

M. L. VERRIER. — LES FACTEURS DE LA REPARTITION DES
EPHEMERES.

Lorsqu'on veut étudier les facteurs de la répartition des Ephémères, il faut observer les diverses modalités de la vie des larves. La répartition de celles-ci conditionne la répartition des adultes. La vie à l'état imaginal est en effet très courte chez ces Insectes, en moyenne quelques heures, exceptionnellement quelques jours, alors que les larves vivent, selon les groupes, de six mois à trois ans. Les imagos pondent le plus souvent à proximité du lieu où ils ont éclos. On peut observer des déplacements en masse d'imagos. Mais ces déplacements sont de faible amplitude, le plus important actuellement enregistré atteint 13 km. (HOVASSE et OLIVIER 1945). En règle générale ces déplacements entraînent les individus vers des lieux impropres au développement des larves ; ils provoquent le phénomène connu sous le nom de chute de manne, accompagné de pontes aberrantes, sur le sol. Or, toutes les phases développement larvaire des Ephémères ont lieu en eau douce, quelquefois en eau saumâtre. Donc les déplacements des imagos ne semblent pas intervenir dans la répartition des différentes espèces.

Deux faits dominent la biologie des larves : d'une part la très grande variation de leur forme, d'autre part la très grande variété de l'habitat. Certains, à la suite de PICTET, ont voulu établir une relation entre la forme et l'habitat et ont dressé une classification où la nature du substrat est le seul caractère qui mérite d'être retenu. La nature du substrat interviendrait d'après PICTET de façon prépondérante dans la répartition des larves.

C'est ainsi que PICTET (1843) distingue :

- 1° — des larves fouisseuses (type *Ephemera*) vivant sur des fonds argileux où elles creusent des galeries ;
- 2° — des larves pétricoles (type *Ecdyonurus*) vivant sous les pierres des torrents ;
- 3° — des larves rampantes (type *Caenis*) vivant dans la vase du fond des eaux ;
- 4° — des larves nageuses (type *Baetis* et *Cloeon*) se tenant le plus souvent accrochées aux herbes aquatiques.

Les Ephémérologues américains et anglais, avec NEEDHAM (1935) et KIMMINS (1940) tiennent avant tout compte de la vitesse du courant et opposent les formes lénitiques aux formes lotiques. Etudiant les espèces danoises, WESEBERG-LUND (1943) revient à la classification de PICTET, d'ailleurs adoptée en Belgique par LESTAGE et ROUSSEAU (1917 et 1925).

Tout ce que l'on sait de précis des formes fouisseuses, réparties sur un substrat, tel l'argile, propre au creusement des galeries se rapporte au seul genre *Ephemera*. Les genres *Palingenia* et *Polymitarcis* sont encore insuffisamment connus quant à la

biologie des larves. D'ailleurs les dessins de galeries creusées dans l'argile, que l'on doit à RÉAUMUR, se rapportent au seul genre *Ephemera*. Ce genre est représenté en France par quatre espèces, *E. glaucops* Pict., *E. danica* Müll., *E. lienata* Eat., *E. vulgata* L.

Lorsqu'on suit la répartition de ces espèces on s'aperçoit qu'elles existent dans les régions les plus diverses. LESTAGE (1922) dans son catalogue des Ephémères de France les a situées en Lorraine (*E. glaucops*, *E. danica*, *E. vulgata*), dans les environs de Paris (*E. lineata*, *E. glaucops*) dans les Charentes (*E. danica* et *E. vulgata*), à Lyon (*E. danica*), près de Tours (*E. vulgata*). LESTAGE ne précise pas s'il s'agit de larves ou d'imagos et ne donne aucune précision sur les circonstances de capture. Au cours de ces dernières années, j'ai étudié de nombreux lots de larves d'*Ephemera*, que j'ai récoltés moi-même dans les environs de Paris, dans la vallée de la Saône, dans le Plateau central, et des larves qui m'avaient été adressées de la Somme, de Normandie, de Bretagne, des Vosges, du Cher, des Basses-Alpes, avec des indications précises sur leur habitat. Aucune des larves de ces stations n'a été capturée dans des galeries creusées dans l'argile, mais elles ont été pêchées au troubleau ou récoltées à faible profondeur enfouies dans du sable, du gravier à grains de dimensions variables (vallée de la Saône près de St-Jean-de-Losne (Côte-d'Or), Vallée de Chevreuse, (Seine-et-Oise), ou dans des torrents, sous des pierres de grandes dimensions, vivants avec des larves pétricoles typiques, tel les *Ecdyonurus*, dans des eaux où la vitesse du courant mesurée au tube de Pitot varie de 0 m. 60 à 1 m. 10 par seconde. La Couze Pavin, en amont d'Issoire (Puy-de-Dôme), renferme de telles stations à *Ephemera vulgata*.

L'étude, au laboratoire, du comportement des larves d'*Ephemera* placées sur les substrats les plus divers, montre une tendance très nette au foussement, qui cesse de se manifester dès que la larve réalise le maximum de contact entre elle et les objets qui l'entourent (VERRIER 1942). Ce comportement traduit un stéréotropisme positif très net qui permet aux larves de s'accommoder des substrats les plus variés et d'avoir une répartition géographique très grande, non exclusivement limitée aux rivières à fond argileux. Les variations de la température des eaux, de leur teneur en oxygène, de leur pH paraissent sans effet sur la répartition des *Ephemera*.

Il reste à examiner les trois autres types morphologiques et biologiques de PICTET. Mais, depuis que PICTET a établi sa classification, de nombreuses autres formes ont été décrites. Je ne puis faire l'étude détaillée de la répartition de chacune d'elles au cours de ce rapide exposé. Je choisirai simplement un ensemble de stations particulièrement riche et varié en espèces. Je prendrai comme type une rivière de la région des Monts-Dores, la Couze Pavin, dont j'ai pu étudier la faune et les caractères physico-chimiques au cours de ces dernières années, surtout en été, mais aussi au printemps et en hiver.

Des divers facteurs qui interviennent dans la répartition des larves, l'oxygène dissous et la vitesse du courant sont les seuls qui méritent d'être retenus. Dans tous les cas, l'oxygène dissous a été mesuré par la méthode WINKLER, la vitesse du courant au tube de PITOT. Les mesures ont été faites depuis les sources de la Couze à 1.300 m. d'altitude environ, jusqu'au confluent de la Couze avec l'Allier, à 400 m. environ, soit sur un parcours d'une quarantaine de kilomètres.

L'une des branches d'origine de la Couze est constituée par le déversoir du lac Pavin.

Les sources du lac Pavin constituent une station à *Baetis alpinus* Pict. Dans cette station j'ai mesuré une vitesse de courant, pleine eau de 0 m. 63 à 0 m. 70 par seconde, sur le bord des pierres où vivent les larves, 0 m. 31 à 0 m. 44 par seconde. La teneur en oxygène dissous, le 26 août 1947, à 16 h. était de 4 cm³ 52. Il est à noter que l'eau des sources est moins oxygénée que l'eau du lac. J'ai eu l'occasion, à diverses reprises, depuis 1928, de faire des dosages comparatifs. Or, le lac ne renferme pas *Baetis alpinus*. Les larves par contre sont abondantes dans le déversoir. Entre le lac Pavin et Besse, alternent des séries de stations dont la teneur en oxygène est très comparable, mais qui diffèrent sensiblement par leur faune et l'agitation de l'eau à leur niveau. Ces stations sont parfois distantes de quelques mètres seulement, ce qui permet, étant donné la vitesse du courant de comprendre que leur concentration en oxygène dissous varie peu. En août 1947, j'ai fait de nombreux dosages comparatifs, j'ai suivi les variations diurnes, en faisant des prélèvements toutes les deux heures. Je ne puis donner ici le détail des mesures; d'une façon générale, entre 6 heures et 20 heures, la teneur en oxygène variait de 5 cm³ 33 à 6 m³ 85.

Voici les caractéristiques des stations :

Station à *Epeorus torrentium* Eat. et à *Baetis alpinus* Pict. Courant de 1 m. 65 en pleine eau et de 0 m. 37 à 0 m. 42 sous les bords des pierres.

Station à *Baetis pumilus* Burm. et à *Ephemerella ignita* Poda. Courant de 0 m. 66 à 0 m. 70 par seconde dans les touffes de Renoncules où vivent les larves, de 1 m. 10 à 1 m. 45 à côté des touffes.

Station à *Baetis alpinus* Pict., *Baetis pumilus* Burm. *Ecdyonurus venosus* Fabr. Courant de 0 m. 46 à 1 m. 43 par seconde en pleine eau, de 0 m. 31 à 0 m. 44 sous le bord des pierres.

En aval d'Issoire, un ensemble de trois stations est particulièrement à considérer, au niveau d'un barrage.

1° — Au-dessus du barrage, station à *Ephemerella ignita* et *Baetis pumilus*, vitesse du courant 0 m. 30 par seconde, concentration en oxygène dissous, 6 m³ 34, le 15 octobre 1947 à 13 heures.

2° — Sur les pentes du barrage, station à *Baetis alpinus*; l'eau coule très rapidement, mais en couche si mince que je n'ai pu faire de mesure à l'aide du tube de PITOT; ce barrage est exposé aux rayons du soleil une grande partie de la journée; en raison de la température extérieure, en dépit de l'agitation de l'eau, la teneur en oxygène dissous est au plus égale, sinon inférieure, pendant le printemps, l'été et le début de l'automne à celle de l'eau au-dessus du barrage. Le 15 octobre, elle était de 6 cm³ 34 par litre.

3° — Au bas du barrage, eau tumultueuse, station à *Baetis alpinus*, *Epeorus torrentium*, *Oligoneuriella rhenana*, quelques *Ecdyonurus venosus*. Vitesse du courant, 1 m. 30 à 1 m. 90 par seconde. L'eau, réchauffée au contact de la pente du barrage renferme 6 cm³ 09 par litre, toujours le 15 octobre 1947 à 13 heures.

Le confluent de la Couze Pavin et de l'Allier permet d'opposer deux types de stations :

1° — Stations à *Oligoneuriella rhenana*, *Baetis alpinus*, *Rhitrogena alpestris*, quelques *Ecdyonurus*, *Ephemerella ignita*. A 50 mètres du confluent : vitesse du courant, 0 m. 48 à 0 m. 61 en pleine eau, 0 m. 31 sous le bord des pierres où vivent les larves. Concentration en oxygène dissous : 5 cm³ 94, le 29 août 1947 à 10 h. 30.

2° — Stations à *Ephemerella ignita*, *Baetis pumilus*, *Chitonophora*, *Choroterpes picteti*, nombreux *Ecdyonurus venosus*. A 10 mètres du confluent, près des bords : vitesse du courant : 0 m. 32 à 0 m. 38 par seconde, 0 m. 25 sous les pierres. Teneur en oxygène dissous : 5 cm³ 75, le 29 août 1947, à 10 h. 30.

La comparaison de ces différentes stations met en évidence deux faits :

1°) Il s'agit dans tous les cas de stations riches en oxygène dissous.

2°) Pour des concentrations en oxygène dissous égales ou presque, mais pour

des vitesses de courant très différentes, on observe des faunes également différentes, tous autres facteurs : température, pH, substrat, restant très comparables.

Ces faits ne sont pas spéciaux à la Couze Pavin. On peut les constater dans la même région dans tous les affluents de l'Allier. La prépondérance du facteur vitesse du courant sur le facteur oxygène dissous se retrouve aussi dans diverses portions de l'Allier. A titre d'exemple, je citerai la région d'Orbeil au niveau d'un barrage de faible hauteur ; on constate, avec une faune et des caractères physico-chimiques différents, des faits comparables à ceux que l'on relève au niveau du barrage de la Couze :

1° — En aval du barrage : zone à *Potamanthus luteus*, *Choroterpes picteti*, vitesse du courant, pleine eau : 0 m. 54 par seconde, sous les pierres : 0 m. 31 à 0 m. 38, concentration en oxygène dissous : 6 cm 80 le 5 octobre 1947 à 16 heures.

2° — Au niveau du barrage : zone à *Ecdyonurus venosus* et à *Baetis*, vitesse du courant : en pleine eau de 0 m. 85 à 1 m. 67, sous les pierres, 0 m. 54 par seconde ; concentration en oxygène dissous : 6 cm³ 85.

La comparaison de l'Allier et de certains de ses affluents qui, parcourant une portion de plaine, ont un caractère nettement différent de celui des torrents des Monts Dorés est également démonstrative.

Par exemple, l'Aumaire encombré de végétation aquatique a une teneur en oxygène dissous très voisine de celle de l'Allier, près du confluent. On y trouve des stations à *Centroptilum pennulatum* Eat., *Chitonophora*, *Eurycaenis Harrisella* Curt., avec des vitesses de courant de 0 m. 15 à 0 m. 20 par seconde, alors que moins de 200 m. plus loin, l'Allier, avec des vitesses de courant variant de 0. m. 45 à 1 m. 10 par seconde, présente une faune où dominent les *Ecdyonurus* et les *Baetis*.

De tels faits peuvent être observés dans des régions fort différentes. A cet égard j'ai étudié la vallée du Têt (Pyrénées-orientales) celles du Paillon, du Loup et du Var (Alpes-maritimes).

Les Ephémères apparaissent donc comme un groupe d'Insectes dont la répartition est étroitement conditionnée par celle des larves.

Parmi celles-ci, il en est qui manifestent un stéréotropisme positif qu'elles satisfont sur le substrat où elles se tiennent. Mais elles peuvent s'accommoder de conditions fort diverses et leur répartition n'est pas limitée à un terrain où il leur est possible de vivre dans des galeries, comme on l'avait cru longtemps.

A part quelques formes, telles les *Cloeon*, qui ont des exigences respiratoires très restreintes, et que l'on trouve dans toutes les eaux, le plus grand nombre des espèces ont besoin d'une teneur en oxygène dissous variable suivant les cas, mais toujours assez élevée. C'est pourquoi la presque totalité des larves d'Ephémères actuellement connues vit dans les eaux courantes. Dans les torrents ou rivières à courant rapide, le facteur vitesse du courant peut dominer le facteur oxygène dissous. Ce comportement traduit chez ces espèces un rhéotropisme positif que l'on a constaté expérimentalement (DORIER 1948).

Ces faits apportent une contribution au rôle des tropismes dans la répartition des animaux.