**LE DÉVELOPPEMENT DES ÉPHÉMÉROPTÈRES
D'UN RUISSEAU A TRUITES
DES PYRÉNÉES-ATLANTIQUES, LE LISSURAGA**

par Max THIBAUT¹.

SOMMAIRE

Introduction	54
1. — Méthodes	56
2. — Les espèces semi et univoltines	59
2.0. — Développement semivoltin	59
2.0.0. — <i>Ephemera danica</i>	59
2.1. — Développement univoltin	64
2.1.0. — Sortie des subimagos avant la fin de l'hiver	64
2.1.0.0. — <i>Habroleptoides modesta</i>	64
2.1.1. — Sortie des subimagos au printemps	67
2.1.1.0. — <i>Paraleptophlebia submarginata</i> ..	67
2.1.1.1. — <i>Torleya belgica</i>	68
2.1.1.2. — <i>Caenis rivulorum</i>	71
2.1.2. — Sortie des subimagos en été	73
2.1.2.0. — <i>Habrophlebia lauta</i>	73
3. — Les espèces polyvoltines	76
3.0. — Développement des Heptageniidae	77
3.00. — <i>Epeorus torrentium</i>	77
3.01. — <i>Ecdyonurus venosus</i> et <i>E. angelieri</i>	81

1. Avec la collaboration technique de Henriette VALDES, de A. BOSVIEL et de J.-C. VIGNES. Station d'Hydrobiologie, I.N.R.A., B.P. 79, Biarritz.

3.02. — <i>Rhithrogena semicolorata</i> et <i>R. picteti picteti</i>	84
3.1. — Développement des Baetidae	87
3.10. — <i>Baetis muticus</i>	87
3.11. — <i>Baetis rhodani</i> et <i>B. gemellus</i>	91
3.12. — <i>Baetis scambus</i>	96
3.2. — Développement d' <i>Ephemerella ignita</i>	98
3.3. — Développement de <i>Caenis macrura</i>	101
4. — Discussion	103
5. — Conclusion	111
6. — Remerciements	114
Bibliographie	117

INTRODUCTION

Lors de l'étude des communautés aquatiques d'eau courante, il est utile de connaître la place des différentes espèces dans la chaîne trophique et leur vitesse de renouvellement. On sait que les Ephéméroptères occupent le niveau des consommateurs primaires dans ces communautés. La densité des populations en place est une donnée intéressante mais ne permettant d'apprécier qu'un indice de productivité apparente (ARMITAGE, 1958) car ces populations peuvent être soumises à une prédation importante ou non. Il faut donc connaître avant tout la vitesse de croissance des différentes espèces, le nombre de générations annuelles (WATERS, 1962; HAMILTON, 1969) et les facteurs agissant sur les cycles de développement.

L'étude écologique des invertébrés benthiques du Lissuraga a été commencée sur les Éphéméroptères (THIBAUT, à paraître *a*) par l'étude de leur développement embryonnaire (THIBAUT, à paraître *b*). Maintenant la mise en évidence de leurs cycles de développement est envisagée.

De nombreuses recherches concernant le développement des Éphéméroptères ont été effectuées dans divers pays européens :

— Iles Britanniques : MOON (1938), HARKER (1952), MACAN (1957), BROWN (1961), HYNES (1961), MAITLAND (1965);

— Danemark : THORUP (1963);

— Norvège : LARSEN (1968);

— Allemagne : ILLIES (1952);

— Autriche : PLESKOT (1958 et 1961), BRETSCHKO (1965);

— Tchécoslovaquie : LANDA (1957);

— France : GUILLOUZIC (1965).

De plus LANDA (1968) vient de présenter une classification des cycles de développement des Éphéméroptères en Europe centrale. Sur 81 espèces, 70 pour cent environ ont une génération par an, 25 pour cent deux générations annuelles et 5 pour cent possèdent une génération sur deux ou trois ans.

Vingt-trois espèces d'Éphéméroptères ont été recensées dans ce ruisseau au cours de quatre années d'étude (1965 à 1968). Six d'entre elles (*Centroptilum pennulatum*, *C. luteolum*, *Cloeon sp.*, *Procloeon sp.*, *Baetis sp.* à deux cerques, *B. niger*), ont été récoltées en trop petit nombre, soit à l'état larvaire, soit à l'état subimago ou adulte, pour qu'il soit possible d'étudier leurs cycles de développement. Six espèces sont semivoltine (*Ephemera danica*) et univoltines (*Habroleptoides modesta*, *Habrophlebia lauta*, *Paraleptophlebia submarginata*, *Torleya belgica*, et *Caenis rivulorum*).

Parmi les deux espèces de *Rhithrogena* présentes dans le Lissuraga, *R. picteti picteti* (SOWA, 1970) semble polyvoltine et *R. semicolorata* est univoltine comme en Grande-Bretagne (MACAN, 1957) et en Europe centrale (LANDA, 1968). Mais nous n'avons pu séparer les larves des deux espèces, c'est la raison pour laquelle le cycle de développement de *R. semicolorata* n'est pas présenté avec les autres espèces univoltines; il est étudié comparativement à celui de *R. picteti picteti* avec les espèces polyvoltines.

Les neuf autres espèces sont toutes polyvoltines; il s'agit des espèces suivantes : *Epeorus torrentium*, *Ecdyonurus venosus* et *E. angellieri*, *Baetis rhodani*, *B. gemellus*, *B. muticus*, *B. scambus*, *Ephemerella ignita* et *Caenis macrura*. En ce qui concerne ces espèces, rappelons que depuis le récent travail de MULLER-LIEBENAU (1969), *Baetis muticus* remplace *B. pumilus* et *B. gemellus* est rétablie au rang d'espèce.

1. — MÉTHODES

Pour établir le cycle de développement de chaque espèce d'Éphéméroptères, les critères suivants sont utilisés :

- Mensurations des larves : récoltes de 1965 à 1967;
- Nombre et taille des larves au dernier stade : récoltes de 1965 à 1967;
- Nombre et taille des subimagos capturées par piégeage de 1966 à 1968;
- Nombre et taille des subimagos capturées au filet, deux fois par mois en 1967;
- Durée du développement embryonnaire dans les conditions naturelles et au laboratoire (THIBAUT, à paraître b).

Les larves d'Éphéméroptères ont été récoltées une fois par mois (au cours de la première semaine de chaque mois) à chacune des quatre localités d'échantillonnage des invertébrés benthiques (fig. 1) de 1965 à 1967 inclus, à l'aide du filet de Surber. Au cours de ces trois années, les prélèvements ont été effectués le plus souvent par le même opérateur (85 pour cent d'entre eux). En 1965 et 1966, un filet à vide de maille de 0,25 mm (soit 28 mailles par centimètre) a été utilisé; deux prélèvements ont été réalisés à chaque localité : un sur fond de cailloux et galets (cet endroit est situé en général au centre du ruisseau où la vitesse du courant d'eau, assez rapide, atteint 50 à 75 cm/s) et un sur fond de graviers (souvent en aval des petits trous d'eau où la vitesse du courant d'eau est plus faible, et dépasse rarement 20 cm/s). Selon la classification de CAILLEUX (1954) la taille des galets et cailloux est comprise entre 2 et 20 cm et celle des graviers, entre 0,2 et 2 centimètres. En 1967, le filet de Surber employé possède un vide de maille de 0,8 mm (soit 9,5 mailles par centimètre); au cours de cette année il y a eu, d'une part suppression du prélèvement sur fond de graviers à la localité aval, d'autre part addition de deux prélèvements supplémentaires qui ont été effectués chaque mois sur fond de galets et cailloux à cette localité. Les deux prélèvements à chacune des trois localités amont ont été conservés. Enfin, il n'y a pas eu d'échantillonnage en janvier de cette année.

Les quatre localités ont été échantillonnées le même jour en 1965 pour les mois de janvier à mai inclus; les derniers animaux triés et plus particulièrement les jeunes larves étaient souvent en mauvais état. C'est pourquoi, lors des sept derniers mois en 1965 et à chaque mois en 1966 et 1967, deux localités sont d'abord échantillonnées, il s'agit des localités 3 et 4 situées en aval; les prélèvements n'ont été effectués aux deux autres localités que lorsque le tri des insectes récoltés aux deux précédentes est terminé.

Les subimagos des Éphéméroptères ont été capturées par piégeage et au filet. Six pièges pyramidaux ont été mis en service de 1966 à 1968 inclus; trois d'entre eux sont installés en permanence à la localité aval et les trois autres sont laissés pendant une année à chacune des trois localités amont. Chaque lot de trois pièges comprend deux pièges à surface de capture triangulaire (MUNDIE, 1956) et un piège à surface de capture carrée (MUNDIE, 1964). Les trois pièges sont disposés de façon

Localité 1.

Localité 2.

Localité 3.

Localité 4.

FIG. 1. — Localités d'échantillonnage de la faune benthique du Lissuraga.
 Localité 1 : 175 m altitude; 1 200 m de la source; largeur 1 m environ.
 Localité 2 : 135 m altitude; 1 800 m de la source; largeur 2,50 à 3 m environ.
 Localité 3 : 115 m altitude; 2 400 m de la source; largeur 3,50 à 4 m environ.
 Localité 4 : 75 m altitude; 5 000 m de la source; largeur 5 m environ,
 Photos BOSVIEL et CLARAZ.

à capturer les subimagos ou les adultes au-dessus des graviers (un piège) et au-dessus des galets et des cailloux (deux pièges) à chacune des localités d'échantillonnage.

Les captures des subimagos au filet ont été effectuées au cours de l'année 1967 deux fois par mois en général (toutefois il n'y a eu qu'un seul jour de chasse en mars), uniquement à la localité 3 du Lissuraga. Pendant la durée du jour, les insectes volant au-dessus d'une surface de ruisseau comprenant une petite partie d'eau faiblement courante et une surface plus importante d'eau à vitesse de courant plus élevée, sont chassés pendant une demi-heure toutes les heures. Le nombre d'heures de chasse varie de 3 heures et demi en décembre, janvier et février, à 6 heures en mai, juin, juillet et août.

Enfin, c'est au cours de ces chasses que des adultes femelles portant des œufs ont pu être capturés, permettant ainsi l'étude du développement embryonnaire de la moitié environ des espèces d'Éphéméroptères du Lissuraga (THIBAUT, à paraître b).

Afin de déterminer avec le plus de précision possible les cycles de développement des Éphéméroptères du Lissuraga nous avons utilisé plusieurs techniques d'échantillonnage nous permettant d'obtenir des renseignements sur leurs différents stades de développement : larve, subimago, adulte et œuf. Connaissant la durée du stade œuf et de la période de ponte pour une même espèce, durées établies d'après les observations dans les conditions naturelles, il nous sera possible de déterminer si la récolte des plus petites larves à l'aide du filet de Surber à maille de 0,25 mm a lieu aussitôt après l'éclosion ou après un certain délai; à l'éclosion, les larves des Éphéméroptères du Lissuraga ont toutes une taille inférieure à 0,5 millimètre (THIBAUT, à paraître b), sauf celles d'*Ephemerella danica* qui atteignent environ 0,8 millimètre. Rappelons que MACAN (1957) a montré que le grand nombre de jeunes larves de *Baetis rhodani*, récoltées grâce à une taille de maille de 0,15 mm, lui a permis de comprendre le cycle de développement de cette espèce.

Les larves récoltées chaque mois dans le Lissuraga sont toutes déterminées, puis mesurées depuis le bord antérieur de la tête jusqu'à l'extrémité de l'abdomen, cerques non compris. Pour chacune des espèces présentées ici sauf deux (*Paraleptophlebia submarginata* et *Caenis macrura*), des polygones mensuels des fréquences sont établis à l'aide de ces mensurations et séparés par année; ils sont tracés en groupant les données recueillies pendant les trois années consécutives pour *P. submarginata* et *C. macrura*, peu abondantes. L'étude du développement de *P. submarginata* est faite par comparaison, d'une part avec les résultats obtenus pour la même espèce en Grande-Bretagne (MACAN, 1957), et d'autre part avec l'espèce *Habroleptoides modesta* récoltée dans le Lissuraga. Le cycle de *C. macrura* dans le Lissuraga est comparé avec celui établi pour la même espèce en Europe centrale par LANDA (1968).

L'évolution des polygones de fréquence des tailles permet, dans la plupart des cas, de suivre aisément la croissance larvaire des espèces étudiées ici. MACAN (1957) a montré que l'étude de la croissance basée sur la moyenne des mesures mensuelles est faussée si tous les œufs d'une espèce donnée n'éclosent pas en même temps, or ceci est souvent le cas (THIBAUT, à paraître *b*); c'est pourquoi les polygones de fréquence ont été préférés.

Afin de permettre au lecteur de se faire une bonne idée du développement des différentes espèces du Lissuraga, le nombre de larves au dernier stade et le nombre de subimagos capturées par piégeage et au filet sont, sur chaque figure représentant le développement d'une espèce (n° 2 à 16), indiqués chaque mois au-dessus des polygones de fréquence des tailles.

Les résultats sont présentés en fonction du type de développement chez les six espèces semi et univoltines (semivoltin : *Ephemera danica*; univoltin : *Habroleptoides modesta*, *Paraleptophlebia submarginata*, *Torleya belgica*, *Caenis rivulorum*, *Habrophlebia lauta*), et dans l'ordre systématique suivant pour les espèces polyvoltines des quatre familles : *Heptageniidae*, *Baetidae*, *Ephemerellidae* et *Caenidae*.

2. — LES ESPÈCES SEMI ET UNIVOLTINES

2.0. Développement semivoltin.

Le terme semivoltin est employé par CORBET (1958) pour désigner les espèces d'Odonates dont la durée d'une génération est de deux années.

2.00. *Ephemera danica* MÜLLER, 1764.

Les larves sont déterminées d'après les critères donnés par DEGRANGE (1955) et MACAN (1958 a et 1961) et les adultes à l'aide de l'ouvrage de KIMMINS (1954). Toutes les larves d'*Ephemeridae* récoltées dans le Lissuraga appartiennent à cette espèce; seules les larves possédant des fourreaux alaires sont observées avec précision; elles ont toutes les caractères spécifiques mentionnés par les deux auteurs précédemment cités. Toutefois, le nombre d'épines présentes à la face interne du second article de l'antenne subit quelques variations; le nombre trouvé le plus fréquemment est de 2 mais il a été possible d'en compter de 1 à 7 chez 40 larves. Les nombres d'insectes capturés aux différents stades au cours des quatre années de prélèvements sont présentés dans le tableau n° 1.

L'observation des polygones de fréquence (fig. 2 A, B, C) montre qu'il existe deux populations différentes de larves au cours des six derniers mois de l'année; les plus petites larves proviennent des œufs pondus par les adultes de l'année; la durée du développement embryonnaire varie de trois à cinq semaines dans les conditions naturelles (THIBAUT, à paraître *b*). Les plus grandes larves sont âgées d'un an. Ces deux populations sont trouvées en 1965 et 1966; elles sont moins nettes en 1967 par suite du petit nombre de jeunes larves récoltées.

Les jeunes larves apparaissent dans les prélèvements au mois d'août en 1965, au mois de juillet en 1966 et au mois d'octobre en 1967 (fig. 2 A, B, C). La croissance de ces larves semble régulière et continue au cours de l'été et de l'automne; elle paraît marquer un ralentissement au cours de l'hiver, repartir au printemps suivant jusqu'à l'automne. C'est au cours de cette seconde année que les ptérothèques apparaissent. Les larves entrent au dernier stade au cours du second printemps après leur sortie de l'œuf (dès le début du mois d'avril). Elles sont récoltées dans le Lissuraga d'avril à septembre avec un maximum en juin (fig. 2 D). Les subimagos sont capturées sur le ruisseau de mai à septembre. Il existe une assez bonne ressemblance entre les courbes représentant le nombre de larves récoltées au dernier stade et le nombre des subimagos capturées (fig. 2 D, E et F). Les captures maximales sont réalisées en juin (larves au dernier stade et subimagos au filet) ou en juillet (subimagos par piégeage). Les nombres diminuent en août sauf en ce qui concerne la capture des subimagos au filet.

Le petit nombre de larves trouvées certains mois (février, mai et juillet 1965, septembre 1967) et la capture d'une seule catégorie de taille en août 1966 sont vraisemblablement dus à un mauvais échantillonnage (fig. 2). Précisons que les récoltes de trois mois

FIG. 2. — Etude des populations naturelles d'*Ephemera danica* Müller prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.

— A, B et C : Polygones mensuels de fréquence des tailles des larves récoltées au filet de Surber avec un vide de maille de 0,25 mm en 1965 (A) et 1966 (B) et de 0,8 mm en 1967 (C). L'échelle est multipliée par 8 dans les polygones hachurés verticalement.

— D : Nombre de larves au dernier stade récoltées par mois de 1965 à 1967.

— E : Nombre de subimagos capturées par piégeage de 1966 à 1968.

— F : Nombre de subimagos capturées au filet en 1967.

Les polygones en pointillés noirs correspondent à une même génération. Une flèche en tiré permet de visualiser la croissance moyenne de la population larvaire au cours d'une génération.

— . . . — individus semivoltins

— . — . — individus univoltins

sur les cinq cités ci-dessus ont été réalisées par le second opérateur. De plus, si on compare le nombre de jeunes larves (0 à 3,9 mm) capturées de juillet à octobre, on remarque qu'elles sont beaucoup plus nombreuses en 1966 qu'en 1965, dix fois plus nombreuses en septembre et octobre (fig. 2 A et B); les lieux d'échantillonnage et plus particulièrement les zones calmes (graviers couverts de détritus où la vitesse du courant est faible) ont été mieux choisis en 1966. L'absence totale de jeunes larves (0 à 3,9 mm) au cours des mois de juillet, août, novembre et décembre en 1967 et leur petit nombre en octobre doivent être la conséquence de la taille de la maille utilisée cette dernière année (0,8 mm au lieu de 0,25 mm en 1965 et 1966). MACAN (1957), HYNES (1961) et TANAKA (1967) ont déjà signalé qu'une grande maille laisse passer facilement les larves de petite taille.

TABLEAU 1. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes d'*Ephemera danica* Muller capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.

Différents stades	1965	1966	1967	1968
Larves diverses	538	1 299	610	
Larves au dernier stade	11 ♂ 17 ♀	26 ♂ 25 ♀	51 ♂ 49 ♀	
Subimagos et adultes obtenus en élevage	2 ♂ 3 ♀	13 ♂ 17 ♀		5 ♀
Subimagos capturées par piégeage		4 ♂ 20 ♀	5 ♂ 2 ♀	0
Subimagos capturées au filet			68 ♂ 101 ♀	
Adultes capturés au filet			11 ♂ 177 ♀	

Il semble donc que la durée du développement larvaire soit de deux ans; le développement d'une génération s'étale en fait sur trois années consécutives : les subimagos récoltées en 1967 proviennent des œufs pondus en 1965.

Ces résultats sont en accord avec ceux de GUILLOUZIC (1965) sur le Volp dans les Prépyrénées. Par contre ILLIES (1952) en Allemagne trouve un développement larvaire de trois ans et PLESKOT (1958) en Autriche pense que le cycle est annuel; mais comme le remarque GUILLOUZIC pour PLESKOT, le nombre total de larves récoltées par cet auteur est faible (78) et il n'y a pas de captures de novembre à avril. ILLIES établit le cycle de trois ans à partir de nombres encore plus faibles. MACAN (1961) signale que PEART est le seul parmi les auteurs anglais à croire à un cycle annuel.

Pour SPEITH (1936) et LYMAN (1955) *E. simulans* a un cycle annuel en Amérique du Nord.

La durée de la période de vol des adultes d'*E. danica* est courte et semble être égale ou inférieure à deux mois : fin mai à mi-juillet dans le Yorkshire (PERCIVAL et WHITEHEAD, 1926); juin et juillet sur le Volp (GUILLOUZIC, 1965). Par contre, dans le Lissuraga, si les premières sorties de subimagos débutent à la même période (fin mai), les dernières ont lieu au cours de la première quinzaine de septembre, donc avec un retard d'environ un mois et demi. Ceci nous amène à proposer une hypothèse : il ne paraît pas impensable que certains individus de la population larvaire d'*E. danica* du Lissuraga effectuent leur développement en un an. Ce pourrait être le cas des animaux capturés à la fin de la saison de vol, plus particulièrement de ceux qui, plus petits au dernier stade, mettraient moins de temps pour y parvenir, donc des mâles : si 38 subimagos mâles sont capturés pour 71 subimagos femelles au filet de mai à juillet inclus, il y en a 30 de chaque sexe au cours du mois d'août, à la fin de la période de vol.

Les pontes d'*E. danica* sur le Lissuraga sont échelonnées depuis la fin du mois de mai jusqu'à la moitié du mois de septembre. Les larves éclosent dès la fin du mois de juin jusqu'à la seconde moitié du mois d'octobre (THIBAUT, à paraître *b*). La présence de larves de longueur inférieure à 1 mm dans les échantillons de juillet à novembre s'explique aisément; celles de même taille, beaucoup moins nombreuses, trouvées dans les prélèvements de décembre à février (*fig. 2 B*) ont sans doute une croissance ralentie au cours des mois d'hiver. En effet les œufs d'une même ponte éclosent de façon groupée, en l'espace de quelques jours et les éclosions tardives ne se manifestent pas. Autrement dit lorsque les dernières larves sortent des œufs, les premières sont déjà âgées de quatre mois; de plus, les larves sorties les premières ont été soumises en été à des températures plus élevées et ont pu avoir une croissance plus rapide. Au cours de l'hiver suivant, elles peuvent rattraper en taille les plus petites larves de la génération précédente. Ainsi la discontinuité, nette entre les polygones de fréquence au cours de la seconde moitié de l'année, s'estompe au cours des mois de janvier à juillet. Ce phénomène a déjà été remarqué par GUILLOUZIC (1965). Toutefois, en juillet 1966 il est possible de distinguer trois catégories de larves : celles appartenant au dernier stade, celles écloses l'année précédente et enfin celles provenant d'œufs pondus par les premiers adultes de 1966.

Le sexe des larves peut être reconnu à partir de l'intervalle de taille 8 à 9,9 millimètres. Les larves mâles sont toujours plus petites que les larves femelles. Les premières sont au dernier stade

lorsqu'elles atteignent 16 mm et les secondes lorsqu'elles ont 20 mm de longueur.

Les dernières larves au dernier stade sont récoltées en septembre dans le Lissuraga; ensuite d'octobre à mars, les plus grandes larves sont à l'avant-dernier stade; on peut alors supposer que cette longue durée d'un stade donné traduit la présence d'une diapause larvaire.

2.1. Développement univoltin.

Les cinq espèces étudiées ici ont une génération par an. Elles vont être présentées dans l'ordre d'apparition des subimagos sur le Lissuraga : sortie des subimagos avant la fin de l'hiver (*Habroleptoides modesta*), sortie des subimagos au printemps (*Paraleptophlebia submarginata*, *Torleya belgica* et *Caenis rivulorum*) et sortie des subimagos en été (*Habrophlebia lauta*). D'une façon générale, l'interprétation de la représentation graphique des populations larvaires récoltées sera plus facile que pour l'espèce précédente.

2.10. SORTIE DES SUBIMAGOS AVANT LA FIN DE L'HIVER.

2.100. *Habroleptoides modesta* (Hagen, 1864).

Les larves et les adultes de cette espèce ont été déterminés à l'aide de l'ouvrage de SCHOENEMUND (1930). Les captures d'adultes sur le terrain et les élevages réalisés au laboratoire permettent de confirmer la détermination. Les nombres d'insectes capturés aux différents stades au cours des quatre années de prélèvements sont présentés dans le tableau n° 2. Les nombres de larves capturées chaque année montrent qu'il s'agit d'une espèce abondante dans le Lissuraga.

Les larves sont présentes tous les mois de l'année dans les échantillons. Les jeunes larves provenant d'œufs pondus par les premiers adultes de l'année apparaissent dans les prélèvements dès le mois de mai en 1966 et de juin en 1965. On sait que la durée d'incubation des œufs des premières pontes est de deux mois environ (THIBAUT, à paraître *b*). La présence de ces larves de petite taille seulement à partir de juillet et leur petit nombre tout l'été en 1967 peuvent s'expliquer comme pour *E. danica* par la grande taille de maille utilisée cette année-là (fig. 3 A, B et C).

La croissance des larves s'effectue, régulière et continue, même pendant l'hiver. Les larves sont au dernier stade dans les prélèvements dès le début du mois de janvier jusqu'au mois de juin

Fig. 3. — Etude des populations naturelles d'*Habroleptoides modesta* (Hagen) prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à dorsale; C : Mandibule droite, côté latéral externe; D : Mandibule droite, 1968 (même légende que pour la figure 2).

avec une abondance maximale en mars et avril; une larve au dernier stade a été récoltée en août 1966. Il n'a pas été possible de préciser s'il s'agissait d'*H. modesta* ou d'*H. berthelemyi* (THOMAS, 1968 a), la larve étant dépourvue de branchies et des pattes postérieures.

Les subimagos sont capturées des mois de février à juin par piégeage et au filet. Il existe une bonne similitude entre les courbes représentant le nombre des larves récoltées au dernier stade et le nombre de subimagos capturées (fig. 3 D, E et F). Les valeurs sont maximales au cours des mois de mars ou d'avril selon les méthodes de captures et les années.

Habroleptoides modesta possède un cycle annuel dans le Lissuraga, semblable à celui observé dans le Volp par GUILLOUZIC (1965) qui caractérise bien cette espèce en l'appelant « espèce d'hiver ». Les sorties de subimagos sont légèrement plus précoces au Pays Basque que dans les Pyrénées : dès la fin du mois de février au lieu du mois de mars. PLESKOT (1958) observe un cycle comparable dans le Schwechat en Autriche, mais la période de vol commence seulement en avril, comme en Allemagne (SCHOENEMUND, 1930) bien que les larves soient au dernier stade dès le mois de février. La précocité observée au Pays Basque doit être due à des conditions de développement plus favorables, en particulier à la température; PLESKOT a montré que la sortie de *H. modesta* en Autriche était plus précoce dans les ruisseaux plus chauds que dans les ruisseaux froids. La température de l'eau du Lissuraga, jamais très basse, s'échauffe plus tôt qu'en Autriche et favorise ainsi les sorties plus précoces des subimagos, en empêchant la manifestation de la quiescence des larves au dernier stade observée par PLESKOT.

Pour PLESKOT, il y aurait interruption du développement (estivation) au stade larvule de juin à août; cette diapause d'été permettrait aux jeunes larves de résister aux températures élevées du ruisseau. L'observation des polygones de fréquences des larves récoltées dans le Lissuraga ne semble pas faire apparaître un tel phénomène mais ne permet pas d'apporter de conclusion définitive.

La période de ponte des adultes femelles s'étend de février à juin. La durée d'éclosion est plus courte que la durée de la période de ponte (3 mois 1/2 au lieu de 4 mois 1/2); les larves éclosent depuis la fin du mois d'avril jusqu'à la mi-août. Il est donc normal que les jeunes larves, de longueur inférieure à 1 mm, soient présentes dans les échantillons du mois de mai au mois de septembre. Leur nombre beaucoup plus faible dans les prélèvements des mois d'octobre et novembre peut être dû à certains individus à croissance plus lente que les autres.

TABLEAU 2. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes d'*Habroleptoides modesta* (Hagen) capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.

Différents stades	1965	1966	1967	1968
Larves diverses	3 553	4 143	1 080	
Larves au dernier stade	23 ♂ 23 ♀	41 ♂ 41 ♀	57 ♂ 52 ♀	
Adultes obtenus en élevage	2 ♂ 2 ♀	11 ♂ 7 ♀	4 ♂ 5 ♀	
Subimagos capturées par piégeage		5 ♂ 10 ♀	48 ♂ 51 ♀	20 ♂ 21 ♀
Subimagos capturées au filet			62 ♂ 55 ♀	
Adultes capturés au filet			112 ♂ 20 ♀	

2.11. SORTIE DES SUBIMAGOS AU PRINTEMPS.

2.110. *Paraleptophlebia submarginata* (Stephens, 1835).

L'espèce est déterminée d'après les caractéristiques des adultes mâles obtenus sur le terrain (KIMMINS, 1954). La séparation des larves d'*Habroleptoides modesta* et de *P. submarginata* est aisée dès la taille de 1,5 mm environ, l'hypopharynx est arrondi chez *P. submarginata* et pointu chez *H. modesta*. De plus, la différence de pigmentation facilite la reconnaissance; la larve jeune de *P. submarginata* est sombre et a des yeux importants. La larve de *H. modesta*, peu pigmentée, ne possède encore que trois ocelles.

Les larves récoltées au cours des trois années de prélèvements ont été groupées sur un même graphique car elles sont trop peu nombreuses. L'observation des polygones de fréquence (fig. 4) ne permet pas d'établir le cycle de développement de cette espèce. Les larves capturées sont toutes très jeunes et ne mesurent que 0,8 à 3,9 mm de longueur; aucune capture n'est enregistrée au cours des mois de février, mars et avril. L'élevage au laboratoire n'a donc pu être tenté. Les nombres d'insectes capturés aux différents stades au cours des quatre années de prélèvements sont présentés dans le tableau n° 3.

La comparaison des données recueillies sur le Lissuraga (subimagos de mars à juillet et jeunes larves inférieures à 1 mm en juillet et octobre) avec celles obtenues sur le Volp (GUILLOUZIC, 1965) et sur Ford Wood Beck en Angleterre (MACAN, 1957) permet d'envisager également un cycle de développement annuel au Pays Basque. Les sorties de subimagos et les récoltes des larves de petite taille dans les prélèvements sont plus précoces sur le Lissuraga.

Aucune ponte de cette espèce n'a été récoltée et le développement embryonnaire n'a pas été étudié.

FIG. 4. — Etude des populations naturelles de *Paraleptophlebia submarginata* (Stephens) prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968 (même légende que pour la figure 2). Il n'y a pas de larve au dernier stade. Les larves récoltées au cours des trois années ont été groupées par mois sur le même graphique (A, B et C).

2.111. *Torleya belgica* Lestage, 1916.

On sait que pour ce genre la détermination spécifique pose un problème (GUILLOUZIC, 1965). LESTAGE (1916) a décrit *T. belgica* et a représenté la cinquième trachéobranchie avec 2 lamelles et 8 filaments. Selon MIKULSKI (1938) la larve de *T. major* (décrite sous le nom d'*Ephemerella major*) est différente de *T. belgica* par la présence à la cinquième trachéobranchie de 2 lamelles et 6 filaments. Les larves du Lissuraga ont 8 à 11 filaments et se rapprochent ainsi plus de l'espèce décrite par LESTAGE; c'est pourquoi nous avons appelé, provisoirement, l'espèce du Lissuraga : *Torleya belgica*. Dans l'espoir d'une conclusion définitive, nous avons entrepris, en collaboration avec le D^r SOWA, une étude des larves et des adultes du genre *Torleya* en Europe.

Les jeunes larves de petite taille (inférieure à 1 mm) sont trouvées dès le mois de juin et sont récoltées en grand nombre surtout à partir du mois d'août (sauf en 1967) (fig. 5 A, B et C). La croissance larvaire semble continue, régulière et assez lente au cours des six derniers mois de l'année; elle s'accélère dès le mois de janvier jusqu'en avril. Les larves au dernier stade sont présentes dans les prélèvements seulement pendant deux mois (fig. 5 D) : avril et mai, en nombre toujours moins important

FIG. 5. — Étude des populations naturelles de *Torleya belgica* Lestage prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968 (même légende que pour la figure 2). Il n'y a pas eu de capture de subimagos par piégeage.

pour ce dernier. Ceci correspond aux captures de subimagos au filet (fig. 5 F) qui se poursuivent toutefois jusqu'en juillet; aucune subimago n'est capturée par piégeage. Les nombres d'insectes capturés aux différents stades au cours des quatre années de prélèvements sont présentés dans le tableau n° 4.

Une petite partie de la population paraît se développer plus lentement puisque des petites larves sont encore récoltées en avril, mai (1 à 3,9 mm) et juin (2 à 4 mm); ce second lot de larves peut donner lieu à une sortie tardive de subimagos, représentées ici par la capture d'une subimago à la fin du mois de juillet.

Le cycle de développement de *T. belgica* est annuel dans le Lissuraga comme celui observé dans le Volp par GUILLOUZIC; PLESKOR (1958) trouve aussi un cycle annuel dans le Schwechat pour *T. major* et fait remarquer que les larves subissent deux périodes de repos, la première en automne et la seconde au printemps; dans les deux cas selon cet auteur, il s'agirait d'une diapause. On peut

TABLEAU 3. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes de *Paraleptophlebia submarginata* (Stephens) capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968 (*).

Différents stades	1965	1966	1967	1968
Larves diverses	42	21	4	
Subimagos capturées par piégeage		1 ♂	1 ♂	0
Subimagos capturées au filet			3 ♂ 3 ♀	
Adultes capturés au filet			3 ♂ 1 ♀	

(*) Aucune larve au dernier stade n'a été récoltée dans les échantillons de 1965 à 1967 et aucun adulte n'a été obtenu en élevage.

remarquer que le cycle de développement de *T. belgica* est très comparable dans les trois cours d'eau où il a été étudié, le Schwechat, le Volp et le Lissuraga, avec toutefois une précocité d'environ un mois sur le Lissuraga par rapport au Schwechat. D'après l'examen des polygones de fréquence des tailles (fig. 5 A, B et C), on ne peut conclure à un arrêt de la croissance larvaire en été; elle apparaît ralentie et elle semble s'accélérer au printemps des mois de février à avril. La température plus élevée du Lissuraga, en particulier par rapport au Schwechat, semble agir surtout en fin de développement larvaire.

La période de ponte s'étend depuis le mois d'avril jusqu'à la fin du mois de juillet. Des pontes déposées au début de cette période (fin avril - début mai) éclosent depuis la fin du mois de juin jusqu'à la mi-août. Les jeunes larves, inférieures à 1 mm, récoltées en juin 1965 (fig. 5 A) doivent provenir de pontes déposées au début du mois d'avril.

TABLEAU 4. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes de *Torleya belgica* Lestage capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1967 (*).

Différents stades	1965	1966	1967
Larves diverses	221	280	119
Larves au dernier stade	5 ♂ 3 ♀	5 ♂ 5 ♀	2 ♂ 5 ♀
Adultes obtenus en élevage	1 ♀	5 ♂ 5 ♀	1 ♂ 1 ♀
Subimagos capturées au filet			9 ♂ 5 ♀
Adultes capturés au filet			4 ♂ 66 ♀

(*) Aucune subimago n'a été capturée par piégeage de 1966 à 1968.

On peut supposer raisonnablement que les dernières pontes, toutefois moins nombreuses, n'éclosent pas avant l'automne. De plus, quelques retardataires, provenant d'éclosions tardives, fréquentes chez cette espèce (THIBAUT, à paraître *b*), peuvent expliquer la présence de larves de petite taille dans les échantillons d'avril et mai.

2.112. *Caenis rivulorum* Eaton, 1884.

Il s'agit de la plus petite espèce d'Éphéméroptère trouvée dans le Lissuraga. Elle a été signalée pour la première fois en France par DEGRANGE (1957). La larve est déterminée d'après les critères donnés par MACAN (1955) et l'adulte d'après ceux de KIMMINS (1954). La proportion des sexes peut être déterminée chez les larves au dernier stade par la forme des cerques (THIBAUT, 1970).

Les jeunes larves (inférieures à 1 mm) apparaissent dans les échantillons à partir du mois d'août en 1965 et dès le mois de juillet en 1966 (fig. 6). Leur petite taille les empêche d'être récol-

FIG. 6. — Etude des populations naturelles de *Caenis rivulorum* Eaton prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968 (même légende que pour la figure 2).

tées en grand nombre, malgré le vide de maille utilisé (0,25 mm), avant le mois de septembre (en 1966), ou octobre (1965). Leur croissance, lente, est régulière jusqu'au mois d'octobre; elle semble s'arrêter ensuite et ne reprendre qu'à partir du mois de février. Au mois de mai on trouve encore, quoiqu'en très petit nombre, des larves dont la longueur est inférieure à un mm; ceci peut faire penser à une croissance ralentie sinon arrêtée, car la durée des éclosions ne dépasse pas la durée de ponte chez cette espèce.

Les larves de *C. rivulorum* peuvent être distinguées de celles de la seconde espèce de *Caenis* présente dans le ruisseau (*C. macrura*) grâce aux écailles en forme de peignes disposées sur le bord ventral extérieur de la première paire de branchies seulement, dès la taille de 1,5 mm. Comme *C. rivulorum* est l'espèce la plus nombreuse, toutes les larves inférieures à 1,5 mm ont été mises avec elle, ce qui constitue peut-être une erreur et peut fausser dans une certaine mesure l'interprétation de la courbe de croissance.

Les larves au dernier stade sont présentes dans les prélèvements des mois d'avril à juillet inclus (fig. 6 D); les mois de captures maximales de ces larves correspondent aux mois de captures des subimagos par piégeage et au filet (mai et juin).

Les nombres d'insectes capturés aux différents stades au cours des quatre années de prélèvements sont présentés dans le tableau n° 5.

TABLEAU 5. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes de *Caenis rivulorum* Eaton capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.

Différents stades	1965		1966		1967		1968
Larves diverses	1 245		1 947		580		
Larves au dernier stade	101 ♂	107 ♀	129 ♂	119 ♀	109 ♂	134 ♀	
Subimagos et adultes obtenus en élevage	5 ♂	8 ♀	34 ♂	11 ♀	6 ♂	2 ♀	
Subimagos capturées par piégeage			0		2 ♂		0
Subimagos capturées au filet					2 ♂	23 ♀	
Adultes capturés au filet						6 ♀	

Caenis rivulorum possède donc un cycle de développement annuel dans le Lissuraga. Il n'existe pas actuellement à notre connaissance de données comparatives pour cette espèce.

Toutefois KIMMINS (1954) indique les mois de juin, juillet et septembre comme mois de présence des adultes de cette espèce en Grande-Bretagne. *C. rivulorum* serait plus précoce dans le Lissuraga.

MOON (1938) remarque que la reprise de croissance de *Caenis horaria* en Angleterre se produit à la fin du mois de mars (la croissance est aussi très faible pendant les mois d'hiver) et coïncide avec l'augmentation de la température (lorsque la température moyenne est de 8° C) et avec la croissance d'algues littorales filamenteuses dont se nourrit *C. horaria*. *C. rivulorum* présente un ralentissement ou peut-être un arrêt de développement dû aux conditions de température et de nourriture, avec des exigences thermiques supérieures à *C. horaria* pour la reprise du développement.

La période de ponte n'a pu être déterminée avec précision chez cette espèce, en particulier à cause de sa petite taille. Néanmoins, compte tenu de la durée de la présence des larves au dernier stade dans les échantillons, on peut penser qu'elle s'étend des mois d'avril à juillet. La durée de la période d'incubation est de trois à quatre semaines à ce moment de l'année; les larves du premier stade devraient donc être présentes dans le Lissuraga du mois de mai au mois d'août (THIBAUT, à paraître *b*). Or, contrairement à toutes les espèces précédentes, les petites larves de *C. rivulorum* ne sont présentes dans les échantillons que deux à trois mois (juillet 1966 et août 1965) après leur sortie de l'œuf. Ceci peut être dû, soit à la petite taille de cette espèce à l'éclosion (0,3 mm), soit à une croissance très faible pendant les premiers mois de vie larvaire, soit enfin à un tri défectueux.

2.12. SORTIE DES SUBIMAGOS EN ÉTÉ.

2.120. *Habrophlebia lauta* Mac Lachlan, 1884.

Les larves d'*H. lauta* peuvent être aisément distinguées des larves d'*H. modesta* dès la taille de 1,5 millimètre. Les branchies sont déjà trifides et les yeux sont visibles en plus des 3 ocelles, alors que *H. modesta* possède seulement 3 ocelles; les caractères des larves âgées examinées correspondent à la description qu'en a donnée LANDA (1957).

Les jeunes larves (inférieures à 1 mm) sont trouvées dans les échantillons à partir du mois d'octobre jusqu'en juin, mais irrégulièrement (*fig. 7*). La croissance, lente en hiver, s'accélère à partir du mois d'avril jusqu'au mois de juillet. C'est au cours de ces quatre mois que le plus grand nombre de larves est prélevé, au moment où les larves sont les plus grandes, à la différence des espèces précédentes. En 1965 et 1966 les larves sont présentes dans

FIG. 7. — Etude des populations naturelles d'*Habrophlebia lauta* Mac Lachlan prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968 (même légende que pour la figure 2).

les échantillons tous les mois de l'année; en 1967 par contre, elles ne sont pas récoltées pendant les mois d'hiver (octobre à février inclus) au moment où elles ont une petite taille.

Les larves au dernier stade sont récoltées de juin à septembre (aucune en 1966) avec un maximum en juin ou en juillet. Les captures de subimagos s'échelonnent de juin à septembre (filet) ou octobre (piégeage); les maxima sont obtenus en juin et août respectivement. Compte tenu du petit nombre de larves récoltées par an (tableau n° 6), on peut remarquer que les captures par piégeage sont importantes surtout au milieu de la période de sortie. Les nombres d'animaux capturés aux différents stades au cours des quatre années de prélèvements sont présentés dans le tableau n° 6.

TABLEAU 6. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes d'*Habrophlebia lauta* Mac Lachlan capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.

Différents stades	1965	1966	1967	1968
Larves diverses	482	392	82	
Larves au dernier stade	8 ♂ 10 ♀	0	3 ♂ 1 ♀	
Adultes obtenus en élevage	1 ♂	0	0	
Subimagos capturées par piégeage		14 ♂ 15 ♀	11 ♂ 6 ♀	7 ♂ 6 ♀
Subimagos capturées au filet			7 ♂ 8 ♀	
Adultes capturés au filet			3 ♂ 7 ♀	

PLESKOT (1958) ne trouve aucune larve de cette espèce dans le Schwechat en hiver (comme lors de nos prélèvements en 1967). Cet auteur en conclut que *H. lauta* est une « forme temporaire d'été » présentant une diapause au stade œuf de novembre à avril et un développement larvaire progressif à partir de ce dernier mois. En fait, l'absence de larves dans ses échantillons pourrait être due uniquement à la taille de maille utilisée par cet auteur : 1,3 millimètre.

Le cycle de développement d'*H. lauta* est annuel au Pays Basque, avec présence des larves tous les mois de l'année; ceci correspond aux résultats trouvés par GUILLOUZIC (1965) dans le Volp et par LANDA (1957) en Tchécoslovaquie. La période de sortie des subimagos débute au mois de juin et se termine en octobre pour les insectes du Volp et du Lissuraga. Elle débute à la même époque mais elle est plus courte pour les individus étudiés en Autriche par PLESKOT (juin à septembre dans le Schwechat) et en Tchécoslovaquie par LANDA (juin à août). Les éclosions des œufs de cette espèce sont échelonnées pour une même ponte. Les sorties s'effectuent dans le Lissuraga depuis le mois de septembre jusqu'au mois de décembre (THIBAUT, à paraître *b*), certains œufs pourraient même éclore plus tard. Cette longue durée de la période d'éclosion permet, au moins en partie, d'expliquer la longue durée de la présence de jeunes larves de taille inférieure à 1 mm dans les échantillons d'octobre à juin. La croissance larvaire paraît ralentie sinon arrêtée pendant les mois d'hiver dans le Lissuraga comme dans les cours d'eau étudiés par LANDA. Elle semble la plus rapide au cours des mois de mars à mai et pourrait être ainsi liée à l'augmentation de la température de l'eau comme le suggère LANDA.

3. — LES ESPÈCES POLYVOLTINES

Les espèces étudiées ici ont plus d'une génération annuelle. Si les espèces semi et univoltines ont un cycle de développement relativement facile à mettre en évidence, il en va tout autrement en ce qui concerne les dix espèces polyvoltines; en effet, ces espèces sont présentes pendant presque tous les mois de l'année dans les échantillons, au stade subimago ou adulte et à presque tous les stades larvaires. De plus, la détermination spécifique, que ce soit au stade larvaire ou au stade ailé (subimago et adulte) est moins aisée (sauf pour *E. ignita*) pour les espèces polyvoltines (auxquelles il faut inclure ici *R. semicolorata*) que pour les six espèces étudiées précédemment.

Une petite partie de ces insectes est déterminable spécifiquement à l'état larvaire dès leur présence dans les récoltes effectuées au filet avec un vide de maille de 0,25 mm : *Epeorus torrentium*, *Baetis muticus*, *B. scambus* et *E. ignita*. Toutes les autres espèces vont par paire et ne sont pas séparables avant environ 1,5 mm (*Caenis macrura* et *C. rivulorum*), 3 mm (*Baetis rhodani* et *B. gemellus*), 6 mm (*Ecdyonurus angelieri* et *E. venosus*). Les larves des deux espèces de *Rhithrogena* n'ont pas été séparées. En ce qui concerne les stades ailés, les femelles ne sont pas déterminables spécifiquement sauf pour *B. muticus*, *E. torrentium* et *E. ignita*; pour les autres espèces seul l'adulte mâle permet de distinguer les espèces, sauf toutefois pour *E. angelieri* et *E. venosus* qui peuvent souvent être déterminés au stade subimago mâle.

Les jeunes larves non déterminables spécifiquement au-dessous d'une certaine taille sont toutefois incluses dans les polygones mensuels de fréquence des tailles des larves de chaque espèce, dans le même rapport que pour les tailles déterminables. Par contre, un seul polygone mensuel sera établi pour les larves de *R. semicolorata* et *R. picteti picteti*, non séparées. Les larves au dernier stade et les subimagos sont mesurés; les stéréogrammes de fréquence obtenus à l'aide de ces mensurations sont groupés par mois.

La capture de femelles adultes sur le terrain ne nous a pas permis de déterminer spécifiquement de nombreuses pontes (THIBAUT, à paraître *b*). Le développement embryonnaire a donc été étudié au niveau générique chez *Ecdyonurus* sp. (pour *E. venosus* et *E. angelieri*), *Rhithrogena* sp. (pour *R. picteti picteti* et *R. semicolorata*) et *Baetis* sp. (pour *B. rhodani* et *B. gemellus*).

Les travaux concernant les polyvoltins font état surtout des *Baetidae*; seuls RAWLINSON (1939) et HYNES (1961) notent deux générations par an pour *Ecdyonurus venosus*. La détermination

du nombre de générations par an est relativement difficile. HARKER (1952) en utilisant seulement les mensurations des larves n'y parvient pas chez *Baetis rhodani*. MACAN (1957) a montré que les adultes de la seconde génération de *B. rhodani* et de *B. pumilu* (= *B. muticus*) ont une taille inférieure à ceux de la première génération. Toutefois il a été montré également, chez des *Heptageniidae* univoltins, que la taille de l'adulte, maximale au début de la période de vol, diminue progressivement ensuite : *Epeorus pleuralis* (MINSHALL, 1967) et *E. torrentium* (BERTHÉLEMY et THOMAS, 1967).

Les cycles de développement des espèces polyvoltines du *Lissuraga* ne peuvent pas être présentés selon la date d'apparition des stades ailés à cause de leur longue période de vol. Ils le sont dans l'ordre systématique suivant : *Heptageniidae*, *Baetidae*, *Ephemereleididae* et *Caenidae*.

3.0. Développement des *Heptageniidae*.

Les *Heptageniidae* représentent environ 14 pour cent des stades larvaires d'Éphéméroptères récoltés dans le *Lissuraga* de 1965 à 1967 à l'aide du filet de Surber. Cette famille est représentée par trois genres comprenant cinq espèces.

Le genre *Epeorus* semble posséder une seule espèce dans le *Lissuraga* : *E. torrentium*. Les larves d'*E. torrentium* ne sont pas séparables de celles d'*E. assimilis* (BERTHÉLEMY et THOMAS, 1967), espèce présente aussi dans les Pyrénées. Mais les adultes mâles d'une seule espèce, *E. torrentium*, ont été obtenus sur le terrain (piégeage et filet) et au laboratoire (élevage).

Le genre *Ecdyonurus* est représenté par deux espèces, *E. venosus* et *E. angelieri*; cette dernière est nouvelle pour les Pyrénées et récemment décrite (THOMAS, 1968 b). Seules les larves de longueur supérieure à 6 mm, les subimagos et les adultes mâles sont déterminables spécifiquement.

Le genre *Rhithrogena* est représenté par deux espèces dans le *Lissuraga*, *R. semicolorata* et *R. picteti picteti* (SOWA, 1970); seuls les adultes mâles ont été séparés (SOWA, 1970).

3.00. *Epeorus torrentium* Eaton, 1881.

Il s'agit d'une des espèces d'Éphéméroptères peu abondantes dans le *Lissuraga*; les nombres d'insectes, récoltés à leurs différents stades, au cours des quatre années d'échantillonnage sont présentés dans le tableau 7.

Les larves de petite taille sont récoltées tous les mois de l'année (fig. 8); les larves de grande taille sont peu nombreuses, d'une part

à cause de la faible représentation de l'espèce dans ce ruisseau, d'autre part parce que les larves d'*E. torrentium* sont présentes presque exclusivement dans les zones à fort courant où ne sont effectués que la moitié environ des échantillons (THIBAUT, à paraître *a*).

L'examen des polygones mensuels des fréquences de taille permet de reconnaître annuellement deux périodes relativement distinctes : la période estivale automnale, qui s'étend de juin à novembre, durant laquelle deux groupes de taille de larves peuvent être distingués; la période hivernale printanière de décembre à mai, durant laquelle trois groupes de taille de larves sont le plus souvent présents (*fig. 8 A, B, C*).

La période de présence des larves au dernier stade, des subimagos et des adultes dure dix mois, de janvier à octobre; elle peut être scindée en deux en fonction de la taille et du nombre d'animaux récoltés : d'une part en début d'année, de janvier à juin, présence d'individus de grande taille (26 larves, subimagos et adultes de 11,5 mm à 18 mm de longueur dont 21 sont compris entre 13 et 16 mm), d'autre part, d'août à octobre, présence de 8 individus seulement, tous compris entre 10 et 12 millimètres. D'une façon générale, les animaux les plus grands (les femelles ont une taille supérieure à celle des mâles) sont mesurés en début d'année (*fig. 8 D, E, F*) et leur taille diminue progressivement jusqu'au mois de juin.

Les œufs pondus par les adultes à la fin de la première partie de la période de vol éclosent après des durées d'incubation d'un mois (œufs pondus en mai) ou de trois semaines (œufs pondus en juin). Les éclosions sont toujours groupées chez cette espèce (THIBAUT, à paraître *b*). Les petites larves présentes dans les échantillons à partir du mois de mai et surtout de juin (*fig. 8 B*) doivent être récoltées peu après leur éclosion; en effet, compte tenu des conditions thermiques régnant au cours des mois de février et mars, la durée d'incubation des œufs doit être supérieure à un mois et demi. Une partie seulement de ces larves pourrait croître plus vite et pourrait être distinguée comme constituant la partie supérieure des polygones en septembre (*fig. 8 B*) et en octobre (*fig. 8 A*). Ainsi les sorties, peu nombreuses, de petites subimagos à la fin de la période de vol pourraient être l'indice de la présence d'une seconde génération partielle de cette espèce sur le Lissuraga. En effet, le reste des larves provenant d'œufs pondus en début d'année va passer l'hiver à une taille moyenne (ponte tardive) à grande (ponte précoce). Les larves de petite taille qui passent l'hiver sont vraisemblablement issues de pontes d'automne des adultes de la seconde génération. On peut supposer que ces larves, en totalité ou en partie, constituent

FIG. 8. — Etude des populations naturelles d'*Epeorus torrentium* Eaton prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.

A, B et C : polygones mensuels de fréquences des tailles des larves récoltées au filet de Surber avec un vide de maille de 0,25 mm en 1965 (A), 1966 (B) et de 0,8 mm en 1967 (C).

D : Nombre et taille des larves au dernier stade récoltées par mois de 1965 à 1967.

E : Nombre et taille des subimagos capturées par piégeage de 1966 à 1968.

F : Nombre et taille des subimagos et des adultes capturés au filet en 1967. Les polygones en pointillés correspondent à la génération univoltine; la partie hachurée correspond à la seconde génération partielle. Les flèches en tirés différents permettent de visualiser la croissance moyenne de la population larvaire au cours des différentes générations.

— — — individus univoltins

- - - - - seconde génération partielle

le second groupe de taille des polygones de juin à août et donneront naissance aux petites subimagos d'été.

Les durées de la vie larvaire doivent être très différentes au sein de la même population en fonction des dates de ponte; ainsi on peut penser que la durée du développement larvaire atteint 5 à 7 mois pour les animaux de la seconde génération, 8 à 10 mois pour les petits animaux d'été et 11 mois pour les grands animaux du printemps. La période de présence des jeunes larves s'étend pratiquement sur tous les mois de l'année; cette durée est due en grande partie à la durée de la période de ponte des adultes qui est d'environ neuf mois.

En conclusion on peut dire que sur le *Lissuraga*, *Epeorus torrentium* a un cycle de développement univoltin pour la majeure partie de la population et bivoltin pour une petite partie de celle-ci. Cette espèce présente, par rapport à la même espèce dans l'Ariège (BERTHÉLEMY et THOMAS, 1967), d'une part une précocité dans la période de sortie des subimagos, d'autre part un allongement de cette période de sortie; cette dernière atteint neuf mois sur le *Lissuraga* alors qu'elle n'est que de six mois dans l'Ariège. MINSHALL (1967) et LEHMKUHL (1938) travaillant respectivement dans un ruisseau du Kentucky et de l'Orégon (U.S.A.) mettent en évidence que *E. pleuralis* d'une part et *E. longimanus*, *E. deceptivus* et *E. nitidus* d'autre part sont univoltins. La période de sortie des subimagos s'étale depuis la fin du mois de février au début du mois de juin pour la première espèce; pour les autres espèces, elle a lieu en moyenne du mois d'avril à juin. Pour MINSHALL la croissance larvaire s'effectue surtout en hiver lorsque l'eau est froide.

TABLEAU 7. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes d'*Epeorus torrentium* Eaton capturés sur le *Lissuraga* au cours des années 1965 à 1968.

Différents stades	1965	1966	1967	1968
Larves diverses	103	294	146	
Larves au dernier stade	1 ♂ 4 ♀	5 ♂ 4 ♀	1 ♂ 3 ♀	
Subimagos et adultes obtenus en élevage	1 ♂ 1 ♀	5 ♂ 4 ♀	2 ♀	
Subimagos capturées par piégeage		1 ♂ 2 ♀	1 ♀	1 ♂
Subimagos capturées au filet			3 ♂ 1 ♀	
Adultes capturés au filet			2 ♂ 10 ♀	

3.01. *Ecdyonurus venosus* (Fabricius, 1775) et *E. angelieri* Thomas, 1968.

Les larves âgées (supérieures à 6 mm), les subimagos et les adultes mâles sont déterminés d'après les critères donnés par THOMAS (1968 b). Les nombres d'insectes récoltés à leurs différents stades, au cours des quatre années d'échantillonnage, sont présentés dans le tableau 8. Les larves de petite taille, marquées *Ecdyonurus* sp. non déterminables spécifiquement, sont plus nombreuses que celles séparées en *E. venosus* et *E. angelieri*.

Des larves de toutes les tailles sont présentes dans les prélèvements tous les mois de l'année; le plus grand nombre de larves est compris dans l'intervalle de taille 0 à 2,9 millimètres (fig. 9 A, B, C).

FIG. 9. — Étude des populations naturelles d'*Ecdyonurus venosus* (Fabricius) et d'*E. angelieri* Thomas prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.

Même légende que pour la figure 8.

Les deux espèces sont mélangées dans les polygones de fréquence A, B, C. Seuls les subimagos et les adultes sont considérés pour les stéréogrammes de fréquence E et F.

Chez *E. venosus*, des subimagos de grande taille sortant en début d'année, au cours des mois de février à avril, atteignent une taille variant de 13 à 17 mm; au fur et à mesure qu'on s'avance dans l'année, la taille des larves au dernier stade et des stades ailés diminue en été et varie de 8 à 12 mm au cours des mois de juin à août puis elle augmente légèrement en automne, de 10 à 14 mm en septembre et octobre. Il y a correspondance entre les trois séries de stéréogrammes chez *E. venosus* (fig. 9 D, E, F).

Par contre, chez *E. angelieri*, la taille des larves au dernier stade et des stades ailés varie de 8,8 à 13 mm environ tout au long de leur présence qui s'étend de mars à novembre, présentant ainsi un décalage d'un mois par rapport à *E. venosus* (fig. 9 D, E, F). La durée de la période de sortie des subimagos est la même chez les deux espèces et atteint neuf mois sur le Lissuraga.

Les œufs pondus par les femelles d'*Ecdyonurus* sp. à la fin du mois de mars éclosent après un mois et demi d'incubation. Cette durée d'incubation se réduit à cinq semaines pour les œufs pondus à la mi-mai et à quatre semaines pour les œufs pondus à la fin du mois de juin (THIBAUT, à paraître b). On peut penser que les jeunes larves présentes en grand nombre dans les échantillons du mois d'avril (fig. 9 B) proviennent des pontes des premiers adultes et plus particulièrement de celles d'*E. venosus*.

Certaines de ces larves, après une croissance relativement rapide au cours de l'été, pourraient donner naissance aux petites subimagos (10 à 12 mm) récoltées en automne. Les subimagos du début de la période de sortie pourraient provenir du reste des larves qui éclosent pendant l'été et qui constituent la partie la plus importante de la population larvaire d'*Ecdyonurus* sp. (fig. 9 A, B, C). Les subimagos d'été seraient issues des larves écloses à partir des œufs pondus en automne.

Les cycles de développement d'*E. venosus* et d'*E. angelieri* nous paraissent très semblables entre eux et comparables à celui d'*Epeorus torrentium* dans le Lissuraga. Autrement dit, la majeure partie des populations d'*E. venosus* et d'*E. angelieri* est univoltine et la partie restante, dont le développement larvaire a lieu à la fin du printemps et en été, est bivoltine. On peut dire, compte tenu de la taille de ces espèces, de la longue durée de la période de sortie des subimagos, de la présence de larves de presque toutes les tailles tous les mois de l'année, qu'il y a un chevauchement de générations. Les durées de développement larvaire au sein d'une même population doivent être très différentes selon qu'il s'agit de larves de la génération à croissance printanière et estivale, ou des larves de la génération à croissance automnale, hivernale et printanière. La vie larvaire pourrait atteindre 6 à

TABLEAU 8. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes d'*Ecdyonurus* capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968A. — LARVES SUPÉRIEURES à 6 mm, subimagos et adultes mâles d'*Ecdyonurus venosus* Fabricius et *E. angelieri* Thomas.

Différents stades	1965			1966			1967			1968		
	<i>E. venosus</i>	<i>E. angelieri</i>	<i>E. venosus</i>	<i>E. angelieri</i>	<i>E. venosus</i>	<i>E. angelieri</i>	<i>E. venosus</i>	<i>E. angelieri</i>	<i>E. venosus</i>	<i>E. angelieri</i>	<i>E. venosus</i>	<i>E. angelieri</i>
Larves diverses	42	29	59	50	89	45						
Larves au dernier stade	4 ♂ 2 ♀	3 ♂ 4 ♀	3 ♂ 2 ♀	2 ♂	4 ♂ 6 ♀	1 ♀						
Subimagos et adultes obtenus en élevage	1 ♂ 3 ♀	1 ♂ 4 ♀	3 ♂ 10 ♀	3 ♂ 3 ♀	3 ♂ 9 ♀	1 ♂						
Subimagos ♂ capturées par piégeage			1	9	14	13	1					2
Subimagos ♂ capturées au filet					7	6						
Adultes ♂ capturés au filet					2	5						

B. — LARVES INFÉRIEURES à 6 mm, subimagos et adultes femelles d'*Ecdyonurus* sp. (*E. venosus* Fabricius et *E. angelieri* Thomas).

Larves diverses	769	1 161	395
Subimagos ♀ capturées par piégeage		2	7
Subimagos ♀ capturées au filet			12
Adultes ♀ capturés au filet			35

8 mois dans le premier cas et 8 à 11 mois dans le second cas, selon qu'il s'agit de larves provenant d'œufs pondus en automne ou de celles provenant d'œufs pondus au printemps et en été.

Pour RAWLINSON (1939), *E. venosus* possède 2 générations par an en Grande-Bretagne, une génération d'hiver qui sort en mai et juin et une génération d'été qui sort en juillet et août. HYNES (1961) trouve également qu'*E. venosus* a deux générations par an au Pays de Galles. Par contre, pour ELLIOTT (1967), *E. venosus* est clairement univoltin sans présence de génération d'été, toujours en Grande-Bretagne.

3.02. *Rhithrogena semicolorata* (Curtis, 1834) et *R. picteti picteti* Sowa, 1970.

Ainsi que nous l'avons déjà signalé, les cycles de développement de ces deux espèces sont étudiés en même temps; les adultes mâles sont déterminés à l'aide des caractères donnés par SOWA (1970). Les autres individus, larves à tous les stades, subimagos et adultes femelles, ne sont pas séparables pour l'instant. Les nombres d'insectes récoltés à leurs différents stades, au cours des quatre années d'échantillonnage sont présentés dans le tableau 9. Les larves des deux espèces sont groupées ensemble dans les polygones de fréquences séparés par mois et par année (fig. 10 A, B, C). Les stéréogrammes (fig. 10 D, E) concernent seulement les mâles des deux espèces.

Des jeunes larves sont présentes tous les mois de l'année en 1965 et 1966, lorsque la taille de la maille du filet de capture le permet. Toutefois leur nombre est plus important en automne et en hiver au cours des mois de septembre à février, en particulier en 1966 (fig. 10 B). La croissance larvaire, lente et continue en automne et en hiver, semble s'accélérer au début de l'année. Les captures des premières subimagos ont lieu en février pour les deux espèces. Pour *R. semicolorata* les captures de larves au dernier stade (déterminées par l'obtention de l'adulte mâle au laboratoire), de subimagos au filet et par piégeage s'arrêtent le plus souvent au cours du mois de juin et parfois au début de juillet, faisant penser ainsi à un cycle annuel (fig. 10 E). Par contre pour *R. picteti picteti*, les captures s'échelonnent des mois de février à novembre, laissant suggérer la présence de deux générations par an, la seconde d'importance plus faible, pouvant être partielle (fig. 10 D), comme pour les espèces précédentes.

Ainsi ces deux espèces voisines morphologiquement semblent différer nettement au point de vue de leur cycle de développement.

Les tailles des larves au dernier stade et des subimagos des deux espèces diminuent au cours de la période de sortie de février

FIG. 10. — Etude des populations naturelles de *Rhithrogena semicolorata* (Curtis) et de *R. picteti picteti* Sowa prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.

A, B, C : Même légende que pour la figure 8. Les larves des deux espèces sont mélangées.

D, E : Nombre et taille des subimagos capturées par piégeage (1966 à 1968) et au filet (1967), dont les adultes mâles ont pu être obtenus et déterminés, et des adultes mâles capturés au filet chez :

D : *R. picteti picteti*

E : *R. semicolorata*

à juin. Les variations de taille sont très semblables chez les deux espèces (7,5 à 11,5 mm chez *R. semicolorata* et 7,5 à 11 mm chez *R. picteti picteti*). L'amplitude de la variation est plus faible chez les individus de *R. picteti picteti* capturés de juillet à novembre (7 à 9 mm).

Le cycle de développement de *R. picteti picteti* est ainsi très comparable à celui des trois espèces précédentes d'*Heptageniidae* alors que celui de *R. semicolorata* reste univoltin, comme il a été signalé en Grande-Bretagne (HARKER, 1952; MACAN, 1957 et HYNES, 1961).

TABLEAU 9. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes de *Rhithrogena* capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.A. — Mâles de *R. semicolorata* Curtis et de *R. picteti picteti* Sowa (*).

Différents stades	1965		1966		1967		1968	
	<i>R. semico- lorata</i>	<i>R. picteti picteti</i>	<i>R. semico- lorata</i>	<i>R. picteti picteti</i>	<i>R. semico- lorata</i>	<i>R. picteti picteti</i>	<i>R. semico- lorata</i>	<i>R. picteti picteti</i>
Larves au dernier stade et adultes obtenus en élevage	0	0	2	10	32	2		
Subimagos capturées par piégeage			2	3	10	5	1	4
Subimagos capturées au filet					5	1		
Adultes capturés au filet					5	11		

B. — Larves des deux sexes, subimagos et adultes femelles de *Rhithrogena* sp. (*R. semicolorata* Curtis et *R. picteti picteti* Sowa).

Larves diverses	565	1 662	1 378
Larves au dernier stade	9 ♂	11 ♀	15 ♂
Subimagos capturées par piégeage		20 ♀	58 ♂
Subimagos capturées au filet		12 ♀	23 ♀
Adultes capturés au filet			18 ♀
			49 ♀

(*) Pour chaque espèce la détermination est réalisée après l'obtention de l'adulte mâle.

La présence de larves de petite taille tous les mois de l'année dans les échantillons peut être expliquée par la longue durée de la période de ponte; les œufs pondus à la fin du mois de mars ou au début du mois d'avril éclosent après un mois d'incubation. Cette durée d'incubation est semblable pour une ponte déposée à la fin du mois d'octobre, appartenant donc à *R. picteti picteti*.

L'examen des polygones mensuels des fréquences de taille (fig. 10 A, B, C) fait penser globalement à un cycle annuel; ceci peut être dû en partie à la présence plus abondante dans le Lissuraga des larves de *R. semicolorata* surtout en aval. Cette surimposition du cycle de développement de *R. semicolorata* par rapport à celui de *R. picteti picteti* n'est toutefois pas totale; la présence de *R. picteti picteti* peut être signalée, d'une part par la récolte de jeunes larves au cours des premiers mois de l'année, d'autre part par la récolte de larves de grande taille au cours des mois d'août à novembre.

3.1. Développement des Baetidae.

Les *Baetidae* sont les Ephéméroptères capturés en plus grand nombre dans le ruisseau; les individus de cette famille représentent environ 34 pour cent des larves récoltées à l'aide du filet de SURBER. Chez deux espèces, *Baetis sp.* à deux cerques et *Baetis niger*, le nombre d'individus prélevés est inférieur à cinq. Les quatre autres espèces constituent donc pratiquement, à elles seules, la totalité des captures des larves de cette famille; il s'agit de *Baetis muticus*, *B. rhodani*, *B. gemellus* et *B. scambus*. *B. muticus* est l'espèce la plus facile à déterminer, aussi bien au stade larvaire, qu'au stade subimaginal ou adulte. Par contre, les larves de *B. rhodani* et de *B. gemellus* ne sont séparables aisément qu'à partir d'une longueur du corps d'environ 3 millimètres (MÜLLER-LIEBENAU, 1969). Les larves de *B. scambus* sont facilement reconnaissables grâce à la coloration de leurs tergites abdominaux et de leurs cerques (MACAN, 1950); de plus les larves de cette espèce se rencontrent presque uniquement à la localité d'échantillonnage d'aval. En ce qui concerne les stades ailés de ces trois dernières espèces, les subimagos des deux sexes et les adultes femelles ne sont pas déterminables.

3.10. *Baetis muticus* Linné, 1758.

Les larves sont déterminées d'après les critères donnés par GAUTHIER (1934), MACAN (1950), MÜLLER-LIEBENAU (1969) et les subimagos et les adultes à l'aide des ouvrages de KIMMINS (1954) et MÜLLER-LIEBENAU (1969). Les nombres d'insectes récoltés à

leurs différents stades, au cours des quatre années d'échantillonnages sont présentés dans le tableau 10.

TABLEAU 10. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes de *Baetis muticus* Linné capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.

Différents stades	1965	1966	1967	1968
Larves diverses	924	1 098	195	
Larves au dernier stade	9 ♂ 9 ♀	8 ♂ 3 ♀	21 ♂ 15 ♀	
Subimagos et adultes obtenus en élevage	6 ♂ 4 ♀	7 ♂ 2 ♀	5 ♂ 4 ♀	
Subimagos capturées par piégeage		22 ♂ 9 ♀	30 ♂ 22 ♀	43 ♂ 34 ♀
Subimagos capturées au filet			21 ♂ 34 ♀	
Adultes capturés au filet			15 ♂ 55 ♀	

L'observation des polygones de fréquences montre qu'il y a des larves de toute les tailles pratiquement tous les mois de l'année (*fig. 11 A, B, C*); les animaux de taille inférieure à 3 mm sont les plus nombreux en 1965 et 1966. Par contre en 1967, il y a une nette diminution du nombre de larves capturées (tableau 10), diminution qui touche surtout les animaux de petite taille (*fig. 11 C*) et qui est due à la plus grande taille de maille, utilisée cette année-là.

On remarque aussi qu'il y a aussi des larves au dernier stade et des subimagos dans les prélèvements, des mois de février à décembre, pendant presque toute l'année également (*fig. 11 D, E, F*). En fait, si les conditions météorologiques le permettent, les sorties peuvent avoir lieu tous les mois avec de grandes différences quant au nombre d'individus; ainsi un adulte femelle a été pris en janvier 1969 et sa ponte a été utilisée pour l'étude du développement embryonnaire.

Les animaux de grande taille (larves au dernier stade et subimagos) sont présents au début et à la fin de l'année alors que ceux de petite taille sont récoltés surtout de juin à septembre; ces différences de taille donnent à l'ensemble des trois groupes de stéréogrammes de fréquence la forme d'un U très évasé. On remarque également, le même nombre de récoltes ayant été réalisé chaque mois, que le nombre de larves au dernier stade et de subimagos est le plus important en début d'année, de février à mai.

FIG. 11. — Etude des populations naturelles de *Baetis muticus* Linne prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968. Même légende que pour la figure 8.
 -.-.-. individus de la première génération (polygones en pointillés)
 - - - - individus des seconde (polygones en hachures) et troisième génération (polygones en blanc).

Nous envisageons la présence de trois périodes de sortie des stades ailés chez *B. muticus* dans le Lissuraga, après l'examen de l'ensemble de la figure 11.

— La première période, la plus nette, s'étend des mois de février (ou janvier) à juin.

— La seconde période de sortie aurait lieu de juin-juillet à septembre-octobre.

— Enfin la troisième période, vraisemblablement partielle, s'étendrait au cours des derniers mois de l'année, d'octobre à décembre.

Les subimagos de la première période de sortie sont les plus

nombreuses et de grande taille. La durée d'incubation des œufs pondus pendant cette période diminue progressivement. Elle est de six semaines pour une ponte effectuée à la fin du mois de janvier et de quatre semaines pour une ponte du début du mois d'avril. Les premières jeunes larves apparaissent dans les prélèvements à partir du mois de mai (fig. 11 B). Elles sont très nombreuses dans les échantillons à partir du mois de juin (fig. 11 A, B); ces larves semblent avoir une croissance assez rapide (la température moyenne hebdomadaire de l'eau est alors très voisine de 15° C : THIBAUT, à paraître c); de plus, au dernier stade, la longueur des larves varie de 4 à 5 mm au lieu de 5 à 6,5 mm en début d'année.

Ensuite, tout est moins clair; les polygones mensuels de fréquence des tailles se ressemblent, du mois de juillet ou août au mois de décembre (fig. 11 A, B, C); de plus, le nombre de larves capturées en fin d'année diminue progressivement et les stéréogrammes (fig. 11 D, E, F) font apparaître une augmentation de la taille des larves au dernier stade et des subimagos au cours de cette même période. On peut néanmoins supposer qu'une seconde période de sortie de subimagos a lieu de juin à octobre. Les œufs pondus par les adultes de cette seconde génération ont une durée d'incubation courte, trois semaines à la fin du mois de juin et quatre semaines à la mi-septembre.

Les subimagos sortant d'octobre à décembre pourraient faire partie d'une troisième période de sortie, qui pourrait être partielle; le reste de cette troisième génération serait groupé au début de l'année suivante. Au cours de l'hiver, deux catégories de larves seraient alors présentes: celles issues d'œufs d'été (les plus grandes) et celles issues des œufs pondus par les adultes de la troisième génération (les plus petites); les larves éclosent après une durée d'incubation de quatre semaines à un mois pour des pontes de la fin du mois d'octobre.

Le cycle de développement de *B. muticus* dans le *Lissuraga* est différent de ce qui a été signalé par d'autres auteurs pour l'Europe. Ainsi, dans le Pays Basque, les sorties de subimagos ont lieu pratiquement tous les mois et nous avons été amenés à envisager la présence de trois générations annuelles qui se chevauchent, la troisième étant vraisemblablement partielle. MACAN (1957) enregistre deux sorties annuelles de subimagos dans Ford Wood Beck. La première sortie a lieu de mai à juillet et la seconde d'août à septembre; pour cet auteur la croissance larvaire de cette espèce est très rapide en été. LANDA (1968) signale que *B. muticus* possède deux générations par an en Europe centrale, avec un cycle identique à celui observé par MACAN. Pour ELLIOTT (1967), *Baetis niger*, espèce voisine de *B. muticus*, possède deux

générations par an dans un ruisseau du Sud-Ouest de l'Angleterre, avec une croissance lente en hiver (sorties des subimagos en avril-juin) et une croissance rapide en été (sorties des subimagos en août-septembre).

3.11. *Baetis rhodani* Pictet, 1843-1845 et *B. gemellus* Eaton, 1885.

Les larves sont déterminées d'après les critères donnés par MACAN (1950) et MÜLLER-LIEBENEAU (1969). seulement à partir d'une longueur de 3 mm environ; au-dessus de cette taille, les branchies des larves de *B. rhodani* possèdent des épines et celles de *B. gemellus* en sont dépourvues. Il est d'ailleurs possible que l'absence d'épines sur les branchies des larves de *B. gemellus* favorise une confusion avec les larves plus petites, donc non déterminables, et cause ainsi une légère sous-estimation de cette dernière espèce.

Le nombre d'insectes récoltés à leurs différents stades au cours des quatre années d'échantillonnage est présenté dans les tableaux 11 et 11 bis. Les femelles (subimagos et adultes) de *B. scambus*, non séparables des femelles des deux espèces précédentes, sont certainement incluses dans le tableau 11 bis; toutefois, leur nombre doit être faible car cette espèce est confinée presque exclusivement à la localité 4 du ruisseau; les femelles ne peuvent donc pratiquement provenir que des captures par piégeage.

L'examen des figures 12 et 13 permet de noter pour les deux espèces la présence continue, tous les mois de l'année, de larves au dernier stade et de larves inférieures à un millimètre. Les larves au dernier stade des deux espèces ont une grande taille au cours des premiers mois de l'année (6 à 9,9 mm de janvier à avril); elles sont les plus petites au milieu de l'année (5 à 7,5 mm de mai à septembre) et augmentent de taille en fin d'année (5,5 à 7,9 mm d'octobre à décembre), comme chez *B. muticus*. Chez *B. rhodani* elles sont également les plus nombreuses en début d'année, au cours des mois de janvier à mai; leur nombre diminue ensuite régulièrement jusqu'à la fin de l'année (fig. 12 D). Par contre, chez *B. gemellus*, les larves au dernier stade sont les plus nombreuses en hiver (décembre à mars); leur importance est plus faible au cours des mois d'avril à novembre (fig. 13 D).

On peut envisager, comme pour *B. muticus*, la présence de trois périodes de sortie des stades ailés chez *B. rhodani* dans le Lissuraga; la première période, facile à distinguer, s'étend de janvier à mai. La durée d'incubation de cette espèce n'a pas été étudiée dans les conditions naturelles mais, compte tenu des résultats obtenus au laboratoire, (THIBAULT, à paraître b) on peut supposer

Fig. 12. — Etude des populations naturelles de *Baetis rhodani* Pictet prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968. Même légende que pour la figure 11. E : Nombre et taille des subimagos capturées par piégeage et au filet (1967). La détermination a été effectuée sur l'adulte.

Fig. 13. — Etude des populations naturelles de *Baetis gemellus* Eaton prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968. Même légende que la figure 12.

TABLEAU 11. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes mâles de *Baetis rhodani* Pictet et *B. gemellus* Eaton capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968 (*).

Différents stades	1965			1966			1967			1968		
	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>
Larves diverses	527	229	1 031	321	1 138	125						
Larves au dernier stade	10 ♂ 11 ♀	15 ♂ 4 ♀	24 ♂ 18 ♀	14 ♂ 16 ♀	57 ♂ 83 ♀	11 ♂ 10 ♀						
Subimagos et adultes obtenus en élevage	3 ♂ 6 ♀	9 ♂ 2 ♀	16 ♂ 7 ♀	12 ♂ 6 ♀	29 ♂ 21 ♀	6 ♂ 2 ♀						
Subimagos ♂ capturés par piégeage			10	1	31	3			35	13		
Subimagos ♂ capturés au filet					24	13						
Adultes ♂ capturés au filet					3	1						

(*) Pour chaque espèce la détermination des stades ailés récoltés sur le terrain (piège-filet) est effectuée après l'obtention de l'adulte mâle.

TABLEAU 11 bis. — Nombre de larves (inférieures à 3 mm environ) de *Baetis* sp. (*B. rhodani* Pictet et *B. gemellus* Eaton); nombre de subimagos des deux sexes et d'adultes femelles de *Baetis* sp. (*B. rhodani*, *B. gemellus*) et de *B. scambus* Eaton.

Différents stades	1965			1966			1967			1968		
	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>	<i>B. rhodani</i>	<i>B. gemellus</i>
Larves diverses	1 701		7 733									
Subimagos capturées par piégeage												
Subimagos capturées au filet			23 ♂	44 ♀	15 ♂	60 ♀	11 ♂	46 ♀				
Adultes capturés au filet					7 ♂	39 ♀						
						11 ♀						

qu'elle serait semblable à celle observée pour *B. muticus*. De plus, la présence en grand nombre de jeunes larves de petite taille dans les échantillons du mois d'avril (fig. 12 B) corrobore cette supposition. Ensuite, comme pour *B. muticus*, le nombre de larves diminue dans les prélèvements de fin d'année et les polygones de fréquence des tailles se ressemblent (fig. 12 A, B, C), ce qui rend l'interprétation difficile. Toutefois, on peut supposer qu'une seconde période de sortie de subimagos, toutes de petite taille, a lieu de juin à octobre, suivie par une troisième période de sortie, partielle, au cours des derniers mois. La forme des polygones de juillet à août 1967 (fig. 12 C) met en évidence la présence de deux populations de larves de taille différente, confirmant ainsi l'existence d'une seconde sortie de subimagos.

B. gemellus peut posséder comme *B. rhodani* trois périodes de sortie de subimagos, la troisième étant également partielle, mais décalée par rapport à cette espèce. Ainsi la première période de sortie s'étendrait de décembre à mars, la seconde d'avril à juillet et la troisième d'août à novembre. *B. gemellus* possède le nombre maximum de larves au dernier stade pendant les mois d'hiver, décembre à mars inclus. De plus, cette espèce est surtout abondante en amont, il est donc possible qu'elle n'apprécie pas les températures élevées du ruisseau; ceci est corroboré par le petit nombre de larves au dernier stade récoltées de juin à octobre.

MACAN (1957), HYNES (1961), THORUP (1963) signalent la présence de deux générations par an de *B. rhodani* avec une longue génération hivernale et une courte génération estivale. La première sortie, qui s'étend d'avril à mai-juillet selon les auteurs, donne des adultes de grande taille. Les subimagos de la génération estivale sortent de juillet à novembre et il s'agit d'individus de petite taille. HARKER (1952) remarque qu'il lui est impossible de déterminer le cycle de développement de *B. rhodani* uniquement par les mensurations larvaires; toutefois elle signale la présence de deux groupes de larves à l'avant-dernier stade. Cet auteur récolte les adultes tous les mois de l'année, sauf en janvier et février. BRETSCHKO (1965) note que la longue période de vol des adultes (fin mars à septembre) indiquerait un développement polyvoltin mais le petit nombre de larves récoltées ne lui permet pas de conclure. PLESKOT (1958) remarque que *B. rhodani* vole d'avril à octobre dans le Schwechat en Autriche et que les larves au dernier stade, de grande taille au printemps (7 à 9 mm), sont petites en septembre (5 à 6 mm) et augmentent à nouveau en octobre (7 à 7,5 mm). Enfin ELLIOTT (1967) observe que les sorties d'adultes de *B. rhodani* ont lieu tous les mois de l'année dans Walla Brook, ruisseau du Sud-Ouest de l'Angleterre. Toutefois, l'intensité des sorties varie considérablement au cours de l'année;

elles sont les plus faibles au cours de la période hivernale (novembre à mars ou décembre à février selon les années). Les individus de la génération d'hiver sont les plus grands (8 à 9,5 mm) et ceux de la génération d'été les plus petits (6 à 8 mm). Pour cet auteur, contrairement à tous les autres, la durée de la sortie de la génération d'été est plus longue (août à février) que celle de la génération d'hiver (mars à juillet), car les retardataires de la génération d'été sortent en hiver.

3.12. *Baetis scambus* Eaton, 1870.

Cette espèce d'Ephéméroptère n'est pratiquement présente qu'à la localité 4, la plus en aval du Lissuraga; elle n'a été récoltée qu'en 17 exemplaires au cours des trois années de prélèvements à deux des trois localités amont. Cette espèce a été déterminée d'après les adultes mâles capturés par piégeage (KIMMINS, 1954; MÜLLER-LIEBENAU, 1969). Les larves sont séparables très jeunes des autres larves de *Baetis* présentes dans le ruisseau (MACAN, 1950; MULLER-LIEBENAU, 1969). Le nombre d'insectes récoltés à leurs différents stades au cours des quatre années d'échantillonnage sont présentés dans le tableau 12. Les femelles de cette espèce, non séparables de celles de *B. rhodani* et *B. gemellus*, sont incluses dans le tableau 11 bis.

Les larves sont présentes dans les échantillons au cours des mois de janvier à novembre (fig. 14 A, B, C); elles sont parfois absentes au cours de ces mois (fig. 14 B, C), d'autant plus souvent que la taille de maille du filet de capture est grande. Le maximum de population larvaire se situe en été, de juin à septembre, et est constitué surtout de larves de petite taille (fig. 14 A, B). Les larves au dernier stade et les subimagos, ces dernières presque uniquement par piégeage, sont récoltées de mars à novembre (fig. 14 D, E). La diminution de la taille présentée chez ces derniers au cours des mois d'été est moins nette que chez les espèces précédentes, *B. scambus* étant une espèce plus petite.

D'après l'examen de la figure 14 on peut remarquer que les premières sorties de subimagos qui ont lieu de mars à mai sont relativement peu nombreuses et que, malgré cela, de nombreuses jeunes larves sont récoltées dans les échantillons dès le mois de juin, comme pour les autres espèces de *Baetis*. Les polygones de fréquence des tailles des larves montrent l'existence de deux populations surtout en juillet et août; c'est également à cette période (juin à août) que les larves au dernier stade et les subimagos sont les plus nombreuses, à la différence de toutes les autres espèces étudiées dans cet article.

FIG. 14. — Etude des populations naturelles de *Baetis scambus* Eaton prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.

A, B, C et D : même légende que pour la figure 8.

E : Nombre et taille des subimagos mâles capturées par piégeage de 1966 à 1968 (dont les adultes mâles ont pu être obtenus et déterminés).

— — — individus de la première génération (polygones en pointillés)

- - - - - individus de la seconde génération (polygones en hachures).

TABLEAU 12. — Nombre de larves et de subimagos mâles de *Baetis scambus* Eaton capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968 (*).

Différents stades	1965	1966	1967	1968
Larves diverses	152	178	29	
Larves au dernier stade	4 ♂ 1 ♀	1 ♂ 7 ♀	5 ♂ 5 ♀	
Subimagos et adultes obtenus en élevage	2 ♂ 1 ♀	0	0	
Subimagos ♂ capturées par piégeage		15	10	6
Subimagos ♂ capturées au filet			1	

(*) Il n'y a pas eu d'adulte mâle capturé au filet et les adultes femelles sont inclus dans le tableau 11 bis.

La détermination des stades ailés récoltés sur le terrain (piège-filet) est effectuée après l'obtention de l'adulte mâle.

Il est possible d'envisager la présence de deux générations par an. Les subimagos de la première génération sortiraient de mars à juin-juillet et celles de la seconde au cours de juillet à novembre. Les pontes des premiers adultes écloraient rapidement. On peut regretter ici l'absence d'une expérimentation sur le développement embryonnaire de cette espèce. Toutefois, DEGRANGE (1960) signale une durée d'incubation de 25 à 50 jours pour les œufs d'une ponte d'une femelle vierge soumis à une température variant de 16,3 à 4° C.

Pour LANDA (1968), *B. scambus* est une espèce univoltine en Europe centrale. HYNES (1961) trouve des jeunes larves toute l'année au Pays de Galles, mais la sortie des subimagos a lieu en juillet et août. ELLIOTT (1967) récolte des petites larves de *B. scambus* de mai à octobre; la densité des larves dans le benthos s'accroît graduellement jusqu'à un premier pic en juillet suivi par un second pic en octobre. Pour cet auteur, *B. scambus* possède deux générations d'été; la première génération sort de mai à août et la seconde en octobre. PLESKOT (1958) étudiant une espèce voisine (*B. bioculatus*) remarque que les larves sont absentes en hiver et croit que cette espèce a deux générations rapides en été : une première dont les œufs se développent tout de suite et une seconde dont les œufs sont en diapause pendant l'hiver.

3.2. Développement d'*Ephemerella ignita* (PODA, 1761).

Les larves et les adultes de cette espèce ont été déterminés à l'aide des ouvrages de MACAN (1961) et de KIMMINS (1954).

Il est très curieux de constater qu'il y a des larves inférieures à 1 mm tous les mois de l'année (fig. 15) lorsque la taille de la maille utilisée permet leur récolte. Les larves au dernier stade sont présentes dans les prélèvements pendant huit mois (mars à octobre) avec un maximum en avril ou mai. Les captures de subimagos s'échelonnent aussi d'avril à octobre avec un maximum en avril, mai ou juin selon les années et la technique de capture. Un seul jour de chasse a été effectué au début du mois de mars en 1967 et les premières subimagos ont été prises au début du mois d'avril. Les premières subimagos ont été capturées au filet en février et mars en 1966 et en mars 1968. Les nombres d'insectes capturés aux différents stades au cours des quatre années de prélèvements sont présentés dans le tableau 13.

Ephemerella ignita est une espèce très commune, dont le cycle de développement a été étudié de nombreuses fois en Europe (DURKEN, 1923; MACAN, 1957; PLESKOT, 1958 et 1961; MÜLLER-LIEBENAU, 1960; HYNES, 1961; MAITLAND, 1965 et ELLIOTT, 1967). Tous ces auteurs ont remarqué que dans leurs échantillons, les

FIG. 15. — Etude des populations naturelles d'*Ephemerella ignita* (Poda) prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968 (même légende que pour la figure 2). Les polygones en pointillés correspondent à la génération univoltine; la partie hachurée des polygones correspond à la seconde génération partielle estivale.

TABLEAU 13. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes d'*Ephemerella ignita* (Poda) capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968.

Différents stades	1965	1966	1967	1968
Larves diverses	1 758	2 514	1 785	
Larves au dernier stade	31 ♂ 33 ♀	36 ♂ 33 ♀	47 ♂ 36 ♀	
Adultes obtenus en élevage	10 ♂ 8 ♀	18 ♂ 26 ♀	5 ♂	
Subimagos capturées par piégeage		2 ♂ 11 ♀	14 ♂ 8 ♀	8 ♂ 5 ♀
Subimagos capturées au filet			52 ♂ 58 ♀	
Adultes capturés au filet			2 ♂ 72 ♀	

larves de cette espèce, qui a une génération par an, sont présentes essentiellement pendant les mois d'avril à septembre et que la période de vol des adultes s'étend des mois de juin à septembre. Pour ces auteurs, *E. ignita* a un développement larvaire rapide en fin de printemps et en été avec un repos ou une diapause au stade œuf le reste de l'année.

Mais un certain nombre d'observations ont été faites montrant en particulier qu'on pouvait trouver des larves en dehors de la période mentionnée habituellement. PLESKOT (1958) signale que les larves âgées sont présentes jusqu'en octobre dans le Schwechat en Autriche. HYNES (1961) trouve dans Afon Hirnant au Pays de Galles quelques spécimens isolés en octobre et novembre. ELLIOTT (1967) récolte des larves d'*E. ignita* dans les filets de dérive en septembre et novembre, bien après la fin de la période de vol. De plus, JENSEN, 1962 (cité par HYNES, 1961), trouve en janvier au Danemark après un automne doux, à la fois des jeunes larves et des larves au dernier stade. GLEDHILL, 1962 (cité par MAITLAND, 1965), capture des larves au dernier stade dans le sud de l'Angleterre à la fois en avril et août; MAITLAND remarque alors que *E. ignita* est capable de répondre à des conditions variables de température (et sans doute aussi de lumière), qui peuvent se produire à la fois dans le temps et dans l'espace. MACAN (1961) avait déjà signalé que cette espèce volait plus longtemps dans le sud de l'Angleterre; pour cet auteur cela serait dû, soit à une période d'éclosion plus longue, soit à la présence d'une seconde génération. Enfin, BERRIE et BASS¹ me précisent récemment que des larves d'*E. ignita* ont été trouvées pendant tout l'hiver dans le sud de l'Angleterre.

Par ailleurs, GUILLOUZIC (1965) signale que le Volp contient des larves de cette espèce tous les mois de l'année; des larves inférieures à 1 mm sont récoltées chaque mois. La ressemblance avec les populations larvaires du Lissuraga est frappante. Cet auteur conclut à un cycle annuel. La longue période de sortie des subimagos sur le Lissuraga (en fait 8 mois) fait penser qu'il y a plus qu'un cycle annuel, ce dont nous discuterons après avoir rappelé les modalités du développement embryonnaire.

On sait que, d'une façon générale dans le Lissuraga, la durée d'éclosion des œufs d'*E. ignita* est très longue et s'étend sur presque tous les mois de l'année (THIBAUT, à paraître *b*). Une partie des pontes déposées au début de la période de vol (mars à début mai) peut se développer rapidement et les larves éclosent au début du mois de juillet. On peut penser, compte tenu d'une part

1. Communication personnelle.

des observations des auteurs étrangers qui notent un développement larvaire rapide en été chez cette espèce, d'autre part de la présence de larves au dernier stade en automne¹, que ces larves représentent une génération estivale dans le Lissuraga. Il s'agit en fait d'une seconde génération qui peut être qualifiée de partielle puisqu'elle ne provient que d'une partie des œufs pondus au printemps. Le reste de ceux-ci et la majorité des œufs d'été éclosent surtout pendant l'automne; ceux d'automne éclosent au cours des derniers mois de l'année et après une courte interruption si la température de l'eau est basse, les éclosions reprennent et se poursuivent au cours du premier semestre de l'année suivante. L'ensemble de ces éclosions permet la constitution d'une population larvaire importante au cours des premiers mois de l'année (fig. 8 A, B, C) essentiellement formée de larves de petite taille.

La température de l'eau du Lissuraga est relativement élevée toute l'année, plus élevée que celle des cours d'eau étudiés par MACAN (1958 b) et MAITLAND (1966) où se trouve *E. ignita* et où des mesures ont été effectuées régulièrement toute l'année (THIBAUT, à paraître c). Elle permet au développement embryonnaire de se poursuivre jusqu'à son terme, c'est-à-dire l'éclosion des larves, pendant presque tous les mois de l'année. De plus, elle permet une croissance larvaire rapide au printemps, car aucune larve au dernier stade n'est présente dans le ruisseau en janvier et février, alors qu'elles sont très nombreuses en avril et mai (fig. 15 D). Par contre la croissance larvaire semble particulièrement faible au cours des mois d'octobre à janvier; peut-être la température de l'eau est-elle trop basse? Une action complémentaire de la photopériode n'est pas à écarter.

3.3. Développement de *Caenis macrura* Stephens, 1835.

Des exemplaires de cette espèce ont été adressés au Docteur MACAN (larves) et au Docteur KIMMINS (subimagos et adultes). Pour ces deux auteurs, l'espèce récoltée dans le Lissuraga appartient au groupe *macrura* mais présente quelques différences avec l'espèce type (taille et pigmentation). Selon KIMMINS², une révision du genre *Caenis* serait nécessaire avant de se prononcer définitivement sur cette espèce.

Les nombres d'insectes récoltés à leurs différents stades au cours des quatre années d'échantillonnage sont présentés dans le tableau 14.

Un très petit nombre de larves a été pris chaque mois dans les

1. Des larves au dernier stade d'*E. ignita* ont été récoltées dans le Lissuraga en 1970 jusqu'au mois de décembre.

2. Communication personnelle.

FIG. 16. — Etude des populations naturelles de *Caenis macrura* Stephens prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968. A, B et C : les larves récoltées au cours des trois années ont été groupées par mois sur le même graphique. D : Nombre de larves au dernier stade récoltées par mois de 1965 à 1967 ; somme des trois années. E, F : Nombre de subimagos capturées par piégeage de 1966 à 1968 (E) et au filet en 1967 (F).

TABLEAU 14. — Nombre de larves, de subimagos et d'adultes de *Caenis macrura* Stephens capturés sur le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968 (*).

Différents stades	1965	1966	1967	1968
Larves diverses	29	65	51	
Larves au dernier stade	4 ♂ 5 ♀	1 ♂ 1 ♀	13 ♂ 6 ♀	
Subimagos capturées par piégeage		0	1 ♂	0
Subimagos capturées au filet			3 ♀	
Adultes capturés au filet			4 ♀	

(*) Aucun adulte n'a été obtenu en élevage.

échantillons; aussi, comme pour *P. submarginata*, un seul polygone mensuel de fréquence des tailles des larves a été établi par mois, groupant les trois années de prélèvements. Les larves sont absentes dans les échantillons des mois de janvier; mais compte tenu de la taille des larves récoltées en décembre et en février (fig. 16 A, B, C), cela peut s'expliquer en grande partie par la rareté de cette espèce.

Les larves au dernier stade sont récoltées pendant une durée de sept mois (avril à octobre) avec un maximum au mois de juin (fig. 16 D); les subimagos et les adultes ont été capturés de septembre à novembre (fig. 16 E, F). Cette longue période de présence de larves au dernier stade et de stades ailés permet de supposer que cette espèce possède une seconde génération, au moins partielle, bien que le petit nombre de larves et la forme des polygones de fréquence ne permettent pas de conclure, d'autant plus que les jeunes larves ne sont pas séparables de *C. rivulorum*. LANDA (1968) signale que *C. macrura* possède deux générations par an en Europe centrale.

4. — DISCUSSION

Nous venons d'examiner les cycles de développement de 17 espèces d'Ephéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques. Une espèce est semivoltine, six sont univoltines et dix sont polyvoltines; parmi ces dernières, quatre espèces ont deux générations annuelles ou plus (*Baetidae*) et six présentent une seconde génération partielle (*Heptageniidae*, *Ephemerellidae* et *Caenidae*). En ayant présent à l'esprit que le travail de synthèse de LANDA (1968) a été effectué sur près de cinq fois plus d'espèces que sur le Lissuraga, il paraît toutefois intéressant de signaler l'inversion des proportions concernant les Ephéméroptères univoltins et polyvoltins entre les espèces du Lissuraga et celles d'Europe centrale. Le pourcentage d'espèces semivoltines est à peu près semblable (respectivement 5 et 6 pour cent); par contre, le pourcentage des espèces univoltines et polyvoltines est respectivement de 35 et 59 pour cent sur le Lissuraga alors qu'il atteint 70 et 25 pour cent en Europe centrale.

Si la mise en évidence des cycles de développement des espèces semi et univoltines est relativement aisée, il en va différemment pour les espèces polyvoltines. Il est toujours difficile de définir exactement le nombre de générations et pratiquement impossible de savoir à quelle génération peut appartenir un individu récolté à un moment donné, particulièrement dans les six derniers mois de l'année; on n'a, le plus souvent, que des présomptions.

Nous avons malgré tout essayé de déterminer les cycles de développement, avec le plus de précision possible; pour cela, différentes techniques d'échantillonnage ont été utilisées permettant d'obtenir des renseignements à tous les stades de développement (œuf, larve, subimago et adulte) des Ephéméroptères. Nous allons maintenant :

- comparer les différentes techniques utilisées;
- comparer la croissance des différentes espèces entre elles, dans le Lissuraga et dans les cours d'eau d'autres régions;
- essayer de mettre en évidence les facteurs responsables de la croissance larvaire des Ephéméroptères.

4.1. Comparaisons des différentes techniques utilisées.

Les larves de petite taille sont nettement plus nombreuses dans les échantillons de 1965 et 1966 par rapport à ceux de 1967. Il a été pris respectivement 4 435, 12 540 et 382 larves de 0 à 1,9 millimètre. Ce faible nombre de petites larves récoltées en 1967 peut être expliqué par la taille de maille du filet de Surber utilisée cette année-là (0,8 mm) comparativement aux deux années précédentes (0,25 mm). Ce fait corrobore les remarques des différents auteurs (MACAN, 1957; HYNES, 1961 et TANAKA, 1967) pour lesquels une grande taille de maille laisse plus facilement passer les petites larves.

La différence numérique observée entre les récoltes de 1965 et 1966 me paraît être due plus à une amélioration de la technique utilisée qu'à une population larvaire plus abondante en 1966. Une bande de mousse en matière plastique a été posée sous le cadre du filet de Surber dès le mois de janvier 1966, empêchant ainsi les petites larves de s'échapper sous le filet. De plus, les échantillonnages ont été effectués en deux fois à partir du mois de juin 1965; ceci a permis de réaliser les tris au laboratoire quelques heures après la récolte des échantillons, facilitant ainsi l'obtention d'animaux en meilleur état. Tout ceci s'est traduit, chez les Ephéméroptères semi et univoltins essentiellement, par l'apparition des larves de petite taille un mois plus tôt dans les échantillons de 1966 par rapport à 1965 (sauf *Torleya belgica*). Chez la plupart des espèces polyvoltines on note un accroissement plus précoce du nombre des larves de petite taille au printemps.

Chez deux espèces, la récolte de subimagos par piégeage supplée l'absence de larves au dernier stade dans les prélèvements. Chez *Ecdyonurus angelieri* aucune larve au dernier stade n'a été prise de mai à juillet des trois années d'échantillonnage. Par contre, 13 subimagos ont été capturées par piégeage au cours de ces trois

mois. Chez *Habrophlebia lauta*, l'absence de larves au dernier stade dans les récoltes au filet de Surber en 1966 a été compensée par la capture de 29 subimagos dans les pièges. Dans les deux cas, on peut penser que les larves au dernier stade étaient présentes dans le ruisseau mais elles n'ont pas été prises.

A l'inverse, aucune subimago de *Baetis rhodani* n'a été capturée par piégeage au cours du mois de septembre de 1966 à 1968 alors que sept larves au dernier stade furent récoltées de 1965 à 1967.

Le cycle de développement d'*Ephemerella ignita* a pu être analysé et compris surtout grâce aux résultats obtenus lors de l'étude expérimentale de la durée du développement embryonnaire dans les conditions naturelles.

Ces quelques exemples montrent que les différentes techniques utilisées sont complémentaires et que lorsque l'une d'entre elles est défailante ou insatisfaisante, une ou plusieurs autres peuvent la suppléer. Dans tous les autres cas, les résultats obtenus, soit par l'étude du développement embryonnaire, soit par l'étude des récoltes de larves et d'adultes, se complètent fort utilement. Toutefois, l'emploi d'un filet à vide de maille trop important (0,8 mm ici) semble à proscrire pour les études de cycles de développement. L'absence presque complète, pendant quelques mois, de larves de petite taille, pourrait conduire à une interprétation erronée du cycle de développement de plusieurs espèces.

4.2. Comparaison de la croissance des différentes espèces.

Connaissant les périodes de sorties des subimagos, de pontes des adultes et la durée du développement embryonnaire dans les conditions naturelles, il est possible d'établir la durée du développement larvaire. Cette durée de la vie larvaire, relativement facile à déterminer chez les espèces semi et univoltines, est beaucoup plus difficile à préciser chez les espèces polyvoltines du Lissuraga.

Chez *Ephemerella danica* (semivoltine) la vie larvaire s'échelonne pour la majeure partie de la population sur 22 ou 23 mois tandis que pour la partie supposée univoltine, elle pourrait atteindre 13 à 14 mois.

La vie larvaire s'étendrait sur 10 ou 11 mois pour les espèces univoltines : *Hadroleptoides modesta*, *Rhithrogena semicolorata*, *Torleya belgica*, *Caenis rivulorum*, *Paraleptophlebia submarginata* et une partie de la population d'*Habrophlebia lauta*; le développement larvaire serait raccourci de deux à trois mois pour le reste de la population de cette dernière espèce.

Chez les espèces polyvoltines on peut envisager deux cas selon que l'on a affaire à des espèces dont toute la population est polyvoltine (*Baetidae*) ou à des espèces dont une partie seulement de

la population est polyvoltine sur le Lissuraga, le reste conservant un développement univoltin (*Heptageniidae*) et *Ephemerella ignita*. Chez ces dernières, la durée de la vie larvaire pourrait être de huit à dix mois pour la partie univoltine de la population et le développement des individus de la seconde génération partielle de ces espèces s'effectuerait en cinq à six mois, durée comparable à ce qui est observé en Grande-Bretagne pour *E. ignita* (MACAN, 1957; MAITLAND, 1965). Les *Baetidae* pourraient avoir une vie larvaire plus courte : sept mois environ pour les larves qui hibernent et trois à cinq mois pour les larves d'été et d'automne de la seconde et troisième génération (chez les espèces où cette dernière peut exister).

La succession des polygones mensuels de fréquence des tailles permet de suivre la croissance larvaire de la plupart des espèces semi et univoltines; ceci est plus difficile chez les espèces polyvoltines. En effet, on ne peut remarquer une croissance de ces espèces qu'au printemps le plus souvent. Ensuite, les larves en fin de développement diminuent de taille au cours de l'été, puis augmentent à nouveau en automne. La diminution de la taille des subimagos d'Ephéméroptères qui sortent au cours de la période estivale (en dehors de la différence de taille qui existe entre les mâles et les femelles, ces dernières étant plus grandes que les mâles) a été le plus souvent signalée chez les polyvoltins. Mais ce phénomène se produit aussi chez certains Ephéméroptères univoltins (*Epeorus pleuralis* : MINSHALL, 1967 et *R. semicolorata* dans le Lissuraga) et a même été signalé chez les Plécoptères (KHOO, 1964; SCHWARZ, 1970).

MACAN (1957) et PLESKOT (1958) ont montré, essentiellement chez les *Baetidae*, que les individus de la seconde génération étaient plus petits que ceux de la première génération. Pour MACAN, la taille des adultes de *B. rhodani* évolue progressivement avec, certaines années, un chevauchement de générations puisqu'il récolte des individus de petite taille avant que ceux de la grande taille soient tous sortis. PLESKOT observe par contre une interruption estivale dans la période de vol des adultes de *B. rhodani* en Autriche entre les grands adultes de la première génération et les petits adultes de la seconde génération. Pour cet auteur, cette interruption serait due à la température trop élevée de son ruisseau en été (supérieure à 20° C).

Dans le Lissuraga, les mensurations des larves du dernier stade, des subimagos et des adultes montrent, chez la plupart des espèces polyvoltines, une diminution importante de la taille des individus du début, au milieu ou à la fin de la période de sortie. Cette variation de taille saisonnière est très faible chez *B. scambus* et *Ecdyonurus angelieri*. Chez les *Heptageniidae*, la taille reste petite

pendant tout l'automne alors qu'elle augmente vers la fin de la période de vol chez les *Baetidae*; PLESKOT (1958) avait déjà remarqué que les larves au dernier stade de *B. rhodani* étaient plus grandes en octobre (7 à 7,5 mm) qu'en septembre (5 à 6 mm) et presque aussi grandes que celles du printemps (7 à 9 millimètres).

Il est possible de supposer que les insectes plus petits effectueront leur développement larvaire plus rapidement; ce serait le cas des individus de la (ou les) génération (s) d'été des espèces polyvoltines. Toutefois, quantitativement ces individus des seconde ou troisième génération arrivant en fin de développement seront nettement moins nombreux qu'au printemps. Ainsi, l'évolution mensuelle du nombre de larves au dernier stade chez ces espèces présente un maximum important en mai, suivi (1965 et 1967) ou non (1966) par un second maximum en octobre, environ six fois plus faible.

En plus des fluctuations saisonnières de la taille, on peut mettre en évidence des variations saisonnières dans la vitesse de croissance. On remarque dans le Lissuraga, et ce fait a été signalé (MACAN, 1957; ELLIOTT, 1967 et MINSHALL, 1967), que la durée la présence des larves dans les échantillons est supérieure à la durée de la période de ponte. Or, si chez quelques espèces les éclosions tardives et échelonnées peuvent être présentes (*H. lauta*, *T. belgica* et *E. ignita*), cela ne se produit pas chez les autres espèces étudiées (THIBAUT, à paraître b). Cette longue durée de la présence des larves de petite taille dans les échantillons me semble due plus à une croissance ralentie sinon arrêtée qu'à des éclosions tardives.

Les larves de *H. modesta*, *R. semicolorata*, *P. submarginata*, *C. rivulorum* et *T. belgica* semblent présenter une croissance lente en été, de même que les larves univoltines des *Heptageniidae* polyvoltins. Pour ces espèces sauf *C. rivulorum*, la croissance se poursuit en hiver sur le Lissuraga. Ceci corrobore les observations de MACAN (1957) et PLESKOT (1958 et 1961). La croissance la plus importante paraît avoir lieu des mois de novembre à février pour *H. modesta* et elle est pratiquement terminée à la fin de l'hiver. Il est vrai que la température moyenne hebdomadaire de l'eau du Lissuraga n'a jamais été inférieure à 5° C de 1965 à 1969 (THIBAUT, à paraître c). La croissance larvaire semble la plus importante au printemps pour les autres espèces, en fin de développement larvaire également.

Les larves d'*E. danica*, *H. lauta*, *E. ignita* et de *Baetidae* présentent la croissance larvaire la plus importante au printemps et en été, quel que soit le stade de développement considéré. La croissance est lente en hiver pour toutes ces espèces sauf certains *Baetidae*. Les espèces estivales vraies semblent relativement

peu nombreuses (les trois espèces précédentes et *B. scamus* chez les *Baetidae*). Pour ces espèces la croissance est importante en été et bon nombre d'individus parviennent en fin de développement. Ceci ne se produit pas toutefois chez les trois autres espèces de *Baetidae* du Lissuraga. Si le nombre de larves au dernier stade de *B. muticus*, *B. rhodani* et *B. gemellus* présente un maximum important au printemps, ce nombre est beaucoup plus faible ensuite; il paraît même d'autant plus faible qu'après la ponte des premiers adultes de printemps, des quantités importantes de petites larves étaient présentes dans les récoltes de juin et juillet ainsi que l'avaient déjà remarqué MACAN (1957) et PLESKOT (1961) pour *B. rhodani*.

Les cycles de développement des Éphéméroptères du Lissuraga sont très semblables (pour les espèces concernées : *E. danica*, *H. modesta*, *E. ignita*, *H. lauta* et *T. belgica*) à ceux établis par GUILLOUZIC (1965) pour les mêmes espèces du Volp, cours d'eau des Prépyrénées. Par contre, on peut relever des différences importantes pour certaines espèces, pour toutes les espèces déjà étudiées dans divers cours d'eau européens. Les comparaisons relativement difficiles à établir par suite du petit nombre de données disponibles pour les mêmes espèces, peuvent se résumer ainsi pour les insectes du Lissuraga :

— Précocité dans la période de sortie des subimagos difficile à préciser mais que l'on peut évaluer de un à trois mois, chez toutes les espèces qui peuvent être comparées, sauf chez *H. lauta* et *E. danica*; on observe chez ces deux espèces un maintien de la période de la première sortie des subimagos. Cette fixité est accompagnée par un retard dans la dernière sortie des subimagos (un mois et demi environ). Chez *E. danica*, l'accélération du développement embryonnaire due à la température élevée de l'eau du Lissuraga, jointe à la croissance larvaire rapide en été chez cette espèce, permet d'envisager l'hypothèse d'une génération annuelle seulement pour les subimagos récoltées en août et septembre.

— Allongement de la période de sortie des subimagos de toutes les espèces polyvoltines du Lissuraga; les subimagos sont présentes sur ce ruisseau 8 (*E. ignita*) à 12 mois (*B. rhodani*) par an.

— Apparemment, pas de changement chez *Caenis macrura*.

L'allongement de la durée de la période de sortie des subimagos, associé à la précocité de ces sorties, conduit à une transformation du cycle de développement. Au développement larvaire rapide connu des *Baetidae* (MACAN, 1957), s'ajoute la durée la plus courte du développement embryonnaire des Éphéméroptères du Lissuraga (THIBAUT, à paraître b), favorisant ainsi, au moins en partie, la présence d'une troisième génération partielle chez *B. muticus*, *B. rhodani* et *B. gemellus*. Chez les *Heptageniidae* (sauf *R. semi-*

colorata) et *E. ignita*, il y a passage du monovoltinisme au polyvoltinisme sur le Lissuraga. Toutes les espèces univoltines, bien que sortant plus tôt sur le Lissuraga, gardent le même type de développement. Autrement dit, les différentes espèces, soumises aux mêmes facteurs, semblent réagir différemment.

4.3. Facteurs agissant sur la croissance larvaire des Éphéméroptères.

Deux faits semblent importants à signaler lorsqu'on examine la ressemblance des cycles de développement des espèces rencontrées dans le Lissuraga et dans le Volp et la différence observée entre les cycles du Lissuraga avec ceux établis dans d'autres cours d'eau européens :

1. Le Volp, situé approximativement à la même latitude que le Lissuraga, présente une évolution saisonnière de la température de l'eau comparable à celle du Lissuraga (BERTHÉLEMY, 1966) malgré une altitude légèrement supérieure; les sections des deux cours d'eau, où sont effectués les échantillons, coulent entre 530 et 240 m environ pour le Volp et 75 et 175 m pour le Lissuraga.

2. La température de l'eau du Lissuraga est plus élevée que celle d'autres ruisseaux à truites (THIBAULT, à paraître c).

La température relativement élevée de l'eau du Lissuraga en début d'année semble avoir une action favorable sur la croissance en fin de développement larvaire chez toutes les espèces qui présentent une sortie plus précoce des subimagos. HARKER (1952) avait déjà remarqué une semblable influence de la température printanière chez *Ecdyonurus torrentis* et *Rhithrogena semicolorata* de même que MINSHALL (1967) chez *Epeorus pleuralis*. Les larves augmentent de taille à cette époque de l'année et cette augmentation de taille des larves apparaît très nettement sur certaines figures. Mais la température est-elle le seul facteur responsable de cet accroissement de taille? On peut penser que non. En effet, au cours de cette période de croissance importante qui a lieu de février à avril, on note un allongement de la durée du jour et corrélativement, une importance de plus en plus grande des Diatomées dans le tube digestif des larves de nombreuses espèces du Lissuraga. On note alors la faible abondance des détritiques et particules minérales qui, le reste de l'année, constituent la majeure partie des aliments.

La température estivale élevée de l'eau agit en diminuant la taille des larves au dernier stade des espèces polyvoltines essentiellement. Cette taille semble suivre une évolution inversement proportionnelle à celle de la température de l'eau (THIBAULT, à paraître c). Mais ce facteur pourrait ne pas être le seul en cause;

PLESKOT (1961) a remarqué que des larves de *B. rhodani* étaient plus grandes dans des ruisseaux où le pH était supérieur à 7 tandis que les larves les plus petites se trouvaient dans les ruisseaux acides.

Si cette température élevée a une action favorable sur la croissance de certaines espèces (*E. danica*, *H. lauta*, *E. ignita*, *Baetidae* et la population polyvoltine des *Heptageniidae*) elle n'agit pas, semble-t-il, sur la croissance des larves de petite taille des autres espèces. Cette croissance retardée en été a déjà été envisagée (MINSHALL, 1967; MACAN, 1957; PLESKOT, 1958). Une action de la photopériode, liée ou non à la température, pourrait être envisagée, comme dans le cas de *Capnia bifrons*, Plécoptère hivernal (KHOO, 1964). La photopériode pourrait agir également dans le maintien de la date de sortie des subimagos d'*E. danica* et d'*H. lauta*.

Même si la température apparaît comme un des facteurs favorisant la présence du polyvoltinisme de nombreuses espèces sur le Lissuraga (diminution de la durée du développement embryonnaire), elle semble provoquer une mortalité importante en été chez certaines larves (*B. rhodani*, *B. gemellus* et *B. muticus*) ainsi que l'avaient déjà remarqué MACAN (1957) et PLESKOT (1961). Ces mortalités peuvent conduire (Schwechat : PLESKOT) ou non (Lissuraga) à une interruption dans la sortie des subimagos au moment où la température est la plus élevée.

La température peut limiter la fin de la période de sorties des subimagos (MACAN, 1960) alors que pour MINSHALL (1967), si la température influence le début de la période de sortie des subimagos, elle ne semble pas jouer à la fin de cette période et le rôle de la photopériode serait alors prépondérant. MACAN (1960) a montré que dans le district des lacs en Angleterre, la sortie de *R. semicolorata* s'achevait lorsque la température moyenne hebdomadaire de l'air atteignait 16° C environ et restait à ce niveau pendant deux semaines ou plus. Cette observation est corroborée sur le Lissuraga où cette température est atteinte puis maintenue à partir du 28 mai, 18 et 17 juin de 1966 à 1968 respectivement. Les captures par piégeage les plus tardives de subimagos coïncident approximativement avec ces dates : 24 mai au 4 juin. Il reste à signaler que 1966 ayant été une année plus chaude (THIBAUT, à paraître c), les sorties des subimagos ont été plus précoces et se sont achevées plus tôt qu'au cours des deux années suivantes. ELLIOTT (1967) récolte des larves d'*E. ignita* bien après la fin de la période de vol des adultes; pour cet auteur, la transformation en subimago serait empêchée par la chute de la température de l'eau. Dans le Lissuraga, des larves au dernier stade de cette espèce, les fourreaux alaires noirs, peuvent être récoltées jusqu'au mois de décembre

alors que les dernières subimagos ont été capturées à la fin du mois d'octobre.

L'action de la température a été surtout envisagée d'un point de vue quantitatif, par comparaison des valeurs atteintes à différents moments de l'année. Mais il est possible que les fluctuations quotidiennes jouent un rôle; elles sont les plus importantes sur le *Lissuraga* à la fin de l'hiver et au début du printemps (THIBAUT, à paraître c).

5. — CONCLUSION

La détermination des cycles de développement des Éphéméroptères (et vraisemblablement des insectes aquatiques) des eaux courantes peut se faire (au moins pour une première approche) à l'aide de récoltes mensuelles de larves et de stades ailés. Les larves seront récoltées à l'aide d'un filet à maille fine, 0,25 mm par exemple. Si les stades imaginaires sont aériens, ils seront capturés au moyen de pièges ou de filets. L'utilisation des filets, permettant de plus la capture des adultes, facilitera l'obtention de pontes fécondées (sinon, l'étude du développement embryonnaire devrait être réalisée au laboratoire par fécondation artificielle).

D'après les résultats obtenus sur le *Lissuraga*, il semble que le type de développement des Éphéméroptères puisse se déterminer assez facilement comme suit : une espèce semi ou univoltine peut se caractériser par une durée de la période de vol inférieure à six mois. La forme des polygones de fréquence des tailles des larves permet de séparer ces deux types de développement. Chez une espèce semivoltine on peut observer deux types de polygones par mois, au moins pendant quelques mois, alors qu'il n'y en a qu'un seul chez une espèce univoltine. Ces polygones montrent des formes différentes d'un mois à l'autre et leur juxtaposition permet de suivre la croissance de l'espèce considérée. La présence d'un développement de type polyvoltin est à envisager lorsque, pour une espèce donnée, la durée de la période de vol est supérieure à six mois et la forme des polygones de fréquence des tailles des larves est relativement semblable d'un mois à l'autre, résultant de la coexistence pendant presque tous les mois de l'année de larves de presque toutes les tailles. La diminution de la taille de certains stades (larves au dernier stade, subimagos et adultes) ne peut être utilisée avec certitude comme critère de la présence d'une seconde génération car elle existe également chez certaines espèces univoltines.

Nous avons pu mettre en évidence une périodicité saisonnière nette chez les Éphéméroptères du *Lissuraga*. Si on considère

l'ensemble des 17 espèces, on remarque que la fluctuation du nombre de larves au dernier stade présente un seul maximum, important, en mai essentiellement (*fig. 17*). Autrement dit, l'impact du polyvoltinisme parmi les populations larvaires d'Éphéméroptères est faible quantitativement, alors que qualitativement, il semble qu'un nombre plus élevé d'espèces parvient, sur le Lissuraga, à effectuer une seconde génération.

FIG. 17. — Fluctuations mensuelles du nombre de larves d'Ephéméroptères au dernier stade récoltées sur le Lissuraga lors des prélèvements au filet de Surber de 1965 à 1967.

L'action d'un certain nombre de facteurs a été envisagée et concerne essentiellement la température, la photopériode et l'alimentation. Ces facteurs sont des facteurs périodiques primaires (température et photopériode) et secondaires (alimentation). D'après les observations effectuées sur les récoltes réalisées dans les conditions naturelles, on peut remarquer que :

— Les circonstances les plus favorables pour la croissance des Éphéméroptères semblent se trouver être rassemblées à la fin de l'hiver, lorsque la température de l'eau s'élève, les amplitudes quotidiennes de cette température s'amplifient, la longueur du jour augmente et des Diatomées deviennent plus abondantes sur les cailloux du fond du ruisseau.

— La température estivale élevée de l'eau du Lissuraga (température moyenne hebdomadaire supérieure à 15° C pendant deux à cinq mois selon les années et l'endroit du ruisseau), tout en favorisant la diminution du développement embryonnaire de nombreuses espèces, semble néfaste pour un bon nombre de larves. C'est ainsi que chez les espèces univoltines, la croissance semble ralentie sinon arrêtée chez la majorité des espèces. Il en est de même pour les populations univoltines des *Heptageniidae*. Chez les *Baetidae*, cette action semble se traduire par une mortalité importante des larves, au moins chez *B. rhodani*, *B. gemellus* et *B. muticus*. La température estivale ne semble convenir qu'à *E. danica*, *E. ignita*, *H. lauta* et *B. scambus*.

— La croissance se poursuit en hiver chez presque toutes les espèces qui se développent difficilement en été. Elle est importante de novembre à février chez *H. modesta*.

On peut donc penser que les Éphéméroptères des cours d'eau à Salmonides sont des insectes adaptés aux conditions régnant habituellement dans ce type de cours d'eau, en particulier à une basse température, qui ne dépasse que rarement 15° C en été. Ceci n'est pas le cas du Lissuraga. Compte tenu du maintien et du changement de cycle observé chez les espèces du Lissuraga et des expériences déjà réalisées chez certains Plécoptères (KHOO, 1964) on peut envisager les hypothèses suivantes :

— Chez les *Heptageniidae* présentant une seconde génération partielle, la température de l'eau élevée à la fin de l'hiver favorise la sortie précoce des subimagos. La durée d'incubation des premières pontes est relativement courte, permettant ainsi aux premières larves d'entreprendre leur développement tôt dans l'année. Il est alors possible que les larves soient sensibles à la photopériode en dessous d'un stade de développement donné. Les larves ayant dépassé ce stade pourront continuer leur croissance larvaire, donnant naissance aux subimagos de la seconde génération. Les larves n'étant pas encore parvenues à ce stade seront sensibles à la photopériode et ne reprendront leur croissance qu'à l'automne.

— Les espèces qui restent univoltines sur le Lissuraga, bien qu'elles sortent plus tôt, semblent sensibles aux conditions inhibant leur développement quel que soit le stade atteint.

— Les *Baetidae* par contre continuent leur développement quelles que soient les conditions de photopériode et de température. Mais la température élevée de l'été provoquant une diminution de la teneur en oxygène dissous dans l'eau ainsi qu'une nourriture moins riche peuvent causer la mortalité d'un grand nombre de larves.

Il est indispensable maintenant d'entreprendre une étude expérimentale de ces facteurs afin de connaître avec précision le rôle

de chacun d'eux, à différents moments du cycle, nous permettant de comprendre puis d'envisager les cycles de développement des Éphéméroptères dans des régions climatiques semblables ou différentes de celles rencontrées sous nos latitudes.

Remerciements.

Les D^{rs} MACAN et KIMMINS ont bien voulu me confirmer la détermination respective de la larve et de l'adulte de *Caenis rivulorum*, je les en remercie vivement. Je remercie également le D^r LANDA qui, lors d'un court séjour à Biarritz, a bien voulu vérifier les déterminations d'*Habroleptoides modesta* et d'*Habrophlebia lauta*. Je remercie bien vivement le D^r MÜLLER-LIEBENAU et les D^{rs} SOWA, UJELHYI et ZELINKA qui ont bien voulu m'adresser du matériel larvaire de *Torleya* pour comparaison. Je prie les D^{rs} MÜLLER-LIEBENAU, SOWA, BERTHÉLEMY et THOMAS d'accepter mes plus vifs remerciements pour avoir bien voulu examiner avec attention respectivement le matériel *Baetis* (*B. rhodani*, *B. gemellus* et *B. scambus*), *Rhithrogena* (*R. semicolorata* et *R. picteti picteti*), *Epeorus* (*E. torrentium*) et *Ecdyonurus* (*E. angelieri* et *E. venosus*). Je remercie enfin MM. BERTHÉLEMY, CAUSSANEL, DÉCAMPS, MACAN et MISSONNIER d'avoir bien voulu relire ce texte et me faire part de leurs conseils et suggestions.

RÉSUMÉ

1. Les cycles de développement de 17 espèces d'Ephéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées (le Lissuraga) sont étudiés en utilisant les critères suivants déterminés après l'analyse des prélèvements mensuels échelonnés sur trois ans : nombre et mensuration des larves et des subimagos, durée du développement embryonnaire.

2. Une espèce est semivoltine : *Ephemera danica*.

3. Six espèces sont univoltines avec la période de sortie des subimagos commençant à la fin de l'hiver (*Rhithrogena semicolorata* et *Habroleptoides modesta*), au printemps (*Paraleptophlebia submarginata*, *Torleya belgica* et *Caenis rivulorum*) et en été (*Habrophlebia lauta*).

4. Dix espèces sont polyvoltines : quatre espèces d'Heptageniidae (*Epeorus torrentium*, *Rhithrogena picteti picteti*, *Ecdyonurus venosus* et *E. angelieri*) et une espèce d'Ephemerellidae (*Ephemerella ignita*) présentent une seconde génération partielle. Deux espèces semblent posséder deux générations par an (*Baetis scambus* et *Caenis macrura*) ; trois espèces de Baetidae (*Baetis muticus*, *B. rhodani* et *B. gemellus*) semblent présenter une troisième génération, vraisemblablement partielle.

5. Une étude comparative des cycles de développement déterminés chez les mêmes espèces, dans différentes régions d'Europe (Iles Britanniques et Europe centrale surtout) et dans le Lissuraga, conduit aux remarques suivantes pour le Lissuraga :

— précocité dans la période de sortie des subimagos variant de un à trois mois, chez toutes les espèces qui peuvent être comparées sauf chez *H. lauta* et *E. danica* ; on observe chez ces deux espèces un maintien de la période de première sortie des subimagos ainsi qu'un retard

de la dernière sortie des subimagos (un mois et demi environ). Chez *E. danica*, la possibilité d'une modification de cycle pour une petite partie de la population du Lissuraga (semivoltin en univoltin) est envisagée;

— allongement de la période de sortie des subimagos de toutes les espèces polyvoltines du Lissuraga; les subimagos sont présents sur ce ruisseau 8 (*E. ignita*) à 12 mois (*B. rhodani*) par an.

6. Le développement larvaire des Ephéméroptères univoltins du Lissuraga s'échelonne de 10 à 11 mois pour la plupart des espèces. La durée de vie larvaire atteint 22 à 23 mois ou 13 à 14 mois chez *Ephemera danica* seule espèce semivoltine, selon le type de développement.

7. Le développement larvaire des Ephéméroptères polyvoltins du Lissuraga est relativement rapide : en période estivale, il peut être de trois à cinq mois pour les Baetidae et de cinq à six mois pour les individus d'Heptageniidae et d'*E. ignita* de la seconde génération partielle; en période hivernale il peut varier de sept (Baetidae) à huit ou dix mois (Heptageniidae et *E. ignita*).

8. Le développement larvaire des Ephéméroptères du Lissuraga présente une périodicité saisonnière marquée; le rôle des facteurs périodiques primaires (températures et photopériode) et secondaires (nourriture) est discuté.

THE DEVELOPMENT OF MAYFLIES IN THE LISSURAGA, A TROUT STREAM IN THE PYRENEES-ATLANTIQUES

1. A study of the life-cycles of 17 species of mayfly in a Pyrenean trout stream (the Lissuraga) is based on the following criteria determined from a three-year series of monthly samples; number and size of the larvae and the subimagines, length of the embryonic development.

2. One species is semivoltine, *Ephemera danica*.

3. Six are univoltine with the emergence of the subimagines occurring at the end of the winter (*Rhithrogena semicolorata* and *Habroleptoides modesta*), in the spring (*Paraleptophlebia submarginata*, *Torleya belgica* and *Caenis rivulorum*) and in the summer (*Habrophlebia lauta*).

4. Ten are polyvoltine; four heptageniids (*Epeorus torrentium*, *Rhithrogena picteti picteti*, *Ecdyonurus venosus* and *E. angelieri*) and one ephemereid (*Ephemerella ignita*) produce a partial second generation. Two species seem to undergo two generations a year (*Baetis scambus* and *Caenis macrura*); three baetids (*Baetis muticus*, *B. rhodani* and *B. gemellus*) probably produce a third generation, most likely incomplete.

5. A comparison with the life cycles determined for the same species in other areas of Europe (mainly in Great Britain and Central Europe) allow the following remarks concerning the populations of the Lissuraga.

— The emergence of the subimagines is one to three months early for all the species compared, except for *H. lauta* and *E. danica*; in the two latter species, the onset of the emergence is similar, but the emergence is prolonged by about one month and a half. The possibility of a modification in the life cycle of a small portion of the population of *E. danica* (from semivoltine to univoltine) is considered.

— The emergence period is longer for all polyvoltine species in the Lissuraga; subimagines can be found for 8 (*E. ignita*) to 12 months (*B. rhodani*) a year.

6. The larval development of the univoltine species of the Lissuraga lasts in most species 10 to 11 months. It takes 22 to 23 months, or 13-14 according to the type of life-cycle in *Ephemera danica*, the only semivoltine species.

7. The larval development of the polyvoltine species in relatively rapid : in summer, it lasts 3 to 5 months in the Baetidae and 5 to 6 months in the Heptageniidae and in *E. ignita* of the second incomplete generation; in winter, it varies from 7 (Baetidae) to 8 to 10 months (Heptageniidae and *E. ignita*).

8. The development of the mayfly larvae of the Lissuraga is marked by a definite seasonal succession; the influence of the primary periodical factors (temperature and light) as well as the secondary factors (food) is discussed.

DER ENTWICKLUNGSZYKLUS VON EPHEMEROPTEREN DES LISSURAGA, EINES FORELLENBACHES DER ATLANTISCHEN PYRENÄEN

1. Es wurde der Entwicklungszyklus von 17 Eintagsfliegen des Lissuraga, eines Forellenbaches der Pyrenäen, untersucht. Folgende Kriterien wurden verwandt : Zahl und Abmessung der Larven und Subimagos sowie embryonale Entwicklungsdauer. Drei Jahre hindurch wurden monatlich Aufsammlungen und Bestimmung des eingetragenen Materials vorgenommen.

2. Eine Art, *Ephemera danica*, hat einen zweijährigen Entwicklungszyklus.

3. Der Entwicklungszyklus von sechs Arten ist einjährig. Die Schlupfzeit der Subimagos beginnt am Ende des Winters (*Rhithrogena semicolorata*, *Habroleptoides modesta*), im Frühling (*Paraleptophlebia submarginata*, *Torleya belgica* und *Caenis rivulorum*) und im Sommer (*Habrophlebia lauta*).

4. Zehn Arten haben mehrere Zyklen pro Jahr. Vier Arten der Heptageniidae (*Epeorus torrentium*, *Rhithrogena picteti picteti*, *Ecdyonurus venosus* und *E. angelieri*) sowie eine Ephemerelliidenart (*Ephemerella ignita*) haben noch eine partielle zweite Generation. Zwei Arten scheinen zwei Generation pro Jahr aufzuweisen (*Baetis scambus* und *Caenis macrura*), drei Baetidenarten scheinen eine wahrscheinlich partielle dritte Generation zu haben.

5. Eine vergleichende Untersuchung der Entwicklungszyklen an gleichen Arten und in verschiedene Regionen Europas (vor allem britische Inseln und Zentraleuropa) und in dem Lissuraga führt zu folgenden Feststellungen hinsichtlich der Fauna des Lissuraga :

— Vorverlegung des Schlupftermines der Subimagos bei allen Arten, die verglichen werden können, um einen bis zu drei Monaten, außer *H. lauta* und *E. danica*. Man beobachtet bei diesen beiden Tieren ein Beibehalten der ersten Schlupftermins und zugleich eine Verzögerung des letzten Schlupftermines um 1 1/2 Monate ungefähr. Bei *E. danica* hält man es für möglich, daß ein kleiner Teil der Population von zweijährigem zu einjährigem Generationszyklus übergegangen ist.

— Die Schlupfzeiten sind verlängert bei allen Arten mit mehr als einer Generation pro Jahr. Die Subimagos sind an diesem Bach an acht (*E. ignita*) bis zu zwölf Monaten (*B. rhodani*) des Jahres anzutreffen.

6. Die Larvalentwicklung der Ephemeropteren mit einer Generation pro Jahr dauert im Lissuraga zehn bis elf Monate bei den meisten der Arten. Die Dauer des Larvalstadiums erreicht *Ephemera danica*, der einzigen Art mit zweijährigem Entwicklungszyklus 22-23 bzw. 13-14 Monate.

7. Die Larvalentwicklung der Ephemeropteren mit mehreren Generationen pro Jahr ist in dem Lissuraga relativ rasch. In der warmen Jahreszeit dauert sie bei Baetiden drei bis fünf Monate, bei den Heptageniiden fünf bis sechs Monate. In der kalten Jahreszeit beträgt sie sieben (Baetidae) oder bis acht Monate (Heptageniidae und *Ephemerella ignita*).

8. Die Larvalentwicklung der Eintagsfliegen des Lissuraga ist von deutlicher jahreszeitlicher Periodizität gekennzeichnet. Die Bedeutung der primären (Temperatur, Photoperiode) und sekundären (Nahrung) Faktoren dieser Periodizität wird diskutiert.

TRAVAUX CITES

- ARMITAGE (K. B.). 1958. — Ecology of the riffle insects of the firehole river, Wyoming. *Ecology*, **39**, 4, 571-580.
- BERTHÉLEMY (C.). 1966. — Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (*Hydraena* et *Elminthidae*) des Pyrénées. *Annls Limnol.*, **2**, 2, 227-458.
- BERTHÉLEMY (C.), THOMAS (A.). 1967. — Note taxonomique sur *Epeorus torrentium* EATON, 1881 et *E. assimilis* EATON, 1885 (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Annls Limnol.*, **3**, 1, 65-74.
- BRETSCKO (G.). 1965. — Zur larvalentwicklung von *Cloeon dipterum*, *Cloeon simile*, *Centropilum luteolum* und *Baetis rhodani*. *Z. Wiss. Zool.*, **172**, 1/2, 17-36.
- BROWN (D. S.). 1961. — The life cycle of *Chloëon dipterum* L. (Ephemeroptera : Baetidae). *Entomologist*, 114-120.
- CAILLEUX (A.). 1954. — Limites dimensionnelles et noms des fractions granulométriques. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 6^e série, **4**, 643-646.
- CORBET (P. S.). 1958. — Temperature in relation to seasonal development of British Dragonflies (Odonata). *Proc. Xth Int. Congr. Ent.*, Montréal, 1956, **2**, 755-757.
- DEGRANGE (C.). 1955. — Étude morphologique de la nymphe et de l'imago d'*Ephemera glaucops* PICTET. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble*, **47**, 19-33.
- DEGRANGE (C.). 1957. — Deux *Caenis* nouveaux pour la faune française : *C. robusta* E T N et *C. rivulorum* E T N (Ephem.). *Bull. Soc. ent. France*, **62**, 3/4, 75-77.
- DEGRANGE (C.). 1960. — Recherches sur la reproduction des Éphéméroptères. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble*, **50/51**, 7-193.
- DURKEN (B.). 1923. — Die Postembryonale Entwicklung der Tracheenkiemen und ihrer Muskulatur bei *Ephemerella ignita*. *Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Tiere*, **44**, 439-614.
- ELLIOTT (J. M.). 1967. — The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. *J. Anim. Ecol.*, **36**, 2, 343-362.
- GAUTHIER (M.). 1934. — Étude descriptive de la nymphe de *Baetis pumilus* BURM. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble*, **25/26**, 167-175.

- GLEDHILL (T.). 1962. — Cité par MAITLAND (1965).
- GUILLLOUZIC (M.). 1965. — *Cycles de développement de quelques Éphéméroptères du Volp*. Dipl. ét. sp. Fac. Sci. Univ. Toulouse, 34 p.
- HAMILTON (A.L.). 1969. — On estimating annual production. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 5, 771-782.
- HARKER (J.E.). 1952. — A study of the cycles and growth rates of four species of mayflies. *Proc. R. ent. Soc. London*, Ser. A, **27**, 7/9, 77-85.
- HYNES (H.B.N.). 1961. — The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. *Arch. Hydrobiol.*, **57**, 3, 344-388.
- ILLIES (J.). 1952. — Die Mölle. Faunistisch ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im lipper Bergland. *Arch. Hydrobiol.*, **46**, 424-612.
- JENSEN (C.F.). 1956. — Cité par HYNES (1961).
- KHOO (S.G.). 1964. — Studies on the biology of *Capnia bifrons* (Newman) and notes on the diapause in the nymphs of this species. *Gewäss. Abwäss.*, **34/35**, 23-30.
- KIMMINS (D.E.). 1954. — A revised key to the adults of the British species of *Ephemeroptera*. *Scient. Publ. Freshwat. biol. Ass.*, **15**, 71 p.
- LANDA (V.). 1957. — Contribution to the distribution, systematic, development and ecology of *Habrophlebia fusca* (CURT.) and *Habrophlebia lauta* McLACHL. (*Ephemeroptera*). *Cas. csl. Spol., ent.*, **54**, 2, 148-156.
- LANDA (V.). 1968. — Developmental cycles of central european *Ephemeroptera* and their interrelations. *Acta ent. bohemoslov.*, **65**, 4, 276-284.
- LARSEN (R.). 1968. — The life cycle of *Ephemeroptera* in the lower part of Aurland river in Sogn and Fjordane, Western Norway. *Norsk ent. Tidsskr.*, **15**, 1, 49-59.
- LEHMKUHL (D.M.). 1968. — Observations on the life histories of four species of *Epeorus* in Western Oregon (*Ephemeroptera* — *Heptageniidae*). *Pan-Pacif. Ent.*, **44**, 2, 129-137.
- LESTAGE (J.-A.). 1916. — Contribution à l'étude des larves des Éphémères paléarctiques. *Annls Biol. lacustre*, **8**, 213-458.
- LYMAN (F.E.). 1955. — Seasonal distribution and life cycles of *Ephemeroptera*. *Ann. ent. Soc. Am.*, **48**, 380-391.
- MACAN (T.T.). 1950. — Descriptions of some nymphs of the British species of the genus *Baetis* (Ephem.). *Trans. Soc. Ent.*, **10**, 3, 143-166.
- MACAN (T.T.). 1955. — A key to the nymphs of the British species of the family *Caenidae* (Ephem.). *Entomologist's Gaz.*, **6**, 127-142.
- MACAN (T.T.). 1957. — The life histories and migrations of the *Ephemeroptera* in a stony stream. *Trans. Soc. Ent.*, **12**, 5, 129-156.
- MACAN (T.T.). 1958 a. — A comparison of the nymphs of the British species of the genus *Ephemera*. *J. Soc. Br. Ent.*, **6**, 1, 27-33.
- MACAN (T.T.). 1958 b. — The temperature of a small stony stream. *Hydrobiologia*, **12**, 2, 89-106.
- MACAN (T.T.). 1960. — The effect of temperature on *Rhithrogena semicolorata* (Ephem.). *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **45**, 2, 197-201.
- MACAN (T.T.). 1961. — A key to the nymphs of the British species of *Ephemeroptera*. *Scient. Publ. Freshwat. biol. Ass.*, **20**, 64 p.

- MAITLAND (P. S.). 1965. — The distribution, life cycle and predators of *Ephemerella ignita* Poda in the river Endrick, Scotland. *Oikos*, **16**, 1/2, 48-57.
- MAITLAND (P. S.). 1966. — *Studies on Loch Lomond. II. The fauna of the river Endrick*. 1 vol., 194 p., Blackie and Son Ltd., Glasgow.
- MIKULSKI (J.). 1938. — Notiz Über die Nymphen der Eintagsfliegen der Gattung *Torleya* Lestage. *Annls Mus. zool.*, **13**, 5, 33-39.
- MINSHALL (J.). 1967. — Life history and ecology of *Epeorus pleuralis* Banks) (*Ephemeroptera* : *Heptageniidae*). *Am. Midl. Natur.*, **78**, 2, 369-388.
- MOON (H. P.). 1938. — The growth of *Caenis horaria* (L.), *Leptophlebia vespertina* (L.) and *L. marginata* (L.) (*Ephemeroptera*). *Proc. Zool. Soc. London*, Ser. A, **108**, 507-512.
- MÜLLER-LIEBENAU (I.). 1960. — Eintagsfliegen aus der Eifel (*Insecta, Ephemeroptera*). *Gewäss. Abwäss.*, **27**, 55-79.
- MÜLLER-LIEBENAU (I.). 1969. — Revision der europäischen Arten der Gattung *Baetis* LEACH, 1815 (*Insecta, Ephemeroptera*). *Gewäss. Abwäss.*, **48/49**, 1-214.
- MUNDIE (J. H.). 1956. — Emergence traps for aquatic insects. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **7**, 1-13.
- MUNDIE (J. H.). 1964. — A sampler for catching emerging insects and drifting materials in streams. *Limnol. Oceanogr.*, **9**, 3, 456-459.
- PERCIVAL (E.), WHITEHEAD (H.). 1926. — Observations on the biology of the mayfly, *Ephemera danica* Müll. *Proc. Leeds. phil. lit. Soc.*, **1**, 136-148.
- PLESKOT (G.). 1958. — Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. *Wass. Abwäss.*, 1-32.
- PLESKOT (G.). 1961. — Die Periodizität der Ephemeropteren — Fauna einiger österreichischer Fließgewässer. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **14**, 1, 410-416.
- RAWLINSON (R.). 1939. — Studies on the life-history and breeding of *Ecdyonurus venosus* (*Ephemeroptera*). *Proc. zool. Soc. Lond.*, Ser. B, **109**, 377-450.
- SCHOENEMUND (E.). 1930. — Eintagsfliegen oder *Ephemeroptera*. *Tierwelt Dtl.*, **19**, 106 p.
- SCHWARZ (P.). 1970. — Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Setipalpia*-Arten (*Plecoptera*). *Arch. Hydrobiol.*, **67**, 1, 103-140.
- SOWA (R.). 1970. — Sur la taxonomie de *Rhithrogena semicolorata* (Curtis) et de quelques espèces voisines d'Europe continentale (Éphéméroptères : *Heptageniidae*). *Rev. Suisse zool.*, **77**, 4, 895-920.
- SPEITH (H.). 1936. — The life history of *Ephemera simulans* Walker in lake Wawasee. *Can. Ent.*, **68**, 12, 263-266.
- TANAKA (H.). 1967. — On the change of composition of aquatic insects resulting from difference in mesh size of stream bottom samplers. (En japonais, résumé anglais.) *Bull. Freshwat. Fish. Res. Lab. Tokyo*, **17**, 1, 1-6.
- THIBAUT (M.). 1970. — Mise en évidence d'un caractère sexuel secondaire chez les larves de *Caenis* (*Ephemeropt. Caenidae*). *Bull. Soc. ent. France*, **75**, 9/10, 229-231.
- THIBAUT (M.) (à paraître a). — Écologie d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga : 1 - Étude critique du milieu.
- THIBAUT (M.) (à paraître b). — Le développement embryonnaire des Éphéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga.

- THIBAUT (M.) (à paraître c). — Écologie d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga : 2 - Les fluctuations thermiques de l'eau; répercussion sur les périodes de sortie de quelques insectes aquatiques (Éphéméroptères, Plécoptères, Trichoptères).
- THOMAS (A.). 1968 a. — *Habrophlebia (Habroleptoides) berthelemyi*, n. sp. des Pyrénées (*Ephemeroptera*, *Leptophlebiidae*). *Annls Limnol.*, **4**, 2, 219-224.
- THOMAS (A.). 1968 b. — Sur la taxonomie de quelques espèces d'*Ecdyonurus* du Sud-Ouest de la France (*Ephemeroptera*). *Annls Limnol.*, **4**, 1, 51-71.
- THORUP (J.). 1963. — Growth and life cycle of invertebrates from Danish springs. *Hydrobiologia*, **22**, 1/2, 55-84.
- WATERS (T.F.). 1962. — A method to estimate the production rate of a stream bottom invertebrate. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **91**, 3, 243-250.