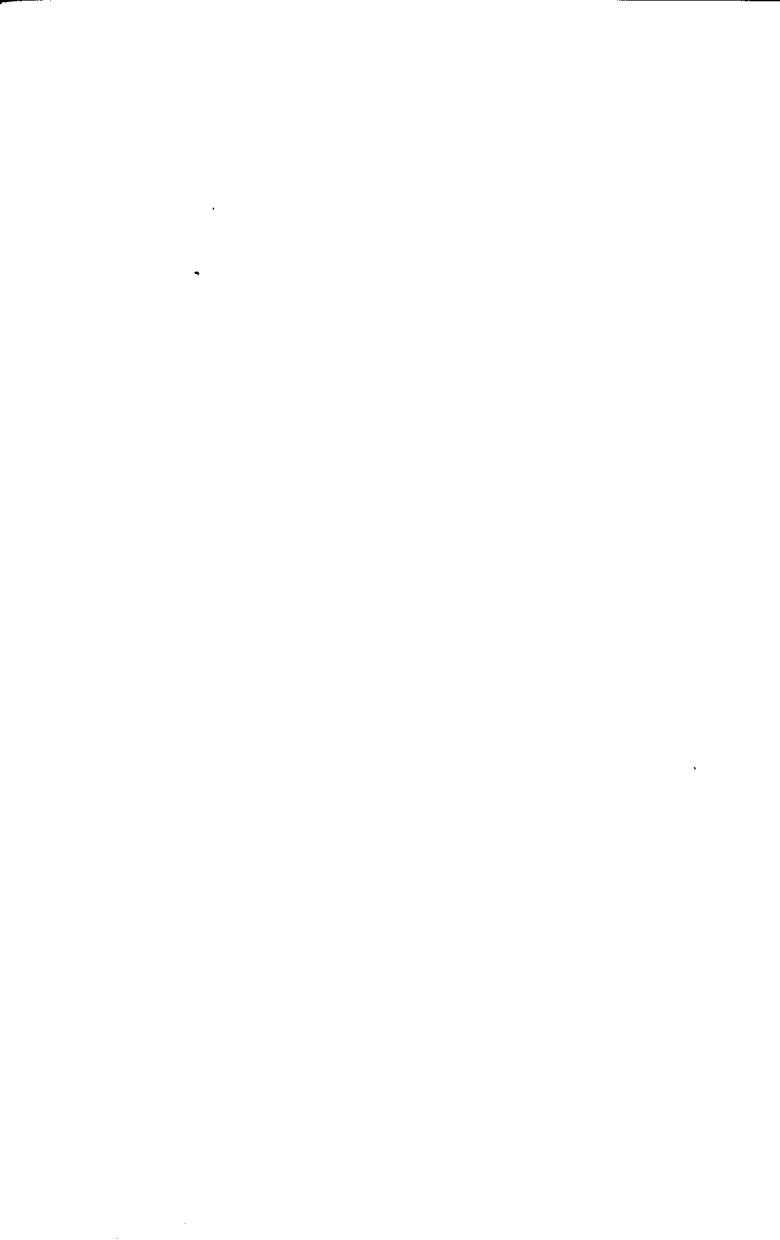


M.-L. VERRIER

BIOLOGIE
DES
ÉPHÉMÈRES



COLLECTION ARMAND COLIN



À Monsieur le Dr Lewis Berner
Sincère hommage
de M. L. Verrill

Biologie
des
Éphémères

DU MÊME AUTEUR

Recherches sur les yeux et la vision des Poissons. *Publication du Bulletin biologique*, 1928, un volume, 222 pages, 65 figures, 12 planches.

Recherches sur l'histophysiologie de la rétine des Vertébrés et les problèmes qu'elle soulève. *Publication du Bulletin biologique*, 1936, un volume, 140 pages, 59 figures.

Les yeux et la vision. *Nouvelle collection scientifique*, Alcan, 1938, un volume, 171 pages, 29 figures.

Biologie de la Vision. *Collection Armand Colin*, 1945, un volume, 224 pages, 61 figures.

N° 306

COLLECTION ARMAND COLIN

I (Section de Biologie)

Biologie
des
Éphémères

par

Marie-Louise VERRIER

Docteur en Médecine et Docteur ès Sciences
Directeur-adjoint à l'École des Hautes Études

42 figures



LIBRAIRIE ARMAND COLIN
103, Boulevard Saint-Michel, PARIS

1956

Tous droits réservés

Tous droits de reproduction, de
traduction et d'adaptation réservés
pour tous pays.

Copyright 1956, by Max Leclerc
et C^{ie}, proprietors of Librairie
Armand Colin.

Au Professeur ÉTIENNE RABAUD



AVANT-PROPOS

Si singulier que cela puisse paraître, cet ouvrage est la suite de la Biologie de la vision que je publiai, en 1945, dans cette même collection. En réunissant alors des documents sur la vision dans la série animale, j'avais été vivement intéressée par les dispositions vraiment extraordinaires des yeux des Éphémères et par les possibilités fonctionnelles, plus extraordinaires encore, attribuées à ces yeux. Comme l'on ne parle bien que de ce que l'on connaît par observation et expérience personnelles, je décidai d'étudier la structure et la physiologie de ces organes. C'est ainsi que j'ai été amenée à chasser les Éphémères et à observer leur comportement. Déjà, pour les déterminer — ce qui est à la base de toute étude —, je me suis heurtée à de grandes difficultés, surtout pour les larves ; et, lorsque j'ai voulu me documenter sur la biologie de ces Insectes, j'ai trouvé des observations nombreuses et précises, mais aussi des lacunes considérables, et l'impossibilité de trouver l'explication de divers aspects, pleins d'intérêt, de leur biologie.

C'est pourquoi, depuis ces douze dernières années, j'ai multiplié les observations sur le terrain, principalement dans des régions, telles le Massif Central de la France, où la diversité des régimes d'eau a permis à une faune d'Éphémères extrêmement riche et variée de s'établir. L'expérimentation au laboratoire est venue, dans toute la mesure possible, compléter la recherche faite dans la nature. J'ai pu ainsi me convaincre que les Éphémères

constituent un matériel de choix pour l'étude des grands problèmes biologiques.

L'extrême polymorphisme des larves s'opposant au nombre limité des formes adultes apporte des données du plus haut intérêt pour l'étude du problème qui est à la fois la base et l'aboutissement de la Biologie, le problème de l'espèce. Ce même polymorphisme des larves et la diversité de leur habitat conduit à apprécier la valeur des principaux aspects du problème de l'adaptation. Les déplacements et les migrations des Éphémères, parce que restreints, faciles à suivre et à observer, apportent des données à retenir dans l'interprétation des migrations d'Insectes, en général. Le comportement des larves et leurs réactions vis-à-vis de divers facteurs du milieu (oxygène dissous, température, vitesse du courant) permet d'apprécier l'importance de ces facteurs dans la répartition géographique des diverses espèces et de souligner le rôle des tropismes dans cette répartition. Les recherches biogéographiques et écologiques sont encore à leur début, surtout dans notre pays. L'étude des Éphémères leur apporte une contribution dont la valeur ne saurait être méconnue. La variation de la nervation des ailes — plus accentuée chez les Éphémères que dans tout autre groupe d'Insectes —, la comparaison des formes fossiles et des formes actuelles permettent d'aborder le problème de l'évolution avec des données précises et d'un indiscutable intérêt.

Ce sont ces divers aspects de la Biologie des Éphémères que je me propose d'exposer ici — sans négliger l'intérêt pratique et économique de leur étude. Les travaux d'entomologistes américains n'ont-ils pas démontré assez récemment que les Éphémères constituent une partie importante de la nourriture des Poissons ? En conséquence, ces Insectes peuvent intervenir, pour une large part, dans la mise en valeur rationnelle des rivières et des lacs, au point de vue piscicole.

Et j'ajouterai que l'étude des Éphémères offre un intérêt très particulier qui domine, pour moi, toute autre considération et que je souhaiterais faire partager à beaucoup. Suivre leur comportement dans la nature même, plus et mieux encore qu'au laboratoire, donne toutes les satisfactions scientifiques, esthétiques et philosophiques qu'un naturaliste puisse souhaiter.

ISSOIRE (Puy-de-Dôme), 10 avril 1954.

BIOLOGIE DES ÉPHÉMÈRES

CHAPITRE PREMIER.

QU'EST-CE QU'UN ÉPHÉMÈRE ?

En général, les Éphémères ne sont connus que par quelques traits bien caractéristiques de leur mode de vie : Insectes ailés, à activité surtout crépusculaire, à vie très courte, en moyenne quelques heures. Leurs éclosions dans certaines régions peuvent, en un temps très court, se produire en nombre considérable et provoquer les chutes de manne. L'état d'Insecte ailé correspond à l'état adulte. Il est précédé d'une vie larvaire aquatique beaucoup plus longue. Ce stade larvaire est particulièrement connu des pêcheurs et des Ichtyologistes, en raison de l'importance des larves d'Éphémères en économie piscicole. Mais les Éphémères ne se prêtent pas comme d'autres Insectes, tels les Coléoptères, les Lépidoptères, à l'établissement de collections spectaculaires. Aussi sont-ils moins connus, quant aux détails de leur organisation, que la plupart des autres groupes d'Insectes. C'est pourquoi il convient de préciser les caractères anatomiques et les variations de ces caractères chez les adultes et chez les larves. Cette mise au point permettra de reconnaître et de classer les principaux Éphémères et servira de base à l'étude de l'un

des aspects les plus intéressants de la Biologie des Éphémères : l'adaptation des formes au milieu où elles vivent.

Je choisirai comme type une espèce très répandue en France, le *Potamanthus luteus*, facile à capturer et à observer vivant, car il se range parmi les plus grands Éphémères de notre pays. Le genre *Potamanthus* présente une grande extension géographique. Il compte des représentants en Amérique du Nord, et s'étend de l'Europe aux confins de l'Asie, jusqu'au Japon ; il existe en Afrique du Nord.

I. — LE STADE ADULTE OU IMAGO

L'imago mâle. — Il se présente sous l'aspect d'un insecte fragile, à corps allongé terminé par trois cerques, à ailes brillantes et opalescentes, dont la figure 1 A donne l'allure générale. La tête est petite, plus large que haute, pourvue de deux antennes courtes et grêles, formées chacune de deux articles prolongés d'une soie. Deux yeux composés volumineux occupent les deux angles postéro-externes de la tête. Ces yeux sont hémisphériques et l'on y distingue deux parties, l'une antérieure et inférieure pigmentée de noir, l'autre, plus importante, postérieure et supérieure, pigmentée de gris clair (fig. 1, C et D).

Légende de la figure 1 ci-contre :

A. *Potamanthus luteus* mâle vu par sa face dorsale, gr. — B. Genitalia de *Potamanthus luteus*. — C. Tête de *Potamanthus luteus* mâle, vue par sa face dorsale ; f, œil frontal ou ascalaphoïde. — D. Tête de *Potamanthus luteus* mâle, vue par sa face latérale ; f, œil frontal ou ascalaphoïde ; l, œil latéral. — E. Tête de *Potamanthus luteus* femelle, vue par sa face dorsale ; l, œil latéral.

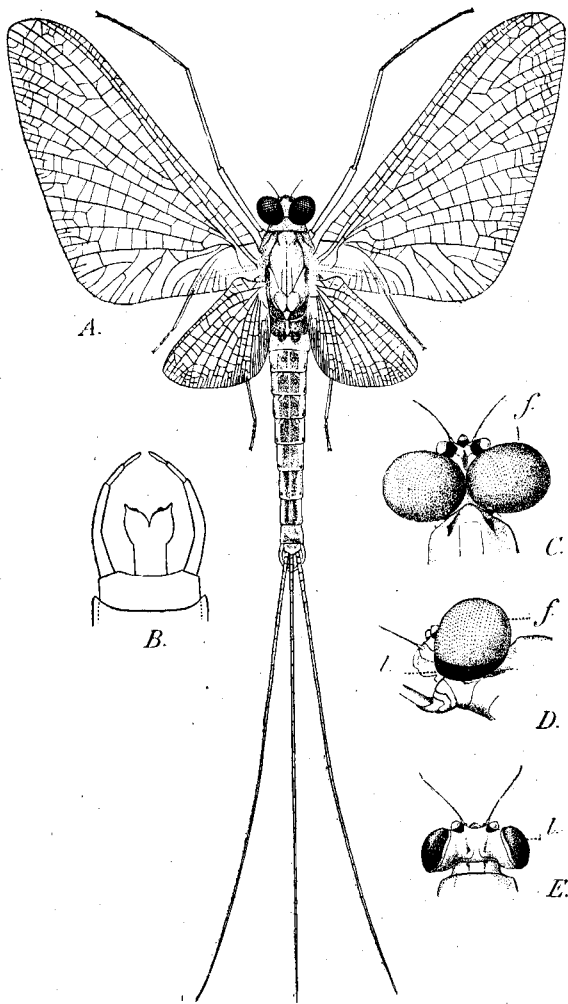


FIG. 1. — *Potamanthus luteus*.
[Voir la légende au bas de la p. 12 ci-contre.]

Ce développement des yeux, leur subdivision en deux parties, chez le mâle, méritent de retenir l'attention. C'est là un caractère très répandu chez les Éphémères. A ces yeux on donne le nom d'*yeux ascalaphoïdes* et à chacune des parties l'on attribue un rôle bien précis : la partie inférieure colorée en noir serait conformée pour la vision diurne, la partie supérieure, moins pigmentée, servirait à la vision nocturne. Nous verrons plus loin, dans l'étude du comportement des Éphémères, ce qu'il convient de penser de ces affirmations, devenues classiques.

Entre les yeux, et à la face supérieure de la tête, se placent trois ocelles, deux latéraux et un médian, ce dernier de dimensions plus réduites que les deux autres.

A la face inférieure de la tête se trouve l'appareil buccal, formé de pièces atrophiées, si faiblement chitinisées qu'elles demeurent molles. Cet appareil n'est pas fonctionnel : l'imago de *Potamanthus luteus*, comme celui de l'ensemble des Éphémères, ne s'alimente pas.

Le thorax est plus développé que la tête. Il comprend trois parties bien individualisées. Un prothorax, étroit, allongé dans le sens transverse et rappelant un anneau. Le mesothorax est beaucoup plus développé, très facile à voir ; il porte la paire d'ailes antérieures. Le metathorax est presque aussi réduit que le premier segment, mais moins distinct, car il peut être difficile de le délimiter du premier segment abdominal. Il porte la paire d'ailes postérieures. A chacun de ces segments correspond une paire de pattes.

L'abdomen, allongé, rectiligne ou légèrement incurvé, tronconique, est formé de dix segments dont le diamètre diminue progressivement à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité postérieure. La partie ventrale du neuvième segment (désignée souvent du nom de *sternite*) s'élargit et s'allonge postérieurement, formant

ainsi une sorte de plaque ventrale. De chaque côté, les angles postéro-externes de cette plaque s'allongent et forment deux stylets, les génostyles, qui interviennent activement dans l'accouplement, comme nous le verrons en étudiant les diverses phases de la vie des Éphémères. Chez le *Potamanthus luteus*, ces génostyles comprennent trois segments, le premier basal, long et robuste, les deux derniers plus courts, plus grêles, et à peu près égaux entre eux (fig. 1, B). Entre les génostyles se situe le pénis formé de deux lobes, à l'extrémité desquels se trouve un orifice, le gonopore.

L'extrémité abdominale porte des soies caudales, qui dépendent d'un onzième segment très réduit et masqué par le dixième. Ces soies caudales sont caractéristiques des Éphémères. Chez le *Potamanthus*, elles sont au nombre de trois, et d'égale longueur. Les soies latérales sont appelées *cerques*. La soie médiane, qui provient de la partie médiane du segment, porte le nom de *filum terminale*, paracerque ou cercoïde. Chez le *Potamanthus*, cerques et paracerque dépassent la longueur du corps. ✕

Les cerques sont mobiles, et, en dehors de l'importance qu'on leur accorde pour la distinction des diverses espèces d'Éphémères, ils semblent jouer un rôle accessoire dans l'accouplement.

Les ailes de *Potamanthus luteus* sont bien développées. Elles sont légèrement opalescentes, teintées en jaune très pâle, avec des nervures parfois colorées en brun clair. On y retrouve toutes les nervures fondamentales des ailes des Insectes primitifs. Ces nervures méritent de retenir l'attention ; elles ont un double intérêt : les entomologistes leur attachent une certaine importance dans la discrimination des espèces ; et les variations de cette nervation d'un groupe à un autre, et même entre deux espèces voisines, apportent

des données de quelque valeur pour l'étude d'un problème fondamental de la Biologie, le problème de l'évolution.

Chez *Potamanthus luteus*, les nervures sont bien formées et faciles à observer. En partant du bord supérieur (ou antérieur) de l'aile, on rencontre d'abord la costale qui longe ce bord, puis la sous-costale, la radiale, la médiane, la cubitale et les anales. La figure 1, A, permet d'apprécier la position respective de ces différentes nervures.

Il convient de souligner ici que la nervation des ailes des Éphémères, comme celle de nombreux autres insectes, a fait l'objet de discussions et que les auteurs ne s'accordent pas toujours. Ces nervures principales, comme le montre la figure 1, A, se ramifient ; et de là vient la confusion, qui porte surtout sur le secteur de la radiale et le secteur de la médiane. J'adopte ici l'interprétation qui me paraît la plus rationnelle. Elle s'accorde d'ailleurs avec l'opinion d'Éphémérologues notoires, tels Needham et Schoenemund, et de la majorité des entomologistes d'Europe (voir tableau p. 27).

Entre les nervures principales et leurs ramifications se placent des nervures intercalaires et des nervures transversales, bien visibles sur la figure 1, A.

Chez *Potamanthus luteus*, la longueur de l'aile antérieure atteint la longueur du corps, soit 13 mm, et deux fois et demie la longueur de l'aile postérieure.

Les pattes sont grêles. La première paire est vraiment démesurée. Elle atteint plus de la moitié de la hauteur du corps. On admet que ces longues pattes permettraient au mâle de saisir et de maintenir la femelle au cours de l'accouplement. Les deux autres paires de pattes, à peu près égales entre elles, sont beaucoup plus courtes et mesurent seulement les deux tiers de la patte antérieure. Pour chaque patte, on recon-

naît très distinctement les trois parties principales, le fémur, le tibia et le tarse, qui, chez *Potamanthus luteus*, comprend quatre articles. Le dernier article se termine par deux griffes.

Le corps est coloré en jaune pâle, de même les pattes. Les segments abdominaux présentent, à la face dorsale, deux bandes parallèles très rapprochées, colorées en brun pâle, et latéralement deux taches brun foncé ou noirâtres. Les cerques et le paracercue, également teintés en jaune pâle, présentent des anneaux brun foncé.

L'imago femelle. — L'imago femelle diffère de l'imago mâle par les quelques caractères suivants :

La tête présente des yeux beaucoup plus réduits ; ces yeux correspondent à la partie inférieure pigmentée en noir de l'œil du mâle. La partie supérieure, ou œil ascalaphoïde, fait défaut (fig. 1, E).

La longueur du corps est sensiblement la même dans les deux sexes, mais l'abdomen de la femelle, généralement gonflé d'œufs, est plus régulièrement cylindrique. Les genitalias sont fort simples. Les deux oviductes bien distincts viennent s'ouvrir entre le 7^e et le 8^e sternite. Le bord postérieur du 7^e sternite se prolonge au-dessus des ouvertures des conduits génitaux. Le 9^e sternite prolonge aussi légèrement son bord postérieur. C'est en raison de cette grande simplicité, qui varie peu d'une espèce à l'autre, que l'armure génitale de la femelle ne joue pas, dans l'établissement de la classification des Éphémères, un rôle aussi important que les caractères anatomiques de l'armure génitale du mâle. Les cerques sont plus courts chez la femelle : ils atteignent environ les deux tiers de ceux du mâle. Par contre, les ailes sont légèrement plus longues. Enfin, les pattes antérieures mesurent à peine les trois quarts

de la longueur de celles du mâle. La réduction porte principalement sur les tibias et les tarses.

II. — LA LARVE

La larve de *Potamanthus luteus* (fig. 2, A), comme la plupart des larves d'Éphémères, présente une conformation générale qui rappelle celle de l'Insecte adulte. Le corps allongé, en forme de fuseau, comprend les segments principaux, tête, thorax, abdomen, cerques, du corps de l'imago. Des ébauches d'ailes apparaissent très tôt au niveau du thorax, dans les « fourreaux alaires ». Mais les larves de *Potamanthus*, et le plus grand nombre des larves d'Éphémères, sont pourvues d'appendices cutanés dépendant des segments abdominaux, auxquels on attribue un rôle respiratoire ; et, en raison de la vie exclusivement aquatique de ces larves, on les considère comme des branchies.

Ces branchies, bien spéciales aux larves d'Éphémères, sont l'un des caractères qui permettent de les identifier rapidement. Elles présentent une importance non négligeable, tant du point de vue de la classification des larves d'Éphémères que de leur biologie, comme nous le verrons plus loin.

Chez *Potamanthus luteus*, la tête est petite, avec un bord antérieur arrondi. A sa face supérieure, elle présente deux antennes, plus longues que celles de l'adulte et formées, chacune, de trois articles, deux basilaires, courts et trapus, et un article terminal long et fin, le fouet de l'antenne. Latéralement se situent les yeux composés, colorés en noir ou en gris foncé. Chez les larves âgées qui donneront des imagos mâles apparaissent les yeux volumineux, qui dépassent largement le bord antérieur et le bord latéral de la tête, auxquels

on donne le nom d'yeux ascalaphoïdes. Ces yeux hypertrophiés, caractéristiques du mâle comme nous l'avons

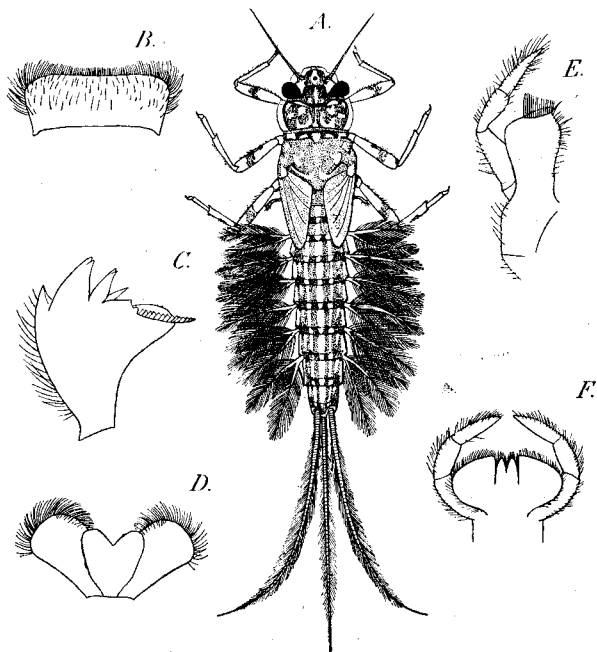


FIG. 2. — A. LARVE DE *Potamanthus luteus*, vue par sa face dorsale. Gr. 4. — B. Labre. — C. Mandibule. — D. Hypopharynx. — E. Maxille. — F. Lèvre inférieure.

vu précédemment, constituent un caractère sexuel secondaire ; et il est intéressant de noter, du point de vue biologique, que ce caractère apparaît déjà très net chez la larve.

Entre les yeux existent trois ocelles, un médian, deux latéraux, qui rappellent de très près ceux de l'insecte adulte.

A la face inférieure de la tête, on trouve les pièces buccales. Celles-ci ne nous ont pas retenu chez l'imago, car elles sont atrophiées et non fonctionnelles : l'adulte ne prenant aucune nourriture. Chez la larve, il en va tout autrement : ces pièces sont bien développées et les variations de leurs caractères anatomiques sont souvent invoquées pour établir des distinctions entre des espèces voisines. C'est pourquoi il convient d'en décrire un type avec précision, à titre d'exemple.

Chez *Potamanthus luteus*, comme chez toutes les larves d'Éphémères, les pièces buccales sont du type broyeur et comprennent : une lèvre supérieure, une lèvre inférieure, entre lesquelles s'intercalent les mandibules, les mâchoires ou maxilles et la langue ou hypopharynx (fig. 2, B, C, D, E, F).

La lèvre supérieure, ou labre, est une pièce médiane en forme de rectangle allongé à bord supéro-externe arrondi, et abondamment velu. Les mandibules sont constituées par deux pièces latérales robustes, coniques, fortement chitinisées. Le bord supérieur présente du côté externe trois dents ou canines, et du côté interne une saillie allongée, multituberculée, constituant les molaires. Les mâchoires ou maxilles comprennent d'abord une pièce sensiblement rectangulaire, le corps de la maxille, dont le bord supérieur supporte une rangée de poils longs et denses et dont l'angle supéro-externe se prolonge par deux sortes de dents aiguës. Le corps de la maxille présente latéralement, et du côté externe, un appendice articulé, le palpe maxillaire, qui, chez le *Potamanthus*, est formé de trois segments. La lèvre inférieure comprend des lobes internes étroits, des lobes externes larges ; tous sont abondamment ciliés au

sommet. Latéralement s'étendent des palpes labiaux formés de trois articles. L'hypopharynx, ou langue, comprend une pièce médiane, échancrée au sommet, en forme de cœur, et deux pièces latérales à bords supérieurs et externes arrondis et pourvus de poils très denses.

Le thorax de la larve comprend les trois segments que l'on retrouve chez l'adulte. Le prothorax, rectangulaire, est bien individualisé. Le meso et le metathorax, soudés entre eux, ne sont faciles à voir que chez les larves très jeunes où les fourreaux alaires sont encore à l'état d'ébauches. Dès que ces fourreaux se développent, ils recouvrent d'abord le meso et le metathorax, et ensuite les premiers segments abdominaux, ainsi que le montre la figure 2, A.

L'abdomen est allongé et cylindrique ou plutôt tronconique, car il se rétrécit progressivement de la base à l'extrémité. La réduction est plus marquée sur les trois derniers segments. L'abdomen comprend dix segments. Le premier est difficile à délimiter du metathorax. Le dixième, rudimentaire, porte trois cerques dont la longueur atteint celle de l'abdomen. Chaque cerque multiarticulé est abondamment cilié sur ses faces externe et interne.

Les sept premiers segments abdominaux portent de chaque côté des expansions lamellaires, les branchies. La première paire de ces branchies est réduite. Elle atteint le tiers environ de la longueur de la deuxième branchie. Elle a une forme à peu près régulièrement cylindrique, légèrement renflée à son extrémité et recouverte de poils denses. Les branchies des autres paires comprennent chacune deux lamelles étroites, allongées, unies à leur base et bordées sur toute la longueur de leurs faces de franges longues et serrées (fig. 2, A).

Les pattes présentent les mêmes segments que les

pattes de l'adulte, c'est-à-dire un fémur assez large, un tibia et un tarse plus grêles. L'ensemble est plus robuste et plus trapu que les pattes de l'adulte. La première paire est un peu plus courte que les deux autres, contrairement à ce que l'on constate chez l'imago. Les tarses se prolongent par des ongles robustes et crochus.

La larve est colorée en jaune pâle. A la face supérieure de la tête, du thorax, de l'abdomen et des pattes apparaissent des zones pigmentées en brun plus ou moins foncé et qui donnent aux téguments l'aspect représenté sur la figure 2, A. Les larves âgées présentent, sur les parties latérales des segments abdominaux, une double rangée de points noir-brunâtre que l'on retrouve sur les faces latérales de l'adulte.

III. — LES VARIATIONS DE LA FORME

Les variations de la forme chez l'adulte. — J'insiste particulièrement ici sur les variations qui servent de base à la classification des Éphémères et sur celles que l'on retient parfois dans l'étude de la phylogénie de ce groupe.

D'abord la longueur du corps varie de façon très nette d'un groupe à un autre. *Potamanthus luteus*, dont le corps atteint 10 à 13 mm chez le mâle et 9 à 13 mm chez la femelle, est un Éphémère de taille moyenne par comparaison avec les plus petites espèces qui, dans le genre *Caenis*, ne dépassent guère 4 à 5 mm, et avec les plus grandes, qui atteignent 22 à 24 mm chez les *Ephemera*.

L'hypertrophie des yeux, très marquée chez le mâle, n'est pas constante. Chez les *Polymitarcys* et les *Ephemera*, les yeux du mâle sont à peine plus volumineux que ceux de la femelle. Cette hypertrophie de l'œil du

mâle atteint son maximum chez les Baetidés où l'œil ascalaphoïde de *Potamanthus* devient cylindrique, bien distinct de l'œil latéral ; à cet œil frontal, on donne le nom d'œil en turban (fig. 9, p. 39).

L'appareil buccal, atrophié, non fonctionnel, ne mérite pas de retenir l'attention, de même les variations minimales du thorax. Les caractères de l'abdomen demeurent aussi très constants. Je cite simplement les élargissements latéraux de certains segments abdominaux des *Oniscigaster*, Éphémère de Nouvelle-Zélande, parce que l'on a voulu voir dans ces formations des vestiges de lobes latéraux abdominaux de certaines formes fossiles.

Le nombre et la conformation des génostyles sont souvent retenus par les systématiseurs. C'est pourquoi il importe d'indiquer que ces génostyles sont généralement formés de trois ou quatre segments, le, ou les segments médians étant de beaucoup les plus longs. Mais ils peuvent être uniarticulés (cas des *Caenis* et des *Campsurus*), ou bien présenter six ou sept segments tels que Eaton les a figurés chez *Palingenia longicauda*. Enfin, l'extrémité de chacun des deux lobes du pénis peut présenter des sclérites plus ou moins allongés, aigus ou en forme de crochets.

Nous avons vu que chez *Potamanthus luteus* les soies caudales, au nombre de trois, d'égale longueur, dépassent très sensiblement la longueur du corps. Ces soies ou cerques peuvent atteindre deux et trois fois la longueur du corps (cas de *Cloeon*, de *Choroterpes*). La soie médiane est parfois plus courte que les cerques latéraux (*Baetis*) ou plus longue (*Caenis*). Elle peut faire défaut (*Epeorus*, *Cloeon*). Presque toujours, les cerques des mâles sont plus longs que ceux des femelles.

Les ailes sont généralement transparentes et irisées, telles les ailes des *Ephemerella*, des *Ephemera*. Un

secteur, le plus souvent le secteur costal, est parfois opalescent (*Ecdyonurus*) ; toute l'aile peut être opalescente, comme nous l'avons vu chez *Potamanthus*, ou même lactescente (*Caenis*) ou opaque, comme les ailes des *Oligoneuriella*. Mais il convient de préciser que, chez ces Éphémères, la mue subimaginale est incomplète. Elle s'effectue au niveau de la tête, du thorax et de l'abdomen ; mais les ailes conservent les téguments qui, normalement, sont expulsés avec la mue ; c'est pourquoi, dans ce cas particulier, les ailes de l'imagot ont l'aspect et l'opacité des ailes du subimago. Le bord des ailes, tout spécialement le bord inférieur, est glabre ; cependant, chez les *Caenis*, ce bord inférieur présente une ciliation dense et surtout développée au niveau du secteur cubito-anal.

Le plus grand nombre des Éphémères actuels possèdent deux paires d'ailes, la paire postérieure plus réduite que la paire antérieure. Comme nous le verrons plus loin, les Éphémères fossiles du Permien et du Jurassique étaient pourvus de deux paires d'ailes également développées. On admet que la réduction de la paire postérieure traduit un certain degré d'évolution.

Cette réduction est parfois très marquée, notamment chez les Baetidés, où la longueur de l'aile postérieure atteint à peine le septième de la longueur de l'aile antérieure. Chez les *Cloeon* et les *Caenis*, toute aile postérieure fait défaut.

L'étude de *Potamanthus luteus* nous a déjà montré que les ailes antérieures et postérieures portent de nombreuses nervures ; le plus grand nombre des Éphémères présentent une nervation aussi riche. Et l'on voit dans cette abondance de nervures un caractère primitif, que l'on constate d'ailleurs chez les formes fossiles. Cependant quelques groupes (*Caenis*, *Cloeon*, *Oligoneuriella rhenana*) présentent une nervation assez

simple ; il s'agirait là, dit-on, de formes évoluées. Cette affirmation est valable pour *Caenis* et *Cloeon* dépourvus

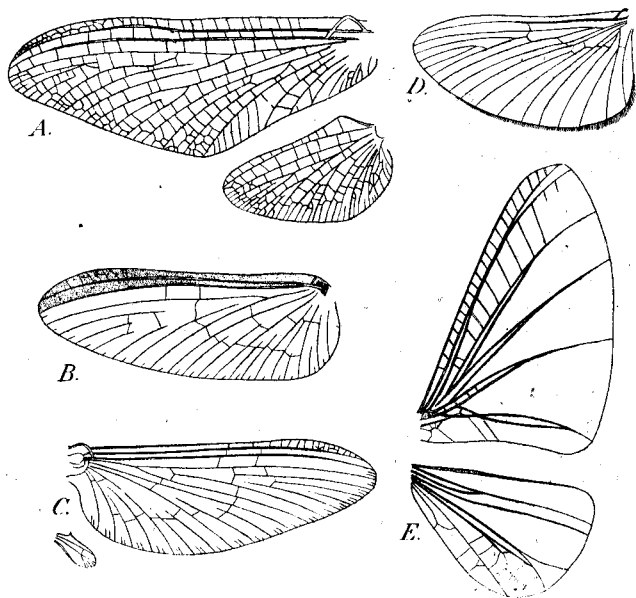


FIG. 3. — DIVERS TYPES D'AILES D'ÉPHÉMÈRES.

A. Ailes antérieure et postérieure de *Siphonurus lacustris*. — B. Aile de *Cloeon dipterum*. — C. Ailes antérieure et postérieure de *Baetis pumilus*. — D. Aile de *Caenis horaria*. — E. Ailes antérieure et postérieure d'*Oligoneuriella rhenana*.

d'aile postérieure, mais non pour *Oligoneuriella rhenana* dont l'aile postérieure atteint la moitié de la longueur de l'aile antérieure, et se trouve ainsi être l'une des plus grandes que l'on connaisse chez les Éphémères (fig. 3).

On retrouve dans tous les cas, aussi bien au niveau de l'aile antérieure qu'au niveau de l'aile postérieure les nervures principales que nous avons signalées chez *Potamanthus luteus*. Mais cette nervation a été différemment interprétée et, en raison de l'importance qu'elle revêt quant à la systématique des Éphémères, je crois utile de donner ici le tableau, dressé par Needham, qui résume ces diverses interprétations et permet d'en apprécier l'intérêt.

La figure 3 représente les principaux types de variation des ailes, quant à la réduction de l'aile postérieure et les dispositions des nervures.

La forme adulte de *Prosopistoma* vient d'être décrite. J'aurai à revenir (chap. III, p. 93) sur l'intérêt de cette espèce relativement au problème de l'Évolution. Mais il me paraît utile d'indiquer les principales caractéristiques de ses ailes, afin de permettre des comparaisons avec les autres types d'ailes d'Éphémères. Le *Prosopistoma foliaceum*, espèce européenne, possède deux paires d'ailes. Les ailes antérieures, triangulaires, présentent une nervation longitudinale composée de treize ou quatorze nervures, selon les auteurs. Ce sont des nervures

Suite de la légende de la figure 4 ci-contre :

La colonne C correspond aux travaux de COMSTOCK et NEEDHAM (1899), adoptés par MAC DUNNOUGH, LESTAGE, ULMER, SCHOENEMUND, CHOPRA, UENO, PHILLIPS et d'autres. La colonne M s'adresse aux travaux d'A. M. MORGAN (1912), adoptés par COMSTOCK. La colonne T donne le système de TILLYARD. La colonne E schématise le système d'EATON, exprimé en chiffres arabes. La colonne R, celui de REDTENBACHER, exprimé en chiffres romains. Les signes + et — de la dernière colonne indiquent les veines hautes et les veines basses. — A, anale ; C, costale ; Cu, cubitale ; M, médiane ; of, fourche externe du secteur radial ; RI, première radiale ; Rs, secteur radial ; Sc, sous-costale.

principales, bien distinctes, les nervures hautes alternant régulièrement avec les nervures basses. Du bord postérieur de l'aile partent des nervures longitudinales courtes, fines, assimilables à des nervures marginales. Les nervures transversales, généralement présentes et parfois si nombreuses chez les autres Éphémères, font ici complètement défaut. De même les ailes postérieures, petites, lancéolées, paraissent bien ne posséder que des nervures longitudinales.

Les pattes sont généralement grêles et inégales ; la paire antérieure étant la plus longue, dans les deux sexes, mais principalement chez le mâle. Le nombre des articles du tarse a quelque importance. C'est ainsi que les cinq articles du tarse des Ecdyonuridés aident à leur identification. Le dernier article se termine par deux ongles de forme souvent différente, l'un en palette, l'autre en crochet, caractère important dans la systématique de certains groupes, tels les Leptophlébidés. Les pattes peuvent être atrophiées à tel point qu'il devient impossible d'individualiser les divers segments, c'est ce que réalisent certains *Oligoneuriella*.

Les variations de la forme chez la larve. — Ces variations sont très étendues ; elles portent sur la forme générale du corps, le nombre, la disposition et la structure des branchies, les particularités des pièces buccales, le nombre, la longueur et l'importance de la ciliation des cerques ; toutes ces variations interviennent dans les tableaux de détermination des larves et ont

Suite de la légende de la figure 5 ci-contre :

A. *Oligoneuriella rhenana*. — B. *Caenis macrura*. — C. *Epeorus torrentium*. — D. *Baetis gemellus*. — E. *Thraulius bellus*. — F. *Habroleptoides modesta*.

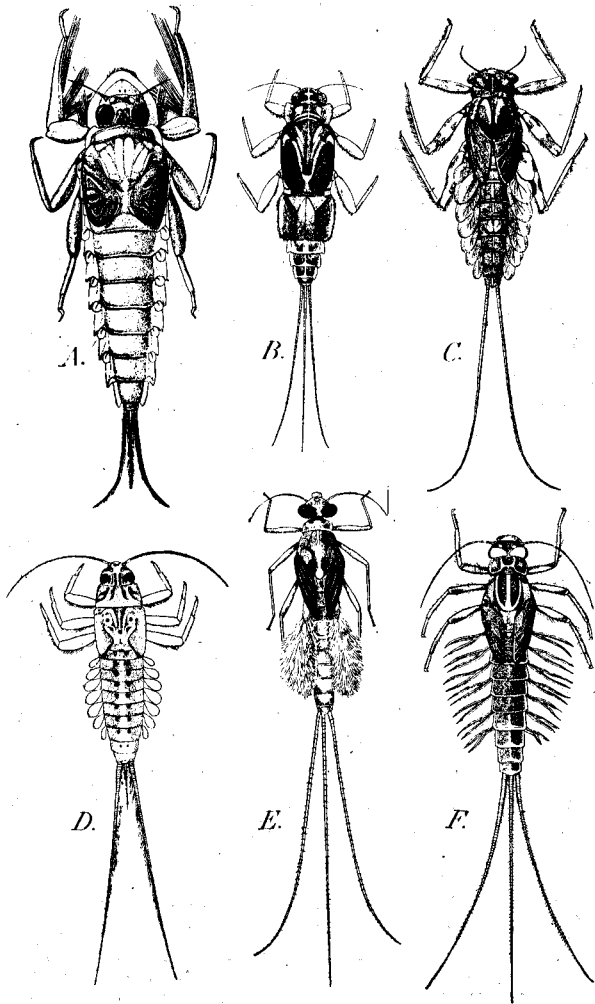


FIG. 5. — DIVERS TYPES DE LARVES D'ÉPHÉMÈRES.
 [Voir la suite de la légende au bas de la p. 28 ci-contre.]

fait l'objet de diverses interprétations et discussions quant au problème de l'adaptation des larves à leur milieu.

Le corps allongé, en forme de fuseau, caractéristique de la larve de *Potamanthus*, se retrouve chez de nombreux Éphémères, tels les Éphéméridés, les Baetidés, les Leptophlébidés. Dans ce cas, les yeux, tout comme chez *Potamanthus*, sont placés latéralement, de chaque côté de la tête. Le corps, y compris la tête, peut être déprimé, aplati dorso-ventralement. Les Heptagénidés (*Heptagenia*, *Ecdyonurus*, *Epeorus*) présentent une telle conformation (fig. 5). Généralement les trois segments, tête, thorax et abdomen, sont bien distincts, tout aussi distincts que nous les avons vus chez *Potamanthus* (fig. 2, p. 19) et chez *Baetis* ou *Epeorus* (fig. 5); chez *Prosopistoma* un prolongement du mésothorax forme une carapace qui recouvre toute la face dorsale et donne à cette larve l'aspect d'un Crustacé, groupe dans lequel elle a été classée pendant près de deux cents ans (fig. 18, p. 75).

Ce sont les variations des branchies qui méritent le plus de retenir l'attention, en raison de leur importance systématique et écologique.

Les *Prosopistoma*, où les branchies invisibles sont recouvertes par la carapace dorsale, mis à part, l'ensemble des branchies des larves d'Éphémères, à insertion dorso- ou latéro-abdominale, est facile à observer. Le nombre le plus fréquemment réalisé est de sept

Suite de la légende de la figure 6 ci-contre :

A. *Baetis*. — B. *Clocon*. — C. *Thraul*. — D. *Habrophlebia*.
 — E. *Potamanthus*. — F. *Ephemerella*. — G. *Choroterpes*. —
 H. *Ecdyonurus*. — I. *Heptagenia*. — J. Branchies annexées
 à la maxille d'*Oligoneuriella*. — K. Lamelle et filaments bran-
 chiaux d'*Oligoneuriella*.

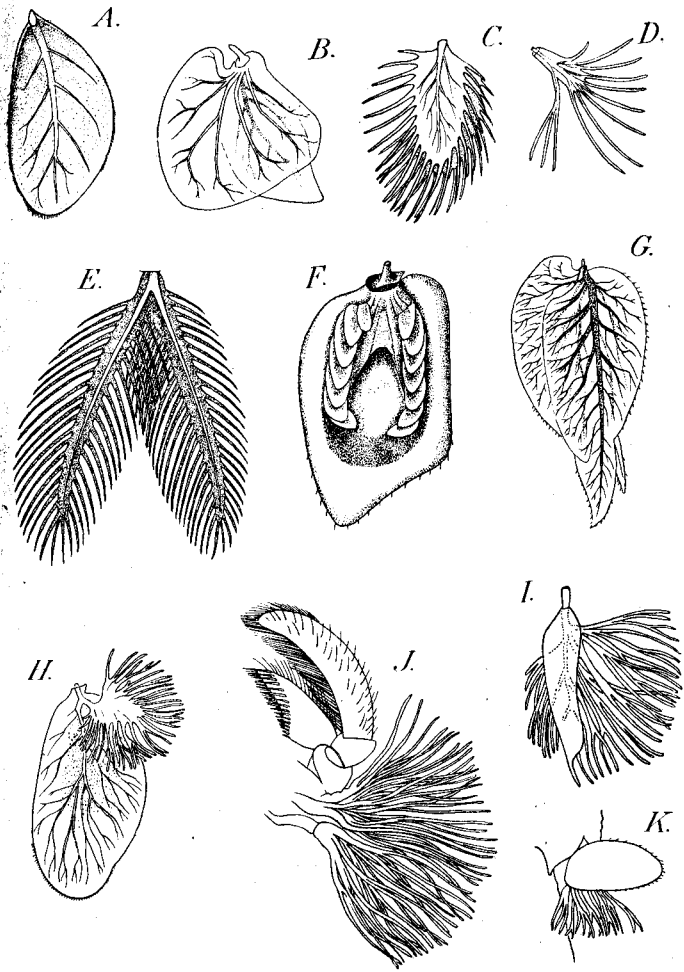


FIG. 6. — DIVERS TYPES DE BRANCHIES D'ÉPHÉMÈRES.
 [Voir la suite de la légende au bas de la p. 30 ci-contre.]

paires, la première paire pouvant être réduite et atrophiée (cas des *Potamanthus* et des *Ephemera*). On peut ne compter que six paires de branchies (*Caenis*) ou cinq paires (*Ephemerella*).

Ces branchies sont parfois fort simples, une lamelle de contour arrondi ou ovalaire avec un réseau trachéen plus ou moins développé (*Baetis*, *Centroptilum*). Pour une même branchie, la lamelle est parfois double (*Cloeon*). La lamelle inférieure peut être remplacée par un faisceau de fibrilles (*Heptagenia*, *Ecdyonurus*, *Epeorus*, chez lesquels le développement plus ou moins marqué du système de fibrilles aide à distinguer ces trois genres). Les lamelles, au lieu de présenter un contour net et régulier, comme les lamelles de *Baetis*, se prolongent par des fibrilles, on les dit alors plumeuses (*Ephemera*, *Polymitarcys*). Ou bien encore, chaque branchie se compose d'une lamelle chitineuse plus ou moins quadrangulaire concave à la face inférieure, qui abrite deux séries divergentes de microlamelles (*Ephemerella*). Chez les *Caenis*, on observe une disposition encore différente : la première paire de branchies est atrophiée, un simple moignon, comme chez *Potamanthus* ; la deuxième paire, énorme, rappelle une élytre de Coléoptère, avec une carène à la face dorsale ; les quatre autres paires de branchies sont formées d'une lamelle ovale dont le bord externe se prolonge par des fibrilles plus ou moins ramifiées. Enfin, chez *Oligoneuriella*, en plus des sept paires de branchies insérées sur le bord latéro-dorsal de l'abdomen, et formées chacune d'une lamelle chitineuse et d'un faisceau de fibrilles, existent des branchies auxiliaires composées d'un amas de fibrilles insérées à la base de chaque palpe maxillaire.

La figure 6 permet d'apprécier l'ensemble de ces variations.

Des variations des pièces buccales, seule la morphologie comparée des mandibules mérite d'être signalée. Ces mandibules ne dépassent généralement pas le bord antérieur de la tête, mais elles peuvent acquérir un développement considérable, dépasser la tête d'une longueur au moins égale à cette longueur, ou mieux encore chez certaines formes tropicales (*Euthyplocia*) atteindre deux fois la hauteur de la tête.

Les pattes sont généralement grêles et fragiles (*Potamanthus*, *Baetis*) (fig. 2 et 5). Par dilatation des fémurs et raccourcissement des tarse, elles paraissent courtes et trapues dans certains cas (*Ephemera*, *Ecdyonurus*, *Torleya*) (fig. 16, 23 et 26).

Enfin les cerques, le plus souvent au nombre de trois, se réduisent parfois à deux (*Epeorus*, certains *Baetis*, où le cerque médian est particulièrement réduit). La longueur des cerques, rapportée à la longueur du corps, la longueur et la densité des cils qui les recouvrent sont aussi très variables.

Dans toutes ces variations, divers auteurs ont vu des adaptations étroites au mode de vie des larves. Nous verrons plus loin (chap. V) ce que l'observation des Éphémères apporte à l'étude du problème de l'adaptation. Notons déjà — ce qui présente quelque intérêt pour l'étude du problème de l'espèce — que, chez les Éphémères, les larves présentent des variations morphologiques beaucoup plus nombreuses et beaucoup plus étendues que les imagos.

Les variations de la forme des œufs. — Les œufs des Éphémères diffèrent beaucoup d'une espèce à l'autre quant à leurs aspects, à tel point que Needham a pu établir un tableau dichotomique pour la détermination des œufs des Éphémères de l'Amérique du Nord.

Les variations portent sur la forme, sphérique, ovale,

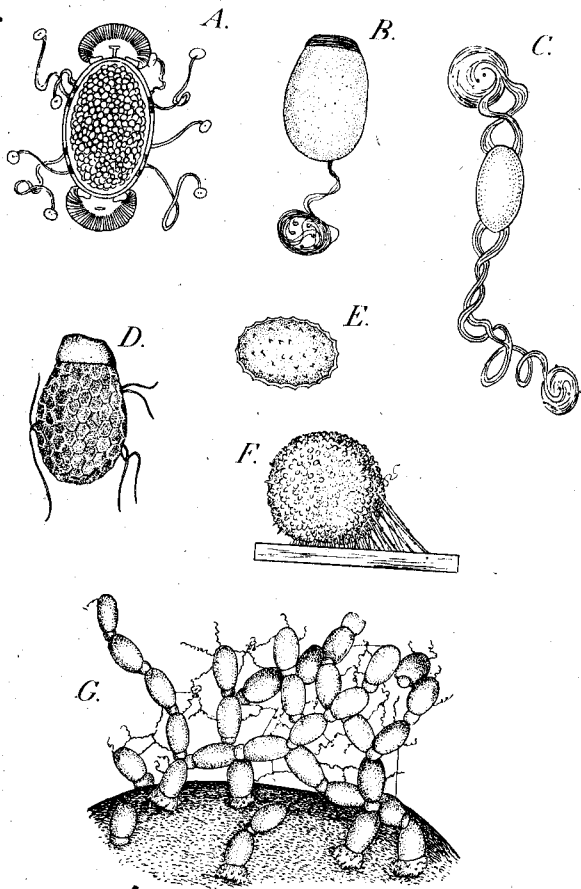


FIG. 7. — DIVERS TYPES D'ŒUFS D'ÉPHÉMÈRES.
 A. *Potamanthus luteus*. — B. *Caenis perpusilla*. — C. *Caenis incus*. — D. *Tricorythodes allectus*. — E. *Prosopistoma foliaceum*. — F. *Isonychia christina*. — G. Ponte d'*Ephemerella rotunda*. (D'après BENGTSOON, GRÉNACHER, NEEDHAM, PICTET, VAYSSIÈRE.)

elliptique, sur l'aspect du chorion, lisse, rugueux, ponctué ou tuberculé. L'un des pôles peut être tronqué, ou surmonté d'un épithème. Les prolongements qui partent souvent des extrémités peuvent former des filaments très longs qui fixent les œufs au substrat, pierres ou plantes aquatiques, ou qui, s'enchevêtrant avec les filaments des autres œufs de la même ponte, forment un réseau plus ou moins serré. La figure 7, qui présente les principales variations de la forme des œufs d'Éphémères, montre la disposition de ces systèmes d'accrochage chez *Isonychia christina* et *Ephemerella rotunda*.

IV. — ANATOMIE INTERNE

Cet ouvrage n'étant pas un traité de Zoologie descriptive, l'étude de l'anatomie interne des Éphémères sera réduite à un examen rapide des particularités de structure qui présentent un intérêt biologique. Pour une documentation complète sur l'anatomie et l'histologie comparée des divers organes des Éphémères, il suffit de se reporter à l'important et relativement récent ouvrage de Needham, Traver et Hsu. J'apporterai ici simplement quelques données relatives au tube digestif, aux organes reproducteurs, aux yeux, à l'organe de Palmen dit d'équilibration.

Le tube digestif est fort simple. C'est un tube droit qui s'étend de la bouche, à l'extrémité antérieure du corps, à l'anus, à l'extrémité postérieure (fig. 8, B). Il comprend trois parties, l'une antérieure, le stomodeum, une moyenne, le mesenteron, une postérieure, le proc-todeum. Les deux parties extrêmes, antérieure et postérieure, ont un diamètre fort réduit et leurs parois sont épaisses. La partie médiane, qui correspond à

l'intestin moyen, est fortement dilatée et pourvue de parois très minces. Nous avons vu (p. 14) que les pièces buccales sont atrophiées — mais, contrairement

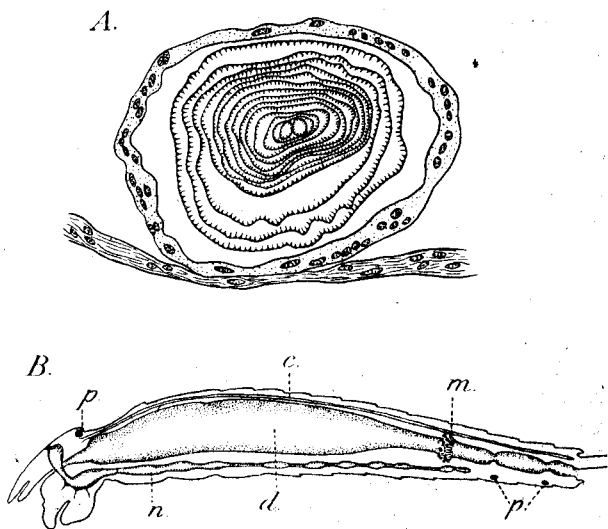


FIG. 8. — A. COUPE A TRAVERS L'ORGANE DE PALMEN DE LA TÊTE, d'après NEEDHAM, TRAVER et HSU.

B. COUPE LONGITUDINALE SCHÉMATIQUE D'UN ÉPHÉMÈRE ADULTE, destinée à montrer la forme et les rapports anatomiques du tube digestif et des organes de Palmen, d'après NEEDHAM, TRAVER et HSU.

c, cœur ; *d*, tube digestif ; *n*, système nerveux ; *m*, tube de Malpighi ; *p*, organe de Palmen.

à certaines affirmations, la bouche n'est pas oblitérée. Cependant l'imago n'absorbe aucune nourriture et son tube digestif est rempli d'air. Ce fait a permis aux zoologistes qui veulent à tout prix attribuer un rôle

précis à une disposition anatomique, d'échafauder l'hypothèse suivante : Les parois de la partie antérieure du tube digestif sont épaisses, constituées par des faisceaux musculaires dilatateurs et des faisceaux annulaires sphinctériens, et l'on admet que cet ensemble fonctionne comme une sorte de pompe pour régler l'accès de l'air dans l'intestin moyen dilaté. Quant à l'intestin postérieur, sa musculature puissante s'opposerait à la sortie de l'air. Et l'on admet aussi que cet ensemble implique une diminution de la densité du corps de l'Éphémère. Le tube digestif deviendrait ainsi une sorte d'appareil aérostatique qui faciliterait les évolutions des imagos et particulièrement le vol nuptial. Cette interprétation est parallèle à celle que l'on a donnée de la vessie gazeuse de nombreux Poissons, organe qui est aussi une annexe du tube digestif, auquel on a attribué un rôle hydrostatique propre à faciliter les mouvements de montée et de descente des Poissons. On sait actuellement que ce rôle hydrostatique est purement imaginaire et l'on pouvait s'en douter depuis longtemps par la simple comparaison des espèces pourvues de vessie gazeuse et des espèces qui en sont dépourvues normalement, bien que vivant dans les mêmes milieux, et qui ont un comportement identique.

Et, de même, faut-il remarquer que les Éphémères à tube digestif « aérostatique » sont, parmi l'ensemble des Insectes, ceux qui volent le moins et le plus lentement ; et bien d'autres espèces effectuent un vol nuptial de plus grande amplitude que les Éphémères avec un tube digestif normal.

Cependant, Palmen attribue un autre rôle à la poche d'air du tube digestif. Celle-ci, en appuyant sur les gonades, transmettrait les pressions exercées par la contraction des muscles de l'abdomen et faciliterait l'expulsion des produits sexuels. Il se peut, mais la

ponte est au moins aussi rapide chez de nombreux Insectes à tube digestif non dilaté.

L'appareil reproducteur des Éphémères se caractérise par son extrême simplicité où l'on voit un état très primitif dont l'ensemble des Insectes donne peu d'autres exemples. C'est là un caractère à retenir quant au problème de la phylogénie des Éphémères. Les organes et conduits génitaux restent bien distincts et séparés sur tout leur trajet. Ils s'ouvrent par deux pores bien individualisés dont la situation dans les deux sexes a été précisée précédemment (p. 15) au cours de l'étude de la morphologie externe. Les ovaires sont formés d'un grand nombre d'ovarioles. Ils sont, même chez la nymphe âgée et le subimago, à tel point gonflés d'œufs mûrs, qu'ils emplissent la presque totalité du corps depuis l'arrière de la tête jusqu'à l'extrémité de l'abdomen. Les glandes annexes des conduits génitaux font en général défaut. On a cependant signalé un *receptaculum seminis* près des oviductes d'une espèce américaine, les *Campsurus*.

Les yeux sont les organes les plus caractéristiques des Éphémères. Les particularités de leur conformation n'ont d'équivalents dans aucun autre groupe d'Insectes. Nous avons vu (p. 13) que les yeux de *Potamanthus luteus* sont très différents, quant à leur volume, chez le mâle et chez la femelle. Les yeux hypertrophiés des mâles, dits yeux ascalaphoïdes, constituent un caractère sexuel secondaire qui apparaît déjà chez la larve âgée. Ces yeux ascalaphoïdes sont séparés des yeux latéraux normaux par un sillon à peine marqué (fig. 1). Mais il peut arriver que ce sillon soit suffisamment large et profond pour séparer complètement l'œil frontal de l'œil latéral. L'œil frontal, bien

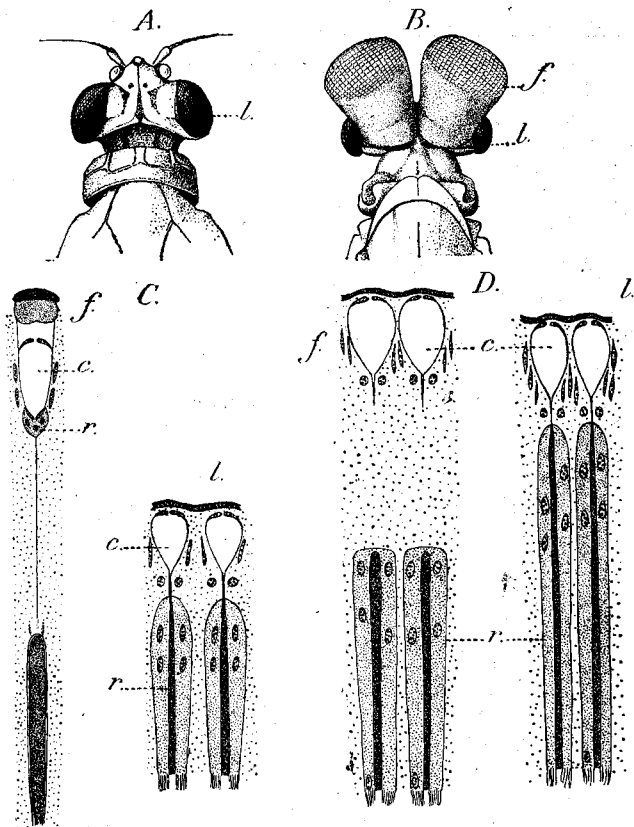


FIG. 9. — YEUX D'ÉPHÉMÈRES.

A. Tête de *Cloeon* femelle ; vue dorsale. — B. Tête de *Cloeon* mâle, vue dorsale. — C. Ommatidies de *Cloeon dipterum*. — D. Ommatidies de *Potamanthus luteus*.

c, cône cristallin ; — f, œil frontal ; — l, œil latéral ; — r, rétine.

individualisé, prend alors le nom d'œil en turban. Les yeux des *Cloeon* et des *Baetis* en donnent des exemples (fig. 9).

La structure des yeux ascalaphoïdes et des yeux en turban mérite de retenir l'attention en raison de l'interprétation physiologique que l'on en a donnée en les opposant aux yeux latéraux. On admet que ces derniers seraient composés d'ommatidies à vision par apposition, selon la théorie d'Exner, c'est-à-dire qu'ils fonctionneraient pour la vision des objets rapprochés et la vision diurne. Quant aux yeux frontaux, ils seraient formés d'ommatidies à vision par superposition et serviraient à la vision des objets éloignés et à la vision en basse lumière. Ces interprétations se répètent dans les traités classiques de Zoologie et l'on va jusqu'à considérer les différences anatomiques et fonctionnelles entre les yeux frontaux et les yeux latéraux comme un processus d'accommodation.

Ces affirmations méritent d'être soumises à un examen précis de la structure des yeux frontaux, pratiqué sans idée préconçue. Cet examen révèle les faits suivants.

Dans les yeux en turban, les parties réfringentes des ommatidies, cornéules et cônes-cristallins, et les cellules pigmentaires qui leur sont annexées, correspondent au schéma général d'une ommatidie d'œil d'Insecte ; mais la situation et la structure de la rétine suscitent quelques remarques. La rétine apparaît au contact immédiat de la partie profonde du cône-cristallin et forme une cupule qui entoure la base de ce cône (fig. 9, C). La rétine se prolonge vers la profondeur de l'œil par un mince filament dont la longueur atteint environ la moitié de la hauteur totale de l'ommatidie. Ce filament s'élargit ensuite et entre en contact avec le rhabdôme. Celui-ci, long, assez large est entouré par

une très mince couche de protoplasme, reste des cellules de la rétine (fig. 9, C). Toutes les ommatidies d'un œil en turban sont semblables.

De cet ensemble de constatations, deux remarques se dégagent : 1° La rétine, dans sa partie fonctionnelle, est très réduite ; 2° Cette rétine vient au contact immédiat du cône-cristallin ; elle réalise les dispositions qui conditionnent la vision diurne par apposition. Le système pigmentaire de ces ommatidies est aussi celui d'un œil de vision diurne. On ne peut donc ranger les yeux en turban parmi les yeux à vision nocturne, par superposition, comme le veut une théorie devenue classique.

Dans les yeux ascalaphoïdes, tels les yeux de *Potamanthus luteus* (fig. 1, D, f), il convient de distinguer une zone centrale et une zone périphérique. Les parties réfringentes externes, cornéules, cônes-cristallins, et le système pigmentaire, sont comparables à ceux des yeux en turban. Mais, toute cupule rétinienne fait défaut. Un mince filament prolonge le cône-cristallin vers la profondeur et baigne dans une substance granuleuse qui occupe le tiers de la hauteur de l'ommatidie tout entière. La rétine apparaît dans la partie profonde de cette zone. Elle entoure le rhabdôme. La structure du noyau, du protoplasme, du rhabdôme, est celle des mêmes régions d'une ommatidie typique (fig. 9, D). La zone latérale qui entoure la zone centrale que nous venons de décrire brièvement correspond aux deux tiers du volume de l'œil ascalaphoïde. Elle est formée d'ommatidies correspondant au type d'organisation d'une ommatidie typique (fig. 9, D). De l'étude de ces yeux ascalaphoïdes, on peut conclure : 1° que la rétine de la zone centrale est très réduite et que son rôle physiologique est très limité ; 2° que la rétine des zones latérales vient au

contact du cône-cristallin. Il s'ensuit que sur les deux tiers environ de sa surface l'œil fonctionne en vision diurne par apposition, contrairement à l'opinion répandue qui fait de l'œil ascalaphoïde, comme de l'œil en turban, un organe de vision nocturne qui donnerait des images par superposition.

Nous rapprocherons ultérieurement ces constatations histophysiologiques du comportement des diverses espèces d'Éphémères lorsque nous aborderons (p. 149) le problème de l'adaptation.

L'organe de Palmen. — Cet organe, très spécial aux Éphémères, est une dépendance du système trachéen. Dans la tête, le thorax et l'abdomen, existent deux grands troncs latéraux. Au niveau de la tête, ils donnent des rameaux qui se croisent en dessinant un X, un peu en arrière du cerveau et des yeux, et au-dessus de l'œsophage. Au point de croisement se place l'organe de Palmen céphalique (fig. 8, A). Il comprend un corpuscule chitineux formé d'un nodule central bilobé et entouré de couches concentriques de chitine. Le nombre de ces couches correspond au nombre de mues échelonnées au cours de la vie larvaire.

Chez la larve, on peut voir à la face ventrale des 8^e et 9^e segments deux organes de Palmen atteignant chacun la moitié de la taille de l'organe de Palmen céphalique. Ils sont situés sur la ligne médiane dans deux rameaux trachéens transverses qui unissent les deux troncs latéraux.

On a voulu établir une analogie entre l'organe de Palmen chitineux et les statolithes et otolithes formés de concrétions calcaires. Toujours par analogie, on a attribué à cet organe un rôle dans l'équilibration : il permettrait à l'adulte de modifier et diriger sa position dans l'espace lors des mouvements de montée et de

descente des vols crépusculaires. Cette interprétation est à vérifier par l'expérience. Quant aux organes céphaliques et abdominaux des larves, leur rôle n'a pas encore été précisé.

CHAPITRE II

COMMENT VIVENT LES ÉPHÉMÈRES

I. — LA VIE DE L'ADULTE

Les Éphémères à l'état d'Insectes ailés sont connus surtout par la brièveté de leur vie, leur activité crépusculaire ou nocturne, leurs danses qui précèdent le vol nuptial et la ponte. Leurs chutes massives et spectaculaires, en certaines régions, constituent les chutes de manne. Examinons, avec quelques détails, ces différentes particularités de l'activité des Éphémères.

La durée de la vie. — Elle correspond, selon une opinion couramment répandue, à la durée d'un coucher de soleil. Cette brièveté d'existence est parfois un peu exagérée. Déjà, Benjamin Franklin¹ parlait d'un vénérable Éphémère qui vécut 420 minutes, soit 7 heures. Il est vrai que, lui prêtant une certaine capacité de réflexion philosophique, il lui fait dire : combien de nous subsistent-ils si longtemps... ?

Eaton reconnaît aussi aux Éphémères la possibilité de vivre plus des trois ou quatre heures qu'on leur accorde généralement. Il rapporte l'observation de Curtis qui a conservé vivant, en captivité, un exemplaire femelle de *Cloeon* pendant trois semaines, mais avec une activité très ralentie dès le troisième ou qua-

1. *Smyth's Writings of Benjamin Franklin*, vol. 10, p. 408.

trième jour, délai maximum de survie dans la plupart des cas. J'ai observé des faits semblables en élevant dans une atmosphère suffisamment humide des imagos mâles et femelles de *Cloeon dipterum*. Une survie de trois semaines est exceptionnelle. En réalité, les individus peuvent rester actifs pendant deux ou trois jours et demeurer à peu près immobiles, mais encore vivants, pendant une semaine, dans un grand nombre de cas.

Chez *Baetis vernus* et *Paraleptophlebia submarginata*, la survie n'a jamais dépassé quatre jours, dans mes élevages.

Eaton établit une corrélation entre la durée de la vie du subimago et de l'imago. Lorsque le subimago vit de douze à vingt-quatre heures, l'imago subsisterait, facilement plus d'un jour. Lorsque la transformation du subimago en imago suit immédiatement l'éclosion du subimago, le stade imaginal serait réduit à quelques heures. Mes observations personnelles s'accordent parfaitement avec l'opinion d'Eaton. En élevant *Ephemera vulgata*, j'ai constaté que la durée de la vie subimaginale s'étend entre dix-huit et vingt-quatre heures, j'ai pu conserver des imagos mâles pendant trois jours. La durée de la vie des imagos femelles atteint rarement quarante-huit heures. En revanche, j'ai assisté à des éclosions massives de subimagos de *Caenis horaria*, aux premières heures du jour sur les bords de la Saône, en Côte-d'Or, éclosions immédiatement suivies de la métamorphose en imagos. Ceux-ci commençaient alors leurs danses et disparaissaient entre 8 et 9 heures du matin.

Les heures d'activité. — On attribue généralement une activité crépusculaire ou nocturne aux Éphémères. Ils constituent, en effet, une partie importante de la faune ailée qui évolue autour des sources de lumière intense

(lampadaires, phares d'automobile) les soirs des chaudes journées d'été ; car ces Insectes, comme beaucoup d'animaux nocturnes, manifestent un phototropisme positif très net. Cependant les observations abondent, relatives à des vols d'Éphémères à toutes les heures du jour. Déjà Needham, Traver et Hsu, étudiant le comportement d'une espèce américaine, *Callibaetis fluctuans*, signalent des essaims évoluant dans le soleil d'une belle fin d'après-midi. L. de Boisset a vu voler des *Choroterpes* à toutes les heures de la journée, mais surtout l'après-midi, comme les *Siphonurus*, alors que les *Baetis*, eux, semblent préférer le début des matinées.

A ce sujet, j'ai fait de nombreuses observations, dont voici quelques-unes :

Les *Cloeon dipterum* peuvent effectuer leur danse à toutes les heures du jour.

Schoenemund a signalé qu'en août 1928, il a vu se produire des métamorphoses de *Caenis horaria* pendant toute la journée sur les bords de l'Elbe, à Dresde ; j'ai suivi le comportement de cette espèce dans deux régions de France assez différentes, la vallée de la Saône, à Saint-Jean-de-Losne (Côte-d'Or), et la vallée de l'Allier près d'Issoire (Puy-de-Dôme). Sur les bords de la Saône, en juillet et août 1942, j'ai observé des essaims fort importants, beaucoup plus importants qu'au crépuscule, ou tout autre moment de la journée, le matin entre 5 et 7 heures (heures solaires). En Auvergne, j'observe de semblables manifestations exclusivement au crépuscule. Comment expliquer ces variations dans les heures d'éclosion et les heures d'activité, pour une même espèce ? Ces variations se manifestent entre individus de régions assez différentes quant au climat : dans la partie de l'Auvergne où elles ont été faites, l'atmosphère est en général plus sèche, les nuits et les matins, en juillet et août, sont plus frais qu'à Saint-Jean-

de-Losne, l'écart entre les températures diurne et nocturne est également plus accusé. Et l'on verra à diverses reprises, dans les pages qui vont suivre, le rôle que les conditions atmosphériques peuvent jouer dans le déterminisme de l'activité des Éphémères et de leurs métamorphoses.

Il semble que l'altitude — avec toutes les variations de température, de luminosité et de degré hygrométrique qu'elle comporte — intervienne aussi. A cet égard, j'ai observé en diverses régions le comportement de *Baetis pumilus* et *Baetis alpinus*, dont les larves vivent dans la Couze Pavin, un torrent de la région des Monts Dorés, en Auvergne. Dans la région d'Issoire, à 400 mètres d'altitude, les imagos effectuent leur vol à l'approche du crépuscule. A Besse, à 1 000 mètres, les vols nombreux et importants ont souvent lieu le matin, au lever du soleil, se poursuivent jusqu'à 11 heures environ, cessent pendant les heures chaudes de la journée, et reprennent vers 17 heures, pour ne s'arrêter qu'au coucher du soleil.

De même, *Ephemerella ignita*, exclusivement crépusculaire à Issoire, en juillet et août, est actif à Besse le matin, en fin d'après-midi jusqu'aux derniers rayons du soleil.

Pour une même espèce, provenant d'une même station, les heures d'activité varient avec la saison. *Centroptilum pennulatum* de la vallée de l'Allier évolue exclusivement aux approches du couchant en juillet et au début d'août. En septembre, des vols massifs peuvent être observés dès le milieu de l'après-midi.

Le vol et la ponte. — On ne saurait séparer ces deux aspects de l'activité des Éphémères. Le vol n'est que le prélude à l'accouplement et à la ponte.

Le vol des Éphémères se confond souvent avec les

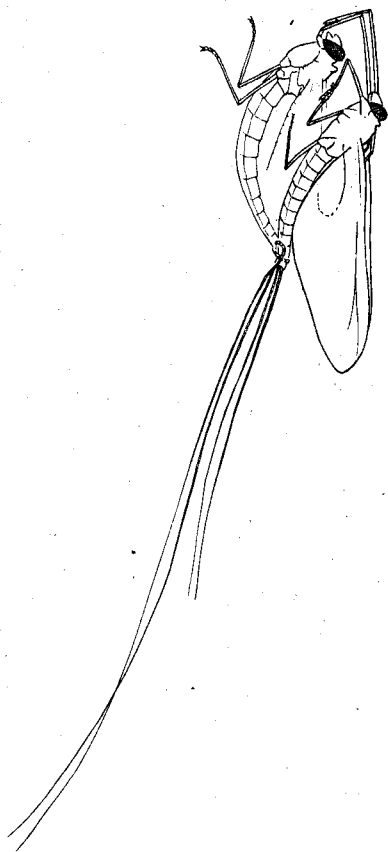


FIG. 10. — ACCOUPLEMENT DE *Rhitrogena*
(= *Cinygmula*) *mimus*, d'après NEEDHAM
et DESPAX.

danses que ceux-ci effectuent sur place dans un espace très restreint. Cependant les Éphémères sont capables de vols dirigés, qu'ils effectuent en direction presque rectiligne, parcourant parfois des distances de plusieurs kilomètres. Je reviendrai plus loin sur ces déplacements en résumant ce que l'on sait actuellement des migrations des Éphémères.

Les danses se caractérisent, en général, par une série de mouvements de montée et de descente : montée rapide, où les ailes jouent un rôle actif, et descente passive

plus ou moins lente. Ces mouvements répétés sans arrêt à travers les rayons du soleil qui font briller les ailes des Insectes sont souvent fort gracieux, tel le vol des *Choroterpes* dont le nom est significatif : « Qui aime la danse ».

Chez quelques espèces, les mouvements ne s'effectuent pas dans le sens vertical, mais plutôt dans le sens horizontal ; tels sont les *Ephemerella* qui font des mouvements de va-et-vient de quelques mètres d'amplitude au-dessus du lieu de ponte. Le vol des *Oligoneuriella* est peu différent, dans son orientation, quoique beaucoup plus rapide. Voici ce qu'en dit A.-J. Gros qui l'a fort bien observé : « Pas de gracieux balancements verticaux, mais une ruée vers l'amont, un brusque demitour à la tête du courant, même vol vers la fin du rapide et nouvelle volte-face dès qu'apparaît l'eau calme ; tout ceci à un mètre ou deux au-dessus de la surface ».

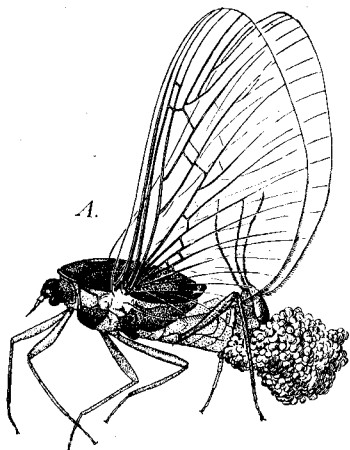
Les *Oligoneuriella* se comportent de semblable manière lorsque, s'écartant de la rivière, ils viennent évoluer sur une surface réfléchissant les derniers rayons solaires, telle une route bitumée.

Certaines espèces de grande taille, *Ephemerella*, *Epeorus*, *Ecdyonurus*, et parfois aussi les *Potamanthus* peuvent au cours du vol pendulaire s'élever jusqu'à 8 à 10 m de hauteur.

Il est à noter que, dans tous les cas, les évolutions se font la tête tournée face au vent. Les Éphémères se comportent ainsi comme de nombreux Insectes appartenant aux groupes les plus divers.

C'est au cours de ces danses que s'effectue l'accouplement (fig. 10). Les mâles se plaçant sous les femelles les saisissent à la tête ou au thorax à l'aide de leurs pattes antérieures, et à l'extrémité de l'abdomen en se servant de leurs gonopodes. La ponte suit immédiatement l'accouplement.

A.



B.

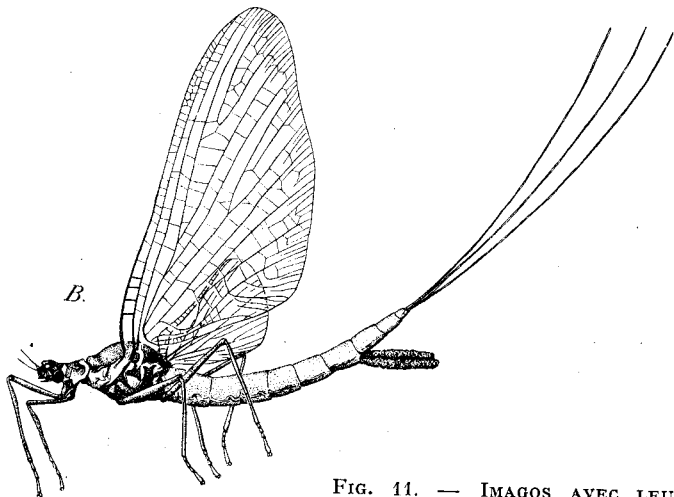


FIG. 11. — IMAGOS AVEC LEUR PONTE.

A. *Caenis horaria*. — B. *Ephemera vulgata*.

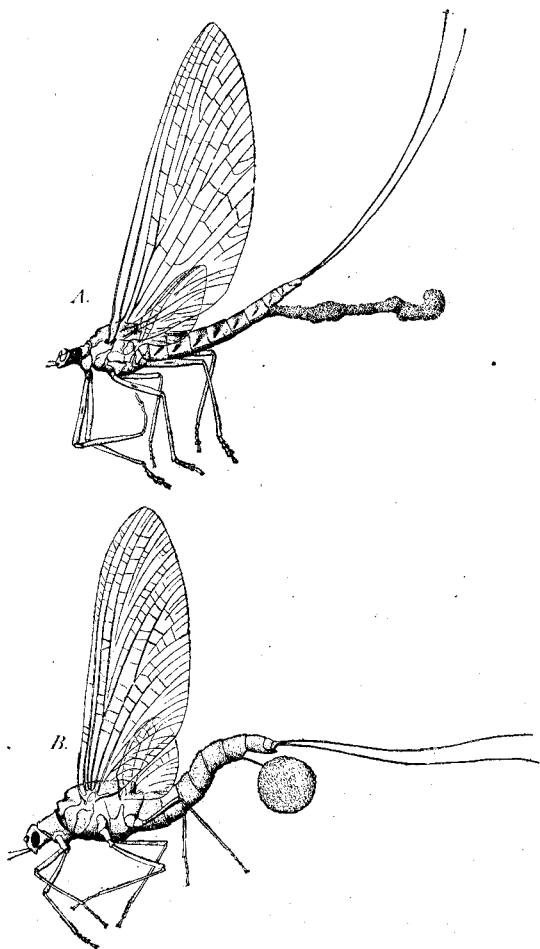


FIG. 42. — IMAGOS AVEC LEUR PONTE.

A. *Rhitrogena alpestris*. — B. *Ephemerella ignita*.

Il est facile d'observer des femelles évoluant avec leur masse d'œufs suspendus à l'extrémité postérieure de l'abdomen. Chez *Ephemerella ignita*, ce sont deux amas sphériques verdâtres, plus ou moins foncés. Chez *Ephemerella vulgata* et *Polymitarcys virgo*, on observe deux cylindres formés d'œufs agglutinés qui semblent prolonger postérieurement l'abdomen. *Oligoneuriella rhenana* expulse un amas, sans forme définie, d'œufs de couleur jaune orangé qui tranche sur la teinte gris fumée du corps et des ailes de l'Insecte. *Caenis horaria* émet aussi une masse d'œufs agglutinés qui colle en quelque sorte l'Insecte s'il se pose avec sa masse d'œufs sur un substrat solide (fig. 11 et 12).

La ponte s'effectue de diverses manières selon les espèces.

La figure 13 schématise l'ensemble des mouvements qu'effectue *Heptagenia hebe* au cours de cet acte : après une série de mouvements alternés de montée et de descente, la femelle gagne la surface de l'eau qu'elle survole un certain temps en remontant le courant, puis elle s'élève à nouveau. Ces mouvements s'observent, avec peu de modifications, chez *Ephemerella ignita*, *Polymitarcys virgo*.

La masse d'œufs peut être émise en une seule fois (*Ephemerella*), en plusieurs fois (*Ephemerella*, *Ecdyonurus*). La femelle immerge à plusieurs reprises l'extrémité de l'abdomen. C'est ce que Rousseau appelle « la ponte en surface », par opposition à la « ponte en série sur support immergé » pratiquée par les *Baetis*. La femelle plonge alors le long d'une pierre partiellement immergée et dépose ses œufs sous l'eau. Après quoi, elle tend à regagner la surface, très souvent sans y parvenir. On admet que, pour plonger, elle replie ses ailes le long de l'abdomen, qu'elle enveloppe ainsi d'une couche d'air. Cette pellicule d'air lui servirait ensuite de flotteur pour

regagner la surface de l'eau après la ponte et s'y maintenir, avant de tenter l'envol.

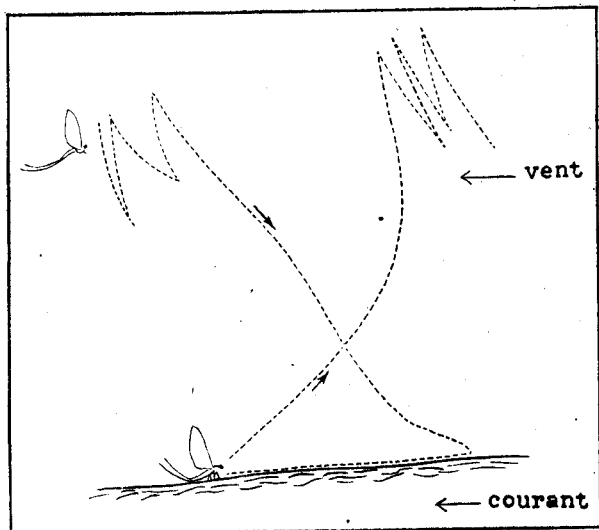


FIG. 13. — REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DU VOLD'*Heptagenia hebe* PENDANT LA PONTE, d'après NEEDHAM, TRAVER et HSU.

Les pontes aberrantes. — Les larves d'Éphémères étant exclusivement aquatiques, la ponte, pour être suivie du développement normal des œufs, doit avoir lieu dans l'eau. Mais les pontes effectuées sur des substrats impropres au développement sont loin d'être exceptionnelles.

Lestage en a le premier signalé l'importance. Il a observé des femelles d'*Ephemera 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 sem-

blables. 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 Truite anglais. Enfin Lestage rapporte le cas d'un *Caenis horaria* qu'il a vu déposer ses œufs sur une feuille de *Glyceria* à Vierves (Belgique) à quelques mètres du Viroin.

J'ai eu l'occasion d'observer de très nombreuses pontes aberrantes, dans la vallée de la Couze Pavin entre Issoire et Perrier. *Caenis horaria*, *Ephemerella vulgata*, *Ephemerella ignita*, *Rhitrogena alpestris*, *Oligoneuriella rhenana* abondent certains soirs d'été sur la route bitumée qui s'étend dans la vallée parallèlement à la Couze Pavin.

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 le favorise, semble-t-il, parce qu'il constitue une surface plus réfléchissante qu'une route empierrée par du basalte concassé, et qu'il satisfait le phototropisme positif des imagos d'Éphémères, mais j'ai observé des pontes aberrantes sur les routes simplement empierrées.

De 1951 à 1954, j'ai observé en juillet et août une station remarquable par le nombre des pontes aberrantes qui s'y accumulaient. Il s'agissait de la façade des locaux de la Compagnie Hydro-Électrique d'Auvergne à Issoire, située à 200 m. environ de la Couze Pavin. Fortement éclairée jusqu'à 22 heures, cette façade constituait un lieu de rassemblement où les œufs d'*Ephemerella* et d'*Oligoneuriella* étaient répandus en

abondance, non seulement sur la chaussée cimentée, mais aussi sur les montants en bois du bâtiment, qu'ils aient été secs ou humides.

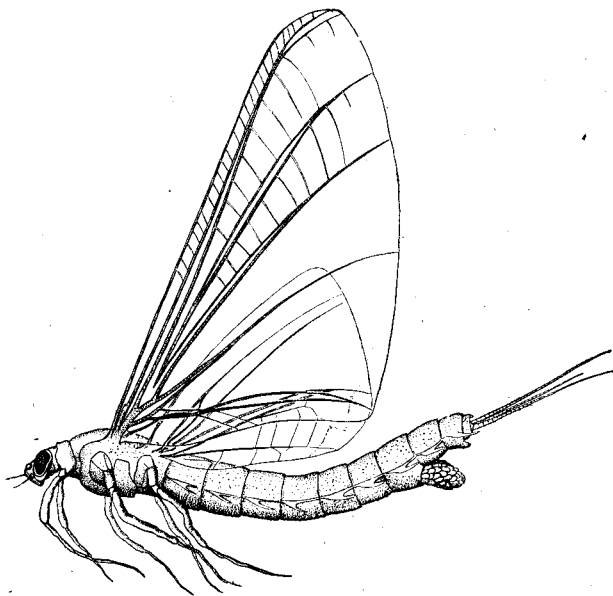


FIG. 14. — *Oligoneuriella rhenana*, ÉPHÉMÈRE DONNANT DES CHUTES DE MANNE, AVEC SA PONTE.

Les chutes de manne. — Les chutes de manne apparaissent de plus en plus comme des manifestations d'une ampleur considérable de pontes aberrantes. Elles constituent, en effet, le rassemblement le plus important d'Éphémères que l'on puisse observer. En France, ces chutes concernent deux espèces, *Oligoneuriella rhenana* (fig. 14) et *Polymitarcys virgo* (fig. 15).

Les rassemblements de *Polymitaercys virgo* atteignent parfois des proportions considérables, comme le montrent les notes de J. R. Denis, P. Paris et M. Pillon, notes qui constituent les documents les plus complets et les

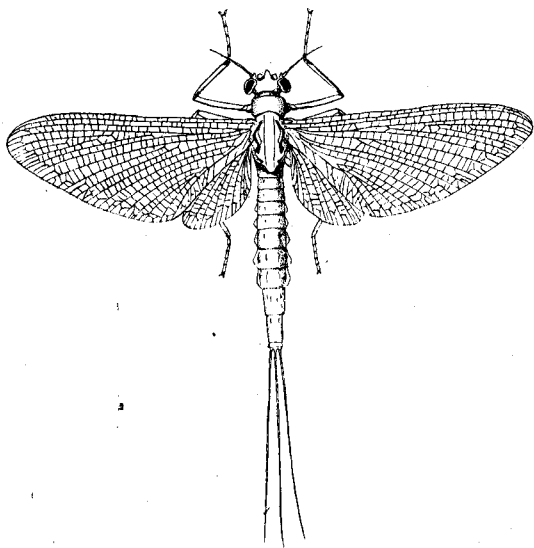


FIG. 45. — *Polymitaercys virgo*, ÉPHÉMÈRE DONNANT DES CHUTES DE MANNE.

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 Châlon, 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 Éphémères, 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 la 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 *Baetis*, les *Ephemerella*, les *Ecdyonurus*.

Les évolutions des *Polymitarcys* et des *Oligoneuriella* sont, dans ces conditions, 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 minimum 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 tentatives 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 notées à Clermont, lors de la chute de manne du 5 juillet 1945, manquent ici. Pour Clermont, grande ville, éclairée la nuit, ainsi que la gare et les ateliers d'importantes usines, on peut admettre que l'éclairage ait dirigé le vol des Insectes. Pour Issoire, ville de 7 000 habitants environ, obscure dès la tombée de la nuit, dont la seule usine importante est à 1 500 mètres 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 les 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 chutes 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'accumulent 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. 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 les éclosions crépusculaires ou nocturnes, je trouve des *Caenis horaria* mêlés aux cadavres de *Polymitarcys virgo*.

Ces faits soulignent l'importance des tropismes dans le comportement des Éphémères.

Mais il importe aussi d'insister sur un fait d'un autre ordre. Les *Polymitarcys*, provenant des chutes de manne de la Dordogne, que j'ai examinés étaient tous des femelles, de même que les *Polymitarcys* des chutes de manne de la vallée de l'Allier. 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 indi-

qué précédemment que, de Verdun à Chalon-sur-Saône, on récolterait en moyenne 100 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.

Les migrations de divers Éphémères. — Parler de migrations chez les Éphémères paraît, de prime abord, paradoxal. La brièveté 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 Éphémères dans une même région et pendant plusieurs années.

Je résume ici, à titre d'exemple, les observations que j'ai faites au cours de ces dernières années en Auvergne. Les migrations d'Éphémères, faciles à suivre, parce que de faible amplitude, sont à retenir, leur étude apporte une contribution au problème des migrations d'Insectes dont le déterminisme présente encore bien des inconnues.

L'une des régions privilégiées pour les migrations d'Éphémères, dans les environs immédiats d'Issoire, est incontestablement la vallée de Perrier. Ces migrations sont très variables d'une année à l'autre, quant à leur fréquence et leur importance. Elles se manifestent depuis le début de juillet jusqu'au milieu d'août, avec prédominance pendant la deuxième quinzaine de juillet. Elles atteignent leur maximum d'intensité au cours des étés moyennement humides et assez chauds. Elles sont très rares les années de sécheresse, tels les étés 1948, 1949 et 1950. La partie de la vallée privilégiée pour

ces migrations 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 1 500 mètres environ à l'Ouest d'Issoire et distante de l'Allier de 4 à 6 kilomètres. Cette route longe le 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. 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'Éphémères 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. Mais cette route bitumée forme une surface réfléchissante et dégage le soir plus de chaleur que le chemin à sol calcaire. Les Éphémères satisfont au-dessus de cette route leur phototropisme et leur thermotropisme positifs très nets.

Dans la vallée de Perrier, on peut observer des migrations de : *Ephemera vulgata*, *Potamanthus luteus*, *Oligoneuriella rhenana*, *Ecdyonurus venosus*, *Rhitrogena alpestris*, *Baetis pumilus*, *Centroptilum pennulatum*, *Ephemerella ignita*, *Caenis horaria*.

Il est à noter que *Potamanthus luteus*, *Centroptilum pennulatum* et *Caenis horaria* n'existent pas à l'état larvaire dans la Couze Pavin située à 200 m. environ des lieux de rassemblements, mais ces espèces sont abondantes 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 au

crépuscule, des exemplaires de *Caenis 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 *Caenis* et des *Centroptilum*. Mais il faut remarquer que ces deux espèces sont de petite taille, très peu pigmentées, 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 Éphémères 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, sur la route d'Issoire à Clermont et sur celle d'Issoire à Saint-Babel, deux routes qui réunissent Issoire à l'Allier et convergent au niveau d'Issoire à l'entrée de la vallée de Perrier, 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 exclusivement 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 s'étendant 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 les 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, la route avait

été abondamment arrosée d'eau sur une dizaine de mètres. Elle formait une surface chaude, humide, plus réfléchissante 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*.

En règle générale, il apparaît qu'un vent violent et la pluie font obstacle aux vols et rassemblements. Par un vent léger, les Éphémères, 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. Il est caractéristique que je n'en ai observé aucun dans la région d'Issoire au cours des étés 1948, 1949 et 1950, étés remarquablement secs, bien que les larves aient été abondantes dans leurs stations habituelles. 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 Éphémères (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 nous allons préciser.

Rassemblements d'individus d'un même sexe. — On admet couramment que les imagos mâles sont les premiers à prendre le vol le soir au crépuscule, et que leur danse attire les femelles qui viennent bien après eux se mêler à leur essaim. Il existe cependant des cas fréquents où l'on note, au cours des évolutions s'effectuant au long d'une soirée, l'existence exclusive de mâles ou de femelles, ou une prédominance très marquée des individus d'un sexe sur les individus de l'autre sexe.

Déjà, Needham, Traver et Hsu, décrivant les diverses phases de la vie d'un Éphémère, *Callibaetis fluctuans*, et particulièrement les divers aspects de la danse et du vol nuptial, soulignaient ce fait que les essaims se composaient exclusivement de mâles fort nombreux et que, de loin en loin, on voyait une femelle venir les rejoindre.

Voici quelques observations personnelles faites en Auvergne dans les vallées de l'Allier et de la Couze Pavin.

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 correspondant 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 avait lieu 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 abondent des *Rhitrogena alpestris*, des *Caenis horaria*, des *Ephemerella ignita* des deux sexes. Dans ces cas, j'ai toujours 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*, *Caenis horaria*, *Cloeon 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, ici, 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 signalées. Le 15 et le 17 septembre 1942, j'ai fait des observations identiques, à 2 kilomètres au Nord de la précédente station, sur le pont d'Orbeil, orienté de la même façon que le pont de Parentignat.

Des rassemblements d'individus de 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, qui s'est prolongée au cours des mois de juillet et d'août, a considérablement diminué la faune d'Éphémères : 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*, *Caenis horaria*, *Rhitrogena alpestris*, *Ecdyonurus venosus*. Tous les *Ephemerella* et les *Caenis* étaient des mâles. Parmi les *Centroptilum*, je notais vingt mâles pour une femelle. Parmi les *Rhitrogena* et les *Ecdyonurus*, dix mâles environ pour une femelle. Les observations avaient lieu aux approches de 20 heures.

La température variait suivant les jours, mais elle restait comprise entre 25° et 28°. Au début soufflait un vent d'Est très sec, suivi d'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'Éphémères. Le 23 août au soir, toute pluie avait cessé, mais l'atmosphère était très humide; en conséquence d'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 *Caenis* étaient des femelles ; quelques mâles très rares figuraient parmi les *Centropilum* 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 capturais 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.

De l'ensemble des nombreuses observations de cet ordre que j'ai faites dans cette région, il ressort 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 assez sèche, les mâles dominant ; en atmosphère très humide, ce sont les femelles. Lorsque des conditions intermédiaires entre ces deux extrêmes sont réalisées, apparaissent des individus des deux sexes. Par suite, la vie des Éphémères adultes étant très courte, dans des cas loin d'être exceptionnels, de nombreux individus ne peuvent se reproduire par voie sexuée.

La parthénogénèse. — Lors des rassemblements de femelles, bien des individus se déplacent et viennent choir dans la rivière ou sur le sol avec leur masse d'œufs. J'ai ainsi souvent observé 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* traînant leur amas d'œufs d'un jaune orangé caractéristique. Ces faits suggèrent l'hypothèse d'une reproduction parthénogénétique chez ces espèces.

La parthénogénèse chez les Éphémères a déjà préoccupé les entomologistes, mais les observations faites à ce sujet sont encore peu nombreuses. Needham signale que de nombreuses et abondantes captures d'*Ameletus ludens*, espèce commune dans la région d'Ithaca, n'ont généralement donné que des femelles. Il a fallu multiplier les captures pour trouver seulement deux mâles. Clemens, en 1922, prélevant des œufs sur des femelles isolées, obtient leur développement et démontre ainsi la possibilité de la parthénogénèse chez cette espèce.

A. M. Morgan n'a obtenu dans ses élevages d'*Ephemerella rotunda* que des individus femelles, avec lesquelles elle décrit cette espèce en 1910. Treize années plus tard, C. K. Sibley élève à nouveau et en quantité *Ephemerella rotunda* et n'obtient toujours que des femelles. Cependant Needham, en 1933, élevant encore cette espèce, obtient 50 p. 100 de mâles, et fait l'hypothèse d'une parthénogénèse intermittente.

Enfin récemment G. Zerega-Fombana a signalé un cas précis et indiscutable de parthénogénèse chez *Caenis dimidiata* = *Caenis horaria*.

Plus récemment encore, C. Degrange a étudié des cas de parthénogénèse au cours de recherches sur des Éphémères du Sud-Est de la France. Il s'agit de *Siphonurus aestivalis* et de *Centroptilum luteolum*. Des

pontes ont été obtenues de femelles isolées, provenant de l'élevage de larves âgées femelles, dont le sexe est facile à reconnaître d'après la conformation des genitalias, qui annonce déjà celle des genitalias de l'adulte.

Les pontes de *Siphonurus aestivalis* ainsi obtenues au début de mai 1953 donnaient des embryons à la fin de septembre seulement. Les éclosions se produisaient de la mi-octobre à la fin du même mois. C. Degrange rappelle que chez l'Éphémère américain *Ameletus ludens*, voisin des *Siphonurus*, on a noté un développement comparable, quant à sa durée, avec une diapause de cinq mois environ. Les pontes provoquées de *Centroptilum luteolum* ont donné, après une incubation d'un mois, des larvules dont les éclosions ont continué un mois.

Ainsi la durée des éclosions d'une ponte non fécondée apparaît plus longue que dans les cas normaux : elle s'échelonne sur 15 jours pour *Siphonurus aestivalis*, sur un mois pour *Centroptilum luteolum*. Après fécondation, il semble bien que toutes les éclosions d'une même ponte s'opèrent en quelques heures.

C. Degrange ne pense pas que l'absence ou la rareté des mâles suffise pour expliquer la parthénogénèse de certains Éphémères. Il oppose, à cet égard, les *Siphonurus* aux *Centroptilum* des stations alpines : si, pour les premiers, le nombre des mâles se montre très supérieur à celui des femelles, il lui devient sensiblement égal, pour les seconds. Et C. Degrange conclut que l'étude des pontes provoquées qu'il poursuit chez de « nombreux genres d'Éphémères, semble permettre de penser que la parthénogénèse représente dans cet ordre un mode de reproduction soit normal, soit accessoire, mais particulier à certaines espèces ».

C'est à cette hypothèse que m'avait conduite l'observation, dans la nature, de nombreuses pontes aberrantes.

II. — LA VIE DES LARVES

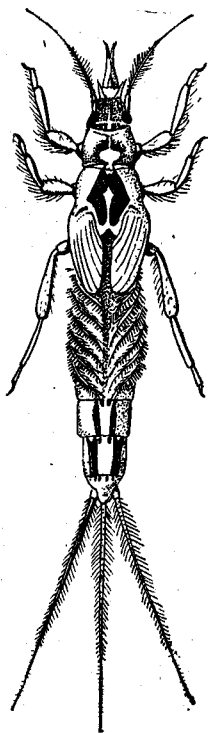


FIG. 16. — LARVE d'*Ephemera vulgata*, espèce fouisseuse pouvant devenir torrenticole.

La variété de l'habitat. — Toutes les larves d'Éphémères sont aquatiques. Elles vivent exclusivement en eau douce. On ne connaît pas encore de formes marines. Exceptionnellement, on peut en rencontrer en eau saumâtre, tels les *Paltingenia* de Ceylan, cités par Despax, en eau sulfureuse, tels les *Cloeon* provenant de la côte Ouest de la presqu'île du Sinaï et étudiés par Lestage, et les *Ephemera* et *Cloeon* capturés par Eusebio à Barges (Puy-de-Dôme).

On trouve les larves d'Éphémères dans tous les régimes d'eau douce, grandes rivières et ruisselets, avec tous les intermédiaires, lacs, étangs, et collections d'eau de surface très réduite. La France, en raison de la très grande variété de son réseau hydrographique, possède une riche faune d'Éphémères. On y trouve la presque totalité des représentants de la faune paléarctique. Le Massif Central de la France possède, à lui seul, dans ses rivières de plaine ou de montagne, ses torrents, ses lacs d'origine géologique et de faciès biologique fort divers, des espèces de vingt-trois genres sur les vingt-neuf qui composent actuellement la faune française.

Cette diversité d'habitat est l'un des caractères les

plus intéressants de la biologie des Éphémères. Les naturalistes se sont efforcés de classer les larves d'Éphémères d'après leur habitat.

La plus ancienne classification remonte à Réaumur. Elle a été adoptée par Pictet. On la retrouve dans nombre d'ouvrages classiques de zoologie. Réaumur et ses successeurs distinguent quatre sortes de larves : 1° les

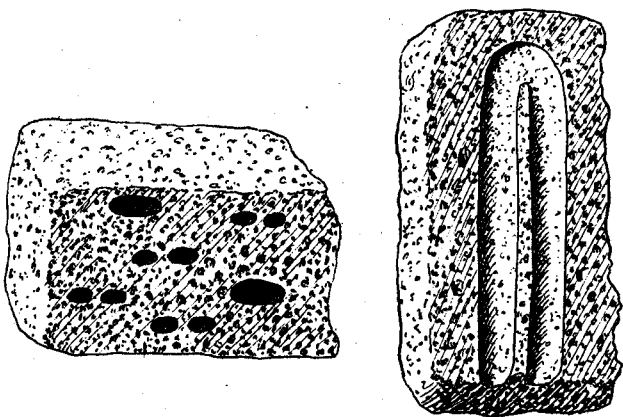


FIG. 17. — GALERIES CREUSÉES DANS L'ARGILE PAR LES LARVES d'*Ephemera*, d'après RÉAUMUR et ROUSSEAU.

larves qui vivent dans les fleuves et les grandes rivières coulant lentement dans des plaines sur des fonds argileux où les larves creusent des galeries ; ce sont les *Ephemera* (fig. 16 et 17), les *Polymitarcys* ; — 2° les larves au corps aplati dorso-ventralement qui se tiennent accrochées sous les pierres, au fond des torrents, tels les *Ecdyonurus*, les *Epeorus* (fig. 5) ; — 3° les larves qui rampent sur des fonds vaseux ou sableux des

lacs, des étangs, des rivières à faible courant, comme les *Caenis* (fig. 5) ; — 4° les larves qui nagent dans des eaux calmes, dans des milieux à végétation aquatique leur servant de substrat, tels les *Baetis* et les *Cloeon*. Les figures 5 et 25 présentent des exemples de ces diverses catégories de larves. Les *Prosopistoma* (fig. 18), d'après Joly et Lestage, appartiendraient au groupé des larves pétricoles, vivant dans les eaux à courant rapide.

Plus récemment, les Éphémérologues américains, avec Needham, ont opposé deux grands groupes, d'une part, les formes statiques ou lénitiques, vivant en eaux stagnantes ou à courants extrêmement lents, d'autre part, les formes lotiques localisées dans les eaux à courant rapide. Chacun de ces deux grands groupes comprend trois subdivisions. Parmi les formes stagnantes ou lénitiques, Needham distingue : 1° les espèces qui grimpent et s'accrochent à la végétation aquatique (*Siphonurus*, *Callibaetis*, *Ameletus*, *Cloeon*) ; — 2° celles qui rampent dans la vase (*Caenis*, *Ephemerella*) ; — 3° celles qui fouissent dans le fond des lacs, des étangs (*Ephemerella*, *Hexagenia*, *Ephoron*). — Parmi les formes lotiques, Needham établit aussi trois catégories : 1° les formes libres des eaux courantes (*Isonychia*, *Ameletus*, *Paraleptophlebia*, *Baetis*) ; — 2° celles qui se tiennent accrochées aux pierres du fond des eaux rapides (*Iron*, *Stenonema*, les Heptagénidés, de nombreux *Baetis*) ; — 3° celles qui, vivant toujours dans des eaux rapides, s'abritent sous la mousse, des détritits variés, le sable (*Ephemerella*, *Potamanthus*).

Enfin dans ses recherches toutes récentes et fort précises sur l'écologie des Leptophlébidés, G. Pleskot crée pour ce groupe une nouvelle catégorie. Il s'agirait, pour cet auteur, de larves d'eaux rapides, mais localisées aux fentes et interstices entre les pierres du fond des rivières ou les amas de plantes aquatiques, où elles

se déplacent en grimpant ou par des mouvements ondulatoires de tout leur corps.

A ce propos, je crois utile de faire quelques remarques, fondées tant sur la comparaison des classifications des auteurs précédents, que sur mes observations personnelles.

Réaumur et ses successeurs font des *Baetis* des espèces

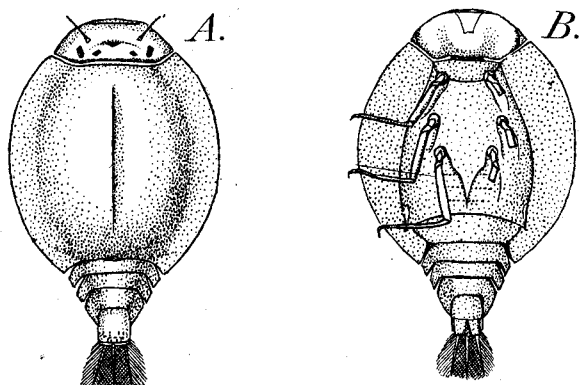


FIG. 18. — LARVE AGÉE, ÉVOLUANT DANS LE SENS FEMELLE, DE *Prosopistoma foliaceum*, d'après EATON.

A. Vue dorsale. — B. Vue ventrale.

nageuses d'eau calme, vivant accrochées à la végétation aquatique. Needham signale l'abondance des *Baetis* parmi les formes lotiques, avec les Heptagénidés, torrenticoles typiques. Needham classe parfois les espèces d'un même genre dans plusieurs catégories : par exemple, il range les *Ameletus* parmi les formes lénitiques, qui vivent parmi les végétaux aquatiques, et parmi les formes lotiques, libres dans les eaux courantes ; de même, il classe les *Baetis* aussi bien parmi les formes libres en

eau courante que parmi les formes pétricoles. En cela, je suis entièrement d'accord avec Needham. Voici d'ailleurs d'autres exemples qui prouvent à quel point l'habitat des larves d'une même espèce peut être variable. Les formes fouisseuses typiques de Réaumur et de Needham, qui creusent des galeries dans des fonds argileux, peuvent être abondantes sur des fonds de sable ou de fin gravier où elles vivent comme des *Potamanthus*, et sous les pierres des torrents, résistant à des courants de l'ordre de 1 mètre par seconde, où elles voisinent avec des *Epeorus* et des *Ecdyonurus*, formes torrenticoles par excellence. J'ai observé fréquemment ce fait dans le Massif Central, et ces *Ephemera*, quelle que soit la puissance de leurs mandibules, ne peuvent évidemment pas creuser des galeries dans les blocs de basalte autour desquels elles s'abritent. Un autre fouisseur classique, *Polymitarcys*, a été capturé par Olivier sur les bords de l'Allier, non pas dans des galeries argileuses, mais sur des fonds sableux.

Les *Procloeon* vivent aussi bien dans les eaux calmes des lacs de montagne (Pyrénées, Massif Central) que dans les torrents tumultueux à certaines époques de l'année, dans la région méditerranéenne. De même, les *Caenis*, forme lénitique, rampant dans la vase du fond des étangs, abondent dans certaines rivières à eau claire et rapide des Pyrénées, des Alpes-Maritimes et de l'Auvergne.

Et même les torrenticoles typiques, les Heptagénidés, réservent parfois bien des surprises. Il est curieux de constater qu'*Ecdyonurus lateralis*, très fréquent en particulier dans la région méditerranéenne, se tient de préférence sur les bords des cours d'eau, dans des zones à courant presque nul. A titre d'exemple, je signale en avoir capturé en quantité dans le Var, à Saint-Martin-du-Var, dans le sable vaseux des bords où le cou-

rant ne dépassait pas 0,10 m par seconde. Et nous avons récemment constaté, H. Bertrand et moi, que des formes pétricoles et de courants très rapides peuvent vivre dans des lacs de montagne. Dans les Pyrénées espagnoles, *Ecdyonurus fluminum* a été observé dans le bassin de la Noguera Ribagorzana, dans le lac moyen de Rio Bueno et dans le lac Trullo. *Ecdyonurus lateralis* peuple le lac d'Yp, au pied de la Peña Collorada.

On pourrait multiplier de tels exemples. En voici un dernier bien caractéristique : *Ephemerella ignita* est une espèce extrêmement répandue. Needham classe les *Ephemerella* dans la troisième catégorie des formes lotiques, celles qui vivent dans la mousse ou dans des détritiques variés des eaux rapides. C'est fort exact : *Ephemerella ignita* abonde dans les mousses et les renoncules des torrents de montagne, mais aussi dans les plantes aquatiques qui encombrent le bord des canaux et des rivières à courant presque nul. Elles rampent sur la vase du fond aussi bien que les *Caenis* ; enfin, elles constituent une partie importante de la faune des torrents, vivant sous les pierres avec les *Epeorus* et les *Ecdyonurus*.

Ainsi rien n'est plus variable que l'habitat, pour de nombreuses espèces d'Éphémères. Et l'on est en droit de se demander si, pour un même individu, cet habitat ne varie pas au cours des diverses étapes de la vie larvaire. C'est ce que suggère l'étude des rassemblements et des migrations.

Les rassemblements de larves. — Lestage, constatant l'extrême diversité d'habitat des *Ephemera*, type larvaire bien défini et considéré comme fouisseur, se demandait déjà « si le comportement d'un type larvaire est toujours et partout identique ». Les observations rap-

portées par Lestage prouvaient indiscutablement combien ce comportement est variable. Le type *Ephemera* n'est pas le seul à fournir des exemples de cet ordre. Tous les autres types larvaires d'Éphémères en donnent de fort démonstratifs, comme nous venons de le voir.

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 porte parfois sur un si grand nombre d'individus 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 transformation 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 deux ou trois, 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'Éphémères 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 ce même comportement de la part de types larvaires de morphologie et biologie assez dif-

férentes de celles des *Oligoneuriella*. Ce sont les *Baetis* (*B. pumilus* et *B. alpinus*), *Ecdyonurus venosus*, *Epeorus torrentium*, *Rhitrogena alpestris*, *Ephemerella ignita*.

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 respiratoires 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'Éphémères de groupes fort différents. Des *Baetis* (*Baetis vernus*, *B. rhodani*, *B. pumilus*), *Clocon dipterum*, *Ephemerella ignita*, *Potamanthus luteus*, *Ephemerella vulgata*, *Choroterpes picteti*, *Habrophlebia fusca*, *Paraleptophlebia submarginata*, *Habroleptoides modesta*, *Caenis 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 et s'y maintenaient immobiles, posés sur les parois de l'aquarium, généralement du côté qui réunissait à la fois le maximum d'éclairement 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 éclaircissement. 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.

A 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 déplacements dus à l'influence de divers facteurs physico-chimiques du milieu.

Les migrations de larves. — L'observation récente et précise de F. Vaillant mérite d'être rapportée. Dans la région de Rhouffi, au Sud d'Alger, F. Vaillant capture en abondance des larves de *Baetis gemellus* et de *Caenis hoggariensis*. Il observe, en août, une migration de ces larves dans une portion de l'oued où se déverse un ruisseau formé par des eaux qui s'écoulent à très faible épaisseur sur des mousses qui recouvrent une surface rocheuse. Chaque jour, de 10 à 18 heures, cette surface rocheuse est à l'abri du soleil, alors que l'oued y reste exposé. Il s'ensuit que les eaux de ruissellement sont plus fraîches, et, par suite, plus oxygénées que les eaux de l'oued. Ce sont les heures où les larves de *Baetis* effectuent leur migration journalière, suivies le soir de retour aux eaux de l'oued.

J'ai observé dans les ruisseaux et torrents d'Auvergne des migrations où le facteur vitesse du courant paraît jouer un rôle prépondérant. Voici une observa-

tion faite dans la région de Besse, qui rappelle de près les constatations de Vaillant. La Couze Pavin coule à proximité du laboratoire. En amont de ce dernier, une écluse et un canal permettent, à certains moments, de dériver une partie de l'eau de la Couze et de l'amener dans les sous-sols du laboratoire. En août 1947, lors d'un de mes séjours à la Station biologique de Besse, une fissure s'était produite dans la paroi du canal. Lorsque celui-ci se trouvait plein d'eau, une partie de cette eau s'échappait et venait rejoindre la Couze en suivant une pente très inclinée, le canal, au point où s'était produite la fissure, étant à un niveau supérieur à celui de la Couze. Il s'établissait ainsi un ruisseau intermittent. Ce ruisseau venait se jeter dans la Couze en une zone où abondaient *Baetis pumilus* et *alpinus*, *Ecdyonurus venosus*, *Ephemerella ignita*, *Rhitrogena alpestris* et *Habroleptoides modesta*.

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

Le débit de ce diverticule était très variable. Parfois une très mince couche d'eau en recouvrait le fond, constituant presque une surface hygropétrieque. Les mesures précises de vitesse de courant et de concentration en oxygène dissous étaient alors impossibles à l'aide du tube de Pitot et des tubes de Nicloux dont je disposais. Lorsque la profondeur de l'eau a permis des mesures

précises, j'ai noté, le 25 août, une température de 18°, une teneur en oxygène de 5,25 cm³ par litre, et une vitesse de courant de 0,80 m par seconde. Dans la Couze, près des bords, je notais 16°, 5,85 cm³ d'oxygène par litre et un courant de 0,55 m par seconde. Il semble bien que la vitesse du courant ait été le facteur dominant de la migration de ces larves.

Voici encore des observations faites dans la Couze Pavin, mais à 400 mètres d'altitude, dans la région d'Issoire. Cette région, très riche en Éphémères, comme j'ai eu plusieurs fois l'occasion de le souligner, est traversée du Sud au Nord par l'Allier, qui s'étend à 2,500 km environ à l'Est d'Issoire. L'Allier y reçoit de nombreux affluents, outre la Couze Pavin, le plus important d'entre eux. Ce sont généralement de petits ruisseaux de quelques kilomètres de longueur, qui dévalent sur les pentes de la vallée au fond de laquelle coule l'Allier.

Depuis 1940, j'observe chaque année la faune de ces ruisseaux et tout spécialement de deux d'entre eux, le ruisseau de Boulade à 1,500 km au Nord d'Issoire, l'autre, le ruisseau de Bange, ou encore de Malbattut, à 1,500 km environ au Sud d'Issoire.

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

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

Au printemps 1951, d'abondantes chutes de neige m'ont empêchée de faire des observations pendant mon séjour dans cette région, mais en été 1951, l'eau ayant

réapparu dans les ruisseaux, j'ai pu reprendre mes observations.

Dès la première quinzaine de juillet, j'ai constaté la présence de nombreuses larves de *Baetis pumilus*. Il s'agissait toujours de larves âgées, voire de nymphes proches de la métamorphose. Ces larves et nymphes ne pouvaient provenir de pontes déposées dans la station. En raison de l'état avancé de leur développement, il ne pouvait s'agir que d'individus issus d'œufs pondus au plus tard au début de l'automne précédent et dans l'Allier : dans la région d'Issoire, on peut, en septembre, et parfois jusqu'aux premiers jours d'octobre, observer des vols nuptiaux de *Baetis*.

Baetis pumilus s'étant toujours montré abondant dans l'Allier, je suis portée à penser que les larves qui ont repeuplé les ruisseaux dès le début de l'été 1951 devaient provenir de l'Allier et avaient effectué une véritable migration en remontant les ruisseaux. D'ailleurs les larves de *Baetis* que je captuais en juillet 1951 étaient au même stade que les larves âgées et les nymphes de la même espèce que je trouvais aux mêmes dates dans l'Allier, près de ses confluent avec les ruisseaux de Bange et de Boulade.

Je récoltais les larves, dans les ruisseaux, jusqu'à 2 kilomètres de l'Allier ; elles semblaient localisées dans les zones où, par suite de la présence de petites cascades, la vitesse du courant pouvait atteindre 0,60 m à 0,70 m par seconde. Dans l'Allier, près des confluent avec les ruisseaux, je notais, dans les stations, des vitesses de courant comprises entre 0,40 m et 0,50 m par seconde, au maximum. La teneur en oxygène dissous et la température de l'eau restaient très comparables entre les stations des ruisseaux et celles de l'Allier, ce qui souligne la prépondérance du facteur rhéotropisme dans ce cas de migration.

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

Nous verrons plus loin l'importance du rhéotropisme comme facteur de la répartition géographique.

CHAPITRE III

LA RÉPARTITION DES ÉPHÉMÈRES

I. — LA RÉPARTITION DANS LE TEMPS

Les Éphémères ont des ancêtres fort anciens. Tous les Zoologistes insistent sur ce caractère, très important quant au problème de l'Évolution.

Ces Insectes sont apparus dès les premiers temps géologiques. On en retrouve des exemplaires fort bien conservés dès le Permien inférieur, qui, avec les formes du Jurassique et du Tertiaire, ont incité divers auteurs à tenter de reconstituer des lignées progressives aboutissant aux Éphémères actuels.

Les empreintes du Permien donnent la possibilité de reconstituer des larves aussi bien que des adultes. D'après les documents fournis par le Permien inférieur de Russie, à Kargala, province d'Orenbourg, Handlirsch a pu donner de *Phthartus rossicus* le dessin reproduit par la figure 19. Cette larve montre une grande analogie avec les larves de *Baetis* actuels (fig. 5 et 32), les larves de *Centroptilum* et même de *Procloeon*. La forme générale du corps, allongée tel un fuseau, la petitesse de la tête, les dimensions des pattes, la conformation de leurs différentes parties, avec le tarse non segmenté et terminé par une griffe, la présence de deux paires de fourreaux alaires, les trois cerques ciliés et sensiblement égaux, les branchies latéro-abdominales et lamellaires sont d'indiscutables caractères de larves d'Éphé-

mères des temps modernes. Évidemment un examen plus approfondi révèle quelques différences. D'abord les fourreaux alaires paraissent un peu plus développés que ceux des *Baetis* actuels (mais il faudrait préciser le stade de développement de la larve fossile, tel le nombre de mues — ce qui est impossible —, pour permettre une comparaison valable). Ensuite, les deux paires de fourreaux alaires sont sensiblement d'égale dimension, alors que la paire postérieure est plus réduite chez les

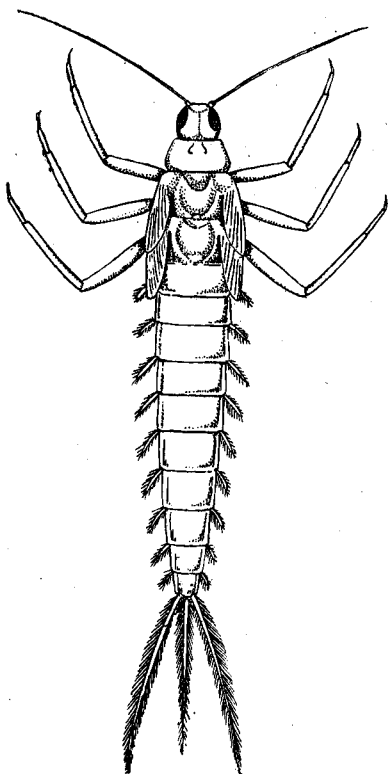


FIG. 19. — LARVE AGÉE DE *Phthartus rossicus*, Éphémère fossile, d'après HANDLIRSCH, NEEDHAM, TRAVER et HSU.

Éphémères de notre époque. Enfin, chez *Phthartus rossicus*, les lamelles branchiales vont des segments 1 à 9, il y a donc neuf paires de branchies au lieu de sept, chiffre maximum pour les formes actuelles. Cependant,

en dépit de ces quelques différences, on s'accorde à faire de cette forme l'ancêtre des larves d'Éphémères.

L'étude des imagos fossiles apporte aussi des données très intéressantes. Cette étude est due principalement à quatre paléontologistes : Sellards, Tillyard, Carpenter et Martynov. Il convient aussi de citer les récentes et remarquables recherches de G. Demoulin.

Sellards a créé la famille des Protéreismatidés, dont un type, le *Protereisma permianum* (fig. 20), montre déjà des caractères indiscutables d'Éphémères actuels. Tillyard a d'ailleurs pu dire que ce groupe de fossiles présentait tous les caractères de la tête, du thorax, de l'abdomen, des pattes et des cerques que l'on peut souhaiter à un ancêtre de nos Éphémères. En effet, la tête, petite, bien séparée du thorax, les trois divisions de ce dernier, faciles à repérer, les pattes de longueurs comparables, avec un tarse de cinq articles, terminé par deux griffes, les ailes légèrement rétrécies à la base, et sans angle postérieur accentué, quelques particularités de la nervation, et les trois cerques subégaux et de longueur moyenne sont des caractères d'Éphémères de nos régions. Et Needham, après l'étude de ces formes, ajoute même qu'elles sont loin d'être primitives, car la nervation est devenue régulière, avec accentuation de l'importance des nervures principales. Les genitalias sont du type des genitalias des formes modernes. Cependant il faut noter chez *Protereisma* la présence de deux paires d'ailes également développées.

Un autre genre permien, *Palingeniopsis*, provenant de Russie, est très voisin de *Protereisma*. Il en diffère, d'après les documents incomplets que l'on possède, par quelques détails de nervation (fig. 21).

D'autres types permien, les *Misthodes*, trouvés au Kansas, étudiés par Tillyard, présentent, semble-t-il,

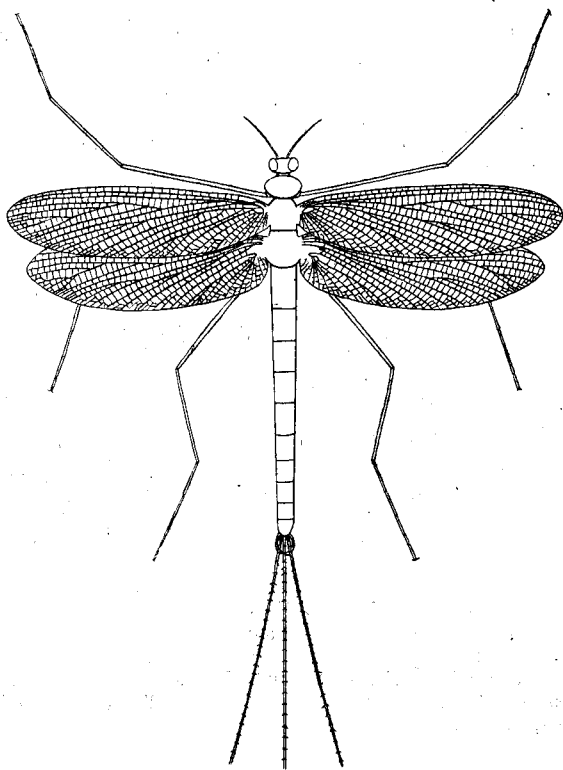


FIG. 20. — ÉPHÉMÈRE FOSSILE, *Protoreisma permianum*, reconstitué par CARPENTER, d'après NEEDHAM, TRAVER et HSU.

un début d'évolution avec un corps, des pattes et surtout des ailes plus voisins des formes actuelles.

Il faut arriver au Jurassique pour constater une réduction sensible de l'aile postérieure. Chez les *Mese-*

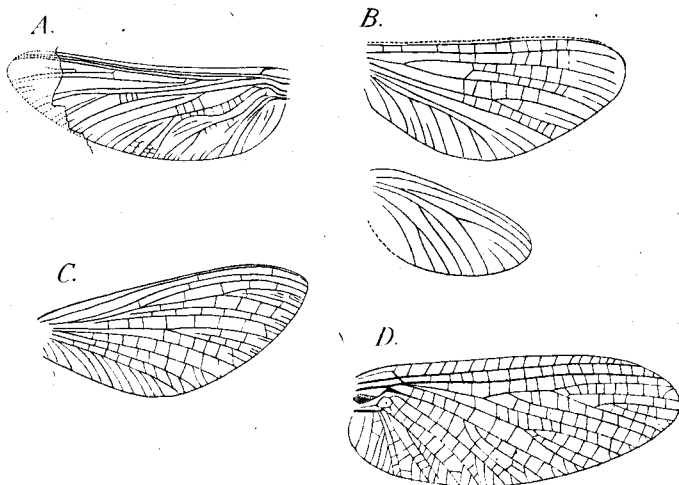


FIG. 21. — AILES D'ÉPHÉMÈRES FOSSILES.

A. *Palingeniopsis praecox*, d'après MARTYNOV, NEEDHAM, TRAVER et HSU. — B. *Paedephemera multinervosa*. — C. *Paedephemera schwertschlagerei*, d'après HANDLIRSCH, NEEDHAM, TRAVER et HSU. — D. *Misthodotes obtusus*, d'après TILLYARD, NEEDHAM, TRAVER et HSU.

phemera, ces ailes sont aussi longues que les ailes antérieures, mais beaucoup plus étroites. Chez *Paedephemera*, les ailes postérieures atteignent seulement, en longueur, les deux tiers ou les trois quarts de l'aile antérieure. Ces ailes se rapprochent beaucoup des ailes de nos *Siphonurus*, et, partant du bord inférieur, on peut

y trouver des nervures intercalaires libres (fig. 21).

Les larves de cette même période sont également fort intéressantes. Si l'on compte encore neuf paires de branchies chez les *Mesobaetis*, il n'en existe plus que huit et sept chez *Ephemeropsis* et *Phacelobranhus* où l'on peut observer une réduction sensible, sinon la disparition des fourreaux alaires postérieurs, et trois cerques longs, densément ciliés, les cerques latéraux ne l'étant qu'au bord interne, comme chez les *Baetis* actuels. D'ailleurs G. Demoulin estime « logique d'admettre que les familles actuelles d'Éphémères, ou tout au moins une bonne partie d'entre elles, sont apparues déjà au Secondaire ».

Les Éphémères fossiles du Tertiaire ont été relativement faciles à étudier, par suite de la remarquable conservation de certains dans l'ambre de la Baltique. C'est ainsi que l'on a pu retrouver en excellent état des imagos, des subimagos, et même un subimago à demi métamorphosé en imago.

Les larves fossiles du Tertiaire proviennent surtout de l'Amérique du Nord, en particulier des Montagnes Rocheuses, du Colorado. Comme les imagos, ces larves sont très voisines des actuelles ; certaines ont été rapprochées des *Ephemera*.

L'interprétation que l'on peut donner de ces documents, qu'ils appartiennent au Permien, au Jurassique, au Tertiaire, varie beaucoup avec les auteurs, et nul doute que ces interprétations seront encore modifiées lorsque des documents nouveaux viendront au jour.

Je ne puis m'étendre ici sur les discussions qui ont eu lieu à ce sujet. Je résume simplement l'opinion de Needham, qui fait autorité. Needham refuse toute

parenté aux Éphémères permien avec des formes plus anciennes, paléozoïques, les *Protephemeridae*. Il en fait deux groupes indépendants, surtout en raison des caractères de leurs ailes. Il admet que les Éphémères ont atteint leur développement maximum (en tant que nombre) au Permien, et adopte le tableau du pourcentage des espèces d'Éphémères rapporté au nombre total d'espèces connues de tous les Insectes, dressé par Carpenter en 1930 :

Permien....	3,5 p. 100	Tertiaire.....	3,0 p. 100
Mésozoïque.	2,0 —	Temps modernes..	0,95 —

Je crois qu'il faut admettre ces chiffres avec une certaine réserve. Nos connaissances des Éphémères actuels sont encore limitées ; il s'agit d'un groupe longtemps délaissé, plus que la plupart des autres groupes d'Insectes, en raison même de la difficulté de son étude. Depuis ces vingt dernières années, cette étude a fait d'importants progrès. C'est pourquoi les chiffres de Carpenter ne sont peut-être pas, en ce moment, aussi exacts qu'ils paraissent l'être en 1930. Et l'on est même en droit de se demander — après avoir constaté dans de nombreux groupes actuels l'extrême variabilité de la nervation, de la pigmentation et même des genitalias — si l'on ne se trouve pas en présence d'espèces naissantes. Needham admet, lui aussi, cette possibilité. On peut faire l'hypothèse que les Éphémères, loin d'être en régression, sont, bien au contraire, un groupe en pleine évolution et dont les grands caractères ne sont pas encore fixés.

II. — LES ÉPHÉMÈRES ET LE PROBLÈME DE L'ÉVOLUTION

L'énigme du *Prosopistoma*. — En exposant brièvement (chap. I, p. 30) les principaux caractères des formes larvaires, j'ai indiqué qu'une place à part doit être réservée aux larves de *Prosopistoma*. Tous les systématiciens s'accordent, en effet, pour opposer les larves cryptobranches et les larves nudibranches. Les premières ont des branchies cachées par un prolongement du thorax formant une carapace et une chambre branchiale ; longtemps on a admis que ces larves étaient uniquement représentées par le seul genre *Prosopistoma*, rangé d'abord parmi les Crustacés, en raison de la carapace dorsale (fig. 18, p. 73). En 1917, Lestage, confirmé par Lameere, a cru pouvoir classer un genre américain, le genre *Baetisca*, parmi les larves cryptobranches ; les *Baetisca* présentent, en effet, une carapace dorsale, une chambre branchiale et des dispositions du système nerveux qui rappellent l'anatomie du système nerveux des *Prosopistoma* ; nous verrons plus loin ce qu'il convient de penser de ce rapprochement. Les larves nudibranches, par contre, ont des branchies toujours visibles et comprennent tous les autres Éphémères.

Jusqu'à une date récente, il était impossible d'aborder le problème de la phylogénie de ces Éphémères si curieux : bien que la larve soit connue depuis près de deux siècles, l'imago n'a été capturé ou obtenu par élevage que depuis quelques mois seulement. Ce fait mérite d'être signalé, car il marquera une date dans l'histoire des Éphémères. En 1954, M. T. Gillies¹ décrivait deux nouvelles espèces africaines de *Prosopistoma* dont il

1. GILLIES (M. T.), The adult stages of *Prosopistoma* Latreille (Ephemeroptera), with description of two new species from Africa (Trans. Roy. Entom. Soc of London, 105, 1954, p. 355).

avait capturé tous les stades larvaires et adultes. Quelques mois plus tard, J. Fontaine, à qui l'on doit une étude aussi précise que documentée sur l'anatomie et la biologie des larves de *Prosopistoma* du Rhône, à Lyon, décrivait les formes adultes de ces larves qu'elle rattache à *Prosopistoma foliaceum*, l'espèce trouvée, pour la première fois, et seulement à l'état larvaire, il y a près de deux siècles¹. Et, quelques semaines après J. Fontaine, Ch. Degrange apportait des précisions sur la morphologie des imagos de la même espèce qu'il avait capturés et élevés dans la région de Grenoble².

Ces auteurs ont abordé la question de la position systématique des *Prosopistoma* et ont examiné leur parenté avec d'autres genres. Il est extrêmement intéressant de confronter leurs divers points de vue lorsqu'on se préoccupe du problème de l'évolution des Éphémères.

Pour Gillies, les *Prosopistoma* sont des formes très spécialisées, séparées très tôt du tronc primitif commun à tous les Éphémères. Il admet l'existence de caractères comparables entre les larves de *Prosopistoma* et les larves de *Baetisca* ; mais il souligne bien que, à part une ressemblance très superficielle dans la forme générale de l'aile et des genitalias, les stades adultes de ces deux genres ne présentent pas de parenté proche et évidente. Les caractères de la nervation des ailes, en particulier, les distinguent indiscutablement. De même, Gillies reconnaît que l'aile antérieure de *Prosopistoma* rappelle, par son contour, l'aile des *Caenis*, mais elle s'en écarte par sa nervation. Enfin, *Prosopistoma* et *Caenis* sont très différents quant à leurs

1. FONTAINE (J.), Les formes ailées de *Prosopistoma foliaceum* Fourcroy (Bull. Soc. Linn. Lyon, 24, 1955, p. 60).

2. DEGRANGE (C.), Sur la morphologie de *Prosopistoma foliaceum* Fourc. (C. R. Ac. Sc., 248, 1955, p. 1668).

autres caractères et leurs larves ne présentent aucune ressemblance. La comparaison de la figure 5, B (p. 29), et de la figure 18 (p. 73) est, à cet égard, très démonstrative.

Les conclusions de J. Fontaine se rapprochent de celles de Gillies. Les caractères de l'imago, et particulièrement la nervation alaire, mettent les *Prosopistoma* à part de tous les autres Éphémères. J. Fontaine reconnaît qu'il est malaisé de rapprocher cette espèce des autres types contemporains ou fossiles et fait une juste critique d'une affirmation de Despax. Ce dernier admettait¹ que le nombre des nervures des ailes de la majorité des Éphémères était un caractère ancien. « C'est là un caractère primitif que montrent les formes fossiles et que beaucoup des formes actuelles ont conservé ; tandis que d'autres, plus évoluées, ont une nervation simplifiée, tels, par exemple, les *Baetis*, *Caenis*, *Oligoneuriella* et *Prosopistoma*. » Et J. Fontaine remarque que « la nervation curieuse de l'imago mâle nouvellement obtenu amènera sans doute à reviser cette notion pour *Prosopistoma* ».

Nous verrons plus loin ce qu'il convient de penser des caractères de l'aile quant au problème de l'Évolution.

C. Degrange rapproche aussi les *Prosopistoma* des *Caenis* par la forme générale de la tête et de la première paire d'ailes ; mais il les oppose par la présence d'une deuxième paire d'ailes chez les *Prosopistoma* seulement, par la forme des genitalias et la nervation des ailes. Il établit quelques similitudes entre les *Prosopistoma* et les *Oligoneuriella*, basées sur la réduction des pattes antérieures de l'imago mâle, la déformation

1. DESPAX (R.), Ordre des Éphéméroptères, in GRASSE, *Traité de Zoologie*, T. IX, p. 282, Masson, édit., Paris, 1949.

des pattes de l'imago femelle (que l'on retrouve dans d'autres genres, tels les *Campsurus*) et une particularité anatomique (une pseudopteralia supplémentaire) de la région axillaire de l'aile antérieure. Mais C. De-grange ne tire pas argument de ces faits pour établir une parenté évidente entre ces deux genres.

Ainsi, il apparaît, jusqu'à plus ample informé, que le *Prosopistoma* est une forme très ancienne qui s'est séparée très tôt du tronc commun à tous les Éphémères et est demeuré semblable à lui-même, alors que les autres formes, en se modifiant et en évoluant, donnaient les multiples aspects des espèces vivantes ou fossiles actuellement connues. Le cas du *Prosopistoma* se présenterait, toutes proportions gardées, assez comparable à celui du Coelacanthe, le Poisson considéré comme un fossile vivant et dont l'étude est à l'ordre du jour.

De l'étude du *Prosopistoma* un autre fait est à retenir : la parenté morphologique indiscutable des larves de *Prosopistoma* et de *Baetisca*, s'opposant à la divergence, non moins indiscutable, des formes adultes, est un nouvel exemple très démonstratif de poecilogonie et s'ajoute à toutes les données de cet ordre exposées, lors de l'étude qui va suivre, du problème de l'espèce chez les Éphémères.

La valeur des caractères évolutifs. — En comparant les formes des divers étages géologiques et les formes des temps présents, certains auteurs ont essayé de préciser les grands traits et les tendances de l'évolution chez les Éphémères. Ils accordent une importance prépondérante à l'hypertrophie des yeux des mâles, à l'accentuation de l'épaisseur des téguments thoraciques et la soudure plus ou moins marquée de leurs divers segments, et à diverses particularités du système alaire :

réduction, jusqu'à disparition, de la paire d'ailes postérieures, accentuation de l'épaisseur des nervures principales entraînant une sorte de cannelure de l'aile et diminution du nombre des nervures secondaires transversales. Mais Needham fait très justement remarquer que l'ensemble des représentants de ce groupe a conservé bien des caractères primitifs, sans que l'on puisse affirmer avec certitude que tel ou tel genre se rapproche plus qu'un autre des formes fossiles. Selon l'expression même de Needham, les lignées actuelles s'entre-croisent et ne permettent pas d'établir des séries évolutives. Dans l'état actuel de nos connaissances des Éphémères, je partage entièrement l'opinion de Needham.

Mais il importe aussi d'apprécier la valeur des caractères invoqués comme indice d'une évolution. L'hypertrophie des yeux, donnée comme caractère dominant, surprend lorsqu'on s'est donné la peine, comme nous l'avons fait (chap. V, p. 149), de préciser à quoi correspond, au point de vue fonctionnel, ce développement exagéré des yeux frontaux du mâle. Lorsqu'il atteint son maximum, jusqu'à donner les yeux en turban des *Baetis*, des *Cloeon*, des Leptophlébidés, il aboutit à des yeux pourvus de possibilités fonctionnelles extrêmement réduites, sinon nulles, et je rappelle ici que le comportement des mâles à yeux en turban est identique, au point de vue visuel, à celui des femelles des mêmes espèces et à celui des mâles d'espèces différentes qui ne possèdent que des yeux latéraux, ce qui confirme les constatations anatomiques ; ces yeux exagérément développés sont aveugles, ou presque.

Mais le caractère « hypertrophie » des yeux marchent-il de pair avec les autres caractères « évolutifs » ? Il ne semble pas, bien au contraire, que les segments thoraciques soient pourvus de téguments plus épais sur

le thorax des Éphéméridés (*Ephemera*, *Polymitaercys*, par exemple) dépourvus d'yeux volumineux. Quant aux ailes, évidemment chez *Cloeon*, les yeux en turban coexistent avec une seule paire d'ailes, tout vestige d'aile postérieure a disparu ; mais les *Baetis* possèdent cette deuxième paire d'ailes, réduite, il est vrai, mais non négligeable, et tous les représentants du grand groupe des Leptophlébidés possèdent des yeux en turban comparables à ceux des *Cloeon*, avec une paire d'ailes postérieures qui atteint déjà le quart de la longueur de l'aile antérieure. Les *Ephemerella*, dont les deux sexes ne possèdent que des yeux latéraux, ne sont pas mieux pourvus. Des remarques parallèles peuvent être faites quant à la nervation des ailes. Les ailes de *Cloeon* présentent un ensemble de nervures parmi les plus simples des Éphémères, les transversales y sont rares, mais les *Caenis* ont des ailes plus simples encore, et sans aucun vestige d'aile postérieure, et les yeux en turban font défaut. La comparaison avec les Oligoneuridés est aussi suggestive. La nervation de l'aile antérieure est au moins aussi réduite, sinon plus, en tenant compte des variations individuelles, que la nervation de l'aile de *Cloeon* et de *Caenis* ; mais il existe une aile postérieure qui atteint les deux tiers de l'aile antérieure, ce qui est bien le maximum que puisse atteindre la deuxième paire d'ailes des Éphémères actuels, et tout œil frontal bien individualisé fait défaut.

Mais revenons aux espèces à yeux frontaux ; les nervures transverses commencent à être bien plus nombreuses chez *Baetis* que chez *Cloeon*, et chez l'ensemble des Leptophlébidés.

Les yeux ascalaphoïdes de *Potamanthus* et des très nombreux représentants de la famille des Heptagénidés (*Heptagenia*, *Ecdyonurus*, *Epeorus*, *Rhitrogena*) sont aussi des yeux très hypertrophiés, moins individualisés

que les yeux en turban (fig. 1 et 9), mais bien meilleurs du point de vue fonctionnel : un grand nombre de leurs ommatidies, comme nous l'avons vu p. 41, est normal. Donc les yeux ascalaphoïdes pourraient être considérés comme plus évolués que les yeux en turban. Or, les Éphémères à yeux ascalaphoïdes ont très généralement deux paires d'ailes bien développées à nervures transverses nombreuses et bien marquées. Il y a donc chez eux disjonction des caractères dits évolutifs.

L'un de ces caractères vise l'épaisseur des nervures principales qui concourraient à donner à l'aile un aspect cannelé. Or, cet aspect est réalisé bien plus par les ailes d'espèces dépourvues d'yeux hypertrophiés, ou possédant des yeux ascalaphoïdes, que par les ailes d'espèces à yeux en turban. Cet ensemble de faits confirme les conclusions de Needham quant à l'impossibilité d'établir des lignées évolutives dans l'état actuel de nos connaissances.

L'étude des larves, dont le polymorphisme est plus accentué que dans tout autre groupe d'Insectes et s'oppose parfois de façon curieuse à une certaine uniformité des adultes, ne permet pas, non plus, dans l'état présent de nos connaissances, d'ébaucher ces lignées. L'étude des cas de poecilogonie convergente ou divergente, que nous examinerons en détail, chapitre IV, lors de la discussion du problème de l'espèce, s'ajoute à certaines données paléontologiques pour permettre d'envisager les Éphémères, non comme en voie de disparition, mais plutôt comme un groupe évoluant encore.

Un autre fait est à souligner : c'est la stabilité jusqu'à nos jours des grands traits de la morphologie des Éphémères depuis les premières formes fossiles connues, celles du Permien, et la présence d'Éphémères en quantité souvent considérable sur tout le globe, comme nous

le verrons dans les pages suivantes. Cette stabilité et cette persistance paraissent paradoxales, lorsque l'on considère la fragilité de l'organisation anatomique de ces Insectes, la brièveté de leur vie, leurs possibilités de déplacements très limitées, et à quel degré leur activité dépend des conditions atmosphériques. L'étude des facteurs de la répartition des Éphémères actuels permet de comprendre les raisons de cette persistance à travers les siècles et les révolutions géologiques. C'est pourquoi il convient, après avoir précisé, dans la mesure du possible, la répartition géographique des Éphémères modernes, d'indiquer les facteurs qui interviennent dans cette répartition.

III. — LA RÉPARTITION DANS L'ESPACE

La répartition actuelle des Éphémères présente encore bien des inconnues ¹. Avec l'essor qu'a pris depuis ces vingt dernières années l'étude de la systématique de ce groupe, on voit fréquemment se modifier, de façon totale, les conclusions depuis longtemps admises sur la répartition d'une espèce ou d'un genre. Voici un exemple précis :

Comme nous l'avons vu précédemment, les caractères anatomiques des *Prosopistoma* sont des plus curieux. La biologie et la répartition géographique de ces Éphémères méritent aussi de retenir l'attention.

Les larves de *Prosopistoma* sont connues depuis près de deux siècles d'après des exemplaires capturés près de Paris, d'abord, puis en diverses autres régions de France et d'Europe. A ce stade, le *Prosopistoma* fut

1. Il est à noter que dans leur traité, *Biology of Mayflies*, Needham, Traver et Hsu n'ont pas abordé le problème de la répartition géographique.

donné comme un type bien caractéristique d'espèce endémique. Puis il fut retrouvé à Madagascar et devint alors un type d'espèce à répartition disjointe. Despax, en 1949, dans le chapitre des Éphéméroptères qu'il a rédigé pour le *Traité de Zoologie*, adopte cette opinion sans réserve : « La petite série *Prosopistomatidienne* forme un groupe très séparé avec le genre *Prosopistoma* à répartition remarquablement disjointe (Europe et Madagascar). » Or, actuellement, le *Prosopistoma* présente une aire de répartition beaucoup plus étendue. Jusqu'à plus ample informé, huit espèces sont connues, qui se répartissent ainsi : *Prosopistoma foliaceum*, espèce européenne ; *Prosopistoma de Guernei*, provenant du Sénégal ; *Prosopistoma africanum*, connu au Tanganyika ; *Prosopistoma Crassi*, du Natal ; *Prosopistoma variegatum*, capturé à diverses reprises à Madagascar ; *Prosopistoma Wouterae*, espèce de Malaisie ; et enfin deux larves non identifiées, mais différentes des larves des espèces précédentes, l'une provenant du Congo Belge, l'autre de Moheli (îles Comores) ¹.

Ce sont les stations de *Prosopistoma foliaceum* dont on connaît le mieux les caractères, et particulièrement les stations françaises. Les voici brièvement indiquées :

Cette espèce est présente dans le réseau hydrographique des quatre grands fleuves français. Rappelons que c'est dans la Seine, près de Paris, qu'elle fut trouvée pour la première fois, en 1762. Près de vingt ans plus tard, on la capturait dans une mare, à Orly, également près de Paris.

La Garonne dans la région de Toulouse s'est révélée riche en larves de *Prosopistoma foliaceum* et, à proxi-

1. VERRIER (M.-L.), La répartition géographique actuelle des *Prosopistoma* (*Comptes rendus des séances de la Société de Biogéographie*, Séance du 26 mai 1955). On trouvera dans cette communication une plus ample documentation sur l'aire de dispersion du *Prosopistoma*.

mité de la Garonne ou plutôt de la Gironde, Tempère, puis Bertrand ont fait d'intéressantes captures dans la Leyre, près de Lamothe, dans des stations sur les caractères desquelles je reviendrai.

Les stations sont plus nombreuses dans le bassin du Rhône : Avignon, Tournon, Valence, Grenoble, Lyon. Ce sont les larves de ces deux dernières stations qui ont permis d'obtenir la forme ailée de cette espèce.

Dans le bassin de la Loire une seule station est connue, à l'île Bouchard, dans la Vienne.

D'après ces stations françaises, Lestage considérait la larve de *Prosopistoma* comme un type de larve des rivières à courant rapide. Cette larve, dit-il, « reste essentiellement rhéophile et parce que les recherches furent effectuées sur le bord des fleuves, cela n'exclut nullement sa présence dans les zones plus agitées ; cela résulte de la morphologie même de la larve, et ce n'est pas exagérer que de l'associer aux larves blépharocéridiennes si l'on se rappelle que Joly écrivait qu'il faut employer la pointe d'un couteau pour les désincruster ». Il est à regretter que nous ne possédions pas des indications très précises sur les caractères de toutes les stations que j'ai énumérées, mais pour certaines d'entre elles nous avons des renseignements suffisants pour apprécier le comportement des larves, qui, chez les Éphémères, conditionne la répartition des imagos à vie très courte et se déplaçant peu du lieu d'éclosion.

Ce sont les captures dans le Rhône et dans la Garonne qui avaient conduit Lestage et Joly à faire des *Prosopistoma* des larves rhéophiles. On peut déjà faire remarquer que la Seine dans la région de Paris, où le *Prosopistoma* a été découvert, a un courant très lent et qu'il est difficile de considérer les larves d'Éphémères qui l'habitent comme franchement rhéophiles. La mare d'Orly où le *Prosopistoma* a été retrouvé ne constitue

pas, non plus, une station correspondant à un comportement rhéophile de ses hôtes. A tel point que, pour expliquer la présence de *Prosopistoma* dans cette mare, on a fait l'hypothèse d'exemplaires égarés là par une crue de la Seine. Mais les captures de Tempère, puis de Bertrand sur des troncs d'arbres flottant dans la Leyre, petite rivière côtière de la Gironde, présentent le comportement des larves de *Prosopistoma* sous un aspect comparable à celui des larves d'Orly, des bords de la Seine dans la région de Paris, et sous un aspect très différent de celui des stations du Rhône et de la Garonne.

Ainsi les larves de *Prosopistoma*, comme d'autres larves d'Éphémères, peuvent s'accommoder d'habitats très différents, notamment quant à la vitesse du courant et la nature du substrat ; elles peuvent se ranger dans les deux grandes catégories lénitiques ou lotiques où l'on classe les larves d'Éphémères. Le *Prosopistoma*, qui apparaît de plus en plus comme très répandu, est un exemple particulièrement démonstratif du danger qu'il y a à faire hâtivement des espèces endémiques, ou à répartition disjointe. Nul doute que la plasticité écologique de la larve du *Prosopistoma* ne soit un facteur important de sa répartition géographique de plus en plus grande. Et cela souligne l'importance de l'étude des larves en biologie entomologique.

Voici un autre exemple, moins spectaculaire quant à l'étendue de la répartition géographique, mais plus intéressant au point de vue biologique, car il souligne bien davantage l'étonnante plasticité écologique de certaines larves d'Éphémères, qui leur permet une dispersion souvent inattendue.

Le genre *Thraulus* a été considéré longtemps comme un genre tropical localisé en particulier au Mexique, à

Ceylan et en Australie. Une espèce, *Thraulius bellus*, a été signalée une seule fois au Portugal par Eaton en 1881, dans un torrent des environs de Cintra. A partir de 1927, des stations fort diverses ont été indiquées. Léger, étudiant les captures de H. Bertrand dans deux lacs du Dauphiné, le lac Mort et le grand lac de Lafrey, y trouve *Thraulius bellus*, ainsi que dans des matériaux provenant du Doux, près de son confluent avec le Rhône, à Tournon (Ardèche).

Depuis 1948, de nouvelles stations ont été signalées en France. Ces stations sont de caractères fort divers et, par là même, apportent des données complémentaires sur l'écologie de cette espèce. J'ai retrouvé des larves de *Thraulius bellus* dans un torrent méditerranéen, la Baillaurie, près de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), puis dans la plupart des lacs du Massif Central, tels les lacs Pavin, Moncineyre, Las Pialades, la Crégut, Chambedaze, à des altitudes voisines de 1 200 mètres. L. Olivier a capturé, au cours de dragages dans les boues qui recouvrent les pentes du lac Pavin, à une profondeur d'au moins 10 mètres, une larve de *Thraulius bellus*. En 1952, M^{lle} M. Gauthier confirme la présence de *Thraulius bellus* dans le Doux, à Tournon, et aussi dans le lac Mort (930 m) et dans le grand lac de Lafrey (910 m). M^{lle} Gauthier précise que les captures des larves ont été faites sur les bords des lacs ou de leurs émissaires. H. Bertrand, en 1951, retrouve des larves de *Thraulius bellus*, associées à des larves de *Caenis*, larves typiquement adaptées, dit-on, à la vie dans la vase, dans le lac artificiel du barrage d'Éguzon (Indre), barrage construit sur la Creuse. La station d'Éguzon est la plus septentrionale de toutes les stations françaises actuellement connues. Ainsi ce genre semble présenter une adaptation physiologique étendue aux conditions d'existence les plus diverses. Il est curieux

de constater que, considéré d'abord comme un élément de la faune tropicale, il étend sa répartition à des stations telles que les lacs d'Auvergne, où il voisine avec des éléments nordiques.

Un autre fait doit porter à l'extrême prudence dans toute conclusion relative à la répartition d'une espèce : les larves des Éphémères sont encore très mal connues et les larves conditionnent la répartition des imagos à vie très courte et à déplacements restreints. Pour l'ensemble de la faune de l'Europe occidentale, dont les principaux représentants existent en France, le nombre des larves identifiées avec certitude atteint tout au plus le cinquième du nombre des espèces connues à l'état d'imagos. Nous verrons (chap. IV) l'importance de ces larves dans la détermination et l'étude de la répartition. L'exemple des *Torleya* et des *Ephemerella* est très démonstratif : ces deux genres sont si voisins à l'état d'imagos qu'ils ont été confondus jusqu'à ce que leurs larves respectives soient identifiées. Et c'est ainsi que, sous le nom d'*Ephemerella*, on a accordé à *Torleya* une répartition très étendue en altitude. Lorsque la larve de *Torleya* a été connue, en 1925, on s'est aperçu que cette espèce dépassait rarement 400 mètres d'altitude, alors qu'*Ephemerella* vit dans des torrents de montagne jusqu'à 1 500 et 2 000 mètres.

En tenant compte des réserves illustrées par ces différents exemples, on peut admettre, jusqu'à plus ample informé, que les Éphémères existent sur toute la surface de la Terre, à l'exception de certaines îles, telles Sainte-Hélène et les îles Hawaï. La faune des îles est plus pauvre que celle des continents, les Éphémères ne sont à cet égard qu'un cas particulier d'une règle générale : par exemple, la faune des Éphémères de l'Angleterre, bien connue par les récents travaux de Kimmins

et de Macan, et celle de la Corse sont sensiblement plus pauvres que celles de l'Europe et du Nord de l'Afrique. Certains genres sont cosmopolites, ce sont les *Baetis*, les *Cloeon*, les *Caenis*. On admet jusqu'à plus ample informé que les genres *Caenodes* et *Tricorythus*, voisins des *Caenis*, seraient de bons exemples de genres à répartition disjointe, les *Caenodes* étant connus seulement au Soudan Égyptien et aux Philippines, les *Tricorythus* étant spéciaux à l'Afrique et à la Malaisie.

On admet aussi que les Siphonuridés, les Ecdyonuridés et les Éphemerellidés sont surtout nombreux dans l'hémisphère Nord, alors que les Leptophlébidés et les Éphéméridés se localisent principalement dans les régions tropicales et l'hémisphère Sud. Au dire de certains auteurs, le genre *Atelophlebia*, qui renferme de très nombreuses espèces, serait d'origine gondwanienne, de même que les Éphéméridés avec les genres *Potamanthus*, *Rhoenanthus*, *Anagenesia*. Mais ces interprétations nécessitent encore une très grande prudence ; dans une étude récente sur *La faune malgache et le mythe gondwanien*, J. Millot n'a-t-il pas écrit que ses conclusions, « nées de constatations zoologiques, s'opposent directement à la théorie des translations continentales de Wegener, en même temps qu'aux notions de Gondwanie et de Lemurie conçues comme entités terrestres continues. Celles-ci doivent, selon nous, être considérées comme périmées et n'ayant plus qu'un intérêt historique ».

Si la répartition des Éphémères à la surface de la Terre demande encore beaucoup de recherches, l'étude des facteurs de cette répartition dans une région même très limitée présente un intérêt incontestable, car elle apporte de nouvelles données à la biologie des Éphémères.

IV. — LES FACTEURS DE LA RÉPARTITION

La répartition des Éphémères est étroitement conditionnée par la répartition des larves. Je rappelle que les imagos s'écartent, en général, très peu du lieu d'éclosion. Souvent les femelles y reviennent pour y pondre, ou gagnent une portion de rivière ou de lac fort peu éloignée du point d'éclosion. Lorsque les imagos effectuent des migrations, celles-ci aboutissent, nous l'avons vu (chap. II), à des pontes aberrantes souvent considérables, mais incapables d'étendre l'aire de répartition. De même en est-il vraisemblablement des individus de petite taille, tels les *Caenis* à ailes réduites et fragiles, qui n'opposent aucune résistance à l'action des vents et peuvent être emportés dans les hautes couches de l'atmosphère, comme l'a montré leur capture dans des filets traînés par des avions.

Parmi les facteurs de la répartition des larves, quatre méritent d'être retenus. Ce sont la nature du substrat, la teneur en oxygène dissous étroitement liée au facteur température et à la vitesse du courant.

La nature du substrat. — Elle a dominé et domine encore pour bien des auteurs les aspects de la répartition des Éphémères. Mais il s'agit d'entomologistes qui, sans recherches précises et poursuivies sur le terrain dans les milieux les plus variés, essayent d'adapter la répartition des Éphémères à la classification de Réaumur, que j'ai exposée (chap. II), suivant les divers modes de vie des larves. Cette classification tend à mettre en harmonie les particularités de la forme des larves avec leur habitat, et spécialement avec le substrat. Or nous avons vu à quel point l'habitat d'une larve d'une espèce bien déterminée peut être variable, et à quel point nombre de larves s'accommodent des

habitats les plus divers. Ce fait est à retenir pour expliquer la pérennité des Éphémères sur le globe à travers les révolutions géologiques, car il souligne une plasticité écologique très grande qui donne à ces larves une grande résistance, en dépit de leur apparence morphologique.

Il n'en faudrait point conclure que le point de vue de Réaumur et de ses successeurs soit totalement faux (et nous verrons d'ailleurs, au cours du chapitre VI, que le substrat intervient dans le métabolisme de certaines espèces). Il reste exact dans un nombre de cas très limité, mais ne résiste pas à un examen étendu aux formes les plus diverses, pratiqué dans les régions les plus variées et surtout sans idée préconçue. On peut l'adopter lorsqu'on étudie les Éphémères pendant un an ou deux. On ne peut plus l'admettre lorsqu'on a prolongé cette étude pendant dix ans.

L'oxygène dissous. — Les larves d'Éphémères se rencontrent dans les milieux les plus divers depuis les eaux dormantes des étangs jusqu'aux torrents rapides des montagnes où elles abondent. Il est très facile de constater que les formes des torrents ont d'intenses besoins respiratoires, et n'opposent qu'une très faible résistance à l'asphyxie. Leur survie, en dehors du torrent et dans une eau pauvre en oxygène dissous, est des plus limitées, variable avec les espèces et avec l'âge des individus, mais souvent la résistance reste de l'ordre de quelques minutes. C'est ce qui ressort des expériences de Marcel et M^{me} Avel, sur la résistance à l'asphyxie des larves d'Éphémères des torrents d'Auvergne. J'ai étudié les variations de la répartition des larves d'Éphémères en fonction de la teneur en oxygène dissous. Il convient d'être très prudent dans l'interprétation des résultats : rien n'est plus variable que la concentration en oxygène dissous d'une portion de cours d'eau (comme

celle d'un lac, d'ailleurs), non seulement d'une saison à l'autre, mais encore aux diverses heures d'une même journée — et aussi entre deux points très rapprochés d'un même cours d'eau (ou d'un lac).

Voici, à titre d'exemple, des mesures faites le long de l'un des principaux torrents de la région des monts Dorés, la Couze Pavin, depuis sa source près du Sancy et au lac Pavin, à 1 200 mètres d'altitude environ, jusqu'à son confluent avec l'Allier dans la plaine d'Issoire à près de 400 mètres. Les chiffres indiqués, en raison des réserves que j'ai faites précédemment, donnent surtout des ordres de grandeurs. Voici quelques relevés parmi les plus caractéristiques :

Stations à *Baetis alpinus* : sources du lac Pavin : oxygène dissous, 5,52 cm³, le 26 août 1947, à 16 h. — L'eau de ces sources est moins oxygénée que l'eau du lac. J'ai fait à diverses reprises, depuis 1928, de nombreux dosages comparatifs. Je n'ai jamais trouvé de *Baetis alpinus* dans le lac. Ils apparaissent dans le déversoir qui constitue l'une des branches d'origine de la Couze Pavin.

Stations à *Baetis alpinus*, *Epeorus torrentium*. — Ce sont des portions de torrents à eau très agitée. Le 25 août 1947, en amont de Besse, j'ai dosé l'oxygène dissous d'heure en heure, de 8 à 18 heures : la concentration a baissé progressivement de 6,57 cm³ à 5,60 cm³.

Stations à *Baetis pumilus*, *Ecdyonurus venosus*, *Ephemera ignita*. — Il s'agit de portions de torrents situées à 20 ou 30 mètres des précédentes, mais à courant moins rapide. Le 25 août 1947, toujours de 8 à 18 heures, la concentration en oxygène a passé de 6,49 cm³ à 5,33 cm³.

J'ai fait des observations comparables le long de la Couze Pavin, entre Besse et Saint-Floret, et entre Perrier et Issoire. A ce niveau, une station est à signaler au niveau d'un barrage. En haut du barrage, zone à

Ephemerella ignita, à *Baetis pumilus*, eau à courant très lent, riche en végétation oxygène ; dissous, 6,34 cm³, le 15 octobre 1947, à 13 heures. Sur la pente inclinée du barrage s'étale une assez mince couche d'eau. Sur les bords, on peut trouver des *Baetis alpinus* ; la teneur en oxygène dissous est encore de 6,34 cm³. En bas du barrage, dans une eau tumultueuse, vivent *Baetis alpinus*, *Epeorus torrentium*, *Oligoneuriella rhenana*, quelques *Ecdyonurus venosus*. L'eau, qui s'est réchauffée au contact de l'air le long de la paroi du barrage, ne renferme que 6,09 cm³ d'oxygène par litre.

Le confluent de la Couze Pavin et de l'Allier permet d'opposer des zones bien distinctes :

1° Stations à *Oligoneuriella rhenana*, *Baetis alpinus*, *Rhitrogena alpestris*, quelques *Ecdyonurus venosus* ; Couze Pavin, eau très agitée, oxygène dissous : 5,94 cm³, le 29 août 1947, à 10 h. 30.

2° Stations à *Ephemerella ignita*, *Baetis pumilus*, nombreux *Ecdyonurus venosus* ; dans l'Allier, eau calme, oxygène dissous : 5,75 cm³, le 29 août 1947, à 10 h. 45.

A 200 mètres de ces stations se trouve l'Aumaire, affluent de l'Allier, qui, traversant une plaine, a un cours très lent et se trouve encombré de végétation aquatique. Sa teneur en oxygène dissous est très voisine de celle de la station précédente, mais sa faune est toute différente : *Eurycaenis harrisella*, *Centroptilum pennulatum* en sont les éléments caractéristiques.

Il apparaît déjà, à l'aide de ces quelques exemples, que le facteur oxygène dissous peut être dominé par le facteur vitesse du courant ; mais auparavant notons que la concentration en oxygène dissous du milieu intervient aussi dans le comportement des larves au cours de leurs différentes mues. Je rappelle qu'aux approches de sa transformation en subimago la larve tend à gagner les zones les plus oxygénées. Les observations

au laboratoire, sur des élevages, et dans la nature concordent (chap. II).

La vitesse du courant. — Ainsi, l'oxygène dissous paraît être un facteur important dans la répartition des Éphémères, mais il n'est pas le seul. Déjà en 1932, M^{me} et Marcel Avel remarquaient que « l'absence de *Baetis* à trois cerques et d'*Ecdyonurus* dans les rapides et les chutes nécessite la considération d'un autre facteur ». La comparaison des stations que je viens d'énumérer le long de la Couze Pavin appelle aussi quelques remarques.

Ainsi, *Baetis alpinus* et *gemellus* existent dans le petit ruisseau à courant rapide issu des sources qui alimentent le lac. Ils abondent dans le torrent qui sert de déversoir à ce même lac et constitue l'une des deux branches d'origine de la Couze. Mais ces deux espèces n'habitent pas le lac dont les eaux, en raison de l'abondante végétation aquatique formant couronne le long des rives, est souvent plus riche en oxygène dissous que l'eau des ruisseaux d'arrivée et de sortie des eaux.

De même, dans la plaine d'Issoire, la faune de l'Aumaire, rivière à courant très lent, est totalement différente de celle de la Couze Pavin près de son confluent avec l'Allier, bien que la teneur en oxygène dissous, la température, le pH de ces deux stations soient très comparables.

Je pourrais multiplier de tels exemples empruntés à des régions de faunes fort diverses. Ils soulignent ce fait important aussi bien dans la répartition des Éphémères que dans la répartition de nombreux autres représentants de la faune des eaux douces : le facteur vitesse du courant peut dominer le facteur oxygène dissous.

Depuis plus de cinquante ans, les Biologistes, avec Dewitz, dès 1899, se sont préoccupés de l'action du

courant sur la répartition de la faune des eaux douces, mais il faut arriver à 1948 pour avoir des mesures précises concernant les larves d'Éphémères. Un certain nombre d'entre elles ont été étudiées, les unes provenant des torrents des Alpes du Dauphiné, par Dorier et Vaillant, les autres des torrents du Massif Central, par moi-même.

Dorier et Vaillant ont récemment complété ces observations et établi le tableau suivant, très suggestif.

Les chiffres de ce tableau expriment des vitesses en centimètres-seconde. La colonne I donne la vitesse minimum supportée par chaque espèce de larve, la colonne II la vitesse maximum supportée par les mêmes individus. Ces deux premières colonnes rapportent des observations faites dans la nature. Les deux suivantes traduisent des résultats expérimentaux, au laboratoire, soit, pour la colonne III, la vitesse maximum du courant qui peut être remonté et, pour la colonne IV, la vitesse à laquelle les larves résistent au moins une minute avant d'être entraînées.

	I	II	III	IV
Nymphes de <i>Baetis</i> , type <i>gemellus</i> Eat.	10	182	187	240
— <i>Baetis</i> , type <i>rhodani</i> Pict..	10	30	102	177
— <i>Cloeon</i> sp.....			37	60
— <i>Paraleptophlebia</i> n. sp....			46	101
— <i>Heptagenia lateralis</i> Curt...		28	140	188
— <i>Rhitrogena semicolorata</i> Curt.....			125	182
— <i>Ecdyonurus venosus</i> Fab..			99	154
— <i>Ecdyonurus</i> sp.....		70	147	212
— <i>Epeorus assimilis</i> Eat....		109	230	240
— <i>Epeorus alpicola</i> Eat.....		222	240	240

Dorier et Vaillant signalent que toutes les espèces examinées se comportent de semblable manière ; pour des vitesses faibles, on constate d'abord un rhéotro-

pisme négatif, qui change de sens avec l'augmentation de la vitesse du courant que la larve tente alors de remonter. Pour une certaine vitesse, la larve s'immobilise ou « cherche » à se déplacer latéralement. Dorier et Vaillant notent ce fait extrêmement intéressant que « Les nymphes d'*Heptagenia lateralis*, de *Rhitrogena semicolorata*, d'*Ecdyonurus* sp., placées dans de semblables conditions, prennent une attitude qui rappelle celle des nymphes de *Baetis* du type *gemellus*, car leur abdomen reste soulevé un peu au-dessus du fond, les trachéo-branchies battant l'eau de façon continue. Toutefois, par suite de la forme déprimée de leur corps, tête et thorax entrent en contact plus étroit avec le substratum ». Ainsi les larves du type nageur (*Baetis*) se comportent comme des pétricoles typiques (Ecdyonuridés).

Dans le temps où Dorier et Vaillant observaient les larves d'Éphémères du Dauphiné, j'étudiais les divers aspects du rhéotropisme des larves des rivières du Massif Central, du bassin de la Dordogne et des Alpes-Maritimes. Bien qu'il s'agisse de faunes souvent très différentes, nos résultats concordent.

Il apparaît de plus en plus que la vitesse du courant est un facteur important de la répartition géographique et particulièrement de la répartition en altitude. Le rhéotropisme domine nettement dans certains cas le facteur oxygène dissous et le facteur température qui sont étroitement liés. La comparaison de stations à *Baetis pumilus*, *Baetis alpinus*, *Baetis gemellus*, à *Ecdyonurus venosus* et *Epeorus torrentium* est particulièrement démonstrative. Je rappelle que des stations à *Baetis alpinus* et *gemellus* existent dans le torrent qui alimente le lac Pavin et dans le torrent qui sert de déversoir à ce lac. L'eau du lac est souvent plus oxygénée que l'eau des deux torrents, principalement

le torrent d'alimentation dont l'eau sort de terre, comme je l'ai déjà indiqué p. 109, mais je mesure dans ce ruisseau des vitesses de courant de l'ordre de 0,80 m. Les *Baetis gemellus* et *alpinus* préfèrent une eau à courant rapide à une eau presque stagnante, bien que plus oxygénée.

Pour des portions de torrent très voisines, dont la teneur en oxygène dissous et la température sont très comparables, on note des variations très nettes dans la répartition des larves. Ainsi, la Couze Pavin, comme tout torrent de montagne, présente une succession de cascades plus ou moins importantes. Voici des mesures faites au bas de l'une d'elles, à Besse : la vitesse du courant, très variable en des points très rapprochés, était comprise entre 1,10 et 1,50 m le 21 août 1950 ; je capturais : 15 *Baetis alpinus*, 2 *Baetis pumilus* (formes très jeunes), 9 *Epeorus torrentium*. A 1 mètre en amont de la cascade, la vitesse du courant étant de 0,70 à 0,80 m par seconde, je capturais : 19 *Baetis pumilus*, 6 *Baetis alpinus*, 12 *Ecdyonurus venosus*, 3 *Epeorus torrentium*, 2 *Habroleptoides modesta*, 4 *Ephemerella ignita*.

Dans les deux cas, la température de l'eau se maintenait à 15° et l'oxygène dissous variait entre 6,15 cm³ et 6,05 cm³ par litre.

Dorier et Vaillant admettent également que le facteur vitesse du courant peut dominer le facteur oxygène dissous et en soulignent l'intérêt : Il est vraisemblable, écrivent-ils, « que ces conclusions, valables pour les nymphes d'Éphéméroptères, pourront être étendues, grâce à de nouvelles recherches, à l'ensemble de la faune torrenticole. »

CHAPITRE IV

LES ÉPHÉMÈRES ET LE PROBLÈME DE L'ESPÈCE

La détermination précise d'un Éphémère adulte provoque souvent bien des surprises. La nervation des ailes est un caractère de première importance. Il suffit, pour s'en convaincre, de parcourir les tableaux de détermination dressés par des Éphémérologues notoires dont les travaux sont devenus classiques, tels Eaton, Klapalek, Ulmer, Schoenemund, Kimmins. La révision des Éphémères par Eaton, ouvrage fondamental et indispensable pour toute étude des Éphémères, comporte un véritable catalogue des ailes des représentants de ce groupe. Or, lorsque l'on compare, pour une espèce bien déterminée, les dessins donnés par cet auteur et les autres auteurs que je viens d'énumérer, on constate que ces dessins ne concordent pas. Évidemment, pour un genre donné, les grandes nervures principales, costale, sous-costale, radiale, médiane, cubitale, anale, qui soutiennent en quelque sorte l'architecture de l'aile, restent constantes ; mais les intercalaires et les transversales, sur lesquelles on se base souvent pour établir une espèce, sont des plus variables, et parfois aussi la subdivision des grandes nervures principales. Un exemple va nous permettre d'apprécier l'étendue et l'intérêt de ces variations.

La variation alaire chez *Potamanthus luteus*. —
L'espèce qui nous a servi de type d'organisation fournit

un exemple particulièrement typique de la variation des ailes et des conséquences qu'elle comporte en systématique.

Eaton et Schoenemund ont donné d'excellents dessins des ailes de cette espèce. Klapalek a figuré seulement la région cubito-anale des ailes antérieures, région qui présente une certaine importance, comme nous le verrons plus loin. Si l'on compare les dessins de ces différents auteurs, on constate qu'il n'en existe pas deux identiques. Lestage étudiant un exemplaire de *Potamanthus* de la région de Zurich note des divergences entre les ailes de cet exemplaire et les dessins d'Eaton. Les variations portent sur les intercalaires issues de la première cubitale et dans la disposition des première et deuxième cubitales.

J'ai comparé trente imagos des deux sexes capturés dans la même station, le même jour, sur les bords de l'Allier, à 2 kilomètres d'Issoire. J'ai constaté : 1° qu'il n'existait pas deux individus identiques ; 2° que l'aile droite d'un individu est différente de l'aile gauche ; 3° que le dessin de ces ailes est différent des dessins d'Eaton, Klapalek et Schoenemund. Les variations portent sur le secteur costal, et surtout sur les secteurs cubital et anal. Ces deux secteurs ont, chez les *Potamanthus*, une certaine importance. Les systématiciens en ont tiré les conclusions suivantes, d'après Lameere : La bifurcation de la troisième nervure anale serait l'apanage des *Potamanthus* et des *Siphylurina* ; ce caractère serait le seul qui, au point de vue de la nervation, séparerait ces deux genres de la tribu voisine des *Ephemerini*,

Légende de la figure 22 ci-contre :

Les variations du secteur anal de l'aile antérieure de quatre *Potamanthus luteus*, A, B, C, D.

1, première anale ; 2, deuxième anale ; 3, troisième anale.

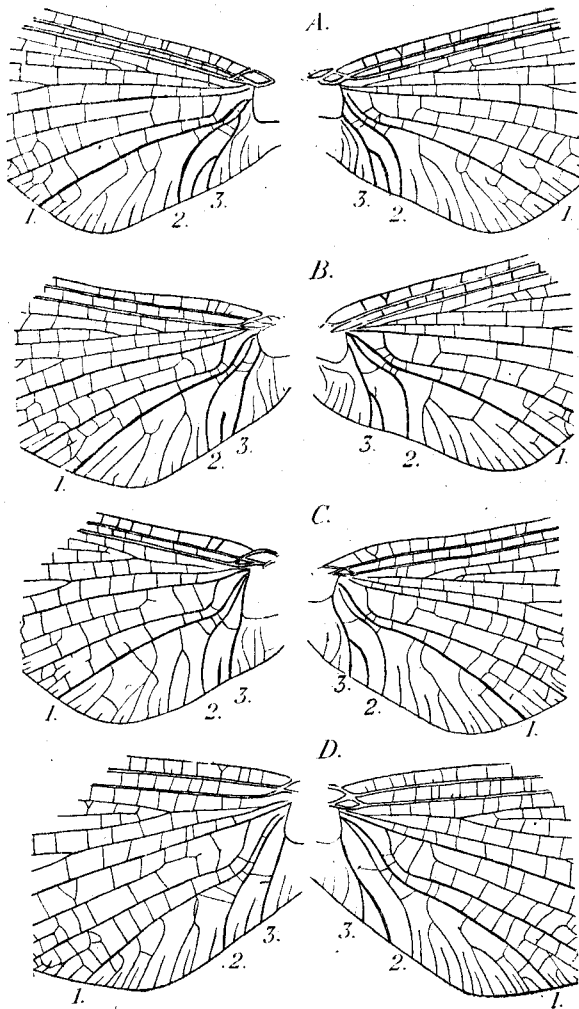


FIG. 22.

[Voir la légende de cette figure au bas de la p. 116 ci-contre.]

cette tribu groupant les genres *Ephemera*, *Polymitarcys* et *Palingenia*.

La figure 22 permet d'apprécier quelques-unes des variations du secteur cubito-anal de l'aile, prises au hasard dans un lot de 30 *Potamanthus luteus* éclos sensiblement en même temps, dans la même station. Le premier dessin correspond bien, pour les deux ailes, à un *Potamanthus luteus* classique. Mais, les deuxième, troisième et quatrième dessins correspondent à des individus dont, seule, la troisième anale de l'aile droite est nettement bifurquée. Ces individus, par leur aile droite, sont donc des *Potamanthus*, mais, par leur aile gauche, ils s'apparentent à la tribu voisine des *Ephemerini*.

Nous verrons ultérieurement ce qu'il convient de penser des autres caractères, genitalias et coloration en particulier. Mais déjà, il importe de souligner ce fait très important que toutes les larves capturées dans la station d'où provenaient les imagos étaient toutes, indiscutablement, des *Potamanthus*, et ne présentaient aucun caractère, si minime soit-il, qui permette de les rapprocher des *Ephemera*, des *Polymitarcys* ou des *Palingenia*.

Ce fait souligne déjà l'importance des larves dans la détermination des adultes, chez les Éphémères.

I. — GÉNÉRALITÉ DU POLYMORPHISME DES AILES

Le cas de *Potamanthus luteus* est un cas particulier d'un fait général. En réunissant les documents en vue d'établir la faune de France des Éphémères, j'ai examiné de nombreux représentants des dix familles d'Éphémères sur les treize qui, jusqu'à plus ample

informé, composent la faune française. La variation de la nervation des ailes est constante dans toutes les familles. Elle présente les caractères suivants :

Comme chez *Potamanthus*, la variation se manifeste aussi bien entre individus de même espèce qu'entre l'aile droite et l'aile gauche d'un même individu. Elle porte aussi bien sur l'aile antérieure que sur l'aile postérieure, mais à des degrés divers. Les deux paires d'ailes sont largement intéressées chez les Ecdyonuridés, les Leptophlébidés, les Éphémérellidés. Dans ce dernier groupe, Lestage a décrit et figuré, chez *Torleya belgica*, des variations comparables à celles que j'ai constatées chez *Ephemerella ignita*. Dans l'important groupe des *Baetis*, les ailes antérieures marquent des variations insignifiantes, alors que les variations peuvent devenir considérables au niveau de l'aile postérieure ; et cependant les caractères de la nervation de l'aile postérieure ont été invoqués au premier chef pour la discrimination des diverses espèces de *Baetis*. Tous les secteurs de l'aile peuvent être intéressés par les variations, mais principalement le secteur costal, dont *Ecdyonurus venosus* fournit un excellent exemple, et aussi le secteur cubito-anal ; tel est aussi le cas des Éphémérellidés et des Pothamantidés.

Selon les divers groupes d'Éphémères, on note des différences dans l'amplitude des variations. En général, les ailes les plus simples présentent la plus grande stabilité. Ainsi, les ailes d'une espèce actuelle très commune, *Caenis horaria*, voisines par leur forme et leur nervation des ailes de *Triplosoba pulchella* du Houiller supérieur, sont très comparables d'un individu à l'autre ; tout au plus voit-on apparaître — et très rarement — quelques nervures transversales supplémentaires dans le secteur médian et le secteur cubital. Au contraire, les formes complexes, très différentes

du type précédent, marquent les plus grandes variations.

Ces variations apparaissent aussi bien en comparant des individus de même espèce, provenant d'une même station, que des individus, également de même espèce, mais provenant de stations différentes soit par le climat, l'altitude, ou le régime des eaux où vit la larve. C'est ce que j'ai constaté, particulièrement chez *Ephemera ignita* et *Rhitrogena alpestris*. Mais la comparaison de nombreux individus ne m'a pas encore permis d'établir, pour une espèce déterminée, dans quelle direction s'effectuent ces variations. Et il est regrettable que la nécessité du vol nuptial, la brièveté de la vie imaginale et surtout l'extrême fragilité des imagos soient une série d'obstacles qui ne facilitent pas et même — jusque-là — se sont opposés à l'étude de l'hérédité de ces variations.

II. — VARIATIONS DE DIVERS AUTRES CARACTÈRES

La constatation de l'extrême polymorphisme des ailes des Éphémères conduit immédiatement à penser que les caractères de la nervation ne sont pas de bons caractères pour la détermination des espèces, et qu'il convient de les négliger.

Cependant, lorsqu'on parcourt l'œuvre d'Éphémérologues notoires, on s'aperçoit que telle n'est pas leur opinion. La preuve en est dans les tableaux dichotomiques et la description de variétés établies, à peu près exclusivement, à l'aide des variations de la nervation.

En dehors de la systématique pure, et sur un plan plus général, les variations ou anomalies de répartition des nervures des ailes peuvent revêtir un certain intérêt. Je citerai simplement à ce sujet l'opinion de

Giard. Cet éminent Biologiste, étudiant la nervation anormale des ailes d'un Psoque (les Psoques constituent un groupe très voisin des Éphémères), écrivait : « L'étude des cas tératologiques de la nervation chez les Insectes présente un intérêt considérable au point de vue de la philosophie biologique. Il importe de ne pas laisser perdre les documents que la nature nous fournit d'une façon aussi exceptionnelle¹ ». Et il insiste sur l'importance de ces « documents » relativement au problème de l'Évolution.

Quelle que soit l'importance, discutable ou non, de l'architecture des ailes, il importe d'apprécier la valeur des autres caractères, souvent invoqués pour distinguer les espèces.

Eaton, dont l'œuvre, considérable et remarquable à tous égards, domine toutes nos connaissances actuelles sur les Éphémères, attache une certaine importance aux variations de la coloration. Voici un exemple précis. Chez *Cloeon dipterum*, espèce très commune et très répandue, il établit quatre variétés, d'après la couleur des diverses parties du corps du mâle, depuis les yeux en turban, jusqu'aux cerques, en insistant sur la couleur de la face dorsale du thorax et de l'abdomen. Quant aux femelles, il les déclare d'une façon générale assez variables quant à leur couleur, il s'étend longuement sur ces variations, sans préciser à quelles variétés précédemment établies d'après les caractères du mâle on peut les rapprocher. Il ne donne aucune indication sur les larves correspondantes.

Les faits observés chez *Cloeon dipterum* par Eaton se retrouvent chez des espèces fort diverses. Je cite, à titre d'exemple, *Ephemerella ignita* et *Rhitrogena alpestris* abondants dans un torrent du Massif Central,

1. A. GIARD, *Actes de la Société scientifique du Chili*, t. V, 1895, et *Œuvres diverses*, Paris, 1911, p. 526.

la Couze Pavin, depuis son confluent avec l'Allier à 400 mètres d'altitude, jusqu'au voisinage de ses sources à 1 200 mètres. D'une façon générale, à mesure que l'on gagne en altitude, les nymphes âgées et les imagos sont plus intensément pigmentés en brun foncé, et, si l'on attachait aux caractères de la pigmentation de l'imago autant d'importance qu'Eaton en a donné chez *Cloeon dipterum*, on serait autorisé à faire un certain nombre de variétés.

Certains entomologistes accordent aux genitalias une importance capitale pour la distinction des espèces. Chez les Éphémères, les caractères des genitalias ne sauraient évidemment être négligés. Mais dans des groupes à nombreuses espèces, tels les Baetidés et les Leptophlébidés, il importe de remarquer que les différences entre les genitalias d'espèces voisines sont minimes et les caractères de ces organes sujets à variations, et, comme pour les ailes, les dessins de différents auteurs ne concordent pas toujours.

III. — IMPORTANCE DE L'ÉTUDE DE LA LARVE

J'ai souligné précédemment ce fait qu'Eaton ne donnait aucune indication sur les larves correspondant à ses quatre variétés de *Cloeon dipterum*. Lorsqu'on compare des imagos de cette espèce, de provenances très diverses, on retrouve aisément ces variétés, et même des variétés intermédiaires. Pour les trois premières, à yeux en turban allant du rouge au jaune foncé, les larves correspondantes que j'ai pu examiner sont des larves de *Cloeon dipterum* typiques, avec les six premières paires de lamelles branchiales bien caractéristiques de cette espèce. Par contre, les imagos à

yeux en turban jaune très pâle et terne, avec un thorax brun très foncé ou noir, proviennent de larves dont les caractères des lamelles branchiales et des pièces buccales ont porté les Éphémérologues à faire un genre bien distinct du genre *Cloeon*, le genre *Procloeon*, dû à Bengtsson et encore inconnu à l'époque où Eaton travaillait. Or, entre les imagos de *Cloeon*, et de *Procloeon*, les caractères relevant de la forme générale du corps, des genitalias, de la nervation des ailes ne permettent pas d'opposition nette.

Cet exemple souligne l'intérêt de l'étude des larves et met en évidence un cas de larves très distinctes donnant des adultes fort comparables. Ce fait se rencontre chez d'autres Éphémères et relève du problème de la poecilogonie.

IV. — LA POECILOLOGONIE CHEZ LES ÉPHÉMÈRES

Je m'étendrai un peu longuement sur cet aspect de la biologie des Éphémères en raison de l'importance du problème de la poecilogonie en Biologie générale et parce que les Éphémères en fournissent les exemples les plus démonstratifs, semble-t-il, parmi tous les Insectes.

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

Giard¹ qui, le premier, a étudié ces phénomènes sur une large échelle, en essayant d'en dégager les causes, distingue :

1. A. GIARD, *Bulletin scientifique du Nord de la France et de la Belgique*, t. 39, 1905, p. 153-187.

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

2° Des individus d'une même espèce, très dissemblables à l'état larvaire, donnant des adultes semblables constituerait des *espèces poecilogoniques*.

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

L'étude des Éphémères m'a mise en présence de nombreux cas de poecilogonie, dont voici quelques exemples :

1° **Poecilogonie convergente entre espèces de genres différents.** — **A. Le complexe *Ephemerella-Torleya*.** — L'un des exemples les plus typiques de cet aspect de la poecilogonie est fourni par la comparaison des formes larvaires et adultes d'*Ephemerella ignita* et de *Torleya belgica*.

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

Les larves de *Torleya belgica* présentent des caractères bien différents : un corps très court, trapu, « onisci-forme », selon l'expression de Lestage, abondamment

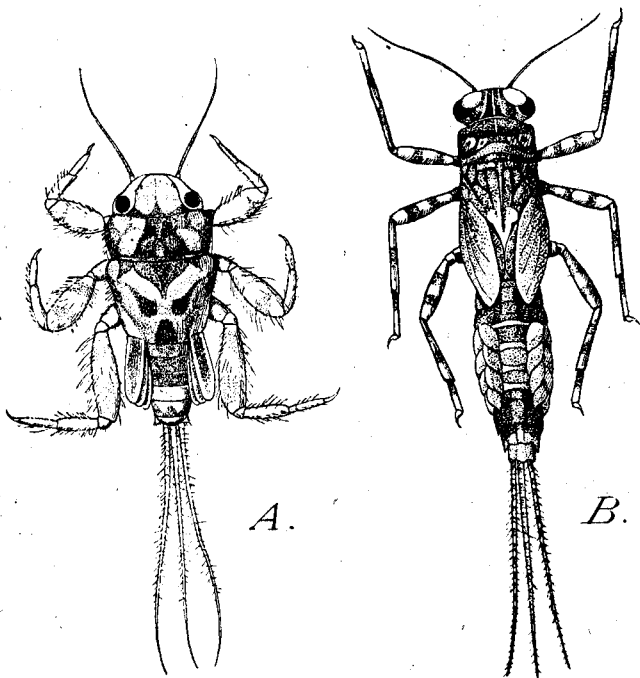


FIG. 23. — LARVES D'ÉPHÉMÈRES appartenant à des genres différents et donnant des imagos si peu distincts qu'ils ont été longtemps confondus.

A. *Torleya belgica*. — B. *Ephemerella ignita*.

cilié. Les branchies latérales ont un grand axe dirigé de dedans en dehors ; seules les trois premières paires sont visibles. Les segments abdominaux sont lisses

à la face supérieure, sans la moindre trace de tubercules dorsaux, le bord postérieur de chaque segment est rectiligne, les cerques sont longuement verticillés ; les pattes proportionnellement au corps sont très longues et les fémurs énormes.

La comparaison des larves représentées par la figure 23 permet d'apprécier les différences morphologiques de ces deux espèces.

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

C'est pourquoi Lestage, avant de connaître l'imago, s'est cru autorisé à créer un genre nouveau pour cette larve extraordinaire, qui, à cette époque, lui paraissait fort rare. Il l'a placée dans le groupe des Éphémérellidés à cause d'une ressemblance, assez lointaine d'ailleurs, avec des larves américaines du même groupe.

En 1923, A. Dorier trouvait de nouvelles stations de la larve de *Torleya belgica* dans l'Herbasse, affluent de l'Isère. Il en obtenait quelques subimagos et quelques imagos dont il donnait une courte description. Peu

après, Lestage retrouvait sa larve en Belgique en différentes stations et donnait une étude détaillée du stade imaginal. Il rappelait que la morphologie de la larve l'avait autorisé à créer sans hésitation un genre nouveau et reconnaissait que la découverte de l'imago ne conduisait pas à une conviction aussi absolue. Quelques années plus tard, en 1929, il écrivait : « Quelques doutes furent émis concernant la valeur du genre *Torleya* par certains qui n'avaient jamais vu la larve extraordinaire et qui trouvaient entre l'adulte de *Torleya* et celui d'*Ephemerella ignita* des ressemblances telles qu'il ne leur paraissait pas possible que la *Torleya* ne fut pas une *Ephemerella* typique ».

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

En fait, les imagos de *Torleya belgica* et d'*Ephemerella ignita* présentent de grandes ressemblances, et tout systématicien peu porté à la pulvérisation des espèces aurait été tenté de les réunir, s'il n'avait connu la larve. Cette opinion se trouve renforcée par le fait qu'*Ephemerella ignita* est extrêmement polymorphe. Si l'on compare des exemplaires provenant de régions très diverses, notamment quant à l'altitude, comme j'ai eu l'occasion de le faire dans le Plateau Central de la France, on s'aperçoit combien il devient difficile de faire une distinction bien nette entre les deux espèces qui nous occupent. Les différences entre les genitalias sont minimales ; de même la longueur relative des divers segments des appendices : le tableau dressé par Lestage est significatif. Le même auteur a pu

écrire, dans sa diagnose de *Torleya* : « Aile comme *Ephemerella* ». Quant à la pigmentation, elle est tellement variable que l'on ne peut lui donner quelque valeur comme caractère distinctif.

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

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

Torleya belgica est beaucoup moins répandue en France. On en connaît actuellement quelques stations dans les Ardennes, la Meuse, l'Aisne, l'Eure, le Jura, la Loire, le Puy-de-Dôme, la Drôme et les Alpes du Dauphiné.

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

Au point de vue de la répartition altitudinale de ces deux espèces, une remarque s'impose : *Ephemerella ignita* existe aussi bien à des altitudes très faibles, voisines du niveau de la mer (telles les stations de la Somme et du Calvados), qu'à des altitudes assez élevées. Dorier, dans son *Étude de la faune des eaux courantes alpines*, signale que l'on rencontre fréquemment

Ephemerella ignita, aussi bien dans les mousses que sous les pierres immergées, dans les eaux de moyenné altitude qu'il situe entre 1 500 et 700 mètres. J'ai capturé en abondance des exemplaires de la même espèce tout le long du cours de la Couze Pavin, torrent des monts Dores, depuis 1 200 mètres d'altitude près de sa source, jusqu'à son confluent avec l'Allier, à 400 mètres environ.

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

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

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

Baetis, dont *Baetis alpinus*, dans une eau très froide toute l'année, saturée, ou presque, en oxygène dissous et à des vitesses de courant pouvant atteindre et quelquefois dépasser 1,50 m par seconde.

Torleya belgica se tient dans des zones à caractères beaucoup plus limités. Lestage, résumant les observations de divers auteurs sur la répartition de cette espèce en Hollande, en Belgique, en France, en Allemagne, en Suisse et en Tchécoslovaquie, conclut que ces larves vivent exclusivement dans des cours d'eau peu profonds, à cours régulier et assez rapide. Les larves se tiennent généralement sous les pierres immergées, à une faible distance du bord. C'est ce que j'ai observé dans le Puy-de-Dôme. Une eau propre, assez courante, un fond de pierres sous lesquelles les individus s'accrochent, une teneur en oxygène moyenne, une eau pas trop froide, une vitesse de courant de l'ordre de 1 mètre par seconde, telles sont les conditions qui paraissent convenir aux larves de *Torleya*. Les larves d'*Ephemerella* peuvent aussi s'en contenter, mais elles s'accommodent aussi fort bien, comme je l'ai précédemment exposé, de conditions toutes différentes.

Au point de vue du cycle du développement, ces deux espèces s'opposent également. J'ai capturé pour la première fois des larves de *Torleya belgica* en Auvergne, à Issoire, dans les premiers jours de novembre 1944. Elles avaient dépassé largement le stade larvule, c'étaient des larves de taille moyenne avec des branchies bien organisées. Les *Ephemerella* des mêmes stations étaient de très jeunes larvules sans ébauche de branchies. Les années à hiver peu rigoureux et à printemps précoce, telles les années 1948 et 1949, j'ai trouvé des nymphes sur le point de se transformer en subimagos à la fin de mars ou au début d'avril ; dans

les années normales, le même phénomène se produit un mois plus tard. Immédiatement après commencent les éclosions d'*Ephemerella ignita*, qui dans cette région se poursuivent jusqu'en septembre. Baudot a fait en une région toute différente des observations comparables. « Ayant d'abord obtenu l'éclosion d'imagos par élevage de larves mûres, j'ai pu voir ensuite d'abondants vols de mâles et de femelles ; ils ont lieu, dans le Barrois, à la fin de mai et aux premiers jours de juin et sont d'ailleurs absolument comparables à ceux qu'exécuteront les *Ephemerella ignita* quelques jours plus tard, pour les prolonger jusqu'à la fin de septembre. »

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

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

A côté du complexe *Ephemerella-Torleya*, il convient de placer les *Chitonophora*. A leur sujet, je ne saurais m'étendre longuement, pour le moment tout au moins. Les *Chitonophora* sont encore peu connus. Ce genre, créé par Bengtsson pour désigner une espèce de Scandinavie et de Thuringe, a été retrouvé par Lestage en Belgique.

En France, il vient d'être signalé à Cauterets où Grenier a capturé quelques larves d'une espèce que nous n'avons pu identifier, ne connaissant pas l'imago. L'an dernier, dans la vallée de l'Allier en Auvergne, j'ai trouvé plusieurs stations d'une larve, non encore connue,

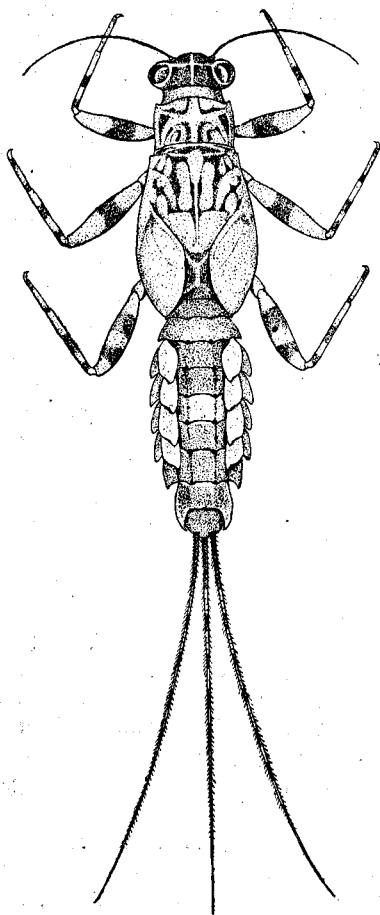


FIG. 24. — LARVE DE *Chironomus*.

de *Chironomus*, dont je me propose de faire l'élevage et de compléter l'étude biologique à tous les stades, mais déjà il semble que, par les caractères de son habitat et de son cycle, cette espèce s'intercale entre *Torleya* et *Ephemerella*. A tel point que l'on peut faire l'hypothèse — et je souligne bien qu'il ne s'agit que d'une hypothèse — que *Torleya* et *Chironomus* pourraient être des formes précoces, des formes de printemps, d'*Ephemerella*. Ces formes constitueraient un cas de poecilogonie saisonnière.

B. Le complexe *Cloeon-Procloeon*. — J'ai indiqué (p. 122) combien la connaissance des larves des quatre variétés de *Cloeon dipterum* eût été utile. En effet, la comparaison des formes larvaires et imaginale et de la biologie des *Cloeon* et des *Procloeon* apporte aussi des faits à retenir pour une étude de la poecilogonie.

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

Chez *Procloeon*, le corps est plus trapu que chez *Cloeon* et les cerques beaucoup moins longs. Je ne puis faire ici un tableau dichotomique des diverses espèces de *Cloeon* et de *Procloeon* ; il suffit de se reporter aux ouvrages de systématique. J'indique simplement les caractères différentiels. La figure 25 qui oppose *Cloeon dipterum* à *Procloeon Rabaudi* permet de les apprécier.

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

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

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

de savoir de quelles larves proviennent les imagos.

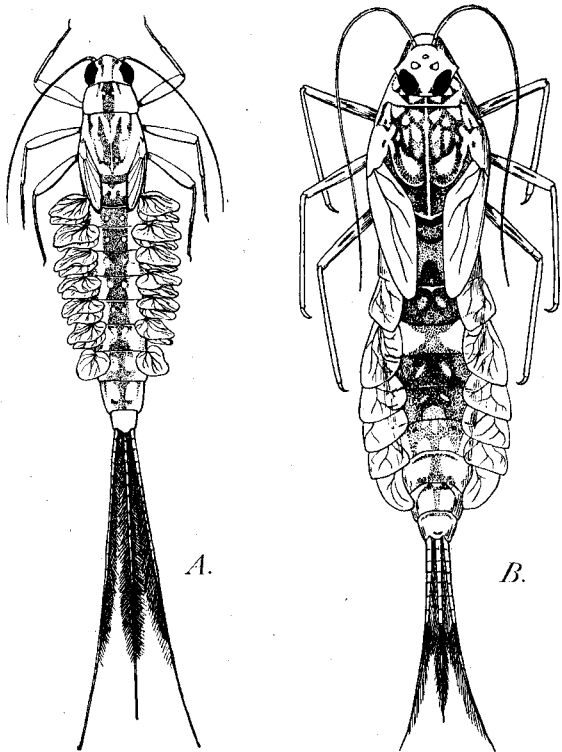


FIG. 25. — LARVES D'ÉPHÉMÈRES appartenant à des genres différents et donnant des imagos convergents.

A. *Cloeon dipterum*. — B. *Procloeon Rabaudi*.

Répartition géographique et écologique. — Les *Cloeon* sont extrêmement répandus. Le catalogue de Lestage

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

Les *Procloeon* sont beaucoup plus rares. Le genre a été créé par Bengtsson en 1912, pour une espèce nordique, le *Procloeon bifidum*. Lestage a signalé en Belgique une larve de *Procloeon* non identifiée. Baudot a retrouvé des imagos qu'il croit appartenir à cette espèce près du lac de Gérardmer dans les Vosges, mais il n'a pu en obtenir la larve.

J'ai capturé des larves de *Procloeon*, différentes des larves de *Procloeon bifidum*, près du littoral méditerranéen, dans les Pyrénées-Orientales, région de Banyuls-sur-Mer, et dans les Alpes-Maritimes. J'en ai trouvé d'autres dans plusieurs lacs du Plateau Central.

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

Près du littoral méditerranéen, les *Procloeon* (*Procloeon Rabaudi* et des formes larvaires dont j'attends d'avoir l'imago pour faire la description) vivent dans de petits ruisseaux côtiers du type de la Baïllaurie, à Banyuls-sur-Mer. Ces cours d'eau sont à sec une

grande partie de l'année, sauf en des zones où existent des « points d'eau » permanents, plus ou moins étendus. Pendant ces périodes de l'année, les larves de *Procloeon* se concentrent dans ces poches d'eau où on peut les trouver en grande abondance.

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

Dans les lacs du Plateau Central, les conditions d'existence sont aussi très variées. Qu'il s'agisse de lacs de cratère ou d'effondrement, tels les lacs de Montcineyre ou Chauvet, assez pauvres en végétation aquatique, ou des lacs du même type, mais abondamment pourvus de cette même végétation, de lacs de barrage comme le lac Chambon, ou de lacs occupant des dépressions formées soit dans une coulée de lave, soit entre deux coulées, ou des dépressions d'origine glaciaire comme les lacs de Bourdouze, de Chambedaze, des Esclauzes, de la Crégut, de la Landie, les *Procloeon* sont abondants. Cependant, ces lacs présentent des

différences appréciables quant à la température, le pH, la teneur en oxygène dissous de leurs eaux. Je rappelle que, dans ces lacs, je n'ai jamais trouvé *Cloeon dipterum*.

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

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

Le complexe *Cloeon-Procloeon* se présente, semble-t-il, comme un cas de poecilogonie géographique.

2° Poecilogonie convergente entre espèces de même genre. — Les individus qui présentent ce cas de poecilogonie n'offrent pas, du point de vue anatomique, des différences aussi tranchées que dans le cas précédent, ce qui est normal, puisqu'ils appartiennent au même genre. Cependant, il est impossible de confondre la larve d'*Ecdyonurus venosus* avec la larve d'*Ecdyonurus forcipula*. En dehors de particularités de structure des pièces buccales et des branchies, détails anatomiques sur lesquels il serait trop long de s'étendre ici, la forme du corps et surtout la pigmentation très spéciale à chaque espèce permet d'éviter toute confusion (fig. 26). Or, ces deux espèces vivent parfois dans les mêmes stations. C'est ainsi que dans la Couze

Pavin, près de son confluent avec l'Allier, je les ai

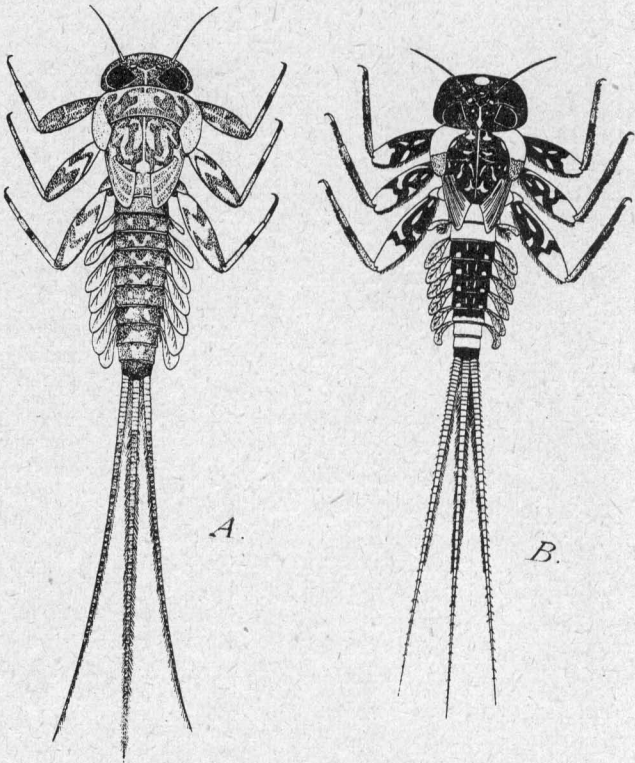


FIG. 26. — LARVES D'ÉPHÉMÈRES d'espèces différentes donnant des adultes convergents.

A. *Ecdyonurus venosus*. — B. *Ecdyonurus forcipula*.

trouvées en abondance. Dans certaines portions de l'Allier également. Fin juillet et août j'assiste dans

cette région à des éclosions en masse de ces deux espèces. Mais l'examen des captures faites au filet au-dessus des stations des larves ne me permet pas d'identifier les imagos.

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

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

Ecdyonurus venosus est abondamment répandu dans toutes les régions montagneuses. Signalé dans les Vosges par Hubault, il a été localisé par Dorier dans la zone des eaux courantes alpines de moyennes et hautes altitudes. H. Bertrand et moi-même en avons indiqué des stations dans toute la chaîne des Pyrénées jusqu'à plus de 2 000 mètres. Enfin je l'ai trouvé en abondance dans l'Allier et ses principaux affluents, dans la partie Sud du département du Puy-de-Dôme.

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

En Auvergne, ces stations ne dépassent pas 400 mètres. Elles se caractérisent par une teneur moyenne en oxygène dissous, n'atteignant pas la saturation, sauf

en hiver lorsque les eaux sont très froides. La vitesse du courant n'y dépasse pas 60 à 70 centimètres par seconde. Dans les mêmes stations on peut trouver *Ecdyonurus venosus*, aussi abondant que dans les stations de montagne citées précédemment, où cette espèce trouve une eau plus froide, plus oxygénée, et un courant beaucoup plus rapide, conditions qui ne paraissent pas convenir à *Ecdyonurus forcipula*.

Il semble que l'on se trouve là en présence d'un cas de poecilogonie géographique et écologique.

3° **Poecilogonie convergente entre individus d'une même espèce.** — Le caractère dominant des larves de *Baetis alpinus* est l'extrême réduction, pouvant aller jusqu'à la disparition complète, du cerque médian. Lestage a souligné l'importance de ce caractère. Les seuls renseignements, dit-il, que j'aie pu trouver de cette larve, sont les suivants, de Steinmann : « Cette larve fait partie d'un groupe franchement rhéophile caractérisé par la réduction jusqu'à disparition complète (?) des poils natatoires des cerques ; en outre, le cerque médian est avorté et parfois réduit à un simple moignon, surtout chez les vieilles larves ». Lestage ajoute : « L'observation de pareilles larves serait infiniment intéressante, car cette disparition des soies des cerques, et cette atrophie du cerque médian, du moins à un degré pareil, n'ont jamais été signalées, que je sache ».

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

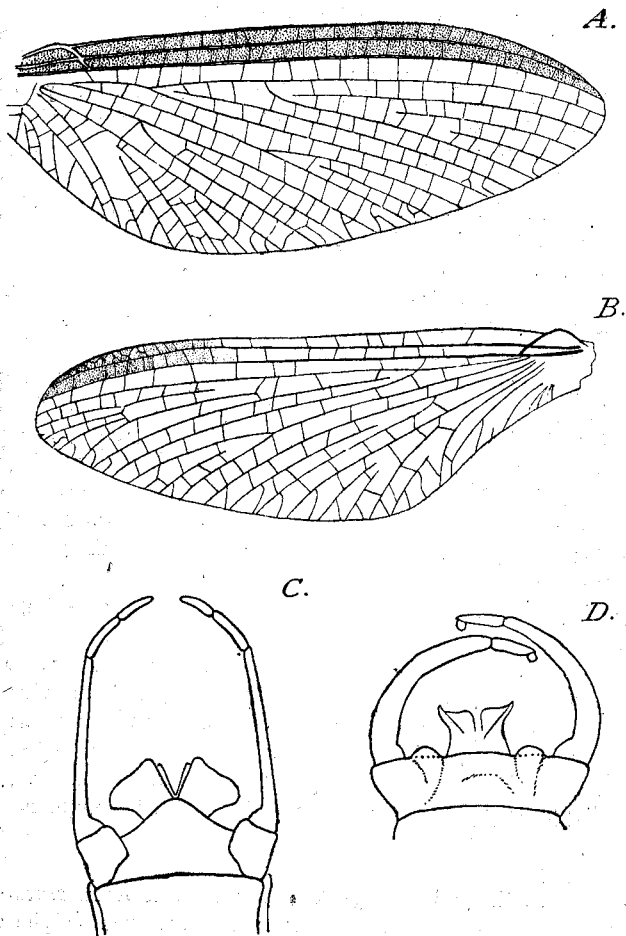


FIG. 27. — AILES ANTÉRIEURES ET GENITALIAS D'ÉPHÉMÈRES de genres différents provenant de larves semblables.
 A. Aile de *Thalerosphyrus determinatus*. — B. Aile d'*Ecdyonurus fluminum*. — C. Genitalias d'*Ecdyonurus fluminum*. — D. Genitalias de *Thalerosphyrus determinatus*.

J'ai fait de semblables constatations sur les *Baetis* des torrents du Plateau Central. Et les imagos provenant de ces larves de *Baetis alpinus* polymorphes étaient très comparables.

4° **Poecilogonie divergente entre espèces de genres différents.** — L'exemple le plus typique est donné par Ulmer, spécialiste bien connu des Éphémères de l'Europe centrale. Cet auteur a déclaré n'avoir pu trouver aucune différence entre la larve de l'*Ecdyonurus fluminum*, espèce très répandue en Europe, et la larve de *Thalerosphyrus determinatus*, espèce javanaise. Or, les imagos correspondant à ces larves sont nettement différents. La figure 27 opposant la nervation des ailes antérieures et la conformation des genitalias montre bien que de telles divergences dans les organes qui interviennent au premier chef dans la détermination des Éphémères autorisent la création de deux genres distincts.

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

Ecdyonurus fluminum a un habitat assez comparable à celui d'*Ecdyonurus venosus*, sur lequel j'ai donné plus haut quelques détails. Mais les précisions manquent sur la biologie de *Thalerosphyrus determinatus*. C'est pourquoi il est impossible, jusqu'à plus ample informé, d'apprécier si le milieu intervient dans le déterminisme de ces faits.

5° **Poecilogonie divergente entre espèces de même genre.** — Bengtsson, bien connu par ses travaux sur les Éphémères scandinaves, a été extrêmement surpris de constater que l'élevage d'un lot de larves de *Cloeon*, toutes semblables entre elles, et qu'il identifiait à *Cloeon dippterum*, lui donnait des imagos indiscutablement de

deux espèces : *Cloeon dipterum* et *Cloeon simile*. Cette observation, venant d'un auteur dont les travaux sur les Éphémères font autorité, mérite d'être retenue.

Mais, si la morphologie et la biologie de *Cloeon dipterum* sont bien connues, il est loin d'en être autant pour les autres espèces de *Cloeon*. C'est pourquoi je citerai seulement l'observation de Bengtsson en soulignant que des recherches sur l'écologie de *Cloeon simile* restent à faire.

6° Poecilogonie divergente entre individus de même espèce. — En 1944, je captuais dans un petit ruisseau de la vallée de Chevreuse un lot de larves semblables qui me paraissaient ne correspondre à aucune description de larves de *Baetis* actuellement connues. Je fis l'élevage d'un lot de larves âgées, capturées dans la même station, transportées et installées ensemble au laboratoire. J'obtins quarante imagos. On sait que, pour la détermination des *Baetis*, on se sert principalement des caractères des genitalias et de la nervation de l'aile postérieure. Or, les quarante imagos provenant de mes élevages étaient très comparables entre eux quant à la forme générale du corps, les dimensions des divers segments, la pigmentation, la forme des genitalias. Ces caractères les apparentaient indiscutablement à *Baetis vernus*. L'impression change lorsqu'on se reporte à la nervation de l'aile postérieure, caractère de première importance pour la détermination des *Baetis*, comme Schoenemund l'a souligné dans sa Faune des Éphémères de l'Europe centrale. Ces ailes présentent bien la forme ovalaire et les deux nervures principales, plus ou moins parallèles entre elles et aux bords antérieur et postérieur de l'aile, caractéristiques de toute aile de *Baetis*. Les différences portent sur les nervures intercalaires et sur les nervures transversales.

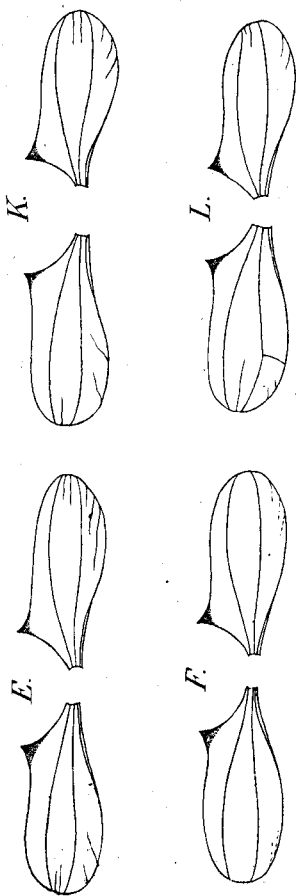


FIG. 28. — LES VARIATIONS DE LA NERVATION DES AILES POSTÉRIEURES DE DOUZE *Baetis vernus* provenant de larves semblables.

Commentaires de cette figure, p. 146. — A rapprocher des variations de l'aile postérieure de *Habrophlebia fusca*, d'après T. BIANCHERI (*Mem. Soc. entom. italiana*, 32, 1953, p. 54).

La figure 28 permet d'apprécier ces variations. Elle se rapporte à douze cas pris au hasard parmi les quarante étudiés. Seule se superpose à l'aile typique de *Baetis vernus*, telle que l'a figurée Schoenemund, l'aile droite de l'individu G. L'aile gauche de l'individu G et de l'individu K s'en rapprochent également par la disposition des nervures intercalaires. Par contre, les ailes de l'individu F rappellent de très près celles de *Baetis scambus* ; l'aile gauche de G et l'aile droite de E ont des ressemblances avec celles de *Baetis venustulus*. Les nervures transversales de A font penser aux ailes de *Baetis melanonyx*. Enfin il importe de souligner que, dans la plupart des cas, aile gauche et aile droite du même individu présentent des différences marquées.

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

La poecilogonie convergente est de beaucoup la plus fréquente chez les Éphémères.

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

A la lumière de ces faits, la poecilogonie convergente apparaît comme une manifestation presque générale chez les Éphémères.

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

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

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

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

Il serait aussi intéressant de comparer les images chromosomiques des espèces poecilogoniques. Là aussi se présentent de très grandes difficultés. Les figures données par ces espèces, notamment *Cloeon dipterum*, sont minuscules, et rendent impossible toute investigation poussée. On rencontre ici des difficultés de l'ordre

de celles qu'ont rencontrées R. Matthey et J. Aubert dans leur étude des chromosomes des Plécoptères. Il est à souhaiter que le perfectionnement des techniques microscopiques (on sait que récemment le microscope électronique a permis d'étudier des chromosomes encore inconnus chez les Batraciens) permette d'aborder cette étude, car il serait intéressant de comparer à cet égard Plécoptères et Éphémères, les Plécoptères étant très voisins des Éphémères.

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

Enfin il importe de rappeler, au sujet des espèces poecilogoniques, l'importance des données de la biochimie comparée, et des rapports entre les caractères biochimiques et les caractères systématiques tels que Florkins en a entrepris l'étude. Peut-être le perfectionnement des techniques biochimiques apportera-t-il un jour quelque lumière sur le problème de la poecilogonie.

Cela est du domaine de l'avenir. Les faits précédemment exposés visent non seulement à présenter un aspect parfois nouveau de la poecilogonie, mais aussi à réunir des données qui pourront servir de base à des recherches futures.

CHAPITRE V

LES ÉPHÉMÈRES ET LE PROBLÈME DE L'ADAPTATION

Diverses particularités anatomiques des adultes et les variations de la forme des larves ont été largement exploitées par les adeptes de la théorie de l'adaptation morphologique ; ils se sont efforcés de leur trouver un rôle précis. Examinons ce qu'il convient de penser de l'adaptation des Éphémères à leurs conditions d'existence.

I. — *LES YEUX ET LE COMPORTEMENT*

Comme je l'ai précédemment indiqué (chap. I), les yeux hypertrophiés des mâles sont parmi les organes les plus caractéristiques des Éphémères. Qu'il s'agisse des yeux en turban ou des yeux ascalaphoïdes, on leur attribue un rôle de première importance dans la vision nocturne et dans la reconnaissance des femelles par les mâles, lors du vol nuptial. L'étude anatomique de ces yeux nous a déjà montré que leur hypertrophie correspond à une dégénérescence d'un nombre important d'ommatidies dont la réticule et la partie réfringente centrale, le rhabdôme, disparaissaient et se trouvaient remplacés par une substance amorphe qui ne joue aucun rôle dans la formation et la réception d'images précises. Ainsi ces yeux morphologiquement hypertrophiés sont, en réalité, des yeux fonctionnellement réduits. Bien plus, les ommatidies normales, où

l'on ne peut déceler aucune trace de dégénérescence, sont toutes des ommatidies de type diurne, à vision par apposition, la rétine et le rhabdôme venant au contact du cône-cristallin. On ne saurait donc admettre, comme certains traités classiques de Zoologie le prétendent encore, que la présence de deux paires d'yeux chez les mâles d'Éphémères leur permet de réaliser une manière d'accommodation à la vision diurne ou nocturne, les yeux latéraux fonctionnant le jour et les yeux frontaux, en turban ou ascalaphoïdes, fonctionnant la nuit.

La présence d'une paire d'yeux supplémentaires chez les mâles augmente-t-elle leurs possibilités visuelles par rapport à celles des femelles, comme on l'a aussi prétendu ?

L'étude anatomique de ces yeux nous apprend déjà qu'ils sont en grande partie dégénérés, peu ou pas fonctionnels ; et rien, dans la comparaison du comportement des individus des deux sexes, soit dans la nature, soit au laboratoire sur des animaux d'élevage et dans des conditions expérimentales variées, ne permet de penser que les mâles ont une sensibilité lumineuse et une vision des formes supérieures à celles des femelles.

Notons aussi que les yeux frontaux, bien que souvent présents, ne sont pas l'apanage de tous les Éphémères. Les Caenidés, les Éphéméridés, groupes importants par le nombre de leurs espèces et par l'étendue de leur répartition, en sont dépourvus. Or, le vol nuptial des *Caenis* et des *Ephemera* s'effectue comme celui des autres Éphémères.

J'insiste aussi sur un autre fait : les yeux frontaux apparaissent chez les larves aux approches de la métamorphose en subimago, ils ont atteint leur développement complet et, particularité importante, les yeux ascalaphoïdes aussi bien que les yeux frontaux ne pré-

sentent encore aucune ommatidie en voie de dégénérescence. Cette dégénérescence semble l'apanage du stade adulte. Chez la larve, aucune zone de substance amorphe ne vient encore s'interposer entre les cônes-cristallins, les rhabdômes et la rétine, qui restent en contact comme dans toute ommatidie normale. Il s'ensuit que les yeux des larves âgées ont des possibilités fonctionnelles supérieures à celles des yeux des adultes, et il ne saurait être question pour ces larves de vol nuptial.

La dégénérescence des ommatidies chez les adultes présente, jusqu'à plus ample informé, une exception : les mâles d'*Oligoneuriella rhénana* possèdent des yeux ascalaphoïdes volumineux. Des coupes, pratiquées dans tous les secteurs de ces yeux, mettent en évidence des ommatidies tout à fait normales, avec des rhabdômes prolongeant sans interruption la zone profonde des cônes-cristallins, des rétines et un système pigmentaire venant au contact de cette même zone des cônes-cristallins. En bref, ces ommatidies réalisent le type parfait de l'ommatidie à vision diurne par apposition. Or, *Oligoneuriella*, dans toutes les régions où j'ai pu suivre ses évolutions, s'est rangée parmi les espèces les plus nocturnes. Je n'en ai jamais observé en vol aux diverses heures de la journée, même aux approches du crépuscule, mais je les ai vues apparaître en nombre dès que le soleil a disparu à l'horizon.

Il ne faudrait pas croire qu'*Oligoneuriella* constitue une exception parmi les Insectes avec son comportement nocturne et ses yeux organisés pour la vision diurne. Il n'est qu'un cas, particulièrement démonstratif, qui s'ajoute à beaucoup d'autres pris dans les groupes les plus divers et qui montrent la fragilité de la théorie d'Exner. Je rappelle que cette théorie, calquée, en quelque sorte, sur la théorie de la dualité

morphologique et fonctionnelle des cellules visuelles des Vertébrés, admet deux types d'yeux composés, les uns pour la vision diurne, les autres pour la vision nocturne. Comme la théorie dualiste, la théorie d'Exner s'applique à un nombre limité de cas que rien ne permet de généraliser, et les yeux des Éphémères apportent une preuve des plus démonstratives de la fragilité de cette théorie.

II. — *TUBE DIGESTIF, ET ORGANE DE PALMEN*

En indiquant (chap. I) les particularités du tube digestif, j'ai souligné ce fait que le rôle hydrostatique attribué à l'air qu'il peut renfermer est purement imaginaire et d'autant plus que bien des Insectes à tube digestif fonctionnel du point de vue de la nutrition, et rempli de substances alimentaires, sont capables d'évolutions plus compliquées et de vol de plus grande amplitude et de plus longue durée que les Éphémères. Je n'ai pas à revenir ici sur cette prétendue adaptation du tube digestif.

De même en est-il pour l'organe de Palmen (voir chap. I) dont le rôle dans l'équilibration du vol, imaginé d'après une plus ou moins grande analogie avec les otolithes, reste à démontrer. D'autant plus que ces organes de Palmen existent, fort bien développés, chez des larves qui demeurent obstinément accrochées aux plantes aquatiques, aux pierres immergées, ou qui restent enfouies dans la vase.

III. — L'ADAPTATION CHEZ LES LARVES

C'est surtout pour les larves d'Éphémères, bien plus que pour les adultes, que l'imagination des naturalistes s'est appliquée à trouver un rôle précis aux particularités de structure, même les plus infimes. Cette tendance se manifeste dès la classification de Réaumur, adoptée, comme l'on sait, par de nombreux auteurs (chap. II) et en particulier par Rousseau dont l'ouvrage sur les larves et nymphes aquatiques des Insectes d'Europe est devenu classique. Voici comment Rousseau admet l'adaptation des larves à leur mode de vie, dans les quatre groupes établis par Réaumur.

Les larves fouisseuses (*Ephemer*, *Palingenia*, *Polymitarcys* [fig. 29]) ont un corps cylindrique, leur vie se passant à l'intérieur de galeries ; les branchies sont repliées sur la face dorsale de l'abdomen, la tête est petite, mais les mandibules, considérablement développées, « sont devenues d'admirables outils de fouissage ». Les pattes antérieures « se sont un peu raccourcies, mais leur solidité s'est accrue et la larve possède en elles de merveilleux râteaux pour aider au travail du forage des galeries ; et Rousseau précise : « Ces larves habitent les eaux à faible courant, où elles peuvent trouver la stabilité nécessaire pour exécuter leur ouvrage ». Il est parfaitement exact que ces larves creusent des galeries dans

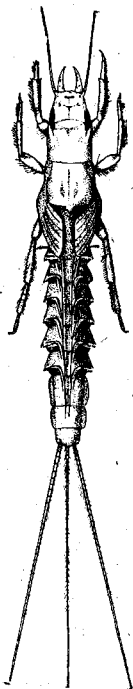


FIG. 29.
LARVE DE *Polymitarcys virgo*.
Vue dorsale.

l'argile. La fig. 17, p. 73, donne un aspect de ces galeries. Mais les *Ephemera* abondent sur des fonds de graviers ou de petits cailloux, où il ne saurait être question de creuser des galeries ; elles abondent aussi dans des torrents rapides, où la vitesse du courant atteint jusqu'à 0,80 m par seconde, voisinant avec des torrenticoles typiques (*Ecdyonuridés* et *Bactidés*), et s'accrochant comme eux à des blocs de rocher, tel du basalte, sur lesquels les outils de fouissage constitués par les mandibules sont impuissants, quelle que soit leur solidité, et où les « merveilleux râteaux » que forment les pattes antérieures deviennent bien inutiles.

Les larves plates, pétricoles, se caractérisent, d'après Rousseau, par un corps très raccourci, large et plat, des yeux dorsaux, des trachéobranchies inclinées latéralement, des pattes fortement ciliées, à fémur très large, et Rousseau en conclut que « tout dans cette structure externe concourt pour permettre à la larve de s'incruster en quelque sorte sur la pierre ou le roc qui la porte, et de braver les efforts du courant, si violent soit-il ; l'eau glisse sur le corps, mais ne peut le soulever, n'ayant aucune prise sur lui ; certaines d'entre elles, mieux adaptées encore (*Rhitrogena*, *Iron*), ont les branchies de la première paire converties en véritables ventouses. La forme typique par excellence est celle du mystérieux *Prosopistoma* ; son corps ne fait qu'un avec le support, au point qu'il est nécessaire de se servir de la pointe d'un couteau pour le désincruster » (fig. 18, p. 73).

Rien n'a été exagéré dans la description de ces particularités anatomiques et Steinmann et Thienemann, qui ont beaucoup étudié la faune des torrents, les confirment, de même que les interprétations de Rousseau.

Évidemment, un examen rapide et superficiel, pratiqué sur des animaux retirés de leur milieu, semble

donner raison à ces auteurs. Mais si l'on pousse l'analyse de ces dispositions anatomiques, si l'on observe les animaux dans leur milieu, et si l'on compare les caractères de diverses stations, l'impression change. Déjà l'observation de Dorier et Vaillant, que j'ai précédemment rapportée (chap. III), est très suggestive. Ces auteurs remarquent que les larves plates d'Ecdyonuridés (*Heptagenia lateralis*, *Rhitrogena semicolorata*, *Ecdyonurus* sp.), tous torrenticoles typiques, « placées dans de semblables conditions, prennent une attitude qui rappelle celle des nymphes de *Baetis* type *gemellus*, car leur abdomen reste soulevé un peu au-dessus du fond, les trachéo-branchies battant l'eau de façon continue ». Or, les *Baetis* du type *gemellus* ont un corps fusiforme, nullement aplati, et Rousseau range les *Baetis* parmi les formes nageuses.

Une analyse très précise de la valeur fonctionnelle des particularités anatomiques des Invertébrés des torrents a été mise au point par Popovici-Bazosanu. Le titre de son mémoire est déjà suggestif : *Sur la prétendue adaptation morphologique des larves à la vie rhéophile*. Au sujet des *Ecdyonurus*, après avoir étudié le texte de Steinmann, il déclare qu'une analyse détaillée et objective de ces larves conduit à la conclusion qu'elles représentent le type habituel des larves d'Éphémères et sont très loin des « soi-disant adaptations de Steinmann ». Il fait remarquer, entre autre, que si la larve applique sa tête sur le substrat, c'est beaucoup plus pour y prendre sa nourriture composée d'algues microscopiques que pour résister au courant. Il constate que l'aplatissement dorso-ventral est fort exagéré et que l'abdomen ne s'applique pas étroitement sur le substrat, mais se maintient à une certaine hauteur au-dessus. Enfin, les branchies, au moins les six premières paires (la 7^e étant assez réduite), sont animées de mou-

vements continus et rapides et restent dans un plan supérieur au substrat. En aucune manière, elles ne concourent à l'adhésion du corps à ce substrat. De même en est-il des pattes et des cerques. Et Popovici-Baznosanu fait remarquer que l'aplatissement du corps existe chez beaucoup d'espèces des eaux stagnantes, telles les Nèpes, et jamais on n'a cherché à y voir une adaptation. L'aplatissement et l'élargissement des pattes ne sont pas l'apanage d'Insectes torrenticoles : on les observe chez des animaux terrestres, tels certains Arachnides, et certains animaux marins, comme les Crabes, qui n'ont rien de rhéophiles.

J'adopte sans réserves les conclusions de Popovici-Baznosanu quant au comportement des *Ecdyonurus* dans leur milieu naturel. Déjà l'étude de leur répartition géographique donnait d'utiles indications pour l'interprétation de leur adaptation morphologique. Lorsque les Ecdyonuridés trouvent des eaux satisfaisant leurs besoins respiratoires, ils s'en accommodent fort bien, même s'il s'agit d'eau stagnante ou presque. Rappelons, à cet égard, la présence, en nombre, d'*Ecdyonurus* et d'*Heptagenia* sur les bords du Var, dans des zones à courant de l'ordre de 0,10 m par seconde, et la capture, par H. Bertrand, d'*Ecdyonurus* dans les lacs des Pyrénées (fig. 30).

Les *Rhitrogena* ont fait l'objet, de la part de Réaumur, Lestage, Steinmann, de remarques comparables à celles précédemment résumées pour les *Ecdyonurus*. A l'aplatissement du corps, des pattes, s'ajoute la conformation de la première paire de branchies qui fonctionnerait comme une ventouse (fig. 31) ; or, voici ce qu'il convient d'en penser.

Les branchies des *Rhitrogena* manquent aux jeunes larves, c'est un fait constant chez les Éphémères. Or, les jeunes larves, sans branchies et sans disques pré-

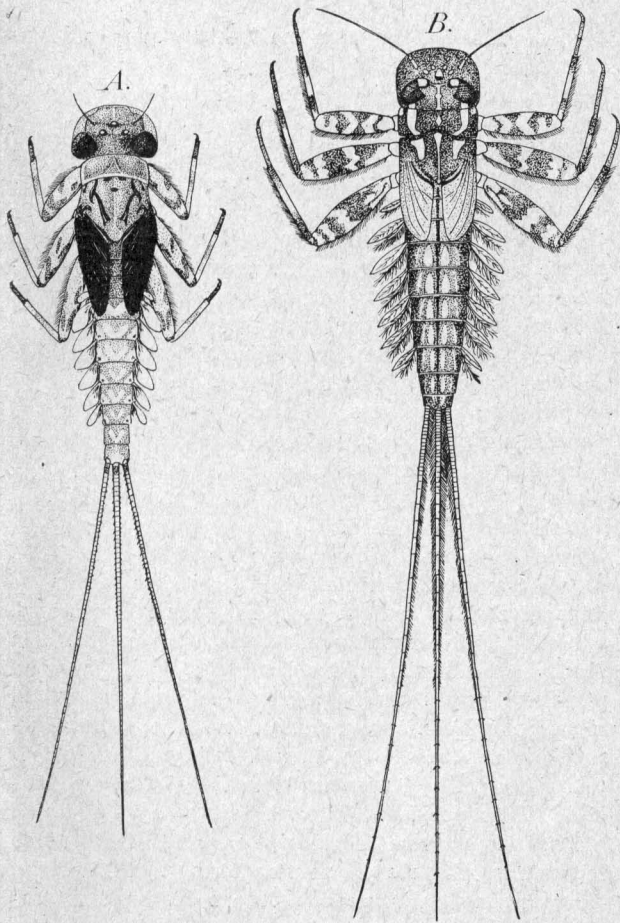


FIG. 30. — A. LARVE D'*Ecdyonurus lateralis*. — B. LARVE D'*Heptagenia flava*. — Vue dorsale. — Larves plates que l'on peut capturer dans des eaux stagnantes ou à courant très lent.

tendus adhésifs, ont le même habitat que les larves plus âgées pourvues de ces organes.

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

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

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

Dans les stations de *Rhitrogena*, il est fréquent de rencontrer d'autres Éphéméroptères : *Ecdyonurus*, *Epeorus*, *Baetis*, *Ephemerella*. Aucun des représentants de ces divers genres ne présente de dispositions anatomiques comparables aux branchies des *Rhitrogena*.

Je rappelle que le *Prosopistoma* est considéré aussi comme une forme parmi les mieux « adaptées mor-

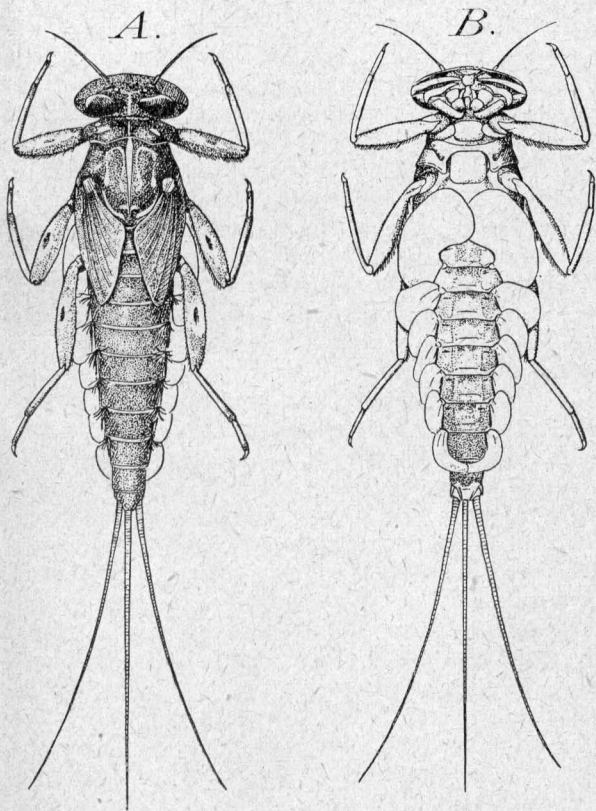


FIG. 31. — LARVE DE *Rhitrogena alpestris*.
A. Vue dorsale. — B. Vue ventrale, montrant la couronne de lamelles branchiales.

phologiquement à la vie dans les rivières à courant rapide, puisque, d'après Joly, le premier qui ait émis cette opinion, il faut une lame de couteau pour les « désincruster » des pierres sur lesquelles elles vivent. Ces faits sont certainement très exacts, mais il n'en est pas moins vrai que les premiers *Prosopistoma* capturés dans la région parisienne vivaient dans une mare, qu'ensuite on en a trouvé dans la Seine, en aval de Paris, dans la Garonne, à Toulouse, stations où ces deux fleuves sont loin d'être des torrents, et qu'enfin, assez récemment, Tempère, puis Bertrand ont trouvé une station fort intéressante dans la Gironde, où les *Prosopistoma* vivaient sur des bois flottés dans une rivière à courant presque nul. Nous avons déjà vu (p. 103), l'importance de ces faits quant à la répartition géographique.

Les formes nageuses. — La présence de *Baetis* dans les torrents et dans les eaux stagnantes est fort gênante pour les partisans de la théorie de l'adaptation morphologique. Voici comment ils tournent la difficulté. Les formes des eaux rapides seraient les *Baetis gemellus* et *alpinus* dont le principal caractère consiste en la réduction extrême, pouvant aller jusqu'à la disparition, du cerque médian et des cils des trois cerques, alors que les espèces des eaux stagnantes auraient un cerque médian presque aussi long que les cerques latéraux, les trois cerques étant abondamment ciliés. Car on admet que les cerques à ciliation très développée peuvent effectuer des mouvements natatoires qui deviennent inutiles dans les eaux rapides. Telle est l'opinion de Lestage qui résume celle de ses devanciers. Or, Popovici-Bazosanu a étudié de nombreuses larves de *Baetis* des parties les plus rapides des torrents de la région de Sinaïa, en Roumanie. Il a toujours vu leurs cerques abondamment ciliés, et a constaté que le cerque médian peut atteindre une longueur non négligeable. Les

captures de H. Bertrand dans les torrents des Pyrénées ont mis de semblables faits en évidence, chez *Bae-*

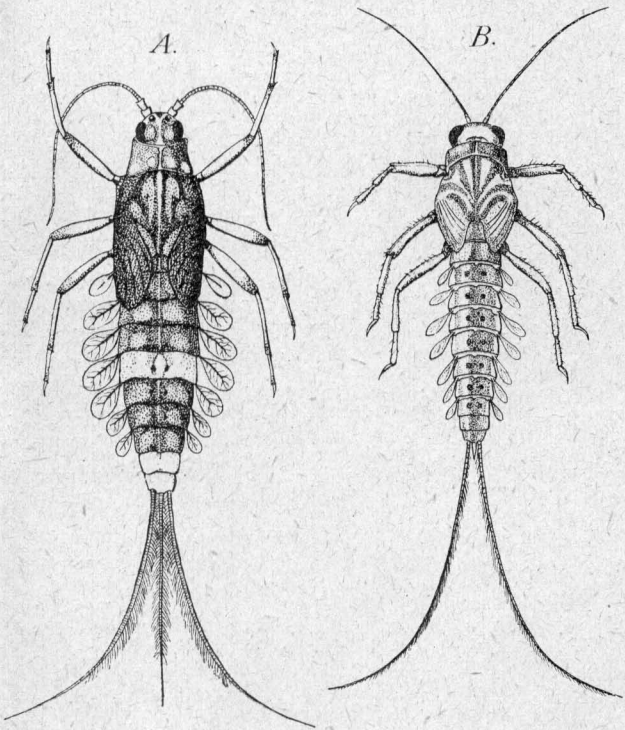


FIG. 32. — A. LARVE DE *Baetis pumilus*. — B. LARVE DE *Baetis alpinus*. — Vue dorsale. — Individus provenant de la même station.

tis alpinus et *Baetis gemellus* ; de même mes observations sur ces espèces, dans les torrents du Massif Cen-

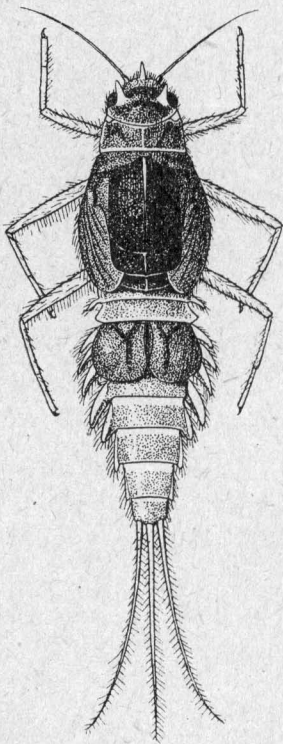


FIG. 33. — LARVE D'*Eurycaenis harrisella*. Vue dorsale.

des torrents méditerranéens, n'ont pas de meilleur système d'accrochage que les *Cloeon* des mares et des étangs.

tral. Dans une même station, on trouve des individus à cerque médian réduit à l'état de moignon et des individus pourvus d'un cerque médian dont la longueur atteint la moitié des cerques latéraux, et tous les stades intermédiaires entre ces deux extrêmes ; les cerques portent des cils longs et denses. Enfin, toujours dans les stations à *Baetis alpinus* et à des vitesses de courant de l'ordre de 0,80 m par seconde, se tiennent des larves de *Baetis pumilus* dont la ciliation des cerques n'a rien à envier à celle des *Baetis* d'eau stagnante (fig. 32).

On a fait remarquer aussi que les griffes qui prolongent les tarse des espèces des torrents seraient plus robustes que celles des autres espèces, et constitueraient un excellent appareil d'accrochage. C'est très exact, mais les *Baetis pumilus* ont des griffes normales et résistent très bien aux courants rapides ; et d'autres Baetidés, les *Procloeon*

Les formes rampantes. — On admet que ces formes vivent dans le fond des rivières et des lacs. J'ai indiqué le parti qu'ont tiré les partisans de l'adaptation des formes à leur milieu, de la présence de l'opercule qui recouvre les branchies des *Caenis*, des *Eurycaenis* (fig. 33) et des *Ephemerella*, dans le but, dit-on, de protéger les lamelles branchiales de la boue où évoluent les larves. Je reconnais cette possibilité et cet avantage que peut conférer la protection des organes respiratoires. Mais les *Caenis* et les *Ephemerella* ne sont pas les seules espèces d'Éphémères à vivre dans des fonds boueux. Lorsqu'on drague le fond d'une grande rivière riche en Éphémères, on s'en aperçoit rapidement. J'ai eu l'occasion de draguer le fond de la Saône dans la région de Saint-Jean-de-Losne (Côte-d'Or) et dans la boue que remontait la drague, je trouvais en abondance des *Caenis*, des *Ephemerella*, des *Baetis* et des *Ephemerella*. Les espèces de ces deux derniers genres ont des branchies bien développées et dépourvues de tout opercule de protection. Or il faut croire que le milieu où elles évoluaient avec les *Caenis* et les *Ephemerella* leur convenait, puisqu'elles s'y trouvaient en aussi grand nombre.

Quant aux *Caenis*, *Eurycaenis* et *Ephemerella*, ils ne sont pas les hôtes exclusifs des fonds boueux ; on peut les trouver en abondance dans les eaux courantes et claires. Je l'ai maintes fois constaté dans le Massif Central, les Pyrénées-Orientales, les Alpes-Maritimes. Et il serait curieux de savoir quel rôle les adeptes de l'adaptation morphologique attribuent alors à l'opercule branchial.

IV. — L'ADAPTATION STATISTIQUE

Devant le nombre croissant de faits qui, dans les domaines les plus divers de la Biologie, s'opposent à la conception étroite de l'adaptation morphologique, on

a introduit la notion d'adaptation statistique. Une disposition anatomique verrait l'utilité de son rôle confirmée lorsqu'elle apparaîtrait, dans un milieu donné, avec une fréquence beaucoup plus grande que toute autre disposition.

Ainsi, dans le cas des Éphémères, l'on pourrait penser que les formes nageuses ou fouisseuses que l'on trouve dans les torrents sont exceptionnelles, et que les formes pétricoles y sont en très nette majorité.

Voici, à ce sujet, quelques relevés faunistiques. Les cours d'eau des Alpes-Maritimes présentent une faune des plus variée. Dans la Vésubie, à des vitesses de courant de 1,80 m par seconde, j'ai capturé *Baetis gemellus* et *Epeorus torrentium* dans la proportion de quatre *Baetis* pour un *Epeorus*. Dans le Var, près de son confluent avec la Vésubie, j'ai trouvé des stations à *Heptagenia coerulans* et *Ecdyonurus lateralis* dans des zones où le courant atteignait tout au plus 0,10 m par seconde. La présence de ces pétricoles typiques dans de telles conditions est assez inattendue, alors que toute autre forme nageuse ou rampante, qui, selon la théorie classique, aurait dû s'y trouver, faisait défaut. Dans le ruisseau de Saint-André, au Nord de Nice, ruisseau qui, à certaines périodes de l'année, devient un torrent rapide, j'ai fait des relevés très démonstratifs ; en voici un exemple. Dans la même station, vivant très rapprochés, j'ai capturé 10 *Centroptilum pennulatum* et 20 *Baetis atrebatinus* (formes nageuses), 8 *Caenis moesta* (formes rampantes), 5 *Choroterpes Picteti* et 6 *Habroleptoides modesta* (dont les caractères morphologiques sont intermédiaires entre ceux des deux catégories précédentes), et seulement 9 *Ecdyonurus* (torrenticole typique). De même, dans le Loup près de Cagnes, 5 *Centroptilum* et 12 *Procloeon* (formes nageuses) ont été capturés avec 6 *Ecdyonurus*.

Les torrents du Massif Central fournissent aussi des données importantes. Dans la Couze Pavin, à 6 mètres de son confluent avec l'Allier, au pont de Parentignat, à 400 mètres d'altitude, je capturais le 6 juillet 1952, à 2,50 m du rivage, par une vitesse de courant de 0,85 m par seconde : 13 *Baetis pumilus*, 2 *Baetis alpinus*, 5 *Ecdyonurus venosus*, 3 *Ephemerella ignita*. Au même niveau, mais à 1 mètre du rivage, par 0,55 m par seconde de vitesse de courant : 2 *Baetis pumilus*, 15 *Ecdyonurus venosus*, 3 *Ephemerella ignita*, 1 *Choroterpes Picteti*. A 4 kilomètres en amont, par une vitesse de courant de 0,80 m par seconde : 13 *Baetis pumilus*, 12 *Baetis alpinus*, 12 *Ecdyonurus venosus*, 2 *Ephemerella ignita*, 1 *Oligoneuriella rhenana*.

Dans tous les cas, on note une prédominance très nette des formes nageuses sur les formes pétricoles. A mesure que l'on gagne en altitude, on observe sur une échelle beaucoup plus vaste et avec des transitions progressives la diminution des *Ecdyonurus*, *Choroterpes*, *Ephemerella*, *Oligoneuriella*, et une augmentation de la proportion des *Baetis*.

Voici deux exemples fournis par la faune de la région de Besse, à 1 000 mètres d'altitude. A une vitesse de courant de 1,40 m par seconde : 17 *Baetis alpinus* et 9 *Epeorus torrentium*. Dans une autre station, à quelques mètres de la précédente, à une vitesse de courant de 0,75 m par seconde : 13 *Baetis pumilus*, 12 *Baetis alpinus*, 12 *Ecdyonurus venosus*, 2 *Epeorus torrentium* et 4 *Ephemerella ignita*.

Les ruisselets qui proviennent du cirque de la Biche, sur les pentes Sud du massif du Sancy, concourent, par leur union, à former l'une des branches d'origine de la Couze ; à mesure que l'on remonte la Couze, on voit diminuer la proportion des larves dites pétricoles (*Ecdyonurus* et *Epeorus*) et augmenter la proportion

des *Baetis*, principalement *B. alpinus*. Avec ces *Baetis*, lorsque toutes formes pétricoles ont disparu, on trouve encore *Ephemerella ignita* et *Habroleptoides modesta*. Plus haut encore, dans les ruisselets proches des sources, ce sont les *Baetis* qui seuls persistent. Ces ruisseaux sont alors comparables à ceux issus des sources du Pavin.

Ces constatations sont à rapprocher des remarques du même ordre que nous avons faites, H. Bertrand et moi, quant à la faune des Pyrénées.

A mesure que l'on gagne en altitude, dans des eaux à courant particulièrement rapide, les *Baetis* (*B. alpinus*, *B. gemellus* et *B. Vernus*) sont proportionnellement plus nombreux que les autres espèces de larves d'Éphémères. Et nous avons aussi noté la présence de l'association *Baetis*, *Ephemerella ignita* et *Habroleptoides modesta*. M^{lle} Gauthier fait des constatations semblables dans les Alpes du Dauphiné : « De toutes les larves d'Éphéméroptères que nous avons examinées, celles du genre *Baetis* sont les plus répandues et les plus nombreuses. Elles apparaissent les premières dans les eaux froides et pauvres du voisinage des glaciers avec trois espèces : *B. sp.* forme à cerque médian extrêmement court et qu'il ne nous a pas été possible d'identifier jusqu'ici, *B. gemellus* Etn. et *B. alpinus* Pict. avec un cerque médian également plus ou moins atrophié selon les stations considérées ».

La prédominance, dans les eaux courantes, des formes nageuses sur les formes pétricoles paraît donc générale, et l'adaptation statistique ne saurait, ici, étayer la théorie de l'adaptation morphologique.

Cet ensemble de faits s'accorde parfaitement avec les conclusions de Dorier et Vaillant dans leur étude sur la résistance au courant de divers Invertébrés

aquatiques : « La question des adaptations des organismes qui peuplent les eaux courantes mériterait d'être à nouveau considérée » ; et : « Les prétendues adaptations morphologiques ne semblent donc pas avoir toujours l'importance qui leur est accordée, peut-être un peu trop facilement ».

A cette notion étroite d'adaptation morphologique, il convient de substituer la notion d'adaptation physiologique et métabolique. Celle-ci est évidente chez les Éphémères d'eau courante, qui exigent plus d'oxygène et s'accommodent de températures plus basses que les espèces d'eau stagnante. Enfin, les diverses manifestations du rhéotropisme traduisent des réactions du système nerveux bien spéciales aux larves des torrents.

V. — *LES BRANCHIES* *ET L'ADAPTATION AU MILIEU*

La multiplicité de formes des branchies (chap. I, p. 31, fig. 6), leur développement très marqué chez certaines espèces ont porté les physiologistes à leur accorder un rôle prépondérant dans la respiration des larves.

Une remarque s'impose : le nombre des branchies, le développement de leurs différentes parties, lamelles ou fibrilles, l'importance et la ramification des trachées à leur niveau, sont indépendants des caractères de l'habitat. Dans une même station, vivant dans les mêmes conditions de température et d'oxygénation de l'eau, on trouve les dispositions morphologiques les plus diverses. Bien plus, ces branchies, étant fragiles, se détachent avec une certaine facilité. Il n'est pas exceptionnel de capturer des individus normaux avec des individus de même espèce privés d'une ou plusieurs

branchies ; les deux catégories d'individus se comportent de semblable manière. L'ablation de quelques branchies ne semble pas modifier les phases de la transformation en subimago chez les larves âgées. Ces faits ont incité à chercher dans quelle mesure les branchies interviennent dans la respiration. Wingfield a comparé la consommation en oxygène de larves normales et de larves privées de toutes leurs branchies.

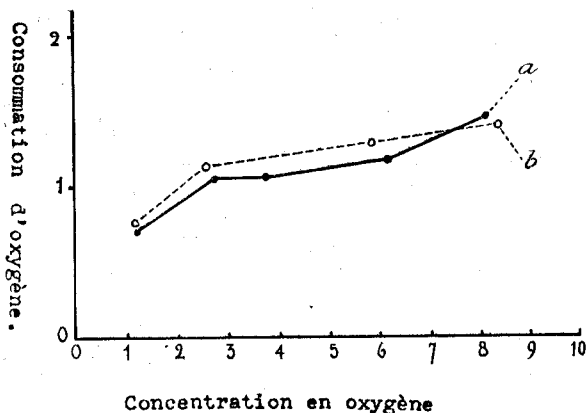


FIG. 34. — CONSOMMATION D'OXYGÈNE DE DEUX LARVES DE *Cloeon*, l'une, *a*, normale ; l'autre, *b*, privée de ses branchies, d'après WINGFIELD.

Il conclut que pour certaines, les *Hexagenia*, la consommation d'oxygène peut diminuer jusqu'à la moitié de la normale, mais chez d'autres, les *Caenis* et les *Cloeon*, cette consommation n'est pas modifiée (fig. 34). Or les *Cloeon* sont parmi les Éphémères dont les branchies sont les plus développées et pourvues d'une trachéation remarquablement ramifiée.

Ces constatations s'accordent avec celles de Dewitz :

des larves d'Éphémères jeunes, ou au milieu de leur développement, supportent très bien l'amputation de leurs branchies. Elles effectuent normalement leurs mues et en quelques semaines régénèrent les branchies et redeviennent identiques aux individus témoins. Seules les larves ayant atteint leur complet développement supportent mal la suppression des branchies.

Pendant Cuénot prétend que dix-sept larves de *Cloeon* auxquelles on a supprimé les branchies en évitant tout autre traumatisme meurent en quelques jours, et que deux larves d'*Ephemera* ayant subi le même traitement résistent, l'une, dix-sept jours, l'autre, vingt-sept jours seulement. Mais l'on sait que Cuénot voyait généralement partout des preuves de l'adaptation morphologique. Or, P. Remy obtient chez des *Cloeon* privés de leurs branchies des survies d'un mois. Le même auteur a mis en évidence les localisations respiratoires des larves d'Éphémères par une technique très précise, celle des leuco-dérivés. Elle consiste à injecter dans le corps de l'animal un colorant préalablement réduit (rouge neutre ou bleu de méthylène réduit par l'hydrosulfite de soude, indigo bleu réduit par l'hydrogène naissant, par exemple). Le colorant ainsi réduit devient incolore, et reprend sa couleur primitive en s'oxydant à nouveau. Ainsi, les régions du corps de l'animal en expérience où apparaît cette couleur première du produit injecté sont celles où ont lieu les échanges respiratoires. En injectant de l'indigo réduit à des larves âgées d'*Ephemera danica*, Remy n'observe aucun bleuissement des branchies, ni des trachées qui les parcourent; de même, les cerques ne bleussent pas, mais l'indigo s'oxyde et bleuit au niveau de l'épithélium trachéen des autres régions du corps. Il est à remarquer aussi que, pour toutes les espèces, les branchies n'apparaissent que

chez des larves ayant atteint une certaine taille. Les individus jeunes en sont normalement dépourvus (fig. 35). Et l'ensemble de ces faits permet d'avoir des doutes sur l'importance des branchies des Éphémères quant à leur rôle respiratoire.

CHAPITRE VI

QUELQUES AUTRES ASPECTS DE LA BIOLOGIE DES ÉPHÉMÈRES

LES MÉTAMORPHOSES

Au cours du premier chapitre, j'ai brièvement indiqué les principaux stades de la vie des Éphémères : la larve, l'adulte ou imago, séparés par un stade intermédiaire, le subimago. Celui-ci est l'apanage exclusif des Éphémères ; il n'a son équivalent, à aucun degré, dans aucun autre groupe d'Insectes. Il présente donc un intérêt biologique incontestable, d'autant plus que l'existence de ce stade a fait l'objet de discussions et d'interprétations diverses touchant la phylogénie des Éphémères et leur parenté avec d'autres Arthropodes. C'est pourquoi il convient de s'arrêter à l'étude de ce stade subimago et de donner à son sujet quelques précisions.

La larve, dont nous avons vu les principaux caractères par l'étude du type *Potamanthus luteus*, grandit par mues successives. La très jeune larve, ou larvule (fig. 35), dépourvue de branchies et de cerque médian, grandit à chaque mue, en même temps qu'apparaissent et se développent lamelles, fibrilles branchiales et le troisième cerque, présent chez les larves âgées ou nymphes. D'après Rousseau, les branchies apparaîtraient chez les larvules longues de 1 mm 1/2. Elles auraient alors la forme des caecums tubuleux transparents, et deux mois plus tard seulement ces branchies atteindraient leur forme définitive. Les ébauches

de toutes les branchies ne se formeraient pas simulta-

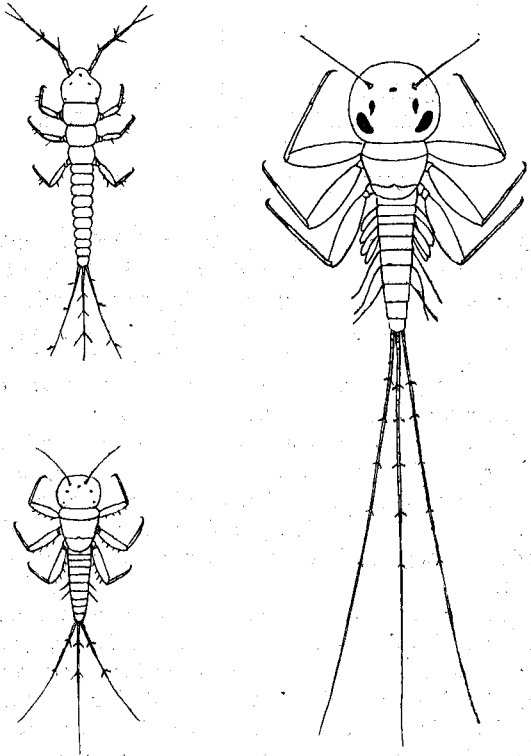


FIG. 35. — APPARITION ET DÉVELOPPEMENT DES BRANCHIES chez *Stenonema interpunctatum*. D'après NEEDHAM, TRAVER et Hsu.

nément. Ainsi Needham, qui en a suivi le développement chez *Stenonema interpunctatum*, observe des

ébauches des 5^e. et 6^e paires, puis de la 7^e paire, et enfin des quatre premières (fig. 35).

Toutes les mues se produisent suivant les mêmes processus. Elles sont précédées de changements dans le comportement des larves, tels qu'on peut les observer dans la nature et, avec plus de précision, au laboratoire sur des animaux d'élevages. Dans les heures, ou parfois les jours qui précèdent la mue, les larves cessent progressivement de s'alimenter et de manifester toute activité ; leurs déplacements sont de plus en plus limités, les mouvements des lamelles branchiales s'arrêtent. Les téguments se pigmentent en brun plus ou moins foncé. Les mues s'effectuent **généralement** la nuit ; c'est ce que j'ai constaté en élevant des *Caenis*, des *Ephemera*, des *Cloeon*, des *Baetis* et divers Leptophlébidés.

Les téguments se fendent au niveau du thorax, suivant la ligne médiane ; puis une déchirure apparaît, perpendiculaire à la première, entre le prothorax et le mesothorax. La fente longitudinale du thorax se prolonge jusqu'à la tête dont les téguments se déchirent le long des lignes de suture des trois zones céphaliques. Enfin, la fente thoracique se prolonge souvent en arrière sur la ligne médio-dorsale de l'abdomen. Les bords des déchirures s'écartent et la tête, puis le thorax, et enfin les pattes et l'abdomen se dégagent (fig. 36). Ces processus se succèdent en quelques minutes, huit à dix au maximum ; mais la rapidité, à quelques minutes près, de chaque mue varie avec la température du milieu et la taille des individus.

Les branchies et les pattes sont des appendices fragiles. Un ou plusieurs d'entre eux peuvent tomber au cours de la vie normale de la larve, et parfois au cours d'une mue. Ces organes se régénèrent facilement en quelques mues. Voici une observation intéressante

à ce sujet. A. J. Gros a étudié minutieusement les premiers stades des Éphémères du Jura, et particulièrement d'*Ecdyonurus forcipula*. Le 2 décembre, Gros remarque dans un élevage de cette espèce un exemplaire privé d'une patte, de quatre branchies sur sept à gauche, de cinq, toujours sur sept, à droite ; de six articles au cerque gauche, de douze au cerque droit, et de dix-huit au cerque médian. Le 8 janvier, après avoir subi deux mues, l'*Ecdyonurus* mutilé avait reconstitué pattes, branchies et cerques en tous points normaux, et L. de Boisset souligne ce « bel exemple de vitalité ». La pellicule chitineuse rejetée après la mue garde fidèlement la forme du corps et des appendices, y compris les pièces buccales et les branchies (fig. 36), à tel point que cette mue (ou exuvie) peut parfois permettre d'identifier l'espèce dont elle provient.

Le nombre de mues chez les larves d'Éphémères est loin d'être connu, en raison de la difficulté de réaliser des élevages depuis l'éclosion de l'œuf jusqu'à l'imago, chez des espèces qui ont d'intenses besoins respiratoires. Le document le plus complet que l'on possède à ce sujet est dû à H. E. Murphy, qui a réalisé à Ithaca des élevages complets de *Baetis vagans*. Deux lots furent suivis, l'un de mai 1918 à octobre 1918 et comprenant 376 individus ; l'autre d'octobre 1918 à mai 1919 et comprenant 237 individus. Dans les deux cas, H. E. Murphy note 27 mues. Les périodes d'intermues augmentent progressivement de durée. De deux jours entre la première et la deuxième mue, elles atteignent sept à dix jours pour le premier lot et huit à dix jours pour le second à partir de la dix-septième mue. Il s'agit là d'observations de laboratoire. Dans la nature on peut admettre des variantes liées principalement au facteur température. Enfin les observations de H. E. Murphy portent sur une espèce qui présente

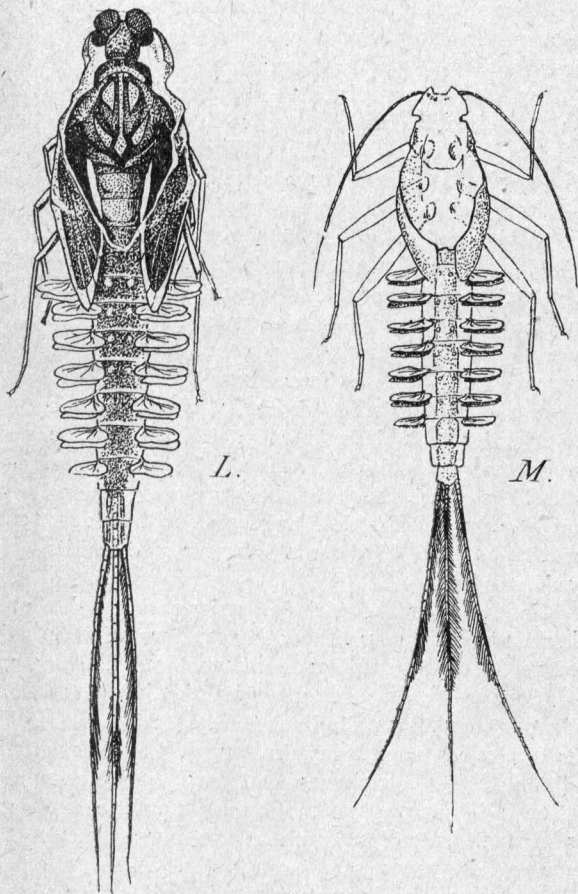


FIG. 36. — *Cloeon dipterum*.
L, larve en train de muer. — M, exuvie ou mue larvaire.

deux générations par an, et l'on admet actuellement que l'ensemble des mues peut, selon les espèces, s'échelonner sur des périodes comprises entre six mois et trois ans.

Lorsque la larve âgée — ou nymphe — a atteint sa taille maximum, elle se transforme en subimago, stade spécial aux Éphémères, il importe de le rappeler. Les téguments de la larve se pigmentent plus intensément, semble-t-il, qu'au cours des précédentes mues ; ils deviennent noirâtres, à tel point que les dessins que formait la pigmentation de la face dorsale pendant les périodes d'intermue disparaissent. Les fourreaux alaires bien développés renferment les ailes pliées en accordéon ; on peut le constater grâce à la transparence de la paroi des fourreaux. Ces ailes ont acquis les caractères définitifs de l'adulte. Dans certains cas, pour aider à la détermination de la larve, on peut, après une dissection délicate des fourreaux, étaler ces ailes. Les caractères sexuels secondaires, yeux en turban ou yeux ascalaphoïdes, apparaissent nettement ; les genitalias ont déjà leurs caractères définitifs plus qu'ébauchés.

Comme pour les périodes qui précèdent les mues larvaires, dès l'approche de la transformation en subimago, la larve modifie son comportement. Elle gagne souvent les bords ou un gîte voisin de la surface. Nous l'avons signalé en étudiant (chap. II) les rassemblements et les migrations des larves. Puis son activité diminue. Les téguments semblent se détacher à la manière d'une pellicule, comme si une couche de gaz s'insinuait entre les téguments les plus externes et la surface du corps sous-jacente. On admet d'ailleurs que cette couche de gaz servant de flotteur permettrait à la larve de gagner la surface. Chez certaines espèces la larve gagne une pierre émergée ou une tige d'herbe

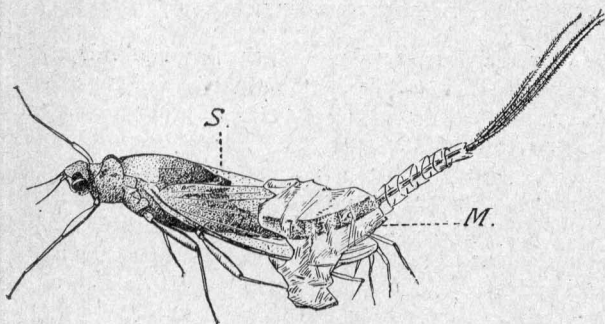


FIG. 37. — *Caenis horaria*. TRANSFORMATION DE LA LARVE EN SUBIMAGO. — M, mue larvaire. — S, subimago.

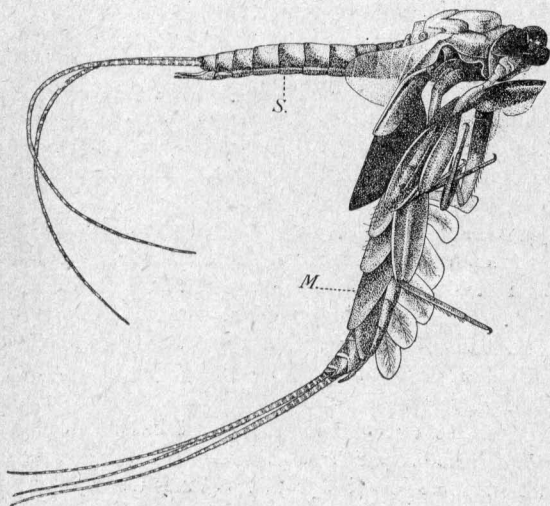


FIG. 38. — *Ecdyonurus venosus*. TRANSFORMATION DE LA LARVE EN SUBIMAGO. — M, mue larvaire. — S, subimago.

ou de roseau sur laquelle elle grimpe jusqu'à dépasser le niveau de l'eau. La métamorphose s'effectue alors très rapidement et l'exuvie larvaire reste sur le substrat.

Lorsque la métamorphose s'effectue à la surface de l'eau il peut y avoir une accumulation considérable d'exuvies. Despax cite l'observation de Needham : « Les exuvies flottantes d'*Ephemera simulans* Walk., poussées par le vent sur les rives du lac Michigan, s'y accumulent en bancs de plusieurs acres de superficie et d'une épaisseur de plusieurs pouces ».

La figure 36 représente une larve en train de muer : on voit les téguments qui s'écartent, la tête et la partie supérieure du thorax déjà dégagées de la mue. Le processus est, dans ses grandes lignes, le même pour toutes les mues larvaires et pour la mue subimaginale. La figure 37 représente la transformation de la larve âgée en subimago chez *Caenis horaria*, et la figure 38 la même transformation chez *Ecdyonurus venosus*. Ces dessins ont été faits, le premier, avec un exemplaire d'élevage au laboratoire, le second, avec un individu capturé sur les bords de la Couze Pavin ; j'avais suivi les évolutions de la larve, se préparant à la métamorphose.

Quels sont les facteurs qui interviennent dans le déterminisme de la métamorphose ? Celle-ci a souvent lieu en masse. Il est fréquent, certains soirs d'été, de voir des subimagos surgir de la surface d'une rivière en quantités considérables. L'hypothèse qu'il s'agissait d'individus provenant d'une même ponte, et ayant subi un développement parallèle dans le même milieu, s'imposait, et a été formulée. Elle est battue en brèche, particulièrement par Gros et de Boisset qui ont remarquablement observé les premiers stades des Éphémères, et je partage sans réserve leurs conclusions. En particulier, Gros a constaté que « des œufs d'une même

mère, placés dans un seul aquarium, ont présenté des différences d'évolution considérables dans le temps par la seule présence de quelques brins de mousse qui en abritaient quelques-uns de la lumière, toutes les autres conditions étant les mêmes. Or, si le seul fait de la différence d'éclairage peut amener de pareilles variations, que dire de la vie naturelle en rivière qui fatalement fait varier bien autrement les conditions de la vie ? »

D'autres interprétations ont été données, qui tiennent compte au premier chef des conditions atmosphériques. Ces interprétations s'appuient sur des faits d'observation. J'ai ainsi constaté que certains soirs d'été, après un orage succédant à une période chaude et sèche, les éclosions sont particulièrement abondantes, alors qu'elles étaient à peu près nulles les jours précédant l'orage. De Boisset rappelle qu'en Angleterre on a fait intervenir, pour expliquer le déclenchement de la métamorphose, « le degré d'humidité de l'air atmosphérique, la température de l'eau, la pression barométrique, la direction et la force du vent, les radiations solaires, la tension électrique de l'atmosphère ». S'il y a dans cette énumération une part de vérité, il n'en reste pas moins vrai que le problème est loin d'être élucidé et qu'il y a encore bien des observations à faire.

On a pensé aussi à l'intervention d'un facteur interne, le métabolisme endocrinien. On sait qu'un problème biologique d'actualité consiste à rechercher, chez les Invertébrés, des organes plus ou moins comparables aux glandes endocrines des Vertébrés, ou simplement des Mammifères. En ce qui concerne les Éphémères, Hanstrom a apporté des documents du plus haut intérêt, dont Cazal a fait un exposé dans un travail d'ensemble sur les glandes endocrines rétro-cérébrales

des Insectes, qui est une excellente mise au point de la question. D'autres travaux plus récents ont paru, dont il est inutile de tenir compte : ils n'apportent, comme fait nouveau, qu'une tentative d'interprétation physiologique de coupes histologiques, notamment en ce qui concerne la vie subimaginale, mais ils révèlent une ignorance totale des faits les plus élémentaires de la biologie des Éphémères, et ne reposent sur aucune expérimentation. Ce n'est pas de la structure d'un organe étudié par des procédés plus ou moins archaïques que l'on peut juger de sa fonction. Donc, pour apprécier le rôle, dans la métamorphose, du métabolisme des organes supposés endocriniens, il est prudent d'attendre de nouvelles recherches où l'expérimentation dominera.

La durée de la vie subimaginale est variable, d'une à deux minutes à trois ou quatre jours. Il est facile, en se tenant sur les bords d'une rivière au moment des éclosions, de voir des subimagos se poser sur un substrat proche des rives et se transformer immédiatement en imagos. C'est ce que j'ai constaté chez des *Caenis* et des *Ecdyonurus*.

Souvent le subimago, dont le vol est moins rapide que le vol de l'imago, gagne la rive, se pose sur les herbes ou une branche d'arbre, et, à peu près immobile, attend la dernière métamorphose. Divers observateurs ont cherché les facteurs qui interviennent dans la durée de la vie subimaginale. Lymann a expérimenté à ce sujet sur des élevages de *Stenonema tripunctatum*, *Ephemerella bicolor* et *Ephemerella temporalis*, qui normalement ont une durée de vie subimaginale de vingt-quatre heures. En maintenant constant le degré d'humidité des cages d'élevage, il constate que la durée du stade subimaginal est fonction de la température. Au cours d'élevages d'*Ephemera vulgata*, j'ai noté que

la durée de la vie subimaginale est en général comprise entre dix-huit et vingt-quatre heures ; j'ai pu conserver

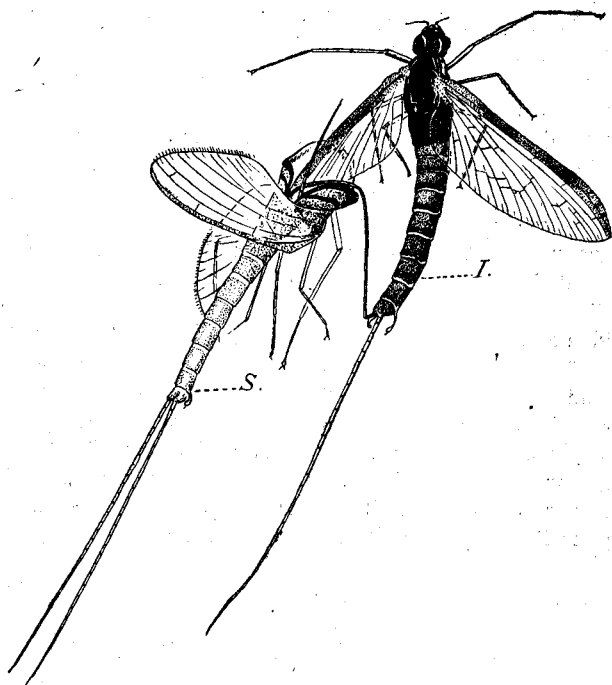


FIG. 39. — *Cloeon dipterum*. TRANSFORMATION DU SUBIMAGO EN IMAGO. — S, subimago. — I, imago.

trois imagos mâles pendant trois jours. La durée de la vie des imagos femelles atteint rarement 48 heures.

Le subimago diffère principalement de l'imago, nous

l'avons vu (chap. I), par la présence d'une pellicule de chitine qui opacifie les ailes et dont l'Éphémère se débarrasse lors de sa dernière mue. Celle-ci s'effectue par un processus analogue à celui de la transformation de la larve en subimago : une fente des téguments à la face dorsale de la tête et du thorax par laquelle l'individu dégage progressivement le corps, les pattes, les ailes et les cerques. La figure 39 représente une des phases de cette métamorphose chez *Cloeon dipterum*.

Le stade subimago ne se retrouve dans aucun autre groupe d'Insectes. Le subimago a tous les caractères de l'adulte. On a observé des pontes de subimagos. Chez les mâles d'*Oligoneuriella*, la pellicule subimaginale persiste, de même chez les femelles de *Palingenia* et de *Campsurus*, d'après Despax. La signification du stade subimago a fait l'objet de discussions. Pour certains, il serait une survivance d'un état primitif où les adultes conservent la faculté de muer. Cet état a disparu chez les Insectes autres que les Éphémères. Il persiste chez les Crustacés, constatation à retenir pour l'étude du problème de l'évolution.

MOSAÏQUES SEXUELLES ET GYNANDROMORPHISME

Des mélanges, en proportions variées, de caractères sexuels mâles et femelles ont été signalés chez les Éphémères. Les auteurs de ces observations les nomment « mosaïques sexuelles », expression purement descriptive, ou bien ils y voient des manifestations de gynandromorphisme.

Je résume ici la description des cas les mieux étu-

diés, en raison de leur importance au point de vue de la Biologie générale.

En 1922, Lestage signale une femelle de *Baetis rhodani*, capturée à Colonstère (Belgique), dont le côté gauche de la tête est pourvu d'un ceil en turban, alors que le côté droit n'en présente aucune ébauche. Il présente ce fait comme une monstruosité, sans discuter de sa valeur au point de vue de l'intersexualité.

En 1931, M. et R. Codreanu ont remarqué dans un lot de *Baetis*, très probablement de *Baetis rhodani* provenant de la région de Sinaïa dans les Carpates méridionales, des anomalies qui rappellent le cas signalé par Lestage. Dix individus ont été ainsi capturés à l'état de larves âgées. Neuf d'entre eux possédaient un appareil génital externe typiquement femelle. L'élevage des larves a donné des imagos qui présentaient sans exception des caractères sexuels secondaires femelles, sauf en ce qui concerne la tête. Les pattes antérieures sont courtes, comme les pattes des femelles normales, sans ébauche de l'allongement du segment tibio-tarsien très marqué chez le mâle. Le neuvième segment de l'abdomen est dépourvu de gonopode ; il est classiquement femelle. Les seuls caractères sexuels secondaires qui apparaissent portent sur le développement et la structure des yeux, et cela chez les dix exemplaires examinés. Au point de vue de l'anatomie interne, neuf sur dix ont exclusivement des ovaires, un seul présente un début de masculinisation des ovaires.

Il est inutile de revenir ici sur la structure normale des yeux frontaux, en turban, caractéristiques de nombreux mâles d'Éphémères et des *Baetis* en particulier (chap. I). Je résume simplement les anomalies signalées par M. et R. Codreanu. Les yeux en turban apparaissent déjà sous forme de calotte chez la larve, avant de prendre

une forme cylindrique chez l'adulte. Mais dans tous les cas les têtes deviennent rapidement dissymétriques, soit parce qu'il n'existe qu'un seul œil en turban, soit parce que les deux yeux en turban sont très inégalement

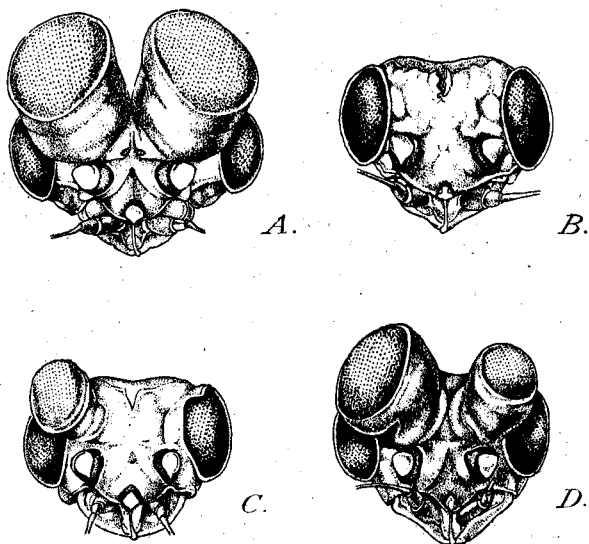


FIG. 40. — *Baetis rhodani*.

A. Tête d'un imago mâle, normal, vue de face. — B. Tête d'un imago femelle, normal, vue de face. — C. Mosaïque sexuelle, à œil en turban unilatéral. — D. Mosaïque sexuelle, à yeux en turban bilatéraux. — D'après M. et R. CODREANU.

développés. Sur dix individus, M. et R. Codreanu en ont noté sept ne possédant qu'un seul œil en turban. Dans trois cas seulement, les yeux en turban étaient bilatéraux, avec cette réserve que l'œil droit était beau-

coup plus développé que l'œil gauche. Il apparaît que la « masculinisation de l'œil » atteint plus souvent le côté droit de la tête (fig. 40). Dans tous les cas, les autres parties de la tête sont symétriques et restent de type femelle.

Au point de vue de l'anatomie interne, M. et R. Codreanu ont comparé les diverses anomalies oculaires à des yeux normaux à divers stades de leur développement. Voici leurs conclusions : « Il résulte de cette comparaison que les différences de structure — concernant les ommatidies et le ganglion optique — qui séparent les trois types d'yeux en turban chez nos mosaïques sexuelles adultes sont du même ordre que celles qui existent entre certains stades de l'évolution normale des organes en question. Les yeux en turban de hauteur inégale des imagos en mosaïque nous apparaissent donc comme s'ils s'étaient arrêtés à des stades différents du développement, quant à leur organisation interne. Ainsi l'œil le plus petit est également le moins différencié ».

Appareil génital. — Dans neuf cas, M. et R. Codreanu ont trouvé un appareil reproducteur identique à celui d'une femelle normale. Le seul individu dont les yeux en turban atteignent le maximum de développement, c'est-à-dire le plus grand degré de masculinisation, possède des glandes génitales très profondément modifiées. L'abdomen est moins volumineux que celui d'une femelle normale. Les glandes génitales, assez réduites, montrent des follicules distincts, en assez grand nombre, et remplis de spermatozoïdes ou de spermatides avancées, et des ovocytes en voie de dégénérescence (fig. 41).

M. et R. Codreanu groupent l'ensemble des *Baetis* anormaux qu'ils ont étudiés sous le nom de mosaïques

sexuelles et discutent la valeur des faits qui permettent de les ranger dans l'une ou l'autre des deux catégories suivantes : Intersexualité ou Gynandromorphisme. En faveur de l'intersexualité, ils notent : le développement progressif des yeux en turban qui passent successivement de la femelle normale au mâle normal, et la prédominance des spermatozoïdes sur les ovocytes chez l'individu dont les yeux en turban atteignent leur développement maximum. Cependant, ils remarquent que d'autres faits s'accordent mal avec l'idée d'intersexualité : les yeux en turban sont généralement unilatéraux. Quand ils existent des deux côtés de la tête, ils sont inégaux. L'apparition des yeux en turban n'est pas liée à l'apparition des organes génitaux externes mâles. Enfin, sur dix individus, un seul présente des modifications des gonades dans le sens mâle — tout en gardant des voies génitales femelles.

En faveur du gynandromorphisme, M. et R. Codreanu notent la localisation unilatérale de l'œil en turban, la présence de ces yeux en l'absence de tout autre caractère sexuel secondaire, et la masculinisation exclusive de la gonade, alors que les autres parties du tractus génital restent femelles ; mais le gynandromorphisme leur paraît incompatible avec les différences de degré dans le développement des yeux en turban.

Au moment où ils terminaient cette étude, M. et R. Codreanu signalaient la capture de *Baetis* mâles, adultes, d'une espèce qu'ils n'ont pas précisée, se présentant sous l'aspect de véritables gynandromorphes en mosaïque. Ils présentaient des anomalies des différentes parties du corps, y compris l'appareil génital.

Plus récemment, après avoir fait une revue rapide des quelques cas d'intersexualité ou de gynandromorphisme connus chez les Éphémères, L. Berner décrit

deux nouveaux gynandromorphes appartenant à la faune de l'Amérique du Nord. Il s'agit toujours de Bae-

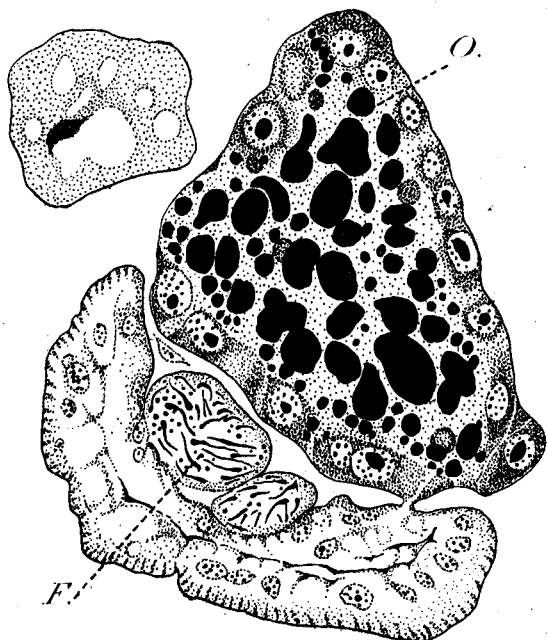


FIG. 41. — *Baetis rhodani*. COUPE TRANSVERSALE DE L'APPAREIL GÉNITAL D'UN CAS DE MOSAÏQUE SEXUELLE A YEUX EN TURBAN BILATÉRAUX.

F, follicules à spermatozoïdes ; O, ovules. — D'après M. et R. CODREANU.

tidés, mais d'un *Pseudocloeon* et d'un *Heterocloeon*.

Chez le *Pseudocloeon* (dont l'espèce n'est pas indi-

quée), le côté droit de la tête porte un œil en turban d'un individu mâle, typique par sa forme, ses dimen-

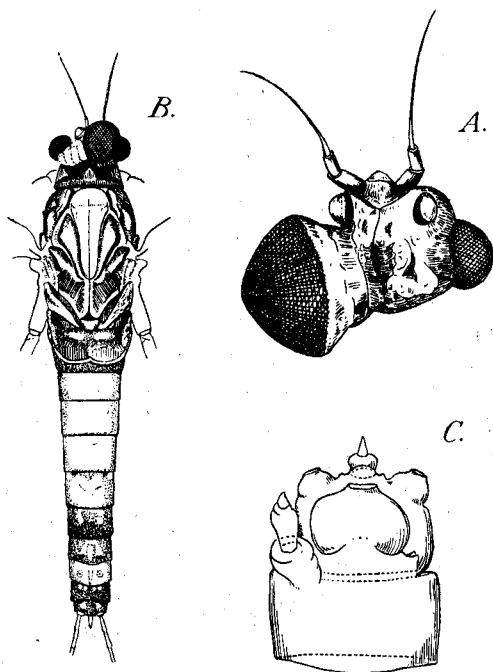


FIG. 42. — GYNANDROMORPHES.

A. Vue dorsale de la tête d'un *Heterocloeon curiosum*. — B. Vue dorsale d'un *Pseudocloeon* gynandromorphe. — C. Vue ventrale de l'extrémité abdominale d'un *Pseudocloeon* gynandromorphe. — D'après L. BERNER.

sions et sa coloration. Le côté droit de la tête ne porte qu'un œil latéral, identique à un œil de femelle (fig. 42, B).

Les pattes antérieures ont les dimensions des pattes antérieures des femelles. La face dorsale de l'abomen présente la pigmentation habituelle des mâles (fig. 42, B). Les genitalias présentent un début de développement dans le sens du mâle : d'un côté existe un gonopode rudimentaire qui fait défaut de l'autre côté (fig. 42, C).

Le deuxième cas de gynandromorphisme étudié par Berner appartient à *Heterocloeon curiosum*. La tête présente, à gauche, un œil en turban assez bien développé, sans atteindre, cependant, la taille d'un œil en turban normal ; sur le côté droit de la tête, il n'existe qu'un œil latéral typiquement femelle (fig. 42, A). Les pattes et les caractères des diverses parties de l'abdomen, y compris les genitalias, sont indiscutablement ceux d'une femelle.

INFLUENCE DU SUBSTRAT

SUR LE MÉTABOLISME DES ÉPHÉMÈRES

Au cours des chapitres précédents, il a été permis d'apprécier l'importance considérable des caractères du milieu où évoluent les Éphémères sur leur comportement. Entre bien d'autres faits, je rappelle que la direction des vents et les radiations de grandes longueurs d'onde interviennent dans l'orientation et les déplacements des imagos. La prédominance d'individus mâles ou d'individus femelles, dans un vol plus ou moins important, paraît en relation avec la température et l'état hygrométrique de l'atmosphère. La vitesse du courant et l'oxygène dissous sont des facteurs importants de la distribution des larves.

Les expériences toutes récentes de J. Wautier et de E. Pattée¹ confirment, avec toute la précision que

1. WAUTIER (J.) et PATTÉE (E.), Expérience physiologique et expérience écologique. L'influence du substrat sur la consommation

peuvent apporter des mesures faites au laboratoire, l'importance du milieu sur le métabolisme des Éphémères et dont l'observation dans la nature donne les exemples les plus divers. J. Wautier et E. Pattée ont étudié l'influence du substrat sur la consommation d'oxygène.

Ils se sont adressés à trois sortes de larves :

1° Des larves d'*Ephemera danica*, considérées comme des fouisseuses typiques. Les exemplaires qui ont servi de sujets d'expériences ont été capturés sur un fond de sable grossier ;

2° Des larves d'*Ecdyonurus venosus*, espèce des torrents et rivières à courant rapide, qui se tient généralement, comme nous l'avons souligné plus haut, accrochée aux cailloux du fond ;

3° Des larves de *Siphonurus armatus*, type nageur, hôte des eaux à courant faible ou nul.

Les larves de chaque espèce ont constitué plusieurs lots. Certains lots ont été placés dans des conditions comparables à celles des lieux de capture, d'autres dans des conditions très différentes. Ainsi des larves d'*Ephemera danica* ont été placées dans des flacons de verre dont le fond est resté nu, ou bien a été en partie occupé par deux petits cailloux, ou encore a été recouvert de sable fin de Fontainebleau.

Dans les deux premiers cas, les larves s'agitent continuellement. Dans le troisième cas, elles s'enfouissent et demeurent immobiles dans le sable. A la température de 16°, elles consomment en moyenne 1 039 mm³ d'oxygène sur fond de verre ; elles en consomment 1 038 sur fond de verre avec deux cailloux ; et seulement 368 sur fond de sable. Le mm³ d'oxygène con-

sommé se rapporte au gramme d'animal sec et par heure d'expérience.

Des larves d'*Ecdyonurus venosus* placées dans un flacon de verre à fond nu manifestent une agitation très marquée. Elles s'accrochent les unes aux autres « cherchant manifestement à satisfaire un besoin de contact ». La consommation en oxygène, calculée comme précédemment, est de 1 325 mm³. Deux cailloux posés sur le fond du flacon suffisent à modifier considérablement le métabolisme des larves, la consommation d'oxygène diminue de 30 p. 100, elle n'atteint plus que 913. Sept cailloux posés sur le fond accentuent encore cette tendance, la consommation en oxygène s'abaisse à 792 mm³, ce qui correspond à une diminution de 40 p. 100.

Par contre, les *Siphonurus armatus*, larves nageuses, semblent manifester une indifférence totale à la nature du fond.

J. Wautier et E. Pattée constatent que la diminution de la consommation d'oxygène obtenue chez *Ephemera* et chez *Ecdyonurus* par le contact d'un substrat identique à celui où évoluent les larves dans la nature est comparable à la diminution constatée après action d'un anesthésique tel que l'uréthane. Ce fait souligne l'importance du système nerveux dans l'enchaînement des faits précédemment exposés.

Je suis arrivée à des conclusions du même ordre en comparant les divers aspects de l'immobilisation réflexe et de l'importance des réflexes moteurs et inhibiteurs chez des larves d'Éphémères vivant sur des substrats variés.

Les observations de J. Wautier et E. Pattee aident à expliquer la présence d'*Ecdyonurus* dans des lacs.

LES ÉPHÉMÈRES ET LE CANCER DES INVERTÉBRÉS

Des réactions tumorales naturelles ont été observées dans les groupes d'animaux les plus divers. Leur étude présente un grand intérêt biologique sur lequel je ne saurais m'étendre ici, mais que l'on appréciera en parcourant d'excellentes mises au point de la question, comme « Les réactions tumorales des Invertébrés », de J. A. Thomas ¹, et « Le cancer et les Invertébrés », de V. et J. Wautier ².

Les Éphémères présentent à cet égard un intérêt particulier. V. et J. Wautier ont, en effet, affirmé que « De toutes les réactions tumorales connues chez les Invertébrés, il semble que ce soit la réaction néoplasique provoquée par le *Symbiocladius* chez les nymphes d'Éphémères qui se rapproche le plus du cancer des Mammifères ».

Qu'est-ce que le *Symbiocladius* ? Un Diptère du groupe des Chironomes, dont la larve se fixe, peu après son éclosion à la face dorsale des larves d'Éphémères, sous les fourreaux alaires et y effectue son développement post-embryonnaire. Les larves de *Symbiocladius* et des larves de genres voisins (*Dactylocladius* et *Orthocladius*) paraissent, jusqu'à plus ample informé, ne s'attaquer principalement qu'à des Éphémères Ecdyonuridés (*Ecdyonurus*, *Rhitrogena*, *Heptagenia*). Ce cas de parasitisme est très répandu. Il a été vu pour la première fois aux États-Unis, puis en Tchécoslovaquie, en Roumanie, au Japon. En France, Dorier et Codreanu l'ont observé dans les Alpes du Dauphiné ; Hubault,

1. THOMAS (J. A.), Les réactions tumorales des Invertébrés (*Bull. Soc. Philomatique Paris*, 115, 1932, p. 70-88).

2. WAUTIER (V. et J.), Le cancer et les Invertébrés, 1^{re} partie, Réactions tumorales naturelles (*Bull. Soc. Linnéenne de Lyon*, 22, 1953, p. 67-96).

dans les Vosges. Je l'ai rencontré dans le Massif Central, particulièrement dans la région d'Issoire (Puy-de-Dôme), où sa fréquence est très variable selon les années, pour atteindre un pourcentage élevé ; c'est ainsi qu'en juillet 1951, les *Ecdyonurus venosus* et les *Ecdyonurus forcipula* que je capturais dans l'Allier étaient parasités dans la proportion de 80 p. 100.

C'est à Codreanu que l'on doit l'étude la plus étendue, la plus précise et la plus documentée, sur les rapports des larves de Diptères chironomides et des larves d'Éphémères. Elle porte sur des larves de *Symbiodia rhitrogenae* et des nymphes de *Rhitrogena semicolorata*, *Heptagenia lateralis*, et *Ecdyonurus fluminum*, provenant, d'une part, des torrents des Carpates, dans la région de Sinaïa, en Roumanie ; d'autre part, des torrents des Alpes du Dauphiné, dans la région de Saint-Vérand.

Codreanu précise ainsi les rapports de la larve de Diptère et de la larve d'Éphémère : la première effectue tout son développement post-embryonnaire sur la seconde, soit cinq mues s'échelonnant entre 20 et 50 jours. Son dernier stade larvaire, précédant immédiatement la métamorphose, correspond au stade présubimaginal de l'Éphémère. Après l'éclosion du Diptère la larve d'Éphémère survit quelques jours, ébauche la métamorphose en subimago, mais sans pouvoir l'accomplir intégralement. Si l'on compare alors une larve normale et une larve parasitée, on constate, chez cette dernière, une atrophie des fourreaux alaires, des genitalias et des gonades. Codreanu a observé le comportement de 141 larves auxquelles le parasite a été retiré, à divers stades de son développement. Si le parasite est enlevé très jeune, alors qu'il ne s'étend qu'au deuxième tergite abdominal de l'hôte, 25 p. 100 des larves d'*Heptagenia* et 10 p. 100 des larves de *Rhitrogena* arrivent à

donner des subimagos. Mais très généralement ceux-ci sont atrophiés et ne peuvent donner des imagos. Si l'on enlève la larve de Diptère plus tard, l'Éphémère ne peut dépasser le stade de larve âgée ; le processus néoplasique déclenché par le parasite se poursuit après la disparition de celui-ci.

En quoi consiste ce processus néoplasique ? Il se manifeste d'abord, peu après la fixation du Diptère, par un bourrelet blanchâtre qui recouvre le repli sous-alaire de la larve d'Éphémère. Ce bourrelet est extrêmement riche en leucocytes. Codreanu a établi que le sang des Éphémères normaux possède trois sortes de leucocytes : les micronucléaires, les sterrocytes et les macronucléaires. Seuls les macronucléaires interviennent dans la formation de la tumeur. Ce sont des cellules de petite taille, avec un noyau relativement gros pour les dimensions de la cellule tout entière, un nucléole très visible, une masse protoplasmique réduite. Ces cellules sont capables de divisions nombreuses et rapides, avec des caryocinèses anormales, rappelant celles des cellules cancéreuses typiques. Après un certain nombre de divisions, les macronucléaires fusionnent et forment le tissu tumoral, avec de nombreuses inclusions adipeuses. Ce tissu s'insinue dans l'hémocoèle thoracique, puis entre les masses musculaires qui se disloquent et dégèrent. Codreanu a noté ce fait intéressant que la prolifération des macronucléaires cesse lorsque le parasite approche de la fin de sa vie larvaire. Les macronucléaires évoluent vers le type micronucléaire. On assiste aussi à une dégénérescence de la tumeur thoracique. Mais la larve d'Éphémère est alors épuisée, ses réserves adipeuses ont disparu et elle ne peut se métamorphoser en subimago.

Codreanu, pour considérer ces tumeurs comme malignes, s'appuie sur les arguments suivants : la tumeur

primitive, localisée au début, tend à se généraliser ; ses propriétés envahissantes continuent à se manifester après la suppression du parasite ; elle détermine un état cachectique qui entrave le développement de l'hôte. V. et J. Wautier, comparant ce processus à diverses autres manifestations réactionnelles observées chez les Insectes, adoptent les conclusions de Codreanu. Le processus néoplasique provoqué par les larves de *Symbiocladius* leur apparaît comme « un phénomène nouveau ». « Désignant sous le nom de sarcome la tumeur primitive constituée de masses syncytiales à tendance adipeuse et sous le nom de leucémie la phase généralisée, Codreanu rapproche cette néoplasie des leucosarcomatoses humaines dans lesquelles coexistent sarcome et leucémie. » Mais ils font bien remarquer que « la suspension des divisions et la disparition des éléments tumoraux dès le début de la métamorphose constituent un fait particulièrement intéressant qui montre combien l'évolution d'une tumeur considérée comme maligne peut être différente chez des animaux aussi différents que le sont les Insectes et les Mammifères ».

LA TOXICITÉ DES ÉPHÉMÈRES

Les Éphémères sont très généralement considérés comme inoffensifs, en dehors des entraves à la circulation que peuvent entraîner les chutes de manne abondantes, et des dangers qu'ils font alors courir aux automobilistes, en particulier. J'ai indiqué ces possibilités lors de l'étude des chutes de manne (chap. II, p. 55).

Mais, bien que les Éphémères ne possèdent ni venin, ni organe propre à provoquer une piqûre ou un traumatisme même léger, ils sont actuellement reconnus

responsables de certaines crises d'asthme. Dès 1929, K. D. Figley signalait en Amérique des crises d'asthme dues aux Éphémères. Je me limiterai ici à rapporter l'observation très précise et fort intéressante que le Docteur M.-V. Cordier présentait, le 17 février 1942, à la Société médicale des Hôpitaux de Lyon.

Il s'agissait d'un homme de quarante-cinq ans qui consultait pour des crises d'asthme remarquables par leur violence et l'étrangeté de leur apparition : exclusivement au cours d'après-midi très chauds et après des courses en auto ou à bicyclette. Après avoir éliminé une origine endocrinienne et une série de facteurs pouvant intervenir comme allergènes saisonniers, le Docteur Cordier fut amené à attribuer la cause de ces crises à une poussière, et, poursuivant son enquête, il songea aux Éphémères. Cette hypothèse se révéla exacte. Au cours d'un accès d'asthme particulièrement violent, le malade recueillit sur son pare-brise un certain nombre d'Éphémères dont l'espèce n'est pas précisée. Leur extrait, injecté au malade, donna une cuti-réaction positive avec une papule atteignant la moitié du volume d'un œuf de Pigeon.

Et voici l'interprétation que le Docteur Cordier donne de ces faits : pendant leur vie très brève à l'état adulte, les Éphémères produisent une multiplication et une expulsion rapide active et abondante de leurs cellules sexuelles. Or, « on n'a peut-être pas assez signalé que les vrais allergènes asthmatisants dérivent le plus souvent de cellules nouvellement écloses : pollens, akènes de fraises, germe de l'œuf, parties germinatives des céréales, etc ». Et le Docteur Cordier fait cette remarque, qu'il importe de souligner, car les Éphémères, en tant qu'allergènes, apparaissent alors comme un cas particulier d'un phénomène général : « Il est très probable que d'autres Insectes, par les poussières qu'ils

libèrent au moment de la mue ou de la période de fécondation, sont des facteurs plus fréquents qu'on ne le pense de crises d'asthme ».

Pour rassurer tous ceux que l'étude des Éphémères attirerait, et que je souhaite nombreux, je tiens à souligner que de telles manifestations pathologiques sont rares, même très rares. Personnellement, la capture et la manipulation de nombreux Éphémères, le stationnement au milieu de chutes de manne ne m'ont jamais fait éprouver le moindre malaise ayant les caractères même très atténués d'une crise d'asthme ou de toute autre manifestation voisine, telle que urticaire et rhume des foins. Les nombreux entomologistes qui, au cours de ces dix dernières années, ont bien voulu m'envoyer leurs récoltes d'Éphémères dans les régions les plus diverses de France, d'Europe, d'Afrique et d'Amérique du Sud, en y joignant leurs observations, n'ont jamais fait allusion aux effets toxiques des Éphémères. Mais, pour être utile aux entomologistes qui présenteraient une sensibilité exceptionnelle aux « émanations des Éphémères », j'indique les mesures préventives fort simples dont le Docteur Cordier assure l'efficacité : la protection des yeux par des lunettes hermétiques et celle des voies respiratoires par un masque de gaze suffisamment serrée. Ces mesures préventives lui paraissent plus indiquées qu'une désensibilisation ; celle-ci pouvant avoir des conséquences fâcheuses en déterminant un déplacement de la sensibilité aux allergènes.

CHAPITRE VII

A QUOI SERVENT LES ÉPHÉMÈRES

A quoi servent les Éphémères ? Certains, avec une apparence de raison, répondront : à rien, et c'est là leur principal charme. C'est ce qu'a très bien exprimé L. de Boisset qui a écrit, en 1942, le livre charmant que peut composer celui qui connaît les Éphémères et les étudie en poète : « J'aime les Éphémères aux ailes irisées, au corps d'or ou de feu, à cause de leur grâce dans l'azur, pour la suprême élégance de leurs formes et l'infinie distinction de leurs allures. Ce sont des Insectes aristocratiques et c'est assez pour que, dans mon horreur de la vulgarité, je les trouve sympathiques » ; et il ajoute : « Je les aime encore parce qu'au cours d'une longue vie de pêcheur j'ai pris l'habitude de les trouver comme décor de lieux qui me sont chers et parce qu'une rivière sans Éphémères et sans Oiseaux est pour moi plus encore qu'une rivière sans Truites, une rivière sans vie ». Tous ceux qui ont observé et étudié les Éphémères partageront cette opinion. Mais, si, abandonnant le côté esthétique du comportement des Éphémères, nous en abordons l'aspect strictement économique et alimentaire, nous ajouterons qu'une rivière sans Éphémères est une rivière qui se dépeuple. Évidemment, chacun sait que les Poissons mangent les Éphémères, puisqu'on les appelle les « Mouches du pêcheur de Truites ». Mais les Truites ne sont pas les seuls Poissons à se nourrir d'Éphémères. Bien d'autres espèces en consomment. Et l'on ignore très généralement que cette

consommation peut être considérable. Dans nos régions, aucune enquête précise et suffisamment prolongée n'a été entreprise à ce sujet. En Amérique du Nord, dès 1888, la question a été mise à l'étude sur une large échelle, et Needham en a fait un excellent exposé dont voici l'essentiel. Le rapport de Forbes, l'un des premiers qui mérite d'être retenu, établit que sur 87 espèces de Poissons, le contenu stomacal de 70 d'entre elles renfermait des Éphémères, et parfois en quantités fort importantes. Chez le shovelfish¹, les Éphémères constituaient 51 p. 100 de l'ensemble de la nourriture absorbée ; 46 p. 100 chez le sheepshead, 36 p. 100 chez les Poissons-soleil (*Lepomis* et *Chaenbryttus*).

Les larves d'*Hexagenia*, larves plates, d'eau rapide, voisine des *Heptagenia* et *Ecdyonurus* de nos régions, étaient les plus abondantes et représentaient 50 p. 100 environ des Névroptères absorbés.

Ultérieurement, Wagner, en 1908, a repris, confirmé et complété les travaux de Forbes. Il a étudié la faune du lac Pepin (États-Unis d'Amérique) et noté que la nourriture des *Polyodon* composée de plancton (surtout des Crustacés entomostacés et des Algues) devient presque uniquement formée d'Éphémères, de larves âgées, voisines de la métamorphose dans la période de l'année où celle-ci s'accomplit. Dans le même lac, en été, le Rock Sturgeon se nourrit exclusivement de larves d'Éphémères.

Pearse, en 1915, confirme que nombre d'espèces de Poissons consomment ces larves qui constituent 58,3 p. 100 de la nourriture du Large Mouth black-bass, et 40 p. 100 de celle du Bluegill sunfish ; et Pearse conclut que les Éphémères viennent immédiatement après les larves de Moustiques dans l'alimentation de ces espèces.

1. Needham n'a pas précisé le nom d'espèce de ces Poissons.

Needham considère que les Éphémères interviennent aussi dans cette alimentation par un autre processus. On sait que les Poissons carnivores chassent les alevins et les Poissons de plus petite taille qu'eux-mêmes, qu'ils soient de la même espèce ou d'espèces différentes. Or, les jeunes Poissons se tiennent de préférence dans les fonds encombrés de végétation aquatique où abondent les larvules et larves d'Éphémères de taille encore réduite. Et Needham établit, par des recherches statistiques, que le régime alimentaire d'un Poisson varie avec sa taille et, par suite, avec son âge. Voici un exemple précis fourni par la Perche-soleil (*Eupomotis gibbosus*), espèce américaine acclimatée en Europe.

Régime alimentaire de la Perche-soleil, *Eupomotis gibbosus* dans l'étang Old Forge, d'après Needham.

LONGUEUR DES POISSONS	NOMBRE DES POISSONS	NYMPHES D'ÉPHÉ- MÈRES	LARVES DE MOUSTIQUES	AUTRES INSECTES	CRUSTACÉS ENTO- MOSTACÉS
3/4 à 1 pouce	8	0	6	0	13
2 à 3 pouces	9	6	24	1	13
3 à 4 pouces	8	16	12	9	2

Les observations de Needham ont été confirmées et complétées par les recherches de Clemens (1928) sur le régime alimentaire de la Truite de rivière de l'Oneida Country, État de New York, et les quantités d'Éphémères absorbés (nymphe et adultes). Le tableau suivant résume les résultats de Clemens :

N ^o	TRUITES Longueurs	% DE NOURRITURE		
		Nymphes	Adultes	Les deux réunis
78	1 à 2 pouces	11	1	12
77	2 à 4 —	22	10	32
64	4 à 6 —	12	4	16
13	6 à 8 —	2	8	10
10	8 à 10 —	10	0	10

Clemens ajoute que le contenu stomacal de sept Truites arc-en-ciel d'une longueur de deux à trois pouces comprenait 34 p. 100 d'Éphémères, et ce même contenu chez neuf Truites de même espèce, mais atteignant cinq à sept pouces, renfermait seulement 7 p. 100 d'Éphémères.

Ce n'est pas seulement en tant que proie des alevins et des très jeunes individus que les Éphémères interviennent largement dans l'économie piscicole. De nombreux Insectes ont aussi des larves aquatiques (les Libellules, certains Coléoptères), toutes carnassières et voraces qui font une grande consommation de larves d'Éphémères et sont à leur tour des proies recherchées par les Poissons.

L'importance de ces Éphémères est telle que L. de Boisset cite le cas d'une rivière de l'Angleterre dont le rendement piscicole a été considérablement augmenté par le repeuplement artificiel en Éphémères, ceux-ci ayant disparu pour une raison que j'ignore. Les biologistes américains, comprenant l'intérêt pratique et économique de la mise en valeur des eaux douces au point de vue piscicole, ont entrepris des enquêtes sur le potentiel alimentaire de ces eaux représenté par la faune des Éphémères. Ils ont ainsi recensé les diverses espèces

de larves et établi leurs pourcentages. De telles recherches n'ont pas seulement un intérêt strictement pratique ; développées sur une large échelle, elles constitueraient des documents de valeur relativement à la Biologie et la répartition géographique des Éphémères. Voici un exemple de ces relevés, fourni par Needham dans ses recherches sur la faune des rivières à eaux rapides d'Ithaca (New York).

GENRE	NOMBRE TOTAL	%
1. <i>Baetis</i>	1 512	29,07
2. <i>Ephemerella</i>	833	16,02
3. <i>Paraleptophlebia</i>	761	14,63
4. <i>Stenonema</i>	583	11,21
5. <i>Hexagenia</i>	366	7,05
6. <i>Epeorus</i>	299	5,67
7. <i>Tricorythodes</i>	272	5,22
8. <i>Isonychia</i>	244	4,69
9. <i>Heptagenia</i>	143	2,75
10. <i>Caenis</i>	67	1,29
11. <i>Iron</i>	59	1,13
12. <i>Ephemera</i>	48	0,92
13. <i>Blasturus</i>	15	0,29
14. <i>Ameletus</i>	3	0,06

Je recevais récemment l'observation d'un pisciculteur de Normandie, qui constatait une diminution appréciable des Truites d'une rivière, en même temps qu'une véritable invasion de Gammare, Crustacés amphipodes, appelés couramment Crevettes d'eau douce. Ces Gammare sont carnivores et s'attaquent aux larves d'Éphémères, j'ai eu souvent l'occasion de le constater. L'invasion de ces Gammare avait entraîné dans la rivière à Truites de Normandie la presque disparition des Éphémères. Bien que les Gammare puissent être

mangés par les Truites, on peut penser que la disparition des Éphémères avait entraîné une diminution suffisante des ressources alimentaires de ce milieu pour provoquer la raréfaction des Truites.

Les Éphémères jouent un autre rôle en économie piscicole : ils contribuent à l'assainissement du fond des eaux, rivières, lacs ou étangs. Les larves sont exclusivement végétariennes, en dépit de la conformation de leurs pièces buccales qui tendraient à les ranger parmi les carnivores. Mes observations sur les Éphémères de nos régions s'accordent parfaitement avec les constatations de Needham, Morgan et Traver sur de nombreux Éphémères nord-américains : c'est ainsi que, d'après A. M. Morgan, les *Callibaetis* se nourrissent surtout d'algues filamenteuses, les *Blasturus* et les *Heptagenia* de diatomées et de fragments de végétaux, les *Siphonurus* et les *Isonychia* seraient plus spécialement herbivores.

Toutes les larves, appartenant aux groupes les plus divers que j'ai élevées au laboratoire ont toujours été nourries exclusivement de débris végétaux prélevés dans les milieux où les larves étaient capturées. Ce régime alimentaire indique assez le rôle que peuvent jouer les larves d'Éphémères en limitant l'accumulation des boues végétales et des boues à diatomées, avec tout ce que cette accumulation entraîne dans la composition des couches d'eau sus-jacentes et leur teneur en oxygène dissous.

Cependant, l'association Éphémères-Poissons, qui présente de grands avantages au point de vue piscicole, offre parfois certains dangers qu'évalueront les Zoologistes soucieux de protéger les espèces animales. En voici un exemple : l'introduction de la Truite euro-

péenne en Nouvelle-Zélande menace de disparition une espèce des plus intéressantes par ses caractères anatomiques, l'*Oniscigaster Wakefieldi*, dont les Truites dévorent les larves avec avidité.

Les chutes de manne ont aussi donné lieu à de petites industries locales. D'après les renseignements recueillis par MM. Denis, Paris et Pillon, on admet que dans la région de Chalon-sur-Saône, et sur une portion de rivière longue de 10 kilomètres environ, les chutes de manne fraîche atteignent, en moyenne, 100 tonnes par an. Cette manne séchée, vannée pour éliminer les ailes, les appendices, et ne conserver que le corps de l'Insecte, atteint encore 10 tonnes. Avant la dernière guerre, cette manne sèche était vendue pour servir de nourriture aux Oiseaux Insectivores de volière. On l'expédiait jusqu'aux États-Unis et, selon les années, elle se vendait de 4 à 7 francs le kilogramme.

Dans de nombreuses régions, la manne sert d'engrais.

Après ces considérations d'ordre strictement alimentaire et commercial, il convient de souligner à nouveau que les Éphémères ont une autre utilité. Ils constituent un matériel remarquable pour l'étude des principaux problèmes biologiques, ainsi qu'il ressort des chapitres précédents.

CONCLUSION

En Biologie, plus encore que dans tout autre domaine, il est impossible d'épuiser un sujet. C'est pourquoi je ne prétends pas avoir fait ici un exposé complet de la Biologie des Éphémères, mais plutôt avoir apporté une contribution des Éphémères à la Biologie générale.

L'importance pratique et économique des Éphémères, et l'étude de leur rôle dans la mise en valeur des rivières, des lacs et des étangs, trop longtemps négligée en France, dépassent de beaucoup les intérêts immédiats de la pisciculture et ouvrent tout un chapitre de la biologie des eaux douces. Les relevés faunistiques, tels que l'on a commencé à les pratiquer aux États-Unis, établissant le pourcentage des Éphémères dans la nourriture des Poissons et les pourcentages de ces Insectes dans une portion de cours d'eau, ne permettent pas seulement d'apprécier la valeur alimentaire de ces eaux, ce qui a déjà un intérêt considérable en économie piscicole ; ils apportent une contribution à l'étude du problème du balancement des faunes en notant les relations numériques des Poissons, des Éphémères et des Insectes et larves aquatiques carnassiers, prédateurs d'Éphémères.

Ces mêmes relevés faunistiques apportent une utile contribution à la connaissance de la répartition géographique des Éphémères. Les facteurs de cette répartition soulignent l'importance de l'écologie et particulièrement des tropismes en biogéographie. Le rhéotropisme revêt un intérêt particulier chez les Éphé-

mères, surtout lorsqu'il domine, comme nous l'avons vu, d'autres facteurs primordiaux, telles la température et la teneur en oxygène dissous. Et, comme l'ont très bien souligné Dorier et Vaillant dans leur étude de la faune des torrents alpins, les conclusions relatives aux Éphémères peuvent être étendues à l'ensemble des Invertébrés torrenticoles. Ainsi apparaissent sous un jour nouveau les aspects de la répartition de la faune dans les eaux courantes. Il en ressort indiscutablement l'existence d'une adaptation physiologique et métabolique, indépendante des dispositions anatomiques des diverses espèces. Si l'adaptation morphologique se réalise parfois, au moins en apparence, elle est très loin d'être générale, et bien souvent elle ne résiste pas à un examen minutieux et largement comparatif des faits — surtout si cet examen est entrepris sans idée préconçue. Rien n'est plus instructif à cet égard que l'étude des larves d'Éphémères, dans leur milieu. Comme je l'ai précédemment exposé, on peut admettre l'existence de l'adaptation morphologique chez ces larves, si on les étudie pendant un an ou deux ; on ne peut plus l'admettre si l'on prolonge cette étude pendant plusieurs années. Il en est de cette adaptation comme du rhéotropisme, les constatations relatives aux Éphémères peuvent s'étendre à l'ensemble des Invertébrés des torrents, ainsi qu'il ressort des conclusions de Popovici-Baznozanu, et tout récemment de celles de Dorier et Vaillant.

Les yeux des Éphémères, ces yeux si remarquables par leurs dimensions et leur forme et si particuliers aux Éphémères, apportent, eux aussi, des données intéressantes pour le problème de l'adaptation. Nous avons vu combien leur étude souligne la fragilité de la théorie d'Exner qui croit pouvoir répartir les yeux composés des Insectes en deux grands groupes, les uns pour la

vision diurne, les autres pour la vision nocturne, tout comme la théorie dualiste prétend établir deux types de cellules visuelles chez les Vertébrés.

La comparaison des formes d'Éphémères fossiles et des formes actuelles est du plus haut intérêt quant au problème de l'évolution. Il est remarquable que ces Insectes, tout aussi fragiles à l'état de larve qu'à l'état d'imago, dont tout le comportement est si nettement influencé par les facteurs du milieu, se soient maintenus et répandus sur toute la Terre, depuis les premiers temps géologiques, en dépit de la multiplicité des perturbations à la surface du Globe, et cela en conservant nombre de leurs caractères. Sont-ils des individus archaïques, ou en pleine évolution ? C'est là un problème sur lequel on discutera longtemps, surtout si l'on tient compte de l'extrême variabilité de la nervation des ailes, avec tout ce qu'elle comporte d'enseignement.

L'étude des migrations, si paradoxale qu'elle puisse paraître chez les Éphémères, ne saurait être négligée. La faible amplitude de ces migrations en constitue même l'intérêt, car elle permet de mieux en suivre les divers aspects, et d'apporter ainsi une contribution au grand problème des migrations animales, encore si peu connu. Là encore, l'importance des tropismes paraît indiscutable. Au cours de ces migrations, les rassemblements d'individus d'un même sexe, les pontes aberrantes, qui, au cours des chutes de manne, prennent une extrême ampleur, ont pour conséquence des pertes considérables d'individus. Ce sont là des faits à retenir dans l'appréciation du hasard dans la vie et la mort des espèces dont un ouvrage récent d'Ét. Rabaud a montré toute l'importance biologique et philosophique.

Mais c'est principalement pour la discussion du problème de l'espèce, problème fondamental, qui résume toute la Biologie, que les Éphémères revêtent, ce semble,

le maximum d'intérêt. C'est pourquoi j'ai réservé une large place à cet aspect de leur étude. Comment déterminer une espèce, établir un genre, lorsqu'on se trouve en présence d'individus extrêmement différents à l'état larvaire et si semblables à l'état adulte, qu'on les a confondus, tant que les larves correspondantes n'ont pas été connues. J'en ai donné des exemples, et j'ai donné aussi des exemples de cas inverses, d'imagos très différents provenant de larves semblables. Et il semble qu'à mesure que l'on avance dans la connaissance des larves des Éphémères, des faits semblables se multiplient. Ainsi apparaît l'importance des larves, non seulement en biologie, mais aussi en systématique ; et il est regrettable que cette étude ait été négligée pour la plupart des groupes d'Insectes. Nul doute que bien des révisions seront à faire lorsque l'on connaîtra un grand nombre d'Insectes à tous leurs stades. Les chromosomes des Éphémères, actuellement à l'étude, n'ont pas encore donné de précisions relatives à la classification des diverses espèces. En donneront-ils ? On peut l'espérer. Mais on peut aussi être sceptique en raison des conclusions où mène l'étude approfondie des chromosomes des Plécoptères, Insectes très voisins des Éphémères : Aubert et Matthey constatent, en effet, l'impossibilité de concilier la systématique et la cytologie.

C'est alors qu'apparaît l'intérêt des données de l'écologie et de la répartition géographique dans la discrimination des espèces ; j'en ai fourni quelques exemples dans l'étude des cas de poecilogonie, montrant que des genres ou des espèces très voisins morphologiquement se différencient nettement quant à leur répartition en altitude, les caractères physico-chimiques des eaux où vivent les larves, et l'époque de leur éclosion. Et ainsi apparaît tout l'intérêt biologique de la systématique : l'étude des Éphémères en donne une démonstration indiscutable.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- ✓ AVEL (M. et M^{me}). — Les causes de la répartition de quelques larves d'Éphémères dans les diverses zones des torrents, en Auvergne. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. LVII, n° 2, 1932, p. 100.
- AUBERT (J.). — Voir MATTHEY et AUBERT.
- BENGTSSON (S.). — Beiträge zur Kenntnis der paläarktischen Ephemeriden. *Lund Univ. Arsskrift*, N. F. Afd. 2, vol. 5, 1909.
- Neue Ephemeriden aus Schweden. *Entom. Tidsk.*, Stockholm, 33, 1912.
- ✓ BERTRAND (H.) et VERRIER (M.-L.). — Contribution à la biogéographie des Éphéméroptères des Pyrénées. *Bull. biol. France-Belgique*, t. 83, 1949, p. 1-24.
- ✓ — Contribution à l'étude de la faune des eaux douces de la région orientale des Pyrénées. Éphéméroptères. *Vie et Milieu*, t. I, 1951, 1^{re} partie, p. 217-234, et 2^e partie, p. 449-459.
- BOISSET (L. DE). — *Les Éphémères. Les Livres de Nature*, Éditions Stock, Paris, 1942, 184 p.
- DEMOULIN (G.). — *Essai sur quelques Éphéméroptères fossiles adultes*. Volume jubilaire Victor Van Straelen. Bruxelles, 1954, p. 549-574.
- ✓ DENIS (J.-R.), PARIS (P.) et PILLON (M.). — Note sur le *Polymitaercys virgo* Ol., la Manne blanche des riverains de la Saône. *Bull. Sc. de Bourgogne*, t. VI, 1936, p. 99.
- ✓ DEWITZ. — Ueber den Rheotropismus bei Thieren. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, t. suppl., 1899, p. 231.
- ✓ DORIER (A.). — La Faune des eaux courantes alpines. *Trav. Ass. Int. de Limnologie théorique et appliquée, Congrès de France*, 1937, vol. VIII, t. 3, 1939, p. 33-41.
- ✓ DORIER (A.) et VAILLANT (F.). — Sur la vitesse du courant et la répartition des Invertébrés rhéophiles. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 226, 1948, p. 1222.
- ✓ — Sur la résistance au courant de quelques Invertébrés rhéophiles. *Trav. Lab. Hydrob. Pisc. Grenoble*, années 1945-1948, 1948.
- ✓ EATON (A. E.). — A revisional Monograph of recent *Ephemeridae* or Mayflies. *Trans. Linnean Soc. of London*, 2nd series, vol. III, Londres, 1888.

- GAUTHIER (M.). — Stations d'Éphéméroptères dans les Alpes du Dauphiné. *Trav. Lab. Hydrob. Pisc. Univ. Grenoble*, 1952, p. 9-22.
- ✓ HANDLIRSCH (A.). — *Ephemerida*, in KUKENTHAL, *Handbuch der Zoologie*, vol. 4, 1929.
- ✓ 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, 1945, fasc. 3-4, p. 4.
- ✓ HUBAULT (R.). — Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Bull. biol. France-Belgique*, suppl. IX, 1927.
- ✓ LAMEERE (A.). — Étude sur l'évolution des Éphémères. *Bull. Soc. Zool. France*, vol. 42, 1934.
- ✓ — Éphéméroptères, in *Précis de Zoologie*, t. 4, 1916.
- LESTAGE (J.-A.). — Contribution à l'étude des larves des Éphémères paléarctiques. *Ann. Biol. lacustre*, t. VIII, 1916-17, p. 213, et t. IX, 1918, p. 79.
- ✓ MATTHEY (R.) et AUBERT (J.). — Les chromosomes des Plécoptères. *Bull. biol. France-Belgique*, t. VIII, 1947, p. 202.
- NEEDHAM (J. G.), TRAVER (J. R.) et YIN CHI HSU. — *The Biology of Mayflies*. New York, 1935.
- PARIS (P.). — Voir DENIS (J.-R.), PARIS (P.) et PILLON (M.).
- PILLON (M.). — Voir DENIS (J. R.), PARIS (P.) et PILLON (M.).
- ✓ POPOVICI-BAZDOSANU (A.). — Sur la prétendue adaptation morphologique des larves à la vie rhéophile. *Bull. biol. France-Belgique*, t. LXII, 1928, p. 126-147.
- ✓ RÉAUMUR (de). — *Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes*, vol. 6, 12^e Mémoire, 1742.
- ✓ RABAUD (Ét.). — *Phénomène social et Sociétés animales*. Alcan, édit., Paris, 1937.
- *Le Hasard et la Vie des espèces*. Flammarion, édit., Paris, 1953.
- ✓ ROUSSEAU (E.). — *Les larves et les nymphes aquatiques des Insectes d'Europe*. Bruxelles, 1921.
- SCHÖNEMUND (E.). — *Eintagsfliegen oder Ephemeroptera*, in DAHL, *Tierwelt Deutschlands*, 19^e partie. Iéna, 1930.
- STEINMANN. — *Die Tierwelt der Gebirgsbäche*, 1907 (cité par POPOVICI-BAZDOSANU).
- ✓ — *Praktikum der Süßwasserbiologie*. Berlin, 1915.
- ✓ — Ueber Rheotaxis bei Tieren des fließenden Wassers. *Verhandl. der Naturforsch. Gesell. Basel*, XXIV, 1913, p. 136.
- ULMER (G.). — Übersicht über die Gattungen der Ephemeropteren, nebst Bemerk..., etc. *Stett. Entom. Zeitg.*, vol. 81, 1920.
- ✓ — *Ephemeroptera*, in BROHMER, *Tierwelt Mitteleuropas*, vol. 3, 1933.

- VAYSSIÈRE (A.). — Recherches sur l'organisation des larves d'Éphémères. *Ann. Sci. nat. Zool.*, série 6, vol. 13, 1882.
- Monographie... du genre *Prosopistoma* Latr. *Ann. Sci. nat. Zool.*, série 7, vol. 9, 1890.
- VERRIER (M.-L.). — Nouveau cas de poecilogonie chez les Éphémères. Contribution à l'étude du genre *Cloeon*. *Bull. biol. France-Belgique*, t. 77, 1943, p. 223-257.
- Les tropismes et la répartition des Éphémères. *Congrès international de Zoologie*, Paris, 1948, p. 184.
- Le rhéotropisme et les larves d'Éphémères. *Bull. biol. France-Belgique*, t. 87, 1953, fasc. I, p. 1.
- Rassemblements et migrations chez les Éphémères. *Bull. biol. France-Belgique*, t. 88, 1954, fasc. I, p. 68.
- Voir BERTRAND (H.) et VERRIER (M.-L.).

TABLE DES FIGURES

FIG.	1. — <i>Potamanthus luteus</i>	13
—	2. — Larve de <i>Potamanthus luteus</i>	19
—	3. — Divers types d'ailes d'Éphémères	25
—	4. — Variations d'appellation des nervures des ailes selon les auteurs	27
—	5. — Divers types de larves d'Éphémères	29
—	6. — Divers types de branchies d'Éphémères	31
—	7. — Divers types d'œufs d'Éphémères	34
—	8. — Coupe à travers l'organe de Palmen et coupe longitudinale schématique d'un Éphémère adulte	36
—	9. — Yeux d'Éphémères	39
—	10. — Accouplement de <i>Rhitrogena mimus</i>	48
—	11. — Imagos avec leur ponte	50
—	12. — Imagos avec leur ponte	51
—	13. — Représentation schématique du vol d' <i>Hepta-</i> <i>genia hebe</i> pendant la ponte	53
—	14. — <i>Oligoneuriella rhenana</i> avec sa ponte	55
—	15. — <i>Polymitarcys virgo</i> , Éphémère donnant des chutes de manne	56
—	16. — Larve d' <i>Ephemera vulgata</i> , espèce fouisseuse pouvant devenir torrenticole	72
—	17. — Galeries creusées dans l'argile par les larves d' <i>Ephemera</i>	73
—	18. — Larve âgée, évoluant dans le sens femelle, de <i>Prosopistoma foliaceum</i>	75
—	19. — Larve âgée de <i>Phthartus rossicus</i> , Éphémère fossile	87
—	20. — <i>Protereisma permianum</i> , Éphémère fossile	89
—	21. — Ailes d'Éphémères fossiles	90
—	22. — Variations du secteur anal de l'aile antérieure de quatre <i>Potamanthus luteus</i>	117
—	23. — Larves d'Éphémères appartenant à des genres différents et donnant des imagos si peu distincts qu'ils ont été longtemps confondus. <i>Torleya belgica</i> et <i>Ephemerella ignita</i>	125

FIG. 24. —	Larve de <i>Chitonophora</i>	132
— 25. —	Larves d'Éphémères appartenant à des genres différents et donnant des imagos convergents. <i>Cloeon dipterum</i> et <i>Procloeon Raubaudi</i>	134
— 26. —	Larves d'Éphémères d'espèces différentes donnant des adultes convergents. <i>Ecdyonurus venosus</i> et <i>Ecdyonurus forcipula</i>	138
— 27. —	Ailes antérieures et genitalias d'Éphémères de genres différents provenant de larves semblables.....	141
— 28. —	Les variations de la nervation de l'aile postérieure de douze <i>Baetis vernus</i> provenant de larves semblables.....	144-145
— 29. —	Larve de <i>Polymitarcys Virgo</i>	153
— 30. —	Larves d' <i>Ecdyonurus lateralis</i> et d' <i>Heptagenia flava</i>	157
— 31. —	Larve de <i>Rhitrogena alpestris</i>	159
— 32. —	Larves de <i>Baetis pumilus</i> et de <i>Baetis alpinus</i> .	161
— 33. —	Larve d' <i>Eurycaenis harrisella</i>	162
— 34. —	Consommation d'oxygène de deux larves de <i>Cloeon</i> , l'une normale, l'autre privée de ses branchies.....	168
— 35. —	Apparition et développement des branchies chez <i>Stenonema interpunctatum</i>	172
— 36. —	Larve de <i>Cloeon dipterum</i> en train de muer et exuvie ou mue larvaire.....	175
— 37. —	Transformation de la larve de <i>Caenis horaria</i> en subimago.....	177
— 38. —	Transformation de la larve d' <i>Ecdyonurus venosus</i> en subimago.....	177
— 39. —	Transformation du subimago de <i>Cloeon dipterum</i> en imago.....	181
— 40. —	Têtes et mosaïques sexuelles de <i>Baetis rhodani</i> .	184
— 41. —	Coupe transversale de l'appareil génital d'un cas de mosaïque sexuelle à yeux en turban bilatéraux, chez <i>Baetis rhodani</i>	187
— 42. —	Gynandromorphes.....	188

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	7
CHAPITRE PREMIER. — Qu'est-ce qu'un Éphémère ?.....	11
<p style="margin-left: 2em;">Choix d'un type : le <i>Potamanthus</i>, 12. — Le stade adulte ou imago, l'imago mâle, 12. — L'imago femelle, 17. — La larve, 18. — Les variations de la forme chez l'adulte, 22. — Les variations de la forme chez la larve, 28. — Les variations de la forme des œufs, 33.</p> <p style="margin-left: 2em;">Anatomie interne. Le tube digestif, 35. — Les yeux, 38. — L'organe de Palmen, 42.</p>	
CHAPITRE II. — Comment vivent les Éphémères	44
<p style="margin-left: 2em;">La vie de l'adulte. La durée de la vie, 44. — Les heures d'activité, 45. — Le vol et la ponte, 47. — Les pontes aberrantes, 53. — Les chutes de manne, 55. — Les migrations de divers Éphémères, 61. — Les rassemblements d'individus d'un même sexe, 66. — La parthénogénèse, 70.</p> <p style="margin-left: 2em;">La vie des larves. La variété de l'habitat, 72. — Les rassemblements de larves, 77. — Les migrations de larves, 81.</p>	
CHAPITRE III. — La répartition des Éphémères	86
<p style="margin-left: 2em;">La répartition dans le temps, les formes fossiles, 86. — Les Éphémères et le problème de l'évolution, 93. — L'énigme du <i>Prosopistoma</i>, 93. — La valeur des caractères évolutifs, 96. — La répartition dans l'espace, 100. — Les facteurs de la répartition : la nature du substrat, 107 ; l'oxygène dissous, 108 ; la vitesse du courant, 111.</p>	
CHAPITRE IV. — Les Éphémères et le problème de l'espèce.....	115
<p style="margin-left: 2em;">La variation alaire chez <i>Potamanthus</i>, 115. — Généralité du polymorphisme des ailes, 118. — Variations</p>	

de divers autres caractères, 120. — Importance de l'étude de la larve, 122. — La poecilogonie chez les Éphémères, 123 ; poecilogonie convergente entre espèces de genres différents, 124 ; poecilogonie convergente entre espèces de même genre, 137 ; poecilogonie convergente entre individus d'une même espèce, 140 ; poecilogonie divergente entre espèces de genres différents, 142 ; poecilogonie divergente entre espèces de même genre, 142 ; poecilogonie divergente entre individus de même espèce, 143 ; quelques remarques sur la poecilogonie chez les Éphémères, 146.

CHAPITRE V. — Les Éphémères et le problème de l'adaptation.....	149
Les yeux et le comportement. 149. — Tube digestif et organes de Palmen, 152. — L'adaptation chez les larves : les larves fouisseuses, 153 ; les larves plates ou pétricoles, 154 ; les formes nageuses, 160 ; les formes rampantes, 163. — L'adaptation statistique, 163. — Les branchies et l'adaptation au milieu, 167.	
CHAPITRE VI. — Quelques autres aspects de la biologie des Éphémères.....	171
La métamorphose, le stade subimago, 171.	
Mosaïques sexuelles et gynandromorphisme, 182.	
Influence du substrat sur le métabolisme des Éphémères, 189.	
Les Éphémères et le cancer des Invertébrés, 192.	
La toxicité des Éphémères, 195.	
CHAPITRE VII. — A quoi servent les Éphémères ?	198
CONCLUSION.....	205
BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE.....	209
TABLE DES FIGURES.....	213

Imp. en France à l'Imp. WILLAUME-EGRET à Saint-Germain-lès-Corbeil en février 1956. — O. P. I. A. C. L. 31.1152.

Dépôt légal effectué dans le 1^{er} trimestre 1956.

N^o d'ordre dans les travaux de la LIBRAIRIE ARMAND COLIN : 1602.
N^o d'ordre dans les travaux de l'Imprimerie WILLAUME-EGRET : 986.