Il nous a aussi paru intéressant d'examiner ces structures adhésives avant leur modification au contact de l'eau. Nous avons alors fait pondre les femelles ou extrait leurs œufs dans un liquide physiologique (liquide de Yeager par exemple) et procédé ensuite à une coloration.

Nous avons utilisé avec succès, sur certains œufs éclos, un traitement par l'alcool à 95° pour séparer l'exochorion de l'endochorion.

La technique des coupes n'a été employée qu'exceptionnellement (œufs de *Siphlonurus*, d'*Oligoneuriella*).

Tous les dessins et observations ont été faits à l'aide d'objectifs à immersion à eau : la fragilité des œufs ne permettant pas un montage satisfaisant en préparation. Toutefois, des fragments de chorion ont été montés soit au baume du Canada soit au polyvinyl lactophénol.

Nous avons étudié les œufs de 51 espèces, se répartissant en 22 genres ou sous-genres et 11 familles :

Famille Polymitarcyidæ :
1. *Ephoron virgo* (Oliv.).

Famille Potamanthidæ :
2. *Potamanthus luteus* (L.).

Famille Ephemeridæ :
3. *Ephemera danica* Müll.
4. *E. glaucops* Pict.
5. *E. vulgata* L.

Famille Siphlonuridæ :
6. *Siphlonurus lacustris* Etn.
7. *S. aestivalis* Etn.

Famille Baëtidæ :
8. *Baëtis dorieri* Degrange.
9. *B. gemellus* Etn.
10. *B. rhodani* (Pict.).
11. *B. scambus* Etn.
12. *B. vernus* Curt.
13. *B. subatrebatinus* Grnd.
14. *B. niger* (L.).
15. *B. pumilus* (Burm.).
16. *Centroptilum* ? *lituratum* (Pict.).
17. *C. luteolum* (Müll.).
18. *C. pennulatum* Etn.
19. *Centroptilum* sp.
20. *Cloëon dipterum* (L.).
21. *C. simile* Etn.
22. *Cloëon* sp.

Famille Oligoneuriidæ :
23. *Oligoneuriella rhenana* (Imh.).

Famille Heptageniidæ :
24. *Epeorus assimilis* Etn.
25. *E. alpicola* Etn.
26. *Ecdyonurus fluminum* (Pict.).
27. *E. forcipula* (Pict.).
28. *E. helveticus* (Etn.).
29. *E. insignis* (Etn.).
30. *Heptagenia coerulans* (Rostock).
31. *H. lateralis* (Curt.).
32. *H. sulphurea* (Müll.).
33. *Rhithrogena semitincta* (Pict.).
34. *Rhithrogena* sp.

Famille Leptophlebiidæ :
35. *Choroterpes picteti* (Etn.).
36. *Habrophlebia auberti* Biancheri.
37. *H. lauta* Mc Lachl.
38. *H. modesta* Hag.
39. *Leptophlebia marginata* (L.).
40. *L. vespertina* (L.).
41. *Paraleptophlebia submarginata* (Steph.).
42. *Thraulus bellus* Etn.

Famille Ephemerellidæ :
43. *Ephemerella (Ephemerella) ignita* (Poda).
44. *E. (Chitonophora) krieghoffi* Ulm.
45. *E. (Torleya) belgica Lest.*

Famille Prosopistomatidæ :
46. *Binoculus pennigerus* (Müll.).

Famille Caenidæ :
47. *Caenis horaria* (L.).
48. *C. macrura* Steph.
49. *C. moesta* Bengtss.
50. *C. robusta* Etn.
51. *Caenis* sp.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES ŒUFS

Membranes.

Avec S. Bengtsson [7] nous distinguerons dans le chorion deux couches qui se séparent assez facilement chez certaines espèces :

— Un exochorion se colorant en bleu par le bleu d'aniline et portant les organes adhésifs, lorsqu'ils existent.

— Un endochorion restant incolore après traitement par le bleu d'aniline et le plus souvent lisse.

En outre, on trouve à l'intérieur de l'œuf éclos une membrane ordinairement rétractée que nous nommerons « membrane vitelline », comme l'auteur suédois, bien que sa structure et sa formation soient plus complexes si l'on se réfère à ce qui a été observé chez d'autres Insectes (Plécoptères).

Structures adhésives et structures micropylaires.

Ce sont des formations entièrement distinctes, mais entre lesquelles une confusion a pu s'établir à la suite de R. LEUCKART [164] qui, examinant l'épithéma polaire (structure adhésive) d'un œuf de *Ephoron virgo* (Oliv.) (= *Palingenia horaria*), y voit une masse de spermatozoïdes collés sur l'appareil micropylaire.

Les recherches ultérieures de H. GRENACHER [111] et de J. A. PALMEN [201] montrèrent que l'explication de R. LEUCKART était indéfendable, cette formation existant déjà sur les œufs ovariens des nymphes.

Malgré ces mises au point, les termes de « micropylar structures » ou « micropylar apparatus » sont encore employés par A. H. MORGAN [189] pour désigner les structures adhésives coiffant le ou les pôles de certains œufs.

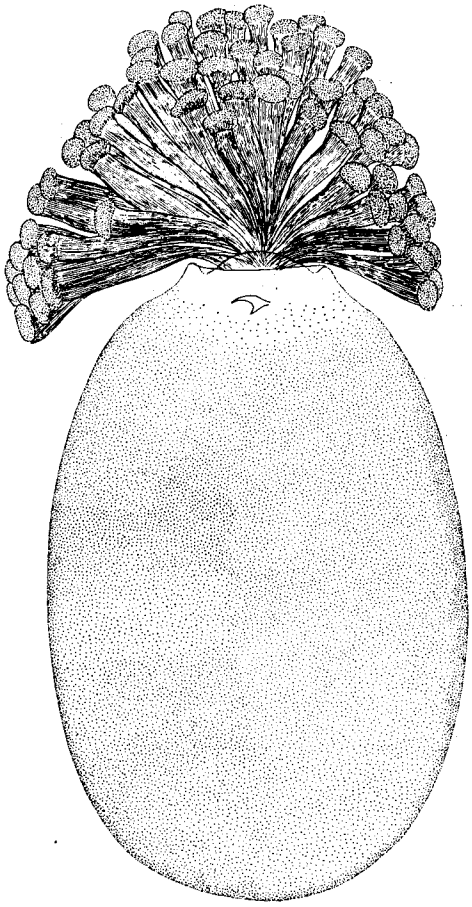
A la suite de la tentative malheureuse de R. LEUCKART [164], S. BENGTSSON [7] fut, à notre connaissance, le seul à rechercher systématiquement les micropyles des œufs des Ephéméroptères. Mais le matériel utilisé (œufs frais ou fixés mais non éclos) et les méthodes employées (coupes) s'y prêtaient mal. De plus, influencé peut-être par les travaux antérieurs, il rechercha uniquement les micropyles aux pôles de l'œuf et crut les découvrir chez trois espèces : *Ephemerella lactata* Bengtss., *Chitonophora aurivilii* Bengtss. et *Caenis horaria* (L.), il s'agissait en réalité pour les deux premières d'un renforcement du chorion qui supporte l'épithéma et pour la dernière de zones ponctuées qui jouent le même rôle.

En 1956, nous avons signalé [59] chez 24 espèces d'Ephéméroptères la présence de véritables micropyles monopores, en nombre variable et à position latérale, qui, par leur structure, sur laquelle nous reviendrons par la suite, peuvent se rapporter à quatre types principaux.

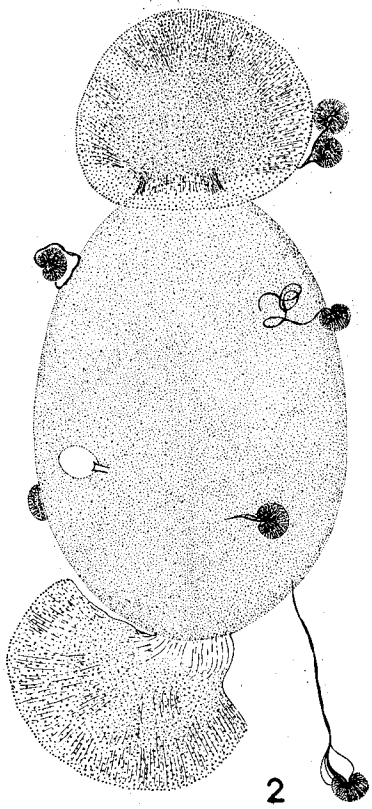
PLANCHE I

1. *Ephoron virgo* (Oliv.), œuf.
2. *Potamanthus luteus* (L.), œuf.
3. — organes de fixation.
4. — micropyle.
5. *Ephoron virgo* (Oliv.), micropyle.
6. *Oligoneuriella rhenana* (Imh.), micropyle.
7. — œuf.

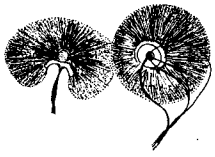
(Œufs × 295 ; micropyles et organes de fixation × 885.)



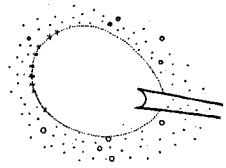
1



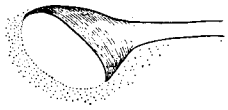
2



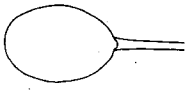
3



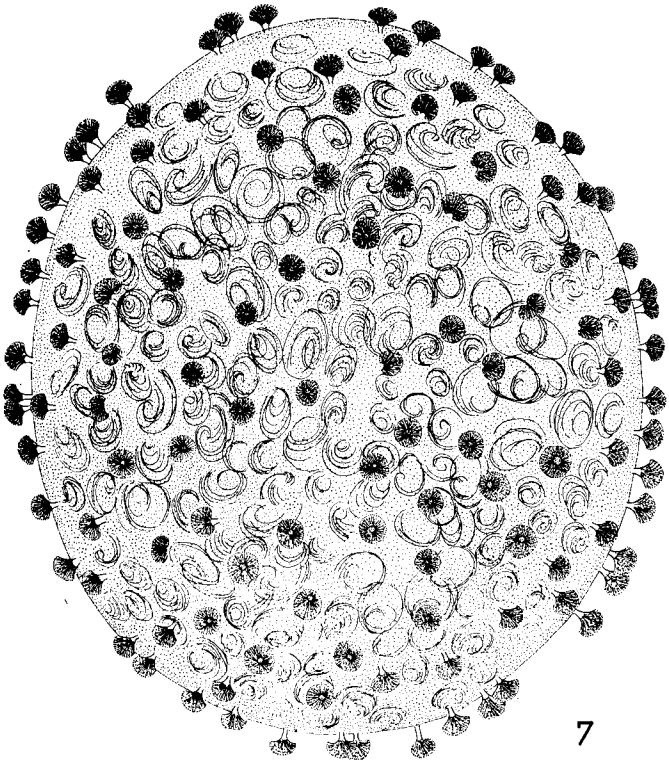
4



5



6



7

Partie descriptive

1. *Ephoron virgo* (Olivier) (Planche I, fig. 1).

Reaumur [212], H. Burmeister [34], R. Leuckart [164], N. Joly [134] et plus récemment J.-R. Denis, P. Paris et M. Pillon [70] ont étudiés à différents points de vue les œufs de cette espèce.

Nombre. — 700 à 800 selon Reaumur, 500 seulement d'après N. Joly.

Forme. — Œuf ovoïde, pôle antérieur arrondi libre, pôle postérieur plus effilé coiffé d'un épithéma.

Dimensions. — 266 μ de longueur (sans l'épithéma) sur 175 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,5 μ) finement ponctué et réfringent; endochorion (4 μ) constitué de deux couches dont la plus interne (1 μ) fortement réfringente.

Appareil de fixation. — Durant le vol de ponte la cohésion des œufs dans la « grappe » serait due à l'existence d'une substance soluble dans l'eau mais coagulée par l'alcool.

Dans l'eau, la fixation au substrat est assurée par l'épithéma, celui-ci mesure de 147 à 168 μ de large sur 84 à 92 μ de hauteur. Il s'insère sur une calotte délimitée par un anneau en relief de 38 μ de diamètre et de 4 μ d'épaisseur.

Sur des œufs frais l'épithéma apparaît constitué non de spermatozoïdes comme l'indique R. Leuckart [164] ou de tubes comme le dit N. Joly [134], mais par des formations constituées de faisceaux de très fines fibrilles terminées par de petits corpuscules réfringents.

Micropyles (Planche I, fig. 5). — R. Leuckart [164] et N. Joly [134] ont cru déceler les micropyles sous l'épithéma.

Les 3 ou 4 micropyles sont répartis sur un cercle, un peu en dehors de l'anneau qui limite la base de l'épithéma.

Chaque micropyle comporte une petite calotte en relief qui donne accès au tube micropylaire. Dimensions : calotte 11 μ de largeur, calotte et tube 21 μ de longueur.

Ce type de structure n'a été retrouvé dans aucun autre genre.

Les œufs d'*Ephoron leukon* Williamson ont été décrits par A. H. Morgan [189] et F. P. Ide [130]; ceux d'*Ephoron album* (Say) par O. R. Smith [227]. Ces œufs qui possèdent un épithéma polaire semblable à celui d'*Ephoron virgo* (Oliv.) s'en distinguent par la présence d'un chorion réticulé.

2. *Potamanthus luteus* (L.) (Planche I, fig. 2).

L. Dufour [78] sous « *Ephemera lutea* », H. Grenacher [111], N. et E. Joly [135] sous « *Baëtis sulphurea* », et J. A. Palmen [201] ont étudié les œufs de cette espèce.

Forme. — Œuf ovoïde portant un épithéma à chaque pôle.

Dimensions. — 168 μ de longueur (épithémas non compris) sur 125 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (1,5 μ) granuleux, endochorion (0,5 μ) lisse.

Appareil de fixation. — La fixation des œufs au substrat est assurée à la fois par les épithémas et par des « organes accessoires ».

Chaque épithéma (78 μ de largeur sur 58 μ de hauteur) est formé de très fins filaments terminés par de petits globules réfringents. L'aire d'insertion des filaments étant une couronne polaire, la présence, notée par les auteurs antérieurs, d'une cavité à l'intérieur de l'épithéma s'explique naturellement.

Les organes de fixation accessoires (Planche I, fig. 3), semblables à ceux des *Ephemerellidæ*, sont de petites sphères fibrillaires reliées au chorion par des filaments torsadés.

Micropyles (Planche, I, fig. 4). — Les trois micropyles sont situés dans la zone moyenne de l'œuf, un peu rapprochés de l'un des pôles. Chacun d'eux comporte une plage ovale (19 à 21 μ de longueur) et un tube micropylaire (12 μ de longueur, 3 μ de diamètre).

Les œufs de *Potamanthus rufus* Argo ont été figurés par O. R. Smith [227] et F. P. Ide [130] ; ils ressemblent, aux dimensions près, à ceux de *P. luteus* (L.).

3. *Ephemera danica* Müll. (Planche II, fig. 9).

Nombre. — 2 434 à 4 600 œufs.

Forme. — Les œufs émis dans un liquide physiologique conservent la forme qu'ils possédaient à l'intérieur du corps de la femelle et présentent l'aspect « en tonneau » décrit par S. Bengtsson [7]. Pondus dans l'eau ils régularisent rapidement leur forme (ovoïde) par gonflement.

Dimensions. — 250 à 269 μ de longueur sur 136 à 156 μ de largeur.

Chorion [1]. — Exochorion (2 μ) très finement réticulé : mailles polygonales irrégulières de 1,5 à 2 μ de diamètre; endochorion (0,5 μ) lisse, incolore.

Appareil de fixation. — Quelques heures après leur déposition les œufs adhèrent entre eux et au substrat par l'intermédiaire d'une substance mucilagineuse incolore, finement granuleuse et dépourvue de toute structure fibrillaire.

Si les œufs sont émis dans un liquide physiologique, la substance adhésive ne gonfle pas et forme une couche continue (4 à 8 μ d'épaisseur) autour de l'œuf. Colorée alors par le bleu d'aniline elle peut être détachée sous forme d'une « membrane » qui présente une « fenêtre » oblongue (8 μ de longueur, 4 μ de largeur) à l'emplacement de chaque plage micropylaire (Planche II, fig. 11.).

Micropyles (Planche II, fig. 10). — Les micropyles, au nombre de 2 ou 3, occupent la zone moyenne de l'œuf. Leurs positions relatives sont quelconques (superposés, en file, etc.) ; par contre l'orientation des tubes est constante.

L'ouverture micropylaire ovale (4 μ de longueur) est suivie d'un tube d'abord en saillie (12 μ) puis interne (22 μ).

4. *Ephemera glaucops* Pict.

Nombre. — 2 787 œufs.

Forme. — Œufs presque cylindriques avec extrémités arrondies.

Dimensions. — 243 à 264 μ de longueur sur 151 à 168 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (2 μ) finement granuleux, endochorion (0,5 μ) lisse, réfringent.

Appareil de fixation. — Semblable à celui de l'espèce précédente.

Micropyles. — Deux ou trois micropyles situés dans la zone moyenne de l'œuf, mais un peu rapprochés de l'un des pôles. Tubes micropylaires très longs : partie en relief 31 à 32 μ, partie interne 19 à 20 μ.

---

[1] L'épaisseur du chorion signalée par S. Bengtsson [7] comporte celle de la couche adhésive.

5. *Ephemera vulgata* L.

Forme et dimensions. — Œufs ovoïdes — 273 à 304 μ de longueur sur 191 à 214 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion réticulé comme chez *E. danica* Müll.

Appareil de fixation. — Semblable à celui des deux espèces précédentes.

Micropyles. — Trois ou quatre micropyles identiques à ceux d'*E. danica* Müll.

Les œufs des trois espèces que nous venons d'étudier ont été brièvement décrits par S. Bengtsson [7] qui n'a pu y découvrir aucune formation micropylaire. O. R. Smith [227] signale chez les trois espèces américaines étudiées l'absence d'ornementation du chorion et l'existence d'une substance gélatineuse faisant adhérer les œufs au substrat.

6. *Siphlonurus lacustris* Etn. (Planche II, fig. 6).

Nombre. — 1 712 à 2 499 œufs.

Forme. — Œufs régulièrement ovales.

Dimensions. — 183 à 199 μ de longueur sur 136 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,5 à 1 μ), légèrement ponctué, verdâtre; endochorion (0,5 μ) lisse, réfringent, incolore.

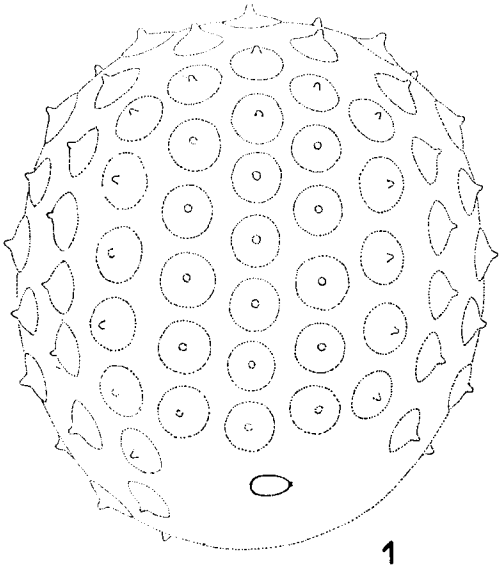
Appareil de fixation. — Tout autour de l'exochorion (à l'exception des plages micropylaires) s'étend une couche (16 μ au niveau des pôles, 12 μ dans la région moyenne de l'œuf) formée de groupes de filaments régulièrement disposés en spirales, dont chaque peloton est coiffé d'un mamelon hémisphérique translucide (11 à 12 μ de diamètre) terminé par un petit globule réfringent. De place en place on observe sur les filaments de petits corpuscules en forme de lentilles biconvexes (6 à 7 μ de hauteur, 4 μ d'épaisseur). Dans le liquide physiologique les œufs adhèrent simplement au substrat. Dans l'eau on note un gonflement progressif (12 à 24 h) des mamelons translucides qui se résolvent en touffes de filaments ténus faisant saillie à la surface du reste de la couche adhésive. Celle-ci augmente progressivement d'épaisseur, ses filaments se déroulent et rayonnent autour de l'œuf. Chaque filament est terminé par un très fin granule de 1,5 μ de diamètre.

Cette évolution de la couche adhésive laisse supposer l'existence d'une substance (insoluble dans le liquide physiologique mais soluble dans l'eau) qui empêche le gonflement des filaments à l'intérieur du corps de la femelle. Le premier temps de fixation (qui a lieu dans les deux cas) serait dû aux corpuscules réfringents qui terminent les mamelons translucides. Le deuxième temps, qui ne se produit que dans l'eau, se fait par l'intermédiaire des granules qui terminent chaque filament.

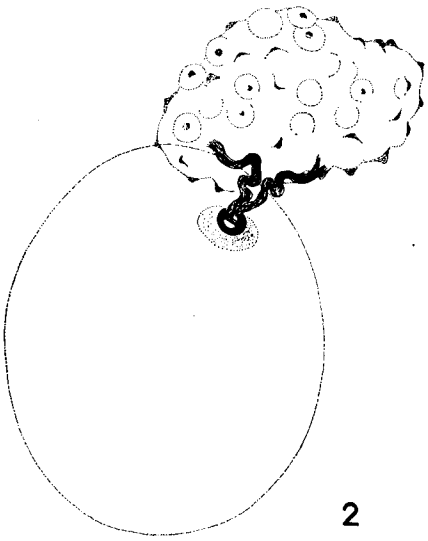
Planche II

1. *Binoculus pennigerus* (Müll.), œuf.
2. — mode de fixation de l'exochorion (X 195).
3. — détail d'un mamelon adhésif.
4. — micropyle, vu de face.
5. — micropyle, en coupe.
6. *Siphlonurus lacustris* Etn., œuf.
7. — micropyle.
8. — couche adhésive en cours de gonflement (X 585).
9. *Ephemera danica* Müll., œuf.
10. — micropyle.
11. — « plage micropylaire » de la couche adhésive.

(Œufs × 295; micropyles et organes de fixation × 885.)



1

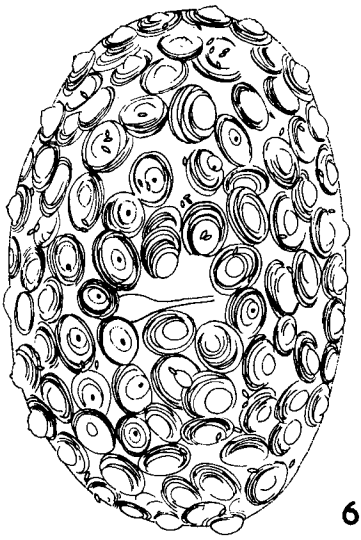


2

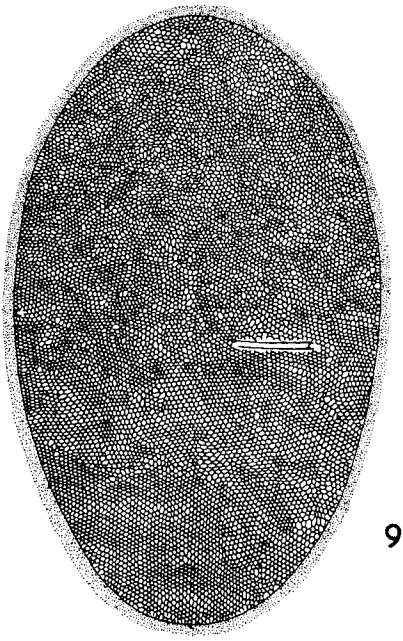
3

4

5

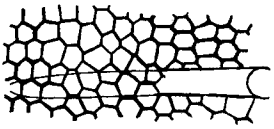


6

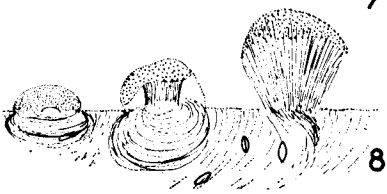


9

7



10



8

11

Micropyles. — Les micropyles au nombre de 3, 4 ou 5 sont situés dans la région moyenne de l'œuf. Leurs positions respectives sont variables mais très souvent deux micropyles sont jumelés et disposés parallèlement l'un à l'autre.

Chaque micropyle est en forme de raquette : la plage micropylaire ovale (19 μ de long, 10 μ de large) se prolonge par une partie rétrécie (10 μ de long, 4 μ de large) à laquelle fait suite le canal micropylaire proprement dit (10 μ de longueur, 4 μ d'ouverture externe et 1 μ seulement de diamètre interne).

7. *Siphlonurus aestivalis* Etn.

Nombre. — 933 à 2 678 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs régulièrement ovales de 253 à 285 μ de longueur sur 207 à 230 μ de largeur.

Chorion et appareil de fixation. — Semblables à ceux de l'espèce précédente à l'exception des corpuscules réfringents disposés dans la masse fibrillaire qui affectent ici la forme de parallélépipèdes assez réguliers de 3 à 5 μ de côté.

Micropyles. — Les micropyles sont de plus grande dimension et de structure un peu différente de celle de l'espèce précédente. La plage micropylaire (25 μ de longueur, 21 μ de largeur) est immédiatement suivie d'un canal de 15 μ de longueur et de 6 μ de diamètre externe.

Les œufs de *Siphlonurus aestivalis* Etn. et de *S. linnaeanus* (Etn.). (= *Siphlurella thomsoni* Bengtss.) ont été examinés par S. Bengtsson [7] qui a interprété de façon erronée la couche adhésive (chorion fibrillaire) et le chorion (membrane vitelline).

O. R. Smith [227] donne les dimensions de ceux de trois espèces nord-américaines et signale que les œufs déposés dans l'eau adhèrent entre eux et au substrat par l'intermédiaire d'une substance gélatineuse.

8. *Baëtis dorieri* Degrange.
9. *B. gemellus* Etn.
10. *B. rhodani* (Pict.).
11. *B. scambus* Etn.
12. *B. vernus* Curt.

Les œufs de ces 5 espèces présentent un certain nombre de caractères communs :

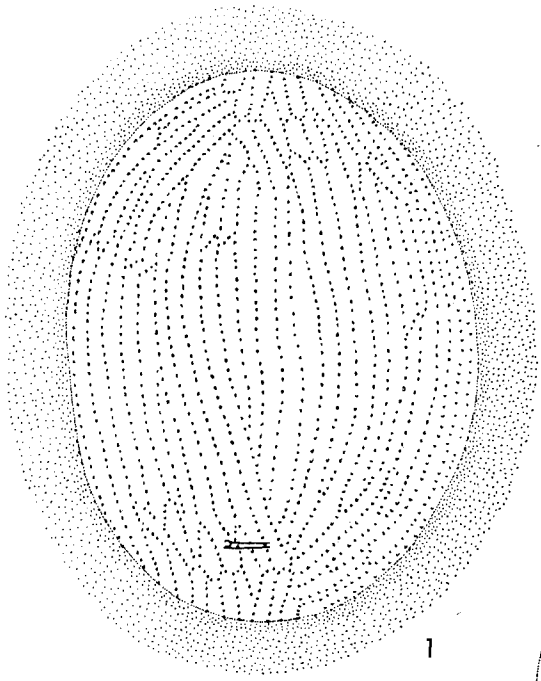
Forme. — Œufs régulièrement ovales.

Chorion double (2,5 à 3 μ) mais exochorion et endochorion difficilement séparables; exochorion lisse ou très faiblement ponctué (*B. scambus*); endochorion lisse.

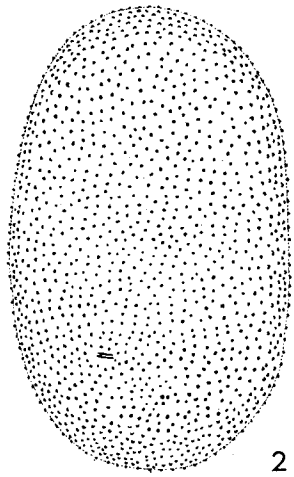
Planche III

1. *Baëtis subatrebatinus* Grnd., œuf.
2. *Baëtis niger* (L.), œuf.
3. *Baëtis pumilus* (Burm.), œuf.
4. *Centroptilum* sp., œuf.
5. *Cloëon* sp., œuf.

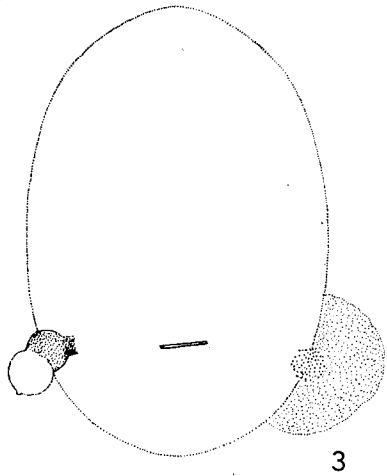
(Œufs × 440.)



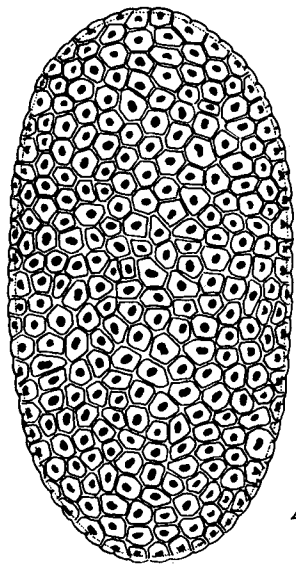
1



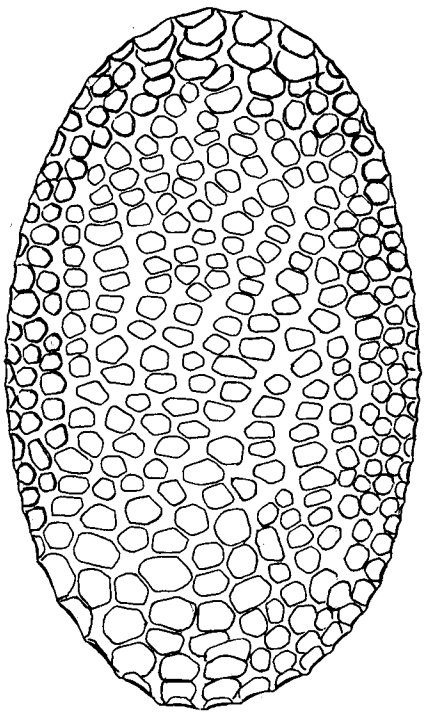
2



3



4



5

Appareil de fixation représenté par une couche mucilagineuse, très finement fibrillaire, qui gonfle au contact de l'eau, réunit les œufs entre eux et cimente la ponte au substrat (pontes sur support immergé).

Micropyles. — Les deux micropyles, rapprochés du pôle postérieur, sont situés à 180° l'un de l'autre. Chacun d'eux se compose d'un canal (16 à 23 μ de longueur) partiellement en relief sur le chorion.

Ces œufs diffèrent par leurs dimensions :

	B. dorieri	*B. gemellus*	*B. rhodani*	*B. scambus*	*B. vernus*
Longueur	160 μ	156 μ	172 μ	168 μ	136-144 μ
Largeur	113-117 μ	101 μ	121 μ	129 μ	97-105 μ

13. *Baëtis subatrebatinus* Grnd. (Planche III, fig. 1).

Nombre. — 735 œufs.

Forme. — Œufs ovales avec extrémités arrondies.

Dimensions. — 164 à 172 μ de longueur sur 113-129 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,5 μ - 0,75 μ) incolore, orné de lignes méridiennes (distantes de 5 μ dans la région moyenne de l'œuf), de ponctuations réfringentes, endochorion (1 μ) jaune, lisse.

Appareil de fixation. — L'œuf est entouré d'une couche mucilagineuse atteignant 20 μ d'épaisseur après gonflement.

Micropyle. — Un seul micropyle, situé près du pôle postérieur, sous forme d'un tube de 39 μ de long et 4 μ de diamètre.

14. *Baëtis niger* (L.) (Planche III, fig. 2).

Nombre. — 592 œufs.

Forme. — Œufs ovales avec extrémités arrondies.

Dimensions. — 152 μ de longueur sur 98 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,5 μ) porte des granulations réfringentes de 1 μ de diamètre; endochorion (0,5 μ) lisse.

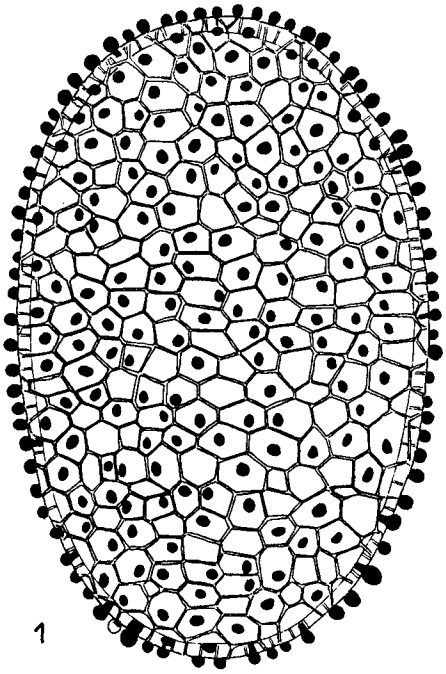
Appareil de fixation. — Dans les pontes les œufs étaient réunis entre eux par une sorte de gelée.

Micropyles. — Deux micropyles situés à 180° l'un de l'autre, rapprochés du pôle postérieur. Chaque micropyle comporte une plage circulaire (6 μ de diamètre), assez mal délimitée mais dépourvue de granules, et un tube micropylaire court (6 à 8 μ de longueur et 2 μ de largeur).

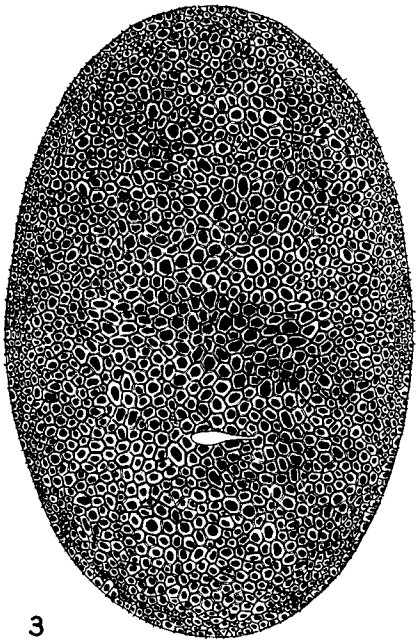
PLANCHE IV

1. *Centroptilum pennulatum* Etn., œuf.
2. — micropyle.
3. *Centroptilum luteolum* (Müll.), œuf.
4. — micropyle.
5. *Centroptilum ? lituratum* (Pict.), œuf.
6. — micropyle.
7. *Cloëon simile* Etn., œuf.
8. — micropyle.

(Œufs × 440; micropyles × 1 325.)

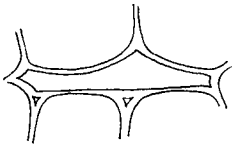


1

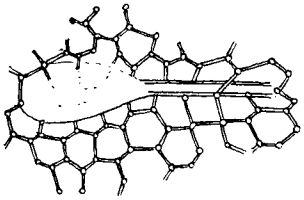


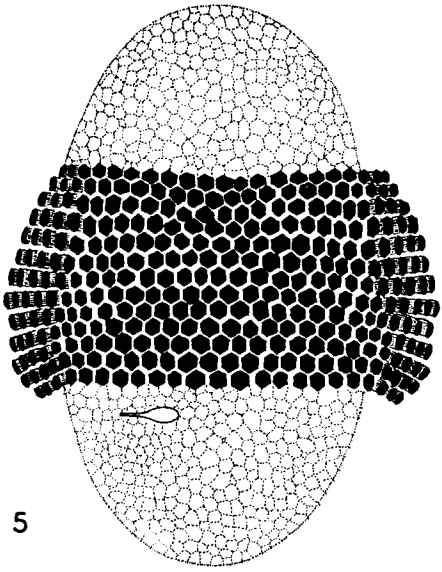
3

2

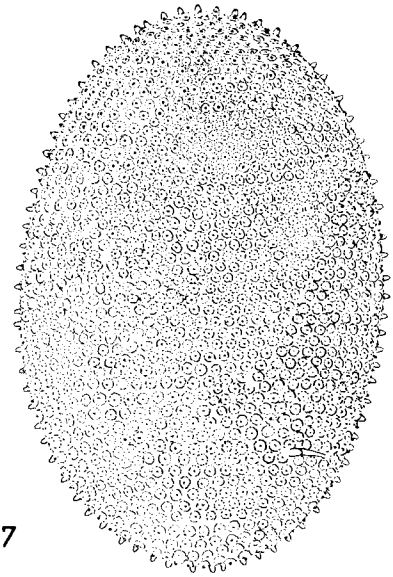


4





5



7

6

8

15. *Baëtis pumilus* (Burm.) (Planche III, fig. 3).

Nombre. — 1 019 à 1 190 œufs.

Forme. — Œufs régulièrement ovales avec extrémités arrondies.

Dimensions. — 152-160 μ de longueur sur 101 à 109 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,25 μ) finement chagriné, endochorion (1 μ) lisse.

Appareil de fixation. — Les œufs recueillis dans un liquide physiologique et colorés au bleu d'aniline présentent deux dispositifs d'ancrage, situés près du pôle postérieur de l'œuf à 180° l'un de l'autre, en forme de glands. Dans l'eau la partie terminale gonfle et s'étale en forme de disque.

Micropyles. — Deux micropyles situés à mi-distance de la zone moyenne de l'œuf et du pôle postérieur, à 180° l'un de l'autre. Le tube micropylaire atteint 19 μ de long sur 2 μ de large.

16. *Centroptilum* ? *lituratum* (Pict.) (Planche IV, fig. 5 et 6).

Nombre. — 2 174 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs régulièrement ovales mesurant 164 μ de longueur sur 101 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,25 - 1 μ) réticulé, mailles hexagonales (5 μ de diamètre) dans la zone moyenne, plus irrégulières et plus petites vers les pôles; endochorion (1 μ) lisse, incolore.

Appareil de fixation porté par la zone moyenne de l'œuf. Chaque « alvéole » de cette zone possède un organe adhésif (6 à 20 μ de haut) formé de très fines fibrilles agglomérées.

Micropyles. — Deux micropyles situés au-dessous de la zone adhésive à 180° l'un de l'autre. Chaque micropyle comporte une plage ovale (10 μ de longueur) suivie d'un tube de 7 μ de long.

C. Bogoescu [23] a figuré les œufs de *Centroptilum romanicum* Bogoescu et de *C. nana* Bogoescu dont la structure rappelle celle que nous venons de décrire.

17. *Centroptilum luteolum* (Müll.) (Planche IV, fig. 3 et 4).

Nombre. — 960 à 1 513 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs presque cylindriques à extrémités hémisphériques, 183 à 191 μ de longueur sur 125 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,5 - 4 μ) réticulé, mailles hexa ou heptagonales formant des alvéoles de 3 à 4 μ de diamètre et de 4 μ de profondeur; endochorion (1 - 1,5 μ) lisse.

Appareil de fixation. — Sur les œufs émis dans un liquide physiologique et colorés au bleu d'aniline on observe dans chaque alvéole un globule réfringent fortement coloré. Au contact de l'eau et après gonflement, ces formations donnent une substance mucilagineuse translucide qui fixe l'œuf au substrat.

Micropyles. — Deux micropyles rapprochés du pôle postérieur, situés à 180° l'un de l'autre. Chacun d'eux comporte une plage ovale (10 μ de long, 6 μ de large) dépourvue de réticulation et un tube de 13 μ de long sur 2 μ de diamètre.

18. *Centroptilum pennulatum* Etn. (Planche IV, fig. 1 et 2).

Nombre. — 1 327 à 2 410 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs régulièrement ovales, 183-191 μ de longueur, 113 à 121 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,5 - 1,5 μ) réticulé, mailles penta-, hexa- ou heptagonales, les alvéoles mesurent 6 μ de profondeur et 4 à 9 μ de côté; endochorion lisse, transparent.

Appareil de fixation. — A l'intérieur de chaque alvéole on note une formation réfringente, « en champignon », de 3 à 4 μ de diamètre et de 12 μ de hauteur, à rôle adhésif.

Micropyles. — Deux micropyles rapprochés du pôle postérieur et situés à 180° l'un de l'autre, surtout apparents par l'irrégularité de la réticulation à leur niveau.

19. *Centroptilum* sp. (Planche III, fig. 4).

Les œufs de cette espèce diffèrent de ceux de *C. pennulatum* Etn. par leur taille (168 μ de longueur sur 94 μ de largeur) et par la dimension des alvéoles (4 à 7 μ de côté).

20. *Cloëon dipterum* (L.).

Nombre. — 898 et 910 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs régulièrement ovales de dimensions assez variables en raison sans doute du mode de reproduction de cette espèce (ovoviviparité) : 143 à 191 μ de longueur sur 86 à 136 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,25 μ) lisse, endochorion (0,75 μ) réfringent.

Appareil de fixation. — Lors de la ponte, qui est suivie presque instantanément de l'éclosion, l'œuf adhère très fortement au substrat par l'intermédiaire de l'exochorion.

Micropyles. — Deux micropyles, rapprochés du pôle postérieur, à 180° l'un de l'autre.

21. *Cloëon simile* Etn. (Planche IV, fig. 7 et 8).

Nombre. — 2 378 à 3 415 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs régulièrement ovales, 183-191 μ de longueur sur 129-136 μ de largeur.

Chorion. — Les œufs, blancs immédiatement après la ponte, virent au jaune dans les heures qui suivent. Exochorion (1 μ) incolore, présente une réticulation sous forme de plages circulaires (3 à 4 μ de diamètre) contiguës et délimitées par de petites granulations réfringentes, au centre de chaque plage s'élève un mamelon de 4 μ de hauteur; endochorion (1 - 1,5 μ) lisse, jaune.

Appareil de fixation. — La fixation des œufs au substrat, qui n'a lieu que quelques heures après leur déposition, se fait par l'intermédiaire des mamelons réfringents qui s'élèvent au centre de chaque plage circulaire.

Micropyles. — Deux micropyles rapprochés du pôle postérieur et situés à 180° l'un de l'autre. Ils se présentent sous forme de tubes de 19 à 23 μ de longueur et de 2 μ de diamètre. Au niveau de l'ouverture externe la réticulation du chorion forme une grille perforée en relief sur l'œuf.

L'œuf que S. Bengtsson [7] a décrit sous le même nom présente une structure tout à fait distincte qui le rapproche de celui que nous étudions ci-dessous.

22. *Cloëon* sp. (Planche III, fig. 5).

Nombre. — 629 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs régulièrement ovales, 222 μ de longueur sur 136-148 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion avec réticulation en plages irrégulières, ovales ou

hexagonales (8 à 10 μ de diamètre) disposées en files longitudinales; endochorion (1,5 - 2 μ) lisse, jaune.

Micropyles. — Deux micropyles rapprochés du pôle postérieur, situés à 180° l'un de l'autre. Chaque canal micropylaire mesure de 21 à 39 μ de longueur et 4 μ de diamètre externe.

23. *Oligoneuriella rhenana* (Imh.) (Planche I, fig. 6 et 7).

Nombre. — 1 610 œufs d'après M. Grandi [104].

Forme et dimensions. — Les œufs presque sphériques mesurent :

— 409 μ de longueur sur 370 μ de largeur avec le revêtement adhésif;

— 315 μ de longueur sur 257 μ de largeur pour le chorion seul.

Chorion. — Exochorion mince (1 μ), lisse; endochorion plus épais (3 μ), réfringent.

Appareil de fixation. — Sur les œufs conservés dans l'alcool une substance mucilagineuse extérieure au chorion forme une couche d'épaisseur variable (19 à 28 μ). Elle est constituée de très fins filaments dont la disposition spiralée rappelle celle des œufs de *Siphlonurus* et donne à l'œuf un aspect bosselé en surface. Les filaments de chaque touffe, terminés par de petits globules réfringents, s'insèrent en un même point d'une membrane fibreuse qui tapisse l'exochorion. Certains groupes de filaments se dressent en formations caractéristiques (19 μ de hauteur, 13 μ de diamètre) au-dessus de la surface de la couche adhésive.

Le revêtement adhésif entier, de couleur jaune orangée, ne paraît adhérer au chorion qu'en un point situé au niveau de l'un des pôles où existe une petite saillie.

La surface externe de la couche adhésive semble recouverte d'une mince pellicule d'une substance coagulée par l'alcool qui empêche les œufs d'adhérer entre eux et prévient le déroulement des filaments.

Micropyles. — Au nombre de 1 ou 2, situés au voisinage de l'un des pôles. Ils comportent une plage micropylaire ovale (14 μ de long, 11 μ de large) suivie d'un canal de 10 μ de long.

Heptageniidæ

Les différentes espèces de cette famille que nous avons examinées possèdent des œufs caractérisés par des micropyles de même type. Lorsque l'exochorion et l'endochorion sont séparables il est possible de déterminer la part respective qu'ils prennent dans la formation du micropyle. Au niveau de l'exochorion se trouve une dépression, dépourvue de granulations ou d'organes de fixation d'où part un tube court. A la zone déprimée de l'exochorion correspond une plage identique très légèrement bordée de l'endochorion, prolongée par une gouttière (où vient s'emboîter le tube de l'exochorion) à laquelle fait suite le canal micropylaire proprement dit, creusé dans l'épaisseur de l'endochorion.

24. *Epeorus assimilis* Etn. (Planche V, fig. 6).

Nombre. — 9 341 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs rosés, ovoïdes, 222-234 μ de longueur sur 129 - 136 μ de largeur.

Chorion. — Epaisseur 2 μ, ne se dédouble pas, finement granuleux.

Appareil de fixation. — Les œufs ne présentent aucun dispositif de fixation et n'adhèrent pas au substrat.

Micropyles. — Trois micropyles situés dans la région moyenne de l'œuf; plage ovale de 12 à 15 μ de long et canal micropylaire de 10 à 13 μ de longueur sur 2 - 3 μ de diamètre.

25. *Epeorus alpicola* Etn.

Forme et dimensions. — Œufs ovales, rose orangé, 195 - 199 μ de longueur sur 125 μ de largeur.

Micropyles. — Deux ou trois micropyles, plage circulaire (15 μ de diamètre), canal court (6 μ de long sur 2 μ de diamètre).

Les œufs des trois espèces du sous-genre *Iron*, décrits par O. R. Smith [227] se caractérisent également par un chorion lisse et l'absence de dispositif de fixation.

Les œufs des genres *Ecdyonurus, Heptagenia* et *Rhithrogena* que nous avons examinés sont tous pourvus « d'organes de fixation » semblables à ceux de l'œuf d'*Heptagenia sulphurea* (Müll.) décrits par S. Bengtsson : chaque organe est formé d'un filament élastique terminé par un disque adhésif, non déroulé il se présente sous forme d'une saillie conique, réfringente, coiffée d'un disque ou d'une cupule.

26. *Ecdyonurus fluminum* (Pict.).

Nombre. — 1 603 à 1 994 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs ovales à pôles arrondis, mesurant 242 à 250 μ de longueur sur 191 à 199 μ de largeur.

Chorion. — Mince (1 μ), ne se dédouble pas.

Appareil de fixation. — Les organes adhésifs, tous de mêmes dimensions (diamètre du disque 6 à 7 μ) sont répartis régulièrement sur toute la surface du chorion et distants de 3 à 5 μ les uns de autres.

Micropyles. — Six à sept micropyles par œuf; plage micropylaire ovale (18 μ de long, 12 μ de large), tube micropylaire 16 μ de long sur 3 μ de diamètre.

27. *Ecdyonurus forcipula* (Pict.).

Dimensions. — 221 μ de long sur 140 - 144 μ de large.

Chorion. — Exochorion mince (0,5 μ); endochorion réfringent (1,5 μ).

Appareil de fixation. — Les organes de fixation, répartis sur toute la surface de l'œuf sont plus nombreux et plus volumineux (6 μ de diamètre) aux deux pôles, que dans la zone moyenne de l'œuf (2 μ de diamètre). Entre les organes existent de nombreux granules réfringents (1 - 1,5 μ).

Micropyles. — Six à sept micropyles dans la région moyenne de l'œuf.

28. *Ecdyonurus helveticus* (Etn.) (Planche V, fig. 1).

Nombre. — 3 973 à 4 472 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs presque sphériques, 207 μ de long sur 172 μ de large.

Chorion. — Exochorion (0,5 μ), endochorion (2,5 - 3 μ) réfringent.

Appareil de fixation. — Les organes de fixation sont répartis sur toute la surface de l'œuf mais plus nombreux et de plus grande taille aux deux

pôles (une vingtaine au pôle antérieur, une soixantaine à l'autre pôle). Entre ces formations se trouvent répartis de petits corpuscules de 1 à 2 μ de diamètre.

Micropyles. — 4 à 7 micropyles occupent la région équatoriale de l'œuf. Les dimensions des plages micropylaires peuvent varier du simple au double (11 - 19 μ de long sur 6 - 12 μ de large), tubes micropylaires de 15 μ de long.

29. *Ecdyonurus insignis* (Etn.).

Forme et dimensions. — Œufs ovales à pôles arrondis, 181 - 210 μ de long sur 147 - 160 μ de large.

Chorion. — Très mince (0,5 - 1 μ), non dédoublable.

Appareil de fixation. — Les organes de fixation sont répartis de la manière suivante : les plus nombreux et les plus grands (5 à 6 μ de diamètre) au pôle postérieur, sur le reste du chorion de petits organes (3 μ de diamètre) très clairsemés, entre ces derniers de nombreuses granulations réfringentes.

Micropyles. — 5 à 7 micropyles par œuf dans la région moyenne, de dimensions variables : longueur des plages 12 à 19 μ, longueur des canaux 13 à 15 μ.

30. *Heptagenia coerulans* (Rostock).

Forme et dimensions. — Œufs ovales avec pôles très arrondis, 195 à 203 μ de longueur sur 152 à 156 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,5 μ); endochorion (1,5 μ) réfringent.

Appareil de fixation. — Les organes sont presque rassemblés aux 2 pôles : au pôle postérieur de l'œuf où ils sont de grande taille et presque contigus, au pôle antérieur où ils sont plus petits et plus clairsemés.

Micropyles. — 5 à 7 micropyles situés dans la zone moyenne de l'œuf : plage de 15 à 18 μ de long et tubes de 7 à 10 μ de longueur.

31. *Heptagenia lateralis* (Curt.).

Nombre. — 1 672 à 2 356 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs presque sphériques, 192 à 199 μ de longueur sur 136 à 148 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion et endochorion de même épaisseur (2 μ chacun).

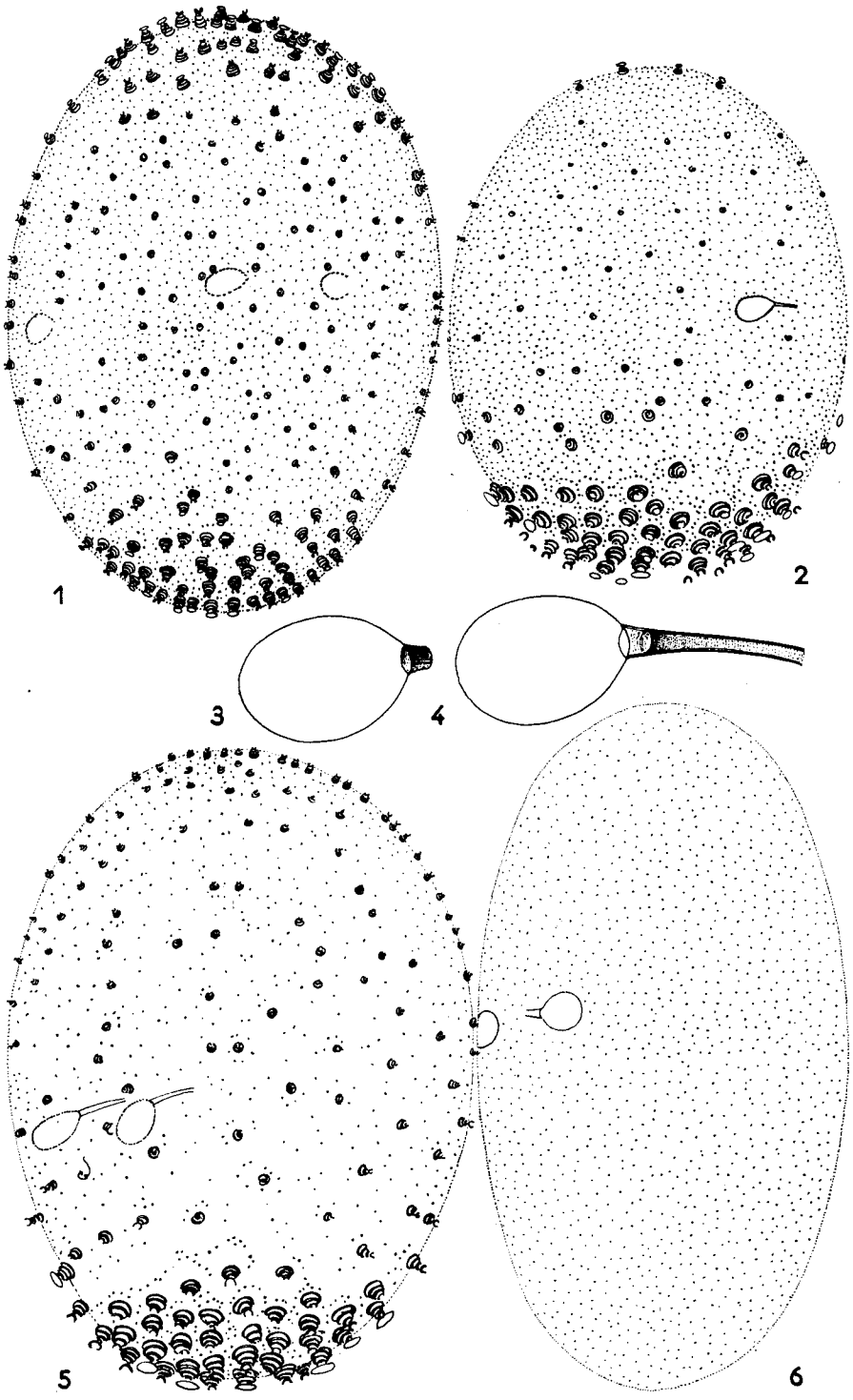
Appareil de fixation. — Organes répartis sur toute la surface de l'œuf, plus nombreux et de plus grande taille (6 à 8 μ de diamètre) au pôle postérieur que sur le reste de la surface (3 à 4 μ de diamètre).

Micropyles. — Trois à sept micropyles dans la zone moyenne de l'œuf, plage de 12 à 16 μ et canaux de 10 à 12 μ de longueur.

PLANCHE V

1. *Ecdyonurus helveticus* (Etn.), œuf.
2. *Heptagenia sulphurea* (Müll.), œuf.
3. *Rhithrogena* sp., micropyle, partie exochorion.
4. — micropyle, partie endochorion.
5. — œuf.
6. *Epeorus assimilis* Etn., œuf.

(Œufs × 440 ; micropyles × 1 325.)


1
2
3
4
5
6

32. *Heptagenia sulphurea* (Müll.) (Planche V, fig. 2).

Forme et dimensions. — Œufs ovales de 172 μ de longueur sur 133 μ de largeur.

Chorion. — Non dédoublable (0,5 - 1,5 μ).

Appareil de fixation. — Les organes répartis sur toute la surface du chorion sont plus nombreux et plus volumineux (10 μ de large sur 10 μ de haut) au pôle postérieur de l'œuf que sur le reste de la surface (2 à 4 μ de haut).

Micropyles. — 5 à 9 micropyles situés dans la région moyenne de l'œuf, plage de 13 μ de longueur et tube de 7 à 15 μ de long.

Les œufs ovariens de cette espèce ont été examinés par S. Bengtsson [7] qui n'a pu y découvrir aucune formation micropylaire.

33. *Rhithrogena semitincta* (Pict.).

Nous avons récemment donné [68] une description des œufs de cette espèce à laquelle on se reportera.

34. — *Rhithrogena* sp. (Planche V, fig. 3, 4 et 5).

Forme et dimensions. — Œufs blancs, ovoïdes, 214 μ de longueur sur 156 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion mince (0,5 μ); endochorion plus épais (1 μ), réfringent.

Appareil de fixation. — Organes répartis sur toute la surface de l'œuf, mais plus volumineux (8 à 10 μ de diamètre) au pôle postérieur que sur le reste de la surface (2 à 3 μ), en outre sur tout le chorion il existe de nombreuses granulations réfringentes de 1 à 2 μ.

Micropyles. — Deux ou trois micropyles dans la zone moyenne de l'œuf.

35. *Choroterpes picteti* (Etn.) (Planche VI, fig. 1).

Nombre. — 724 œufs.

Forme et dimensions. — Œuf ovale avec l'un des pôles plus élargi que l'autre, 207 μ de longueur sur 113 μ de largeur.

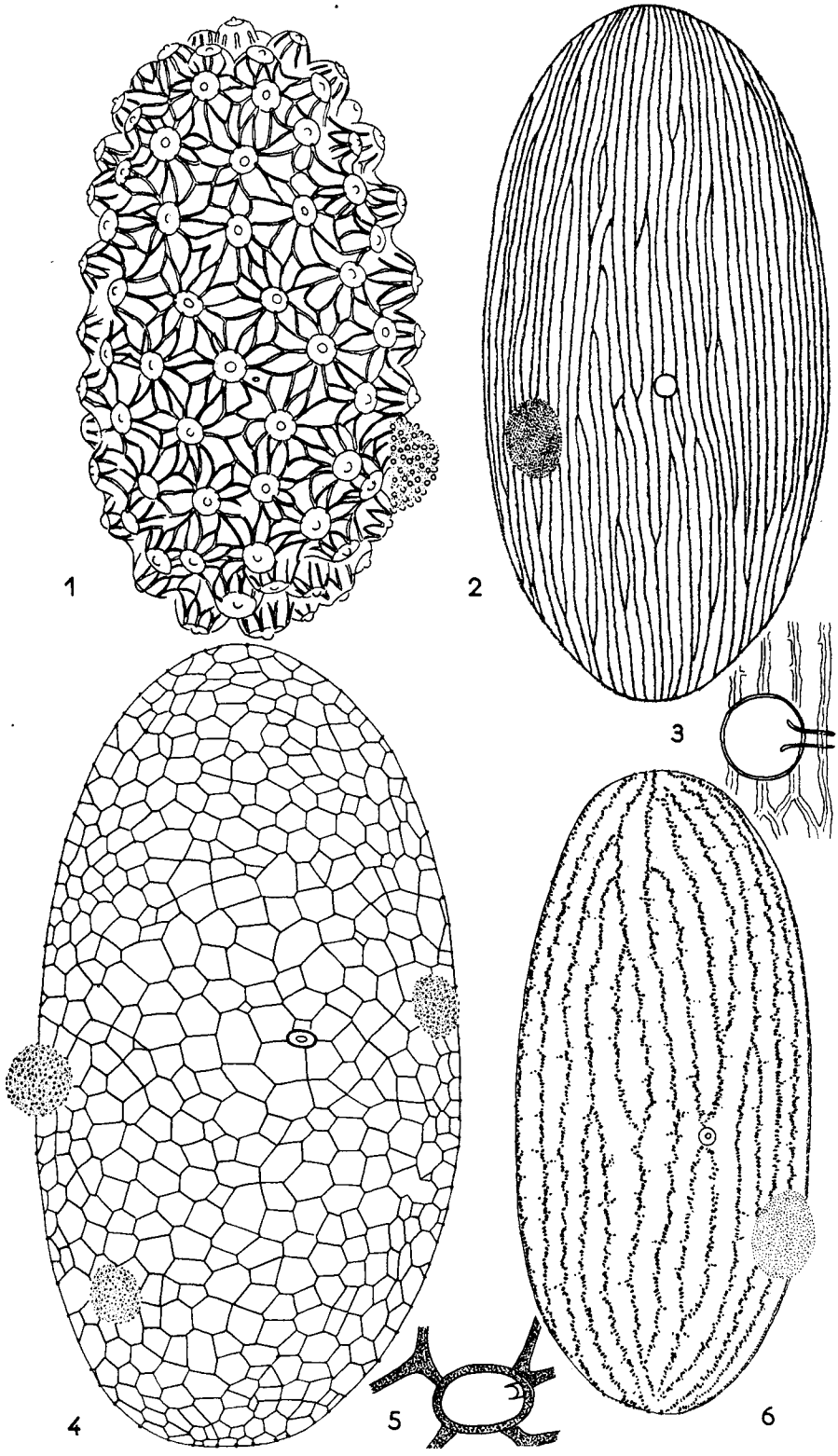
Chorion. — Exochorion à réticulation caractéristique sous forme de crêtes régulièrement anastomosées et rayonnant autour de mamelons réfringents; endochorion lisse et transparent (1 μ).

Appareil de fixation. — La fixation se fait par l'intermédiaire de globules réfringents (2 μ de diamètre) portés par les mamelons. En outre, comme dans le genre *Habrophlebia*, il existe des dispositifs de fixation représentés par des masses hémisphériques (36 μ de diamètre) granuleuses réparties en différents points de la surface de l'œuf.

Planche VI

1. *Choroterpes picteti* (Etn.), œuf.
2. *Habrophlebia modesta* (Hag.), œuf.
3. — micropyle.
4. *Habrophlebia auberti* Biancheri, œuf.
5. — micropyle.
6. *Habrophlebia lauta* Mc Lach., œuf.

(Œufs × 440; micropyles × 1 325.)


1
2
3
4
5
6

Micropyle. — Un micropyle a été mis en évidence sous forme d'une perforation circulaire de 4 μ de diamètre, située dans la région moyenne de l'œuf.

L'œuf de *C. basalis* (Banks), figuré par A. H. Morgan [189] et O. R. Smith [227] rappelle, par sa structure, celui de l'espèce ci-dessus.

36. *Habrophlebia auberti* Biancheri (Planche VI, fig. 4 et 5).

Nombre. — 1 412 à 1 685 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs ovoïdes, 253 - 269 μ de longueur, 132 - 140 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (1 μ) à réticulation penta ou hexagonale irrégulière (mailles de 10 μ de côté environ), de couleur gris-brun, endochorion (1 - 1,5 μ) lisse, incolore.

Appareil de fixation. — Organes adhésifs sous forme de masses granuleuses réfringentes (20 à 28 μ de diamètre), en nombre variable, situées dans les régions moyenne et postérieure de l'œuf.

Micropyles. — Trois micropyles dans la zone moyenne de l'œuf, en forme d'entonnoir suivi d'un tube de 6 μ de long et de 3 μ de diamètre.

37. *Habrophlebia lauta* Mc Lachl. (Planche VI, fig. 6).

Nombre. — 450 à 790 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs presque cylindriques à extrémités arrondies, 203 - 211 μ de longueur sur 86 - 90 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (1 μ) orné de crêtes longitudinales irrégulières de 2 à 3 μ d'épaisseur et distantes de 9 à 10 μ les unes des autres dans la région moyenne; endochorion (0,5 - 1 μ) lisse, incolore.

Appareil de fixation. — Organes adhésifs (32 μ de diamètre) semblables à ceux de l'espèce précédente.

Micropyles. — Deux micropyles en entonnoirs de 8 μ de diamètre prolongés par un canal de 2 μ de large, situés dans la région moyenne de l'œuf.

38. *Habrophlebia modesta* (Hag.) Planche VI, fig. 2 et 3).

Nombre. — 932 à 2 324 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs ovoïdes, 225-245 μ de longueur sur 117-136 μ de largeur.

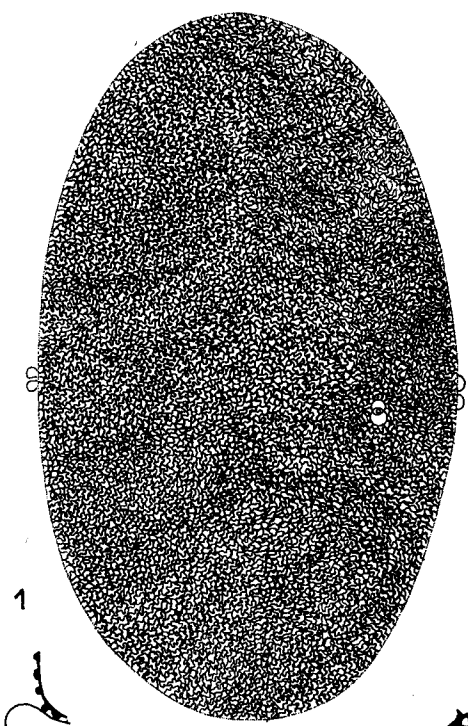
Chorion. — Exochorion (1 - 1,5 μ) avec crêtes longitudinales parallèles distantes de 2 μ dans la région moyenne, convergentes aux pôles; endochorion (1 - 1,5 μ) lisse.

Appareil de fixation. — Organes adhésifs situés entre le pôle postérieur et la zone moyenne de l'œuf.

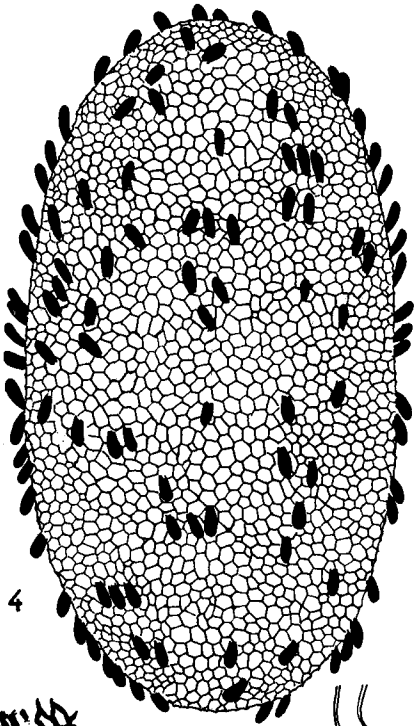
Planche VII

1. *Leptophlebia vespertina* (L.), œuf.
2. — micropyle, vu de profil.
3. — micropyle, vu de face.
4. *Leptophlebia marginata* (L.), œuf.
5. *Thraulus bellus* Etn., micropyle.
6. — œuf.
7. *Paraleptophlebia submarginata* (Steph.).

(Œufs × 440; micropyles × 1 325.)

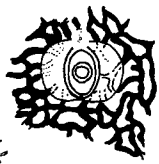


1

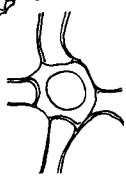


4

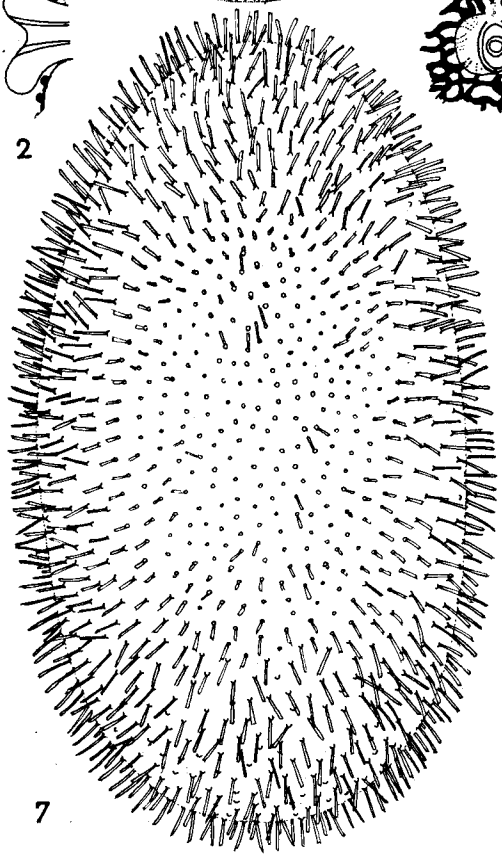
2



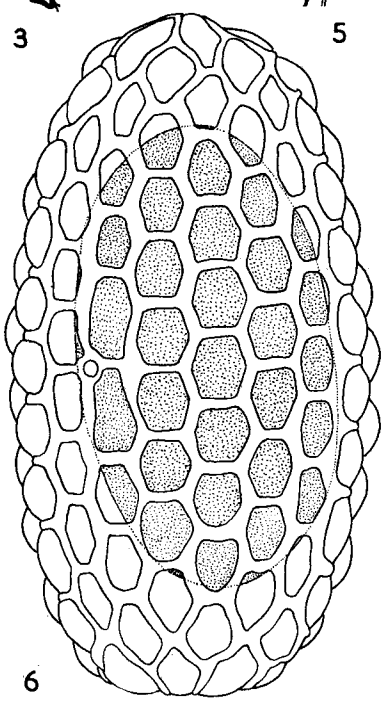
3



5



7



6

Micropyles. — Trois micropyles situés dans la zone moyenne de l'œuf. Chaque micropyle est formé d'une plage circulaire, bordée, de 10 μ de diamètre, suivie d'un canal de 10 μ de long et 2 μ de diamètre.

Les œufs de ces deux dernières espèces ont été examinés par G. PLESKOT [206] qui ne signale ni formations micropylaires, ni structures adhésives.

39. *Leptophlebia marginata* (L.) (Planche VII, fig. 4).

Forme et dimensions. — Les œufs régulièrement ovales mesurent 199 μ de longueur sur 117 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (1-3 μ) à réticulation polygonale (mailles de 4 à 6 μ de diamètre) portant de place en place des bâtonnets en massue de 10 μ de haut et de 3 μ de large; endochorion (1 μ) lisse, réfringent.

Appareil de fixation. — S. BENGTSSON [7] indique que la fixation a lieu par l'intermédiaire des bâtonnets et d'une couche mucilagineuse qui revêt l'exochorion.

40. *Leptophlebia vespertina* (L.) (Planche VII, fig. 1, 2 et 3).

Nombre. — 1 016 à 1 612 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs ovales avec pôles arrondis, 211 - 218 μ de longueur sur 121 - 133 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,5 - 0,75 μ) très finement et irrégulièrement réticulé; endochorion (1,5 - 1,75 μ) fortement réfringent.

Micropyles. — 4 micropyles situés dans la zone moyenne de l'œuf, chacun d'eux en forme d'entonnoir (10 μ de diamètre), en relief sur l'exochorion, suivi d'un canal de 2 μ de large.

L'œuf de *L. gracilis* (Traver) figuré par O. R. SMITH [227] rappelle celui de *L. marginata* (L.).

41. *Paraleptophlebia submarginata* (Steph.) (Planche VII, fig. 7).

Forme et dimensions. — Œufs ovoïdes mesurant 226 - 234 μ de longueur sur 133 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,5 μ) réfringent recouvert de petites protubérances (4 μ de diamètre) distantes de 6 à 8 μ les unes des autres, chaque protubérance porte un bâtonnet de 10 à 12 μ de long sur 2 μ de large; endochorion (1 μ) lisse.

Micropyles. — Un micropyle sous forme d'une perforation circulaire bordée, de 2 μ de diamètre, située dans la zone moyenne de l'œuf.

A. H. MORGAN [189] a figuré l'œuf d'une espèce indéterminée de ce genre (sous *Leptophlebia*) dont la structure rappelle celle de l'œuf de *P. submarginata* (Steph.), et O. R. SMITH [227] a observé les œufs de 5 autres espèces mais n'a pas représenté exactement la structure du chorion.

42. *Thraulus bellus* Etn. (Planche VII, fig. 5 et 6).

Nombre. — 1 371 œufs.

Forme et dimensions. — Lors de l'émission les œufs sont régulièrement ovales, mais presque immédiatement un important gonflement isole l'exochorion de l'endochorion; nous donnons les dimensions de ces deux enveloppes :

— Exochorion : 250 - 300 μ de longueur sur 136 - 164 μ de largeur;

— Endochorion : 187 - 203 μ de longueur sur 109 - 117 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion incolore, transparent (0,5 - 1 μ), présentant une réticulation à grandes mailles carrées ou hexagonales (23 μ de côté) dans la région moyenne, plus irrégulière vers les pôles; endochorion brun foncé, lisse (1 - 2 μ).

Micropyle. — Un micropyle, situé dans la zone moyenne de l'œuf, en forme d'entonnoir circulaire de 12 μ de diamètre prolongé par un canal de 2 μ.

43. *Ephemerella* (*Ephemerella*) *ignita* (Poda) (Planche VIII, fig. 5 et 6).

Nombre. — 842 à 1 171 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs régulièrement ovales, le pôle postérieur porte un épithéma en forme de calotte; longueur sans l'épithéma, 175 - 211 μ; largeur, 136 - 160 μ.

Chorion. — Exochorion (0,25 μ) finement granuleux; endochorion lisse, réfringent (0,75 μ).

Appareil de fixation. — La fixation des œufs est assurée par les épithémas et les « organes accessoires ».

L'épithéma, comme chez *Potamanthus luteus* (L.), est formé d'une masse fibrillaire insérée sur une plaque circulaire de 75 μ de diamètre au pôle postérieur de l'œuf. Chaque filament de l'épithéma se termine par un globule réfringent de 1 μ de diamètre. Il existe deux types d'épythémas : les uns courts, les plus nombreux (hauteur 30 μ, largeur 80 μ), les autres longs (hauteur 93 μ, largeur 84 μ) dont la structure est en relation avec la position des œufs dans les tubes ovariens (cf. S. Bengtsson). Les organes de fixation accessoires sont des globules réfringents reliés au chorion par des filaments torsadés. La fonction adhésive de l'épithéma n'a pas été mise en évidence par S. Bengtsson [7] qui a observé du matériel conservé dans l'alcool.

Micropyles. — De 4 à 7 micropyles situés dans la zone moyenne de l'œuf. Chaque micropyle comporte une plage ovale (12 μ de long, 8 μ de large) d'où part un tube de 8 μ de long sur 2 μ de diamètre.

44. *Ephemerella* (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm. (Planche VIII, fig. 1 et 2).

Nombre. — 1 230 à 1 671 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs ovales avec pôle postérieur pourvu d'un épithéma; longueur (sans épithéma), 171 - 179 μ; largeur, 121 - 129 μ.

Chorion. — Exochorion (2 μ) très finement chagriné avec une réticulation à larges mailles hexagonales (8 à 20 μ de côté), endochorion (1 μ) incolore, lisse, réfringent.

Appareil de fixation. — Epithémas de 2 types : longs (hauteur 55 - 66 μ, largeur 94 μ) et courts (hauteur 39 - 47 μ, largeur 94 - 97 μ), de structure semblable à ceux de l'espèce précédente, fixés sur une plaque polaire circulaire de 100 μ de diamètre. Organes de fixation accessoires au nombre d'une vingtaine sur toute la surface de l'œuf, constitués par des globules de 13 μ de diamètre.

Micropyles. — 4 à 5 micropyles dans la région moyenne de l'œuf : plage ovalaire (19 - 21 μ de long, 15 - 17 μ de large) et court canal (9 μ de long, 2 μ de diamètre).

45. *Ephemerella* (*Torleya*) *belgica* Lest. (Planche VIII, fig. 3 et 4.)

Nombre. — 1 689 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs ovales avec pôle postérieur garni d'un épithéma; longueur (sans épithéma) 203 - 222 μ, largeur 144 - 156 μ.

Chorion. — Exochorion (0,5 - 1 μ) granuleux avec réticulation hexagonale régulière (maille de 12 μ de côté). Chaque hexagone présente une plage centrale lisse où est situé un globule réfringent de 4 μ de diamètre; endochorion (1 - 1,5 μ) lisse, réfringent.

Appareil de fixation semblable à celui des espèces précédentes.

Micropyles. — 2 à 4 micropyles à plage circulaire (20 μ de diamètre) et à canal court (8 à 9 μ de long et 2 μ de large).

O. R. Smith [227] distingue trois types d'œufs parmi les nombreuses espèces nord-américaines observées, selon la structure du chorion et la présence ou le défaut de formations polaires.

46. *Binoculus pennigerus* (Müller) (Planche II, fig. 1).

Nombre. — 174 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs presque sphériques mesurant 206 - 234 μ de longueur sur 175 - 183 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (0,5 μ) incolore, réfringent, orné de rangées méridiennes (18 environ) de disques contigus (20 μ de diamètre) portant chacun une saillie réfringente centrale de 4 μ de diamètre. Ces disques font défaut au pôle postérieur de l'œuf; endochorion (1 μ) très finement granuleux.

L'endochorion est relié à l'exochorion par un double cordon torsadé qui s'insère sur une formation en anneau (17 à 20 μ de diamètre) située au centre d'une plage plus granuleuse de l'endochorion, à mi-distance entre le pôle antérieur et la région moyenne de l'œuf (Planche II, fig. 2).

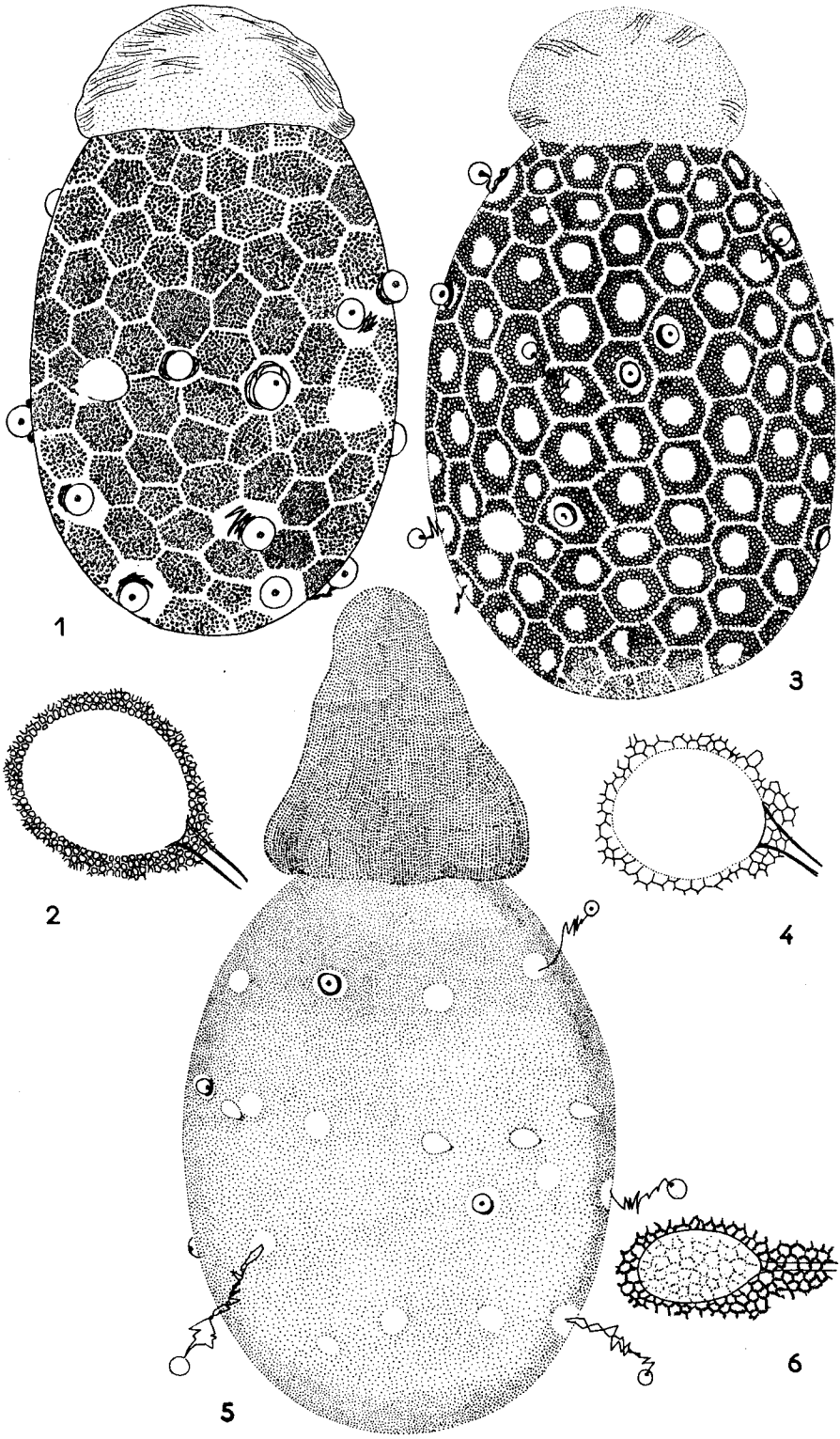
Appareil de fixation. — L'adhérence des œufs au substrat se fait par l'intermédiaire des mamelons réfringents portés par les disques. Sur les œufs conservés dans l'alcool une fine pellicule recouvrait la surface et empêchait les œufs d'adhérer entre eux.

Micropyle. — Un unique micropyle, situé au voisinage du pôle postérieur de l'œuf (région dépourvue d'organes adhésifs), sous forme d'une plage ovale (19 μ de longueur, 15 μ de largeur) d'où part un canal très court de 3 μ de diamètre (Planche II, fig. 4 et 5).

Planche VIII

1. *Ephemerella* (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm., œuf.
2. — micropyle.
3. *Ephemerella* (*Torleya*) *belgica* Lest., œuf.
4. — micropyle.
5. *Ephemerella ignita* (Poda), œuf.
6. — micropyle.

(Œufs × 440; micropyles × 1 325.)


1
2
3
4
5
6

Caenidæ.

O. R. Smith [227] a examiné les œufs de plusieurs espèces de *Caenis,* tous sont caractérisés par la présence d'un épithéma à chaque pôle. Nous avons étudié cinq espèces de ce genre, dont deux déjà observées par S. Bengtsson [7].

47. *Caenis horaria* (L.) (Planche IX, fig. 1 et 2).

Nombre. — 505 à 607 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs régulièrement ovales, chaque pôle est coiffé d'un épithéma; longueur 152 μ (épithémas non compris), largeur 109 μ.

Chorion. — Exochorion (1 μ) finement ponctué; endochorion (1 μ) lisse, transparent.

Appareil de fixation. — La fixation des œufs est assurée par les épithémas. Chaque épithéma s'insère sur une plaque polaire circulaire (19 μ de diamètre, 3 à 4 μ d'épaisseur) du chorion. Immédiatement après la déposition des œufs l'épithéma forme une calotte de 78 μ de diamètre et de 12 μ de hauteur, après quelques heures de séjour dans l'eau un gonflement se produit et les filaments de l'épithéma atteignent 250 μ de longueur.

Micropyles. — Deux micropyles situés dans la région équatoriale de l'œuf à 180° l'un de l'autre, formés chacun d'un canal de 20 à 30 μ de longueur et de 4 μ de diamètre partiellement en saillie sur le chorion. Ce sont sans doute ces tubes, vus en section, que S. Bengtsson [7] désigne sous le nom de « globules équatoriaux »; le même auteur ayant interprété comme micropyles de type polypore les plaques basales des épithémas.

48. *Caenis macrura* Steph.

Les œufs de cette espèce ont été figurés par M. Grandi [101].

Nombre. — 675 œufs.

Forme et dimensions. — Œufs régulièrement ovales, chaque pôle porte un épithéma, longueur 156 - 168 μ, largeur 117 - 121 μ.

Chorion. — Exochorion (1 μ) finement ponctué, endochorion (2 μ) réfringent.

Appareil de fixation. — Les épithémas fibrillaires présentent les mêmes granules réfringents que chez *C. horaria* (L.).

Micropyle. — Un seul micropyle sous forme d'un canal (19 à 27 μ de long, 5 μ de large) situé dans la zone équatoriale et partiellement en relief.

49. *Caenis moesta* Bengtss. (Planche IX, fig. 3).

Nombre. — 765 à 1 103 œufs.

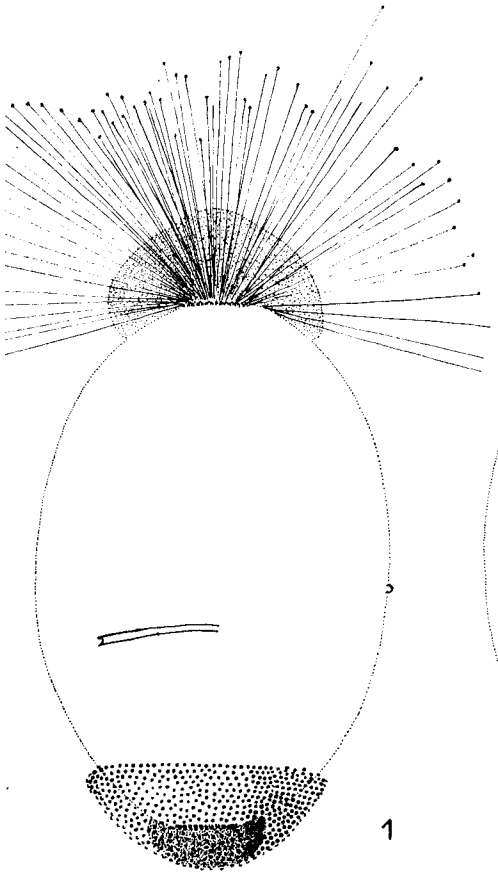
Forme et dimensions. — Œufs ovales portant un épithéma à chaque pôle, 152 - 164 μ de longueur, 113 - 121 μ de largeur.

Chorion. — Exochorion (1 μ) granuleux, endochorion (1,5 μ) lisse.

Planche IX

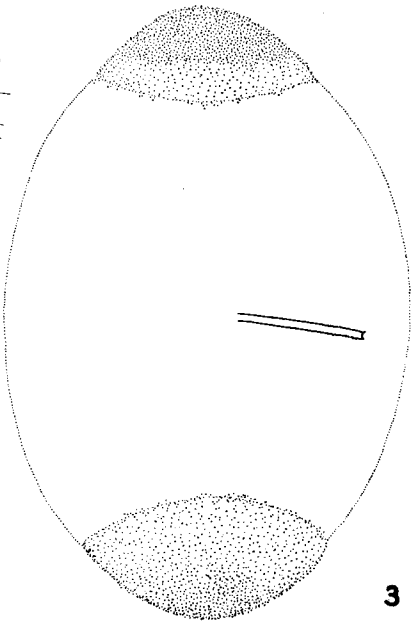
1. *Caenis horaria* (L.), œuf.
2. — micropyle.
3. *Caenis moesta* Bengtss., œuf.
4. *Caenis* sp., œuf.
5. *Caenis robusta* Etn., œuf.

(Œufs × 440; micropyles × 1 325.)

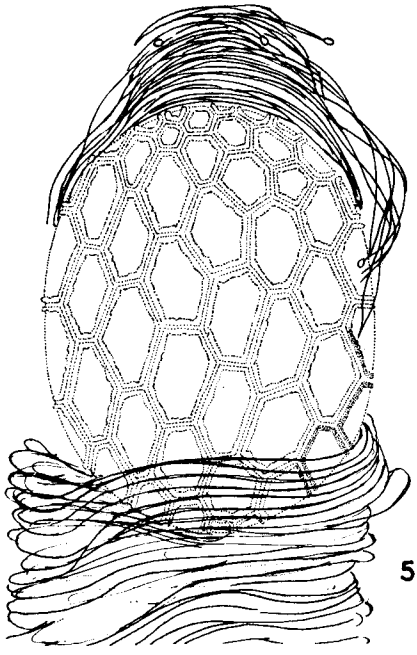


1

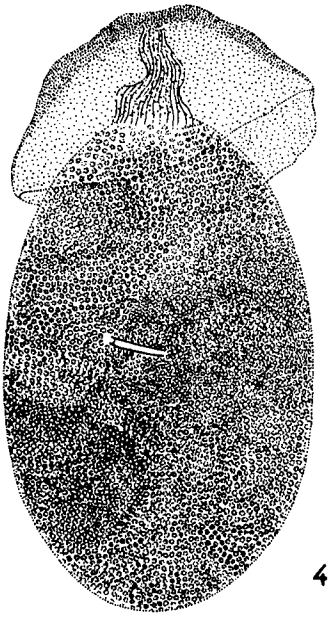
2



3



5



4

Appareil de fixation. — Chaque épithéma repose sur une plaque polaire (16 μ de diamètre, 4 μ d'épaisseur) imperforée mais vermiculée en surface. Dans l'eau les épithémas se résolvent en fibrilles terminées par de petits globules réfringents.

Micropyle. — Un seul micropyle, situé dans la région équatoriale, sous forme d'un tube (35 μ de long, 6 μ de large) partiellement externe au chorion.

50. *Caenis robusta* Etn. (Planche IX, fig. 5).

L'œuf de cette espèce a été décrit par S. Bengtsson [7] sous le nom de *Caenis incus* Bengtss. (Cf. Degrange [62]). On se reportera à la description que nous en avons donné.

51. *Caenis* sp. (Planche IX, fig. 4).

Forme et dimensions. — Œufs ovoïdes, le pôle le plus effilé portant seul un épithéma; longueur 144 - 148 μ, largeur 90 - 94 μ.

Chorion. — Exochorion (1 μ) lisse, endochorion (1 μ) finement et irrégulièrement réticulé. Les deux membranes se colorent par le bleu d'aniline.

Appareil de fixation. — L'unique épithéma est fixé sur une plaque circulaire épaissie du chorion (24 μ de diamètre, 4 μ d'épaisseur). De nature fibrillaire il est remarquable par ses dimensions : 97 - 105 μ de largeur, 55 - 63 μ de hauteur et recouvre près de la moitié de l'œuf.

Micropyle. — Un seul micropyle, situé dans la zone équatoriale de l'œuf, en forme de canal de 26 μ de long et de 4 μ de diamètre, en relief sur le chorion sur les deux tiers de sa longueur.

Remarques et Conclusions

A la suite de cette étude descriptive, un certain nombre de remarques peuvent être faites concernant les différents types d'œufs, leur mode de fixation et la structure de leurs micropyles.

L'ornementation du chorion est constante, non seulement pour une espèce déterminée, mais souvent à l'intérieur d'un même genre. Il est ainsi tout à fait significatif de retrouver le même type de structure chez des espèces nord-américaines et européennes d'un genre donné : c'est ainsi que nous avons signalé les ressemblances des œufs d'*Ephoron virgo* (espèce paléarctique), *E. album* et *E. leukon* (espèces néarctiques); de même les œufs de *Potamanthus luteus* (paléarctique) rappellent ceux de *P. rufus* (néarctique); les œufs des *Ephemera* et *Siphlonurus* européens, comme ceux des genres américains, adhèrent au substrat par les mêmes substances gélatineuses. Pour chaque genre, il serait possible de montrer des correspondances semblables.

Par contre, à l'intérieur des familles, le type de structure des œufs peut soit présenter une certaine homogénéité, soit montrer des variations considérables d'un genre à l'autre. Chez les *Hepta-*

geniidæ par exemple, trois genres au moins montrent un type de structure caractéristique et uniforme avec organes de fixation représentés par des disques adhésifs, ce sont *Ecdyonurus, Heptagenia, Rhithrogena;* par contre, le genre *Epeorus* (ainsi que le sous-genre néarctique *Iron*) possède des œufs à chorion entièrement nu. Chez les *Baëtidæ* et *Leptophlebiidæ* le polymorphisme s'étend à l'intérieur de certains genres eux-mêmes (*Cloëon* et *Leptophlebia* par exemple).

Comme O. R. SMITH [227] l'a remarqué, il n'y a apparemment aucun rapport entre les types d'œufs et les lieux où ceux-ci sont déposés : des œufs pourvus de dispositifs de fixation sont abandonnés aussi bien dans des cours d'eau rapides que dans des lacs ou des étangs.

Ces dispositifs de fixation désignés suivant leur position et leur forme sous les noms d'épithémas, d'organes de fixation, de substances adhésives, présentent généralement une structure fibrillaire et apparaissent comme des dépendances de l'exochorion. Les uns conservent une forme propre après immersion, ce sont les épithémas (*Ephoron, Potamanthus, Ephemerella*) et les organes ou mamelons adhésifs (*Ecdyonurus, Heptagenia, Binoculus*); les autres se résolvent en une substance mucilagineuse fibrillaire, ce sont les couches adhésives (*Ephemera, Siphlonurus, Oligoneuriella, Baëtis*) localisées ou non. Mais la distinction entre ces formes reste assez artificielle : *Centroptilum pennulatum* Etn. et *C.* ? *lituratum* (Pict.) possèdent des organes adhésifs permanents, alors que ceux de *C. luteolum* (Müll.) se fondent en une substance mucilagineuse; la couche adhésive des *Siphlonurus* et *Oligoneuriella,* examinée immédiatement après l'émission des œufs, révèle une structure organisée qui disparaît après gonflement dans l'eau.

Les micropyles des œufs des Ephéméroptères peuvent se rapporter à quatre types principaux :

1° Le premier n'a été observé que chez *Ephoron virgo* (Oliv.). Immédiatement au-dessous de l'épithéma, les micropyles, au nombre de trois ou quatre, situés sur un cercle, se présentent sous forme de demi-calottes, en relief sur le chorion, se continuant par un court canal.

2° Dans ce type, qui caractérise jusqu'ici les représentants de la famille des *Leptophlebiidæ,* les micropyles, en forme d'entonnoir à bord renforcé, sont situés dans la région moyenne de l'œuf.

3° Les micropyles sont constitués par de fins canaux, à ouverture externe ovale ou circulaire, qui longent le chorion. Situés dans

la région équatoriale chez les *Ephemera* et les *Caenis,* ils sont localisés dans la moitié inférieure de l'œuf chez les *Baëtidæ.*

4° Dans le dernier type, le plus fréquent, le canal micropylaire part de l'extrémité d'une plage ovale privée d'ornementation. On le rencontre chez les représentants des *Siphlonuridæ, Potamanthidæ, Heptageniidæ, Ephemerellidæ.*

L'orientation des tubes micropylaires semble fixe pour une espèce donnée, et en général les canalicules sont orientés de gauche à droite par rapport à l'axe longitudinal de l'œuf.

Les micropyles sont localisés plus ou moins étroitement dans la moitié inférieure de l'œuf sans que l'on puisse dire si leur rapprochement du pôle postérieur est primitif (*Ephoron*) ou secondairement acquis (*Baëtis*).

Bien qu'il soit parfois difficile à préciser, le nombre de micropyles paraît constant dans certaines familles (*Baëtidæ*) et variable chez d'autres (*Heptageniidæ*). Enfin, la multiplicité des micropyles laisse supposer la possibilité d'une fécondation polyspermique.

L'UTILISATION DES ŒUFS DES ÉPHÉMÉROPTÈRES EN SYSTÉMATIQUE

Dans beaucoup de genres, le problème de la détermination spécifique des imagos femelles n'a pas encore été résolu. Nous pensons que dans certains cas, l'examen des œufs pourrait faciliter la séparation d'espèces voisines. C'est ainsi que l'étude comparée des œufs de *Caenis robusta* Etn., espèce que nous avons récemment signalée dans le Sud-Est, et de ceux de *Caenis incus* décrits par S. Bengtsson [7], nous a permis de conclure à l'identité de ces deux espèces. Nous avons découvert dans un lac de montagne un *Cloëon* dont les adultes sont, d'après D. E. Kimmins, pratiquement indistinguables de ceux de *C. simile* Etn.; cependant, les œufs de ces deux espèces, décrits ci-dessus, présentent des caractères nettement différents. Sous la dénomination *Caenis* sp. nous avons figuré des œufs caractérisés par un seul épithéma, alors que ceux des autres représentants de ce genre en possèdent deux. Nous pourrions encore citer le cas des femelles de *Habrophlebia auberti* Biancheri et *H. modesta* Hag., très difficiles à distinguer morphologiquement, qui peuvent être immédiatement séparées par l'examen du chorion des œufs.

Il apparaît ainsi que les caractères morphologiques des œufs peuvent servir à la détermination des imagos femelles, et nous estimons que toute diagnose nouvelle devrait s'accompagner de la description de l'œuf correspondant.

Nous proposerons un essai de classification des œufs des espèces que nous avons étudiées, faisant intervenir à la fois la structure du chorion et celle des micropyles. L'observation de ces derniers présente des difficultés certaines, cependant leur utilisation a l'avantage de ne pas séparer les œufs d'espèces voisines ou de laisser de côté un certain nombre de genres, comme l'a fait O. R. SMITH [227].

1 — Ephéméroptères ovovivipares ..... *Cloëon dipterum* (L.)
Cloëon inscriptum Bengtss.
— Ephéméroptères ovipares 2
2 — Micropyles en forme de demi-calottes .... *Ephoron virgo* (Oliv.)
— Micropyles constitués d'une plage ovale suivie d'un tube 3
— Micropyles en forme d'entonnoirs 11
— Micropyles en tubes simples parallèles au chorion 18
3 — Œufs pourvus de deux épithémas .... *Potamanthus luteus* (L.)
— Œufs pourvus d'un seul épithéma 4
— Œufs sans épithéma 6
4 — Chorion lisse ..... *Ephemerella ignita* (Poda)
— Chorion réticulé 5
5 — Chaque plage hexagonale porte un globule réfringent
..... *E.* (*Torleya*) *belgica* Lest.
— Quelques plages seulement avec un globule
..... *E.* (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm.
6 — Œufs dépourvus de tout dispositif de fixation
..... *Epeorus alpicola* Etn.
Epeorus assimilis Etn.
— Œufs présentant un dispositif de fixation 7
7 — Organes de fixation formés de filaments terminés par des disques adhésifs 8
— Organes de fixation de structure différente 9
8 — Organes de fixation de mêmes dimensions, répartis uniformément sur tout le chorion ..... *Ecdyonurus fluminum* (Pict.)
— Organes plus nombreux et plus grands aux deux pôles
..... *Ecdyonurus helveticus* (Etn.)
Ecdyonurus forcipula (Pict.)
— Organes de fixation nettement plus nombreux et plus volumineux au pôle postérieur ..... *Heptagenia*
Rhithrogena
Ecdyonurus insignis (Etn.)
9 — Chorion recouvert de plaques circulaires avec mamelons centraux adhésifs ..... *Binoculus pennigerus* (Müller)
— Chorion recouvert d'une substance adhésive fibrillaire 10
10 — Revêtement adhésif caractérisé par des formations proéminentes
..... *Oligoneuriella rhenana* (Imh.)
— Revêtement adhésif uniforme contenant des corpuscules réfringents :
en forme de lentilles biconvexes.. *Siphlonurus lacustris* Etn.
en forme de parallélépipèdes..... *Siphlonurus aestivalis* Etn.
11 — Chorion orné de crêtes longitudinales 12
— Ornementation du chorion différente 13

12 — Crêtes longitudinales distantes de 9 à 10 μ ..... *Habrophlebia lauta* Mc. Lach.
— Crêtes distantes de 2 μ ..... *Habrophlebia modesta* Hag.
13 — Chorion réticulé ou non mais hérissé de bâtonnets 14
— Chorion simplement réticulé 15
14 — Bâtonnets répartis sur tout le chorion et portés par de petites protubérances ..... *Paraleptophlebia submarginata* (Steph.)
— Bâtonnets répartis irrégulièrement sur le chorion réticulé ..... *Leptophlebia marginata* (L.)
15 — Réticulation polygonale 16
— Réticulation différente 17
16 — Réticulation à mailles irrégulières de 10 μ de côté ..... *Habrophlebia auberti* Biancheri
— Réticulation à mailles quadrangulaires de 20 μ de côté ..... *Thraulus bellus* Etn.
17 — Réticulation irrégulière en puzzle.. *Leptophlebia vespertina* (L.)
— Réticulation étoilée autour de mamelons en saillie ..... *Choroterpes picteti* (Etn.)
18 — Œufs pourvus d'épithémas 19
— Œufs sans épithéma 22
19 — Un seul épithéma ..... *Caenis* sp. [2]
— Deux épithémas, un à chaque pôle 20
20 — Chorion avec grosse réticulation ..... *Caenis robusta* Etn.
— Chorion non réticulé 21
21 — Deux micropyles ..... *Caenis horaria* (L.)
— Un seul micropyle ..... *Caenis moesta* Bengtss.
Caenis macrura Steph.
22 — Substance adhésive recouvrant l'œuf entier 23
— Dispositifs de fixation localisés 24
23 — Œufs de grande taille (plus de 250 μ) et micropyles disposés dans la région équatoriale ..... *Ephemera*
— Œufs de petite taille (moins de 180 μ) et micropyles localisés près du pôle postérieur ..... *Baëtis dorieri* Degrange
Baëtis rhodani (Pict.)
Baëtis vernus Curt.
Baëtis subatrebatinus Grnd.
24 — Chorion lisse, dispositifs de fixation en forme de glands ..... *Baëtis pumilus* (Burm.)
— Chorion réticulé 25
25 — Réticulation polygonale 26
— Ornementation en disques ou en plaques 28
26 — Substance adhésive localisée dans la région équatoriale de l'œuf ..... *Centroptilum ? lituratum* (Pict.)
— Substance adhésive répartie dans chaque maille 27
27 — Organes de fixation sous forme de globules réfringents permanents ..... *Centroptilum pennulatum* Etn.
— Organes de fixation se dissolvant au contact de l'eau ..... *Centroptilum luteolum* (Müll.)
28 — Ornementation en disques ..... *Cloëon simile* Etn.
— Ornementation en plaques quadrangulaires ..... *Cloëon* sp.

---

[2] et *Brachycercus harrisella* Curt. d'après S. Bengtsson.

ADDENDUM

Les œufs des Plécoptères

Les travaux de J. KUHTREIBER [148], H. B. N. HYNES [128] et surtout de P. BRINCK [27] ont mis en évidence chez les Plécoptères l'existence de deux types d'œufs correspondant aux deux sous-ordres des *Setipalpia* et des *Filipalpia*. Nous avons récemment décrit [63] les œufs de quelques représentants de ces deux types.

Les œufs des *Setipalpia* sont essentiellement caractérisés par l'existence d'un dispositif de fixation polaire permettant à l'œuf d'adhérer au substrat. Les micropyles sont des tubes verticaux ou obliques dont les ouvertures externes sont disposées dans la région équatoriale de l'œuf.

Les œufs des *Filipalpia* sont ronds ou ovoïdes, dépourvus de dispositif de fixation individualisé et adhèrent par l'intermédiaire de la membrane externe gélatineuse du chorion. Les micropyles affectent la forme de cratères circulaires situés dans la région équatoriale de l'œuf.

En outre, comme chez les Ephéméroptères, les différences de structure du chorion sont suffisamment nettes pour fournir des caractères spécifiques. Nous les avons utilisés notamment pour séparer les œufs de *Perla* (*Dinocras*) *cephalotes* (Curtis), *Perla marginata* (Panzer) et *Perla maxima* (Scopoli).

Les œufs des Odonates

Il existe chez les Odonates deux types d'œufs également, les uns allongés, cylindriques, les autres ovoïdes ou sphériques, dont la forme est en relation avec le mode et le lieu de ponte.

Nous avons examiné les œufs des 6 espèces suivantes :

Zygoptères : *Agrion puella* (L.).
Anisoptères : *Aeschna juncea* (L.) ;
Somatochlora metallica (v.d. Lind.) ;
Orthetrum cancellatum (L.) ;
Sympetrum striolatum (Charp.) ;
Leucorrhinia dubia (v.d. Lind.).

L'oviposition est endophytique chez les deux premières espèces, exophytiques chez les autres.

Agrion puella (L.). — L'œuf cylindrique, arqué, présente un pôle postérieur arrondi et un pôle antérieur effilé coiffé d'une sorte d'entonnoir translucide qui se continue par 4 systèmes micropylaires formés de canaux convergents.

Aeschna juncea (L.). — L'œuf, de même forme que le précédent, est caractérisé par un pôle antérieur s'élevant au centre d'une sorte de cratère circulaire où s'ouvrent les 8 micropyles.

Chez les quatre autres espèces, *Somatochlora metallica* (v. d. Lind.), *Orthetrum cancellatum* (L.), *Sympetrum striolatum* (Charp.) et *Leucorrhinia dubia* (v. d. Lind.), les œufs sont ovoïdes et le pôle antérieur marqué par une saillie conique perforée de deux ouvertures micropylaires subterminales.

Les deux types d'œufs des Odonates ne correspondent donc pas aux deux subdivisions (Zygoptères et Anisoptères) de l'Ordre comme c'était le cas chez les Plécoptères.

Les différences de formes mises à part, les œufs des Odonates présentent une homogénéité de structure (chorion, position et type des micropyles) que nous ne retrouvons pas chez ceux des Ephéméroptères. C'est un fait de plus qui montre le caractère artificiel de tout rapprochement des deux Ordres.

L'Eclosion

HISTORIQUE

Si le mécanisme de l'éclosion de la plupart des Insectes est bien connu et a donné lieu à de nombreux travaux, celui des Ephéméroptères n'a été que tout récemment précisé.

La plupart des auteurs, en effet, se bornent à signaler que le chorion se fend longitudinalement au moment de la sortie de la larve et que celle-ci s'échappe en peu de temps.

C'est ainsi que R. Heymons [121] décrit le processus d'éclosion d'*Ephemera vulgata* L. Dans un travail d'ensemble, le même auteur [122] signale qu'il n'a pu observer d'appareil de rupture de la membrane de l'œuf.

F. van Emden [246 et 247], passant en revue les différents « ruptor ovi » connus chez les arthropodes, en confirme l'absence chez les Ephéméroptères.

Ce n'est qu'en décembre 1955 que F. E. Lyman [169] mentionne la présence d'un « embryonic egg burster » chez trois espèces du genre *Heptagenia* : *H. limbata* Guerin, *H. rigida* Mc Dunnough et *H. affiliata* Mc Dunnough.

En avril 1956, ignorant le travail précédent, nous décrivions [57] le mécanisme de l'éclosion chez 13 espèces d'Ephéméroptères appartenant à 11 genres différents.

Toutes les observations sur les préliminaires de l'éclosion et le processus lui-même, ainsi que l'étude des « ruptor ovi » ont été faites au microscope à l'aide d'objectifs à immersion à eau (oculaire K 15, objectif à immersion à eau W. 90, grossissement X 2 650).

Des fixations rapides ont été utilisées pour conserver les larves en cours d'éclosion, et des préparations durables ont été également exécutées par montage d'œufs éclos, dans le polyvinyl lactophénol coloré par le lignin Pink. Le « ruptor ovi » se colore bien par cette méthode, mais les détails en sont moins nets.

PROCESSUS D'ÉCLOSION

Le mode d'éclosion s'étant révélé extrêmement uniforme chez les espèces ovipares qu'il nous a été donné d'examiner jusqu'ici, il suffira de le décrire chez l'une d'elles : *Baëtis pumilus* (Burm.), choisie en raison de la transparence du chorion.

Au cours des 24 h qui précèdent l'éclosion, les yeux et les ocelles se pigmentent; le corps de la larve est alors parfaitement visible, replié de façon caractéristique au niveau des premiers segments abdominaux, les antennes étendues vers l'arrière, les cerques rabattus vers l'avant au-dessous de la tête, les pattes coudées et situées latéralement.

En avant et au-dessous de l'ocelle médian un épaississement chitineux pointu, reposant sur une base à quatre prolongements, constitue le « ruptor ovi ».

Les préliminaires de l'éclosion sont marqués par l'apparition de mouvements de déglutition qui se traduisent par des dépressions périodiques de la région occipitale, dans la zone où s'insèrent les muscles pharyngiens. La larve absorbe le liquide amniotique (aqueux) et, lorsque celui-ci arrive au contact du contenu du tube digestif, les globules graisseux du vitellus confluent en grosses gouttelettes. En même temps, la larve augmente de volume et remplit complètement le volume interne de l'œuf. Cet accroissement de taille se manifeste par une augmentation des dimensions de l'œuf (160 μ de long sur 109 μ de large au lieu de 152 × 101 μ après la déposition).

Les mouvements de déglutition effectués d'abord à une cadence très rapide s'espacent, puis cessent. La larve devient plus active, remue la tête d'avant en arrière, pivote parfois sur elle-même. Enfin, lors de mouvements d'extension, la pointe du « ruptor ovi » se place perpendiculairement au chorion.

Bientôt se produit une perforation qui intéresse à la fois la membrane vitelline et le chorion. Par cette fente, la tête seule fait brusquement saillie, la larve restant encore enfermée dans la mince cuticule embryonnaire qui enserre étroitement et séparément chaque appendice, formant une véritable « peau prélarvaire ».

Les mouvements de déglutition reprennent, marqués par de rapides contractions pharyngiennes : la larve absorbe de l'eau et, par augmentation de volume du corps, l'enveloppe cuticulaire se rompt dans la région occipitale. La tête et le thorax sortent de cette membrane en provoquant l'agrandissement de la fente du chorion d'un pôle de l'œuf à l'autre. Les appendices thoraciques se dégagent, puis l'Insecte, prenant appui sur ses pattes, libère enfin

ses cerques et s'échappe; sa taille s'est considérablement accrue et toutes les soies de son corps sont maintenant redressées.

La cuticule embryonnaire portant le « ruptor ovi » est abandonnée avec les dépouilles. L'éclosion de la larve a duré de 4 mn à 4 mn 1/2.

Le mécanisme de sortie des larves d'Ephéméroptères rappelle ce qui a été observé chez de nombreux Insectes, notamment par E. K. Sikes et V. B. Wigglesworth [225], et plus particulièrement chez les Insectes à larves aquatiques, où l'éclosion s'accompagne d'une absorption d'eau pour amener la rupture de la cuticule embryonnaire.

E. K. Sikes et V. B. Wigglesworth [225] ont montré en particulier, contrairement à l'opinion de R. Heymons [124], qu'il n'est pas vraisemblable que la force amenant la rupture du chorion soit due à l'augmentation de pression interne en rapport avec la croissance de l'embryon. Ils accordent que la larve croît en taille peu avant l'éclosion par déglutition du liquide amniotique. Ceci n'entraîne aucun accroissement de pression à l'intérieur de l'œuf mais donne à l'embryon un meilleur point d'appui pour effectuer ses opérations contre le chorion. La force utilisée pour rompre l'œuf paraît être purement musculaire, et c'est au cours de mouvements d'extension que la pointe du « ruptor ovi », pressée contre les membranes de l'œuf, en provoque la perforation.

Le mode d'action des « ruptor ovi » paraît être variable selon le type de structure de ces appareils. Chez les *Baëtidæ* ils paraissent servir essentiellement de perforateurs, chez les autres Ephéméroptères les « ruptor ovi » à aspect de lames convexes denticulées découperaient une fente longitudinale dans le chorion. Leur action exacte reste quelque peu imprécise, ainsi qu'en témoignent les observations suivantes :

Dans certaines pontes non fécondées et ne présentant aucun développement parthénogénétique, les œufs ont fréquemment éclaté à la suite d'un envahissement bactérien ou mycélien, or, chez *Baëtis dorieri* Degrange et *Habrophlebia modesta* (Hag.), la ligne de rupture affectait le même tracé que la fente d'éclosion : elle traversait le pôle antérieur et s'étendait longitudinalement sur l'un des méridiens de l'œuf. Chez *Leptophlebia vespertina* (L.) cette fente, également rectiligne et longitudinale, occupait les deux tiers de la longueur de l'œuf, sans toutefois atteindre l'un des pôles.

Ceci laisserait supposer la présence d'une « ligne de rupture préexistante » selon laquelle le chorion se romprait soit sous la poussée de la larve, le « ruptor ovi » n'étant là que pour accentuer la pression sur un point déterminé, soit sous l'action de toute autre

pression interne. Il ne nous a pas été possible de vérifier cette hypothèse, mais l'existence de lignes de déhiscence préexistantes a été également mise en évidence lors de l'étude du mécanisme de l'éclosion chez les Plécoptères et les Trichoptères.

Le rejet de la cuticule embryonnaire, précédé d'une absorption d'eau, équivaut à un processus de mue. En effet, au cours de tous les stades larvaires, sauf le dernier [3], la mue s'accompagne chez les Ephéméroptères d'une déglutition d'eau entraînant la distension du corps de l'Insecte et la rupture de l'ancienne cuticule selon la ligne ecdysiale céphalo-thoracique.

Seule différence, lors de la mue qui accompagne l'éclosion, la dépouille prélarvaire reste engagée à l'intérieur du chorion. Mais ceci n'est même plus le cas chez les espèces ovovivipares.

Le mode particulier de reproduction de *Cloëon dipterum* (L.) a fait l'objet de notre part d'une mise au point très récente [65] que nous résumerons brièvement.

Rappelons que cette espèce a été considérée tour à tour comme vivipare : C. T. von Siebold [224], L. Calori [35], M. Grandi [100], ou comme ovovivipare : C. Bernhard [16], F. Brocher [31].

Les femelles fécondées de *C. dipterum* (L.), capturées au terme de leur incubation et maintenues par les ailes, émettent fréquemment leur ponte sous forme d'une masse brunâtre. Celle-ci se désagrège au contact de l'eau et les œufs tombent rapidement au fond du récipient. A l'intérieur du chorion, les larves prêtes à éclore ont des mouvements de déglutition accompagnés de déplacements de la tête de bas en haut. Le chorion se rompt et la larve, faiblement courbée avec ses appendices étendus vers l'arrière, est expulsée. On observe alors de nouveaux mouvements de déglutition, un gonflement du corps, puis quelques contractions brusques de l'Insecte qui se débarrasse de sa peau prélarvaire et commence à se mouvoir. En ajoutant un peu de bleu d'aniline dans l'eau, on retrouve les coques colorées des œufs adhérant au fond du récipient et les dépouilles prélarvaires flottant dans le liquide. Celles-ci portent dans la région frontale un « ruptor ovi » en forme de saillie conique de 8 μ de haut, légèrement arquée vers l'arrière.

Ainsi, il n'existe aucune différence essentielle entre ce processus d'éclosion et celui des espèces ovipares. La déglutition du liquide amniotique qui précède de quelques heures l'éclosion chez les espèces ovipares a lieu ici dès le contact avec l'eau et ne dure que

---

[3] La « nymphe » immédiatement avant de muer déglutit de l'air soit en grimpant sur un support partiellement immergé, soit en flottant ventre en l'air à la surface de l'eau. On peut interdire la métamorphose en subimago en empêchant cette absorption d'air.

quelques secondes. Il en est de même des mouvements qui amènent la rupture du chorion à l'aide du « ruptor ovi » et l'éclosion survient en une minute environ. En raison de la structure du chorion la larve est expulsée, enfermée dans son enveloppe embryonnaire, alors que chez les espèces ovipares celle-ci est retenue à l'intérieur de l'œuf où a lieu la première mue. Le gonflement caractéristique qui suit est dû à une absorption d'eau qui provoque la rupture de la cuticule embryonnaire, celle-ci, véritable « peau prélarvaire », entoure séparément chaque appendice comme chez les espèces ovipares.

LES « RUPTOR OVI » DES ÉPHÉMÉROPTÈRES

Du point de vue morphologique, les « ruptor ovi » des Ephéméroptères sont des formations d'origine paire avec des projections latérales symétriques. Chez toutes les espèces examinées ils occupent une position identique : ce sont des « ruptor ovi » frontaux situés en avant de l'ocelle médian.

D'après F. van Emden [247], de tels « ruptor ovi » représentent un caractère palingénétique chez les Insectes qui les possèdent, leur présence chez les Ephéméroptères n'est donc pas surprenante. Toujours d'après le même auteur, les « ruptor ovi » frontaux et persistants de certains Insectes (Thysanoures, Diptères Nématocères, Coléoptères Adephaga) ont évolué à partir de « ruptor ovi » embryonnaires et, en conséquence, la cuticule embryonnaire rejetée immédiatement après l'ouverture du chorion doit être homologuée à la première peau larvaire des autres Insectes holométaboles. Chez les Ephéméroptères cette cuticule embryonnaire forme, comme nous l'avons vu, une véritable peau prélarvaire qui enserre étroitement et séparément chaque appendice (antennes, pattes, cerques) et qui, après la sortie de la larve néonate, présente avec autant de netteté qu'une exuvie larvaire le moule du corps de celle-ci, mais s'en distingue par l'absence de pilosité.

Pour des raisons indiquées au chapitre précédent, il nous a été impossible de nous procurer des représentants des genres *Ameletus, Isonychia, Brachycercus, Palingenia.*

En outre, nous n'avons pu obtenir ni pontes fécondées, ni développement parthénogénétique dans les genres *Potamanthus, Oligoneuriella, Choroterpes, Paraleptophlebia, Thraulus, Binoculus.*

Les ruptor ovi de 25 espèces ont été étudiés. Leur forme est caractéristique non seulement d'un genre donné, mais même d'une famille déterminée; il nous sera donc possible de décrire seulement quelques types.

1. Ephemeridæ

Ephemera danica Müll. (Planche XI, fig. 23, 24 et 25).
Ephemera vulgata L. (Planche XI, fig. 26 et 27).

Comme chez les Heptageniidæ, l'emplacement du ruptor ovi sur la tête de la larve néonate est marqué par une « cicatrice ».

Dans les deux espèces examinées le ruptor ovi est une lame denticulée, de section triangulaire, de 20 à 24 μ de longueur et de 11 à 14 μ dans sa plus grande hauteur. Elle est formée par la réunion d'une douzaine de paires d'arcs-boutants de taille croissante de l'avant vers l'arrière. Vu par le haut, le ruptor ovi rappelle celui des *Leptophlebiidæ*.

Dans un genre (*Hexagenia*) appartenant à la même famille, F. E. Lyman [169] a signalé, comme nous l'avons mentionné, la présence de ruptor ovi identiques chez trois espèces distinctes. Ces ruptor ovi sont de grandes dimensions : 45 à 48 μ de longueur (alors que les plus grands que nous ayons observés mesurent à peine la moitié) et se présentent sous forme de lames convexes non denticulées reposant par des projections latérales paires.

2. Siphlonuridæ

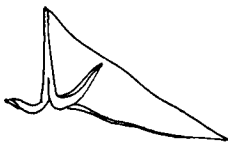
Siphlonurus lacustris Etn. (Planche X, fig. 1, 2, 3 et 4).

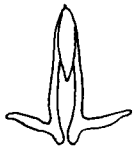
Le ruptor ovi vu de profil se présente sous forme d'une lame triangulaire d'une hauteur maxima de 9 μ, à bord libre sinueux, porté par une base en forme de T (barre transversale 9 μ, barre longitudinale 24 μ).

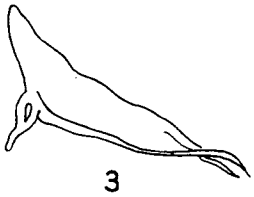
Planche X. — Ruptor ovi

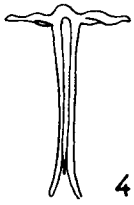
1. *Siphlonurus lacustris* Etn.
2. — vu par l'arrière.
3. — vu de profil.
4. — vu de dessus.
5. *Epeorus assimilis* Etn., vu de profil.
6. — vu de dessous.
7. *Epeorus alpicola* Etn., vu de profil.
8. — vu de dessus.
9. *Ecdyonurus fluminum* (Pict.) vu de profil.
10. — vu de dessus.
11. — vu par l'arrière.
12. *Ecdyonurus forcipula* (Pict.), vu de profil.
13. — vu par l'arrière.
14. — vu de dessus.
15. *Heptagenia sulphurea* (Müll.), vu de profil.
16. — vu de dessus.
17. *Rhithrogena* sp., vu de profil.
18. — vu de dessus.
19. *Heptagenia lateralis* (Curt.), œuf et dépouilles embryonnaires.

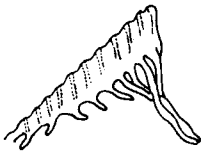
(Ruptor ovi × 1 766 ; œuf et dépouilles embryonnaires × 395.)

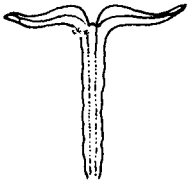

1


2

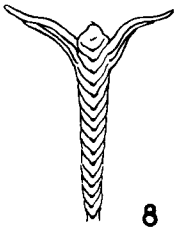

3

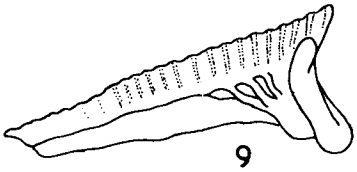

4

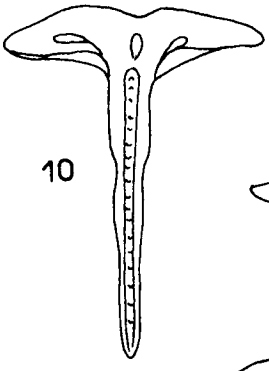

5

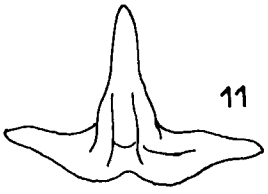

6

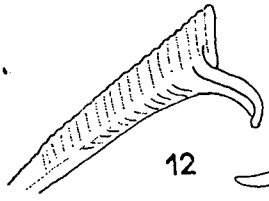
7

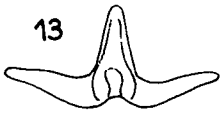

8

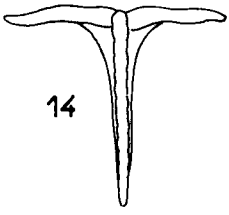

9

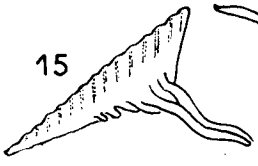

10

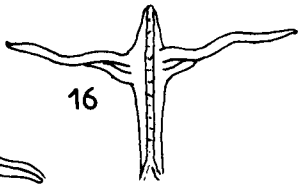

11

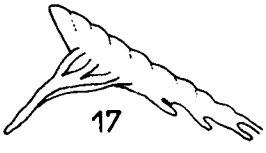

12

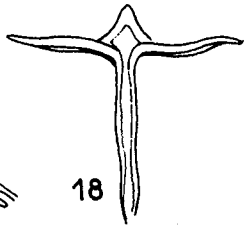

13

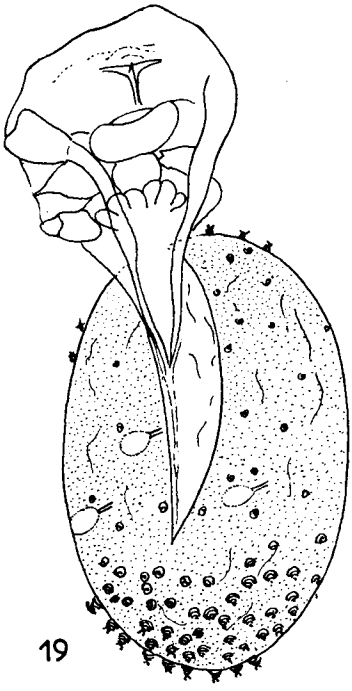

14


15


16


17


18


19

La fente d'éclosion traverse le pôle antérieur de l'œuf et s'étend sur les trois quarts d'un méridien. A noter que la larve à l'éclosion doit se forer un passage à travers la couche adhésive qui entoure le chorion.

3. Baetidæ

Les ruptor ovi des espèces et genres suivants ont été examinés :

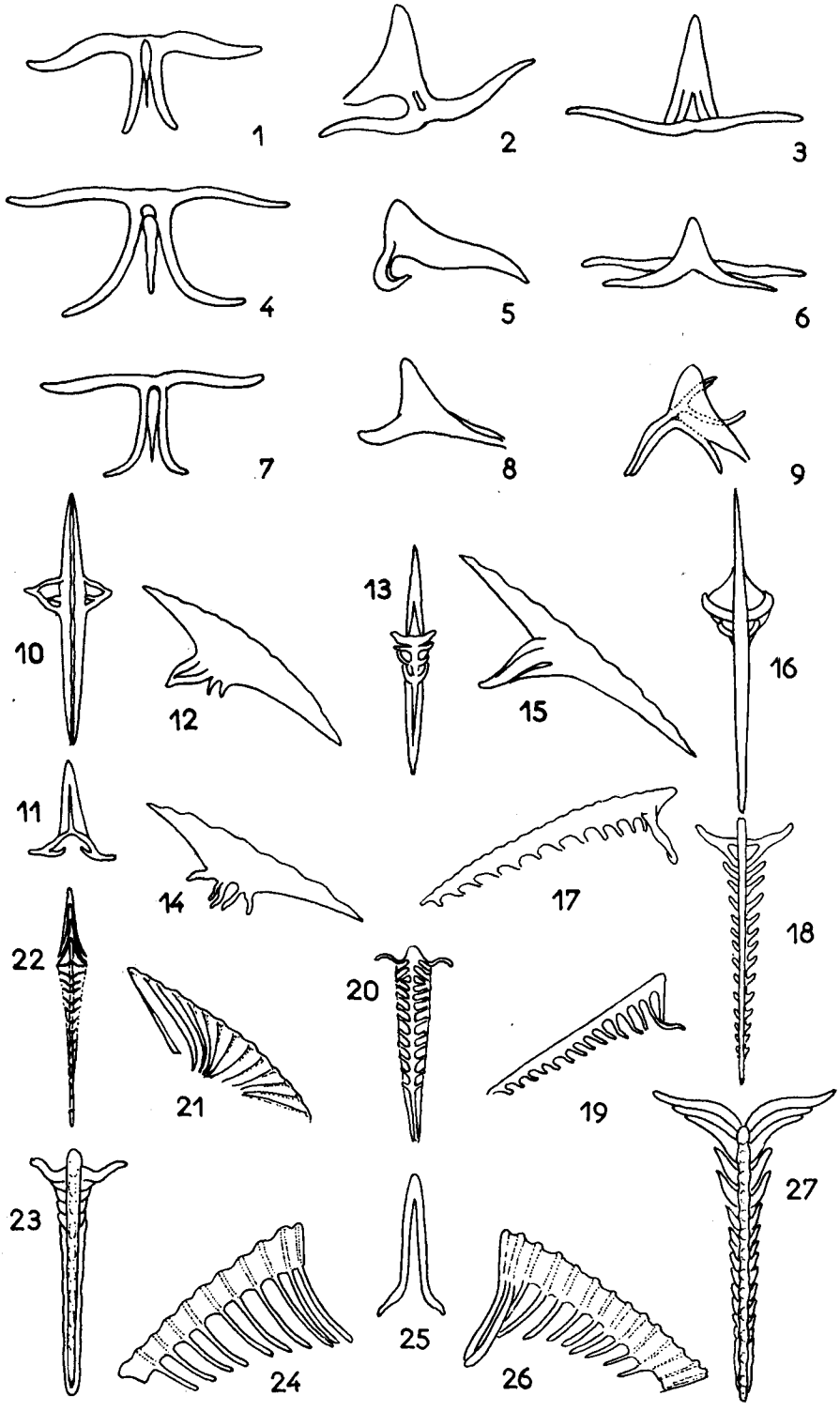
Baëtis niger (L.);
Baëtis pumilus (Burm.);
Baëtis rhodani (Pict.);
Baëtis subatrebatinus Grnd. (Planche XI, fig. 1, 2 et 3);
Cloëon simile Etn. (Planche XI, fig. 4, 5 et 6);
Cloëon dipterum (L.);
Centroptilum luteolum (Müll.);
Centroptilum pennulatum Etn. (Planche XI, fig. 7, 8 et 9).

Le ruptor ovi, vu par le haut, repose sur une base dont la forme rappelle celle de la lettre π, à savoir une barre transversale (18 à 23 μ) et deux branches symétriques correspondant aux barres verticales (7,5 - 9,5 μ) de la lettre. Ce sont elles qui supportent la lame proprement dite, triangulaire, un peu incurvée sur son bord libre (6 à 8 μ de hauteur). La fente d'éclosion traverse le pôle antérieur et s'étend sur les trois quarts ou les quatre cinquièmes d'un méridien.

PLANCHE XI. — Ruptor ovi

1. *Baëtis subatrebatinus* Grnd., vu de dessus.
2. — vu de profil.
3. — vu par l'arrière.
4. *Cloëon simile* Etn., vu de dessus.
5. — vu de profil.
6. — vu de face.
7. *Centroptilum pennulatum* Etn., vu de dessus.
8. — vu de profil.
9. — vu de trois-quarts.
10. *E.* (*Torleya*) *belgica* Lest., vu de dessus.
11. — vu par l'arrière.
12. — vu de profil.
13. *E.* (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm., vu de dessous.
14. — vu de profil.
15. *Ephemerella ignita* (Poda), vu de profil.
16. — vu de dessus.
17. *Habrophlebia modesta* (Hag.), vu de profil.
18. — vu de dessus.
19. *Leptophlebia vespertina* (L.), vu de profil.
20. — vu de dessus.
21. *Caenis moesta* Bengtss., vu de profil.
22. — vu de dessus.
23. *Ephemera danica* Müll., vu de dessus.
24. — vu de profil.
25. — vu par l'arrière.
26. *Ephemera vulgata* L., vu de profil.
27. — vu de dessus.

(Ruptor ovi × 1 766.)


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27

4. Heptageniidæ

Chez les *Heptageniidæ* le ruptor ovi est également situé en avant de l'ocelle médian mais son insertion est marquée, sur la tête de la larve néonate, par une « cicatrice » réfringente.

Vu de profil le ruptor ovi est une lame triangulaire, finement denticulée sur son bord libre, qui repose sur une base en forme de T. La lame est portée par une série d'arcs-boutants de taille croissante de l'avant vers l'arrière, les dernières paires formant la barre transversale.

Les dimensions, le nombre d'arcs-boutants et de denticulations varient d'une espèce à l'autre, mais la structure générale reste la même chez toutes les espèces examinées :

Epeorus alpicola Etn. (Planche X, fig. 7 et 8);
Epeorus assimilis Etn. (Planche X, fig. 5 et 6);
Ecdyonurus helveticus (Etn.);
Ecdyonurus fluminum (Pict.) (Planche X, fig. 9, 10 et 11);
Ecdyonurus forcipula (Pict.) (Planche X, fig. 12, 13 et 14);
Heptagenia sulphurea (Müll.) (Planche X, fig. 15 et 16);
Heptagenia lateralis (Curt.) (Planche X, fig. 19);
Rhithrogena sp. (Planche X, fig. 17 et 18).

La fente d'éclosion traverse le pôle antérieur et s'étend sur la moitié ou les deux tiers d'un méridien.

5. Leptophlebiidæ

Habrophlebia modesta (Hag.) (Planche XI, fig. 17 et 18);
Leptophlebia vespertina (L.) (Planche XI, fig. 19 et 20).

Dans les deux genres, les ruptor ovi sont des lames à bord libre finement denticulé et supportées par une quinzaine de paires d'arcs-boutants.

Chez *Habrophlebia modesta* Hag. le bord libre de la lame (21 μ de longueur) est faiblement convexe, chez *Leptophlebia vespertina* (L.) il est rectiligne (17 μ de longueur).

6. Ephemerellidæ

Ephemerella (*Torleya*) *belgica* Lest. (Planche XI, fig. 10, 11 et 12);
E. (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm. (Planche XI, fig. 13 et 14);
E. (*Ephemerella*) *ignita* Poda (Planche XI, fig. 15 et 16).

Dans ces trois sous-genres les ruptor ovi sont représentés par des lames minces, de 20 à 25 μ de longueur, de section triangulaire, à bord libre sinueux et convexe, supportées par trois à quatre paires d'arcs-boutants placés dans leur partie moyenne.

La fente d'éclosion traverse le pôle antérieur de l'œuf et s'étend sur les deux tiers ou les quatre cinquièmes d'un méridien.

7. Caenidæ

Caenis moesta Bengtss. (Planche XI, fig. 21 et 22).

Le ruptor ovi, vu par le haut, a la forme d'un losange très allongé (19,5 μ de long). La lame, vue de profil, convexe et finement denticulée, est constituée par la réunion d'une douzaine de paires d'arcs-boutants.

La fente d'éclosion partage la plaque polaire supportant l'épithéma antérieur et s'étend sur presque toute la longueur de l'œuf.

R. HEYMONS [122] signale qu'il n'a pu observer d'appareil de rupture de la membrane de l'œuf chez les espèces de cette famille, notamment chez *Caenis grisea* Pict. (= *macrura* Steph.).

Si le caractère palingénétique des ruptor ovi est admis, la diversité des formes observées confirme que les Ephéméroptères actuels représentent les restes de lignées anciennes et distinctes et fait apparaître le caractère artificiel des groupements que constituent les superfamilles, notamment la superfamille *Heptagenioidea* Edmunds et Traver qui comprend les *Baetidæ* et les *Heptageniidæ* dont les types de ruptor ovi sont entièrement distincts. Il en est de même pour la superfamille *Leptophlebioidea* Edmunds et Traver qui groupe les *Leptophlebiidæ* et les *Ephemerellidæ* dont les ruptor ovi n'ont aucune ressemblance.

LE MÉCANISME DE L'ÉCLOSION CHEZ D'AUTRES INSECTES A LARVES AQUATIQUES

DISCUSSION

Plécoptères

Nous avons récemment signalé [63] le mode d'éclosion et la structure du ruptor ovi de quelques Plécoptères.

Rappelons la présence, chez les représentants des deux sous-ordres, de ruptor ovi frontaux semblables, en forme d'épine portée par un épaississement circulaire.

Les préliminaires de l'éclosion sont marqués par la déglutition du liquide amniotique et par des mouvements d'extension de la larve. La rupture du chorion, sous la pression du ruptor ovi, se fait en détachant une calotte polaire chez les *Setipalpia* et suivant un méridien chez les *Filipalpia*; cette perforation est suivie d'une absorption d'eau « per os » qui entraîne le gonflement du corps et la rupture de la cuticule embryonnaire portant le ruptor ovi.

Un certain nombre de constatations permettent de penser que le rôle du ruptor ovi se borne à produire une perforation le long d'une ligne de rupture préexistante. Cette ligne, souvent impossible à déceler sur les œufs non éclos, est par contre bien marquée sur l'œuf de *Perlodes mortoni* Klap. (= *P. microcephala* Pict.). En outre, lors du développement parthénogénétique de *Dinocras cephalotes* (Curtis), l'embryon occupe parfois une position inverse de la normale, la tête près du pôle postérieur. Le développement se poursuit normalement et le ruptor ovi se forme sur le front. Mais la larve, bien que parfaitement constituée, est incapable de perforer le chorion et meurt à l'intérieur de l'œuf, sauf si elle est dégagée par une intervention externe.

Odonates

Le processus de l'éclosion a été suivi chez les représentants des deux Sous-Ordres. Chez tous, les préliminaires sont marqués par des mouvements de déglutition, ceux-ci, observés par les auteurs antérieurs mais mal interprétés, ont été attribués soit à un « cœur céphalique », soit à un « organe pulsatile temporaire » [4].

Chez le Zygoptère *Agrion puella* (L.), la rupture du chorion se fait par décollement d'une calotte polaire et la membrane pronymphale, dépourvue de ruptor ovi, est rejetée après absorption d'eau.

La pronymphe des Anisoptères, *Aeschna juncea* (L.), *Orthetrum cancellatum* (L.), *Sympetrum striolatum* (Charp.), *Somatochlora metallica* (V. d. Lind.), porte un ruptor ovi frontal sous la forme d'une crête chitineuse médiane et la fente d'éclosion est longitudinale.

Les mêmes différences se retrouvent entre Hémiptères aquatiques et subaquatiques.

Trichoptères

La présence d'un ruptor ovi chez les Trichoptères ainsi que l'existence d'une mue lors de l'éclosion ont été signalées pour la première fois par Zaddach. Puis A. J. Siltala [226] rechercha systématiquement les ruptor ovi des représentants de différentes familles.

Nous avons nous-mêmes observé les modalités de l'éclosion chez *Beraeodes minuta* (L.) et *Tinodes waeneri* (L.). Les préliminaires de l'éclosion sont marqués par la déglutition du liquide amniotique et des déplacements de la larve. La rupture du chorion se produit

---

[4] Une description détaillée du phénomène sera donnée prochainement.

à l'aide d'un ruptor ovi en forme de mamelon circulaire et pointu (16 μ de diamètre chez la première espèce, 27 μ chez l'autre). Grâce à une absorption d'eau, la larve rompt la cuticule embryonnaire qui est abandonnée soit à l'intérieur de l'œuf, soit hors de celui-ci.

En résumé, les phénomènes qui précèdent l'éclosion sont les mêmes que chez la plupart des Insectes et consistent en contractions pharyngiennes correspondant à la déglutition du liquide amniotique (cf. SIKES et WIGGLESWORTH).

La rupture du chorion, dans la plupart des cas, sous l'action de la force musculaire de l'embryon, se fait soit par détachement d'une calotte polaire (Hémiptères aquatiques, Plécoptères *Setipalpia*, Odonates *Zygoptera*) soit sous forme d'une fente longitudinale (Ephéméroptères, Hémiptères subaquatiques, Plécoptères *Filipalpia*, Odonates *Anisoptera*, Trichoptères). La présence d'un ruptor ovi est facultative dans le premier cas, constante dans le second. Certains faits permettent de penser que, quel que soit le mode de rupture du chorion, la fente d'éclosion est préexistante.

La « cuticule prélarvaire » ou « peau embryonnaire » ou « cuticule pronymphale » doit être homologuée à la première membrane larvaire des Insectes holométaboles plus élevés. Son rejet, tout à fait comparable au processus d'une mue, et la présence de formations telles que les ruptor ovi et les « poils en écaille » des Odonates et Hémiptères sont en faveur d'une telle interprétation.

Un examen comparé nous a montré l'uniformité des ruptor ovi à l'intérieur de certains Ordres (Plécoptères, Odonates, Trichoptères), s'opposant à la multiplicité des formes observées chez les Ephéméroptères. En particulier, il n'existe aucun rapport entre les ruptor ovi des Odonates Anisoptères et ceux des Ephéméroptères [5].

---

[5] Les ruptor ovi des Ephémères se rapprocheraient bien davantage de ceux de certains Planipennes décrits par C. L. WITHYCOMBE [268].

Larves néonates

INTRODUCTION

Aucun travail d'ensemble sur les larves néonates des Ephéméroptères n'a été jusqu'ici entrepris. Cependant différents auteurs, au cours d'observations sur le développement post-embryonnaire de certaines espèces, ont figuré ou décrit le premier stade larvaire. Nous en ferons état dans les descriptions monographiques pour les confronter à nos observations.

Nous avons utilisé indifféremment pour cette étude des larves provenant d'œufs fécondés ou des larves parthénogénétiques, aucune différence morphologique n'existant entre elles dans une même espèce (voir chapitre : Parthénogenèse).

Du point de vue systématique, le matériel étudié est identique à celui qui nous a servi pour décrire le mode d'éclosion.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES LARVES

La larve vivante [6] est placée dans un verre de montre à fond plat dans de l'eau distillée. On dépose sur elle un petit fragment de lamelle, proportionné à sa taille, de façon à l'immobiliser tout en évitant de l'écraser. On ajoute 2 ou 3 gouttes de formol pur pour fixer l'Insecte.

Un dessin d'ensemble de chaque larve a été fait à la chambre claire (oculaire K 10, objectif C 20, grossissement X 390).

Les pièces buccales ont été disséquées dans le liquide fixateur, examinées et dessinées à l'aide d'un objectif à immersion à eau (oculaire K 10, objectif W. 90, grossissement X 1 754).

---

[6] Les larves fixées présentent soit un gonflement (eau formolée 5 %), soit une rétraction (alcool à 75°) qui les déforment.

Certains détails de structure ont été examinés à un grossissement plus fort (oculaire K 15, objectif W. 90, grossissement X 2 650).

Les larves néonates de 27 espèces, appartenant à 13 genres, ont été étudiées. Nous donnons la description détaillée d'une larve pour chaque genre et mentionnons éventuellement les différences observées chez les autres espèces d'un même genre.

Ephemeridæ

Ephemera danica Müll. (Planche XII, fig. 1).

Dimensions. — Antennes, 253 μ; corps, 788 μ; cerque, 273 μ; paracerque, 292 μ.

Morphologie :

Tête : pentagonale; partie saillante entre les insertions des antennes portant la « cicatrice » du ruptor ovi (Pl. XII, fig. 4) sous forme de deux rangées parallèles de petites saillies réfringentes en avant de l'ocelle médian; yeux composés un peu plus développés que les ocelles latéraux, une longue soie est insérée en avant de chacun d'eux.

Antenne : 5 articles; scape plus large que long; pédicelle trois fois plus long que large portant une soie sur sa marge interne; premier article du flagelle avec une soie médiane, deuxième article avec deux soies subterminales et dernier article terminé par deux longues soies.

Labre (Pl. XII, fig. 4) : rectangulaire, avec émargination antérieure limité par deux fortes soies; en outre 6 soies dorsales symétriques deux à deux.

Mandibule droite (Planche XII, fig. 3), canines : l'externe quadridentée, l'interne tridentée; prostheca en tigelle; zone molaire perpendiculaire au grand axe de la mandibule.

Mandibule gauche (Pl. XII, fig. 2), canines : l'externe à 5 dents, l'interne à 3 dents; prostheca en tigelle bifide portée par la canine interne; zone molaire parallèle à l'axe de la mandibule.

Maxille (Pl. XII, fig. 5) terminée par 4 fortes dents; elle porte en outre sur sa marge apicale une soie pennée, une soie multifide et une forte épine arquée; deux poils courts sur la marge interne; palpe très court uni-articulé.

Labium (Planche XII, fig. 6) : pilosité des glosses et paraglosses identique : un long poil subterminal et un poil externe plus court; palpe portant un long poil terminal ainsi qu'un corpuscule réfringent et une grande soie latéro-externe.

Pattes : Les 3 paires de pattes montrent la même pilosité.

Fémur : deux fortes soies, l'une sur la marge externe, l'autre sur la face ventrale, accompagnées de deux soies plus courtes.

Tibia : deux fortes soies apicales et un aiguillon sur la marge interne, une soie externe à même hauteur.

Tarse : la partie distale porte deux aiguillons internes et trois soies externes.

Cerque : 4 articles; le premier porte deux fortes épines subterminales et une rangée dorsale de petits aiguillons, le deuxième deux soies dorsales médianes, le troisième une longue soie externe, le dernier est terminé par deux longs poils.

Paracerque : 4 articles; même ornementation que les cerques, à l'exception des deuxième et troisième articles qui sont dépourvus de soies.

Ephemera vulgata L.

Dimensions. — Antennes, 292 μ; corps, 745 μ; cerque, 308 μ; paracerque, 335 μ; ongle, 76 μ.

Quelques différences ont été observées par rapport à l'espèce précédente, dans la pilosité des antennes, du labium (Pl. XII, fig. 8) et la longueur des ongles (Pl. XII, fig. 9).

R. Heymons [122] signale la présence d'un tarse biarticulé et l'existence d'un prolongement mandibulaire chez la jeune larve d'*E. vulgata* L. En ce qui concerne ce dernier caractère, et comme nous l'avons déjà fait remarquer [55], cet auteur a confondu chez la larvule les canines pluridentées avec le processus mandibulaire simple, encore absent à ce stade, ce qui explique également l'erreur d'homologation faite par J.-A. Lestage [157] du processus à la canine externe.

La larve néonate d'*Ephemera simulans* Walker, décrite sommairement par F. P. Ide [129] diffère de celle de *E. danica* Müll. par la présence de cerques à 5 articles.

Mis à part certains caractères que nous retrouverons chez les autres larves néonates (labium non différencié, palpes maxillaire et labial rudimentaires) nous pouvons relever ici :

— l'absence de processus mandibulaire;

— la présence de prostheca semblables aux deux mandibules alors que le prostheca droit se réduira par la suite à une touffe de soies à la base de la canine interne;

— des ongles dépourvus de denticulations, comme chez la nymphe.

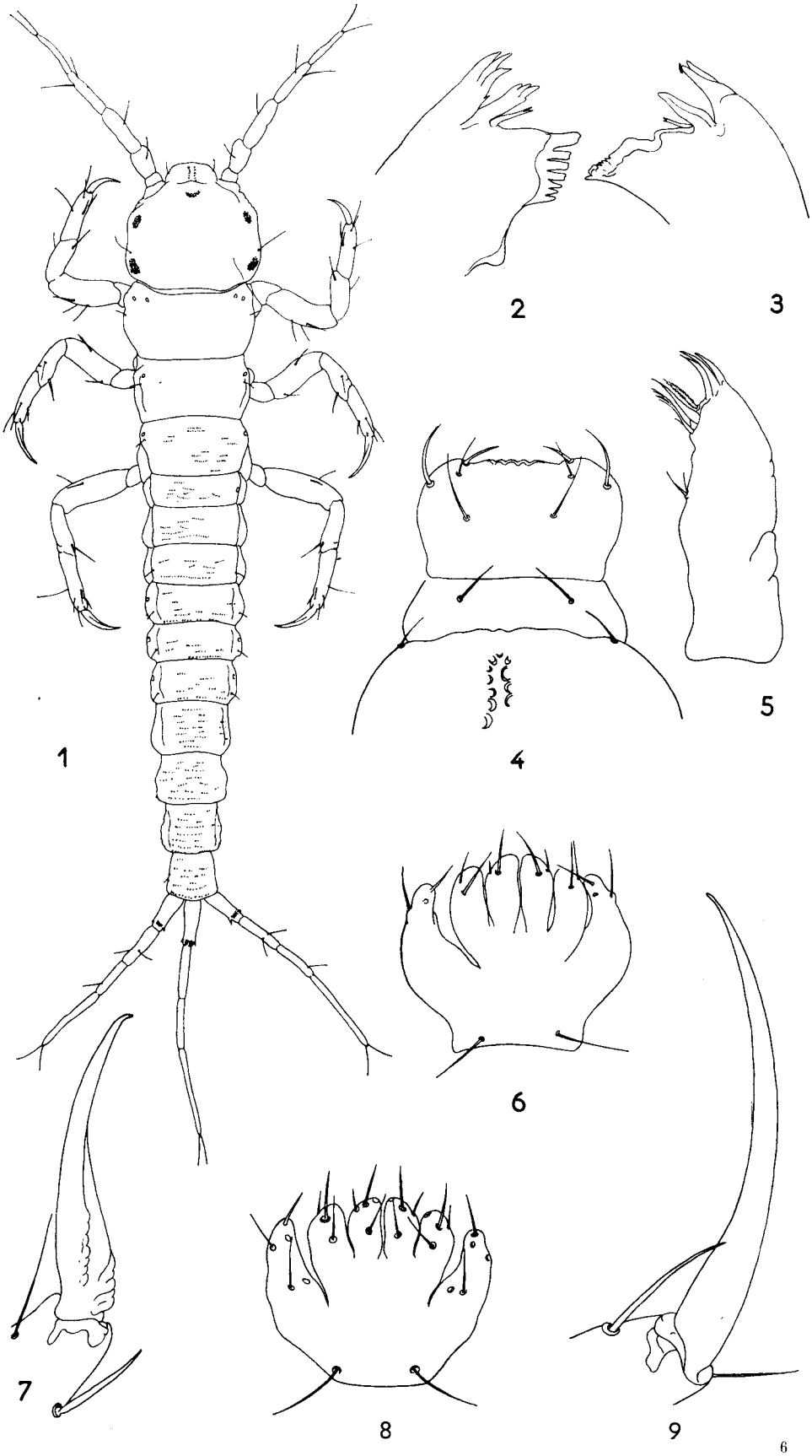
Dans un genre de la même famille, A. H. Wiebe [265] a décrit la larve néonate de *Hexagenia bilineata* Say qui s'apparente à celles des deux espèces d'*Ephemera* par les dimensions, le nombre d'articles des antennes et des cerques, enfin l'absence de prolongement mandibulaire.

Planche XII

Ephemera danica Müll.
1. Larve néonate.
2. Mandibule gauche.
3. Mandibule droite.
4. Labre et cicatrice du ruptor ovi.
5. Maxille.
6. Labium.
7. Ongle.

Ephemera vulgata L.
8. Labium.
9. Ongle.

(Larve néonate × 130; pièces buccales × 585; ongles × 885.)


1
2
3
4
5
6
7
8
9

Siphlonuridæ

Siphlonurus lacustris Etn. (Planche XIII, fig. 1).

Dimensions. — Antennes, 195 μ; corps, 538 μ; cerque, 292 μ; paracerque, 304 μ.

Morphologie :

Tête : orthognathe; yeux composés moins développés que les ocelles.

Antenne : 4 articles; le 3e article porte un long poil sur sa marge interne, le dernier article trois : l'un terminal, deux subterminaux.

Labre (Pl. XIII, fig. 2) : rectangulaire, marge antérieure avec indentations réfringentes; un poil penné court à l'angle antérieur et une longue soie sur la marge latérale.

Mandibule droite (Pl. XIII, fig. 5) : canine externe denticulée, canine interne frangée de soies, prostheca en forme de Y et garni de soies; zone molaire perpendiculaire au grand axe de la mandibule.

Mandibule gauche (Pl. XIII, fig. 4) : canines externe et interne avec frange marginale; prostheca semblable à celui de la mandibule droite; zone molaire parallèle à l'axe de la mandibule.

Maxille (Pl. XIII, fig. 7) : la marge terminale présente les soies caractéristiques (une quinzaine) de la maxille de la nymphe, et au bord interne de fortes soies ou aiguillons, en outre deux poils courts sur la marge interne; palpe uniarticulé.

Labium (Pl. XIII, fig. 3) : glosses pyramidales et paraglosses arquées dépourvues de pilosité; palpe uniarticulé, falciforme, terminé par un aiguillon court et large.

Pattes : Fémur pourvu de deux très fines soies médiodorsales.

Tibia : deux poils subterminaux.

Tarse : une soie médioexterne, deux poils subterminaux et un court aiguillon à la base de l'ongle.

Ongle : 34 μ de longueur, paraît dépourvu de pectinations.

Cerque : 5 articles; les trois premiers terminés par une couronne de courts aiguillons et une forte épine latérale, le dernier article pourvu d'une longue soie.

Paracerque : 5 articles présentant la même pilosité que ceux du cerque, mais dépourvus d'épines latérales.

Du point de vue morphologique les larves néonates de *S. lacustris* Etn. sont caractérisées par :

— un allongement très marqué du corps, qui les fait ressembler à certains Thysanoures;

— l'absence d'ornementation tergale;

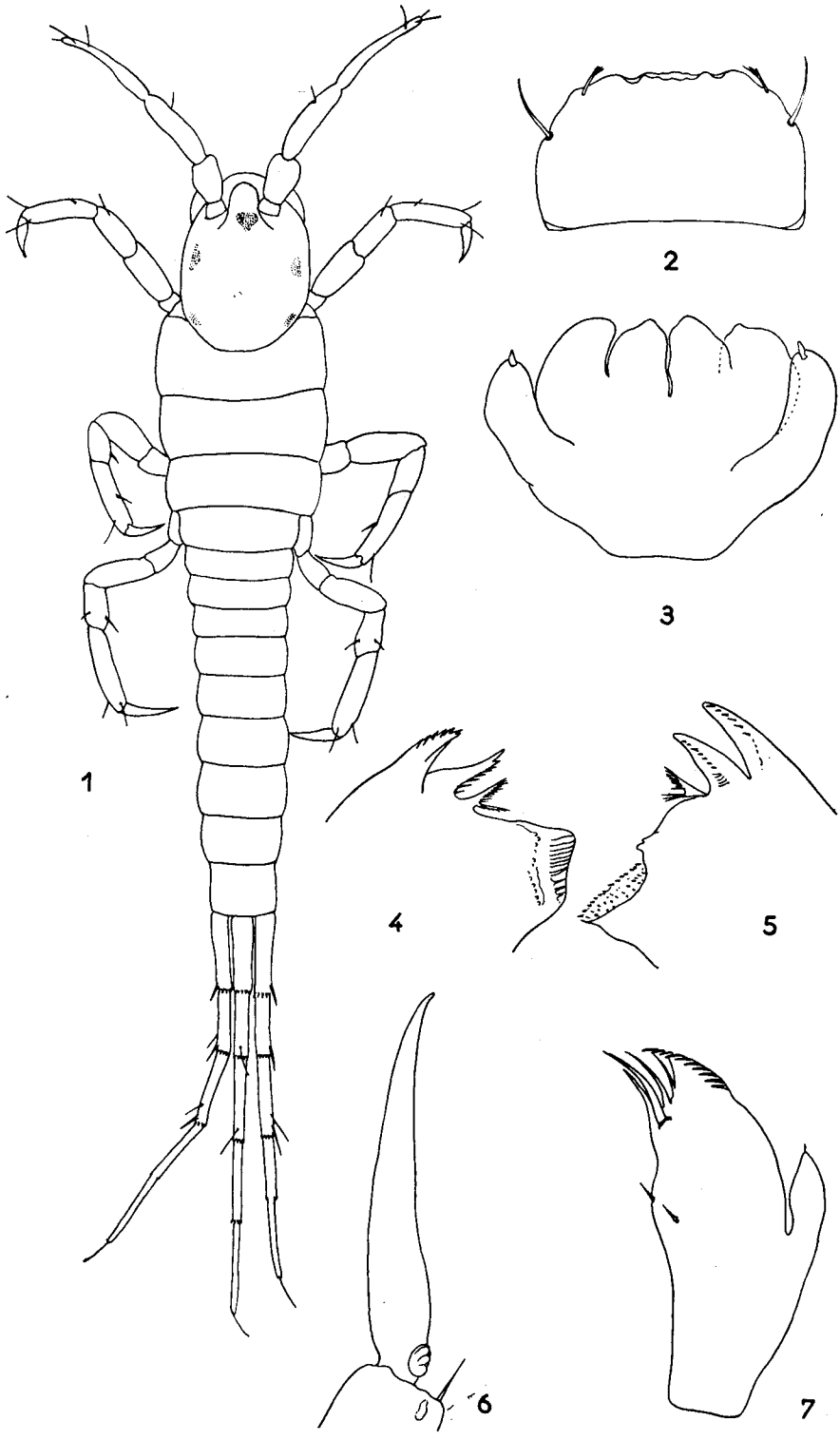
— la différenciation des mandibules (notamment des prostheca) et de la partie apicale des maxilles;

— l'aspect « embryonnaire » du labium.

PLANCHE XIII

Siphlonurus lacustris Etn.
1. Larve néonate.
2. Labre.
3. Labium.
4. Mandibule gauche.
5. Mandibule droite.
6. Ongle.
7. Maxille.

(Larve néonate × 195; pièces buccales × 877; ongle × 1 325.)


1
2
3
4
5
6
7

F. P. Ide [129] a figuré la larve néonate d'un genre voisin *Isonychia bicolor* Walker. Elle possède également des antennes de quatre articles et des cerques et paracerque de cinq articles.

Baëtidæ

Baëtis subatrebatinus Grnd. (Planche XIV, fig. 1).

Dimensions. — Antennes, 168 μ; corps, 355 μ; cerque, 195 μ.

Morphologie :

Tête : orthognathe, arrondie; « cicatrice » du ruptor ovi visible en avant de l'ocelle médian; ocelles latéraux fortement pigmentés.

Antenne : 7 articles; les 3e, 4e et 6e articles portent chacun deux soies, le dernier une seule soie terminale.

Labre (Pl. XIV, fig. 2) : rectangulaire; marge antérieure avec indentations réfringentes; deux fortes soies sur la face dorsale.

Mandibule droite (Pl. XIV, fig. 6) : canine externe et interne tridentées et séparées; prostheca en forme de fine tigelle pennée.

Mandibule gauche (Pl. XIV, fig. 5) : canine externe quadridentée, canine interne tridentée; prostheca plus robuste que le droit, denticulé à l'extrémité; zone molaire surmontée d'une lame triangulaire.

Maxille (Pl. XIV, fig. 7) : partie terminale portant une forte dent et 3 ou 4 soies robustes; un poil court sur la marge interne; palpe court, uniarticulé.

Labium (Pl. XIV, fig. 3) : glosses terminées par un poil en massue; paraglosses avec forte épine apicale; palpe arqué avec corpuscule réfringent à l'apex et deux fortes soies à la base.

Pattes : Fémur pourvu d'une soie sur la marge externe.

Tibia garni d'une épine médio-interne et d'une soie externe.

Tarse avec une épine médio-interne et une soie subterminale.

Ongle (Pl. XIV, fig. 4) : longueur, 26 μ; possède une double rangée d'épines sur sa marge interne.

Cerque : 8 articles; les trois premiers articles terminés par une couronne d'aiguillons courts, le 2e article porte en outre deux soies et le 3e une, les trois derniers articles portent également chacun une soie.

Nous avons examiné également trois autres espèces de ce genre :

Baëtis pumilus (Burm.) (Planches XIV, fig. 8).

Antennes, 168 μ; corps, 386 μ; cerque, 214 μ; ongle, 34 μ.

Baëtis niger (L.).

Antennes, 175 μ; corps, 409 μ; cerque, 195 μ; ongle, 30 μ.

Baëtis rhodani (Pict.).

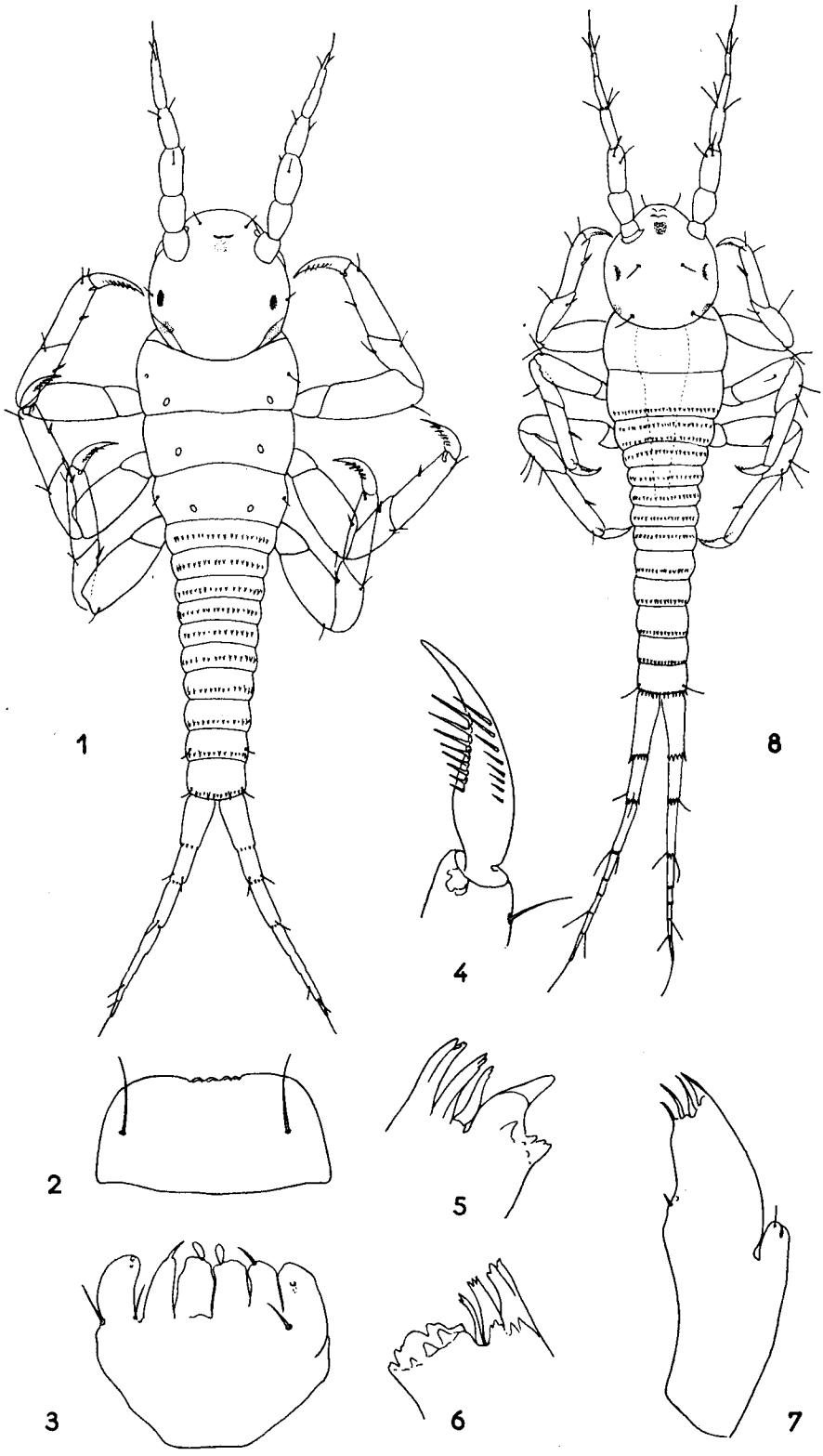
Antenne, 164 μ; corps, 421 μ; cerque, 175 μ; ongle, 28 μ.

Planche XIV

Baëtis subatrebatinus Grnd.
1. Larve néonate.
2. Labre.
3. Labium.
4. Ongle.
5. Mandibule gauche.
6. Mandibule droite.
7. Maxille.

Baëtis pumilus (Burm.).
8. Larve néonate.

(Larves néonates × 195; pièces buccales × 877; ongle × 1 325)


1
2
3
4
5
6
7
8

Nous avons relevé les caractères communs suivants :
— corps fusiforme;
— même nombre d'articles des antennes (7);
— même nombre d'articles des cerques (8);
— absence de paracerque;
— mandibules présentant deux groupes distincts de canines (alors qu'il n'en existe plus qu'un chez la nymphe);
— prostheca droit et gauche semblables, en forme de tigelles [7];
— palpe maxillaire rudimentaire, uniarticulé.

M. Grandi [105] a figuré un stade indéterminé de la « néanide » de *B. subatrebatinus* (sous le nom de *B. atrebatinus* Etn.). Il ne s'agit pas d'une larve néonate, étant donné le développement des yeux composés et l'état différencié des antennes et des cerques.

H. E. Murphy [192] a figuré la larve néonate de *Baëtis vagans* Mc Dunnough, mentionnant simplement la longueur de celle-ci : 0,74 mm, antennes et cerques compris. D'après le dessin qu'elle en donne, cette larve se signalerait par l'allongement démesuré des pattes, mais surtout par un abdomen de 11 segments (!). D'autre part, le même auteur, étudiant le développement des pièces buccales de *Baëtis* sp., figure le labre, la mandibule gauche, l'hypopharynx, la maxille et le labium d'une larve à l'éclosion (Pl. I, fig. 8, 12, 13, 17 et 21). Toutes ces pièces sont représentées dans un état de différenciation qui ne les distingue en rien de celles de la nymphe. Il ne peut s'agir, à notre avis, d'une évolution extrêmement rapide particulière à cette espèce, puisque les mêmes pièces figurées au 10e jour de l'incubation (soit le jour précédent l'éclosion) présentent toutes un aspect embryonnaire beaucoup plus proche de ce que nous avons observé chez nos larves néonates !

Centroptilum luteolum (Müll.) (Planche XV, fig. 1).

Dimensions. — Antenne 189 μ; corps 378 μ; cerque 287 μ.
Morphologie :
Tête : orthognathe, semi-circulaire; deux longues soies à l'angle interne des yeux composés.
Antenne : 7 articles; les 3e, 4e et 6e articles portent deux soies subterminales, le dernier une seule.
Labre (Pl. XV, fig. 2) : rectangulaire; émargination frontale bien marquée, limitée par une soie pennée de chaque côté; face dorsale portant quatre soies symétriques deux à deux.
Mandibule droite (Pl. XV, fig. 4) : canine externe tridentée, canine interne bidentée, prostheca sous forme d'une tigelle grêle.

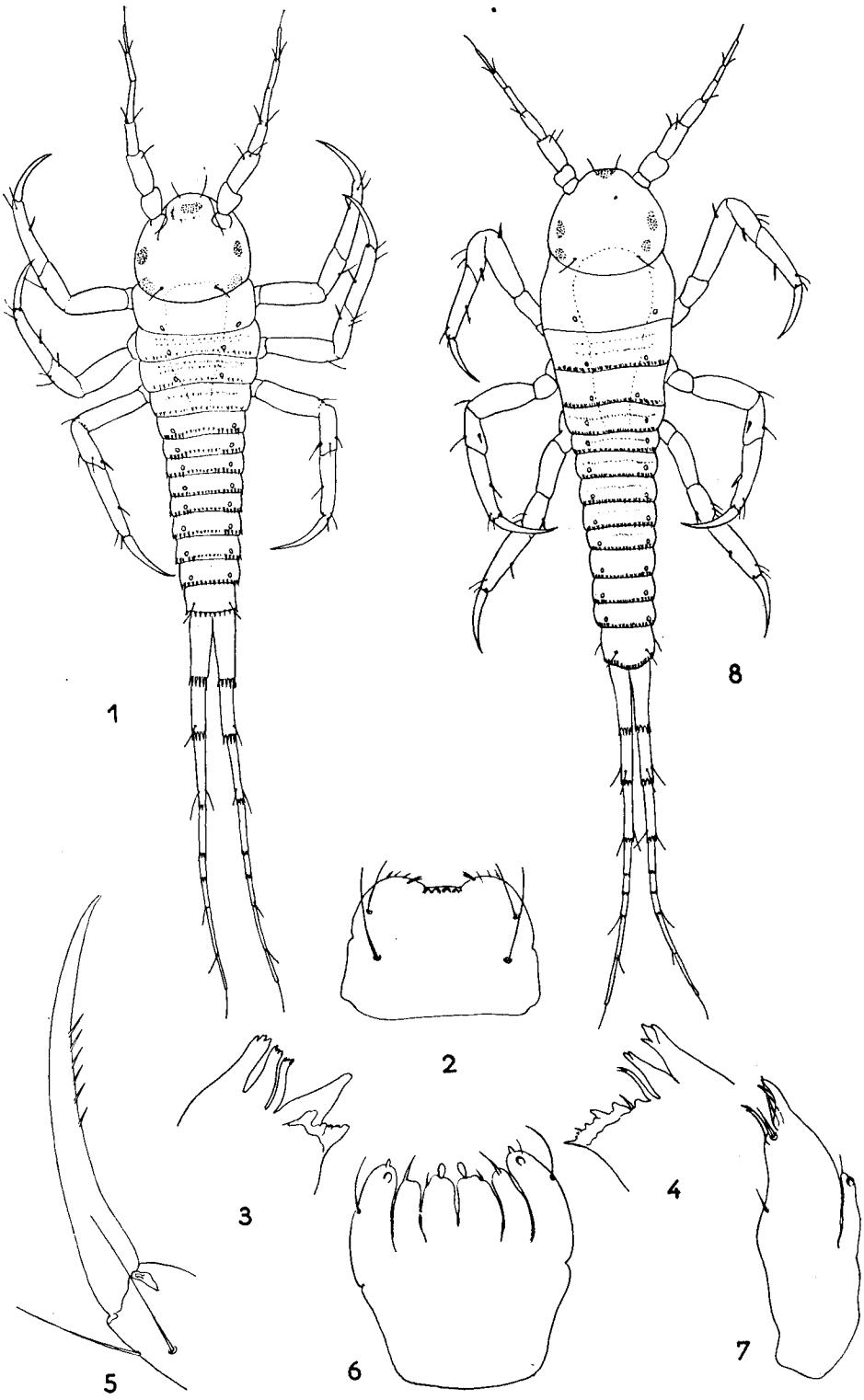
[7] La présence d'une soie bifide à la place du prostheca de la mandibule droite de la nymphe de *Baëtis pumilus*, qui permet de séparer cette espèce de *B. niger*, ne peut être utilisée pour les distinguer à l'état de larves néonates.

Planche XV

Centroptilum luteolum (Müll.).
1. Larve néonate.
2. Labre.
3. Mandibule gauche.
4. Mandibule droite.
5. Ongle.
6. Labium.
7. Maxille.

Centroptilum pennulatum Etn.
8. Larve néonate.

(Larves néonates × 195; pièces buccales × 877; ongle × 1 325.)


1
2
3
4
5
6
7
8

Mandibule gauche (Pl. XV, fig. 3) : canine externe quadridentée, canine interne tridentée, prostheca plus robuste que celui de la mandibule droite, zone molaire surmontée d'un processus triangulaire.

Maxille (Pl. XV, fig. 7) : deux dents et plusieurs soies apicales, un poil court sur la marge interne; palpe maxillaire atteignant le tiers de la longueur de la maxille et portant à l'apex un poil et un corpuscule réfringent.

Labium (Pl. XV, fig. 6) : glosses terminées par un poil en massue; paraglosses avec forte épine apicale; palpe labial arqué, un peu plus long que les lobes portant une longue soie latérale, une petite saillie apicale et un corpuscule réfringent.

Pattes : Fémur portant une soie apicale externe.

Tibia pourvu d'une épine médio-interne et de deux soies externes à même hauteur.

Tarse avec une épine médiane sur la marge interne et deux soies subterminales.

Ongle (Pl. XV, fig. 5) : longueur, 44 μ; porte quelques fines dents dans sa partie médiane.

Cerque : 8 articles; les cinq premiers portent une couronne d'aiguillons à l'apex, le deuxième porte en outre une soie latéro-externe, le troisième deux soies latérales, les trois derniers articles chacun une soie subterminale.

Sensilles : Il existe une paire de sensilles dorsaux sur les trois segments thoraciques et sur les segments abdominaux 2 à 9; une paire de sensilles latéro-ventraux sur les segments abdominaux 1 à 8.

Centroptilum pennulatum Etn. (Planche XV, fig. 8).

Dimensions. — Antenne, 151 μ; corps, 327 μ; cerque, 268 μ; ongle, 40 μ.

Mis à part quelques détails dans la pilosité (antennes, labium) et la répartition des sensilles la larve néonate de cette espèce ne diffère pas de la précédente.

Cloëon simile Etn. (Planche XVI, fig. 1).

Dimensions. — Antenne, 289 μ; corps, 398 μ; cerque, 456 μ.

Morphologie :

Tête : orthognathe; « cicatrice » du ruptor ovi visible en avant de l'ocelle médian; deux soies sur la marge antérieure et deux soies à l'angle interne des yeux composés.

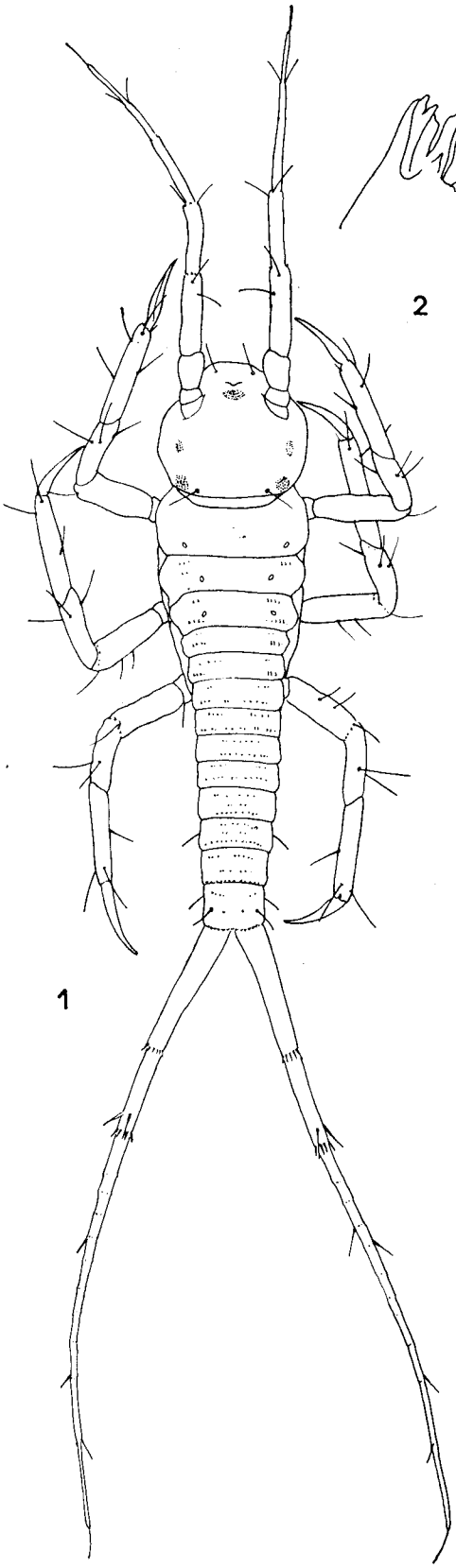
Antenne : 7 articles; les articles 3 à 6 sont terminés par de petites denticulations et portent, à l'exception du cinquième, deux soies; le dernier article se prolonge par une soie.

Labre (Pl. XVI, fig. 4) : rectangulaire; émargination antérieure limitée par un poil court de chaque côté; la face dorsale porte 6 grandes soies symétriques deux à deux, en plus une soie médiane sur chaque marge latérale.

PLANCHE XVI

Cloëon simile Etn.
1. Larve néonate.
2. Mandibule gauche.
3. Mandibule droite.
4. Labre.
5. Labium.
6. Maxille.
7. Ongle.

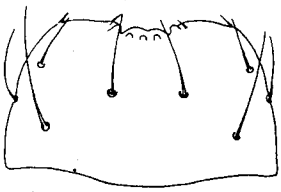
(Larve néonate × 195; pièces buccales × 877; ongle × 1 325.)



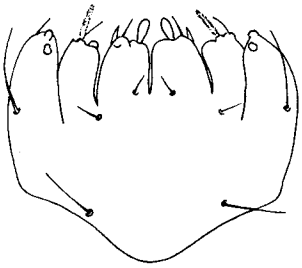
1

2

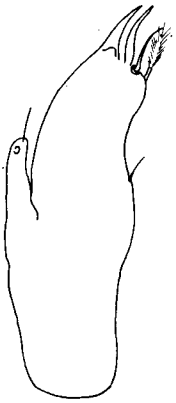
3



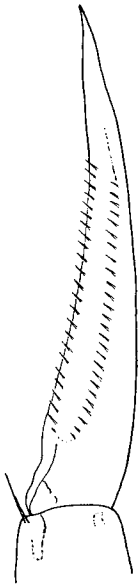
4



5



6



7

Mandibule droite (Pl. XVI, fig. 3) : canine externe quadridentée, canine interne bidentée; prostheca en forme de court bâtonnet.

Mandibule gauche (Pl. XVI, fig. 2) : canine externe quadridentée, canine interne tridentée; prostheca plus allongé que celui de la mandibule droite et bifide à l'extrémité; zone molaire surmontée d'une lame triangulaire.

Maxille (Pl. XVI, fig. 6) : La partie apicale porte plusieurs fortes dents ainsi que des soies simples ou pennées; un poil court sur la marge interne; palpe maxillaire uniarticulé atteignant le tiers de la longueur de la maxille.

Labium (Pl. XVI, fig. 5) : glosses portant un poil en massue et un poil simple à l'apex, ainsi qu'une soie à la base; paraglosses avec soies pennée et simple à l'apex et une soie basilaire ventrale; palpe labial pourvu d'une soie et d'un corpuscule réfringent au sommet et d'une longue soie latérale; partie basale du labium avec deux soies symétriques.

Pattes : Fémur : trois soies sur la marge externe, deux médianes, une apicale.

Tibia : deux fortes épines sur la marge interne et deux soies externes à même hauteur.

Tarse : une épine sur la marge interne, deux soies subterminales et un aiguillon court à la base de l'ongle.

Ongle (Pl. XVI, fig. 7) : longueur, 51 μ; porte une double rangée de 20 à 25 dents sur sa marge interne.

Cerque : 13 articles, certains mal individualisés; premier et deuxième articles terminés par une couronne d'aiguillons; le second porte en plus deux grandes soies subterminales; les articles 3 à 11 sont sensiblement de même taille et limités par de courts aiguillons; les 5e, 6e, 11e, 12e et 13e articles portent chacun une longue soie.

Sensilles : un sensille en avant de l'insertion de chaque antenne, deux sensilles dorsaux et deux sternaux sur chaque segment thoracique; 2 sensilles dorsaux sur les neuf premiers segments abdominaux et 1 sensille latéro-ventral de chaque côté sur les segments de 1 à 8.

Cloëon dipterum (L.).

Nous avons figuré dans un travail antérieur [65] la larve néonate de cette espèce, qui a été étudiée également par J. Lubbock [167], sous le nom de *Chloëon dimidiatum*[8] et par M. Grandi [100].

La larve néonate de *C. dipterum* (L.) diffère de celle de *C. simile* Etn. par ses dimensions plus grandes, par le nombre plus élevé de ses sensilles et par la pilosité plus dense du labre.

Dimensions. — Antenne, 351 μ; corps, 554 μ; cerque, 647 μ; ongle, 57 μ.

Cloëon inscriptum Bengtss.

La larve néonate de cette espèce (ovovivipare comme la précédente) est très voisine de celle de *C. simile* Etn. par ses dimensions et sa morphologie (le nombre de ses sensilles mis à part).

---

[8] Contrairement à l'opinion de F. P. Ide [129] nous pensons en effet que le premier stade décrit par Lubbock correspond bien à celui d'une larve néonate.

Heptageniidæ

Epeorus assimilis Etn. (Planche XVII, fig. 1).

Dimensions. — Antenne, 164 μ; corps, 390 μ; cerque, 218 μ; paracerque, 82 μ.

Morphologie :

Tête : prognathe, semicirculaire; « cicatrice » du ruptor ovi visible en avant de l'ocelle médian; plusieurs soies insérées sur la marge antérieure de la tête, deux soies entre les ocelles latéraux et les yeux composés et deux autres entre ces derniers.

Antenne : 10 articles; le troisième porte un long poil sur la marge interne, le dixième une soie latérale et une terminale.

Labre (Pl. XVII, fig. 2) : marge antérieure avec indentations, chaque angle antérieur porte une soie pennée et la face dorsale six grandes soies symétriques deux à deux.

Mandibule droite (Pl. XVII, fig. 4) : canine externe quadridentée, interne tridentée, zone molaire en forme de pointe arquée.

Mandibule gauche (Pl. XVII, fig. 3) : canine externe quadridentée, interne bidentée, prostheca en forme de fine tigelle, zone molaire à pointe bifide.

Maxille (Pl. XVII, fig. 6) : terminée par une forte dent et plusieurs soies robustes; un poil court sur la marge interne; palpe maxillaire biarticulé terminé par un corpuscule réfringent.

Labium (Pl. XVII, fig. 5) : glosses terminées par un fort poil, paraglosse avec poil simple à l'apex; palpe biarticulé.

Pattes : Fémur : une épine et une soie sur la marge externe, une épine interne.

Tibia : une soie pennée et un aiguillon sur la marge interne, trois longues soies latéro-externes.

Tarse : un aiguillon à la base de l'ongle et deux longs poils subterminaux.

Ongle (Pl. XVII, fig 8) : longueur, 27 μ; porte une double rangée de dents sur la marge interne.

Cerque : 19 articles; les trois premiers bien individualisés terminés par des aiguillons courts; les 8e, 14e, 18e et 19e articles pourvus chacun d'une longue soie.

Paracerque (Pl. XVII, fig. 7) : 6 articles; le premier terminé par une couronne d'aiguillons; le cinquième article porte une longue soie et le sixième deux, l'une terminale, l'autre latérale à l'extrémité d'une petite saillie.

Epeorus alpicola Etn.

Dimensions. — Antenne, 148 μ; corps, 374 μ; cerque, 207 μ; paracerque, 62 μ; ongle, 27 μ.

Quelques différences ont été notées avec l'espèce précédente, notamment dans la pilosité de la tête, du labium et du thorax.

F. P. Ide [129] a figuré la larve néonate de *Epeorus* (*Iron*) *humeralis* Morgan, qui possède également un paracerque rudimentaire.

Ecdyonurus helveticus (Etn.).

Dimensions. — Antenne, 175 μ; corps, 538 μ; cerque, 253 μ; paracerque, 270 μ.

Morphologie :

Tête : prognathe, semicirculaire; « cicatrice » du ruptor ovi visible en avant de l'ocelle médian; de nombreuses soies sur la marge antérieure et 6 soies dorsales.

Antenne : 10 articles; le 3e article porte une soie sur la marge interne et le dernier deux, l'une latérale, l'autre à l'extrémité.

Labre : une soie pennée à chaque angle antérieur, une longue soie simple sur chaque marge latérale et 4 grandes soies dorsales.

Mandibule droite : canines externe et interne pluridentées, prostheca représenté par un poil penné.

Mandibule gauche : canine externe à 5 dents, canine interne tridentée, prostheca sous forme de tigelle pennée. Les zones molaires des deux mandibules sont semblables et portent 4 fortes denticulations.

Maxille : plusieurs dents et fortes soies à la partie terminale; un poil court sur la marge interne; palpe long atteignant presque l'extrémité de la maxille, terminé par un poil simple et un poil en massue.

Labium : glosse terminée par un « poil en écaille » et un aiguillon court et portant un poil court basilaire; paraglosse avec une longue épine terminale et une soie basale; palpe biarticulé un peu plus long que les paraglosses portant un poil court et un corpuscule réfringent à l'apex et une longue soie latérale; partie basale du labium avec deux soies symétriques.

Pattes : Fémur : deux aiguillons courts sur la face dorsale.

Tibia : un aiguillon et une soie pennée sur la marge interne, une longue soie externe à même hauteur.

Tarse : une épine médio-interne, deux longues soies subterminales.

Ongle : longueur, 34 μ; il porte une double rangée de dents (6) sur sa marge interne.

Cerque : 19 articles; les trois premiers bien individualisés, terminés par une couronne d'aiguillons; les 9e, 18e et 19e articles pourvus chacun d'une longue soie.

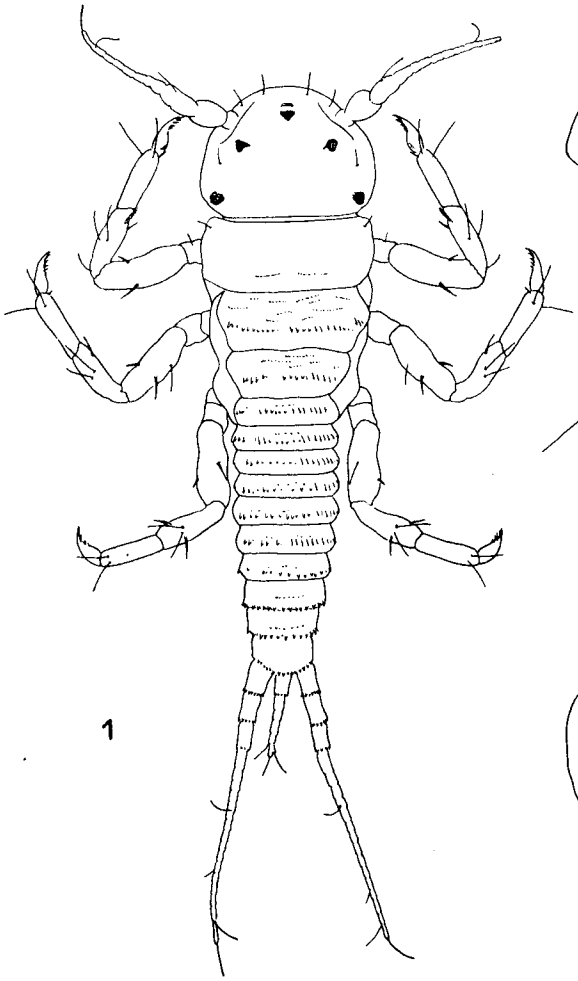
Paracerque : 19 articles; les trois premiers semblables à ceux du cerque; les 11e, 18e et 19e portent une soie.

Sensilles : une paire de sensilles dorsaux sur les deux derniers segments thoraciques et les neuf premiers segments abdominaux.

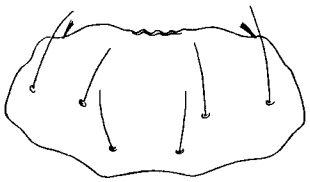
PLANCHE XVII

Epeorus assimilis Etn.
1. Larve néonate.
2. Labre.
3. Mandibule gauche.
4. Mandibule droite.
5. Labium.
6. Maxille.
7. Détail du paracerque.
8. Ongle.

(Larve néonate × 195; pièces buccales × 877; paracerque × 444; ongle × 1 325.)



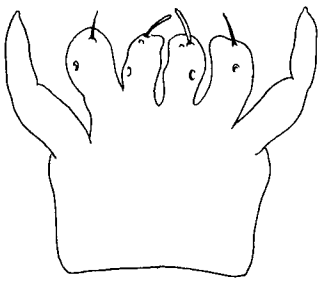
1



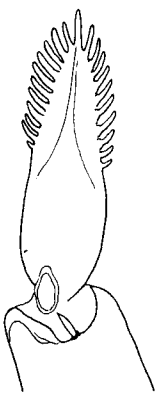
2

3

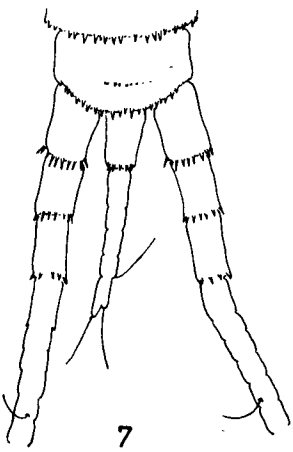
4



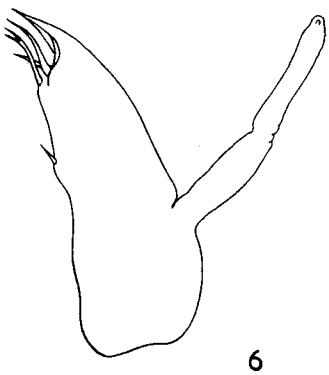
5



8



7



6

Deux autres espèces ont été examinées :

Ecdyonurus fluminum (Pict.);
Ecdyonurus forcipula (Pict).

Peu de différences ont été notées (nombre des articles des cerques, des denticulations des ongles), par contre de nombreuses similitudes ont été observées dans la structure fine des pièces buccales, la pilosité des pattes, etc...

A. J. Gros [113] a figuré la larve néonate de *Ecdyonurus forcipula* (Pict.); sa description comporte de nombreuses inexactitudes : position des ocelles latéraux, nombre d'articles des antennes et des cerques, pilosité, etc...

R. Rawlinson [210] a donné une description de la larve néonate de *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) dont la plupart des détails concordent avec ceux que nous avons observés chez les espèces de ce genre. Toutefois cet auteur n'a pas remarqué l'asymétrie des prostheca des mandibules droite et gauche; par contre il a signalé « ten pairs of closed spiracles (s); they lie on the mesothorax, the metathorax and the first eight abdominal segments » (p. 420) qui sont évidemment les dix paires de sensilles dorsaux des segments thoraciques et abdominaux.

Heptagenia sulphurea (Müll.) (Planche XVIII, fig. 1).

Dimensions. — Antenne, 156 μ; corps, 417 μ; cerque, 218 μ; paracerque, 222 μ.

Morphologie :

Tête : prognathe, semicirculaire; « cicatrice » du ruptor ovi visible en avant de l'ocelle médian; de nombreuses soies sur la marge antérieure et six soies dorsales dont une à l'angle interne de chaque œil composé.

Antenne : 12 articles; le troisième article porte 2 soies, les dernier et avant-dernier articles chacun une.

Labre (Pl. XVIII, fig. 2) : rectangulaire; une soie pennée à chaque angle antérieur et six soies dorsales.

Mandibule droite (Pl. XVIII, fig. 5) : canine externe à 5 dents, canine interne à 3 dents, prostheca représenté par une forte épine entre la canine interne et la zone molaire qui est pointue et rappelle celle du genre *Epeorus*.

Mandibule gauche (Pl. XVIII, fig. 4) : canine externe pluridentée; canine interne tridentée; prostheca en forme de tigelle presque aussi haute que la canine interne, en plus une forte épine entre le prostheca et la zone molaire qui est semblable à celle de la mandibule droite.

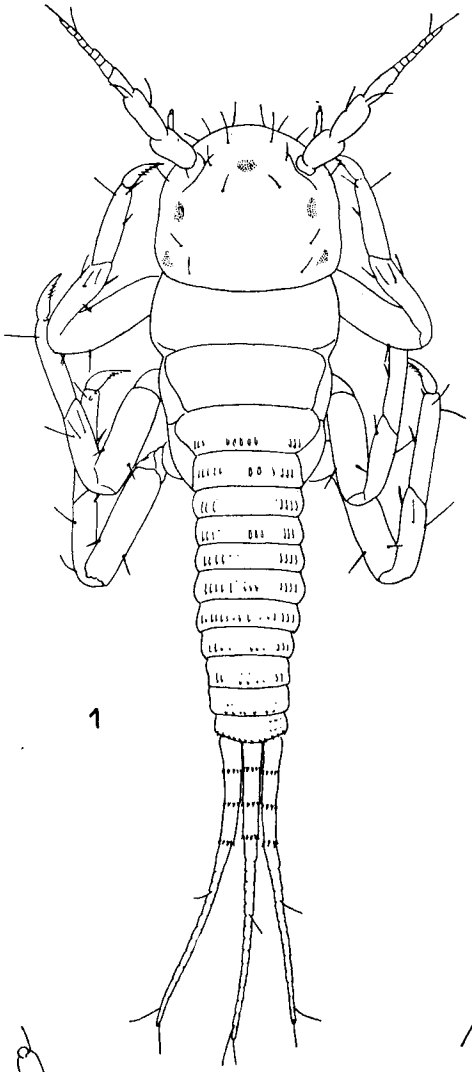
Maxille (Pl. XVIII, fig. 8) : partie apicale portant plusieurs fortes dents et soies; un poil court sur la marge interne; palpe biarticulé, dépassant la tête de la larve en vue dorsale.

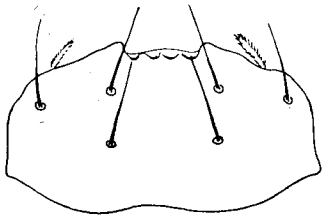
Planche XVIII

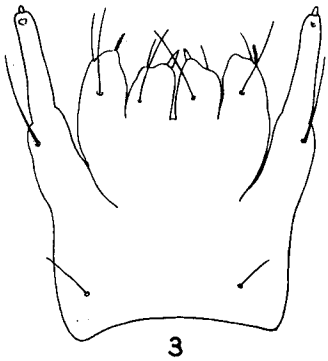
Heptagenia sulphurea (Müll.).
1. Larve néonate.
2. Labre.
3. Labium.
4. Mandibule gauche.
5. Mandibule droite.
8. Maxille.
10. Ongle.

Heptagenia lateralis (Curt.).
6. Mandibule gauche.
7. Mandibule droite.
9. Ongle.

(Larve néonate × 195; pièces buccales × 877; ongles × 1 325).


1


2

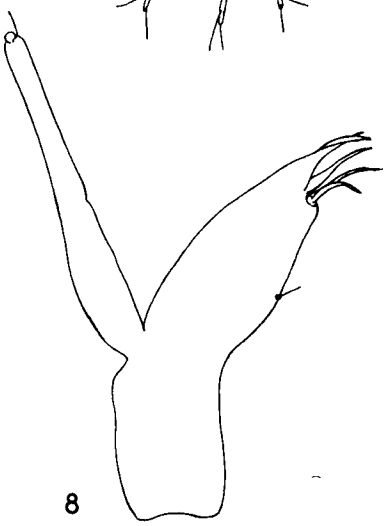

3

4

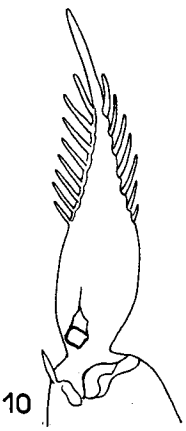
5

6

7


8

9


10

Labium (Pl. XVIII, fig. 3) : glosse avec « poil en massue » à l'apex et une longue soie basilaire ventrale; paraglosse avec un poil penné et un poil simple à l'extrémité, ainsi qu'une longue soie basilaire ventrale; palpe biarticulé plus long que les lobes; partie basale du labium avec deux soies symétriques.

Pattes : Fémur : 2 aiguillons courts sur la face dorsale.

Tibia : une forte épine sur la marge interne et trois longues soies externes à même hauteur.

Tarse : une forte épine médio-interne, deux longues soies subterminales et un aiguillon court à la base de l'ongle.

Ongle (Pl. XVIII, fig. 10) : longueur, 34 μ; porte une double rangée de dents sur la marge interne.

Cerque : 17 articles; les trois premiers terminés par une couronne d'aiguillons; les 7e, 16e et 17e articles portent chacun une longue soie.

Paracerque : 19 articles; les trois premiers articles semblables à ceux du cerque; les 9e, 18e et 19e portent chacun une soie.

Sensilles : une paire de sensilles dorsaux sur chacun des trois segments thoraciques, pas de sensilles visibles sur l'abdomen.

Heptagenia lateralis (Curt.).

Dimensions. — Antenne, 163 μ; corps, 428 μ; cerque, 243 μ; paracerque, 214 μ.

Cette larve présente un certain nombre de différences avec celle de *Heptagenia sulphurea* (Müll.) :

— les zones molaires des mandibules sont du type *Ecdyonurus* (Pl. XVIII, fig. 6 et 7);

— les glosses portent des « poils en écaille » comme celles du labium des larves néonates des *Ecdyonurus;*

— le palpe maxillaire ne dépasse pas l'extrémité de la maxille;

— l'ongle (Pl. XVIII, fig. 9) ne présente que peu de denticulations (2 à 4).

L'attribution générique de *Heptagenia lateralis* (Curt.) ayant été plusieurs fois mise en cause, ces constatations seraient en faveur de son inclusion dans le genre *Ecdyonurus.*

Rhithrogena semitincta (Pictet).

Nous avons donné récemment [68] la description de la larve néonate de cette espèce.

Rhithrogena sp. (Planche XIX, fig. 1).

Dimensions. — Antenne, 183 μ; corps, 519 μ; cerque, 285 μ; paracerque, 370 μ.

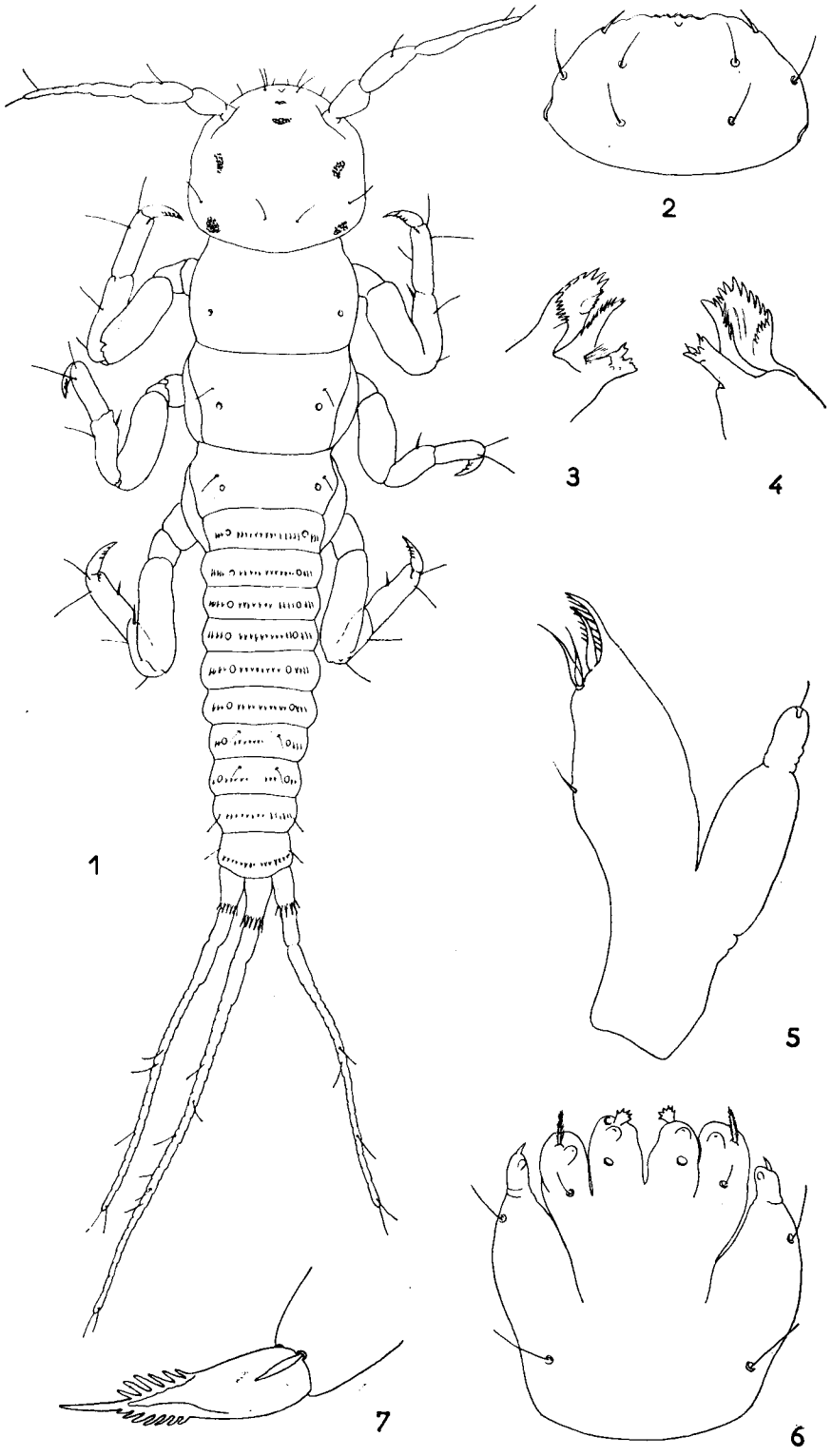
Morphologie :

Tête : prognathe, semi-circulaire; « cicatrice » du ruptor ovi visible en avant de l'ocelle médian; quatre soies disposées en ligne entre les ocelles latéraux et les yeux composés.

PLANCHE XIX

Rhithrogena sp.
1. Larve néonate.
2. Labre.
3. Mandibule gauche.
4. Mandibule droite.
5. Maxille.
6. Labium.
7. Ongle.

(Larve néonate × 195; pièces buccales × 877; ongle × 1 325.)


1
2
3
4
5
6
7

Antenne : 9 articles, les 3e, 8e et 9e articles portent chacun une soie.

Labre (Pl. XIX, fig. 2) : presque semi-circulaire, émargination frontale peu accusée; une forte épine à chaque angle antérieur et six soies dorsales symétriques deux à deux.

Mandibules (Pl. XIX, fig. 3 et 4) : presque symétriques; canines externes en cornet denticulé, canines internes en lames dentées, prostheca sous forme de touffes de soies; zones molaires rappelant celles des *Ecdyonurus,* mais plus allongées.

Maxille (Pl. XIX, fig. 5): partie apicale portant sur la face ventrale une dizaine de fortes soies arquées, sur la face dorsale trois fortes soies; palpe biarticulé, article basal gros boudiné, article terminal moitié moins large et moins long.

Labium (Pl. XIX, fig. 6) : glosse terminée par un poil en écaille et une saillie réfringente; paraglosse avec poil penné à l'apex et un poil basilaire simple; palpe biarticulé plus court que les lobes avec aiguillon terminal et une soie latérale, partie basale du labium avec 2 soies symétriques.

Pattes : Fémur sans pilosité.

Tibia : une épine sur la marge interne, deux soies latérales externes.

Tarse : une épine médio-interne et deux soies subterminales.

Ongle (Pl. XIX, fig. 7) : longueur, 30 μ, porte une double rangée de dents (6 à 7) dans sa moitié apicale.

Cerque : 22 articles; seul le premier article porte une couronne de longues épines à l'apex; les 11e, 12e et 17e articles portent chacun une longue soie; le dernier deux.

Paracerque : 28 articles; premier article avec couronne d'aiguillons à l'apex; les articles 9, 12, 15, 18, 19 et 20 portent chacun une longue soie; le dernier article deux.

Sensilles : une paire de sensilles dorsaux sur chaque segment thoracique et sur les huit premiers segments abdominaux.

Leptophlebiidæ

Habrophlebia modesta (Hag.) (Planche XX, fig. 1).

Dimensions. — Antenne, 242 μ; corps, 456 μ; cerque, 367 μ; paracerque, 421 μ.

Morphologie :

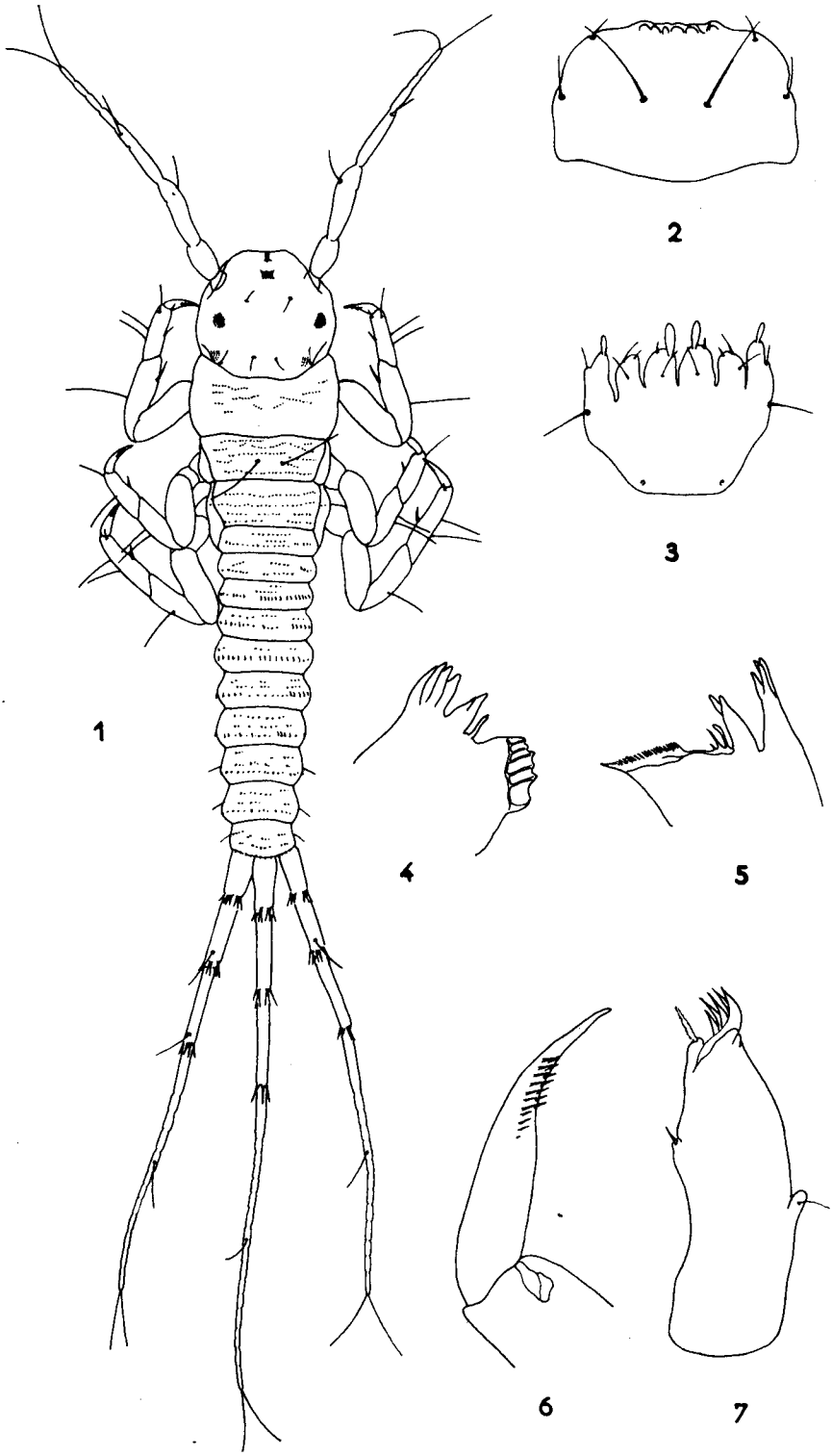
Tête : prognathe; « cicatrice » du ruptor ovi visible en avant de l'ocelle médian, ocelle médian trapézoïde, ocelles latéraux plus marqués que les yeux composés; six soies dorsales dont deux paires entre les yeux composés.

Antenne : 8 articles; les 3e et 4e portent chacun un long poil, le dernier deux soies terminales.

PLANCHE XX

Habrophlebia modesta (Hag.).
1. Larve néonate.
2. Labre.
3. Labium.
4. Mandibule gauche.
5. Mandibule droite.
6. Ongle.
7. Maxille.

(Larve néonate × 195; pièces buccales × 877; ongle × 1 325.)


1
2
3
4
5
6
7

Labre (Planche XX, fig. 2) : rectangulaire; une soie courte à chaque angle antérieur; deux grandes soies dorsales et deux latérales plus courtes.

Mandibule droite (Pl. XX, fig. 5) : avec canine externe quadridentée et canine interne bidentée, prostheca en forme de courte tigelle; zone molaire allongée, perpendiculaire au grand axe de la mandibule.

Mandibule gauche (Pl. XX, fig. 4) : canine externe quadridentée, interne bidentée, prostheca semblable à celui de la mandibule droite, zone molaire parallèle à l'axe de la mandibule.

Maxille (Pl. XX, fig. 7) : partie apicale portant 5 fortes dents et un poil penné, ainsi qu'une saillie obtuse externe aux dents; un poil court sur la marge interne; palpe maxillaire très court terminé par une longue soie.

Labium (Pl. XX, fig. 3) : glosses portant à l'apex un « poil en massue » et un poil simple et une longue soie médio-ventrale; paraglosses terminées par deux poils; palpe plus long que les paraglosses, avec un « poil en massue » à l'apex, une soie latérale et une très grande soie basilaire.

Pattes : Fémur sans pilosité.

Tibia : une très longue soie sur la marge externe et un fort aiguillon sur la marge interne.

Tarse : deux soies marginales externes, une soie subterminale, un aiguillon sur la marge interne et un autre plus court à la base de l'ongle.

Ongle (Pl. XX, fig. 6) : longueur, 28 μ; porte deux rangées de dents sur sa marge interne.

Cerque : 15 articles; les trois premiers terminés par de fortes épines dorsales; les 2e, 3e et 8e articles portent une longue soie dorsale, subterminale; le dernier en porte deux.

Paracerque : 19 articles; les trois premiers articles sont identiques aux articles correspondants du cerque, le 11e article porte un long poil médio-dorsal et le 19e deux poils terminaux.

Leptophlebia vespertina (L.) (Planche XXI, fig. 1).

Dimensions. — Antenne, 285 μ; corps, 530 μ; cerque, 484 μ; paracerque, 538 μ.

Morphologie :

Tête : prognathe; « cicatrice » du ruptor ovi visible; sur les larves néonates fixées les taches oculaires ont disparu; pas de soies sur la face dorsale.

Antenne : 9 articles; le 3e porte une longue soie, le 4e et le dernier deux soies.

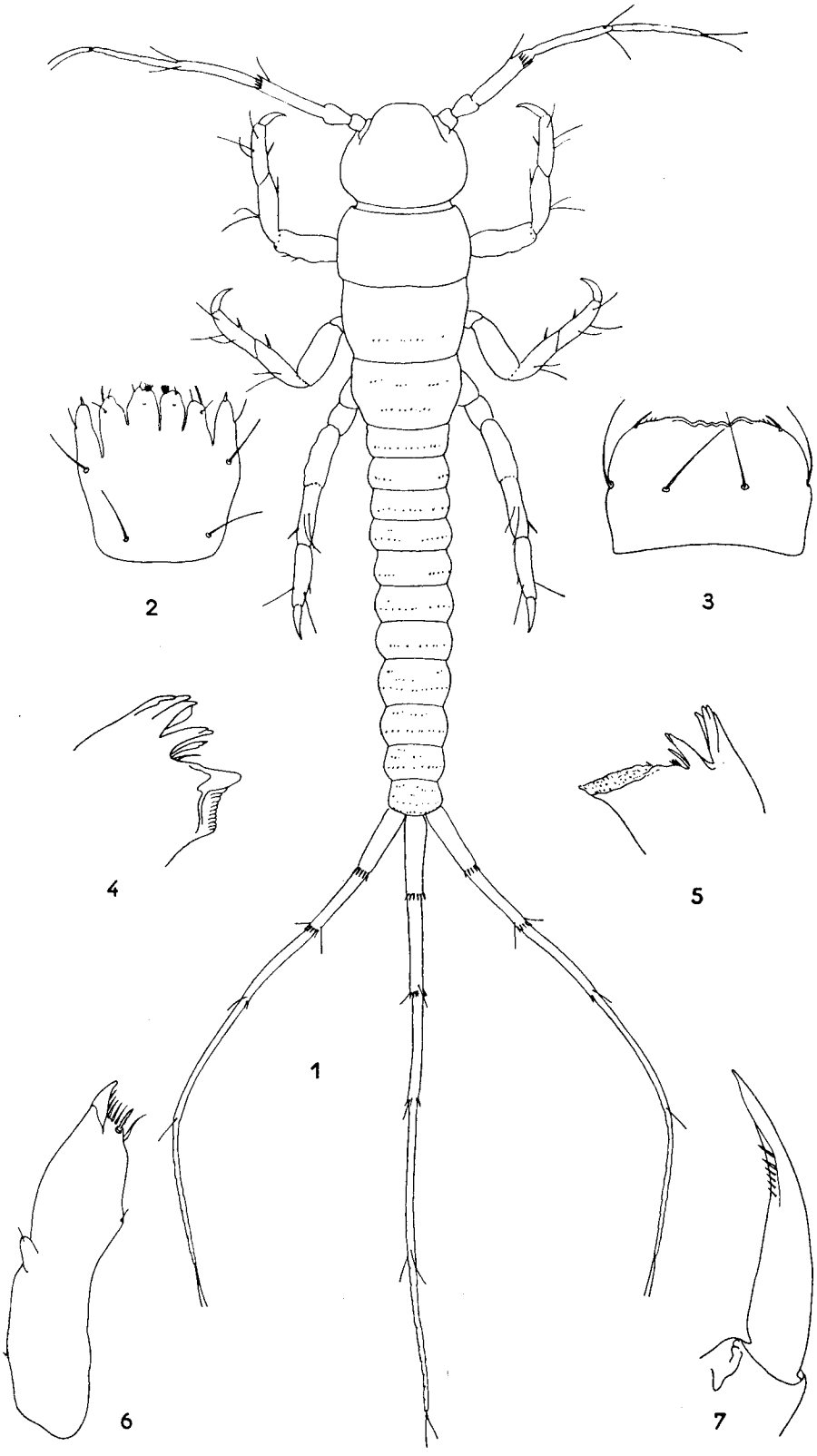
Labre (Pl. XXI, fig. 3) : rectangulaire, une soie courte à chaque angle antérieur; deux grandes soies dorsales et deux latérales; sur la

---

PLANCHE XXI

Leptophlebia vespertina (L.).
1. Larve néonate.
2. Labium.
3. Labre.
4. Mandibule gauche.
5. Mandibule droite.
6. Maxille.
7. Ongle.

(Larve néonate × 195; pièces buccales × 877; ongle × 1 325.)


2
3
4
5
1
6
7

face ventrale deux rangées symétriques de poils courts partant des angles antérieurs et dirigées vers le centre.

Mandibule droite (Pl. XXI, fig. 5) : canine externe à 5 dents, canine interne bidentée, prostheca en tigelle.

Mandibule gauche (Pl. XXI, fig. 4) : canine externe quadridentée, interne bidentée; prostheca en spatule denticulée; zone molaire surmontée d'un processus triangulaire.

Maxille (Pl. XXI, fig. 6) : 5 à 6 fortes dents terminales; une rangée de poils simples et un poil penné à l'apex; un aiguillon court sur la marge interne; palpe uniarticulé très court.

Labium (Pl. XXI, fig. 2) : glosses portant un « poil en écaille » et un poil simple à l'extrémité; paraglosses terminées par deux soies; palpe avec une saillie apicale réfringente et un long poil basilaire.

Pattes : Fémur : porte à la face externe de petites saillies avec des soies fines et courtes.

Tibia : un aiguillon sur la marge interne et deux grandes soies sur le bord externe.

Tarse : un aiguillon médian sur la marge interne et trois grandes soies externes.

Ongle (Pl. XXI, fig. 7) : longueur, 38 μ; possède une double rangée de denticulations dans sa moitié distale.

Cerque : 14 articles; les trois premiers portent de fortes épines apicales, le 2e article porte en outre deux grandes soies, le 3e et le 4e une seule, et le dernier article se termine par deux longues soies.

Paracerque : 15 articles; même distribution des soies que sur le cerque.

Ephemerellidæ

Ephemerella (Chitonophora) krieghoffi Ulm. (Planche XXII, fig. 1).

Dimensions. — Antennes, 164 μ; corps, 515 μ; cerque, 172 μ; paracerque, 175 μ.

Morphologie :

Tête : prognathe, semi-circulaire, « cicatrice » du ruptor ovi visible; yeux composés plus volumineux que les ocelles latéraux, ocelle médian semi-lunaire; une soie à l'angle interne de chaque œil composé.

Antenne : 5 articles; le scape et le pédicelle portent chacun un poil court; le troisième article porte une soie, le quatrième trois soies et le cinquième deux soies terminales.

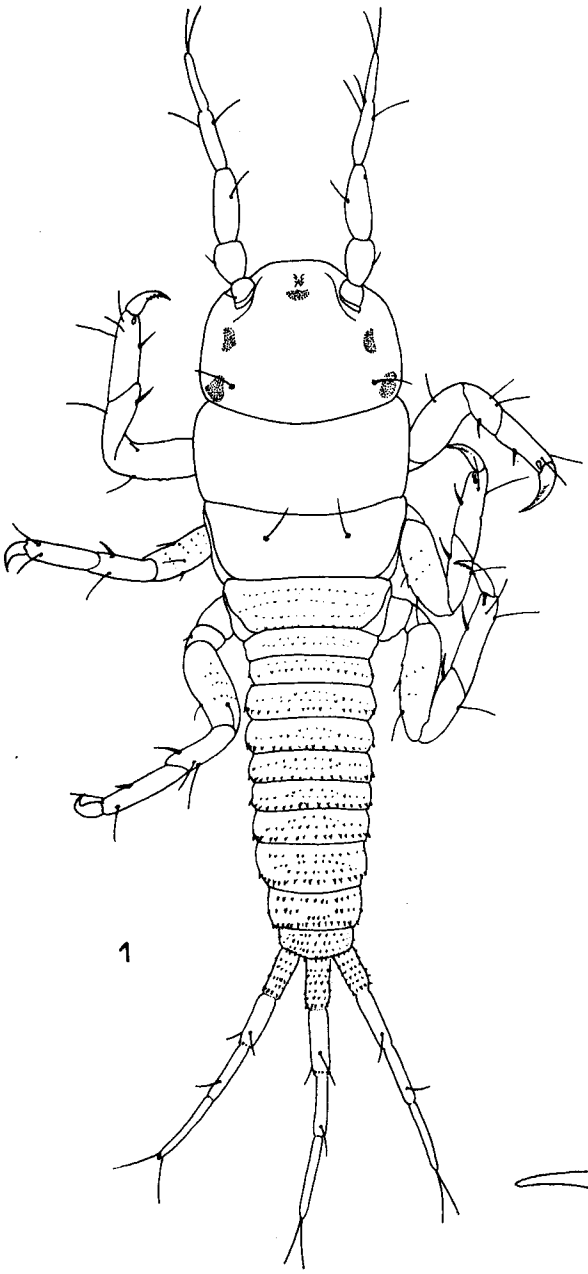
Labre (Pl. XXII, fig. 2) : semi-circulaire; une soie courte à chaque angle antérieur; six soies dorsales symétriques deux à deux.

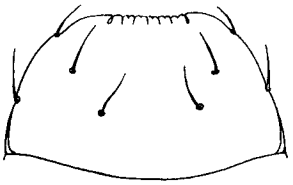
Mandibule droite (Pl. XXII, fig. 6) : canine externe tridentée, interne bidentée; prostheca en forme de tigelle.

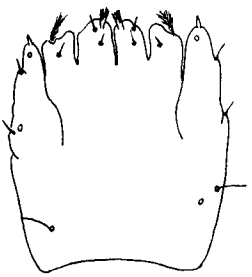
PLANCHE XXII

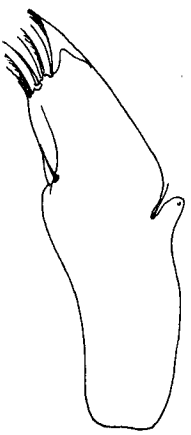
E. (Chitonophora) krieghoffi Ulm.
1. Larve néonate.
2. Labre.
3. Labium.
4. Maxille.
5. Ongle.
6. Mandibule droite.
7. Mandibule gauche.

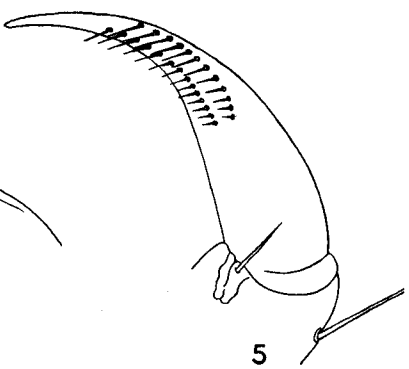
(Larve néonate × 195; pièces buccales × 877; ongle × 1 325.)


1


2


3


4


5

6

7

Mandibule gauche (Pl. XXII, fig. 7); canine externe quadridentée, interne tridentée; prostheca plus robuste que le droit; zone molaire surmontée d'un processus triangulaire.

Maxille (Pl. XXII, fig. 4) : partie apicale garnie de trois dents robustes et de fortes soies pennées; un poil très court sur la marge interne; palpe uniarticulé rudimentaire.

Labium (Pl. XXII, fig. 3) : glosse portant à l'apex un « poil en écaille » et deux poils simples; paraglosse avec un poil penné et un poil simple; palpe plus court que les lobes terminé par un aiguillon et garni d'un poil médian et d'un poil basilaire.

Pattes : Fémur : deux soies sur la marge externe.

Tibia : une épine médiane sur la marge interne et deux soies externes.

Tarse : une épine sur la marge interne et deux grandes soies subterminales.

Ongle (Pl. XXII, fig. 5) : longueur, 38 μ; porte une double rangée d'épines dans sa moitié distale.

Cerque : 4 articles; premier article recouvert de nombreux aiguillons; deuxième article avec deux soies subterminales; troisième avec une seule soie, et dernier article terminé par deux soies.

Paracerque : 4 articles; même pilosité que pour les articles du cerque.

E. (*Ephemerella*) *ignita* (Poda).

Dimensions. — Antenne, 168 μ; corps, 420 μ; cerque, 185 μ; paracerque, 190 μ.

La larve néonate de cette espèce a été figurée par B. Durken [79], et F. P. Ide [129] a donné une très brève description du premier stade de *Ephemerella subvaria* Mc Dunnough.

E. (*Torlega*) *belgica* Lest.

Dimensions. — Antenne, 152 μ; corps, 507 μ; cerque, 156 μ; paracerque, 153 μ.

Les larves néonates de trois sous-genres de la famille *Ephemerellidæ* ont donc été examinées. Cette étude révèle une similitude morphologique extrêmement poussée, non seulement pour le nombre des articles des antennes et des cerques, la forme des pièces buccales, la structure des ongles, mais encore dans la répartition des soies et l'ornementation tergale. Cette similitude des larves néonates s'oppose à la diversité des nymphes des espèces en question qui sont aisément reconnaissables.

Caenidæ

Caenis moesta Bengtss. (Pl. XXIII, fig. 1).

Dimensions. — Antenne, 160 μ; corps, 464 μ; cerque, 187 μ; paracerque, 207 μ.

Morphologie :

Tête : Semi-circulaire; « cicatrice » du ruptor ovi visible en avant de l'ocelle médian; yeux composés de même dimension que les ocelles

latéraux; de nombreux poils courts bifides répartis sur toute la surface dorsale.

Antenne : 5 articles; scape avec une courte soie externe, pédicelle avec trois soies de même taille, troisième article pourvu d'un long poil interne, quatrième avec 3 soies subterminales, dernier article moniliforme terminé par deux soies.

Labre (Pl. XXIII, fig. 2) : une forte épine à chaque angle antérieur et six soies bifides dorsales, symétriques deux à deux.

Mandibule droite (Pl. XXIII, fig. 6) : à canines externe et interne pluridentées; prostheca en forme de tigelle.

Mandibule gauche (Pl. XXIII, fig. 5) : canine externe quadridentée, interne tridentée; protheca sous forme de tigelle bifide, zone molaire surmontée d'une lame triangulaire.

Maxille (Pl. XXIII, fig. 4) : La partie apicale porte plusieurs fortes dents et une soie pennée, sur la marge interne deux aiguillons courts; palpe court, uniarticulé, terminé par un corpuscule réfringent et une soie bifide.

Labium (Pl. XXIII, fig. 3) : glosse terminée par deux soies courtes et paraglosse par une soie bifide; palpe un peu plus long que les lobes externes portant un corpuscule réfringent à l'apex et une soie latérale externe.

Pattes : Fémur : de petites soies bifides sur le tiers distal.

Tibia : un fort poil sur la marge interne, une soie plus longue médio-dorsale et quelques soies bifides.

Tarse : un poil robuste comme sur le tibia et trois longues soies latérales ou dorsales.

Ongle (Pl. XXIII, fig. 7) longueur 36 μ; présente une demi-douzaine de denticulations dans sa partie médiane.

Cerque : 5 articles; les quatre premiers articles terminés par une couronne d'aiguillons, les deuxième et quatrième portent en outre deux longs poils subterminaux et le dernier se prolonge par 2 soies insérées de part et d'autre d'un petit corpuscule réfringent.

Paracerque : 5 articles avec la même ornementation que ceux du cerque.

Sensilles : une paire de sensilles latéro-dorsaux sur chacun des trois segments thoraciques et sur chacun des 7 premiers segments abdominaux.

La description donnée par M. Grandi [101] de la larve néonate de *C. macrura* Steph. ne diffère pas, en ses points essentiels, de celle de *C. moesta*. Toutefois, le nombre des articles des antennes et des cerques, leur pilosité, ne concordent pas dans les deux cas. D'autre part la larve de *C. moesta* nous a paru caractérisée par la présence de soies bifides, portées par de petits mamelons, et réparties sur les différentes régions du corps (tête, thorax, pattes, abdomen).

CARACTÈRES LARVAIRES ET DIFFÉRENCES GÉNÉRIQUES DISCUSSION

Certains auteurs, en particulier H. Bertrand [17], ont essentiellement retenu de l'examen des larves néonates des Ephéméroptères l'absence de « structures adaptatives » qui caractérisent les larves plus âgées; l'absence totale de branchies constitue, en effet,

le trait morphologique le plus marquant des larves néonates. Cependant, le défaut de certains « caractères adaptatifs » n'exclut pas un polymorphisme de détail extrêmement important.

La forme générale du corps (fusiforme ou déprimée), qui distinguera les « espèces nageuses » (*Siphlonurus, Baëtis, Cloëon*) des « espèces rampantes ou pétricoles » (*Ephemerella, Ecdyonurus*), est déjà reconnaissable et le comportement est acquis d'emblée : les larves néonates d'*Ephemera* fouissent, celles d'*Ephemerella* se dissimulent dès l'éclosion.

La position de la bouche est également caractéristique : tête hypognathe chez les *Baëtidæ* et *Siphlonuridæ*, prognathe chez les *Ephemeridæ* et les *Heptageniidæ*.

Mais un examen détaillé fait apparaître un état de différenciation plus ou moins accusé de certaines structures et surtout la constance de quelques caractères dans un genre ou une famille.

Parmi les pièces buccales le labre, l'hypopharynx et le labium sont généralement d'un type simple alors que certaines parties des mandibules et des maxilles ont déjà les caractéristiques nymphales.

Le labre est pourvu d'une pilosité dorsale différente dans chaque genre, pour les *Baëtidæ* par exemple : deux soies chez *Baëtis*, quatre chez *Centroptilum* et six chez *Cloëon*.

Les mandibules montrent une asymétrie très nette des zones molaires et des canines. Dans une même famille les zones molaires peuvent présenter plusieurs types : chez les *Heptageniidæ*, les zones molaires sont des pointes simples dans les genres *Epeorus* et *Heptagenia*, tandis qu'elles sont ornées de plusieurs saillies chez *Ecdyonurus* et *Rhithrogena* (nous en avons tiré argument pour ranger *Heptagenia lateralis* (Curt.) dans le genre *Ecdyonurus*).

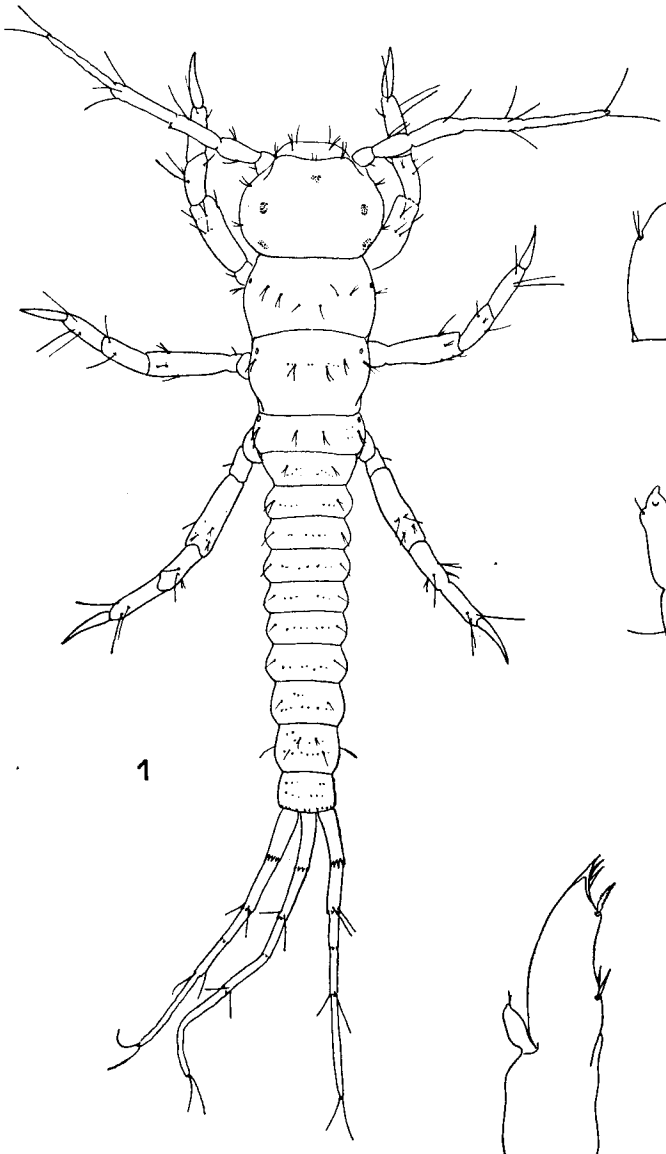
L'absence du processus mandibulaire (qui n'est pas l'équivalent d'un palpe comme le pense R. Heymons [122]) chez *Ephemera* et la séparation des canines en deux groupes chez *Baëtis* tendraient à prouver que ces structures ou ces modifications ont été secondairement acquises.

Les prostheca peuvent ressembler d'emblée à ceux de la nymphe (*Siphlonurus*) ou se modifier au cours de la vie larvaire (*Baëtis pumilus*).

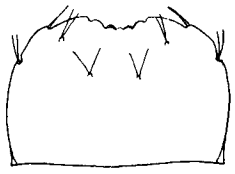
Planche XXIII

Caenis moesta Bengtss.
1. Larve néonate.
2. Labre.
3. Labium.
4. Maxille.
5. Mandibule gauche.
6. Mandibule droite.
7. Ongle.

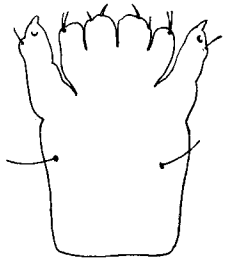
(Larve néonate × 195 ; pièces buccales × 877 ; ongle × 1 325.)



1



2

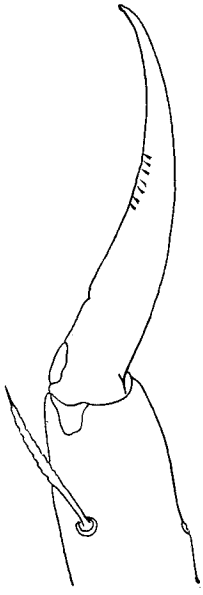


3

4

5

6



7

Le labium est la pièce dont la structure est la plus primitive et qui subira de ce fait le plus de modifications au cours de la croissance. Glosses et paraglosses portent souvent une ornementation spéciale dans chaque genre mais qui ne persistera pas : rappelons les « poils en écaille » des glosses des *Ecdyonurus* et *Rhithrogena* et les « poils en massue » des *Baëtidæ*.

Les maxilles, dont la partie apicale peut être déjà très différenciée (*Siphlonurus*) possèdent un palpe rudimentaire (*Baëtidæ, Leptophlebiidæ, Ephemerellidæ*) ou allongé (*Heptageniidæ*), mais dans ce dernier cas, très différent de celui de la nymphe.

La pilosité des appendices thoraciques, constante pour chaque espèce, peut aussi fournir des caractères génériques.

Les ongles de la larve néonate portent, sauf chez *Ephemera* et *Siphlonurus*, deux rangées inégales de denticulations parfois très nombreuses. Chez la nymphe il existe soit une double (*Cloëon*), soit une simple rangée de dents (*Baëtis*) [9], parfois même très réduite (*Rhithrogena*).

L'ornementation tergale, le nombre et la disposition des sensilles sont de bons caractères spécifiques.

En ce qui concerne le paracerque, la condition primitive semble bien être l'existence d'un appendice, semblable aux deux cerques, comme c'est le cas de la majorité des larves néonates (*Ephemeridæ, Siphlonuridæ, Ephemerellidæ, Caenidæ*). Chez les *Heptageniidæ*, le paracerque est très légèrement plus long que les cerques dans les genres *Ecdyonurus, Heptagenia* et *Rhithrogena;* il est présent mais réduit chez *Epeorus* où il entre en régression dès les premières mues. Au contraire, chez les *Baëtidæ* la larve néonate, pourvue seulement de deux cerques, reste privée de paracerque (*Baëtis subatrebatinus* Grnd.) ou en acquiert un au cours de la vie larvaire (*Cloëon, Centroptilum* et la plupart des *Baëtis*).

Le nombre des articles des antennes et des cerques, leur pilosité, paraissent être des caractéristiques génériques (7 articles aux antennes et 8 aux cerques de toutes les *Baëtis* examinées, 5 articles aux antennes et aux cerques des trois *Ephemerella* étudiées).

L'étude comparée des larves néonates des Ephéméroptères conduit à deux remarques importantes :

— Aucun type ne semble vraiment primitif, tous possèdent à la fois des caractères palingénétiques et coenogénétiques;

— La diversité des formes observées confirme que les différentes familles étudiées représentent les restes de lignées distinctes et très anciennes.

---

[9] Nous avons constaté chez *Baetis rhodani* (Pict.) la régression, puis la disparition de l'une des rangées.

Etant donné la constance de certains caractères des larves néonates des Ephéméroptères nous donnerons, pour terminer, un tableau de détermination des genres étudiés.

1 — Ongles dépourvus de denticulations 2
— Ongles avec une double rangée de denticulations 3
2 — Tête orthognathe, corps fusiforme, pas d'ornementation tergale, longueur du corps inférieure à 600 μ ..... *Siphlonurus*
— Tête prognathe, corps déprimé, une ornementation tergale, longueur du corps supérieure à 700 μ ..... *Ephemera*
3 — Deux cerques ..... (*Baëtidæ*) 4
— Deux cerques et un paracerque 6
4 — Corps plus court que les cerques ..... *Cloëon*
— Corps plus long que les cerques 5
5 — Deux soies sur la face dorsale du labre ..... *Baëtis*
— Quatre soies sur la face dorsale du labre ..... *Centroptilum*
6 — Premier article des cerques et du paracerque couverts d'aiguillons sur toute sa surface ..... *Ephemerella*
— Premier article des cerques et du paracerque portant seulement des épines apicales 7
7 — De nombreuses soies bifides sur la tête, le thorax et les pattes ..... *Caënis*
— Des soies simples sur ces différentes régions 8
8 — Cerques sensiblement aussi longs que le corps (*Leptophlebiidæ*) 9
— Cerques n'ayant que la moitié de la longueur du corps (*Ecdyonuridæ*) 10
9 — De nombreuses soies sur la face dorsale de la tête. *Habrophlebia*
— Pas de soies sur la face dorsale de la tête ..... *Leptophlebia*
10 — Paracerque réduit ..... *Epeorus*
— Paracerque de même longueur que les cerques 11
11 — Canine externe de la mandibule en forme de cornet. *Rhithrogena*
— Canine externe pluridentée 12
12 — Zone molaire en pointe simple... *Heptagenia sulphurea* (Müll.)
— Zone molaire ornée de plusieurs saillies ..... *Ecdyonurus*
Heptagenia lateralis (Curt.)

TROISIEME PARTIE

PARTHÉNOGENÈSE

HISTORIQUE

Le premier cas de parthénogenèse signalé chez les Ephéméroptères concerne l'espèce nord-américaine *Ameletus ludens* Needhm. En 1905, J. G. NEEDHAM [194] décrivit, d'après du matériel en provenance de Newport (N. Y.), la subimago femelle de cette espèce dont la larve avait été figurée par A. E. EATON [83] en 1885 sous le nom de (?) *Chirotonetes* sp. A. H. MORGAN [188] en 1911 donna la description de l'imago femelle, et devant les efforts infructueux pour en capturer le mâle, malgré de diligentes recherches, elle supposa que la reproduction d'*Ameletus ludens* Needhm. pouvait relever d'un cas de parthénogenèse.

Un peu plus tard, W. A. CLEMENS [44] réussit à capturer une première et unique subimago mâle qui n'arriva malheureusement pas à complet développement. Mais l'élevage des nymphes lui donna de nombreuses femelles vierges dont les œufs obtenus par extraction se développèrent parthénogénétiquement en cinq mois environ.

W. A. CLEMENS conclut à la présence d'une reproduction parthénogénétique dans l'espèce étudiée, en notant toutefois que la découverte d'une subimago mâle laissait supposer la possibilité d'une reproduction sexuée, mais seulement en de rares circonstances.

Par la suite, une unique imago mâle d'*Ameletus ludens* fut découverte et décrite par J. G. NEEDHAM [195].

Pour d'autres espèces, nord-américaines également, l'absence ou la rareté des mâles fit admettre la possibilité d'une reproduction sans fécondation. C'est le cas pour *Ephemerella rotunda* Morg., dont A. H. MORGAN [188] n'obtint que des femelles, lorsqu'elle décrivit l'espèce.

Les élevages de la même espèce (étudiée sous le nom d'*Ephemerella feminina* Needhm.) faits par C. K. SIBLEY et J. G. NEEDHAM [197] eurent d'abord le même résultat, mais plus tard J. G. NEEDHAM [197], en élevant de nombreux sujets, obtint la moitié de mâles et s'interrogea sur leur signification, la parthénogenèse serait-elle intermittente dans cette espèce ?

G. S. DODDS [72] indiquait en 1923 que chez une espèce d'*Ephemerella*, non déterminée, du Colorado, les quelque trente nymphes de sa collection ne comprenaient aucun mâle.

Plus récemment M.-L. VERRIER [251], à propos des pontes aberrantes chez les Ephéméroptères, émettait l'hypothèse d'une reproduction parthénogénétique pour certaines espèces, et, d'après cet auteur, un cas de parthénogenèse aurait été observé mais non publié par G. ZEREGA-FOMBONA chez *Caenis dimidiata* Steph. (= *Caenis horaria* (L.)).

En 1953, B. D. BURKS [33] résumait l'état de la question par cette phrase : « Some mayflies such as *Ameletus ludens* and *lineatus*, normally are parthenogenetic, males being either unknow or extremely rare. » Car la seule observation valable concernant la parthénogenèse des Ephéméroptères était celle de W. A. CLEMENS sur *Ameletus ludens* [1].

CONDUITE DES ÉLEVAGES

L'obtention de femelles vierges d'Ephéméroptères en vue de recherches sur la parthénogenèse nécessite l'élevage de leurs nymphes.

Le problème du transport du lieu de capture au Laboratoire a été résolu en utilisant des boîtes « thermos » de grandes dimensions, à demi remplies de glace sur laquelle on dépose les cages grillées contenant les nymphes dans de la mousse humide. Au laboratoire les nymphes sont placées en eau courante, dans de

---

[1] De prétendus cas de parthénogenèse avaient été signalés antérieurement à la découverte de W. A. CLEMENS. C'est ainsi que G. SCHOCH [218] examinant une nymphe d'*Ephemerella ignita* (Poda) remplie d'œufs crut découvrir un cas de paedogenèse. Or, il est bien connu que chez tous les Ephémères les œufs sont parvenus à maturité avant la métamorphose en subimago.

En rapportant les observations de L. CALORI [35] et de E. JOLY [133] sur la viviparité de *Cloëon dipterum* (L.) (femelles fécondées déposant des larvules après une incubation de plusieurs semaines), A. E. EATON [83] tient pour vraisemblable que les larves puissent provenir aussi d'œufs non fécondés. Cette hypothèse a été contredite par S. BENGTSSON [7], et d'après nos propres observations s'il est possible, mais difficile, d'obtenir la ponte de femelles vierges de *C. dipterum* (L.), les œufs ainsi recueillis ne se développent jamais.

petits bacs couverts, jusqu'à la métamorphose. Mais en dépit des précautions prises, l'obtention de certaines subimagos a été très difficile (*Epeorus alpicola* Etn. par exemple).

Nourriture.

Les nymphes âgées ne prenant pas de nourriture, cette question ne se pose que pour les larves plus jeunes. La majorité de celles-ci sont herbivores : elles mangent des diatomées et des débris végétaux, c'est ce qui résulte des investigations de A. H. MORGAN [189], S. BENGTSSON [9], A. WISSMEYER [267].

En captivité, la nourriture fournie consistait en des fragments de mousses ou des algues (spirogyres, diatomées) partiellement décomposées. Les résultats furent dans l'ensemble satisfaisants.

Cependant, la forme des pièces buccales de certaines larves a conduit plusieurs chercheurs à les considérer comme prédatrices. C'est en particulier le cas de A. E. EATON [83] pour *Binoculus pennigerus* (Müll.) et tout récemment de G. F. EDMUNDS [86] pour les nymphes de 4 genres nord-américains : *Pseudiron, Anepeorus, Metreturus* et un *Siphlonuridæ* indéterminé. Rappelons qu'en l'absence d'examen du contenu du tube digestif ces suppositions restent sujettes à caution puisque *Binoculus pennigerus* (Müll.), malgré la structure de son appareil buccal, s'est révélé herbivore.

Toutefois, J. S. PHILLIPS [2] indique que les *Ameletopsis* mangent de jeunes larves de *Leptophlebiidæ* et autres organismes. En captivité, des nymphes normalement herbivores deviennent carnivores en l'absence de nourriture végétale, comme l'ont signalé J. E. WODSEDALEK [269] et A. WISSMEYER [267]. Dans nos élevages, des larves d'*Ephemerella ignita* (Poda) abandonnées sans nourriture s'attaquèrent à des cadavres d'*Oligoneuriella rhenana* (Imh.). Comme H. DRENKELFORT [76], nous avons pu constater que les larves de *Siphlonurus lacustris* Etn. et de *Centroptilum luteolum* (Müll.) dévorent leurs congénères morts bien qu'ayant à leur disposition de la nourriture végétale. Peut-être y aurait-il lieu de revoir les conclusions de A. WISSMEYER [267] sur la nutrition des Ephéméroptères, bien des espèces ayant en réalité un régime mixte.

Faune associée des élevages.

Cladocères. — Au cours de nos élevages nous avons été frappés par la multiplication dans certains bacs, d'un Cladocère (*Alona guttata* var *tuberculata* G. O. Sars) vraisemblablement introduit

---

[2] Cité d'après NEEDHAM, TRAVER et HSU [197].

avec la nourriture. Son développement nous a paru lié à celui des larves d'Ephéméroptères avec lesquelles il cohabitait, et nous pensons qu'il s'agit là de faits du même ordre que ceux décrits par A. PACCAUD [199] au cours de ses « Elevages combinés Mollusques-Cladocères ». Nous avons noté que dans les coupelles d'élevage où l'Ephéméroptère avait disparu (mort ou passage à l'état adulte), les Cladocères diminuaient progressivement en nombre bien que la nourriture de l'hôte principal fût renouvelée.

Nous avons conduit une série d'essais de la manière suivante : le 30 décembre 1956, la nourriture habituelle des larves d'Ephéméroptères fut déposée dans 24 cuvettes de Chatton. Un mois plus tard, après avoir constaté l'absence de toute faunule étrangère, on répartit dans la moitié des cuvettes deux larves de *Centroptilum luteolum* (Müll.) et deux éphippies d'*Alona guttata* par coupelle, dans les 12 autres récipients on plaça seulement deux éphippies par coupelle. Le 29 mars 1957 nous avons noté la présence des *Alona* dans la seule cuvette contenant encore des larves de *Centroptilum*.

Turbellariés. — En dehors des Cladocères, d'autres Invertébrés ont colonisé temporairement les bacs d'élevage, mais jamais avec la régularité d'un petit Turbellarié : *Promacrostomum gieysztori* (Ferguson) [3], connu jusqu'ici d'Espagne et d'Italie, et introduit avec les algues servant de nourriture. Dans une seule cuvette de Chatton habitée par une larve de *Cloëon* nous avons pu dénombrer une « colonie » de 75 *Promacrostomum*. Comme pour les *Alona*, il nous a paru exister une relation assez étroite entre les hôtes (larves d'Ephéméroptères) et leurs associés. Les Turbellariés qui ne s'attaquent pas aux larves vivantes se nourrissent de leurs excreta ou en dévorent éventuellement les cadavres. C'est ainsi que deux *Promacrostomum* isolés le 8 février 1959 ont pu, non seulement être conservés en vie jusqu'au 11 mai 1959, mais encore se multiplier tout en étant nourris exclusivement d'excreta de *Cloëon*.

Obtention des femelles vierges et des pontes parthénogénétiques

L'utilisation pour nos recherches de femelles vierges d'Ephéméroptères nécessitait leur obtention à partir de nymphes et l'isolement de celles-ci avant la fin de la vie nymphale [4]. A ce stade, la

---

[3] Nous prions M. le Professeur P. de BEAUCHAMP, qui a bien voulu nous le déterminer et nous donner les détails sur sa répartition, d'accepter ici nos remerciements.

[4] Normalement l'accouplement n'a lieu qu'en vol, mais il peut exceptionnellement s'effectuer à terre (P. BRINCK), aussi pour écarter cette cause d'erreur possible nous avons préféré, dans nos élevages, isoler toutes les nymphes.

dimension des yeux et surtout la présence de genitalia rudimentaires permettent de séparer assez facilement les mâles des femelles. Ces dernières étaient placées isolément, en eau courante, dans de petits bacs couverts où la métamorphose en subimago avait lieu. Chaque insecte était alors enfermé dans une cage où il se transformait en imago.

Il était tentant pour des raisons de commodité (en particulier pour les espèces qui supportent mal le transport et dont l'élevage au laboratoire est difficile car il exige une température basse, une eau fortement oxygénée et un courant rapide) de capturer directement dans la nature des subimagos venant de s'échapper de la dépouille nymphale. Mais l'existence d'accouplements aberrants, signalés plus haut (entre imago ♂ et subimago ♀), et les possibilités de fécondation qu'ils entraînent nous ont fait rejeter toute femelle ne provenant pas d'élevage et ayant été rigoureusement isolée.

La ponte expérimentale de femelles vierges avait été obtenue par contact de l'Insecte avec l'eau pour *Oligoneuriella rhenana* (Imh.) et *Caenis macrura* Steph. (M. GRANDI [104 et 101]).

Généralisant nos premières observations sur *Siphlonurus aestivalis* Etn. [52], nous avons tenté de provoquer systématiquement la ponte de femelles vierges.

Dans ces conditions, un certain nombre d'espèces réagirent favorablement et donnèrent des « pontes provoquées » typiques, tandis que pour d'autres les résultats ne furent que partiels ou même négatifs. Les œufs furent alors obtenus par « pontes forcées » ou par extraction.

Nous allons examiner ces différents cas.

Pontes provoquées.

Les résultats les plus constants furent donnés par *Baëtis pumilus* (Burm.) [5].

On sait que la durée de la vie subimaginale des Ephéméroptères varie avec la température. Pour cette espèce elle était de 48 h en avril et de 25 h en mai 1956.

Les imagos femelles vierges placées à la surface de l'eau 24 h après la dernière mue en avril et 6 h en mai, pondaient presque immédiatement en 2 à 7 minutes. La femelle, gardant ses ailes redressées, est légèrement pulsée en avant par la sortie des œufs

---

[5] Il s'agit d'individus typiques provenant de nymphes dont les caractères ont été précisés par les travaux de M. GAUTHIER [94] et de T. T. MACAN [172].

qui est assez brusque au début de la ponte. Lorsque celle-ci est terminée, l'Insecte prend son vol.

Centroptilum luteolum (Müll.)..

La mise sur l'eau prématurée (aussitôt après la transformation en imago), de certaines femelles et l'impossibilité d'en obtenir la ponte dans ces conditions nous amena à découvrir qu'un laps de temps minimum doit s'écouler entre la dernière mue et l'émission des œufs. Ce laps de temps, d'autant plus long que le stade subimaginal est prolongé, est d'environ 6 heures pour une vie subimaginale de deux jours.

D'une façon générale, chez *Centroptilum luteolum* (Müll.) il nous a été possible d'obtenir des pontes instantanées et complètes 24 heures après le début du stade imaginal. Par contre, on peut retarder la ponte jusqu'à 96 h et doubler ainsi la durée de la vie imaginale.

Il est vraisemblable que les échecs résultant d'un contact prématuré avec l'eau sont dus au gonflement des œufs, qui deviennent ovales et turgescents, à l'intérieur des oviductes.

En ce qui concerne le réflexe de ponte de cette espèce, le maintien des sujets à quelques centimètres au-dessus de la surface de l'eau, non plus que l'immersion des pattes ou des régions dorsales du thorax et de l'abdomen ne déclenchent la ponte. Par contre, l'émission des œufs se produit dès que les derniers sternites abdominaux entrent en contact avec l'eau.

La ponte ayant débuté, se produit et s'achève même si l'animal est retiré de l'eau. Donc certains mouvements anormaux (efforts pour éviter l'immersion, tentatives d'envol) n'interviennent pas dans l'expulsion des œufs qui est due aux contractions péristaltiques des oviductes déterminées par le contact des orifices génitaux avec l'eau.

Notons qu'une température trop basse de l'eau (0°) paraît inhiber le réflexe de ponte.

Des résultats semblables ont été obtenus avec deux autres espèces : *Centroptilum pennulatum* Etn. et *C.* ? *lituratum* (Pict.).

Cloëon simile Etn.

Les pontes en plusieurs émissions, obtenues parfois chez les espèces précédentes, sont ici la règle et reproduisent vraisemblablement le mode naturel de déposition des pontes fécondées. A chaque essai, les femelles placées au contact de l'eau restent immobiles, pondent quelques dizaines d'œufs. Elles se dégagent ensuite et une nouvelle émission peut se produire.

Baëtis rhodani (Pict.).

Le déclenchement du réflexe de ponte de cette espèce met en jeu des facteurs variés, ainsi que nous l'avons constaté en cherchant à provoquer l'émission des œufs de femelles vierges. En plaçant simplement les femelles au contact de l'eau, comme pour les espèces précédentes, la ponte est extrêmement difficile à obtenir et souvent incomplète (compte tenu du temps de latence, cf. *Centroptilum*).

Afin de placer l'imago femelle dans des conditions aussi voisines que possible de celles de la ponte naturelle, l'Insecte, en position renversée, fut enfermé sous un verre de montre avec un certain volume d'air, dans un cristallisoir plein d'eau. Il y vécut deux jours et mourut après s'être vidé en masse de ses œufs.

Enfin, une femelle âgée de 48 h, placée sur une pierre partiellement immergée, pénétra sous l'eau quelques minutes plus tard, parcourut avec agitation et en tous sens la partie inférieure de la pierre et y déposa sa ponte comme les femelles fécondées. Elle ressortit deux heures plus tard parfaitement sèche et les ailes redressées.

Des résultats semblables furent obtenus avec d'autres espèces telles que : *Baëtis dorieri* Degrange et *Baëtis vernus* Curt.

Une femelle de *Baëtis gemellus* Etn. [6] présenta un comportement différent : placée sur une pierre partiellement immergée, elle visita les parties de celle-ci recouvertes seulement de 1 à 2 mm d'eau, ne s'aventurant pas plus profondément, et y déposa complètement ses œufs collés au substrat sous forme de plaques.

Un tel mode de ponte, s'il s'avérait constant, montrerait comment a pu s'établir le type de ponte sur support immergé pratiqué par certaines espèces de *Baëtis*.

Nous mentionnerons encore d'autres résultats positifs :

Ephemera vulgata L., *E. danica* Müll. et *E. glaucops* Pict.

Chez ces trois espèces, la déposition totale des œufs a été facilement et régulièrement obtenue. Toutefois, la ponte peut ne pas être instantanée et se faire en plusieurs émissions.

Siphlonurus æstivalis Etn.

La déposition d'œufs par les femelles vierges de cette espèce est à l'origine de nos recherches sur la parthénogenèse des Ephéméroptères. Les œufs sont émis isolément ou par petits groupes (2 ou

---

[6] Espèce très voisine de *B. rhodani* (Pict.).

3), la ponte peut être complète d'emblée ou se faire en plusieurs émissions.

Ecdyonurus fluminum (Pict.), *Heptagenia lateralis* (Curt.).

Ce sont les seules espèces de la famille des *Heptageniidæ* dont la ponte ait pu être obtenue facilement.

Habrophlebia auberti Biancheri, *H. lauta* Mc. Lach., *H. modesta* (Hag.).

La ponte complète a été obtenue en une ou plusieurs émissions.

Choroterpes picteti Etn. et *Thraulus bellus* Etn.

Ils ont déposé leurs œufs à l'état de subimagos comme les femelles fécondées de ces espèces.

Caenis moesta Bengtss. et *C. robusta* Etn.

Les femelles placées au contact de l'eau immédiatement après la dernière mue expulsent leurs œufs par rupture de l'abdomen et prolapsus du tube digestif.

Oligoneuriella rhenana (Imh.) et *Binoculus pennigerus* (Müll.).

D'après nos observations, il s'agirait pour ces deux espèces de « pontes spontanées ».

Le 4 juillet 1956 au matin, dans un bac d'élevage, une subimago femelle d'*Oligoneuriella rhenana* (Imh.) était découverte morte à la surface de l'eau, complètement vidée.

Dans les mêmes circonstances, le 25 juillet 1955, une subimago femelle de *Binoculus pennigerus* (Müll.), partiellement dégagée, abandonnait ses œufs à l'intérieur de la dépouille nymphale. L'expulsion complète des œufs était accompagnée d'un prolapsus du tube digestif, analogue à celui que nous avons observé chez les *Caenidæ*.

Pontes forcées.

Pour de nombreuses espèces, le contact de l'eau, qui suffisait chez les Ephéméroptères précédents à provoquer la ponte, se révélait complètement inopérant. C'était en particulier le cas pour des espèces dont la ponte s'effectuait au cours d'un vol spécial ou était précédée de déplacements caractéristiques. Il était permis de penser que les mouvements de la musculature favorisaient la progression des œufs à l'intérieur des oviductes et leur expulsion.

Nous avons tenté de suppléer à ces mouvements rendus impossibles par la captivité, par d'autres pouvant avoir le même effet. Ayant noté que chez *Siphlonurus æstivalis* Etn. l'émission spontanée des œufs était accompagnée d'un balancement des trois derniers segments abdominaux dans le plan vertical au même rythme que les mouvements péristaltiques des oviductes, nous avons basculé de force vers le haut, jusqu'à angle droit et à plusieurs reprises, les derniers segments abdominaux des femelles vierges réfractaires pour amorcer si possible les mouvements des oviductes et amener la ponte.

En pratiquant ainsi, nous avons obtenu les résultats suivants :

Rhithrogena semitincta (Pict.).

Nous avons pu obtenir la ponte d'une douzaine d'individus. D'abord très lente, elle s'accélère lorsque les trois premiers segments abdominaux sont vides et s'achève en une heure environ.

Ephemerella ignita (Poda) et *E.* (*Torleya*) *belgica* Lest.

La ponte, plus rapide que précédemment, ne dure qu'une dizaine de minutes.

Extraction des œufs.

C'est W. A. Clemens [44] qui a employé la première fois ce procédé sur *Ameletus ludens* Needhm. Avant de découvrir et d'utiliser les « pontes forcées », nous avons extrait les œufs de certains représentants de la famille des *Heptageniidæ* (*Ecdyonurus, Epeorus, Heptagenia, Rhithrogena*).

Des résultats positifs ont été obtenus avec les espèces suivantes :

Siphlonurus lacustris Etn.
Baëtis subatrebatinus Grnd.
Epeorus alpicola Etn.
Epeorus assimilis Etn.
Ecdyonurus forcipula (Pict.)
Ecdyonurus insignis (Etn.)
Heptagenia sulphurea (Müll.)
Rhithrogena semitincta (Pict.)
E. (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm.

Malgré les précautions prises, nos élevages ont été fréquemment envahis par les Saprolégniées dont le développement était favorisé par la présence d'œufs traumatisés ou immatures.

Mais même en l'absence de toute contamination mycélienne et toutes choses égales d'ailleurs, des résultats différents ont été enregistrés suivant le mode d'obtention des œufs :

CAS DE *Rhithrogena semitincta* (PICT.).

— Essai du 6 mai 1956. Provenance : Le Fontanil (Isère).

Ponte forcée :	Œufs extraits :
Nombre d'œufs, 2 465.	Nombre d'œufs, 2 721.
Nombre d'éclosions, 494.	Nombre d'éclosions, 0.
Pourcentage d'éclosions, 20,04 %.	Pourcentage d'éclosions, 0 %.

— Essai du 10 juin 1956. Provenance : Le Fontanil (Isère).

Ponte forcée :	Œufs extraits :
Nombre d'œufs, 2 605.	Nombre d'œufs, 2 515.
Nombre d'éclosion, 260.	Nombre d'éclosions, 0.
Pourcentage d'éclosions, 9,98 %.	Pourcentage d'éclosions, 0 %.

— Essai du 10 juin 1956. Provenance : Ruisseau de St-Etienne-de-Saint-Geoirs (Isère).

Ponte forcée :	Œufs extraits :
Nombre d'œufs, 3 581.	Nombre d'œufs, 3 313.
Nombre d'éclosions, 123.	Nombre d'éclosions, 0.
Pourcentage d'éclosions, 3,43 %.	Pourcentage d'éclosions, 0 %.

Ces résultats mettent en relief l'action défavorable, pour cette espèce, de l'extraction des œufs sur le développement parthénogénétique. Ils sont d'autant plus significatifs que dans les trois essais, les œufs extraits n'ont présenté aucune attaque par les Saprolégniées ou les bactéries et sont restés intacts durant plus d'une année.

CAS D'*Epeorus alpicola* ETN. ET D'*E. assimilis* ETN.

Chez ces deux espèces, seuls les œufs extraits des *subimagos* femelles se sont développés, à l'exclusion des œufs obtenus par ponte provoquée ou extraits des imagos.

Il est vraisemblable que dans ces cas l'extraction des œufs chez la subimago intervient à un moment de l'ovogenèse (émission des globules polaires ?) où un développement parthénogénétique peut être induit.

Incubation des pontes parthénogénétiques et élevage des larves néonates

Les pontes obtenues par les méthodes précédemment décrites ont été conservées dans des « cuvettes de Chatton » d'une capacité de 15 cm³, recouvertes d'une plaque de verre.

Les élevages ont été effectués à des températures comprises entre + 4° et + 16°.

Quelques essais faits à des températures supérieures à 18° ne furent pas poursuivis à cause de fréquents envahissements bacté-

riens et d'une évaporation trop forte entraînant une concentration anormale et nuisible en sels dissous.

L'élevage des larves néonates a été réalisé dans des cuvettes de Chatton ensemencées préalablement avec des algues microscopiques. Il s'accompagne d'une mortalité extrêmement forte au cours des premiers stades (notamment lors de la première mue). Afin de déterminer si cette mortalité n'était pas due à la nature particulière des larves parthénogénétiques, nous avons fait des élevages comparés de pontes fécondées et de pontes parthénogénétiques d'une même espèce.

Cloëon simile Etn.

Ponte fécondée : une femelle capturée *in copula* le 12 octobre 1955, pond le 14. L'éclosion a lieu les 5 et 6 novembre 1955 et donne 1 280 larves néonates qui sont mises en élevage. Trois femelles seulement parviennent à l'état adulte fin juin et début juillet de l'année suivante, soit une proportion de 1 adulte pour 425 larves néonates.

Ponte parthénogénétique : une imago de la même espèce, obtenue à partir de nymphe, pond le 14 octobre 1955. Cette ponte ne fournit que 24 éclosions et une seule femelle parthénogénétique atteint l'état adulte. Soit un pourcentage de 1 imago pour 24 larves.

Centroptilum luteolum (Müll.).

Ponte fécondée : une femelle capturée *in copula* le 12 octobre 1955 au début de l'après-midi, pond le même jour à 18 h. Des 1 320 larves écloses, cent seulement sont élevées et fourniront une seule femelle morte à l'état de nymphe le 3 août 1956. Pourcentage : 1 adulte pour 100 larves.

Ponte parthénogénétique : 576 larves issues de la ponte d'une femelle vierge du 15 octobre 1955 donnèrent cinq femelles. Donc une proportion voisine de la précédente : 1 adulte pour 115 larves.

En somme, les larves néonates parthénogénétiques sont aussi viables que les larves néonates des espèces correspondantes issues de pontes fécondées.

Les élevages des Ephéméroptères limnophiles, compte tenu des remarques précédentes, ne présentent pas de difficultés spéciales. Nous avons pu obtenir le cycle complet de :

Cloëon simile Etn.
Cloëon sp.
Centroptilum luteolum (Müll.).

Par contre, l'élevage des Ephéméroptères rhéophiles, ex. *Baëtis pumilus* (Burm.), *Centroptilum pennulatum* Etn., et de la plupart

des espèces parthénogénétiques d'eau courante, se révéla presque toujours infructueux, même lorsqu'il fut tenté avec un très grand nombre d'individus (11 000 pour *Baëtis pumilus* et 7 000 pour *Centroptilum pennulatum*) et dans certains cas en eau courante.

Une exception doit être faite pour *Baëtis pumilus* dont nous avons obtenu (22 mars 1959) trois imagos femelles à partir d'une ponte parthénogénétique. C'est une nourriture appropriée qui nous a permis ce résultat; cette observation semble indiquer l'importance de la qualité de la nourriture dans la réussite de l'élevage des larves rhéophiles.

Influence du milieu d'éclosion et « effet de masse ».

Notre attention fut attirée par le fait suivant : dans une ponte vierge de *Baëtis scambus* Etn. que nous avions abandonnée pendant quelques semaines, certaines larves avaient franchi le cap de la première mue et avaient pu atteindre les 3e et 4e stades. Leur mort semblait due au manque de nourriture. Ceci était d'autant plus remarquable que toutes les larves néonates de cette ponte mises précédemment en élevage mouraient invariablement dans les 24 h qui suivaient leur éclosion.

Des faits du même genre furent observés par la suite dans des pontes de *Centroptilum pennulatum* Etn.

L'expérience suivante fut tentée avec *Centroptilum ? lituratum* (Pict.). Un lot fut constitué par 8 cuvettes de Chatton contenant chacune 200 larves placées dans de l'eau provenant du récipient où avait eu lieu la ponte. Un lot témoin fut formé de larves placées dans de l'eau du robinet à la même température que celle du lot précédent.

Les résultats furent très significatifs : 48 h plus tard, toutes les larves du lot témoin étaient mortes, alors que 25 % de celles du premier lot avaient survécu et mué.

Ces constatations montrent l'influence du milieu d'éclosion sur le développement ultérieur, tout au moins en ce qui concerne les premiers stades. On comprend fort bien qu'il puisse intervenir en espace restreint mais dans la nature et en eau courante, son rôle semble problématique. Cependant, il pourrait encore jouer pour les espèces qui déposent leurs œufs en masse (par exemple *Baëtis rhodani* (Pict.) et *Baëtis dorieri* Degrange) dont les jeunes larves sont souvent rassemblées sous les pierres où ont été fixées les pontes.

Quoi qu'il en soit, ces résultats paraissent relever d'une action distincte de celle d' « effet de masse » que nous avons d'ailleurs pu observer au cours de nos élevages.

Dans certains élevages que nous avons pu conduire jusqu'à l'imago, il était intéressant de pouvoir déterminer le nombre de mues que comporte le cycle complet de l'espèce. Ceci nous a amené à pratiquer des élevages de larves néonates isolées, qui ne seraient pas indispensables si tous les sujets d'une même ponte, éclos le même jour, muaient simultanément. Mais rapidement des différences se produisent et si le lot comprend, ne serait-ce qu'une trentaine de sujets, il est impossible de suivre l'évolution de chaque individu surtout lorsque les mues se succèdent à des intervalles de 2 à 3 jours.

Dans un seul cas que nous considérons jusqu'à présent comme exceptionnel, celui de *Cloëon simile* Etn., le cycle complet a été obtenu à partir de larves néonates isolées provenant d'une ponte fécondée (cf. Ch. DEGRANGE [66]). Au contraire, tous les autres élevages que nous avons pu réussir ont porté sur des larves groupées.

A titre d'exemple, nous donnerons les résultats que nous avons obtenus avec *Centroptilum luteolum* (Müll.) :

Ponte du 15 octobre 1955 :

A) Larves isolées	97 lots d'une larve par coupelle (larves provenant des éclosions des 6, 9, 10 et 12 déc. 55).
Larves groupées	1. Un lot de 30 larves (éclosions du 7 déc. 55); 2. Un lot de 29 larves (éclosions du 8 déc. 55); 3. Un lot de 34 larves (éclosions du 11 déc. 55).
Résultats :	
Larves isolées	Aucune larve isolée ne parvient à l'état adulte.
Larves groupées	1. Trois femelles et deux mâles; 2. Toutes les larves meurent en cours de développement; 3. Deux femelles.
B) Larves isolées	81 lots d'une larve par coupelle (éclosions des 29 et 30 déc. 1955).
Larves groupées	1. Un lot de 63 larves (éclosions des 1er et 2 janvier 1956); 2. Un lot de 26 larves (éclosions des 3, 4 et 5 janvier 1956).
Résultats :	
Larves isolées	Même résultat que pour le premier essai.
Larves groupées	1. Deux adultes : 1 ♂ et 1 ♀ ; 2. Six adultes : 1 ♂ et 5 ♀.

Il est nécessaire de souligner que les difficultés d'élevage ne semblent concerner que les très jeunes larves : les sujets âgés supportent l'isolement, et à ces stades une surpopulation entraîne au contraire une mortalité importante.

Dès 1946, P. P. GRASSÉ [110] indiquait que « le groupe a *toujours* une influence sur l'individu par le fait qu'il crée par lui-même un *milieu particulier*, un biotope, favorable ou non à l'individu pris

isolément », et désignait sous le nom « d'effet de masse » : « la conséquence d'une modification physico-chimique du milieu, effectuée par les animaux eux-mêmes qui, ainsi, se trouvent placés dans un biotope différent de celui dans lequel vit l'individu isolé ».

Par la suite, Cl. MATHON [182] rappelait que « pour des conditions écologiques apparemment identiques, des individus isolés d'une espèce donnée donnent une réponse négative, tandis que celle donnée par un groupe, plus ou moins dense, constitué d'individus appartenant à la même espèce, est positive en ce qui concerne la survie de l'espèce ».

Il semble donc possible de rapporter à un « effet de masse » le résultat négatif observé lors de l'isolement de larves parthénogénétiques de certains Ephéméroptères et la réponse favorable que des sujets de même âge et de même provenance donnent lorsqu'ils sont placés en groupe.

En conséquence, nous avons constamment élevé en groupe les larves néonates des espèces parthénogénétiques écloses le même jour et provenant d'une même ponte. Nous avons ainsi obtenu le cycle complet de ces Ephéméroptères, mais sans connaître exactement le nombre de leurs mues.

LISTE DES CAS DE PARTHÉNOGENÈSE

Aux dix cas de parthénogenèse que nous avons déjà signalés [54], des recherches ultérieures ont permis d'en ajouter 16 autres. Ils se répartissent en 6 familles et 14 genres ou sous-genres :

Famille Siphlonuridæ :

1. *Siphlonurus lacustris* Etn.
2. *Siphlonurus aestivalis* Etn.

Famille Baëtidæ :

3. *Baëtis niger* (L.).
4. *Baëtis pumilus* (Burm.).
5. *Baëtis scambus* Etn.
6. *Baëtis subatrebatinus* Grnd.
7. *Centroptilum ? lituratum* (Pict.).
8. *Centroptilum luteolum* (Müll.).
9. *Centroptilum pennulatum* Etn.
10. *Cloëon simile* Etn.
11. *Cloëon* sp.

Famille Heptageniidæ :

12. *Epeorus alpicola* Etn.
13. *Epeorus assimilis* Etn.
14. *Ecdyonurus fluminum* (Pict.).
15. *Ecdyonurus forcipula* (Pict.).
16. *Ecdyonurus insignis* (Etn.).

17. *Rhithrogena semitincta* (Pict.).
18. *Rhithrogena* sp.

19. *Heptagenia lateralis* (Curt.).
20. *Heptagenia sulphurea* (Müll.).

Famille Leptophlebiidæ :

21. *Habrophlebia modesta* (Hag.).
22. *Leptophlebia vespertina* (L.).

Famille Ephemerellidæ :

23. *Ephemerella ignita* (Poda).
24. *E.* (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm.
25. *E.* (*Torlega*) *belgica* Lest.

Famille Caenidæ :

26. *Caenis moesta* Bengtss.

Au total, plus de la moitié des espèces avec lesquelles nous avons expérimenté (26 sur 51) ont donné des réponses favorables. Pour certaines espèces qui se sont montrées réfractaires — *Potamanthus luteus* (L.), *Oligoneuriella rhenana* (Imh.), *Binoculus pennigerus* (Müll.) — nous n'avons disposé que d'un matériel restreint; pour d'autres, polyvoltines (*Baëtis*), les résultats peuvent varier avec les générations.

Mais il semble bien que quelques genres n'aient aucune aptitude à la parthénogenèse; c'est en particulier le cas du genre *Ephemera :* les essais pratiqués sur trois espèces, de provenances variées, ont été constamment négatifs.

Une simple comparaison de la liste précédente avec celle des Ephéméroptères répartis selon leur biotope (p. 19) montre que la proportion d'espèces parthénogénétiques est sensiblement la même pour les Ephéméroptères rhéophiles (20 sur 37) que pour les limnophiles (6 sur 14), encore conviendrait-il d'exclure de ces dernières les deux espèces ovovivipares : *Cloëon dipterum* (L.) et *Cloëon inscriptum* Bengtss.

Il n'y a pas de relation entre le fait qu'une femelle vierge puisse déposer spontanément ses œufs et la possibilité d'un développement parthénogénétique.

C'est ainsi que les représentants des genres *Ephemera, Thraulus, Choroterpes* ne figurent pas dans la liste des espèces parthénogénétiques, bien que leurs femelles non fécondées expulsent leurs œufs au simple contact de l'eau.

Pour la même raison, et contrairement à l'hypothèse proposée par M.-L. Verrier [251], il n'existe aucun rapport entre parthénogenèse et « pontes aberrantes » chez les Ephéméroptères.

Par contre, de nombreux *Heptageniidæ*, pour qui l'extraction des œufs est indispensable, présentent un développement parthénogénétique.

LES TYPES DE PARTHÉNOGENÈSE DES ÉPHÉMÉROPTÈRES

La parthénogenèse d'*Ameletus ludens* Needhm. a été considérée par A. VANDEL [244] comme un type de parthénogenèse géographique.

Par contre, tous les cas que nous avons découverts concernent des espèces à sex-ratio normal, c'est-à-dire se reproduisant par voie sexuée, mais dont au moins une partie des œufs vierges est capable de se développer.

Ce mode de développement, qui n'intervient pas normalement dans la reproduction de l'espèce, est donc une parthénogenèse accidentelle ou tychoparthénogenèse.

Il nous a paru commode, dans cette étude, de grouper les différents cas de parthénogenèse observés de la manière suivante :

Dans une première partie et suivant l'ordre systématique, nous examinerons toutes les espèces — et ce sont les plus nombreuses — dont il n'a pas été possible d'obtenir les imagos parthénogénétiques et dont le type de parthénogenèse accidentelle reste donc inconnu.

La deuxième partie sera réservée à l'étude des trois espèces dont la descendance a pu être suivie.

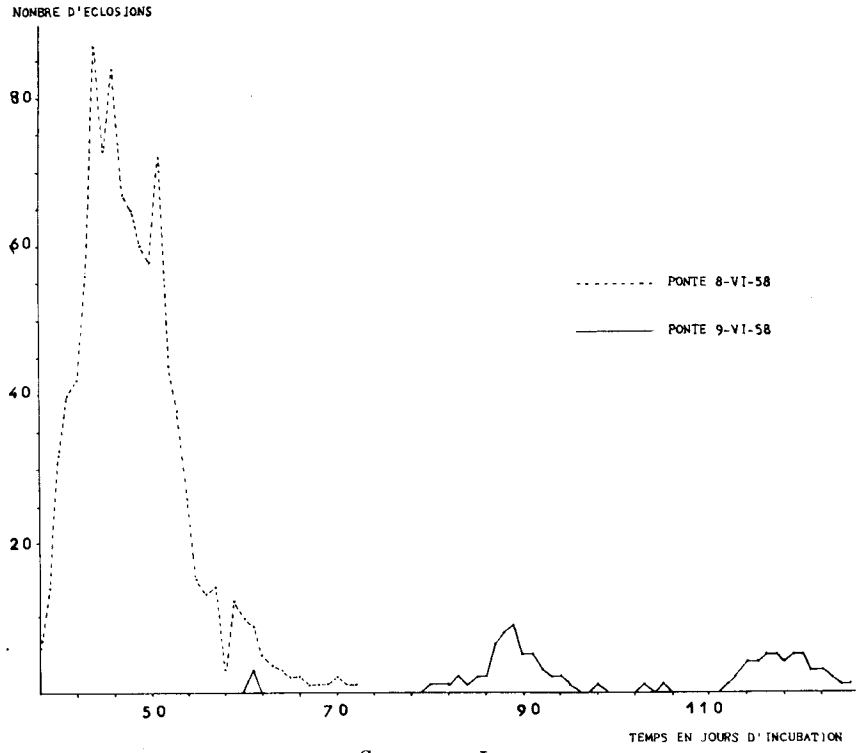
Tychoparthénogenèse de type encore indéterminé

Pour chaque espèce, nous donnons la provenance et le nombre de sujets utilisés, les résultats des essais les plus concluants en précisant le nombre et le mode d'obtention des œufs, la durée du développement embryonnaire parthénogénétique et le pourcentage d'éclosion.

1. *Siphonurus lacustris* Etn.

Matériel : 17 imagos ♀ de deux provenances :
le Fier, au Pont de Nâves (Haute-Savoie);
le lac Noir du Taillefer (Isère).

Neuf pontes du Fier, toutes obtenues par extraction, sensiblement à la même date, nous ont donné des pourcentages d'éclosion extrêmement variables (0 à 33 %) et la durée du développement embryonnaire a été comprise entre 40 et 163 jours.



GRAPHIQUE I

Les courbes représentant le nombre d'éclosions en fonction du temps sont de deux types :

— L'un correspond aux pontes à pourcentage d'éclosion relativement élevé et à développement embryonnaire court.

Œufs extraits	8 juin 1958
Température d'incubation	18°
Nombre d'œufs	2 920
Nombre d'éclosions	973
Durée du développement embryonnaire	40-76 jours
Pourcentage d'éclosion	33,32 %

— L'autre correspond aux pontes à faible pourcentage d'éclosions et à développement embryonnaire prolongé.

Œufs extraits	9 juin 1958
Température d'incubation	18°
Nombre d'œufs	3 274
Nombre d'éclosions	111
Durée du développement embryonnaire	57-163 jours
Pourcentage d'éclosion	3,39 %

Trois pontes du premier type ont été ainsi observées et deux du second sans qu'on puisse faire intervenir, pour expliquer ces différences, l'action éventuelle d'un facteur externe (température, lumière). En outre, dans chaque type et pour chaque ponte les irrégularités des courbes ont été fidèlement reproduites, notamment la présence de deux maxima d'éclosions pour les pontes du deuxième type.

2. *Siphlonurus æstivalis* Etn.

Matériel : 15 imagos ♀. Ruisseau affluent du lac de Paladru (Isère).

Ponte provoquée	7 mai 1953
Température d'incubation	15°
Nombre d'œufs	2 678
Nombre d'éclosions	145
Durée du développement embryonnaire	159-175 jours
Pourcentage d'éclosion	5,41 %

Lors de nos premières observations [52] nous avions comparé la durée du développement embryonnaire parthénogénétique de cet Ephéméroptère à celle d'*Ameletus ludens* Needhm. et conclu à la présence d'une diapause de même durée dans les deux cas.

Chez *S. æstivalis* Etn. il s'agit plus vraisemblablement d'un développement embryonnaire anormalement prolongé comme on vient de le voir pour *S. lacustris* Etn.

3. *Baëtis niger* (L.).

Matériel : 2 imagos ♀. Le Méaudret, à Méaudre (Isère).

Ponte provoquée	30 juillet 1956
Température d'incubation	15°5
Nombre d'œufs	592
Nombre d'éclosions	210
Durée du développement embryonnaire	18 à 40 jours
Pourcentage d'éclosion	35,47 %

4. *Baëtis pumilus* (Burm.).

Matériel : imagos ♀. Le Charmeyran, à La Tronche (Isère).

Le développement parthénogénétique de cette espèce a déjà été signalé [54]. Nous retiendrons plus particulièrement ici les résultats d'essais portant sur 7 pontes provoquées, toutes recueillies au cours de la première semaine du mois de mai 1956 et conservées dans les mêmes conditions.

Nous avons noté de grandes différences dans les pourcentages d'éclosion (17,4 à 100 %) :

Ponte provoquée	1er mai 1956
Température d'incubation	13°5
Nombre d'œufs	1 734
Nombre d'éclosions	302
Durée du développement embryonnaire	29 à 56 jours
Pourcentage d'éclosion	17,41 %

Ponte provoquée	1er mai 1956
Température d'incubation	13°5
Nombre d'œufs	1 573
Nombre d'éclosions	1 573
Durée du développement embryonnaire	23 à 39 jours
Pourcentage d'éclosion	100 %

Ceci traduit une aptitude individuelle plus ou moins grande à la parthénogenèse. Il est regrettable que les difficultés d'élevage de cette espèce ne permettent pas d'établir si elle est ou non héréditaire.

Comme chez *Siphlonurus lacustris* Etn. il existe deux types de courbes d'éclosion.

5. *Baëtis scambus* Etn.

Matériel : 2 imagos ♀. Le Fier au Pont de Nâves (Haute-Savoie).

Cette espèce se signale par la durée extrêmement variable du développement embryonnaire parthénogénétique (27 à 250 jours) :

Ponte provoquée	21 juillet 1956
Température d'incubation	16°3 à 4°
Nombre d'œufs	302
Nombre d'éclosions	141
Durée du développement embryonnaire	27 à 250 jours
Pourcentage d'éclosion	46,68 %

La presque totalité des éclosions s'est produite entre le 210e et le 250e jour (139 éclosions sur 141). Ceci laisse supposer l'existence d'une quiescence au cours du développement embryonnaire normal [7], quiescence qui se reproduirait lors du développement parthénogénétique.

6. *Baëtis subatrebatinus* Grnd.

Matériel : 1 imago ♀. Le Fier, au Pont de Nâves (Haute-Savoie).

Œufs extraits	8 juin 1958
Température d'incubation	15°
Nombre d'œufs	735
Nombre d'éclosions	193
Durée du développement embryonnaire	21 à 52 jours
Pourcentage d'éclosion	26,25 %

[7] Un phénomène semblable a été observé pour les pontes fécondées de *Heptagenia sulphurea* (Müll.).

7. *Centroptilum ? lituratum* (Pict.).

Matériel : 1 imago ♀. Le Fier, au Pont de Nâves (Haute-Savoie).

Ponte provoquée	18 août 1956
Température d'incubation	15°5 à 6°5
Nombre d'œufs	2 174
Nombre d'éclosions	1 964
Durée du développement embryonnaire	222 à 265 jours
Pourcentage d'éclosion	90,34 %

Un mois après la ponte les embryons étaient déjà visibles à l'intérieur des œufs : une quiescence de plus de six mois a donc précédé les premières éclosions.

9. *Centroptilum pennulatum* Etn.

Matériel : pontes de 18 imagos ♀. Ruisseau le Méaudret, à Méaudre (Isère).

Les pourcentages d'éclosion obtenus ont varié entre 20,31 et 44,49 % et la durée du développement embryonnaire a été comprise entre 18 et 307 jours :

Ponte provoquée	30 août 1957
Température d'incubation	16°5 à 6°5
Nombre d'œufs	1 378
Nombre d'éclosions	280
Durée du développement embryonnaire	18 à 252 jours
Pourcentage d'éclosion	20,31 %

Ponte provoquée	30 août 1957
Température d'incubation	16°5 à 6°5
Nombre d'œufs	1 861
Nombre d'éclosions	828
Durée du développement embryonnaire	39 à 307 jours
Pourcentage d'éclosion	44,49 %

Chez cette espèce, il nous a été possible de dénombrer pour chaque ponte le nombre total d'œufs ayant subi un développement parthénogénétique (prolongé ou non jusqu'à l'éclosion). Dans les deux exemples ci-dessus, ces pourcentages de développement se sont élevés respectivement à 95,52 et 70,82 % : ceci indique un déchet important dû à l'existence de segmentations aberrantes.

Les éclosions se répartissent en deux périodes séparées qui se traduisent graphiquement par deux courbes distinctes.

12. *Epeorus alpicola* Etn.

Matériel : 2 subimagos ♀. Ruisseau de Theys (Isère).

Œufs extraits	19 mai 1959
Température d'incubation	15 à 19°
Nombre d'œufs	3 166

Nombre d'éclosions	130
Durée du développement embryonnaire	33 à 43 jours
Pourcentage d'éclosion	4,10 %

Pourcentage d'éclosion faible bien que la plupart des œufs aient été embryonnés.

13. *Epeorus assimilis* Etn.

Matériel : 1 subimago ♀. L'Eyrieux, à Beauchastel (Ardèche).

Œufs extraits	26 juin 1955
Température d'incubation	15°
Nombre d'œufs	3 545
Nombre d'éclosions	32
Durée du développement embryonnaire	22 à 36 jours
Pourcentage d'éclosion	0,90 %.

14. *Ecdyonurus fluminum* (Pict.).

Matériel : imago ♀. L'Eyrieux, à Beauchastel (Ardèche).

Œufs extraits	4 mai 1954
Température d'incubation	13°
Nombre d'œufs	1 015
Nombre d'éclosions	3
Durée du développement embryonnaire	45 à 56 jours
Pourcentage d'éclosion	0,26 %

15. *Ecdyonurus forcipula* (Pict.).

Matériel : imago ♀. Ruisseau de St-Etienne-de-St-Geoirs (Isère).

Œufs extraits	11 juin 1956
Température d'incubation	15°5
Nombre d'œufs	9 832
Nombre d'éclosions	18
Durée du développement embryonnaire	35 à 40 jours
Pourcentage d'éclosion	0,18 %

16. *Ecdyonurus insignis* (Etn.).

Matériel : imagos ♀. L'Eyrieux, à Beauchastel (Ardèche).

Œufs extraits	27 juin 1955
Température d'incubation	14°
Nombre d'œufs	3 500
Nombre d'éclosions	13
Durée du développement embryonnaire	25 à 32 jours
Pourcentage d'éclosion	0,29 %

17. *Rhithrogena semitincta* (Pict.).

Matériel : imagos ♀. Ruisseau du Fontanil (Isère);
Ruisseau de St-Etienne-de-St-Geoirs.

Les résultats positifs dus à des pontes forcées ont été donnés p. 120 : pourcentages d'éclosions compris entre 3,43 et 20,04 %, durée du développement embryonnaire variant de 23 à 63 jours.

18. *Rhithrogena* sp.

Matériel : imagos ♀. Le Doménon, à Revel (Isère);
Le Fier, au pont de Nâves (Haute-Savoie).

Dans cette espèce, l'aptitude à la parthénogenèse est extrêmement faible : pourcentage d'éclosions compris entre 0,23 et 0,76 % pour des pontes forcées.

19. *Heptagenia lateralis* (Curt.).

Matériel : imagos ♀. Le Charmeyran, à La Tronche (Isère);
Le Fier, au pont de Nâves (Haute-Savoie).

Cette espèce univoltine, dont le développement embryonnaire s'effectue au cours des mois chauds, ne présente pas de quiescence. Cependant, la durée du développement parthénogénétique est deux à trois fois plus longue que celle des pontes fécondées élevées dans les mêmes conditions.

Ponte provoquée	21 juillet 1957
Température d'incubation	15°5
Nombre d'œufs	2 173
Nombre d'éclosions	97
Durée du développement embryonnaire	46 à 71 jours
Pourcentage d'éclosion	4,46 %

20. *Heptagenia sulphurea* (Müll.).

Matériel : imago ♀. Le Rhône, à Valence (Drôme).

Les pontes fécondées d'*Heptagenia sulphurea* (Müll.) présentent une quiescence facultative au cours du développement embryonnaire. C'est sans doute ce qui explique la longue durée du développement parthénogénétique :

Œufs extraits	21 octobre 1955
Température d'incubation	10°
Nombre d'œufs	406
Nombre d'éclosions	2
Durée du développement embryonnaire	205 à 207 jours
Pourcentage d'éclosion	0,49 %

21. *Habrophlebia modesta* (Hag.).

Matériel : imagos ♀. Le Charmeyran, à La Tronche (Isère).

Sept pontes ont été élevées, une seule a fourni une larve :

Ponte provoquée	1er mai 1956
Température d'incubation	11 à 15°
Nombre d'œufs	2 302
Nombre d'éclosions	1
Durée du développement embryonnaire	49 jours
Pourcentage d'éclosion	0,04 %

22. *Leptophlebia vespertina* (L.).

Matériel : imagos ♀. Lac de St-André (Savoie);
Lac Noir du Taillefer (Isère).

Ponte provoquée	28 août 1955
Température d'incubation	17 à 13°
Nombre d'œufs	1 024
Nombre d'éclosions	23
Durée du développement embryonnaire	42 à 51 jours
Pourcentage d'éclosion	2,24 %

Il semble bien que les *Leptophlebiidæ* se caractérisent par leur inaptitude à la parthénogenèse. En effet, les deux cas positifs précédents apparaissent déjà comme des exceptions pour les espèces citées, mais plus encore pour l'ensemble de la famille puisque cinq autres espèces : *Habrophlebia auberti* Biancheri, *Habrophlebia lauta* Mc Lachlan, *Paraleptophlebia submarginata* (Steph.), *Thraulus bellus* Etn. et *Choroterpes picteti* (Etn.) ont variablement donné des résultats négatifs.

23. *Ephemerella ignita* (Poda).

Matériel : 11 pontes. Le Fier, au pont de Nâves (Haute-Savoie);
Le Méaudret, à Méaudre (Isère);
Le Furon, à Engins (Isère).

Ces essais, étalés sur 4 années, font apparaître la grande variabilité des pourcentages de développement (1,4 % à 25,5 %) chez des sujets de même provenance et la présence de quiescence au cours du développement parthénogénétique :

Œufs extraits	27 juillet 1956
Température d'incubation	16°6 à 7°
Nombre d'œufs	987
Nombre d'éclosions	14
Durée du développement embryonnaire	185-244 jours
Pourcentage d'éclosion	1,41 %
Œufs extraits	20 juillet 1956
Température d'incubation	16°6 à 7°
Nombre d'œufs	403
Nombre d'éclosions	103
Durée du développement embryonnaire	204-279 jours
Pourcentage d'éclosion	25,55 %

24. *E.* (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm.

Matériel : 10 pontes. Le Fier, au pont de Nâves (Haute-Savoie).

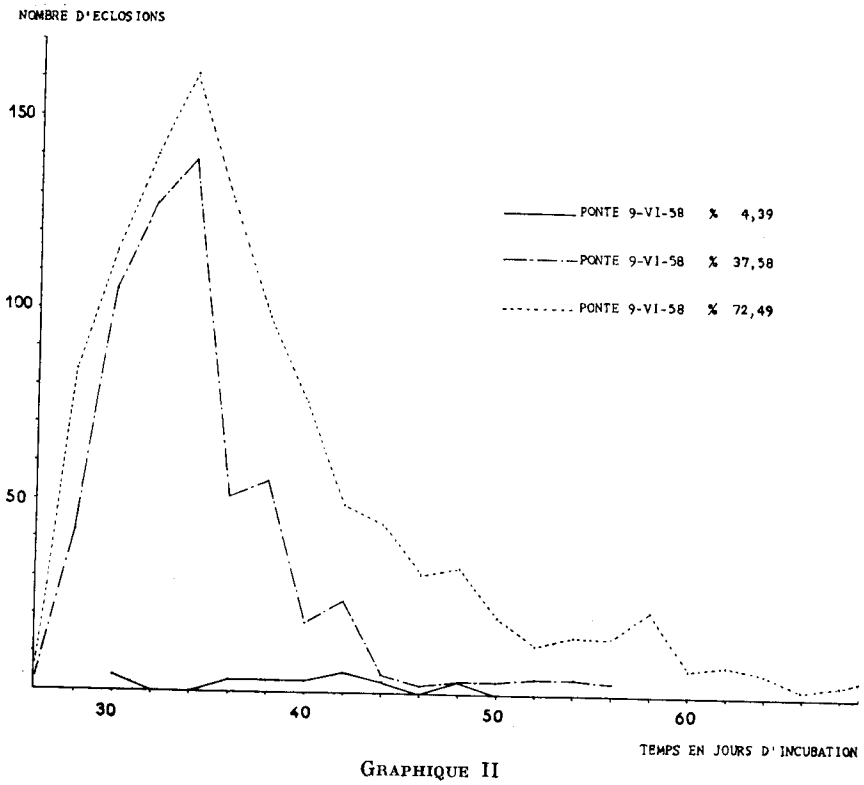
Les résultats mettent en évidence, comme dans le cas d'*Ephemerella ignita* (Poda), mais avec plus de netteté, l'extrême varia-

bilité des pourcentages d'éclosion d'une ponte à l'autre (4,3 % à 72,4 %) pour des individus d'une même provenance :

Œufs extraits	9 juin 1958
Température d'incubation	14 à 18°
Nombre d'œufs	569
Nombre d'éclosions	25
Durée du développement embryonnaire	30 à 58 jours
Pourcentage d'éclosion	4,39 %

Œufs extraits	9 juin 1958
Température d'incubation	14 à 18°
Nombre d'œufs	1 465
Nombre d'éclosions	1 062
Durée du développement embryonnaire	26-76 jours
Pourcentage d'éclosion	72,49 %

Aucune quiescence ne suspend le développement parthénogénétique, dont la durée peut toutefois varier du simple au triple.



GRAPHIQUE II

Dans trois cas nous avons dénombré la totalité des œufs ayant subi un développement, le nombre des éclosions n'en représente que les 3/5 environ :

	5e ponte	7e ponte	9e ponte
Nombre d'œufs embryonnés	996	37	185
Nombre d'éclosions	586	25	135

Des segmentations anormales entraînent un déchet important au cours de la période embryonnaire.

Les courbes d'éclosion ont un maximum compris entre le 31e et le 34e jour d'incubation, maximum qui correspond à un nombre d'éclosions égal au quart du total des éclosions de chaque ponte.

25. *E.* (*Torleya*) *belgica* Lest.

Matériel : 2 imagos ♀. Ruisseau de St-Etienne-de-St-Geoirs (Isère); L'Herbasse, à Pont-de-l'Herbasse (Drôme).

De très faibles pourcentages d'éclosion ont été observés, mais l'insuffisance du matériel ne permet pas de tirer de conclusion définitive :

Ponte provoquée	10 juin 1956
Température d'incubation	13°4-16°6
Nombre d'œufs	1 689
Nombre d'éclosions	14
Durée du développement embryonnaire	39 à 50 jours
Pourcentage d'éclosion	0,82 %
Œufs extraits	6 juillet 1956
Température d'incubation	15°7 - 16°6
Nombre d'œufs	730
Nombre d'éclosions	10
Durée du développement embryonnaire	34 à 46 jours
Pourcentage d'éclosion	1,36 %

Il semble que A. Gros [112] ait observé un développement parthénogénétique d'œufs extraits d'une subimago, le pourcentage d'éclosions était élevé (supérieur à 50 %).

Cette espèce se distingue d'*Ephemerella ignita* (Poda) par l'absence de quiescence au cours du développement embryonnaire.

26. *Caenis moesta* Bengtss.

Matériel : imagos ♀. Lac de St-Sixte (Isère).

Œufs extraits	31 juillet 1956
Température d'incubation	16°
Nombre d'œufs	403
Nombre d'éclosions	4
Durée du développement embryonnaire	29 à 36 jours
Pourcentage d'éclosion	0,99 %

Œufs extraits	23 juillet 1956
Température d'incubation	16°
Nombre d'œufs	800
Nombre d'éclosions	86
Durée du développement embryonnaire	15 à 29 jours
Pourcentage d'éclosion	10,75 %

Les *Caenidæ* montrent une faible tendance à la parthénogénèse. Sur les quatre espèces étudiées : *Caenis horaria* (L.), *Caenis moesta* Bengtss., *Caenis macrura* Steph. et *Caenis robusta* Etn., une seule a présenté un développement parthénogénétique.

D'après M.-L. VERRIER [251], G. ZEREGA-FOMBONA aurait constaté un cas de parthénogénèse chez *Caenis dimidiata* Steph. (= *C. horaria* L.); nos essais n'ont pas confirmé cette observation.

Les espèces à descendance parthénogénétique ont donné au cours des générations successives soit des individus des deux sexes (parthénogenèse deutérotoque), soit uniquement des sujets femelles (parthénogenèse thélytoque).

La parthénogenèse deutérotoque de Centroptilum luteolum (Müll.)

Souche du lac d'Annecy.

Trois générations parthénogénétiques successives ont été obtenues à partir de la ponte d'une femelle provenant du lac d'Annecy (1er juin 1955).

G — G ♀ (imago femelle - souche)

G_1 — 15 sujets (2 ♂, 13 ♀)
- G_1 sub ♂ $_1$
- G_1 ♂ $_1$
- G_1 n ♀ $_1$ à G_1 n ♀ $_4$
- G_1 sub ♀ $_1$; G_1 sub ♀ $_2$
- G_1 ♀ $_1$ à G_1 ♀ $_3$ → G_2 ♂ $_{3.1}$, G_2 n ♀ $_{3.1}$, G_2 sub ♀ $_{3.1}$ à G_2 sub ♀ $_{3.5}$, G_2 ♀ $_{3.1}$; G_2 ♀ $_{3.2}$; G_2 ♀ $_{3.3}$
- G_1 ♀ $_4$ à G_1 ♀ $_7$ → G_2 ♂ $_{4.1}$, G_2 sub ♀ $_{4.1}$ à G_2 sub ♀ $_{4.3}$

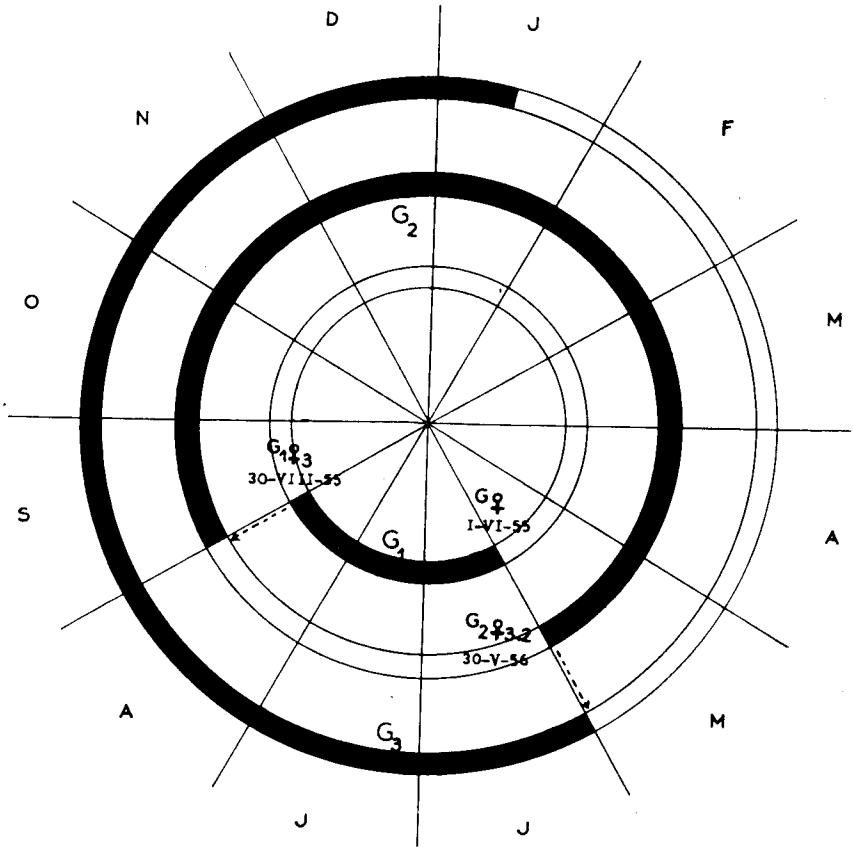
G_2 — 14 sujets (2 ♂, 12 ♀)
- G_2 ♀ $_{3.1}$ → G_3 n ♀ $_{3.1.1}$
- G_2 ♀ $_{3.2}$ → G_3 n ♂ $_{3.2.1}$, G_3 n ♀ $_{3.2.1}$, G_3 n ♀ $_{3.2.2}$.

G_3 — 4 sujets (1 ♂, 3 ♀)

G_1, G_2, G_3	1re, 2e, 3e générations parthénogénétiques.
♂, ♀	imago mâle, imago femelle.
sub ♂, sub ♀	subimago mâle, subimago femelle.
n ♂, n ♀	nymphe mâle, nymphe femelle.

CYCLE VITAL.

Ces trois générations se sont succédées du début de juin 1955 (ponte de la femelle-souche) à courant janvier 1957 (mort de la dernière nymphe de troisième génération), ce que schématise le diagramme ci-joint.



GRAPHIQUE III

Un cycle court de trois mois (1re génération), limité aux mois chauds, a été suivi d'un cycle long de 9 mois (2e génération) s'étendant sur les mois d'hiver, puis d'un nouveau cycle (3e génération) qui s'est révélé anormalement long par suite des températures relativement basses (moyenne 15°5) qui se sont maintenues pendant l'été 1956.

RÉSULTATS NUMÉRIQUES ET SEX RATIO.

Nombre d'œufs mis en incubation	Nombre de larves néonates	% moyen d'éclosion	Nombre de sujets obtenus
5 736 (9 pontes)	2 796	48,74	33 (5 ♂, 28 ♀)

Le pourcentage des sujets obtenus par rapport aux larves mises en élevage est de 1,18 %. Ce qui revient à dire qu'il faut mettre en élevage 100 larves parthénogénétiques de *Centroptilum luteolum* (Müll.) pour espérer obtenir un adulte.

Le nombre des mâles par rapport à celui des femelles est dans la proportion de 1 à 6 [8]. Ce sex-ratio ne correspond pas à celui de cette espèce dans la nature où les individus des deux sexes sont en nombre égal.

VARIATION DES POURCENTAGES D'ÉCLOSION AU COURS DES DIFFÉRENTES GÉNÉRATIONS.

Il était intéressant de savoir dans quelle mesure l'aptitude à la parthénogenèse pouvait être considérée comme un caractère héréditaire dans une souche donnée d'Ephéméroptère. Nous n'avons pu tenir compte de la ponte de la femelle d'origine dont les œufs avaient été extraits, mais en comparant les pourcentages d'éclosion de la ponte de la femelle de première génération G_1 ♀$_3$ à ceux des pontes des femelles-filles de deuxième génération G_2 ♀$_{3.1}$, G_2 ♀$_{3.2}$ et G_2 ♀$_{3.3}$ dont les œufs ont été obtenus par ponte provoquée, on a :

G_1 ♀$_3$
60,65 %, ponte 31 août 1955

- G_2 ♀$_{3.1}$ 44,48 %, ponte 29 mai 1956.
- G_2 ♀$_{3.2}$ 65,10 %, ponte 30 mai 1956.
- G_2 ♀$_{3.3}$ 66,65 %, ponte 3 juin 1956.

Soit pour les trois femelles de deuxième génération, un pourcentage moyen de 58,74 %, très voisin de celui de la femelle de première génération.

[8] Une proportion semblable s'observe pour les imagos élevés à partir de pontes fécondées.

DURÉE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE PARTHÉNOGÉNÉTIQUE AU COURS DES GÉNÉRATIONS SUCCESSIVES.

Si on représente les courbes d'éclosion des pontes de la femelle de première génération G_1 ♀$_3$ et celles des femelles - filles de deuxième génération G_2 ♀$_{3.1}$, G_2 ♀$_{3.2}$ et G_2 ♀$_{3.3}$, et si l'on superpose ces courbes, on constate que la durée minimum d'incubation est sensiblement la même (21 à 26 jours).

Par contre, la durée maximum s'avère plus importante pour la ponte de première génération (94 jours) que pour celles de deuxième génération (48 à 55 jours). Ces différences sont dues aux variations de la température, qui a constamment décru, de 17 à 8°, durant l'incubation de la première ponte, tandis qu'elle s'élevait de 14 à 16° pour les secondes.

Souche de l'étang de Réaumont.

L'élevage fut conduit de façon un peu différente : au départ, les pontes de huit femelles-souches ont été recueillies afin de comparer les pourcentages d'éclosions de sujets de même provenance et de même génération et aussi pour tenter d'avoir un plus grand nombre d'adultes. Dans certains cas, deux générations successives ont été obtenues.

G_a ♀ → G_{a1} ♀$_1$ G_{a1} n ♀$_1$
2 sujets ♀

G_b ♀ → G_{b1} ♀$_1$ G_{b1} ♀$_2$ G_{b1} ♀$_3$
3 sujets ♀

G_c ♀ → G_{c1} n ♂$_1$ G_{c1} sub ♂$_1$. à G_{c1} sub ♂$_3$
18 sujets
(4 ♂, 14 ♀) G_{c1} n ♀$_1$ G_{c1} n ♀$_2$ G_{c1} sub ♀$_1$ à G_{c1} sub ♀$_5$
G_{c1} ♀$_1$ G_{c1} ♀$_2$ à G_{c1} ♀$_5$
↓ ↓
G_{c2} ♀$_{1.1}$ G_{c2} ♀$_{2.1}$

G_d ♀ → G_{d1} ♀$_1$ G_{d1} sub ♀$_1$ G_{d1} sub ♀$_2$ G_{d1} n ♀$_1$ G_{d1} n ♀$_2$
5 sujets ♀

G_e ♀ → G_{e1} ♀$_1$ G_{e1} ♀$_2$ à G_{e1} ♀$_8$ G_{e1} n ♀$_1$ G_{e1} sub ♂$_1$
12 sujets
(1 ♂, 11 ♀) ↓ ↓
G_{e2} n ♀$_{1.1}$ G_{e2} sub ♀$_{2.1}$

G_h ♀ → G_{h1} ♀$_1$ à G_{h1} ♀$_4$ G_{h1} sub ♀$_1$ à G_{h1} sub ♀$_8$ G_{h1} n ♀$_1$ à G_{h1} n ♀$_4$
17 sujets
(1 ♂, 16 ♀) G_{h1} n ♂$_1$

G_i ♀

G_k ♀

G_a ♀, G_b ♀, G_c ♀	imagos femelles-souches.
G_{a1}, G_{b1}, G_{c1}	première génération parthénogénétique.
G_{a2}, G_{b2}, G_{c2}	deuxième génération parthénogénétique.
♂, ♀	imago mâle, imago femelle.
sub ♂, sub ♀	subimago mâle, subimago femelle.
n ♂, n ♀	nymphe mâle, nymphe femelle.

RÉSULTATS NUMÉRIQUES.

	Nombre d'œufs mis en incubation	Nombre de larves néonates	% éclosion
♀ souches	8 795	5 293	60,18 %
1re génération ..	10 043	5 431	54,07 %
Total	18 838	10 724	56,92 %

Le nombre de sujets obtenus par rapport au nombre de larves mises en élevage est donc de 1 % pour la première génération (53 individus, 6 ♂, 47 ♀, pour 5 293 larves néonates), mais il n'est plus que de 0,07 % pour la deuxième génération (4 individus ♀ pour 5 431 larves néonates).

L'intérêt essentiel de cette série d'essais réside dans la confirmation des résultats précédemment obtenus, à savoir l'apparition de mâles dans la descendance parthénogénétique.

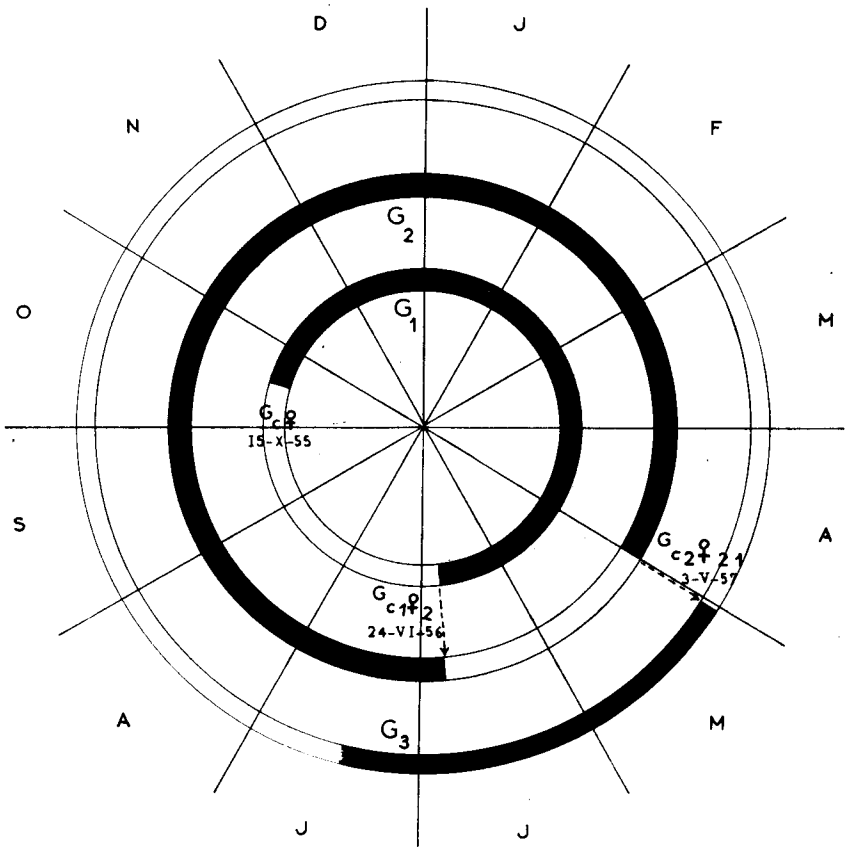
Quelques remarques peuvent être faites à ce sujet :

Le sex ratio est plus aberrant que dans la souche précédente, la proportion moyenne étant d'environ un mâle pour huit femelles (exactement 2 ♂ pour 17 ♀). Toutefois, dans certaines lignées (par exemple G_c) la proportion des mâles par rapport à celle des femelles est de 1 à 3, donc nettement plus élevée.

Les mâles ne sont apparus que dans les lignées à forte descendance (G_c, G_e, G_h), ce qui pourrait naturellement s'expliquer en vertu de la loi des grands nombres.

CYCLE VITAL.

Dans les cas les plus favorables, deux générations parthénogénétiques successives ont donc été obtenues. Nous prendrons comme type la lignée G_c.



GRAPHIQUE IV

La femelle G_c ♀ appartenant à la génération estivale de l'espèce, sa ponte (15 octobre 1955) a inauguré une génération à cycle long de 8 mois (hiver-printemps), mais de plus une perturbation importante due au décalage des éclosions (qui se sont réparties du 22 novembre au 28 mars) a contribué à prolonger la durée du développement embryonnaire et à étaler d'autant le cycle vital.

La femelle G_{c1} ♀ $_2$, issue de cette première génération, est à l'origine d'un nouveau cycle long de dix mois, dont la durée ne peut s'expliquer (comme pour la souche d'Annecy) que par une température de l'eau anormalement basse durant l'été 1956.

Variations des pourcentages d'éclosions.

Les pourcentages fournis par les femelles-souches, très variables, sont compris entre 14,50 % (G_k ♀) et 76,35 % (G_c ♀). Le pourcentage moyen des huit individus est de 57,14 %.

Dans une lignée donnée (lignée *e*), au cours des deux générations successives, on relève :

♀ souche	♀ filles							
G_e ♀	G_e ♀ $_1$	G_e ♀ $_2$	G_e ♀ $_3$	G_e ♀ $_4$	G_e ♀ $_5$	G_e ♀ $_6$	G_e ♀ $_7$	G_e ♀ $_8$
56,95	44,38	72,01	60,61	44,83	36,52	27,65	54,01	63,23

Les pourcentages d'éclosions des femelles-filles présentent donc la même variabilité que ceux des différentes femelles-souches. On ne saurait donc considérer le pourcentage d'éclosion comme un caractère héréditaire. Toutefois, le pourcentage d'éclosion moyen des femelles-filles (50,40 %) reste voisin de celui de la femelle-souche (56,95 %).

Durée du développement embryonnaire parthénogénétique au cours des générations successives.

Si l'on représente comme précédemment les courbes d'éclosions superposées de la femelle-souche (G_c ♀) et des femelles-filles (G_{c1} ♀ $_1$, G_{c1} ♀ $_2$, G_{c1} ♀ $_4$), on constate un décalage très net entre la première et les secondes.

L'examen des courbes de température correspondantes montre :

1° Que la durée du développement embryonnaire est fonction de la température;

2° Que cette durée est en conséquence fort différente (pour les deux générations, variant ainsi du simple au triple);

3° Que les œufs de pontes différentes, mais provenant de femelles de même génération, présentent un développement embryonnaire de longueur semblable.

Si nous analysons ces résultats de façon plus approfondie, nous noterons que la durée du développement embryonnaire de la femelle-souche a été comprise entre 38 et 164 jours, ce qui correspond à une constante thermique [9] de 435 et 1 448 jours-degrés, tandis que pour les femelles-filles ce même développement a nécessité entre 14 et 46 jours correspondant à des constantes thermiques de 209-267 et 698-708 jours-degrés.

Compte tenu des conditions de température réalisées dans nos élevages, les résultats obtenus avec la souche de Réaumont confirment ceux que nous avaient donné la souche d'Annecy.

La parthénogenèse thélytoque

1. Cas de Cloëon simile Etn. Souche du lac de St-André.

Trois générations parthénogénétiques successives ont été obtenues à partir de la ponte d'une femelle provenant du lac de St-André (Savoie) le 25 avril 1955.

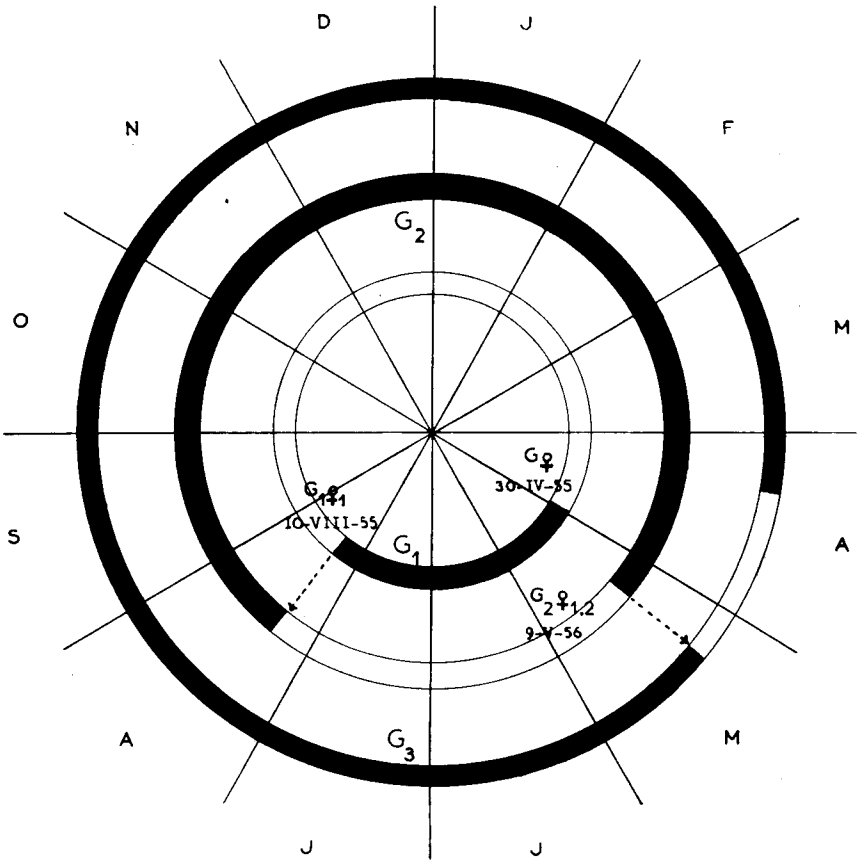
G	G ♀ (imago femelle-souche)				
	↓				
G_1	G_1 ♀ $_1$				
1 sujet ♀	↓				
G_2	G_2 n ♀ $_{1.1}$	à	G_2 n ♀ $_{1.6}$		
27 sujets ♀					
	G_2 sub ♀ $_{1.1}$	à	G_2 sub ♀ $_{1.7}$		
	G_2 ♀ $_{1.1}$		G_2 ♀ $_{1.2}$	G_2 ♀ $_{1.3}$	à G_2 ♀ $_{1.14}$
			↓	↓	↓
G_3			G_3 ♀ $_{1.2.1}$	G_3 ♀ $_{1.3.1}$	G_3 n ♀ $_{1.14.1}$
3 sujets ♀					

[9] On appelle constante thermique la relation constante qui existe entre la température et le temps nécessaire pour obtenir un état de développement déterminé.

$$y\ x = \text{Cte}$$

y représente la température effective, et x le temps que dure le développement.

CYCLE VITAL.



GRAPHIQUE V

Les trois générations se sont succédées du 30 avril 1955 (ponte de la femelle-souche) au 10 avril 1957 (ponte de la femelle de 3e génération), ce que schématise le diagramme ci-joint.

A un cycle court de trois mois et demi (1re génération) qui s'est déroulé au cours des mois chauds de l'année (température moyenne des bacs d'élevage 13 à 17°), a succédé un cycle long de neuf mois qui s'est étendu sur les mois froids (température moyenne 15 à 5°) et auquel a suivi un nouveau cycle long (3e génération) de près de onze mois. Ce fait, comme on l'a vu précédemment, s'explique par la température exceptionnellement basse de l'eau des cuvettes d'élevage au cours de l'été 1956.

RÉSULTATS NUMÉRIQUES.

Nombre d'œufs mis en incubation	Nombre de larves néonates	% moyen d'éclosion	Nombre de sujets obtenus
20 191 (16 pontes)	402	1,99 %	31 ♀

Le pourcentage moyen des sujets obtenus par rapport aux larves mises en élevage est de 7,71 %, donc beaucoup plus élevé que celui de *Centroptilum luteolum* (Müll.). De plus, ce pourcentage est extrêmement variable suivant les générations et s'élève à 31,81 % pour les sujets issus de la ponte de la femelle de première génération.

VARIATIONS DES POURCENTAGES D'ÉCLOSIONS.

Ces pourcentages ne sont pas directement comparables au cours des générations successives, car les œufs de la femelle-souche (G ♀) et de la femelle de première génération (G_1 ♀$_1$) ont été extraits, alors que ceux des femelles de deuxième génération ont été déposés par ponte provoquée.

En G_2, les pourcentages d'éclosions sont très variables (0,10 à 10,89 %), mais restent faibles.

DURÉE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE.

1° Au cours des générations successives.

Malgré les époques différentes de l'année auxquelles ils se sont déroulés, les quatre développements embryonnaires examinés n'ont pas présenté des écarts de durée aussi remarquables que ceux que nous avons notés pour *Centroptilum luteolum* (Müll.), les dates limites étant comprises ici entre 15 et 61 jours.

Ponte de la ♀	Durée du développement embryonnaire	
	Minimum	Maximum
G ♀	19 jours	61 jours
G_1 ♀$_1$	15 »	51 »
G_2 ♀$_{1.2}$	29 »	59 »
G_3 sub ♀$_{1.2.1}$	31 »	57 »

2° Des pontes d'une même génération.

Cette étude, faite pour la génération G_2, montre des écarts plus grands entre les durées des développements embryonnaires de pontes d'une même génération qu'entre celles des pontes des générations successives.

Les durées limites de ces développements, qui se sont déroulés sensiblement à la même température, ont été respectivement de 23 à 38 jours pour les minima et de 46 à 68 jours pour les maxima. Les écarts de durée observés ne sont pas dus aux facteurs externes.

Souche de l'étang de Réaumont.

Les résultats de cet élevage furent extrêmement décevants : au total 7 sujets de première génération seulement ont été obtenus, bien que 6 femelles-souches aient été utilisées au départ et que les pourcentages d'éclosion des pontes correspondantes aient été relativement élevés.

Les conditions d'élevage étant restées identiques à celles de la souche précédente, peut-être faut-il expliquer ce résultat par l'existence chez *Cloëon simile* Etn. de races distinctes plus ou moins aptes à la parthénogenèse.

Ces résultats sont consignés dans le tableau ci-dessous :

G_a ♀				
G_b ♀	G_{b1} ♀ $_1$	G_{b1} ♀ $_2$	G_{b1} ♀ $_3$	G_{b1} n ♀ $_1$
4 sujets ♀				
G_c ♀	G_{c1} ♀ $_1$			
1 sujet ♀				
G_d ♀				
G_e ♀	G_{e1} ♀ $_1$	G_{e1} ♀ $_2$		
2 sujets ♀				
G_g ♀				

CYCLE VITAL.

Le cycle vital présente un intérêt extrêmement réduit du fait de l'obtention d'une seule génération. Cette génération correspond à un cycle long de 10 mois environ : du 21 septembre 1955 (ponte de la femelle-souche G_b ♀) au 25 juillet 1956 (ponte de la femelle de première génération G_{b1} ♀ $_3$).

RÉSULTATS NUMÉRIQUES.

Nombre d'œufs mis en incubation	Nombre de larves néonates	% moyen d'éclosion	Nombre de sujets obtenus
8 443 (6 pontes)	672	7,95 %	7 ♀

Le pourcentage moyen d'éclosion (7,95 %) est voisin de celui de la souche précédente à la même génération (10,89 %). Par contre, le pourcentage de sujets obtenus par rapport aux larves mises en élevage n'est que de 1,04 %, alors qu'il s'élevait à 31,81 % pour la génération correspondante du lac de St-André.

POURCENTAGES D'ÉCLOSIONS.

Nous pouvons noter comme précédemment la variabilité extrême des pourcentages d'éclosions des différentes pontes de première génération (1,15 à 18,09 %) et une variabilité aussi importante en deuxième génération entre individus de même souche.

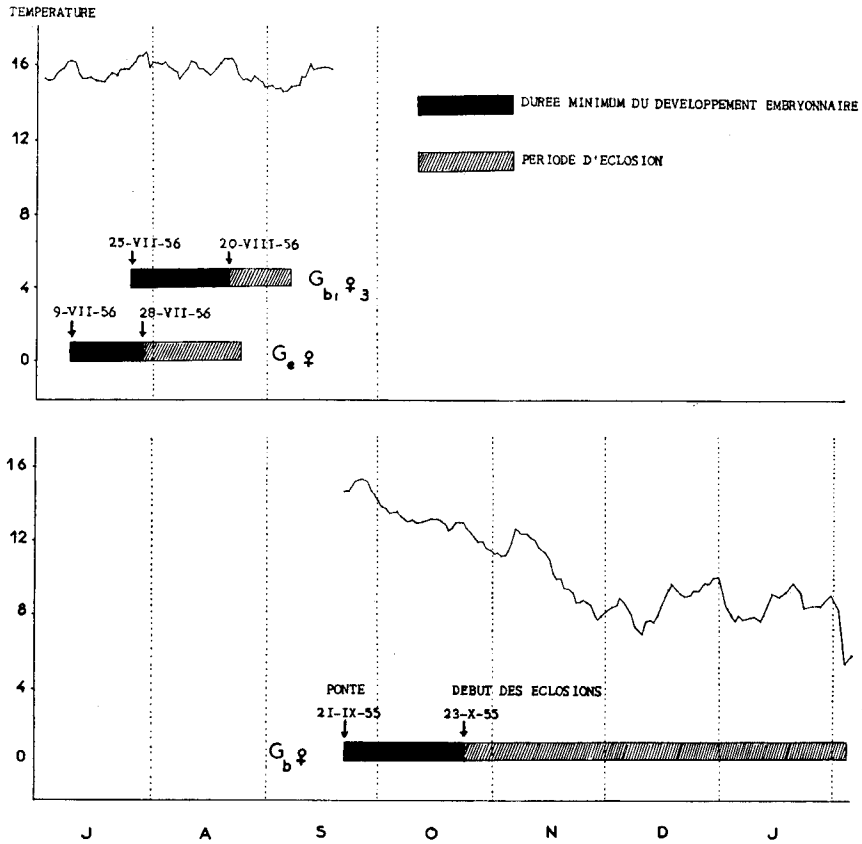
DURÉE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE.

Le véritable intérêt de cette souche aura été de mettre en évidence la relation étroite existant entre la durée du développement embryonnaire et la température du milieu d'incubation.

Quatre des pontes des femelles-souches (G_a ♀, G_b ♀, G_c ♀, G_d ♀) ont été déposées en septembre-octobre 1955 et deux (G_e ♀, G_f ♀) en juin-juillet 1956. Les durées des développements embryonnaires des premières sont respectivement de 32 à 194 jours, tandis qu'elles ne sont plus que de 19 à 46 jours pour les secondes.

En première génération, trois pontes (G_{b1} ♀ $_1$, G_{b1} ♀ $_2$, G_{b1} ♀ $_3$) furent obtenues en juin-juillet 1956 et leurs durées de développement furent comprises entre 19 et 46 jours, donc très comparables à celles des femelles-souches pour la même période.

Ces résultats sont schématisés dans le diagramme ci-contre sur lequel les températures moyennes de chaque mois ont été portées.



GRAPHIQUE VI

2. Cas de Cloëon sp. du lac de l'Infernet [10].

L'étude des sujets parthénogénétiques de cette espèce n'a pu être poursuivie que durant une seule génération.

Ces individus étaient issus des pontes de deux femelles-souches provenant de l'un des lacs de l'Infernet (Massif de Belledonne, Isère).

Voici les résultats de cet élevage :

---

[10] Ce *Cloëon* paraît être une espèce nouvelle, très voisine de *C. simile* Etn.

G_a ♀ 18 sujets ♀	G_{a1} ♀ $_1$		G_{a1} ♀ $_2$
	G_{a1} sub ♀ $_1$	à	G_{a1} sub ♀ $_{11}$
	G_{a1} n ♀ $_1$	à	G_{a1} n ♀ $_5$
G_b ♀ 2 sujets ♀	G_{b1} ♀ $_1$		
	G_{b1} n ♀ $_1$		

CYCLE VITAL.

L'unique génération obtenue est caractérisée par un cycle vital extrêmement long : 11 à 13 mois, dû à une quiescence embryonnaire (durée du développement embryonnaire 160 à 330 jours).

RÉSULTATS NUMÉRIQUES.

♀	Date de ponte	Nombre d'œufs	Nombre d'œufs	% éclosion	Nombre de descendants
G_a ♀	21.IX.55	786	306	39,18	18
G_b ♀	21.IX.55	744	92	12,36	2
G_d ♀ **	8.IX.56	990	135	13,63	—
G_e ♀ **	10.IX.56	906	235	25,93	—
G_f ♀ **	10.IX.56	991	468	47,22	—
G_g ♀ **	10.IX.56	513	99	19,29	—

** Femelles dont la descendance n'a pas été élevée.

Les résultats significatifs sont ceux de la souche G_a qui compte 18 sujets, tous femelles dans sa descendance. Ces résultats prendront toute leur valeur lorsque nous étudierons par comparaison les individus issus d'une ponte fécondée comme cela a pu précisément être fait pour cette espèce. Les pourcentages d'éclosions sont nettement plus élevés que ceux de *Cloëon simile* Etn.

ACTION DE FACTEURS EXTERNES SUR LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE PARTHÉNOGÉNÉTIQUE

Ce sont essentiellement la température et l'éclairement, ces deux facteurs étant souvent inséparables.

Température.

Elle peut avoir :

1° Une action favorisante sur le développement embryonnaire de certaines espèces.

Des œufs extraits d'une femelle de *Siphlonurus lacustris* Etn. ayant séjourné quelques heures à une température de 20° ont donné un pourcentage d'éclosions vingt fois supérieur à celui d'une ponte de femelle de même origine, mais placée directement à la température d'élevage (14°).

Une observation identique a été faite sur *Rhithrogena* sp. [11].

A) Ponte forcée complète	16 mars 1959
Œufs maintenus 24 h à 20°, puis placés à 10°.	
Nombre d'œufs	1 806
Nombre d'éclosions	93
Pourcentage d'éclosions	5,14 %
B) Ponte forcée complète	16 mars 1959
Œufs placés directement à 10°.	
Nombre d'œufs	1 276
Nombre d'éclosions	2
Pourcentage d'éclosions	0,15 %

2° Une influence plus banale sur la durée du développement embryonnaire. La durée minima du développement embryonnaire parthénogénétique est fonction de la température (59 jours à 10° et 25 jours à 20° pour *Baëtis pumilus* (Bürm.).

Pour les espèces présentant un développement parthénogénétique important et constant, la vitesse du développement croît avec la température jusqu'à une certaine limite au-delà de laquelle les œufs dégénèrent (Ex. : 23° pour *Baëtis pumilus* (Bürm.).

Eclairement.

Nous avons étudié l'influence de l'éclairement et de l'obscurité à différentes températures sur le développement parthénogénétique

[11] Provenance : la Drevenne (Isère).

de quelques espèces : *Baëtis pumilus* (Burm.), *Cloëon simile* Etn., *Centroptilum luteolum* (Müll.). En voici quelques résultats :

Baëtis pumilus (Burm.). — Provenance : le Charmeyran, à La Tronche (Isère). Ponte (13 mars 1959) partagée en 4 lots :

— 1er lot (272 œufs). T : 10°, éclairage normal.

Durée minimum du développement	59 jours
Nombre d'éclosions	209
Pourcentage d'éclosions	76,83 %

— 2e lot (140 œufs). T : 10°, obscurité.

Durée minimum du développement	59 jours
Nombre d'éclosions	96
Pourcentage d'éclosions	67,60 %

— 3e lot (527 œufs). T : 23°, éclairage normal.

Durée minimum du développement	25 jours
Nombre d'éclosions	27
Pourcentage d'éclosions	5,12 %

— 4e lot (303 œufs). T : 23°, obscurité.

Durée minimum du développement	25 jours
Nombre d'éclosions	29
Pourcentage d'éclosions	9,57 %

Centroptilum luteolum (Müll.). — Provenance : Etang de Réaumont (Isère). Ponte (30 décembre 1955) partagée en 2 lots :

— 1er lot (441 œufs). T : 18°, éclairage normal.

Durée du développement embryonnaire	15 à 53 jours
Nombre d'éclosions	217
Pourcentage d'éclosions	49,20 %

— 2e lot (186 œufs). T : 18°, obscurité.

Durée du développement embryonnaire	15 à 56 jours
Nombre d'éclosions	90
Pourcentage d'éclosions	48,38 %

Il résulte que la lumière ne paraît pas exercer d'influence sensible sur la durée du développement embryonnaire. Il en est de même pour les pontes fécondées, ainsi que nous l'avons constaté pour *Rhithrogena semitincta* (Pict.) [12]. Aussi l'influence de l'éclairement ne saurait-elle être invoquée comme l'a fait J.-A. Gros [113] pour expliquer la durée anormalement longue de la période d'éclosion des pontes fécondées d'*Ecdyonurus forcipula* (Pict.). Il s'agit là du phénomène plus général des éclosions différées.

---

[12] Provenance : Ruisseau de Lalley (Isère).

ÉTUDE COMPARÉE DES DÉVELOPPEMENTS EMBRYONNAIRES NORMAUX ET PARTHÉNOGÉNÉTIQUES

Pour un certain nombre d'espèces dont nous avons pu capturer des femelles fécondées (soit en cours d'accouplement, soit en vol de ponte), il a été possible de comparer le développement de pontes parthénogénétiques et de pontes fécondées.

Epeorus assimilis Etn.

— Ponte fécondée	7 juin 1956
Provenance	ruisseau de St-Etienne-de-St-Geoirs (Isère)
Température d'incubation	14°
Durée du développement embryonnaire	17 jours
Nombre d'œufs	210
Nombre d'éclosions	146
Pourcentage d'éclosions	69,52 % [13]
— Ponte parthénogénétique	26 juin 1955
Provenance	l'Eyrieux (Ardèche)
Température d'incubation	15°
Durée du développement embryonnaire	22 à 36 jours
Nombre d'œufs	3 545
Nombre d'éclosions	32
Pourcentage d'éclosions	0,9 %

Ecdyonurus forcipula (Pict.).

— Ponte fécondée	16 août 1955
Provenance	le Fier, à Alex (Haute-Savoie)
Température d'incubation	16°5
Durée du développement embryonnaire	17 à 27 jours
Nombre d'œufs	1 222
Nombre d'éclosions	1 200
Pourcentage d'éclosions	98,19 %
— Ponte parthénogénétique	11 juin 1956
Provenance	ruisseau de St-Etienne-de-St-Geoirs (Isère)
Température d'incubation	15°5
Durée du développement embryonnaire	35 à 40 jours
Nombre d'œufs	9 832
Nombre d'éclosions	18
Pourcentage d'éclosions	0,18 %

[13] On constate fréquemment, lorsqu'on examine la fin de la ponte d'une femelle fécondée, qu'une partie des œufs n'a pas été fertilisée, ce qui explique le pourcentage d'éclosions relativement faible.

Heptagenia lateralis (Curt.).

— Ponte fécondée	18 août 1956
Provenance	le Fier, au pont de Nâves (Hte-Savoie)
Température d'incubation	15°5
Durée du développement embryonnaire	17 à 23 jours
— Ponte parthénogénétique	21 juillet 1957
Provenance	le Charmeyran (Isère)
Température d'incubation	15°5
Durée du développement embryonnaire	46-71 jours

Habrophlebia modesta Hag.

— Ponte fécondée	26 avril 1956
Provenance	le Charmeyran (Isère)
Température d'incubation	11 à 14°
Durée du développement	16 à 27 jours
Nombre d'œufs	2 324
Nombre d'éclosion	2 031
Pourcentage d'éclosions	87,4 %
— Ponte parthénogénétique	1er mai 1956
Provenance	le Charmeyran (Isère)
Température d'incubation	11 à 15°
Durée du développement embryonnaire	49 jours
Nombre d'œufs	2 302
Nombre d'éclosion	1
Pourcentage d'éclosion	0,04 %

Ces exemples montrent un net allongement de la durée du développement embryonnaire (qui peut être doublée ou même triplée) et de la période d'éclosion des pontes parthénogénétiques.

Des observations semblables ont été faites avec *Centroptilum luteolum* (Müll.) et *Cloëon simile* Etn. On peut en conclure que le développement embryonnaire parthénogénétique présente, par rapport au développement embryonnaire normal, une *durée apparente* plus longue, due à des retards et des irrégularités au début de la segmentation.

En outre, en raison de sa longueur, ce développement embryonnaire est plus sensible aux variations de température et plus affecté par celles-ci.

Ces retards sont indépendants des diapauses ou quiescences qui peuvent exister dans le développement embryonnaire normal ou parthénogénétique de certaines espèces.

Diapauses et quiescences du développement embryonnaire des Ephéméroptères.

Plusieurs auteurs ont signalé la durée exceptionnelle de l'incubation de certaines espèces d'Ephéméroptères : N. JOLY [134] pour *Ephoron virgo* Oliv., F. P. IDE [130] pour *Ephoron leukon* Williamson, B. DURKEN [79] pour *Ephemerella ignita* (Poda), A.-J. GROS [112] et M. GRANDI [104] pour *Oligoneuriella rhenana* (Imh.), W. A. CLEMENS [44] pour *Ameletus ludens* Needhm., etc. Mais à l'exception des deux premiers, ils ne donnent aucune précision permettant de savoir s'il s'agit simplement de développements embryonnaires prolongés ou s'il existe vraiment un stade d'arrêt au cours de l'embryogenèse [14].

Chez quelques espèces nous avons constaté, tant dans les pontes normalement fécondées que dans les pontes parthénogénétiques, des interruptions caractéristiques du développement embryonnaire à un moment déterminé de celui-ci.

L'interprétation de ces cas comme des quiescences et non des diapauses nécessite quelques remarques. Nous rappellerons, avec R. CHAUVIN [41], que « les diapauses diffèrent de la quiescence en ce que l'arrêt du développement est spontané dans les premières, indépendant des conditions extérieures et difficile ou impossible à surmonter par l'expérimentation ». Nous ajouterons, avec A. D. LEES [154], que certains mécanismes physiologiques sont mis en action chez l'insecte en diapause, alors qu'ils sont absents chez le quiescent. Mais il faut reconnaître que dans la pratique la distinction entre ces deux états peut être difficile à établir.

Le terme de quiescence nous semble plus approprié pour définir les phénomènes que nous avons observés chez les Ephéméroptères, mais il est possible, sans que nous puissions l'affirmer, que quelques espèces présentent de réelles diapauses.

Cinq espèces d'Ephéméroptères ont montré des quiescences au cours du développement embryonnaire normal ou parthénogénétique : *Heptagenia sulphurea* (Müll.), *Centroptilum pennulatum* Etn., *Centroptilum ? lituratum* (Pict.), *Cloëon* sp. et *Ephemerella ignita* (Poda).

---

[14] N. JOLY indique que les embryons de *E. virgo* étaient parvenus à complet développement au bout de quelques semaines, mais n'ont éclos qu'après 6 à 7 mois d'incubation. F. P. IDE note que des œufs d'*E. leukon* déposés le 30 juillet étaient embryonnés le 7 août et prêts à éclore le 26, mais que les premières larves sortirent seulement le 9 novembre.

Nous avons pu distinguer :

— une quiescence partielle n'intéressant qu'un certain nombre d'œufs d'une ponte;
— une quiescence générale affectant tous les œufs d'une même ponte.

QUIESCENCE PARTIELLE.

Heptagenia sulphurea (Müll.).

Notre attention a été attirée par la longueur du développement embryonnaire parthénogénétique de cette espèce (205 à 207 jours).

En septembre 1958 nous avons capturé plusieurs femelles in copula [15] et recueilli leur ponte.

Le 20 octobre 1958, soit 21 jours après leur déposition, tous les œufs sont embryonnés [16] et les yeux des embryons sont bien visibles.

Entre le 27 octobre et le 3 novembre 1958, 93 éclosions se produisent, puis survient une interruption complète qui dure jusqu'au 10 mars 1959, date à laquelle les éclosions reprennent à une cadence beaucoup plus rapide (1 513 éclosions entre le 10 mars 1959 et le 23 avril 1959).

Une quiescence de plus de quatre mois a donc séparé les deux périodes d'éclosions.

Nous avons pu établir que l'état de quiescence était provoqué par une température inférieure à 10°. Lorsque les œufs en cet état sont portés à une température égale ou supérieure à 10°, les éclosions reprennent après toutefois un temps de latence (des œufs placés à 18° demandent un séjour de 90 à 120 h à cette température avant d'éclore).

Les œufs en quiescence peuvent supporter une congélation intense et prolongée (— 10° pendant 15 jours) et donner ensuite un pourcentage normal d'éclosions.

Centroptilum pennulatum Etn.

Les pontes parthénogénétiques de *C. pennulatum* donnent des résultats semblables à ceux que nous venons de signaler pour les pontes fécondées de *Heptagenia sulphurea* : notamment deux périodes d'éclosion séparées par une quiescence de plus de quatre mois.

Il faut noter cependant une sorte de balancement dans le nombre des éclosions des deux périodes : alors que chez *H. sulphurea* un

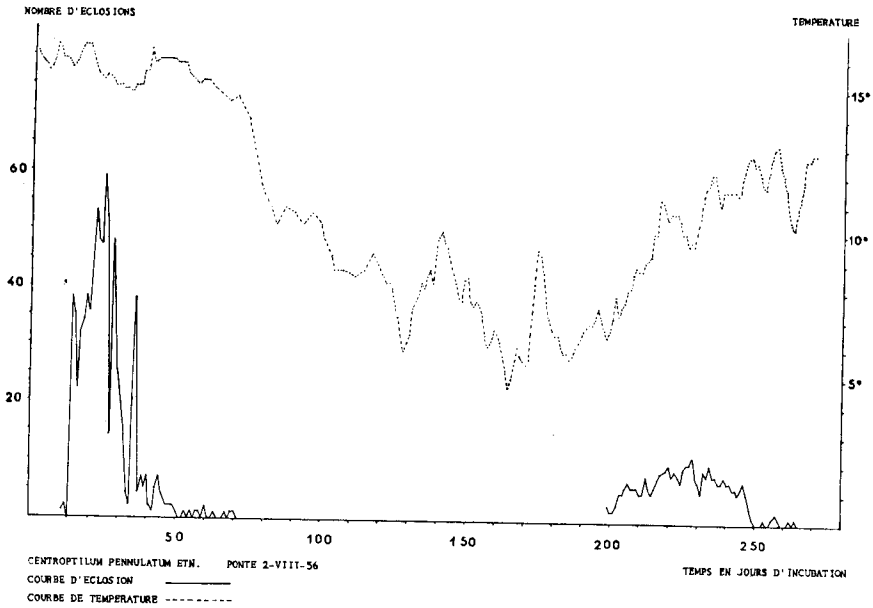
---

[15] Bords du lac d'Annecy, 28 septembre 1958.

[16] A l'exception de quelques œufs non fécondés comme il arrive toujours.

maximum net marque la deuxième période, chez *C. pennulatum* ce maximum peut se trouver soit dans la première soit dans la seconde, et ceci sans relation nette avec la température puisque deux pontes de même date peuvent présenter des comportements différents.

En outre, la limite inférieure de température (12°) à laquelle cesse les éclosions de la première période est supérieure à celle (9°) pour laquelle les éclosions reprennent dans la deuxième période.



GRAPHIQUE VII

QUIESCENCE GÉNÉRALE.

Cloëon sp. du lac de l'Infernet.

Cette espèce nous a permis d'étudier l'évolution de pontes fécondées artificiellement et de pontes parthénogénétiques.

Toutes ont été obtenues le 21 septembre 1956, et un mois après la déposition les embryons étaient visibles à l'intérieur des œufs, mais les éclosions ne commençaient que fin mars 1957 et se poursuivaient sur près de 3 mois tant dans la ponte fécondée que dans les pontes parthénogénétiques.

La température d'incubation était bien supérieure au moment de

la ponte et durant le mois qui suivit (14°5 à 13°5) à celle du début des éclosions (9°).

Deux années durant les mêmes résultats ont été observés et, de plus, la deuxième génération parthénogénétique, élevée entièrement au Laboratoire, a présenté le même type de développement avec quiescence.

L'étude biologique d'un autre *Cloëon, C. simile* Etn., nous offre un terme de comparaison. En effet, les deux espèces sont si voisines qu'il est extrêmement difficile de les séparer à l'état d'imago, mais des différences dans la morphologie des larves et des œufs ont confirmé qu'il s'agissait bien de deux espèces distinctes.

Or, *C. simile* Etn., extrêmement répandu dans les étangs et les lacs de basse altitude, ne présente aucune quiescence au cours du développement embryonnaire, alors qu'il en existe une chez *Cloëon* sp. dont la seule station connue jusqu'ici est un lac de montagne.

Bien plus, les pontes des deux espèces élevées dans les mêmes conditions conservent leur type d'évolution.

Centroptilum ? lituratum (Pict.).

Une seule ponte parthénogénétique a été observée de cette espèce d'eau froide. Un mois après la ponte (18 août 1956) les embryons étaient déjà visibles à l'intérieur de l'œuf, puis une quiescence de plus de six mois s'est produite. Toutes les éclosions ont été groupées entre fin mars et début mai 1957 (44 jours).

Sommes-nous ici en présence d'une véritable diapause ? La rareté de cette espèce ne nous a pas permis de nouvelles expériences pour nous en assurer. Ce qu'il y a de certain, c'est qu'au moment où les embryons étaient déjà entièrement formés dans l'œuf, la température dépassait 15° et aurait dû permettre les éclosions, alors que celles-ci se sont produites six mois plus tard à des températures de 11 à 13°.

Dans les mêmes conditions une espèce voisine limnophile, *C. luteolum* (Müll.) ne présente aucune quiescence.

LES ÉCLOSIONS ÉCHELONNÉES.

L'influence de l'éclairement invoquée par J.-A. GROS [113] pour expliquer l'échelonnement des éclosions dans les pontes fécondées de *Ecdyonurus forcipula* Pict. ne pouvant être admise, il reste toutefois à expliquer cet étalement des éclosions dans certaines pontes fécondées, phénomène signalé par T. T. MACAN [177] chez *Rhithrogena semicolorata* (Curt.) et que nous avons constaté chez *Ecdyonurus forcipula* (Pict.) et *E. helveticus* (Etn.).

Trois femelles fécondées d'*E. helveticus* [17] ont déposé des œufs le 10 septembre 1956, qui étaient tous embryonnés quinze jours plus tard. Les éclosions se sont poursuivies sans interruption du 5 octobre 1956 au 25 février 1957, soit durant près de 5 mois.

Il semble justifié de rapprocher ces faits des quiescences, car la seule différence entre l'évolution des pontes de *Heptagenia sulphurea* (Müll.) et de *Ecdyonurus helveticus* (Etn.) consiste en la localisation des éclosions en deux périodes distinctes chez la première et en leur étalement chez la seconde.

En conclusion des observations précédentes, il est possible de définir la durée du « développement embryonnaire réel », qui est le temps écoulé entre la ponte et l'apparition des yeux et des ocelles de l'embryon (apparition qui marque la fin du développement embryonnaire), et celle du « développement embryonnaire apparent » : laps de temps compris entre la ponte et l'éclosion.

Pour expliquer le cas des espèces à quiescence partielle, on pourrait admettre l'existence de deux catégories d'œufs possédant tous le même développement embryonnaire réel :

— les uns susceptibles d'éclore immédiatement dès la fin de celui-ci;
— les autres subissant une « quiescence prénatale » qui doit être rompue pour que l'éclosion se produise. Ces œufs présentent un développement embryonnaire apparent de durée prolongée et variable.

Mais le caractère facultatif de certaines quiescences ne permet pas de retenir cette hypothèse.

Les agents déterminant la quiescence sont essentiellement des facteurs externes : température, oxygénation, etc. En ce qui concerne la température, certaines quiescences sont provoquées soit par une température basse, soit par une température anormalement élevée. C'est ce dernier cas que fait intervenir T. T. Macan [177] pour expliquer les différences observées par lui-même et par J. E. Harker [118] dans les dates d'apparition des jeunes larves de *Rhithrogena semicolorata* (Curt.).

Il est vraisemblable que les facteurs de quiescence agissent indirectement en bloquant certains mécanismes qui précèdent l'éclosion : digestion du vitellus et absorption du liquide amniotique. Cette hypothèse rejoint celle que H. G. Andrewartha [4] a proposée pour expliquer certaines diapauses prénatales.

Du point de vue écologique, les quiescences provoquent l'étalement de la période d'éclosion et corrélativement celle d'apparition

---

[17] Provenance : Source de l'Archiane (Drôme).

des adultes. Elles ont également pour effet de fausser les dénombrements et calculs de croissance fondés sur des captures et mensurations faites à intervalles déterminés. Enfin elles bouleversent les cycles vitaux en introduisant chez les espèces univoltines deux périodes de métamorphose dans l'année (cf. quiescences partielles de *Heptagenia sulphurea* Müll.).

Anomalies du développement embryonnaire parthénogénétique et larves néonates monstrueuses.

Des anomalies et monstruosités sont apparues dans les pontes à fort développement parthénogénétique.

— Segmentations aberrantes : elles aboutissent souvent à la formation d'embryons disposés transversalement par rapport à l'axe longitudinal de l'œuf et dont le développement s'arrête plus ou moins tôt (ex. *Cloëon simile* Etn., *Baëtis pumilus* Bürm.).

— Cas de situs inversus : lorsque les œufs possèdent une polarité marquée par la présence d'un unique épithéma (*Ephemerella ignita* Poda, *E.* (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm.) ou d'organes adhésifs localisés au pôle postérieur (certains *Heptageniidæ*), on constate que, dans les pontes fécondées, la tête de l'embryon est toujours située à l'opposé de ces formations.

Dans les pontes parthénogénétiques des mêmes espèces, un certain nombre d'embryons (1 % dans une ponte de *E.* (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm.) sont en position inverse. A l'éclosion, la fente de rupture traverse le pôle postérieur.

— Larves néonates monstrueuses : en de rares cas, les segmentations aberrantes conduisent à la formation de larves monstrueuses mais viables. En voici deux exemples :

Ephemerella (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm. (Planche XXIV, fig. 2).

L'axe longitudinal du corps est fortement dévié vers la droite. Les pattes antérieure et postérieure du côté droit font entièrement défaut (pas trace de hanche). Les segments abdominaux 2 et 3, ainsi que 6 et 7, sont fusionnés dans leur moitié droite.

Le cerque droit est réduit à son article basilaire normal surmonté de deux articles très courts.

D'autres sujets se rapportaient à ce type avec fusion partielle des segments abdominaux contigus et atrophie de l'un ou des deux cerques (le paracerque restant normal).

Cloëon simile Etn. (Planche XXIV, fig. 1).

Deux sujets présentaient un dédoublement presque complet de l'abdomen (segments 3 à 10) [18].

Le thorax et ses appendices sont normaux. Les segments abdominaux 1 et 2 un peu plus larges que dans la normale, la limite postérieure du deuxième segment étant indistincte dans sa partie moyenne. Le troisième segment est presque totalement dédoublé.

La partie antérieure du tube digestif est un peu asymétrique, le mesenteron se divise, au niveau du 3e segment abdominal, en deux branches dont la plus importante se dirige dans l'abdomen gauche. Le reste du tube digestif (y compris les tubes de Malpighi) montre une structure normale dans les deux moitiés du corps.

ÉTUDE COMPARÉE DES DÉVELOPPEMENTS POST-EMBRYONNAIRES NORMAUX ET PARTHÉNOGÉNÉTIQUES

Pour étudier comparativement les larves normales et parthénogénétiques d'espèces dont l'élevage était réalisable au Laboratoire, nous avons été conduits à tenter la fécondation artificielle, car nous n'avons pu obtenir qu'exceptionnellement des pontes fécondées et des pontes parthénogénétiques d'une espèce donnée à la même époque.

La fécondation artificielle des Ephéméroptères.

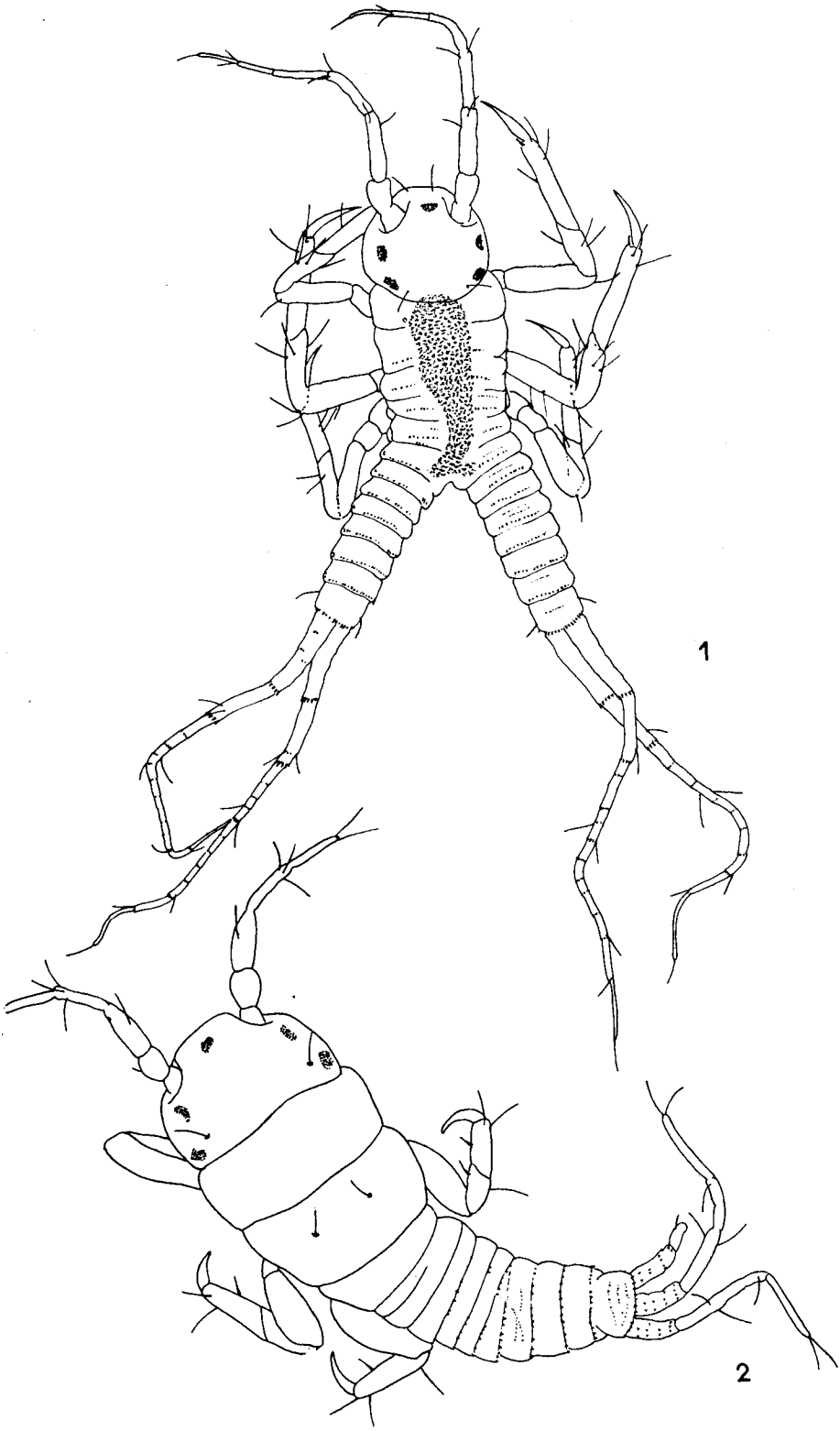
A notre connaissance, deux auteurs au moins ont pratiqué la fécondation artificielle des Ephéméroptères. A. H. Wiebe [265] en mélangeant des œufs de *Hexagenia bilineata* Say à des spermatozoïdes en solution salée normale, W. A. Clemens [43] en plaçant des œufs de *Chirotonetes* (= *Isonychia*) *albomanicata* Needhm. dans de l'eau où il avait préalablement disséqué les testicules de plusieurs mâles.

[18] Cette monstruosité rappelle celle qui a été obtenue par F. Seidel [221] en cautérisant, à l'aide d'un pinceau de rayons ultra-violet, la bandelette embryonnaire de l'Odonate *Platycnemis pennipes* (Pallas).

Planche XXIV

1. *Cloëon simile* Etn., larve néonate monstrueuse.
2. *E.* (*Chitonophora*) *krieghoffi* Ulm., larve néonate monstrueuse.

(Larve néonate × 195.)


1
2

Après avoir constaté qu'au contact de l'eau les spermatozoïdes sont immobiles, arqués, tandis que dans les liquides physiologiques ils présentent des mouvements ondulants d'une durée variable qui a été de :

— 1 h au maximum dans le liquide de Ringer;

— 18 mn dans le liquide physiologique (NaCl 7 ‰);

— quelques minutes dans le liquide de Yeager (1939),

nous avons procédé comme suit : les œufs sont extraits dans la solution salée, puis les testicules y sont disséqués. Le mélange est conservé de 15 minutes à 10 heures, les œufs sont ensuite lavés et l'incubation est faite en eau pure. Le gonflement caractéristique des œufs qui suit ordinairement leur déposition dans l'eau ne se produit pas en milieu salé, dans la fécondation artificielle ce gonflement n'a lieu que lors du premier lavage.

Sur cinq espèces expérimentées, cette technique n'a donné des résultats positifs que pour *Ephemera danica* Müll., et encore furent-ils extrêmement faibles (0,36 à 1,45 % d'éclosions).

Une méthode à sec fut alors utilisée : on place sur les œufs les testicules écrasés et l'on humecte le tout avec de l'eau ordinaire. Cette méthode nous a donné des résultats positifs chez *Baëtis rhodani* (Pict.) (5 % de développement) et chez *Cloëon* sp. de l'Infernet dont nous étudierons en détail le développement ci-dessous.

Nous avons également tenté, sans grand succès, de pratiquer l'insémination par accouplement artificiel : la femelle étant immobilisée, on introduit les pénis du mâle sous la plaque génitale de celle-ci et on comprime l'abdomen du mâle. Les essais effectués chez *Ephemerella ignita* (Poda), *Siphlonurus lacustris* Etn. furent sans résultat. Mais chez *Heptagenia lateralis* (Curt.), une femelle ainsi fécondée déposa complètement sa ponte et 35 éclosions (environ 1,75 %) furent notées 19 jours plus tard, alors que dans une ponte parthénogénétique témoin quelques éclosions ne se produisirent qu'au bout de 35 jours.

Le développement post-embryonnaire normal et parthénogénétique de Cloëon sp. de l'Infernet.

Une ponte fécondée artificiellement et deux pontes parthénogénétiques ont été obtenues le 21 septembre 1955.

Comme nous l'avons mentionné, une quiescence de près de 6 mois est intervenue au cours du développement embryonnaire, et les éclosions se sont étalées sur deux mois et demi pour la ponte fécondée et quatre mois et demi pour les pontes à développement parthénogénétique.

De l'étude comparée des développements post-embryonnaires nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

1° Pourcentages d'éclosions.

59,60 % pour la ponte fécondée artificiellement [19].
39,18 % et 12,36 % pour les pontes vierges.

2° Mortalité post-embryonnaire.

Elle peut être évaluée en comparant le nombre d'adultes obtenus par rapport au nombre de larves néonates mises en élevage :

— Pour la ponte fécondée, 391 larves néonates ont donné 43 adultes, soit un taux de mortalité de 89 %;

— Pour les pontes vierges, 306 larves néonates ont fourni 18 adultes pour la première, 92 larves ont donné 3 adultes pour la seconde, soient respectivement des taux de mortalité de 94 et 97 %.

Ces pourcentages sont très voisins et les larves néonates parthénogénétiques ne paraissent pas plus fragiles que celles issues d'œufs fécondés.

3° Sex ratio.

Une comparaison n'est possible qu'entre la ponte fécondée et la première ponte parthénogénétique dont les descendants respectifs sont en nombre suffisant.

La ponte fécondée a donné 43 individus de sexe déterminable qui se répartissent comme suit :

— 15 ♂ : 5 imagos, 6 subimagos, 4 nymphes;
— 28 ♀ : 10 imagos, 12 subimagos, 6 nymphes.

La première ponte parthénogénétique a fourni 18 sujets femelles :
2 imagos, 11 subimagos, 5 nymphes.

On a vu en effet que cette espèce présentait une parthénogenèse thélytoque.

La forte dominance des ♀ dans la descendance de la ponte fécondée est due vraisemblablement à la présence de sujets parthénogénétiques (une partie des œufs ayant échappé à la fécondation).

4° Incidences morphologiques.

Nous avons constaté une diminution de taille des sujets d'élevage par rapport aux sujets normaux capturés dans la nature.

Les mensurations suivantes ont été effectuées :
— Longueur de l'aile antérieure;
— Longueur du fémur de la patte antérieure;
— Longueur tibia+tarse de la patte antérieure.

La dimension du corps, n'étant pas facile à apprécier par suite de la distension des segments abdominaux, a été volontairement éliminée.

La dimension de l'aile antérieure est le meilleur critère, car les ptérothèques subissent exceptionnellement des traumatismes chez la nymphe.

---

[19] Car elle renfermait des œufs non fertilisés alors que dans une ponte fécondée naturellement le pourcentage d'éclosions est voisin de 100 %.

Sujets normaux

(dimensions en μ)

	Aile antérieure	Fémur antérieur	Tibia + tarse
♀ souche	8 325	1 428	1 929
♀ n° 5, sujet d'élevage..	7 215	1 158	1 702
♀ n° 10, sujet d'élevage..	6 205	908	1 589
♂ de même génération que la ♀ souche	8 436	1 544	3 852
♂ n° 3, sujet d'élevage..	6 826	1 139	3 450
♂ n° 2, sujet d'élevage..	6 271	1 203	3 382

Sujets parthénogénétiques

(dimensions en μ)

	Aile antérieure	Fémur antérieur	Tibia + tarse
♀ souche	8 325	1 112	1 771
♀ n° 1, sujet d'élevage..	6 105	999	1 521
♀ n° 2, sujet d'élevage..	5 827	817	1 544

En conséquence seul le confinement, ce qui est bien connu, est responsable des diminutions de taille observées. Ceci est confirmé par l'examen des individus élevés en récipients de grande capacité qui atteignent alors la taille des individus souche.

Cette diminution de taille s'accompagne chez les femelles d'une réduction du nombre des œufs (les dimensions de ceux-ci restant constantes). La ponte fécondée complète comptait 656 œufs, alors que celles des femelles-filles n° 5 et n° 7 n'étaient plus que de 215 et 310 œufs.

5° Durée du développement post-embryonnaire.

Elle ne peut être chiffrée avec précision que pour les imagos et subimagos [20].

— Ponte fécondée :

♂ 81 à 171 jours, durée moyenne 132 jours;
♀ 71 à 157 jours, durée moyenne 130 jours.

— Ponte parthénogénétique :

♀ 87 à 190 jours, durée moyenne 122 jours.

La pathénogenèse n'implique donc pas une prolongation du développement post-embryonnaire.

En résumé, le développement post-embryonnaire parthénogénétique, chez les espèces où il a été possible de l'observer, ne diffère pas du développement post-embryonnaire normal.

DISCUSSION

L'existence de deux types différents de parthénogenèse et nos connaissances de la constitution chromosomique de ces Insectes posent un problème difficile à résoudre.

Les seules investigations cytologiques accomplies jusqu'ici sont l'œuvre de H. KATAYAMA [136] sur un *Siphlonuridæ* japonais : *Ameletus costalis* Mats. De ses recherches, l'auteur conclut à l'hétérogamétie du sexe mâle, de type X - Y.

Remarquons toutefois que les recherches de R. MATTHEY [183] sur les chromosomes des Plécoptères ont montré l'existence de plusieurs types de digamétie chez les mâles : X - O; X_1 - X_2; X_1 - X_2 - X_3; et que cet auteur n'a pas rencontré le type X - Y connu chez une *Perla* américaine.

Quoi qu'il en soit, il est évident qu'une telle détermination chromosomique semble incompatible avec l'obtention de mâles parthénogénétiques.

Une étude cytologique aurait pu apporter une conclusion définitive, malheureusement, les quelques images que nous avons obtenues de *Centroptilum luteolum* (Müll.) sont réellement illisibles. Ce fait est à rapprocher de l'observation de R. MATTHEY (*loc. cit.*) sur certains Plécoptères : « Les conditions chromosomiques sont ici franchement défavorables : *grosso modo* la taille des cellules est, chez les Plécoptères, proportionnelle à la taille de l'Insecte, il s'ensuit que les figures cinétiques minuscules des petites formes défient toute investigation un peu poussée. » Or, *Centroptilum luteolum* (Müll.) est parmi les plus petits des Ephéméroptères.

---

[20] Le début du stade nymphal n'étant marqué que par l'apparition des ptérothèques et restant difficile à déterminer.

Si nous ajoutons, comme cela a été signalé par P. CAPPE DE BAILLON, M. FAVRELLE et G. DE VICHET [38] pour les Phasmes, que la parthénogenèse est d'autant plus fréquente, chez les espèces normalement bisexuées, que le nombre de chromosomes est plus élevé, il semble difficile de résoudre le problème en l'abordant de cette façon.

Pourtant, l'apparition de mâles apparemment normaux dans les élevages parthénogénétiques, tant chez *Ameletus ludens* Needhm. que chez *Centroptilum luteolum* (Müll.), reste à expliquer.

Nous pensons qu'il faut distinguer le cas des mâles sporadiques obtenus dans des espèces à parthénogenèse constante (*Ameletus ludens*) et qui pourraient être, comme chez les Phasmes, « des femelles masculinisées » à l'extrême.

Cette hypothèse est-elle valable pour les cas que nous avons observés ?

Les gynandromorphes et les intersexués des Ephéméroptères

Il nous paraît nécessaire de reprendre cette question, car la théorie de T. BOVERI [26] rend la parthénogenèse responsable de l'apparition de gynandromorphes chez les Abeilles. Cette hypothèse a été adoptée par V. LANDA [151] pour expliquer le même phénomène chez les Ephéméroptères.

De plus, D. W. BUGG [32] a récemment découvert un gynandromorphe de *Centroptilum luteolum* (Müll.), espèce susceptible de se reproduire parthénogénétiquement.

La distinction entre Ephéméroptères gynandromorphes et intersexués n'étant pas toujours certaine, nous avons réuni ici les observations portant sur les deux phénomènes.

On sait qu'il existe d'ordinaire chez les Ephéméroptères adultes un dimorphisme sexuel très net qui porte notamment sur la forme et la taille des yeux, sur la longueur des appendices, la coloration générale du corps, les genitalia, etc...

Dès 1922, J. A. LESTAGE [159] signale une femelle de *Baëtis rhodani* (Pict.) portant un œil gauche « en turban » semblable à celui du mâle normal, et considère cette anomalie comme un cas tératologique.

M. et R. CODREANU [45] décrivent en 1931 plusieurs cas de « mosaïques sexuelles » observés chez des nymphes, subimagos et imagos de *Baëtis rhodani* (Pict.). Ces sujets ont l'organisation d'une femelle dont la masculinisation correspond à la présence uni ou bilatérale d'un caractère mâle : les yeux en turban.

J. G. NEEDHAM, J. R. TRAVER et Y. C. HSU [197] (1935) mentionnent un spécimen de *Stenonema* du groupe *interpunctatum* qui combine des caractères mâles et femelles avec prédominance femelle. Tête, pattes et cerques sont ceux de la femelle, et l'abdomen est plein d'œufs, mais le côté gauche est nettement mâle tant par la coloration du thorax que par la présence d'un gonopode et d'un unique pénis.

L. TIENSUU [238] (1937) donne la description de plusieurs Ephéméroptères anormaux dont trois *Baëtidæ* intersexués (*Baëtis scambus* Etn., *Baëtis* sp. ? *bioculatus* (L.), *Cloëon prætextum* Bengtss.). Ces sujets de type fondamental femelle possèdent tous des yeux en turban symétriques, mais plus ou moins développés, les deux derniers portent en outre des gonopodes mâles.

H. T. SPIETH et F. P. IDE [231] (1939) présentent quatre nouveaux gynandromorphes.

L'un d'eux (une imago de *Leptophlebia mollis* Hag.) possède les caractères d'une femelle à la partie antérieure, ceux d'un mâle à la partie postérieure et son abdomen est curieusement tacheté en mosaïque en raison de la juxtaposition de territoires mâles et femelles et du dimorphisme marqué de ceux-ci. Les trois autres spécimens (*Stenonema terminatum* Walsh., *S. rubromaculatum* Clemens, *Potamanthus flaveola* Walsh.) présentent un mélange de caractères mâles et femelles répartis de façon variable.

En 1944, R. H. DAGGY [49] ajoute deux nouveaux gynadromorphes aux précédents. Le premier, un spécimen de *Blasturus nebulosus* (Walker), à apparence générale de femelle, relève d'un cas de gynandromorphisme en mosaïque avec genitalia mâles dyssymétriques. Le second, *Blasturus cupidus* (Say), d'organisation fondamentale femelle, porte un œil gauche normal et des genitalia incomplets de mâle.

V. LANDA [151] (1949), figure et commente un très intéressant gynandromorphe de *Baëtis bioculatus* (L.) : la tête, d'aspect femelle, porte un œil mâle du côté gauche, le thorax montre un gynandromorphisme bilatéral et l'abdomen un gynandromorphisme en mosaïque mais avec des genitalia complets de type mâle.

La même année, L. BERNER [13] découvre deux autres *Baëtidæ* gynandromorphes. Un *Pseudocloëon* sp. femelle par les appendices thoraciques et la partie gauche de la tête, mâle par la structure de l'œil droit, la pigmentation de l'abdomen et la présence de genitalia rudimentaires. Un *Heterocloëon curiosum* Mc Dunnough de type fondamental femelle possédant un œil en turban gauche de taille réduite.

D. W. BUGG [32] décrit en 1954 un gynandromorphe de *Centroptilum luteolum* (Müller) [21], que l'auteur n'a malheureusement pas figuré. Cet individu, capturé en accouplement avec un mâle normal, présentait des caractères intermédiaires entre les deux sexes : la tête était d'une femelle, mais les pattes antérieures étaient asymétriques, la gauche, moitié aussi longue que la droite; l'abdomen contenait des œufs en quantité réduite et portait des genitalia mâles normaux.

De plus, en raison du dimorphisme accentué de la coloration, il était possible de délimiter dans l'abdomen une partie antérieure femelle de couleur ambrée correspondant aux cinq premiers segments et contenant les œufs, une région postérieure de coloration mâle typique (6e et 7e segments translucides, les suivants rougeâtres) portant les genitalia.

Enfin, L. BERNER [15] a signalé tout récemment un spécimen d'*Hexagenia munda elegans* Traver, qui représente le premier gynandromorphe signalé dans la famille des *Ephemeridæ*. Cet individu, à prédominance femelle, présente toutefois une coloration mixte de l'abdomen et des pattes, ainsi qu'un pénis et un gonopode droits typiques.

Ces différentes observations relèvent, d'après leurs auteurs, de gynandromorphisme, d'intersexualité (TIENSUU) ou de ces deux phénomènes à la fois (CODREANU).

Ce ne sont du reste pas les seuls cas « d'anomalies » difficiles à expliquer. C'est ainsi qu'une imago de *Baëtis dorieri* Degrange [22] d'apparence générale femelle, présentant toutefois des yeux en turban symétriques mais de petite taille, portait en outre au bord postérieur du 9e sternite un unique gonopode rudimentaire.

Ce sujet, placé sur un support partiellement immergé, a pénétré sous l'eau et déposé 185 œufs (faible partie de ceux qui remplissaient l'abdomen).

La présence de caractères sexuels secondaires mâles symétriques (yeux en turban) et asymétriques (gonopodes) dans le corps de ce spécimen ne permet pas de le classer dans les cas de gynandromorphisme ou d'intersexualité.

Réservons momentanément ce dernier cas pour noter que la plupart des individus décrits comme gynandromorphes sont de type mixte, par exemple l'imago de *Baëtis bioculatus* (L.) (tête et abdomen en mosaïque, thorax biparti) signalé par V. LANDA.

---

[21] Déterminé par M. le Professeur D. E. KIMMINS.

[22] Obtenu par élevage, le 2 avril 1959, à partir de nymphe provenant du Ruisseau de Claix (Isère).

Une autre remarque peut être faite à propos de deux caractères sexuels secondaires mâles : l'indépendance des yeux en turban et des genitalia externes. Ainsi les individus de *Leptophlebia mollis* Hag., *Stenonema rubromaculatum* Clemens et *Centroptilum luteolum* (Müll.) possèdent tous trois une tête de femelle et des gonopodes normaux de mâle.

La parthénogenèse est-elle à l'origine des gynandromorphes chez les Ephéméroptères ?

Nous avons obtenu onze mâles et quatre-vingt-cinq femelles parthénogénétiques de *Centroptilum luteolum* (Müll.), tous normaux, symétriques. Les mâles possédaient des yeux en turban et des genitalia parfaitement développés. Les femelles, par leurs pontes, ont été à l'origine de générations successives.

Ces résultats nous paraissent d'autant plus significatifs qu'un gynandromorphe a été découvert dans la même espèce (D. W. Bugg) et qu'on ne saurait nous objecter que l'espèce en question est réfractaire à cette anomalie. En conséquence, dans cette espèce, la parthénogenèse ne paraît pas être la cause de l'apparition de gynandromorphes.

Le problème des intersexués d'Ephéméroptères est plus délicat à traiter, d'une part parce que nos connaissances sont fondées sur un nombre restreint de cas, mais aussi parce que les observations citées sont très incomplètes.

C'est ainsi que L. Tiensuu limite lui-même la portée de ses indications (« abdomen probablement plein d'œufs » ou « abdomen opaque contenant manifestement des ovaires ») lorsqu'il écrit : « Je n'ai pas souhaité examiner plus en détail le contenu des abdomens de ces spécimens. »

Or, une dissection minutieuse lui eut peut-être fourni des données précieuses sur l'origine des anomalies qu'il venait d'observer.

Nous avons étudié deux intersexués de *Baëtis rhodani* (Pict.) obtenus par élevage de nymphes.

Le premier [23], une imago, possède les caractéristiques générales externes (taille, coloration) d'une femelle, mise à part la présence de deux « yeux en turban » rudimentaires et symétriques situés aux angles internes des yeux normaux de la femelle. La dissection révèle l'existence d'un très gros *Mermis* (39 mm de long, 0,3 mm de large) replié cinq fois sur lui-même, logé dans la cavité abdominale entre le 2e et le 9e segment. En plus du tube digestif et du système nerveux de l'hôte, on peut remarquer des gonades femelles réduites

[23] Provenance : la Bourne, à Villard-de-Lans (Isère), 22 mai 1955.

à quelques œufs situés contre la paroi dorsale des premiers segments abdominaux.

Le second exemplaire[24], une subimago, présente des « yeux en turban » symétriques (environ demi-grandeur naturelle). Par ailleurs, il est de taille sensiblement réduite (longueur de l'aile antérieure : 7,5 mm) par rapport aux individus du même élevage, mais il est vrai qu'il existe des variations de taille importantes entre individus normaux de même provenance et de même génération. Le reste du corps est celui d'une femelle (pas de genitalia externes), toutefois la partie antérieure de l'abdomen (segments II à VII) est plus translucide que chez la subimago de ce sexe.

A l'ouverture, la portion antérieure de l'abdomen ne contient que le système nerveux, le tube digestif (ce dernier d'aspect normal avec tubes de Malpighi bien développés) et une mince couche fragmentée de tissu adipeux. Les IXe et X^{e} segments abdominaux sont occupés par un petit *Mermis* pelotonné (longueur 10 mm, diamètre 0,08 mm) et ne montrent pas trace d'appareil génital.

L'existence de Nématodes dans le corps de larves ou d'adultes d'Ephéméroptères a été déjà signalée, notamment par H. E. Murphy [192] chez *Baëtis vagans*. Mais, à notre connaissance, il est mentionné pour la première fois que la présence du parasite s'accompagne de modifications de certains caractères sexuels secondaires de l'hôte. Celles-ci ne sont cependant pas constantes : nous possédons une dizaine de *Baëtis rhodani* (Pict.) parasitées par des *Mermis*, ayant toutes les caractères normaux de la femelle.

Les observations de J. G. Rempel [213] sur les *Chironomidæ*, et tout récemment celles de I. A. Rubtsov [215] sur les *Simuliidæ* sont intéressantes à rappeler ici.

Chironomus hyperboreus Staeg. parasité par des *Mermis* présente souvent des inversions dans le sens femelle, rarement dans le sens mâle. Toutefois, les femelles provenant de larves très parasitées montrent une destruction totale ou partielle des organes génitaux, et dans ce cas leurs caractères sexuels secondaires sont « plus ou moins » mâles. L'intersexualité des femelles dépend de l'époque où l'ovaire a été détruit.

I. A. Rubtsov signale que chez les *Simuliidæ* de nombreux cas d'intersexualité sont dus à l'infestation de ces Diptères par des Mermithidæ, ceux-ci portant atteinte au système endocrinien de l'hôte.

---

[24] Provenance : le Charmeyran, à La Tronche (Isère), 23 mai 1957.

Pour tenter d'apporter une contribution au problème des intersexués des Ephéméroptères, nous avons examiné le 2 mars 1959 [25] un lot de larves ou de nymphes du genre *Baëtis* comprenant :

156 larves ou nymphes de *B. rhodani* (Pict.) ..... 48 ♂, 108 ♀ ;
43 larves ou nymphes de *B. pumilus* (Burm.) ..... 19 ♂, 24 ♀ ;
27 larves ou nymphes de *B. dorieri* Degrange ..... 8 ♂, 19 ♀.

Seule la première espèce présentait des individus parasités (2 ♂, 15 ♀). Les deux spécimens mâles, de très jeunes larves au tiers de leur taille définitive dont le sexe était reconnaissable grâce à la présence d'ébauches caractéristiques d'yeux en turban, mouraient un mois plus tard sans que les parasites s'en soient échappés. Il en était de même pour les individus femelles de petite taille.

Par contre, chez la plupart des larves âgées et des nymphes femelles, le *Mermis* s'est échappé de son hôte en perforant le tube digestif au niveau des valves anales.

Dans un seul cas le parasite demeuré à l'intérieur du corps de l'imago ne l'a quittée que lorsque l'Ephéméroptère eut pénétré sous l'eau comme pour y pondre, la femelle parasitée conservant ses réflexes de ponte.

Il semble donc que chez *B. rhodani* l'infestation puisse se produire à n'importe quel moment de la croissance. Dans le cas d'infestation précoce la jeune larve d'Ephéméroptère ne survit que rarement, par contre si l'hôte est d'une certaine taille le *Mermis* peut y achever sa croissance et s'échapper plus ou moins tôt.

Comme chez les *Chironomidæ*, le Nématode se nourrit des gonades de l'hôte. Les gonades ♂ ne représentant pas une quantité de nourriture suffisante, l'infestation d'une larve de ce sexe entraîne en général la mort de l'Ephéméroptère, il en résulte que la grande majorité des Ephéméroptères adultes parasités sont des femelles. En de rares cas celles-ci subissent une inversion du sexe avec apparition de caractères sexuels secondaires mâles (« yeux en turban »), l'importance des modifications étant en rapport avec la date et le degré de l'infestation.

Les *Mermis* pouvant abandonner leurs hôtes sans amener la mort de ceux-ci, on pourra capturer des subimagos ou imagos intersexuées (privées de leurs parasites) sans qu'il soit alors possible de déterminer l'origine des anomalies de ces Insectes.

Il apparaît en conclusion que les mâles parthénogénétiques de *Centroptilum luteolum* (Müller) ne relèvent ni du gynandromorphisme ni de l'intersexualité. Ce sont des mâles authentiques, au même titre que les mâles des Phasmes provenant d'espèces bisexuées par voie de parthénogenèse accidentelle.

---

[25] Le Charmeyran, à La Tronche (Isère).

LA PARTHÉNOGENÈSE DANS QUELQUES GROUPES D'INSECTES A LARVES AQUATIQUES

Trichoptères.

D'après R. MAC LACHLAN [181] et la confirmation de F. KLAPALEK [143], *Apatania* (*Apatidea*) *muliebris* Mc Lach. serait une espèce parthénogénétique.

Les expériences que nous avons tentées pour mettre en évidence une éventuelle parthénogenèse accidentelle ont porté sur deux espèces du groupe des *Aequipalpia* : *Tinodes waeneri* (L.) et *Beraeodes minuta* (L.) [26].

Tinodes waeneri (L.). Provenance : Bassin du Laboratoire, Grenoble.

Ponte fécondée : ♀ capturée in copula le 4 octobre 1957.
Ponte en plusieurs émissions les 5, 6 et 7 octobre.
Durée du développement embryonnaire : 12 jours à 17°.
Nombre d'éclosions : 206.
Pourcentage d'éclosions : 100 %.

Pontes vierges : Œufs extraits de 3 ♀.
Aucun développement.

Beraeodes minuta (L.). Provenance : Etang à Réaumont (Isère).

Ponte fécondée du 9 avril 1957.
Durée du développement embryonnaire : 25 jours à 12°.
Nombre d'éclosions : 128.
Pourcentage d'éclosions : 100 %.

Pontes vierges : Deux pontes provoquées les 15 et 25 avril 1957.
Aucun développement.

Pour ces deux espèces, nos essais se sont soldés par des résultats négatifs, et ceci est regrettable car chez les Trichoptères, par suite de l'hétérogamétie du sexe femelle, la parthénogenèse devrait théoriquement être du type deutérotoque.

Plécoptères.

Chez les Plécoptères, aucun cas de parthénogenèse n'avait été signalé antérieurement à nos recherches [64].

En juin 1956, dans l'impossibilité d'obtenir la ponte d'une femelle vierge de *Perla* (*Dinocras*) *cephalotes* Curtis, nous avons extrait les œufs de ce sujet qui furent mis en observation en eau stagnante. Un certain nombre d'éclosions (158, soit 7,2 %) furent

---

[26] Détermination de M. F. VAILLANT.

observées à la suite d'un développement embryonnaire de durée extrêmement variable (57 à 201 jours).

Au cours du printemps 1957, de nouveaux essais ont été entrepris avec des représentants du sous-ordre des *Filipalpia* : *Brachyptera trifasciata* (Pictet), *Protonemura præcox* (Morton), et du sous-ordre des *Setipalpia* : *Dinocras cephalotes* (Curtis) et *Perla marginata* (Panzer).

Deux lots furent constitués pour chaque espèce : l'un de femelles vierges, l'autre de femelles fécondées après accouplement.

Alors que les femelles fécondées déposent leurs œufs en captivité, il fut impossible d'obtenir la ponte, même provoquée, des femelles vierges, bien que celles-ci fussent conservées en vie plus d'un mois pour les *Filipalpia* (*Protonemura præcox*), et jusqu'à 17 jours pour les *Setipalpia* (*Perla marginata*). D'où l'obligation d'avoir recours à l'extraction des œufs.

Toutes les pontes, fécondées ou non, furent élevées dans les mêmes conditions, en eau stagnante, renouvelée à intervalles réguliers et à une température moyenne de 15°.

Ces essais donnèrent les résultats suivants :

FILIPALPIA : *Brachyptera trifasciata* et *Protonemura præcox*. — La durée de l'incubation des pontes fécondées fut de 17 à 24 jours et les pourcentages d'éclosions s'élevèrent à 99 %. Les œufs des femelles vierges ne donnèrent lieu à aucun développement.

SETIPALPIA : *Dinocras cephalotes* (Curtis). — Six pontes fécondées dont la durée du développement embryonnaire s'est étalée entre 42 et 148 jours ont donné des pourcentages d'éclosions compris entre 74 et 96 %. Ex. :

Sujet n° 1 :

Ponte naturelle	20 et 21 mai 1957
Nombre d'œufs	1 796
Nombre d'éclosions	1 317
Durée de l'incubation	47 à 148 jours
Pourcentage d'éclosions	73, 72 %

Sujet n° 4 :

Ponte naturelle	31 mai 1957
Nombre d'œufs	393
Nombre d'éclosions	377
Durée de l'incubation	42 à 114 jours
Pourcentage d'éclosions	95, 92 %

Les œufs de cinq femelles vierges ont été mis en élevage, nous avons eu un résultat négatif et quatre résultats positifs. Les œufs

se développèrent dans une proportion de 1 à 16 % pour une durée d'incubation de 61 à 158 jours.

Exemples. — Sujet n° 1 :

Œufs extraits	10 mai 1957
Nombre d'œufs	1 007
Nombre d'éclosions	14
Durée du développement embryonnaire	68 à 123 jours
Pourcentage d'éclosions	1,4 %

Sujet n° 2 :

Œufs extraits	12 mai 1957
Nombre d'œufs	1 700
Nombre d'éclosions	278
Durée du développement embryonnaire	61 à 156 jours
Pourcentage d'éclosions	16,35 %

Perla marginata (Panzer). — Une ponte fécondée et les œufs de deux femelles vierges furent élevés. La durée du développement embryonnaire fut la même dans les deux cas : 51 à 140 jours, mais le pourcentage d'éclosions atteignait 94 % pour la ponte fécondée, alors qu'il n'était respectivement que de 0,25 à 1,95 % pour les pontes vierges.

Ces résultats appellent les remarques suivantes : les espèces utilisées vivent en eau courante où leurs œufs sont déposés normalement. Comme l'a montré A. Miller [185] pour *Pteronarcys proteus* Newman, le fait de conserver les œufs en eau stagnante peut retentir sur la durée du développement embryonnaire en provoquant un début d'asphyxie de l'embryon. C'est ainsi que la durée du développement embryonnaire observée (42 à 148 jours) chez les pontes de *Dinocras cephalotes* (Curtis) diffère sensiblement de celle indiquée par H. B. N. Hynes [128] : 97 à 112 jours pour la même espèce.

Les œufs non fécondés, extraits du corps de la femelle, sont moins résistants à l'attaque des Saprolégniés, particulièrement en milieu confiné, et le déchet produit a une répercussion sur les pourcentages obtenus.

L'extraction trop tardive des œufs peut aussi avoir un rôle, c'est ainsi que chez les Perlidæ tous les résultats négatifs ou très faibles (inférieurs à 2 %) proviennent d'œufs prélevés sur des femelles mortes.

Nous avons noté au cours du développement parthénogénétique un certain nombre d'anomalies, identiques à celles des Ephéméroptères : inversion de l'embryon à l'intérieur de l'œuf, gemellité, atrophie de l'abdomen, mais la plupart des larves sont nées viables.

L'ÉVOLUTION DE LA PARTHÉNOGENÈSE CHEZ LES ÉPHÉMÉROPTÈRES

Les 26 cas de parthénogenèse que nous avons signalés chez les Ephéméroptères relèvent de la parthénogenèse accidentelle ou tychoparthénogenèse.

Toutes les espèces parthénogénétiques à taux d'éclosion élevé (50 % et au-dessus) appartiennent aux *Baëtidæ* :

Baëtis pumilus;
Centroptilum luteolum, C. pennulatum, C. ? lituratum;
Cloëon simile, Cloëon sp.

Mais par ailleurs cette famille possède des espèces constamment réfractaires :

Baëtis rhodani, B. dorieri, B. vernus, B. gemellus.

Or, la famille des *Baëtidæ* est considérée par les systématiciens comme étant extrêmement polymorphe et en pleine évolution.

Chez les espèces présentant une aptitude indéniable à la parthénogenèse, l'isolement fortuit d'une ou plusieurs femelles pourrait amener l'apparition d'une race parthénogénétique tant en raison de la facilité d'émission de la ponte vierge que du pourcentage élevé d'éclosions. Cette possibilité est toutefois limitée par les faibles déplacements des adultes, ce qui exclut l'isolement nécessaire.

Une ségrégation artificielle des femelles durant plusieurs générations conduirait-elle à la formation d'une race parthénogénétique ?

C'est en effet l'opinion la plus soutenue que la tychoparthénogenèse peut être regardée comme le type primitif à partir duquel la thélytoquie s'est développée (E. SUOMALAINEN [234]).

Ainsi, J. SEILER [222] a été capable d'observer une telle évolution chez le Lépidoptère *Solenobia triquetrella* F. R. La race bisexuelle manifeste actuellement une légère tendance vers la parthénogenèse : si on empêche l'accouplement des femelles, une partie d'entre elles déposent des œufs non fécondés qui, dans quelques cas, se sont développés. SEILER obtint ainsi une femelle qui fut à l'origine d'une lignée thélytoque diploïde.

Or, c'est ce que nous avons observé chez *Cloëon simile* Etn.

La présence de mâles dans la descendance parthénogénétique de *Centroptilum luteolum* (Müll.) serait tout à fait comparable aux faits du même ordre signalés par NABOURS chez un Acridien, et par HINDS et TURNER chez un Curculionide.

R. K. NABOURS [193] a montré chez *Paratettix texanus* Hancock l'existence d'une parthénogenèse accidentelle qui donne presque

uniquement des femelles, alors que normalement les deux sexes sont à peu près en nombre égal.

W. E. HINDS et W. F. TURNER [125] ont obtenu un mâle et une femelle parthénogénétiques à partir de la ponte vierge d'un individu de *Calandra oryzæ* L., espèce normalement bisexuée.

L'apparition sporadique de mâles chez *Ameletus ludens* Needhm. ne serait que la preuve d'une parthénogenèse constante relativement récente.

Comme l'écrit L. CHOPARD [42], « la présence ou l'absence de mâles ne joue donc aucun rôle dans l'apparition de la parthénogenèse; une race parthénogénétique, isolée ou non, doit son origine première à la constitution cytologique de l'œuf normal de l'espèce ».

C'est ainsi que P. CAPPE DE BAILLON [38] démontre que chez tous les Phasmes étudiés par lui, les œufs possèdent la propriété de pouvoir se développer sans fécondation et qu'il n'y a aucune différence fondamentale dans les processus de parthénogenèse chez les espèces unisexuées et les bisexuées. La parthénogenèse constante n'est qu'un cas de parthénogenèse facultative devenue permanente par suite de l'isolement d'une ou plusieurs femelles normales issues d'œufs non fécondés.

Le fait qu'un œuf commence à se développer parthénogénétiquement implique, comme P. W. WHITING [264] l'a établi, que le bloquage à la mitose post-méiotique a été rompu. Le rôle activant du spermatozoïde pouvant être suppléé par des agents extrinsèques.

Dans un cas de thélytoquie, le sujet doit avoir le nombre zygoïde de chromosomes, et ce nombre peut être restauré de différentes façons. J. SEILER [222] suppose que lorsque la zygogenèse est remplacée par la parthénogenèse, l'automixie est ordinairement substituée à la fécondation. On passe ensuite à une parthénogenèse apomictique qui comporte seulement une division de maturation équationnelle.

Il n'est donc pas interdit de penser que l'isolement forcé d'une espèce tychoparthénogénétique pourrait amener la création d'une race à parthénogenèse obligatoire.

L'intérêt de la parthénogenèse des Ephéméroptères est de montrer cette possibilité d'évolution, toujours difficile à mettre en évidence, de la reproduction bisexuée vers la parthénogenèse rudimentaire, puis accidentelle et enfin obligatoire.

RESUMÉ

Les principaux résultats de nos recherches sur la reproduction des Ephéméroptères, qui font l'objet de ce travail, peuvent être ainsi résumés :

Œufs. — Les œufs de 51 espèces ont été décrits, 35 ont été figurés. La structure et l'ornementation du chorion, les dispositifs de fixation, la forme et la position des micropyles ont particulièrement retenu notre attention.

Le chorion est constitué de deux couches, à affinités tinctoriales distinctes. L'exochorion porte les formations adhésives lorsqu'elles existent et présente souvent une réticulation caractéristique, constante pour une espèce déterminée.

Les dispositifs de fixation, désignés suivant leur position et leur forme sous les noms d'épithémas, d'organes de fixation ou de substances adhésives, présentent généralement une structure fibrillaire. Les uns conservent leur forme propre après immersion : ce sont les épithémas et organes ou mamelons adhésifs; les autres se résolvent en une substance mucilagineuse : ce sont les couches adhésives, localisées ou non, dont l'existence a pu être décelée après coloration et examen dans un liquide physiologique.

Certaines de ces formations adhésives, limitées aux pôles de l'œuf, avaient été décrites, à tort, sous les noms de « micropylar structures » ou « micropylar apparatus », alors que les véritables micropyles, dont nous avons signalé la présence pour la première fois, occupent une position latérale et appartiennent à quatre types principaux.

L'ornementation du chorion nous a permis d'établir une table de détermination des œufs des espèces étudiées et, par suite, des imagos femelles dont l'identification est souvent délicate.

Eclosion. — Nous avons décrit pour la première fois le mécanisme de l'éclosion des Ephéméroptères et signalé chez 25 espèces

la présence d'un ruptor ovi frontal qui n'avait été mentionné jusqu'ici que dans un seul genre.

Les ruptor ovi, dont la forme est caractéristique pour chaque famille, se présentent comme des lames triangulaires chitinisées supportées par des projections latérales paires. Ils paraissent agir, suivant les cas, soit comme de simples perforateurs, soit à la façon d'une scie.

Le processus d'éclosion se déroule de manière identique chez toutes les espèces ovipares examinées. La sortie de la larve est précédée de la déglutition du liquide amniotique; puis entre en jeu le ruptor ovi qui provoque la déchirure du chorion; enfin une absorption d'eau amène la rupture de la cuticule embryonnaire qui est abandonnée à l'intérieur de la coque de l'œuf.

Chez les deux espèces ovovivipares que nous avons étudiées : *Cloëon dipterum* (L.) et *C. inscriptum* Bengtss., la déglutition du liquide amniotique a lieu dès que les œufs, contenant des larves prêtes à éclore, entrent en contact avec l'eau. Seule différence avec les espèces précédentes, la larve néonate est expulsée du chorion étant encore enfermée dans son enveloppe embryonnaire.

En étudiant l'éclosion de quelques représentants d'Insectes à larves aquatiques (Odonates, Plécoptères, Trichoptères) nous avons trouvé dans les préliminaires de l'éclosion des contractions pharyngiennes correspondant à la déglutition du liquide amniotique des Ephéméroptères.

La « cuticule prélarvaire » ou « peau embryonnaire » ou « cuticule pronymphale » des Ephéméroptères et des Ordres que nous venons de citer doit être homologuée à la première membrane larvaire des Insectes holométaboles.

Larves néonates. — La description des larves néonates de 27 espèces, appartenant à 13 genres, représente le premier travail d'ensemble sur ce sujet. Nous avons pu relever dès ce stade la présence de caractères génériques, qui ont rendu possible un essai de classification, et mis en évidence l'existence de types larvaires déjà morphologiquement définis. De cette étude il résulte qu'aucune larve néonate ne semble vraiment primitive, car toutes possèdent à la fois des caractères palingénétiques et coenogénétiques. En outre, la diversité des types observés dès l'éclosion confirme que les familles dont nous avons étudié les représentants appartiennent à des lignées distinctes et très anciennes.

Parthénogenèse. — Ce chapitre traite de la parthénogenèse accidentelle des Ephéméroptères, jusqu'ici méconnue, mais dont nos recherches ont montré l'importance. Celles-ci ont nécessité la mise

au point de techniques d'obtention des œufs vierges (pontes provoquées, pontes forcées) et d'élevage des larves et des nymphes. Nous avons expérimenté sur 51 espèces, et 26 cas de parthénogenèse ont été découverts.

Pour la plupart des espèces (23) dont il ne nous a pas été possible d'obtenir les imagos parthénogénétiques correspondants, le type de parthénogenèse reste inconnu. L'étude des pourcentages d'éclosions témoigne des aptitudes variables des différentes familles à ce mode de reproduction.

La descendance de quelques espèces : *Centroptilum luteolum* (Müll.), *Cloëon simile* Etn. et *Cloëon* n. sp. a été suivie pendant trois générations successives portant sur quatre années. Le fait le plus remarquable a consisté en l'apparition de mâles dans chacune de ces générations pour *Centroptilum luteolum* (parthénogenèse deutérotoque), alors que chez les deux *Cloëon* la descendance a été constituée uniquement par des femelles (parthénogenèse thélytoque).

Une étude comparée des développements embryonnaires normaux et parthénogénétiques a fait ressortir un net allongement de la durée des seconds dû à des retards et des irrégularités du début de la segmentation. Ces retards sont indépendants des quiescences ou des diapauses qui affectent le développement embryonnaire normal ou parthénogénétique de certaines espèces (*Heptagenia sulphurea* (Müll.), *Centroptilum pennulatum* Etn.).

Un certain nombre d'anomalies ou de monstruosités sont apparues dans les pontes à fort développement parthénogénétique : segmentations aberrantes, larves néonates monstrueuses.

La comparaison du développement post-embryonnaire normal et parthénogénétique d'une espèce déterminée montre que certaines incidences morphologiques que l'on retrouve dans les deux cas (diminution de la taille des imagos, réduction du nombre des œufs...) sont la conséquence directe de l'élevage en espace confiné.

Une contribution personnelle au problème des gynandromorphes et des intersexués des Ephéméroptères nous a amené à infirmer la théorie rendant la parthénogenèse responsable de ces anomalies. Par contre, nous avons constaté que la présence des Mermithidæ peut s'accompagner de modifications de certains caractères sexuels secondaires de l'hôte.

En conclusion de notre étude sur la parthénogenèse accidentelle des Ephéméroptères, nous avons pu constater que certaines espèces (*Baëtis pumilus, Centroptilum luteolum, Cloëon simile*), caractérisées par une aptitude toute particulière à ce mode de reproduction en raison de la facilité d'émission de la ponte vierge et du pour-

centage élevé d'éclosions qu'elle donne, seraient susceptibles de fournir des races à parthénogenèse constante, et ceci est d'autant plus plausible que le premier cas de parthénogenèse signalé chez les Ephéméroptères (*Ameletus ludens*) semble bien être un cas de parthénogenèse constante.

BIBLIOGRAPHIE

1. AGRELL (I.) (1951). — The diapause problem. *Annee biol.*, Paris, 55, 287-295.

2. AGUESSE (P.) (1959). — Notes biologiques sur l'éclosion des œufs de quelques Libellulidæ. *Terre et la Vie*, Paris, 1, 165-173.

3. ANDO (H.), KAWANA (T.) (1956). — Embryology of May-Fly (*Ephemera strigata* Eaton) as studied by external observation. *Kontyû, Tokyo*, 24, 224-232, 2 pl.

4. ANDREWARTHA (H. G.) (1952). — Diapause in relation to the ecology of insects. *Biol. Rev., Cambridge*, 27, 50-107.

5. AVEL (M.) (1932). — Les causes de la répartition de quelques larves d'Ephémères dans les diverses zones des torrents, en Auvergne. *Bull. Soc. zool. Fr., Paris*, 57, 100-104.

6. BANKS (N.) 1900). — New genera and species of Nearctic Neuropteroid insects. *Trans. Amer. ent. Soc., Philad.*, 26, 239-259.

7. BENGTSSON (S.) (1913). — Undersökningar öfver äggen hos Ephemeriderna. *Ent. Tidskr., Stockholm*, 34, 271-320.

8. BENGTSSON (S.) (1916). — Till studiet av vara sötvattensinsekter. *Ent. Tidskr., Stockholm*, 37, 148-157.

9. BENGTSSON (S.) (1924). — La nutrition des larves des Ephémères. *Ann. Biol. lacust., Bruxelles*, 13, 215-217.

10. BENGTSSON (S.) (1926). — Parningsförhållandena hos Ephemerider. *Ent. Medd., Kjöbenhavn*, 16, 140-142.

11. BERGERARD (J.) (1958). — Etude de la parthénogénèse facultative de *Clitumnus extradentatus* Br. (Phasmidæ). *Bull. biol. France-Belg., Paris*, 92, 87-182, 4 pl.

12. BERNER (L.) (1941). — Ovoviviparous mayflies in Florida. *Florida Ent., Gainesville*, 24, 32-34.

13. BERNER (L.) (1949). — A report on two may-fly gynandromorphs. *Florida Ent., Gainesville*, 32, 105-109, 1 pl.

14. BERNER (L.) (1950). — The mayflies of Florida. Univ. Florida Press, Gainesville, XII + 267, 24 pl.

15. BERNER (1957). — A Mayfly gynandromorph. *Proc. ent. Soc., Washington*, 59, 167-169.

16. BERNHARD (C.) (1907). — Über die vivipare Ephemeride *Chloëon dipterum*. *Biol. Zbl., Leipzig*, 27, 467-479.

17. BERTRAND (H.) (1947). — Les larves néonates des Insectes aquatiques. *L'Entomologiste, Paris*, 3, 112-117.

18. BERTRAND (H.) (1954). — Les Insectes aquatiques d'Europe (Genres : larves, nymphes, imagos). I. Introduction : Collemboles, Hémiptères, Odonates, Plécoptères, Ephéméroptères, Mégaloptères, Planipennes, Coléoptères). *Encycl. ent., Paris* (A), 30, 1-556.

19. Biancheri (E.) (1953). — Note sugli Efemerotteri italiani. III. Sulla variabilità delle ali posteriori di *Habrophlebia fusca* (Curtis). *Mem. Soc. ent. ital., Genova,* 32, 54-59.

20. Biancheri (E.) (1955). — Una nuova specie di Habrophlebia e ridescrizione di *H. umbratilis* Eaton 1883 (Ephemeroptera). *Mem. Soc. ent. ital., Genova,* 33, 155-166.

21. Biancheri (E.) (1956). — Note sugli Efemerotteri italiani. IV. Sulla variabilità delle ali posteriori di *Habrophlebia (Habroleptoides) modesta* (Hagen). *Boll. Soc. ent. ital., Genova,* 86, 122-126.

22. Bogoescu (C.) (1933). — Câteva consideratiuni asupra pontei la Ephemeroptere. *Notat. biol., Bucarest,* 1, 16-21.

23. Bogoescu (C.) (1958). — Ephemeroptera. *Fauna Republicii Populare Romîne,* 7 (3), 189 p.

24. Bogoescu (C.), Tabacaru (I.) (1957). — Contributii la studiul sistematic al nimfelor de Ephemeroptere din R.P.R. I. Genul *Baëtis* Leach. *Bul. Sti., Bucarest,* sér. Zool., 9, 241-284.

25. Bogoescu (C.), Tabacaru (I.) (1957). — Etude comparée des nymphes d'*Acentrella* et de *Pseudocloëon*. Considérations phylogénétiques concernant la famille *Baëtidæ* (Ephemeroptera). *Beitr. Ent., Berlin,* 7, 483-492.

26. Boveri (T.) (1915). — Ueber Entstehung der Engsterschen Zwitterbienen. *Arch. Entw. Mech. Org., Berlin,* 41.

27. Brinck (P.) (1949). — Studies on Swedish Stoneflies (Plecoptera). *Opusc. ent., Lund,* Suppl. XI, xi + 250 p.

28. Brinck (P.) (1956). — Reproductive system and mating in Plecoptera. I et II. *Opusc. ent., Lund,* 21, 57-96, 97-128.

29. Brinck (P.) (1957). — Rèproductive system and mating in Ephemeroptera. *Opusc. ent., Lund,* 22, 1-37, 1 pl.

30. Brocher (F.) (1913). — L'aquarium de chambre. Librairie Payot, Paris, 453 p.

31. Brocher (F.) (1928). — Observations et réflexions d'un naturaliste dans sa campagne, 1re partie. Librairie Kundig, Genève, 211 p.

32. Bugg (D. W.) (1954). — Gynandromorph Specimen of *Centroptilum luteolum* Müller (Ephemeroptera, Baëtidæ). *Entomologist, London,* 87, 229.

33. Burks (B. D.) (1953). — The Mayflies or Ephemeroptera of Illinois. *Bull. Illinois nat. Hist. Surv., Urbana,* 26, 1-216.

34. Burmeister (H.) (1848). — Beiträg zur Entwickelungsgeschichte der Ephemeren. *Zeitung Zool.,* 1, 109-112.

35. Calori (L.) (1848). — Sulla generazione vivipara della *Chloë diptera. Nuovi annali delle Scienze nat., Bologna,* ser. 2, 9, 38-53.

36. Cappe de Baillon (P.) (1927). — Recherches sur la Tératologie des Insectes. *Encycl. ent., Paris* (A), 8, 291 p., 9 pl.

37. Cappe de Baillon (P.) (1931). — Recherches sur la Tératologie des Insectes. II. La descendance des Monstres de Phasmidés. *Encycl. ent., Paris* (A), 14, 300 p., 7 pl.

38. Cappe de Baillon (P.), Favrelle (M.), Vichet (G. de) (1938). — Parthénogénèse et variation chez les Phasmes. IV. Discussion des faits. Conclusions. *Bull. biol. France-Belg.,* Paris, 72, 1-46.

39. Causard (M.) (1896). — Sur un Ephémère vivipare. *C. R. Acad. Sc., Paris,* 123, 705-708.

40. Causard (M.) (1898). — Sur le rôle de l'air dans la dernière mue des nymphes aquatiques. *Bull. Soc. ent. Fr., Paris,* 1898, 258-261.

41. CHAUVIN (R.) (1956). — Physiologie de l'Insecte. Le comportement, les grandes fonctions, écophysiologie. I.N.R.A., Paris, 2e éd., 917 p.

42. CHOPARD (L.) (1948). — La Parthénogénèse chez les Orthoptéroïdes. *Année biol., Paris,* 52, 15-22.

43. CLEMENS (W. A.) (1917). — An ecological study of the mayfly *Chirotonetes. Univ. Toronto Stud. Biol., Toronto,* 17, 1-43, 5 pl.

44. CLEMENS (W. A.) (1922). — A parthenogenetic Mayfly (*Ameletus ludens* Needham). *Canad. Ent., Grillia, Ont.,* 54, 77-78.

45. CODREANU (M. et R.) (1931). — Etude de plusieurs cas de mosaïque sexuelle chez une Ephémère (*Baetis rhodani* Pict.). *Bull. biol. France-Belg., Paris,* 65, 522-544, pl. XII.

46. CODREANU (M. et R.) (1938). — Deux anomalies du caractère sexuel chez les Ephémères. *Trav. St. zool. Wimereux,* 13, 87-96.

47. COGGI (A.) (1897). — Ancora sulla viviparità di un'efemera (*Cloëon dipterum*). *Anat. Anz., Jena,* 13, 498-499.

48. CONCI (C.), NIELSEN (C.) (1956). — Odonata. *Fauna d'Italia, Bologna,* 1, 295 p.

49. DAGGY (R. H.) (1944). — Two mayfly gynandromorphs (Ephemeroptera). *Proc. ent. Soc. Washington,* 46, 256-259.

50. DE GEER (Ch.) (1755). — Observations sur les Ephémères, sur les pucerons, et sur des galles résineuses. *Mém. Math. Phys. prés. à l'Acad. R. Sc. Paris,* 2, 461-476.

51. DE GEER (Ch.) (1771). — Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Stockholm, 2 (2).

52. DEGRANGE (Ch.) (1954). — Deux cas de parthénogenèse chez les Ephéméroptères : *Siphlonurus aestivalis* Eat. et *Centroptilum luteolum* Müll. *C. R. Acad. Sc., Paris,* 239, 1082-1083.

53. DEGRANGE (Ch.) (1955). — Sur la morphologie de *Prosopistoma foliaceum* Fourc. *C. R. Acad. Sc., Paris,* 240, 1668-1669.

54. DEGRANGE (Ch.) (1955). — Nouveaux cas de parthénogenèse chez les Ephéméroptères. *C. R. Acad. Sc., Paris,* 241, 1860-1861.

55. DEGRANGE (Ch.) (1955). — Etude morphologique de la nymphe et de l'imago d'*Ephemera glaucops* Pictet. *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble,* 47, 19-33.

56. DEGRANGE (Ch.) (1955). — Etude comparative des larves et adultes de *Siphlonurus aestivalis* Etn. et *Siphlonurus lacustris* Etn. (Ephéméroptères). *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble,* 47, 35-45.

57. DEGRANGE (Ch.) (1956). — Sur l'éclosion des larves des Ephéméroptères. *C. R. Acad. Sc., Paris,* 242, 2054-2056.

58. DEGRANGE (Ch.) (1956). — La parthénogenèse facultative deutérotoque de *Centroptilum luteolum* (Müll.) (Ephéméroptère). *C. R. Acad. Sc., Paris,* 243, 201-203.

59. DEGRANGE (Ch.) (1956). — Sur les micropyles des œufs des Ephéméroptères. *Bull. Soc. ent. Fr., Paris,* 61, 146-148.

60. DEGRANGE (Ch.) (1957). — Deux *Caenis* nouveaux pour la faune française : *C. robusta* Etn. et *C. rivulorum* Etn. (Ephem.). *Bull. Soc. ent. Fr., Paris,* 62, 75-77.

61. DEGRANGE (Ch.) (1957). — Description de l'adulte et de la nymphe de *Baëtis dorieri* sp. n. *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble,* 48-49, 17-31.

62. DEGRANGE (Ch.) (1957). — Note de synonymie : *Caenis incus* Bengtsson, 1912 = *Caenis robusta* Eaton, 1884. *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble,* 48-49, 33-36.

63. DEGRANGE (Ch.) (1957). — L'œuf et le mode d'éclosion de quelques Plécoptères. *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble,* 48-49, 37-49.

64. DEGRANGE (Ch.) (1958). — Premiers cas de parthénogenèse chez les Plécoptères. *C. R. Acad. Sc., Paris,* 246, 1100-1102.

65. DEGRANGE (Ch.) (1959). — L'ovolarviparité de *Cloëon dipterum* (L.) (Ephemeroptera-Baetidæ). *Bull. Soc. ent. Fr., Paris,* 64, 94-100.

66. DEGRANGE (Ch.) (1959). — Nombre de mues et organe de Palmèn de *Cloëon simile* Etn. (Ephéméroptères). *C. R. Acad. Sc., Paris* (sous-presse).

67. DEGRANGE (Ch.) (1959). — Quiescences au cours du développement embryonnaire normal ou parthénogénétique chez les Ephéméroptères. *C. R. Acad. Sc. Paris* (sous presse).

68. DEGRANGE (Ch.), PERRIER (R.) (1957). — L'œuf et la larve néonate de *Rhithrogena semitincta* (Pictet). *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble,* 48-49, 9-16.

69. DEMOULIN (G.) (1958). — Nouveau schéma de classification des Archodonates et des Ephéméroptères. *Bull. Inst. Sc. nat., Belg., Bruxelles,* 34, 1-19.

70. DENIS (J.-R.), PARIS (P.), PILLON (M.) (1936). — Notes sur le *Polymitarcys virgo* Ol., la manne blanche des riverains de la Saône. *Bull. Sc. Bourgogne, Dijon,* 6, 99-104.

71. DESPAX (R.) (1949). — Ordre des Ephéméroptères, *in* Grassé : Traité de Zoologie, Paris, Masson et Cie, 9, 279-309.

72. DODDS (G. S.) (1923). — Mayflies from Colorado. Descriptions of certain species and notes on others. *Trans. Amer. ent. Soc. Philad.,* 49, 93-114, 2 pl.

73. DORIER (A.) (1937). — La faune des eaux courantes alpines. *Vehr. int. Vereinig. Limnol., Stuttgart,* 8, 33-41.

74. DORIER (A.), DEGRANGE (Ch.) (1955). — Stations nouvelles de *Torleya,* d'*Oligoneuriella* et de *Siphlonurus* (Ephéméroptères) dans le quart sud-est de la France. *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble,* 47, 47-51.

75. DORIER (A.), VAILLANT (F.) (1948). — Sur la résistance au courant de quelques invertébrés rhéophiles. *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble,* 37-40, 39-44.

76. DRENKELFORT (H.) (1910). — Neue Beitrag zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphlurus lacustris* Etn. *Zool. Jahrb. Jena, Abt. Anat.,* 29, 527-617, 3 pl.

77. DU BOIS (A. M.), GEIGY (R.) (1935). — Beiträge zur Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von *Sialis lutaria.* Studien am Sempachersee. *Rev. suisse Zool., Genève,* 42, 169-248.

78. DUFOUR (L.) (1841). — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères. *Mém. mathém. Savants Etrangers, Paris,* 7, 582.

79. DURKEN (B.) (1923). — Die postembryonale Entwickelung der Tracheenkiemen und ihrer Muskulatur bei *Ephemerella ignita. Zool. Jahrb., Jena, Abt. Anat.,* 44, 439-614, pl.

80. EASTHAM (L. E. S.) (1936). — The sensillæ and related structures on the gills of nymphs of the genus *Caenis* (Ephemeroptera). *Trans. Ent. Soc., London,* 85, 401-414, 1 pl.

81. EATON (A. E.) (1865). — Occurence of the female imago under submerged stones. *Ent. mon. Mag., London,* 2, 14.

82. EATON (A. E.) (1871). — A Monograph on the Ephemeridæ. *Trans. Ent. Soc., London* 1-164.

83. EATON (A. E.) (1883-1888). — A Revisional Monograph of Recent Ephemeridæ or Mayflies. *Trans. Linn. Soc. (Zool.), London,* 3, 1-352, 65 pl.

84. EDMUNDS (G. F.) (1945). — Ovoviviparous mayflies of the genus *Callibaetis* (Ephemeroptera Baetidæ). *Ent. News, Philad.,* 56, 169-171.

85. EDMUNDS (G. F.) (1956). — Exuviation of subimaginal Ephemeroptera in flight. *Ent. News, Philad.,* 67, 91-93.

86. EDMUNDS (G. F.) (1956-1957). — The predaceous mayfly nymphs of north America. *Proc. Utah Acad. Sc., Provo,* 34, 23-24.

87. EDMUNDS (G. F.), TRAVER (R. F.) (1954). — An outline of a reclassification of the Ephemeroptera. *Proc. ent. Soc. Washington,* 56, 236-240.

88. ESBEN-PETERSEN (P.) (1910). — Guldsmede, Døgnfluer, Sløvinger. *Danmarks Fauna, Köbenhavn,* 8, 163 p.

89. FONTAINE (J.) (1955). — Les formes ailées de *Prosopistoma foliaceum* Fourcroy (Ephéméroptère). *Bull. Soc. linn. Lyon,* 24, 60-65, 1 pl.

90. FRIEDRICH (H.) (1953). — Neuroptera, *in :* Bronn's Klassen, Leipzig, 5, Abt. 3, Buch 12, Teil *a,* 1-148.

91. FRITZE (Ad.) (1889). — Über den Darmkanal der Ephemeriden. *Ber. naturf. Ges. Freiburg,* 4, 5-24.

92. GARDNER (A. E.) (1950). — The life history of *Sympetrum striolatum* Charp. (Odonata). *Ent. Gaz., London,* 1, 54-60.

93. GAUTHIER (M.) (1930). — Etude descriptive de la nymphe et de l'adulte d'*Epeorus alpicola* Eat. *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble,* 22, 185-196, 2 pl.

94. GAUTHIER (M.) (1933). — Etude descriptive de la nymphe de *Baetis pumilus* Burm. *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble,* 25-26, 167-172.

95. GAUTHIER (M.) (1952). — Stations d'Ephéméroptères dans les Alpes du Dauphiné. *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble,* 42-44, 9-22, 1 pl.

96. GIARD (A.) (1905). — La poecilogonie. *Bull. Sc. France-Belg., Paris,* 39, 153-187.

97. GILLIES (M. T.) (1950). — Egg laying of Olives. *Salmon Trout Mag., London,* 129, 106-108.

98. GRANDI (G.) (1951). — Introduzione allo studio dell'Entomologia. I. Edizioni Agricole. Bologna, XXIV + 950 p.

99. GRANDI (M.) (1941). — Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. II. Reperti su *Choroterpes Picteti* (Eaton). *Boll. Ist. Ent., Bologna,* 12, 179-205.

100. GRANDI (M.) (1941). — Contributi allo studio degli Efemerotteri italiani. III. *Cloëon dipterum. Boll. Ist. Ent., Bologna,* 13, 29-71.

101. GRANDI (M.) (1942). — Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. IV. *Caenis macrura* Stephens. *Boll. Ist. Ent., Bologna,* 13, 137-171.

102. GRANDI (M.) (1943). — Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. V. Reperti su *Habrophlebia fusca* (Curtis). *Boll. Ist. Ent., Bologna,* 14, 114-130.

103. GRANDI (M.) (1944-46). — Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. VII. Observazioni etologiche sull'*Ecdyonurus helveticus* Eat. *Boll. Ist. Ent. Bologna,* 15, 229-232.

104. GRANDI (M.) (1947). — Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. IX. *Oligoneuriella rhenana* Imh. *Boll. Ist. Ent., Bologna,* 16, 176-218.

105. GRANDI (M.) (1949). — Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. X. *Baetis atrebatinus* Eaton. *Boll. Ist. Ent., Bologna,* 17, 62-75.

106. GRANDI (M.) (1950). — Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. XIV. Morfologia ed istologia dell'apparato digerente degli stadi preimmaginali, subimmaginali e immaginali di vari generi e specie. *Boll. Ist. Ent., Bologna,* 18, 58-92.

107. GRANDI (M.) (1953). — Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. XVII. Ecdyonuridæ. *Boll. Ist. Ent., Bologna,* 19, 307-386.

108. GRANDI (M.) (1956). — Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. XIX. I gonodotti femminili degli Efemeroidei, loro comportamento e loro sbocco. Studio anatomico comparato. *Boll. Ist. Ent., Bologna,* 21, 9-42.

109. GRANDI (M.) (1957). — Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani. XXI. Intorno ai generi *Acentrella* Bgtss. e *Baëtis* Leach. *Boll. Ist. Ent., Bologna,* 22, 119-123.

110. GRASSÉ (P.-P.) (1946). — Sociétés animales et effet de groupe. *Experientia, Bâle,* 2, 1-16.

111. GRENACHER (H.) (1868). — Beiträge zur Kenntnis des Eies der Ephemeriden. *Z. wiss. Zool., Leipzig,* 18, 95-98.

112. GROS (A.) (1923). — Note sur la reproduction des Ephémères. *Ann. Sc. nat. Zool., Paris* (10), 6, 411-413.

113. GROS (A.) (1923). — Etudes sur les premiers stades des Ephémères du Jura français. *Ann. Biol. lacust., Bruxelles,* 12, 49-74.

114. GROSS (J.) (1904). — Ueber das Palmén'sche Organ der Ephemeriden. *Zool. Jahrb., Jena, Abt. Anat.,* 19, 91-105, 1 pl.

115. HAGAN (H. R.) (1951). — Embryology of the viviparous insects. New York, Ronald Press Co, XIV + 472 p.

116. HAMILTON (A. G.) (1955). — Parthenogenesis in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) and its possible effect on the maintenance of the species. *Proc. ent. Soc., London* (A), 30, 103-114, 1 pl.

117. HANDLIRSCH (A.) (1929). — Ephemerida, *in :* Kükenthal, Handb. Zool., 4, 622-636.

118. HARKER (J. E.) (1952). — A study of the life cycles and growth rates of four species of mayflies. *Proc. ent. Soc., London* (A), 27, 77-85.

119. HARNISCH (O.) (1953). — Gas Emission im Körper von Tieren. *Naturwissenschaften, Berlin,* 40, 192-196.

120. HEINER (H.) (1915). — Zur Biologie und Anatomie von *Cloëon dipterum* L., *Baëtis binoculatus* L. und *Habrophlebia fusca* Curt. *Jena Z. Naturw., Jena,* 53, 287-340.

121. HEYMONS (R.) (1896). — Über die Lebensweise und Entwicklung von *Ephemera vulgata* L. *SitzBer. Ges. naturf. Fr., Berlin,* 6, 82-96.

122. HEYMONS (R.) (1896). — Grudzüge der Entwickelung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. *Abh. preuss. Akad. Wiss., Berlin,* 1896, 1-66, 2 pl.

123. HEYMONS (R.) (1897). — Ueber den Nachweiss der Viviparität bei den Eintagsfliegen. *Zool. Anz., Leipzig,* 20, 205-206.

124. HEYMONS (R.) (1926). — Über Eischalensprenger und den Vorgang des Schlüpfens aus der Eischale bei den Insekten. *Biol. Zbl., Leipzig,* 46, 51-63.

125. HINDS (W. E.), TURNER (W. F.) (1911). — Life history of the rice weevil. *Calandra oryzae* L. in Alabama. *J. Econ. Ent., Geneva, N. Y.,* 4, 230-236.

126. HSU (Y. C.) (1933). — Some new morphological findings in Ephemeroptera. 5e *Congr. Int. Ent., Paris,* 1932, 2, 361-368, 2 pl.

127. HUBAULT (E.) (1927). — Contribution à l'étude des invertébrés torrenticoles. *Bull. biol. France-Belg., Paris,* suppl. 9, 388 p., 10 pl.

128. HYNES (H. B. N.) (1941). — The taxonomy and ecology of the nymphs of British Plecoptera with notes on the adults and eggs. *Trans. Ent. Soc., London,* 91, 459-557.

129. IDE (F. P.) (1935). — Post-embryological development of Ephemeroptera (Mayflies) external characters only. *Canad. J. Res. Ottawa,* 12, 433-478.

130. IDE (F. P.) (1935). — Life history notes on *Ephoron, Potamanthus, Leptophlebia* and *Blasturus* with descriptions (Ephemeroptera). *Canad. Ent., Orillia, Ont.,* 67, 113-125, 2 pl.

131. IMMS (A. D.) (1947). — Insect natural history. London, Collins, XVIII + 317 p.

132. JAHN (E.) (1955). — Parthenogenese im Tierreich und ihre Bedeutung für die Erhaltung der Art. *Zbl. Ges. Forstwesen. Wien,* 74, 111-119.

133. JOLY (E.) (1877). — Sur la génération vivipare du *Cloë diptera* (*Ephemera diptera* Linn.). Observations du Professeur Luigi Calori. *Bull. Soc. Etud. Sc. nat., Nîmes,* 5, 129-153.

134. JOLY (N.) (1876). — Etudes sur l'embryogénie des Ephémères, notamment chez le *Palingenia virgo. Mém. Acad. Toulouse,* 7 (8), 243-254.

135. JOLY (N.), JOLY (E.) (1876). — Contributions à l'histoire naturelle et à l'anatomie des Ephémérines. *Rev. Sc. nat., Montpellier,* 5, 305-330.

136. KATAYAMA (H.) (1939). — The sex chromosomes of a mayfly *Ameletus costalis* Mats. (Ephemerida). *Japan J. Genetics,* 15 (3), 139-144.

137. KIMMINS (D. E.) (1941). — Under water emergence of the sub-imago of *Heptagenia lateralis* (Curtis) Ephemeroptera. *Entomologist, London,* 74, 169-170.

138. KIMMINS (D. E.) (1942). — Keys to the British species of Ephemeroptera with keys to the genera of the nymphs. *Sc. Publ. Freshwater biol. Ass. Brit. Empire. Ambleside,* 7, 64 p.

139. KIMMINS (D. E.) (1942). — The British species of the genus *Ecdyonurus* (Ephemeroptera). *Ann. Mag. nat. Hist., London* (11), 9, 486-507.

140. KIMMINS (D. E.) (1954). — A revised Key to the adults of the British species of Ephemeroptera with notes on their ecology. *Sc. Publ. Freshwater biol. Ass.,* 15, 1-71.

141. KIMMINS (D. E.) (1957). — Notes on *Procloëon pseudorufulum* sp. n. (= *Procloëon rufulum* (Eaton) and on *Cloëon simile* Eaton (Ephemeroptera). *Ent. Gazette,* 8, 29-35.

142. KIMMINS (D. E.) (1958). — The *Ecdyonurus helveticus* (Eaton) Complex (Ephemeroptera). *Ann. naturh. Mus., Wien,* 62, 225-232.

143. KLAPALEK (F.) (1888). — The Metamorphosis of *Apatania muliebris* a chapter of parthenogenesis. *Ent. mon. Mag., London,* 25.

144. KLAPALEK (F.) (1909). — Ephemerida - Eintagsfliegen, *in* Brauer : Die Süsswasserfauna, Deutschlands Jena, 8, 1-32.

145. KORSCHELT (E.) (1884). — Über die Bildung des Chorions und der Mikropylen bei den Insecteneiern. *Zool. Anz., Leipzig,* 7, 394-398, 420-425.

146. KRAUSE (G.) (1939). — Die Eitypen der Insekten. *Biol. Zbl., Leipzig,* 59, 495-536.

147. KRAUSE (G.) (1939). — Neue Erkenntnisse ueber die Verschiedenen Eitypen der Insekten und ihre Bedeutung fur Entwicklungs physiologie und Systematik. *Vehr. 7 internat. Kongr. Ent. Berlin,* 2, 772-779.

148. KÜHTREIBER (J.) (1934). — Die Plekopteren fauna Nordtirols. *Ber. naturw med. Ver. Innsbruck,* 43-44, VII + 219 p.

149. LANDA (V.) (1945). — Ceské Jepice (Ephemeroptera). I. *Baetis pumillus, rhodani, bioculatus* et spec. *Acta Soc. ent. Csl., Prague,* 42, 132-141, 4 pl.

150. LANDA (V.) (1948). — Contributions to the anatomy of Ephemerid larvæ. I. Topography and anatomy of tracheal system. *Acta Soc. zool. Csl., Prague,* 12, 25-82.

151. LANDA (V.) (1949). — Contribution to the Question of Gynandromorphism in Ephemeroptera. *Acta Soc. zool. Csl., Prague,* 13, 272-279, 2 pl.

152. LANDA (V.) (1957). — Prispěvek k rozšireni, systematice vyvojii a ekologii druhu *Habrophlebia fusca* (Curt.) a *Habrophlebia lauta* Mc Lachl. (Ephemeroptera). *Cas. Cesk. Spol. Ent., Prague,* 54, 148-156.

153. LANDA (V.) (1958). — Problems of internal anatomy of Ephemeroptera and their relation to the phylogeny and systematics of their order. *XVe Int. Congr. Zool.,* 54, 1-2.

154. LEES (A. D.) (1955). — The physiology of diapause in arthropods. *Cambridge Univ. Press,* 4, x + 151.

155. LEES (A. D.) (1956). — The physiology and biochemistry of diapause. *Annual Rev. Ent., U.S.A.,* 1, 1-16.

156. LÉGER (L.) (1926). — Quelques stations de larves d'Ephémérides. *Trav. Lab. Piscicult., Grenoble,* 17-21.

157. LESTAGE (J.-A.) (1916). — Contribution à l'étude des larves des Ephémères paléarctiques. *Ann. Biol. lacust., Bruxelles,* 8, 213-458.

158. LESTAGE (J.-A.) (1920). — Nouvelles observations sur la ponte de *Cloëon dipterum* L. (Ephémère). *Bull. Soc. ent. Belg., Bruxelles,* 2, 74-75.

159. LESTAGE (J.-A.) (1922). — Deux cas de tératologie : chez une larve de *Perla abdominalis* Burm. (Plécoptère) et chez une femelle adulte de *Baetis rhodani* Pictet (Ephémère). *Ann. Biol. lacust., Bruxelles,* 11, 85-87.

160. LESTAGE (J.-A.) (1923). — Catalogue des Ephémères de France. *Ann. Soc. ent. Fr., Paris,* 91, 273-276.

161. LESTAGE (J.-A.) (1930). — La dispersion holarctique de quelques Ephéméroptères. *Bull. Ann. Soc. ent. Belg., Bruxelles,* 70, 201-207.

162. LESTAGE (J.-A.) (1937). — Les Ephéméroptères de Belgique. IX. *Palingenia longicauda* Ol., type disparu ou n'ayant jamais existé. *Bull. Ann. Soc. ent. Belg., Bruxelles,* 77, 170-174.

163. LESTAGE (J.-A.) (1937). — Contribution à l'étude des Ephéméroptères. XIV. Quelques cas de pontes aberrantes. *Bull. Ann. Soc. ent. Belg., Bruxelles,* 77, 332-336.

164. LEUCKART (R.) (1855). — Ueber die Micropyle und den feinern Bau der Schalenhaut bei den Insekteneiern. *Arch. Anat. Physiol. Med., Berlin,* 90-264.

165. LEVY (H. A.) (1948). — The male genitalia of Ephemerida (Mayflies). *J. N. Y. Ent. Soc., New York,* 56, 25-40, 2 pl.

166. LOIBL (E.) (1958). — Zur Ethologie und Biologie der Deutschen Lestiden (Odonata). *Z. Tierpsychol. Dtsch.,* 15 (1), 54-81.

167. LUBBOCK (J.) (1864). — On the development of *Chloeon* (Ephemera) *dimidiatum.* Part. I. *Trans. Linn. Soc. (Zool.), London,* 24, 61-78, pl. XVII-XVIII.

168. LUBBOCK (J.) (1866). — On the development of *Chloeon* (Ephemera) *dimidiatum.* Part. II. *Trans. Linn. Soc. (Zool.), London,* 25, 477-492, pl. LVIII-LXX.

169. LYMAN (F. E.) (1955). — Occurrence and description of an embryonic egg burster in the genus *Hexagenia* (Ephemeroptera). *Ent. News, Philad.*, 66, 253-255.

170. MACAN (T. T.) (1949). — The taxonomy of the nymphs of the British species of the genus *Ecdyonurus* (Ephem.). *Ent. mon. Mag., London*, 85, 64-70.

171. MACAN (T. T.) (1949). — Descriptions of the nymphs of the British species of *Cloëon, Procloëon* and *Centroptilum* (Ephem. Baëtidæ). *Ent. mon. Mag., London*, 85, 222-228.

172. MACAN (T. T.) (1950). — Descriptions of some nymphs of the British species of the genus *Baëtis* (Ephem.). *Trans. Soc. Brit. Ent., Bournemouth*, 10, 143-166, 1 pl.

173. MACAN (T. T.) (1951). — The taxonomy of the British species of Siphlonuridæ (Ephem.). *Hydrobiologia, The Hague*, 3, 84-92.

174. MACAN (T. T.) (1952). — Taxonomy of the nymphs of the British species of *Leptophlebiidæ* (Ephem.). *Hydrobiologia, The Hague*, 4, 363-376.

175. MACAN (T. T.) (1955). — A Key to the nymphs of the British species of the family *Caenidæ* (Ephem.). *Ent. Gaz., London*, 6, 127-142.

176. MACAN (T. T.) (1957). — The Ephemeroptera of a stony stream. *J. Animal Ecol. G. B., Cambridge*, 26, 317-342.

177. MACAN (T. T.) (1957). — The life histories and migrations of Ephemeroptera in a stony stream. *Trans. Soc. Brit. Ent., Bournemouth*, 12, 129-156.

178. MACAN (T. T.) (1957). — A description of the nymph of *Baetis buceratus* with notes on and a key to the other species in the genus. *Trans. Soc. Brit. Ent., Bournemouth*, 12, 157-164.

179. MACAN (T. T.) (1958). — Causes and effects of short emergence periods in insects. *Verh. int. Vereinig. Limnol, Stuttgart*, 13, 845-849.

180. MACAN (T. T.) (1958). — Descriptions of the nymphs of the British species of *Heptagenia* and *Rhithrogena* (Ephem.). *Ent. Gaz., London*, 9, 83-92.

181. MAC LACHLAN (R.) (1874-1880). — A Monographic Revision and Synopsis of the Trichoptera of the European fauna. John van Voorst, London, 523 p.

182. MATHON (C.) (1956). — Note pour attirer l'attention sur des particularités du comportement des populations monospécifiques denses. *C. R. Soc. Biogéographie, Paris*, 284-286, 9-12.

183. MATTHEY (R.), AUBERT (J.) (1947). — Les chromosomes des Plécoptères *Bull. Biol. France-Belg., Paris*, 81, 3-4, 202-246.

184. MIKULSKI (J. S.) (1936). — Jetki (Ephemeroptera). *Fauna Slodkowodna polski, Warsaw*, 15, 1-168.

185. MILLER (A.) (1939). — The egg and early development of the stonefly *Pteronarcys proteus* Newman (Plecoptera). *J. Morph., Philadelphia*, 64, 555-609.

186. MILLER (A.) (1940). — Embryonic membranes, yolk cells, and morphogenesis of the stonefly *Pteronarcys proteus* Newman (Plecoptera : Pteronarcidæ). *Ann. Ent. Soc. Amer., Columbus*, 33, 437-477, 3 pl.

187. MOON (H. P.) (1939). — The growth of *Caenis horaria* (L.), *Leptophlebia vespertina* (L.) and *L. marginata* (L.) (Ephemeroptera). *Proc. zool. Soc., London* (A), 108, 507-512.

188. MORGAN (A. H.) (1911). — Mayflies of Fall Creek. *Ann. Ent. Soc. Amer., Columbus*, 4, 93-119, pl. VI-XII.

189. MORGAN (A. H.) (1913). — A contribution to the biology of Mayflies. *Ann. Ent. Soc. Amer., Columbus,* 6, 371-413, 13 pl.

190. MORGAN (A. H.) (1929). — The mating flight and the vestigial structures of the stump-legged mayfly *Campsurus segnis* Needham. *Ann. Ent. Soc. Amer., Columbus,* 22, 61-68, 1 pl.

191. MOSELY (M. E.) (1938). — The spinner and its eggs. Observations on the habits of egg-laying spinners and the hatching of their eggs. *Salmon Trout Mag., London,* 90, 18-23, 3 pl.

192. MURPHY (H. E.) (1922). — Notes on the biology of some our North American species of May-flies. I. The Metamorphosis of mayfly mouth-parts. II. Notes on the biology of mayflies of the genus *Baëtis. Bull. Lloyd Libr., Cincinnati,* ent. sér., 22 (2), 1-46.

193. NABOURS (R. K.), FOSTER (M. E.) (1925). — Parthenogenesis in the grouse locust *Paratettix texanus* Hancock. *Anat. Rec., Philadelphia,* 31.

194. NEEDHAM (J. G.) (1905). — Mayflies and midges of New York. *N. Y. S. Mus. Bull.,* 86, 17-62, pl. IV-XII.

195. NEEDHAM (J. G.) (1924). — The male of the parthenogenetic may-fly *Ameletus ludens. Psyche, Boston,* 31, 308-310.

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

197. NEEDHAM (J. G.), TRAVER (J. R.), HSU (Y. C.) (1935). — The Biology of Mayflies. Comstock Publishing Co., Ithaca, New York, XIV + 759 p., 40 pl.

198. OSMASTON (H. A.) (1957). — A fresh-water wood-borer. *Emp. Forest. Rev. G. B.,* 36, 206-208, 1 pl.

199. PACAUD (A.) (1946). — Elevages combinés Mollusques Cladocères. Introduction à l'étude d'un biocoenose limnique. *J. Rech. C.N.R.S.,* 9, 291-306.

200. PALMEN (J. A.) (1877). — Zur Morphologie des Tracheensystems. Wilhelm Engelmann Leipzig.

201. PALMEN (J. A.) (1884). — Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Ein morphologische untersuchung.

202. PERCIVAL (E.), WHITEHEAD (H.) (1926). — Observations on the biology of the may-fly *Ephemera danica* Müll. *Proc. Leeds phil. Lit. Soc., Leeds,* 1, 136-147.

203. PERCIVAL (E.), WHITEHEAD (H.) (1928). — Observations on the ova and oviposition of certain Ephemeroptera and Plecoptera. *Proc. Leeds phil. Lit. Soc., Leeds,* 1, 271-288.

204. PICTET (F.-J.) (1845). — Histoire naturelle générale et particulière des Insectes Névroptères. Seconde monographie : famille des Ephémérines. Genève, 1-300, pl. I-XLVII.

205. PIERRE (A.) (1904). — L'éclosion des œufs de *Lestes viridis* van der Lind. (Neur.). *Ann. Soc. ent. Fr., Paris,* 73, 477-484.

206. PLESKOT (G.) (1953). — Zur Oekologie der Leptophlebiiden (Ins. Ephemeroptera). *Oest. zool. Z., Vienna,* 4, 45-107.

207. POISSON (R.) (1924). — Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. *Bull. biol. France-Belg., Paris,* 58, 49-305, 13 pl.

208. QUADRI (M. A. H.) (1940). — On the development of the genitalia and their ducts of Orthopteroid insects. *Trans. Ent. Soc., London,* 90, 121-175, 7 pl.

209. RATZEL (M. T.) (1867). — On the egg of an Ephemerid. *Z. wiss. Zool., Leipzig,* 18, 99.

210. RAWLINSON (R.) (1939). — Studies on the life history and breeding of *Ecdyonurus venosus* (Ephemeroptera). *Proc. zool. Soc., London* (B), 109, 377-450.

211. RÉAL (P.) (1947). — Deux curieuses Ephémères. *Bull. Soc. ent. Fr., Paris,* 52, 71-74.

212. RÉAUMUR (R.-A. de) (1742). — Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Paris, 6, 457-522, pl. XLII-XLVI.

213. REMPEL (J. G.) (1940). — Intersexuality in Chironomidae induced by Nematode Parasitism. *J. exp. Zool., Philadelphia,* 84, 261-289.

214. ROUSSEAU (E.) (1921). — Les larves et Nymphes aquatiques des Insectes d'Europe. Office de Publicité, Bruxelles, 1, xx + 967 p.

215. RUBTSOV (I. A.) (1958). — On the gynandromorphs and intersexes in black-flies (*Simuliidae,* Diptera). *Zool. Zhurn., Moscou,* 37, 458-461.

216. SAMAL (J.) (1935). — Iron yougoslavicus a new European may-fly species. *Vest. Cesk. zool. spol., Prague,* 2, 87-91.

217. SCHIEMENZ (H.) (1957). — Die Libellen unserer Heimat. *Kosmos, Stuttgart,* 154 p.

218. SCHOCH (G.) (1884). — *Ephemerella ignita* Poda, eine paedogenetische Eintagsfliege. *Mitt. schweiz. ent. Ges., Bern,* 7, 48-50.

219. SCHOENEMUND (E.) (1930). — Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. *Tierwelt Deutschl., Jena,* 19, IV + 106 p.

220. SCHOENEMUND (E.) (1930). — Die Unterscheidung der Ephemeropteren-Gattungen *Heptagenia* und *Ecdyonurus. Zool. Anz., Leipzig,* 90, 45-48.

221. SEIDEL (F.) (1935). — Der Anlagenplan im Libellenei, zugleich eine Untersuchung über die allgemeinen Bedingungen für defekte Entwicklung und Regulation bei dotterreichen Eiern. *Arch. Entw. Mech.,* 132, 671-751.

222. SEILER (J.). (1942). — Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei Psychiden (Lepid.). *Arch. Klaus. Stift. Vererb. Forsch.,* 17, 513-528.

223. SELLIER (A.) (1955). — Viviparité chez les Insectes. *Année biol., Paris,* 31, 525-545.

224. SIEBOLD (von C. T. E.) (1837). — Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der Wirbellosen Tiere. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.,* 3, 381-439.

225. SIKES (E. K.), WIGGLESWORTH (V. B.) (1931). — The Hatching of Insects from the Egg and the Appearance of Air in the Tracheal System. *Quat. J. micr. Sci., London,* 74, 165-192.

226. SILTALA (A. J.) (1907). — Trichopterologische Untersuchungen. II. Uber die postembryonale Entwicklung der Trichopteren-Larven. *Zool. Jahrb., Jena,* Suppl. 9, 309-626, pl. XIII-XVII.

227. SMITH (O. R.) (1935). — The eggs and egg-laying habits of North American Mayflies, *in* : Needham, Traver & Hsu, Biology of Mayflies. New York, Ithaca, 67-89.

228. SMITH (R. C.) (1922). — Hatching in three species of Neuroptera. *Ann. Ent. Soc. Amer., Columbus,* 15, 169-176.

229. SPIETH (H. T.) (1933). — The phylogeny of some mayfly genera. *J. N. Y. Ent. Soc., New York,* 41, 55-86, 327-391, pl. XVI-XXIX.

230. SPIETH (H. T.) (1940). — Studies on the biology of the Ephemeroptera. II. The nuptial flight. *J. N. Y. Ent. Soc., New York,* 48, 379-390.

231. SPIETH (H. T.), IDE (F. P.) (1939). — Some gynandromorphs of Ephemeroptera. *Cand. Ent., Orillia, Ont.,* 71, 165-168.

232. STEINMANN (P.) (1907-1908). — Die Tierwelt der Gebirgsbäche eine faunistisch-biologische studie. *Ann. Biol. lacust., Bruxelles,* 2, 30-162.

233. SUOMALAINEN (E.) (1940). — Beiträge zur Zytologie der parthenogenetischen Insekten. I. Coleoptera. *Ann. Acad. scient. fenn., Helsingfors,* 54, 1-143.

234. SUOMALAINEN (E.) (1950). — Parthenogenesis in Animals. *Advances Genet., New York,* 3, 193-253.

235. SWAMMERDAM (J.) (1675). — Ephemeri vita. Amsterdam, 32 + 422 + 8 p., 8 pl.

236. SWAMMERDAM (J.) (1737). — Biblia Naturæ. Leyden, 2 tomes.

237. TEISSIER (G.) (1931). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. Thèse, Paris, 238 p.

238. TIENSUU (L.) (1937). — Anomalous Mayfly Individuals (Ephemerida). *Ann. ent. fenn., Helsingfors,* 3, 217-223.

239. TILLYARD (R. J.) (1915). — On the Physiology of the Rectal Gills in the Larvae of Anisopterid Dragon Flies. *Proc. Linn. Soc. N.S.W., Sydney,* 40, 422-437.

240. TILLYARD (R. J.) (1916). — Further Observations on the Emergence of Dragon-Fly Larvae from the Egg, with special reference to the Problem of Respiration. *Proc. Linn. Soc. N.S.W., Sydney,* 41, 388-416.

241. ULMER (G.) (1920). — Übersicht über die Gattungen der Ephemeropteren nebst Bemerkungen über einzelne Arten. *Stettin. ent. Ztg., Stettin,* 81, 97-144.

242. ULMER (G.) (1924). — Ephemeroptera-Eintagsfliegen, *in : Biol. Tiere Deutschlands, Berlin,* 34, 40 p.

243. ULMER (G.) (1929). — Ephemeroptera, *in :* Die Tierwelt Mitteleuropas, 4, 1-43.

244. VANDEL (A.) (1931). — La Parthénogenèse. Encycl. Scient., Doin et Cie, Paris, XIX + 412 p.

245. VANE (F. R.) (1943). — Longevity of mayflies. *Proc. Lpool. Nat. F. Cl., Liverpool,* 83, 23.

246. VAN EMDEM (F. I.) (1925). — Zur Kenntnis der Eizähne der Arthropoden, insbesondere der Coleopteren. *Z. wiss. Zool., Leipzig,* 126, 622-654.

247. VAN EMDEM (F. I.) (1946). — Egg-Bursters in some more families of Polyphagous beetles and some general remarks on egg-bursters. *Proc. ent. Soc., London* (A), 21, 89-97.

248. VAN EMDEM (F. I.) (1957). — The taxonomic signifiance of the characters of immature insects. *Annual Rev. Ent., U.S.A.,* 2, 91-106.

249. VAYSSIÈRE (A.) (1881). — Etude sur l'état parfait du *Prosopistoma punctifrons. Ann. Sc. nat. (Zool.), Paris,* 2, 1-16, 1 pl.

250. VAYSSIÈRE (A.) (1882). — Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines. *Ann. Sc. nat. (Zool.), Paris,* 13-14, 1-137, 11 pl.

251. VERRIER (M.-L.) (1941). — Pontes aberrantes chez les Ephémères et conséquences biologiques. *C. R. Acad. Sc., Paris,* 213, 630-632.

252. VERRIER (M.-L.) (1942). — Polymorphisme et poecilogonie chez les Ephéméroptères. *C. R. Acad. Sc., Paris,* 214, 577-579.

253. VERRIER (M.-L.) (1943). — Nouveau cas de poecilogonie chez les Ephémères. Contribution à l'étude du genre *Cloëon. Bull. Biol. France-Belg., Paris,* 77, 243-257.

254. VERRIER (M.-L.) (1944). — La notion d'espèce et les variations de *Baetis vernus* Curt. (Ephéméroptères). *Bull. Soc. zool. Fr., Paris,* 69, 184-190.

255. VERRIER (M.-L.) (1949). — Description d'un nouveau *Procloëon* (Ephéméroptère). *Bull. Soc. zool. Fr., Paris,* 74, 184-190.

256. VERRIER (M.-L.) (1949). — Les facteurs de la répartition des Ephémères. *C. R. Soc. Biogéographie, Paris,* 26, 38-41.

257. VERRIER (M.-L.) (1949). — *Procloëon hovassei* nov. sp., Ephéméroptère des lacs des Monts Dores. *Rev. Sc. nat. Auvergne,* 16, 58-64.

258. VERRIER (M.-L.) (1950). — La poecilogonie chez les Ephémères. Etude anatomique et écologique. *Année biol., Paris,* 54, 297-312.

259. VERRIER (M.-L.) (1951). — Contribution à l'étude du problème de l'espèce chez les Ephémères. *C. R. Ass. franç. Av. Sc., Tunis,* 70 (4), 28-33.

260. VERRIER (M.-L.) (1954). — Rassemblements et migrations chez les Ephémères. *Bull. Biol. France-Belg., Paris,* 38, 68-89.

261. VERRIER (M.-L.) (1955). — La répartition en altitude des Ephémères de la faune de France. *C. R. Acad. Sc., Paris,* 240, 686-687.

262. WESENBERG-LUND (C.) (1913). — Fortpflanzungsverhältnisse. Paarung und Eiablage des Süsswasserinsekten. *Fortschr. naturw. Forsch., Berlin,* 8, 161-286.

263. WESENBERG-LUND (C.) (1943). — Biologie der Süsswasserinsekten. Gyldendalske Boghandel, Copenhague, 682 p.

264. WHITING (P. W.) (1945). — The evolution of male haploidy. *Quart. Rev. Biol., Baltimore,* 20, 231-260.

265. WIEBE (A. H.) (1926). — The first three larval stages of *Hexagenia bilineata* Say. *Ohio J. Sc., Columbus,* 26, 267-273, 1 pl.

266. WIGGLESWORTH (V. B.) (1953). — The principles of insect physiology. London Methuen & Co, VIII + 546 p.

267. WISSMEYER (A.) (1926). — Nahrungsuntersuchungen bei Ephemeridenlarven. *Arch. Hydrobiol., Stuttgart,* 16, 668-698.

268. WITHYCOMBE (C. L.) (1923). — Notes on the Biology of some British Neuroptera (Planipennia). *Trans. Ent. Soc., London,* 1922, 501-594.

269. WODSEDALEK (J. E.) (1912). — Palmén's organ and its functions in nymphs of the Ephemeridæ *Heptagenia interpunctata* and *Ecdyonurus maculipennis. Biol. Bull. Woods Hole, Lancaster,* 22, 253-273, 3 pl.