

# Découverte d'une nouvelle population de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 1987, dans le massif des Arves, et compléments à la description de la larve (Ephemeroptera, Heptageniidae)

Bertrand LAUNAY<sup>1</sup>, Julien BARNASSON<sup>2</sup>, Juliette BECQUET<sup>1,3</sup>,  
Michel BRULIN<sup>4</sup>, Sophie CAUVY-FRAUNIE<sup>1</sup> & Maxence FORCELLINI<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRAE – UR RIVERLY – EcoFlowS, F – 69625 Villeurbanne, France

<bertrand.launay@inrae.fr> <juliette.becquet@inrae.fr> <sophie.cauvy-fraunie@inrae.fr> <maxence.forcellini@inrae.fr>

<sup>2</sup> Observatoire Rhodanien sur les Invertébrés Aquatiques (ORIA), F – 69003 Lyon, France <julien.barnasson@free.fr>

<sup>3</sup> TERE0, 427 rue Thomas-Edison, F – 73800 Sainte-Hélène-du-Lac, France

<sup>4</sup> OPIE-Benthos, B.P. 30, F – 78041 Guyancourt cedex, France <mb2@invfmr.org>

(Accepté le 6.X.2021 ; publié le 7.XII.2021)

**Résumé.** – *Rhithrogena delphinensis*, espèce des Alpes occidentales connue au sud du massif des Arves et en bordure nord du massif des Écrins par seulement quatre larves, n'avait jamais été revue depuis 1986. Elle a récemment été découverte dans l'Arvan, bassin versant situé entre le massif des Grandes Rousses et le nord-ouest du massif des Arves. La population semble abondante, l'espèce présente des exigences écologiques particulières en se montrant notamment dépendante d'une influence hydrologique glaciaire ou nivale. Les caractéristiques morphologiques de la larve sont détaillées, amendées par des clichés photographiques, la variabilité de certains critères d'identification est discutée, et une clé d'identification des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* des Alpes occidentales, auquel elle appartient, est proposée. Enfin, une portion de 658 paires de bases du gène COI de *R. delphinensis* est pour la première fois séquencée et comparée aux données existantes sur le groupe *alpestris* des Alpes occidentales.

**Abstract.** – **Discovery of a new population of *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 1987, in the Arves Massif, and additions to the morphological description of the larva (Ephemeroptera, Heptageniidae).** *Rhithrogena delphinensis*, described originally on the basis of four larvae from the Western Alps, south of the Arves Massif and from the northern flank of the Ecrins Massif, had not been captured again since 1986. Here, we report the discovery of a new population from river Arvan, whose drainage basin is located between the Grandes Rousses Massif and the northern flank of the Arves Massif. This newly discovered population seems abundant in numbers, and reveals the particular ecological requirements of the species as well as its dependence on glacier fed or nival streams. The morphological characteristics of the larvae are described in detail, and illustrated by photographs. The variability of some of the proposed identification criteria is discussed, and a key to the identification of the *Rhithrogena* species from the *alpestris* group of the Western Alps, to which *R. delphinensis* belongs, is provided. Finally, a portion of 658 base pairs of the COI gene of *R. delphinensis* is sequenced for the first time and compared to already existing data on the *alpestris* group in the Western Alps.

**Keywords.** – Alps, glacial stream, orophilic species, *alpestris* group, barcoding.

Avec une distribution principalement holarctique et 157 espèces décrites à ce jour, le genre *Rhithrogena* Eaton, 1881, est l'un des plus diversifiés chez les Éphéméroptères (BARBER JAMES *et al.*, 2013 ; GBIF SECRETARIAT, 2021). La plus grande diversité spécifique est observée dans les massifs montagneux (SOLDÁN & LANDA, 1999), en particulier dans les Alpes, où plus de 30 espèces de *Rhithrogena* sont connues (VUATAZ *et al.*, 2016). Hormis quelques espèces potamiques plus thermophiles, ce sont essentiellement des sténothermes d'eau froide présentes du crénel à l'hyporhithral (BUFFAGNI *et al.*, 2021), la plupart colonisant les sources, les torrents d'altitude et dans une moindre mesure les rivières de piedmont. Elles sont alors un élément essentiel de la biodiversité aquatique alpine, comme certains Plécoptères des genres *Protonemura* Kempny, 1898, ou *Leuctra* Stephens, 1836. On retrouve ainsi des espèces de *Rhithrogena*

inféodées aux milieux courants du crénel bien au-dessus de 2000 m d'altitude comme *Rhithrogena loyolaea* Navás, 1922, et *R. nivata* (Eaton, 1871), alors que d'autres sont des représentantes typiques de torrents de moyenne altitude (épi- à métarhithral) comme *R. alpestris* Eaton, 1885, *R. degrangei* Sowa, 1969 (SARTORI & LANDOLT, 1999; ROBINSON *et al.*, 2010) ou encore *R. delphinensis* Sowa & Degrange, 1987 (BAUERNFEIND & SOLDÁN, 2012).

Les récentes campagnes d'échantillonnage d'invertébrés aquatiques menées par l'INRAE dans les Alpes occidentales ont permis la collecte d'espèces du genre *Rhithrogena*, dont *R. delphinensis*, qui a été observée pour la première fois sur le bassin versant de l'Arvan, entre le massif des Grandes Rousses et le nord-est du massif des Arves (Savoie).

Probablement endémique des Alpes occidentales et très localisée autour du massif des Arves, *R. delphinensis* montre une affinité pour les cours d'eau à régime glaciaire ou nival (DEGRANGE & SOWA, 1988). Elle fut décrite uniquement à l'état larvaire à la fin des années 80, d'un torrent en limite du massif des Ecrins, la Romanche, et de son tributaire issu du massif des Arves, le torrent du Gâ (DEGRANGE & SOWA, 1988). Seulement quatre individus étaient alors connus et l'espèce n'a plus jamais été revue depuis sa description en 1987 (OPIE-BENTHOS, 2021).

Ce travail a donc pour objectif de compléter les caractères anatomiques larvaires disponibles (SOWA & DEGRANGE, 1987; DEGRANGE & SOWA, 1988), de définir leur variabilité et ainsi mieux aider à l'identification de cette espèce peu connue. Une clé de détermination des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* des Alpes occidentales est également proposée. Afin de parfaire l'approche taxonomique et d'aborder le problème de la place de cette espèce dans la systématique du genre *Rhithrogena*, nous présentons les résultats d'une approche moléculaire, basée sur une portion du gène mitochondrial codant pour la Cytochrome Oxydase I (COI). Enfin, sont apportés quelques éléments sur son écologie, sa phénologie et sa répartition géographique.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

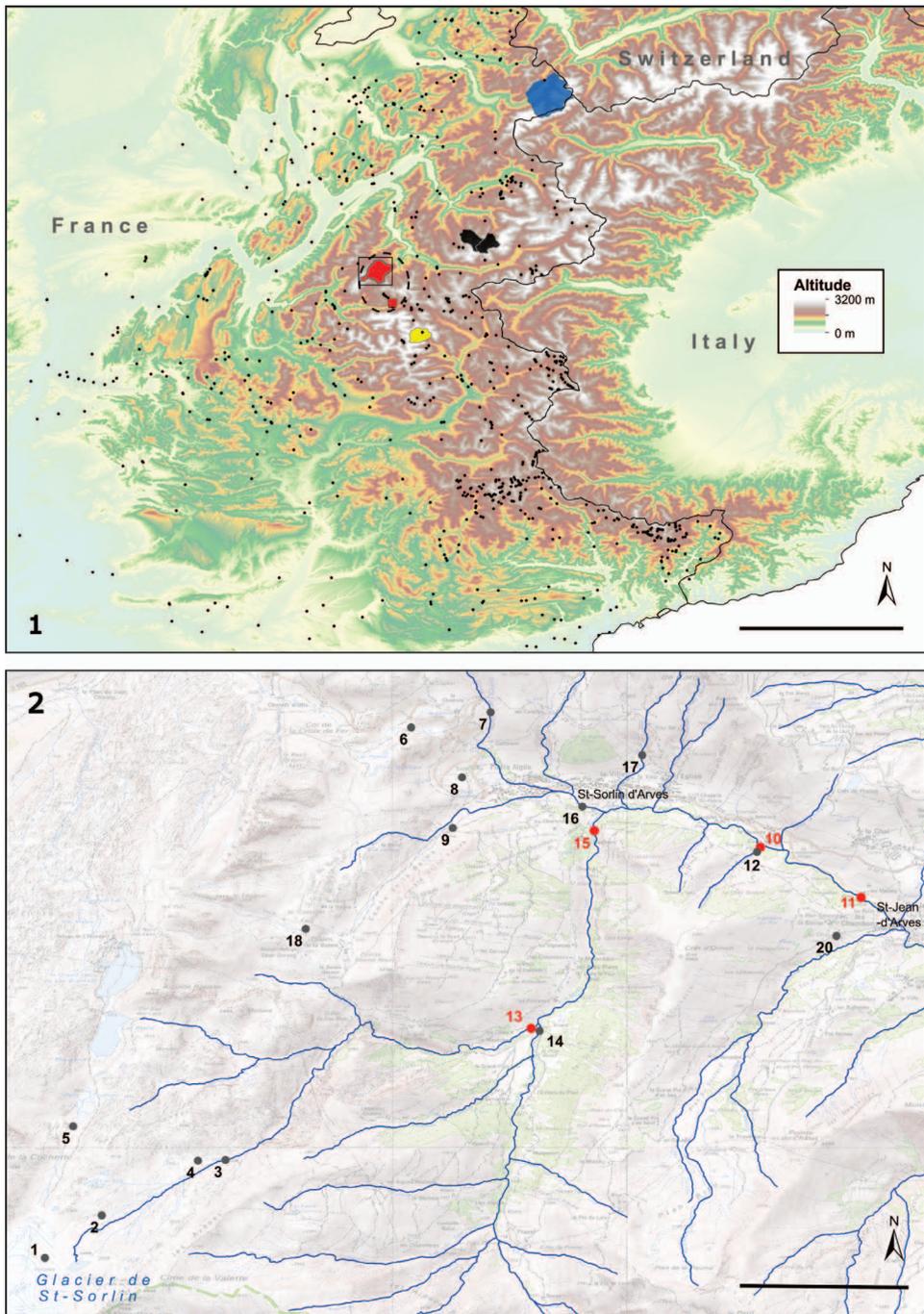
**Contexte et sites d'étude.** – Ces recherches s'inscrivent dans le cadre d'un projet d'étude de la distribution des communautés benthiques en cours d'eau alpins sous influence glaciaire. L'amont de quatre bassins versants a été suivi entre 2018 et 2020 : l'Arve (massif du Mont Blanc, Haute-Savoie), le Doron des Allues et le Doron de Chavière (massif de la Vanoise, Savoie), l'Arvan (massif des Grandes Rousses/massif des Arves, Savoie) et le torrent de Saint-Pierre (massif des Écrins, Hautes-Alpes) (fig. 1).

Sur les bassins versants du Doron des Allues, de l'Arvan et de l'Arve, respectivement 17, 20 et 30 stations ont été sélectionnées de façon à couvrir l'ensemble de la variabilité spatiale et morphologique des biotopes d'eau courante : cours principal, sources, ruisseaux, torrents en incluant plusieurs types d'alimentation hydrologique (eau de fonte glaciaire, nivale, pluviale, source, mixtes). Sur le torrent de Saint-Pierre, cinq stations ont été sélectionnées sur le cours principal et deux affluents.

À chacune de ces stations, cinq prélèvements quantitatifs répartis aléatoirement ont été réalisés à l'aide d'un filet Surber de surface 0,05 m<sup>2</sup> et de maille 250 µm. Les échantillons ont été conservés dans l'éthanol 96 % jusqu'à leur identification au laboratoire.

De plus, un suivi temporel quantitatif des communautés benthiques aux stations 10 et 11 de l'Arvan (fig. 2) a été réalisé en V.2018, X.2018, V.2019, VII.2019, XII.2019, III.2020, V.2020 et XI.2020.

En septembre 2019, un échantillonnage quantitatif spatialement plus intense (30 prélèvements par station), accompagné d'une description fine des microhabitats hydrauliques à chaque point de prélèvement (vitesse moyenne de la colonne d'eau, contraintes au fond, profondeur, taille du substrat), a été réalisé en deux stations du bassin de l'Arve et trois stations du bassin de l'Arvan : stations 9, 10 et 11 (fig. 2-3).



**Fig. 1-2.** – 1, Localisation des cours d'eau étudiés dans les Alpes occidentales. – Rouge : Arvan ; noir : Doron des Allues et Doron de Chavière ; jaune : torrent de Saint-Pierre ; bleu : Arve. – Carré rouge : localité-type de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange ; points noirs : stations de collecte de l'inventaire INFMR Opie-benthos 2000-2020 prospectées entre mai et octobre ; cercle noir : aire de répartition connue de *R. delphinensis* ; rectangle noir : zoom de la figure 2 (échelle = 80 km). – 2, Localisation des stations d'échantillonnage sur le bassin versant de l'Arvan (rouge : stations avec présence de *R. delphinensis* Sowa & Degrange, échelle = 3 km).

Lors de chaque campagne de prélèvement, des échantillonnages qualitatifs (larves matures et adultes) ont également été réalisés afin d'affiner la connaissance des communautés aquatiques. De plus, deux campagnes de capture ciblées sur *Rhithrogena delphinensis* ont été réalisées les 17.VII.2019 et 27.VIII.2019 aux stations 10 et 11 de l'Arvan, ainsi qu'une visite à la localité-type le 27.V.2020 (torrent du Gâ, Hautes-Alpes, fig. 4).

Enfin, les résultats des collectes de l'inventaire national des Éphéméroptères (INVFMR, OPIE-benthos) menées depuis 2000 en période estivale dans 743 stations des Alpes Françaises ont été pris en compte pour l'évaluation de la répartition géographique de *R. delphinensis* (fig. 1).



**Fig. 3-4.** – 3, L'Arvan à Saint-Sorlin-d'Arves (massif des Arves, Savoie), station 10, 26.VIII.2019. – 4, Le torrent du Gâ à Le Chazelet (massif des Arves, Hautes-Alpes), localité-type de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, 27.V.2020.

**Méthodologie.** – L'identification de tous les invertébrés collectés lors de cette étude a été réalisée au laboratoire avec une résolution taxonomique fine, le maximum de taxons étant identifié à l'espèce, notamment chez les Epheméroptères, Plécoptères et Trichoptères. Tous les individus sont conservés dans les collections de l'INRAE, de l'OPIE-benthos et du Musée cantonal de zoologie de Lausanne (Suisse).

Des mesures biométriques ont été réalisées sous loupe binoculaire à l'aide d'une réglette micrométrique (unité : 100  $\mu\text{m}$ ). Ainsi, la taille mesurée correspond à la longueur de la tête, du thorax et de l'abdomen réunis, sans prise en compte des cerques et du paracerbe.

La terminologie suit celle de STUEDEMANN *et al.* (1992), BRULIN (2004) et BAUERNFEIND & SOLDÁN (2012).

Les clichés photographiques ont été pris à l'aide d'un capteur Leica DMC 5400 monté sur une loupe binoculaire M 205C motorisée. L'acquisition et la compilation (stacking) ont été réalisées à l'aide du logiciel LAS X (version 3.0.11.20652) et les clichés microscopiques à l'aide d'un boîtier Canon EOS 70D monté sur un microscope Leica DM 5000B puis compilés avec le logiciel Helicon (version 7.6.4).

Le cliché in situ a été pris à l'aide d'un boîtier Lumix GX-9 micro 4/3 et d'un objectif Olympus macro 60 mm.

Les cartes ont été générées avec le logiciel Arcgis (version 10.8.0.12790) en utilisant les fonds EU-DEM, IGN SCAN 25® topographique et BD TOPAGE®.

**Données physico-chimiques.** – Afin de caractériser l'habitat et le microhabitat de *Rhithrogena delphinensis*, lors de chaque campagne et à l'ensemble des stations, la température de l'eau ( $^{\circ}\text{C}$ ), le pH, l'oxygène dissous ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$  et % de saturation) et la turbidité (uTN) ont été mesurés. Chaque échantillon quantitatif est caractérisé par sa vitesse, sa profondeur, le type et la taille du substrat. L'altitude (m), la pente (%) et l'influence glaciaire (GC) caractérisée par le pourcentage du glacier dans le bassin versant (superficie du glacier divisé par la superficie du bassin versant en amont de la station) ont également été mesurées à chaque station.

Pour la campagne de septembre 2019, une description plus fine du microhabitat hydraulique a été réalisée sur les 30 échantillons des cinq stations de l'Arve et de l'Arvan avec des mesures, à chaque point de prélèvement, de la vitesse moyenne de la colonne d'eau ( $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ), de la profondeur (cm), des contraintes au fond estimées par la méthode des "hémisphères-FST" (HFST, STATZNER & MÜLLER, 1989) et de la taille du substrat.

**Analyses moléculaires.** – Afin de séquencer une portion du gène mitochondrial codant pour la COI, cinq individus de *Rhithrogena delphinensis* collectés le 17.VII.2019 à la station 10 et deux individus de *R. alpestris* collectés dans l'Arvan (station 10) et le Doron des Allues (Ecrins) ont été conservés en éthanol 96 % à  $-20^{\circ}\text{C}$ .

L'ADN des individus a été extrait à partir d'une patte métathoracique, plongée dans 150  $\mu\text{L}$  de Chelex à 7 % (WALSH *et al.*, 1991) et 10  $\mu\text{L}$  de protéinase K, puis incubée à  $50^{\circ}\text{C}$  (2 h),  $90^{\circ}\text{C}$  (15 min) et  $15^{\circ}\text{C}$  (5 min). L'amplification du gène mitochondrial codant pour la cytochrome oxydase I (COI) a été réalisée par PCR à l'aide de 2  $\mu\text{L}$  des amorces 5' et 3' (FOLMER *et al.*, 1994) inclus dans un mix contenant : 17  $\mu\text{L}$  d'eau, 2,5  $\mu\text{L}$  de solution tampon standard 10 X (avec 30 mM de  $\text{MgCl}_2$ ), 0,25  $\mu\text{L}$  de BSA 100 X (Biolabs B9001S 10 mg/mL), 1  $\mu\text{L}$  de dNTP (Eurogenetec NU-0010-100 20 mM) et 0,25  $\mu\text{L}$  de Taq polymérase (Eurobiotaq DNA pol 5 U/ $\mu\text{L}$ ). Cette solution a été placée 3 min à  $95^{\circ}\text{C}$  puis soumise 40 fois au cycle thermique suivant : 20 s à  $95^{\circ}\text{C}$ , puis 30 s à  $51^{\circ}\text{C}$  et 45 s à  $72^{\circ}\text{C}$ . La PCR a été finalisée par 5 min à  $72^{\circ}\text{C}$ .

Les produits de la PCR ont alors été contrôlés sur gel d'agarose à 1,3 % avec du TAE 1 X, 1,1  $\mu\text{L}$  de ladder (échelle ADN) et 5  $\mu\text{L}$  de bleu GelRed.

Le séquençage des deux brins (5'-3' et 3'-5') a ensuite été réalisé par le laboratoire Biofidal (Vaulx-en-Velin) par la méthode Sanger (SANGER *et al.*, 1977).

Le traitement des chromatogrammes a été exécuté manuellement à l'aide du logiciel Finch-TV Version 1.4.0 (Geospiza Inc.©, 2004-2006). Le logiciel Seaview version 4.7 (GOUY *et al.*, 2010) a permis l'alignement des séquences avec la méthode Clustalo (SIEVERS *et al.*, 2011) et la réalisation des séquences consensus. Les cinq séquences consensus de *R. delphinensis* et les deux séquences consensus de *R. alpestris* ont été déposées sur la base de données génétiques GenBank de NCBI (NCBI RESOURCE COORDINATORS, 2018) et des séquences complémentaires de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* et de *R. nivata* (Eaton, 1871) en tant qu'“outgroup” ont été téléchargées sur cette même base et ajoutées pour les analyses phylogénétiques (tableau I).

**Tableau I.** – Détails et origine des séquences du marqueur mitochondrial COI utilisées.

Espèce	Localité	Auteurs	Numéros d'accession
<i>Rhithrogena alpestris</i> Eaton, 1885	Suisse (Valais)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	LN868543.1
<i>R. alpestris</i> Eaton, 1885	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261445.1
<i>R. alpestris</i> Eaton, 1885	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW509736
<i>R. alpestris</i> Eaton, 1885	France (Ecrins)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW509735
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	France (Haute-Savoie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480899.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	France (Haute-Savoie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480898.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Italie (Frioule-Vénétie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481120.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Carinthie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481119.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Slovénie (Goriska)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481117.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Slovénie (Haute-Carniole)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481115.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Italie (Frioule-Vénétie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481114.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Italie (Frioule-Vénétie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481113.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Italie (Frioule-Vénétie)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481112.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Vorarlberg)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481111.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Vorarlberg)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481101.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Tyrol)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM481009.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Suisse (Vaud)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480982.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Suisse (Vaud)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480981.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Suisse (Uri)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480940.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Suisse (Uri)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480939.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Tyrol)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480920.1
<i>R. sp.</i> 27 LV-2010	Autriche (Tyrol)	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	HM480893.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261434.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261673.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY262538.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY262414.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261494.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261988.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261579.1
<i>R. landai</i> Sowa & Soldán, 1984	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261196.1
<i>R. allobrogica</i> Sowa & Degrange, 1987	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY262308.1
<i>R. allobrogica</i> Sowa & Degrange, 1987	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY262221.1
<i>R. allobrogica</i> Sowa & Degrange, 1987	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261765.1
<i>R. allobrogica</i> Sowa & Degrange, 1987	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261364.1
<i>R. allobrogica</i> Sowa & Degrange, 1987	Allemagne (Bavière)	MORINIÈRE <i>et al.</i> , 2017	KY261133.1
<i>R. delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW518057
<i>R. delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW518058
<i>R. delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW518059
<i>R. delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW518060
<i>R. delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987	France (Arvan)	LAUNAY <i>et al.</i> , 2021	MW518061
<i>R. nivata</i> (Eaton, 1871)	Italie	VUATAZ <i>et al.</i> , 2011	LN868541.1

Les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel Mega-X version 10.2.2 (KUMAR *et al.*, 2018). L'arbre et les distances génétiques ont été calculés suivant la méthode du maximum de vraisemblance (Maximum Likelihood Method), en utilisant le modèle évolutif Tamura à 3 paramètres (TAMURA, 1992). La robustesse des nœuds a été évaluée par le test non-paramétrique des bootstraps avec 1000 répliques (FELSENSTEIN, 1985).

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

Au total, 72 stations ont été suivies lors de 15 campagnes d'échantillonnage ; 73 821 individus ont été collectés, dont 13 espèces d'Ephéméroptères réparties dans les familles des Baetidae et des Heptageniidae. Quatre espèces de *Rhithrogena*, typiques des milieux d'altitude alpins, ont ainsi été collectées : *Rhithrogena hybrida* Eaton, 1885, *R. loyolaea*, *R. nivata* et *R. alpestris*. À cela s'ajoutent les résultats de collectes des 743 stations de l'OPIE-benthos. En dépit de cet important effort d'échantillonnage, *R. delphinensis* n'a été capturée que dans le massif des Arves et en limite du massif des Grandes Rousses, uniquement sur le cours principal de l'Arvan qui est l'exutoire du glacier de Saint-Sorlin (fig. 2, tableau II).

Depuis le front glaciaire à 2680 m d'altitude jusqu'à 12 km en aval, *R. delphinensis* n'a été observée qu'à partir de la station 13, à 6 km du glacier et à une altitude de 1600 m (GC = 15 %). Elle a ensuite été collectée aux stations 15 (GC = 6 %), 10 et 11 (GC = 4 %) (tableau II). Ainsi, dans l'Arvan, *R. delphinensis* est connue uniquement à des stations avec une influence glaciaire modérée, liées à un mélange d'eau de fonte glaciaire et non glaciaire (nivale, pluviale, de source). Dans ce bassin versant, elle ne semble pas coloniser les secteurs sans influence glaciaire (station 14 par exemple) ou ceux à influence glaciaire dominante comme aux stations 2 et 3, où seulement quelques espèces de *Rhithrogena* semblent être capables de s'établir (*R. hybrida*, *R. loyolaea* et *R. nivata*). La station 1 ne semble héberger aucune espèce d'Ephéméroptère (tableau II). À titre indicatif, l'ensemble du cortège d'Ephéméroptères identifié sur le bassin versant de l'Arvan est détaillé dans le tableau II.

La visite à la localité-type (torrent du Gâ, Hautes-Alpes) du 27.V.2020 n'a pas permis de retrouver *R. delphinensis*, mais les conditions hydrologiques rendaient difficiles les prospections. En revanche, deux autres espèces y ont été collectées en faible abondance : *R. hybrida* et *R. alpestris*.

**Matériel collecté.** – Le tableau III donne les caractéristiques géographiques des quatre stations de collectes de *Rhithrogena delphinensis* et le détail du matériel récolté. Au total, 146 larves de différents stades ont été identifiées : larvules (3,5-5 mm), intermédiaires (5-7 mm) et matures (>7 mm). 70 ont été mesurées et 65 d'entre elles ont été montées pour l'observation microscopique des pièces buccales.

**Identification morphologique de la larve de *Rhithrogena delphinensis*.** – La description originale de *Rhithrogena delphinensis* ne fut réalisée qu'à partir d'une unique larve capturée 30 ans plus tôt dans un torrent des Hautes-Alpes, au sud du massif des Arves : « *Holotype larve âgée, provenance : torrent du Gâ à le Chazelet (département des Hautes-Alpes, France), altitude 1700 m, 27.VII.1959 (leg. Ch. Degrange)* » (SOWA & DEGRANGE, 1987). L'espèce est décrite comme très proche de *R. alpestris* et différenciable de cette dernière par « *la forme de la tête et du labre, le nombre de dents des crêtes maxillaires et aussi par la coloration imaginale sous exuviale très nette de l'abdomen* ». Puis les auteurs ont entrepris, en 1986, des collectes complémentaires dans le ruisseau du Gâ et la Romanche près de La Grave (Hautes-Alpes), en capturant trois nouveaux individus. Ainsi, DEGRANGE & SOWA (1988) apportent des compléments à la description de la larve de stade intermédiaire et à partir d'individus plus récents que l'holotype. Ils complètent alors, d'une manière essentielle, la première description en apportant des critères d'identification plus discriminants face à *R. alpestris*, basés notamment sur la coloration.

Tableau II. – Ephéméroptères capturées dans l'Arvan en présence/absence. Principaux paramètres physico-chimiques des stations : valeurs issues de mesures ponctuelles réalisées entre le 11.VII.2018 et le 5.VIII.2018. Stations grisées : présence de *Rhithrogena delphinensis*.

Espèces \ Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Alainites muticus</i> (Linnaeus, 1758)				X		X	X		X									X		
<i>Baetis alpinus</i> (Pictet, 1843)			X	X	X	X	X		X	X	X		X	X	X	X		X		X
<i>Baetis melanonyx</i> (Pictet, 1843)						X		X		X	X					X	X			X
<i>Baetis rhodani</i> (Pictet, 1843)								X	X	X							X			X
<i>Baetis vernus</i> Curtis, 1834							X	X								X				
<i>Baetis</i> spp. Leach, 1815		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Ecdyonurus hebeticus</i> Eaton, 1883						X		X	X	X										
<i>Ecdyonurus cf. parahabeticus</i> Hefti, Tomka & Zurwerra, 1986				X				X	X											
<i>Ecdyonurus</i> spp. Eaton, 1868				X	X	X	X	X	X	X						X				
<i>Epeorus alpicola</i> (Eaton, 1871)						X	X		X											
<i>Rhithrogena alpestris</i> Eaton, 1885										X										
<i>Rhithrogena delphinensis</i> Sowa & Degrange, 1987										X	X		X		X					
<i>Rhithrogena hybrida</i> Eaton, 1885		X	X							X	X									
<i>Rhithrogena loyolaea</i> Navás, 1922			X			X							X							
<i>Rhithrogena nivata</i> (Eaton, 1871)			X			X							X							
<i>Rhithrogena</i> spp. Eaton, 1881		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X		X					X
Paramètres \ Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Richesse spécifique Ephéméroptères	0	2	4	4	4	6	4	6	7	7	4	1	4	1	3	3	4	3	1	4
Richesse taxonomique totale	1	13	22	38	35	48	31	36	39	16	20	14	18	9	11	32	26	24	19	19
Température (°C.)	1,3	2,2	6,7	11,5	4	14,8	15,6	13,1	10	12,4	9,7	18,2	6,9	12,2	12,8	13,5	17,6	9,7	22	18
GC (%)	63,7	48,3	37,5	0	0	0	0	0	0	4,4	4,2	0	15,8	0	6,2	0	0	0	0	0
Turbidité (uTN)	103	124	45	2,6	3	9	45,5	1	2	31	30	18	7	73	50	5	1,2	3	21	3,5
Altitude (m)	2667	2633	2393	2455	2509	1959	1862	1722	1732	1467	1430	1475	1602	1607	1506	1496	1566	2206	1601	1461
Pente (%)	12	3	25	10	5	19	14	15	12	5	6	9	1	2	1	3	16	11	16	5
Largeur mouillée (m)	0,83	5	5,97	2,55	2	0,85	0,59	0,56	3,24	9,22	5,5	0,74	6	4,77	7,39	2,17	1,25	0,77	0,69	1,83

**Tableau III.** – Larves de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange collectées sur le bassin versant de l'Arvan et coordonnées des stations. Les abondances (Nombre) sont issues d'échantillonnages qualitatifs sauf celles suivies de \* qui correspondent à des échantillonnages quantitatifs au filet Surber. Les parenthèses se réfèrent aux individus ayant servi à la biométrie et aux montages microscopiques, et les crochets aux individus utilisés pour l'analyse moléculaire. Les coordonnées GPS sont en WGS 84.

Cours d'eau	Station	Commune	Altitude	Longitude	Latitude	Date	Nombre	Leg.
Rieu Froid	13	Saint-Sorlin-d'Arves	1606 m	6.222569	45.193584	11.VII.2018	(9)*	S. Cauvy-Fraunié
Arvan	15	Saint-Sorlin-d'Arves	1502 m	6.228385	45.218926	11.VII.2018	(6)*	S. Cauvy-Fraunié
Arvan	10	Saint-Sorlin-d'Arves	1467 m	6.248599	45.214293	11.VII.2018	2*	S. Cauvy-Fraunié
						3.X.2018	(2)	S. Cauvy-Fraunié
						17.VII.2019	(12) 27 [5]	B. Launay
						27.VIII.2019	(16)*15*	S. Cauvy-Fraunié
						27.VIII.2019	(10) 12	M. Forcellini
						5.XII.2019	(5)	S. Cauvy-Fraunié
Arvan	11	Saint-Sorlin-d'Arves	1377 m	6.26005	45.208537	3.III.2020	(1)	S. Cauvy-Fraunié
						25.V.2018	(2)*	S. Cauvy-Fraunié
						9.VII.2018	4*	S. Cauvy-Fraunié
						17.VII.2019	(2)	S. Cauvy-Fraunié
						27.VIII.2019	(5)*	S. Cauvy-Fraunié
						27.VIII.2019	11	M. Forcellini

L'aire de répartition de *R. delphinensis* étant particulièrement restreinte, cette espèce est rarement citée dans les ouvrages de détermination. Les critères permettant son identification ne sont alors détaillés que dans les publications de SOWA & DEGRANGE (1987) et DEGRANGE & SOWA (1988) puis repris dans les synthèses de TOMKA & RASCH (1993), SOLDÁN & LANDA (1999) et BAUERNFEIND & SOLDÁN (2012). Pour les détails, il faut donc se reporter aux deux premières publications. Afin de compléter sa description par des clichés photographiques et de préciser la variabilité des critères, nous donnons ici les caractéristiques principales de la larve de *R. delphinensis* de l'Arvan, validées par l'observation des 146 individus.

*Rhithrogena delphinensis* appartient au groupe *alpestris sensu* SOWA (1984), dont cinq espèces sont connues dans les Alpes occidentales : *R. delphinensis*, *R. alpestris*, *R. allobrogica* Sowa & Degrange, 1987, *R. vaillantii* Sowa & Degrange, 1987 et *R. landai* Sowa & Soldán, 1984 (BAUERNFEIND & SOLDÁN, 2012). Elles possèdent toutes des soies sur la marge antérieure des fémurs prothoraciques (BAUERNFEIND & SOLDÁN, 2012) ainsi que les sclérites latéraux du premier sternite abdominal trapézoïdaux et à largeur supérieure à l'espace les séparant (SOWA & DEGRANGE, 1987).

**Caractères diagnostiques.** – La diagnose suivante synthétise les principaux critères d'identification de la larve de *Rhithrogena delphinensis* qui sont valables, sauf précision dans le texte, pour des larves comprises entre 5 et 9 mm.

– *Rhithrogena delphinensis* est une espèce de petite taille, le dernier stade mesurant de 7,6 à 8,7 mm pour les mâles et 7,9 à 8,9 mm pour les femelles.

– Les larves présentent des tons roux sur la tête, le thorax et les pattes (fig. 5-6).

– En vue dorsale, la tête présente un aspect très anguleux, les angles latéraux-postérieurs sont pratiquement droits (fig. 7, flèche).

– Le labre est trapézoïdal, les bords ont un apex plus ou moins anguleux mais jamais droits (fig. 8, flèche).



Fig. 5. – Larve de *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange dans l'Arvan, station 10, 17.VII.2019.

épaisse bande blanchâtre (fig. 5-6). Cette marge fait partie intégrante du tergite et est différenciée de la membrane blanche située entre les tergites. Les larves de dernier stade peuvent cependant présenter, surtout sur les tergites 1 à 4, une marge blanchâtre plus large pouvant mesurer jusqu'à la moitié de la longueur du tergite.

– Les sternites 2 à 9 sont clairs avec des marques transversales antérieure et postérieure sombres reliées en leur centre par une ligne foncée formant ainsi une lettre I majuscule (fig. 12, flèche) et laissant apparaître une ligne centrale continue sur l'abdomen. La chaîne ganglionnaire n'est cependant pas visible par transparence à travers la cuticule.

– Les branchies sont présentes par paires sur les segments 1 à 7, leurs marges sont toutes densément festonnées (fig. 12). La première paire, réniforme, ne possède pas de plica sur sa face dorsale, mais présente un épaississement dans sa partie distale (vue dorsale). Les branchies 2 à 6 possèdent sur leur face ventrale une marque violacée en forme de "l" ou de virgule allongée (fig. 12), similaire à celle présente sur les branchies de *R. nivata*.

**Variabilité.** – Suite à nos observations, deux caractères diagnostiques doivent être considérés comme variables.

– Le nombre de dents sur les peignes 3 à 5 des lacinias varie de 8 à 15, pour une moyenne de 12. Ce critère ne permet aucunement de séparer *Rhithrogena alpestris* de *R. delphinensis*, contrairement à ce qu'affirmaient SOWA & DEGRANGE (1987) qui mentionnaient, pour cette dernière, 8 à 10 dents. La gamme mesurée ici recoupe totalement celle de *R. alpestris* (11 à 14 selon BAUERNFEIND & SOLDÁN, 2012).

– Les lacinias possèdent en général 7 peignes. Les peignes 3 à 5 (le premier étant le plus externe) portent de 8 à 15 dents, pour une moyenne de 12 (fig. 9).

– Les fémurs pro- à métathoraciques possèdent une rangée de longues soies sur leurs marges antérieure et postérieure (fig. 10). Sur les fémurs métathoraciques, les soies de la marge antérieure mesurent au minimum les trois quarts de celles de la marge postérieure et sont de densité similaire (fig. 10a), contrairement à *R. alpestris* chez qui elles sont plus courtes et beaucoup moins denses (fig. 11a).

– La face dorsale des fémurs ne présente pas de tache centrale foncée. Elle possède quelques rares soies écailleuses longues, à l'apex arrondi et aux bords parallèles, et sont majoritairement localisées dans la partie proximale (fig. 10b).

– Les griffes tarsales sont dépourvues de dents.

– Les tergites abdominaux possèdent une coloration typique et permettent une identification rapide même sur des larves vivantes. Ils sont de couleur brune à rougeâtre sur la totalité du tergite et contrastent très fortement avec la marge postérieure qui se présente comme une

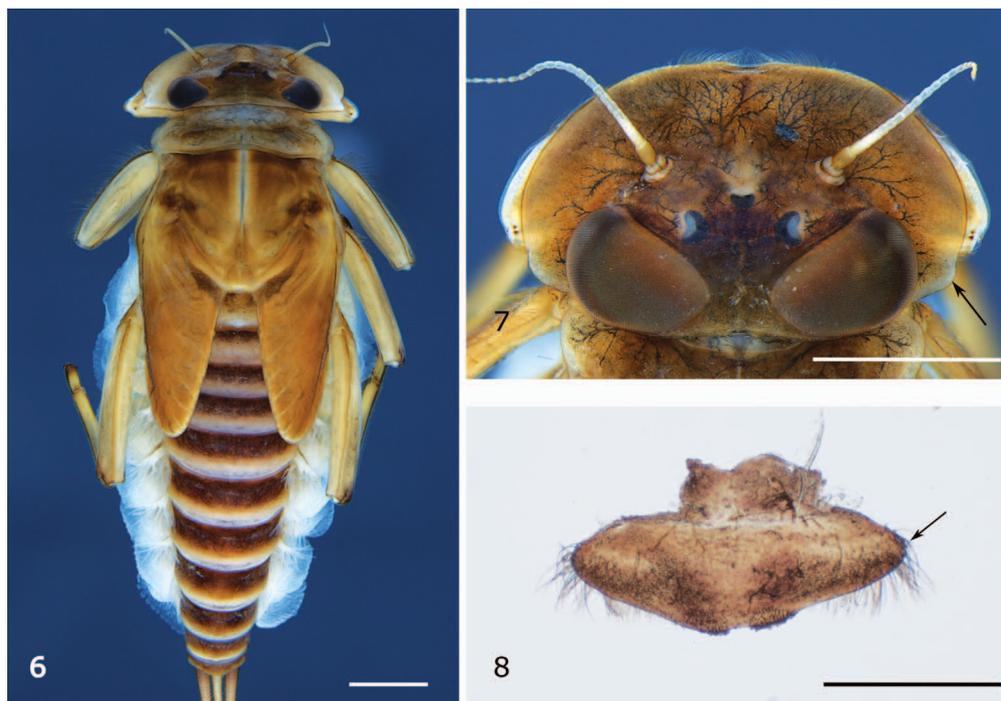


Fig. 6-8. – *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, larves, vue dorsale. – 6, Larve femelle mature. – 7, Tête d'une larve mâle mature (échelle : 1 mm) – 8, Labre (échelle : 0,5 mm).

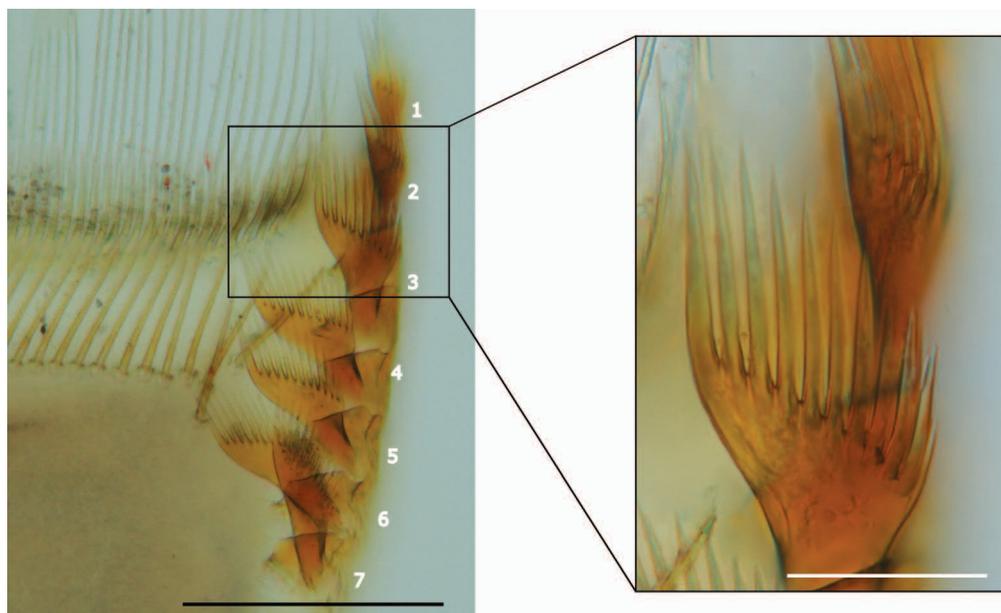
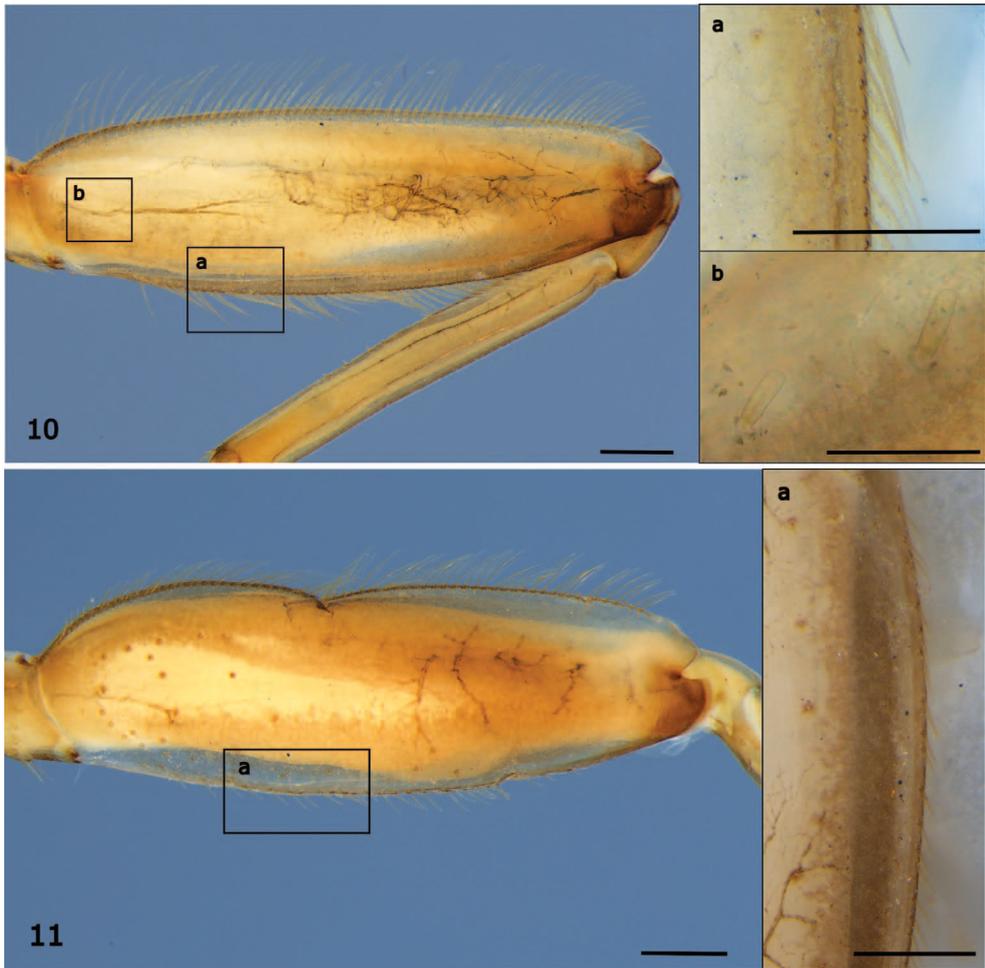


Fig. 9. – *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, larve, lacinia, peignes 1-7, vue dorsale (échelle : 0,25 mm); zoom sur le peigne 3 (échelle : 0,1 mm).



**Fig. 10-11.** – *Rhithrogena* spp. – **10**, *R. delphinensis* Sowa & Degrange, larve, fémur métathoracique, face dorsale, vue dorsale (échelle : 0,25 mm) : a, marge antérieure (échelle : 0,25 mm) ; b, soies en écailles (échelle : 0,1 mm). – **11**, *R. alpestris* Eaton, larve, Arvan, fémur métathoracique, face dorsale, vue dorsale (échelle : 0,25 mm) : a, marge antérieure (échelle : 0,1 mm).

– La marque violacée sur la face ventrale des branchies 2 à 6 est présente sur la totalité des individus de 4 à 9 mm mais elle tend parfois à se dissiper après conservation dans l'éthanol, ce phénomène étant déjà observable après 6 à 8 mois de conservation. Dans ce cas, seule subsiste une légère marque translucide peu visible, très similaire à celle présente sur les branchies de *R. alpestris* (fig. 13, flèche). En revanche, la coloration des tergites ne semble pas s'altérer à long terme (SOWA & DEGRANGE, 1987) et pour des individus typiques, la différence de coloration des tergites permet la séparation avec *R. alpestris* (fig. 14).

L'identification des jeunes stades mesurant moins de 5 mm est difficile et requiert, au préalable, une bonne connaissance de la faune étudiée ainsi qu'une confirmation par la collecte d'individus plus âgés sur le même site.

Pour des larvules de *R. delphinensis* inférieures à 3,5 mm, seule l'affiliation au groupe *alpestris* est certaine, grâce à la présence de soies clairsemées sur la marge inférieure des fémurs des trois paires de pattes. Néanmoins, la coloration foncée et homogène des tergites abdominaux caractéristique (fig. 15a) permet, dans certains cas, l'identification au niveau spécifique.

Les larves comprises entre 3,5 et 5 mm sont plus aisément identifiables grâce à la présence de soies longues mais parfois clairsemées à la marge inférieure des fémurs métathoraciques, et à la coloration plus nette et typique des tergites abdominaux (fig. 15b, c). La confusion est possible avec des jeunes larves de *R. alpestris*, mais ces dernières ont soit une coloration tergale très caractéristique avec un dessin central plus ou moins triangulaire laissant les bords latéraux

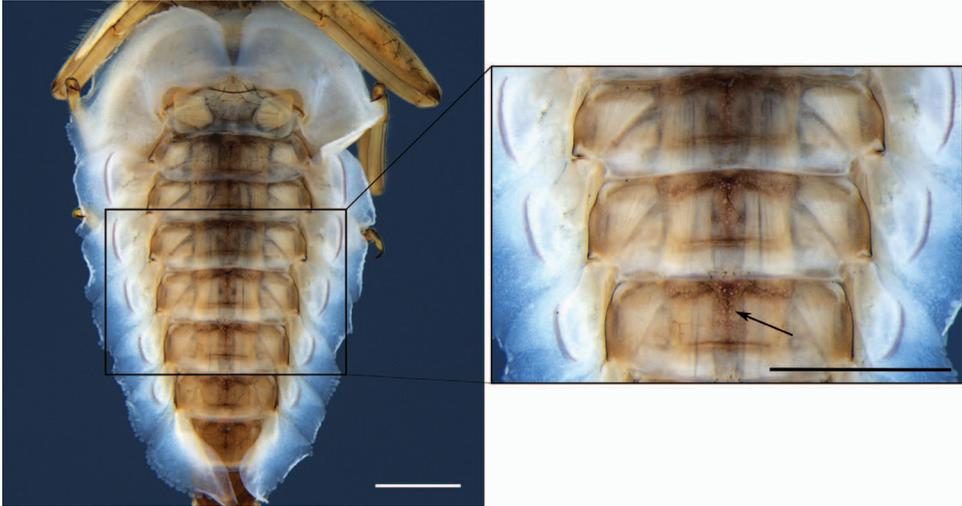


Fig. 12. – *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, larve mature, abdomen, vue ventrale ; zoom sur les sternites 4-6 (échelle : 1 mm).



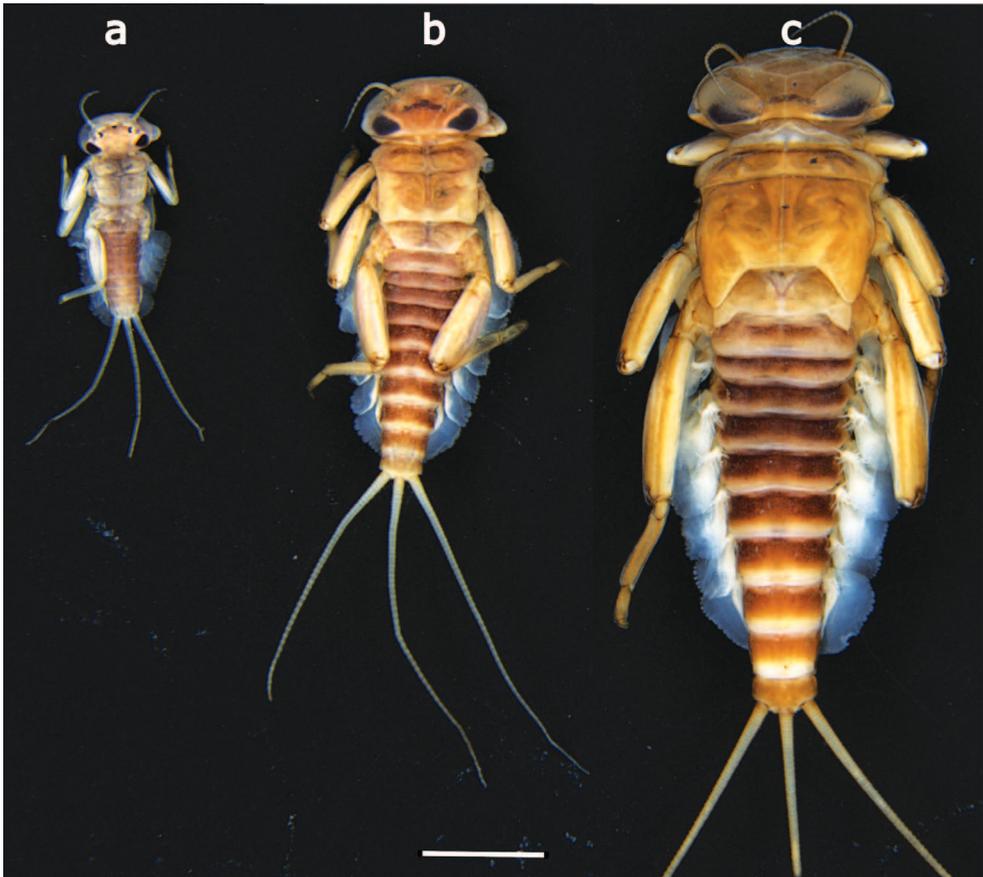
Fig. 13-14. – *Rhithrogena alpestris* Eaton, larve mature, Arvan. – 13, vv. – 14, vd (échelle : 1 mm).

des tergites plus clairs (fig. 16, a), soit des tergites plus foncés et homogènes, notamment à partir du 7<sup>e</sup> (fig. 16b). Leur coloration diffère néanmoins de ceux de *R. delphinensis*.

À noter que les marques violacées sur les branchies 2-6 de *R. delphinensis* apparaissent sur les stades de 3,5 à 4 mm.

**Affinités morphologiques avec les espèces des Alpes occidentales.** – *Rhithrogena delphinensis* se distingue aisément au sein du groupe *alpestris*, et notamment de *R. alpestris*, morphologiquement et écologiquement proche, que l'on peut d'ailleurs retrouver en sympatrie dans les mêmes biotopes (tableau II).

Le plus souvent, la présence d'un dessin caractéristique sur la face ventrale des branchies 2 à 6 distingue *R. delphinensis* des autres espèces de *Rhithrogena*, à l'exception de *R. nivata*. Elle se sépare de cette dernière par la présence de soies longues sur les marges antérieure et postérieure des fémurs de toutes les paires de pattes et l'absence de plica sur la face ventrale de la première paire de branchies. Cependant, les critères de coloration pouvant être variables dans le temps et entre individus, il est judicieux de retenir des caractères complémentaires. La clé suivante permet de distinguer *R. delphinensis* des espèces du groupe *alpestris* des Alpes occidentales. Elle est construite à partir de nos observations\*, des deux publications de SOWA & DEGRANGE (1987) et DEGRANGE & SOWA (1988)<sup>a</sup>, celle de SOLDÁN & LANDA (1999)<sup>b</sup> et des ouvrages de BAUERNFEIND & SOLDÁN (2012)<sup>c</sup> et STUDEMANN *et al.* (1992)<sup>d</sup>.



**Fig. 15.** – *Rhithrogena delphinensis* Sowa & Degrange, larves, vue dorsale. Longueurs : a = 1,7 mm ; b = 3,5 mm ; c = 6 mm (échelle : 1 mm).



Fig. 16. – *Rhithrogena alpestris* Sowa & Degrange, larvules de 4 mm, vd (échelle : 1 mm).

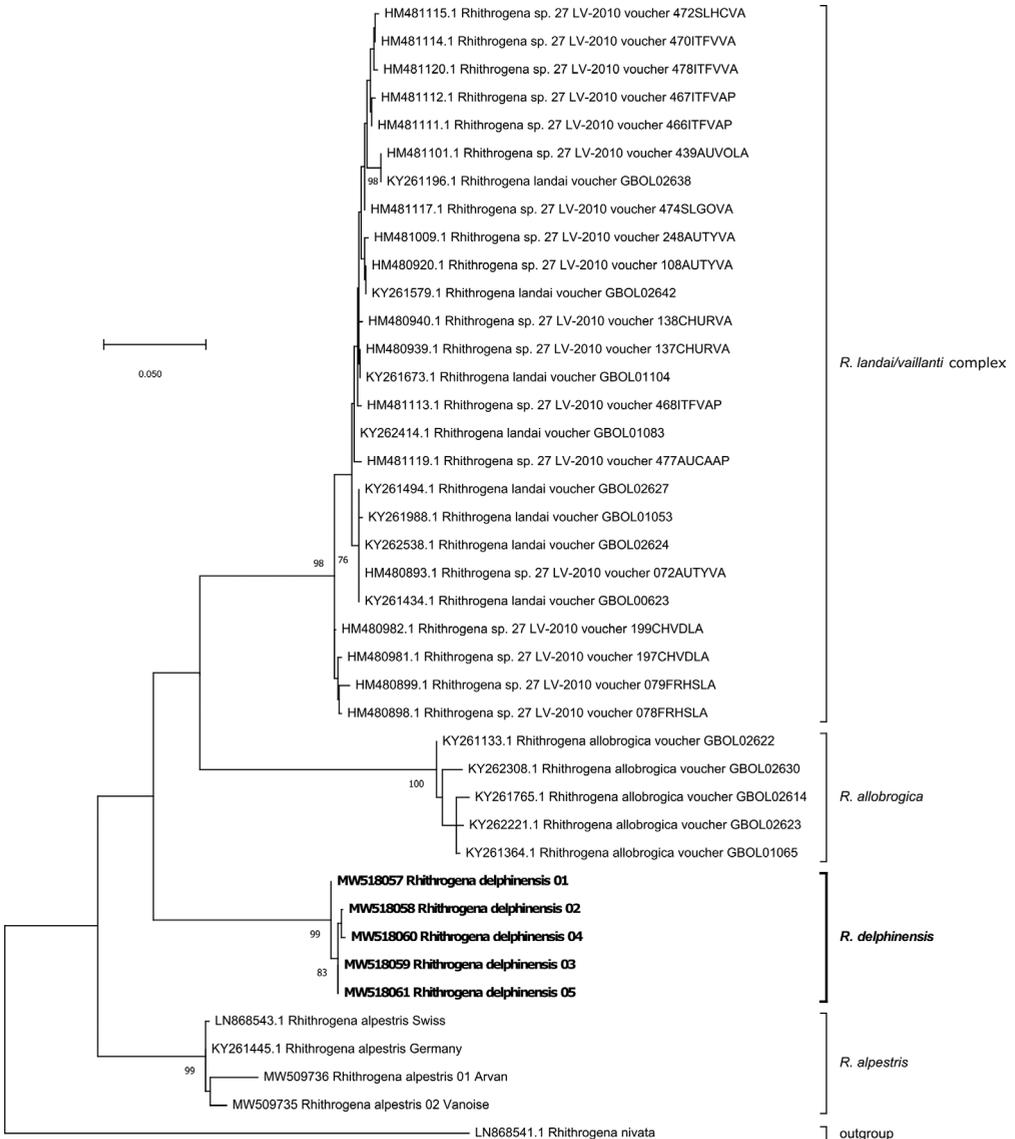
### Clé des larves matures de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* des Alpes occidentales

1. Présence de soies longues sur la marge antérieure et postérieure des fémurs de toutes les paires de pattes<sup>b,c</sup> ..... 2
  - Présence de soies longues sur la marge antérieure et postérieure des fémurs des pattes prothoraciques seulement<sup>b,c</sup>, quelques rares soies isolées peuvent être présentes sur la marge antérieure des pattes méso- et métathoraciques<sup>b</sup> ..... 3
2. Soies de la marge antérieure des pattes métathoraciques mesurant environ  $\frac{1}{4}$  à  $\frac{1}{2}$  de celles de la marge postérieure et de densité plus faible<sup>a,b</sup> (fig. 11, a), coloration des tergites parfois typique avec un dessin central en triangle plus foncé que les bords des tergites<sup>a,c</sup> (fig. 14), branchies 2-6 sans marques violacées (fig. 13)<sup>\*,c</sup> ..... *R. alpestris* Eaton
  - Soies de la marge antérieure des pattes métathoraciques mesurant au minimum  $\frac{3}{4}$  de celles de la marge postérieure et de densité similaire<sup>\*,a</sup> (fig. 10, a), coloration des tergites foncée, brun rougeâtre avec la marge postérieure blanchâtre<sup>\*,a</sup> (fig. 5-6), généralement présence de marques violacées en “I” sur la face ventrale des branchies 2 à 6<sup>\*,a,c</sup> (fig. 12) ..... *R. delphinensis* Sowa & Degrange
3. Griffes tarsales avec 2-(3) dents (observation microscopique), labre triangulaire aux lobes latéraux arrondis<sup>a,b,d</sup>, peignes 3 à 5 des lacinias portant de 5 à 7 dents<sup>c</sup> ..... *R. allobrogica* Sowa & Degrange
  - Griffes tarsales généralement sans dents, labre trapézoïdal large aux lobes latéraux anguleux<sup>c</sup> ..... 4
4. Peignes 3 à 5 des lacinias avec 10 à 14 dents<sup>a,b</sup>, soies écailleuses de la face dorsale des fémurs longues (3× plus longues que larges)<sup>b</sup> ..... *R. vaillanti* Sowa & Degrange
  - Peignes 3 à 5 des lacinias avec 6-8 dents<sup>a,b,c</sup>, soies écailleuses de la face dorsale des fémurs courtes et ovales (2× plus longues que larges)<sup>b</sup> ..... *R. landai* Sowa & Soldán
  - Peignes 3 à 5 des lacinias avec 9 dents en moyenne<sup>1</sup> ..... autres formes du complexe *R. landai/vaillanti*

<sup>1</sup> André Wagner (comm. pers.) et d’après les observations de Stefan Koch. Les cas intermédiaires semblent fréquents et afin de limiter les erreurs d’identification, il apparaît plus prudent de les identifier au complexe *landai/vaillanti*.

**Caractérisation moléculaire de *Rhithrogena delphinensis*.** – L'analyse moléculaire a permis la caractérisation de la portion du gène COI de *Rhithrogena delphinensis* et d'inclure cette espèce dans la base de données GenBank de NCBI (tableau I).

L'arbre phylogénétique (fig. 17) contient quatre clades nettement distincts correspondant aux individus de *R. delphinensis*, *R. alpestris*, *R. allobrogica* et du complexe *R. landai/vaillanti*. Ce complexe contient de vrais *R. vaillanti* et *R. landai* qui présentent toutes deux un statut valide mais renferme également des formes intermédiaires (André Wagner, comm. pers.). Elles ne montrent cependant pas autant de différences génétiques, du point de vue du COI, que les



**Fig. 17.** – Arbre phylogénétique des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* des Alpes occidentales, basé sur 658 pb du COI. Méthode maximum de vraisemblance (ML), modèle évolutif Tamura à trois paramètres. Les valeurs devant les nœuds correspondent aux résultats de 1000 bootstraps (%), seules les valeurs >70 % sont affichées.

autres espèces du groupe *alpestris*. De futurs travaux taxonomiques et moléculaires sont donc nécessaires afin d'affiner les connaissances sur ce complexe.

Néanmoins, ces résultats corroborent la séparation morphologique de *R. delphinensis* dans le groupe *alpestris* des Alpes occidentales. Les distances génétiques sont particulièrement élevées entre *R. delphinensis* et les trois autres clades : *R. alpestris*, *R. landai/vaillantii* et *R. allobrogica*, respectivement de 12,5 %, 12,5 % et 13 %. Ces valeurs, supportées par des bootstraps particulièrement robustes de 98 à 100 %, sont alors amplement supérieures à la limite spécifique des 3 % fixée par HEBERT *et al.* (2003) et ne laissent aucun doute sur la validité de *R. delphinensis*.

Il existe cependant une légère variabilité intraspécifique dans les cinq séquences de *R. delphinensis* qui présentent un taux de divergence moyen de 0,27 %.

**Écologie.** – Les biotopes sélectionnés dans l'Arvan confirment les observations de DEGRANGE & SOWA (1988) : torrents de moyenne altitude au régime nival (Gâ) ou glaciaire (Arvan et Romanche), entre 1400 et 1700 m.

La pente est généralement moyenne, de 1 à 10 %, la largeur mouillée moyenne à l'étiage est comprise entre 6 et 10 m (fig. 3-4, tableau II) et ces milieux sont caractérisés par une grande mobilité et dynamique sédimentaire. Lors de la fonte nivale printanière, l'Arvan et le Gâ charrient d'importantes quantités de particules fines.

Le cortège de *Rhithrogena* collecté aux stations à *R. delphinensis* est sensiblement le même sur l'Arvan que sur le torrent du Gâ et la Romanche, à savoir un cortège typiquement orophile : *R. nivata*, *R. loyolaea*, *R. hybrida* et *R. alpestris* (DEGRANGE & SOWA, 1988).

Les densités observées pendant les trois années aux stations 10 et 11 de l'Arvan laissent à penser que cette population est particulièrement bien structurée et pourrait se trouver dans son optimum écologique. Elle paraît ici dépendante d'une influence glaciaire modérée.

Quel que soit le stade de développement, les larves colonisent des substrats minéraux de type galets/blocs, nettement dominants dans ces cours d'eau. Avec  $0,8 \text{ m.s}^{-1}$  en moyenne et des valeurs comprises entre  $0,03$  et  $1,7 \text{ m.s}^{-1}$ , les gammes de vitesses sélectionnées par *R. delphinensis* sont fortes. Les contraintes hydrauliques mesurées sur les points d'échantillonnage peuvent donc se révéler particulièrement importantes : HFST moyenne de 13 (soit  $15,9 \text{ dyn.cm}^{-2}$ ) avec des valeurs comprises entre 6 et 20. *R. delphinensis* est donc une espèce rhéophile, à l'image de la majorité des *Rhithrogena* connues à ce jour (BUFFAGNI *et al.*, 2021).

**Phénologie.** – Le stade imaginal est encore inconnu mais au vu des captures de larves de dernier stade, les émergences devraient avoir lieu en fin de période estivale, probablement au mois d'août et jusqu'en septembre-octobre dans les secteurs les plus en altitude.

Dans l'état actuel des connaissances, il est impossible de connaître son cycle biologique. Néanmoins, les trois années d'échantillonnages quantitatifs confirment la présence de deux cohortes larvaires en période estivale : les premières larvules identifiables (1,5-3,7 mm) ne sont visibles qu'à partir du mois d'août et cohabitent avec la cohorte de larves de derniers stades (7-9 mm). Au printemps suivant, seules des larves de stades intermédiaires (5-7 mm) sont présentes dans le milieu avec un grand nombre de larvules inférieures à 1,5 mm et attribuées à *Rhithrogena spp.*

**Répartition.** – D'après DEGRANGE & SOWA (1988), *Rhithrogena delphinensis* est très rare dans les Alpes. Elle n'est effectivement connue, pour le moment, que des deux stations citées en 1988 (Gâ et Romanche) et du bassin versant de l'Arvan. L'important effort d'échantillonnage sur les 72 stations étudiées par l'INRAE et les 743 stations de l'INVFMR (fig. 1), n'ont permis de découvrir qu'une seule nouvelle population, sans confirmer le maintien de celles du torrent du Gâ et de la Romanche. Même si le nord-ouest des Écrins, le massif de Belledonne et l'ouest de la Vanoise restent lacunaires en terme de prospections entomologiques, dans l'état actuel des connaissances, *R. delphinensis* est inféodée au massif des Arves et aux bordures nord-est des Grandes Rousses et nord des Écrins, entre les aiguilles d'Arves et le pic de l'Étendard.

## CONCLUSION

Ce travail a permis de compléter la description de la phase larvaire de *Rhithrogena delphinensis* tout en soutenant les caractères diagnostiques connus (SOWA & DEGRANGE, 1987 ; DEGRANGE & SOWA, 1988). Il a également montré leur variabilité en replaçant cette dernière parmi les espèces du groupe *alpestris*. Cette position taxonomique a, de plus, été confirmée par l'approche moléculaire. Désormais, la base de données GenBank rend possible l'affiliation de *R. delphinensis* à partir du gène mitochondrial COI et sa détection lors d'inventaires faunistiques grâce à l'ADN environnemental ou le métabarcoding.

*Rhithrogena delphinensis* a été observée majoritairement dans des zones à fortes vitesses de torrents alpins de moyennes altitudes (1400-1700 m), alimentés par des eaux de fonte glaciaire et/ou nivale. Il s'agit d'une espèce rare, uniquement recensée dans le massif des Arves, le massif des Grandes Rousses et en bordure nord des Écrins. Il semble alors nécessaire d'affiner les connaissances sur sa répartition, par de nouvelles prospections en période estivale (juin-août) dans le massif des Arves et des Grandes Rousses, sur la localité-type, le nord des Écrins et dans les massifs alentours (nord-ouest des Écrins, est de Belledonne et ouest de la Vanoise). Ces nouvelles données permettront de mettre à jour les connaissances sur la répartition et l'écologie de l'espèce. Un véritable bilan sur l'état des populations permettra, à terme, de fixer son statut sur la liste rouge des Ephéméroptères de France métropolitaine (UICN FRANCE, MNHN & OPIE, 2018), qui est actuellement DD (données insuffisantes). À titre d'exemple, la majorité des espèces de *Rhithrogena* avec lesquelles *R. delphinensis* cohabite sont pour la plupart quasi menacées (NT) comme *R. hybrida* et *R. alpestris*, voire en danger (EN) comme *R. nivata* (UICN FRANCE, MNHN & OPIE, 2018), alors même que leur aire de répartition est bien plus étendue dans les Alpes.

En tout état de cause, sa rareté et ses exigences écologiques font de *R. delphinensis* une espèce particulièrement fragile face aux pressions anthropiques. Dans la région concernée, les activités humaines sont essentiellement concentrées autour du tourisme hivernal (sports d'hiver) et estival (randonnée). Une intensification des pratiques pourrait se traduire par l'augmentation de la charge polluante dans les systèmes de traitement des eaux usées et l'augmentation des prélèvements quantitatifs pour l'eau potable ou la fabrication de neige artificielle. Il existe également une microcentrale hydroélectrique à Saint-Jean-d'Arves, entre les stations 10 et 11, qui court-circuite alors un tronçon de l'Arvan.

L'augmentation des pollutions ou l'altération des débits sont alors susceptibles de nuire aux rares populations de *R. delphinensis*. Sa dépendance à un régime glaciaire ou nival et la tendance au réchauffement climatique, d'autant plus marqué en moyenne altitude, la rendent de ce fait extrêmement vulnérable.

REMERCIEMENTS. – Nos remerciements vont tout d'abord aux financeurs ayant permis la réalisation des différents projets : l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, le bureau d'étude TERE0, la Zone Atelier Bassin du Rhône (ZABR) et la Région Auvergne-Rhône-Alpes. Un grand merci aux Parc nationaux des Écrins et de la Vanoise pour l'aide à l'accès sur le terrain. Ensuite, que soient remerciés ici tous ceux qui ont contribué, directement ou indirectement, à la réalisation de ce projet : Jean Paul G. Reding pour la relecture et l'amélioration du manuscrit ; l'OPIE-benthos pour son travail titanesque dans la réalisation de l'INVFMR et tous les observateurs de ce programme ; André Wagner (Musée cantonal de zoologie de Lausanne) pour son aide précieuse concernant les données génétiques et l'identification morphologique des espèces du groupe *alpestris*, et enfin Stefan Koch, Michel Sartori et Laurent Vuataz pour leur immense travail sur la morphologie et la phylogénie des *Rhithrogena* alpines. Michel Sartori et Laurent Vuataz sont ici doublement remerciés pour leur lecture et les améliorations constructives qu'ils ont apportées au manuscrit. Merci également à Guillaume Le Goff (Inrae), Soisic Fabre et Christel Blot pour le tri et l'identification d'échantillons benthiques de l'Arvan et de l'Arve.

## AUTEURS CITÉS

- BARBER-JAMES H., SARTORI M., GATTOLLIAT J.-L. & WEBB J., 2013. – World checklist of freshwater Ephemeroptera species. World Wide Web electronic publication. <http://fada.biodiversity.be/group/show/35> [accédé le 30.VIII.2021]
- BAUERNFEIND E. & SOLDÁN T., 2012. – *The Mayflies of Europe (Ephemeroptera)*. Ollerup : Apollo Books, 781 p.
- BRULIN M., 2004. – Description complémentaire de la larve de *Rhithrogena strenua* Thomas, 1982 et données écologiques (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Ephemer*, 5 (1) : 1-9.
- BUFFAGNI A., ARMANINI D.G., CAZZOLA M., ALBA-TERCEDOR J., LÓPEZ-RODRÍGUEZ M.J., MURPHY J., SANDIN L. & SCHMIDT-KLOIBER A., 2021. – Dataset “Ephemeroptera”. [www.freshwaterecology.info](http://www.freshwaterecology.info) - the taxa and autecology database for freshwater organisms, version 7.0 (accédé le 14.IV.2021).
- DEGRANGE C. & SOWA R., 1988. – Note complémentaire sur deux espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* (Ephemeroptera, Heptageniidae) des Alpes françaises. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 58 : 711-714.
- FELSENSTEIN J., 1985. – Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39 (4) : 783-791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
- FOLMER O., BLACK M., HOEH W., LUTZ R. & VRIJENHOEK R., 1994. – DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3 : 294-299.
- GBIF SECRETARIAT, 2021. – GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. <https://doi.org/10.15468/39omei> [accédé le 14.IV.2021].
- GOUY M., GUINDON S. & GASCUEL O., 2010. – SeaView version 4 : a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution*, 27 (2) : 221-224. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>
- HEBERT P. D. N., RATNASINGHAM S. & DEWAARD J. R., 2003. – Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit I divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 270 : S96-S99. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025>
- KUMAR S., STECHER G., LI M., KNYAZ C. & TAMURA K., 2018. – MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35 : 1547-1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- MORINIÈRE J., HENDRICH L., BALKE M., BEERMANN A. J., KÖNIG T., HESS M., KOCH S., MÜLLER R., LEESE F., HEBERT P. D. N., HAUSMANN A., SCHUBART C. D. & HASZPRUNAR G., 2017. – A DNA barcode library for Germany's mayflies, stoneflies and caddisflies (Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera). *Molecular Ecology Resources*, 17 (6) : 1293-1307. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12683>
- NCBI RESOURCE COORDINATORS, 2018. – Database resources of the National Center for Biotechnology Information. *Nucleic Acids Research*, 46 (D1) : D8-D13. <https://doi.org/10.1093/nar/gkx1095>
- OPIE-BENTHOS, 2021. – <http://www.opie-benthos.fr/opie/monde-des-insectes.html>
- ROBINSON C. T., KAWECKA B., FÜREDER L. & PETER A., 2010. – Biodiversity of Flora and Fauna in Alpine Waters (p. 193-223). In : BUNDI U. (éds), Alpine Waters. *The Handbook of Environmental Chemistry, volume 6*. Berlin, Heidelberg : Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-88275-6\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-540-88275-6_10)
- SANGER F., NICKLEN S. & COULSON A. R., 1977. – DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 74 : 5463-5467. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.12.5463>
- SARTORI M. & LANDOLT P., 1999. – Atlas de distribution des éphémères de Suisse (Insecta, Ephemeroptera). *Fauna Helvetica*, 3 : 214 p.
- SIEVERS F., WILM A., DINEEN D., GIBSON T. J., KARPLUS K., LI W., LOPEZ R., MCVILLIAM H., REMMERT M., SÖDING J., THOMPSON J. D. & HIGGINS D. G., 2011. – Fast, scalable generation of high-quality protein multiple sequence alignments using Clustal Omega. *Molecular Systems Biology*, 7 (1) : 539-544. <https://doi.org/10.1038/msb.2011.75>
- SOLDÁN T. & LANDA V., 1999. – A key to the Central European species of the genus *Rhithrogena* (Ephemeroptera: Heptageniidae). *Klapalekiana*, 38 : 25-37.

- SOWA R., 1984. – Contribution à la connaissance des espèces Européennes de *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) avec le rapport particulier aux espèces des Alpes et des Carpates (p. 37-52). In : Landa V., Soldán T. & Tonner M. (éds), *Proceeding of the fourth international conference on Ephemeroptera, Bechyne, 4-10 septembre 1983*. Cseske Budejovice : Czechoslovak Academy of Science.
- SOWA R. & DEGRANGE C., 1987. – Taxinomie et répartition des *Rhithrogena* Eaton du groupe *alpestris* (Ephemeroptera: Heptageniidae) des Alpes et des Carpates. *Polskie Pismo Entomologiczne*, **57** (3) : 475-493.
- STATZNER B. & MÜLLER R., 1989. – Standard hemispheres as indicators of flow characteristics in lotic benthos research. *Freshwater Biology*, **21** (3) : 445-459. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1989.tb01377.x>
- STUDEMANN D., LANDOLT P., SARTORI M., HEFTI D., & TOMKA I., 1992. – Ephemeroptera, *Insecta Helvetica Fauna*, **9** : 175 p.
- TAMURA K., 1992. – Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G + C-content biases. *Molecular Biology and Evolution*, **9** : 678-687. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040752>
- TOMKA I. & RASCH P., 1993. – Beitrag zur Kenntnis der europäischen *Rhithrogena*-Arten (Ephemeroptera, Heptageniidae): *R. intermedia* Metzler, Tomka et Zurwerra, 1987 eine Art der *alpestris*-Gruppe sowie ergänzende Beschreibungen zu fünf weiteren *Rhithrogena*-Arten. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, **66** : 255-281.
- UICN FRANCE, MNHN & OPIE, 2018. – *La Liste rouge des espèces menacées en France – Ephémères de France métropolitaine*. Paris.
- VUATAZ L., RUTSCHMANN S., MONAGHAN M. T. & SARTORI M., 2016. – Molecular phylogeny and timing of diversification in Alpine *Rhithrogena* (Ephemeroptera: Heptageniidae). *BMC Evolutionary Biology*, **16** : 194. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0758-1>
- VUATAZ L., SARTORI M., WAGNER A. & MONAGHAN M. T., 2011. – Toward a DNA taxonomy of Alpine *Rhithrogena* (Ephemeroptera: Heptageniidae) using a mixed Yule-coalescent analysis of mitochondrial and nuclear DNA. *PLoS One*, **6** (5) : e19728. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019728>
- WALSH P. S., METZGER D. A. & HIGUCHI R., 1991. – Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material. *Biotechniques*, **10** (4) : 506-513. <https://doi.org/10.2144/000114018>
-