

LE PEUPLEMENT ENTOMOLOGIQUE DES EAUX DOUCES

par HENRI BERTRAND

Docteur ès Sciences,

Chargé du Laboratoire d'Entomologie à la *Station Centrale d'Hydrobiologie appliquée*.

On connaît toute l'importance de l'étude physico-chimique du milieu marin dans la répartition des organismes vivants, son double intérêt théorique et pratique, et comment l'industrie des pêches maritimes a bénéficié des progrès de la science océanographique ; chaque jour, des études du même ordre sont entreprises dans le domaine des eaux douces, dont l'exploitation rationnelle attire l'attention dans tous les pays.

On remarquera que, bien qu'ils tiennent une grande place dans la faune des eaux continentales, les Insectes, moins que d'autres groupes, ont été étudiés au point de vue de l'action des facteurs physico-chimiques du milieu. Il semble que les Insectes soient moins sensibles à ces actions ; on peut remarquer que beaucoup supportent des variations étendues du milieu. Par exemple, en ce qui concerne la salinité, bien que peu d'Insectes habitent la mer, on trouve souvent à bonne distance des côtes des Coléoptères aquatiques, gros Dytiscides, qui résistent parfaitement à l'immersion dans l'eau de mer. D'un autre côté, nous ne constatons pas de bien importantes variations morphologiques, paraissant en rapport avec celle de leur milieu, chez les Insectes aquatiques. Dans le laboratoire enfin, pas mal d'Insectes peuvent être conservés et parfois même élevés, sans manifester de bien grandes exigences.

Mais si nous nous transportons du laboratoire dans la nature, nous sommes immédiatement frappés par la variété extrême des « associations » entomologiques des eaux douces. Dans les eaux stagnantes, d'un lac à l'autre, d'une mare à l'autre, et de même dans les eaux courantes, d'un ruisseau à l'autre, notre troubleau ramènera des faunes bien différentes. Où réside le secret de cette contradiction apparente ?

Pour le résoudre, *il nous est indispensable de passer en revue la vie toute entière de l'Insecte*, problème d'une complexité toute particulière, étant

donné que l'Insecte subit des métamorphoses, passe au cours de son existence par plusieurs phases relativement indépendantes les unes des autres, tant morphologiquement que physiologiquement. Connaître un seul des états de l'Insecte ne nous apprend souvent presque rien sur lui. Qui pourrait, *a priori*, supposer que le beau Cétoine doré, que nous trouvons dans la corolle des roses, vit à l'état larvaire dans du terreau ? Des Insectes apparemment terrestres, voltigeant au soleil comme les élégantes Donacies à élytres métalliques, sont dans leur premier âge de gros vers qui, sous l'eau, rongent des *Sparganium* et, pour respirer, puisent l'air des lacunes de la plante, se transformant ensuite à l'abri d'une coque sécrétée accrochée aux racines.

Examinons rapidement comment les diverses conditions du milieu aquatique peuvent intervenir par la voie tant indirecte que directe sur l'Insecte aux divers moments de sa vie :

1° On pensera tout d'abord à la constitution même de l'eau : — éléments chimiques en suspension, en dissolution, solides et gazeux, — et état physique, température en particulier ;

2° Un autre élément sera la nature du fond : — sable, gravier, roche, vase, débris organiques ;

3° Puis les autres organismes vivants, animaux et végétaux, tout particulièrement ces derniers dans lesquels il ne faut pas voir seulement un élément de l'alimentation de l'Insecte ou de ses proies, mais un facteur essentiel à l'exercice des diverses fonctions biologiques.

Et quelques exemples, pris pour ainsi dire au hasard, viennent illustrer aisément cet étroit rapport de l'Insecte aquatique avec son milieu :

1° — On a signalé des rapports entre la taille des Insectes aquatiques et l'étendue en profondeur des eaux habitées ; des remarques de cet ordre ont été faites pour les Coléoptères (Dytiscides) et aussi des Plécoptères ; pour ce qui est de ces derniers, de grandes espèces fréquenteraient les cours d'eau plus importants.

Un rapport direct ne nous paraît pas toujours évident, mais il y a certainement des rapports indirects d'une façon générale entre la « morphométrie » des lacs et autres collections d'eau et la faune, rapports s'établissant par l'intermédiaire d'autres facteurs.

L'agitation de l'eau, le courant, la variation de niveau, ont, par contre, une action évidente sur la faune entomologique. En ce qui concerne le courant, il est certain que l'existence d'un courant rapide élimine certains Insectes nageurs, qui, ne pouvant évoluer qu'en eau tranquille, recherchent les eaux stagnantes, et on a remarqué que le développement des soies natatoires sur

les membres caractérisé les formes « limnophiles », par rapport aux « rhéophiles ».

De même les larves et Insectes flottant à la surface, cas notamment des larves des Coléoptères Hydrophilides et des Diptères Culicides, sont surtout des limnophiles.

A l'inverse, de nombreux auteurs, notamment STEINMANN, HUBAULT, ont souligné, chez les Insectes habitant les eaux courantes, des adaptations spéciales : aplatissement dorso-ventral ; développement de surfaces d'adhésion, dispositions de fixation diverses, etc. Tout le monde connaît, à ce propos, les curieuses larves « plates » de diverses Ephémérides, surtout les larves de Diptères Blépharocérides, que de puissantes ventouses retiennent aux roches et cailloux. On cite aussi les Trichoptères (Phryganes), qui utilisent des matériaux lourds (pierres et sable) dans les eaux courantes. La question de savoir, d'ailleurs, si ces diverses dispositions correspondent réellement à des adaptations ressort, à notre avis, d'expériences ou observations propres à chaque cas particulier. Il nous est apparu notamment que certaines larves plates de Coléoptères n'étaient pas peut-être de vrais « rhéophiles », mais seulement des « amphibies » (1). Un argument en faveur de l'adaptation nous paraît, au contraire, apporté dans certains cas par l'existence, au cours même de la vie, d'un perfectionnement dans l'adaptation. Ainsi les larves très jeunes de quelques Coléoptères (*Helmis*) sont moins « plates » à leur naissance.

2° — En ce qui concerne les rapports entre les propriétés chimiques et physiques de l'eau, constatons, tout d'abord, comme nous l'avons remarqué plus haut, que les Insectes en général paraissent assez indifférents à certaines variations. Pour ce qui est de la salinité toutefois, le cas d'insectes « halophiles » est assez intéressant, ces Insectes habitant à la fois des eaux salées littorales et continentales. J. LEGENDRE a signalé des relations qui s'établiraient entre les époques de ponte de certaines Culicides et le rythme des marées qui amène des modifications corrélatives dans la salure des mares plus ou moins saumâtres du littoral.

Mais facteur réellement dominant semble bien être l'état d'oxygénation de l'eau. Cet état subit des modifications importantes, aussi bien en eaux courantes que stagnantes, et on connaît notamment les travaux d'HUBAULT sur les premières. Mais l'importance de ce facteur varie selon les Insectes dont les exigences aux divers stades de sa vie peuvent être très différentes.

Un très grand nombre d'Insectes Héminétaboles (1) (Odonates, Ephéméroptères, Plécoptères) et quelques Métaboles (Trichoptères principalement) ont une « respiration branchiale » à l'état jeune, et on saisit aisément

(1) Larves des *Eubria*. (Col. *Dascillidæ*).

(2) C'est-à-dire à métamorphoses incomplètes, opposés aux « Métaboles ».

que de tels Insectes se trouvent d'une façon générale étroitement associés aux eaux courantes.

Tout au contraire, parmi les Coléoptères nous trouvons une dominance de formes à larves pourvues d'une respiration aérienne. Dans ce cas, l'indépendance vis-à-vis du milieu est plus grande et on comprend qu'une larve de *Culex* (Diptère) ou d'*Hydrophile*, en contact avec son siphon ou son atrium avec l'atmosphère, soit moins exigeante qu'une larve de *Gyrin* avec ses trachéobranches.

Toutefois, il faut bien prendre garde que chez l'Insecte aquatique, comme chez bien d'autres organismes, il y a plusieurs modes respiratoires, mis en œuvre simultanément et successivement ; ainsi une larve « amphibie » à double respiration stigmatique et branchiale a des possibilités supérieures d'adaptation. Il est bien vrai, d'ailleurs, qu'il faut largement tenir compte que la plupart des larves jeunes, et même les nymphes jeunes des Hémi-métaboles, ont recours à la respiration cutanée. On a constaté expérimentalement que, dans une eau suffisamment oxygénée, cette respiration pouvait suppléer aux autres modes respiratoires. Le cycle vital de l'Insecte se trouve lié lui aussi, dans une mesure, aux variations de ce milieu ; ainsi dans les eaux stagnantes de nombreux Insectes Métaboles, particulièrement les Coléoptères, pondent dès le printemps, leurs larves croissent et se nymphosent avant les chaleurs de l'été ; à l'inverse, dans les eaux courantes, larves de Métaboles et nymphes d'Hémi-métaboles se rencontrent durant toute l'année.

A ce sujet, il est intéressant de remarquer, qu'indépendamment de toute adaptation produite dans sa morphologie, il y a des différences d'un groupe à l'autre, et dans l'intérieur d'un groupe, parfois même au sein d'un même genre.

Dans les eaux stagnantes, il existe, dans une certaine mesure, un ordre de succession saisonnier dans la reproduction et la métamorphose ; nous l'avons constaté nous-mêmes en ce qui concerne les Coléoptères Dytiscides et, parmi ces derniers, on constate même que certaines formes de régions chaudes apparaissent un peu plus tard.

Dans les eaux courantes, il existe aussi des époques de métamorphose pour les Hémi-métaboles ; on l'a constaté pour les Plécoptères, les Ephéméroptères. Des faits du même ordre existent d'ailleurs dans bien d'autres groupes d'animaux, notamment chez les Batraciens où l'on voit même des races d'une même Grenouille, *Rana esculenta* L., avoir des époques de reproduction différentes (BOULENGER).

3° — Le rôle de la nature des fonds est aussi loin d'être négligeable. Sauf pour les Diptères, les fonds vaseux sont généralement moins riches ; les fonds de sable sont recherchés par les larves fousseuses des Ephéméroptères par

exemple ; les fonds rocheux sont d'une richesse particulière. Pour ce qui est de ces derniers, il s'agit non seulement du rôle d'abri et de support que le gravier ou la roche offre aux larves ou nymphes aquatiques (sur les cailloux se fixent les larves de Simulides ou de Blépharocéridés), mais aussi du rôle joué par ces fonds dans le développement de la végétation cryptogamique ou phanérogamique.

4° — Le rôle de la végétation dans les eaux douces, comme dans la mer, ne saurait être surestimé.

Le plancton dans les eaux stagnantes joue au moins un rôle indirect en alimentant des organismes qui peuvent être la proie des Insectes carnassiers ? Dans les eaux courantes, surtout les Algues microscopiques et les Diatomées, constituent cette « couverture biologique » dont divers hydrobiologistes ont signalé tout l'intérêt. Des nymphes d'Hémimétaboles et pas mal de larves de Métaboles, des Insectes parfaits aussi, y trouvent l'essentiel de leur alimentation. Un groupe entier de Coléoptères aquatiques, les Dryopides, vit ainsi.

On sait, notamment, que la colonisation par l'Insecte des eaux courantes les plus élevées en haute montagne est liée à la présence d'Algues microscopiques, la faune s'enrichissant à mesure que la végétation elle-même devient plus abondante et plus variée (LÉGER, DORIER).

Et dans les eaux courantes peu rapides des régions de plateaux ou de plaines, l'apparition de végétaux phanérogames est aussi un élément fort important du peuplement entomologique.

La végétation peut d'abord être un élément même de l'alimentation des Insectes, et un certain nombre de nymphes ou larves ont, soit un régime mixte (Trichoptères notamment), soit même exclusivement végétarien ; ainsi, parmi les Coléoptères aquatiques, une famille entière, celle des Haliplides, est liée soit aux Algues vertes, soit aux Characées, et diverses Phanérogames submergées sont attaquées par des larves de Chrysomélides, de Curculionides, des chenilles de Lépidoptères.

Le végétal est souvent encore indispensable à l'Insecte pour la multiplication même de l'espèce. Un très grand nombre d'Insectes aquatiques déposent leurs œufs dans les tissus des végétaux : (Hémiptères, Odonates, Coléoptères) ou à la surface de ces derniers. On conçoit que l'existence d'Insectes purement carnassiers exige la présence de végétaux.

La plante aquatique constitue enfin un abri, abri qui devient souvent le support d'une véritable association. C'est parmi les touffes flottantes des Callitriches que, dans les petites rivières ou ruisseaux de plaine, on rencontrera le plus abondamment Insectes et larves de tous les groupes. Ces Insectes vivent là dans un milieu restreint, mais très favorable, dont ils s'éloignent peu. Et si nous pouvons nous permettre de citer une observation personnelle, rappelons, que c'est en relevant une seule touffe isolée de *Cera-*

tophyllum, que nous avons pris à la fois un Dytiscide et sa larve, sur les bords de l'Allier (1).

Dans les eaux stagnantes le rôle de la végétation est également considérable sur le bord des lacs, étangs et mares ; c'est le développement de la ceinture de végétaux hydrophytes qui favorise l'établissement de la faune entomologique, permettant aux divers Insectes de se nourrir, se reproduire, se métamorphoser. C'est pourquoi, d'ailleurs, soit la destruction de cette végétation, soit sa disparition par changement de niveau du plan d'eau, est directement préjudiciable à la faune entomologique.

Un autre rôle de la végétation pour la vie des Insectes aquatiques est celui exercé sur la respiration même de ces derniers. BROCHER, notamment, a montré que des larves se servent des végétaux pour grimper jusqu'à la surface lorsque leurs propres moyens sont insuffisants pour y parvenir ou s'y maintenir au moment d'accomplir l'acte respiratoire. Mais il y a plus ; les curieuses larves de certains Coléoptères (Chrysomélides et Curculionides) ne vont-elles pas jusqu'à puiser directement, grâce à des stigmates en crochet, l'air renfermé dans les lacunes du végétal ?

Et, indépendamment de l'action favorable sur l'oxygénation de l'eau résultant de la fonction chlorophyllienne, il y a encore le cas si fréquent des Insectes parfaits qui, grâce à des surfaces hydrofuges, celle des antennes en particulier, captent les bulles dégagées ou encore profitent de celles qui sortent des plaies qu'ils pratiquent en rongant les tissus (Hydrophilides, Dryopides, Curculionides).

L'ensemble des faits précédents — et il ne s'agit que d'une énumération rapide et incomplète — suffit à nous montrer comment, organisme relativement indépendant du milieu aquatique, l'Insecte arrive, le plus souvent indirectement, à suivre dans sa *distribution* les variations de ce milieu ; aussi, au seul examen d'une récolte entomologique, le naturaliste pourrait-il déterminer à coup sûr de quel milieu elle provient, et en déduire ainsi *a priori* les caractéristiques et propriétés de ce dernier.

Toutefois, la variété des récoltes entomologiques dans les eaux douces peut provenir encore d'autres éléments, qui, eux, se rapportent non aux conditions actuelles mais au lointain passé. Sans évoquer même les migrations transcontinentales des lignées qui ont abouti au peuplement actuel des eaux douces et à ses caractéristiques zoogéographiques actuelles, un problème biogéographique particulièrement intéressant se trouve posé pour les Insectes comme pour les autres groupes ; c'est celui de l'action des grandes glaciations tertiaires et quaternaires qui, particulièrement en nos

(1) Il s'agit du *Yola bicarinata*, dont la larve n'était d'ailleurs pas connue.

régions, ont une importance si grande. C'est cette action que l'on invoque pour expliquer la présence concomitante de certains Insectes aquatiques dans les hautes montagnes et dans les régions boréales ; c'est ainsi que dans quelques lacs des Alpes on rencontre un *Dytiscus lapponum* GYLL. et que, dans les Alpes comme dans les Pyrénées, dans les lacs les plus élevés, même en partie glacés en été, on retrouve un autre Dytiscidé, du Groënland : *Agabus Solieri* AUBE, encore que récemment on a reconnu dans les Pyrénées l'existence d'un *Halipilus lapponum* GYLL.

D'ailleurs le problème des « relictés » glaciaires est particulièrement complexe ; il existe des formes endémiques seulement « alpines » tandis que les autres sont des « boréo-alpines ». D'autre part ces relictés ne se trouvent pas que dans les montagnes, et, en plaine, la faune des tourbières conserve dans des régions relativement méridionales des éléments boréaux.

L'on doit faire ici une constatation : ces formes boréales-alpines restent étroitement cantonnées dans leur milieu, même lorsqu'il s'agit d'Insectes ayant des exigences écologiques en apparence assez faibles et des possibilités de déplacement assez étendues. Les vrais Coléoptères alpins ne se rencontrent pas au-dessous d'une certaine altitude, et on peut voir un Dytiscide plutôt boréal, aux environs de Paris, ne pas coloniser des eaux situées à quelques cent mètres de sa station privilégiée. Reste évidemment à savoir si de telles localisations sont en rapport avec les facultés ou aptitudes migratrices, dont on connaît des variations très remarquables dans divers groupes ou avec une adaptation d'ordre physiologique. L'entomologiste SAINTE-CLAIRE-DEVILLE a admis, notamment, que certaines espèces arrivaient par une longue adaptation à être atteintes d'une « sténobiose » les obligeant à rester sur place, par inaptitude à supporter un nouveau milieu.

Quoi qu'il en soit, le peuplement entomologique des eaux douces, qui forme dans les rivières à Truites l'élément dominant de la faune « nutritive », se montre particulièrement complexe. Le peuplement d'une collection d'eau apparaît comme la résultante de facteurs très divers : — constitution et conditions du milieu aquatique, au point de vue physicochimique ; — répercussions des propriétés de ce dernier sur le peuplement animal et surtout végétal ; — écologie propre des Insectes aquatiques sous leurs divers états, jeune, larvaire, nymphal ; — possibilités d'adaptation des Insectes, avec variations parfois même spécifiques ; — facultés migratrices et colonisatrices ; — passé géographique et climatique de la région où se trouve la collection d'eau envisagée. L'analyse du peuplement entomologique, dont on sait le grand intérêt pratique au point de vue piscicole, implique évidemment une connaissance approfondie tant de la biologie que de la systématique des Insectes, avec données exactes sur leurs premiers états, généralement les moins connus.
