

Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	Bruxelles Brussel	20-IX-1980
52	B I O L O G I E	1

ETUDES SUR LA PRODUCTIVITE DES ETANGS
DE HAUTE-BELGIQUE (*)

Le cycle biologique des Trichoptères

PAR

G. et M. MARLIER

(avec la collaboration de B. GODDEERIS)

(Avec 2 graphiques et 1 figure dans le texte)

Dans un précédent article (G. MARLIER, 1971), la biologie du Trichoptère *Limnephilus lunatus* CURTIS, abondant dans les étangs de Mirwart a été décrite. Comme il a été mentionné dans ce travail, d'autres espèces de Limnephilides benthiques sont communes à Mirwart et l'une d'elles, *Anabolia nervosa* CURTIS est même la seule dont la biomasse ait pu être considérée pour l'évaluation de la productivité de ce groupe dans les étangs.

Les espèces de Trichoptères de grande taille présentes à Mirwart sont les suivantes :

- *Limnephilus lunatus* CURTIS
- *Limnephilus rhombicus* LINNE
- *Anabolia nervosa* CURTIS
- *Chaetopteryx villosa* FABRICIUS
- *Phryganea bipunctata* RETZ (= *striata* L.)

Les deux premières sont des espèces de printemps et d'automne.

(*) Comité National Belge du Programme Biologique International. Contribution n° 24, Section PT - PF — Projet intégré de Mirwart.

Les deux suivantes sont uniquement automnales et *Phryganea* est un trichoptère de printemps.

Les cinq espèces sont univoltines et leur vie imaginale est assez longue.

Régime alimentaire

Les larves de ces espèces ont été élevées en laboratoire depuis l'œuf. *Limnephilus lunatus* s'est révélé presque uniquement phytophage, de même qu'*Anabolia*. Cette dernière espèce, dans la nature, montre une prédilection pour le périphyton, algues vertes, Oscillatoria, Diatomées, avec occasionnellement des cellules encore fraîches de plantes supérieures.

L'élevage de *Chaetopteryx* et celui de *Phryganea* n'ont pu être réussis à coup sûr qu'en nourrissant les larves avec de la viande.

Dès la sortie de l'œuf et jusqu'à la nymphose, ces larves se sont nourries de tubifex, les larvules se contentant de dévorer des déchets de vers broyés.

Toutes les tentatives d'élevage de *Phryganea* uniquement sur végétaux se sont soldées par des échecs tandis que *Chaetopteryx* a, en 1969, accepté des feuilles bouillies de Nasturtium en guise de nourriture mais l'élevage en fut très difficile et à plusieurs reprises les larves se livrèrent au cannibalisme.

1. LIMNEPHILUS LUNATUS

Dans l'article précité on a décrit le cycle annuel d'un des plus importants transformateurs secondaires de l'écosystème des étangs de Mirwart : la larve de *Limnephilus lunatus*.

Cette étude avait été réalisée au laboratoire dans des conditions forcément différentes de celles qui se présentent dans la nature. A cause de cette circonstance il était impossible d'avoir une idée de la croissance, surtout pondérale, des animaux soumis aux vicissitudes de leur milieu.

D'autre part il était difficile, vu les variations individuelles observées dans le développement au cours de cet élevage, de se contenter de peser des larves prises dans la nature à intervalles donnés, pour obtenir la forme de la courbe de croissance pondérale.

Nous avons donc essayé de combiner les avantages de la captivité (répétition des observations sur un lot de larves déjà connu) avec ceux de la vie dans l'environnement normal. Ce résultat fut obtenu par l'élevage *in situ* de larves écloses au laboratoire à une date précise connue (20 novembre).

1.1. Méthode

Des pontes de *Limnephilus lunatus* furent recueillies à Mirwart sur la rive des étangs étudiés.

L'éclosion des œufs commença au laboratoire deux jours après leur mise en élevage. Toutes les larves nées le 20 novembre furent isolées puis transportées à Mirwart pour y être élevées en cages.

Les cages d'élevage étaient des tubes de polyéthylène de 45 mm de diamètre et de 95 mm de longueur, fermés par un filet de nylon à mailles de 100 microns.

Elles furent garnies de feuilles mortes recueillies au fond de l'eau puis suspendues dans un des étangs (étang non fertilisé) à une distance de 10 cm du fond. Chacune d'elle contenait 50 larves.

A partir du 25 novembre, 10 larves furent prélevées toutes les deux semaines et ramenées au laboratoire pour être pesées et mesurées; mais ces larves ne furent pas utilisées pour d'autres observations car les manipulations leur furent en général fatales.

Les mesures furent faites au 1/10 mm près et les pesées à la balance électromagnétique de Cahn après essorage convenable sur papier filtre.

L'expérience fut interrompue après les pesées du 14 juillet 1971 et les six larves survivantes atteignirent la nymphose le 8 août.

1.2. Evolution de l'élevage

Au 25 novembre, les larvules étaient au stade I; le 6 janvier, six sur dix des larves avaient atteint le 2^{me} stade; un premier stade III était observé le 19 février et toutes les larves avaient mué pour la deuxième fois le 5 mars. Le stade IV commençait le 2 avril (1/4 des larves) mais n'était pas généralisé avant le 22 avril, tandis que deux des dix larves prélevées le 6 mai avaient subi leur quatrième mue. Le stade V était général dès le 21 mai.

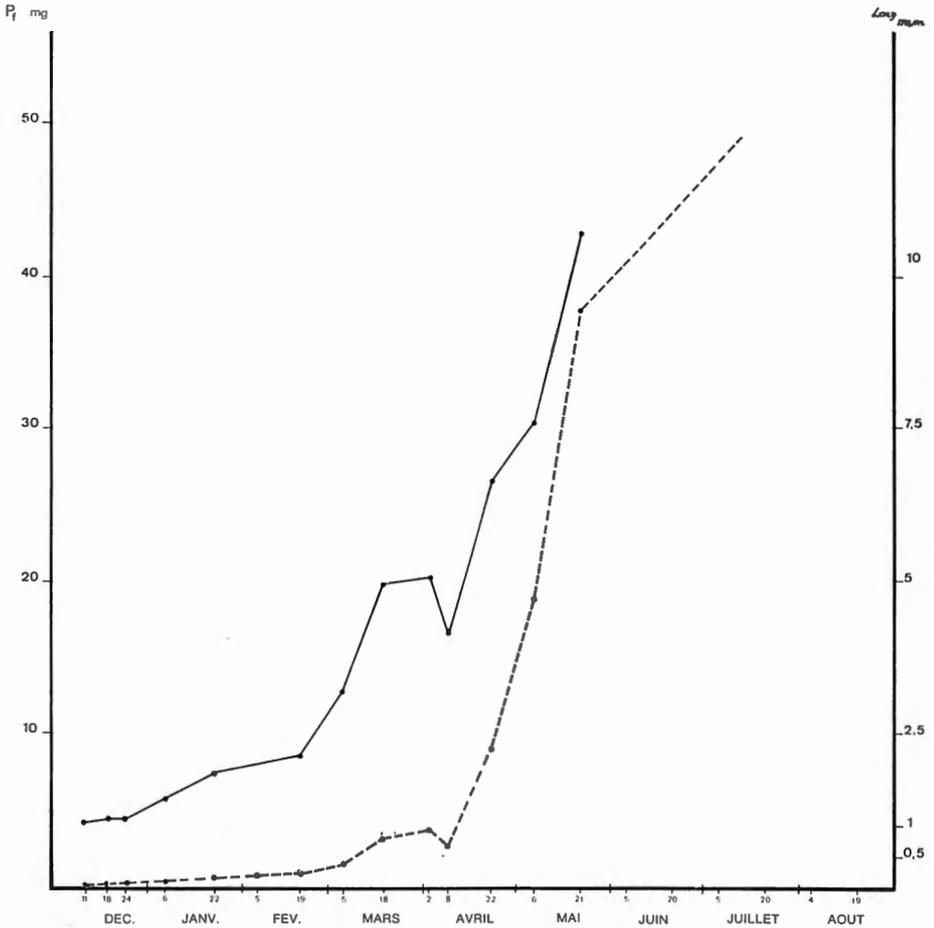
L'analyse de ce calendrier montre que le développement en cages fut à peine plus lent que celui des larves élevées au laboratoire (MARLIER, 1971).

1.3. Croissance

Le graphique n° 1 décrit la croissance des larves de *L. lunatus* en élevage dans l'étang. La courbe continue correspond aux longueurs, la courbe interrompue aux poids frais.

Les points des deux courbes sont les moyennes des 10 mesures effectuées le même jour. Les courbes décrivent donc le poids moyen et la longueur moyenne aux dates successives de prélèvements.

Une courbe individuelle de la croissance d'une larve déterminée aurait une forme différente puisque le développement des larves n'est pas tout à fait synchrone et que les points moyens indiqués ici peuvent correspondre à des larves ayant atteint des stades différents.



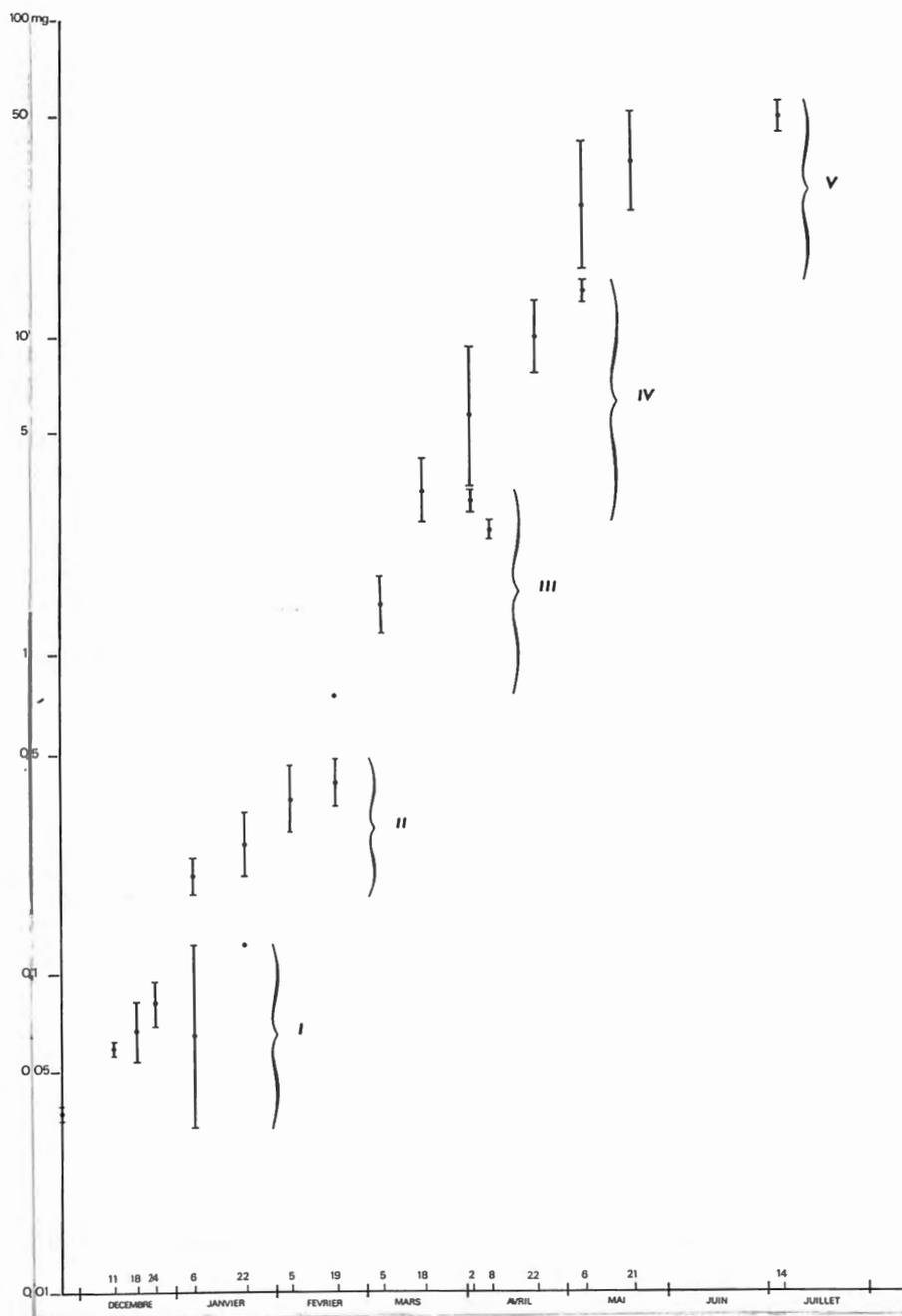
Graphique 1. — *L. lunatus* —
Croissance moyenne en poids (---) et en longueur (—)
des lots de 10 larves élevées *in situ* dans l'étang IV

Le graphique n° 2 montre l'évolution du poids frais moyen des larves du même stade à la même date. De part et d'autre de chaque point sont indiquées les valeurs de 2 déviations standard de la moyenne.

Des études complémentaires sont en cours pour améliorer les observations dans les stades âgés et pour définir avec plus de précision les taux de croissance de chaque stade.

2. ANABOLIA NERVOSA

Anobolia est l'espèce la plus commune des Limnéphilides de Mirwart. Par contre, parmi les pontes de cette famille que nous avons recherchées, celles d'*Anobolia* étaient assez rares (une seule sur treize fut trouvée en 1969 et une autre sur un total de vingt-quatre en 1970).



Graphique 2. — *L. lunatus* —
 Croissance en poids frais des larves élevées *in situ*, séparées par stades.
 De chaque côté de la valeur moyenne
 est figuré un trait équivalant à deux fois la déviation standard de la moyenne.

Il est donc vraisemblable que la ponte d'*Anabolia* n'est pas déposée aux mêmes emplacements que celle des autres espèces. La masse ovigère est une petite sphère gélatineuse de 10 mm de diamètre. Le nombre d'œufs est peu élevé et atteignait par masse ovigère, 64 et 80 dans les animaux mis en élevage. Une femelle mûre disséquée en 1969 avait 54 œufs dans un ovaire, 49 dans l'autre. Une ponte recueillie fin novembre 1970 (17-XI-1970) commença à libérer les larvules le 20 novembre et l'éclosion était terminée le 7 décembre au laboratoire.

Comme *L. lunatus*, *Anabolia* présente cinq stades larvaires, c'est probablement général pour la majorité des Trichoptères (voir aussi HANNA 1957 et ELLIOTT 1971).

2.1. Durée des stades

Les durées de chacun des stades furent différentes au cours des deux élevages successifs d'*Anabolia*.

Voici les durées observées en jours.

	1969-70		1970-71	
	Durée moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes
Stade I	29	25-32	27,2	20-42
Stade II	15	14-18	29,8	25-37
Stade III	18	14-21	44,4	30-58
Stade IV	27	24-34	34	33-36
Stade V	175			(2 ind.)
	(1 ind.)			

Le stade V n'a pu être délimité avec certitude par suite de l'échec de la nymphose dans nos élevages.

La différence de durée des stades au cours des deux séries d'observations peut être mise en parallèle avec des différences de températures de la salle d'élevage. Comme celle-ci n'était pas contrôlée par thermostat, il n'est pas possible de faire une véritable corrélation entre la vitesse de croissance et la température ambiante.

Cependant la température fut notée chaque jour depuis janvier 1970 et une moyenne des températures durant chacun des stades fut calculée ce qui permet de suggérer une influence thermique dans la durée des stades.

Le tableau suivant met en regard les températures ambiantes moyennes et la durée moyenne des stades.

	1969-70		1970-71	
	t°	durée	t°	durée
Stade I	—	—	16°	27,2 jours
Stade II	17,5°	15 jours	14°2	29,8 jours
Stade III	17,3°	18 jours	13°1	44,4 jours
Stade IV	17,4°	27 jours	15°0	34,0 jours

Mais les températures indiquées ci-dessus, et notamment en 1970, sont les moyennes de températures fort variables et il conviendrait de reprendre des expériences précises à température constante pour déterminer l'action exacte de ce facteur sur la durée des stades larvaires.

2.2. Croissance linéaire en élevage

Les différents stades d'*Anabolia* se distinguent à première vue les uns des autres par la dimension de la capsule céphalique et d'autres pièces sclérifiées du squelette externe.

Nous avons, comme pour *Limnephilus lunatus* (MARLIER 1971) choisi le clypéus comme sclérite caractéristique et dans le travail précédent (*) les rapports des clypéus des cinq stades d'*Anabolia* ont été figurés.

On y voit que d'une mue à l'autre le clypéus s'accroît énormément, ce qui facilite l'identification des stades des larves capturées dans la nature.

Les moyennes des longueurs clypéales sont les suivantes :

Stade I	254,53 microns (dév. st. moy. 5,57)
Stade II	330,68 microns (dév. st. moy. 4,76)
Stade III	531,7 microns (dév. st. moy. 10,0)
Stade IV	804,3 microns (dév. st. moy. 16,0)
Stade V	1.086,1 microns (dév. st. moy. 20,2)

Le dessin clypéal caractéristique n'est reconnaissable qu'après la 2^{me} mue.

2.3. Croissance dans l'étang n° III (fertilisé)

Les observations dans l'étang III commencent en mars, époque où la glace a disparu de la surface de l'eau. En mars (le 24) le poids sec moyen des larves recueillies était de 0,104 mg; la majorité est alors au stade II (83,6 %) et 16,4 % au stade III. En avril la majorité des larves est au stade III mais 21 % ont atteint le stade IV. En mai 27,6 % des larves sont au stade IV et 71,9 % ont atteint le stade V, seules restent au stade III 0,5 % des larves.

(*) Par suite d'une erreur de dessin, l'échelle de cette figure doit être corrigée.

Le poids sec moyen des larves est de 6,580 mg, celui des larves du stade V seul étant de 8,162 mg.

Le 27 juin le poids moyen est de 8,004 mg, toutes les larves sont au stade V.

Le 16 juillet le poids sec moyen est de 8,522 mg, le 23 août il est de 10,931 mg et les larves restant en septembre pèsent en moyenne (poids sec) 14,0 mg. La majorité est alors au stade de nymphes qui pèsent en moyenne 5,213 mg.

2.4. Evaluation de la biomasse et de la productivité à Mirwart en 1968-69 (Étang fertilisé)

Les récoltes faites au filet à main balayant une surface de 1/5 de m² ont permis d'évaluer la biomasse des larves d'*Anobolia* durant la saison de croissance. Ramenées au mètre carré ces valeurs ont été :

en mars	44,095 mg
en avril	récoltes insuffisantes
en mai	724,049 mg
en juin	904,214 mg
en juillet	1 034,805 mg
en août	633,986 mg
en septembre (larves)	478,550 mg
(nymphes)	78,19 mg

soit une biomasse moyenne de 0,6496 g/m². Ces nombres ne sont valables que pour la zone littorale de l'étang fertilisé.

Dans l'étang témoin, les *Anobolia* furent beaucoup plus rares cette année et aucune nymphe ne fut récoltée en 1968.

La biomasse moyenne y fut de 0,199 g/m².

2.5. Productivité

Le calcul de la productivité fut fait par la méthode d'Allen.

La courbe d'Allen est obtenue, comme on le sait, en portant en ordonnées les nombres d'individus, éventuellement ramenés à leur valeur au mètre carré et en abscisses le poids individuel moyen à chaque époque de récolte. La courbe obtenue décroît vers la droite. Elle ne préjuge en rien de la forme des courbes de mortalité et de croissance dont elle est dérivée.

La surface comprise entre les axes rectangulaires et la courbe représente la productivité nette de la population.

En effet, elle représente la somme des poids individuels de tous les animaux produits, qu'ils soient vivants à la fin de la période d'observation ou morts durant celle-ci.

Par cette méthode, qui convient fort bien pour des animaux univoltins, comme les larves de Trichoptères, on a déterminé la production nette d'*Anabolia* en 7 mois dans les deux étangs de Mirwart. Les valeurs suivantes furent trouvées :

Etang fertilisé : 3,597 g/m² (poids sec).

Etang témoin : 1,199 g/m² (poids sec).

Le rapport de la production à la biomasse moyenne fut ainsi :

Etang fertilisé : $\frac{P}{B} = 5,58.$

Etang témoin : $\frac{P}{B} = 6,0.$

Parmi les Trichoptères, *Anabolia nervosa* semble être l'espèce dont la production est la plus significative.

Aux deux premiers stades ces larves se rencontrent presque exclusivement sur les plantes littorales, graminées, etc., dont les feuilles pendent dans l'eau de l'étang.

Comme il a été dit plus haut leur régime devient ensuite en majeure partie périphytophage.

Le cycle vital d'*Anabolia nervosa* dans les étangs de Mirwart (où la vidange totale a lieu du début octobre à la mi-novembre) est assez différent de celui de la même espèce dans les eaux courantes. Ainsi J. M. ELLIOTT (1971) travaillant dans une rivière du Sud-Ouest de l'Angleterre observe en octobre la coïncidence des stades nouveau-nés et des adultes au vol. Ceci ne se passe point à Mirwart où les adultes pondent sur la rive, au contact des végétaux et ont disparu depuis au moins un mois lorsque les premières larves éclosent.

3. CHAETOPTERYX VILLOSA

Notre expérience de cette espèce provient en majeure partie de nos élevages en laboratoire.

L'espèce est assez commune à Mirwart et se rencontre tant dans les étangs que dans les ruisselets. La ponte fut observée une seule fois en captivité après une période d'accouplement qui dura trois semaines, ce qui est certainement anormal.

La masse ovigère est également une sphère gélatineuse hyaline de 8-9 mm de diamètre. Elle est déposée à quelques centimètres au-dessus de la surface de l'eau sur des mousses ou des brindilles abritées de la lumière.

Dans cette masse ovigère se trouvent entre 41 et 81 œufs jaunâtres semblables à ceux de l'espèce précédente.

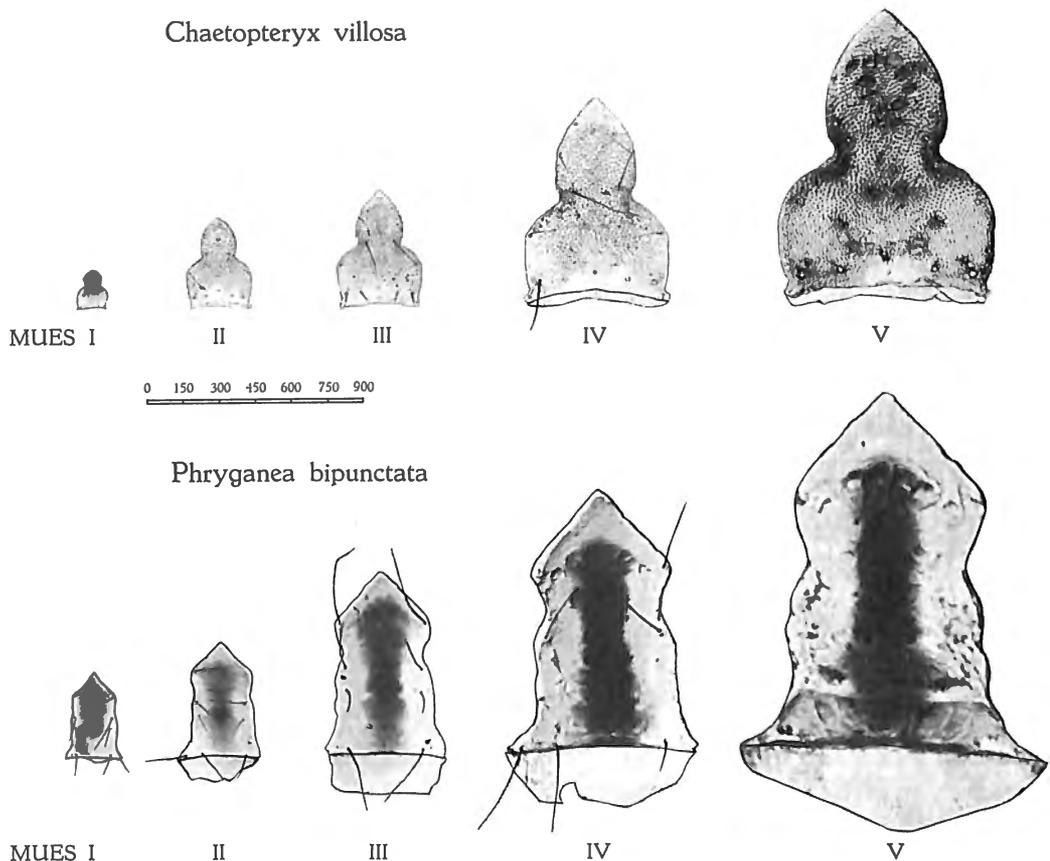


Fig. 1. — Clypeus des différents stades larvaires de *Chaetopteryx villosa* FAB et de *Phryganea bipunctata* RETZ photographiés à la même échelle.

3.1. Durée du développement

Le cycle biologique est très comparable à celui de *Anabolia nervosa*. La récolte des pontes ayant eu lieu le 20 novembre, les premières éclosions se manifestèrent le 3 décembre et les dernières le 19 décembre.

Le premier stade est assez court à 16-17°, les larves plus âgées muant déjà le 19 décembre.

A cette température la moyenne du premier stade est de 24 jours.

Le deuxième stade dure entre 14 et 17 jours, le troisième 17 jours, le quatrième 19 jours (extrêmes 13 et 25 jours), le cinquième 66 à 98 jours (4 ind.) et le stade nymphal de 25 à 34 jours (2 ind.).

A la température de l'élevage fait en 1972, les stades ont été modifiés comme ceux d'*Anabolia*.

Stade III à 16°4 : 23,3 jours (extrêmes 18-31).

Stade IV à 15°7 : 22,9 jours (extrêmes 19-26).

Stade V à 18°5 (extrêmes 15-22°) : 127,2 jours (extrêmes 121-268).

Stade nymphal à 17°7 : 22,3 jours (extrêmes 21-25) : 3 cas.

3.2. Croissance

Comme dans l'espèce précédente, il y a, d'un stade au suivant, une forte augmentation de la taille.

Les clypéus des exuvies successives de larves avaient les longueurs suivantes :

Stade I	196 microns (dév. st. moy. 9,87 microns)
Stade II	347,5 microns (dév. st. moy. 3,10 microns)
Stade III	474,1 microns (dév. st. moy. 4,55 microns)
Stade IV	740,0 microns (dév. st. moy. 16,84 microns)
Stade V	1.047,9 microns (dév. st. moy. 22,78 microns)

Par suite de la fragilité de ces larves et de l'impossibilité de leur faire regagner le fourreau dont on les a sorties, on n'a pas pu les peser au cours de leur développement.

4. PHRYGANEA BIPUNCTATA

4.1. Cycle

Le seul phryganide présent à Mirwart est une espèce nettement printanière et univoltine.

La ponte a lieu au mois de mai et est semblable à celle de *Ph. grandis* L.

Elle a l'aspect d'un cylindre de gelée hyaline replié en boucle sur lui-même de façon à former une couronne. Elle est fixée à un support immergé, de préférence près de la surface de l'eau, tronc ou branche d'arbre, flotteur quelconque.

La ponte contient de 290 à 687 œufs blanc-verdâtre disposés en une rangée spiralée (moyenne 569 ± 63).

Ecllosion

Les éclosions des pontes trouvées le 18 mai commencèrent le 3 juin et s'échelonnèrent jusqu'au 9 juillet.

Les larvules construisirent aussitôt leur fourreau en matières végétales. Dès la naissance elles eurent une alimentation carnée (tubifex broyés).

4.2. Durée des stades

Les mues commencèrent le 9^{me} jour à une température moyenne de 20 degrés et les divers stades eurent les durées suivantes :

Stade I	durée moyenne	15,8	jours (dév. st. moy. : 0,4 j.)
Stade II	durée moyenne	16,6	jours (dév. st. moy. : 0,43 j.)
Stade III	durée moyenne	39,5	jours (dév. st. moy. : 0,58 j.)
Stade IV	durée moyenne	56,9	jours (dév. st. moy. : 0,18 j.)
Stade V	durée moyenne	160,3	jours (dév. st. moy. : 4,17 j.)
Nymphose	durée moyenne	34,37	jours (dév. st. moy. : 1,5 j.)

Vu l'étalement des nymphoses dans le temps et la brièveté du stade nymphal, les premières éclosions d'imagos eurent lieu bien avant la fin du stade larvaire des derniers-nés. Ainsi les premières phryganes apparurent durant la première quinzaine de mars et les dernières le 22 juin.

Comme dans la nature, les éclosions ont lieu généralement de mai à juillet, il faut conclure que les conditions d'élevage ont accéléré le développement normal. Cependant, il est évident que cette espèce ne présente pas normalement de stade de diapause, les larves étant actives durant l'hiver qu'elles traversent au cinquième stade pour éclore dès le printemps.

A Mirwart l'espèce n'est pas rare et est fréquemment la proie des larves de *Sialis*, particulièrement durant l'assec, avant la remise en eau complète des étangs.

Les larves de *Phryganea* sont alors encombrées de leur lourd fourreau dans une épaisseur d'eau insuffisante. Les *Sialis* perforent l'habitable latéralement et dévorent les larves de phryganes.

Dans les échantillonnages répétés qui ont été faits, très peu de phryganes ont été dénombrées ce qui exclut une évaluation de leur productivité.

4.3. Croissance

Comme les autres espèces, *Phryganea* s'accroît de façon considérable lors de chaque mue; ici encore la longueur du clypéus de chaque exuvie fut prise comme critère de la croissance.

Voici les valeurs observées dans notre élevage :

Stade I	M. :	302,26	microns (dév. st. moy. : 7,9)
Stade II	M. :	427,04	microns (dév. st. moy. : 2,54)
Stade III	M. :	669,81	microns (dév. st. moy. : 8,28)
Stade IV	M. :	1.048,29	microns (dév. st. moy. : 8,87)
Stade V	M. :	1.574,0	microns (dév. st. moy. : 27,11)

5. LIMNEPHILUS RHOMBICUS

Cette cinquième espèce de Trichoptère de grande taille fut repérée en nombre dans les étangs au cours de l'hiver 1973 (13 février). Bien que l'espèce ait déjà été trouvée à deux reprises au cours des années antérieures par exemplaires isolés, 1973 est la première année où *L. rhombicus* s'est rencontré régulièrement. Des dix-sept larves récoltées, trois venaient de l'étang témoin et quatorze de l'étang fertilisé.

5.1. Cycle

Deux sur trois de l'étang témoin étaient au troisième stade de leur développement tandis que treize des quatorze larves de l'autre étang étaient déjà au quatrième stade.

Sur d'aussi petits nombres, on ne peut faire de généralités mais à titre indicatif, on peut signaler que les mues 3 eurent lieu les 16, 19 et 21 février et les mues 4 s'étendirent du 2 au 21 mars pour les larves originaires de l'étang témoin et du 19 février au 14 mars pour les larves de l'étang fertilisé.

Un retard s'est donc manifesté dans l'apparition du 5^{me} stade chez les larves de l'étang témoin et ce retard s'est maintenu dans les conditions d'élevage durant près d'un mois.

Les premières éclosions d'imagos ont eu lieu du 25 mai au 12 juin.

Voici, résumées, les durées du dernier stade larvaire et du stade nymphal.
Etang témoin (3 larves) :

Stade IV : 28 jours (1 ex.), 31 jours (1 ex.)

Stade V (1 ex.) : 77 jours

Nymphe (1 ex.) : 19 jours.

Etang fertilisé (12 larves) :

Stade IV : 23 jours (1 ex.)

Stade V : 95 jours (dév. st. moy. : 4,0)

Nymphe (3 ex.) : 11,17 et 20 jours.

Tout porte à croire que l'espèce *L. rhombicus* s'installe progressivement dans la chaîne des étangs de Mirwart; peut-être ce phénomène est-il dû à l'eutrophisation qui s'y manifeste depuis quelques années.

Le régime alimentaire des larves est mixte et l'espèce accepte aussi bien les feuilles que les tubifex.

Vu la taille considérable des larves mûres, il est possible que cette modification faunistique entraîne une progression de la production secondaire benthique des étangs.

DISCUSSION

Le cycle des espèces de Limnéphilides dans la nature doit être comparé à celui qui a été décrit par K. NOVAK et F. SEHNAL (1965) ainsi que par B. W. SVENSSON (1972) et par C. DENIS (1972, 1977 et 1979).

Une série d'espèces ont un cycle interrompu durant l'été par une diapause imaginale : ce sont les Limnéphilides : *Grammotaulius atomarius*, *Glyptotaelius pellucidus* et certains *Limnephilus*.

Durant cette période, qui s'étend sur 4 ou 5 mois d'été, les adultes qui ont éclos au printemps attendent l'automne pour se reproduire. Ce cycle, suivant les auteurs, est caractéristique des habitants des eaux temporaires à dessiccation estivale.

Limnephilus lunatus, cité par SVENSSON, présente à Mirwart, un cycle comparable. En effet, les œufs sont toujours trouvés fraîchement pondus sur les rives des étangs au cours de l'automne, alors qu'aucune nymphe récente ne peut être mise en évidence à ce moment. Par contre, les larves âgées se rencontrent déjà dans la nature au mois de mai.

Dans les élevages une certaine proportion des larves mûres restent en diapause prépupale pendant tout l'été, les premières éclosions ayant eu lieu au printemps, l'autre lot en fin d'été.

Il semble donc que les conditions très constantes de l'élevage au laboratoire aboutissent à une diapause larvaire tandis que l'augmentation régulière et forte de la température dans les étangs, combinée à l'allongement de la durée du jour, conduirait à l'éclosion printanière d'adultes à œufs indifférenciés et à une diapause imaginale estivale. Celle-ci est due, suivant les auteurs cités plus haut, à la maturation sexuelle très lente durant les longs jours d'été. L'accouplement a lieu après que les œufs se sont différenciés dans les ovaires.

Chez les Limnéphilides automnaux de Mirwart, *Anabolia* et *Chaetopteryx*, l'éclosion imaginale a lieu à un stade beaucoup plus avancé des gonades et il n'y a pas de diapause à l'état adulte. Par contre, c'est à l'état larvaire (st. V) que se produit une longue quiescence, comme l'a montré aussi NOVAK (1959) pour *Anabolia furcata* BR.

Comme ce phénomène n'est jamais absolu et comme, d'autre part, la durée des éclosions des œufs et l'étalement des mues sont très variables, les Limnéphilides occupent à l'état larvaire, c'est-à-dire de consommateurs primaires et secondaires, le benthos des étangs pendant la plus grande partie de l'année et, notamment, au printemps, à l'époque de la production la plus élevée et en hiver, peu de temps après les plus importants apports allochtones.

Depuis ces expériences et le dépôt de ce manuscrit, d'importantes études sur la croissance des larves de Trichoptères ont paru. (C. DENIS, 1972-1979 sur *Limnephilus lunatus* et *Anabolia nervosa*, notamment).

Cela appelle deux commentaires :

1. On constate des différences considérables entre la croissance des larves élevées par C. DENIS avec une nourriture formée de végétaux frais et celle des larves que nous avons nourries avec des feuilles mortes. A Mirwart, les étangs ne présentaient pas ou guère de phanérogames aquatiques et la croissance des larves de Trichoptères s'y montrait beaucoup plus lente.

Ceci confirme la nécessité, dans les études de productivité, de recueillir dans chaque cas sur le terrain des données sur des paramètres aussi importants que taux de croissance, fertilité etc... sans faire appel aux facteurs de conversion théoriques trouvés dans la littérature et calculés une fois pour toutes.

2. Pour *Anabolia nervosa*, NOVAK (1959) puis DENIS (1972 et 1979) ont montré que cette espèce subit une diapause larvaire au 5^e stade causée par la photopériode. C. DENIS a prouvé qu'une photopériode courte subie durant le 3^e stade larvaire, entraîne l'apparition de cette diapause.

Les élevages décrits dans le présent article ont toujours été menés à la lumière naturelle et le 3^e stade des larves s'est donc déroulé durant une photopériode courte (janvier-février). La diapause du 5^e stade n'est apparente, dans nos expériences, que par le fléchissement du taux de croissance pondérale entre les mois de juin et d'août.

BIBLIOGRAPHIE

DENIS, C.

- 1972. Etude du cycle biologique de *Limnephilus lunatus* (Trichoptera, Limnephilidae). Obtention de deux générations annuelles. — *Bulletin Soc. Sci. Bretagne*, 47, 33-38.
- 1972. Etude, au laboratoire, du cycle biologique d'*Anabolia nervosa* CURTIS (Trichoptera, Limnephilidae). — *Bulletin Soc. Sci. Bretagne*, 47, 43-47.
- 1977. Larval and imaginal diapauses in *Limnephilidae*. — *Proc. 2nd Int. Symp. on Trichoptera*, 1977, Junk, 109-115.
- 1979. Comparaison entre la diapause larvaire chez *Anabolia nervosa* CURTIS et *Halesus radiatus* CURTIS (Trichoptera Limnephilidae). — *Annals. Limnol.*, 14 (3), 215-224.

ELLIOTT, J. M.

- 1971. Life histories and drifting of three species of *Limnephilidae*. — *OIKOS*, 22, 56-61.

GOWER, A. M.

- 1967. A study of *Limnephilus lunatus* CURTIS (Trich. Limnephilidae) w. sp. ref. to its life cycle in watercress beds. — *Trans. R. Ent. Soc. London*, 119, 283-302.

HANNA, H. M.

- 1957. A study of the growth and feeding habits of the larvae of four species of Caddis-flies. — *Proc. R. Entom. Soc. London* (A) 32, 139-146.

MACAN, T. T.

- 1958. Causes and effects of short emergence periods in insects. — *Verh. Int. Ver. Limnologie*, 13, 845-849.

MARLIER, G.

1969. Etude sur la Productivité de deux Etangs à Truites. — *Verh. Int. Verein. Limnologie*, 17, 575-581.

1971. Etudes sur la Productivité des Etangs de Haute Belgique : la biologie de *Limnephilus lunatus* CURTIS. — *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 47, 40, 9 pp.

NOVAK, K. et SEHNAL, F.

1965. Imaginaldiapause bei den in periodischen Gewässern lebenden Trichopteren. — *Proceedings XII Int. Congr. Entomology*, London (1964); 434.

NOVAK, K.

1959. Entwicklung und Diapause der Köcherfliegenlarven *Anabolia furcata* Br. (*Trichoptera*). — *Čas. Čsl. Spol. Ent.*, 57, 207-212.

SVENSSON, B. W.

1972. Flight period, ovarian maturation and mating in Trichoptera at a South Swedish stream. — *OIKOS*, 23, 370-383.