

STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES DU HAUT-RHÔNE FRANÇAIS

17. — LE CYCLE VITAL D'*EPHEMERELLA IGNITA* (PODA, 1761) (*EPHEMERELLIDAE, EPHEMEROPTERA*) DANS LE RHÔNE LYONNAIS

par Teresa JAZDZEWSKA

Uniwersytet Łódzki Zakład Zoologii Ogólnej
Instytutu Biologii Środowiskowej
90.237 Łódź ul. S. Banacha 12/16 (Pologne)

et

Département de Biologie animale et Zoologie
Université Cl. Bernard - Lyon 1

43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne (France)

Par suite des différents types d'aménagements prévus sur le Haut-Rhône français, des études hydro-biologiques ont été entreprises sur cette partie du fleuve, dès la fin de l'année 1974 (ROUX, 1976). Dans un premier temps, elles visaient à réaliser l'inventaire faunistique du fleuve lui-même et de ses annexes. Elles ont été accompagnées très rapidement d'études concernant le cycle biologique de certaines espèces et la dynamique de leurs populations. Ces différents travaux devraient permettre d'apprécier ultérieurement la productivité des écosystèmes du Rhône.

Le but du présent travail, réalisé au Laboratoire d'Ecologie et Dynamique des populations de l'Université Lyon I, se propose de décrire le cycle vital d'*Ephemerella ignita* (Poda), une des espèces d'Ephéméroptères dominantes à la station de Jons.

Ephemerella ignita est une espèce commune en Europe, plusieurs publications traitent non seulement de sa répartition mais aussi de sa biologie. Dans le nord des Iles Britanniques, les larves de cette espèce ont été récoltées d'avril à septembre (MACAN, 1957 a, 1957 b; MAITLAND, 1965; EGGLESHAW MAC-

KAY, 1967; ELLIOT 1967). Dans les autres régions des Iles Britanniques, les larves d'*Ephemerella ignita* sont présentes, soit au cours des mêmes périodes (LANGFORD, 1971; BROOKER, MORRIS, 1978), soit pendant presque toute l'année (PERCIVAL, WHITEHEAD, 1930; BASS, 1976), soit principalement en été avec cependant quelques larves en automne (ELLIOT, 1978).

En Europe continentale, les données diffèrent. En Europe centrale (PLESKOT, 1958; MÜLLER-LIEBENAU, 1960; LANDA, 1968; JAZDZEWSKA, 1971), les larves n'ont été récoltées qu'au printemps et en été, mais dans les Pyrénées atlantiques GUILLOUZIC (1965) et THIBAUT (1971 a) les capturent pendant presque toute l'année. THIBAUT (1971 a) cite aussi le cas du Danemark où, après un automne doux, de jeunes larves d'*Ephemerella ignita* ont été rencontrées en janvier, en compagnie des larves âgées de l'année précédente.

On peut encore ajouter que PLESKOT (1958) et ELLIOT (1967) signalent la présence de jeunes larves après la période d'envol, notamment en octobre ou novembre.

Des recherches sur le terrain s'avèrent donc indispensables pour connaître le cycle vital d'*Ephemerella ignita* dans le Rhône.

1. — DESCRIPTION DES STATIONS D'ÉTUDE

Les prélèvements ont été effectués dans le Rhône, dans la région de Jons, à une vingtaine de kilomètres en amont de Lyon. A ce niveau, le Rhône est divisé en deux bras artificiels : le canal de Jonage et le canal de Miribel, dont les débits sont régulés par le barrage de Jons (fig. 1). Ces deux canaux, qui se rejoignent en amont immédiat de Lyon, ensèrent toute une série d'anciens bras du Rhône, dénommés le Vieux Rhône. Les prélèvements ont été réalisés de manière régulière à une station située sur le canal de Jonage, à 500 mètres environ en aval du barrage de Jons. Dans ce secteur, le canal s'étale sur une largeur d'environ 90 mètres et le chenal est profond de 3 à 6 mètres. La rive droite, au niveau de laquelle ont été réalisées les récoltes de faune, est bordée d'une phragmitaie, tandis que la rive gauche, plus abrupte, est boisée. La végétation aquatique est peu abondante sur le fond.

Des prélèvements complémentaires ont été effectués sur le canal de Miribel et sur le Vieux Rhône, en utilisant le filet de Surber.

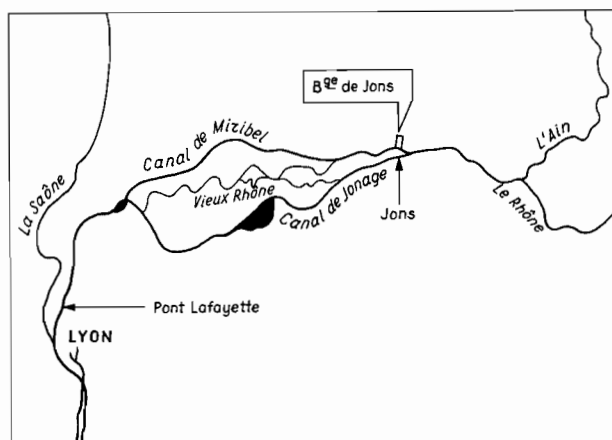


FIG. 1. — Emplacement des stations d'étude.

2. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

La majorité des Ephéméroptères a été recueillie à la station de Jons, en utilisant la technique des substrats artificiels décrite par ROUX et COLL. (1976). Durant la période du 5 avril au 27 octobre 1977, un prélèvement était effectué tous les 7 à 10 jours, les substrats artificiels ayant séjourné dans le milieu de 3 à 4 semaines. 25 prélèvements, renfermant au total 4 980 larves d'Ephéméroptères, ont ainsi été obtenus. Certains substrats artificiels ont vraisemblablement été déplacés par des inconnus, notamment ceux retirés le 18 juillet et le 10 août.

Au début, les tris de faune étaient effectués en utilisant un tamis à maille de 0,5 mm, mais dès mai, l'emploi d'un tamis à maille de 0,25 mm a permis d'éviter la perte des très jeunes larvules.

Des élevages de larves ont également été réalisés au laboratoire dès le 5 avril, à partir de larves récoltées dans les substrats artificiels. A partir du 15 juillet, lorsque les larves étaient rares dans les substrats artificiels, les larves capturées par Surber dans le canal de Miribel et le Vieux-Rhône ont alors été utilisées. Au total ce sont 205 larves d'*Ephemerella ignita* qui ont été suivies en élevage. Chaque larve était placée isolément dans une petite boîte en plastique transparent disposée dans une enceinte dont la température variait en fonction de celle du Rhône à Lyon. Tous les 2 ou 3 jours les dépouilles nymphales étaient récoltées, les dates des mues notées et les larves de ces élevages étaient mesurées vivantes une fois par semaine.

En plus de ces élevages au laboratoire, de juillet à octobre, 22 larves ont été placées dans le Rhône lui-même à Lyon, à partir d'un bateau amarré en permanence à l'aval immédiat du Pont Lafayette. Les larves sont déposées dans des boîtes du même type que celles utilisées au laboratoire mais dont 4 faces pleines sont remplacées par un fin grillage permettant d'y enfermer des larves de taille égale ou supérieure à 3,5 mm.

Toutes les mesures ont été effectuées sous la loupe binoculaire à l'aide d'un micromètre oculaire.

Les mesures suivantes ont été réalisées soit sur les larves vivantes, soit sur leurs exuvies, soit sur les larves mortes :

- longueur totale (non compris les cerques);
- largeur maximale de la tête;
- longueur et largeur du pronotum;
- longueur au centre du mésonotum et longueur maximale du mésonotum;
- largeur maximale du 9^e sternite.

3. — RÉSULTATS

3.1. LES EPHÉMÉROPTÈRES À LA STATION DE JONS (Tableau I).

Le tableau I fournit la liste d'abondance des espèces récoltées à ce niveau. Certaines larvules très jeunes ou mal conservées n'ont pu être déterminées jusqu'à l'espèce de manière sûre. Cependant la majorité des individus « *Heptageniidae gen. sp.* » appar-

tiennent vraisemblablement à l'espèce la plus fréquente *Heptagenia sulphurea*; de même les jeunes larves indéterminées du genre *Baetis* Leach correspondent soit à *Baetis fuscatus* L. ou à *Baetis lutheri* Müller-Liebenau.

Les figures 2 et 3 présentent sous forme de diagrammes, d'une part les nombres absolus, d'autre part les pourcentages de chaque espèce au sein de chaque prélèvement. Il apparaît nettement qu'*Heptagenia sulphurea* et *Ephemerella ignita* sont les deux espèces dominantes dans le fleuve, accompagnées régulièrement, mais en nombre beaucoup plus faible, par *Potamanthus luteus* et les larves des genres *Caenis* et *Baetis*.

La faible représentation de certaines espèces dans la faune d'Ephéméroptères à Jons est peut-être due au mode de récolte utilisé qui favoriserait les espèces pétricoles et échantillonnerait mal les espèces liées à la végétation aquatique. La végétation aquatique étant réduite à ce niveau, on peut malgré tout supposer que la représentation obtenue est assez fidèle.

Heptagenia sulphurea est l'espèce la plus abondante dans tous les prélèvements, les plus petites

TABLEAU I

Les larves d'Ephéméroptères récoltées dans le Rhône à Jons, à l'aide de substrats artificiels

Espèces	Mois							
	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Total
<i>Baetis lutheri</i> Müller-Liebenau		4				1		5
<i>Baetis fuscatus</i> L.		1		2	3	6		12
<i>Baetis</i> sp.	5	4	4	5	7	67		92
<i>Baetidae</i> gen. sp.						1		1
<i>Rhithrogena semicolorata</i> (Curt).	2	1						3
<i>Rhithrogena</i> sp.	1	1						2
<i>Heptagenia coeruleans</i> Rostock				4				4
<i>Heptagenia sulphurea</i> (Müll.)	208	309	90	144	290	1269	176	2486
<i>Ecdyonurus</i> sp.	2	3	8	8				21
<i>Heptageniidae</i> gen. sp.	6	34	16 + 1	70	98	517		742
<i>Ephemerella ignita</i> (Poda)	63	808	168	354	44	25		1462
<i>Caenis macrura</i> Stephens				5				5
<i>Caenis</i> sp.	15	49	8	6		15		93
<i>Paraleptophlebia</i> sp.		1						1
<i>Potamanthus luteus</i> (L.).	12	32	5	2				51
Total	314	1247	300	600	442	1901	176	4980

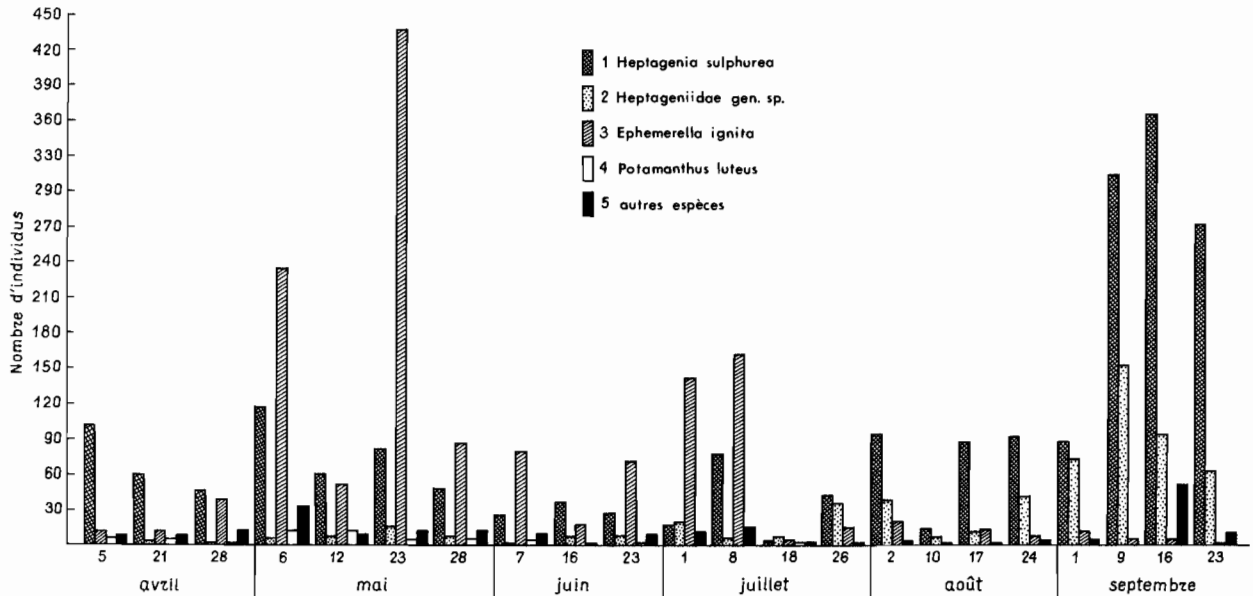


FIG. 2. — Nombre d'individus récoltés à chaque prélèvement.

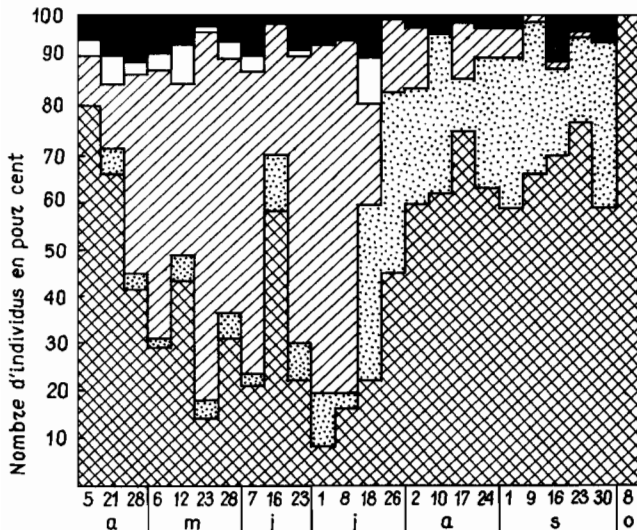


FIG. 3. — Pourcentages des différentes espèces récoltées à chaque prélèvement (même légende que pour la figure 2).

larvules apparaissant à la fin de l'été et en automne. Ces observations sont conformes à celles de EL KALLAB-WAKIM (1978) sur le cycle biologique de cette espèce dans le Rhône à Lyon. C'est lorsque les larves d'*Heptagenia* sont les moins nombreuses, en mai-juin-juillet, que celles d'*Ephemerella ignita*

sont les mieux représentées. Par contre dès le mois d'août leur nombre décroît fortement et en octobre aucune larve de cette espèce n'a été capturée. Les cycles biologiques de ces deux espèces semblent donc fort différents.

3.2. REMARQUES SUR LA MORPHOLOGIE DES LARVES d'*Ephemerella ignita*.

Les proportions des différentes parties du corps d'*Ephemerella ignita* varient durant la vie larvaire. Chez les plus petites larves (taille de l'ordre du mm) la longueur du pronotum est presque égale à celle du mésonotum au niveau de la ligne médiane. Lorsque la larve s'accroît, le rapport entre la longueur du mésonotum et celle du pronotum augmente. Les fourreaux alaires apparaissent d'abord comme de petites denticulations chez les larves de 1,5 à 2 mm.

Au cours de nos recherches, 158 larves du dernier stade ont été récoltées. Il apparaît que dans une même population d'*Ephemerella ignita*, la longueur des larves du dernier stade varie beaucoup, entre 5,0 et 8,5 mm.

Pour la majorité des larves âgées l'extrémité des fourreaux alaires atteint le bord postérieur du 1^{er}

tergite, ou s'étend même sur le 2^e tergite de l'abdomen. Non seulement les fourreaux alaires s'allongent au cours du développement, mais ils deviennent aussi plus larges et plus bombés. En même temps l'écartement entre les bords internes des fourreaux alaires se modifie. Ces bords sont très écartés chez les jeunes larves, tandis qu'ils convergent et forment un angle aigu chez celles du dernier stade. En valeur absolue, la longueur maximale du mésonotum des individus du dernier stade varie entre 2,0 et 3,0 mm.

Parmi les larves du dernier stade, ce sont les larves ♀ qui atteignent les tailles maximales (fig. 5). Pour les ♂, non seulement leur taille est plus petite, mais la longueur de leur pronotum et la largeur de leur 9^e sternite sont également plus faibles.

On remarquera que les larves du dernier stade atteignent les plus grandes tailles non seulement en fin de saison, mais aussi dès le mois de mai pour certaines d'entre elles, les larves de taille moyenne étant récoltées en milieu de saison (fig. 5). THIBAULT (1971) a noté des différences de taille entre des larves âgées chez les espèces polyvoltines. EL KALLAB-WAKIM (1978) a également observé des variations saisonnières de la taille des larves de tous les stades de l'espèce *Heptagenia sulphurea*, espèce univoltine dans le Rhône. Dans ce dernier cas, la taille moyenne des larves était plus faible à la fin de la période d'envol.

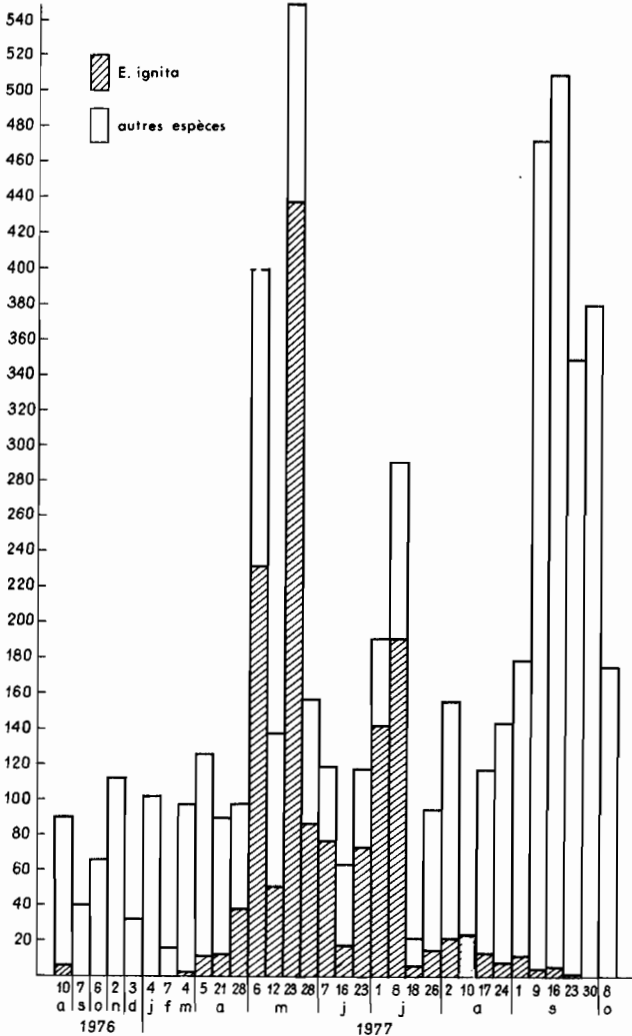


FIG. 4. — Nombres d'*Ephemera ignita* et des autres Ephéméroptères récoltés à l'aide de substrats artificiels en 1976 et 1977.

3.3. DÉVELOPPEMENT d'*Ephemera ignita* À JONS.

La figure 4 fournit la représentation des captures effectuées à l'aide des substrats artificiels. A mes résultats personnels ont été ajoutées les captures

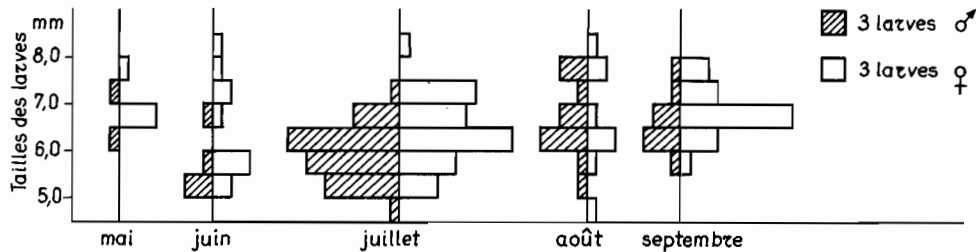


FIG. 5. — Taille des larves d'*Ephemera ignita* du dernier stade.

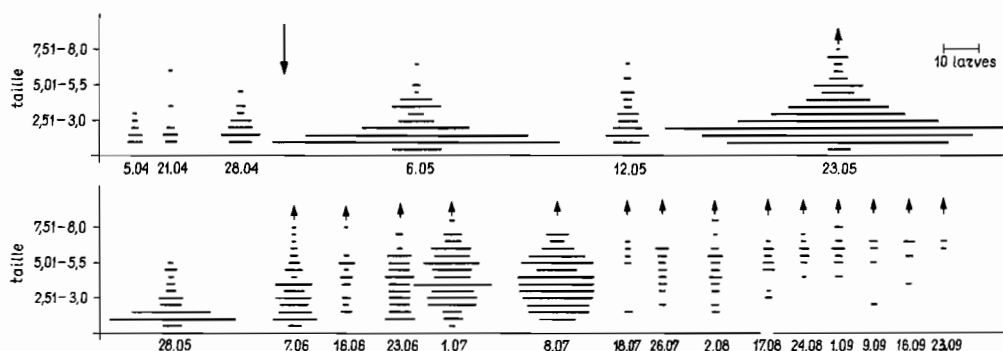


FIG. 6. — Diagramme des tailles des larves d'*Ephemerella ignita* en 1977.

effectuées par d'autres membres du laboratoire * en automne 1976 et durant l'hiver 1976-1977.

On constate qu'à partir de septembre 1976 et jusqu'en février 1977 aucune larve d'*Ephemerella ignita* n'a été récoltée. Les larves apparaissent de manière isolée en mars et au début d'avril 1977, elles sont très nombreuses de mai à mi-juillet, puis leur nombre diminue progressivement pour disparaître en octobre.

Les diagrammes de la figure 6 représentent la répartition des larves en classes de taille de 0,5 mm. Dans les premiers prélèvements, les petites larves dominent, mais quelques larves de 4,5 à 6,5 mm existent déjà. En mai ce sont les larves les plus petites qui sont les plus nombreuses, par contre en juin leur prépondérance diminue traduisant probablement un ralentissement du nombre des éclosions. En juillet les larves de grande taille sont nombreuses et à partir de septembre leur longueur dépasse 3,5 mm.

La présence de petites larves durant une aussi longue période, d'avril à juillet, permet de supposer que les éclosions s'étalent largement. D'après DEGRANGE (1960), les larves néonates de cette espèce mesurent 0,42 mm. Les plus petites larves récoltées dans nos paniers mesurant déjà 1 mm, on peut penser que les premières éclosions ont été précoces et se sont probablement produites bien avant les premières captures (fig. 6).

* Je remercie notamment M. H. TACHET qui m'a aimablement communiqué ces résultats.

La présence ultérieure d'un plus petit nombre de larves dans les paniers peut s'expliquer par l'envol de certaines d'entre elles. Les premières larves avec des fourreaux alaires sombres, donc proches de l'envol, ont été capturées le 23 mai 1977. De telles larves étaient présentes, en général en nombre réduit, dans tous les prélèvements suivants. Les dernières larves capturées à Jons le furent le 23 septembre 1977; dans les stations du Vieux-Rhône quelques larves ont encore été récoltées entre le 29 septembre et le 10 octobre 1977.

3.4. OBSERVATIONS CONCERNANT LE DÉVELOPPEMENT DES LARVES EN ÉLEVAGE.

En élevage la mortalité est importante, particulièrement pour les très jeunes larves.

Les mues ne se produisent pas avec régularité, des larves de taille comparable présentent des durées d'intermues très différentes. Ainsi, certaines d'entre elles muent plus fréquemment, notamment durant la période chaude, en juin-juillet, tandis que d'autres présentent des intermues très longues.

Le développement des 35 larves mises en élevage au laboratoire et celui des 9 larves mises en élevage dans le Rhône est représenté sur la figure 7. Lorsque l'exuvie était détruite, seule la date de la mue a été indiquée.

Parmi les larves les plus petites mises en élevage en mai et début juin, on relève un groupe de larves

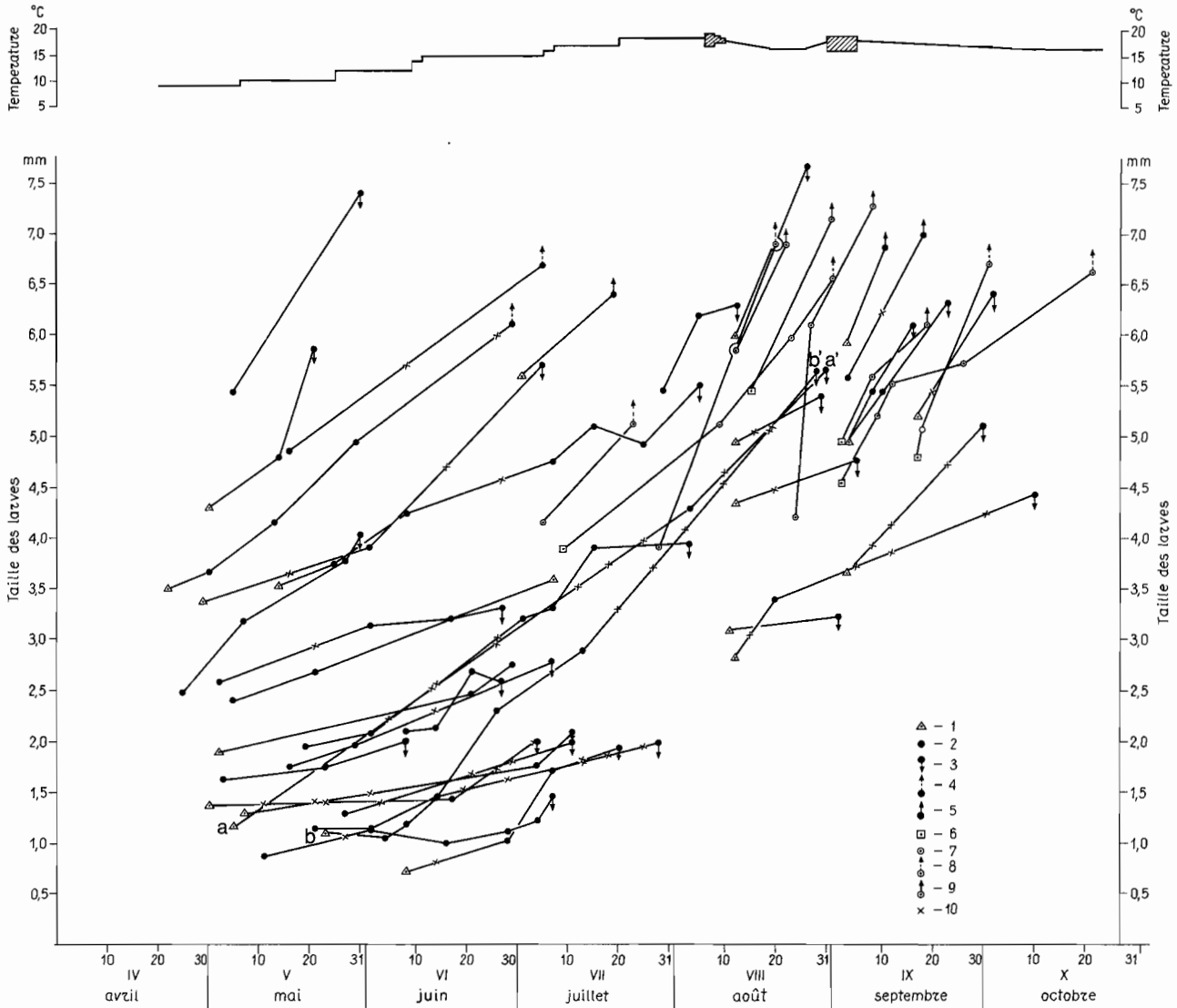


FIG. 7. — Développement de 35 larves d'*Ephemera ignita* en élevage au laboratoire et de 9 larves dans le Rhône lui-même à Lyon (Pont Lafayette). Légende: mesures 6 à 9 effectuées sur les larves en élevage dans le Rhône. 1 et 6: mesure de la taille effectuée sur la larve vivante; 2 et 7: mesure de la taille sur l'exuvie; 3, 4 et 8: mesure de la taille sur la larve morte; 5 et 9: mesure de la taille sur la dernière exuvie; 10: date de la mue, mesure impossible, l'exuvie étant détruite. Les lignes a, a' et b, b' correspondent aux larves qui ont survécu le plus longtemps en élevage.

qui se développent très lentement puisque leur taille dépasse à peine 2 mm en juillet. Les individus un peu plus grands (1,5 à 2 mm) placés en élevage à la mi-mai croissent par contre plus rapidement. Les larves de plus grande taille (supérieure à 3 mm), en élevage à la fin avril, s'accroissent plus rapidement et dès fin juin – début juillet elles sont proches de

la période d'envol. Les larves élevées les mois suivants ont donné un certain nombre d'adultes. La croissance de ces larves âgées se révèle particulièrement rapide à la fin de leur vie larvaire. En général les lots d'animaux mis en élevages parallèlement dans le Rhône et au laboratoire se développent de manière identique.

Les difficultés rencontrées lors des élevages n'ont pas permis d'établir exactement le nombre de mues et la durée de la vie larvaire, cependant la vitesse de développement, et par conséquent sa durée, dépendent non seulement du stade, mais aussi de la période de l'année. En général le développement est accéléré lorsque la température est élevée (de juillet à mi-septembre) et ce phénomène est bien plus visible chez les larves âgées, notamment celles du dernier stade. Ainsi, par exemple, une larve de 3,5 mm mise en élevage à la fin avril n'était pas proche de l'envol deux mois plus tard, tandis qu'une larve de même taille mise en élevage en juillet atteint le même stade de développement après 20 jours seulement.

Deux larves de 1 mm mises en élevage au laboratoire, l'une début mai, l'autre fin mai, atteignent le dernier stade pratiquement en même temps, 3 à 3,5 mois après. Par comparaison avec les diagrammes de la figure 5, on peut penser que la plupart des larves se sont développées de cette manière. Par contre, pour les larves qui s'écartent du groupe principal, par exemple les grandes larves observées en avril ou en mai, ou celles issues des toutes dernières éclosions, il est plus difficile de préciser leur type de développement.

Selon BRITAIN (1976) qui a réussi à obtenir le cycle complet de *Leptophlebia vespertina* à partir de l'œuf, le développement comporterait 17 à 19 mues. Malgré deux années d'observations au laboratoire, EL KALLAB-WAKIM (1978) n'a pas réussi à établir le nombre exact de mues des larves d'*Hep- tagenia sulphurea*; en rapprochant ses propres expériences de travaux d'autres chercheurs, cet auteur signale que le nombre de mues peut varier avec les individus et avec la saison.

Dans nos élevages, les deux larves qui ont vécu le plus longtemps ont effectué 9 et 10 mues, sans compter la mue supplémentaire pour parvenir à l'envol. De plus les observations ont été effectuées non à partir de l'œuf mais à partir de larves de 1 mm de longueur. Avec un certain nombre de réserves on peut penser qu'*Ephemerella ignita* effectue 12 à 14 mues au cours de son développement larvaire.

DISCUSSION

Le cycle vital d'*Ephemerella ignita* (Poda) dans le cours lyonnais du Rhône est comparable à ce que l'on observe dans le Nord des Iles Britanniques et en Europe Centrale (MACAN, 1957; MAITLAND, 1965; LANDA, 1968; JAZDZEWSKA, 1971). Dans toutes ces régions, les larves sont présentes d'avril à septembre, et cette espèce d'Ephéméroptère semble bien s'y comporter en espèce univoltine.

Ce cycle biologique a conduit les auteurs à émettre diverses hypothèses. Pour NEIL (1938) une longue diapause hivernale des œufs ne serait pas possible et *Ephemerella ignita* passerait l'hiver à l'état de très petites larves qui, compte tenu de leur faible taille, ne seraient pas capturées. MACAN (1957) suppose que les œufs demeurent en diapause pendant 6 mois, d'où l'absence de larves en hiver.

Des recherches expérimentales ultérieures n'ont pas apporté de résultats concordants. BOHLE (1972) pense que la diapause est obligatoire pour le développement embryonnaire et que celle-ci est levée par un refroidissement important des œufs. Cet auteur indique, par exemple, qu'après refroidissement à 5 °C, le développement embryonnaire est plus court qu'après exposition à 7° 2 C : pour BOHLE, le développement embryonnaire est d'autant plus long que sa température hivernale est plus élevée. Par contre, ELLIOT (1978) a montré expérimentalement que les températures comprises entre 10 et 14° 2 C sont les plus favorables pour le développement embryonnaire. C'est dans ces conditions que cette phase est la plus courte (56 à 266 jours) et le pourcentage d'éclosion le plus élevé. Des températures plus basses ou plus élevées que celles mentionnées ci-dessus provoquent un allongement du développement embryonnaire et une chute du pourcentage des éclosions.

Les deux auteurs précités ont complété leur expérimentation par une étude du développement d'*Ephemerella ignita* dans le milieu naturel. BOHLE étudie des œufs déposés dans un ruisseau près de Marburg (Europe centrale) et relève en 1969 un très faible

pourcentage d'éclosion entre juillet et début décembre, tandis qu'en 1970, aucune larve n'est présente avant l'hiver, les premières éclosions se situant à la mi-mars 1971. ELLIOT a travaillé dans le petit torrent de Wilfin Beck, dans le district des Lacs (Grande-Bretagne). Les pontes d'août 1966 donnent seulement 10 à 15 % d'éclosions entre novembre de la même année et la mi-février de l'année suivante, la majorité des éclosions se situant en mars, avril et mai (ces résultats sont en accord avec les prévisions établies par le calcul d'après les données expérimentales obtenues par l'auteur au laboratoire). Les larves écloses à Wilfin Beck en novembre sont probablement mortes pendant l'hiver puisqu'ELLIOT n'en a retrouvé aucune dans les prélèvements de benthos, ni en décembre, ni en janvier.

Dans le Rhône, les plus petites larves ont été récoltées à partir du moment où a été utilisé le tamis plus fin, ce qui s'est situé en mai. On peut donc valablement penser que de très petites larves existaient déjà en avril, mais qu'elles n'ont pas été retenues par les premiers tamis utilisés, trop grossiers. Ces petites larves de mai mesuraient néanmoins déjà de 0,5 à 1 mm. Or, selon DEGRANGE (1960) les larves néonates d'*Ephemerella ignita* ont une longueur de 0,42 mm. D'autre part, les élevages (fig. 7) montrent que les petites larves augmentent de taille assez lentement, malgré des mues fréquentes. Les deux remarques précédentes laissent donc supposer que la majorité des larves de mai proviennent des éclosions du tout début du printemps. La période pendant laquelle sont capturées ces larvules se prolonge jusqu'au début juillet mais leur nombre diminue nettement à partir de juin.

Dans le Rhône lyonnais, c'est fin mai qu'a été capturée, dans un prélèvement, la première larve prête à l'envol. Dans les élevages, les premiers subimagos sont apparus en juin. Les premiers adultes, dans la nature, sont sortis en juin et ont donc donné les premières pontes à cette époque. Un problème existe donc : ces œufs déposés en juin peuvent-ils donner une génération qui terminera son complet développement avant l'hiver de la même année ? Les élevages conduits à Lyon, dans le fleuve même, ont montré que des larves de 1 mm arrivent au

subimago en 3 ou 4 mois environ. Or, des larves de 1 mm sont déjà « grandes » et il est très difficile d'évaluer exactement le temps que met une larve néonate (0,42 mm) pour atteindre cette taille de 1 mm : on doit quand même considérer que cette durée est loin d'être négligeable. Il semble donc peu vraisemblable que des œufs déposés en juin et soumis au régime thermique du Rhône lyonnais, puissent effectuer leur développement embryonnaire, pour donner des larves qui arriveraient au stade adulte en automne. *Ephemerella ignita* (Poda), dans le Rhône lyonnais et à l'époque où a été effectué ce travail, semble donc bien une espèce univoltine. Reste à expliquer la présence en avril et mai 1977 des quelques rares larves âgées capturées. Proviennent-elles de larvules écloses à la fin de l'hiver ou de larvules nées en automne 76 ? ELLIOT (1978) suppose que les éclosions de novembre ne proviennent pas d'œufs déposés l'automne précédent qui auraient eu un développement retardé, mais d'œufs pondus la même année, dès le début de l'envol de juin. En tenant compte du fait qu'en 1977 on n'a observé qu'une génération, il semble raisonnable de supposer que les larves plus âgées d'avril correspondent aux larves les plus précoces de la génération née en 1977.

Il est utile de rappeler ici brièvement les conditions thermiques du Rhône qui ont induit ce développement. Les eaux du Rhône se caractérisent par une grande amplitude thermique. De plus, 1976 fut une année exceptionnelle par une température très élevée depuis mi-juin jusqu'en août (fig. 8). Mais du 15 novembre 1976 jusqu'au 21 avril 1977, la température n'a pas dépassé 10 °C puis, après un court réchauffement, celle-ci s'est encore maintenue 10 jours en-dessous de 10 °C. A partir de mi-mai 1977, la température augmente progressivement mais, cette année là, ne dépasse presque jamais 20 °C. Dans ces conditions, le dernier prélèvement d'automne 1976 contenant des larves d'*Ephemerella ignita* s'est situé mi-septembre et ce n'est qu'en mars 1977 que furent trouvées à nouveau des larves de cette espèce. On peut souligner aussi qu'en 1976, toutes les pontes ont eu lieu lorsque la température était la plus élevée. Or BASS (1976) cite les obser-

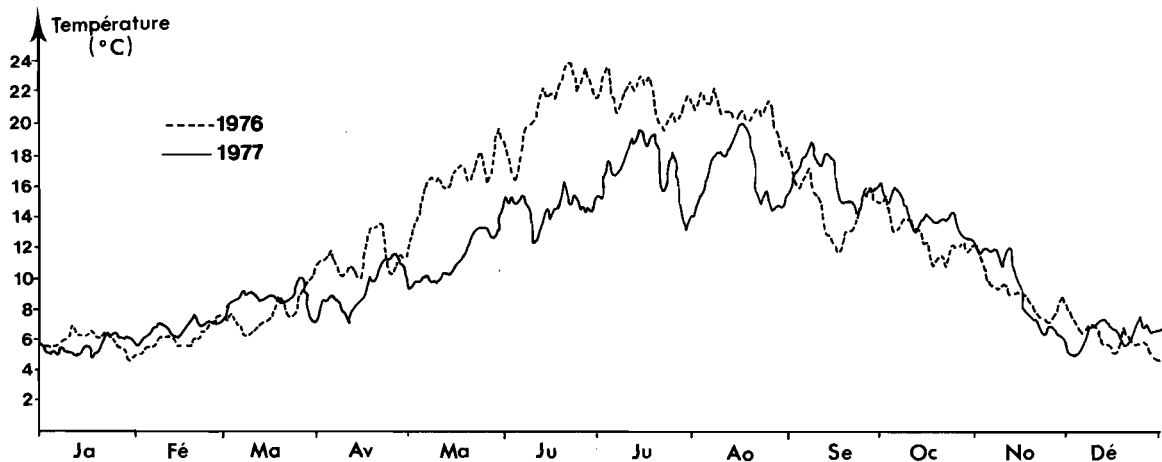


FIG. 8. — Cycle des températures de l'eau du Rhône à Jons en 1976 et 1977 (données aimablement communiquées par E.D.F.).

vations de THIBAUT selon lesquelles les éclosions les plus nombreuses ont lieu lorsque la température est comprise entre 10 et 15 °C, alors que celles-ci stoppent complètement pour des températures supérieures à 20 °C ou inférieures à 8 °C. Ces résultats sont en accord avec ceux d'ELLIOT (1978).

Il faut rappeler que le type de cycle biologique exposé dans ce travail n'est pas la règle générale. D'autres auteurs (PERCIVAL et WHITEHEAD, 1930; BASS, 1976; GUILLOUZIC, 1965; THIBAUT, 1971, a) ont signalé la présence de petites larves pendant presque toute l'année. THIBAUT (1971 a) capture également des adultes pendant 7 mois, d'avril à octobre. Mais le *Lissuraga*, torrent des Pyrénées Atlantiques, a un régime thermique spécial : la température de l'eau n'est jamais inférieure à 4°9 C, ni supérieure à 20 °C. Par comparaison avec le régime thermique de différents cours d'eau à truites (la majorité d'entre eux étant situés en Grande-Bretagne), THIBAUT (1971 b) remarque que la température de l'eau du *Lissuraga* est la plus élevée et la plus stable.

L'examen des diverses études consacrées à *Ephemera ignita* met en évidence la très grande variation de la durée du développement que ce soit la

phase embryonnaire (25 jours à 300 jours) ou la phase larvaire puisque LANGFORD (1971) relate la capture des premiers imagos 6 à 7 semaines après la récolte des très petites larves !

Ces variations très importantes du cycle biologique de cette espèce d'Ephéméroptères montrent sa capacité d'adaptation à différents climats et, par conséquent, à des régimes thermiques très divers. C'est peut-être la cause principale de la très vaste répartition géographique et écologique de cette espèce qui peuple aussi bien les ruisseaux à truites, les grands fleuves, que les rivières calmes et riches en matière organique.

REMERCIEMENTS.

Ces recherches ont été effectuées sous la direction de M. le Professeur A. L. ROUX que je tiens à remercier sincèrement de m'avoir facilité le travail.

Je suis très reconnaissante à M^{me} FONTAINE pour ses précieux conseils au sujet des Ephéméroptères.

Je tiens à leur exprimer toute ma reconnaissance pour l'intérêt qu'ils ont bien voulu porter à la mise au point de cette publication malgré leurs nombreuses occupations.

BIBLIOGRAPHIE

- BASS (J. A. B.), 1976. — Studies on *Ephemerella ignita* (Poda) in a Chalk stream in Southern England. *Hydrobiologia*, **49**, 2, 117-121.
- BOHLE (H. W.), 1972. — Die Temperaturabhängigkeit der Embryogenese und der embryonalen Diapause von *Ephemerella ignita* (Poda) (*Insecta*, *Ephemeroptera*). *Oecologia*, **10**, 253-268.
- BRITTAİN (J. E.), 1976. — Experimental studies on nymphal growth in *Leptophlebia vespertina* (L.) (*Ephemeroptera*). *Freshwat. Biol.*, **6**, 445-449.
- BROOKER (M. P.), MORRIS (D. L.), 1978. — Production of two species of *Ephemeroptera* (*Ephemerella ignita* Poda and *Rhithrogena semicolorata* Curtis) in the upper reaches of the R. Wye, Wales. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **20**, 2600-2604.
- DEGRANGE (C.), 1960. — Recherches sur la reproduction des Ephéméroptères. Thèse Fac. Sci. Univ. Grenoble, 194 p.
- EGLISHAW (H. J.), MACKAY (D. W.), 1967. — A survey of the bottom fauna of streams in the Scottish Highlands. Part 3. Seasonal changes in the fauna of three streams. *Hydrobiologia*, **30**, 3-4, 305-334.
- EL KALLAB-WAKIM (A.), 1978. — Etude du cycle biologique d'*Heptagenia sulphurea* (Müller, 1776) (*Ephemeroptera*: *Heptageniidae*) dans le Rhône, à Lyon. Thèse Doct. Spéc. Lyon, 65 p.
- ELLIOT (J. M.), 1967. — The life histories and drifting of the *Plecoptera* and *Ephemeroptera* in a Dartmoor stream. *J. Animal Ecol.*, **36**, 2, 343-362.
- ELLIOT (J. M.), 1978. — Effect of temperature on the hatching time of eggs of *Ephemerella ignita* (Poda) (*Ephemeroptera*: *Ephemerellidae*). *Freshwat. Biol.*, **8**, 51-58.
- GOUILLOUZIC (M.), 1965. — Cycle de développement de quelques Ephéméroptères du Volp. Thèse Univ. Toulouse, 34 p.
- JAZDZEWSKA (T.), 1971. — Jetki (*Ephemeroptera*) rzeki Grabi. *Pol. Pismo ent.*, **41**, 2, 243-304.
- LANDA (V.), 1968. — Developmental cycles of Central European *Ephemeroptera* and their interrelations. *Acta ent. bohemoslov.*, **65**, 4, 276-284.
- LANGFORD (T. E.), 1971. — The distribution, abundance and life-histories of stoneflies (*Plecoptera*) and mayflies (*Ephemeroptera*) in a British river, warmed by cooling-water from a power station. *Hydrobiologia*, **38**, 2, 339-377.
- MACAN (T. T.), 1957 a. — The life histories and migrations of the *Ephemeroptera* in a Stony Stream. *Trans. Soc. British Ent.*, **12**, 5, 129-156.
- MACAN (T. T.), 1957 b. — The *Ephemeroptera* of a Stony Stream. *J. Animal Ecol.*, **26**, 317-342.
- MAITLAND (P. S.), 1965. — The distribution, life cycle and predators of *Ephemerella ignita* (Poda) in the River Endrick, Scotland. *Oikos*, **16**, 1-2, 48-57.
- MÜLLER-LIEBENAU (I.), 1960. — Eintagsfliegen aus der Eifel. *Gewässer und Abwässer*, **27**, 55-79.
- NEILL (R. M.), 1938. — The food and feeding of the Brown Trout (*Salmo trutta* L.) in relation to the organic environment. *Trans. roy. Soc. Edinb.*, **59**, 481-520.
- PERCIVAL (E.), WHITEHEAD (H.), 1930. — Biological survey of the River Wharfe. 2. Report on the invertebrate fauna. *J. Ecol.*, **18**, 286-302.
- PLESKOT (G.), 1958. — Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. *Wasser und Abwasser*, p. 1-32.
- ROUX (A. L.), 1976. — Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. I. Présentation de l'étude. *Bull. Ecol.*, **7**, 4, 475-478.
- ROUX (A. L.), TACHET (H.), NEYRON (M.), 1976. — Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône Français. III. Une technique simple et peu onéreuse pour l'étude des macroinvertébrés benthiques des grands fleuves. *Bull. Ecol.*, **7**, 4, 493-496.
- THIBAUT (M.), 1971 a. — Le développement des Ephéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées Atlantiques, le Lissuraga. *Ann. Limnol.*, **7**, 1, 53-120.
- THIBAUT (M.), 1971 b. — Ecologie d'un ruisseau à truites des Pyrénées Atlantiques, le Lissuraga. II. Les fluctuations thermiques de l'eau; répercussion sur les périodes de sortie et la taille de quelques Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères. *Ann. Hydrobiol.*, **2**, 2, 241-274.