

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

Tirage à part des »Travaux de l'Association Internationale de Limnologie théorique et
appliquée«, Vol. XII, page 598—603. 1955

**Biogéographie des larves des Ephémères
de la faune française**

M.-L. VERRIER (Paris)

La faune française des Ephémères est riche et variée. Jusqu'à plus ample informé, elle compte des représentants de 22 genres sur les 25 signalés dans la faune paléarctique. Bien que toutes les larves correspondant aux imagos décrits ne soient pas encore identifiées, on connaît des espèces de chaque genre et la biogéographie de ces larves est intéressante à étudier, car elle conditionne la répartition géographique des imagos à vie très courte et à déplacements restreints.

La France présentant les régimes d'eau les plus variés, il s'ensuit que l'étude des facteurs de la répartition des larves d'Ephémères est un véritable chapitre de la Biologie des eaux douces.

Je me propose d'examiner ici les facteurs qui interviennent d'une façon générale dans la répartition des larves d'Ephémères et les enseignements que l'on peut tirer de l'examen de la faune française pour l'étude de ces facteurs.

Si l'on se reporte aux premières classifications, à la fois morphologiques et biologiques, que l'on ait dressées des larves d'Ephémères, telle la classification de PICTET, adoptée par des auteurs devenus classiques (ROUSSEAU, LESTAGE), on voit que la nature du substrat paraît avoir une importance prépondérante. C'est ainsi que les larves fouisseuses (*Ephemera*, *Polymitarcys*) vivraient sur les fonds argileux où elles peuvent creuser leurs galeries. Les larves plates (*Prosopistoma*, *Iron*, *Epeorus*, *Heptagenia*, *Ecdyonurus*, *Rhitrogena*) se tiendraient sous les pierres des torrents. Les larves rampantes (*Ephemerella*, *Caenis*) glisseraient sur la vase ou le sable des nappes d'eau ou des rivières à faible courant. Les larves nageuses (*Cloeon*, *Centroptilum*, *Baetis*) vivraient le plus souvent dans les eaux calmes, parmi les mousses aquatiques et les plantes immergées.

Pour chacune de ces catégories de larves, un ensemble de caractères morphologiques, en relations étroites avec le mode de vie, a été énuméré. Le traité de ROUSSEAU en donne un excellent exposé.

Des auteurs plus récents, à la suite de NEEDHAM, opposent simplement les formes lénitiques aux formes lotiques et donnent ainsi une importance prépondérante au facteur vitesse du courant dans la répartition de ces larves. NEEDHAM indique cependant, tout comme ROUSSEAU, une série de caractères propres à permettre ou à faciliter, pour chaque catégorie de larves, la vie dans les eaux rapides ou dans les eaux stagnantes ou de très faible courant.

La comparaison des différentes formes de larves d'Ephémères de la faune française me permet d'apporter quelques remarques et observations nouvelles. Je ne puis, dans ce court exposé, donner toute la répartition actuellement connue de chaque espèce. Celle-ci paraîtra dans le volume de la Faune de France des Ephéméroptères que je prépare en ce moment; je me limite à quelques exemples particulièrement démonstratifs, pris entre beaucoup d'autres.

1. Les formes fouisseuses

Je signale que les larves d'*Ephemera* sont très répandues dans toutes la France et sur les substrats les plus divers. J'ai capturé en abondance *Ephemera vulgata* L. dans la vallée de Chevreuse, près de Paris, sur des fonds de sable ou de gravier, et dans des torrents du massif central, la Couze Pavin, notamment, sur un substrat de roches volcaniques. Les larves se tenaient accrochées à la face inférieure de blocs de basalte. L'étude expérimentale du comportement de ces larves, soit dans leur milieu naturel, soit au laboratoire, met en évidence un stéréotropisme positif très net, que satisfait le creusement de galeries, la vie dans le sable ou sous les pierres.

2. Les larves plates, dites "pétricoles"

ROUSSEAU a écrit qu'elles ne peuvent vivre "que dans les eaux fortement oxygénées des torrents, rivières rapides, ruisseaux montagneux". La forme "typique par excellence" est, toujours d'après ROUSSEAU, celle du *Prosopistoma*. *Prosopistoma foliaceum* FOURCROY existe actuellement en France dans des portions rapides du Rhône; mais j'ai eu en mains un lot d'exemplaires de larves de cette espèce capturées par H. BERTRAND dans la Leyre, près de Lamothe (Gironde) sur des troncs de bois flottés, dans des zones à courant presque nul.

Si les *Rhitrogena* abondent dans les torrents de hautes altitudes des Alpes, comme l'ont montré A. DORIER et M. GAUTHIER; s'ils sont également fréquents dans les torrents pyrénéens, ainsi que nous l'avons signalé H. BERTRAND et moi-même; si j'en ai également capturés dans les torrents des Monts-Dores, j'ai trouvé, par contre, d'importantes stations de *Rhitrogena alpestris* EAT. sur des fonds sableux, dans la plaine de Brioude (Haute-Loire) et dans des affluents de l'Allier, tel l'Aumaire dans la région d'Issoire (Puy-de-Dôme), dans des portions de rivières à courant de l'ordre de Om., 10 à Om., 20 par seconde.

Les *Ecdyonurus* sont bien représentés dans la faune française. Neuf espèces ont été identifiées. Elles se tiennent généralement sous les pierres, dans les cours d'eau à courant rapide. Cependant *Ecdyonurus lateralis* CURTIS recherche les zones calmes, comme le montrent les observations de A. BAYARD près de Sisteron (Basses-Alpes) où les larves de cette espèce se tiennent dans les flaques d'eau, sur les bords de la Méouge, dans des zones à courant très réduit, sinon nul. J'ai capturé en abondance *Ecdyonurus lateralis* dans le Var, à Plan-du-Var (Alpes-maritimes), près des bords, dans des courants atteignant au plus Om. 10 par seconde.

J'ai trouvé de nombreuses stations d'*Ecdyonurus insignis* EAT. dans la Vézère et dans la Dordogne, près des Eyzies et de Beynac (Dordogne) dans des touffes de renoncules aquatiques où les larves s'accrochent, dans des courants compris entre Om. 10 et Om. 60 par seconde.

Les *Heptagenia* sont aussi bien représentés que les *Ecdyonurus* dans la faune française, tant par le nombre des espèces que par l'étendue de leur répartition. Mais très généralement leurs larves vivent dans des eaux à courant très faible. Jusqu'à plus ample informé, elles semblent exclues des véritables torrents. Or, ce sont des larves plates typiques et les différences morphologiques bien tranchées sont encore à établir entre les larves d'*Heptagenia* et les larves d'*Ecdyonurus*.

Il semble que seuls les genres *Iron* et *Epeorus* soient étroitement localisés dans les torrents, *Iron* spécial aux Alpes, *Epeorus* fréquent dans les Alpes, les Pyrénées, les Vosges, le Massif central. Dans cette dernière région montagneuse, il peut descendre jusqu'à 400 m.

HUBAULT est le premier à avoir signalé le rhéotropisme positif des *Epeorus*, *Ecdyonurus*, *Rhitrogena*, *Iron*. D'après les expériences de A. DORIER et de F. VAILLANT, le rhéotropisme positif des *Epeorus* est plus accentué que celui des *Ecdyonurus*. J'ai constaté, par des mesures précises, pour le cas d'*Epeorus torrentium*, que ce rhéotropisme peut dominer le facteur oxygène dissous dans la répartition de cette larve dans les différentes parties d'un torrent.

3. Les formes rampantes

Les ouvrages classiques donnent les *Ephemerella* et les *Caenis* comme types de ces formes.

Ephemerella ignita PODA est l'espèce qui domine en France, où elle est abondamment répandue en toutes régions et dans les milieux les plus divers. Lestage, parlant de ces larves, écrit que "elles passent leur vie dans la vase qui, adhérant aux poils du corps, forme un revêtement qui les dissimule". Il insiste sur la conformation des branchies où "les faisceaux de fibrilles se sont changés en microlamelles étroitement imbriquées, recouvertes d'une plaque solide qui les protège suffisamment contre la boue".

Or, un certain nombre d'habitats ne paraissent pas nécessiter de telles dispositions anatomiques. C'est ainsi que dans son étude de la faune des eaux courantes alpines, A. DORIER signale l'existence fréquente de larves d'*Ephemerella ignita* dans les eaux courantes de moyenne altitude (entre 700 et 1500 m), dans la biocénose des pierres, dans des zones à "courant vif" où ces larves vivent avec des espèces pétricoles typiques, *Rhitrogena*, *Epeorus*, *Ecdyonurus*. J'ai fait des constatations du même ordre dans les torrents du massif central. Dans un récent mémoire sur le rhéotropisme et les larves d'Ephémères, j'ai indiqué, en donnant des relevés numériques de la faune de diverses stations, que les larves d'*Ephemerella ignita*, dans des torrents coulant sur des fonds de basalte se tiennent,

accrochées aux pierres avec des *Epeorus* et des *Ecdyonurus*, dans des courants dont la vitesse atteint Om. 80 par seconde. L'étude des récoltes faites par H. BERTRAND dans diverses régions des Pyrénées conduit aux mêmes remarques.

Mais, *Ephemerella ignita* n'est pas seulement abondant dans les eaux claires des torrents de toutes les régions de France où elle présente le comportement d'une espèce pétricole. Cette larve est tout aussi fréquente dans les touffes de plantes aquatiques, mousses, potamots, renoncules de cours d'eau d'altitude et de vitesse de courant fort divers. Dans ces milieux, *Ephemerella* se rapproche des espèces typiquement nageuses, dont je parlerai plus loin. Voici quelques exemples de ces stations: Dans la Marne, à Champigny et à Chelles, près de Paris, dans l'Ouche, affluent de la Saône, près de Saint-Jean-de-Losne (Côte d'Or), *Ephemerella ignita* abonde dans des touffes de plantes aquatiques et dans des courants presque nuls. Par contre elles s'accoutument fort bien des touffes de renoncules qui poussent dans des torrents du Massif central où j'ai pu mesurer des courants de Om. 50 à Om. 70 par seconde.

Ainsi, les larves fouisseuses mises à part, *Ephemerella ignita* se comporte, selon les diverses stations de la faune française, comme les trois autres catégories de larves établies par PICTET et ses successeurs.

Les *Caenis* seraient, mieux encore que les *Ephemerella*, conformés pour la vie rampante dans la vase, en raison, d'après ROUSSEAU, de "la plaque chitineuse elytrôïde énorme qui recouvre chaque série latérale de branchies et les immunise contre un contact trop intime de la boue". Les *Caenis*, représentés dans la faune française par quatre espèces, sont abondants dans le fond vaseux ou boueux de nombreux lacs ou cours d'eau très lents. J'en ai ainsi capturé en quantité considérable par dragage sur le fond de la Saône, à Saint-jean-de-Losne (Côte d'Or). Mais ils sont loin d'être rares dans des eaux claires de cours d'eau assez rapides, tels l'Allier dans la région d'Issoire (Puy-de-Dôme), le Têt en amont de Perpignan (Pyrénées orientales), le Ruisseau de Saint-André au nord de Nice (Alpes-maritimes) où je les capturais avec des *Ecdyonurus*, dans des zones à vitesse de courant comprise entre Om. 40 et Om. 60 par seconde.

4. Les formes nageuses

ROUSSEAU et LESTAGE donnent comme types de ces formes les *Baetis* et les *Cloeon*, en reconnaissant que certaines modifications de la forme des *Baetis*, portant surtout sur la réduction de la ciliation des cerques et la diminution de la longueur du cerque médian, permettent à certaines espèces (*Baetis gemellus* EAT. et *Baetis alpinus* PICTET) de quitter les eaux calmes ou à faible courant et de s'accoutumer de courants rapides. L'examen des récoltes de H. BERTRAND dans les torrents pyrénéens et de mes récoltes dans les torrents du Massif central montre que ces réductions sont extrêmement variables. Dans une même station de *Baetis gemellus* ou de *Baetis alpinus* on peut trouver des individus à cerques latéraux glabres et à cerque médian réduit à l'état de moignon, et des individus à cerques

latéraux longuement ciliés et à cerque médian atteignant les $\frac{2}{3}$ des cerques latéraux.

Ces *Baetis* sont parmi les plus fréquentes et les plus répandues des Ephémères de la faune française de montagne. D'après M. GAUTHIER "elles apparaissent les premières dans les eaux froides et pauvres du voisinage des glaciers". Ce mode de répartition est celui que nous avons constaté dans les Pyrénées H. BERTRAND et moi-même. Dans le Massif central, j'ai également observé, à mesure que l'on s'élève en altitude, que les larves pétricoles typiques disparaissent peu à peu et que seuls, le *Baetis* persistent. Ces larves de *Baetis alpinus* et *Baetis gemellus* manifestent un rhéotropisme positif très net qui leur permet de remonter des courants de l'ordre de 2 m par seconde, ainsi que A. DORIER et F. VAILLANT l'ont montré expérimentalement et que je l'ai constaté sur le terrain. Pour ces larves, le facteur vitesse du courant peut dominer le facteur oxygène dissous, dans la répartition.

A coté des *Cloeon*, il convient de citer le genre très voisin des *Procloeon*. Jusqu'à plus ample informé, les *Procloeon* sont localisés en France dans les lacs des régions montagneuses (Pyrénées, Massif central, Vosges, Alpes) dans les étangs de la Camargue et dans les torrents méditerranéens. Dans cette dernière catégorie de stations, ces larves nageuses typiques sont soumises, à certaines époques de l'année, à des courants très rapides.

De même en est-il de *Thraulius bellus* EAT. qui, en France, a été signalé des lacs des Alpes et du Massif central, dans le Doux, affluent du Rhône à Tournon (Ardèche) et dans un torrent des Pyrénées-orientales, la Baillaurie, près de Banyuls-sur-mer.

Un autre Baetidae, typiquement nageur par sa forme, *Habroleptoides modesta* HAGEN, n'est signalé, dans la faune française, que dans les eaux courantes et rapides. Cette espèce est très répandue dans les torrents des Alpes (A. DORIER et M. GAUTHIER), des Pyrénées et du Massif central. Dans cette dernière région, où j'ai pu faire des mesures précises, j'ai constaté que cette espèce peut remonter des courants de l'ordre de Om. 80 par seconde et que le facteur rhéotropisme peut dominer le facteur oxygène dissous, comme dans les cas de *Baetis alpinus* et de *Baetis gemellus*.

Conclusions

Ces divers exemples montrent que la classification et la répartition des larves d'Ephémères établies d'après leur conformation anatomique et la nature du substrat sur lequel elles évoluent s'appliquent à un certain nombre de cas qu'il ne convient pas de généraliser, une même larve pouvant appartenir à deux ou trois catégories.

La classification de NEEDHAM, opposant simplement les formes lénitiques et les formes lotiques, paraît plus près de la réalité. Mais, comme le fait très justement remarquer KIMMINS, il est bien difficile d'établir une démarcation nette entre ces

deux catégories et j'ai donné des exemples d'espèces, telles les *Ephemera*, les *Ephemerella*, les *Caenis*, les *Procloeon*, les *Thraulius*, qui peuvent vivre aussi bien dans les eaux stagnantes que dans les eaux à courant rapide.

Ainsi, de nombreuses larves d'Ephémères manifestent une plasticité écologique indiscutable et ce fait permet peut-être d'expliquer que la plus grande variété de formes semble se localiser en France à des altitudes comprises entre 400 et 1000 m.

Comme le fait aussi remarquer KIMMINS, et comme j'ai eu l'occasion de la constater, d'autres données interviennent, telle l'oxygénation de l'eau et sa température. Celles-ci peuvent interférer avec une autre catégorie de facteurs qui dépendent des larves d'Ephémères elles-mêmes et de leur physiologie. Ces facteurs se traduisent par les tropismes, dont deux surtout, le rhéotropisme et le stéréotropisme, paraissent jouer un rôle important dans la répartition géographique.

Travaux cités

- BAYARD, A., et VERRIER, M.-L. 1950. Note sur *Ecdyonurus lateralis* CURTIS et la morphologie comparée des Ecdyonuridae. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 75, 84.
- BERTRAND, H., et VERRIER, M.-L. 1949. Contribution à la biogéographie des Ephéméroptères des Pyrénées. *Bull. biol.*, 83, 1—24.
- 1951. Contribution à l'étude de la faune des eaux douces de la région orientale des Pyrénées. Ephéméroptères. *Vie et Milieu*, 1 (1), 217—234; (2); 449—459.
- DORIER, A. 1938. La faune des eaux courantes alpines. *Verh. Int. Ver. Limn.*, 8, 33—41.
- DORIER, A., et VAILLANT, F. 1948. Sur la vitesse du courant et la répartition des Invertébrés rhéophiles. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 226, 1222—1224.
- GAUTHIER, M. 1952. Stations d'Ephéméroptères dans les Alpes du Dauphiné. *Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble*, p. 9—22.
- HUBAULT, E. 1927. Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Bull. Biol.*, Suppl. IX.
- KIMMINS, D. E. 1942. Keys to the British Species of Ephemeroptera. *Sci. Publ. Freshwat. biol. Ass.*, No. 7.
- LESTAGE, A. 1913. Contribution à l'étude des larves des Ephémères paléarctiques. *Ann. Biol. lacust.*, 8, 213.
- NEEDHAM, J. G., TRAYER, J. R., YIN-CHI-HSU. 1935. The Biology of Mayflies. New York.
- ROUSSEAU, E. 1921. Les larves et nymphes aquatiques des Insectes d'Europe. Bruxelles, Lebègue.
- VERRIER, M.-L. 1948. La vitesse du courant et la répartition des larves d'Ephémères. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 227, 1056.
- 1948. L'Oxygène dissous et la répartition des larves d'Ephémères. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 226, 1548.
- 1953. Le rhéotropisme et les larves d'Ephémères. *Bull. biol.*, 87, 1—33.

Discussion

BERG: The word taxis should have been used in preference to tropism.