

Semivoltinisme dans des populations de haute montagne de *Baetis alpinus* Pictet (Ephemeroptera)

par Pierre Lavandier¹

RÉSUMÉ

Dans un torrent pyrénéen, le cycle biologique de *Baetis alpinus* dure un an à 1920 m d'altitude (Température : 0-11° C, enneigement : 4-6 mois/an), deux ans à 2190 m (Température : 0-7° C, enneigement : 5-8 mois/an). La taille des subimagos varie au cours de l'année et ils sont plus petits en aval qu'en amont. La fécondité (N = nombre d'œufs par femelle) est liée à la longueur du corps (L) : $N = aL^{2,85}$. La croissance s'effectue surtout au cours de la période déneigée ; elle est plus forte en début qu'en fin de cycle biologique. En amont, le taux d'accroissement en longueur des larves des populations semivoltines fut en moyenne de 1,2 % jour⁻¹ au cours de la période séparant les deux hivers de vie larvaire - Température moyenne 3,5° C.

SUMMARY

Semivoltinism in high mountain populations of *Baetis alpinus* Pictet (Ephemeroptera).

In a torrential pyrenean stream, life cycle takes one year at the altitude of 1920 m (Temperature : 0-11° C, snow cover : 4-6 months/year) and two years at 2190 m (Temperature : 0-7° C, snow cover : 5-8 months/year). The size of subimagos varies along the year and they are smaller downstream than upstream. Fecundity (N eggs per female) depends on the body length (L) : $N = aL^{2,85}$. Growth occurs chiefly when there is no snow cover and is higher at the beginning than at the end of the life cycle. Upstream, the mean growth rate in length of the larvae in the semivoltine populations had a mean value of 1,2 % day⁻¹ during the period between the two winters of the larval life - mean temperature 3,5° C.

Mots clés : cycle biologique - Éphéméroptères.

Baetis alpinus Pictet est une éphéméroptère très répandue dans les cours d'eau froids. Elle est connue pour être univoltine ou plurivoltine suivant les conditions de milieu et, plus particulièrement, selon la température (Degrange 1957 ; Landa 1968 ; Sowa 1975 ; Humpesch 1979 a, b ; Weichselbaumer 1984 ; Alba-Tercedor 1984). Les résultats présentés ici montrent que le développement de l'espèce peut être plus long lorsque les conditions de milieu sont très rigoureuses ; ils apportent quelques éléments sur la biologie et la croissance de l'espèce en haute montagne.

MATÉRIEL - MÉTHODE

Le torrent étudié, l'Estaragne, a été décrit en détail dans un travail antérieur (Lavandier 1974). Les deux localités retenues correspondent aux stations dénommées B et C

dans cette description. Elles sont situées respectivement à 2190 m et 1920 m d'altitude. Le régime des températures et la durée de la couverture neigeuse à leur niveau fait l'objet de la figure 1.

Le torrent a été prospecté de 1971 à 1973 durant la période d'accessibilité du vallon (juin-novembre). Un millier d'adultes et subimagos ont été capturés par chasse, pièges à émergence ou dans des filets de dérive. Les larves (environ 30 000) étaient recueillies à l'aide d'un filet de Surber (surface 0,1 m² - vide de maille 0,1 et 0,15 mm) - 4 à 6 relevés ont été faits 1 à 2 fois par mois. Les larves, fixées au formol, sont conservées en alcool.

La largeur des capsules céphaliques (lcc - yeux compris) sert de critère de taille. La longueur (L en mm - cerques non compris) et le poids moyen (Ps en mg - 24 heures à l'étuve à 60° C) s'en déduisent par les relations $L = 5,9 \text{ lcc} - 0,34$ et $\text{Log Ps} = 3,120 \text{ Log lcc} + 0,226$.

La structure des populations fait l'objet d'un histogramme mensuel. La longueur individuelle moyenne des larves

1. Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne 31062 Toulouse Cedex.

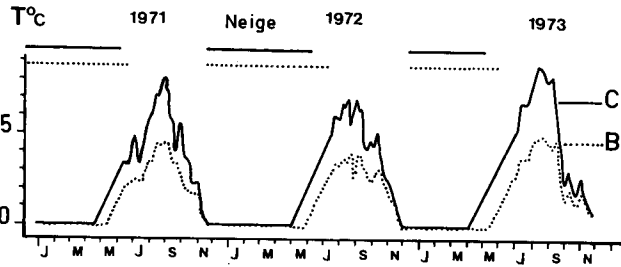


Fig. 1 : Températures moyennes hebdomadaires aux stations B (2190 m d'altitude) et C (1920 m).

de chaque génération est établi à chaque date d'échantillonnage.

RÉSULTATS

— Variations de taille.

La taille des subimagos varie au cours de la saison avec un maximum en août et un minimum à la fin de l'été (fig. 2a). Les subimagos sont significativement plus grands en amont qu'en aval (Lavandier 1982).

Ces différences se retrouvent au niveau des larves : les derniers stades larvaires, que l'on peut individualiser par la longueur des fourreaux alaires (fig. 2c), présentent une évolution saisonnière de taille qui est perceptible dès l'apparition des fourreaux alaires et qui s'accroît au cours du développement (fig. 2d).

La fécondité de l'espèce dépend de la taille des individus (fig. 2b). Le nombre (N) d'œufs comptés dans l'abdomen des larves au dernier stade ou des subimagos est lié à la longueur de l'animal (L mm) par la relation : $\text{Log } N = 2,843 \text{ Log } L + 1,725$.

— Cycle biologique et croissance larvaire.

Les discontinuités dans les histogrammes permettent d'individualiser les générations qui coexistent dans le milieu (fig. 3). Pour chacune d'elles, l'évolution de la taille individuelle moyenne des larves en fonction du temps peut être assimilée à des portions de courbes exponentielles de la forme $L_t = L_{t_0} e^{K(t-t_0)}$ avec L_t et L_{t_0} = longueur moyenne des larves (mm) au temps t et t_0 (jours), K = taux de croissance en longueur ($\text{mm mm}^{-1} \text{ jour}^{-1}$).

Station C (altitude 1920 m) : La période de vol débute fin juillet - début août et s'achève en novembre. Les premières larvules sont capturées début août (moins de 50 individus/m²), mais ne deviennent abondantes qu'en septembre et octobre (8 à 17 000 individus/m²). La croissance initiale est rapide (1,72 % j⁻¹ en 1971) et un large éventail de tailles existe en novembre. Entre les derniers relevés de novembre et les premiers de juin, la croissance est faible ou nulle. Elle reprend

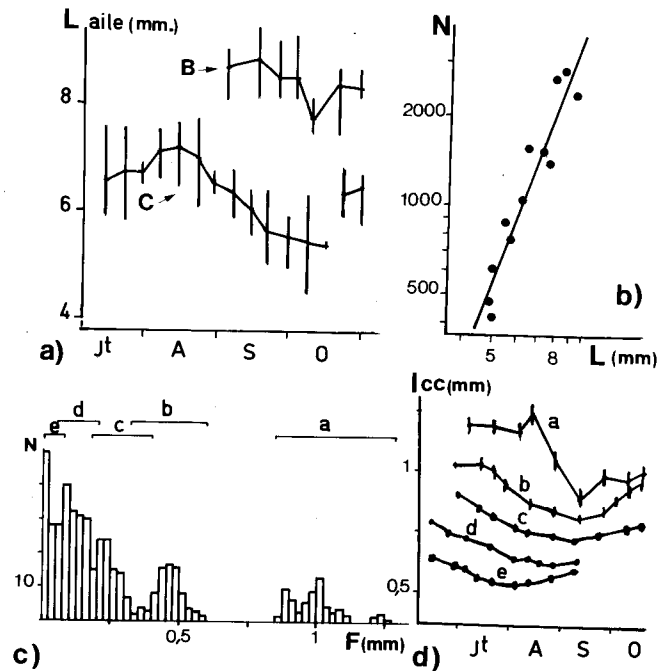


Fig. 2 : a) Evolution saisonnière de la taille des sub-imagos à 2190 m - station B et à 1920 m - station C.

b) Nombre d'œufs en fonction de la taille des individus femelles (L : longueur du corps).

c) et d) Différenciation et évolution saisonnière de la taille des derniers stades larvaires (F : longueur des fourreaux alaires ; lcc : des capsules céphaliques).

lors de la débacle de printemps et la grande majorité de la population émerge au cours de l'été et de l'automne (croissance = 0,8 % j⁻¹ entre juin et octobre). Le cycle dure un an.

Station B (altitude 2190 m) : La période de vol s'étend de septembre à novembre, mais des larvules sont capturées dès le mois de juillet. Peu nombreuses, elles peuvent provenir, soit de pontes déposées l'année précédente, soit de pontes de femelles migratrices venant d'émerger en aval (Lavandier 1982). Les éclosions ne sont toutefois massives qu'en fin d'année (près de 8 500 larves/m² en octobre). Les larves croissent rapidement (1,29 % j⁻¹ en 1971, 2,4 % j⁻¹ en 1972) et, en novembre, les plus développées présentent des ébauches de fourreaux alaires. La croissance, qui est faible en hiver, s'accroît en été (1,36 % j⁻¹ en 1971, 1,35 % j⁻¹ en 1972 et 1 % en 1973) : une partie de la population émerge probablement en fin d'année et donne des adultes de petite taille. La plus grande partie toutefois subit un deuxième hiver, puis une nouvelle crue printanière avant d'achever son développement au cours de l'été suivant, après une phase de faible croissance (0,25 à 0,45 % j⁻¹). Le développement s'effectue essentiellement sur 2 ans.

DISCUSSION

Chez les Baetidae, l'évolution saisonnière de la taille des adultes est bien connue (MACAN 1957, PLESKOT 1961,

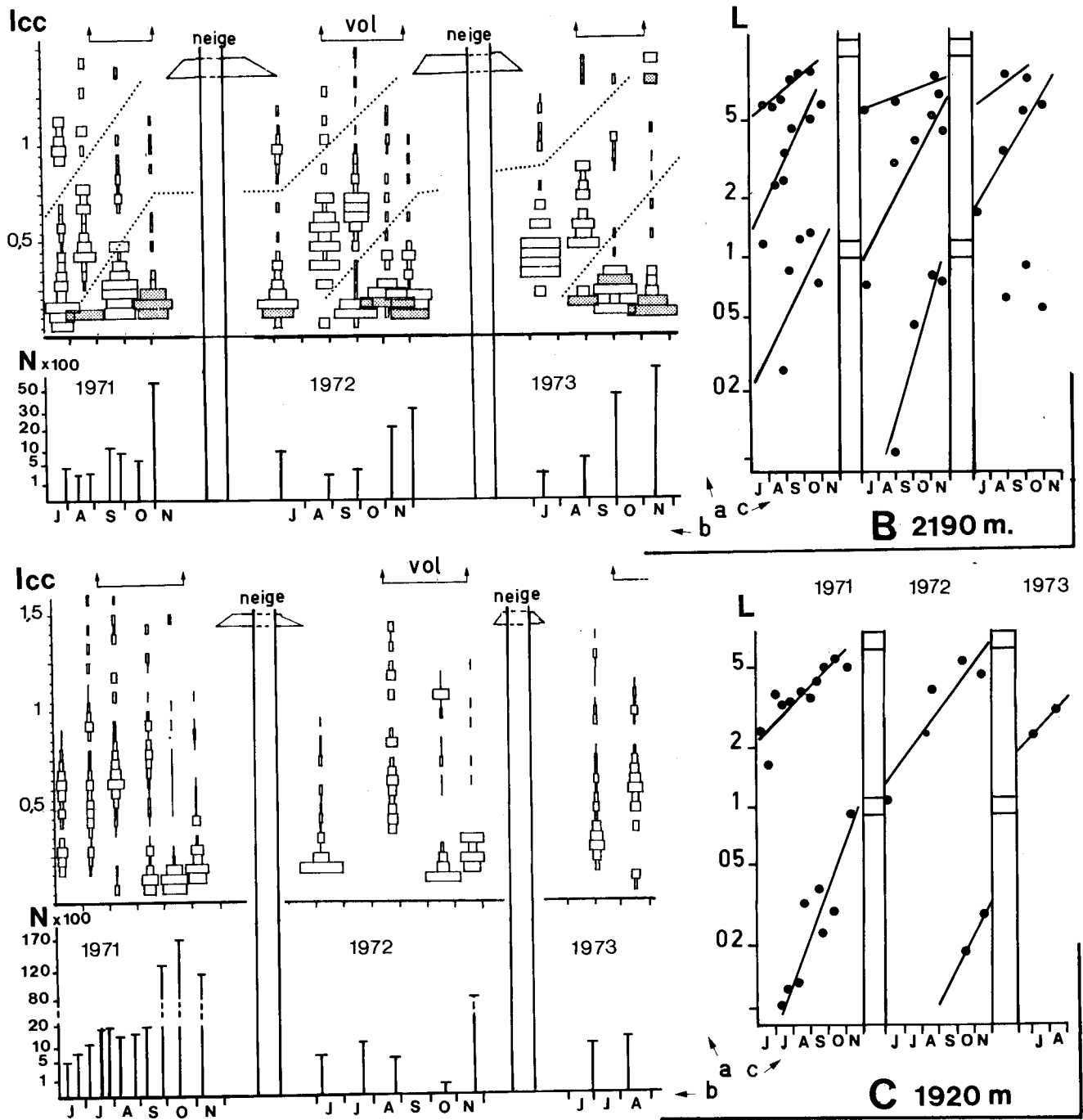


FIG. 3. — Cycle biologique de *Baetis alpinus* au cours des trois années d'étude, à 2190 m (station B) et 1920 (station C).

a) Structure des populations larvaires (lcc : largeur des capsules céphaliques en mm) ;

b) Nombre (N) d'individus par m² ;

c) Évolution de la longueur individuelle moyenne des larves de chaque génération (L : longueur du corps en mm).

THIBAUT 1971, BENECH 1972). Nos observations montrent qu'elle reflète la durée du développement et l'influence des conditions de milieu subies durant la vie aquatique, et, plus particulièrement l'influence de la température. Les populations semivoltines possèdent des individus plus grands que les populations univoltines et, au cours de

l'année, l'apparition des subimagos les plus petits suit, avec un léger décalage, les températures les plus élevées. BENECH (1972) avait trouvé chez *Baetis rhodani* une corrélation négative entre la taille des adultes et la température du mois précédent. Le rôle de la nourriture évoqué par cet auteur paraît négligeable en Estaragne, car le

régime nutritif (Diatomées - Hydrures) ne varie pas durant la période enneigée et la nourriture disponible reste abondante.

La fécondité (N = nombre d'œufs par femelle) est liée à la taille des individus (L = longueur en mm) par une relation de la forme $N = aL^b$ avec $b = 2,84$. Une telle relation, avec b voisin de 3, a été trouvée pour plusieurs espèces d'éphéméroptères (ELLIOT et HUMPESCH 1980).

Le cycle biologique de *Baetis alpinus* est caractérisé par l'alternance, classique dans ce milieu de haute montagne, de phases hivernales de repos et estivales de croissance (LAVANDIER et DÉCAMPS 1983). Il dure un ou deux ans selon l'altitude. C'est, à notre connaissance, la première observation de semivoltinisme faite chez cette espèce connue pour avoir un développement variable, mais court, avec une ou deux générations annuelles (DEGRANGE 1957, LANDA 1968, SOWA 1975, HUMPESCH 1979); ALBA-TERCEDOR (1984) suggère l'existence de trois générations par an dans la Sierra Nevada (Espagne).

Les taux individuels moyens de croissance en longueur, qui reflètent les modalités du développement, sont faibles ou nuls en hiver et varient de 0,25 % j^{-1} à 2,4 % j^{-1} au cours de la phase déneigée. Ces estimations peuvent, toutefois, être largement influencées, en début et en fin de cycle biologique, par l'étalement des éclosions et les variations de taille des individus à l'émergence. En dehors des périodes d'éclosion et d'émergence, par exemple lors de la deuxième année de vie des populations semivoltines, les taux de croissance furent en moyenne de 1,22 % lors des 3 années d'étude pour une température moyenne de 3,5 ° C durant la période déneigée. Cette valeur correspond à celle que l'on peut déduire de la corrélation « taux de croissance - température » établie par HUMPESCH (1979) pour des cohortes bien individualisées. Ainsi, la longueur du cycle biologique dans l'Estaragne résulte à la fois des basses températures et de la brièveté de la phase de croissance limitée à la période déneigée.

BIBLIOGRAPHIE

- Alba Tercedor (J.). 1984. — Ecología, Distribución y ciclos de desarrollo de efemerópteros de Sierra Nevada (Granada, España). II : *Baetidae* (insecta, Ephemeroptera). *Limnética* 1 : 234-246.
- Benech (V.). 1972. — Le polyvoltinisme chez *Baetis rhodani* Pictet (Insecta, Ephemeroptera) dans un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Ann. Hydrobiol.*, 3 : 141-171.
- Degrange (C.). 1957. — Description de l'adulte et de la nymphe de *Baetis dorieri* sp. n. (Ephemeroptera-Baetidae). *Trav. Lab. Hydr. pisc. Grenoble. Année 1956 et 1957 (1957)*, 17-31.
- Elliott (J.M.) & Humpesch (U.). 1980. — Eggs of Ephemeroptera. *Freshwater Biological Association, 48 Annual Report*, 41-52.
- Humpesch (U.). 1979a. — Life cycles and growth rates of *Baetis* spp. (Ephemeroptera : Baetidae) in the Laboratory and in two stony streams in Austria. *Freshwat. Biol.*, 9 : 467-479.
- Humpesch (U.). 1979b. — Autökologische Untersuchungen zum Entwicklungszyklus einiger mitteleuropäischer Ephemeropterenarten. *Proc. 2nd Int. Conf. Ephemeroptera* 159-173.
- Landa (V.). 1968. — Developmental cycles of central european ephemeroptera and their interrelations. *Acta ent. bohemoslav.* 65 : 276-284.
- Lavandier (P.). 1974. — Ecologie d'un torrent pyrénéen de haute montagne. I. Caractéristiques physiques. *Annls. Limnol.*, 10 : 173-219.
- Lavandier (P.). 1982. — Evidence of upstream migration by female adults of *Baetis alpinus* Pict. (Ephemeroptera) at high altitude in the pyrenees. *Annls Limnol.*, 18 (1) : 55-59.
- Lavandier (P.) & Decamps (H.). 1983. — Un torrent d'altitude dans les Pyrénées : l'Estaragne. In « *Ecosystèmes limniques* Lamotte et Bourlière, Masson éd., Paris. p : 81-111.
- Macan (T.T.). 1957. — The life histories and migrations of the Ephemeroptera in a stony stream. *Trans. Soc. Br. Ent.* 12 : 129-156.
- Pleskot (G.). 1961. — Die Periodizität der Ephemeroptera-Fauna einiger Österreichischer Fließgewässer. *Verh. Int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 14, 1, 410-416.
- Sowa (R.). 1975. — Ecology and biogeography of mayflies (Ephemeroptera) of running waters in the Polish part of the Carpathians. 2. Life cycles. *Acta Hydrobiologica.*, 17 : 319-353.
- Thibault (M.). 1971. — Le développement des Ephéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Annls. Limnol.*, 7 : 53-120.
- Weichselbaumer (P.). 1984. — Die Populationsdynamik von *Baetis alpinus* (Pictet) und anderer Baetidae (Ephemeroptera) in einem kleinen Mittelgebirgsbach (Piburger Bach, Titl) Diss. Abt. Limnol. Innsbruck 19 : 1-171.