LES LARVES D' *ELMIS* DU GROUPE D' *E. MAUGETII*

[Coléoptères Dryopoidea]

par C. BERTHÉLEMY et J. DE RIOIS.

INTRODUCTION

Les larves d'*Elmis* sont connues depuis plus d'un siècle et demi [MÜLLER 1806] et, dans son travail fondamental sur les larves de Dryopoidea, H. BERTRAND [1939] a rassemblé les données bibliographiques antérieures et redécrit ces larves de façon détaillée. Deux points restaient toutefois à préciser : d'une part, vérifier s'il existait 6 stades larvaires, comme l'indique BERTRAND [op. cit.] ou 5 seulement, comme l'a écrit ultérieurement BEIER [1948], et, d'autre part, rechercher des critères de détermination sûrs qui permettent de différencier les trois espèces d'Europe occidentale du groupe d'*E. maugetii* : *E. maugetii* LATREILLE, 1798, *E. aenea* (MÜLLER, 1806) et *E. coiffaiti* BERTHÉLEMY et CLAVEL, 1961. La valeur spécifique de ces trois formes a été récemment établie par STEFFAN [1961] et l'un de nous [BERTHÉLEMY, 1962].

Les travaux de BERTRAND [1939] et de BEIER [1948] contiennent des descriptions complètes des larves d'*Elmis*. Outre les deux problèmes posés ci-dessus, nous nous bornerons donc, au point de vue morphologique, à signaler les points pour lesquels nos observations ne concordent pas avec ces descriptions. Nous rappellerons simplement que les larves d'*Elmis* sont, avec celles de *Dupophilus brevis*, les seules larves d'Elminthidae européens à posséder des expansions latérales sur les segments thoraciques et abdominaux. Elles se distinguent d'autre part des larves de *Dupophilus* par la forme du neuvième segment abdominal qui possède deux pointes apicales (voir BERTRAND 1939 et 1954 pour les caractéristiques des larves de *Dupophilus*).

STADES LARVAIRES ET REMARQUES MORPHOLOGIQUES COMMUNES AUX TROIS ESPÈCES

Nombre de stades.

Il existe des larvules plus petites, avec des phanères et des filaments branchiaux moins nombreux que chez les larves que BEIER [1948] considère comme représentant le premier stade. D'autre part, il est possible de ranger une population homogène de larves,

capturée avec des adultes d'une seule espèce, en six catégories de taille nettement distinctes. Enfin, chez les larves au premier stade, nous avons pu observer par transparence, à travers le tégument, les phanères du second stade et nous avons obtenu en élevage les mues établissant la continuité des quatre derniers stades. Bien que le cycle complet ex ovo n'ait pas été suivi dans sa totalité, nous pensons que l'existence de six stades larvaires chez les *Elmis* doit être considérée comme établie et nous avons pu suivre l'évolution d'un certain nombre de caractères morphologiques externes lors de la croissance.

Forme du corps.

Comme l'a indiqué BERTRAND [1939], le thorax de la larve au premier stade ne possède pas d'expansions latérales différenciées (fig. 1). Ces expansions apparaissent au second stade (fig. 2) et prennent au troisième leur aspect définitif (fig. 3).

Ornementation des segments abdominaux.

C'est sur l'abdomen que l'ornementation du tégument se présente de la façon la plus simple et la plus schématique et c'est là que nous l'étudierons en premier.

Cette ornementation comprend des saillies du tégument que nous qualifierons de « mamelons » (fig. 18 m), des pores sensoriels arrondis (fig. 18 s) et, enfin, des phanères proprement dits. Ces phanères peuvent être répartis en deux catégories principales : d'une part, des « soies » (fig. 17 g., v., fig. 18 p., d., l., e.), les unes longues et souples, les autres courtes et épineuses, mais toujours dressées et insérées au centre de leur alvéole, et, d'autre part, des « poils » (fig. 17 P.v., fig. 18 P.p., P.l.) plus épais, peu mobiles, insérés le plus souvent à la base d'un épaissement tégumentaire, le « tubercule piligère » (fig. 18 t.).

Les phanères présents dès le premier stade, ainsi que leurs homologues aux stades suivants, seront désignés sous le nom de « phanères primaires ». Toutes les soies sont des phanères primaires. Leur nombre et leur emplacement restent fixes lors de la croissance et leur disposition est rigoureusement symétrique et identique sur les huit premiers segments abdominaux. Ces phanères correspondent à des organes orthotactiques, selon GRANDJEAN [1943, 1948]. Il existe dorsalement une paire de soies parasagittales (fig. 18 p.) et une paire dorsolatérale (d.). Chaque lame paratergale porte dorsalement une petite soie latérale postérieure (l.) et une grande soie latérale externe (e.); ventralement, elle porte une paire de soies géminées, à insertions presque contiguës (fig. 17 g.). Les pleurites ne portent pas de soies, les sternites une paire

FIG. 1 à 3 : contour du thorax de larves d'*E. aenea* (Echelle A); fig. 1 : stade I; fig. 2 : stade II; fig. 3 : stade III.

FIG. 4 à 11 : moitié droite du cinquième segment abdominal de larves d'*Elmis* (Echelle B); fig. 4 : *E. aenea*, stade I, face ventrale; fig. 5 : d°, face dorsale; fig. 6 : *E. coiffaiti*, stade I, face dorsale; fig. 7 : *E. aenea*, stade II, face ventrale; fig. 8 : d°, face dorsale; fig. 9 : *E. coiffaiti*, stade II, face dorsale; fig. 10 : *E. aenea*, stade III, face dorsale; fig. 11 : *E. coiffaiti*, stade III, face dorsale

ventrolatérale (fig. 17 v.). Enfin, on trouve, sur chaque demi-segment, deux petites soies épineuses antérieures dorsales, une latérale et deux sternales.

Au premier stade (fig. 5 et 6), d'autre part, il existe, sur chaque demi-tergite, deux tubercules primaires paragittaux, l'un inséré au bord postérieur du tergite, l'autre un peu en avant, et un grand poil ramifié primaire fixé à l'angle postérieur de la lame latérale. Enfin, chaque demi-sternite porte un poil parasagittal (fig. 4).

A ces poils primaires viennent s'ajouter, à chaque mue, des poils secondaires, de plus en plus variables en nombre et en position au fur et à mesure de la croissance de la larve. Les poils homologues des poils présents dès le premier stade peuvent parfois être identifiés aux stades suivants, soit par leur position, soit par leur taille : au dernier stade, on repère encore aisément le poil paragittal du bord postérieur du tergite (fig. 18 P.p.), le poil de l'angle postérieur de la lame latérale (fig. 18 P.l.) et même le poil parasagittal ventral (fig. 17 P.v.), un peu plus grand que les poils secondaires qui l'entourent. Par contre, sur les tergites, le tubercule piligère parasagittal antérieur a été remplacé par un ensemble de tubercules tous semblables entre eux.

Les soies ne peuvent être utilisées pour l'identification des stades successifs mais elles peuvent fournir un bon matériel pour une étude de chétotaxie comparée chez les larves des différents genres d'Elminthidae. Les poils, dont le nombre augmente à chaque mue, constituent au contraire le meilleur critère de distinction des stades et, comme BERTRAND [1939] et BEIER [1948], nous avons utilisé les poils palmés des lames paratergales latérales, particulièrement aisés à dénombrer.

Labre.

Dans un travail sur les larves de *Limnius*, de *Normandia* et de *Riolus* [BERTHÉLEMY et STRAGIOTTI 1965], nous avons distingué, à la surface externe du labre, des « poils » et des « soies », comme nous venons de le faire sur les segments abdominaux. Une telle distinction paraît ici beaucoup plus arbitraire puisque les phanères primaires et secondaires sont constitués, chez les larves d'*Elmis*, par des formations identiques, toutes profondément ramifiées. BERTRAND [1939] et BEIER [1948] ont, d'autre part, utilisé le nombre de ces phanères pour la détermination des stades larvaires et BERTRAND [op. cit.] indique que leur multiplication s'effectue lors d'une mue sur deux. Il se peut évidemment qu'il en soit ainsi pour chaque individu, mais une telle conclusion nous paraît impossible à tirer de la seule étude de matériel fixé.

Au premier stade, il y a trois paires de phanères, médians (fig. 27 m.), intermédiaires (i.) et latéraux (l.). Les phanères médians et intermédiaires sont ramifiés, les phanères latéraux simples ou peu ramifiés selon les individus ou même suivant le côté envisagé. Au second stade, tous ces phanères sont ramifiés. Des phanères secondaires, de même structure mais plus petits, apparaissent au troisième stade, entre les phanères primaires médians, d'une part, et entre les phanères primaires médians et latéraux, d'autre part, mais jamais entre les phanères intermédiaires et latéraux. Aux deux ou trois derniers stades, les phanères primaires et secondaires sont

FIG. 12 à 16 : moitié droite du cinquième segment abdominal de larves d'*Elmis* ;
fig. 12 : face ventrale, *E. aenea*, stade IV ; fig. 13 : face dorsale, *E. aenea*,
stade IV ; fig. 14 : d°, *E. aenea*, stade V ; fig. 15 : d°, *E. maugetii*, stade IV ;
fig. 16 : d°, *E. coiffaiti*, stade IV.

de même taille et ne peuvent plus être distingués que par leur emplacement par rapport aux bords latéraux et aux quatre pores sensoriels situés en avant de leur insertion (fig. 29). L'apparition des phanères secondaires est très irrégulière. Dans les formules suivantes, le premier chiffre indique le nombre de phanères secondaires présents, à gauche, entre les phanères primaires intermédiaires et médians, le second, entre les deux phanères médians, le troisième, entre les phanères médians et intermédiaires, à droite : stades I et II : 0 — 0 — 0 ; stade III : 0 — 0 — 1, 1 — 0 — 1, 1 — 1 — 1 ; stade IV : 1 — 0 — 1, 1 — 0 — 2, 1 — 1 — 1, 1 — 2 — 1 ;

stade V : 1 — 1 — 1, 1 — 2 — 1, 1 — 2 — 2; stade VI : 1 — 1 — 1, 1 — 2 — 1, 2 — 1 — 1, 1 — 2 — 2, 2 — 1 — 2. Il n'est donc pas possible d'utiliser ce critère pour l'identification des stades larvaires.

Pièces buccales.

La forme générale des mandibules n'évolue pas sensiblement lors de la croissance, comme le montre la comparaison de notre figure 28, qui correspond à un premier stade, avec celles de BERTRAND [1939] et de BEIER [1948], dessinées d'après des larves plus âgées. Seuls se multiplient les filaments de la brosse interne et de la prostheca. Par contre l'usure modifie fortement la forme des dents, pendant la durée de chaque intermue. Enfin, les mandibules portent, sur leur bord externe, deux phanères primaires ramifiés, non figurés par BERTRAND et BEIER.

Le cardo porte un phanère primaire ramifié (fig. 30 M. 1), le stipes une grande soie latérale (M. 2), une soie antérolatérale (M. 4), une soie antérieure près de l'insertion de la galea, une courte soie épineuse ainsi qu'un pore sensoriel (M. 3). Le labium porte un phanère basal (L. 1), une grande soie latérale (L. 2), une soie antérolatérale courte (L. 4) et un pore (L. 3) que nous considérons comme des homologues segmentaires des ornements des maxilles. La chétotaxie confirme donc l'hypothèse de MARVILLET [1960] sur la position très proximale de la limite entre postlabium et prelabium. Il serait par contre dangereux, à notre avis, de rechercher d'autres homologies segmentaires entre les phanères des parties distales des maxilles et du labium.

Le palpe maxillaire est triarticulé. L'article basal porte une soie, l'article intermédiaire deux soies, l'article terminal quatre sensilles. Dans les genres d'Elminthidae à palpes maxillaires quadriarticulés [BERTHÉLEMY et STRAGIOTTI 1965] les deuxième et troisième articles portent généralement chacun un pore. Chez les larves d'*Elmis*, la présence de deux pores sur l'article intermédiaire suggère donc qu'une fusion s'est effectuée entre les articles 2 et 3.

Enfin, de courts phanères secondaires ramifiés, ainsi qu'un pore basal, apparaissent sur les stipes et le labium, tantôt au stade IV, tantôt au stade V (fig. 31).

Filaments respiratoires anaux et stigmates.

Au premier stade, il y a trois filaments branchiaux anaux, un dorsal et deux latéraux, comme l'indique BERTRAND [1939]. Dès le second stade, ces filaments se multiplient de façon assez irrégulière, souvent non symétrique. D'autre part, ils sont trop fréquemment

FIG. 17 et 18 : moitié droite du cinquième segment abdominal de larve d'*Elmis aenea* au stade VI; fig. 17 : face ventrale; fig. 18 : face dorsale; d. : soie dorsolatérale; e. : soie latérale externe; g. : soies géminées; l. : soie latérale postérieure; m. : mamelon; p. : soie parasagittale; s. : pore sensoriel; st. : stigmate; t. : tubercule piligère; v. : soie ventrolatérale; P.l. : poil primaire de la lame latérale; P.p. : poil primaire parasagittal postérieur; P.v. : poil primaire parasagittal ventral.

rétractés pour être d'un emploi aisé pour l'identification des stades.

Sur les exemplaires éclaircis, les trachées qui se rendent aux stigmates sont visibles par transparence dès le premier stade et le développement d'un épaississement chitineux à leur point d'aboutissement est trop progressif pour permettre de différencier les stades suivants. Seul le dernier est bien caractérisé par ses stigmates coniques (fig. 18 et 21 st.).

Identification des stades larvaires.

Les remarques ci-dessus montrent que la multiplication des phanères suit les règles définies par GRANDJEAN [1943, 1948]. D'une mue à l'autre, elle devient de plus en plus désordonnée et irrégulière. Les larves d'*Elmis* possèdent toutefois une zone où les phanères secondaires sont rigoureusement alignés et aisément dénombrables : les lames latérales paratergales de l'abdomen. Nous avons pris comme segment de référence le cinquième segment abdominal. Sur ce segment, les différences spécifiques indiquées ci-dessous sont bien nettes mais les quatrième et sixième segments lui sont suffisamment semblables pour être comparés à nos figures, si la larve à déterminer est endommagée.

Stade I. — Thorax sans expansions latérales (fig. 1). 3 poils ramifiés insérés sur les côtés latéraux du prothorax. 3 forts filaments branchiaux anaux, un dorsal et deux latéraux. Segment 5 : un poil ramifié à l'angle postérieur de la lame latérale, le poil primaire (fig. 4, 5 et 6).

Stade II. — Expansions latérales du thorax faiblement développées (fig. 2). Une vingtaine de poils ramifiés sur chaque côté du prothorax. Plus de 3 filaments branchiaux anaux, 2 ou 3 dorsaux et 3 ou 4 latéraux en général. Segment 5 : un poil ramifié secondaire au-dessus du poil primaire (fig. 7, 8 et 9).

Stade III. — Expansions latérales du thorax bien développées (fig. 3). Segment 5 : 3 ou 4 poils ramifiés secondaires au-dessus du poil primaire (fig. 10 et 11).

Stade IV. — Segment 5 : 5 ou 6 poils ramifiés secondaires au-dessus du poil primaire (fig. 12, 13, 15 et 16).

Stade V. — Segment 5 : 7 ou 8 poils ramifiés secondaires au-dessus du poil primaire (fig. 14).

Stade VI. — Stigmates coniques (fig. 18, 19 et 20, 21, 23 et 24, st.). Segment 5 : 9 à 10 poils ramifiés secondaires au-dessus du poil primaire (fig. 17, 18, 19 et 20).

CARACTÈRES SPÉCIFIQUES

Comme les adultes, les larves des trois espèces étudiées ici sont très voisines et les caractères spécifiques beaucoup moins nets que chez les *Limnius*, par exemple [BERTHÉLEMY et STRAGIOTTI 1965]. Ces différences affectent ici, d'une part, le développement de renflements parasagittaux sur les tergites abdominaux, d'autre part, la forme du neuvième segment et, enfin, la distribution des mamelons. Ces caractères évoluant également lors de la croissance, il est nécessaire d'identifier le stade larvaire auquel on a affaire avant de déterminer spécifiquement les larves.

FIG. 19 et 20 : moitié droite du cinquième segment abdominal de larves d'*Elmis* au stade VI, face dorsale; fig. 19 : *E. maugetii*; fig. 20 : *E. coiffaiti*.

***Elmis aenea* (MÜLLER, 1806).**

Cette espèce est caractérisée par l'absence de renflements parasagittaux abdominaux (fig. 21). Les tubercules piligères du bord postérieur sont tous à peu près équidistants, ceux de la surface ne se groupent pas au voisinage de la ligne médiane (fig. 18). A tous les stades, le poil primaire parasagittal du bord postérieur des tergites abdominaux est au moins deux ou trois fois plus gros que les poils de la surface du tergite (fig. 18 P.p.).

Neuvième segment abdominal présentant deux fortes pointes apicales (fig. 22).

Les mamelons commencent à se raréfier à la surface des tergites abdominaux dès le stade IV (fig. 13). Au sixième, ils n'occupent plus, en général, qu'une bande antérieure et une petite plage sur les expansions latérales paratergales (fig. 18). Sur le neuvième

segment abdominal, dorsalement, on ne les trouve qu'en avant des tubercules. Enfin, ils n'occupent que la partie antérieure des sternites 3 à 9. Il existe toutefois assez fréquemment un « retard » dans la régression du nombre des mamelons et certaines larves d'*Elmis aenea* en possèdent encore un certain nombre, au sixième stade, épars à la surface du tergite.

Matériel étudié comprenant environ 4 750 larves provenant de la Montagne Noire, des Petites Pyrénées (Ariège, Haute-Garonne) et des Pyrénées centrales (Hautes-Pyrénées, Ariège).

***Elmis maugetii* LATREILLE, 1798.**

Les larves de cette espèce n'ont pu être distinguées de celles d'*E. aenea* aux trois premiers stades. Au stade IV, deux renflements dorsaux apparaissent sur les segments abdominaux 3 à 8, intéressant la partie postérieure des tergites, de part et d'autre de la ligne médiane. Ces renflements parasagittaux s'accroissent aux stades V et VI (fig. 19 et 23). Ils se terminent au bord postérieur du tergite par un, ou plus rarement, deux tubercules piligères très pigmentés et les tubercules qui les recouvrent sont fortement serrés les uns contre les autres, presque contigus.

Neuvième segment abdominal présentant deux pointes apicales plus petites que chez *E. aenea* (fig. 24).

Les mamelons recouvrent le plus souvent l'ensemble des tergites, à l'exception des traces d'insertion musculaire (fig. 15 et 19), ainsi que toute la surface des sternites 1 à 8 et celle des pleurites.

Comme chez *E. aenea*, ce dernier caractère est toutefois assez fluctuant et quelques larves d'*E. maugetii* ne possèdent qu'un nombre réduit de mamelons au sixième stade. Ce fait peut être mis en parallèle avec ce que l'on rencontre chez les adultes des deux espèces. La distinction entre *E. aenea* et *E. maugetii* a longtemps été basée sur l'aspect du centre du pronotum, brillant et sans chagrin entre les points chez la première espèce. Mais l'étude des édéages a montré que ce caractère n'avait qu'une valeur statistique et que des exceptions se présentaient chez les deux formes [STEFFAN, 1958].

Matériel utilisé comprenant environ 600 larves provenant du Céret (Tarn), de la Montagne Noire, des Petites Pyrénées (Ariège, Haute-Garonne) et des Pyrénées centrales (Ariège).

Une larve au stade VI d'*Elmis maugetii velutina* [REICHE, 1879] provenant du Grand Atlas, vers 2 500 m (collection ALLUAUD du Museum d'Histoire naturelle de Paris) ne présente aucune différence avec les larves des *Elmis maugetii* européens.

Les larves d'*Elmis maugetii* var. *fossulata* (KUWERT, 1890), sont, à un même stade, un peu plus petites que les larves d'*Elmis maugetii maugetii*. Les renflements parasagittaux sont perceptibles dès

FIG. 21 à 26 : larves d'*Elmis* au stade VI, cinquièmes segments abdominaux détachés et vus de l'arrière et contours des neuvièmes segments abdominaux; fig. 21 : *E. aenea*, cinquième segment; fig. 22 : d°, neuvième segment; fig. 23 : *E. maugetii*, cinquième segment; fig. 24 : d°, neuvième segment; fig. 25 : *E. coiffaiti*, cinquième segment; fig. 26 : d°, neuvième segment; st. : stigmate.

le troisième stade, mais ils sont toutefois nettement moins développés et moins globuleux que chez *E. coiffaiti*. Aux stades V et VI, les mamelons forment une bande continue dans la partie antérieure de chaque tergite abdominal, en avant des tubercules.

Matériel examiné comprenant une quarantaine de larves récoltées en Corse par E. ANGELIER.

Elmis coiffaiti BERTHÉLEMY ET CLAVEL, 1961.

La larve de cette espèce se différencie de celles des deux précédentes dès le premier stade. En effet, le poil primaire antérieur des tergites abdominaux est ici de taille comparable à celle du poil primaire inséré sur le bord postérieur (*fig. 6*). Ce caractère se retrouve aux deux stades suivants (*fig. 9* et *11*). D'autre part, les renflements parasagittaux des tergites apparaissent dès le second stade, sur les huit premiers segments abdominaux (*fig. 9*). Ils sont arrondis, plus développés que chez *E. maugetii* (*fig. 25*) et, au stade VI, ils se terminent par 2, 3 ou même parfois 4 tubercules piligères très pigmentés et contigus (*fig. 20*).

Neuvième segment plus globuleux et possédant des pointes apicales moins développées que chez les deux espèces précédentes (*fig. 20*).

Enfin, sur les tergites abdominaux des larves au sixième stade, les mamelons, très visibles, recouvrent une petite plage en avant des renflements parasagittaux et ne se rencontrent ailleurs sur le tergite qu'en petit nombre, une douzaine au maximum. Cette distribution est beaucoup plus constante que celles d'*E. aenea* et *E. maugetii* et elle apparaît précocement. Dès le premier stade, il existe le plus souvent une zone latérale lisse (*fig. 6*).

Matériel étudié comprenant environ 1 300 larves provenant du Céret (Tarn), de la Montagne Noire, des Petites Pyrénées (Ariège, Haute-Garonne) et des Pyrénées centrales (Ariège).

CYCLE BIOLOGIQUE

L'étude des cycles biologiques des animaux vivant dans les eaux courantes est rendue extrêmement délicate par la structure même de l'habitat et du peuplement de ce milieu. En effet, à l'échelle même des déplacements de la faune benthique, le fond des cours d'eau est, le plus souvent, très hétérogène, les vitesses du courant inégalement distribuées et les mousses localisées sur une partie seulement du substrat. Or il semble bien que, chez la plupart des animaux, les stades successifs du développement montrent des préférences différentes vis-à-vis de ces facteurs écologiques et qu'il

FIG. 27 à 31 : larves d'*E. aenea*, labre et pièces buccales; fig. 27 : labre, face dorsale externe, stade I, (Echelle A); fig. 28 : mandibule gauche, face ventrale, stade I (A); fig. 29 : labre, face dorsale externe, stade VI (Echelle B); fig. 30 : maxille et moitié gauche du labium, face ventrale externe, stade I (A); fig. 31 : d°, stade VI (B); i. : phanère primaire intermédiaire du labre; l. : phanère primaire latéral; m. : phanère primaire médian; L. 1, L.2, L.3 et L.4 : ornements primaires du labium homologues segmentaires supposés des ornements primaires de la maxille M.1, M.2, M.3 et M.4.

soit donc presque impossible d'avoir une image exacte des proportions relatives de ces stades à un moment donné.

L'examen de plus de 6 500 larves récoltées dans plusieurs cours d'eau du Sud-Ouest et des Pyrénées nous permet toutefois de préciser les grandes lignes du cycle des *Elmis*. Sur la figure 32, les différents stades larvaires ont été schématisés par des rectangles superposés dont la largeur est proportionnelle au nombre d'individus récoltés. Le stade I est à la base, le stade VI au sommet et le nombre des adultes est représenté par un rectangle noir surmontant la pyramide de population des larves. Les prélèvements faits dans différents points d'un même cours d'eau, à une même époque de l'année ont été regroupés sur nos schémas. Les différences relevées entre ces stations ne sont en effet pas significatives et toutes possèdent des régimes thermiques assez comparables.

FIG. 32 : récoltes de larves et d'adultes d'*E. aenea* effectuées à différents mois de l'année (en chiffres romains), dans les cours d'eau du Volp (Ariège et Haute-Garonne), de l'Espiaube (Hautes-Pyrénées), du haut Lez et de ses affluents (Ariège) et dans divers ruisseaux de la Montagne Noire. Les différents stades sont représentés de bas en haut dans chaque pyramide de population, le stade I à la base et le stade VI au sommet.

Quelque soit le moment de l'année, tout prélèvement suffisamment abondant renferme côte à côte des adultes et des représentants des six stades larvaires. C'est le fait dominant, qui indique une période de reproduction très étalée.

Les récoltes d'*Elmis aenea* provenant du Volp, rivière des Petites Pyrénées coulant dans les départements de l'Ariège et de la Haute-Garonne, sont les plus abondantes et c'est là aussi que les proportions des différents stades évoluent de la façon la plus cohérente au cours de l'année. Les stades jeunes dominent de Juin à Novembre, période qui correspond donc à la ponte puisque BEIER [1948] indique que le développement embryonnaire dure une quinzaine de jours pendant les mois chauds. Les stades âgés sont, au contraire, plus nombreux au printemps et il est possible que les quelques larves au premier stade rencontrées à cette époque résultent d'une éclosion retardée des œufs ou d'un arrêt de développement pendant l'hiver. Les proportions entre les stades jeunes et les

FIG. 33 : longueur du neuvième segment abdominal, non compris les phanères apicaux ou subapicaux, de larves d'*E. aenea*, *E. maugetii* et *E. coiffaiti*, aux différents stades larvaires (en chiffres romains).

stades âgés s'inversent entre les prélèvements de Mai et de Juin, mois où doit s'effectuer la nymphose de la majorité des individus. Pour BEIER [1948], les imagos vivraient près d'un an avant de se reproduire; il est également possible, d'après nos données, que la ponte ait lieu peu de temps après la nymphose.

Un abondant prélèvement d'*Elmis aenea* fait en Novembre dans le torrent de l'Espiaube, dans les Hautes-Pyrénées, montre une nette prédominance des larves au stade I. Le nombre des Hydracariens de ce cours d'eau présente un maximum tardif (E. ANGELIER, comm. verb.) et la ponte des *Elmis aenea* semble de même décalée vers l'arrière saison, dans ce torrent plus froid que le Volp.

Les récoltes faites dans la Montagne Noire montrent des proportions des différents stades comparables, pour une même période de l'année, à celles du Volp. Celles du Haut Lez, enfin, effectuées avec un filet à mailles plus larges, sont déficitaires en larves jeunes mais confirment cependant l'étalement de la période de reproduction.

L'étude des larves d'*E. maugetii* et *E. coiffaiti* montrent, là encore, que la période de reproduction est largement étalée et que

la nymphose s'effectue à la fin du printemps. Compte tenu du nombre des larves récoltées et des réserves faites au début de ce chapitre, il ne nous est pas possible de tirer des conclusions plus précises sur le cycle de ces espèces.

Enfin, BERTRAND [1939] indique que la croissance du dernier segment abdominal est irrégulière et que ce segment augmente de taille lors d'une mue sur deux. Nous avons vu qu'un groupement des mues deux par deux n'apparaissait pas lors de l'étude de la multiplication du nombre des phanères du labre. De même, des mesures de la longueur du neuvième segment effectuées à chaque stade, pour les trois espèces dont nous disposions, n'ont pas montré non plus un tel regroupement (*fig. 33*). Là encore, un tel phénomène demanderait à être suivi chez un même individu, lors d'élevages *ex ovo*.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

L'étude d'abondantes récoltes de larves d'*Elmis aenea*, *E. maugetii* et *E. coiffaiti* nous a permis de confirmer l'existence de six stades larvaires chez ces espèces. Le nombre des poils ramifiés latéraux portés par les lames paratergales des huit premiers segments abdominaux permet de différencier aisément ces six stades.

Les larves d'*Elmis coiffaiti* peuvent être identifiées dès le premier stade par leur ornementation tergale. Celles d'*E. aenea* et d'*E. maugetii* ne peuvent être distinguées l'une de l'autre qu'à partir du stade IV. Le plus ou moins grand développement de renflements parasagittaux sur les tergites abdominaux est le caractère spécifique le plus constant. Il existe également des différences dans la forme du neuvième segment abdominal, déjà indiquées par BERTRAND [1939], pour *E. coiffaiti* (sub nom. *Helmis fossulata*), et dans la répartition des mamelons.

Toutes ces différences sont néanmoins assez réduites, ce qui confirme l'étroite parenté des trois formes. Adultes et larves vivent ensemble toute l'année dans le même habitat et, au point de vue pratique, il est préférable d'effectuer des récoltes suffisamment abondantes et de déterminer d'abord les mâles, par l'examen des édéages [STEFFAN 1958, 1961, BERTHÉLEMY 1962], puis les femelles, par comparaison de leur morphologie externe avec celle des mâles, et enfin les larves, en commençant par les stades les plus âgés. Il existe un certain parallélisme entre les variations que l'on observe dans la morphologie externe des imagos et celle des larves. La forme du pronotum, chez les premiers, et celle des renflements parasagittaux, chez les secondes, sont très constantes à l'intérieur de chaque population mais difficiles à décrire ou à schématiser. Le chagrin entre les points, sur le pronotum des imagos, ou la répartition des mamelons, sur les tergites des larves, sont des

caractères qui paraissent au premier abord beaucoup plus tranchés mais les fluctuations intraspécifiques sont plus importantes (voir STEFFAN 1958 pour les différences entre *E. aenea* et *E. maugetii*, sub nom. *megerlei*).

Les trois espèces possèdent une période de reproduction largement étalée. Chez *E. aenea*, la ponte s'effectue de Juin à Octobre, les nymphoses présentent un maximum en Mai.

Nous avons enfin fourni quelques données préliminaires sur l'étude de la chétotaxie. Cette étude n'apportant pas d'éléments de diagnose spécifique, but principal de ce travail, n'a pas été poursuivie sur la totalité du corps. Des comparaisons sommaires avec des larves d'autres genres d'Elminthidae montrent cependant que la chétotaxie larvaire présente un intérêt certain pour l'interprétation des homologies et des relations phylogéniques.

THE LARVAE OF THE *Elmis maugetii*-GROUP [COLEOPTERA DRYOPOIDEA]

There are 6 larval instars in *Elmis*. The 1st instar bears only 3 branchial filaments and one feathered bristle on each abdominal paratergum. The 2nd has 2 feathered bristles, the 3rd 4 or 5, the 4th 6 or 7, the 5th 8 or 9, the 6th 10 or 11 and its stigmata are conical.

Elmis aenea is characterized by the absence of parasagittal projections on the abdominal terga. *E. maugetii* is not distinguishable from *E. aenea* before the 4th instar. At this instar appear parasagittal projections on abdominal terga 3-8. *E. coiffaiti* may be separated from the two other species from the 1st instar on which the anterior and posterior parasagittal bristles of the abdominal terga are about the same size. Parasagittal projections appear on the abdominal terga 1-8 at the 2nd instar and are higher than in *E. maugetii*. The granulations of the tegument are abundant only on the anterior part of the parasagittal projections. There are also slight differences in the shape of the 9th abdominal segment.

Adults and larvae at every instar can be found together throughout the year. Young instars are more abundant in summer and autumn, old ones in spring.

DIE LARVEN DER *Elmis maugetii*-GRUPPE [COLEOPTERA DRYOPOIDEA]

Man unterscheidet 6 verschiedene Larvenstadien bei den *Elmis*. Im ersten stellt man nur 3 Kiemenfäden und 1 Fiederborste auf jedem Paratergitfortsatz fest. Im zweiten sind 2 Fiederborsten, im dritten 4 oder 5, im vierten 6 oder 7, im fünften 8 oder 9, und im sechsten 10 oder 11 Fiederborsten vorhanden.

Die Larve von *Elmis aenea* ist charakterisiert durch das Fehlen der kielförmigen Leiste jederseits der Medianlinie auf den Abdominalsegmenten.

Die Larve von *Elmis maugetii* kann nicht vor dem vierten Stadium von der Larve von *E. aenea* unterschieden werden. In diesem Stadium erscheinen kielförmige Leiste auf den Tergiten III bis VIII.

Die Larve von *E. coiffaiti* kann vom ersten Stadium an von den beiden anderen Arten unterschieden werden, da in diesem Stadium die vorderen und hinteren Borsten der Abdominal-tergiten ungefähr die gleiche Grösse haben. Die kielförmigen Leiste erscheinen auf den Tergiten I bis VIII im zweiten Stadium und sind stärker entwickelt als bei der Larve von *E. maugetii*. Die Granulationen sind nur auf dem vorderen Teil der Leiste zahlreich vorhanden. Ebenfalls kann man geringe Unterschiede in der Form des neunten Abdominalsegmentes feststellen.

Das ganze Jahr über findet man Imagines und Larven aller Stadien zusammen. Die jüngeren Stadien sind häufiger im Herbst, die älteren im Frühjahr.

TRAVAUX CITÉS

- BEIER (M.). 1948. — Zur Kenntnis von Körperbau und Lebensweise der Helminen. *Eos*, **24** : 123-211.
- BERTHÉLEMY (C.). 1962. — Contribution à l'étude systématique des Elminthidae. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **97**, 1/2 : 201-225.
- BERTHÉLEMY (C.) et CLAVEL (F.). 1961. — Répartition des Coléoptères dans un cours d'eau de la bordure occidentale du Massif Central français. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **96**, 3/4 : 241-249.
- BERTHÉLEMY (C.) et STRAGIOTTI (B.). 1965. — Etude taxonomique de quelques larves de *Limnius* et de *Riolus* s. l. européens (Coléoptères Elminthidae). *Hydrobiologia*.
- BERTRAND (H.). 1939. — Les larves et les nymphes des Dryopides paléarctiques. *Ann. Sc. Nat. (Zool.)*, 2^e sér., **2** : 299-412.
- BERTRAND (H.). 1954. — Les Insectes aquatiques d'Europe. I. *Encycl. ent.*, **30** : 1-556.
- GRANDJEAN (F.). 1943. — L'orthotaxie, la pléthotaxie et les écarts en biologie. *C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, **60** : 118-123.
- GRANDJEAN (F.). 1948. — Sur la disposition spatiale des organes d'un groupe homéotype. *C. R. Acad. Sc.*, **227** : 1-4.
- MARVILLET (C.). 1960. — Contribution à la connaissance des formations squelettiques de la larve de *Riolus* (Coleoptera-Dryopidae). *Trav. Lab. Zool. Stat. aquic. Grimaldi Fac. Sc. Dijon*, **32** : 1-102.
- MÜLLER (Ph. W. J.). 1806. — Beschreibung der um Odenbach im Departement von Donnersberg beobachteten Schlammkäfer *Limnius* ILLIG. *Illig. Mag. Insekt.*, **5** : 184-206.
- STEFFAN (A. W.). 1958. — Die deutschen Arten der Gattungen *Elmis*, *Esolus*, *Oulimnius*, *Riolus*, *Aptyktophallus*. *Beitr. z. Ent.*, **8** : 122-178.
- STEFFAN (A. W.). 1961. Vergleichend-mikromorphologische Genitaluntersuchungen zur Klärung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der mitteleuropäischen Dryopoidea (Coleoptera). *Zool. Jb. Syst.*, **88**, n° 3 : 255-354.

(Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences,
118, route de Narbonne, Toulouse.)