

„VOL DE COMPENSATION POUR LA PONTE“ DE *PALINGENIA LONGICAUDA* OLIV. (EPHEM.) CONTRE LE COURANT DU DANUBE¹

B. Russev

(Présentée par Iv. Buresch, membre de l'Académie, le 30. I. 1959)

En connexion avec les recherches que nous avons effectuées sur la biologie du *Palingenia longicauda* (Oliv.) nous avons entrepris un voyage d'études sur le Danube au cours du mois de juin 1958, et notamment entre les kilomètres 375 et 554 jusqu'à l'embouchure du fleuve.

La première apparition isolée de l'„imago“ a été observée le 5. VI. 1958. Des informations nous ont été fournies les jours suivants, et nous avons suivi personnellement le vol de *P. longicauda* dans les diverses régions du Danube.

Le 9. VI. nous nous sommes embarqués à Roussé sur le „Christo Smirnensky“ (au km 496) et avons remonté le fleuve jusqu'à Svistov situé au km 554. Le vol de *P. longicauda* a commencé à 16^h40 à la hauteur du village d'Abianovo au km 523 et s'accroissait de plus en plus. A 17^h30 à la hauteur du village de Krivina il a été le plus massif (km 534—536). Des centaines de milliers de mâles et de femelles d'éphémères volaient à une assez grande vitesse à contre courant, à partir de la surface de l'eau et jusqu'à une altitude de 10 à 20 m. La majeure partie cependant était concentrée à une altitude de 3 à 5 m au-dessus du niveau du fleuve (fig. 1 et 2). Elles volaient en grands essaims, les ♀♀ dépassaient le bateau alors que les ♂♂ restaient en arrière. Si l'on prend en considération que le bateau se déplaçait à une vitesse de 14 km/h on peut établir que les femelles de *P. longicauda* volaient en sens inverse du courant à une vitesse de 16 à 18 km/h et les mâles à 10—12 km/h. Il est à remarquer que le vol des éphémères était très irrégulier, il était tantôt plus rapide, tantôt plus lent; elles s'arrêtaient souvent pour s'immerger un instant, puis reprenaient leur course en même direction.

Nos observations ont été poursuivies le 11. VI. 1958 à la hauteur du village de Krivina (km 556). Nous nous sommes servis cette fois-ci d'une barque de pêche pour éviter l'influence du bateau sur le vol des éphémères. La métamorphose des nymphes s'est produite à peine après

¹ Contribution à l'investigation internationale du Danube.

18 heures, le vol même n'est devenu plus massif que vers 18^h30. La température de l'air était à ce moment de 25°C, et celle de l'eau de 23°. Le vent était relativement fort en direction est-ouest, contre le courant. Comparé au vol du 9. VI. ce dernier était beaucoup moins important, mais cette fois aussi toutes les éphémères volaient à contre courant.

Le 12. VI. 1958 le vol a commencé à 16^h20 et a atteint son point culminant à 18^h30. Le vent était nul. Cependant à la différence du vol du 11. VI. des dizaines de milliers d'éphémères ont apparu, qui plus tard, se sont dirigées elles aussi en sens inverse du courant. Le soleil s'est couché à 19^h45 et le vol a cessé à peine après 20 h, lorsqu'on n'a pu observer que des exemplaires isolés de femelles déposant leurs œufs dans la rivière.

En cherchant à établir les causes de ce vol rapide à contre courant nous sommes arrivés aux conclusions suivantes: les nymphes de *P. longicauda* qui sortent de leurs galeries creusées dans le fond argileux du fleuve ne peuvent pas remonter à la surface dans un temps suffisamment court pour métamorphoser. Elles nagent très lentement et maladroitement, et c'est pourquoi, elles sont emportées très loin de leur point initial par le courant. Ce transport devient encore plus important si l'on prend en considération que les nymphes qui sont en train de métamorphoser ont entre la vieille et la nouvelle peau des globules d'air qui les empêchent de mouvoir leurs extrémités librement. C'est pourquoi nous les retrouvons à la surface à une grande distance de leur point de départ, et après avoir parcouru un trajet en diagonale. Elles continuent à descendre la rivière jusqu'au moment où la peau se déchire et de l'envol de la „subimago“ mâle, respectivement de l'„imago“ femelle de *P. longicauda*.

D'autre part les œufs déposés à la surface de l'eau sont emportés par le courant à une assez grande distance; à cause de leur poids très réduit l'immersion se fait lentement alors que le courant et la profondeur de l'eau sont grands¹.

Pour connaître exactement la dérive des œufs de *P. longicauda* nous avons fait effectuer des mesures de la vitesse du courant au fond et à la surface, ainsi que sa vitesse moyenne et la profondeur du fleuve dans 9 diverses stations au km 552. On a procédé également à des essais de laboratoire pour établir la vitesse d'immersion des œufs de *P. longicauda*².

Les données préliminaires dont nous disposons nous permettent de supposer que les œufs de cet insecte sont transportés à plus de 2,5 km. Quant aux nymphes de *P. longicauda* elles parcourent aussi une assez grande distance depuis leurs galeries jusqu'à la surface de l'eau et pendant leur métamorphose.

Dans ce cas au cours d'une centaine d'années, par suite de ce phénomène, l'espèce *P. longicauda* serait arrivée à l'embouchure du Danube, le rhéotropisme des larves d'éphémères prouvé par M. L.

¹ J. Swammerdam^[1], F. J. Pictet^[2], C. Cornelius^[3] et d'autres auteurs nous informent également que les femelles de *P. longicauda* s'approchent de la surface de l'eau pour y déposer leurs œufs.

² Les résultats de ces recherches feront l'objet de publications ultérieures.

Verrier (1953) pour toute une série d'espèces torrenticoles n'ayant pas été confirmé pour *P. longicauda*. D'ailleurs même si ce rhéotropisme existait, cette espèce n'aurait pas été en mesure de parcourir d'aussi grandes distances.

Considéré à ce point de vue le vol rapide des femelles de *P. longicauda* en sens inverse du courant pourrait bien être une adaptation particulière de l'espèce pour compenser cette dérive des œufs et des nymphes. Grâce à ce „vol de compensation pour la ponte“ les femelles *P. longicauda* peuvent déposer leurs œufs à une grande distance en amont du habitat des larves et plus loin encore du lieu de la métamorphose. Il est vraisemblable que les œufs gagnent ainsi le fond de la rivière approximativement dans la région habitée par les larves. La dispersion de l'espèce est ainsi favorisée.

Comment pourrait-on vérifier l'orientation des éphémères à contre courant? A notre avis la direction du vent n'exerce aucune influence en ce qui concerne la direction du vol, car le 11. VI. 1958 le vent était en sens inverse à la rivière et les autres jours nul, ou bien dans le même sens. Or, dans tous les cas examinés les éphémères volaient à contre courant. Il est possible que l'orientation du vol leur soit donnée par cette brève immersion que nous mentionnons plus haut, ce qui leur permettrait de connaître la direction du courant. Mais de nouvelles observations sont encore nécessaires qui viendraient confirmer notre opinion sur ce point.

D'autre part il convient d'attirer l'attention sur le fait que les femelles de *P. longicauda* ont des ailes et un corps plus grands que les mâles, mais leurs cerques sont beaucoup plus petits¹.

C'est peut-être bien une adaptation morphologique pour augmenter la vitesse du „vol de compensation“ des femelles qui déposent leurs œufs.

Il serait intéressant de savoir si toutes les espèces d'éphémères et les autres insectes aquatiques du Danube et des autres rivières possèdent de semblables dispositifs, qui viendraient compenser cette dérive des œufs et des nymphes.

Pour ce qui concerne le Danube les facteurs existants présentent des analogies tant pour d'autres espèces d'insectes aquatiques que pour *P. longicauda*, ce qui rendrait ces vols très vraisemblables.

Chez les insectes aquatiques qui peuplent les torrents peu profonds des montagnes, ce vol ne serait pas une adaptation biologique tellement indispensable. Ainsi certaines éphémères du genre Baëtis entrent carrément dans l'eau pour y pondre leurs œufs sous les pierres. Pour celles-ci la dérive serait minime. Les œufs des espèces aquatiques torrenticoles déposés à la surface de l'eau gagnent facilement le fond par suite de la faible profondeur des torrents. Cette dérive in-

¹ E. Schöne mund (1930), Ephemeroptera, in Dahl's Tierwelt Deutschlands, et d'autres auteurs donnent les suivantes dimensions des „imago“ et ♂ et ♀ de *P. longicauda* :

Longueur du corps :	♂ 25—35 mm,	♀ 27—38 mm.
„ des ailes :	♂ 24—30 „	♀ 28—38 „
„ des cerques :	♂ 60—80 „	♀ 26—30 „

signifiante des oeufs pourrait facilement être compensée par le rhéotropisme des larves.

Toutes ces observations ainsi que les déductions théoriques qui en découlent devront être continuées et faire l'objet d'études approfondies.

„КОМПЕНСАЦИОННЫЙ ПОЛЕТ ДЛЯ ЯЙЦЕКЛАДКИ“ ПРОТИВ ТЕЧЕНИЯ ДУНАЯ У *PALINGENIA LONGICAUDA* (OLIV.) (ЕРНЕМ.)¹

Б. Русев
РЕЗЮМЕ

В связи с исследованием биологии *Palingenia longicauda* автор вел наблюдения на Дунае между 5 и 12 июня 1958 г. в пределах участка реки между 375 и 554 км от устья.

В этот период времени он был свидетелем очень интересного и до сих пор неопisanного явления: сотни тысяч ♂♂ и ♀♀ этой поденки летели со значительной скоростью (самцы до 10—12, самки до 16—18 км в час) против течения реки. Во время полета отдельные особи время от времени погружались на мгновение в воду, после чего снова продолжали свой полет. Направление полета вверх по реке сохранялось независимо от направления ветра. В поисках причин этого быстрого полета поденок против течения автор пришел к следующему заключению: нимфы *P. longicauda*, находящиеся в фазе перед метаморфозой, при движении от своих ходов до поверхности воды, а также при самой метаморфозе, сносятся течением на значительное расстояние. Яйца, после их откладки самками, тоже сносятся течением на расстояние, превышающее 2,5 км. В этом смысле быстрый полет самок против течения Дуная можно рассматривать как особое приспособление вида для компенсации сноса яиц и нимф течением. Благодаря этому „компенсационному полету для яйцекладки“, *P. longicauda* сносит свои яйца вдали от места метаморфозы.

В отношении способа ориентировки поденок против течения, по автору, направление ветра не имеет значения. Возможно, что они в своем полете ориентируются путем опускания на воду, ощущая таким образом встречное движение воды (см. выше).

Кроме того, заслуживает внимания тот факт, что самки *P. longicauda* превосходящие по размерам крыльев и тела самцов, имеют более короткие хвостовые нити. Автор допускает, что это и есть морфологическое приспособление, благодаря которому увеличивается скорость компенсационного полета у самок.

Будущие исследователи должны показать, является ли компенсационный полет для яйцекладки приспособлением большинства водных насекомых против сноса течением рек вообще, или же это имеет место лишь на больших и глубоких реках, какой является р. Дунай, а может быть это приспособление свойственно только виду *Palingenia longicauda*.

BIBLIOGRAPHIE

¹ J. Swammerdam, Bibel der Natur, 1667, S. 100 et 112. ² F. J. Pictet, 1843, p. 59. ³ C. Cornelius, Beiträge zur näheren Kenntnis der *P. longicauda* Oliv., Elberfeld, 1848, p. 13 et 32. ⁴ M. L. Verrier, Bull. biol. France et Belgique, LXXXVII, Fasc. 1, 1953, p. 33.

¹ Материалы по международным исследованиям Дуная.



Fig. 1. *Palingenia longicauda* (Oliv.) après la métamorphose de l'état nymphal le 12. VI. 1958, 18 h. Le Danube devant le port de Krivina (536 km des bouches). (→ indique la direction du courant) (Photo : B. Russev)

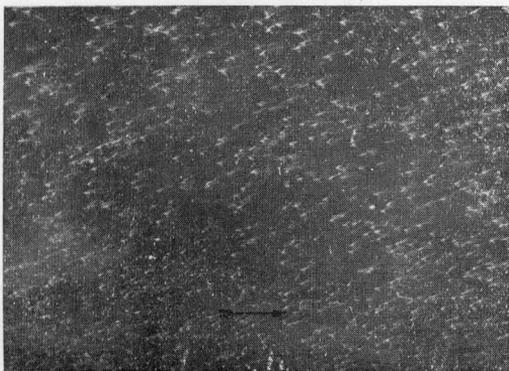


Fig. 2. Vol massif de *Palingenia longicauda* en sens inverse du Danube le 9. VI. 1958, 17 h30 au km 534 (Photo : B. Russev)