

HUBBARD

I enjoyed very much
to meet you in Granada

With my best greetings

Reed

ETUDE EN MICROSCOPIE
A BALAYAGE DES OEUFS
DE QUELQUES ESPECES
DE *RHITHROGENA* EATON GROUPE *ALPESTRIS*
(*Ephemeroptera*, *Heptageniidae*) (*)

*The eggs of some species of Rhithrogena Eaton of the alpestris group
(Ephemeroptera, Heptageniidae) : a scanning electron microscopy study*

E. GAINO ⁽¹⁾ M. MAZZINI ⁽²⁾ C. DEGRANGE ⁽³⁾ et R. SOWA ⁽⁴⁾

⁽¹⁾ Istituto di Zoologia, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie

⁽²⁾ Istituto Difesa Piante, Università della Tuscia,

Via S. Camillo de Lellis, 01100 Viterbo, Italie ⁽³⁾ Université Scientifique, Technologique et Médicale de Grenoble, Laboratoire
de Zoologie et Biologie animale, B.P. 68, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cédex, France

⁽⁴⁾ Université Jagellonne, Institut de Biologie de l'Environnement, Oleandry 2a, 30-063 Cracovie, Pologne

OEUFS
TAXINOMIE
STRUCTURE DU CHORION
MICROSCOPIE A BALAYAGE
EPHEMEROPTERA

RÉSUMÉ — L'étude en microscopie à balayage des œufs de cinq espèces européennes de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* (*R. alpestris*, *R. landai*, *R. vaillanti*, *R. allobrogica*, *R. kimminsi*) a mis en évidence deux types de formations adhésives très différents portées par le chorion. Celles du premier type sont volumineuses et constituées d'un filament torsadé enroulé attaché directement au chorion, et terminé par un disque adhésif. Ces formations qui sont concentrées au pôle postérieur de l'œuf de *R. kimminsi* sont réparties jusque dans la région moyenne de l'œuf chez les autres espèces mais avec une taille réduite. Les formations du deuxième type, plus petites, sont portées par une saillie basale d'où se détache un filament enroulé et terminé par un disque apical; elles sont réparties sur le reste du chorion. La structure des formations adhésives, de la surface du chorion et du bord des plages micropylaires constitue un ensemble de caractères distinctifs des différentes espèces. Le déroulement et la fixation des formations adhésives peut prévenir l'entraînement des œufs dans les milieux lotiques où ils sont déposés.

EGGS
TAXINOMY
CHORIONIC SCULPTURING
SCANNING ELECTRON MICROSCOPE
EPHEMEROPTERA

ABSTRACT — Scanning electron microscope observations made on eggs of five European species of *Rhithrogena* of the *alpestris* group (*R. alpestris*, *R. landai*, *R. vaillanti*, *R. allobrogica*, *R. kimminsi*), have revealed their fine chorionic organisation. Two kinds of chorionic projections could be distinguished. Those of the first kind are made of a twisted thread, which is attached directly to the chorion and ends in an adhesive disc. These projections are all assembled on the posterior pole of the egg for *R. kimminsi* and are all quite large. For the other species, they are dispersed on the posterior half of the egg, but are reduced in size as they get further to the pole. The projections of the second type, smaller than the first ones, are each attached to a basal excrescence of the chorion, which sends forth a coiled thread ending in an apical disc; they are dispersed on part of the chorion, which does not have threads of the first kind. The structure of the adhesive projections and that of the micropyle margins furnish a series of characters which can be used in taxonomy at the specific level. The eggs mentioned in this paper are all laid in lotic environments; the unwinding of their threads and the attachment of their respective adhesive discs can in many cases prevent these eggs from being carried away by the flow.

(*) Recherche effectuée avec l'aide d'un contrat M.P.I. sous « Gruppo di Biogeografia del Mediterraneo Occidentale » et M.P.I. 60 %.

INTRODUCTION

Les espèces européennes de *Rhithrogena* Eaton du groupe *alpestris* sont très caractéristiques, surtout par leurs larves au corps court et trapu mais néanmoins hydrodynamique, à la coloration vive et contrastée de la face dorsale de l'abdomen visible même à l'œil nu.

Il semble que ce groupe d'espèces soit endémique de l'arc alpino-carpatique - à l'exclusion de *R. kimminsi* Thomas (1970) très vraisemblablement endémique des Pyrénées - leurs représentants vivent dans les eaux courantes de haute et moyenne montagne.

Le nombre des espèces connues s'est accru récemment avec la description de taxons nouveaux par Tanasijevic (1985), Sowa et Degrange, 1987, compte tenu également des travaux de Sowa, 1984 et de Sowa et Soldàn, 1984. Néanmoins, les 9 espèces décrites jusqu'ici sont pour la plupart insuffisamment connues, comme en témoignent les données rassemblées dans le tableau I.

Tabl. I. — Stades de développement connus des espèces européennes des *Rhithrogena* du groupe *alpestris*.

Developmental stages of European species of Rhithrogena of the alpestris group as known so far.

Sous-groupes	imago	subimago	larve	oeuf
	♂ ♀			
a) <i>R. alpestris</i> Eaton, 1885	+	+	+	+
<i>R. delphinensis</i> Sowa et Degrange, 1987			+	
<i>R. landai</i> Sowa et Soldàn, 1984	+	+	+	+
<i>R. neretvana</i> Tanasijevic, 1985	+			
<i>R. vaillantii</i> Sowa et Degrange, 1987			+	+
b) <i>R. allobrogica</i> Sowa et Degrange, 1987			+	+
<i>R. bogoescui</i> Sowa et Degrange, 1987	+			
= <i>alpestris</i> : Bogoescu, 1958				
<i>R. henschi</i> Klapàlek, 1906	+			
c) <i>R. kimminsi</i> Thomas, 1970	+	+	+	

La morphologie des œufs est connue pour 4 de ces espèces seulement. Elle a été étudiée au microscope optique sans l'utilisation de l'immersion sur préparations microscopiques au liquide de Faure (Sowa et Soldàn, 1984; Sowa et Degrange, 1987). La méthode est rapide et pratique et permet de déterminer les caractéristiques principales de la morphologie externe de l'œuf et de distinguer les différences les plus importantes entre espèces. Cependant c'est seulement avec l'aide du microscope à balayage qu'il est possible de préciser la structure des formations les plus fines utilisées pour établir les affinités entre les différents taxons.

Cette étude est consacrée à la mise en évidence des structures du chorion des œufs des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* observés en microscopie à balayage.

MATERIEL ET TECHNIQUES D'ETUDE

Les œufs ont été prélevés par dissection de nymphes de dernier stade, fixées dans l'alcool, des espèces suivantes : *Rhithrogena alpestris* Eaton, 1883-88. Ruisseau Nant de Dière, en aval de Sallanches à 525 m, le 2.VII.1958, Haute Savoie, France. Leg. Ch. Degrange;

Rhithrogena landai Sowa et Soldàn, 1984. Rivière Arly en amont du confluent avec le torrent Doron de Beaufort, 350 m, le 1.VII.1958, Savoie, France. Leg. Ch. Degrange;

Rhithrogena vaillantii Sowa et Degrange, 1987. Torrent Laussa Bach, 460 m, le I.IX.1985, Altemmarkt, Styria, Autriche. Leg. V. Puthz.

Rhithrogena allobrogica Sowa et Degrange, 1987. Torrent le Giffre, en aval de Taninges, 600 m, le 3.VI.1959, Haute Savoie, France. Leg. Ch. Degrange;

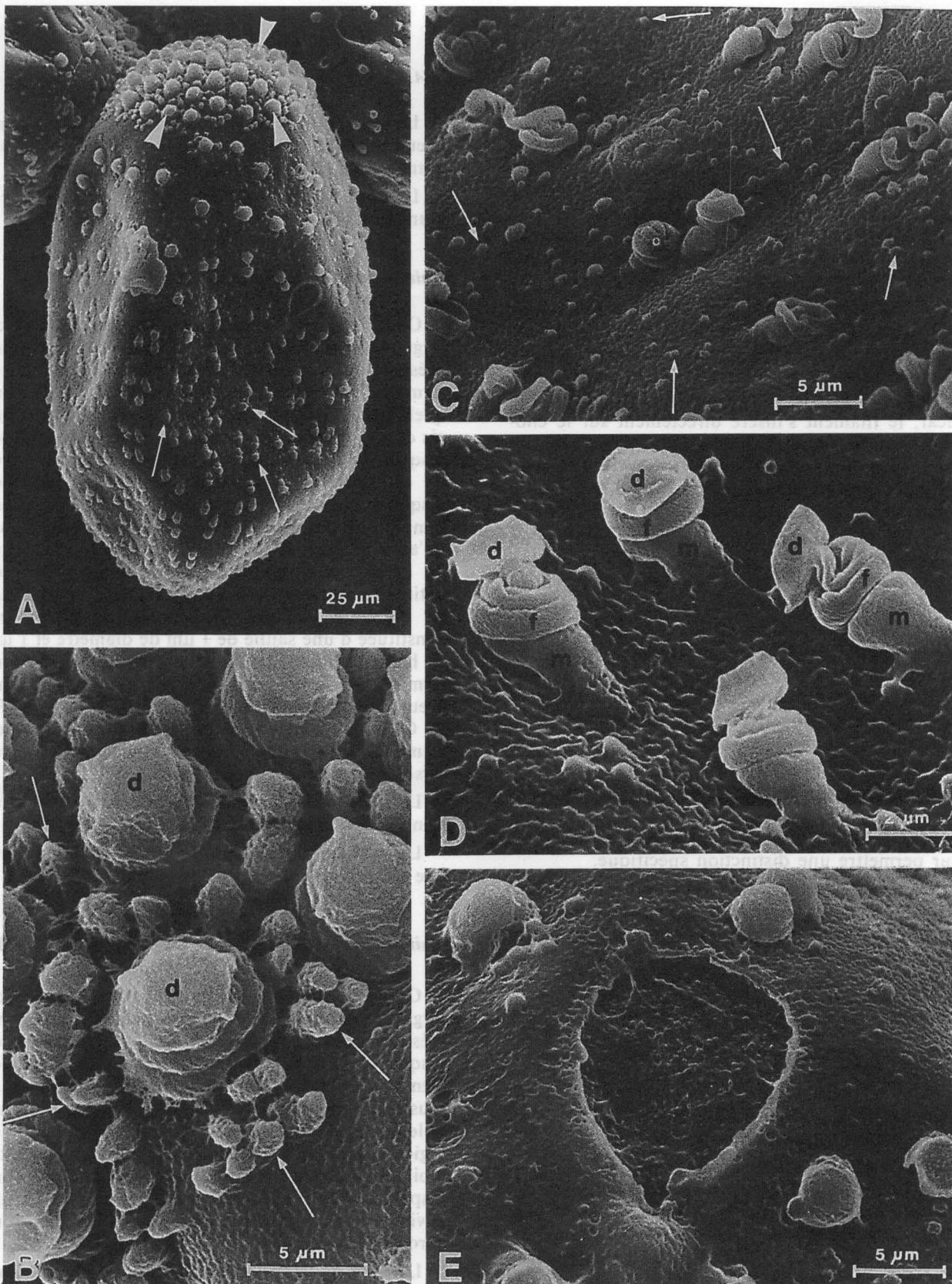
Rhithrogena kimminsi Thomas, 1970. Ruisseau d'Ourtigué, 1180 m, le 20.VIII.1986, et Ruisseau de la Musquère, 950 m, le 19.VII.1985. Leg. A. Thomas.

Pour l'examen en microscopie à balayage, les œufs ont été déshydratés par les alcools et séchés à l'air. Certains œufs ont été préparés par la méthode du point critique au CO₂ liquide (appareil Bomar). Tous les échantillons ont été recouverts d'un film d'or-palladium et observés au microscope à balayage PHILIPS 505.

OBSERVATIONS

Les œufs des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* étudiées sont caractérisés par un chorion recouvert de dispositifs de fixation et de granulations.

Les appareils de fixation sont de 2 types répartis différemment à la surface du chorion :



Pl. I. — Morphologie de l'œuf de *Rhithrogena alpestris*. A, vue d'ensemble de l'œuf montrant la répartition des différents éléments adhésifs. Les grands éléments concentrés au pôle postérieur (têtes de flèche) et les petits éléments sur le reste du chorion (flèches); B, grands éléments adhésifs du pôle postérieur. Chacun d'eux entouré par des macrogranules (flèches) est formé d'un filament enroulé et coiffé d'un disque (d). C, répartition des éléments avec saillie basale, entre ceux-ci granulations du chorion (flèches). D, détail des éléments avec saillie basale (m), filament enroulé (f) et disque (d); E, plage micropylaire à bord faiblement granulé.

Egg morphology of *Rhithrogena alpestris*. A, whole egg showing the arrangement of attachment projections : large coiled threads (arrow-heads) at posterior pole and excrescences supporting disc-terminated coiled threads (arrows) scattered on the chorion; B, detail of the disc-terminated coiled threads (d) separated from one another by a ring of granules; C, arrangement of the excrescences supporting disc-terminated coiled threads on the granular chorion (arrows); D, magnification of the excrescences supporting disc-terminated coiled threads showing basal excrescences (m), coiled threads (f) and terminal disc (d); E, micropylar rim showing a slight granular appearance.

— les uns, plus volumineux, sont presque entièrement localisés au pôle postérieur de l'œuf, bien que certains d'entre eux de taille progressivement décroissante puissent être observés jusque dans la région équatoriale de l'œuf.

— les autres, plus petits, plus nombreux, clairsemés, constituent des formations en relief sur le reste du chorion y compris au pôle antérieur de l'œuf.

La microscopie à balayage a permis de déterminer la structure fine des appareils de fixation de ces deux types. Chacun des appareils les plus volumineux est formé d'un filament complexe, torsadé, enroulé en spirale et coiffé d'un disque adhésif apical; le filament s'insère directement sur le chorion et est constitué d'éléments plus fins; pour les formations plus petites du 2^e type, le filament, également enroulé et coiffé d'un disque, est fixé au sommet d'une saillie du chorion.

Chacun des grands éléments est constitué d'un filament enroulé et torsadé terminé par un disque adhésif de 5 μm de diamètre. Non déroulé, l'élément se présente sous forme d'un relief coiffé de son disque (fig. B). Ces grands éléments sont entourés de macrogranules de 1,2 μm environ, acuminés ou arrondis, formant une couronne autour d'eux (fig. B). Sur le reste du chorion les macrogranules sont nombreux mais généralement de plus petite taille, disséminés mais également regroupés autour des grands éléments adhésifs dispersés.

La morphologie, les dimensions, la répartition des appareils adhésifs ainsi que des granules du chorion représentent des caractéristiques très importantes pour permettre une distinction spécifique.

Le nombre des micropyles est variable (3 à 4) leur localisation est typiquement équatoriale, mais la structure du bord de la plage micropylaire peut être également considérée comme un caractère taxonomique.

Rhithrogena alpestris Eaton (Pl. I, A-E)

Oeuf ovale à pôles arrondis, mesurant 190 μm de longueur sur 110 μm de largeur environ.

Grands éléments adhésifs présents au pôle postérieur de l'œuf où ils sont concentrés tandis que des éléments isolés de même type mais de taille plus réduite sont répartis jusque dans la région équatoriale de l'œuf (Pl. I, A). Les petits éléments adhésifs clairsemés sont implantés au pôle antérieur de l'œuf et jusque dans la région équatoriale (Pl. I, A,C,D). Ils mesurent 4 μm de hauteur et 2 μm de diamètre et sont constitués d'un filament enroulé en spirale fixé par sa base à une saillie du chorion et terminé par un disque apical adhésif de 2 μm de diamètre (Pl. I, D). La saillie campaniforme du chorion est plus étroite à sa base qu'au sommet qui sert de point d'attache au filament.

La surface du chorion est chagrinée et les nombreux microgranules ont des dimensions comprises entre 0,4 et 1,2 μm de diamètre (Pl. I, C,D).

Le bord de la plage micropylaire est légèrement granuleux (Pl. I, E).

Rhithrogena landai Sowa et Soldan (Pl. II, A-E)

Oeuf de 170 μm de longueur sur 100 μm de largeur environ. Les grands éléments adhésifs sont présents au pôle postérieur seulement (Pl. II, A) et terminés par un disque de 4,5 μm (Pl. II, B). Sur quelques documents ces éléments paraissent entourés d'une substance muqueuse qui relie entre eux les disques apicaux (Pl. II, B). Des formations adhésives de ce type, de taille décroissante, sont réparties jusque dans la région moyenne de l'œuf où elles sont remplacées par des éléments du second type jusqu'au pôle opposé (Pl. II, A). La moitié antérieure de l'œuf est ainsi recouverte seulement par ces petites formations de 2 μm de hauteur et de 3 μm de diamètre (Pl. II, C). Chaque formation est constituée d'une saillie de 1 μm de diamètre et 1 μm de hauteur, autour de laquelle s'enroule le filament terminé par le disque apical (Pl. II, D). De nombreux granules, de taille moyenne, 1 μm environ (Pl. II, C), sont répartis en couronne autour des grands éléments adhésifs comme il est possible de l'observer lorsque les filaments sont déroulés (Pl. II, D).

La surface du chorion apparaît légèrement chagrinée dépourvue de microgranules (Pl. II, C).

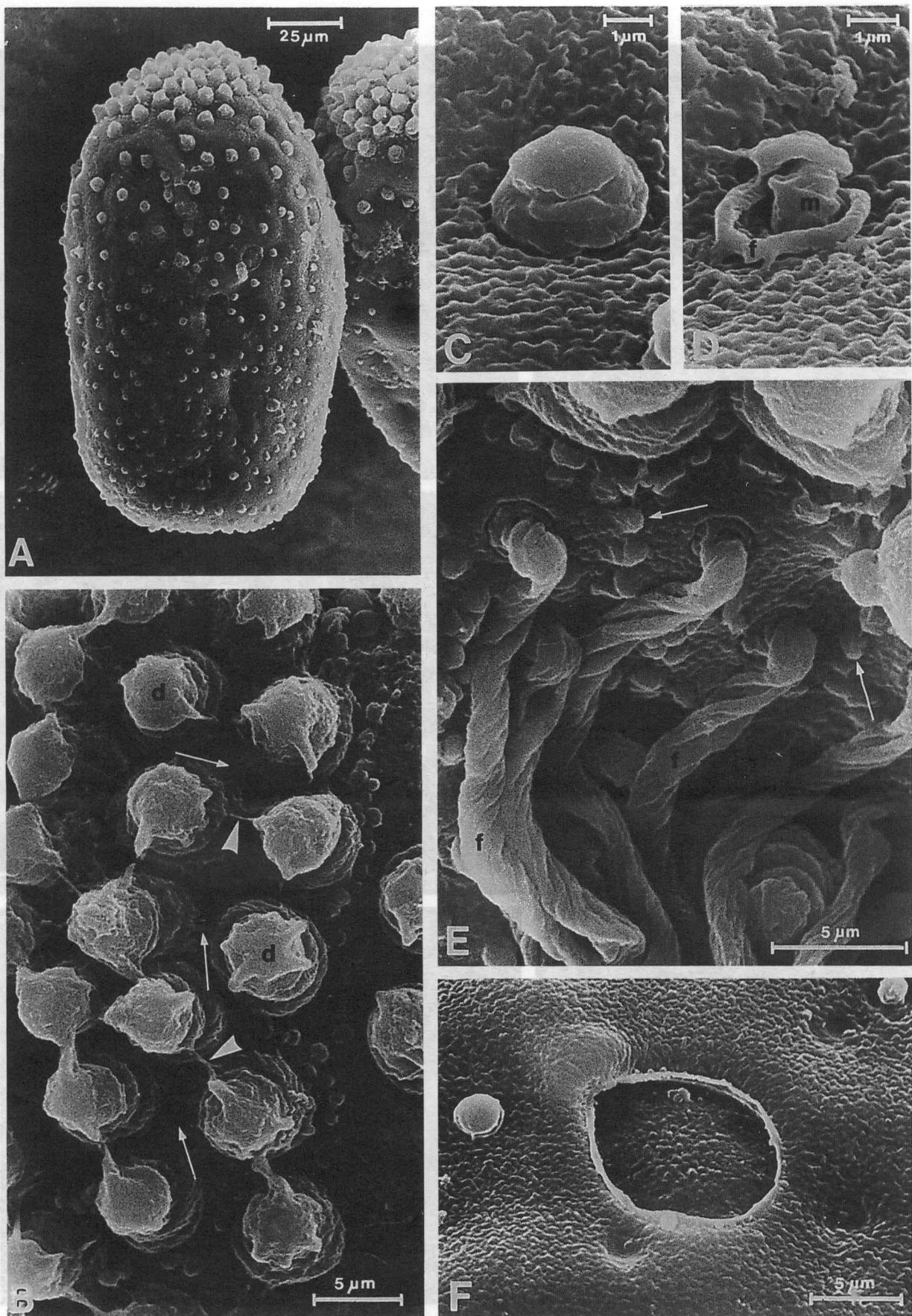
Le bord externe de la plage micropylaire présente une microgranulation à peine visible (Pl. II, E).

Rhithrogena vaillanti Sowa et Degrange (Pl. III, A-E)

Oeufs de 165 μm de longueur sur 105 μm de largeur environ. Grands éléments adhésifs rassemblés au pôle postérieur (Pl. III, A-B), remplacés jusque dans la région moyenne de l'œuf par des éléments de même type mais moins volumineux et plus clairsemés (Pl. III, A-B). Les éléments situés au pôle postérieur ont un diamètre de 5 μm , ceux de la région moyenne de l'œuf ont une taille moitié moindre. Autour des grands éléments adhésifs sont disposés en couronne des macrogranules de 1,6 μm environ, bien visibles lorsque les filaments sont déroulés (Pl. III, D).

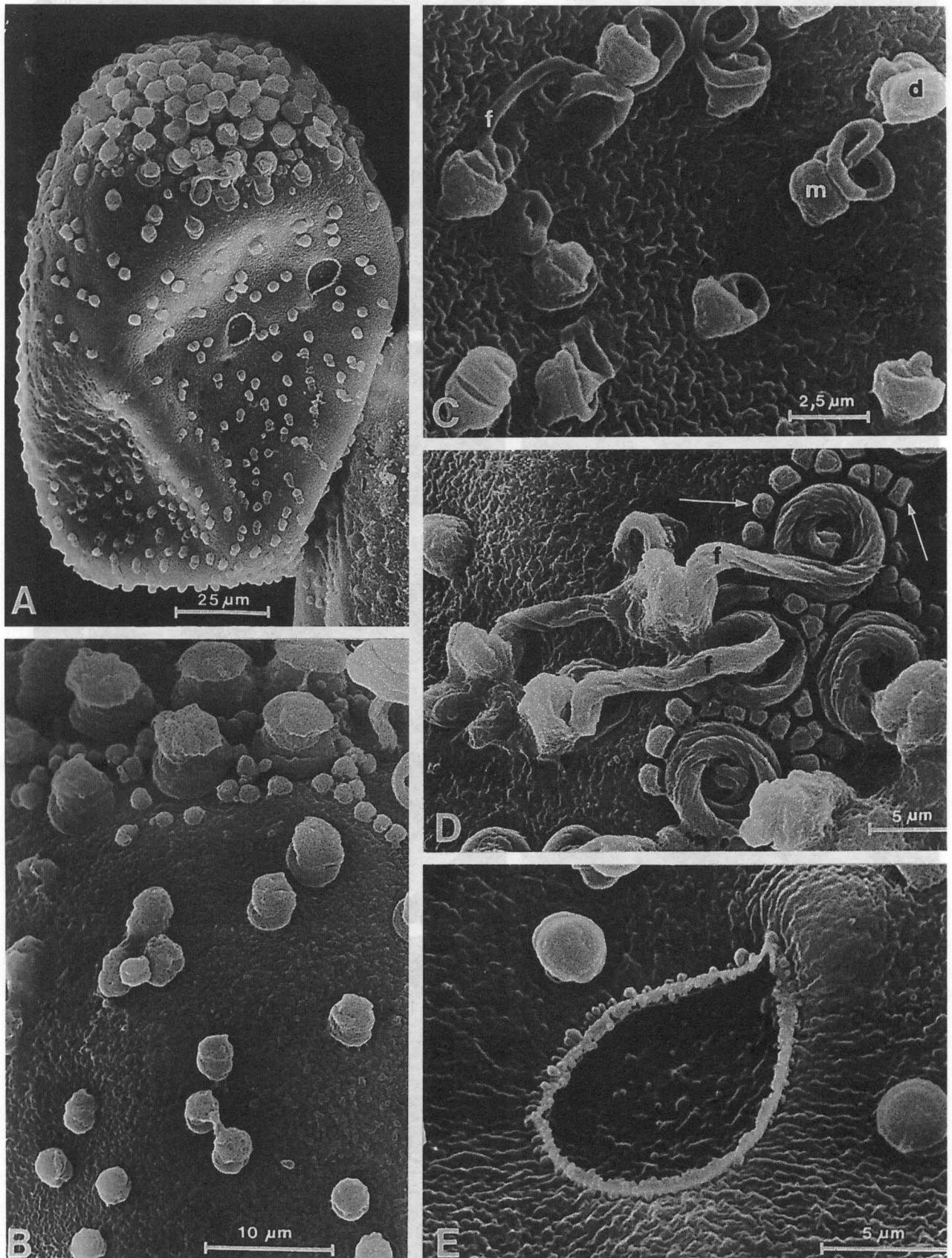
Le reste de la surface du chorion, pôle antérieur compris, est recouvert d'éléments adhésifs de second type de 3 μm de hauteur et de 2 μm de diamètre. Chacun d'eux est formé d'une saillie campaniforme fortement rétrécie au point de rattachement au chorion et à peu près de même hauteur, que l'élément, lorsque le filament est enroulé (Pl. III, C).

La surface du chorion apparaît légèrement chagrinée, dépourvue de microgranules (Pl. III, B,C).



Pl. II. — Morphologie de l'œuf de *Rhithrogena landai*. A, vue d'ensemble de l'œuf; B, détail des grands éléments adhésifs du pôle postérieur entourés de mucus (flèches). Les disques apicaux (d) sont reliés par des ponts muqueux (tête de flèche); C, détail d'un petit élément avec saillie basale et filament enroulé; D, petit élément adhésif avec saillie basale (m) et filament déroulé (f); E, nombreux granules (flèche) disposés en couronne autour des grands éléments adhésifs avec leurs filaments (f) déroulés; F, plage micropylaire à bord légèrement granulé.

Egg morphology of Rhithrogena landai. A, whole egg; B, detail of the large adhesive projections at the posterior pole with mucous coat at their base (arrows). Terminal discs (d) are connected by mucous strands (arrow-head); C, detail of a small adhesive projection, with its basal excrescence and its thread which is coiled; D, small adhesive projection, with its basal excrescence (m) and its thread which is here outstretched; E, numerous granules (arrows) arranged in a circle around each large adhesive element, with their threads (f) outstretched; F, micropylar rim showing a slight granular appearance.



Pl. III. — Morphologie de l'œuf de *Rhithrogena vaillanti*. A, vue d'ensemble de l'œuf; B, répartition des grands éléments adhésifs montrant leur taille décroissante à partir du pôle postérieur vers la région moyenne de l'œuf; C, petits éléments adhésifs avec saillie basale (m) supportant le filament enroulé (f) coiffé de son disque (d); D, granules en couronne (flèches) autour des gros éléments adhésifs montrant leurs filaments déroulés (f); E, plage micropylaire à bord très épais et granulé.

Egg morphology of Rhithrogena vaillanti. A, whole egg; B, distribution of the large adhesive projections showing that their size diminishes from the posterior pole towards the equatorial region; C, small adhesive projections with their basal excrecence (m) sheathed by their coiled thread (f) and ending in their disc (d); D, large adhesive projections with their threads extended (f) and surrounded by granules arranged in circles (arrows); E, micropylar rim thick and with a granular appearance.

Le bord externe de la plage micropylaire très épais, présente une granulation irrégulière (Pl. III, E).

***Rhithrogena allobrogica* Sowa et Degrange (Pl. IV, A-E)**

Longueur de l'œuf 150 μm , largeur 100 μm environ. Structure du chorion (Pl. IV, A) très comparable à celle des espèces du sous-groupe précédent en ce qui concerne la répartition des grands éléments adhésifs à l'un des pôles et leur taille progressivement décroissante jusqu'au niveau de la région moyenne de l'œuf (Pl. IV, A-B). Cependant, *R. allobrogica* s'en distingue : 1) par les dimensions supérieures des grands éléments adhésifs polaires, qui atteignent 7 μm de diamètre; 2) par le nombre moindre de macrogranules (de dimension moyenne de 1 μm environ) autour de ces grands éléments et leur disposition plus irrégulière (Pl. IV, B); 3) par la morphologie des éléments adhésifs de second type (Pl. IV, C) : pour chacun de ceux-ci le filament enroulé et coiffé de son disque est bien plus volumineux (2 μm) que le support campaniforme de 1,2 μm de hauteur et d'un diamètre maximum de 2,2 μm (Pl. IV, D).

La Planche IV B montre des filaments de grands éléments adhésifs en cours de déroulement. La surface du chorion apparaît légèrement chagrinée avec des microgranules de 0,5 μm de diamètre éparés sur toute la surface (Pl. IV, C). Bord externe de la plage micropylaire avec une granulation à peine visible (Pl. IV, E).

***Rhithrogena kimminsi* Thomas (Pl. V, A-F)**

Longueur de l'œuf 210 μm , largeur 100 μm environ. Par la structure du chorion et la forme, l'œuf diffère complètement de ceux des espèces précédentes (Pl. V, A). La fixation est assurée non seulement par les grands éléments du pôle postérieur (Pl. V, B) mais également par des éléments adhésifs du second type, très nombreux et répartis sur toute la surface restante du chorion (Pl. V A) y compris le pôle antérieur (Pl. V, C). Chacun des éléments adhésifs de ce dernier type comporte une saillie particulièrement développée en forme de cylindre de 5 μm de longueur sur 2 μm de largeur et se prolonge par un filament mince et court terminé par un disque de 2,8 μm de diamètre (Pl. V, C). Tous les cylindres sont couchés et dirigés vers le pôle antérieur (Pl. V, D).

Surface du chorion peu chagrinée et portant des granulations clairsemées, de dimensions variables de 1 à 2,2 μm (Pl. V E).

Granules entourant les grands éléments adhésifs particulièrement volumineux, de 3 μm de diamètre environ.

Le bord externe de la plage micropylaire porte des granulations à peine visibles (Pl. V F).

CONCLUSION

Les œufs des espèces étudiées de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* présentent au pôle postérieur de nombreux éléments adhésifs de grande taille formés chacun d'un filament torsadé et enroulé terminé par un disque apical. Ces formations ont déjà été observées en microscopie optique dans le genre *Rhithrogena*, aussi bien que dans d'autres genres tels que *Heptagenia* et *Ecdyonurus* (Degrange, 1960; Koss, 1968, 1973; Koss et Edmunds, 1974).

L'étude en microscopie à balayage a permis de mieux définir la structure de ces formations et de préciser l'organisation d'éléments dispersés à la surface du chorion, découverts en microscopie optique et désignés alors sous le terme de « macrogranules » (Sowa et Soldán, 1984). Il s'est révélé que ces éléments étaient en réalité des structures adhésives mais différentes par leur morphologie, de celles de grande taille situées au pôle postérieur de l'œuf.

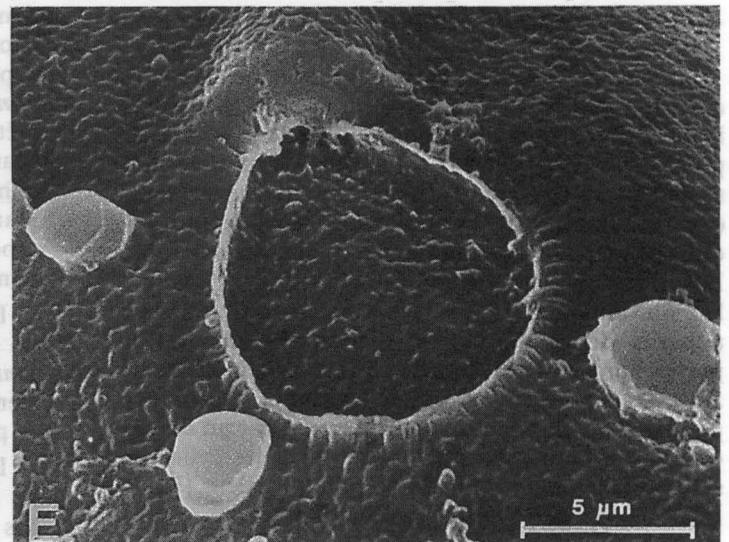
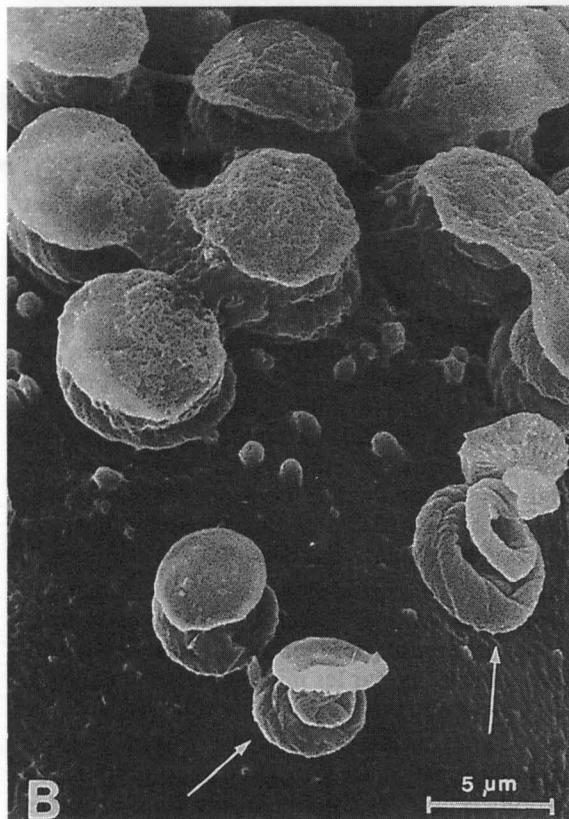
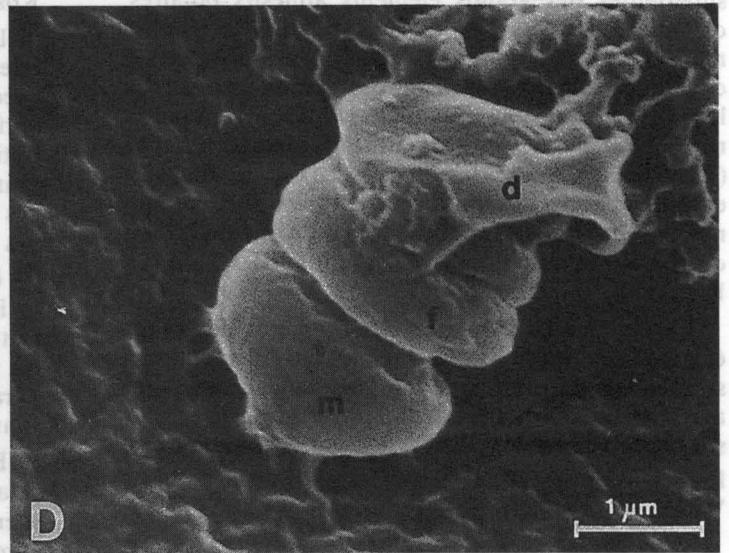
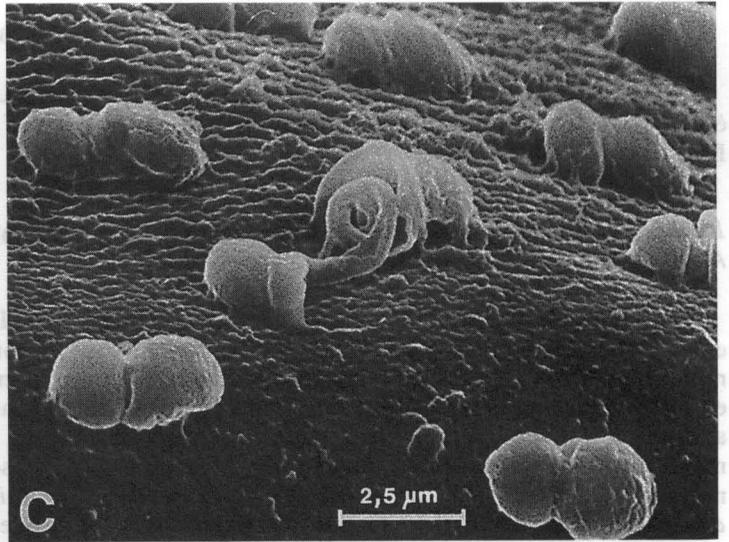
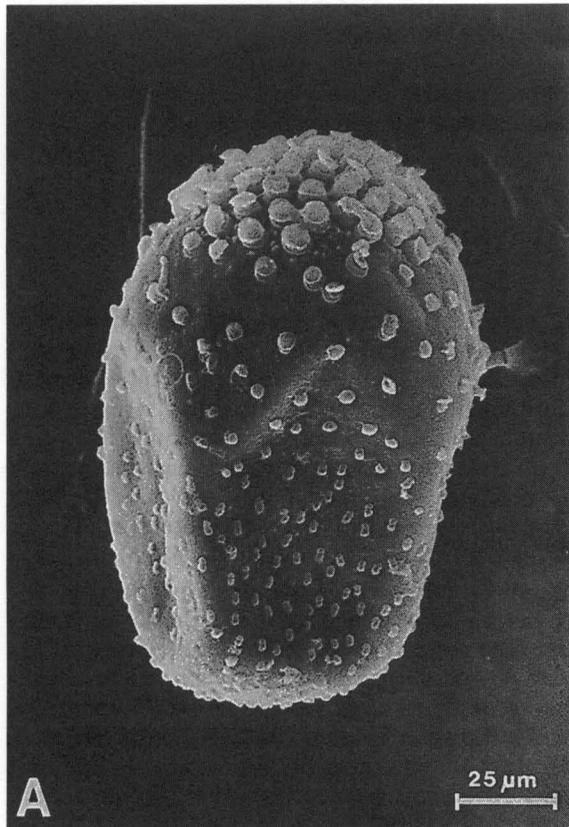
En effet alors que les grands éléments adhésifs se rattachent par leur filament directement au chorion, les petits éléments comportent une saillie ou protubérance basale du chorion à laquelle est fixé le filament terminé par un disque.

Bien que le processus de déroulement et de fixation des éléments de grande et petite taille soit identique chez toutes les espèces étudiées de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* il existe des différences dans les dimensions et la forme des saillies du chorion auxquelles se rattachent les filaments. Ces supports ont leur dimensions maximum chez *R. kimminsi* et se réduisent chez les autres espèces à n'être plus qu'un axe autour duquel s'enroule le filament chez *R. landai*. La structure des éléments adhésifs ainsi que la taille et la répartition des granulations portées par le chorion des différentes espèces permettent de faire un certain nombre de remarques sur les œufs des *Rhithrogena* étudiées.

L'œuf de *R. alpestris* diffère des œufs des espèces du même sous-groupe (c.-à-d. *R. landai* et *R. vaillanti*) par la forme des protubérances des petits éléments adhésifs et par les microgranules plus petits et plus clairsemés à la surface du chorion.

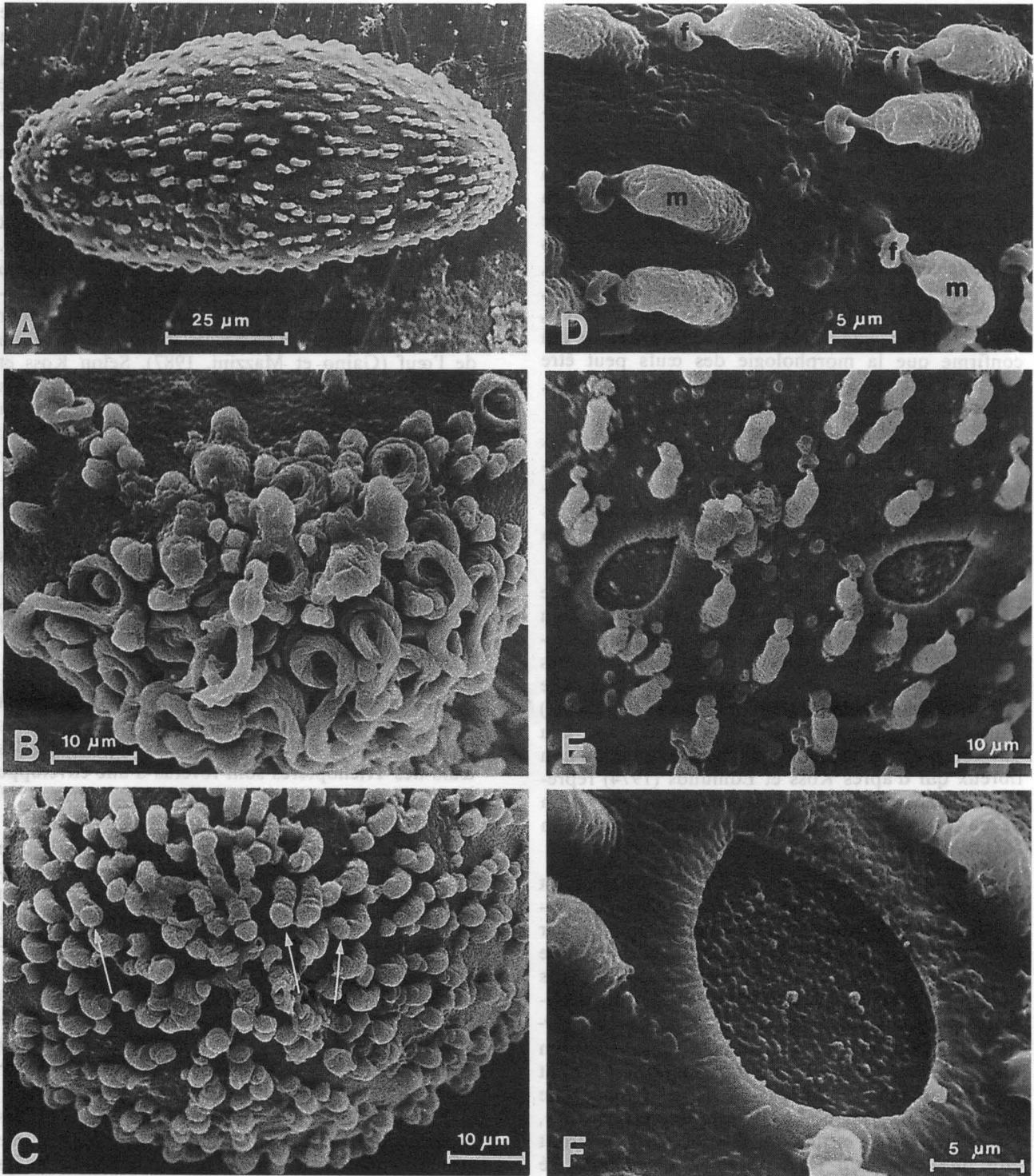
L'œuf de *R. landai* se distingue surtout de celui de *R. vaillanti* par la forme cylindrique particulière des protubérances et la dimension des granules situés entre les grands éléments adhésifs du pôle postérieur.

L'œuf de *R. allobrogica* se sépare de celui des espèces précédentes par les dimensions plus grandes des éléments de fixation du pôle postérieur, par l'aspect campaniforme des protubérances des petits



Pl. IV. — Morphologie de l'œuf de *Rhithrogena allobrogica*. A, vue d'ensemble; B, répartition des grands éléments adhésifs montrant leur réduction de taille vers la région moyenne de l'œuf. Filaments en début de déroulement (flèches); C, détail des petits éléments adhésifs avec saillie basale montrant leur répartition sur le chorion; D, petit élément adhésif avec saillie basale (m), filament enroulé (f) et disque apical (d); E, plage micropylaire à bord faiblement granulé.

Egg morphology of Rhithrogena allobrogica. A, whole egg; B, distribution of the large adhesive projections showing their size which diminishes from the posterior pole towards the equatorial region. Threads are beginning to extend (arrows); C, small adhesive projections with their basal excrescence, their coiled thread and their apical disc; D, small adhesive projection, with basal excrescence (m), coiled thread (f) and terminal disc (d) with a higher magnification; E, micropylar rim showing a slight appearance.



Pl. V — Morphologie de l'œuf de *Rhithrogena kimminsi*. A, vue d'ensemble; B, détail du pôle postérieur avec ses gros éléments adhésifs. La plupart avec leurs filaments déroulés; C, détail du pôle antérieur de l'œuf avec ses petits éléments adhésifs à saillie basale coiffée d'un disque (flèches); D, détail des petits éléments adhésifs à saillie montrant leur forme en bâtonnet (m) et le filament enroulé (f); E, région micropylaire montrant les éléments adhésifs à saillie inclinés vers le pôle antérieur de l'œuf; F, plage micropylaire à bord sans granulation.

Egg morphology of Rhithrogena kimminsi. A, whole egg; B, distribution at the posterior pole of the large adhesive projections, most of them have their threads outstretched; C, small adhesive projections of the anterior pole with their basal excrescence and their apical disc (arrows); D, small adhesive projections with their respective basal excrescences (m) and their coiled threads (f); E, micropylar region showing its rod-shaped excrescences all bowing towards the anterior pole; F, micropylar rim without granules.

éléments adhésifs dont la hauteur du filament enroulé dépasse celle de la saillie qui le porte.

Pour l'œuf de *R. kimminsi* la structure des petits éléments de fixation est tout à fait singulière : les protubérances de forme cylindrique y atteignent leur plus grand développement.

En conséquence dans le genre *Rhithrogena* et à l'intérieur même du groupe *alpestris*, la structure du chorion apparaît caractéristique de l'espèce comme l'a montré la microscopie à balayage pour d'autres *Heptageniidae* (Flowers, 1980, 1986; Gaino et al., 1987) pour les *Leptophlebiidae* (Gaino et Mazzini, 1984; Mazzini et Gaino, 1985; Pescador et Peters, 1982) et les *Caenidae* (Malzacher, 1982, 1986). Ce qui confirme que la morphologie des œufs peut être utilisée pour des études taxonomiques (Kopelke, 1980; Koss, 1968, 1973; Koss et Edmunds, 1974).

Selon Koss et Edmunds (1974) les dispositifs adhésifs constitués de filaments enroulés et terminés par un disque représentent un caractère apomorphique de même que leur concentration à l'un des pôles serait apomorphique par rapport à une répartition clairssemée.

Les structures adhésives à saillie en protubérance basale découvertes sur les œufs des *Rhithrogena* du groupe *alpestris* diffèrent de celles des grands éléments du pôle postérieur à filaments implantés directement sur le chorion puisqu'il existe une structure intermédiaire (saillie ou protubérance) entre le chorion et le filament. Il s'agirait donc, à la différence des filaments, d'un type de formation non fibreux qui d'après Koss et Edmunds (1974) représenterait la condition la plus primitive et en raison de leur support les petits filaments conserveraient un caractère plésiomorphe.

Il est difficile d'affirmer que cette structure est réellement primitive, mais cette hypothèse est appuyée par la texture des filaments simples par comparaison à celle des filaments torsadés du pôle postérieur de l'œuf. En effet, la présence de petits filaments enroulés et terminés par un disque, disséminés sur le chorion, n'est pas rare chez les *Heptageniidae*. Ils ont été notamment mis en évidence en microscopie à balayage chez *Electrogena lateralis* et *E. grandiae* (Gaino et al., 1987) où ces filaments se détachent directement du chorion. En conséquence, l'existence d'une structure intermédiaire pourrait être une condition plus primitive qui aurait été perdue dans les autres genres d'*Heptageniidae*. La structure des petits éléments adhésifs des œufs de *R. landai* où chaque protubérance ne supporte pas son filament enroulé mais est entourée par celui-ci paraît conforter l'hypothèse d'une telle tendance évolutive.

Chez les Ephéméroptères il a été tenté de mettre en parallèle la structure du chorion et les milieux où les œufs sont déposés. Les larves des *Rhithrogena* du groupe *alpestris* vivent dans des eaux courantes de haute et de moyenne montagne où les œufs dont elles proviennent pourraient être très facilement entraînés lors de leur abandon. La présence d'un dispositif d'adhérence comportant des éléments volumineux concentrés au pôle postérieur et des éléments plus réduits sur le reste du chorion doit jouer un rôle dans la fixation de l'œuf au substrat. En effet, comme il a été montré chez *Electrogena zebrata*, lorsque les filaments se déroulent les disques apicaux sont projetés vers l'extérieur pour adhérer au substrat et ce processus assure la fixation de l'œuf (Gaino et Mazzini, 1987). Selon Koss et Edmunds (1974) les dispositifs de fixation plus réduits et répartis sur le reste de la surface du chorion pourraient établir une première liaison avec le substrat qui serait néanmoins insuffisante pour retenir les œufs et leur fixation définitive s'effectuerait par l'intermédiaire des grands filaments adhésifs du pôle postérieur de l'œuf.

Il faut toutefois noter que dans ces mêmes milieux où vivent les larves de *Rhithrogena*, existent des larves d'*Epeorus alpicola* ou *E. sylvicola* dont les œufs sont dépourvus de tout dispositif adhésif (Degrange, 1960).

Des dispositifs d'adhérence ont été décrits dans d'autres groupes d'insectes qui déposent leurs œufs dans le milieu aquatique; ainsi pour de nombreuses espèces de Plécoptères, de Diptères ... alors que les œufs des Trichoptères sont revêtus d'une enveloppe mucilagineuse assurant l'adhérence au substrat (cf. Hinton, 1981).

Des couches adhésives ont été observées autour du chorion d'œufs de différentes espèces d'éphémères (Kopelke et Müller-Liebenau, 1981 a et b et 1982; Mazzini et Gaino, 1985) en particulier chez des espèces à ponte sur support immergé comme *Baetis alpinus* et *B. rhodani* (Degrande, 1960).

Cependant, pour les espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* où les éléments adhésifs sont disséminés sur toute la surface du chorion, le mucus présent pourrait représenter une sécrétion de l'oviducte destinée à faciliter l'expulsion des œufs.

Enfin, on peut noter que les œufs de quatre des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* ont une structure relativement homogène ce qui confirme les affinités de ces différentes espèces aux stades larvaires et imaginaires. Par contre, *R. kimminsi* en raison de la structure très particulière du chorion semble se séparer de toutes les autres espèces actuellement connues de ce groupe.

BIBLIOGRAPHIE

- DEGRANGE Ch., 1960. Recherches sur la reproduction des Ephéméroptères. *Trav. Lab. Hydrobiol. Pisc. Univ. Grenoble*, 51 : 7-193.
- FLOWERS R.W., 1980. A review of the nearctic *Heptagenia* (Heptageniidae, Ephemeroptera) : 93-102. In J.F. Flannagan & K.E. Marshall (eds.). *Advances in Ephemeroptera biology*. Plenum Press, New York, London.
- FLOWERS R.W., 1986. Holarctic distribution of three taxa of Heptageniidae (Ephemeroptera). *Ent. News*, 97 : 193-197.
- GAINO E., C. BELFIORE, M. MAZZINI, 1987. Ootaxonomic investigations on the Italian species of the genus *Electrogena* (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Boll. Zool.*, 54 : 169-175.
- GAINO E. et M. MAZZINI, 1984. Scanning electron microscope study of the eggs of some *Habrophlebia* and *Habroleptoides* species (Ephemeroptera, Leptophlebiidae), pp. 193-202. In V. Landa *et al.* (eds.). *Proc. IV Int. Conf. Ephemeroptera*.
- GAINO E. et M. MAZZINI, 1987. Scanning electron microscopy of the egg attachment structures of *Electrogena zebrata* (Ephemeroptera : Heptageniidae). *Trans. Am. Micr. Soc.*, 106(2) : 114-119.
- HINTON H.E., 1981. *Biology of insect eggs*. Pergamon Press, Oxford, pp. 1-1125.
- KOPELKE J.P., 1980. Morphologische Studien an den Eiern der Eintagsfliegen (Ephemeroptera) aus der Emergenz der zentralafrikanischen Bergbaches Kalengo. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, 53 : 297-311.
- KOPELKE J.P. et I. MULLER-LIEBENAU, 1981a. Eistrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta : Baetidae). Teil II : *rhodani-vernus-* und *fuscatus-* Gruppe. *Spixiana*, 4 : 39-54.
- KOPELKE J.P. et I. MULLER-LIEBENAU, 1981b. Eistrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta : Baetidae). Teil III : *bucératus-atrebatinus-*, *niger-*, *gracilis-* und *muticus-* Gruppe. *Dtsch. Entomol. Z.N.F.*, 28 : 1-6.
- KOPELKE J.P. et I. MULLER-LIEBENAU, 1982. Eistrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta : Baetidae). Teil I : *alpinus-*, *lutheri-*, *pavidus-* und *lapponicus-* Gruppe. *Gew. Abw.*, 68/69 : 7-25.
- KOSS R.W., 1968. Morphology and taxonomic use of Ephemeroptera eggs. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 61 : 696-721.
- KOSS R.W., 1973. The significance of the egg stage to taxonomic and phylogenetic studies of the Ephemeroptera, pp. 73-78. In W.L. Peters & J.G. Peters (eds.). *Proc. I. Int. Confer. Ephemeroptera*.
- KOSS R.W. et G.F. EDMUNDS, 1974. Ephemeroptera eggs and their contribution to the phylogenetic studies of the order. *Zool. J. Linn. Soc.*, 55 : 267-349.
- MALZACHER P., 1982. Eistrukturen europäischer Caenidae (Insecta, Ephemeroptera). *Stutt. Beitr. Nat. Ser. A*, 356 : 1-15.
- MALZACHER P., 1986. Caenidae aus dem Amazonasgebiet. *Spixiana*, 9 : 83-104.
- MAZZINI M. et E. GAINO, 1985. Fine structure of the egg shells of *Habrophlebia fusca* (Curtis) and *H. consiglioi* Biancheri (Ephemeroptera : Leptophlebiidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 14 : 327-334.
- PESCADOR M.L. et W.L. PETERS, 1982. Four new genera of Leptophlebiidae (Ephemeroptera : Atalophlebiinae) from southern South America. *Aquatic Insects*, 4 : 1-19.
- SOWA R., 1984. Contribution à la connaissance des espèces européennes de *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) avec le rapport particulier aux espèces des Alpes et des Carpates : 37-52. In V. Landa *et al.* (eds.). *Proc. IV Int. Conf. Ephemeroptera*.
- SOWA R. et Ch. DEGRANGE, 1987. Taxinomie et répartition des *Rhithrogena* Eaton du groupe *alpestris* (Ephemeroptera, Heptageniidae) des Alpes et des Carpates. *Pol. Pismo Entomol.* 57 : 475-493.
- SOWA R. et T. SOLDAN, 1984. Two species of *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) from Central Europe, pp. 75-84. In V. LANDA *et al.* (eds.). *Proc. IV Int. Conf. Ephemeroptera*.
- SOWA R. et T. SOLDAN, 1986. Three new species of the *Rhithrogena hybrida* group from Poland and Czechoslovakia with a supplementary description of *R. hercynia* Landa, 1969 (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Pol. Pismo Entomol.*, 56 : 557-572.
- TANASIJEVIC M., 1985. *Rhithrogena hercegovina* sp. n. i *Rhithrogena neretvana* sp. n. : dvije nove Heptageniidae (Ephemeroptera) iz zapadne Hercegovine. *Godisnjak Biol. inst.*, 37 (1984) : 201-210.
- THOMAS A., 1970. Sur la taxonomie de deux *Rhithrogena* des Pyrénées (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Annls Limnol.*, 6 : 305-315.

Reçu le 26 mars 1987; received March 26, 1987

Accepté le 6 mai 1987; accepted May 6, 1987