

Laboratory of Aquatic Entomology
Florida A & M University
Tallahassee, Florida 32307

*du docteur Lewis Bezier
Hommage et remerciements*

Tome LXXXVIII, 1^{er} Trimestre (1954)

Fascicule 1

M.-L. Verrier

BULLETIN BIOLOGIQUE

DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR ALFRED GIARD

ET CONTINUÉ PAR

*L. BLARINGHEM (Paris), P. BRIEN (Bruxelles),
M. CAULLERY (Paris), L. GALLIEN (Paris), P.-P. GRASSÉ (Paris),
Et. RABAUD (Paris), G. TEISSIER (Paris), Et. WOLFF (Strasbourg).*

PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS FINANCIER
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

RASSEMBLEMENTS ET MIGRATIONS CHEZ LES ÉPHÉMÈRES

PAR

M.-L. VERRIER

PARIS

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS

105, BOULEVARD RASPAIL

PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

RASSEMBLEMENTS ET MIGRATIONS
CHEZ LES ÉPHÉMÈRES

(Avec 2 figures et les planches VIII-IX).

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	68
RÉGION D'ISSOIRE	69
Topographie des lieux	69
Faune des Ephémères de la région d'Issoire (l'Allier, la Couze-Pavin)	70
Rassemblements et migrations des larves	71
Les chutes de manne	73
Les migrations de <i>Potamanthus luteus</i> , de <i>Cænis horaria</i> et d' <i>Oligoneuriella rhenana</i>	76
Migrations, rassemblements d'individus d'un même sexe et pontes aberrantes	78
RÉGION DE BESSE	82
Topographie des lieux	83
Faune des Ephémères de la région de Besse (Couze Pavin, lac Pavin, mares temporaires)	83
Rassemblements d'imagos	84
CONCLUSIONS	85
TRAVAUX CITÉS	87
ESPÈCES CITÉES	88

INTRODUCTION

Parler de migrations chez les Ephémères paraît, de prime abord, paradoxal. La brièveté bien connue de la vie de ces Insectes à l'état imaginal, leur extrême fragilité et l'idée, couramment admise, qu'ils ne s'écartent guère du lieu d'éclosion qui coïncide souvent avec le lieu de ponte, entraînent à conclure que leurs déplacements sont très limités.

L'impression change lorsque l'on suit les évolutions des Ephémères dans une même région et pendant plusieurs années. Je résume ici des observations poursuivies chaque année, depuis 1940, dans la région d'Issoire et de Besse-en-Chandesse (Puy-de-Dôme).

J'ai déjà eu l'occasion de dire, en faisant connaître la faune et certains aspects de la Biologie des Ephémères de ces régions, combien l'Auvergne est favorable à l'étude de ce groupe d'Insectes. Je rappelle simplement que la faune des Ephémères s'y montre riche et variée : elle renferme, jusqu'à plus

ample informé, des représentants de 22 genres sur les 25 actuellement connus de la faune paléarctique. Les régimes d'eau les plus divers s'y trouvent : l'Allier, rivière de moyenne importance, ses nombreux affluents, depuis les ruisseaux de la plaine du Lembron, jusqu'aux Couzes et leurs affluents, torrents issus des Monts Dores, les lacs de barrages, d'origine volcanique, ou d'origine glaciaire, constituent des milieux à caractères physico-chimiques parfois fort différents.

Cette diversité de milieux explique la variété et la richesse de la faune des Ephémères dont les larves, selon les espèces, vivent aussi bien dans les eaux stagnantes que dans les torrents rapides, en passant par tous les intermédiaires possibles.

Mais l'étude du comportement des imagos, de leur date d'éclosion, de leurs déplacements, demande des observations longues et répétées sur plusieurs années. C'est pourquoi je m'en tiendrai ici aux recherches faites dans deux régions de l'Auvergne où j'ai pu, ces douze dernières années, faire des séjours plus nombreux et plus prolongés qu'en toute autre région.

1° Région d'Issoire.

Topographie des lieux. — Issoire est situé dans la vallée très élargie de l'Allier, à l'extrémité nord d'une petite plaine : la Limagne du Lembron.

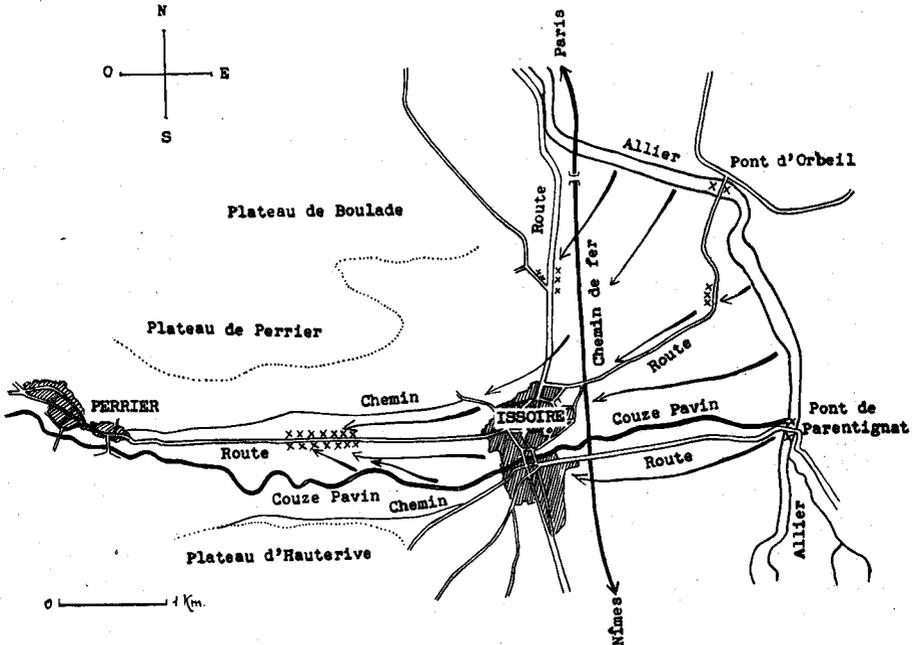


Fig. 1. — Carte simplifiée de la région d'Issoire.

Les flèches indiquent les trajets suivis par les Ephémères ; les croix marquent l'emplacement des lieux de rassemblements.

Dans cette plaine et cette vallée, l'Allier coule en direction sud-nord, à 2 kilomètres environ à l'est d'Issoire. Son principal affluent est la Couze Pavin, torrent qui tire son origine d'une part d'un ensemble de ruisselets qui confluent sur les pentes sud du Massif du Sancy, d'autre part du déversoir du lac Pavin.

Dans la région d'Issoire, la Couze Pavin coule de l'ouest à l'est, d'abord dans la vallée élargie de Perrier, dominée au nord par le Plateau de Perrier, au sud par le Plateau d'Hauterive ; ensuite la Couze traverse l'agglomération d'Issoire ; se dirigeant toujours d'ouest en est, elle va se jeter dans l'Allier près du pont de Parentignat.

De l'Allier à Issoire s'étendent deux routes, l'une de direction sud-est joignant l'Allier au pont d'Orbeil, l'autre de direction ouest-est joignant l'Allier au pont de Parentignat. Ces deux ponts sont deux ponts suspendus dont la chaussée est recouverte d'une épaisse couche de bitume. De même, les routes qui les traversent, routes assez fréquentées et bien entretenues, sont également bitumées. Je note ces particularités, qui ont quelque importance quant aux rassemblements d'Ephémères, comme on le verra plus loin.

La figure 1 qui correspond à une carte simplifiée de la région d'Issoire permet d'apprécier la topographie de cette région, l'orientation et les relations des routes et des rivières.

Faune des éphémères de la région d'Issoire.

Je distinguerai la faune de l'Allier et la faune de la Couze Pavin, d'après les captures de larves que j'ai faites dans ces deux séries de stations.

1° Faune de l'Allier :

<i>Polymitarcys virgo.</i>	<i>Bætis alpinus.</i>
<i>Ephemera vulgata.</i>	<i>Centroptilum pennulatum.</i>
<i>Potamanthus luteus.</i>	<i>Choroterpes picteti.</i>
<i>Oligoneuriella rhenana.</i>	<i>Habroleptoïdes modesta.</i>
<i>Ecdyonurus venosus.</i>	<i>Ephemerella ignita.</i>
<i>Ecdyonurus forcipula.</i>	<i>Torleya belgica.</i>
<i>Rhitrogena alpestris.</i>	<i>Chitonophora sp.</i>
<i>Bætis pumilus.</i>	<i>Cænis horaria.</i>

2° Faune de la Couze Pavin :

<i>Ephemera vulgata.</i>	<i>Bætis pumilus.</i>
<i>Oligoneuriella rhenana.</i>	<i>Bætis alpinus.</i>
<i>Ecdyonurus venosus.</i>	<i>Habroleptoïdes modesta.</i>
<i>Ecdyonurus forcipula.</i>	<i>Ephemerella ignita.</i>
<i>Ecdyonurus lateralis.</i>	<i>Torleya belgica.</i>
<i>Rhitrogena alpestris.</i>	

Ces deux faunes présentent bien des éléments communs ; cependant dans l'Allier abondent des larves de *Polymitarcys virgo*, de *Potamanthus luteus*, de *Choroterpes picteti*, de *Centroptilum pennulatum* et de *Cænis horaria* que je n'ai jamais capturées dans la Couze Pavin.

Rassemblements et migrations des larves.

LESTAGE, constatant l'extrême diversité d'habitat des *Ephemera*, type larvaire bien défini et considéré comme fousseur, se demandait « si le comportement d'un type larvaire est toujours et partout identique ». Les observations rapportées par LESTAGE prouvaient indiscutablement combien ce comportement est variable. Le type *Ephemera* n'est pas le seul à fournir de tels exemples. Tous les autres types larvaires d'Ephémères en donnent de fort démonstratifs.

Les variations du comportement se manifestent chez une même espèce au cours de son développement. Les larves d'*Oligoneuriella rhenana* sont fort intéressantes à cet égard. STEINMANN constatait qu'à un stade assez avancé, les larves quittent le lit du fleuve et se rapprochent du rivage. D'après LESTAGE « ces larves vivent abritées sous les pierres dans les eaux à courant presque nul ; on ne les rencontre sur les bords que deux ou trois mois avant leur transformation en imago ».

Cette migration de la larve, du milieu du cours d'eau vers les bords, se fait parfois en si grand nombre que l'on assiste à de véritables rassemblements de larves.

C'est ainsi que P. PESSON a signalé les « manifestations grégaires » des larves d'*Oligoneuriella*. Dans l'Allier, au niveau de Saint-Yvoine (Puy-de-Dôme), entre le 14 et le 31 juillet 1934, PESSON a rencontré « des groupes de 100 à 200 individus rassemblés, étroitement en général, sous des pierres plates de grande surface et faiblement immergées, 20 à 25 centimètres d'eau ».

L'Alagnon et la Couze Pavin présentent, près de leur confluent avec l'Allier, de telles stations à *Oligoneuriella*. Presque chaque année, à Pâques, je capture de jeunes larves d'*Oligoneuriella rhenana* de 2 à 3 millimètres de longueur, sous les pierres, au milieu du lit du torrent. Ces jeunes larves sont rarement groupées en grand nombre. Chaque année entre le 15 juillet et le 15 août je vois apparaître, près des bords, sous 10 centimètres d'eau en moyenne, et accrochées à la face inférieure ou sur les faces latérales des pierres, des amas de larves âgées, ou nymphes sur le point de se transformer en subimagos. La deuxième quinzaine de Juillet est la période où ces rassemblements sont les plus fréquents. Les années à hiver long et rigoureux et à printemps tardif, ils se produisent jusqu'à la mi-août et exceptionnellement jusqu'à la fin d'août. Ce fut le cas au cours de l'été 1943.

Exceptionnellement aussi, les années de grande sécheresse, les larves âgées et les nymphes se rassemblent vers le milieu de la rivière, là où elles étaient abondantes à l'état de larvules. Elles ne gagnent pas les bords. En raison de la baisse du niveau des eaux, elles trouvent au milieu du torrent des conditions physico-chimiques (température, vitesse du courant, oxygène dissous) comparables à celles que présentent les bords du torrent en saison normale. J'ai fait ces constatations au cours des étés 1948, 1949 et 1950, qui ont été particulièrement secs.

Il convient aussi de noter que le groupement des larves n'est pas le prélude obligatoire à la métamorphose. J'ai souvent observé en fin d'après-midi, à quelques mètres des larves groupées, des individus approchant de leur trans-

formation en subimago, se tenant isolés sous des pierres de petites dimensions. Enfin, certaines années, les larves sont beaucoup moins abondantes que d'autres, et ce sont les individus isolés, ou les groupements par 2 ou 3, qui dominent : c'est ce que j'ai observé en juillet et août 1953.

Les larves d'*Oligoneuriella* ne sont pas les seules larves d'Ephémères à se déplacer et à se grouper. Elles ne constituent qu'un cas particulier d'un phénomène général. Dans les stations de l'Alagnon et de la Couze Pavin, j'ai observé de semblables comportements de la part de types larvaires de morphologie et biologie assez différentes de celles des *Oligoneuriella*. Ce sont les *Bætis* (*B. pumilus* et *B. alpinus*) *Ecdyonurus venosus*, *Epeorus torrentium*, *Rhitrogena alpestris*, *Ephemerella ignita*.

La figure 1 de la planche VIII présente une portion de la Couze Pavin et son confluent avec l'Allier. Cette partie de la Couze est une station d'Ephémères des plus intéressantes. On peut y observer les diverses phases du comportement des larves que je viens d'énumérer.

Voici quelques caractéristiques physico-chimiques de cette station :

25 juillet 1947 :

Vitesse du courant	0,85 m. par seconde
Température	16°
Oxygène dissous	5,90 cm ³ par litre

10 juillet 1949 :

Vitesse du courant	0,80 m. par seconde
Température	14°
Oxygène dissous	6,10 cm ³ par litre

17 juillet 1953 :

Vitesse du courant	0,90 m. par seconde
Température	17°
Oxygène dissous	5,75 cm ³ par litre

Dans tous les cas : un pH compris entre 7 et 7,2.

Je donne ces trois relevés, pris entre toute une série d'autres dressés chaque été au cours de ces dix dernières années. Ils n'ont d'autre but que d'indiquer l'ordre de grandeur des trois facteurs mesurés. Rien n'est plus variable, même d'un jour à l'autre et au cours des diverses heures d'une même journée, que la température et la concentration en oxygène dissous d'un torrent. Je n'ai pas à m'étendre ici sur ces variations. Je les ai déjà indiquées dans un précédent mémoire relatif au rhéotropisme des larves d'Ephémères. De même, la vitesse du courant peut varier d'une saison à l'autre, selon que le torrent est en crue plus ou moins marquée.

D'une façon générale, il semble bien que les points de la rivière où les larves se tiennent peu avant la métamorphose soient parmi les plus oxygénés de la station et de ses alentours. Ce sont aussi des points particulièrement éclairés. C'est pourquoi on peut faire l'hypothèse que des besoins res-

piratoires plus intenses et un phototropisme positif seraient à l'origine de ces déplacements et rassemblements.

On observe des faits du même ordre, en laboratoire, sur des animaux d'élevage. Pour des raisons fort diverses, tant systématiques que biologiques, j'ai été amenée à élever des larves d'Ephémères de groupes fort différents les uns des autres. Des *Bætis* (*Bætis vernus*, *B. rhodani*, *B. pumilus*, *Cloëon dipterum*, *Ephemerella ignita*, *Potamanthus luteus*, *Ephemera vulgata*, *Choroterpes picteti*, *Habrophlebia fusca*, *Paraleptophlebia submarginata*, *Habroleptodes modesta*, *Cænis horaria*. D'une façon constante, peu avant l'éclosion, les individus quittaient l'habitat que je leur avais reconstitué sur le modèle de celui où je les avais capturés : pierres, sable ou graviers sous lesquels ils se tenaient enfouis, touffes de plantes aquatiques où ils demeuraient accrochés. En nageant, ils gagnaient les zones voisines de la surface de l'eau où ils se maintenaient immobiles, posés sur les parois de l'aquarium, généralement du côté qui réunissait à la fois le maximum d'éclairément et le maximum d'oxygénation de l'eau, lorsque l'élevage se faisait dans un aquarium à courant continu.

Le comportement est le même en captivité et dans la nature, que les individus soient isolés ou groupés.

Il semble bien que ce comportement est à la fois conditionné par l'état physiologique de l'individu aux approches de la transformation en subimago, et par les caractères du milieu : oxygène dissous, vitesse du courant dans certains cas, et éclairément. La larve âgée ou nymphe manifeste des tendances au phototropisme positif, tendances qui se précisent ultérieurement chez le subimago, et plus encore chez l'imago.

Ainsi lorsque les larves se groupent en plus ou moins grand nombre, elles effectuent un mouvement de foule, à l'exclusion de toute manifestation sociale.

À côté de ces groupements de larves, qui peuvent déterminer la migration des individus du milieu de la rivière vers ses bords, il convient de rappeler d'autres migrations larvaires dues à l'influence prépondérante du rhétropisme. J'ai déjà étudié cet aspect du comportement des Ephémères dans un précédent mémoire et je n'ai pas à y revenir ici.

Les chutes de manne.

Les chutes de manne constituent le rassemblement le plus considérable d'Ephémères que l'on puisse observer. En France, elles sont dues à deux espèces, *Polymitarcys virgo* et *Oligoneuriella rhenana*.

Les rassemblements de *Polymitarcys virgo* peuvent atteindre des proportions considérables, comme le montrent les notes de J. R. DENIS, P. PARIS et M. PILLON qui constituent les documents les plus complets et les plus précis que l'on possède sur les chutes de manne dans la vallée de la Saône. Voici deux chiffres très caractéristiques que donnent ces auteurs : en 1935 à Port-Guillou, au sud de Chalon-sur-Saône, on ramassa plus de 10.000 kilogrammes de manne fraîche. De Verdun à Chalon, sur les bords de la Saône sur une dizaine de kilomètres de long, on récoltait en moyenne, avant la guerre, 100 tonnes de manne fraîche par an.

M. R. POISSON a observé le 30 août 1951, entre 20 h. 30 et 21 heures sur les bords de la Dordogne à la Roche-Gageac, deux vols très importants de *Polymitarcys virgo* dont il a bien voulu me faire parvenir quelques échantillons avec les indications suivantes : « l'abondance des Insectes provoqua le patinage des roues de la voiture et l'arrêt forcé par obscurcissement du pare-brise ».

Ces faits rappellent cet extrait de l'ouvrage de L. O. HOWARD sur la « Menace des Insectes » : « Il y aurait beaucoup à écrire au sujet des Perlides et des Ephémères, dont les adultes deviennent occasionnellement nuisibles sur les rives des Grands Lacs, simplement par leur nombre. On demande souvent au Ministère de l'Agriculture de remédier d'une manière quelconque à cette invasion d'Insectes blancs qui asphyxient presque les personnes dans leurs automobiles ouvertes, à certaines époques ».

L'Auvergne possède les deux espèces de la faune paléarctique qui donnent les chutes de manne. Ces chutes ne sont pas comparables à celles qui se produisent dans la vallée de Saône, de la Dordogne ou de la Seine quant à leur fréquence et leur abondance. Certaines années, *Polymitarcys* et *Oligoneuriella* ne semblent pas plus abondants que de nombreuses autres espèces communes dans la région d'Issoire, tels les *Bætis*, les *Ephemerella*, les *Ecdyonurus*.

Les évolutions des *Polymitarcys* et des *Oligoneuriella* sont plus faciles à suivre, précisément parce que moins nombreux, ils ne constituent aucune gêne ni pour l'observation, ni pour la circulation, comme cela peut arriver lors des chutes massives.

En Auvergne les *Polymitarcys* peuvent effectuer de véritables migrations. Une observation précise en a été faite par R. HOVASSE et L. OLIVIER. Dans la nuit du 5 au 6 juillet 1945, une importante chute de manne due à *Polymitarcys virgo* a eu lieu sur Clermont-Ferrand et Chamalières. Les auteurs font remarquer que les larves ayant donné les imagos ne pouvaient provenir que de l'Allier. La biologie des larves de *Polymitarcys* exclut leur présence dans tous les autres ruisseaux de la région ; elles n'y ont d'ailleurs jamais été trouvées, alors qu'elles ont été capturées dans l'Allier. Or, la distance minima de l'Allier à Clermont-Ferrand est de 11 kilomètres. Celle de l'Allier à Chamalières est de 13 kilomètres. R. HOVASSE et L. OLIVIER se sont inquiétés de savoir si les Insectes n'auraient pu être amenés par un vent suffisamment violent, soufflant d'est en ouest, l'Allier coulant en direction sud-nord, à l'est des deux villes. D'après les relevés de l'observatoire du Puy-de-Dôme, le vent soufflait cette nuit-là de 20 heures à 6 heures du matin venant du sud-ouest. Donc les *Polymitarcys* ont effectué un vol actif dirigé, d'après les auteurs, par les lueurs de la ville.

Les chutes de manne sont rares à Clermont, mais elles peuvent se reproduire au début de l'été à des intervalles très irréguliers, de l'ordre de plusieurs années.

Dans la région d'Issoire on peut faire des observations comparables aux précédentes.

L'Allier coule à 2 kilomètres au moins, à l'est de cette petite ville, en direction sud-nord.

Les larves de *Polymitarcys* y sont fréquentes. J'en ai capturé, comme L. OLIVIER, au pont de Parentignat dans le sable près des bords de la rivière à une profondeur de 20 centimètres environ au-dessous du niveau de l'eau. Dans la Couze Pavin qui traverse Issoire, je n'ai jamais capturé aucune de ces larves. Il est bien évident que les blocs de basalte qui forment le fond du lit de ce torrent ne se prêtent guère aux tendances fouisseuses de ces larves.

Les chutes de manne se produisent à Issoire généralement à la fin de juin ou dans les premiers jours de juillet. Au cours de ces dix dernières années, trois chutes, de faible importance d'ailleurs, m'ont été signalées. Les précisions météorologiques sur la direction des vents qui ont pu être fournies à Clermont, lors de la chute de manne du 5 juillet 1945, manquent ici. Pour Clermont, ville importante, éclairée la nuit, ainsi que la gare et les ateliers d'importantes usines, on peut admettre que cet ensemble de lumières ait dirigé le vol des Insectes. Pour Issoire, ville de 6.000 habitants environ, obscure dès la tombée de la nuit, dont la seule usine importante est à 1,500 km. au nord de l'agglomération, il est difficile de faire intervenir le même facteur. Mais les *Polymitarcys* se sont dirigés depuis l'Allier jusqu'à Issoire en direction est-ouest ; or, à l'ouest de la ville s'étend la vallée largement ouverte de Perrier qui permet à la ville de recevoir jusqu'aux dernières lueurs du soleil couchant et du crépuscule. Et ce fait paraît à retenir pour expliquer le sens du déplacement des *Polymitarcys*, dont le phototropisme positif est bien connu.

On peut aussi se demander s'il n'existerait pas, s'ajoutant à l'attraction par la lumière, une manifestation de thermotropisme. Les faits suivants appuient cette manière de voir. En dehors des apparitions de manne, des éclosions assez importantes de *Polymitarcys virgo* peuvent avoir lieu à diverses reprises au cours d'un même été. C'est ce que j'ai observé près de l'Allier au pont de Parentignat, à proximité des stations des larves. Là, les imagos s'amassent à l'extrémité est du pont suspendu, contre la muraille qui soutient les câbles. Il se trouve que cette muraille est exposée pendant la plus grande partie de la journée aux rayons du soleil, et par une journée d'été se trouve ainsi, le soir, être surchauffée. Les *Polymitarcys* s'accumulent non seulement au pied de cette muraille, mais aussi sur quelques mètres de la chaussée du pont, également ensoleillée durant la plus grande partie de la journée. La route qui prolonge le pont à l'est, et qui se trouve dans l'ombre portée par la muraille, est généralement dépourvue de cadavres d'Insectes. La figure 2 de la planche VIII montre la topographie de ces lieux. Les *Polymitarcys* font également défaut aux autres parties du pont et à la muraille côté ouest qui supporte l'autre extrémité des câbles : ces zones sont à l'ombre l'après-midi et le soir, étant protégées contre les rayons du soleil par les arbres plantés sur les bords de l'Allier et sur les bords de la route qui prolonge le pont.

Les *Polymitarcys* ne sont pas les seuls à se comporter ainsi. Au cours des matinées qui suivent ces éclosions crépusculaires ou nocturnes, je trouve des *Cænis horaria* mêlés aux cadavres de *Polymitarcys virgo*.

*Les migrations de Potamanthus luteus, de Cænis horaria
et d'Oligoneuriella rhenana.*

L'une des régions privilégiées pour les rassemblements d'Ephémères, dans les environs immédiats d'Issoire, est incontestablement la vallée de Perrier, dont j'ai indiqué précédemment la topographie.

Ces rassemblements sont très variables d'une année à l'autre, quant à leur fréquence et leur importance. Ils se manifestent depuis le début de juillet jusqu'au milieu d'août, avec une prédominance pendant la 2^e quinzaine de juillet. Ils atteignent leur maximum d'intensité au cours des étés moyennement humides. Ils sont très rares les années de sécheresse, tels les étés 1948, 1949 et 1950. La partie de la vallée privilégiée pour ces rassemblements s'étend sur une longueur de 500 à 600 mètres sur la route bitumée qui joint Issoire à Perrier, à mi-distance entre ces deux agglomérations, soit 1 km. 500 environ à l'ouest d'Issoire et distante de l'Allier de 4 à 6 kilomètres (fig. 1). Cette route longe la Couze Pavin à une distance moyenne de 200 à 300 mètres, le trajet de la Couze n'étant pas rectiligne. Parallèlement à la route bitumée s'étend un chemin, bien visible sur la figure 1 du texte et sur la figure 1 de la planche IX. Ce chemin était la principale voie de communication entre Issoire et Perrier avant la construction de la route. Ce chemin persiste, car il dessert les propriétés cultivées qui le bordent. Son sol est formé de calcaire oligocène. Il est aussi ensoleillé que la route. Je n'ai jamais vu évoluer d'Ephémères au-dessus de ce chemin. La route étant bitumée depuis longtemps, aucune odeur de bitume ne s'en dégage. Il ne semble pas qu'un chimiotropisme intervienne.

Voici les espèces dont on peut observer des rassemblements dans la vallée de Perrier :

Ephemera vulgata.
Potamanthus luteus.
Oligoneuriella rhenana.
Ecdyonurus venosus.
Rhitrogena alpestris.

Bætis pumilus.
Centroptilum pennulatum.
Ephemerella ignita.
Cænis horaria.

Il est à noter que *Potamanthus luteus*, *Centroptilum pennulatum* et *Cænis horaria* n'existent pas à l'état larvaire dans la Couze Pavin située à 200 mètres environ des lieux de rassemblements, mais sont abondants dans un segment de l'Allier, près du pont d'Orbeil, à 6 kilomètres de ces mêmes lieux. On en trouve aussi près du pont de Parentignat, à 4 kilomètres.

J'ai fréquemment capturé dans la cour de la maison que j'habite à Issoire, de préférence aux approches du crépuscule, des exemplaires de *Cænis horaria*, de *Centroptilum pennulatum* et de *Potamanthus luteus*. Cette maison est située à égale distance entre l'Allier et les lieux de rassemblements de la vallée de Perrier.

Je n'ai jamais observé en plein vol, entre l'Allier et cette vallée, des *Cænis* et des *Centroptilum*, comme j'ai observé des *Potamanthus*. Mais il faut remarquer que les deux premières espèces sont de petite taille, très peu pig-

mentées, et difficiles à repérer en plein vol, à moins qu'elles ne se déplacent par essaims de quelque importance. Les *Potamanthus*, en revanche, sont parmi les plus grands Ephémères de nos régions, et il est facile de repérer même un individu isolé. En fin d'après-midi, dès 19 ou 20 heures en juillet et août ⁽¹⁾, sur la route d'Issoire à Clermont et celle d'Issoire à Sainte-Babel, deux routes qui réunissent Issoire à l'Allier et convergent au niveau d'Issoire à l'entrée de la vallée de Perrier (fig. 1), j'ai capturé à diverses reprises et à des distances de l'Allier variant de 1 à 3 kilomètres des *Potamanthus* volant isolés ou par petits groupes en direction de la vallée de Perrier.

Voici une observation faite le 10 juillet 1947. Vers 19 heures, par un léger vent d'ouest et une température de 21°, j'ai pu suivre sur la route d'Orbeil un groupe de cinq *Potamanthus luteus* qui, volant contre le vent, se dirigeait vers l'Ouest en direction de la vallée de Perrier; l'horizon à l'ouest, dégagé de nuages, était très lumineux et déjà les teintes rouge-orangé et rouges qui ont dominé ensuite au moment du coucher du soleil, étaient appréciables. Les *Potamanthus* se tenaient au-dessus de la route qui, chauffée durant tout l'après-midi par les rayons du soleil, dégageait plus de chaleur que le sol des prairies et des champs cultivés qui s'étendent de chaque côté de cette route. Les individus se tenaient à environ 3 mètres du sol, volaient en direction rectiligne, sans effectuer aucun des mouvements de montée et de descente caractéristiques du vol crépusculaire. J'ai pu ainsi les suivre sur un parcours de 500 mètres et j'ai calculé qu'ils se déplaçaient à la vitesse de 6 kilomètres à l'heure. Finalement ils se sont élevés de quelques mètres dans l'atmosphère, et je les ai perdus de vue.

Ainsi dans la région d'Issoire, *Potamanthus luteus* est capable de parcourir 5 à 6 kilomètres en direction du soleil couchant, depuis l'Allier jusqu'à la vallée de Perrier. Ce fait est à rapprocher de l'observation de Dufour relative à la présence de cette espèce à Clermont-Ferrand. Cet auteur déclare en avoir capturé, la nuit, des exemplaires sur la place de Jaude, au centre même de la ville volant autour des lampadaires électriques. L'observation, sans autre commentaire, date de 1910. Les larves de *Potamanthus* sont abondantes dans l'Allier. Elles n'ont jamais été signalées dans les ruisseaux des environs de Clermont-Ferrand. Je ne les y ai jamais capturées. La biologie de ces larves ne s'accorde d'ailleurs pas avec les caractères physico-chimiques de ces ruisseaux. Or la portion de l'Allier la plus proche de Clermont-Ferrand est à 11 kilomètres. Les *Potamanthus* avaient donc dû parcourir cette distance pour gagner le centre de la ville où Dufour les a observés. Ils avaient volé, comme les *Potamanthus* d'Issoire, d'est en ouest, en direction du couchant.

Dans la vallée de Perrier, il m'est arrivé d'assister à des vols massifs d'*Oligoneuriella* qui rappellent des chutes de manne.

Le 18 juillet et, plus encore, le 27 juillet 1943, le 22 juillet 1952 entre autres, vers 20 heures, j'ai observé de pareilles chutes constituées uniquement d'*Oligoneuriella*. Le 27 juillet 1943, le rassemblement était limité à une portion de la route bitumée, près d'une ferme. Pour une raison que j'ignore,

(1) Pour éviter toute confusion, les indications horaires que je donne dans ce mémoire se rapportent toujours à l'heure solaire.

la route avait été abondamment arrosée d'eau sur une dizaine de mètres. Elle formait une surface chaude, humide, plus réfléchissante encore que la portion de route bitumée non mouillée. L'abondance des *Oligoneuriella* était telle qu'il était impossible de demeurer sur cette portion de route: j'ai dû me protéger à l'aide de mon filet à Insectes pour pouvoir respirer.

La Couze, qui coule à 200 mètres de là, renferme bien des larves d'*Oligoneuriella*, mais elles y sont plutôt rares. Elles sont plus abondantes au confluent de l'Allier et de la Couze. Elles existent aussi dans l'Allier. C'est pourquoi je me crois autorisée à admettre qu'il s'agit d'une migration des *Oligoneuriella*, comparable à celle des *Potamanthus*.

Je ne saurais énumérer ici toutes les observations que j'ai notées au cours de plus de 200 soirées, réparties entre ces douze dernières années.

Voici simplement le résumé de ces observations :

Un vent violent et la pluie font obstacle aux vols et rassemblements.

Par vent léger, les Ephémères, quelle que soit l'espèce, volent face au vent ou effectuent leur danse par mouvements de montée et de descente, sans progresser dans le sens horizontal, mais toujours tournés face au vent.

Les périodes de grande sécheresse sont nettement défavorables aux vols massifs et aux rassemblements. Je n'en ai observé aucun dans la région d'Issoire au cours des étés 1948, 1949 et 1950.

Un ciel très nuageux, obscurcissant le crépuscule, est nettement moins favorable qu'un ciel très éclairé au couchant. Les vols les plus actifs et les plus abondants coïncident avec un crépuscule rouge. Ces comparaisons sont faites lorsque les autres conditions atmosphériques, qui semblent avoir quelque influence sur l'activité des Ephémères (température, humidité, intensité des vents) demeurent comparables.

La proportion des sexes n'est pas toujours la même selon les conditions atmosphériques. C'est ce que j'exposerai plus loin.

Migrations, rassemblements d'individus d'un même sexe et pontes aberrantes.

Le premier rassemblement d'individus d'un seul sexe que j'aie observé date du 17 juillet 1941 et se rapporte à des *Rhitrogena*. Au début, je les avais identifiés à *Rhitrogena semicolorata*. Mais en 1945, ayant trouvé les larves correspondantes aux *Rhitrogena* de cette station et ayant pu élever ces larves, je crois devoir les rattacher à *Rhitrogena alpestris*. Le rassemblement observé le 17 juillet 1941 s'est d'ailleurs reproduit dans des conditions très comparables en juillet ou au début d'août au cours des étés suivants.

Ce rassemblement se situait sur la route de Clermont à Issoire, à 2 kilomètres environ d'Issoire entre 18 et 19 heures. Les individus ne pouvaient provenir que de l'Allier, distante de 400 mètres. Ils effectuaient au-dessus du sol, entre 3 et 5 mètres de hauteur, leur danse composée de mouvements alternatifs de montée et de descente.

Tous les individus capturés étaient des mâles. Le thermomètre marquait 17°. Il soufflait un léger vent du nord très sec. Comme il est de règle, les *Rhitrogena* volaient face au vent. Dans la même station, certains soirs d'été, abon-

dent des *Rhitrogena alpestris*, des *Cænis horaria*, des *Ephemerella ignita* des deux sexes. Dans ces cas, j'ai souvent noté une température supérieure de plusieurs degrés à celle que je note lors des rassemblements exclusifs de mâles. L'atmosphère était plus humide, j'observais généralement, lors de ces rassemblements d'individus des deux sexes, la présence d'un léger vent d'ouest, qui, dans ces régions, est un vent humide.

J'ai observé de tels faits sur la route d'Orbeil, à 2 kilomètres d'Issoire et à 200 mètres de l'Allier. Le premier date du 20 juillet 1941. Par temps sec et une température de 18°, seuls les *Rhitrogena alpestris* mâles évoluaient en nombre. Dans cette station, je capture par temps plus chaud, plus humide, par des soirées sans vent, ou avec un léger vent d'ouest, des individus des deux sexes de *Rhitrogena alpestris*, *Cænis horaria*, *Clæon dipterum*, *Ephemerella ignita*.

Dans tous les cas, les lieux de rassemblements présentent les caractères suivants : route bitumée exposée l'après-midi aux rayons du soleil et le soir aux dernières lueurs du crépuscule. Lorsque celles-ci ont disparu, les rassemblements cessent.

Les *Centroptilum* présentent, en général, en Auvergne, deux générations par an, l'une à la fin du printemps et au début de l'été, l'autre en automne. Au cours des années à hiver long et printemps froid et tardif, il n'existe qu'une génération. Les *Centroptilum pennulatum* forment des rassemblements de mâles comparables, quant aux stations et aux conditions atmosphériques, à ceux des *Rhitrogena*. Je cite, à titre d'exemple, le rassemblement de *Centroptilum pennulatum* observé le 14 septembre 1942 entre 16 et 17 heures au pont de Parentignat, plus exactement à l'extrémité est de ce pont plus ensoleillée que le reste du pont, à l'emplacement où se produisent les chutes de manne que j'ai précédemment indiquées. Le 15 et le 17 septembre 1942 j'ai fait des observations identiques, à deux kilomètres au nord de la précédente station, sur le pont d'Orbeil qui présente la même orientation que le pont de Parentignat.

Des rassemblements d'individus d'un même sexe sont fréquents dans la vallée de Perrier. Les rassemblements de mâles se produisent dans des conditions identiques à celles observées sur la route de Clermont et sur les ponts de l'Allier.

Voici une observation qui date de 1943, mais qui s'est répétée à des dates variables au cours de chacun des étés suivants, à l'exception des étés 1948, 1949 et 1950 où une sécheresse intense et prolongée sur les mois de juillet et d'août a considérablement diminué la faune d'Ephémères : du 2 au 17 août 1943 une période sèche s'est établie dans la vallée de Perrier, s'accroissant progressivement. Chaque soir, je capturais en abondance *Ephemerella ignita*, *Centroptilum pennulatum*, *Cænis horaria*, *Rhitrogena alpestris*, *Ecdyonurus venosus*. Tous les *Ephemerella* et les *Cænis* étaient des mâles. Parmi les *Centroptilum* je notais 20 mâles pour une femelle. Parmi les *Rhitrogena* et les *Ecdyonurus* 10 mâles environ pour une femelle. Les observations avaient lieu aux approches de 20 heures. Je notais des températures variables suivant les jours, mais comprises entre 25 et 28°. Au début, il soufflait un vent d'est très sec, puis un vent du sud également sec. Le 21 août, un violent orage éclata, suivi de deux jours de pluie, s'opposant à tout vol d'Ephémères.

Le 23 août au soir, toute pluie avait cessé, mais l'atmosphère était très humide et il soufflait un vent d'ouest humide. La température atteignait 17° vers 20 heures. Sur les lieux des précédentes captures, j'observais d'importants rassemblements des mêmes espèces que je récoltais en nombre : tous les *Ephemerella* et les *Cænis* étaient des femelles; quelques mâles très rares figuraient parmi les *Centroptilum* et les *Rhitrogena*.

Je cite également, entre beaucoup d'autres très comparables qui l'ont suivie, l'observation du 11 septembre 1943, faite sur la route qui croise l'Allier au Pont de Parentignat : après une période de sécheresse d'une dizaine de jours, durant laquelle je ne captuais que des *Ephemerella ignita* mâles, un orage ayant brusquement modifié la température et l'état hygrométrique, j'ai vu apparaître dès les dernières gouttes de pluie un vol abondant d'*Ephemerella ignita* où je ne trouvais que des femelles.

Il apparaît au cours des nombreuses observations de cet ordre que j'ai faites dans cette région, que le facteur hygrométrique domine le facteur température dans le déterminisme de l'apparition d'individus d'un même sexe. Il semble bien qu'en général, en atmosphère très sèche, les mâles dominant; en atmosphère très humide, ce sont les femelles. Lorsque des conditions intermédiaires entre ces deux extrêmes sont réalisées, on voit apparaître des individus des deux sexes.

Par suite, la vie des Ephémères adultes étant très courte, il en résulte que dans des cas loin d'être exceptionnels, de nombreux individus se trouvent dans l'impossibilité de se reproduire.

Il est à noter cependant que, lors des rassemblements de femelles, on voit des individus se déplacer et venir choir sur le sol avec leur masse d'œufs. J'ai souvent vu et capturé des femelles d'*Ephemerella ignita* avec leur masse sphérique d'œufs suspendue à l'extrémité de l'abdomen. De même, les femelles d'*Oligoneuriella rhenana* trainant leur amas d'œufs d'un jaune orangé caractéristique. Ces faits conduisent à l'hypothèse d'une reproduction parthénogénétique chez ces espèces. Récemment G. ZEREGA FOMBONA a signalé un cas de parthénogenèse chez *Cænis dimidiata* (= *horaria*). Je n'ai pas encore eu le temps de vérifier l'hypothèse que je viens de formuler. Je souhaite qu'elle intéresse les Ephémérologues et que l'un d'entre eux cherche aussi à la vérifier.

Ces faits me conduisent à la question des pontes aberrantes chez les Ephémères. Celles-ci sont loin d'être exceptionnelles.

LESTAGE en a le premier signalé l'importance. Il a observé des femelles d'*Ephemerella danica* déposant leur ponte sur une route rendue « fort luisante » par la pluie dans les environs de Han-sur-Lesse (Belgique). Presque simultanément FERAGO faisait des constatations semblables. LESTAGE cite encore les pontes aberrantes d'*Ephemerella notata*, toujours à Han, le soir, après la pluie, sur le toit d'une automobile, et il rapporte que FERAGO déclare avoir vu « des routes devenues glissantes grâce à l'énorme quantité d'œufs déposée par des « blue winged olive », qui est le nom donné aux subimagos d'*Ephemerella ignita* par les pêcheurs de Truites anglais. Enfin LESTAGE rapporte le cas d'un *Cænis horaria* qu'il a vu déposer ses œufs sur une feuille de *Glyceria* à Vierves (Belgique) à quelques mètres du Viroin.

Sur les lieux de rassemblements que j'ai énumérés précédemment, j'ai observé fréquemment de très nombreuses pontes aberrantes des espèces suivantes :

1° *Cænis horaria* L. — Chez cette espèce les œufs forment une masse sans contour régulier. Le contact avec un corps solide, le sol, la soie du filet à Insectes, suffit pour déclencher le réflexe ponte. Les femelles peuvent rester collées au substrat par la masse d'œufs qu'elles émettent.

2° *Ephemerella vulgata*. — On peut voir des femelles voler avec deux masses cylindriques d'œufs, accolées dans le prolongement de l'abdomen. Chacun de ces cylindres mesure environ 4 millimètres de long et 1 millimètre de diamètre. Le contact avec le sol entraîne la chute de la ponte.

3° *Ephemerella ignita*. — Les œufs chez cette espèce forment une masse sphérique verdâtre, suspendue à l'extrémité de la face inférieure de l'abdomen par un mince filament qui se rompt dès le contact avec l'eau ou un corps solide. Certains soirs, j'ai récolté ainsi jusqu'à une centaine de ces masses d'œufs au fond de mon filet.

4° *Rhitrogena alpestris*. — Les œufs forment un long cylindre qui prolonge l'abdomen. La femelle peut voler avec cette ponte, qui se détache comme les pontes des espèces précédentes.

5° *Oligoneuriella rhenana*. — Comme chez les *Cænis*, les œufs forment une masse sans contour bien défini, mais facile à apercevoir par sa coloration jaune-orange, qui tranche sur la teinte gris fumée du corps et des ailes de l'Insecte. La substance qui unit les œufs est moins visqueuse que chez les *Cænis* et ne suffit pas pour coller l'Insecte sur le sol ou dans le filet lors du réflexe de ponte.

De ces cinq espèces, trois dans les régions que j'étudie ici donnent des pontes aberrantes en quantités considérables : ce sont *Cænis horaria*, *Ephemerella ignita* et *Oligoneuriella rhenana*. Lors du vol massif du 27 juillet 1943 que j'ai décrit précédemment, l'abondance des œufs sur le sol était telle que leurs masses jaune-orangé recouvrait presque totalement la surface bitumée gris noirâtre de la route.

Chez *Ephemerella vulgata* et *Rhitrogena alpestris* les pontes aberrantes sont beaucoup plus rares.

Je n'en ai encore jamais observées chez les autres espèces fréquentes dans cette région, tels *Ecdyonurus venosus*, *Potamanthus luteus*, les *Bætis*, les *Centroptilum* et les *Clæon*.

Une surface mouillée n'est pas indispensable pour déclencher le réflexe de ponte. J'ai observé ce réflexe dans les mêmes stations sur un sol très sec. De même, le revêtement de bitume n'est pas une condition dominante. Il favorise, semble-t-il, car il constitue une surface plus réfléchissante qu'une route empierrée par du basalte concassé, et satisfait le phototropisme positif des imagos d'Ephémères, mais j'ai observé des pontes aberrantes sur ces routes simplement empierrées.

Depuis ces trois dernières années, j'observe en juillet et août une station remarquable par le nombre des pontes aberrantes qui s'y accumulent. Il s'agit de la façade des locaux de la Compagnie Hydro-Electrique d'Auvergne à Issoire, située à 200 mètres environ de la Couze Pavin. Fortement éclairée

jusqu'à 22 heures, cette façade constitue un lieu de rassemblement où les œufs d'*Ephemerella* et d'*Oligoneuriella* sont répandus en abondance, non seulement sur la chaussée cimentée, mais aussi sur les montants en bois du bâtiment, qu'ils soient secs ou humides.

Les chutes de manne apparaissent de plus en plus comme des manifestations d'une ampleur considérable de pontes aberrantes.

R. DENIS, P. PARIS et M. PILLON ont constaté que les mâles de *Polymitarcys virgo* de la vallée de la Saône restent au-dessus de la rivière, où s'effectue l'accouplement, puis ils tombent à l'eau. On n'en trouve jamais dans la manne qui s'accumule sur les rives ou près des rives. Cette manne est composée uniquement de femelles fécondées. R. DENIS, P. PARIS et M. PILLON admettent bien qu'un certain nombre de ces femelles pondent sur l'eau, mais ils constatent aussi qu'après un vol très rapide au-dessus du sol, des femelles tombent et pondent à terre. J'ai indiqué précédemment que de Verdun à Chalon-sur-Saône, on récolterait en moyenne cent tonnes de manne fraîche par an. Selon les auteurs, le nombre d'œufs émis par un seul *Polymitarcys* varie entre 250 et 400; cela permet d'apprécier la quantité considérable d'œufs dans l'impossibilité d'éclore.

2° Région de Besse.

Cette région est à une cinquantaine de kilomètres à l'ouest d'Issoire. Les Ephémères que l'on y capture proviennent aussi de la Couze Pavin. Mais je dois étudier séparément ces deux régions, car leurs Ephémères sont très dif-

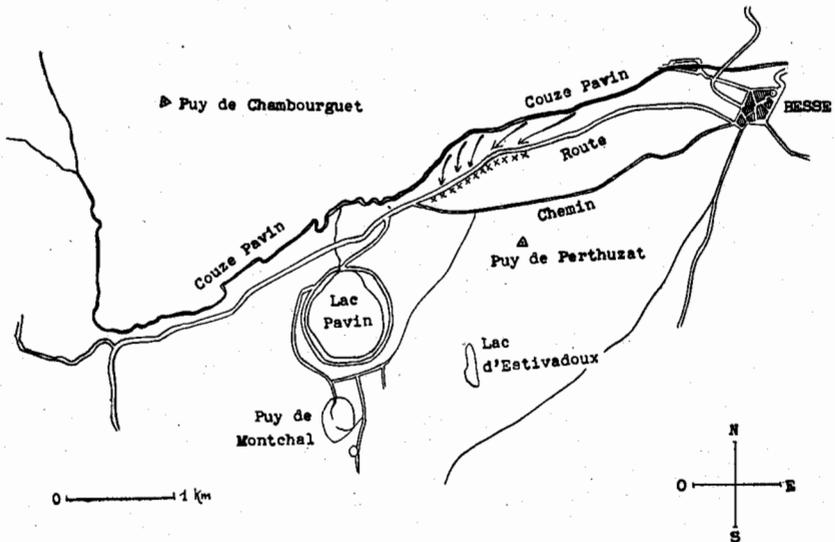


Fig. 2. — Carte simplifiée de la région de Besse.

Les flèches indiquent les trajets suivis par les Ephémères; les croix marquent l'emplacement des lieux de rassemblements.

férents, tant au point de vue faunistique, qu'au point de vue du comportement, divergence que je préciserai après le cours exposé suivant.

Topographie des lieux d'observation. — Je résume uniquement ici les observations faites dans la vallée de la Couze Pavin et sur les contreforts de cette vallée, parce que, d'une part, cette région est, de tous les environs immédiats de Besse de beaucoup la plus riche en Ephémères ; d'autre part parce que je ne puis séjourner à Besse aussi souvent et aussi longtemps que je le fais à Issoire chaque année.

Cette portion de vallée s'étend sur 4 kilomètres environ à l'ouest de Besse. Le fond en est occupé par le torrent. Les pentes s'élèvent de chaque côté jusqu'à un vaste plateau qui domine le fond de la vallée de 200 mètres au maximum. Sur ce plateau, se dressent une série de puys qui constituent les premiers contreforts de la Chaîne des Monts Dorés. Près de Besse, la Couze coule à 1.022 mètres d'altitude ; près du lac Pavin à 1.174 mètres (Ces chiffres sont ceux de la carte d'Etat-major). A trois kilomètres à l'ouest de Besse une cascade marque un brusque abaissement du niveau de la rivière. En aval de cette cascade, la Couze s'étend très au-dessous d'une route qui s'allonge parallèlement à elle près de la crête qui domine la vallée, au sud. Entre l'altitude de la rivière et l'altitude de cette route on peut noter une différence de l'ordre de 150 mètres au moins, toujours d'après les indications de la carte d'état-major.

En amont de la cascade, la Couze se trouve à peu près au niveau de la route. Il s'agit d'une route très bien entretenue, parce que très fréquentée, empierrée par des morceaux de basalte plus ou moins bitumés, et formant le soir une surface assez réfléchissante.

La figure 2 représente de façon simplifiée la topographie de ces lieux, les rapports de la route et de la rivière, et leur orientation.

Faune des Ephémères de la région de Besse.

1° La Couze Pavin :

Ecdyonurus venosus.
Epeorus torrentium.
Rhitrogena alpestris.
Bætis pumilus.

Bætis alpinus.
Habroleptoides modesta.
Ephemereilla ignita.

2° Dans le lac Pavin on trouve des *Proclæon* et *Thraulius bellus*.

3° L. OLIVIER a signalé la présence de larves de *Bætidae* non encore déterminées dans des mares temporaires sur le plateau des Fraux, au-dessus de la route qui longe la vallée de la Couze, entre le Puy de Perthuzat et le lac Pavin, et dans la Mare du Laquet, située plus à l'est sur le prolongement du même plateau. Je cite cette observation d'OLIVIER afin de donner des renseignements aussi complets que possible sur la faune de cette région. Mais les larves de ces mares temporaires ne participent pas aux rassemblements que j'ai observés. J'ai toujours constaté qu'à l'époque de ces rassemblements, qui s'échelonnent entre la fin de juillet et les tout premiers jours de septembre, ces mares étaient à sec, ou presque à sec, et je n'y ai jamais trouvé de larves

d'Ephémères ; OLIVIER a signalé le dessèchement de ces mares en été. Ce fait pose d'ailleurs un intéressant problème quant à la biologie des Ephémères, étant donnée la présence de larves de *Bætis* dans ces mares dès le mois de septembre.

Cette faune est bien plus pauvre en espèces que la faune de la région d'Issoire ; elle est plus pauvre encore en ce qui concerne le nombre des individus pour chaque espèce. Ce fait n'a rien de surprenant : à mesure que l'on gagne en altitude, la faune des Ephémères s'appauvrit à tous égards. Ce fait n'est pas spécial à la faune de la Couze Pavin depuis son confluent avec l'Allier à 400 mètres, jusqu'au déversoir du lac Pavin vers 1.200 mètres. On le retrouve dans les divers cours d'eau du Massif central. H. BERTRAND et moi-même l'avons aussi constaté dans les Pyrénées. Je reviendrai ultérieurement sur cette constatation lors d'une étude de la répartition altitudinale des Ephémères de la faune française.

Donc on ne saurait retrouver à Besse des rassemblements de larves et d'imagos rappelant, même de très loin, ceux que l'on observe à Issoire. Et, naturellement, il ne saurait y être question de chute de manne.

Les Ephémères de ces deux régions se distinguent encore par les heures d'activité des individus.

A Issoire, les manifestations les plus importantes ont lieu en fin d'après-midi, au crépuscule ou au début de la nuit. A Besse, bien que les vols aient surtout lieu le soir, aux approches du crépuscule, on peut en observer à toutes les heures du jour.

Ainsi, j'ai observé d'importants vols d'*Ephemerella ignita* au-dessus du pont qui traverse la Couze Pavin près du Laboratoire de Besse, entre 5 et 6 heures du matin, à diverses reprises, au début d'août 1949. J'ai souvent capturé des *Bætis* entre 10 et 11 heures, dans la vallée de la Couze, en un point où celle-ci s'élargit entre le village de Villetour et une chapelle construite à proximité d'une source d'où s'échappe un ruisseau où l'on peut aussi trouver des larves de *Bætis*. Et au début d'août 1949, entre 15 et 16 heures, j'ai vu un vol d'*Epeorus torrentium* au-dessus d'une grande flaque d'eau qui miroitait au soleil dans un chemin proche de la Couze au fond de la vallée.

Ces faits ne sont pas particuliers à la région de Besse. J'ai fait d'abondantes captures de *Cænis* au lever du soleil à Saint-Jean de Losne (Côte d'Or). A. BAYARD a capturé dans la région de Sisteron, dans les gorges de la Meouge (Hautes-Alpes) un lot d'*Ecdyonurus lateralis* qui, le 16 juin 1947, évoluaient à 16 heures en plein soleil. Je reviendrai dans mes conclusions sur les interprétations que l'on peut donner de ces faits.

Rassemblements d'imagos.

Les rassemblements d'imagos les plus importants que j'ai observés se situent sur la route qui longe au sud la vallée de la Couze en la dominant depuis Besse jusqu'à la cascade de la Couze, et s'étendant sensiblement à son niveau au-dessus de cette cascade. La figure 2 précise la topographie de ces lieux et l'emplacement des points de rassemblement. La deuxième figure de la planche IX correspond à une photographie de la vallée limitée au fond par

la falaise de basalte où se produit la cascade. A gauche se trouve la route dont une portion particulièrement fréquentée par les Éphémères est soulignée en blanc. Ce lieu de rassemblement se prolonge sur la même route, au delà de la photographie, sur une longueur de 500 mètres environ. Il présente deux particularités : 1° il reçoit les derniers rayons du couchant lorsque le soleil disparaît derrière les Monts Dores situés au Nord-Ouest ; 2° il est bordé, du côté opposé, c'est-à-dire au sud, par un petit bois de Hêtres et un fossé généralement humide qui entretient au niveau de cette portion de route une atmosphère plus humide que sur les autres portions de la même route.

C'est à ce niveau que, à partir de 17 heures il m'est arrivé souvent de capturer *Ephemerella ignita*, *Rhitrogena alpestris*, *Bætis pumilus* et *alpinus*, *Ecdyonurus venosus*, *Epeorus torrentium*. Les quatre premières espèces sont de beaucoup les plus fréquentes, les deux dernières plutôt accidentelles. Toutes proviennent de la Couze Pavin. La faune du lac Pavin (*Proclæon* et *Thraulius*) ne participe pas à ces rassemblements. Ceux-ci sont surtout abondants à la fin de juillet et au début d'août. Cependant ils peuvent se manifester au début de septembre, c'est ce que j'ai constaté pendant la première semaine de septembre 1943 ; mais il faisait à Besse, cette année-là, un temps exceptionnellement beau pour une fin d'été.

Des rassemblements d'individus d'un même sexe se produisent dans des conditions comparables à celles d'Issoire. Ainsi, le 2 et le 3 septembre 1943 et le 8 août 1949, aux environs de 18 heures par temps sec et sous un léger vent d'est, j'ai capturé en abondance des *Bætis pumilus* et *Ephemerella ignita*, quelques *Rhitrogena alpestris*, exclusivement des imagos mâles.

CONCLUSIONS

Les faits précédemment exposés appellent quelques remarques d'ordre général (1).

Les rassemblements de larves, particulièrement des larves d'*Oligoneuriella rhenana*, paraissent déterminés : 1° par les exigences physiologiques des individus à un moment précis de leur existence, celui de la transformation en subimago ; 2° par les conditions physico-chimiques du milieu (température, agitation de l'eau et concentration en oxygène dissous) où ces exigences peuvent être satisfaites ; 3° par des tendances à un phototropisme positif. Les individus, au même stade de leur développement et isolés, soit dans la nature, soit en élevage au laboratoire, se comportent comme les individus groupés. Ces rassemblements correspondent à la définition que Et. RABAUD a donné des foules, par opposition aux manifestations sociales.

Il en est de même des rassemblements d'imagos correspondant, semble-t-il,

(1) J'ai présenté au Congrès international de Zoologie de 1948 quelques-unes des observations exposées ici. Il n'en a été publié dans le volume du Congrès qu'un résumé de quelques lignes. M. J. AUBERT, qui assistait à ma communication, a déclaré que ses observations en Suisse romande « concordent parfaitement » avec les miennes « tant au point de vue du vol des adultes que de la répartition des larves » (*C. R. du 13^e Congrès international de Zoologie*, p. 185).

à des manifestations de phototropisme et de thermotropisme, qui peuvent interférer ou s'ajouter. Les routes bitumées, formant surface réfléchissante et accumulant durant le jour, sous l'influence des rayons du soleil, une quantité de chaleur qu'elles dégagent au crépuscule, satisfont à la fois le thermotropisme et le phototropisme positifs des imagos plus que ne le font les prairies et les champs cultivés qui bordent ces routes. C'est pourquoi, lorsqu'elles reçoivent les derniers rayons du crépuscule, ces routes sont de véritables pièges à Ephémères. Mais une question se pose : puisque les Ephémères à l'état d'imago manifestent un phototropisme et un thermotropisme positifs indiscutables, comment expliquer leur absence de réaction au milieu de la journée, au moment où ils pourraient trouver le maximum de lumière et de chaleur ?

J'ai indiqué que rassemblements ou migrations ont lieu, en basse altitude (400 mètres région d'Issoire) au crépuscule. J'ai signalé l'importance des vols de *Cænis* à Saint-Jean-de-Losnes (Côte d'Or) au lever du soleil. Dans les deux cas dominent les radiations de grande longueur d'onde, particulièrement les radiations rouges.

Je rappelle que les Ephémères provenant de larves de la Couze Pavin cessent peu à peu d'avoir une activité exclusivement crépusculaire à mesure que l'on gagne en altitude. On peut capturer des *Bætis*, des *Rhitrogena* et des *Ephemerella* au milieu du jour, au-dessus de Besse entre 1.000 et 1.200 mètres. A. BAYARD a récolté *Centroptilum pennulatum*, *Bætis gemellus* et *pumilus*, *Ecdyonurus venosus* dans les défilés de Pierre écrite, au-dessus de Sisteron (Basses-Alpes) à des altitudes comprises entre 900 et 1.100 mètres. Ces Ephémères volaient en groupes, en pleine lumière solaire entre 15 et 16 heures (heure légale) le 24 juin 1947.

Lorsqu'on soumet des imagos obtenus en laboratoire à des radiations de diverses longueurs d'onde, en prenant la précaution de comparer des sources de lumière de même intensité, on constate que les radiations jaune orangé et plus encore les radiations rouges ont une action excitante et motrice indiscutable, quelle que soit l'heure de la journée. J'ai ainsi étudié et comparé le comportement d'*Ephemerella vulgata*, de *Bætis rhodani* et de *Bætis vernus*, de *Paraleptophlebia submarginata*, d'*Ephemerella ignita* et de *Cænis horaria*, espèce de la région parisienne, avec un appareillage qui permet de dissocier avec précision le facteur intensité du facteur longueur d'onde. Dans tous les cas, les radiations longues et surtout le rouge, déclenchent des mouvements, immédiatement inhibés par les radiations bleues et violettes.

L'activité des Ephémères à toutes les heures de la journée, en altitude, pourrait s'expliquer par l'action de certaines radiations rouges et peut-être infra-rouges que l'atmosphère des régions d'altitudes élevées contient en plus grande quantité que l'atmosphère des régions plus basses, en raison de la moins grande épaisseur de vapeur d'eau interposée (1). L'action motrice des radiations rouges permettrait aussi d'expliquer l'orientation des Ephémères lors de leurs migrations. Aussi bien dans la région de Clermont-Ferrand que dans la région d'Issoire, les déplacements de quelque amplitude ont lieu de l'est à l'ouest, vers le coucher du soleil, où les radiations rouges dominent.

(1) Je renouvelle mes remerciements à M. ESCHER-DESRIVIÈRES, Mme et M. VASSY qui m'ont documentée sur ces questions de physique de l'atmosphère.

De même, dans la région de Besse les Ephémères s'élèvent du fond de la vallée et suivent les zones progressivement éclairées par les rayons du couchant.

Les rayons solaires interviendraient donc dans l'orientation des Ephémères : déclenchement de l'activité motrice, phototropisme et thermotropisme s'ajouteraient, comme cela se produit pour de nombreux Insectes. Je ne saurais faire ici une revue de ces divers cas. Je cite la mise au point récente et documentée que VIAUD en a donnée. Je rappelle aussi, toutes proportions gardées, les observations de KRAMER, analysées par STRESEMANN, relatives à l'orientation des Oiseaux et à la direction du soleil.

Quant aux rassemblements d'individus d'un même sexe, ils correspondent aussi à la définition des foules. Ils sont déterminés par certaines conditions atmosphériques. Chaque individu se comporte comme s'il était isolé. Les rassemblements de mâles d'Ephémères se différencient nettement des rassemblements des mâles d'*Halictes* décrits par Et. RABAUD, et déterminés par une inter-attraction des individus.

Les rassemblements d'Ephémères, se produisant généralement au crépuscule, pourraient faire penser aux rassemblements de sommeil dont P. P. GRASSÉ a donné des exemples chez les Hyménoptères, les Lépidoptères et les Odonates. La brièveté de la vie des Ephémères, quelques heures tout au plus, en moyenne, et le fait que la vie imaginale se limite au vol nuptial, à l'accouplement et à la ponte exclut toute idée de rassemblement de sommeil, d'autant plus que j'ai toujours observé des rassemblements d'imagos en plein vol et jamais au repos.

J'ai exposé ici des faits d'observation qui laissent bien des problèmes à résoudre. En 1916, LESTAGE se plaisait à répéter l'affirmation de SCHOCH formulée à la fin du siècle dernier, à savoir que l'étude des Ephémères était la honte de l'Entomologie. Si depuis que cette opinion a été émise la systématique des Ephémères a fait quelques progrès, leur biologie présente encore bien des inconnues.

TRAVAUX CITÉS

- BAYARD (A.) et VERRIER (M.-L.). — Ephéméroptères de la région de Sisteron. Note faunistique et biologique. *Bull. Soc. entom. Fr.*, t. 53, 1948, p. 93.
- DENIS (J.-R.), PARIS (P.) et PILLON (M.). — Note sur la *Polymitaerays virgo* Ol., la Manne blanche des riverains de la Saône. *Bull. Sc. de Bourgogne*, t. VI, 1936, p. 99.
- DUFOUR (G.). — Les Insectes attirés en ville par la lumière électrique. *Ann. Stat. limnol. de Besse*, t. 1, fasc. 2, 1909, p. 185 et t. II, fasc. 1, 1910, p. 133.
- FERAGO. — La pêche de la Truite à la Mouche de mai. *La Pêche illustrée*, 1937, n° 193, p. 122.
- GRASSÉ (P.-P.). — Les rassemblements de sommeil des Hyménoptères et leur interprétation. *Bull. Soc. entom. Fr.*, t. 47, 1942, p. 142.
- HOVASSE (R.) et OLIVIER (L.). — Une importante chute de « Manne » sur la région de Clermont-Ferrand. *Revue des Sc. Nat. d'Auvergne*, vol. II, nouv. série, fasc. 3-4, p. 4.

- HOWARD (L. O.). — La menace des Insectes (Traduit par L. Berland). Flammarion édit., Paris, 1935.
- KRAMER (G.). — Experiments on Bird orientation. *The Ibis*, t. 94, 1952, p. 265.
- LESTAGE (J. A.). — Contribution à l'étude des larves des Ephémères paléarctiques. *Ann. de Biol. Lac.*, t. 8, 1916, p. 213.
- Contribution à l'étude des larves des Ephéméroptères. *Bull. et Ann. Soc. entom. de Belgique*, t. LXX, 1930, p. 79.
- Contribution à l'étude des Ephéméroptères. Quelques cas de pontes aberrantes. *Bull. et Ann. Soc. entom. de Belgique*, t. 77, 1937, p. 332.
- OLIVIER (L.). — Les mares temporaires de la région de Besse en Chandesse. *Revue des Sc. nat. d'Auvergne*, 1945, vol. II, nouv. série, fasc. 3-4, p. 14.
- Contribution à la connaissance de la faune aquatique du Puy-de-Dôme. *Revue des sci. Nat. d'Auvergne*, vol. 16, nouv. série, fasc. 1, 2, 3, 4, p. 73.
- Voir HOVASSE (R.) et OLIVIER (L.).
- PARIS (P.). — Voir DENIS (J. R.), PARIS (P.) et PILLON (M.).
- PESSON (P.). — A propos d'une manifestation à aspect grégaire des larves d'*Oligoneuriella rhenana* Imhoff (Ephemeroptera). *Bull. Soc. entom. Fr.*, t. 49, 1944, p. 70.
- PILLON (M.). — Voir DENIS (J. R.), PARIS (P.) et PILLON (M.).
- RABAUD (Et.). — Les rassemblements de mâles d'Halictes et le phénomène social chez les Insectes. *Bull. biol. France-Belgique*, t. 61, 1927, p. 163.
- Phénomène social et Sociétés animales. Alcan édit., Paris, 1937.
- STEINMANN (P.). — Praktikum der Susswasserbiologie, Berlin, 1915.
- STRESEMANN (E.). — Sur l'orientation des Oiseaux migrateurs. *Alauda*, t. XX, 1952, n° 4, p. 201.
- VERRIER (M.-L.). — Les tropismes et la répartition des Ephémères. *Congrès international de Zoologie*, Paris, 1948, p. 184.
- Le rhétropisme et les larves d'Ephémères. *Bull. biol. France-Belgique*, t. 87, 1953, fasc. 1, p. 1.
- VIAUD (G.). — Problèmes psycho-physiologiques posés par les migrations des animaux. *Journ. de Psychol.*, janvier-mars 1953, p. 12.
- ZEREGA-FOMBONA (G.). — La parthénogenèse chez *Cænis dimidiata*. Note présentée à la Société Zoologique de France. A paraître dans le *Bulletin de la Société*.

ESPÈCES CITÉES

Je donne ici la liste des espèces citées avec leur nom d'auteur afin de ne pas donner cette précision dans le texte chaque fois qu'une espèce est nommée.

POLYMITARCIDÆ

Polymitarcys virgo Ol.

EPHEMERIDÆ

Ephemera vulgata L.
Ephemera danica Eat.

POTAMANTIDÆ

Potamanthus luteus L.

OLIGONEURIDÆ

Oligoneuriella rhenana Im.

ECDYONURIDÆ

Ecdyonurus venosus Fabr.
Ecdyonurus forcipula Pict.
Ecdyonurus lateralis Curt.
Rhitrogena alpestris Eat.
Epeorus torrentium Eat.

LEPTOPHLEBIDÆ

Choroterpes Picteti Eat.
Habroleptoides modesta Hagen.
Habrophlebia fusca Curt.
Paraleptophlebia submarginata Steph.

BÆTIDÆ

Bætis vernus Curt.
Bætis pumilus Burm.
Bætis rhodani Pict.
Bætis alpinus Pict.
Centroptilum pennulatum Eat.
Thraulius bellus Eat.

EPHEMERELLIDÆ

Ephemerella notata Eat.
Ephemerella ignita Poda.

CÆNIDÆ

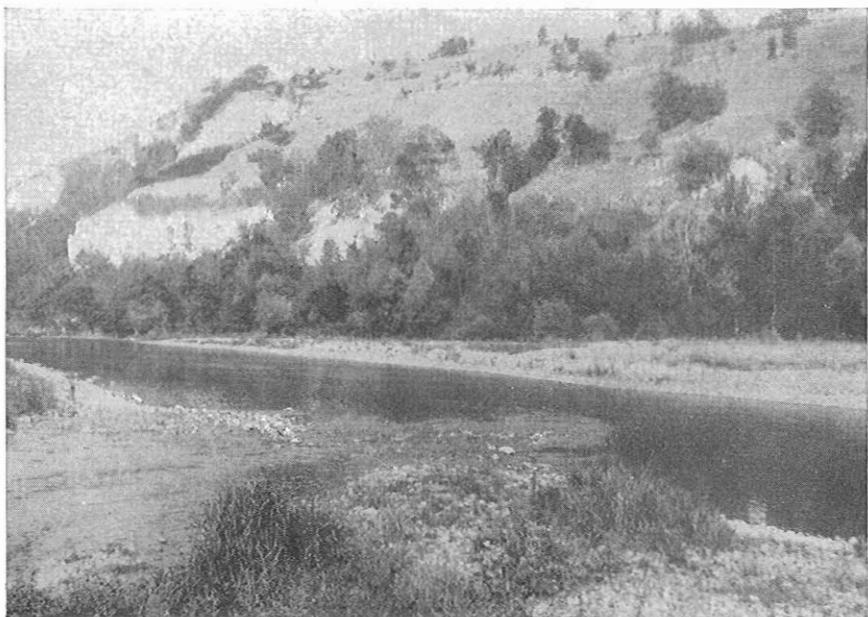
Cænis horaria L.

PLANCHE VIII

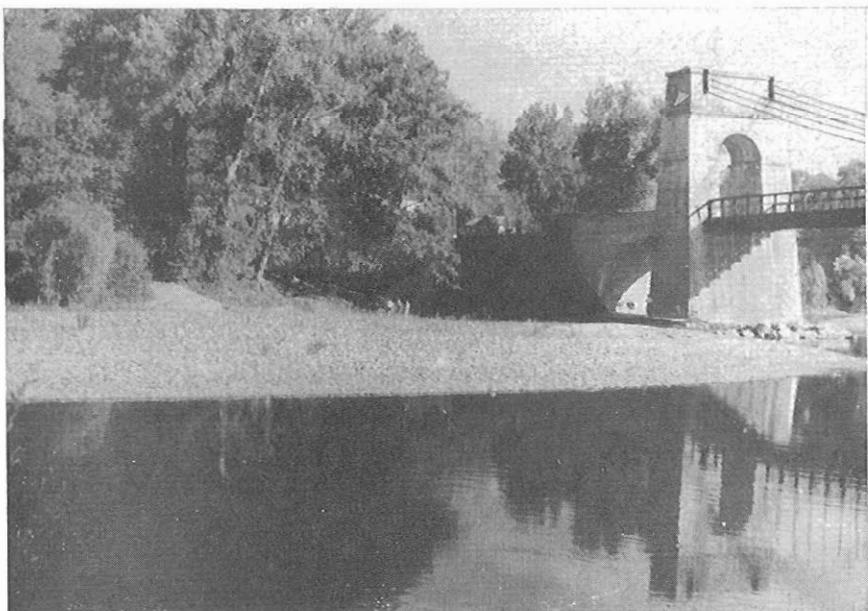
PLANCHE VIII

Fig. 1. — Confluent de l'Allier et de la Couze Pavin, près d'Issoire. Lieu de rassemblement de larves d'Ephémères principalement : *Bætis pumilus* et *B. alpinus*, *Ecdyonurus venosus*, *Epeorus torrentium*, *Rhitrogena alpestris*, *Ephemerella ignita*, *Cænis horaria*, *choroterpes picteti*, *Polymitarcys virgo*.

Fig. 2. — Le Pont de Parentignat au-dessus de l'Allier, Extrémité est, ensoleillée l'après-midi et le soir, lieu de rassemblement de *Polymitarcys virgo* et de *Cænis horaria*.



Verrier, phot.



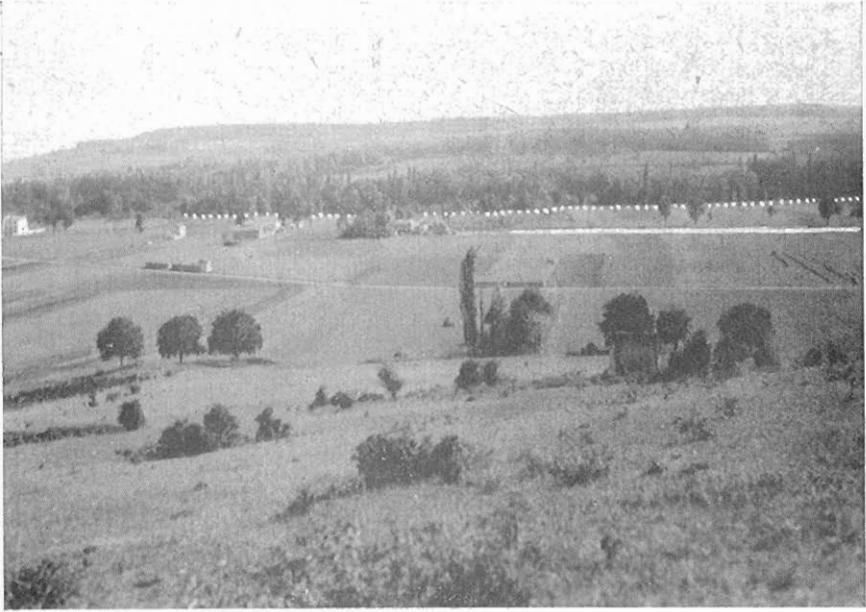
Verrier, phot.

PLANCHE IX

PLANCHE IX

Fig. 1. — La vallée de Perrier à mi-distance entre Issoire et Perrier.
Le trajet de la Couze Pavin est souligné d'un pointillé blanc. La portion de la route où se rassemblent les Ephémères provenant de l'Allier et de la Couze Pavin est doublée d'un trait blanc continu qui correspond aux croix marquées sur la fig. 1, p. 69.

Fig. 2. — La vallée de la Couze Pavin à l'ouest de Besse.
Le trajet de la Couze Pavin est souligné d'un pointillé blanc. La portion de la route où se rassemblent les Ephémères éclos au fond de la vallée est doublée d'un trait blanc continu, qui correspond aux croix marquées sur la fig. 2, p. 82.



Verrier, phot.



Alirot, phot.