

LA PÆCILOGONIE CHEZ LES ÉPHÉMÈRES

Étude anatomique et écologique,

PAR M.-L. VERRIER

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	297
PÆCILOGONIE CONVERGENTE	298
I. — Pæcilogonie convergente entre espèces de genre différent	298
A. — Le complexe <i>Ephemerella-Torleya</i>	298
B. — Le complexe <i>Clæon-Proclæon</i>	302
II. — Pæcilogonie convergente entre espèces du même genre	305
<i>Ecdyonurus venosus-Ecdyonurus forcipula</i>	305
III. — Pæcilogonie convergente entre individus de même espèce	307
<i>Bætis alpinus</i>	307
PÆCILOGONIE DIVERGENTE	307
I. — Pæcilogonie divergente entre espèces de genre différent	307
<i>Ecdyonurus fluminum-Thalerosphyrus determinatus</i>	30
II. — Pæcilogonie divergente entre espèces de même genre	309
<i>Clæon dipterum-Clæon simile</i>	309
III. — Pæcilogonie divergente entre individus de même espèce	309
<i>Bætis vernus</i>	309
CONCLUSIONS	310

INTRODUCTION

Les entomologistes savent depuis longtemps que des Insectes, très différents à l'état larvaire, deviennent semblables entre eux à l'état imaginal et, inversement, des Insectes très différents à l'état adulte peuvent provenir de larves semblables.

GIARD qui, le premier, a étudié ces phénomènes sur une large échelle, en essayant d'en dégager les causes, distingue :

1^o Les espèces appartenant à un même genre ou à des genres distincts, voire éloignés, présentant des formes larvaires bien différentes et des formes adultes très voisines. Ce seraient des *espèces convergentes*.

2^o Des individus d'une même espèce très dissemblables à l'état larvaire, donnant des adultes semblables constitueraient une *espèce pæcilogonique*.

GIARD lui-même reconnaît qu'il est difficile d'établir une distinction bien

nette entre ces deux groupes. Dans les deux cas, il fait intervenir, comme déterminisme de ces faits, l'action du milieu sur la larve ; le critère de l'espèce étant encore à établir, il semble que l'on puisse réunir ces faits sous le nom de *pœcilogonie convergente*, par opposition aux cas de *pœcilogonie divergente* groupant les cas de polymorphisme d'adultes provenant de larves semblables.

GIARD a donné des exemples de pœcilogonie dans les groupes zoologiques les plus divers. Cependant il semble bien que ce soient les Insectes qui présentent les cas les plus nombreux et les mieux connus. En ce qui concerne la pœcilogonie convergente, GIARD affirme que « Tous les Insectes à métamorphoses complètes peuvent présenter le même phénomène et, s'il est beaucoup plus rare chez les *Ametabola*, c'est que chez ceux-ci le passage de l'état larvaire à l'état parfait se faisant graduellement, d'une façon insensible, les larves et l'*imago* sont soumises aux mêmes adaptations ».

Or, l'étude des Ephémères m'a mise en présence d'un certain nombre de faits qui relèvent soit de la pœcilogonie convergente, soit de la pœcilogonie divergente. Ces faits méritent de retenir l'attention car leur examen apporte un chapitre nouveau à l'étude de la pœcilogonie en raison même de la biologie des Ephémères et du type bien spécial de leur métamorphose : le stade subimago des Ephémères n'a son équivalent dans aucun autre groupe d'Insectes.

POECILOLOGIE CONVERGENTE

Elle peut se manifester soit entre espèces de genres différents, soit entre individus d'une même espèce. Je me propose ici de donner un ou deux exemples particulièrement caractéristiques de chaque cas et de compléter les données anatomiques par des indications sur la biologie de chaque espèce.

I. — *Pœcilogonie convergente entre espèces de genre différent.*

A. — Le complexe « *Ephemerella-Torleya* ».

L'un des exemples les plus typiques de cet aspect de la pœcilogonie est fourni par la comparaison des formes larvaires et imaginaires d'*Ephemerella ignita* Poda et de *Torleya belgica* Lestage.

Différences anatomiques : Les larves d'*Ephemerella ignita* présentent un corps assez allongé presque glabre, avec deux rangées de branchies dorsales à grand axe dirigé obliquement de dehors en dedans ; les quatre premières paires de ces branchies sont bien visibles. A la face supérieure de l'abdomen sont deux rangées de tubercules fortement saillants. Le bord postérieur de chaque segment abdominal se montre sinueux. Les cerques sont ciliés et les pattes normales.

Les larves de *Torleya belgica* présentent des caractères bien différents : un corps très court, très trapu, « onisciforme » selon l'expression de LESTAGE,

abondamment cilié. Les branchies latérales ont un grand axe dirigé de dedans en dehors ; seules les trois premières paires sont visibles. Les segments abdominaux sont lisses à la face supérieure, sans la moindre trace de tubercules dorsaux, le bord postérieur de chaque segment est rectiligne, les cerques sont longuement verticillés ; les pattes, proportionnellement au corps, sont très longues et les fémurs énormes.

La comparaison des dessins de la figure 1 permet d'apprécier les différences morphologiques de ces deux espèces.

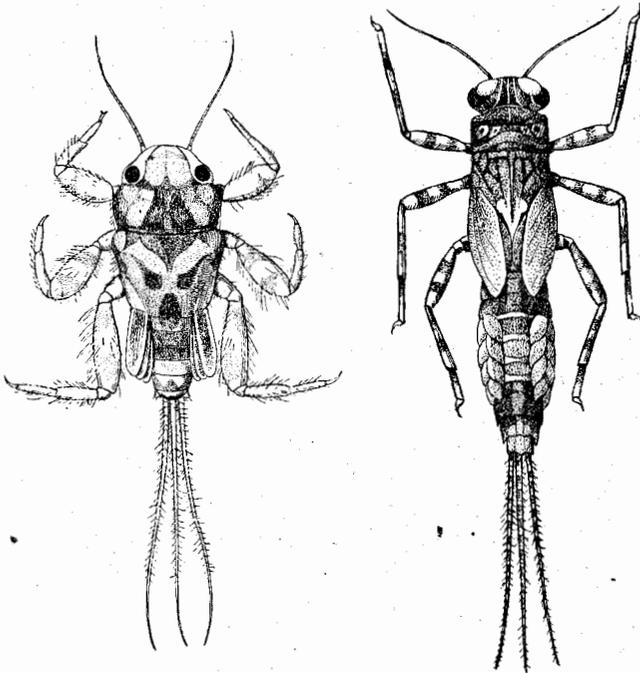


Fig. 1. — A gauche, larve de *Torleya belgica* Lest. ; à droite, larve d'*Ephemerella ignita* Poda.

La larve et l'imago d'*Ephemerella ignita* étaient connues depuis fort longtemps. Poda en a donné une description en 1761. Ce n'est qu'en 1916 que LESTAGE fait connaître la larve de *Torleya belgica*, trouvée pour la première fois dans l'Amblève, à Quarrieux en Belgique. LESTAGE s'est déclaré fort embarrassé pour situer exactement cette larve dont il ne connaissait aucune forme semblable. Il a souligné qu'elle s'écarte de toutes les larves d'Ephémères connues, et d'une façon « absolument remarquable » par la morphologie des pattes qu'il qualifie d'anormales, à la fois par leur longueur rapportée à celle du corps, que par l'hypertrophie des fémurs. Une telle conformation n'a jamais été signalée, jusqu'à plus ample informé, dans le groupe des *Ephemerellidæ*. De même, la forme des branchies, leur orientation et leur situation appellent des remarques semblables.

C'est pourquoi LESTAGE, avant de connaître l'imago, s'est cru autorisé à créer

un genre nouveau pour cette larve extraordinaire, qui, à cette époque, lui paraissait fort rare. Il l'a placée dans le groupe des *Ephemerellinae* à cause d'une ressemblance, assez lointaine d'ailleurs, avec des larves américaines du même groupe.

En 1923, A. DORIER trouvait de nouvelles stations de la larve de *Torleya belgica* dans l'Herbasse, affluent de l'Isère. Il en obtenait quelques subimagos et quelques imagos dont il donnait une courte description. Peu après, LESTAGE retrouvait sa larve en Belgique en différentes stations et donnait une étude détaillée du stade imaginal. Il rappelait que la morphologie de la larve l'avait autorisé à créer sans hésitation un genre nouveau et reconnaissait que la découverte de l'imago n'autorisait pas une conviction aussi absolue. Quelques années plus tard, en 1929, il écrivait : « Quelques doutes furent émis concernant la valeur du genre *Torleya* par certains qui n'avaient jamais vu la larve extraordinaire et qui trouvaient entre l'adulte de *Torleya* et celui d'*Ephemerella ignita* des ressemblances telles qu'il ne leur paraissait pas possible que la *Torleya* ne fût pas une *Ephemerella* typique ».

Les descriptions de LESTAGE attirèrent l'attention des entomologistes et de nouvelles stations de *Torleya belgica* ne tardèrent pas à être signalées en France et en Allemagne notamment, où SCHÖNEMUND a pu déclarer à son sujet dans sa faune de l'Europe centrale que : « Sicherlich ist sie oft mit *Ephemerella* verwechselt worden ».

En fait, les imagos de *Torleya belgica* et d'*Ephemerella ignita* présentent de grandes ressemblances et tout systématien, peu porté à la pulvérisation des espèces, aurait été tenté de les réunir, s'il n'avait connu la larve. Cette opinion se trouve renforcée par le fait que *Ephemerella ignita* est extrêmement polymorphe. Si l'on compare des exemplaires provenant de régions très diverses, notamment quant à l'altitude, comme j'ai eu l'occasion de le faire dans le Plateau central de la France, on s'aperçoit combien il devient difficile de faire une distinction bien nette entre les deux espèces qui nous occupent. Les différences entre les genitalia sont minimales ; de même la longueur relative des divers segments des appendices : le tableau dressé par LESTAGE est significatif. Le même auteur a pu écrire dans sa diagnose de *Torleya* : « Aile comme *Ephemerella* ». Quant à la pigmentation, elle est tellement variable que l'on ne peut lui donner quelque valeur comme caractère distinctif.

De ces faits d'ordre anatomique il importe de rapprocher certaines particularités biologiques de ces deux espèces.

Répartition géographique. — *Ephemerella ignita* présente une répartition géographique des plus étendues. De très nombreuses régions de France en possèdent des stations. C'est ainsi que cette espèce a été capturée, soit à l'état de larve, soit à l'état d'imago, dans la Somme, la Marne, l'Aisne, la Seine-Inférieure, le Calvados, l'Eure, en Seine-et-Oise et Seine-et-Marne, en Côte-d'Or, dans le Jura, les Deux-Sèvres, l'Indre-et-Loire, dans les Charentes, le Puy-de-Dôme, la Lozère, les Alpes du Dauphiné, les Basses-Pyrénées et les Pyrénées-orientales.

Torleya belgica est beaucoup moins répandue en France. On en connaît actuellement quelques stations dans les Ardennes, la Meuse, l'Aisne, l'Eure,

le Jura, la Loire, le Puy-de-Dôme, la Drôme et les Alpes du Dauphiné.

Les deux espèces peuvent exister dans la même station. Je donnerai comme exemple de ce fait des stations que j'ai soit personnellement étudiées, soit avec H. BERTRAND : celles de Neuville dans l'Aisne, de Saint-Denis le Ferment dans l'Eure, d'Issoire dans le Puy-de-Dôme.

Au point de vue de la répartition altitudinale de ces deux espèces, une remarque s'impose : *Ephemerella ignita* existe aussi bien à des altitudes très faibles, voisines du niveau de la mer (telles les stations de la Somme et du Calvados) qu'à des altitudes assez élevées. DORIER, dans son « Étude de la faune des eaux courantes alpines » signale que l'on rencontre fréquemment *Ephemerella ignita* aussi bien dans la biocénose des mousses immergées que dans la biocénose des pierres, dans les eaux de moyenne altitude qu'il situe entre 1.500 et 700 mètres. J'ai capturé en abondance des exemplaires de la même espèce tout le long du cours de la Couze Pavin, torrent des Monts Dorés, depuis 1.200 mètres d'altitude près de sa source, jusqu'à son confluent avec l'Allier, à 400 mètres environ.

Torleya belgica est beaucoup plus localisée. Jusqu'à plus ample informé cette espèce n'a pas été capturée à des altitudes élevées. Dans les Vosges, BAUDOT la signale dans l'Ornain, aux environs de Bar-le-Duc. Dans les Alpes, DORIER la cite comme l'un des représentants de la faune des eaux courantes de faible altitude, au-dessous de 700 mètres.

Les observations que j'ai pu faire dans le Plateau central confirment celles de DORIER. Je n'ai jamais capturé *Torleya belgica* au-dessus de 600 mètres d'altitude environ. Bien plus, les stations les plus nombreuses que je connais se situent autour de 400 mètres.

Différences écologiques. — La répartition écologique des deux espèces est aussi à considérer. *Ephemerella ignita* s'accommode des habitats les plus divers. On la trouve dans des cours d'eau à débit très lent, à teneur en oxygène relativement faible, où elle vit accrochée aux plantes aquatiques ; c'est ce que l'on peut observer dans la Marne, près de Paris, à Chelles ou à Champigny, par exemple. SCHENEMUND fait remarquer qu'en Allemagne, elle n'est pas rare dans les eaux stagnantes. Mais on la trouve aussi abondante dans les torrents de montagnes, sous des pierres ou dans des touffes de plantes aquatiques. Ainsi, dans la Couze Pavin, au-dessus de Besse-en-Chandesse (Puy-de-Dôme), j'en ai capturé des quantités dans des touffes de renoncules aquatiques où elles se tenaient avec des larves de *Bætis*, dont *Bætis alpinus*, dans une eau très froide toute l'année, saturée presque en oxygène dissous et à des vitesses de courant pouvant atteindre et quelquefois dépasser 1 m. 50 par seconde.

Torleya belgica se tient dans des zones à caractères beaucoup plus limités. LESTAGE, résumant les observations de divers auteurs sur la répartition de cette espèce en Hollande, en Belgique, en France, en Allemagne, en Suisse et en Tchécoslovaquie, conclut que ces larves vivent exclusivement dans des cours d'eau peu profonds, à cours régulier et assez rapide. Les larves se tiennent généralement sous les pierres immergées, à une faible distance du bord. C'est ce que j'ai observé dans le Puy-de-Dôme. Une eau propre, assez courante, un fond de pierres sous lesquelles les individus s'accrochent, une teneur en oxy-

gène moyenne, une eau pas trop froide, une vitesse de courant de l'ordre de 1 mètre par seconde tout au plus, telles sont les conditions qui paraissent convenir aux larves de *Torleya*. Les larves d'*Ephemerella* peuvent aussi s'en contenter, mais elles s'accommodent aussi fort bien, comme je l'ai précédemment exposé, de conditions toutes différentes.

Au point de vue du cycle du développement, ces deux espèces s'opposent également. J'ai capturé pour la première fois des larves de *Torleya belgica* en Auvergne, à Issoire, dans les premiers jours de novembre 1944. Elles avaient dépassé largement le stade larvule, c'étaient des larves de taille moyenne avec des branchies bien organisées. Les *Ephemerella* des mêmes stations étaient de très jeunes larvules sans ébauche de branchies. Les années à hiver peu rigoureux et à printemps précoce, telles les années 1948 et 1949, j'ai trouvé des nymphes sur le point de se transformer en subimagos à la fin de mars ou au début d'avril; les années normales, le même phénomène se produit un mois plus tard. Immédiatement après commencent les éclosions d'*Ephemerella ignita* qui, dans cette région, se poursuivent jusqu'en septembre. BAUDOT a fait, en une région toute différente, des observations comparables. « Ayant d'abord obtenu l'éclosion d'imagos par élevages de larves mûres, j'ai pu voir ensuite d'abondants vols de mâles et de femelles; ils ont lieu, dans le Barrois, à la fin de mai et aux premiers jours de juin et sont d'ailleurs absolument comparables à ceux qu'exécuteront les *Ephemerella ignita* quelques jours plus tard, pour les prolonger jusqu'à la fin de septembre ».

LESTAGE en Belgique et SCHÖNEMUND en Allemagne ont également constaté le caractère précoce des éclosions de *Torleya belgica*, qui très généralement s'effectuent en un laps de temps très court et précèdent pour une même région celles d'*Ephemerella ignita* qui, elles, s'échelonnent sur plusieurs mois.

Ainsi ces deux espèces diffèrent par leur répartition géographique, l'écologie de leur larve et le cycle de leur développement.

A côté du complexe *Ephemerella-Torleya*, il convient de placer les *Chitonophora*. A leur sujet, je ne saurais m'étendre longuement, pour le moment tout au moins. Les *Chitonophora* sont encore peu connus. Ce genre, créé en 1908 par BENGTSOON pour désigner une espèce de Scandinavie et de Thuringe, a été retrouvé par LESTAGE en Belgique. En France, il vient d'être signalé à Cauterets où GRENIER a capturé quelques larves d'une espèce que nous n'avons pu identifier, ne connaissant pas l'imago. L'an dernier, dans la vallée de l'Allier en Auvergne, j'ai trouvé plusieurs stations d'une larve non encore connue de *Chitonophora*, dont je me propose de faire l'élevage et de compléter l'étude biologique à tous les stades, mais déjà il semble que, par les caractères de son habitat et de son cycle, cette espèce s'intercale entre *Torleya* et *Ephemerella*. A tel point que l'on peut faire l'hypothèse — et je souligne bien qu'il ne s'agit que d'une hypothèse — que *Torleya* et *Chitonophora* pourraient être des formes précoces, des formes de printemps, d'*Ephemerella*.

B. — Le complexe « Clæon-Proclæon ».

La comparaison des formes larvaires et imaginaires et de la biologie des *Clæon* et des *Proclæon* apporte aussi des faits à retenir pour une étude de la pœcilogonie.

Différences anatomiques. — Les larves se distinguent aisément par la forme générale du corps, le développement des branchies et diverses particularités des pièces buccales.

Chez *Proclæon*, le corps est plus trapu que chez *Clæon* et les cerques beaucoup moins longs. Je ne puis ici faire un tableau dichotomique des diverses espèces de *Clæon* et de *Proclæon* ; il suffit de se reporter aux ouvrages de systématique. J'indique simplement les caractères différentiels.

Ce sont surtout les formes des branchies qui permettent la distinction de deux genres.

Chez *Clæon*, la foliole inférieure des paires 3 à 6 est très généralement arrondie. La foliole supérieure est bien développée. Chez *Proclæon* la foliole inférieure, surtout pour les paires 3 à 6 est nettement triangulaire, la foliole supérieure très réduite et parfois difficile à voir.

Le troisième article des palpes labiaux de *Clæon* est acuminé au bord supéro-interne. Le même article des palpes labiaux de *Proclæon* est carrément tronqué, au bord supéro-interne, comme chez *Centroptilum*. Des différences aussi tranchées ne se retrouvent pas entre les imagos des représentants de ces genres. Aussi bien la forme générale du corps, celle des genitalia, la nervation des ailes, caractères le plus souvent invoqués pour la discrimination des espèces, ne permettent pas d'oppositions bien tranchées. Il importe avant tout de savoir de quelles larves proviennent les imagos.

Répartition géographique et écologique. — Les *Clæon* sont extrêmement répandus. Le catalogue de LESTAGE relatif aux Ephémères de France porte la mention, en ce qui concerne *Clæon dipterum* : « Toute la France ». Une collection d'eau stagnante, plus ou moins étendue, étang, mare, bassin, même une citerne de jardin, à condition que l'eau en soit assez propre, de préférence légèrement alcaline, pas trop froide, régulièrement oxygénée, qu'il y pousse des plantes aquatiques où les larves pourront s'accrocher, constitue un excellent milieu pour le développement des *Clæon* ; de même des cours d'eau à faible courant, présentant les mêmes caractères physico-chimiques que les stations ci-dessus énumérées.

Les *Proclæon* sont beaucoup plus rares. Le genre a été créé par BENGTSOON en 1912, pour une espèce nordique, le *Proclæon bifidum*. En France, LESTAGE a signalé en Belgique une larve de *Proclæon* non identifiée. BAUDOT a retrouvé des imagos qu'il croit être de cette espèce près du lac de Gérardmer dans les Vosges, mais il n'a pu en obtenir la larve.

J'ai capturé des larves de *Proclæon*, différentes des larves de *Proclæon bifidum*, près du littoral méditerranéen, dans les Pyrénées orientales, près Banyuls-sur-mer, et dans les Alpes maritimes. J'en ai trouvé d'autres dans plusieurs lacs du Plateau central.

Ces larves de *Proclæon* vivent dans des milieux dont les caractères ne semblent pas convenir aux larves de *Clæon*, au moins en ce qui concerne les espèces de la faune française dont j'ai pu suivre l'écologie. Toute indication à ce sujet fait défaut en ce qui concerne *Proclæon bifidum* du nord de l'Europe.

Près du littoral méditerranéen, les *Proclæon* (*Proclæon Rabaudi* et des formes larvaires dont j'attends d'avoir l'imago pour faire la description) vivent dans de petits ruisseaux côtiers du type de la Baillaurie, à Banyuls-sur-mer.

Ces cours d'eau sont à sec une grande partie de l'année, sauf en des zones où se situent des « points d'eau » permanents, plus ou moins étendus. Pendant ces périodes de l'année, les larves de *Proclæon* se concentrent dans ces poches d'eau où on peut les trouver en grande abondance.

Voici un exemple précis : dans la Baillaurie, à 3 et 4 kilomètres de Banyuls-sur-mer, fin septembre 1946, j'ai trouvé ces larves en abondance dans de petites cuvettes de 50 à 60 centimètres de diamètre environ, et de 40 centimètres de profondeur, la température de l'eau était de 23°, la teneur en oxygène de 2 cm³ par litre. Naturellement il s'agissait d'eau vaseuse et stagnante. Mais la Baillaurie, comme tout cours d'eau méditerranéen, se transforme brusquement en un torrent rapide et tumultueux pendant quelques heures, voire un jour ou deux, lors des violents orages caractéristiques de ces régions. Ces faits se renouvellent plusieurs fois par an, principalement en automne, saison où se développe la génération d'automne des *Proclæon*, qui, semble-t-il, s'accommodent fort bien de ces variations brusques et extrêmes de leurs conditions d'existence, puisqu'ils subsistent dans ces stations.

Dans les lacs du Plateau central, les conditions d'existence sont aussi très variées. Qu'il s'agisse de lacs de cratère ou d'effondrement, tels les lacs de Montcineyre ou Chauvet, assez pauvre en végétation aquatique, ou des lacs du même type, mais abondamment pourvus de cette même végétation tel le lac Pavin, de lacs de barrage comme le lac Chambon, ou de lacs occupant des dépressions formées soit dans une coulée de lave, soit entre deux coulées, ou des dépressions d'origine glaciaire comme les lacs de Bourdouze, de Chambedaze, des Esclauzes, de la Crégut, de la Landie, les *Proclæon* sont abondants. Cependant, ces lacs présentent des différences appréciables quant à la température, le pH, la teneur en oxygène dissous de leurs eaux (1).

Je rappelle que dans ces lacs, je n'ai jamais trouvé *Clæon dipterum*.

Le cycle du développement permet aussi, jusqu'à plus ample informé, d'opposer *Clæon dipterum* aux *Proclæon*.

Dans la très grande majorité des stations françaises, les éclosions de *Clæon dipterum* se succèdent sans interruption d'avril à octobre ; on peut en observer, selon les conditions atmosphériques, de mars à novembre. Dans les stations méditerranéennes que j'ai pu étudier, les *Clæon* paraissent avoir deux générations par an, une au printemps, une en automne. Dans les lacs du Plateau central, je n'ai pu noter qu'une seule période d'éclosion, d'une durée de trois à quatre semaines environ comprises très généralement entre la mi-juillet et la mi-août, avec des décalages plus ou moins marqués, conditionnés par les variations du climat.

J'ai comparé ici *Clæon dipterum* aux *Proclæon* à l'exclusion des autres *Clæon*, tels *Clæon simile* et *Clæon prætextum*, parce que ces formes sont plus rares, au moins en France, et beaucoup moins bien connues que *Clæon dipterum*, tant au point de vue anatomique que biologique. Je donnerai ultérieurement des précisions à leur sujet.

(1) Je donnerai des précisions, qui sortent du cadre de cette étude, sur la faune et les caractères physico-chimiques des lacs du Plateau central dans un mémoire en cours de préparation sur la biogéographie des Ephemères d'Auvergne.

Je n'ai pas insisté non plus sur la prétendue pœcilogonie géographique attribuée à *Clæon dipterum* du fait que cette espèce serait ovipare dans les zones septentrionales de son habitat (Berlin et nord de la France) et vivipare dans le midi de la France et en Italie, parce que la viviparité de *Clæon dipterum*, très discutée, est encore à prouver.

II. — Pœcilogonie convergente entre espèces de même genre.

Ecdyonurus venosus Fabr.-*Ecdyonurus forcipula* Pict. — Les individus qui présentent ce cas de pœcilogonie n'offrent pas, du point de vue anatomique, des différences aussi tranchées que dans le cas précédent, ce qui est normal, puisqu'ils appartiennent au même genre. Cependant, il est impossible de confondre la larve d'*Ecdyonurus venosus* avec la larve d'*Ecdyonurus forcipula*. En dehors de particularités de structure des pièces buccales et des branchies, détails anatomiques sur lesquels il serait trop long de s'étendre ici, la forme du corps et surtout la pigmentation très spéciale à chaque espèce permet d'éviter toute confusion. La comparaison des deux dessins de la figure 2 souligne ces différences.

Or, ces deux espèces vivent parfois dans les mêmes stations, fait sur lequel je reviendrai plus loin. C'est ainsi que dans la Couze Pavin, près de son confluent avec l'Allier, je les ai trouvées en abondance. Dans certaines portions de l'Allier également. Fin juillet et août, j'assiste dans cette région à des éclosions en masse de ces deux espèces. Mais l'examen des captures faites au filet au-dessus des stations des larves ne me permet pas d'identifier les imagos.

SCHENEMUND a fait les mêmes constatations en Allemagne où ces deux espèces sont communes, et a pu écrire : « Sie erinnern in Grösse, Färbung und Gestalt fast ganz an die nächste Art *E. venosus*, ist aber, wie die Larve zeigt, sicher von ihr zu trennen ».

La répartition géographique et l'écologie de ces larves méritent de retenir l'attention. Sur leurs conditions d'existence en Europe centrale, les documents sont trop sommaires pour que je puisse en faire état ici. Je parlerai donc des stations actuellement connues de la Faune française.

Ecdyonurus venosus est abondamment répandu dans toutes les régions montagneuses. Signalé dans les Vosges par HUBAULT, il a été localisé par DORIER dans la zone des eaux courantes alpines de moyennes de hautes altitudes. H. BERTRAND et moi-même en avons indiqué des stations dans toute la chaîne des Pyrénées jusqu'à plus de 2.000 mètres. Enfin je l'ai trouvé en abondance dans l'Allier et des principaux affluents dans la partie sud du département du Puy-de-Dôme.

Ecdyonurus forcipula est beaucoup moins répandu. Signalé pour la première fois en France par GROS, dans la région de Marigny (Ain), je l'ai retrouvé en Auvergne, dans l'Allier et la Couze Pavin près d'Issoire. Je ne connais pas les caractéristiques des stations indiquées par GROS, mais vu l'altitude de la région de Marigny on peut admettre qu'il s'agit de stations de très moyenne altitude.

En Auvergne, ces stations ne dépassent pas 400 mètres. Elles se caractérisent par une teneur moyenne en oxygène dissous, n'atteignant pas la saturation, sauf en hiver lorsque les eaux sont très froides. La vitesse du courant n'y

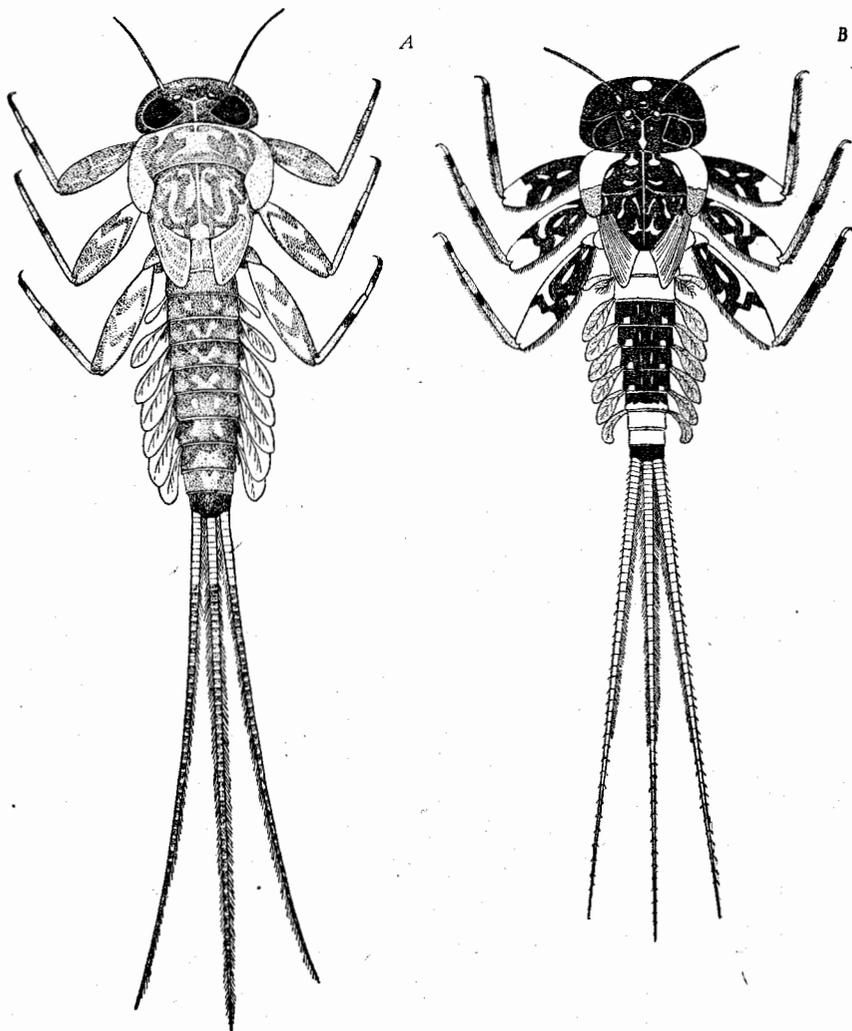


Fig. 2. — A. Larve d'*Ecdyonurus venosus* Fabr. B. Larve d'*Ecdyonurus forcipula* Pict.

dépasse pas 60 à 70 centimètres par seconde. Dans les mêmes stations on peut trouver *Ecdyonurus venosus*, aussi abondant que dans les stations de montagne citées précédemment où cette espèce trouve une eau plus froide, plus oxygénée, et un courant beaucoup plus rapide, conditions qui ne paraissent pas convenir à *Ecdyonurus forcipula*.

III. — *Pœcillogonie convergente entre individus d'une même espèce.*

Bætis alpinus Pict. — Le caractère dominant des larves de cette espèce est l'extrême réduction, pouvant aller jusqu'à la disparition complète du cerque médian. LESTAGE a souligné l'importance de ce caractère. Les seuls renseignements, dit-il, que j'aie pu trouver de cette larve sont les suivants de STEINMANN : « Cette larve fait partie d'un groupe franchement rhéophile caractérisé par la réduction jusqu'à disparition complète (?) des poils nata-toires des cerques ; en outre, le cerque médian est avorté et parfois réduit à un simple moignon, surtout chez les vieilles larves ». LESTAGE ajoute : « L'observation de pareilles larves serait infiniment intéressante, car cette dis-parition des soies des cerques, et cette atrophie du cerque médian, du moins à un degré pareil, n'ont jamais été signalés, que je sache ».

Or, l'étude des *Bætis* de nombreuses stations pyrénéennes nous a montré, à H. BERTRAND et à moi-même, que *Bætis alpinus* peut présenter les plus grandes variations dans la longueur du cerque médian et l'importance de la ciliation des trois cerques qui peuvent devenir tout à fait comparables aux cerques d'autres espèces, telles *Bætis rhodani* et *Bætis vernus*.

J'ai fait de semblables constatations sur les *Bætis* des torrents du Plateau central.

PŒCİLOGONIE DIVERGENTE

Cet aspect de la pœcillogonie se manifeste comme le précédent entre indi-vidus de genres différents, d'espèces différentes et entre individus de même espèce.

I. — *Pœcillogonie divergente entre espèces de genres différents.*

L'exemple le plus typique est donné par ULMER, spécialiste bien connu des Ephémères de l'Europe centrale. Cet auteur (1) a déclaré n'avoir pu trouver aucune différence entre la larve de l'*Eclyonurus fluminum*, espèce très répandue en Europe, et la larve de *Thalerosphyrus determinatus*, espèce javanaise. Or, les imagos correspondant à ces larves sont nettement différents. Les figures ci-jointes opposant la nervation des ailes antérieures et la conforma-tion des génitalia montrent bien que de telles divergences, dans les organes qui interviennent au premier chef dans la détermination des Ephémères, autorisent la création de deux genres distincts.

(1) Cité par LESTAGE, p. 215, d'après ULMER : Ephemeriden aus Java (*Notes from the Leyden Museum*, vol. XXXV, p. 120).

Ces faits ont été ultérieurement cités par LESTAGE qui en soulignait l'intérêt.

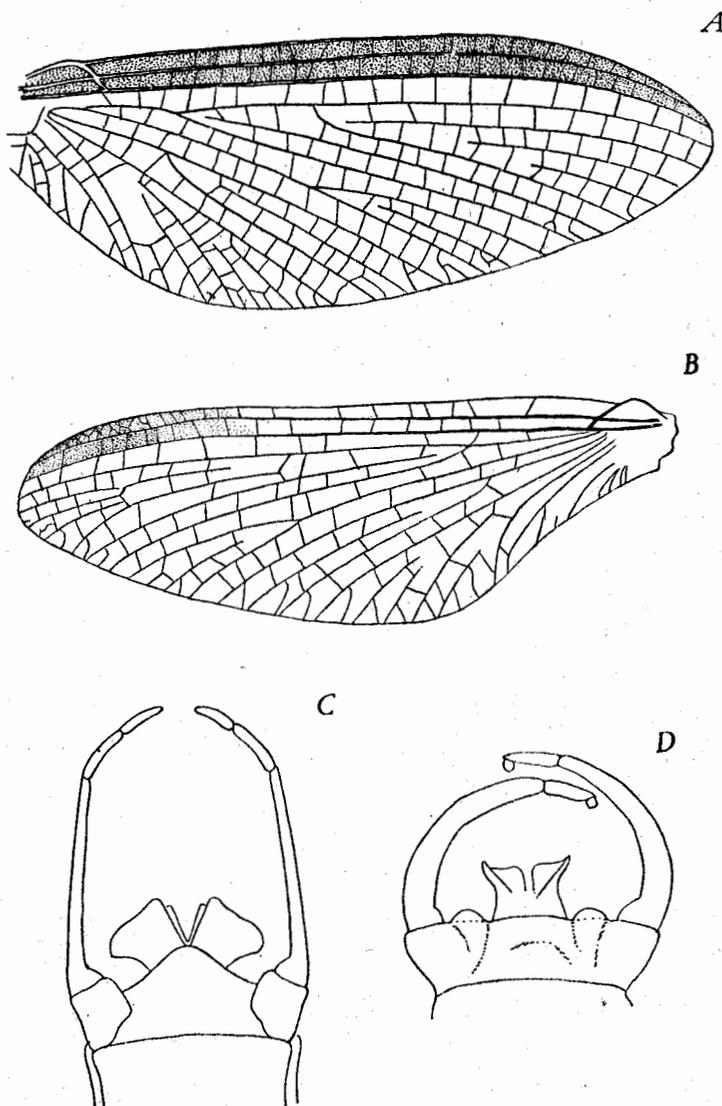


Fig. 3. — A, Aile antérieure de *Thalerosphyrus determinatus*; B, Aile antérieure d'*Ecdyonurus fluminum*; C, Genitalia d'*Ecdyonurus fluminum*; D, Genitalia de *Thalerosphyrus determinatus*.

Ecdyonurus fluminum a un habitat assez comparable à celui d'*Ecdyonurus venosus*, sur lequel j'ai donné plus haut quelques détails. Mais les précisions manquent sur la biologie de *Thalerosphyrus determinatus*. C'est pourquoi il

est impossible jusqu'à plus ample informé, de chercher à savoir si le milieu intervient dans le déterminisme de ces faits.

II. — *Pœcillogonie divergente entre espèces de même genre.*

BENGTSSON, bien connu par ses travaux sur les Ephémères scandinaves, a été extrêmement surpris de constater que l'élevage d'un lot de larves de *Clæon*, toutes semblables entre elles, et qu'il identifiait à *Clæon dipterum*, lui donnait des imagos indiscutablement de deux espèces : *Clæon dipterum* et *Clæon simile*. Cette observation, venant d'un auteur dont les travaux sur les Ephémères font autorité, mérite d'être retenue.

Mais, si la morphologie et la biologie de *Clæon dipterum* est bien connue, il est loin d'en être autant pour les autres espèces de *Clæon*, comme je l'ai déjà fait remarquer dans la première partie de cet exposé. C'est pourquoi je me limite à citer l'observation de BENGTSSON en soulignant que des recherches sur l'écologie de *Clæon simile* restent à faire.

III. — *Pœcillogonie divergente entre individus de même espèce.*

En 1944, je capturai dans un petit ruisseau de la vallée de Chevreuse un lot de larves d'Ephémères qui me paraissaient ne correspondre à aucune description de larves de *Bætis* actuellement connues. Je fis l'élevage d'un lot de larves âgées, capturées dans la même station, transportées et installées ensemble au laboratoire. J'obtins 40 imagos. On sait que pour la détermination des *Bætis*, on se sert principalement des caractères des genitalia et de la nervation de l'aile postérieure. Or les 40 imagos provenant de mes élevages étaient très comparables entre eux quant à la forme générale du corps, les dimensions des divers segments, la pigmentation, la forme des genitalia. Ces caractères les apparentaient indiscutablement à *Bætis vernus* Curt. L'impression change lorsqu'on se reporte à la nervation de l'aile postérieure, caractère de première importance pour la détermination des *Bætis*, comme SCHENEMUND l'a souligné dans sa faune des Ephémères de l'Europe centrale. Ces ailes présentent bien la forme ovalaire et les deux nervures principales, plus ou moins parallèles entre elles et aux bords antérieur et postérieur de l'aile, caractéristiques de toute aile de *Bætis*. Les différences portent sur les nervures intercalaires et sur les nervures transversales. La figure ci-jointe (fig. 4) permet d'apprécier ces variations. Elle se rapporte à 12 cas pris au hasard parmi les 40 étudiés. Seule se superpose à l'aile typique de *Bætis vernus*, telle que l'a figurée SCHENEMUND, l'aile droite de l'individu G. L'aile gauche de l'individu G et de l'individu K s'en rapprochent également par la disposition des nervures intercalaires. Par contre les ailes de l'individu F rappellent de très près celles de *Bætis scambus* Eat. ; l'aile gauche de G et l'aile droite de E ont des ressemblances avec celles de *Bætis venustulus* Etn. Les nervures transversales de A font penser aux ailes de *Bætis melanonyx* Pict.

Enfin, il importe de souligner que, dans la plupart des cas, aile gauche et aile droite du même individu présentent des différences marquées.

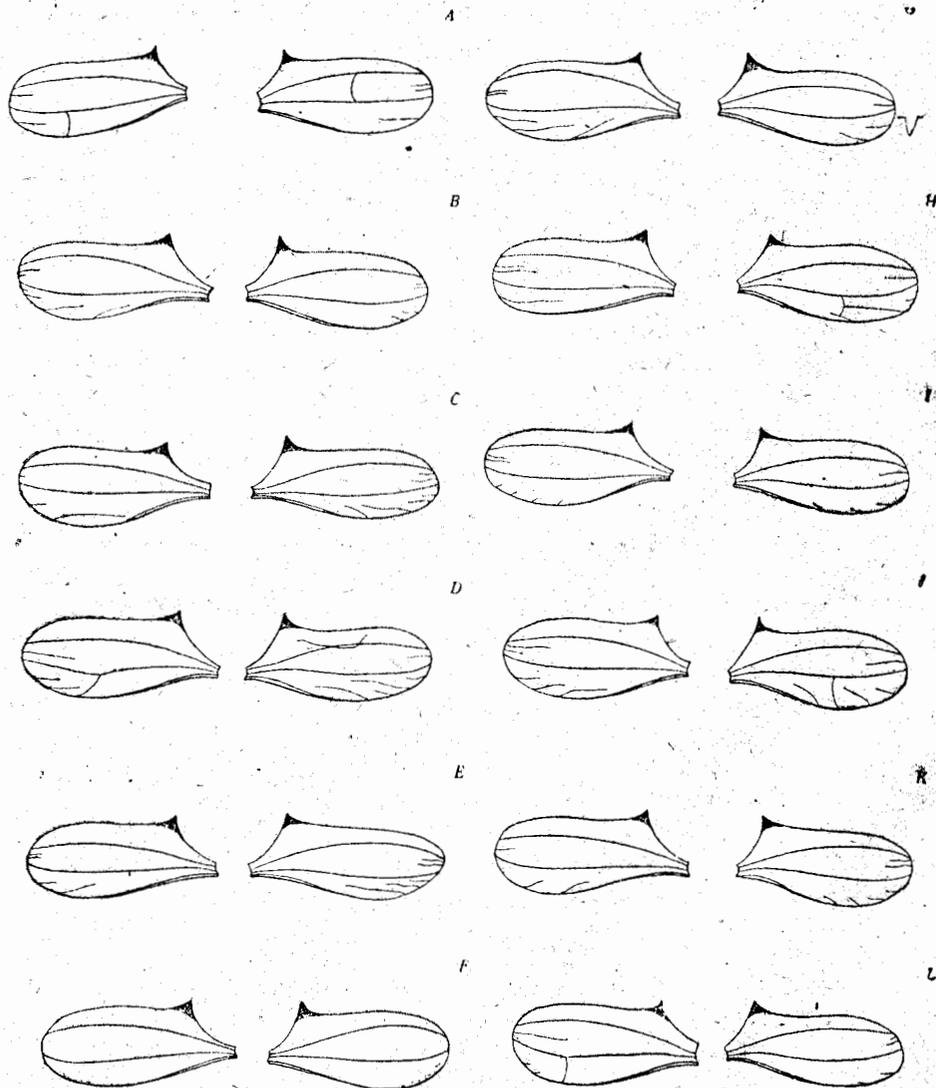


Fig. 4. — Les variations de l'aile postérieure chez *Batis vernus*.

CONCLUSIONS

Ces faits établissent l'existence de la pœcilogonie chez les Ephémères, aussi bien de la pœcilogonie convergente que de la pœcilogonie divergente. Ainsi, contrairement à l'opinion courante, les Insectes à métamorphoses complètes ne sont pas les seuls à en fournir des exemples, puisque l'on en retrouve chez les Amétaboles typiques, comme ceux qui nous occupent ici.

La pœcilogonie convergente est de beaucoup la plus fréquente chez les Ephémères.

J'ai donné ici deux exemples particulièrement caractéristiques empruntés d'une part au complexe *Torleya-Ephemerella*, d'autre part au complexe *Clæon-Proclæon*. Des constatations du même ordre, sur lesquelles je ne puis m'étendre dans un exposé aussi court, pourraient être faites dans les groupes *Siphylurus-Siphylurella*, *Habrophlebia-Leptophlebia-Paraleptophlebia*, et surtout dans les groupes *Ecdyonurus-Heptagenia*.

A la lumière de ces faits la pœcilogonie convergente apparaît comme une manifestation presque générale chez les Ephémères.

Il suffit d'ailleurs de comparer une collection de larves et une collection d'imagos pour constater une variété morphologique des larves, qu'aucun autre groupe d'Insectes ne possède, jusqu'à plus ample informé, et qui contraste avec une uniformité beaucoup plus grande de la forme des adultes.

Ces faits soulignent l'importance de l'étude des larves en biologie entomologique, étude qui, pour certains groupes, est à peine ébauchée. Ils montrent aussi l'intérêt des données écologiques dans l'étude du problème de l'espèce. Ainsi, *Torleya belgica* et *Ephemerella ignita* s'opposent beaucoup plus par leur répartition géographique et leur écologie que par la morphologie, très comparable en ce qui concerne les imagos. De même, *Clæon* et *Proclæon*.

Ces faits posent aussi des problèmes relevant de techniques fort diverses.

On peut se demander s'il n'y aurait quelque intérêt à effectuer des croisements entre espèces pœcilogoniques. Là, nous sommes dans une impasse. Si l'étude des Ephémères est si peu avancée, si ce groupe, bien que très intéressant à bien des points de vue, a été si longtemps délaissé, c'est qu'il constitue un matériel fragile, difficile à étudier. L'élevage de certaines larves n'a pu encore être fait et l'accouplement implique le vol nuptial que l'on n'a pas, pour le moment, réalisé en captivité. La fragilité des imagos semble interdire toute possibilité d'insémination artificielle.

Il serait aussi intéressant de comparer les images chromosomiques des espèces pœcilogoniques. Là aussi se présentent de très grandes difficultés. Les figures données par ces espèces, notamment par *Clæon dipterum*, sont minuscules, et rendent impossible toute investigation poussée. On rencontre ici des difficultés de l'ordre de celles qu'ont rencontrées R. MATHEY et J. AUBERT dans leur étude des chromosomes des Plécoptères. Il est à souhaiter que le perfectionnement des techniques microscopiques (on sait que récemment le microscope électronique a permis d'étudier des chromosomes encore inconnus chez les Batraciens) permette d'aborder cette étude, car il serait intéressant de comparer à cet égard Plécoptères et Ephémères.

MATHEY et AUBERT ont étudié trois familles de Plécoptères : les *Perlodidæ*, les *Perlidæ* et les *Chloroperlidæ*. Ils arrivent à cette conclusion à retenir dans toute discussion sur le problème de l'espèce : « les trois familles que nous avons étudiées diffèrent chromosomiquement entre elles moins que certains représentants de la seule famille des *Perlidæ*. Une dernière question se pose alors : faut-il donner raison à la Cytologie ou à la Systématique ? ».

Enfin il importe de rappeler au sujet des espèces pœcilogoniques l'importance des données de la biochimie comparée, et des rapports entre les carac-

tères biochimiques et les caractères systématiques tels que FLORKINS en a entrepris l'étude. Peut-être le perfectionnement des techniques biochimiques apportera-t-il un jour quelque lumière sur le problème de la pœcilogonie.

Cela est du domaine de l'avenir. Cet exposé vise non seulement à présenter un aspect parfois nouveau de la pœcilogonie, mais aussi à réunir des données qui pourront servir de base à des recherches futures.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUDOT (A.). — Ephémères rares ou peu communes. *Bull. Soc. Entom.*, 1936, **41**, p. 319.
- BENGTSSON (S.). — Neue Ephemeriden aus Schweden. *Entom. Tidsk.*, Stockholm, 1912, **33**.
- BERTRAND (H.) et VERRIER (M.-L.). — Contribution à la Biogéographie des Ephéméroptères des Pyrénées. *Bull. biol. France-Belgique*, 1949, **83**, p. 1.
- DORIER (A.). — La faune des eaux courantes alpines. *Trav. Ass. Int. de Limnologie théorique et appliquée*, 1939, vol. VIII, **3**, p. 33.
- FLORKINS (M.). — L'évolution biochimique. Liège, 1944. Editions Desœr.
- GIARD (A.). — La pœcilogonie. *Bull. Scient. du Nord de la France et de la Belgique*, 1905, **39**, p. 153.
- GRENIER (P.) et VERRIER (M.-L.). — Note anatomique et biologique sur une larve nouvelle de *Chitonophora*. *Bull. Soc. entom.*, 1950, **57**, p. 19.
- GROS (A.-J.). — Etude sur les premiers stades des larves d'Ephémères du Jura français. *Ann. biol. lac.*, 1923, **12**, p. 49.
- HUBAULT (E.). — Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Bull. biol. France-Belgique*, supp. IX, 1927.
- LESTAGE (J. A.). — Contribution à l'étude des larves des Ephémères paléarctiques. *Ann. biol. lac.*, 1916-1917, **8**, p. 213.
- Le stade imago de *Torleya belgica* Lest. *Ann. biol. lac.*, 1924, **13**, p. 303.
- Notes sur *Torleya belgica* Lest. *Ann. biol. lac.*, 1926, **15**, p. 163.
- MATTHEY (R.) et AUBERT (J.). — Les chromosomes des Plécoptères. *Bull. biol. France-Belgique*, 1947, **8**, p. 202.
- SCHÖNEMUND (E.). — Ephemeroptera. Tierwelt Deutschlands, 19. Teil, Jena, 1930.
- VERRIER (M.-L.). — Observations sur des larves de *Bætis* (Ephemeroptera) des torrents d'Auvergne. *Bull. Soc. entom.*, 1942, **49**, p. 38-42, 2 fig.
- Polymorphisme et pœcilogonie chez les Ephémères. *C. R. Ac. Sc.*, 1942, **214**, pp. 577-579.
- Observations sur les larves de *Bætis* (Ephemeroptera) des torrents d'Auvergne. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1943, **68**, pp. 175-181, 5 fig. (2^e note).
- Nouveau cas de pœcilogonie chez les Ephémères. Contribution à l'étude du genre *Clæon*. *Bull. biol. France-Belgique*, 1943, **77**, pp. 223-257, 15 fig.
- La notion d'espèce et les variations de *Bætis vernus* Curt. (Ephéméroptère). *Bull. Soc. zool.*, 1944, **69**, pp. 185-190, 4 fig.
- Les *Potamanthus* (Ephéméroptères) d'Auvergne et leurs variations. *Bull. Soc. zool.*, 1945, **70**, p. 111.
- Note sur *Rhitrogena alpestris* Eaton, Ephéméroptère. *Bull. Soc. zool.*, 1945, **70**, p. 125.
- Sur la présence en Auvergne de *Torleya belgica*, Ephéméroptère. *Feuille des Naturalistes*, Nouv. série, 1946, **4**, p. 18.
- Les variations des branchies chez les larves de *Paraleptophlebia submarginata*, éphéméroptère. *Feuille des Naturalistes*, Nouv. série, 1946, **4**, pp. 64-65.
- La concentration en oxygène dissous et la respiration des larves d'Ephémères. *C. R. Ac. Sc.*, 1948, **226**, p. 1548.
- Note écologique sur *Thraulius bellus* Eat. (Ephéméroptère). *Feuille des Naturalistes*, Nouv. série, 1948, **3**, p. 59.
- Note sur *Centroptilum pennulatum* Eat. (Ephéméroptère). Description de la larve. *Bull. Soc. entom.*, 1948, **53**, pp. 58-62.
- La vitesse du courant et la répartition des larves d'Ephémères. *C. R. Ac. Sc.*, 1948, **227**, p. 1056.