

RECHERCHES SUR LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DE *CHIRONOMUS PULCHER* (DIPTERA: CHIRONOMIDAE)

C. DEJOUX

Chargé de recherches à l'Orstom, BP. 65, Fort-Lamy, Tchad

Résumé

Can. Ent. 103: 465-470 (1971)

Le cycle de développement de *Chironomus pulcher* Wiedemann 1830, espèce de chironomide très abondante dans la région de Fort-Lamy (Tchad) a été étudié expérimentalement. La durée moyenne de ce cycle est fonction de plusieurs facteurs dont les principaux sont l'abondance de nourriture, l'effet de foule et la température. L'action de ce dernier facteur a été particulièrement mise en évidence montrant qu'en laboratoire, la durée minimale du cycle de l'oeuf à l'adulte est en moyenne de 17,4 jours à 24°C et se réduit à 13,3 jours seulement à 30°C. La courbe de croissance en longueur a été établie pour ces deux périodes et la durée des différents stades larvaires a été précisée.

Zusammenfassung

Der Entwicklungs Zyklus von *Chironomus pulcher* Wiedemann 1830, Zahlreiche Art der Chironomiden in der Gegend von Fort-Lamy, wurden durch experimentale Konditionen studiert. Die Durchschnittsdauer dieses Zyklus ist reguliert durch mehrere Faktoren; die Bedeutendsten sind Reichhaltigkeit der Nahrung, Larvenmenge und die Temperatur. Wir haben besonders den letzten Faktor beobachtet, der zeigt, dass die ganze Dauer des Zyklus, von Ei bis Imagines im Durchschnitt 17,4 Tage bei 24°C hat, und verkürzt bis nur 13,3 Tage bei 30°C. Die Wachstumskurve für diese zwei Jahresperioden wurde gezeichnet und die Dauer der unterschiedlichen Larvenstadien wurde bestimmt.

Parmi les espèces de chironomides que l'on peut récolter à Fort-Lamy au piège lumineux *Chironomus pulcher* Wiedemann 1830 est certainement la plus abondante. Présente toute l'année, cette espèce devient cependant particulièrement abondante durant la saison des pluies. Cette saison commence fin juin à Fort-Lamy et très rapidement se forment de nombreuses mares dans toutes les dépressions. La faune aquatique y trouve un excellent milieu de développement et pullule en quelques jours. Les formes larvaire et nymphale de cette espèce étant maintenant connues (Dejoux 1968), il était intéressant de profiter de cet abondant matériel pour en étudier la croissance.

Méthodologie

De nombreuses difficultés empêchant d'effectuer des élevages in situ autour de Fort-Lamy, deux types d'expérimentation ont été réalisés, l'un en laboratoire, l'autre en bacs à l'air libre.

Expériences en laboratoire

Des larves ont été récoltées in situ durant plusieurs jours et placées dans un grand aquarium (100×40×30 cm) recouvert d'un grillage moustiquaire et contenant des végétaux aquatiques, des pierres à demi immergées et une hauteur d'eau d'environ 10 cm. Un diffuseur de type classique oxygénait l'eau et surtout créait à la surface un léger mouvement empêchant la formation d'un voile bactérien.

Les larves se sont développées dans l'aquarium et certaines se sont métamorphosées. Nous avions donc en permanence entre 10 et 20 adultes qui vivaient librement, posés sur les parois ou sur les pierres. Malgré des visites fréquentes, diurnes et nocturnes, aucun accouplement n'a été directement observé; cependant, un examen quotidien des parois de l'aquarium a permis la récolte de plusieurs pontes. Peut-être l'accouplement était-il très rapide ou bien se situait-il en dehors de nos périodes d'observation. On peut également penser à un développement parthénogénétique, mais les adultes que nous avons obtenu à partir des pontes appartenaient aux deux sexes, ce qui nous conduit à rejeter cette hypothèse car les développements parthénogénétiques observés jusqu'alors chez les chironomides ont toujours donné uniquement des femelles.

C. R. S. T. C. M.

Collection de Références

n° 4924

18 AOUT 1971

Hydrobiol. C. R.

Quand une ponte est repérée, nous laissons se faire l'incubation en place dans l'aquarium. Pendant ce temps une série de 20 cristallisoirs identiques (20 cm de diamètre et 10 cm de hauteur) est préparée. Chaque cristallisoir est à demi rempli d'eau "biologiquement équilibrée" c'est-à-dire où vivent déjà des organismes tels que ostracodes, ciliés, rotifères, diatomées. Une alimentation en air comprimé est assurée par une petite pompe afin d'oxygéner l'eau. Des feuilles de *Potamogeton* décomposées sont écrasées et placées au fond de chaque cristallisoir, assurant la nourriture des larves. Nous avons veillé au cours de ces élevages à ce que les larves aient une nourriture abondante afin de supprimer l'effet néfaste d'une sous-alimentation sur le développement. Les larves observées, présentaient toujours un tube digestif plein.

Quand les premières larves commencent à percer l'enveloppe ovigère, la ponte est retirée du grand aquarium et placée dans une boîte de Pétri. Les jeunes larves une fois écloses se dispersent rapidement et sont aisément capturées avec un compte goutte. L'ensemble des larves est ainsi réparti, sensiblement en nombre égal dans les 20 cristallisoirs. Dès l'éclosion, 10 larves sont fixées dans l'alcool et mesurées. Par la suite, chaque jour à la même heure, le contenu d'un cristallisoir est prélevé, les larves fixées, puis mesurées à l'aide d'un micromètre oculaire, ceci jusqu'à l'apparition du premier adulte. Des observations fortuites effectuées au cours de ces dernières années, nous laissant supposer que le cycle oeuf-adulte était d'environ une quinzaine de jours, l'expérience ainsi conduite, était presque toujours menée à terme avec la série de 20 cristallisoirs. Deux fois seulement aucun adulte n'est apparu avant la fin de l'examen des cristallisoirs.

Expériences à l'air libre

Durant la même période un autre type d'observation est réalisé à l'extérieur, afin d'étudier la vitesse de croissance. Quatre grands bacs en tôle (75×100×100 cm) sont disposés côte à côte et aux 3 quarts remplis d'eau. Deux jours après la mise en eau, les bacs sont couverts avec un fin grillage afin d'empêcher de nouvelles pontes. En quelques jours, le fond est occupé par une petite colonie de *C. pulcher* dont les larves constituent de petits fourreaux en rassemblant les détritiques tombés dans les bacs, sous l'action du vent. Une dizaine est prélevée chaque matin. Les larves sont fixées à l'alcool et mesurées, jusqu'à l'apparition du premier adulte dans chaque bac.

D'autres séries d'expériences ont été réalisées afin d'estimer la durée minimale du cycle oeuf-adulte. Plusieurs bacs sont mis en eau et laissés ouverts une nuit. Ils sont couverts le lendemain matin et des observations journalières permettent ensuite de situer l'apparition du premier adulte quand nous observons à la surface de l'eau la présence de la première mue nymphale. Ceci nous a permis de connaître plusieurs durées minimales du cycle, durées comprises entre 13 et 18 jours à 29°C et 16 et 25 jours à 24°C.

Résultats

Ponte

Bien que l'accouplement n'ait pas été directement observé, un certain nombre de pontes ont été obtenues en aquarium. Il semble donc que *C. pulcher* soit susceptible de se reproduire dans les conditions de laboratoire ce qui n'est pas le cas pour beaucoup de chironomides. La ponte est isolée comme pour beaucoup d'espèces (nous n'avons en effet jusqu'à maintenant, au Tchad, trouvé qu'une seule espèce qui présentait des pontes sociales). La femelle pond, l'abdomen au contact de l'eau.

La ponte est d'un type classique, mucilagineuse, en forme de haricot, longue d'environ 2 cm. Elle est presque libre dans l'eau, seulement retenue à un support flottant par un filament mucilagineux.

Les oeufs, au nombre d'un millier environ ont une position particulière dans la ponte (fig. 1). Ils sont très allongés, mesurant en moyenne 0,25 mm.

Une période d'incubation d'environ 48 h entre 25° et 30°C est nécessaire car ce n'est qu'après ce laps de temps que nous avons à chaque fois observé les premières

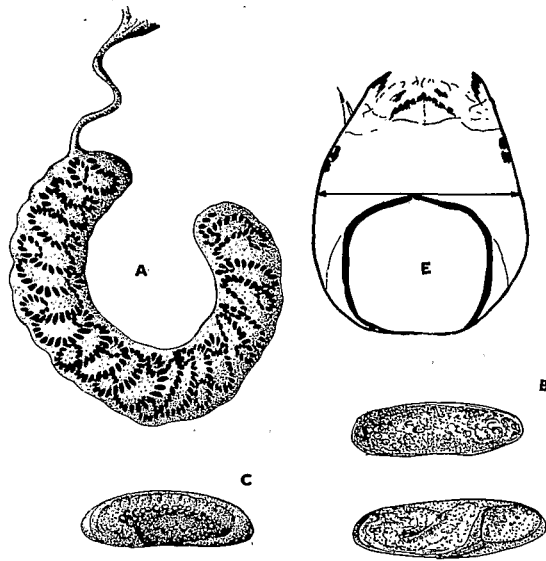


FIG. 1. A, vue d'ensemble de la ponte; B, oeuf après 10 heures d'incubation; C, oeuf après 24 heures d'incubation; D, oeuf 2 heures avant l'éclosion; E, niveau de mesure de la largeur de la capsule céphalique.

éclosions (en Europe, pour une température d'environ 19° à 20°C , la durée d'incubation varie, selon les espèces, entre 2,5 jours et 5 jours). Tous les oeufs ne présentent pas la même vitesse de développement et plusieurs heures s'écoulent entre le début et la fin des éclosions (des durées extrêmes de 3 heures et de 5 heures ont été observées). Un certain nombre d'oeufs n'arrive jamais à l'éclosion mais le "déchet" est relativement peu important (1% environ). La larvule est réellement active à l'intérieur de l'oeuf environ une demie heure avant l'éclosion. Les mouvements s'accroissent jusqu'à ce que l'enveloppe ovigère s'ouvre longitudinalement. La larvule sort de l'oeuf, l'abdomen le premier, mais reste encore prisonnière à l'intérieur de la ponte. Les jeunes larves à peine écloses sont incolores, très actives et "brouillent" littéralement le mucilage de l'intérieur de la ponte par un constant mouvement des mandibules jusqu'à ce qu'il ne reste plus qu'une enveloppe vide qu'elles finissent par percer. Libres, elles nagent alors par ondulations de tout le corps, restant souvent plusieurs minutes au sein de l'eau avant de se laisser tomber sur le fond.

Croissance et durée du cycle

Dans les dernières heures de la vie embryonnaire, avant l'éclosion, la taille des larves est d'environ 0,35 mm; la capsule céphalique est large de 0,09 mm, largeur relativement importante par rapport au reste du corps; les branchies anales et ventrales ne sont pas perceptibles; les pseudopodes sont invaginés. Aussitôt après l'éclosion, il se produit une légère sclérisation de la chitine au niveau de la tête, s'accompagnant d'une réduction du volume céphalique. La largeur moyenne de la capsule est alors de 0,08 mm seulement.

Les différentes expériences mentionnées plus haut ont été effectuées à plusieurs époques de l'année, afin de mettre en évidence le rôle de la température sur la durée du développement. Dans les tableaux I et II sont collationnées des séries de valeurs correspondant aux longueurs des larves, mesurées chaque jour jusqu'à apparition du premier adulte, dans plusieurs élevages et à deux périodes extrêmes de l'année: la plus fraîche et la plus chaude.

Pour deux périodes de l'année, ayant des températures bien distinctes, les valeurs moyennes obtenues permettent de tracer sur un même graphique (fig. 2) les courbes de

Tableau I. Croissances en longueur des larves observées dans 18 élevages réalisés en saison fraîche (temp. de l'eau, 24°C). Longueurs en millimètres

ELEVAGES ETUDIÉS																			longueurs moyennes
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		
1	0,31	0,39	0,29	0,38	0,31	0,35	0,39	0,36	0,37	0,41	0,42	0,48	0,39	0,41	0,36	0,33	0,39	0,39	0,37
2	0,66	0,59	0,71	0,78	0,67	0,64	0,70	0,66	0,58	0,67	0,61	0,67	0,50	0,75	0,43	0,49	0,51	0,44	0,63
3	0,70	0,73	0,77	0,83	0,71	0,70	0,81	0,77	0,80	0,94	0,98	0,97	0,73	0,99	0,76	0,67	0,67	0,59	0,78
4	0,74	0,82	0,85	1,08	0,74	0,81	0,93	0,85	0,93	1,20	1,17	1,32	0,97	1,20	1,01	0,95	0,95	0,72	0,95
5	2,14	1,40	1,38	1,52	2,14	1,40	1,40	1,32	1,13	1,48	2,18	2,53	1,75	1,48	1,59	1,39	1,45	1,44	1,61
6	3,15	1,67	2,22	1,98	3,15	1,67	2,45	2,30	3,43	2,45	2,73	4,75	4,68	3,15	4,52	3,07	2,04	2,34	2,87
7	5,38	2,93	3,15	3,15	5,38	2,95	3,47	3,41	5,23	5,30	4,44	5,21	5,31	4,63	5,07	4,61	3,47	3,47	4,25
8	6,77	4,09	4,44	4,44	6,77	5,05	5,10	5,65	7,04	8,21	5,01	5,84	6,03	5,61	6,01	5,32	4,60	3,97	5,55
9	7,02	8,34	7,17	7,20	7,02	9,20	7,13	8,83	10,30	10,20	9,27	8,97	10,28	9,04	10,21	9,04	6,63	6,24	8,44
10	12,79	11,38	9,36	10,76	10,24	11,38	9,67	11,68	12,01	11,48	11,70	12,09	11,10	10,29	10,73	11,21	7,90	8,42	10,84
11	12,63	11,85	10,60	11,54	11,07	11,85	11,23	12,09	13,57	12,26	12,07	12,14	11,73	10,77	10,92	11,33	8,84	9,51	11,44
12	12,80	10,92	11,21	13,03	12,79	10,92	11,36	12,21	13,66	12,84	12,21	12,26	11,84	11,04	12,26	11,82	10,09	11,01	11,84
13	14,51	11,07	11,94	13,21	12,63	11,07	12,27	13,01	14,04	13,09	12,93	12,93	12,10	11,79	11,74	12,10	10,07	11,90	12,35
14	14,19	10,77	11,85	12,66	14,50	12,29	12,39	13,08	15,44	13,11	13,17	13,09	12,31	12,26	12,04	12,29	10,29	13,03	12,70
15	13,24	11,90	13,26	13,10	14,19	12,73	13,01	13,34	15,60	13,07	13,19	13,14	13,07	13,03	13,09	13,00	11,85	13,01	13,15
16	Ad.	13,70	13,33	13,15	14,04	13,25	13,09	13,34	Ad.	13,81	13,24	14,03	13,09	13,21	13,26	13,26	12,48	13,20	13,65
17		Ad.	Ad.	14,23	14,21	13,29	13,30	Ad.		Ad.	Ad.	Ad.	13,73	Ad.	14,22	14,01	13,26	Ad.	13,78
18			Ad.	Ad.	14,05	Ad.						Ad.		14,87	Ad.	Ad.			14,46
19						Ad.								Ad.					
20																			

croissance de *C. pulcher*, de la ponte à l'apparition de la première nymphe. Ces courbes ne présentent aucun palier bien marqué, ce qui implique une croissance continue de la larve en longueur, la chitine des segments, surtout au niveau inter-segmentaire, étant suffisamment souple pour permettre un allongement du corps entre chaque mue larvaire. Le nombre des mues et la durée de chaque stade larvaire ne sont donc pas repérables sur la courbe de croissance en longueur. Par contre, la courbe de croissance en largeur de la capsule céphalique présente des paliers très nets reflétant l'apparition des mues larvaires (fig. 3).

Nous avons, pour des raisons de rapidité d'observation, choisi de mesurer la largeur de la capsule céphalique au niveau de l'articulation thoracique, la tête étant placée la face inférieure vers le haut (fig. 1E). Les valeurs observées varient avec les écarts maxima suivants: 1^{er} stade $0,08 \pm 0,01$ mm, 2^{ème} stade $0,15 \pm 0,05$ mm, 3^{ème} stade $0,32 \pm 0,08$ mm, 4^{ème} stade, $0,58 \pm 0,09$ mm.

Tableau II. Croissances en longueur des larves observées dans 10 élevages réalisés en saison chaude (temp. de l'eau, 30°C). Longueurs en millimètres

ELEVAGES ETUDIÉS											longueurs moyennes
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
1*	0,36	0,38	0,42	0,39	0,36	0,39	0,42	0,33	0,35	0,39	0,37
2	0,70	0,80	0,78	0,75	0,69	0,81	0,67	0,63	0,71	0,69	0,72
3	0,83	0,98	1,08	0,96	0,93	0,94	0,97	0,97	1,04	0,88	0,96
4	1,30	1,41	1,52	1,21	1,51	1,18	1,32	1,39	1,41	1,27	1,35
5	2,39	2,60	2,38	2,20	2,40	3,20	2,64	2,29	2,60	2,31	2,50
6	3,88	3,90	3,75	3,66	4,00	4,06	4,70	4,21	4,01	3,83	4,00
7	7,24	7,18	7,17	6,97	7,13	7,31	7,83	7,09	6,91	7,11	7,19
8	9,77	9,87	9,26	9,04	9,43	9,66	9,31	9,13	9,24	9,63	9,43
9	11,00	11,11	10,43	10,26	10,78	11,21	11,00	10,41	10,31	11,09	10,76
10	11,73	11,81	11,55	11,49	11,84	12,01	12,10	12,31	12,19	12,23	11,92
11	12,31	12,27	12,30	12,63	13,21	13,29	13,21	13,13	13,20	13,01	12,85
12	13,16	13,40	13,21	13,26	14,09	14,17	13,89	14,06	14,00	13,66	13,69
13	Ad.	13,70	14,07	Ad.	Ad.	Ad.	Ad.	Ad.	Ad.	14,20	13,99
14		Ad.	Ad.							Ad.	

*Nombre de jours de développement.

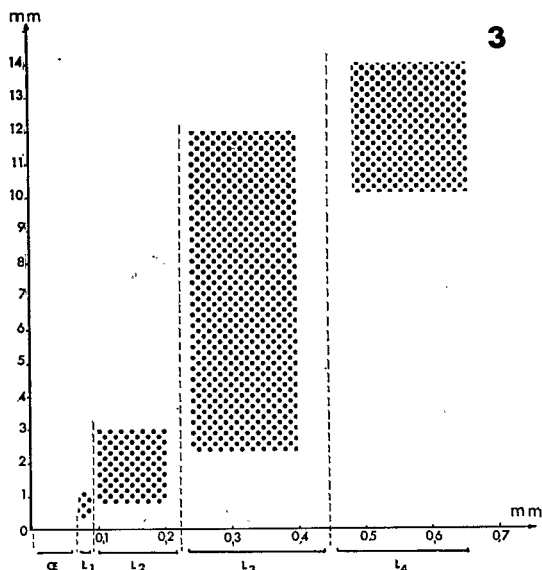
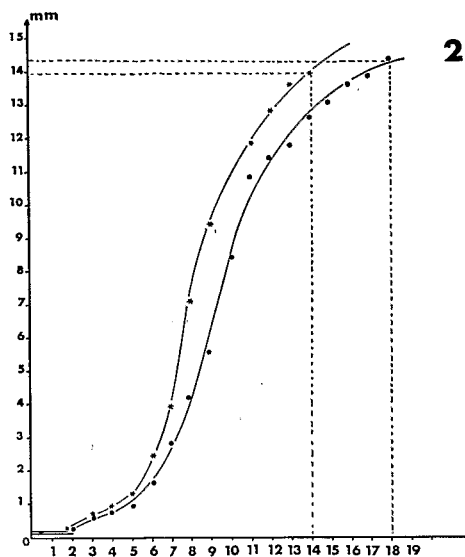


FIG. 2. Courbes de croissance en longueur pour deux périodes de l'année. *, période chaude, temp. = 30°C; ●, période fraîche, temp. = 24°C.

FIG. 3. Plages de répartition des mesures de la largeur de la capsule céphalique en fonction de la longueur totale des larves. Les plages sont distinctes pour chaque stade larvaire.

Il est certain que si les mesures avaient porté sur une pièce plus sclérifiée (mandibule ou labium), les valeurs relatives de ces écarts seraient moindres. Cependant, notre but était simplement de mettre en évidence la présence de stades larvaires car une observation directe des bacs d'élevages ne nous avait jamais donné l'occasion d'observer d'exuvies larvaires.

En comparant les courbes de la fig. 2, il apparaît qu'une augmentation de 4° à 6°C détermine une réduction de la durée du cycle de développement d'environ 4 jours. Les durées minimales moyennes du cycle ont été calculées d'après les tableaux I et II et sont respectivement, pour la saison fraîche:

$$\frac{(2 \times 16) + (8 \times 17) + (6 \times 18) + (2 \times 19)}{18} = 17,4 \text{ jours,}$$

et pour la saison chaude:

$$\frac{(13 \times 7) + (14 \times 3)}{10} = 13,3 \text{ jours.}$$

Ayant effectué nos observations toutes les 24 heures, il est difficile de mettre nettement en évidence la répartition de cette réduction sur les premiers stades de développement.

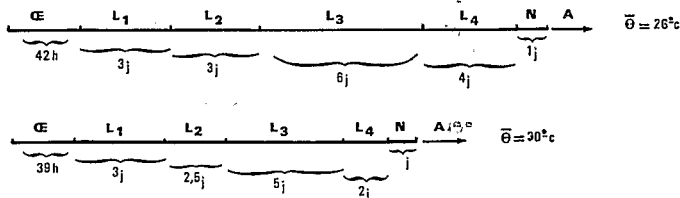


FIG. 4. Schéma de l'évolution du cycle de développement (durées relatives, de chaque stade) pour deux périodes de l'année.

Par contre, il apparait nettement une importante réduction des deux derniers stades larvaires qui de 6 et 4 jours se réduisent à 5 et 2 jours (fig. 4).

La nymphose est rapide; la nymphe a un comportement classique, ondulant de tout le corps de façon périodique et régulière. La vie nymphale est courte; formée pendant la nuit, la nymphe subit généralement sa mue imaginale dans les 24 heures qui suivent; l'émergence est très rapide et a lieu en début de nuit. Dans la nature le maximum d'émergences se situe entre 19 heures et 22 heures.

Discussion

Si la température joue un rôle très important sur la durée du cycle de développement, d'autres facteurs peuvent, dans certaines conditions, avoir un effet encore plus marqué. L'effet de foule par exemple oblige certaines larves à nager librement au sein de l'eau réduisant considérablement le temps de nutrition. Ce phénomène est commun pour beaucoup de larves (McLachlan 1969), d'autant plus que ces dernières ont des fourreaux horizontaux et non enfoncés dans le substrat. Quand on place 500 à 600 larvules, dans un petit cristallisoir, elles contruisent rapidement un fourreau en accumulant les matériaux disponibles. Elles se nourrissent alors sur un petit espace circulaire dont le fourreau est le centre. Quand les espaces occupés par chaque larve se rejoignent, même si la nourriture est suffisante, il se crée une compétition spatiale et un certain nombre de larves quittent leur fourreau et se mettent à nager, cessant par là même de s'alimenter et de croître. Vivant un certain temps sur leurs réserves, elles dépérissent et meurent ensuite rapidement.

Le facteur nourriture agit également de façon notable sur la croissance. Les larves sous-alimentées survivent très longtemps, sans arriver à la métamorphose. Certains de nos élevages ont duré plusieurs mois sans apparition de nymphes. Par ailleurs, il est fréquent dans un élevage provenant d'une même ponte de trouver quelques individus sous-alimentés, demeurés au 2^{ème} stade larvaire par exemple, alors que d'autres se métamorphosent. La plupart du temps, ces larves ne peuvent se fixer sur un territoire et construisent de nombreuses ébauches de fourreaux qu'elles abandonnent au bout d'un certain temps.

Les durées du cycle de développement que nous trouvons pour les deux principales périodes de l'année sont des durées minimales moyennes, car à chaque fois l'élevage a été stoppé à l'apparition du premier adulte; la métamorphose de l'ensemble des larves aurait demandé beaucoup plus de temps, compte tenu surtout de l'éventuelle présence d'individus ne s'alimentant que périodiquement. Il semble toutefois que, dans la nature, de meilleures conditions qu'en laboratoire diminuent la durée du cycle de développement. Désirant reconstituer pour d'autres travaux une petite mare temporaire, nous avons creusé un réservoir de trois mètres de diamètre environ. Rapidement rempli par la première pluie de l'année il fut aussitôt "colonisé" par une population de *C. pulcher*; 13 jours plus tard, les premières métamorphoses ont été observées, la température de l'eau avoisinant 30°C.

Bibliographie

- Brundin, L. 1949. Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. *A. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, Vol. 30, 914 pp.
- Bazyli, C., E. Bobiatynska-ksok, and E. Niedzwiecki. 1968. On the determination of age structure of the larvae of Tendipedidae (Diptera). *Zool. Poloniae* 18(3): 317-328.
- Dejoux, C. 1968. Contribution à l'étude des premiers états des chironomides du Tchad (Ière note). *Hydrobiologia* 31(3-4): 449-464.
- McLachlan, A. J. 1969. Substrate preferences and invasion behaviour exhibited by larvae of *Nilodorum brevibucca* Freeman (Chironomidae) under experimental conditions. *Hydrobiologia* 33(2): 237-249.
- Thienemann, A. 1954. Chironomus—Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. *Binnengewasser* 20, 834 pp.
- Wool, D. et J. Kugler. 1968. Laboratory culture of chironomid species from the Hula Nature Preserve, Israël. *Ann. Zool. Fenn.* 5: 153-154.