Un problème biologique intéressant :

LES CHUTES DE MANNE

par Josette FONTAINE
Attachée de recherches au Centre National de la Recherche Scientifique

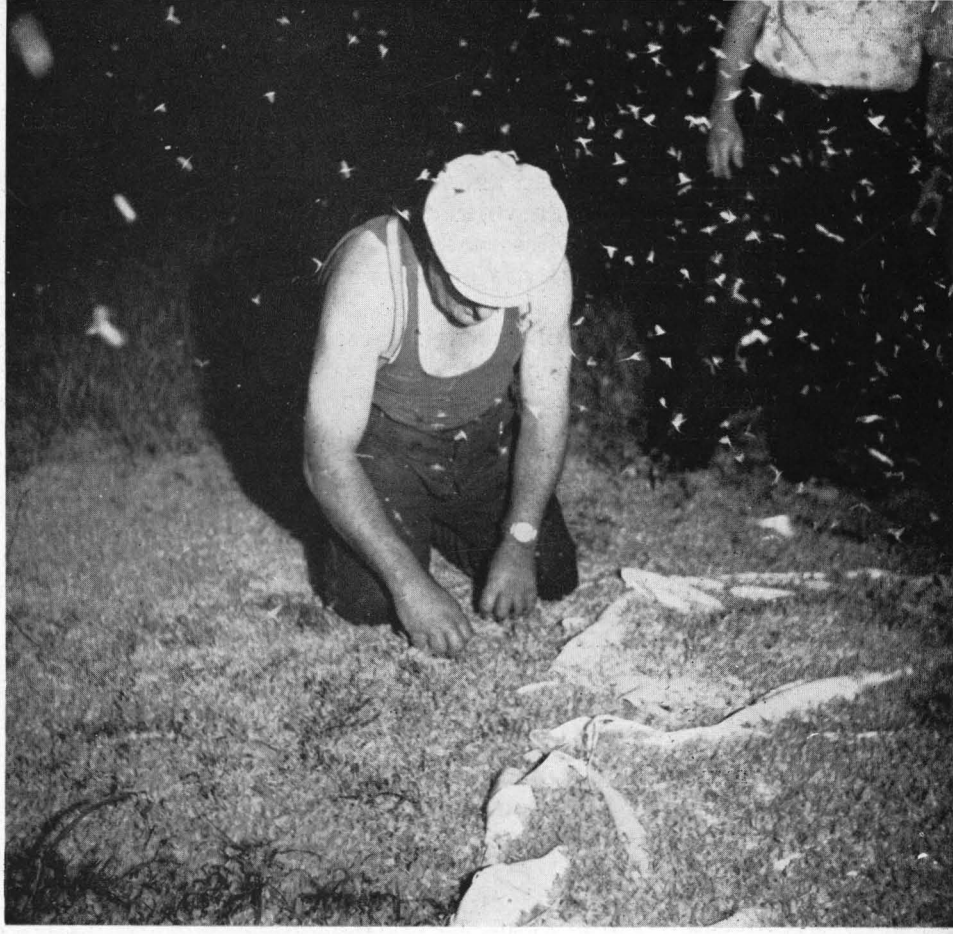
Qui n'a vu, par les chaudes soirées d'été, de nombreux insectes voleter autour des lampadaires ou venir s'écraser sur les carrosseries des automobiles, attirés par le faisceau des phares ? Parmi cette faune crépusculaire, une place importante est occupée par les adultes des diverses espèces d'Ephéméroptères. Parfois ces derniers apparaissent en très grand nombre et le phénomène prend une ampleur considérable : ces insectes se précipitent sur les sources lumineuses de toute nature, recouvrent le sol sous des épaisseurs de 10 centimètres et plus au pied de chaque lampadaire, envahissent les appartements éclairés dont les fenêtres sont demeurées ouvertes, s'entassent sur les routes certains soirs d'orage attirés par le reflet des éclairs sur le revêtement bitumé rendu luisant par la pluie. Parfois même la circulation est sérieusement entravée. Il est impossible aux automobilistes de poursuivre leur route : la visibilité devient nulle, les pare-brises sont entièrement recouverts par les Ephéméroptères et les roues des voitures dérapent dans la couche d'insectes déposée sur le sol. C'est à de tels phénomènes, très spectaculaires, ayant tout à fait l'aspect de bourrasques de neige, que l'on donne le nom de « chutes de manne ».

Avant d'aborder le problème des chutes de manne, il est nécessaire de rappeler quelques notions concernant la biologie des Ephéméroptères. Ce sont des insectes primitifs qui possèdent des larves aquatiques dont les

Chute de manne

(Photo Ph. Joly)

représentants peuplent à peu près toutes nos eaux douces, depuis les lacs aux eaux stagnantes jusqu'aux torrents de montagne les plus rapides. La vie larvaire aquatique est longue (parfois 2 ans ou même plus). C'est la période trophique de l'Ephéméroptère pendant laquelle il se nourrit activement afin d'assurer sa croissance par mues successives. Pendant les derniers stades larvaires, les organes de l'adulte se développent peu à peu et la vie larvaire s'achève par la libération d'un individu aérien, ailé : le subimago. Cet insecte ailé subit encore, dans la grande majorité des espèces, une mue qui conduit au véritable adulte ou imago. L'existence du stade subimago est un fait unique parmi les insectes actuels. Il faut noter cependant que certains Ephéméroptères accomplissent toute leur vie aérienne à l'état de subimago ; le plus généralement, un seul sexe d'une espèce donnée demeure à l'état de subimago, l'autre se dépouillant pour donner l'imago. Ce sont les subimagos et les imagos d'Ephéméroptères qui viennent tournoyer autour des lampes le soir. La vie aérienne est très brève (quelques jours au plus, parfois une heure seulement). Il s'agit d'une période uniquement reproductrice ; les Ephéméroptères ne se nourrissent pas, ne possédant d'ailleurs que des rudiments de pièces buccales et pas de tube digestif fonctionnel. Toute la vie ailée est occupée par l'accouplement et la ponte. Dans la nature, on rencontre des Ephéméroptères adultes pendant presque toute l'année. Dès février, ils commencent à sortir et on les trouve encore tard dans l'année. C'est ainsi qu'à la fin du mois de novembre dernier, alors que la température de l'eau était de 8,4° et celle de l'air de 10°, j'ai assisté, sur les bords du Rhône à Lyon, à une sortie importante de subimagos d'*Heptagenia*, d'*Ecdyonurus* et de quelques *Baetis*. Mais ces individus, dont la libération était tardive, se comportaient de façon particulièrement passive. Ils demeuraient flottant sur l'eau, se laissant entraîner par le courant. Je n'en ai vu aucun s'envoler et presque tous périrent noyés dans les remous du fleuve. Pour certains Ephéméroptères, tels les représentants de certaines espèces des genres *Baetis*, *Heptagenia*, *Ecdyonurus*, *Rhithrogena*, les sorties s'échelonnent sur une très large période de



Chute de manne à *Polymitarcis virgo*, à Mary-sur-Marne, en 1955. Les insectes, attirés par les phares d'une camionnette, s'abattent à 50 mètres de la rivière.

(*Photo Ph. Joly*)

l'année. Pour d'autres, au contraire, comme des espèces de *Polymitarcis* ou *Siphlonurus*, la période d'apparition des adultes est très courte et bien localisée dans l'année. Août et septembre sont les mois pendant lesquels on capture le plus grand nombre d'Ephéméroptères. C'est à cette époque que sortent la plupart des espèces et que chacune d'elles est représentée par le plus grand nombre d'individus.

Les chutes de manne, quoique peu fréquentes, sont assez largement répandues dans le monde. Par exemple, en Amérique du Nord, elles sont occasionnées par deux espèces : *Ephoron album* Say (= *Polymitarcis albus* Say) et *Ephoron leukon* Williamson ; en Afrique du Sud, le genre *Povilla*, appartenant à la même famille des Polymitarcidae, donne naissance à d'importantes sorties de subimagos. Mais ces chutes de manne n'atteignent nullement en abondance celles que l'on rencontre en Europe et particulièrement en France. Dans notre pays, elles sont dues principalement à deux espèces : *Oligoneuriella rhenana* Imhoff et *Polymitarcis virgo* Olivier. Cette dernière est de beaucoup celle qui donne les chutes de manne les plus fréquentes et les plus abondantes : ainsi, c'est en observant cette espèce qu'il sera possible de déceler les causes de ce phénomène.

Polymitarcis virgo est une espèce dont les adultes sont de grands insectes blanchâtres aux ailes lactescentes. Les femelles ont des pattes rudimentaires, non fonctionnelles. L'habitat de cet Ephéméroptère n'est pas limité à la France. On le trouve en Espagne, en Belgique, en Allemagne du Nord, en Autriche, en Roumanie. Les larves fouisseuses peuplent les fonds sableux de cours d'eau assez importants aux eaux le plus souvent assez lentes mais dont la pollution n'est pas trop forte. En France, on cite surtout cet Ephéméroptère de Dordogne (observations de M. R. Poisson, de M. P.-P. Grassé et de Mlle S. Kelner), de la Seine et de la Marne (observations de M. Ph. Joly), du Massif Central (R. Hovasse et L. Olivier) et surtout de la Saône et du canal de Bourgogne (J. R. Denis, P. Paris et M. Pillon). C'est dans cette dernière région que le phénomène est le plus important. Il donne lieu d'ailleurs à une petite industrie locale. On a récolté, avant la guerre,

sur les bords de la Saône, dans la région de Châlon-sur-Saône, jusqu'à 100 tonnes de manne fraîche par an. Pour cela, on utilise des projecteurs au voisinage de la rivière, au moment des sorties massives des subimagos. Les Ephéméroptères qui se précipitent sur les lampes sont récoltés sur de grandes toiles blanches. La manne recueillie est séchée naturellement en plein soleil, puis vannée afin d'être débarrasée des ailes et des pattes des insectes. On obtenait ainsi 10 tonnes de manne sèche par année. Cette industrie demeure actuellement mais je ne possède pas de données récentes quant aux quantités de manne recueillies. Le produit sec est vendu comme nourriture de choix pour les oiseaux insectivores de volière. Il est particulièrement recherché par les oiseleurs pour élever les jeunes. Une légère quantité suffit, paraît-il, à donner la vitalité aux oiseaux délicats ou malades. La manne est utilisée également comme appât pour la pêche : en Allemagne, on donne à ce produit le nom de « Weisswurm », c'est-à-dire « Vers blancs ».

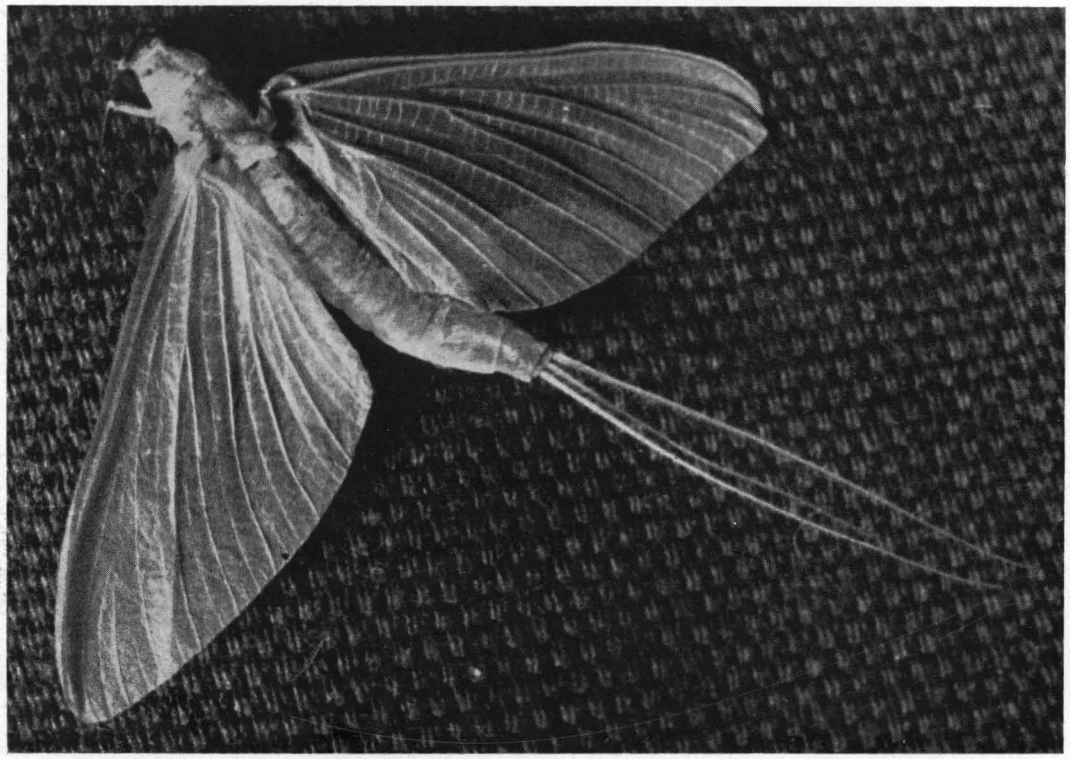
Les causes exactes des chutes de manne sont encore très mal connues. Si l'on observe une pincée de manne à *Polymitarcis virgo*, on constate qu'elle est composée uniquement de femelles. La sortie des mâles a lieu avant celle des femelles, soit peu avant le coucher du soleil ; à ce moment-là les lampes ne sont pas encore allumées et ne peuvent donc pas attirer les insectes. Les mâles demeurent au-dessus de l'eau ou dans ses abords immédiats. Ils meurent dès après avoir fécondé les femelles dont la libération commence la nuit étant tombée. Les femelles de la manne portent encore leurs œufs, émis en deux masses allongées de couleur jaune orangé, appendues à l'extrémité postérieure de l'abdomen. Elles n'ont donc pas pondu normalement dans la rivière mais de façon aberrante sur le sol où elles se sont précipitées. Elles ont également une vie ailée très brève : quelques heures au maximum. Tous les individus sortis de la rivière au crépuscule sont morts avant minuit. La libération des adultes de *Polymitarcis virgo* est très localisée dans l'année. Les chutes de manne, dans la vallée de la Saône, se produisent de mi-juillet à début septembre, mais de façon très irrégulière durant cette période. Il est rare que des chutes de manne abondantes aient lieu plus de trois soirs consécutifs ; après un arrêt plus ou moins long, souvent de l'ordre de trois à quatre semaines, on peut assister à de nouvelles chutes. Certaines années, on n'a pu enregistrer qu'une seule sortie réellement importante, un seul soir, durant toute l'année. Un récoltant de manne de la région de Châlon-sur-Saône m'a signalé qu'il n'avait assisté à aucune chute de manne en 1956. Si l'on essaie de définir, de façon simple, une chute de manne, on peut dire qu'il s'agit du rassemblement et de la migration plus ou moins importante d'un très grand nombre de femelles qui pondent de manière aberrante sur le sol où elles s'abattent ; ce rassemblement est précédé de la libération en masse des insectes de la rivière d'origine qui semble se produire de façon très irrégulière dans l'année et selon les années.

Le problème majeur que posent les chutes de manne est celui de la sortie massive des subimagos. En effet, le fait qu'après leur libération les femelles se rassemblent, migrent à des distances plus ou moins grandes, pondent de façon aberrante, n'est pas lié spécifiquement à *Polymitarcis virgo*, mais ces manifestations se retrouvent à des degrés divers chez d'autres Ephéméroptères : on a pu ainsi déduire que tous ces phénomènes ont pour cause essentielle le phototropisme positif de ces insectes. C'est pourquoi, le moyen commode et efficace de faire l'inventaire d'un ruisseau ou d'un fleuve est de placer sur le cours d'eau ou sur ses bords immédiats, un piège lumineux. Les Ephéméroptères adultes attirés par la lampe du piège, sont ainsi recueillis chaque matin. Ce procédé permet également d'apprécier la fréquence de sortie des adultes d'une espèce donnée, en fonction des différentes saisons. Les observations, mettant en évidence les manifestations du phototropisme positif des adultes d'Ephéméroptères dans la nature, sont extrêmement nombreuses : rassemblement et danses des mâles au-dessus des routes bitumées, déplacement de ces vols, en fin d'après-midi, vers les zones où ils peuvent recevoir les derniers rayons du soleil. Je ne citerai que quelques exemples. R. Hovasse et L. Olivier ont assisté à une importante chute de manne de *Polymitarcis virgo*, le 5 juillet 1945 au soir, sur Clermont-Ferrand et Chamalières. Or, il semble bien que les rivières d'origine de ces individus ailés soient situées respectivement à 11 et 13 kilomètres des deux villes où se sont abattues les femelles. La direction du vent qui soufflait cette nuit-là étant presque opposée à celle du vol, les auteurs en ont déduit qu'il s'agissait d'un vol actif, dirigé par les

lueurs de la ville. Le phototropisme doit intervenir également, pour une très large part, dans le déterminisme des pontes aberrantes. Mlle Verrier a beaucoup étudié ce phénomène. Moi-même, j'ai observé récemment deux cas de pontes aberrantes. Le premier s'est produit dans les environs de Lyon, le 9 juin 1958. Il se rapporte à des femelles d'*Ephemera danica* Müll. dont les larves peuplent un ruisseau aux rives très boisées. Par suite, les femelles qui viennent pondre après s'être dépouillées de leur pellicule subimaginale à quelque distance de la rivière et avoir été fécondées, retrouvent difficilement la surface réfléchissante du ruisseau et pondent sur la route bitumée située au voisinage du cours d'eau qui présente également une surface légèrement brillante. Le second cas se rapporte à *Caenis horaria* L. A la fin du mois d'août 1958, de nombreuses femelles attirées par les enseignes au néon d'un restaurant de Cour-Cheverny (Loir-et-Cher) ont pondu en grande abondance sur le sol légèrement humide à cet endroit. Mlle Verrier pense qu'au phototropisme s'ajouterait, dans la plupart des cas, un thermotropisme positif.

Enfin, le problème essentiel des chutes de manne est celui de la sortie d'un nombre considérable de subimagos de la rivière, durant la même soirée. Lorsque *Polymitarcis virgo* entre dans la composition de la faune d'une rivière, les larves pullulent littéralement dans le sable du fond. Or, en Saône-et-Loire, près de Châlon-sur-Saône, j'étudie le peuplement d'une petite rivière affluent de la Saône : la Grosne. Cette rivière est habitée, dans une partie sableuse de son cours, par d'innombrables larves de *Polymitarcis virgo,* alors que légèrement en aval, sous les grosses pierres qui recouvrent le fond à cet endroit, vivent de très nombreuses larves d'*Heptagenia flava* Rost. Dans ces deux portions très voisines, les conditions physico-chimiques du milieu sont sensiblement les mêmes. Néanmoins, alors que *P. virgo* libère ses adultes en quelques jours au plus, les sorties des subimagos d'*H. flava* sont beaucoup plus étalées dans le temps. Par suite, le nombre des adultes libérés chaque soir est très nettement plus faible. Or, étudiant le développement d'œufs de *Polymitarcis virgo,* émis par une unique femelle et placés dans les mêmes conditions d'expérience, j'ai constaté que les éclosions peuvent s'échelonner sur une

Polymitarcis virgo. (Photo Ph. Joly)



période de deux mois ; dans la nature, de même, je capture des larves qui ne sont pas toutes au même stade ; par suite, le développement embryonnaire et post-embryonnaire de cette espèce ne paraît donc pas synchrone pour toutes les larves. Ainsi, *Polymitarcis virgo* semble être une espèce pour laquelle certains facteurs du milieu sont capables de provoquer la libération en masse des subimagos. Les travaux de J.-R. Denis, P. Paris et M. Pillon, les observations de M. Daubioulle, récoltant de manne de la région de Châlon-sur-Saône, montrent qu'il y a souvent concordance entre les chutes de manne et les dépressions barométriques. Par contre, j'ai observé des sorties massives par très beau temps chaud ; Mlle Kelner, de même, m'a signalé une chute de manne aux Eyzies (Dordogne), le 9 septembre 1958, par beau temps et nuit étoilée. Mlle Verrier, qui a fait de très nombreuses observations sur les Ephéméroptères du Massif Central, a étudié l'influence de deux autres facteurs : la température et le degré hygrométrique de l'air. Elle a remarqué qu'on ne rencontre à peu près pas d'Ephéméroptères par temps très sec, et que, selon l'état hygrométrique et la température de l'air, varie le pourcentage des sexes parmi les individus capturés. Elle en déduit que « ...le facteur hygrométrique domine le facteur température dans le déterminisme de l'apparition d'individus d'un même sexe. Il semble bien qu'en général, en atmosphère très sèche, les mâles dominent ; en atmosphère très humide, ce sont les femelles. Lorsque des conditions intermédiaires entre ces deux extrêmes sont réalisées, on voit apparaître des individus des deux sexes. » Or, j'ai dit plus haut que les mâles de *Polymitarcis virgo* apparaissent en fin d'après-midi, avant le coucher du soleil, soit par temps chaud et assez sec ; les femelles ne sortent qu'au début de la nuit, c'est-à-dire au moment où généralement la température s'abaisse et l'humidité relative de l'air augmente. Enfin, P.-S. Corbet, travaillant sur *Povilla adusta* Navas, Ephéméroptère de l'Afrique du Sud de la famille des Polymitarcidae, a trouvé qu'il existe une relation entre les sorties importantes des subimagos de cette espèce et les phases de la lune : c'est environ deux jours après la pleine lune que les sorties sont nettement les plus nombreuses. Ce facteur ne paraît pas intervenir pour *Polymitarcis virgo* ; il semble que les chutes de manne se produisent le plus souvent avant ou immédiatement après le premier quartier. Mais, si l'on examine les dates des chutes de manne signalées dans les travaux antérieurs, on constate qu'elles sont assez dispersées par rapport aux phases de la lune. Je crois que tous ces facteurs n'agissent pas directement sur les larves, mais indirectement par leur action sur l'eau, milieu dans lequel vivent les larves. Enfin, je rappellerai ici l'observation de P. Pesson faite sur *Oligoneuriella rhenana*. Etudiant le peuplement de l'Allier à Saint-Yvoine (Puy-de-Dôme) cet auteur a remarqué, durant plusieurs jours, la présence de larves de cette espèce, sous les pierres, dans les parties agitées du courant. Puis, certain jour, il a trouvé des groupes de 100 à 200 larves âgées rassemblées sous les mêmes pierres. Peu de jours après, il assistait à un vol massif d'imagos. Cet auteur pense que le rassemblement des larves est une manifestation grégaire, une interattraction qui serait la conséquence de stimuli sensoriels, c'est-à-dire d'ordre physiologique.

Données d'ordre climatique ou astral, modifications des conditions du milieu aquatique et aérien, facteur physiologique, sont autant de causes qui semblent intervenir dans le déterminisme des chutes de manne. Ces facteurs sont complexes et mêlés. C'est pourquoi de nombreuses observations, pendant lesquelles toutes les conditions du milieu seront minutieusement étudiées, sont indispensables. Les variations des facteurs les uns par rapport aux autres permettront de comprendre l'action de chacun d'eux et d'élucider le problème du phénomène si spectaculaire et curieux que constituent les chutes de manne.

Travaux à consulter :

Corbet (P.S.), 1957. Duration of the aquatic stages of *Povilla adusta* Navas (Ephemeroptera : Polymitarcidae). (*Bull. Entom. Res.*, 48, p. 243-250.)

Denis (J.R.), Paris (P.) et Pillon (M.), 1936. Notes sur le *Polymitarcis virgo* Ol., la manne blanche des riverains de la Saône. (*Bull. Sc. Bourgogne*, 6, p. 99-104.)

Hovasse (R.) et Olivier (L.), 1945. Une importante chute de « manne » sur la région de Clermont-Ferrand. (*Rev. Sc. Nat. Auvergne*, 11, n° 3-4, p. 4.)

Pesson (P.), 1944. A propos d'une manifestation à aspect grégaire des larves d'*Oligoneuriella rhenana* Imhoff (Ephemeroptera). (*Bull. Soc. Entom. France*, 49, p. 70-71.)

Verrier (M.-L.), 1954. Rassemblements et migrations chez les Ephémères. (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, 88, p. 68-69.)