

À M^r le Professeur Renier
En respectueux hommage,

J. Fontaine

EXTRAIT DU BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

33^{me} année

N° 5

Mai 1964

COMMENSALISME ET PARASITISME
CHEZ LES LARVES D'EPHEMEROPTERES

par Mme Josette FONTAINE.

Dans son biotope et sa biocoenose, un animal n'est pas isolé mais soumis à un système complexe de coactions. Ces coactions peuvent parfois devenir très étroites entre des représentants de deux ou plusieurs espèces. Selon la nature des rapports existant entre ces espèces, on parle de *symbiose* « lorsque les associés se rendent des services mutuels si importants qu'ils ne peuvent plus se passer l'un de l'autre », de *commensalisme* si « un organisme... vit sur le corps ou à l'intérieur du corps d'un autre organisme, son hôte, auquel il demande soit un substrat, soit un abri, soit le superflu de ses aliments », de *parasitisme* quand un « organisme... tire sa subsistance d'un autre organisme, son hôte, sans le tuer immédiatement ». (WAUTIER, 1952). Si des exemples nets de symbiose n'ont pas été décrits jusqu'à ce jour chez les larves d'Ephéméroptères, il n'en est pas de même pour ceux faisant intervenir le commensalisme ou le parasitisme. Je me bornerai, ici, à envisager, chez ces insectes, les cas de commensalisme et de parasitisme externes. Ils sont le fait de Diptères appartenant à deux familles assez voisines : les Simuliidae et les Chironomidae.

Malgré de nombreux travaux, les coactions qui régissent ces liaisons Ephéméroptères-Diptères sont extrêmement difficiles à définir. Le but de ce travail est d'essayer de clarifier quelque peu ce problème, à la lumière des observations antérieures, en y apportant des remarques personnelles faites sur les Ephéméroptères de la région lyonnaise et du Rhône, à Lyon, en particulier.

COMMENSALISME.

Des larves et nymphes de Simuliidae et de Chironomidae sont commensales de larves d'Ephéméroptères, les premières se fixant plus particulièrement sur des larves pétricoles aplaties, les secondes sur des larves fcuisseuses du genre *Ephemera*. Il est certain que tous les exemples cités mettent en jeu le commensalisme. L'Ephéméroptère-hôte ne semble souffrir aucun dommage et accomplit, sans altération aucune, son cycle biologique complet. Aucune observation ne mentionne que les Simuliidae ou les Chironomidae considérés puisent leur nourriture aux dépens de leurs hôtes.

Simuliidae.

Quelques captures de Simuliidae commensales d'Ephéméroptères

sont citées d'Asie, dans la région Est de l'Himalaya (RIBEIRO, 1926, in CORBET, 1961) et du Turkestan (RUBTSOV, 1948, in CORBET, 1961), mais c'est en Afrique que les stations signalées sont les plus nombreuses : Kenya (VAN SOMEREN et Mc MAHON, 1950), région du lac Kivu au Congo ex-belge (MARLIER, 1950), Côte-d'Or (BERNER, 1954), Cameroun (GRENIER et MOUCHET, 1958), Ouganda (CORBET, 1960).

Mise à part l'observation de GRENIER et MOUCHET qui ont trouvé une nymphe de *Simulium bernerii* fixée sur une larve d'*Elassoneuria* sp., dans une eau très noire, à forte teneur en matière organique et à courant modéré, tous les autres lieux de capture mentionnés correspondent à des biotopes où l'eau est limpide et froide ou même très froide, le courant rapide et l'altitude élevée.

Bien que RIBEIRO (1926, cité par CORBET, 1961), premier observateur d'une liaison Ephéméroptère-Simuliidae ait considéré celle-ci comme accidentelle, il semble bien, à la lumière des travaux ultérieurs, que l'on puisse admettre avec certitude ce commensalisme comme obligatoire. A ce sujet, il est intéressant de rappeler les étapes des recherches sur *Simulium neavei* Roubaud, au Kenya (VAN SOMEREN et Mc MAHON, 1950). Ce Diptère est très important car il est le vecteur de l'onchocercose, maladie grave qui sévit dans ce pays. Des recherches minutieuses et nombreuses dans les cours d'eau des régions infestées par le Simuliide adulte, n'avaient jamais permis de capturer les stades aquatiques de cette espèce, bien qu'on ait remarqué que *S. neavei* pouvait être éliminé d'une région en traitant ses cours d'eau par une émulsion de D.D.T. En fait, on s'est aperçu que les stades aquatiques de cette espèce sont fixés sur des larves d'Ephéméroptères — et également sur des crabes d'eau douce — et aucune larve libre ne peut être capturée. De nombreux autres exemples permettent de conclure à un commensalisme obligatoire.

C'est RUBTSOV (1948, in CORBET, 1961) qui semble avoir le premier mis en évidence une certaine spécificité « hôte-commensal », en décrivant la fixation de *S. ephemerophilum*, espèce nouvelle, sur une larve d'*Ecdyonurus*. Dans un travail un peu plus récent, MARLIER (1950) cite des faits analogues : dans les torrents affluents du lac Kivu, il trouve 2 espèces de *Simulium*, commensales obligatoires, dont l'une, *S. marlieri*, Grenier, se fixe uniquement sur des larves d'*Afronurus* sp. et de *Baetis* sp., l'autre sur un « éphéméroptère déprimé de la famille des Baetidae ». Or, d'une part, en dehors des 3 espèces d'Ephéméroptères considérées, 6 autres se rencontrent dans le même biotope sans que l'auteur ne les ait jamais trouvées porteuses de Simulies ; d'autre part, « quelques centaines de mètres plus haut dans la rivière se rencontrait une autre espèce de *Simulium* bien distincte, dont les larves se trouvaient fixées aux pierres ou à des morceaux de bois », c'est-à-dire menant une vie libre, normale. Parmi les Simuliidae il semble donc que certaines espèces se soient adaptées à la vie commensale, choisissant des hôtes bien déterminés.

La fixation des larves de Simulies sur les larves d'Ephéméroptères ne se fait pas toujours dans la même région du corps de l'hôte selon les Simulies commensales considérées : base de la coxa de la patte postérieure (VAN SOMEREN et Mc MAHON, 1950), partie latérale du 1^{er} segment abdominal, juste au-dessus de l'insertion de la branchie (MARLIER,

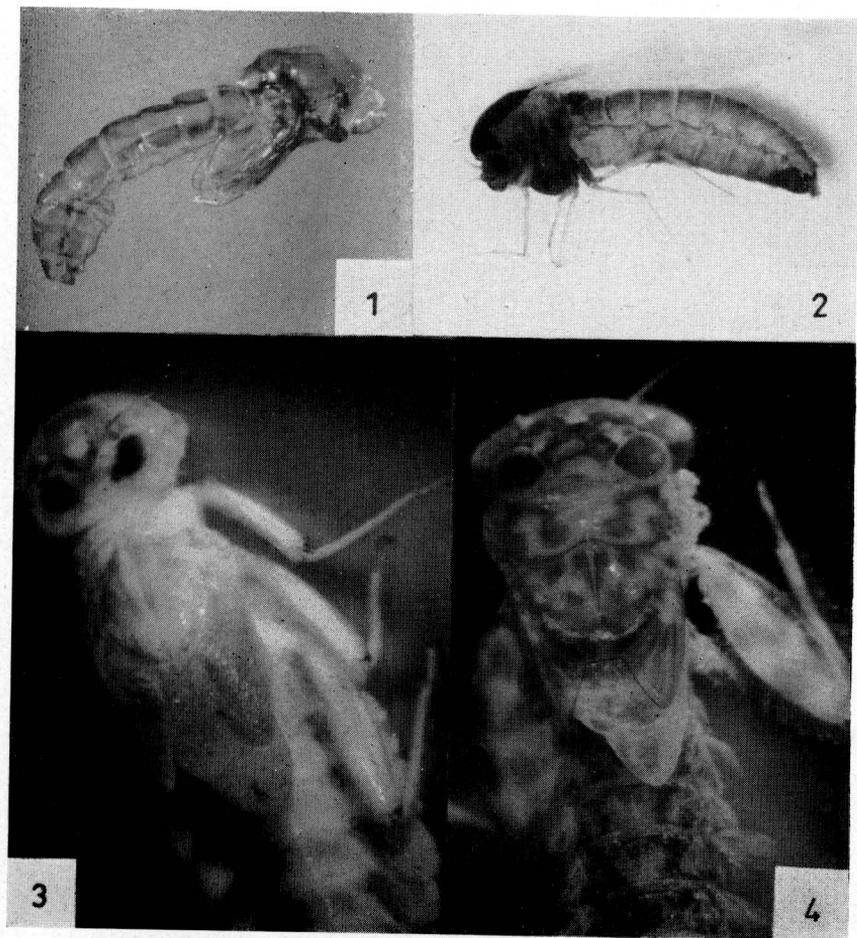


PLANCHE I.

Fig. 1 — Dépouille nymphale de *Symbiocladius rhithrogenae* ($\times 15$).

2 — Imago femelle de *Symbiocladius rhithrogenae* ($\times 15$).

3 — Larve de *Rhithrogena aurantiaca* parasitée ($\times 12$).

4 — Larve d'*Heptagenia sulphurea* parasitée ($\times 12$).

1950), face ventrale de l'Ephéméroptère derrière le labium, entre les pattes ou entre les branchies (BERNER, 1954). Il en est tout autrement pour ce qui est de l'emplacement où s'établit le cocon nymphal de la Simulie. Toutes les observations concordent : le cocon adhère au fourreau alaire mésothoracique (droit ou gauche) et s'étend en direction postérieure, son ouverture étant toujours dirigée vers l'arrière de l'Ephéméroptère.

Les larves d'Ephéméroptères porteuses de Simulies, observées par les divers auteurs, sont, de façon à peu près exclusive, des larves âgées qui, si elles ne sont pas obligatoirement au dernier stade larvaire, sont néanmoins des larves d'assez grande taille. Ceci est encore plus vrai pour les hôtes portant les nymphes des Simulies. VAN SOMEREN et Mc MAHON (1950) ont même observé chez une espèce de *Simulium* qui adhère aux larves d'une espèce d'*Afronurus*, une synchronisation parfaite des sorties des adultes des deux insectes. La larve de Simulie ne se transformerait en nymphe que lorsque *Afronurus* aurait effectué sa dernière mue larvaire. C'est seulement lorsque l'Ephémère-subimago aurait été libéré de sa dépouille larvaire, que la Simulie adulte émergerait à son tour de l'enveloppe nymphale, les deux sorties étant séparées par un intervalle de temps très court de l'ordre de 1 à 2 heures au maximum. Un tel « minutage » n'a pas été observé ultérieurement, les auteurs ayant seulement remarqué une certaine synchronisation entre la transformation de la larve de Simulie en nymphe et une mue de l'Ephéméroptère-hôte, celle-ci n'étant pas obligatoirement la dernière.

Les observations semblent donc concorder sur un certain nombre de points :

— les larves d'Ephéméroptères porteuses de Simulies se rencontrent principalement dans les torrents froids et limpides situés à une altitude assez élevée ;

— toutes les larves d'une espèce de Simulie dont les représentants vivent sur des larves d'Ephéméroptères se rencontrent sur leurs hôtes : la fixation est donc obligatoire et non accidentelle ;

— il existe un choix par les Simulies des Ephéméroptères-hôtes, ceux-ci étant en général des larves à aplatissement dorso-ventral prononcé ;

— la nymphose de la Simulie s'effectue toujours dans la même région du corps de l'Ephéméroptère, l'orientation du fourreau étant toujours la même ;

— enfin, les larves d'Ephéméroptères porteuses de Simulies sont en général des larves âgées.

Bien que le rapprochement des observations antérieures permette de dégager quelques points communs à ces ensembles Ephéméroptères-Diptères, il n'est malheureusement pas possible encore, en l'état actuel de nos connaissances, d'établir les causes de cette association ni d'en définir clairement la nature. Plusieurs explications ont été fournies :

BERNER (1950) pense que larves et nymphes de *Simulium bernerii* adhèrent aux larves d'*Elassoneuria* sp. d'une part parce que les stades aquatiques des 2 insectes ont des exigences analogues, en particulier une haute teneur de l'eau en oxygène dissous et un même mode de nutrition — les soies portées par les pattes antérieures de l'Ephéméroptère

fonctionnant comme un filtre qui retient les grosses particules végétales nécessaires à la nutrition de l'hôte mais laisse passer les particules plus fines alors captées par la « corbeille filtrante » de la larve de Simulie —, d'autre part, en raison de la rareté, dans le fleuve (Dayi River), de supports permettant la fixation des larves de Simulies. Ce dernier argument paraît peu plausible car MARLIER (1950) constate l'existence de nombreux supports, sous forme de pierres plates, à l'endroit même où il trouve des larves d'*Afronurus* et de Baetidae porteuses de *S. marlieri* et *S. neavei*.

On peut alors penser à un phénomène de simple phorésie, c'est-à-dire de transport de la larve de Simulie par l'Ephéméroptère. Bien que l'on considère les larves de Simulies fixées aux supports par leur pseudo-ventouse postérieure comme presque sédentaires, on peut difficilement parler, par comparaison, de phorésie lorsqu'il s'agit d'un transport aussi réduit que celui effectué par des larves d'Ephéméroptères pétricoles qui vivent abritées sous les pierres et qui, par conséquent, se déplacent peu.

Une autre hypothèse fort séduisante a été émise par CORBET (1961). Cet auteur constate que les stades épibiontes des Simulies sont en majorité des larves âgées ou des nymphes. Se basant sur la grande fixité de la position de l'étui nymphal sur l'Ephéméroptère, quelle que soit l'espèce de Simuliidae ou d'Ephéméroptère considérée, il en déduit que la fixation ne s'accomplit qu'en vue de permettre une pupaison correcte de la Simulie. Pour abriter son stade nymphal, la Simulie édifie un cocon orienté toujours de telle façon que l'ouverture de celui-ci regarde vers l'aval. Or, dans les torrents où vivent les Simulies commensales d'Ephéméroptères, le courant est rapide et le niveau des eaux peut subir de grandes variations ; en conséquence, les supports des Simulies (pierres du fond ou branches d'arbres) sont susceptibles d'être entraînés, retournés, déplacés. De tels bouleversements risquent fort de « désorienter » les cocons nymphaux et même d'écraser purement et simplement larves et nymphes de Simulies. Par contre, les Ephéméroptères-hôtes, présentant tous un rhéotropisme positif, ont la tête constamment tournée face à l'amont. Par suite, les cocons nymphaux qu'ils portent sont convenablement orientés, leur ouverture regardant l'aval. Les Simulies commensales de tels hôtes ont donc des risques d'écrasement fort diminués et la certitude que les cocons nymphaux demeureront convenablement orientés même après des modifications de l'agencement des pierres du lit du torrent. Bien que cette hypothèse apparaisse comme fort séduisante, il est néanmoins utile de rappeler ici les observations de MARLIER (1950) qui vont un peu à l'encontre de cette théorie. A quelques centaines de mètres en amont d'une station à Simulies commensales, cet auteur avait trouvé une autre espèce de Simulie vivant librement. Bien que MARLIER ne l'ait pas précisé, on peut supposer que les conditions auxquelles étaient soumises ces insectes étaient sensiblement les mêmes dans deux biotopes aussi voisins, et que les exigences des diverses espèces de Simulies quant à l'orientation de leurs étuis nymphaux étaient semblables.

En conclusion, j'indiquerai qu'il me semble que des analyses comparatives précises des biotopes et des biocoenoses où vivent des Simulies libres et commensales permettraient peut-être de résoudre en partie ce

problème. En fait, les observations antérieures ont relativement peu tenu compte de ces facteurs de milieu.

Chironomidae.

La répartition géographique du Chironomide à larves et nymphes commensales, *Hydrobaenus (Smittia) ephemerae* (Kief.), est très différente de celle des Simuliidae commensales. Ce Diptère est cité de Tchécoslovaquie (SULC et ZAVREL, 1924) et d'Angleterre (EDWARDS, 1929 ; GILLIES, 1951 ; HENSON, 1955 et 1956). Deux hôtes sont intéressés par ce commensal : *Ephemera vulgata* et *Ephemera danica*. Les larves du Chironomide se fixent par leurs pseudopodes aux soies de leur hôte et se recontrent, en particulier, sur les soies situées en-dessous des branchies et au niveau des coxa moyenne et postérieure. Elles peuvent d'ailleurs occasionnellement se déplacer d'un endroit à l'autre du corps de la larve-hôte. La pupaison s'effectue sous le corps de l'hôte, le fourreau étant attaché aux sternites thoraciques entre les pattes 2 et 3, apparemment toujours exactement dans la même position (GILLIES, 1951).

Il s'agit également ici d'un commensalisme obligatoire, les larves et nymphes du Chironomide commensal ne se rencontrant jamais en dehors de leurs hôtes. Pour HENSON (1956), il ne serait pas impossible que les larves du Diptère soient parasites des Ephéméroptères-hôtes, bien que l'examen des contenus stomacaux du Chironomide n'ait pas permis de déceler ce phénomène et que le Diptère ne semble pas causer de dommages à l'Ephéméroptère.

Les larves d'*Ephemera*, fouisseuses, entretiennent un courant d'eau à l'intérieur du terrier qu'elles ont creusé, grâce aux battements de leurs branchies. De cette façon, l'eau est constamment renouvelée au niveau des surfaces respiratoires, mais ce courant d'eau entraîne également des particules végétales, des algues, qui servent de nourriture à l'Ephéméroptère, nourriture dont profitent également les larves de Chironomide fixées sur leur hôte. Il semble donc qu'il s'agisse d'un véritable commensalisme, le Chironomide trouvant chez son hôte abri et nourriture. A ce propos, EDWARDS (1929) va plus loin et suggère que l'Ephéméroptère retirerait quelques bénéfices de la présence du Diptère. Ce dernier, en effet, dévorant les particules alimentaires que le courant d'eau vient déposer au niveau des branchies, maintiendrait les surfaces respiratoires de l'Ephéméroptère constamment propres. On ne peut pas, bien entendu, parler ici de symbiose, l'Ephéméroptère pouvant fort bien vivre seul, en l'absence du Chironomide.

GILLIES (1951) montre que la liaison Chironomide-*Ephemera* est relativement libre, la même espèce de Diptère étant inféodée à deux espèces d'*Ephemera* (*E. vulgata* et *E. danica*). Les larves commensales peuvent passer assez facilement d'un hôte à l'autre. En particulier, si une larve de Chironomide est fixée sur une larve d'*Ephemera* âgée, on voit, au moment où celle-ci libère le subimago, le Chironomide quitter la dépouille larvaire et se mettre à la recherche d'un nouvel hôte.

En résumé, on peut conclure, ici encore, à un commensalisme obligatoire du Diptère vis-à-vis de l'Ephéméroptère.

PARASITISME.

Certaines larves de Chironomidae, appartenant à la sous-famille des Orthocladiinae, sont de véritables parasites des larves d'Ephéméroptères

sur lesquelles elles vivent. Une espèce, *Trissocladius equitans*, est connue d'Amérique du Nord (CLAASSEN, 1922). De nombreux autres exemples sont signalés d'Europe et semblent tous dépendre de la même espèce de Chironomide : *Symbiocladius rhithrogenae* Zavr. (= *S. microcephalus* Zavr. = *Dactylocladius brevivalpis* Goetgh.) (BERTRAND, 1954).

La jeune larve, probablement issue d'œufs déposés dans la rivière, arrive sur une région quelconque du corps de l'Ephéméroptère-hôte qui est toujours une larve à aplatissement dorso-ventral (toutes les larves parasitées appartiennent à la famille des Heptageniidae). La larve du Chironomide chemine sur le corps de son hôte jusqu'à ce qu'elle atteigne le bord postérieur du mésothorax sous les fourreaux alaires. Là, elle se tisse un étui entièrement clos qui la maintient transversalement sur le corps de son hôte, la région antérieure fixée au niveau de la membrane articulaire souple qui borde vers l'arrière le mésothorax, membrane où la larve plonge ses pièces buccales afin de se nourrir aux dépens de son hôte. La larve du Diptère grandissant peu à peu atteint une longueur qui dépasse la largeur du corps de son hôte. Elle se recourbe alors en U, toujours enfermée dans son étui soyeux, ne laissant en contact avec l'Ephéméroptère que la tête et les pseudopodes postérieurs. C'est à ce même emplacement que s'effectuera la pupaison du Chironomide. A chaque mue de l'Ephéméroptère-hôte, l'étui protecteur du Chironomide est rejeté avec la dépouille de l'Ephéméroptère et le Diptère doit se tisser un nouvel abri.

Depuis les travaux de CODREANU (1939), il paraît nettement établi que cette liaison Diptère-Ephéméroptère relève du parasitisme. Déjà en 1922, CLAASSEN qui, le premier, trouva des exemplaires d'Ephéméroptères parasités, avait remarqué :

— que l'étui de soie protecteur du Chironomide étant entièrement clos, il n'était pas possible à la larve de puiser sa nourriture dans le milieu extérieur ;

— que les contenus stomacaux ne renfermaient pas de particules végétales (nourriture habituelle des larves de Chironomides libres), mais des graisses animales ;

— que les pièces buccales et la tête des larves parasites étaient très réduites par rapport à celles des larves des autres espèces menant une vie libre.

L'auteur en avait conclu qu'il s'agissait très probablement d'un parasitisme, établi d'ailleurs de longue date, compte-tenu des modifications morphologiques de la tête et des pièces buccales des larves parasites.

Les travaux de CODREANU (1939) complètent ces premières observations et permettent de conclure de façon certaine qu'il y a bien parasitisme. En particulier, cet auteur a montré que le Chironomide parasite entraîne un certain nanisme des Ephéméroptères-hôtes, que ceux-ci sont incapables de poursuivre leur développement complet après l'envol du Chironomide adulte et qu'enfin, le parasite produit chez son hôte des modifications très importantes du milieu intérieur rappelant certains phénomènes néoplastiques, d'où le nom d'« ectoparasite cancérigène » attribué par CODREANU à ce Diptère.

Les principales stations connues de larves d'Ephéméroptères parasitées sont groupées dans le tableau ci-après :

Auteur	Ephéméroptère-hôte	Station
STEPHAN (in SULC et ZAVREL, 1924)	<i>Rhithrogena semicolorata</i> (Curtis)	Tchécoslovaquie.
KOMAREK (in SULC et ZAVREL, 1924)	<i>Ecdyonurus fluminum</i> (Pictet)	Tchécoslovaquie.
DORIER (1926)	<i>Rhithrogena semicolorata</i> (Curtis)	France : Cumane près de St-Vérand — alt. 300 m.
DESPAX (1927, in CODREANU, 1939)	<i>Ecdyonurus</i> sp.	France : Garonne en amont de Toulouse.
HUBAULT (1927)	<i>Rhithrogena aurantiaca</i> ? (Burmeister)	France : haute vallée de la Meurthe, au Rudlin.
SCHOENEMUND (1930)	<i>Heptagenia lateralis</i> (Curtis)	Allemagne : cours d'eau lents de l'Ems et de Lip- pe, torrents impétueux de Riesengebirge.
UENO (1930, in CODREANU, 1939)	<i>Ecdyonurus</i> sp.	Japon.
CODREANU (1939)	<i>Rhithrogena semicolorata</i> (Curtis) <i>Heptagenia lateralis</i> (Curtis) <i>Ecdyonurus fluminum</i> (Pictet)	Roumanie : cours d'eau ra- pides et froids, de la région de Sinaia — Car- pathes méridionales, 850 à 1 000 mètres d'altitude. France : Cumane près de St-Vérand — alt. 300 m.
VERRIER (1952)	<i>Rhithrogena alpestris</i> Eaton <i>Ecdyonurus venosus</i> (Fabricius) <i>Ecdyonurus forcipula</i> (Pictet)	France : Auvergne, région d'Issoire.

A ces stations déjà décrites, j'ajouterai quelques observations personnelles. Depuis une dizaine d'années, je prospecte régulièrement les ruisseaux et rivières de la région lyonnaise et le Rhône, en particulier. Jusqu'à l'automne dernier, je n'avais jamais rencontré de Diptères vivant soit en commensaux, soit en parasites sur les très nombreuses larves d'Ephéméroptères que j'ai examinées.

C'est le 23 septembre 1963, dans le Rhône, à Lyon, que je trouvais pour la première fois, une larve âgée appartenant très probablement à l'espèce *Rhithrogena aurantiaca* (Burm.), portant sous les fourreaux alaires une nymphe de Chironomide. La larve de *Rhithrogena*, au moment de sa capture, possédait des téguments uniformément blanc jaunâtre, ce qui indiquait qu'elle venait juste de muer. Transportée au laboratoire et élevée à la température de 10° C, le Chironomide adulte (imago femelle) était obtenu le 28 septembre 1963. A la surface de l'eau du bac d'élevage flottait la dépouille nymphale du Diptère (Pl. I, fig. 1). La larve de l'Ephéméroptère fut maintenue en élevage, toujours à 10°. Cette larve qui avait été capturée à son dernier stade, présentait bientôt les signes annonçant sa transformation prochaine en subimago : développement et plissement des ailes dans la ptérothèque, contours du subimago visibles par transparence en particulier dans la région postérieure de l'abdomen où s'observaient les 2 cerques du subimago engagés dans ceux de la

larve. Mais le 7 octobre 63, soit 9 jours après l'envol du Chironomide adulte, la larve de *Rhithrogena* (Pl. I, fig. 3) mourait sans avoir libéré le subimago.

Le 30 septembre 1963, au cours d'un autre prélèvement de faune, également dans le Rhône à Lyon, je rencontrais une autre larve d'Ephéméroptère parasitée. Il s'agissait d'une jeune *Heptagenia sulphurea* (Müller), à fourreaux alaires peu développés, s'étendant seulement jusqu'aux 2/3 du 2^e segment abdominal. Sous les ptérothèques, se trouvait un étui percé à l'extrémité, vide de son contenu, qui rappelait tout à fait par son aspect, sa forme et son emplacement celui trouvé sur *Rhithrogena*. Il semble donc bien qu'il s'agissait, là aussi, d'un Chironomide parasite dont l'adulte s'était envolé avant la capture de la larve-hôte. La larve d'*Heptagenia sulphurea*, transportée au laboratoire, et élevée à 10°, ne vécut que jusqu'au 4 octobre 1963 (soit 4 jours après sa capture), sans avoir mué (Pl. I, fig. 4).

Si l'on se réfère aux travaux antérieurs (GOETGHEBUER, 1932 ; CODREANU, 1939 ; BERTRAND, 1954), il est à peu près certain que l'imago femelle du Chironomide obtenu appartient à l'espèce *Symbiocladius rhithrogenae* Zavr. (Pl. I, fig. 2) : nervation alaire (Pl. II, fig. 1), absence de peignes sur les tarsi (Pl. II, fig. 2), forme des épines portées par l'extrémité distale des tibias (Pl. II, fig. 3), forme des griffes à l'extrémité des pattes (Pl. II, fig. 4). J'ai fait, cependant, deux remarques qui ne concordent pas exactement avec les observations de CODREANU, l'une morphologique, l'autre biologique. Le palpe maxillaire de l'imago obtenu (Pl. II, fig. 5) ne se présente pas sous la « forme irrégulière, tortueuse », décrite par CODREANU. D'autre part, ce même auteur, décrivant la sortie du Chironomide imago, précise qu'au moment où la nymphe perce le sac dans lequel elle était enfermée sur l'Ephéméroptère-hôte, la « peau nymphale flotte béante sur l'eau, alors que sa partie postérieure se trouve encore incluse dans le sac ». L'auteur ajoute cependant : « Par une trop grande épaisseur d'eau, la nymphe de *Symbiocladius* peut exceptionnellement sortir de son sac et monter seule à la surface ». Dans mes élevages, le Chironomide s'est comporté comme s'il s'était trouvé en eau profonde, alors que le caillou portant la larve de *Rhithrogena*-hôte n'était situé que sous une hauteur d'eau de 10 cm environ.

Heptagenia sulphurea n'avait jamais été signalée comme espèce susceptible d'être parasitée par un Chironomide. Dans le Rhône, le parasitisme de cette espèce apparaît comme tout à fait accidentel. En effet, dans le fleuve, à Lyon, cette espèce domine nettement parmi les larves d'Ephéméroptères. Au cours de nombreux prélèvements, j'en ai certainement capturé plusieurs centaines, sinon des milliers d'exemplaires. Or, je n'ai, en tout, observé qu'un seul spécimen parasité.

Une larve parasitée appartenant très probablement à l'espèce *Rhi-*

PLANCHE II : Imago femelle de *Symbiocladius rhithrogenae*.

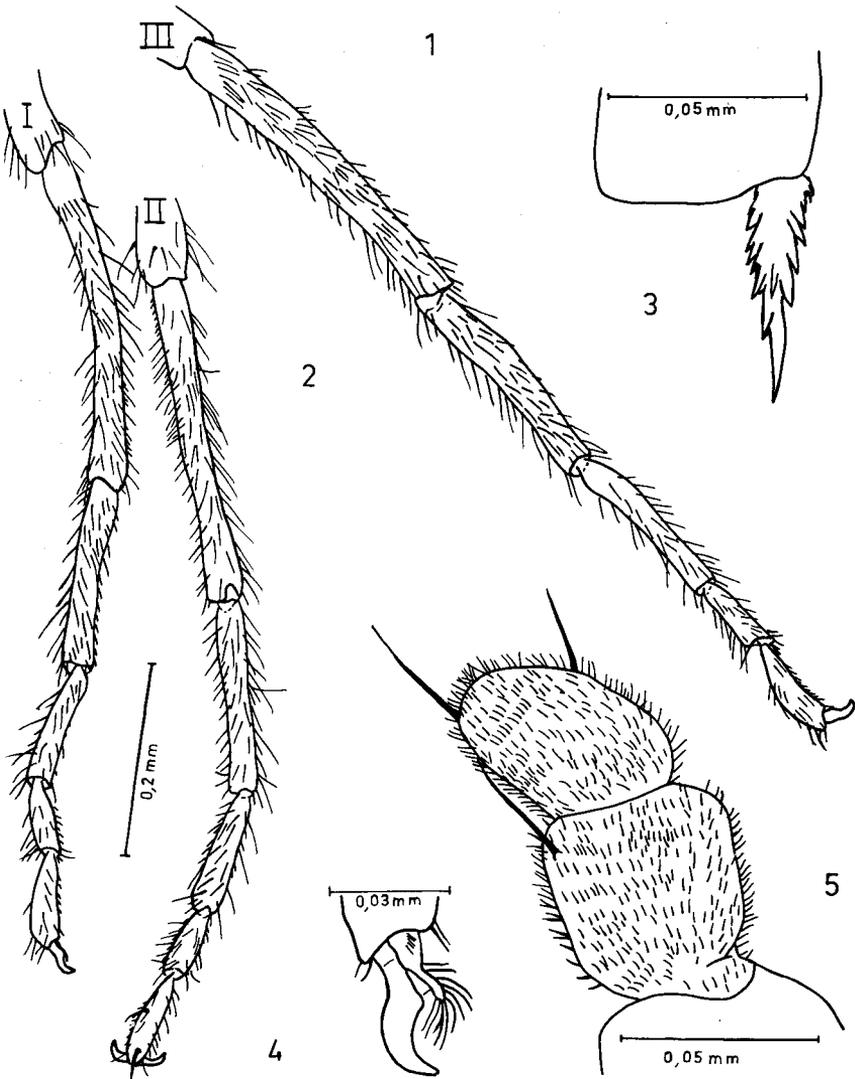
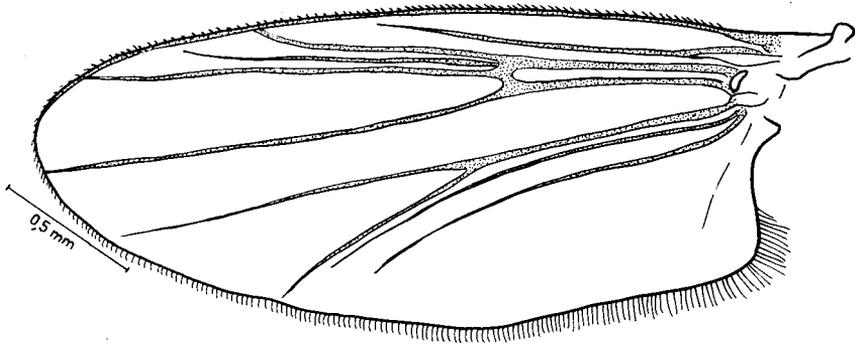
Fig. 1 — Aile.

2 — Tarsi des pattes I, II, III.

3 — Eperon de l'extrémité distale du tibia de la 3^e patte.

4 — Extrémité de la 1^{re} patte.

5 — Les 2 articles distaux du palpe maxillaire.



throgena aurantiaca avait déjà été signalée par HUBAULT en 1927. L'unique exemplaire parasité que j'ai capturé ne me permet pas de déduire de façon certaine, comme pour *H. sulphurea*, qu'il s'agit d'un parasitisme exceptionnel. En effet, cette espèce peuple normalement le Rhône car, par l'intermédiaire d'un piège lumineux, j'obtiens chaque année, régulièrement, un certain nombre d'adultes. Mais les larves doivent habiter le chenal du fleuve et ne se rencontrent dans la faune littorale, la seule accessible, que dans des conditions exceptionnelles de baisse du niveau des eaux du fleuve. De ce fait, au cours des pêches des années antérieures, je n'ai capturé au total qu'une quinzaine d'individus, nombre beaucoup trop faible pour établir un pourcentage de parasitisme correct.

Mise à part la difficulté évoquée ci-dessus quant à l'évaluation du pourcentage de parasitisme chez *R. aurantiaca*, il semble que l'hébergement de Chironomides parasites par des larves d'Ephéméroptères peuplant les cours d'eau de la région lyonnaise, soit extrêmement faible, sinon négligeable. Beaucoup de ruisseaux de cette région, tels le ruisseau de la Balme, l'Yzeron, le Garon, ont, par exemple, une faune riche en larves de *R. semitincta*, espèce-hôte par excellence pour *Symbiocladius rhithrogenae* (les larves parasitées observées par les auteurs et attribués à l'espèce *R. semicolorata*, sont certainement des larves de *R. semitincta* — KIMMINS, 1936). Or au cours de nombreux prélèvements, je n'ai jamais rencontré de larves porteuses du Chironomide.

Si l'on considère les stations citées dans la littérature comme recelant dans leur faune des larves d'Ephéméroptères parasitées dans un pourcentage important, on constate qu'il s'agit de torrents de montagne, donc rapides et froids, à eaux très oxygénées, et situés le plus souvent à une altitude assez élevée. La seule exception est donnée par SCHOENEMUND (1930) qui précise avoir rencontré des *Heptagenia lateralis* parasitées dans les cours d'eau lents de l'Ems et de Lippe. Les Orthoclaudiinae sont des Chironomides qui habitent normalement les eaux rapides, froides et très oxygénées. HUBAULT (1927) les signale, par exemple, comme peuplant les torrents de montagne à la limite des glaciers, dans des régions où la température de l'eau avoisine $-0,5^{\circ}$. RÉMY (in HUBAULT, 1927) a fait des observations analogues au Groënland. On peut donc émettre l'hypothèse que, dans les ruisseaux de la région lyonnaise, la température généralement élevée des eaux en été, freine ou même empêche le développement de *S. rhithrogenae*. Il faut citer, à l'appui de cette idée, les observations de Mlle VERRIER (1952) faites en Auvergne. Dans cette région, l'auteur capturait régulièrement, dans 2 stations, des larves de *Rhithrogena alpestris* et d'*Ecdyonurus venosus* parasitées dans une proportion comprise entre 2 et 4 %. En 1951, Mlle VERRIER capture, dans une station, des *Ecdyonurus venosus* et des *Ecdyonurus forcipula* parasités à 20 % et, dans l'autre station, les mêmes espèces parasitées à 80 %. L'examen des conditions météorologiques établies en Auvergne, en 1951, révèle une augmentation sensible de la hauteur d'eau tombée mensuellement par rapport à la normale au cours des mois de mai à fin août, une température moyenne également inférieure et une insolation relativement faible. Bien que je n'aie rencontré que 2 larves parasitées, à Lyon, au cours de l'automne dernier et que la comparaison avec les observations de Mlle VERRIER qui portent sur un grand nombre de larves, ne soit statistiquement pas valable, il est tout de même inté-

ressant de constater dans la région lyonnaise, au cours de l'unique année où j'ai rencontré des larves parasitées, des conditions météorologiques comparables à celles de l'Auvergne en 1951. Dans les deux cas, une des conséquences des conditions météorologiques exceptionnelles a été l'établissement de températures assez basses des eaux au cours de l'été. Mlle VERRIER a pensé que l'augmentation du pourcentage des Ephéméroptères parasités résidait dans un retard de deux mois, par rapport aux années normales, de « l'évolution de l'hôte et de son parasite ».

Considérant l'habitat normal des larves libres des Orthocladiinae, et les stations précédemment décrites du parasite, je pense qu'on peut concevoir que la basse température de l'eau, plus que l'altitude, joue un rôle dans l'établissement de cette liaison parasitaire Ephéméroptère-*Symbiocladius*.

CONCLUSION.

L'étude comparative des différents travaux se rapportent au commensalisme ou au parasitisme chez les larves d'Ephéméroptères montre que le problème des causes et de la nature des liaisons Ephéméroptères-Diptères est encore loin d'être résolu. Il me semble que seule une étude minutieuse, dans les diverses stations décrites, des conditions de milieu offertes aux larves d'Ephéméroptères porteuses de Diptères commensaux ou parasites, permettra de résoudre, au moins partiellement, l'énigme posée par ces associations.

(Laboratoire de Zoologie Générale, Faculté des Sciences de Lyon).

TRAVAUX CONSULTÉS.

- BERNER (L.), 1954. — Phoretic association between a species of *Simulium* and a mayfly nymph, with a description of the nymph (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 12, 7, pp. 116-121).
- BERTRAND (H.), 1954. — Les Insectes aquatiques d'Europe. (*Encyclopédie Entomologique*, Ser. A, 31, Vol. 2, pp. 246-344).
- CLAASSEN (P. W.), 1922. — The larva of a Chironomid (*Trissocladius equitans* n. sp.) which is parasitic upon a may-fly nymph (*Rhithrogena* sp.). (*Kansas Univ. Sc. Bull.*, 14, n° 16, pp. 395-405).
- CODREANU (R.), 1939. — Recherches biologiques sur un Chironomide *Symbiocladius rhithrogenae* (Zavr.) ectoparasite « cancérogène » des Ephémères torrenticoles. (*Arch. Zool. Exp. Gén.*, 81, fasc. 1, pp. 1-283).
- CORBET (P. S.), 1960. — A new species of *Afronurus* (Ephemeroptera) and its association with *Simulium* in Uganda. (*Proc. r. Entomol. Soc. London*, Ser. B, 29, n° 5-6, pp. 68-72).
- CORBET (P. S.), 1961. — The biological significance of the attachment of immature stages of *Simulium* to mayflies and crabs. (*Bull. Entomol. Res.*, 52, n° 4, pp. 695-699).
- DORIER (A.), 1926. — Sur le commensalisme de la larve de *Ductylocladius brevipalpis* Goetghebuer (Chironomide). (*C. R. Acad. Sc.*, 183, pp. 809-811).
- EDWARDS (F. W.), 1929. — Some commensal midges. (*Nat. Hist. Mag.*, 2, pp. 92-96).
- FREEMAN (P.), 1954. — A new African species of *Simulium* (Diptera, Simuliidae) in phoretic association with mayfly nymphs. (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, 7, n° 74, pp. 113-115).
- GILLIES (M. T.), 1951. — Association of a chironomid (Diptera) larva with *Ephemeru danica* L. (Ephemeroptera). (*Ent. Month. Mag.*, 87, pp. 200-201).
- GOETGHEBUER (M.), 1932. — Diptères Chironomidae IV. (Faune de France, 23, Lechevalier, Paris, 204 pages).
- GRENIER (P.), MOUCHET (J.), 1958. — Premières captures au Cameroun, d'une Simulie du complexe *neavei* sur des Crabes de rivières et de *Simulium berneri* Freeman sur des larves d'Ephémères. Remarques sur la signification biologique de ces associations. (*Bull. Soc. Pathol. Exot.*, 51, n° 6, pp. 968-980).

- HENSON (H.), 1955. — On *Hydrobaenus ephemerae* (Kief.). Chironomidae: Diptera. (*Entomologist*, 88, pp. 131-136).
- HENSON (H.), 1956. — Phoresis and parasitism in Ephemeroptera and Diptera. A review. (*Naturalist*, n° 859, pp. 125-131).
- HUBAULT (E.), 1927. — Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, Suppt. 9, 388 pages).
- KIMMINS (D. E.), 1936. — *Rhitrogena semicolorata* Curtis and *R. semitincta* Pictet (Ephem.). (*Entomologist*, 69, pp. 279-280).
- MARLIER (G.), 1950. — Sur deux larves de *Simulium* commensales de nymphes d'Ephémères. (*Rev. Zool. Bot. Afr.*, 43, pp. 135-144).
- SCHOENEMUND (E.), 1930. — Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. (Die Tierwelt Deutschlands, 19, Fischer, Jena, 106 pages).
- SOMEREN (V. D. VAN, Mc MAHON (J.), 1950. — Phoretic association between *Afronurus* and *Simulium* species, and the discovery of the early stages of *Simulium neavei* on freshwater crabs. (*Nature*, 166, pp. 350-351).
- SULC (K.) a ZAVREL (J.), 1924. — O epoikickych a parasitickych larvach Chironomidu (*Acta Soc. Sc. Nat. Morav.*, 1, fasc. 9 pp. 353-382).
- VERRIER (M.-L.), 1952. — Contribution à la faune de l'Auvergne. Note sur quelques *Ecdyonurus* (Ephéméroptères). (*Bull. Soc. Hist. Nat. Auvergne*, 17, pp. 21-25).
- WAUTIER (J.), 1952. — Introduction à l'étude des biocoenoses (Ferréol, Lyon, 124 pages).

Présenté à la Section Générale en sa séance du 18 janvier 1964.
