**CYCLES BIOLOGIQUES D'ELMIDAE
(COLÉOPTÈRES)
DE RUISSEAUX DES LAURENTIDES, QUÉBEC**
par Laurent LESAGE¹ et P. P. HARPER².

1. Cinq espèces d'Elmidae typiques de ruisseaux furent étudiées et chacune se développe sur un substrat particulier : *Stenelmis crenata* aux endroits sablonneux, *Optioservus ampliatus* parmi les gravillons, *Macronychus glabratus* sur les bois pourris immergés, *Promoresia tardella* dans les mousses aquatiques et *Oulimnius latiusculus* sur les fonds de gravier mêlés avec du sable.

2. Ce sont des microphages qui se nourrissent de débris végétaux (30-90 %) et de Diatomées (10-70 %).

3. Le nombre de stades larvaires varie d'une espèce à l'autre : 8 chez *S. crenata*, 7 chez *O. ampliatus*, 6 chez *M. glabratus* et *P. tardella* et 5 chez *O. latiusculus*.

4. Les stades larvaires se distinguent surtout par la longueur du prothorax ou du 9^e segment abdominal et par l'ornementation tégumentaire.

5. La longueur minimale du cycle biologique de ces espèces semble être de trois années, peut-être quatre même chez *S. crenata*, dont deux à l'état larvaire (trois chez *S. crenata*) et une à l'état adulte.

6. Les œufs sont pondus au cours de l'été et la majorité éclosent en août.

7. La première année, les larves se développent jusqu'au stade III et passent l'hiver à ce stade, car à 0 °C, la croissance est arrêtée ou du moins extrêmement ralentie.

8. Les larves atteignent leur plein développement du printemps à l'automne de la deuxième année et passent de nouveau l'hiver à l'état larvaire.

9. Ces larves de dernier stade quittent l'eau au printemps pour la nymphose qui a lieu de juin au début d'août, sous les débris végétaux du bord de l'eau.

10. Les imagos émergent surtout en août et doivent attendre jusqu'à l'été de la troisième année avant de se reproduire.

**Life cycles of Elmidae (Coleoptera)
inhabiting streams of the Laurentian Highlands, Quebec.**

1. Five stream-dwelling elmids species were studied and each lives in a particular substratum : *Stenelmis crenata* on sandy bottoms, *Optioservus ampliatus* within gravel, *Macronychus glabratus* on submerged decaying wood, *Promoresia tardella* among aquatic mosses and *Oulimnius latiusculus* in mixtures of gravel and sand.

2. All are microphagous and eat decaying vegetable materials (30-90 %) and diatoms (10-70 %).

3. The numbers of larval instars differ from species to species : 8 instars for *S. crenata*, 7 for *O. ampliatus*, 6 for *M. glabratus* and *P. tardella*, and 5 for *O. latiusculus*.

1. Nouvelle adresse : Department of Biology, University of Waterloo, Ontario N2L 3G1.

2. Département des Sciences biologiques, Université de Montréal, C. P. 6128 Québec, Canada.

4. The more useful characters for the identification of the instars are the length of the prothorax or the 9th abdominal segment and the cuticular features.

5. The life cycle of the species seems to last at least three years and perhaps four for *S. crenata*, two of which as larvae (three for *S. crenata*) and one as adults.

6. Eggs are laid during mid-summer and most hatch in August.

7. The first year, the larvae develop to the instar III and overwinter at this stadium as growth is stopped or extremely reduced at 0 °C.

8. The larvae complete their growth during the summer of the second year and overwinter again as last instar larvae.

9. In the next spring, these last instar larvae leave the water and pupate under debris along the banks between June and August.

10. Adults emerge in August, but have to wait for the following summer before mating and ovipositing.

INTRODUCTION

Une étude de la distribution des Elmidae (= Elminthidae) du Québec (LeSage et Harper 1975) nous a fait connaître les cinq espèces les plus communes de cette région : *Stenelmis crenata*, *Optioservus ampliatus*, *Promoresia tardella*, *Macronychus glabratus* et *Oulimnius latiusculus*.

Après la description des nymphes de ces espèces (LeSage et Harper 1976) et de leurs larves (LeSage et Harper 1977), nous présentons maintenant un aperçu de leur écologie. Cette étude répond à un besoin déjà souligné par plusieurs auteurs (Sinclair 1964 ; Brown 1972 ; Bournaud et Thibault 1973) et concerne principalement les microhabitats, le régime alimentaire des larves et leur croissance, le nombre de stades larvaires, la période de nymphose et l'émergence des adultes.

1. — COURS D'EAU ÉTUDIÉS

Les ruisseaux étudiés se situent dans un rayon d'une dizaine de kilomètres autour du village de Saint-Hippolyte (45°56' N, 74°01' W), comté de Terrebonne (fig. 1). Cette région fait partie du plateau laurentien, caractérisé par des montagnes peu élevées où coulent des eaux légèrement acides. Le territoire sur lequel sont localisées les stations de prélèvement est surtout voué à la récréation et à la villégiature. Les eaux n'y sont pas polluées, bien que la construction continuelle de nouveaux chalets conduise inévitablement au déboisement des abords des lacs et des cours d'eau, les rendant plus vulnérables à l'érosion et à la pollution domestique.

Deux exigences présidaient au choix des stations de prélèvement :

1° les Elmides devaient être assez abondants pour permettre un échantillonnage régulier pendant 15 mois ;

2° il devait n'y avoir qu'une espèce par genre afin d'associer avec certitude les larves et les imagos.

Une station correspond à une section de ruisseau d'environ 10 mètres de longueur ; le substrat y est à peu près uniforme. Comme les stations de prélèvement ont déjà été décrites en détail (LeSage 1976), nous n'en donnerons ici que les caractéristiques principales.

FIG. 1. — Région étudiée. Les quatre stations de prélèvement sont indiquées ainsi que les principaux lacs et rivières de la région de Saint-Hippolyte. Le territoire de la Station de Biologie de l'Université de Montréal (SBUM) est encadré par des pointillés.

STATION 1.

Il s'agit de l'émissaire du lac Léonard ($45^{\circ}55' \text{ N}$, $74^{\circ}01' \text{ O}$). Le ruisseau coule sur un lit de sable (10 %), de gravillons (15 %) et de cailloux (75 %) tout en longeant de grosses pierres dont les parties immergées recouvertes de mousses aquatiques (*Fontinalis* ssp.) abritent une riche population de *Promoresia tardella*. Largeur, 2-7 m ; profondeur, 0,10-1,5 m (minimum au mois d'août — maximum à la crue printanière, en mai).

STATION 2.

Ce ruisseau est l'émissaire du lac Bertrand (45°51' N, 73°59' O) et le fond est couvert de cailloux (10 %), de gravier (50 %) et de sable (40 %). Largeur 1,5 - 3 m ; profondeur 0,05 - 1 m.

STATION 3.

Il s'agit de l'émissaire du lac Croche (45°59' N, 74°00' O), sur le territoire de la Station de Biologie de l'Université de Montréal (SBUM). Des débris de bois, provenant d'un ancien barrage de castors, déposés sur un fond pierreux ont favorisé le développement d'une importante population de *Macronychus glabratus*. Largeur, 1 - 6 m ; profondeur, 0,05 - 0,25 m.

STATION 4.

L'émissaire du lac Pitt (46°01' N, 74°02' O) est caractérisé par un fond de gravier mis à nu à plusieurs endroits. Largeur, 1 - 5 m ; profondeur, 0,10 - 1,25 m.

Caractéristiques physico-chimiques de l'eau.

A cause de la taille assez faible des ruisseaux, les variations de température suivent de près les fluctuations atmosphériques journalières et saisonnières (fig. 3).

La concentration en oxygène dissous s'approche du point de saturation ($\geq 75\%$) (fig. 2). Les autres principales caractéristiques de l'eau correspondent à celles rencontrées, en général, dans les cours d'eau des Laurentides : le pH varie de légèrement acide à légèrement basique (6,3-7,4) ; les quantités de nitrates ($\leq 0,5$ mg/l) et de carbone organique (≤ 21 mg/l) sont faibles, tandis que celles des phosphates deviennent parfois relativement élevées ($\leq 0,11$ mg/l) ; la conductivité moyenne varie de faible à moyenne (22-200 $\mu\text{mhos/cm}$).

FIG. 2. — Oxygénation de l'eau, à la Station 2, de juillet 1974 à juillet 1975. Cercles : pourcentage de saturation en oxygène. Carrés : concentration en oxygène dissous (mg/l).

2. — MÉTHODES

La méthode du « kick sample » de Hynes (1961) a été adoptée parce qu'elle s'avérerait facile d'emploi, même durant l'hiver. Pendant 5 minutes, les insectes étaient délogés en remuant vigoureusement le fond avec le pied, le filet placé immédiatement en aval pour les recueillir. De plus, selon les recommandations de Cummins (1962), deux filets de mailles différentes (15 et 37 mailles/cm) furent utilisés successivement afin d'éviter la sélectivité due à la taille des

Fig. 3. — Variation de la température de l'eau à la Station 2 (cercles) et variation de la température atmosphérique à la station météorologique de la SBUM (carrés), de juillet 1974 à juillet 1975. Les valeurs de la température atmosphérique correspondent à la moyenne mensuelle, celles de la température de l'eau sont des maxima journaliers.

mailles (Hynes 1961), soit deux minutes avec le filet à mailles larges et trois avec l'autre. Le matériel prélevé a été fixé immédiatement sur le terrain dans le formol et trié à l'aide de pincettes fines sous la loupe binoculaire, à un grossissement de $12\times$.

La méthode classique de la mesure de la capsule céphalique pour déterminer la croissance des larves est peu commode dans le cas des Elmidae. En effet, les larves meurent habituellement dans une position arquée, reposant sur le côté ; étant peu flexibles elles sont, de surcroît, d'une manipulation difficile. La mesure du prothorax a été retenue car ce segment est toujours bien dégagé et fortement sclérifié ; il n'est pas, de plus, sujet au télescopage, comme le 9^e segment abdominal. Les mesures ont été prises à l'aide d'un oculaire micrométrique sous un grossissement de $50\times$.

L'utilisation des caractères de l'ornementation tégumentaire (e.g. tubercules piligères) exige le montage des tergites entre lame et lamelle. Leur examen a été fait à un grossissement de $400\times$ et les nombres de tubercules piligères rapportés dans le texte sont ceux observés chez deux ou trois larves, tandis que les figures (fig. 5 c, 10 c, 14 c, 17 c, 20 c) ont été construites en utilisant la moyenne de ces valeurs.

L'analyse du contenu stomacal s'est faite en extrayant en premier lieu celui-ci du tube digestif. Cette matière a été étendue le plus uniformément possible dans une goutte d'un mélange d'acide polyvinyle, de lactophénol et de rose de lignine (Beirne 1963) et conservée entre lame et lamelle. Nous avons procédé à l'examen et à l'identification des particules, sous le microscope, à un grossissement de $400\times$. Les pourcentages rapportés plus loin proviennent du décompte des particules dans 50 champs choisis au hasard, soit 5 champs par contenu stomacal et chez 10 larves.

3. — RÉSULTATS

3.1. — COMPOSITION DE LA FAUNE DES COLÉOPTÈRES

Le tableau 1 rapporte le nombre total de Coléoptères (larves et adultes) récoltés pendant 13 mois à chaque station.

La prédominance des Elmidae est évidente : 97,5 % de l'ensemble ; en outre, chaque station est caractérisée par la présence d'une ou deux espèces très abondantes.

Parmi les Coléoptères, autre que les Elmidae, trois espèces seulement ont une importance non négligeable.

Psephenus herricki a été récolté en petit nombre, mais régulièrement à la Station 2. Les adultes de cette espèce recherchent les pierres émergeant de l'eau et lavées par intermittence par le courant (Matheson 1914 ; Murvosh 1971). Larves et adultes bénéficient donc d'un milieu favorable, puisque de telles pierres pointent ici et là dans le ruisseau de la Station 2.

Les larves d'*Anchytarsus bicolor* sont surtout nombreuses à la Station 3 à cause de la grande quantité de bois pourri dont elles se nourrissent (Bertrand 1972).

TABLEAU I. — Nombre de Coléoptères (larves et adultes) récoltés à chaque station.

	Station 1		Station 2		Station 3		Station 4	
	A	L	A	L	A	L	A	L
ELMIDAE								
<i>Ancyronyx variegata</i> (Germar)	—	—	—	—	1	—	—	—
<i>Dubiraphia quadrinotata</i> (Say)	15	58	11	3	—	—	10	4
<i>Dubiraphia vittata</i> (Melsheimer)	3	5	—	—	—	—	—	—
<i>Dubiraphia</i> sp.	—	—	—	—	—	3	—	—
<i>Macronychus glabratus</i> Say	1	6	2	6	133	1 405	2	14
<i>Optioservus ampliatus</i> (Fall)	20	282	169	5 800	—	4	396	2 491
<i>Optioservus trivittatus</i> (Brown)	1	—	—	—	—	—	8	—
<i>Oulimnius latiusculus</i> (LeConte)	67	406	296	507	—	—	—	1
<i>Promoresia tardella</i> (Fall)	379	2 714	12	89	1	5	8	65
<i>Stenelmis crenata</i> (Say)	5	38	362	5 097	46	390	6	262
DRYOPIDAE								
<i>Helichus basalis</i> LeConte	—	—	1	—	—	—	—	—
PSEPHENIDAE								
<i>Ectopria nervosa</i> (Melsheimer)	—	6	—	8	—	1	—	—
<i>Psephenus herricki</i> (De Kay)	—	5	1	235	—	—	—	2
PTILODACTYLIDAE								
<i>Anchytarsus bicolor</i> (Melsheimer)	—	7	—	1	—	137	—	—
DYTISCIDAE								
<i>Bidessus affinis</i> (Say)	7	—	3	—	2	—	—	—
HYDROPHILIDAE								
<i>Cymbiodyta vindicata</i> (Fall)	—	—	—	—	1	—	—	—
LIMNEBIIDAE								
<i>Hydraena pennsylvanica</i> Kies.	3	—	—	—	—	—	—	—
Nombre d'espèces	12	11	10	9	6	7	6	7
Nombre total de spécimens	501	3 527	857	11 746	184	1 945	430	2 839

Les algues filamenteuses qui croissent parmi les mousses aquatiques de la Station 1 attirent probablement les *Bidessus* qui leur sont généralement associés (Young 1954).

Quelques espèces — *Helichus basalis*, *Ectopria nervosa*, *Cymbiodyta vindicata*, *Hydraena pennsylvanica* — sont considérées comme accidentelles, car elles représentent moins de 0,01 % de l'ensemble.

3.2. — MICROHABITATS

Stenelmis crenata vit tant dans les grands cours d'eau que dans les petits, mais préfère les ruisseaux. Dans ces derniers, il fréquente surtout les endroits sablonneux comme à la Station 2 où il représente 44,18 % des Elmidae.

On peut établir facilement une corrélation entre l'abondance des *Optioservus ampliatus* et la quantité de gravillons dans le substrat (fig. 8) : ils constituent moins de 1 % des Coléoptères à la Station 3, 7,21 % à la Station 1, 47,38 % à la Station 2 et 88,31 % à la Station 4.

Promoresia tardella fréquente les mousses aquatiques et est la seule parmi les espèces étudiées à coloniser vraiment ce milieu.

Macronychus glabratus recherche plutôt les endroits bien pourvus de bois pourri comme à la Station 3.

Oulimnius latiusculus habite principalement les mélanges de gravier et de sable comme à la Station 2 (6,37 %) ou à la Station 1 (11,3 %) et, dans de tout petits ruisseaux, on peut en trouver plusieurs milliers par mètre carré.

3.3. — RÉGIME ALIMENTAIRE

Les larves de *S. crenata* se nourrissent principalement de débris végétaux (90 %) et de Diatomées (10 %), *Navicula* et *Synedra* ; près de 50 % du volume ingéré est constitué de sable.

Celles d'*O. ampliatus* consomment 50 % de Diatomées (*Achnanthes*, *Diatoma*, *Eunotia*, *Gomphonema*, *Navicula*) et 50 % de débris végétaux ; elles ingèrent aussi, en volume, 25 % de sable.

Celles de *P. tardella* ont un régime alimentaire constitué de 70 % de Diatomées (*Diatoma*, *Eunotia*, *Gomphonema*, *Navicula*, *Tabellaria*, *Synedra*) et de 30 % de débris végétaux accompagnés parfois d'un peu d'algues filamenteuses ; les grains de sable représentent 25 % du volume ingéré.

Les larves de *M. glabratus* sont nettement xylophages, les feuilles mortes comptant pour moins de 5 % de la diète.

Enfin, les larves d'*O. latiusculus* se nourrissent surtout de débris végétaux (90 %) et de Diatomées (*Navicula*) ; le sable constitue environ 10 % du volume ingéré.

3.4. — DISTINCTION DES STADES LAVAIRES ET CYCLES

FIG. 4. — Neuvième segment abdominal (vue dorsale) de la larve de stade I.
A, *Oulimnius latiusculus* ; B, *Stenelmis crenata* ; C, *Promoresia tardella* ;
D, *Optioservus ampliatus* ; E, *Macronychus glabratus*.

3.4.1. — *Stenelmis crenata* (SAY).

STADES LARVAIRES.

La mesure de la longueur du prothorax de plus de 5 000 larves révèle l'existence de 8 stades larvaires (fig. 5). En coordonnées semi-logarithmiques la longueur du prothorax et du 9^e segment abdominal évoluent selon la courbe classique de croissance des

larves d'insectes (fig. 6 a et 6 b). Enfin, le nombre de tubercules piligères double d'un stade à l'autre (fig. 6 c) et leur forme s'arrondit.

Les larves nouvellement écloses s'identifient facilement par leur taille et surtout par les grosses soies apicales du 9^e segment abdominal (fig. 4) qui sont perdues au stade suivant. Les autres stades se différencient principalement par la taille du prothorax et l'ornementation tégumentaire. La larve de dernier stade de *S. crenata* ayant déjà été décrite en détail (LeSage et Harper 1977), nous ne donnerons ici que les caractères les plus utiles pour la séparation des huit stades larvaires.

FIG. 5. — Fréquence des longueurs du prothorax (en unités micrométriques) des larves de *Stenelmis crenata*, à la Station 2. (1 unité micrométrique = 0,02 mm.)

Stade I. — Longueur du prothorax, 0,14-0,16 mm. Les caractères importants se trouvent sur le 9^e segment abdominal dont l'extrémité des dents postérieures est bilobée (fig. 4 b) ; les lobes externes, plus grands, portent une très grosse soie apicale, alors que les lobes internes, plus petits, sont munis d'un phanère ramifié plus court. Une paire de soies latérales près de l'apex du 9^e segment abdominal. Trois paires de phanères ramifiés latéraux : deux paires vers le milieu et une paire après les grosses soies latérales. Enfin, deux autres paires de phanères ramifiés dorsaux à l'apex. Surface des tergites recouverte entièrement par des aspérités en dents de scie. Un ou deux tubercules piligères très petits sur le premier tergite abdominal.

Stade II. — Longueur du prothorax, 0,18-0,20 mm. Dents postérieures du 9^e segment abdominal simple ; surface dorsale de ce segment ornée de 15-18 tubercules piligères très asymétriques, dont l'une des moitiés est arrondie et l'autre pointue ; il y a aussi une rangée dorso-latérale de 12-14 épines qui

correspondent, en fait, à des tubercules piligères très modifiés. On trouve 2-3 tubercules piligères pointus à chaque angle latéro-postérieur des tergites ; ailleurs sur les tergites, de petits phanères ramifiés annoncent les futurs tubercules piligères.

Stade III. — Longueur du prothorax, 0,22-0,26 mm. Les épines latérales du 9^e segment abdominal, au nombre de 20-24, sont distribuées sur 2-3 rangées plus ou moins distinctes ; la partie dorsale est ornée de 25-28 tubercules pointus. Les aspérités en dents de scie visibles sur toute la surface des segments. Quelques grandes cellules polygonales apparaissent à la base des segments. Sur les tergites, il y a 12-16 tubercules piligères asymétriques et encore pointus.

Stade IV. — Longueur du prothorax, 0,28-0,32 mm. Les épines latérales du 9^e segment abdominal sont moins grosses de sorte qu'elles se confondent avec les tubercules piligères pointus dorsaux, au nombre de 50-60. Aspérités en dents de scie moins distinctes, mais présentes encore sur toute la surface des

FIG. 6. — *Stenelmis crenata*. A, Croissance du prothorax chez les larves ; B, Croissance du 9^e segment abdominal chez les larves ; C, Apparition des tubercules piligères sur la partie discale du premier tergite abdominal, aux différents stades larvaires.

tergites, sauf à la base où les cellules polygonales forment maintenant une bande étroite. Tubercules piligères asymétriques, pointus, au nombre de 24-32 sur le 1^{er} tergite abdominal.

Stade V. — Longueur du prothorax, 0,34-0,40 mm. Environ 100 tubercules piligères pointus sur le 9^e segment abdominal. Les aspérités en dents de scie se rencontrent sur le deuxième tiers des tergites. Cellules polygonales plus nombreuses et mieux définies qu'au stade précédent. Environ 48-56 tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal ; les tubercules sont moins asymétriques et moins pointus.

Stade VI. — Longueur du prothorax, 0,42-0,50 mm. On ne voit plus d'aspérités en dents de scie sur les tergites ; à leur place apparaissent de nombreux petits mamelons cuticulaires. Entre 100-130 tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal.

Stade VII. — Longueur du prothorax, 0,52-0,64 mm. Les 180-200 tubercules piligères du 1^{er} tergite abdominal ont presque acquis leur forme définitive.

Stade VIII. — Longueur du prothorax, 0,66-0,92 mm. Environ 400 tubercules piligères asymétriques, mais non pointus, distribués sur toute la surface des tergites. Stigmates abdominaux coniques et ouverts.

CYCLE BIOLOGIQUE.

Larves. — La figure 7, qui concerne *S. crenata*, met en parallèle les 13 mois de récolte donnant l'abondance relative de chaque stade larvaire.

Les stades larvaires se répartissent en trois groupes, correspondant probablement à trois années de croissance. La première année, les larves passent du stade I au stade III, d'août à novembre, soit le premier groupe de larves sur la figure 7 (voir aussi le modèle simplifié de croissance larvaire d'un Elmide, fig. 23). La deuxième année, elles grandissent, de juin à septembre,

FIG. 7. — Croissance des larves de *Stenelmis crenata*, à la Station 2, de juin 1974 à juin 1975, basée sur la fréquence des longueurs du prothorax, en unités micrométriques (1 unité micrométrique = 0,02 mm). Les nombres au bas de la figure correspondent au nombre de larves récoltées à chaque mois. Les rectangles blancs représentent les larves et les rectangles noirs indiquent l'abondance relative des imagos (chiffres entre parenthèses pour des pourcentages > 50 %).

jusqu'au stade VI et passent l'hiver à ce stade, comme on le voit encore sur la figure 7 par la grande proportion des larves de stade VI durant cette période. La troisième année de croissance larvaire est plus difficile à déceler. Les larves des stades VII et VIII sont présentes toute l'année, mais surtout durant l'hiver ; elles ont donc probablement hiberné à ce stade du développement. Le phénomène se produit-il la seconde ou la troisième année ? La question est encore sans réponse définitive ; nos résultats semblent indiquer, toutefois, que la croissance larvaire nécessite trois années.

Nymphes. — La première récolte de nymphes remonte au 6 juillet, mais dès le 15 mai plusieurs larves de dernier stade, encore actives, ont été capturées hors de l'eau parmi les détritus. Les larves ne semblent pas rechercher de lieu particulier pour la nymphose puisque des nymphes ont été trouvées dans tous les microhabitats déjà décrits (LeSage et Harper 1976 b). La majorité s'enfouissent, cependant, dans les débris végétaux mêlés de sable.

Imagos. — Les imagos de *S. crenata* ont été récoltés toute l'année (fig. 7). On remarque deux périodes d'abondance, en densité relative des imagos par rapport à l'ensemble des larves, de novembre à janvier et de mars à mai. Une observation très importante, qui ne peut être rapportée sur les figures, concerne le

FIG. 8. — Abondance relative des *Optioservus ampliatus* dans les peuplements de Coléoptères, aux quatre stations, en relation avec la quantité de gravier présente dans le substrat.

tégument des imagos. Habituellement, des débris encroûtent plus ou moins les adultes, sauf ceux nouvellement transformés dont le tégument très propre les fait reconnaître sur-le-champ. Les nouveaux adultes sont surtout abondants d'août jusqu'au début de l'automne.

3.4.2. — *Optioservus ampliatus* (FALL).

STADES LARVAIRES.

L'étude de la longueur du prothorax révèle ici l'existence de 7 stades larvaires (*fig. 9 et 10*). Notons que les modes obtenus sont exactement les mêmes dans les deux populations issues des Stations 2 et 4.

FIG. 9. — Fréquence des longueurs du prothorax (en unités micrométriques) des larves d'*Optioservus ampliatus* à la Station 2. (1 unité micrométrique = 0,02 mm.)

En utilisant la longueur du prothorax (*fig. 11 a*) ou celle du 9^e segment abdominal (*fig. 11 b*) ou encore le nombre de tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal (*fig. 11 c*), on obtient une courbe de croissance classique.

Les stades larvaires possèdent en outre une ornementation tégumentaire propre, très utile pour les différencier. Les tubercules piligères se répartissent en trois groupes : une rangée de chaque côté de la ligne médiane des tergites, une rangée sur la marge postérieure et plusieurs autres distribués irrégulièrement sur leur partie discale (LeSage et Harper 1977).

FIG. 10. — Fréquence des longueurs du prothorax (en unités micrométriques) des larves d'*Optioservus ampliatus* à la Station 4. (1 unité micrométrique = 0,02 mm.)

Stade I. — Longueur du prothorax, 0,14-0,16 mm. Extrémités des dents postérieures du 9^e segment abdominal trilobée (*fig. 4 d*), chaque lobe muni d'une soie apicale : une soie ordinaire sur le lobe interne, une soie tronquée, 1/2 fois la longueur de la précédente, sur le lobe médian et une longue soie fine sur le lobe externe, presque deux fois plus longue que celle du lobe interne. Deux paires de soies près de l'extrémité du 9^e segment abdominal : la paire la plus apicale est tronquée comme celle du lobe médian et l'autre paire est normale. Enfin, une paire de phanères ramifiés latéraux, vers la moitié de la longueur du même segment. Aucun tubercule piligère sur les tergites.

Stade II. — Longueur du prothorax, 0,18-0,20 mm. Sur le 9^e segment abdominal, les trois soies apicales des lobes des dents postérieures sont remplacées par trois phanères ramifiés. Distribution des tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal : 1 paire le long de la ligne médiane, 1-2 paires sur la marge postérieure et 1-2 sur la partie discale.

Stade III. — Longueur du prothorax, 0,22-0,26 mm. Distribution des tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal : généralement 2 paires le long de la ligne médiane, 2-3 paires sur la marge postérieure et 4-6 sur la partie discale.

Stade IV. — Longueur du prothorax, 0,28-0,34 mm. Distribution des tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal : généralement 3 paires le long

de la ligne médiane, 8-10 paires sur la marge postérieure et 16-20 sur la partie discale.

Stade V. — Longueur du prothorax, 0,36-0,44 mm. Distribution des tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal : généralement 4 paires le long de la ligne médiane, 12-16 paires sur la marge postérieure et 24-32 sur la partie discale.

Stade VI. — Longueur du prothorax, 0,46-0,58 mm. Distribution des tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal : généralement 5 paires le long de la ligne médiane, 16 paires sur la marge postérieure et environ 100 sur la partie discale.

FIG. 11. — *Optioservus ampliatus*. A, Croissance du prothorax chez les larves ; B, Croissance du 9^e segment abdominal chez les larves ; C, Apparition des tubercules piligères sur la partie discale du premier tergite abdominal des larves, aux différents stades.

Stade VII. — Longueur du prothorax, 0,58-0,72 mm. Distribution des tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal : 5-6 paires le long de la ligne médiane, 16-18 paires sur la marge postérieure et 150-180 sur la partie discale. Stigmates abdominaux ouverts.

CYCLE BIOLOGIQUE.

Larves. — La croissance larvaire se déroule de façon semblable aux deux stations (fig. 12 et 13).

On constate que les stades larvaires se répartissent en deux groupes (fig. 12, 13, 23) correspondant à deux années de croissance larvaire. La première année, les larves se développent jusqu'au stade III ; ces jeunes larves se rencontrent d'août à novembre et forment le premier groupe. Elles hibernent probablement au stade III, mais nos récoltes indiquent plutôt leur disparition durant l'hiver. Cette absence vient peut-être du fait qu'elles sont alors enfouies plus profondément, donc hors d'atteinte des méthodes ordinaires d'échantillonnage. La seconde année (deuxième groupe

FIG. 12. — Croissance des larves d'*Optioservus ampliatus* à la Station 2 (voir légende fig. 7).

FIG. 13. — Croissance des larves d'*Optioservus ampliatus* à la Station 4 (voir légende fig. 7).

de larves), les larves grandissent de mai à septembre, de sorte que la plupart ont atteint leur plein développement en octobre. La grande proportion de larves du dernier stade durant l'hiver révèle qu'elles sont en hibernation, en attendant le printemps pour quitter l'eau et se métamorphoser.

Nymphes. — Les premières récoltes de nymphes eurent lieu au début de juillet. Les lieux de nymphose se situent en général dans le sable mêlé à des racines ou des débris végétaux et quelquefois dans l'humus.

Imagos. — Les imagos furent capturés régulièrement aux deux stations. A la Station 2, ils présentent d'abord un maximum en juin-juillet (1974), puis un autre en février-avril (1975). A la Station 4, ils sont un peu plus abondants en mars. Les adultes nouvellement éclos, à tégument propre, font leur apparition surtout en août et on en rencontre encore quelques-uns au début de l'automne.

3.4.3. — *Promoresia tardella* (FALL).

STADES LARVAIRES.

Les longueurs du prothorax (*fig. 14*) se distribuent suivant 6 modes correspondant à 6 stades larvaires. Ces valeurs (*fig. 15 a*) et les longueurs du 9^e segment abdominal (*fig. 15 b*), se distribuent selon une courbe de croissance normale. Le nombre de tubercules piligères du métathorax triple des stades II à VI et permet de suivre le développement larvaire (*fig. 15 c*). Exceptionnellement,

FIG. 14. — Fréquence des longueurs du prothorax (en unités micrométriques) des larves de *Promoresia tardella*, à la Station 1. (1 unité micrométrique = 0,02 mm.)

nous avons accordé plus d'attention à l'ornementation tégumentaire du métanotum qu'à celle du 1^{er} tergite abdominal, car les tubercules piligères y sont plus gros et plus nombreux.

Stade I. — Longueur du prothorax, 0,16-0,24 mm. Sur la bosse médiane des segments abdominaux s'implante une paire de soies très robustes, qui augment en taille et en longueur vers l'arrière. Ces soies semblent correspondre à des phanères ramifiés très modifiés, puisque sur les soies des premiers tergites abdominaux, on observe de nombreuses ramifications qui disparaissent complètement sur les soies des derniers segments. Le long de la ligne médiane du 9^e segment abdominal (*fig. 4 c*), il y a deux rangées de 4 soies

FIG. 15. — *Promoresia tardella*. A, Croissance du prothorax chez les larves ; B, Croissance du 9^e segment abdominal chez les larves ; C, Apparition des tubercules piligères sur la partie discale du métanotum des larves, aux différents stades larvaires.

trapues et très grosses. L'extrémité des dents postérieures du 9^e segment abdominal est trilobée, chaque lobe muni d'une soie apicale : une soie ordinaire sur le lobe interne, une soie tronquée sur le lobe médian et une soie longue et fine sur le lobe externe. Le 9^e segment abdominal possède, en outre, 3 paires de soies latérales : 1 paire près de la moitié de sa longueur et 2 paires sur le dernier quart, la paire la plus apicale étant tronquée. Aucun tubercule piligère sur le métanotum et les autres tergites abdominaux.

Stade II. — Longueur du prothorax, 0,20-0,24 mm. Sur les trois lobes des dents postérieures du 9^e segment abdominal, les soies sont remplacées par des phanères ramifiés. Distribution des tubercules piligères sur le métanotum ; 2 paires le long de la ligne médiane, 6 sur la marge postérieure et 10-12 sur la partie discale.

Stade III. — Longueur du prothorax, 0,26-0,30 mm. Distribution des tubercules piligères sur le métanotum : 3 paires le long de la ligne médiane, 8-9 sur la marge postérieure et 18-20 sur la partie discale.

Stade IV. — Longueur du prothorax, 0,32-0,40 mm. Distribution des tubercules piligères sur le métanotum : généralement 14 sur la marge postérieure et 43-50 sur la partie discale.

Stade V. — Longueur du prothorax : 0,42-0,52 mm. Distribution des tubercules piligères sur le métanotum : 16-20 sur la marge postérieure et environ 60 sur la partie discale.

Stade VI. — Longueur du prothorax, 0,54-0,66 mm. Distribution des tubercules piligères sur le métanotum : 23-24 sur la marge postérieure et environ 80 sur la partie discale. Les stigmates abdominaux sont ouverts.

CYCLE BIOLOGIQUE.

Larves. — Les stades larvaires se répartissent en deux groupes (fig. 16), ce qui indique une croissance larvaire de deux ans comme chez *O. ampliatus* et la croissance s'effectue de façon semblable chez les deux espèces.

Nymphes. — Les premières nymphes ont été récoltées à la mi-juillet, mais dès le 15 mai des larves de dernier stade furent capturées sur le bord de l'eau parmi les détritux et elles étaient encore actives. Le lieu de nymphose le plus commun se trouve

FIG. 16. — Croissance des larves de *Promoresia tardella* à la Station 1 (voir légende fig. 7).

parmi les débris végétaux mêlés au sable ; seulement 2 nymphes furent recueillies dans l'humus, sur le bord d'un ruisseau.

Imagos. — Les adultes sont présents toute l'année avec deux périodes d'abondance (fig. 16) : en juin, puis en hiver. Les adultes nouvellement nés apparaissent en août et on peut en trouver encore au début de l'automne. L'accouplement a été observé en juin et en juillet.

3.4.4. — *Macronychus glabratus* SAY.

STADES LARVAIRES.

Le 9^e segment abdominal, quoique moins pratique à mesurer que le prothorax, s'avère tout de même une très bonne structure pour déterminer le nombre de stades larvaires. Chez *M. glabratus*, les longueurs de ce segment se distribuent selon 6 modes primaires correspondant à autant de stades larvaires (fig. 17). La courbe de croissance établie à partir de la longueur du 9^e segment abdominal (fig. 18 a) ou du prothorax (fig. 18 b) est semblable à celle obtenue chez les autres espèces. L'apparition des tubercules pili-gères est rapide et leur nombre triple, environ, des stades II à VI (fig. 18 c).

FIG. 17. — Fréquence des longueurs du 9^e segment abdominal (en unités micrométriques) des larves de *Macronychus glabratus* à la Station 3. (1 unité micrométrique = 0,02 mm.)

FIG. 18. — *Macronychus glabratus*. A, Croissance du prothorax chez les larves ; B, Croissance du 9^e segment abdominal chez les larves ; C, Apparition des tubercules piligères sur la partie discale du premier tergite abdominal aux différents stades larvaires.

Stade I. — Longueur du 9^e segment abdominal, 0,28-0,32 mm. Extrémité des dents postérieures du 9^e segment abdominal bilobée (fig. 4 e), chaque lobe muni d'une soie apicale : une soie tronquée sur le lobe interne et une soie fine et longue sur le lobe externe. A la base du lobe externe s'insère une soie latérale très grêle. Il y a d'autres soies latérales sur le 9^e segment abdominal : deux paires près de l'extrémité et une paire près du milieu. La surface dorsale de ce segment porte 1 soie médiane sur le quart basal, 3 paires de soies, à la hauteur de la première paire de soies latérales et 1 paire de soies vers le milieu. L'ornementation tégumentaire du 1^{er} tergite abdominal est très réduite : aucun tubercule piligère et aucun long poil sur

la marge postérieure. La région apicale des tergites porte 5-8 paires de longues soies qui, à l'exception de 2-3 paires, disparaîtront aux stades suivants.

Stade II. — Longueur du 9^e segment abdominal, 0,36-0,48 mm. Le 9^e segment abdominal se termine par deux pointes aiguës, chaque dent portant deux soies courtes subapicales. Ornementation du 1^{er} tergite abdominal : 1 paire de gros tubercules piligères le long de la ligne médiane identifiables surtout, comme ceux des stades suivants, par leur gros phanère ramifié et 2 paires de longs poils, accompagnés d'un poil cylindrique plus court, sur la marge postérieure.

Stade III. — Longueur du 9^e segment abdominal, 0,52-0,62 mm. Ornementation du 1^{er} tergite abdominal : 1 paire de gros tubercules piligères le long de la ligne médiane, 6-8 tubercules piligères sur la partie discale et 6 paires de longs poils sur la marge postérieure.

Stade IV. — Longueur du 9^e segment abdominal, 0,64-0,80 mm. Ornementation du 1^{er} tergite abdominal : 16-20 tubercules piligères sur la partie discale et 9-10 paires de longs poils sur la marge postérieure. Les petits mamelons cuticulaires arrondis deviennent plus nets.

Stade V. — Longueur du 9^e segment abdominal, 0,82-1,0 mm. Ornementation du 1^{er} tergite abdominal : 60-64 tubercules piligères sur la partie discale et 14 paires de longs poils sur la marge postérieure.

Stade VI. — Longueur du 9^e segment abdominal, 1,02-1,26 mm. Ornementation du 1^{er} tergite abdominal : 175-200 tubercules piligères sur la partie discale et généralement 18 paires de longs poils sur la marge postérieure. Les stigmates abdominaux sont ouverts.

CYCLE BIOLOGIQUE.

Larves. — Les résultats de la figure 19 proviennent de la mesure du 9^e segment abdominal et non de celle du prothorax comme pour les autres espèces, de sorte que la distribution apparaît un

FIG. 19. — Croissance des larves de *Macronychus glabratus* à la Station 3 (voir légende fig. 7).

peu plus étendue. Les abondances relatives sont aussi généralement assez faibles pour deux raisons : plus de 70 % des larves ont été récoltées d'août à octobre et la même portion de ruisseau (Station 3) a été échantillonnée simultanément pour une étude sur les Trichoptères. Il est donc probable que les nombreux prélèvements ont causé une baisse assez importante des populations.

Malgré ces restrictions, on retrouve une séquence de développement larvaire semblable à celle des autres espèces.

Les stades larvaires se répartissent en deux groupes, qui correspondent à un développement étalé sur 2 ans. La première année du développement est bien marquée par le grand nombre de larves de stade I à III, en août et septembre, puis par l'abondance relative assez grande de celles du stade III durant l'hiver pendant lequel elles sont en hibernation (*fig. 19*). La deuxième année du développement est illustrée par les larves des stades V et VI, abondantes durant l'hiver principalement. L'abondance relative des larves du dernier stade n'est pas aussi révélatrice que dans le cas des autres espèces car les récoltes sont peu importantes. Toutefois, en comparant avec les autres espèces, on peut voir une allure de croissance semblable.

Nymphes. — Les premières nymphes de *M. glabratus* furent trouvées le 6 juillet. Cependant, dès le 17 juin, une larve du dernier stade, cachée hors de l'eau, sous un morceau de bois, a été capturée ; placée sur du sable humide, en laboratoire, elle se métarmophosa en nymphe le lendemain et en imago une semaine plus tard. Les larves construisent généralement leur chambre nymphale sous l'écorce d'un bois pourri en y creusant une cavité ovoïde ; la plupart reposent sur le côté ou sur le dos.

Imagos. — Les imagos ont été récoltés toute l'année sauf en avril et en mai, probablement à cause de la glace ou des crues printanières qui rendaient les prélèvements plus difficiles. Les imagos sont surtout abondants en novembre, en mars et en juin. En juin 1974, la récolte de seulement 2 larves et 19 adultes donne à ces derniers une abondance relative considérable, mais probablement non significative. Quelques adultes nouvellement transformés ont été capturés en août et des couples en copulation en juin et juillet.

3.4.5. — *Oulimnius latiusculus* (LECONTE).

STADES LARVAIRES.

La mesure de la longueur des larves d'*O. latiusculus* permet de déterminer 5 stades larvaires (*fig. 20*). La croissance du prothorax (*fig. 21 a*) et du 9^e segment abdominal (*fig. 21 b*) s'effectuent de façon similaire. Le nombre de tubercules piligères de

Fig. 20. — Fréquence des longueurs du prothorax (en unités micrométriques) des larves d'*Oulimnius latiusculus* à la Station 2. (1 unité micrométrique = 0,02 mm.)

la partie discale du 1^{er} tergite abdominal triple, environ, des stades II à V (fig. 21 c).

Les stades larvaires se distinguent par la longueur du prothorax et l'ornementation tégumentaire. Les tubercules piligères des tergites abdominaux se répartissent en trois groupes : une rangée de chaque côté de la ligne médiane, une rangée de très gros tubercules piligères sur la marge postérieure et plusieurs autres distribués irrégulièrement sur la partie discale.

Stade I. — Longueur du prothorax, 0,12-0,14 mm. Extrémité des dents postérieures du 9^e segment abdominal triblobée (fig. 4 a) : lobe interne muni d'un phanère ramifié, lobe médian avec une soie tronquée apicale et le lobe externe avec une grande soie apicale, 2-3 fois plus longue que la soie tronquée. Sur les côtés du 9^e segment abdominal se trouvent 5 paires de phanères : 3 paires de phanères ramifiés latéraux subapicaux et 2 paires de soies latérales près du milieu. Aucun tubercule piligère sur la partie discale et la marge postérieure du 1^{er} tergite abdominal ni sur les autres tergites abdominaux.

Stade II. — Longueur du prothorax, 0,16-0,18 mm. Extrémité des dents postérieures du 9^e segment abdominal encore trilobée, mais chaque lobe est muni d'un phanère ramifié. Les tubercules piligères latéraux (6-7), orientés de profil, ressemblent à des épines. Ornementation tégumentaire du 1^{er} tergite abdominal : 1-2 paires de tubercules piligères le long de la ligne médiane, 1 paire sur la marge postérieure et parfois un petit tubercule piligère sur la partie discale.

Stade III. — Longueur du prothorax, 0,20-0,24 mm. Distribution des tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal : 2-3 paires le long de la ligne médiane, 6 paires sur la marge postérieure et 4-6 sur la partie discale.

Stade IV. — Longueur du prothorax, 0,26-0,32 mm. Distribution des tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal : 3-4 paires le long de la ligne médiane, 11-12 paires sur la marge postérieure et 10-15 sur la partie discale.

FIG. 21. — *Oulimnius latiusculus*. A, Croissance du prothorax chez les larves ; B, Croissance du 9^e segment abdominal chez les larves ; C, Apparition des tubercules piligères sur la partie discale du premier tergite abdominal aux différents stades larvaires.

Stade V. — Longueur du prothorax, 0,34-0,40 mm. Distribution des tubercules piligères sur le 1^{er} tergite abdominal : 4 paires le long de la ligne médiane, 14 paires sur la marge postérieure et environ 40 sur la partie discale. Les stigmates abdominaux sont ouverts.

CYCLE BIOLOGIQUE.

Larves. — La croissance larvaire dure deux ans (fig. 22) et s'effectue comme celle de *O. ampliatus* : les larves atteignent le stade III la première année et complètent leur croissance la seconde année.

FIG. 22. — Croissance des larves d'*Oulimnius latiusculus* à la Station 2 (voir légende fig. 7).

Nymphes. — Les nymphes n'ont été récoltées qu'au début de juillet (6-10 juillet) dans les débris végétaux mêlés au sable. La rareté apparente des nymphes de cette espèce peut être attribuée à leur très petite taille (< 12 mm).

Imagos. — Les imagos sont toujours très abondants (fig. 22) et représentent habituellement plus de 40 % de la population. Contrairement à ceux des autres espèces, les adultes des *Oulimnius* sont rarement encroûtés, de sorte qu'il est plus difficile de reconnaître les adultes nouvellement éclos. Cependant, en août, plusieurs adultes à tégument pâle furent récoltés ; il s'agit certainement d'adultes très jeunes.

4. — DISCUSSION

4.1. — MICROHABITAT

La nature du substrat contribue grandement à la répartition des espèces dans les ruisseaux de même calibre ou à l'intérieur d'un même cours d'eau (Percival et Whitehead 1929 ; Thorup 1966 ; Maitland 1967).

S. crenata, par exemple, fréquente les endroits sablonneux, mais là seulement où le sable est retenu par des matériaux plus stables ; plusieurs espèces voisines manifestent aussi leur préférence pour ce microhabitat (Musgrave 1932, 1935 ; Young 1954 ; Brown 1972 b).

Les *Optioservus ampliatus* vivent surtout parmi les gravillons. Quand le substrat est composé uniquement de ce matériau, ils sont pratiquement les seuls à y prospérer. A mesure que la quantité de gravillons diminue, leur importance diminue, le milieu devenant moins favorable (fig. 8).

Macronychus glabratus se nourrit de bois pourri et se rencontre là où cette nourriture est disponible, comme l'ont aussi observé

plusieurs auteurs (West 1929 a ; Burke 1963 ; Brown et Shoemaker 1964 ; Brown 1965 ; Davis et Finni 1974).

Par contre, *Promoresia tardella* est nettement muscicole (Snow, Pickard et Moore 1958). On la rencontre aussi, en petit nombre, parmi les gravillons (Mackay 1969).

Enfin, *Oulimnius latiusculus* abonde parmi les mélanges de sable et de gravillons et, plus particulièrement, dans les petits ruisseaux.

4.2. — RÉGIME ALIMENTAIRE

A l'instar de *Macronychus quadrituberculatus* d'Europe qui est xylophage (Pérez 1862 ; Bertrand 1939), *M. glabratus* se nourrit aussi de bois pourri.

Optioservus ampliatus a un régime alimentaire semblable à celui d'*O. quadrimaculatus* (Horn) chez qui les détritits représentent 65 % des matières ingérées et les Diatomées 35 % (Champman et Demory 1963) ; chez *O. ampliatus*, les proportions sont à peu près 50 %-50 %. Koslucher et Minshall (1973) ont rapporté des valeurs de 83,6 % de détritits et 16,4 % de Diatomées pour les larves d'*O. divergens* (LeConte) capturées en avril.

Le régime alimentaire des trois autres espèces était aussi inconnu jusqu'à maintenant et comme chez les *Optioservus* il est constitué de détritits et de Diatomées.

Les larves avalent une quantité assez appréciable de matières non comestibles, principalement du sable, en raclant « l'Aufwuchs » ; ces substances représentent 10-50 % du volume ingéré.

4.3. — STADES LARVAIRES

L'identification des stades larvaires constitue un problème sérieux. A l'exception du premier et du dernier stade, les stades intermédiaires sont assez difficiles à reconnaître.

Le premier stade se distingue facilement : l'extrémité des dents postérieures du 9^e segment abdominal est bilobée ou trilobée et porte des soies apicales et non subapicales comme c'est ordinairement le cas aux stades suivants. De plus, ces très grosses soies disparaissent dès le deuxième stade ou sont remplacées par des phanères différents.

Le dernier stade se reconnaît lui aussi aisément par le grand développement des stigmates mésothoraciques et abdominaux qui sont coniques et ouverts.

Les stades intermédiaires présentent une progression plus ou moins continue dans l'apparition de certains caractères.

La capsule céphalique, par exemple, croît de façon continue (Bertrand 1939). La coloration est à peu près nulle au premier stade et s'intensifie progressivement jusqu'au dernier.

C'est par l'ornementation tégumentaire qu'il est peut-être le plus facile de suivre le développement larvaire. D'un stade à l'autre, on assiste à une modification des phanères ; d'abord presque simples, ils se ramifient pour devenir palmés ou pennés. Aux poils primaires (présents dès le premier stade) viennent s'ajouter, à chaque mue, des poils secondaires, de plus en plus variables en nombre et en position. Parallèlement, le nombre de tubercules piligères se multiplie ; leur forme n'est parfaitement acquise qu'au dernier stade. Ces caractères d'ornementation peuvent servir à identifier les divers stades, mais les modifications numériques ne présentent pas nécessairement une progression régulière. Chez *Stenelmis crenata*, le nombre de tubercules piligères double d'un stade à l'autre et il triple chez les autres espèces étudiées.

Alors que l'apparition des phanères sur les sclérites semble assez graduelle, elle se fait de façon irrégulière dans le cas des phanères ramifié du labre des *Elmis* (Bertrand 1939 ; Beier 1948 ; Berthélemy et de Riols 1965).

La forme générale des mandibules n'évolue pas sensiblement lors de la croissance ; seuls se multiplient les filaments de la brosse interne ou prosthèque (Berthélemy et de Riols 1965). Par contre, l'usure peut modifier la forme des dents durant les intermues.

Enfin, au premier stade, il n'y a que trois filaments branchiaux anaux ; leur multiplication aux stades suivants se feraient de façon irrégulière (Bertrand 1939).

Le nombre de stades larvaires chez les Elmidæ n'a pas encore été clairement établi. Beier (1948) en distingue 5 chez *Elmis latreilli* (Bedel), *E. aenea* (Müller) et *Riolus cupreus* (Müller). Il y en aurait 6 chez les *Elmis* et les *Limnius* (Bertrand 1939 ; Berthélemy et Stragiotti 1965 ; Berthélemy et de Riols 1965) ; Maitland (1967) n'a pu confirmer ou démentir ces hypothèses, probablement à cause de la méthode employée (mesure de la longueur totale de la larve) par trop sujette aux aléas de la fixation. Et plus précisément, Holland (1972) a observé 5 stades larvaires chez *Oulimnius*, 6 chez *Esolus* et *Elmis* et 7 chez *Limnius*. Nos résultats indiquent que le nombre de stades larvaires n'est pas identique chez toutes les espèces : on en compte 5 chez *O. latiusculus*, 6 chez *M. glabratus* et *P. tardella*, 7 chez *O. ampliatus* et 8 chez *S. crenata*.

Il semble y avoir un certain rapport entre le nombre de stades larvaires et la taille des espèces ; en effet, la liste ci-dessus correspond aussi au classement des espèces par ordre de taille croissant. Seul *M. glabratus* fait exception : cette espèce est aussi grosse que *S. crenata*.

La même corrélation semble s'appliquer chez les espèces européennes du genre *Elmis* (Berthélemy et de Riols 1965) qui ont 6 stades larvaires et des imagos de taille comparable à ceux de *P. tardella* qui compte aussi 6 stades. En accord avec l'hypothèse de Berthélemy (comm. pers.), il est probable que le nombre de stades larvaires est une caractéristique générique ; les observations de Holland (1972) qui mentionne 5 stades chez *Oulimnius tuberculatus* et *O. troglodytes* et nos observations sur les 5 stades d'*O. latiusculus* vont dans ce sens. Mais il est encore trop tôt pour préconiser une règle générale... s'il en existe une. La solution définitive proviendra d'élevages.

Il demeure que le nombre de stades larvaires est assez élevé chez les larves de cette famille comme c'est le cas habituellement chez les larves phytophages (Bertrand 1939). Les 8 stades larvaires observés chez *S. crenata* permettent de rapprocher les Elmidae des Helodidae, puisque Kraatz (1918) en a décrit le même nombre chez *Scirtes tibialis* Guérin. Le rapprochement des Elmidae (Dryopoidea) des Helodidae (Dascilloidea) par le nombre élevé de stades larvaires rejoint les vues de Crowson (1967) qui réunit les deux superfamilles dans la série des Dascilliformia.

Un autre point que nous avons aussi tenté d'éclaircir est la « croissance irrégulière » du dernier segment abdominal, telle que rapportée par Bertrand (1939, 1972). D'après cet auteur, ce segment « ne grandirait bien sensiblement qu'à toutes les deux mues ». Nos résultats démontrent que le 9^e segment abdominal a un mode de croissance semblable à celui du prothorax et qu'il ne comporte rien d'anormal (fig. 6, 11, 15, 18, 21). Les mesures du 9^e segment abdominal, effectuées chez les larves des genres *Elmis* (Berthélemy et de Riols 1965) et *Esolus* (Berthélemy et Ductor 1965), ne montrent pas non plus de sauts d'un stade. En conclusion, ces irrégularités du développement correspondent probablement beaucoup plus à des stades différents qui auraient été confondus, vu, notamment, la difficulté de mesurer avec précision la longueur du 9^e segment abdominal, souvent télescopé dans le précédent.

4.5. — CYCLES BIOLOGIQUES

Œufs. — Quoiqu'il fut impossible d'obtenir des œufs en gardant des couples en captivité plusieurs observations précisent le moment et la durée de la ponte.

La ponte s'effectuerait au moins de juin à juillet : des adultes en copulation ont été capturés durant ces deux mois. Il est probable que la période de reproduction est beaucoup plus étalée et qu'elle peut s'échelonner sur tout l'été (Berthélemy et Ductor 1965 ; Berthélemy et de Riols 1965 ; Holland 1972).

La présence de larvules pendant plusieurs mois, de la fin de l'été à l'automne, confirmerait cette hypothèse, si le développement embryonnaire nécessite une quinzaine de jours comme chez les espèces européennes (Beier 1948).

Larves. — Chez quatre des espèces étudiées, la croissance larvaire semble requérir deux ans ; il en faudrait peut-être trois chez *S. crenata*.

Les larvules font leur apparition en août. Dès le mois d'octobre, la plupart ont atteint le stade III (fig. 7, 12, 13, 16, 19, 22, 23).

Le refroidissement de l'eau ralentit alors considérablement la croissance des larves, s'il ne l'arrête pas complètement. Cela se manifeste par les proportions relatives des divers stades qui demeurent à peu près les mêmes pendant les mois où l'eau est à 0 °C, soit de décembre à avril.

Avec l'arrivée du printemps, la croissance larvaire reprend, puisque les larves des stades III et IV deviennent plus abondantes. Puis, durant l'été, on assiste à la succession des stades plus âgés (fig. 12, 13), de sorte qu'en septembre de la seconde année, la majorité des larves ont atteint leur plein développement.

La seconde hibernation aura encore lieu à l'état larvaire et ce n'est qu'au printemps suivant que les larves du dernier stade quitteront l'eau à la recherche d'un abri adéquat pour se nymphoser. Le phénomène est illustré sur les figures par la proportion constante et élevée des larves du dernier stade, de l'automne jusqu'au printemps, puis par une diminution importante au début de l'été. Quant aux larves de *S. crenata*, elles ont probablement besoin d'une année supplémentaire pour compléter leur croissance et doivent donc hiberner trois fois à l'état larvaire avant de se métamorphoser en nymphes.

La figure 23 construite en utilisant les portions les plus représentatives des autres figures du même type résume le cycle biologique simplifié d'un elmide à sept stades larvaires. La première hibernation au stade III n'a été observée très clairement que chez *M. gabratus* (fig. 19). Chez les autres espèces, bien qu'on ait de bonnes raisons de croire qu'elle a aussi lieu au stade III, on constate plutôt une nette diminution du nombre des larves de ce stade ; cette absence résulte peut-être de préférences différentes vis-à-vis des facteurs écologiques à ce stade du développement.

Il est possible, aussi, que les larves du stade III s'enfouissent plus profondément durant l'hiver ; les larves d'Elmidae peuvent

pénétrer jusqu'à 30 cm dans le substrat (Williams et Hynes 1974 ; Hynes 1974) et elles n'auraient tout simplement pas été délogées en employant la méthode du « kick sample » comme nous l'avons fait.

FIG. 23. — Cycle biologique simplifié d'un elmidé à 7 stades larvaires. Les rectangles blancs représentent les larves ; les pointillés signifient que les larves de ce stade sont hors de l'eau. La période d'émergence des adultes est indiquée par une série de A, la période de nymphose par des N et la période de ponte probable par des O.

Berthélemy et de Riols (1965) ont étudié le cycle biologique de quelques espèces d'*Elmis* des Pyrénées ; les caractéristiques du cycle biologique des larves sont les suivantes : la présence de larves de tous les stades durant toute l'année ; l'abondance des larves de stade I de juin à novembre, surtout en novembre ; la dominance des larves du dernier stade au printemps, en mai principalement .

Aucune de ces particularités n'a été observée chez les larves des espèces étudiées ici, d'où la différence entre les cycles biologiques des *Elmis* et les espèces néarctiques, puisque chez les premières le développement larvaire s'effectuerait en un an alors qu'il en requiert au moins deux pour les secondes. Par contre, la séquence de développement que nous avons observée chez les espèces nécessitant deux années de croissance larvaire correspond tout à fait au mode de croissance de certaines espèces paléarctiques, notamment *Limnius volckmari* (Holland 1972).

Nymphes. — Il s'écoule probablement un laps de temps assez long, un mois peut-être, entre le moment où les larves quittent le milieu aquatique et celui où elles se transforment en nymphes.

Cela est suggéré par les récoltes de larves de dernier stade, hors de l'eau, dès le début de mai, alors que les premières captures de nymphes n'eurent lieu qu'en juillet. En outre, toutes ces larves récoltées début mai étaient encore actives et ce n'est qu'à la mi-juin qu'une larve de *M. glabratus* a été trouvée immobile, sous l'écorce d'un bois pourri.

Les larves s'enfouissent généralement dans un substrat humide, mais jamais mouillé, à un ou deux centimètres de profondeur. Elles se construisent en chambre nymphale en tassant simplement les matériaux ambiants, à 10-25 centimètres du bord de l'eau, parfois plus loin, mais toujours en-deçà de la limite des hautes eaux printanières.

La durée de la nymphose en milieu naturel est inconnue. Elle nécessite probablement plus d'une semaine puisque des nymphes déposées sur le sable humide, à la température de la pièce, éclosent après 1-8 jours ; aux conditions plus fraîches du bord des ruisseaux, le développement est certainement beaucoup plus lent.

La température saisonnière influence aussi la période de nymphose la retardant ou l'avancant selon que le printemps a été hâtif ou tardif ; le phénomène a été observé particulièrement chez *S. crenata*.

Imagos. — La présence simultanée de plusieurs générations d'adultes résulte de la longévité exceptionnelle de ceux-ci (Cole 1957 ; Brown 1973). Si l'on ne peut distinguer les plus vieux individus entre eux, il est aisé de reconnaître les adultes nouvellement transformés ; en effet, leur tégument est très propre et leur coloration nette, tandis que les aînés s'encroûtent de plus en plus d'algues et de détritits avec l'âge. Ces jeunes apparaissent en août et se rencontrent aussi moins nombreux à l'automne.

L'étude de la densité absolue des imagos (Illies 1952 ; Hynes 1961) ou de leur densité relative (Berthélemy et de Riols 1965 ; Berthélemy et Ductor 1965) ne semble pas la meilleure façon de déduire la longueur du cycle biologique.

La première méthode est très sujette à la non-représentativité, car il est à peu près impossible de comparer en valeurs absolues des échantillons de mois différents. De plus, les espèces étant associées étroitement à un substrat particulier, il arrive souvent que les populations varient considérablement, même sur une courte distance (Armitage 1958). Enfin, l'échantillonnage d'hiver est toujours plus difficile et le nombre de spécimens récoltés moindre, ce qui empêche toute comparaison valable avec les autres mois de l'année.

L'utilisation de la densité relative des imagos comporte des lacunes non moins sérieuses. Le cas le plus typique se produit

en août. Ce mois correspond d'une part à l'éclosion des larvules et d'autre part à l'émergence des imagos. Comme les larvules sont extrêmement plus nombreuses, la densité relative des imagos reste très faible malgré l'arrivée de nouveaux adultes et leur émergence n'est pas révélée par cette méthode (TABLEAU 2).

Il faut tenir compte aussi, dans les deux cas, de ce que les prélèvements répétés aux mêmes endroits doivent modifier les populations adulte et larvaire, mais de façon plus marquée les imagos qui sont en général moins nombreux que les larves.

Le principal obstacle que ne peuvent surmonter ni l'une ni l'autre des méthodes, cependant, est la présence simultanée de plusieurs générations d'imagos. Pour que ces méthodes soient valides, il faudrait d'abord séparer les adultes selon leur âge, afin de pouvoir suivre les fluctuations de chaque génération. Comme cela apparaît actuellement impossible, on ne peut, sans risque d'arriver à de fausses conclusions, employer aucune des deux méthodes.

A titre d'exemple, le tableau 2 rapporte les valeurs maxima pour les densités absolue et relative des imagos de chaque espèce ainsi que les mois correspondants. Les résultats ne concordent que pour *S. crenata*. Dans les autres cas, les périodes d'abondance des imagos changent dans la mesure où l'on considère toutes les récoltes ou seulement celles de plus de 20 individus (larves et imagos) ou celles de plus de 100 individus. On voit donc, premièrement, que la taille de l'échantillon a une grande influence ;

TABLEAU II. — Densité absolue et densité relative des imagos en considérant toutes les récoltes, ou seulement celles avec 20 individus et plus, ou encore seulement celles avec plus de 100 individus. Les valeurs représentent les maxima obtenus et les mois correspondants.

	Densité absolue (tous)	Densité relative (tous) (%)	Densité relative (20 et +) (%)	Densité relative (100 et +) (%)
<i>Stenelmis crenata</i> (Station 2)	55 déc.	39,8 déc.	39,8 déc.	39,8 déc.
<i>Optioservus ampliatus</i> (Station 2)	50 juin 75	12,40 fév.	12,40 fév.	12,40 juin 75
<i>Optioservus ampliatus</i> (Station 4)	97 juin 75	138,46 mars	35,82 janv.	26,12 déc.
<i>Macronychus glabratus</i> (Station 3)	69 sept.	950,00 juin 74	19,35 nov.	7,87 sept.
<i>Promoresia tardella</i> (Station 1)	82 juillet	100,00 fév.	55,32 mars	31,07 juin 74
<i>Oulimnius latiusculus</i> (Station 2)	67 juin 75	433,33 fév.	55,37 juin 75	55,37 juin 75

deuxièmement, et c'est le plus important, aucune des méthodes ne fait ressortir le mois d'août qui correspond au principal mois d'émergence des adultes, ce qui constitue leur plus grande faiblesse. La densité relative des imagos pourrait fournir des renseignements d'un autre ordre, soit, par exemple, sur les proportions entre les populations adulte et larvaire d'une espèce pour une période donnée.

Depuis longtemps, les densités absolue et relative des imagos ont été utilisées avec succès pour déduire le cycle biologique des espèces de plusieurs groupes d'insectes. Toutefois, ces méthodes s'appliquent difficilement dans le cas des Elmidae et il est préférable de recourir aux larves et d'en suivre le développement.

D'après Beier (1948), les adultes doivent attendre un an avant de se reproduire. Il semble bien que ce soit le cas, aussi, pour les espèces étudiées ici, puisque les adultes éclosent en août alors que la température commence à baisser. Ils doivent donc hibernier au moins une fois avant de s'accoupler pour la première fois ; il s'ensuit que cela porte à trois ans la longueur du cycle biologique, dont deux ans à l'état larvaire et au moins un an comme adulte ; il faut peut-être compter une année de plus chez *S. crenata* dont les larves prennent probablement trois ans pour atteindre leur plein développement.

Remerciements

Cette recherche a été possible grâce à une bourse (à L. LeSage) et une subvention (à P. P. Harper) du Conseil national de Recherches du Canada. Le premier auteur tient à remercier sa femme Lucie pour sa collaboration sur le terrain et lors de la rédaction du manuscrit.

TRAVAUX CITÉS

- ARMITAGE (K. B.). 1958. — Ecology of the riffle insects of the Firehole, Wyoming. *Ecology*, 39 : 571-580.
- BEIER (M.). 1948. — Zur Kenntnis von Körperbau und Lebensweise der Helminen (Col. Dryopidae). *Eos* : 24 : 123-211.
- BEIRNE (B. P.). 1963. — Collecting, preparing and preserving Insects. Canada Department of Agriculture, Publication 932, 133 pp.
- BERTHÉMY (C.) et J. de RIOLS. 1965. — Les larves d'*Elmis* du groupe d'*E. maugetii* (Coléoptères : Dryopoidea). *Annls Limnol.*, 1 : 21-38.
- BERTHÉMY (C.) et M. DUCTOR. 1965. — Taxonomie larvaire et cycle biologique de six espèces d'*Esolus* et d'*Oulimnius* européens (Coleoptera : Dryopoidea). *Ibid.*, 1 : 257-276.
- BERTHÉMY (C.) et B. STRAGIOTTI. 1965. — Étude taxonomique de quelques larves de *Limnius* et de *Riolus* s. l. européens (Coléoptères : Elminthidae). *Hydrobiologia*, 25 : 501-517.
- BERTRAND (H.). 1939. — Les larves et nymphes des Dryopides paléarctiques. *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, 2^e sér., 2 : 299-412.

- BERTRAND (H.). 1972. — *Larves et nymphes des Coléoptères aquatiques du globe*. Abbeville, imprimerie F. Paillart, 804 pp.
- BOURNAUD (M.) et M. THIBAUT. 1973. — La dérive des organismes dans les eaux courantes. *Ann. Hydrobiol.*, 3 : 11-49.
- BROWN (H. P.). 1965. — Microhabitats of some neotropical riffle beetles. (Coleoptera : Dryopoidea). *Amer. Zool.*, 5 : 151.
- BROWN (H. P.). 1972. — *Biota of freshwater ecosystems identification manual. N° 6. Aquatic dryopoid beetles (Coleoptera) of the United States*. U. S. Environmental Protection Agency, 82 pp.
- BROWN (H. P.) and C. M. SHOEMAKE. 1964. — Oklahoma riffle beetle (Coleoptera : Dryopoidea). IV. Ecology. *Proc. Okla. Acad. Sci.*, 44 : 44-46.
- BURKE (H. B.). 1963. — Notes on the Texas riffle beetles (Coleoptera : Elmidae). *Southw. Nat.*, 8 : 111-114.
- CHAPMAN (D. W.) and R. L. DEMORY. 1963. — Seasonal changes in the food ingested by aquatic insect larvae and nymphs in two Oregon streams. *Ecology*, 44 : 140-146.
- COLE (L. C.). 1957. — A surprising case of survival. *Ecology*, 38 : 357.
- CROWSON (J. E.). 1967. — *The natural classification of the families of Coleoptera*. Reprinted by E. W. Classey Ltd, Hampton, Middlesex, England, with addenda and corrigenda, 214 pp.
- DAVIS (M. M.) and G. R. FINNI. 1974. — Habitat preference of *Macronychus glabratus* Say (Coleoptera : Elmidae). *Proc. Pa. Acad. Sci.*, 48 : 95-97.
- CUMMINS (K. W.). 1962. An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters. *Am. Midl. Nat.*, 76 : 477-504.
- HOLLAND (D. G.). 1972. A key to the larvae, pupae and adults of the British species of Elminthidae. *Sci. Publ. Freshwat. Biol. Assoc. U. K.*, 26 : 1-58.
- HYNES (H. B. N.). 1961. — The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. *Arch. Hydrobiol.*, 57 : 344-388.
- HYNES (H. B. N.). 1974. — Further studies on the distribution of stream animals within the substratum. *Limnol. Ocean.*, 19 : 92-99.
- ILLIES (J.). 1952. — Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einen Forellenbach in Lipper Bergland. *Arch. Hydrobiol.*, 46 : 424-612.
- KOSLUCHER (D. G.) and G. W. MINSHALL. 1973. — Food habits of some benthic invertebrates in a northern cool-desert stream (Deep Creek, Curlew Valley, Idaho-Utah. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 92 : 441-452.
- KRAATZ (W. C.). 1918. — *Scirtes tibialis* Guer. (Coleoptera : Dascillidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 11 : 393-400.
- LESAGE (L.). 1976. — *Cycles biologiques de cinq espèces d'Elmidae (Coléoptères)*. Mémoire de maîtrise. Université de Montréal.
- LESAGE (L.) et P. P. HARPER. 1975. — Les Dryopoïdes aquatiques du Québec (Coléoptères). *Ann. Soc. Ent. Québec*, 20 : 157-168.
- LESAGE (L.) et P. P. HARPER. 1976. — Description de nymphes d'Elmidae néarctiques (Coléoptères). *Can. J. Zool.*, 54 : 65-73.
- LESAGE (L.) et P. P. HARPER. 1977. — Description de larves de cinq espèces d'Elmidae néarctiques (Coléoptères). *Ann. Soc. ent. Québec* (sous presse).
- MACKAY (R. J.). 1969. — Aquatic insect communities of a small stream on Mont St. Hilaire, Québec. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 26 : 1157-1183.

- MAITLAND (P. S.). 1967. — The ecology of four species of Elminthidae in a Scottish River. *Arch. Hydrobiol.*, 63 : 104-122.
- MATHESON (R.). 1914. — Life-history notes on two coleoptera (Parnidae). *Can. Ent.*, 46 : 185-190.
- MURVOSH (C. M.). 1971. — Ecology of the Water Penny Beetle *Psephenus herricki* De Kay. *Ecol. Monog.*, 41 : 79-96.
- PERCIVAL (E.) and H. WHITEHEAD. 1929. — A quantitative study of the fauna of some types of stream bed. *J. Ecol.*, 17 : 282-314.
- PEREZ (M.). 1862. — Métamorphose du *Macronychus quadrituberculatus* et de son parasite. *Ann. Soc. ent. France*, 4^e sér., 3 : 621-636.
- SINCLAIR (R. M.). 1964. — Water quality requirements of the family Elmidae (Coleoptera) with keys to the larvae and adults of the eastern genera. Tennessee Stream Pollution Control Board, *Tennessee Dept. Publ. Health, Nashville, Tennessee*, 14 pp.
- SNOW (W. E.), E. PICKARD and J. B. MOORE. 1958. — Observation on Blackflies (Simuliidae) in the Tennessee River basin. *J. Tenn. Acad. Sci.*, 33 : 6-23.
- YOUNG (F. N.). 1954. — The Water Beetles of Florida. *Univ. Florida Stu. (Biol. Sci. Ser.)*, 5 (1) : 1-237.
- WEST (L. S.). 1929. — The behavior of *Macronychus glabratus* Say. *Ent. News*, 40 : 171-173.
- WILLIAMS (D. D.) and H. B. N. HYNES. 1974. — The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshwat. Biol.*, 4 : 233-256.