

LE RHÉOTROPISME ET LES LARVES DÉPHÉMÈRES

(avec 13 figures et les planches I et II)

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION. — ETAT ACTUEL DE LA QUESTION.	1
RECHERCHES PERSONNELLES : ÉTUDE SUR LE TERRAIN. — CHOIX DES STATIONS. — APPAREIL DE MESURE.	3
RHÉOTROPISME ET MIGRATIONS DES LARVES	4
RÉPARTITION ALTITUDINALE ET VITESSE DU COURANT.	8
ÉTUDE COMPARÉE DE QUELQUES PEUPLÈMENTS :	
Massif Central	16
Dordogne	18
Régions méditerranéennes (Alpes-maritimes, Pyrénées-orientales).	20
RHÉOTROPISME ET MORPHOLOGIE	23
Les classifications de PICTET et de NERDHALM.	23
Les adaptations d'après ZSCHORKE et STEINSMAN	24
L'absence d'adaptation selon PONOVIC-BAZOSANU	24
Vitesse du courant et morphologie comparée.	24
Morphologie comparée dans les diverses associations de larves	26
Les classifications des précédents auteurs et la composition de divers peuplements.	29
CONCLUSIONS.	31
TRAVAUX CITÉS	32
ESPÈCES CITÉES	33

INTRODUCTION

En 1942 j'ai été chargée de préparer le volume de la Faune de France des Ephémères. Les collections d'Ephémères que j'ai pu consulter m'ont donné des documents très instructifs, ces insectes se conservant mal en collection. J'étais, d'autre part, fort gênée de donner des descriptions d'animaux que je n'avais pas vu vivre, car on ne comprend bien une espèce que lorsqu'on a pu apprécier les divers aspects de sa biologie.

C'est pourquoi, depuis une dizaine d'années, j'ai multiplié les déplacements et les séjours dans les régions dont la faune d'Ephémères se montrait

particulièrement riche et variée. L'étude des larves s'est révélée fort intéressante, tant pour la systématique que pour la biologie. La répartition des larves conditionne, en particulier, la répartition de ce groupe d'insectes dont les imago s'effectuent que des déplacements restreints.

J'ai été ainsi amenée à étudier les divers facteurs qui interviennent dans la répartition des larves, en particulier la température, l'oxygène dissous, le pH et la vitesse du courant.

Ce dernier facteur revêt une importance particulière : si l'on trouve des larves d'Ephémères vivant en eaux stagnantes, certaines espèces s'accoutument fort bien de courants de 2 mètres par seconde. Et entre ces extrêmes, existe toute une série d'intermédiaires. Ces faits ont retenu depuis longtemps l'attention des entomologistes.

C'est ainsi que PICTET a établi une classification des larves d'Ephémères en fonction de leur forme où il voit une adaptation aux caractères du milieu et surtout à la vitesse du courant.

Je reviendrai plus loin sur cette conception ; je signale simplement que PICTET distingue quatre types de larves d'Ephémères. Cette classification a été très généralement adoptée. On la retrouve chez des auteurs tels que LESTRAGE et ROUSSEAU dont l'ouvrage sur « les larves et nymphes aquatiques des insectes d'Europe » fait autorité.

Rousseau reconnaît : 1° les larves fouisseuses qui « habitent les eaux à faible courant où elles peuvent seulement trouver la stabilité nécessaire pour exécuter leur ouvrage » ; 2° les larves plates « essentiellement pétricoles et ne pouvant vivre que dans les eaux fortement oxygénées des torrents, rivières rapides, ruisseaux montagneux » ; 3° les larves rampantes qui « se contentent de glisser dans la vase ou le sable qui tapissent le fond des ruisseaux tranquilles » ; 4° les larves nageuses « non conformées pour résister aux courants trop rapides se réfugient dans les endroits abrités. Certaines espèces cependant se sont acclimatées dans les eaux rapides des torrents ».

De cette classification de PICTET, il convient de rapprocher celle, plus récente, des auteurs américains, qui avec NERDHALM et son école opposent simplement les formes lénitiques et les formes lotiques, soulignant ainsi l'importance du facteur vitesse du courant dans la biologie des larves d'Ephémères.

Dans sa contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles, E. HUNAUER rapporte des observations extrêmement intéressantes. Il soumet, expérimentalement, des larves d'*Ephemera*, d'*Epeorus*, d'*Wedgeonurus*, de *Rhitrogena*, d'*Tron* et de *Baetis* à des courants d'intensité variée. Dans tous les cas, il constate un rhéotropisme positif. Ce sont les *Heptageniidae* qui donnent « les réactions les plus constantes et les plus régulières ». E. HUNAUER a également observé dans la nature le rhéotropisme positif des *Heptageniidae* : « Les colonies de larves d'*Tron* et de *Rhitrogena* établies sur les pierres, après la chute du jour, étaient toutes tournées la tête vers l'amont, immobiles ou se déplaçant lentement tantôt de côté à la façon des Crabes, tantôt en arrière, mais sans jamais modifier leur orientation primitive ».

Plus récemment A. DOWEN et F. VAILLANT ont apporté des données fort précises sur la vitesse des courants que supportent des Invertébrés de la faune des torrents, et en particulier les larves d'Ephémères.

A l'aide d'un tube de Piot, ils ont d'abord fait des mesures sur des animaux dans leur milieu habituel. Ils ont constaté que des nymphes de *Batis* du type *gemellus* peuvent supporter des courants de l'ordre de 2 mètres par seconde. Puis ils ont cherché à apprécier, par l'expérience, la vitesse maximum de courant que peuvent remonter certains animaux torrenticoles, en faisant toujours les mesures à l'aide du tube de Piot. Ils ont vu des nymphes d'*Ecdyonurus* sp., *Heplogenia* sp., *Rhitrogena* sp. affronter et vaincre des courants de 1 m. 20 à 1 m. 30 par seconde. Les nymphes d'*Epeorus alpicola* peuvent atteindre 2 m. 40 par seconde.

Ainsi, le rhéotropisme de nombreuses larves d'Éphémères paraît un fait bien établi.

Au cours des élevages que j'ai eu l'occasion d'organiser, notamment pour obtenir les imagos, indispensables pour l'identification des larves, j'ai fait des constatations qui confirment entièrement celles de Hubaurt, Douin et VAILLANT.

RECHERCHES PERSONNELLES

Il m'est apparu, en étudiant sur le terrain de nombreuses stations de larves, que le rhéotropisme intervenait dans diverses manifestations de leur biologie. Ce sont ces observations qui font l'objet de ce mémoire. Elles ont été faites au cours de ces dix dernières années dans des régions riches en Éphémères et présentant des régimes d'eau très variés.

Ce sont d'abord et surtout l'Auvergne. Cette région offre une faune remarquable, tant par sa variété que par l'abondance des individus. J'y ai capturé des représentants de 22 genres sur les 25 entre lesquels on répartit, jusqu'à plus ample informé, les Éphémères de la faune française. Les environs d'Issoire (Puy-de-Dôme) possèdent des stations particulièrement intéressantes. L'Allier qui coule tantôt dans de petites plaines, telle la limagne du Lembron, tantôt dans des défilés montagneux, tels les défilés de Saint-Yvoine où elle prend des allures de torrent, offre une faune variée; de même ses affluents, parmi lesquels il convient de retenir les couzas, issues des Monts Dorés et dont le plus important est la Couze Pavin.

J'ai l'occasion de faire chaque année de fréquents séjours dans la région d'Issoire, principalement au printemps, en été et en automne, plus rarement en hiver, et, depuis 1940, je suis les variations de la faune aquatique avec d'autant plus de facilité que j'ai réuni sur place les éléments du matériel nécessaire à ces recherches.

A 40 kilomètres d'Issoire, se trouve la station biologique de Besse-en-Chandesse, remarquablement placée dans une région riche, non seulement en lacs, mais aussi en torrents et ruisseaux de montagne. Chaque été je vais y travailler.

La nouvelle station biologique des Eyzies se trouve au centre d'un réseau hydrographique à caractères très différents de ceux des régions précédentes. Il pouvait être utile de comparer ces faunes fort diverses. C'est pourquoi j'y ai fait deux séjours, l'un en août 1951, l'autre en juillet 1952.

La région méditerranéenne présente des cours d'eau de régimes et de

caractères physico-chimiques bien spéciaux. Il m'a donc paru nécessaire d'étudier les Éphémères de ces régions, tout particulièrement les Pyrénées orientales et les Alpes maritimes.

Mon travail a été rendu facile et agréable par l'accueil et les moyens de travail que j'ai trouvés dans les stations biologiques de Besse-en-Chandesse (Puy-de-Dôme), des Eyzies (Dordogne), au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-mer (Pyrénées orientales) et à la station zoologique de Villefranche-sur-mer (Alpes maritimes). Je renouvelle ici mes remerciements aux Directeurs de ces laboratoires, MM. Hovasse, Grassé, Perrit et Taëgouboff.

Pour faire les mesures de vitesses de courant, j'ai employé un tube de Piot. Cet appareil avait été utilisé par A. Douin et F. Vaillant dans leurs recherches sur la faune des torrents alpins.

Le tube de Piot classique n'est pas d'un maniement facile dans les petits torrents, surtout lorsqu'on est seul pour faire les mesures. Il n'est pas commode lorsqu'il s'agit d'effectuer des déplacements en montagne ou chaque fois que l'on ne peut utiliser de moyens de transport. C'est pourquoi j'ai demandé au Laboratoire central d'Hydraulique de Maisons-Alfort s'il était possible de construire un tube de Piot de dimensions réduites. M. Lavuret et Genlier ont bien voulu s'intéresser à la question et ont mis au point un appareil précis, d'un maniement rapide et facile, et présentant toutes les qualités nécessaires pour les études sur le terrain, principalement en montagne.

Cet appareil a été décrit par M. Genlier; il suffit de se reporter à son texte pour avoir une description complète de ce nouveau tube de Piot.

RHÉOTROPISME ET MIGRATIONS DES LARVES

Les variations saisonnières très marquées au cours de ces dernières années ont permis de noter des modifications fort nettes dans la répartition de la faune, et particulièrement de la faune aquatique. Les larves d'Éphémères ont constitué, à cet égard, un matériel de choix.

On se souvient notamment qu'une période de sécheresse progressive, s'étendant de l'été 1948 à l'été 1950, a été suivie d'un hiver et d'un printemps froids et humides en 1951, puis, la même année, d'un été assez pluvieux. Cette opposition de trois années de sécheresse et d'une année humide a été particulièrement marquée en Auvergne, où l'hiver 1950-1951 s'est caractérisé par d'abondantes chutes de neige. Cet hiver a été suivi d'un printemps tardif, à abondantes précipitations atmosphériques, et d'un été également pluvieux.

Voici les observations que j'ai pu faire dans la région d'Issoire. Cette région, très riche en Éphémères, comme j'ai eu plusieurs fois l'occasion de le souligner, est traversée du sud au nord par l'Allier, qui s'étend à 2 km. 500 environ à l'est d'Issoire. L'Allier y reçoit de nombreux affluents, outre la Couze Pavin, le plus important d'entre eux. Ce sont généralement de petits ruisseaux de quelques kilomètres de longueur, qui dévalent sur les pentes de la vallée au fond de laquelle coule l'Allier.

Depuis 1940 j'observe chaque année la faune de ces ruisseaux et tout

spécialement de ceux d'entre eux, le ruisseau de Boulade à 1 km. 500 au nord d'Issoire, l'autre, le ruisseau de Bange, ou encore de Malhatut, à 1 km. 500 environ au sud d'Issoire.

De 1940 à 1947, j'ai capturé d'abondantes larves d'iphémères dans ces ruisseaux. Elles se répartissaient entre les espèces : *Batis pumilus*, *B. vernus*, *Habropleptoides modesta* et *Rhitrogena alpestris*.

De l'été 1948 à l'été 1950, par suite de la sécheresse progressive, de nombreuses sources ont tari et les ruisseaux ont vu leur débit diminuer. Pendant les étés 1949 et 1950, les ruisseaux où je faisais mes captures étaient à sec.

Au printemps 1951, d'abondantes chutes de neige m'ont empêché de faire des observations pendant mon séjour dans cette région, mais en été 1951, l'eau ayant réapparu dans les ruisseaux, j'ai pu reprendre mes observations.

Dès la première quinzaine de juillet j'ai constaté la présence de nombreuses larves de *Batis pumilus*. Il s'agissait toujours de larves âgées, voire de nymphes proches de la métamorphose. Ces larves et nymphes ne pouvaient provenir de pontes déposées dans la station. En raison de l'état avancé de leur développement, il ne pouvait s'agir que d'individus issus d'œufs pondus au plus tard au début de l'automne précédent : dans la région d'Issoire, on peut en septembre, et parfois jusqu'aux premiers jours d'octobre, observer des vols nuptiaux de *Batis pumilus* s'étant toujours monté abondamment dans l'Allier, je suis portée à penser que les larves qui ont repeuplé les ruisseaux dès le début de l'été 1951 devaient provenir de l'Allier. D'ailleurs les larves de *Batis* que je capturais en juillet 1951 étaient aux mêmes stades que les larves âgées et les nymphes de la même espèce que je trouvais aux mêmes dates dans l'Allier près de ses confluent avec les ruisseaux de Bange et de Boulade.

Je récoltais les larves, dans les ruisseaux, jusqu'à deux kilomètres de l'Allier ; elles semblaient localisées dans les zones où, par suite de la présence

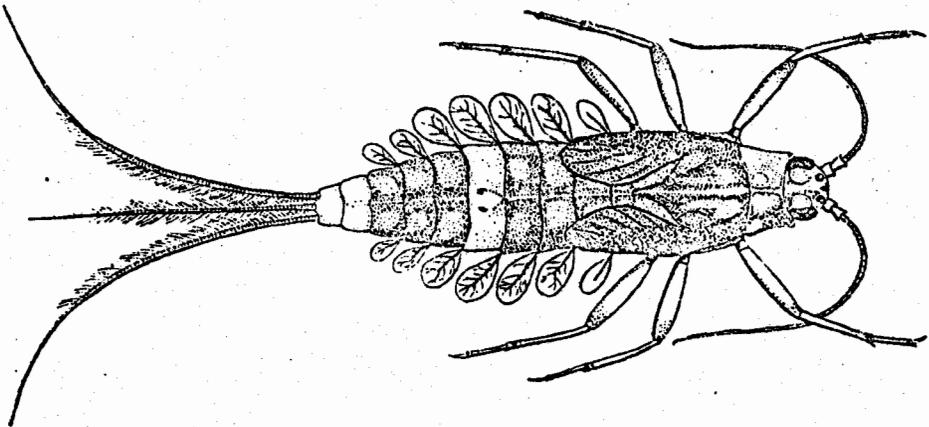


Fig. 1. — Larve de *Batis* à trois cerques (*B. vernus* très voisin de *B. pumilus*).

de petites cascades, la vitesse du courant pouvait atteindre 0 m. 60 à 0 m. 70 par seconde. Dans l'Allier, près des confluent avec les ruisseaux, je notais, dans les stations, des vitesses de courant comprises entre 0 m. 40 et 0 m. 50 par seconde, au maximum. La teneur en oxygène dissous et la température de l'eau restaient très comparables entre les stations des ruisseaux et celles de l'Allier.

Pendant toute la durée de l'été, jusqu'à l'automne, j'ai continué à observer la faune des ruisseaux, j'ai capturé des larves de *Batis pumilus* exclusivement. Je n'ai retrouvé aucun des deux autres genres qui, avant la période de sécheresse se trouvaient dans ces stations, en moins grande abondance que les *Batis*, mais en quantité non négligeable. Je rappelle qu'il s'agissait de *Rhitrogena alpestris* et d'*Habropleptoides modesta*.

Au début de l'automne 1951 j'ai vu apparaître des larvules de *Batis*. Mais alors que les larves âgées du début de l'été ne provenaient, me semblait-il, que de l'Allier, ces jeunes larvules pouvaient être issues des œufs pondus sur place au début de l'été par les imagos éclos des nymphes ayant remonté de l'Allier dans les ruisseaux.

Au printemps 1952, après un hiver où les chutes de neige furent abondantes dans cette région, le niveau d'eau des ruisseaux était plus élevé que l'automne précédent. Les larves de *Batis* étaient surabondantes et, dans les premiers jours d'avril, je retrouvais dans le ruisseau de Bange des larves de *Rhitrogena alpestris*, que je n'y avais pas revues depuis trois ans, et aussi une larve d'*Habropleptoides modesta*.

Il s'agissait de larves âgées, de nymphes sur le point de se transformer en subimagos. *Rhitrogena alpestris* ne présentant qu'une génération par an, ces nymphes provenaient donc d'œufs pondus un an environ aupa-

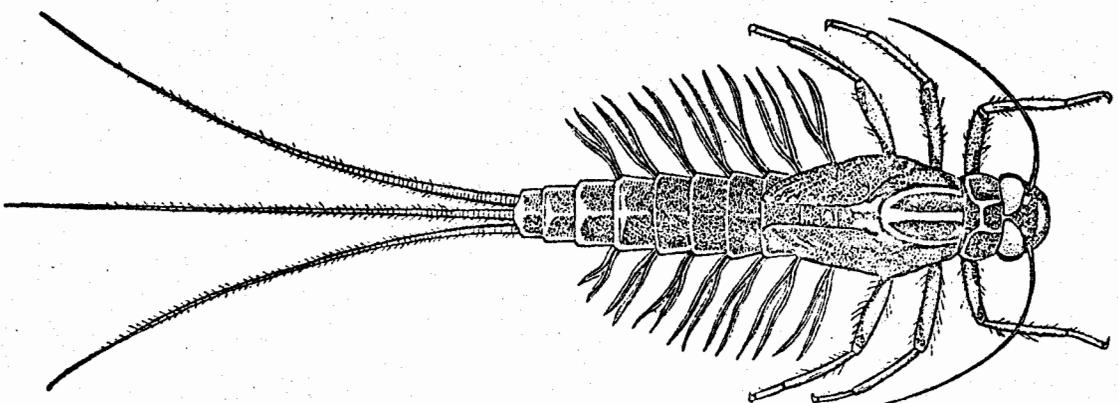


Fig. 2. — Larve d'*Habropleptoides modesta*.

ravant. Je rappelle que, au cours de l'été et de l'automne 1951, je n'avais vu, malgré de nombreuses et longues recherches, aucune larve ou larvule de *Rhitrogena alpestris*. Je suis amenée à penser que ces larves, comme celles de *Batis puntilus*, provenaient de l'Allier, où elles n'avaient jamais cessé d'être abondantes, et qu'elles avaient remonté le ruisseau jusqu'à 1 km. 800 en avril du confluent, manifestant ainsi un rhéotropisme positif.

En avril 1952, au moment de ces constatations, par suite de l'abondance des eaux, je notais des vitesses de courant de 0 m. 80 par seconde dans les ruisseaux, dans les stations à *Rhitrogena*. Dans l'Allier, dans les stations des mêmes larves les plus proches du confluent avec le ruisseau, la vitesse du courant atteignait environ 0 m. 60 par seconde. Les différences de température et de teneur en oxygène étaient infimes, d'ailleurs étaient variables d'un jour à l'autre, l'eau du ruisseau marquant 1° environ de moins que celle de l'Allier.

J'ai observé dans la région de Besse un cas de rhéotropisme, assez démons-tratif, bien que se manifestant sur un espace assez restreint.

La Couze Pavin coule à proximité du laboratoire. En amont de ce dernier, une écluse et un canal permettent, à certains moments, de dériver une partie de l'eau de la Couze et de l'amener dans les sous-soils du laboratoire. En août 1947, lors d'un de mes séjours à la Station biologique de Besse, une fissure s'était produite dans la paroi du canal. Lorsque celui-ci se trouvait plein d'eau, une partie de cette eau s'échappait et venait rejoindre la Couze, en suivant une pente inclinée. Le canal, au point où s'était produite la fissure, étant à un niveau supérieur à celui de la Couze. Il s'établissait ainsi un ruisseau intermittent. Ce ruisseau venait se jeter dans la Couze en une zone où abondaient *Batis puntilus* et *alpinus*, *Ecdyonurus venosus*, *Ephemera* daient *Rhitrogena alpestris* et *Habropleptoides modesta*.

Du 19 au 26 août 1947, j'ai fait deux séries d'observations qui concordent. Après avoir été à sec pendant plusieurs jours, le diverticule du canal fut à nouveau envahi par l'eau. Je constatai alors que, 8 heures après l'apparition de l'eau, des larves de *Batis puntilus* et *alpinus*, ne pouvant évidemment provenir que de la Couze Pavin, avaient remonté ce diverticule. Au bout de 8 heures, quelques-unes d'entre elles se trouvaient à un mètre environ de la Couze. Il n'était pas possible de suivre leurs déplacements plus loin, car le diverticule du canal s'enfonçait sous terre.

Le débit de ce diverticule était très variable. Parfois une très mince couche d'eau en recouvrait le fond, constituant presque une surface hygrométrique. Les mesures précises de vitesse de courant et de concentration en oxygène dissous étaient alors impossibles à l'aide du tube de Piol et des tubes de Nicloux dont je disposais. Lorsque la profondeur de l'eau a permis des mesures précises, j'ai noté le 25 août une température de 18°, une teneur en oxygène de 5 cm³ 25 par litre, et une vitesse de courant de 0 m. 80 par seconde. Dans la Couze, près des bords, je notais 16°, 5 cm³ 85 d'oxygène par litre et un courant de 0 m. 55 par seconde. Il semble bien que la vitesse du courant ait été le facteur dominant de la migration de ces larves.

Des réparations ayant été faites au canal qui conduit l'eau de la Couze au laboratoire et toute fuite d'eau supprimée, je n'ai pu continuer les années suivantes les observations que je viens de résumer.

RÉPARTITION ALTITUDINALE ET VITESSE DU COURANT

Je rapporte ici des observations que j'ai pu faire à divers niveaux de l'un des torrents parmi les plus caractéristiques de la région des Monts Dore, la Couze Pavin.

Ce torrent a deux origines : d'une part la jonction de nombreux ruisselets qui s'écoulent sur les pentes sud du Massif du Sancy et particulièrement au Cirque de la Biche, d'autre part le déversoir du lac Pavio à 1.200 mètres d'altitude.

Après un trajet d'une quarantaine de kilomètres, la Couze Pavin se jette dans l'Allier à 390 mètres d'altitude, au pont de Parentignat à 2 km. 500 à Pest d'Issoire.

J'ai eu l'occasion, depuis ces dix dernières années, de suivre les variations de la faune de la Couze Pavin à ses différents niveaux, pendant les mois de juillet, d'août et de septembre.

On peut noter des variations sensibles d'une année à l'autre. Selon que l'hiver a été plus ou moins long et le printemps plus ou moins tardif, le cycle de développement des larves est plus ou moins retardé ou avancé. Et la proportion des individus d'une espèce, dans une même station, peut varier considérablement, à la même date, selon les années.

Voici quelques relevés :

— La Couze Pavin à 6 mètres de son confluent avec l'Allier à Parentignat. — Le 6 juillet 1952 à 18 heures.

— Pres du milieu de la Couze à 2 m. 50 du rivage, vitesse du courant : 0 m. 85 par seconde.

- 13 *Batis puntilus*.
- 2 *Batis alpinus*.
- 5 *Ecdyonurus venosus*.
- 3 *Ephemera ignita*.

— au même niveau, mais à 1 mètre du rivage, vitesse du courant : 0 m. 55 par seconde.

- 2 *Batis puntilus*.
- 15 *Ecdyonurus venosus*.
- 3 *Ephemera ignita*.
- 1 *Choroterpes picteti*.

Dans les deux cas, j'ai mesuré 5 cm³ 75 d'oxygène dissous par litre et une température de 16°.

La Couze Pavin à 1 kilomètre à l'ouest d'Issoire, altitude de 410 mètres environ. — Le 6 août 1951.

— à 2 mètres du bord, ce qui correspondait alors au milieu de la rivière ; vitesse du courant : 0 m. 80 par seconde.

- 13 *Batis puntilus*.
- 12 *Batis alpinus*.
- 12 *Ecdyonurus venosus* (à l'état de larvules).
- 2 *Ephemera ignita*.
- 1 *Oligoneurhella shenana*.

— au même niveau, mais à 1 mètre du bord, vitesse du courant : 0 m. 45 par seconde.

- 15 *Baëtis pumilus*.
 5 *Ecdyonurus venosus* (3 larves de taille moyenne, 2 nymphes).
 12 *Ephemera ignita*.
 3 *Oligoneuriella rhenana*.

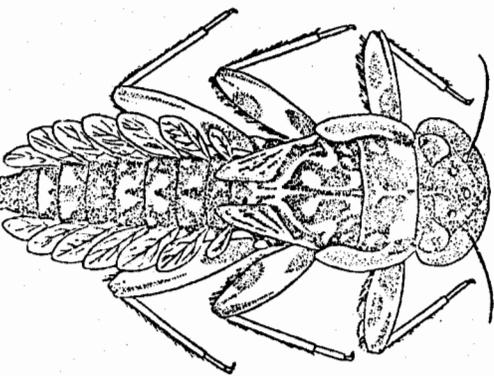


Fig. 3. — Larve d'*Ecdyonurus venosus*.

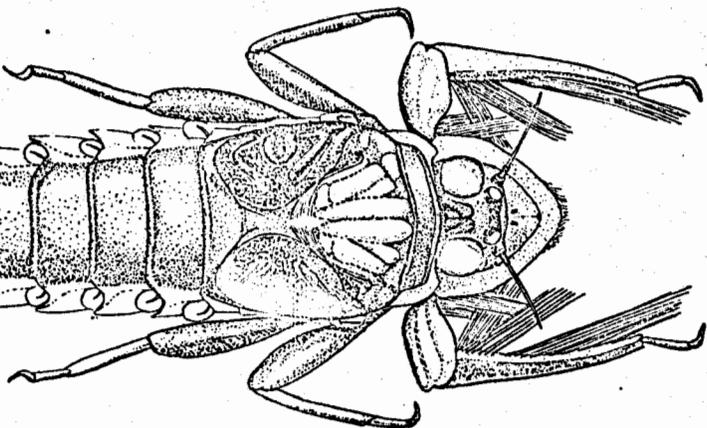


Fig. 4. — Larve d'*Oligoneuriella rhenana*.

— 9 —

Dans les deux cas, la tenour en oxygène dissous et la température étaient très comparables.

Il était facile d'observer les *Baëtis*, malgré leur petite taille et fréquent d'en voir à la face supérieure des pierres, toutes orientées face au courant.

A 500 mètres de cette station, en remontant la Couze, se trouve un barrage intéressant à étudier quant à la répartition de la faune.

Au pied du barrage, dans des zones où la vitesse du courant est de l'ordre de 0 m. 70 par seconde, on trouve des *Baëtis* (*B. pumilus*) en abondance et quelques *B. alpinus*, *Ecdyonurus venosus* très nombreux, quelques *Epeorus torrentium*, *Ephemera ignita* et *Oligoneuriella rhenana*, toutes ces espèces se tenant accrochées aux pierres.

A mesure que l'on se rapproche des zones où la vitesse du courant atteint jusqu'à 1 m. 20 par seconde, on voit augmenter la proportion de *Baëtis alpinus* et d'*Epeorus torrentium* et diminuer la proportion des autres espèces jusqu'à leur disparition totale.

Au milieu de l'été, la sécheresse entraîne une baisse des eaux qui peut arriver à transformer la paroi du barrage en une surface hygroscopique. En août 1919 et 1950, j'ai capturé quelques larves de *Baëtis alpinus* dans ces lames d'eau trop minces pour que j'aie pu y faire une mesure précise de vitesse du courant à l'aide du tube de Pitot. Ce courant est évidemment rapide, plus rapide que dans les diverses autres portions de la Couze. De plus, cette surface, exposée la plus grande partie du jour aux rayons du soleil, réchauffe la mince couche d'eau qui la recouvre et la tenour en oxygène s'en trouve diminuée.

Au-dessus du barrage, la Couze est envahie par des plantes aquatiques (*Potamogeton* et *Renoncules*) qui hébergent de nombreux larves d'Éphémères, mais celles-ci ne se répartissent d'*Ephemera* et *B. alpinus*) et *Ephemera ignita*.

qu'en deux genres : *Baëtis* (*B. pumilus*) et *Ephemera ignita*.

Voici une observation faite le 28 juillet 1951. En pleine eau, entre les touffes de plantes aquatiques, j'ai mesuré un courant atteignant 0 m. 70 par seconde, dans les touffes de *Renoncules* et le *Potamogeton* 0 m. 50. J'ai capturé dans un même coup de trouilleu :

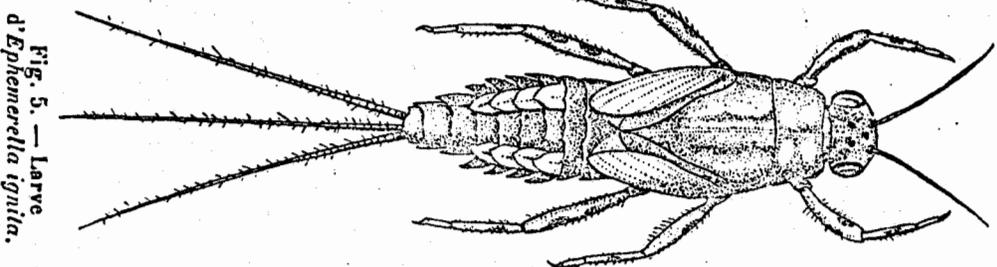


Fig. 5. — Larve d'*Ephemera ignita*.

- 17 *Ephemera ignita*
 47 *Baëtis* (43 *B. pumilus* et 4 *B. alpinus*).

— 10 —

Je n'ai jamais trouvé dans cette station les autres espèces qui abondent dans d'autres stations très voisines de la Couze, telles que *Ecdyonurus venosus*, *Ephemera ignita* et *Oligoneuriella rhodana*. Or, les vitesses de courant sont comparables, de même d'autres facteurs physico-chimiques importants dans la réparation des Éphémères : l'oxygène dissous et la température. La principale différence réside dans la nature du substrat sur lequel se tiennent les larves, fond caillouteux d'une part, plante aquatique d'autre part. Sur les fonds caillouteux les larves se tiennent tantôt sous les pierres, tantôt se déplacent à la face supérieure de celles-ci. C'est pourquoi l'on est en droit de se demander si, pour les espèces pétriques, des manifestations de stérotropisme ne viendraient pas interférer avec le rhéotropisme. Ce sont là des aspects du comportement des larves d'Éphémères que je me propose d'exposer ultérieurement.

A mesure que l'on gagne en altitude, on observe sur une échelle beaucoup plus vaste, et avec une transition progressive, des faits comparables à ceux qui ressortent de la comparaison de la faune de la base du barrage et de la faune de la pente : c'est-à-dire diminution progressive des *Ecdyonurus*, *Ritirigena*, *Ephemera*, *Oligoneuriella* et augmentation de la proportion des *Baetis*.

De 400 à 600 mètres environ, les différences sont peu accusées. Les relevés que j'ai pu faire à divers niveaux de la Couze, entre ces limites, ne montrent pas de différences vraiment marquées, c'est pourquoi je ne crois pas utile de les énumérer.

Aux environs de 1.000 mètres j'ai fait des séries de relevés destinés, comme ceux que j'avais faits dans les zones à 400 mètres, à permettre la comparaison entre la faune de stations très rapprochées, mais différant par leur vitesse de courant.

A 400 mètres, en raison de la largeur du cours d'eau, je comparais le milieu, à courant plus rapide, et des stations plus proches des bords et à courant plus lent.

Vers 1.000 mètres, le lit du torrent étant beaucoup plus étroit, de telles comparaisons sont moins démonstratives, mais le débit est moins uniforme. Des portions de torrents encombrés de blocs de basaltes constituent de petites cascades séparées par des zones où l'eau coule sur un fond plus plat formé de gros cailloux. Il s'ensuit des variations de vitesse de courant très marquées, en des points souvent très rapprochés, parfois de 1 à 2 mètres seulement.

Dès 1932, Marcel et Mme AVEL avaient constaté dans la région de Besse des différences notables dans la faune de ces deux types de stations. C'est ainsi qu'ils avaient opposé les stations à *Epeorus* sp. et *Baetis* à trois cerques aux stations à *Ecdyonurus* sp. et *Baetis* à deux cerques. Et ils avaient été conduits à admettre qu'un facteur autre que la concentration en oxygène dissous et la température intervenait. Ce facteur me parait être le rhéotropisme.

La Couze en amont de Besse, entre le laboratoire et le lieu dit « Villetour » (pl. II, fig. 1).

— zone des cascades : vitesse du courant très variable en des points très rapprochés, comprise entre 1 m. 10 et 1 m. 50 par seconde. Le 21 août 1950.

- 15 *Baetis alpinus*.
- 2 *Baetis pumilus* (formes très jeunes).
- 9 *Epeorus torrentium*.

— zone à un mètre en amont de la cascade, vitesse du courant : 0 m. 70 à 0 m. 80 par seconde :

- 19 *Baetis pumilus*.
- 6 *Baetis alpinus*.
- 12 *Ecdyonurus venosus*.
- 3 *Epeorus torrentium*.
- 2 *Habrolopleurides modesta*.
- 4 *Ephemera ignita*.

Dans les deux cas : température de l'eau 15°, oxygène dissous 6 cm³ 15 et 6 cm³ 05 par litre.

Cette différence de la teneur en oxygène ne mérite pas d'être retenue. Outre qu'elle est infime, elle est essentiellement variable. La concentration en oxygène dissous de l'eau d'un torrent, d'une rivière varie, comme celle d'un lac aux diverses heures du jour et de la nuit, il en est de même du pH. Lors d'un séjour à la station de Besse j'ai mesuré la concentration en oxygène dissous de diverses stations d'Éphémères, pendant 12 heures consécutives, en faisant un prélèvement toutes les deux heures. Je ne donnerai pas le détail de ces mesures — ce qui serait hors de la question du rhéotropisme qui nous retient ici. Je me limite à indiquer que dans les deux stations dont je viens de donner le relevé faunistique, les différences restent toujours insignifiantes et l'on peut constater que, en deux ou quatre heures, la station la plus oxygénée voit sa concentration diminuer à tel point que celle-ci devient inférieure à la concentration de la station la moins oxygénée, au début de l'expérience.

Par exemple, le 25 août 1947, je notais dans une station à *Baetis pumilus* : 6 cm³ 49 d'oxygène à 8 heures et 6 cm³ 08 à 10 heures ; dans une station à *Baetis alpinus* toute proche je notais 6 cm³ 57 à 8 heures et 6 cm³ 22 à 10 heures ; donc, à 10 heures, la station à *Baetis alpinus* renfermait moins d'oxygène que la station à *Baetis pumilus* n'en contenait deux heures plus tôt. Des constatations comparables pouvaient être faites au cours des 12 heures qu'a duré l'observation et il ne semble pas que ces variations aient entraîné la moindre modification dans la réparation des espèces. Cette répartition parait bien dominée par le facteur vitesse du courant.

J'ai indiqué précédemment que le déversoir du lac Pavin contribue à la formation de la Couze du même nom. La faune de ce déversoir, quant aux Éphémères, ne diffère pas sensiblement de celle de la Couze. Je tiens cependant à y souligner la présence d'*Habrolopleurides modesta* qui est une forme assez inattendue dans un torrent rapide.

Le lac Pavin est alimenté par l'eau de sources qui surgissent sous la coulée du Montchal, volcan qui domine le lac Pavin au sud.

Les Éphémères de ces sources méritent de retenir l'attention. Elles appar-

tiennent généralement à une seule espèce, mais que je n'ai encore capturées nulle part ailleurs dans la région. Il s'agit de *Batis gemellus*. En 1917, j'avais trouvé avec *Batis gemellus* un exemplaire de *Batis alpinus*.

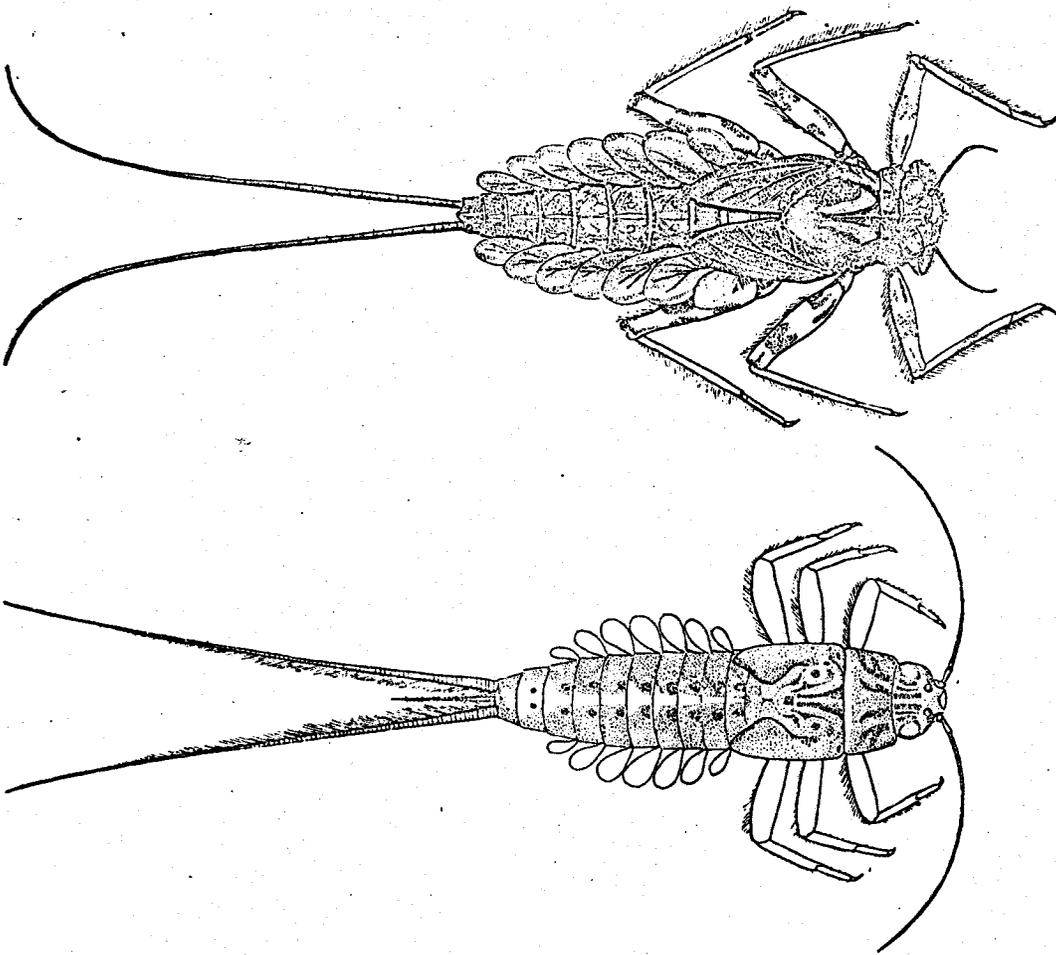


Fig. 6. — Larve d'*Epeorus torrentium*.

Fig. 7. — Larve de *Batis gemellus*.

Les caractères physico-chimiques de ces sources sont bien particuliers : l'eau est froide, sortant de terre, elle est, comme beaucoup d'eaux de sources, assez pauvre en oxygène dissous, malgré sa température assez basse. Cette eau coule

le long de blocs de basalte et forme un petit ruisseau : c'est là que se trouvent les larves de *Batis gemellus*. La vitesse du courant, à ce niveau, est assez rapide. Ainsi le 26 août 1917 j'ai mesuré : température : 5°. Oxygène dissous : 5 cm³ 52. Vitesse du courant : 0 m. 75 par seconde.

Le 25 août 1922 j'ai mesuré : température : 5°5. Oxygène dissous : 5 cm³. Vitesse du courant : 0 m. 80 par seconde.

Il est à remarquer que l'eau du lac Pavin qui reçoit les ruisseaux issus de ces sources est, au moins en surface, et surtout près du déversoir, plus riche en oxygène dissous. J'ai pu faire de nombreux dosages d'oxygène dissous dans le lac Pavin à diverses périodes de l'année. J'ai trouvé l'eau près de la surface ou des bords soit saturée en oxygène, soit dans un état voisin de la saturation. Ces constatations s'accordent parfaitement avec les recherches sur le même sujet qu'ont fait ultérieurement J. OLIVIER et A. WURTZ. L'eau du déversoir est également très riche en oxygène. Mais je n'ai jamais capturé *Batis gemellus* dans le lac ou dans le déversoir. Or *Batis gemellus* est considérée comme une espèce de torrent de haute altitude. LESTAGE la déclare « espèce essentiellement monticole », et décrit la larve d'après des exemplaires capturés par STREIMANN à 2.000 mètres d'altitude. Doreux, dans son étude de la faune des eaux courantes des Alpes, la signale à plus de 1.500 mètres. Dans les Pyrénées, H. BERRAND et moi-même avons constaté qu'elle se localise entre 1.500 et 2.000 mètres. Je ne possède pas de précisions sur les caractères physico-chimiques de ces différentes stations, il est normal d'admettre qu'il s'agit d'eaux rapides, froides et oxygénées.

Or, les sources du Pavin où vit *B. gemellus* sont, pauvres en oxygène, contrairement à l'eau du lac, qui s'étend à quelques mètres des sources, et ne renferme pas cette larve. Le facteur température entre-t-il en jeu et *B. gemellus* rechercherait-il une eau froide, les sources étant, pendant la plus grande partie de l'année, sensiblement plus fraîches que le lac ? Je puis à cet égard rapporter une observation que j'ai faite en septembre 1951 dans la Vésuhie, près de son confluent avec le Yar (Alpes-maritimes) où *B. gemellus* se trouvait abondant dans une eau à 14°, température qui est souvent celle de l'eau du Pavin.

Reste le facteur vitesse du courant : il semble bien qu'il domine ici les autres facteurs dans la répartition de *B. gemellus*.

J'ai indiqué précédemment que les ruisselets qui proviennent du Cirque de la Biche sur les pentes sud du Massif du Sancy concourent par leur union, à former l'une des branches d'origine de la Couze; à mesure que l'on remonte la Couze, on voit diminuer la proportion des larves dites pétriques (*Ecdyonurus* et *Epeorus*) et augmenter la proportion des *Batis*, principalement *B. alpinus*. Avec ces *Batis*, lorsque toutes formes pétriques ont disparu, on trouve encore *Ephemera ignita* et *Mabroloptoides modesta*. Plus haut encore, dans les ruisselets proches des sources, ce sont les *Batis* qui seuls persistent. Ces ruisseaux sont alors comparables à ceux issus des sources du Pavin.

Ces constatations sont à rapprocher des remarques du même ordre que nous avons faites, H. BERRAND et moi-même, quant à la faune des Pyrénées. A mesure que l'on gagne en altitude, dans des eaux à courant particulièrement

ment rapide, les *Batis* (*B. alpinus*, *B. gemellus* et *B. verrus*) sont proportionnellement plus nombreux que les autres espèces de larves d'Éphémères. Et nous avons aussi noté la présence de l'association *Batis*, *Ephemerella ignita* et *Habropleptoides modesta*. Mlle Gavrinen fait des constatations semblables dans les Alpes du Dauphiné : « De toutes les larves d'Éphémères que nous avons examinées, celles du genre *Batis* sont les plus répandues et les plus nombreuses. Elles apparaissent les premières dans les eaux froides et pauvres du voisinage des glaciers avec trois espèces : *B. sp.* forme à cerque médian extrêmement court et qu'il ne nous a pas été possible d'identifier jusqu'ici, *B. gemellus* Eln. et *B. alpinus* Pict. avec un cerque médian également plus ou moins atrophié selon les stations considérées ».

Avec le *Batis*, Mlle Gavrinen voit apparaître *Rhitrogena semicolorata*. Il n'en est pas ainsi dans le Massif Central où les *Rhitrogena* paraissent surtout être localisées en moyenne et basse altitude.

ÉTUDE COMPARÉE DE QUELQUES PEUPELEMENTS

La comparaison de relevés faunistiques et numériques de quelques stations d'Éphémères mérite de retenir l'attention. Il convient, bien entendu, de donner, avec ces relevés, le maximum d'indications sur les caractères physico-chimiques des stations, sur leur altitude, et aussi de préciser la date des observations.

Rien ne varie plus, avec le temps, qu'une station d'Éphémères. Une des caractéristiques de la Biologie de ce groupe est l'éclouaison massive s'échelonnant, pour une espèce donnée, sur un temps très court. C'est ainsi que les chutes de *Polymlarceys virgo* (constituant la « manne des Pêcheurs ») peuvent ne se manifester, dans une région bien déterminée, qu'un ou deux jours par an. C'est ce qui se produit dans la région d'Issoire. Donc, une station très riche en larves âgées de *Polymlarceys virgo* peut paraître s'en trouver à peu près dépourvue en quelques heures, durant tout le temps que nécessitent les premières phases du développement embryonnaire et larvaire, pendant lesquelles on ne peut, avec certitude, reconnaître la larve de *Polymlarceys*. Des remarques semblables pourraient être faites sur de nombreuses autres espèces. Par exemple, en juillet 1952, pendant une quinzaine de jours, j'ai fait à Issoire d'abondantes captures d'imagos de *Potamanthus luteus*, *Ephemerella vulgata*, *Ecdyonurus venosus*. Et je n'ai retrouvé en abondance des larves de ces espèces qu'à la fin de l'été, qui, jusqu'à la fin d'août, fut, cette année, particulièrement chaud.

De plus, le cycle de développement varie avec les espèces. C'est ainsi que dans la Couze Pavin, près d'Issoire, je vois apparaître les nymphes de *Tortolaja belgica*, au printemps, bien avant les nymphes d'*Ephemerella ignita*. Les dates changent, d'une année à l'autre, selon que l'hiver a été plus ou moins long et rigoureux et, corrélativement, le printemps tardif ou précocé.

J'ai ainsi fait, depuis ces quatre dernières années, une centaine de relevés. Voici un certain nombre d'entre eux.

1° Massif Central.

Vallée de l'Allier. Brioude (Haute-Loire).

— Station en amont du pont, à 2 kilomètres de Brioude, 9 août 1950. Fond pierreux, température de l'eau : 18°. Oxygène dissous : 5 cm³ 25. Vitesse du courant : 0 m. 60 par seconde.

- 8 *Ecdyonurus venosus*.
- 12 *Batis pumilus*.
- 5 *Ephemerella ignita*.

— Station à 150 mètres de la précédente, sur un autre bras de l'Allier, même date, même température de l'eau et même teneur en oxygène dissous, mais les captures ont été faites près des bords, sous des briques plates posées sur un fond sableux. Vitesse du courant : 0 m. 20 par seconde (pl. I, fig. 1).

- 10 *Rhitrogena alpestris*.
- 3 *Ephemerella ignita*.

L'Allier au pont de Parentignat (Puy-de-Dôme).

— Station immédiatement après le pont, en aval, avant le confluent avec la Couze Pavin, 2 septembre 1950. Température de l'eau : 17°. Oxygène dissous : 5 cm³ 50. Vitesse du courant : 0 m. 50 par seconde.

- 1 *Potamanthus luteus*.
- 5 *Ecdyonurus venosus*.

L'Allier au pont d'Orbeil (Puy-de-Dôme).

— Station en amont du pont, 3 septembre 1950. Température de l'eau : 16°. Oxygène dissous : 5 cm³ 70. Vitesse du courant : 0 m. 55 par seconde.

- 21 *Ecdyonurus venosus*.
- 13 *Potamanthus luteus*.
- 10 *Choroterpes picteti*.
- 6 *Ephemerella ignita*.

— Station à 20 mètres en aval de la précédente. A ce niveau existe un barrage de faible hauteur, qui produit une petite cascade de 40 centimètres environ de haut. Au pied de cette cascade j'ai noté, une dizaine de minutes après l'observation précédente, une température et une teneur en oxygène dissous très comparables, mais une vitesse de courant atteignant 1 m. 60 par seconde. J'ai capturé :

- 10 *Ecdyonurus venosus*.
- 1 *Potamanthus luteus*.
- 8 *Choroterpes picteti*.
- 13 *Batis pumilus*.

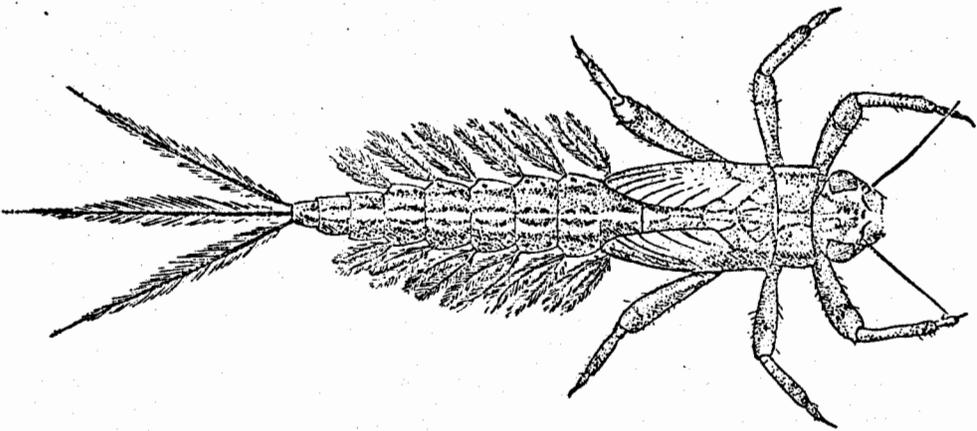


Fig. 8. — Larve
de *Potamanthus luteus*.

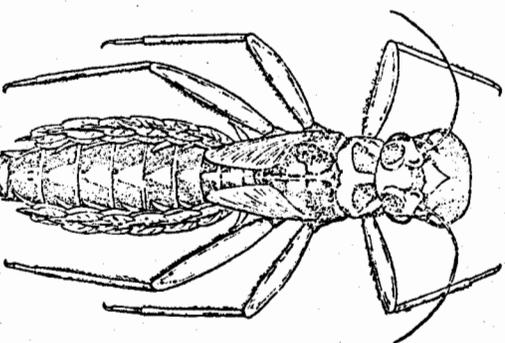


Fig. 9. — Larve
de *Choroterpes picteti*.

L'Allier au pont de Blot.

Ce pont est situé à 1 kilomètre environ au nord du pont d'Orbeil. Je rapporte ici les observations faites une heure après celles relatives aux stations du pont d'Orbeil.

Température de l'eau : 16°. Concentration en oxygène dissous : 5 cm³ 80. Vitesse du courant : 0 m. 90 par seconde.

- 5 *Ecdyonurus venosus*.
- 1 *Potamanthus luteus*.
- 5 *Baetis pumilus*.

L'Aunaise, affluent de l'Allier, près du pont de Parentignat.

Fond sableux, à bord encombré de végétation aquatique, le 19 août 1949. Température de l'eau : 15°. Oxygène dissous : 6 cm³ par litre. Vitesse du courant : 0 m. 30 par seconde.

Pêches au troubleau :

- 4 *Eurygasteris harrisella*.
- 17 *Centroptilum pennulatum*.
- 5 *Ephemerella ignita*.

Sous des pierres posées sur le fond de sable :

- 9 *Phitrogena alpestris*.
- 4 *Ephemerella ignita*.

Près de cet affluent de l'Allier existent dans la même région, deux ruisseaux, les ruisseaux de Bauge et de Bouliade, dont j'ai précédemment indiqué la faune et ses variations.

Mais le principal affluent de l'Allier, dans cette région, est incontestablement la Couze Pavin dont j'ai fait connaître (p. 8) diverses stations.

2° Dordogne.

La Vézère, en face de Tayac, le 16 juillet 1952. Température de l'eau : 17°. Oxygène dissous : 5 cm³ 35 par litre. Vitesse du courant : 0 m. 60.

- 5 *Ecdyonurus insignis*.
- 8 *Heptagenia cernulans*.
- 12 *Baetis bioculatus*.

— Ruissellet affluent de la Vézère, à ce même niveau, mais sur l'autre rive, près de la grotte du Grand Roc, 23 août 1951. Température de l'eau : 13°. Oxygène dissous : 6 cm³ 5 par litre. Vitesse du courant : 0 m. 60 au niveau des cailloux, 0 m. 20 au niveau des portions de ruisseau encombrées de plantes aquatiques.

- 15 *Baetis bioculatus*.
- 3 *Phitrogena alpestris*.

— Le 16 juillet 1952 : Température de l'eau : 16°. Oxygène dissous : 6 cm³ 7 par litre. Vitesse du courant : 0 m. 60 sur les pierres et 0 m. 20 dans les plantes aquatiques.

9 *Batis bioculatus*.
8 *Rhithrogena alpestris*.

La Dordogne à Beynac.

— Comme pour la station précédente, j'ai fait dans cette région deux séries d'observations : la première le 22 août 1951, la seconde le 11 juillet 1952. Les captures ont été faites rigoureusement sur les mêmes lieux : dans la Dordogne, en aval du village.

Le 22 août 1951, à 0 m. 50 du bord, dans les herbes, température de l'eau : 17°. Oxygène dissous : 5 cm³ 75 par litre. Vitesse du courant : 0 m. 20 par seconde.

J'ai capturé uniquement des larves de *Batis bioculatus* accrochées aux plantes aquatiques.

Le 11 juillet 1952, dans la même station, la température de l'eau étant de 25°, la teneur en oxygène dissous 5 cm³ par litre, j'ai également capturé des larves de *Batis bioculatus* accrochées à des plantes aquatiques, près des bords, à des vitesses de courant de l'ordre de 0 m. 20 par seconde, comme le 22 août 1951, mais ayant pu, le 11 juillet 1952, faire des observations à 2 mètres du bord, par suite d'une baisse du niveau des eaux, j'ai fait des captures de larves de la même espèce trois fois plus abondantes, à des vitesses de courant atteignant 0 m. 50, la température de l'eau et sa teneur en oxygène dissous restant comparables à la température et à la teneur en oxygène de la station très voisine où le courant ne dépasse pas 0 m. 20 par seconde.

— Dans la Dordogne, au milieu du village de Beynac, le 22 août 1951, au niveau d'une petite plage caillouteuse. Température de l'eau : 19°. Oxygène dissous : 5 cm³ par litre, courant 0 m. 10 par seconde. Accrochées aux pierres formant le lit de la rivière, près du bord, j'ai trouvé de très nombreuses mues nymphales en très bon état. Les écloisons avaient dit avoir lieu quelques heures seulement avant que je ne trouve ces mues. Celles-ci présentaient indiscutablement tous les caractères que l'on attribue classiquement aux mues d'*Ecdyonurus* : les prolongements latéraux prothoraciques étaient très nets ; les branchies bien conservées présentaient des filaments réduits par rapport aux dimensions de la lamelle branchiale. Cette lamelle montrait des contours arrondis à l'extrémité distale. Les filaments branchiaux manquaient à la septième paire.

Avec ces mues qui indiquaient une récente éclosion en masse d'*Ecdyonurus*, je n'ai trouvé qu'une seule larve de *Batis bioculatus*.

— Le 11 juillet 1952, sur les mêmes lieux, par une température de l'eau de 23°, une concentration en oxygène de 4 cm³ 75 par litre et une vitesse de courant de 0 m. 10 par seconde, je n'ai trouvé aucune mue d'*Ecdyonurus*, mais deux larves d'*Ecdyonurus insignis* et deux larves de *Batis bioculatus* (pl. 1, fig. 2).

— Toujours au niveau du milieu du village de Beynac et à 20 mètres environ de la station précédente, un petit ruisseau à eau très claire se jette dans la Dordogne. Il sert de déversoir à une fontaine située dans le village, près de la route qui longe la Dordogne. Je l'ai étudié sur les quelques mètres qui séparent la route en question de la Dordogne (pl. 1, fig. 2).

Le 22 août 1951, la température de l'eau étant de 14°, la teneur en oxygène dissous 5 cm³ 25 par litre, la vitesse du courant 0 m. 80 par seconde, j'ai capturé exclusivement et en abondance, des larves de *Batis bioculatus*. Je n'ai trouvé aucune trace d'*Ecdyonurus*, même sous forme de mues.

— Le 11 juillet 1952, sur les mêmes lieux, la température de l'eau étant de 15°, la teneur en oxygène dissous et la vitesse du courant très comparables à celles que j'avais notées le 22 août de l'année précédente, j'ai capturé à nouveau de très nombreuses larves de *Batis bioculatus* à l'exclusion de tout autre larve d'Ephémères.

3° Régions méditerranéennes.

Je rapporte ici des observations faites dans les Alpes maritimes et dans les Pyrénées orientales.

ALPES MARITIMES

— Ruisseau de Saint-André, affluent du Paillon, au nord de Nice. Le 21 septembre 1951. Température de l'eau : 18°. Oxygène dissous : 5 cm³ par litre. Vitesse du courant : 0 m. 50 à 0 m. 60 par seconde.

- 10 *Centropilum pennulatum*.
- 8 *Ceritis maesta*.
- 5 *Choroterpes picteti*.
- 6 *Hibroleptoides modesta*.
- 9 *Ecdyonurus* sp. (que je n'ai pu identifier, n'ayant pas l'imagot).

En septembre 1948, j'avais fait des constatations très comparables quant à la faune de cette station, mais je ne disposais pas encore d'un appareil précis pour la mesure de la vitesse du courant.

— Le Var à Plan du Var. Le 20 septembre 1951 (pl. 11, fig. 2).

Température de l'eau : 23°. Les eaux étant fort boueuses, je n'ai pu faire de dosage de l'oxygène dissous, selon la méthode de Winkler et le comparateur Lovibond, seul appareil dont je disposais au bord de l'eau. Vitesse du courant 0 m. 10 par seconde. J'ai capturé en quantités à peu près égales :

- Heptagenia caeruleans*.
- Ecdyonurus lateralis*.

J'avais déjà trouvé ces espèces en septembre 1948 à Saint-Martin du Var, dans des conditions écologiques très voisines de celles de Plan du Var.

— La Vésulie à Plan du Var. Le 20 septembre 1951.
 Cette station est située à 500 mètres environ de la précédente.
 Température : 14°. Oxygène dissous : 6 cm³ 5 par litre. Vitesse du courant :
 1 m. 80 par seconde.
 J'ai capturé des larves de *Batis gemellus* et d'*Epeorus torrentium*, dans
 la proportion de 4 *Batis* pour 1 *Epeorus*.

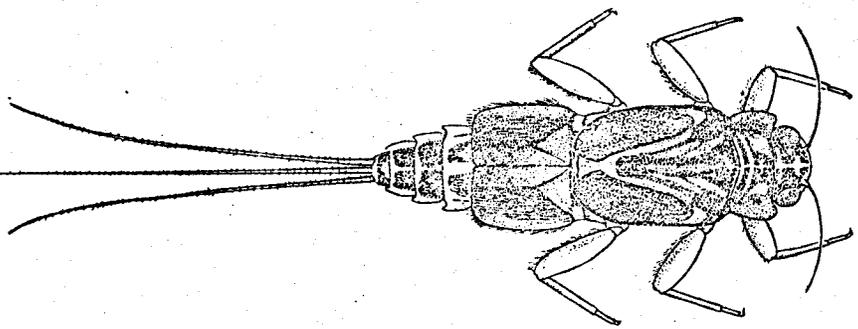


Fig. 10. — Larve
de *Ceris maesta*.

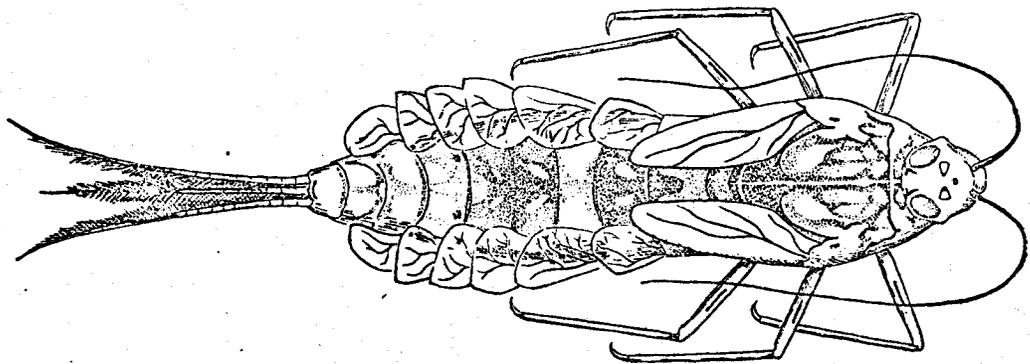


Fig. 11. — Larve
de *Proclleon Rabaudi*.

— Le Loup entre Nice et Cannes, le 19 septembre 1951.
 Température de l'eau : 22°. Oxygène dissous : 5 cm³ 35. Vitesse du cou-
 rant : 0 m. 30 par seconde.

Dans la même station, sur un fond de fin gravier ou de petits cailloux,
 j'ai capturé :

- 5 *Ecdyonurus* sp. (n'ayant pas eu l'image correspondante
 je ne peux identifier cette larve qui ne correspond à
 aucune larve connue).
- 8 *Proclleon Rabaudi*.
- 6 *Centropilum pennulatum*.
- 4 *Ceris maesta*.

PYRÉNÉES ORIENTALES

— Le Barrage de la Baillaurie près de Banyuls-sur-mer.

Il s'agit d'une portion de la Baillaurie qui présente ce caractère exceptionnel
 pour un torrent de cette région, de posséder de l'eau en surface pendant
 toute l'année. Immédiatement au-dessus du barrage s'étend une portion
 élargie de rivière formant un petit lac à fond de gravier ou de petits cailloux
 et à bords envahis par la végétation aquatique. En amont, cette portion élargie
 de rivière se continue par une série de cuvettes plus ou moins remplies d'eau
 selon les années. Ces cuvettes peuvent communiquer entre elles par un fillet
 d'eau parfois rapide, constituant certaines années où, en été, la sécheresse n'a
 pas été trop prononcée un ensemble de petites cascades ; l'ensemble devient
 un torrent tumultueux en période d'orage.

J'ai étudié les éphémères de cette station en septembre 1947 et en
 septembre 1950. Cette faune est constituée par un petit nombre d'espèces
 très différentes quant à leur conformation. D'abord *Thraulus badius* M.,
 des *Proclleon*, des *Ceris*.

Dans la collection d'éphémères de R. Desrux que j'ai déterminées récem-
 ment j'ai constaté que, en mai 1932, R. Desrux avait capturé sur les mêmes
 lieux *Ecdyonurus lateralis* et *Habropeltoides modesta*. Cet auteur n'a pas
 précisé les caractères physico-chimiques de ces stations aux dates où il les a
 visitées.

Le 16 septembre 1947 j'ai noté :

Dans les cuvettes au-dessus du barrage :

Température de l'eau : 19°. Oxygène dissous : 4 cm³ 40.

A 5 mètres en amont du barrage :

Température de l'eau : 19°. Oxygène dissous : 4 cm³ 85.

Dans les cuvettes sous le barrage :

Température de l'eau : 20°. Oxygène dissous : 3 cm³ 25.

Le 20 septembre 1950, sur les mêmes lieux, j'ai fait des mesures très
 comparables, et j'ai noté dans les ruisseaux unissant les cuvettes des vitesses
 de courant de 0 m. 20 à 0 m. 30 par seconde. Dans les cuvettes, l'eau est à peu
 près stagnante.

Mais il est bien évident que ces caractères sont très variables, plus encore
 que dans les autres cours d'eau que j'ai précédemment énumérés, surtout en
 ce qui concerne la vitesse du courant en raison des variations souvent très
 rapides du volume des eaux. Ainsi les éphémères de ces stations vivent
 tantôt en eaux presque stagnantes, tantôt dans un torrent.

Il en est ainsi des Ephémères que j'ai capturés en septembre 1947 et septembre 1950 dans des « points d'eau » de la Baillaurie et du ruisseau de Cospron entre Banyuls-sur-mer et Port-Vendres. Ces « points d'eau » constituent de petites mares de quelques dizaines de centimètres de côté ou de diamètre et de profondeur, les *Claon* et *Proclæon* y dominent.

LE TÊT EN AMONT DE PERPIGNAN

Fin septembre 1942 et 1950, à diverses reprises j'ai étudié la faune d'une portion du Têt à 3 ou 4 kilomètres en amont de Perpignan. J'y ai trouvé généralement des larves de *Ceritis macrura* et de *Batis* sp. (1) en abondance et en quantité presque égale et aussi, mais plus rare, *Ecdyonurus insignis* et *Ecdyonurus* sp. (2).

Dans un diverticule du Têt servant à amener de l'eau pour irriguer les terrains de culture de la vallée, j'ai capturé de très nombreux larves du même *Batis* que celui du Têt exclusivement.

Le 20 septembre 1950 j'ai noté :

Dans les stations du Têt : température : 15°. Oxygène dissous : 6 cm³ 25. Vitesse du courant : 0 m. 40 à 0 m. 50 par seconde.

Dans le diverticule du Têt : température et oxygène dissous très comparables, mais vitesse du courant plus accusée : 0 m. 60 à 0 m. 65.

RHÉOTROPISME ET MORPHOLOGIE

J'ai indiqué au début de ce mémoire que la diversité de forme des larves d'Ephémères avait conduit les naturalistes à établir une classification tenant compte de la forme, de l'habitat et du mode de vie. Je rappelle que PICTET, le premier, a distingué les formes rampantes, pétricoles, nageuses et fouisseuses. Cette classification a été adoptée par ROUSSEVUX et l'ensemble des ouvrages classiques de Zoologie.

NEDUNAR dans son important ouvrage sur la Biologie des Ephémères propose une autre classification. Il oppose les formes des eaux stagnantes aux formes des eaux rapides. Chez les premières il établit trois catégories :

- a) les formes qui grimpent parmi la végétation,
- b) les formes qui rampent sur le fond,
- c) les formes qui fouissent sur le fond.

Chez les secondes il note également trois groupes :

- a) les formes libres et allongées,
- b) les formes qui s'accrochent aux pierres,
- c) les formes habitant la vase et la mousse.

Il donne des exemples de chaque catégorie et prétend établir une adaptation morphologique étroite à l'habitat et au comportement.

(1) Ce sont des larves nouvelles dont je ne possède pas l'imago et que je ne puis encore identifier.

(2) Même remarque que pour la précédente larve de *Batis*.

Ces classifications, à la fois morphologiques et biologiques, intéressent l'ensemble des Ephémères.

En ce qui concerne les larves torrenticoles qui nous intéressent ici, les affirmations de PICTET, RÉAUMEY et NEDUNAR se retrouvent dans les conclusions de ZSCHOKKE et STERNMAY qui ont particulièrement étudié, le premier, les torrents et lacs des Alpes, le second, les torrents de la Forêt noire, du Jura, des Alpes et du Karst. Ces auteurs voient une adaptation à la vie rhéophile dans les dispositions suivantes :

La disparition de toute possibilité de natation. Les larves rampent sur les pierres du fond ou s'y accrochent, ainsi qu'aux mousses.

Le corps présente un aplatissement dorso-ventral, sa surface est réduite. Il apparaît des organes de fixation, tels que griffes et ventouses. Enfin les poils que l'on considère comme destinés à la natation sont réduits. Chez les Ephémères, cette réduction affecte les poils des cerques et la longueur du cerque médian.

À ces conclusions, il convient d'opposer celles de POPOVICI-BAZOSANU. Cet auteur a étudié de 1920 à 1926 les torrents des massifs des Buregi dans la région de Sinaïa. Il a résumé le résultat de ses observations dans un mémoire tout à fait remarquable, qui a le mérite de ne pas s'encombrer d'idées préconçues et de rester dans le domaine des faits directement et personnellement observés.

En ce qui concerne les Ephémères, POPOVICI-BAZOSANU étudie en détails le cas des *Ecdyonurus*, des *Rhitrogeta* et des *Batis*. Il constate « qu'elles ne possèdent ni organes, ni dispositifs qui manqueraient à leurs congénères vivant dans les eaux stagnantes ou tranquilles ». Il généralise ces conclusions à l'ensemble de la faune torrenticole :

« On constate les mêmes faits si l'on compare n'importe quel animal de torrent avec ses similaires des eaux stagnantes. En d'autres mots, chacune des espèces du torrent est organisée suivant le plan du groupe auquel elle appartient. Il n'existe pas d'adaptation morphologique chez les animaux torrenticoles ».

Et, comme corollaire :

« Si quelques espèces d'animaux ont pu pénétrer dans le torrent et vaincre la force du courant, elles ont réussi à le faire grâce aux organes qu'elles possèdent (griffes, ventouses, propriété de sécréter des substances collantes, etc.) mais tous ces dispositifs ne sont pas des organes nouveaux qui existaient seulement chez les torrenticoles »

Il convient de confronter ces conclusions nettement contradictoires avec les observations que je viens d'exposer.

1° Vitesse du courant et morphologie comparée.

Si l'on fait le pourcentage des formes que l'on rencontre dans les eaux à courant rapide, les larves de *Batis*, formes typiquement nageuses, arrivent sans discussion en tête de liste. Dans toutes les stations que j'ai énumérées,

je les ai toujours rencontrées. Elles s'y trouvent seules, ou associées à des formes torrentielles typiques, *Ecdyonurus*, *Ipeorus*, *Rhitrogena*, et aussi à des formes que l'on rencontre partout : *Ephemerella* et *Habropleptoides*. Dans les différentes régions que j'ai étudiées, je n'ai jamais trouvé de station d'*Ecdyonuridae* dépourvue de *Baetis*.

HUMBERT, dans l'étude qu'il réserve au rhéotropisme dans ses recherches sur les Invertébrés torrentielles, signale au sujet des larves de *Baetis* : « Cette larve nageuse et qui semble moins robuste que celles des *Heptageniidae* (1) se comporte comme celles-ci, mais elle est entraînée par des bien plus faibles ».

Cependant A. DORIER et F. VAILLANT notent que des nymphes de *Baetis* du type *gemellus* peuvent supporter à la face supérieure des pierres « des courants de l'ordre de 2 mètres par seconde », alors que « les nymphes d'Ephémérides à corps déprimé (*Ecdyonurus* sp., *Heptagenia* sp., *Rhitrogena* sp.) peuvent affronter et vaincre des courants de 1 m. 20 à 1 m. 30 par seconde. Par contre, les nymphes d'*Ipeorus alpicola* pourraient remonter des courants de 2 m. 40 par seconde ». Dans le Faron, ces nymphes d'*Ipeorus* recherchent les points où le courant atteint sa vitesse maximum : 1 m. 25 par seconde ».

Dans le Massif central, j'ai capturé souvent des larves d'*Ipeorus torrentium* ; or, dans la même station se trouvant toujours *Baetis alpinus*, telle la station figurée par la photographie n° 1 de la planche II et dont j'ai indiqué précédemment les caractéristiques (p. 12).

Lorsqu'on suit le repoulement d'un cours d'eau possédant une faune variée d'Ephémères, cours d'eau qui a été à sec pendant un temps plus ou moins long, on voit que les *Baetis* sont les premiers à remonter le courant, avant toutes les autres espèces présentant les adaptations classiques à la vie rhéophile, comme les *Ecdyonurus* et les *Rhitrogena*.

Et lorsqu'on suit la répartition altitudinale des larves d'Ephémères, ce sont encore les *Baetis* qui sont les plus nombreux aux altitudes les plus élevées. C'est ce que j'ai constaté dans le Massif central et les Pyrénées.

A. DORIER, dans son étude de la faune des eaux courantes alpines, signale quelques larves de *Rhitrogena sentcolorata* à 50 mètres en aval du fond du Glacier de la Platte (2.132 m. d'altitude) et un peu plus bas des larves de *Baetis* type *alpinus*.

Mais ce n'est que dans les « ruisseaux et torrents issus des névés » qui « diffèrent nettement par leur aspect des torrents des glaciers » que A. DORIER indique, à côté des *Baetis* et des *Rhitrogena*, des larves torrentielles telles que *Ecdyonurus venosus*, *Ecdyonurus helveticus* et *Ipeorus alpicola*.

Je rappelle que, dans les Alpes du Dauphiné, Mlle GARNIER signale que les larves de *Baetis* sont les plus répandues et les plus nombreuses, atteignant jusqu'à 2.000 mètres.

(1) HUMBERT range parmi les *Heptageniidae*, les *Ipeorus*, *Ecdyonurus* et *Rhitrogena*.

2° Morphologie comparée de diverses associations.

Nous venons de voir que ce sont les formes nageuses, les *Baetis*, qui dominent dans la faune des Ephémères des torrents rapides et des torrents de haute altitude.

Vers des altitudes moyennes, où la vitesse du courant est encore grande, la faune est plus variée. Il suffit pour s'en convaincre de se reporter aux relevés que je viens de donner concernant la Couze Pavin. A côté des formes nageuses (*Baetis*), des torrentielles typiques (*Ecdyonurus* et *Ipeorus*) on voit apparaître *Ephemerella ignita* et *Habropleptoides modesta* où l'on ne retrouve aucun des caractères que ZSCHOKKE et SPRENGER attribuent aux espèces rhéophiles.

Aux basses altitudes — vers 400 mètres et au-dessous — apparaît une diversité de formes encore plus grande, avec *Oligoneurilla rhemana*, *Choroterpes Piceti* et *Potamanthus luteus*. Ces espèces, pas plus que *Ephemerella ignita* et *Habropleptoides modesta*, ne présentent tant dans la forme du corps, que dans la disposition des pattes et des branchies, la ciliation des cerques et les dimensions du cerque médian, aucun des caractères que j'ai précédemment énumérés comme étant lapanage, selon certains auteurs, des espèces des torrents. Or, on les capture, comme nous avons vu, à des vitesses de courant qui peuvent atteindre celles de torrents de montagnes.

J'ai donné, pour le Massif central, des relevés effectués principalement en été. Je ne pouvais exposer ici les quelques cent relevés que j'ai effectués dans cette région. Ceci n'aurait d'ailleurs présenté qu'un intérêt limité, car beaucoup de ces relevés se répètent avec des variantes insignifiantes.

Je crois cependant devoir signaler le fait suivant : Dans les stations de moyenne altitude, région d'Issoire, je capture au début du printemps, dans les stations où *Ephemerella ignita* apparaît alors sous forme de jeunes larves, des larves âgées et des nymphes de *Torteya belgica*. A cette période de l'année, par suite de la fonte des neiges dans les Monts-Dores, la Couze Pavin est en crue plus ou moins prononcée et la vitesse du courant est sensiblement accrue. Or, contre toute attente, la morphologie de *Torteya belgica* est encore plus éloignée que celle de *Ephemerella ignita* de la morphologie des formes torrentielles typiques.

Si je n'ai pas signalé *Torteya belgica* dans les relevés faits au début de l'été dans cette région, c'est parce que les éclosions de *Torteya belgica* étant plus précoces que celles de *Ephemerella*, les larves de la première de ces espèces ne peuvent à ce moment se trouver qu'à l'état de larvules presque impossibles à déterminer, en admettant même que les œufs aient déjà éclos — ce qui reste à préciser (1).

La faune des torrents méditerranéens est encore plus intéressante au point de vue qui nous occupe ici.

(1) J'ai été amené, en raison de la convergence des adultes de *Torteya* et d'*Ephemerella* à voir entre ces deux espèces, ou prétendues telles, un cas de poéctogone saisonnière.

Dans cette faune dominant les formes nageuses : *Proclæon*, *Centropilium*, *Thraulus*, *Batis*.

Les *Proclæon* s'apparentent étroitement, du point de vue morphologique, aux *Cleon* qui vivent en eaux stagnantes, constituant une partie importante de la faune des mares et des étangs.

Les *Centropilium* se tiennent en général dans les eaux à courant peu rapide. Dans la seule station du Massif central où je les ai rencontrés, la vitesse du courant atteignait au plus 0 m. 30 par seconde.

Quant à *Thraulus bellus*, ses larves s'accroissent fort bien d'une eau stagnante. Je l'ai capturé dans la presque totalité des lacs d'Auvergne.

Or, dans les rivières méditerranéennes, ces espèces qui se localisent en été dans des « points d'eau » où le courant est presque nul, se trouvent brusquement, lors des orages, ou pendant des hivers longs et pluvieux, dans des eaux dont la vitesse du courant est celle d'un torrent rapide.

En ce qui concerne les particularités de l'anatomie des larves en relation avec leur rhéophilie, je ne saurais m'y attarder ici, car je ne puis que répéter, en la confirmant, la minutieuse analyse que Porovici-Bazosanu a faite de ces caractères.

Les dessins que j'ai pu faire des extrémités des pattes, des cerques, particulièrement de la ciliation de ces derniers, se superposent à ceux du précédent auteur. Les dessins de larves entières que j'ai donnés au cours de ce mémoire, confirment, par leurs comparaisons, les conclusions de Porovici-Bazosanu quant aux relations entre la forme générale du corps et les aptitudes plus ou moins rhéophiles.

Déjà, au cours d'une étude de la faune des Éphémères des Pyrénées, Il. BERTRAND et moi-même avons fait remarquer que la réduction du cerque médian et l'absence de cils sur les cerques latéraux chez *Batis alpina* étaient loin d'être la règle générale, et nous avons donné des dessins des cerques de cette espèce, provenant d'individus capturés dans la même station, montrant que cerque médian et ciliation pouvaient être aussi développés que

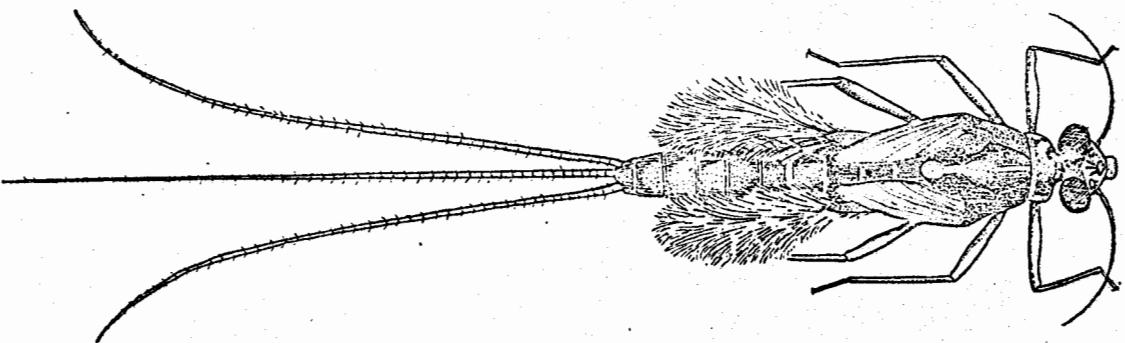


Fig. 12. — Larve de *Thraulus bellus*.

ceux de *Batis pumilus* à comportement moins rhéophile. J'ai fait les mêmes constatations sur les larves de *Batis gemellus* des sources du lac Pavin (Puy-de-Dôme) et de la Vésubie (Alpes maritimes).

De même, j'ai été surpris de trouver des *Rhitrogena*, dont les organes adhésifs ont été souvent cils comme l'une des adaptations des plus démonstratives à la vie torrentielle, sur les substrats les plus divers, tels les fonds

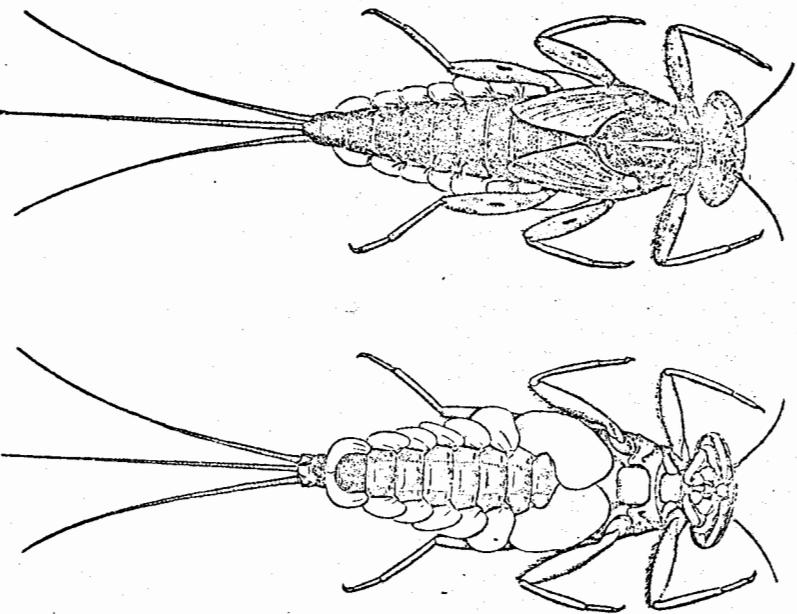


Fig. 13. — Larve de *Rhitrogena alpestris*.
A gauche : face dorsale ; à droite : face ventrale.

sablon de l'Allier, dans la plaine de Brioude (Haute-Loire) (fig. 1, pl. I) à des vitesses de courant presque nulles. C'est pourquoi j'ai été amené à examiner ces « organes adhésifs » constitués par les branchies et, aux remarques de Porovici-Bazosanu, je puis ajouter les suivantes :

1° Les branchies des *Rhitrogena* manquent aux jeunes larves, c'est un fait constant chez les Éphémères. Or, les jeunes larves, sans branchies et sans disques préévidus adhésifs, ont le même habitat que les larves plus âgées pourvues de ces organes.

2° La couronne formée par les lamelles branchiales est très différente,

quant à sa structure, des ventouses et disques adhésifs de nombreux Invertébrés ou Vertébrés aquatiques. Ces lamelles branchiales sont minces et fragiles et n'ont aucun rapport anatomique ou fonctionnel avec les ventouses des Plephrocérides qui l'on rencontre souvent dans les mêmes milieux que les *Rhitrogena*, ou les disques adhésifs de certains alevins de Poissons, les *Acara*, par exemple.

3° En raison même de leur fragilité, il est fréquent de capturer des larves de *Rhitrogena* dont un examen rapide montre la section plus ou moins complète d'une ou plusieurs branchies. La « couronne adhésive » ne peut donc plus fonctionner comme telle. Les individus amputés et les individus normaux ont le même habitat et le même comportement.

4° Près du genre *Rhitrogena* se trouve le genre *Iron*, dont les lamelles branchiales de la septième paire ne se joignent pas sur la ligne médiane : donc, la « couronne adhésive », ici incomplète, n'est pas fonctionnelle. Bien plus, d'après HUBAULT, les branchies de la première paire sont moins développées que ne l'indique ÉARON, et ne sont pas contiguës ; dans ce cas, la couronne adhésive devient incomplète à sa partie antérieure. HUBAULT signale la présence simultanée d'*Iron alpinus* et de *Rhitrogena* dans l'Isère, à Sainte-Foy-la-Tarentaise.

5° Dans les stations de *Rhitrogena*, il est fréquent de rencontrer d'autres Ephéméroptères : *Ecdyonurus*, *Isonurus*, *Batis*, *Ephemera*. Aucun des représentants de ces divers genres ne présente de dispositions anatomiques comparables aux branchies des *Rhitrogena*.

LES CLASSIFICATIONS DES PRÉCÉDENTS AUTEURS ET LA COMPOSITION DES DIVERS PEUPELEMENTS

On doit se demander comment la grande variété des formes qui composent les divers peuplements s'accorde avec les classifications de PIETTER et de NEEDHAM.

Je ne reviens pas sur les caractères que PIETTER attribue aux formes pétri-coles. Je les ai précédemment exposés. Je signale simplement que parmi les plus typiques de ces formes, les *Ecdyonurus* et les *Heptagenia* peuvent se rencontrer accrochées aux plantes, comme il m'est arrivé de la constater dans la Vézère et dans la Marne près de Paris.

Inversement, les formes nageuses typiques de PIETTER sont parfois pétricoles. Les nombreuses larves de *Batis* accrochées sous des blocs de basalte dans la Couze Pavin le montrent surabondamment, de même les *Proclæon* de la Baillaucie près de Banyuls-sur-mer, et du ruisseau de Saint-André, affluent du Paillon au nord de Nice. Je rappelle que dans les petits ruisseaux de montagne, il arrive que les *Batis* constituent le seul élément pétricole du groupe des Ephémères, le seul qui nous occupe ici.

Je signale aussi que *Thraulus bellus*, forme nageuse dans les lacs du Massif central, devient pétricole dans le ruisseau de Cintra au Portugal, où ÉARON l'a signalé pour la première fois, et aussi dans certaines portions de la Baillaucie.

Hydroleptoidea modesta s'appareille beaucoup plus aux formes nageuses qu'aux formes pétricoles, mais elle vit en général avec ces dernières à la face inférieure des feuilles.

Les formes rampantes les plus classiques sont incontestablement les *Ganis*. Les auteurs se sont attardés sur leur revêtement pileux et sur les élytres qui, protégent les branchies, permettraient la vie dans les fonds vaseux. Or, les *Ganis* peuvent se rencontrer en eaux claires sous des pierres, avec des *Ecdyonurus* (forme pétricole) et des *Batis* (forme nageuse). Le Têt, en amont de Perpignan en possède d'abondantes stations. De même le ruisseau de Saint-André au nord de Nice.

Parmi les espèces qui vivent sous les pierres, on rencontre parfois des formes inattendues, telles des espèces dites fouisseuses, les *Ephemera*, que les auteurs classiques (REACTUR, PIETTER) font vivre dans des galeries qu'elles creusent dans l'argile. Ce comportement est certainement exact lorsque les *Ephemera* se trouvent dans un cours d'eau à fond argileux, mais les *Ephemera* sont fréquents dans le Massif central ; dans la Couze Pavin je les capture sous des morceaux de basalte avec *Ecdyonurus venosus* et *Rhitrogena alpestris*.

J'ai capturé également des *Ephemera* sur des fonds de gravier, sous de petits cailloux, dans la Vallée de Chevreuse, près de Paris.

Si l'on envisage la classification de NEEDHAM, on voit qu'il est tout aussi difficile de répartir les larves d'Ephémères en formes lenticulaires ou en formes lotiques.

Considérons les formes torrenticoles typiques, *Heptagenia*, *Ecdyonurus* et *Rhitrogena*, que NEEDHAM range parmi les formes lotiques. Evidemment, elles sont fréquentes dans les torrents, mais je rappelle les relevés précédemment énumérés où *Heptagenia caeruleans* et *Ecdyonurus lateralis* abondaient dans le Var, près des bords, à des vitesses de courant de l'ordre de 0 m. 10 par seconde. De même les *Ecdyonurus insignis* des bords de la Dordogne. De même *Rhitrogena alpestris* dans un bras de l'Allier près de Brioude (Haute-Loire) et dans l'Aunaise près de son confluent avec l'Allier à Parentignat (Puy-de-Dôme).

J'ai en également l'occasion de capturer de nombreuses *Heptagenia flava*, dans la Seine, près des bords, dans des zones à courant presque nul à Choisy-le-Roi, près de Paris.

Les larves de *Ganis*, vivant très souvent dans la vase, sont rangées parmi les formes lenticulaires ; or elles peuvent mener une vie pétricole, en eau claire, comme le montre leur capture dans le Têt en amont de Perpignan, sous les mêmes pierres qu'*Ecdyonurus insignis* et dans le ruisseau de Saint-André, près de Nice, où elle voisine également sous des pierres avec des *Ecdyonurus*.

Parmi les formes lotiques indiscutables, les *Proclæon*, *Centropilum*, *Thraulus* s'accrochent d'un changement rapide de la vitesse du courant et de la vie en eau calme, comme celle d'une mare, et passent brusquement à la vie torrenticole comme cela se produit dans les cours d'eau méditerranéens.

Enfin, il existe des formes qu'il serait difficile de ranger dans l'une ou

l'autre catégorie, comme *Ephemera ignita*, qui, avec *Baetis alpinus*, supporte des courants de plus de 1 mètre par seconde mais vit aussi et en nombre, dans des fonds plus ou moins vaseux à courant presque nul.

CONCLUSIONS

L'étude sur le terrain du comportement des larves d'éphémères en fonction de la vitesse du courant et des variations de cette vitesse, s'accorde parfaitement avec les expériences de laboratoire, et confirme l'existence d'un rhéotropisme très net chez certaines de ces larves.

Cette étude met en évidence l'importance du rhéotropisme dans la répartition géographique et particulièrement la répartition altitudinale chez les éphémères, la répartition des larves conditionnant celle des imagos dont les déplacements sont restreints.

Le rhéotropisme peut dominer d'autres facteurs importants de répartition, tels le facteur oxygène dissous et le facteur température, comme le montrent les exemples que j'ai donnés par la comparaison des stations à *Epeorus torrenianus* et à *Ecdyonurus venosus* dans la Couée Pavin. De même la comparaison entre les stations de *Baetis pumilus*, *Baetis alpinus* et *Baetis genellus*.

Le rhéotropisme peut interférer avec d'autres tropismes, tel le stéréotropisme qui semble intervenir dans le comportement des espèces pétriques des torrents. C'est un aspect de la biologie des éphémères que je développerai ultérieurement.

Les divers aspects du rhéotropisme ne permettent d'adapter aucune des classifications morphologique ou biologique proposées pour les larves d'éphémères, qu'il s'agisse de classification basée sur la forme générale du corps et des appendices, ou sur la vitesse du courant ou du milieu où elles évoluent. Ces classifications sont exactes pour un petit nombre de formes particulièrement choisies.

Elles s'accordent mal avec un ensemble de faits observés sans idée préconçue, sur les formes de larves les plus variées. Et il semble bien que l'on puisse appliquer aux larves d'éphémères la conclusion de Porovici-Baznosanu, conclusion contraire à bien des idées classiques, à savoir « qu'il n'existe pas d'adaptation morphologique chez les animaux torrenticoles ».

Ce qui ne veut point dire qu'il n'y ait pas d'adaptation. Porovici-Baznosanu paraît d'une adaptation physiologique. Elle est évidente chez les éphémères d'eau courante dont le métabolisme exige plus d'oxygène et s'accommodent souvent d'une température plus basse que les espèces d'eau stagnante. Les relevés que j'ai donnés à cet égard le prouvent. Les diverses manifestations du rhéotropisme traduisent aussi des réactions du système nerveux, bien spéciales aux larves des torrents.

TRAVAUX CITÉS

- AVEL (M. et Mme). — Les causes de la répartition de quelques larves d'éphémères dans les diverses zones des torrents, en Auvergne. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. LVII, no 2, 1932, p. 100.
- BERRAND (H.) et VERRIER (M. L.). — Contribution à la biogéographie des éphéméroptères des Pyrénées. *Bull. biol. France-Belgique*, t. 83, 1919, p. 1-24.
- Contribution à l'étude de la faune des eaux douces de la région orientale des Pyrénées. Éphéméroptères. *Vie et Milieu*, t. 1, 1951, 1^{re} partie, p. 217-234, et 2^e partie, p. 449-459.
- DOMIER (A.). — La faune des eaux courantes alpines. *Travaux de l'Association Internationale de Limnologie théorique et appliquée, Congrès de France*, 1937, vol. VIII, t. 3, 1939, p. 33-41.
- DOMIER (A.) et VAULANT (F.). — Sur la vitesse du courant et la répartition des Invertébrés rhéophiles. *C. R. Ac. Sc.*, t. 226, 1948, p. 1222-1224.
- BAROT (A. E.). — A revisional Monograph of recent *Ephemera* or Mayflies. *Trans. Linnean Soc. of London*, 2nd series, vol. III, London, 1888.
- GAURIER (M.). — Stations d'éphéméroptères dans les Alpes du Dauphiné. *Trav. Labor. Hydrobiol. et Piscicult. Univ. Grenoble*, 1952, p. 9-22.
- GENIEN (M.). — Nouveau Tube de Pilot à l'usage des naturalistes. *Feuille des Naturalistes*, n. s. t. 5, 1950, p. 67-68.
- HUBAERT (R.). — Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Bull. biol. France-Belgique*, suppl. IX, 1927.
- LESRADE (J. A.). — Contribution à l'étude des larves des éphémères paléarctiques. *Ann. Biol. Lacustre*, t. VIII, 1916, p. 213.
- NEEDHAM (J. G.), TRAVEN (J. R.) et YIN-CHI-HSU. — The Biology of Mayflies. New-York, 1935.
- PIETRI (F. J.). — Histoire naturelle des Insectes Névroptères II. Éphémérides. 1843-1845.
- OUVIER (L.). — Matériaux pour la connaissance limnologique des lacs Monts-Dorrens. *Mém. Acad. Sc. et Belles Lettres*. Clermont-Ferrand, 1939, p. 1-79.
- POROVICI BAZNOSANU (A.). — Sur la prépondérance de l'adaptation morphologique des larves à la vie rhéophile. *Bull. Biol. France-Belgique*, t. LXII, 1928, p. 126-147.
- ROUSSEAU (E.). — Les larves et les nymphes aquatiques des Insectes d'Europe. Bruxelles, 1921.
- STEINMANN. — Die Tierwelt der Gebirgsbäche, 1907 (cité par Porovici-Baznosanu).
- VAULANT (F.). — Voir Domier et VAULANT.
- VERRIER (M. L.). — La vitesse du courant et la répartition des larves d'éphémères. *C. R. Ac. Sc.*, t. 227, 1948, p. 1056-1057.
- L'oxygène dissous et la répartition des larves d'éphémères. *C. R. Ac. Sc.*, t. 226, 1948, p. 1548-1550.
- Concentration en oxygène dissous de l'eau de quelques lacs, tourbières et torrents du Plateau central. *Bull. Mus. Hist. nat.*, no 6, 1927, p. 502-504.
- Voir BERRAND et VERRIER.
- WENZ (A.). — Recherches écologiques sur les lacs, tourbières et étangs d'Auvergne. *Ann. St. Cent. d'Hydrobiologie appliquée*, t. 1, 1945, p. 90-160.
- YIN-CHI-HSU. — Voir NEEDHAM, TRAVEN et YIN-CHI-HSU.
- ZSCHOKKE. — Die Tierwelt der Hochgebirgsseen (1900). Cité par Porovici-Baznosanu.

ESPÈCES CITÉES

Pour ne pas alourdir le texte, je n'ai pas donné le nom d'auteur de chaque espèce toutes les fois que je les ai citées. C'est pourquoi je dresse ici la liste de ces espèces :

Polymitaecys virgo Ol.

POLYMITAECIDÆ

POTAMANTIDÆ

Potamanthus luteus L.

OLIGONEURIDÆ

Oligoneuriella rhenana Im.

ECDYONURIDÆ

Ecdyonurus lateralis Curt.

Ecdyonurus venosus Fabr.

Ecdyonurus insignis Eat.

Ecdyonurus helveticus Eat.

Heplogenia curvulus Rostock.

Heplogenia jama Rostock.

Epeorus torrentium Eat.

Epeorus albicola Eat.

Rithrogena alpestris Pat.

Rithrogena semicolorata Curt.

Ison alpinus Lubault.

LEPTOPLEURIDÆ

Choroterpes Picteti Eat.

Habropleurites modesta Hagen.

BETIDÆ

Betis verrinus Curt.

Betis pumilus Burm.

Betis alpinus Pict.

Betis bioculatus L.

Betis gemellus Eat.

Centropitium pennulatum Eat.

Procteron Nabaudi Verrier.

EPHEMERELLIDÆ

Ephemerella ignita Poda.

Tortella belgica Lestage.

CENIDÆ

Cenis macrura Steph.

Cenis mesla Bengt.

Eurycenis karisella Curt.

Les larves d'Ephémères étant très peu connues, j'ai cru utile de figurer celles dont je m'occupe le plus ici.

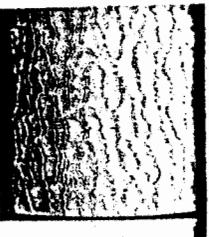


PLANCHE I

Fig. 1. — L'Allier dans la plaine de Brioude (Haute-Loire). Près des bords, sur fond sableux sous les briques plates visibles au premier plan, dans un courant de 0 m. 20 par seconde, station à *Rhithrogena alpestris*, espèce considérée comme torrenticole.

Fig. 2. — La Dordogne à Beynac (Dordogne). Opposition d'une station à *Ecdyonurus* et d'une station à *Baetis biovulatus*. Les *Ecdyonurus* se tiennent sous les pierres près du bord de la Dordogne (vitesse du courant 0 m. 10 par seconde). *Baetis biovulatus* se tient en abondance dans le petit ruissseau — au premier plan du cliché (vitesse du courant 0 m. 80 par seconde).

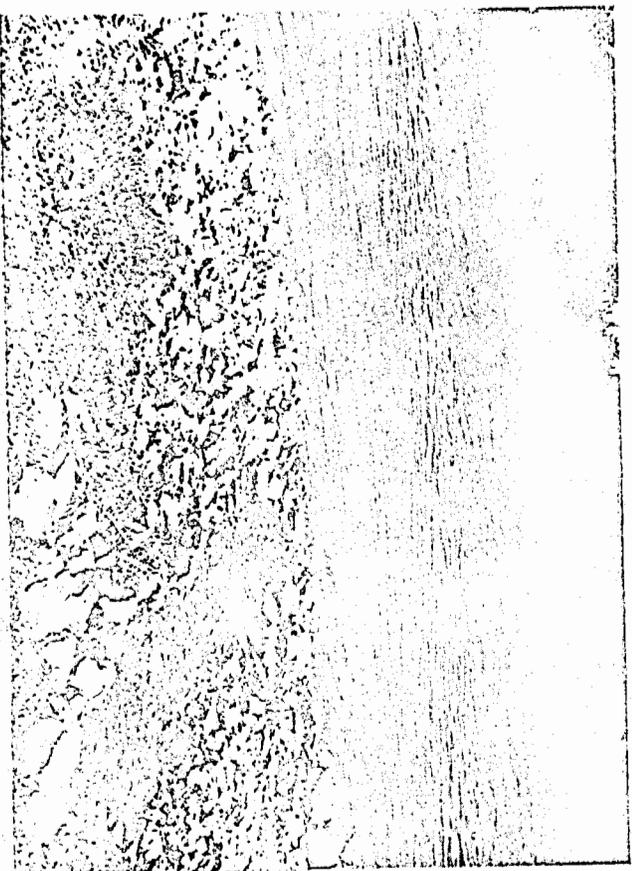


PLANCHE II

Fig. 1. — La Couze Pavin à Besse (Puy-de-Dôme). Au premier plan, station où dominent *Betis pumilus*, *Ectyonurus venosus*, *Habroplectides modesta*, *Ephemella ignita*. Vitesse du courant, 0 m. 80 par seconde. Au-dessus, au niveau de la cascade, station où dominent *Betis alpinus* et *Epeorus torrentium*. Vitesse du courant 1 m. 10 à 1 m. 50 par seconde.

Fig. 2. — Le Var à Plan du Var (Alpes maritimes). Station à *Heptagenia cernians* et *Ectyonurus lateralis* près des bords, vitesse du courant 0 m. 10 par seconde.



Verrier, phot.

