

LE DÉVELOPPEMENT DES ÉPHÉMÉROPTÈRES DE LA RIVIÈRE DUNAJEC AUX ENVIRONS DE PIENINY

RYSZARD SOWA

*Université Jagellonne, Institut de la Biologie de Milieu, Laboratoire d'Hydrobiologie,
2a, rue Oleandry, 30-063 Cracovie 19, Pologne*

Les observations ne constituent qu'une partie des recherches menées en vue d'établir les types de groupements de la macrofaune benthique, dans le cours de la rivière Dunajec, aux environs de Pieniny et dans la vallée de Nowotarska, c'est-à-dire dans la région où un grand barrage doit être prochainement construit. On peut prévoir que ce barrage modifiera les conditions de vie, non seulement dans la Dunajec à ce niveau, mais dans toute la zone en aval, le régime hydrologique étant modifié, les zoocenoses devront s'adapter ou disparaître; des études analogues sont prévues à intervalles déterminés ultérieurement, notre recherche actuelle servant en somme d'étalon, de base de comparaison.

Notre étude qui a été faite durant toute l'année 1972-1973 est portée exclusivement sur des larves. Les récoltes étaient faites à intervalles réguliers, mensuellement, sauf en décembre 1972 et février 1973. Trois stations servaient à l'échantillonnage; elles étaient situées à soixante et un, soixante dix huit et quatre-vingt trois kilomètres des sources de la rivière, respectivement. La première station, Harkłowa, est située en amont, les deux autres stations: Sromowce Wyżne et Sromowce Niżne étant en aval du segment où sera édifié le prochain barrage. Les trois stations sont très semblables du point de vue hydrographique. La Dunajec est une rivière de montagne, de 20 à 30 m. de large; son courant est rapide et la profondeur de son lit varie entre 0,5 et 2 m. Son fond est caillouteux; les pierres, de grès ou de granit ont diverses tailles et sont très généralement arrondies; il est rare de trouver des fonds purement sablonneux ou vaseux, néanmoins les pierres marginales sont souvent recouvertes par une mince couche de vase. Les trois stations sont également bien ensoleillées. En aval de la station Harkłowa un affluent la Białka Tatrzańska rejoint la Dunajec et lui apporte des eaux un peu plus froides, de sorte que, pendant tout l'été, la température de l'eau ne dépasse pas 20°C. Dans ce segment de la Dunajec les eaux ne sont guère polluées que par une légère décharge de matières organiques provenant de Nowy Targ.

Les récoltes ont visé à être quantitatives; nous avons utilisé un troubleau à cadre quadrangulaire (de 22,5 cm de côté), dont la poche était faite de gaze à bluter dont les mailles sont fines (300 µm environ). Chaque échantillonnage consistait en dix prélèvements pour une station donnée. Chaque prise était faite à 5 dcm de la surface du fond et le volume du prélèvement était déterminé. Les données obtenues étaient rapportées, par calcul, à 2 dcm³ de substrat. Les larves étaient fixées sur place, par une solution aqueuse de formol à 4%.

Nous avons pu retrouver sur plus de 27000 larves récoltées 37 espèces; leur proportion relative a été calculée pour les trois stations explorées et les valeurs procentuelles ont été assemblées en un tableau (Tabl. I).

Tableau I

La dominance (en pourcentages) des Ephéméroptères de la rivière Dunajec aux environs de Pieniny, calculée de la somme des exemplaires récoltés dans trois stations d'échantillonnage au cours de l'année 1972 et 1973

| | | | |
|---------------------------------|-------|--------------------------------|------|
| <i>Baetis vardarensis</i> | 31.52 | <i>Baetis lutheri</i> | 0.09 |
| <i>Rhithrogena semicolorata</i> | 16.26 | <i>Baetis scambus</i> | 0.08 |
| <i>Baetis rhodani</i> | 11.90 | <i>Caenis beskidensis</i> | 0.08 |
| <i>Oligoneuriella rhenana</i> | 11.81 | <i>Ephemerella danica</i> | 0.06 |
| <i>Ephemerella ignita</i> | 11.20 | <i>Ephemerella major</i> | 0.06 |
| <i>Baetis fuscatus</i> | 8.55 | <i>Habroleptoides modesta</i> | 0.04 |
| <i>Rhithrogena germanica</i> | 2.81 | <i>Centroptilum luteolum</i> | 0.03 |
| <i>Rhithrogena diaphana</i> | 0.93 | <i>Habrophlebia lauta</i> | 0.03 |
| <i>Baetis muticus</i> | 0.78 | <i>Baetis alpinus</i> | 0.03 |
| <i>Baetis sinaicus</i> | 0.78 | <i>Baetis beskidensis</i> | 0.02 |
| <i>Ephemerella krieghoffi</i> | 0.73 | <i>Heptagenia sulphurea</i> | 0.02 |
| <i>Ecdyonurus torrentis</i> | 0.61 | <i>Centroptilum pennulatum</i> | 0.01 |
| <i>Ecdyonurus dispar</i> | 0.54 | <i>Baetis melanonyx</i> | |
| <i>Rhithrogena ferruginea</i> | 0.31 | <i>Procloeon bifidum</i> | |
| <i>Ecdyonurus lateralis</i> | 0.20 | <i>Potamanthus luteus</i> | |
| <i>Rhithrogena hercynia</i> | 0.16 | <i>Cloeon cognatum</i> | |
| <i>Ecdyonurus insignis</i> | 0.15 | <i>Ecdyonurus venosus</i> | |
| <i>Baetis vernus</i> | 0.11 | <i>Caenis horaria</i> | |
| <i>Epeorus sylvicola</i> | 0.10 | | 0.03 |

Dans la zonation de la distribution des Ephéméroptères le long des principaux cours d'eau carpathiques (SOWA, 1975a), en allant de l'amont vers l'aval, la faune du segment étudié ici dans la Dunajec constitue une zone tant par le nombre et le groupement des espèces que par leur abondance relative; on peut le comprendre comme une quatrième zone avec *Baetis vardarensis* et *Rhithrogena semicolorata*, comme espèces caractéristiques. En ce qui concerne les eaux naturelles non polluées, cette zone s'étend dans les Carpathes polonaises sur les cours moyens et inférieurs des principales rivières, à l'exclusion du cours inférieur de la San. Les caractères généraux de ces zones, quant au réseau hydrographique des Carpathes polonaises, ont été exposés dans un de mes récents travaux (SOWA, 1975a). Outre les deux espèces que je viens de mentionner, *Baetis fuscatus*, *B. rhodani*, *Oligoneuriella rhenana*, *Ephemerella ignita* abondent et *Rhithrogena germanica*, *R. diaphana*, *Baetis sinaicus* et *Ephemerella krieghoffi* sont communes.

Les variations faunistiques quantitatives seront publiées dans un autre travail; je présente ici les cycles vitaux des espèces les plus abondantes.

Pour établir les caractéristiques du développement, la longueur du corps de très nombreuses larves a été mesurée avec une loupe binoculaire, depuis la partie antérieure de la tête jusqu'au bord postérieur du dixième tergite abdominal. En tenant compte des similitudes constatées dans les trois stations explorées quant aux espèces coexistantes et à leur abondance d'une part, et à leur distribution quantitative annuelle d'autre part, j'ai réuni les résultats en un graphique.

La distribution en classes millimétriques des stades larvaires de *Baetis vardarensis* Ikon., espèce décrite en Yougoslavie et abondante dans les rivières carpathiques, est présentée sur la figure 1A. Les stades larvaires même très jeunes (1 à 2 mm de long) sont identifiables bien qu'ils présentent une très grande similitude morphologique avec les larves de *B. lutheri*. Les larves de *B. vardarensis* peuvent être trouvées à tous les stades du développement dans le segment étudié de la Dunajec, pendant toute l'année, dans les zones à remous. La croissance des larves est nettement ralentie durant l'hiver; elle s'accélère au printemps et la première génération, dite hivernale, sort de l'eau en mai-juin. D'après la répartition des classes millimétriques des larves en juillet-août on peut admettre que l'espèce présente dans la Dunajec une deuxième génération, estivale, à croissance larvaire rapide, dont les subimagos émergent dès la deuxième moitié de l'été. Les larves âgées appartenant à cette génération ont des tailles maximales visiblement moins fortes que celles des larves de la première génération. C'est en septembre que l'espèce est la plus abondante. Le graphique permet de supposer que le développement embryon-

naire des oeufs pondus en automne est discontinu et prolongé; il n'est pas invraisemblable d'admettre qu'un certain nombre d'entre eux hiberne. Il ne semble pas que le cycle vital de cette espèce polyvoltine ait été examiné au-delà des Carpathes polonais.

Baetis rhodani PICT. est l'espèce la plus répandue et la plus abondante dans les divers cours d'eau des Carpathes. Sa relative abondance s'accroît aussi bien dans les grands ruisseaux que dans les petites rivières montagneuses et sub-montagneuses. Dans la Dunajec *B. rhodani* occupe la troisième place dans la liste des espèces dominantes. Les jeunes larves de 1 à 2 mm de long sont difficiles à distinguer des larves de *B. vernus*, mais cette dernière est relativement rare dans notre rivière. En octobre 1972 la population des larves de *B. rhodani* est apparue hétérogène, avec des larves âgées de la génération estivale en émergence et des larves plus jeunes, appartenant à la génération hivernale (Fig. 1B). Ces

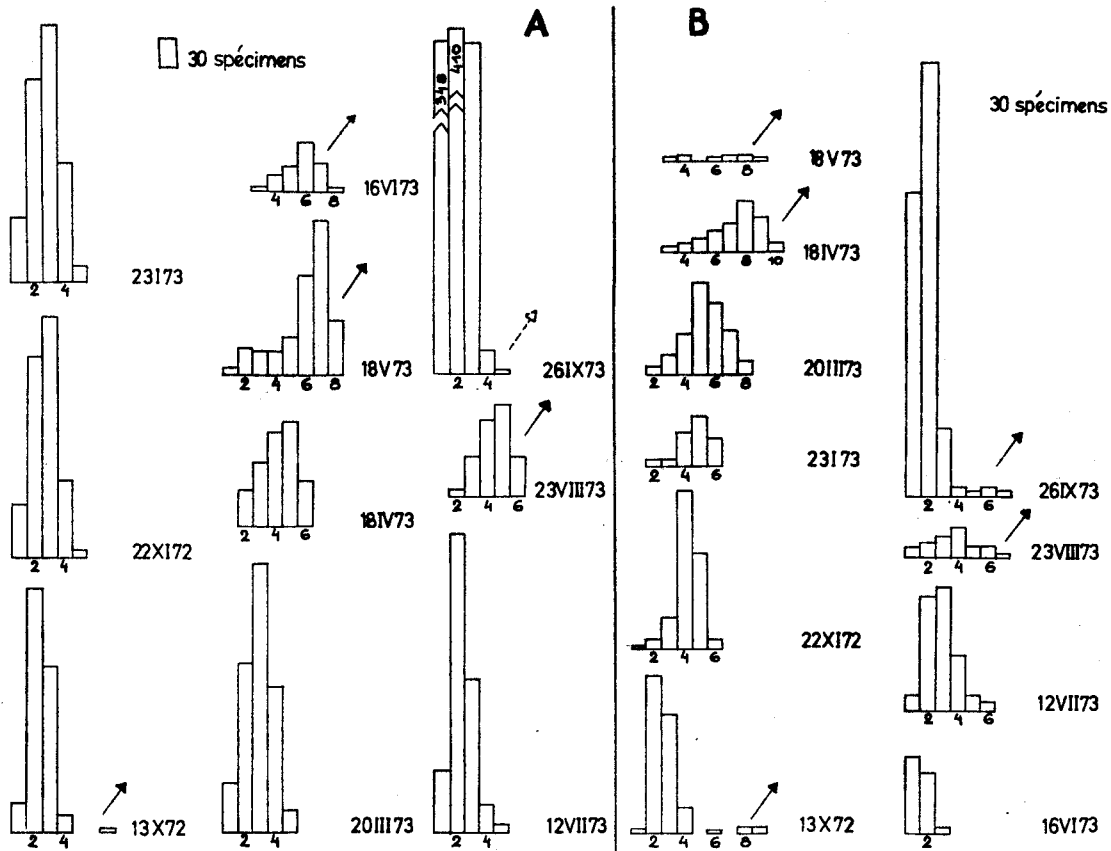


Fig. 1. La fréquence des tailles des larves de *Baetis vardarensis* (A) et *B. rhodani* (B) en classes millimétriques au cours de l'année 1972 et 1973. Les aiguilles montrent les sorties de subimagos; les colonnes isolées — le nombre des spécimens (la somme de trois stations d'échantillonnage)

dernières croissent pendant l'hiver un peu plus vite que les larves de la même génération de *B. vardarensis*, c'est-à-dire que les *B. rhodani* sont mieux adaptées à des températures basses que *B. vardarensis*. La génération hivernale émerge au mois d'avril et en mai; dès le juin les larves de la deuxième génération apparaissent; ces dernières sortent de l'eau vers la fin de l'été, ayant acquis des dimensions maximalement nettement moindres que celles de la génération hivernale.

Baetis fuscatus (L.) est une espèce très abondante pendant l'été dans de nombreux ruisseaux carpathiques de basse altitude. Dans la Dunajec elle est beaucoup plus abondante que *B. scambus* ETN. Les croissances des larves de ces deux espèces sont pourtant semblables. Les stades larvaires manquent pendant l'hiver et la première moitié du printemps, il est donc vraisemblable que c'est sous forme d'oeufs que l'espèce hiberne. La croissance des larves au printemps est très rapide, en l'espace d'un mois un certain nombre d'entre elles émergent. La deuxième génération, estivale, semble plus nombreuse et elle commence à émerger vers la moitié de l'été (Fig. 2C); il semble néanmoins que le développement d'une partie de la population se prolonge jusqu'en automne.

Baetis sinicus Bog. est une espèce carpathique nettement rhéobiontique, dont le cycle vital n'avait pas encore été étudié. Tous les stades larvaires sont faciles à déterminer surtout d'après l'aplatissement de leur corps. Il est vraisemblable que cette espèce passe aussi l'hiver à l'état d'oeuf. Les jeunes larves apparaissent en mai, c'est-à-dire un peu plus tôt que les larves de *B. fuscatus* et de *B. scambus*, mais leur croissance est moins rapide (Fig. 2B). *B. sinicus* n'est pas très nombreuse et de ce fait les données sont moins assurées que pour les espèces précédentes. Si on se fonde sur le fait que pour l'ensemble des rivières carpathiques les subimagos sortent vers la mi-juin on ne peut exclure la possibilité d'une deuxième génération pour cette espèce, au moins dans certaines années, car les larves émergent jusqu'à la moitié de l'automne. Un autre argument en faveur de cette interprétation est l'existence, en août de jeunes larves de 1 mm de long.

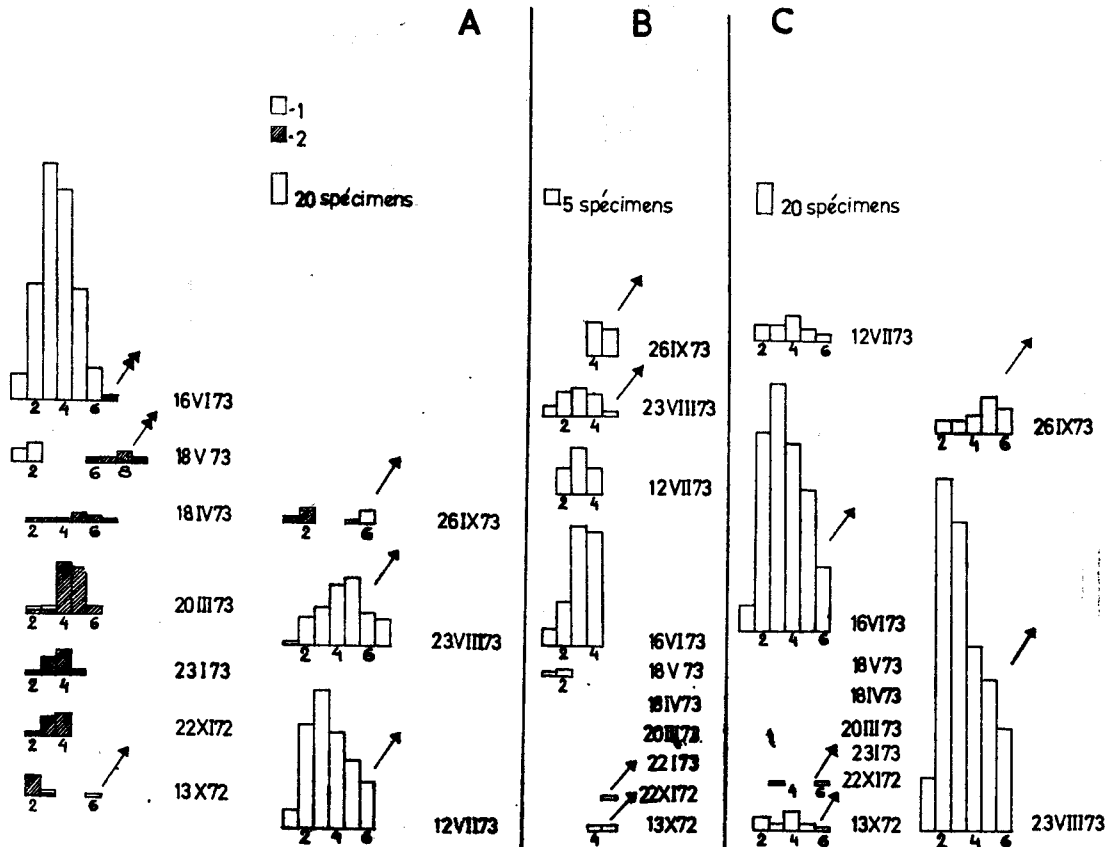


Fig. 2. La fréquence des tailles des larves d'*Ephemera ignita* (A, 1), d'*E. krieghoffi* (A, 2), de *Baetis sinicus* (B) et de *B. fuscatus* (C) en classés millimétriques au cours de l'année 1972 et 1973. Les aiguilles montrent les sorties de subimagos (la double de deux de *E. krieghoffi*); les colonnes isolées — le nombre des spécimens (la somme de trois stations d'échantillonnage)

Ephemera krieghoffi (ULM.) et *E. ignita* (PODA). La première de ces deux espèces est à tout moment relativement peu nombreuse dans la Dunajec (Fig. 2A). Dès octobre 1972 les émergences de *E. ignita* étaient terminées et *E. krieghoffi* existait dans la rivière sous forme de jeunes larves. Celle-ci croissent assez régulièrement pendant l'automne et l'hiver pour attendre leur taille maximale en mai. L'espèce émerge en mai-juin, c'est-à-dire au moment où on trouve les jeunes stades de *E. ignita*, une éclosion partielle de cette dernière ayant lieu en mars. Les larves de *E. ignita* croissent assez vite, de telle sorte qu'une partie de la population émerge en juillet. Il semble peu probable qu'il existe une deuxième génération; il est plus vraisemblable d'admettre que le développement des oeufs se prolonge jusqu'en été. Ce deux espèces vivent à l'état de larves dans les mêmes zones de la Dunajec et se remplacent l'une l'autre au cours de l'année.

Tableau II

La distribution saisonnière des larves des Éphéméroptères dans la Dunajec aux environs de Pieniny au cours de l'année 1972 et 1973, d'après des récoltes sur trois stations d'échantillonnage (— présence constatée; - - - - - présence vraisemblable (non indiquée pour les six dernières espèces)

| Espèces | Mois | | | | | | | | | | Type du cycle vital | |
|---------------------------------|-------|-------|-------|-----|-------|-------|----|-------|-------|-------|---------------------|-----------|
| | X | XI | I | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | | |
| <i>Baetis vardarensis</i> | | | | | | | | | | | | C2 |
| <i>Baetis rhodani</i> | | | | | | | | | | | | C2 |
| <i>Baetis muticus</i> | | | | | | | | | | | | C2 |
| <i>Rhithrogena ferruginea</i> | | | | | | | | | | | | B2 |
| <i>Ecdyonurus lateralis</i> | | | | | | | | | | | | B3 |
| <i>Epeorus sylvicola</i> | | | | | | | | | | | | B3 |
| <i>Baetis alpinus</i> | | | | | | | | | | | | C2 |
| <i>Baetis lutheri</i> | | | | | | | | | | | | C2 |
| <i>Centroptilum luteolum</i> | | | | | | | | | | | | C2 |
| <i>Ephemerella danica</i> | | | | | | | | | | | | A1 |
| <i>Rhithrogena semicolorata</i> | | | | | | | | | | | | B2 |
| <i>Ephemerella major</i> | | | | | | | | | | | | B3 |
| <i>Ephemerella krieghoffi</i> | | | | | | | | | | | | B2 |
| <i>Heptagenia sulphurea</i> | | | | | | | | | | | | B3 |
| <i>Habroleptoides modesta</i> | | | | | | | | | | | | B2 |
| <i>Ecdyonurus torrentis</i> | | | | | | | | | | | | B2 |
| <i>Rhithrogena germanica</i> | | | | | | | | | | | | B2 |
| <i>Rhithrogena hercynia</i> | | | | | | | | | | | | B2 |
| <i>Ecdyonurus insignis</i> | | | | | | | | | | | | B1 |
| <i>Ephemerella ignita</i> | | | | | | | | | | | | B1 (C1) |
| <i>Baetis sinaicus</i> | | | | | | | | | | | | B1 (C1 ?) |
| <i>Baetis fuscatus</i> | | | | | | | | | | | | C1 |
| <i>Baetis scambus</i> | | | | | | | | | | | | B1 |
| <i>Baetis vernus</i> | | | | | | | | | | | | B1 (C1 ?) |
| <i>Baetis beskidensis</i> | | | | | | | | | | | | B1 (C1 ?) |
| <i>Caenis beskidensis</i> | | | | | | | | | | | | B1 |
| <i>Baetis melanonyx</i> | | | | | | | | | | | | B1 |
| <i>Habrophlebia lauta</i> | | | | | | | | | | | | B3 |
| <i>Rhithrogena diaphana</i> | | | | | | | | | | | | B1 |
| <i>Oligoneuriella rhenana</i> | | | | | | | | | | | | B1 |
| <i>Ecdyonurus dispar</i> | | | | | | | | | | | | B4 |
| <i>Caenis horaria</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ecdyonurus venosus</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cloeon cognatum</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Centroptilum pennulatum</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Procloeon bifidum</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Potamanthus luteus</i> | | | | | | | | | | | | |
| Somme des espèces: | 27 | 20 | 19 | 21 | 23 | 23 | 26 | 24 | 32 | 30 | | |

Rhithrogena germanica Etn., *R. semicolorata* (CURT.) et *R. diaphana* NAV. constituent un autre exemple des espèces qui se remplacent l'une l'autre. De ces trois espèces seule *R. semicolorata* est abondante dans le segment de la Dunajec étudié, elle se classe en second parmi les dominants. Ses stades larvaires sont difficiles à déterminer, même quand ils atteignent 3 à 4 mm de long. Au début du printemps *R. germanica* émerge (Fig. 3A), alors que *R. semicolorata* n'émerge qu'à la fin du printemps, *R. diaphana* émergeant en été. Il est très probable que cette dernière espèce passe l'hiver à l'état d'oeuf; pendant cette même saison la croissance des larves de *R. germanica* et de *R. semicolorata* est apparemment nulle.

La croissance des larves d'*Oligoneuriella rhenana* (IMH.), l'espèce univoltine et aestivale (fig. 3B) s'effectue au printemps et pendant l'été; le développement des oeufs est très long et certainement avec une diapause.

La distribution saisonnière des larves des Ephémères dans le secteur étudié de la Dunajec (Tabl. II) a été présentée d'après des résultats de trois stations d'échantillonnage. On constate que le maximum des espèces vit dans la rivière en état larvaire pendant l'été et en automne. Selon la classification des cycles vitaux des Ephémères carpathiques proposée dernièrement par moi (SOWA, 1975b), la communauté du secteur étudié de la rivière montre certaine prevalence des espèces univoltines et parmi elles des formes hivernales.

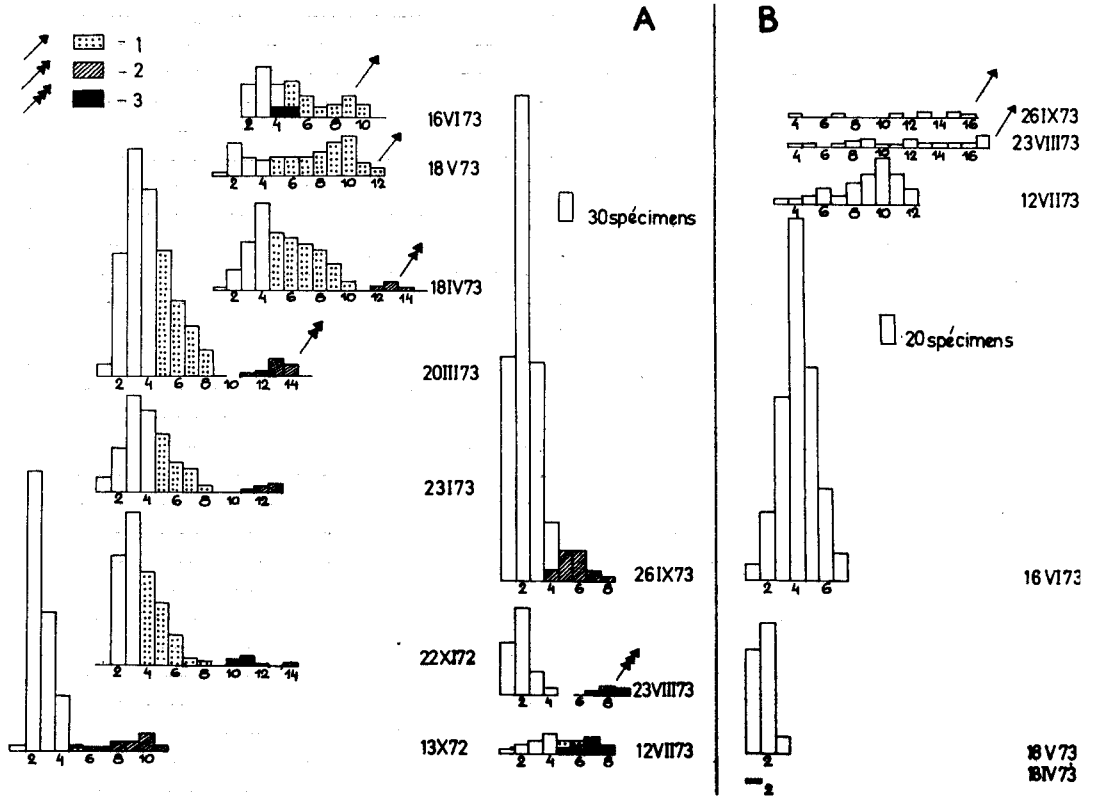


Fig. 3. La fréquence des tailles des larves de *Rhithrogena semicolorata* (A, 1), de *Rh. germanica* (A, 2), de *Rh. diaphana* (A, 3), et d'*Oligoneuriella rhenana* (B) en classes millimétriques au cours de l'année 1972 et 1973. Les aiguilles montrent les sorties de subimagos; les colonnes isolées — le nombre des spécimens (la somme de trois stations d'échantillonnage)

SUMMARY

Development of Ephemeroptera of the river Dunajec near the Pieniny Mountains

A study of the life-cycles of 10 numerous species in the river Dunajec is based on the monthly samples from the year 1972 and 1973. The material was used with nymphs from quantitative samples. Fixed nymphs were classified in millimeter size intervals, measuring their length from the anterior margin of the head to the posterior margin of the tenth abdominal tergite.

Six species are univoltine with the emergence of the subimagines occurring at the end of the winter (*Rhithrogena germanica*), in the spring (*Rh. semicolorata*, *Ephemerella krieghoffi*) and in the summer *Rh. diaphana*, *E. ignita* and *Oligoneuriella rhenana*). Four species are bivoltine with the emergence of the first generation in the early spring (*Baetis rhodani*), in the spring (*B. vardarensis*), or in the late spring (*B. fuscatus*), that of and the second generation in the middle summer (*B. fuscatus*, *B. vardarensis*) or in the late summer (*B. rhodani*).

BIBLIOGRAPHIE

- SOWA R. (1975a). Ecology and biogeography of mayflies (*Ephemeroptera*) of running waters in the Polish part of the Carpathians. 1. Distribution and quantitative analysis. *Acta Hydrobiol.*, 17, 3, 223-297.
- , (1975b). Ecology and biogeography of mayflies (*Ephemeroptera*) of running waters in the Polish part of the Carpathians. 2. Life cycles. *Acta Hydrobiol.*, 17, 4, 319-353.