CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE LA BIOLOGIE DES PAPILLONS AQUATIQUES (LEPIDOPTERA, PYRALOIDEA) SUR LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHATEL

par **JEAN-PAUL HAENNI**AVEC 4 FIGURES ET 2 TABLEAUX

EXTRAIT DU BULLETIN

DE LA SOCIÉTÉ NEUCHATELOISE DES SCIENCES NATURELLES

TOME 103, 1980

Imprimerie Centrale S.A., Neuchâtel

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE LA BIOLOGIE DES PAPILLONS AQUATIQUES (LEPIDOPTERA, PYRALOIDEA) SUR LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHATEL

par

JEAN-PAUL HAENNI

AVEC 4 FIGURES ET 2 TABLEAUX

INTRODUCTION

Parmi les très nombreuses espèces de Pyraloidea, il en est quelquesunes, appartenant aux familles des Pyraustidae et des Acentropidae, qui présentent un niveau d'adaptation relativement élevé à la vie aquatique. Ce sont, entre tous les Papillons, ceux qui sont allés le plus loin dans cette voie. De ce fait, ils ont très tôt attiré l'attention des naturalistes, de sorte que leur biologie est actuellement assez bien connue, du moins pour les espèces les plus répandues.

Cependant, en Suisse, à l'exception de MARTIN (1949) qui étudia *Nym-phula nymphaeata* dans la région genevoise, personne ne s'est encore penché sur ce groupe à la biologie si particulière.

Nos observations, principalement sur la rive sud du lac de Neuchâtel, ont duré du printemps 1972 à l'hiver 1973-1974 et ont été reprises sous forme de pointages en 1978. Leur but était de rassembler des données sur la biologie de ces espèces dans les conditions locales, ainsi que de préciser leur répartition dans le canton de Neuchâtel et les régions voisines.

D'après les anciennes données (ROUGEMONT 1903, VORBRODT et MÜL-LER-RUTZ 1914), les 5 espèces signalées en Europe (HANNEMANN 1978) ont été capturées en Suisse. Trois d'entre elles seulement ont été trouvées dans notre région au cours de ce travail:

Nymphula nymphaeata L., Paraponyx strationata (L.) (Pyraustidae); Acentropus niveus (Oliv.) (Acentropidae).

Deux autres Pyraustidae, Cataclysta lemnata L. et Paraponyx stagnata (Donov.) ont été signalées dans la région des trois lacs par les auteurs cités ci-dessus. Nous ne les avons pas retrouvées malgré des recherches intensives. P. stagnata est très proche morphologiquement de N. nymphaeata et a souvent été confondue avec elle par le passé: il n'est pas impossible qu'il faille rapporter les indications de la littérature à cette dernière espèce.

Extrait du Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles, t. 103, 1980.

1. DESCRIPTION DU MILIEU

La zone marécageuse qui borde la rive sud du lac de Neuchâtel entre La Sauge et Yverdon a été étudiée dans la région de Cheyres du point de vue phytosociologique par BERSET (1949-1950) et KELLER (1969-1970).

Nous avons plus particulièrement prospecté la région située entre Cudrefin et Portalban: la zonation classique y est passablement bouleversée, et on observe plutôt une mosaïque aux limites souvent peu nettes des divers groupements végétaux.

Les biotopes des Pyralidés aquatiques y sont représentés par deux formations végétales: la Nupharaie (Nymphaeion), où vivent *N. nymphaeata* et *P. stratiotata*, et les herbiers sous-lacustres (Potamogetonion) avec *A. niveus*.

a) Les mares à Nénuphar (Nymphaeion)

Dans notre région, le Nymphaeion ne se trouve pas dans sa situation normale, c'est-à-dire au large de la roselière. Il occupe des dépressions de la prairie marécageuse, plus ou moins marquées et de grandeur variable, qui ont pour trait commun le fait de ne pas être soumises directement aux mouvements du lac. Peu distinctes morphologiquement du reste du marais, elles constituent cependant de véritables mares, habituellement inondées toute l'année, mais qui peuvent se trouver partiellement ou complètement à sec pendant des périodes atteignant plusieurs semaines ou même plusieurs mois (à la fin de l'été 1972, par exemple).

On peut en distinguer deux types suivant leur formation:

- les premières, d'une surface de 200 à 700 m², occupent des dépressions situées loin en arrière du rivage actuel, en pleine prairie marécageuse, sans communication directe avec le lac;
- les secondes, plus grandes (5000 à 6000 m²), ne sont séparées du lac que par une dune et sont encore en relation directe avec lui. Ce sont en quelque sorte des portions de beine isolées par la formation de la dune.

Leur profondeur, très variable, avoisine le plus souvent une quarantaine de cm, mais certains endroits ne sont habituellement recouverts que d'une dizaine de cm d'eau, alors qu'à d'autres, la hauteur de l'eau atteint normalement 80 cm.

Leur température est placée sous la dépendance directe des conditions météorologiques; elle se situe généralement entre 15 et 25 °C durant la belle saison, et peut atteindre 30 °C dans les endroits peu profonds. En hiver les mares sont régulièrement gelées en surface durant plusieurs semaines.

Au point de vue phytosociologique, ces mares ne semblent pas constituer une association bien déterminée, et, en ce qui nous concerne, le fait marquant de ces milieux est la présence du Nénuphar blanc et du Potamot nageant, plantes nourricières de N. nymphaeata et de P. stratiotata. Les principales espèces végétales sont: Nymphaea alba (Nénuphar dans la suite de ce travail), Potamogeton natans, Chara sp., Utricularia vulgaris, U. inter-

media, Schoenoplectus lacuster, Phragmites communis, Cladium mariscus, Carex elata.

Le degré de recouvrement varie d'une mare à l'autre et devient plus important vers la fin de l'été lorsque les Nénuphars sont entièrement déve-

loppés.

A un stade plus avancé, cette formation est colonisée soit par le Caricetum elatae, soit la Phragmitaie: le Nénuphar subsiste disséminé pour disparaître petit à petit au fur et à mesure que l'envahissement se fait plus total

b) Les herbiers sous-lacustres (Potamogetonion)

La beine, dont la plus grande partie est toujours immergée, peut être occupée par des peuplements de diverses espèces de Potamots, recouvrant souvent de grandes surfaces. Ces herbiers sont fréquents sur la rive sud du lac; ils se rencontrent entre 50 cm et 5 m de profondeur et à une distance du rivage allant de 20 à 500 m.

Ils sont composés généralement de plusieurs espèces de Potamots, auxquelles s'ajoutent parfois des Myriophylles. Dans les stations prospectées entre l'embouchure de la Broye et Chevroux, nous avons trouvé les espèces suivantes: Potamogeton perfoliatus, P. crispus, P. lucens, P. helveti-

cus, P. pectinatus, P. pusillus, Myriophyllum spicatum.

Nous avons étudié plus particulièrement une petite station située 150 m à l'est de la jetée de Portalban et à une profondeur variant entre 1 m et 2,50 m, occupant une surface de 25 m² et comprenant les Potamots

suivants: P. crispus, P. perfoliatus et P. pectinatus.

En hiver, seuls subsistent les rhizomes. Les jeunes pousses atteignent 1 à 2 m en juin; la floraison a lieu en juillet-août. Cette station semble passablement souffrir des courants et des vagues, ainsi que du passage répété des bateaux (hélices, brassages). La disparition est rapide après la fructification: les plantes tombent sur le fond, pourrissent et sont emportées par les vagues et les courants. En novembre, il n'y a plus trace de Potamots sur le fond.

2. MÉTHODES

a) Sur le terrain

Dans les mares à Nénuphar, l'observation directe a été généralement utilisée. En outre des prélèvements de vase et de débris végétaux au fond des mares, ainsi que de sol dans les associations végétales voisines, ont été passés à l'extracteur de type Berlese ou soumis à la flottation, ou encore décortiqués manuellement au laboratoire. Le piégeage lumineux à la lampe UV a été pratiqué pour estimer les populations d'adultes.

Dans les herbiers à Potamots situés en eau profonde et loin du rivage, nous avons dû nous contenter d'examiner le matériel ramené par les plongeurs, matériel qui consistait en plantes de Potamots arrachées à la main et placées immédiatement dans des sacs en plastique. Des échantillons de fond

lacustre ont également été prélevés et triés au laboratoire.

b) En laboratoire

Nous avons élevé avec des fortunes diverses les trois espèces présentes dans notre région, afin d'obtenir des renseignements sur leur biologie, leur cycle de développement et le parasitisme éventuel.

Les chenilles de N. nymphaeata et de P. stratiotata ont été élevées individuellement dans des gobelets en plastique, dont l'eau et la nourriture

(feuilles de Nénuphar) étaient changées régulièrement.

Pour celles d'Acentropus niveus, nous avons dû remplacer les rameaux de Potamot, pourrissant très rapidement une fois coupés, par des rameaux d'Elodée (Elodea canadensis) qui ne présentent pas cet inconvénient; cette nourriture est d'autre part acceptée volontiers par les chenilles. Pour cette espèce nous n'avons pas pu obtenir la chrysalidation par suite de la physiologie particulière de la nymphe qui se comporte comme un parasite respiratoire de la plante sur laquelle elle se fixe, l'air étant fourni par les lacunes aérifères de celle-ci. Par conséquent, les chenilles refusent de se chrysalider sur des plantes non enracinées, même dans une eau abondamment oxygénée.

L'élevage des chrysalides a été en partie réalisé dans les mêmes conditions que celui des chenilles et en partie selon la méthode mise au point par C.O. BERG (1952).

Les adultes éclos au laboratoire ont été placés dans des bacs de grande taille recouverts de gaze, à demi remplis d'eau et pourvus de feuilles flottantes de Nénuphar. Nourris d'eau sucrée, ils se reproduisent et pondent facilement.

Nous n'avons obtenu l'éclosion des pontes provenant d'élevages ou récoltées dans la nature que dans un seul cas, le pourrissement prématuré de la feuille support entraînant également la dégradation de la ponte.

3. NYMPHULA NYMPHAEATA

a) Biologie

En ce qui concerne la biologie, nos observations concordent avec celles

des auteurs antérieurs, principalement MARTIN (1949).

Dans notre région les chenilles se nourrissent des feuilles flottantes du Nénuphar et de deux espèces de Potamots, *Potamogeton natans* surtout, et *P. coloratus*. Le Nénuphar jaune (*Nuphar luteum*) n'est jamais attaqué, même là où les deux espèces croissent côte à côte (Champittet). Les trois premiers stades larvaires ont une respiration aquatique; le changement de structure de la cuticule et l'entrée en fonction des stigmates, déjà observés par MÜLLER (1892), s'opèrent à la troisième mue, et les stades L4 et L5 ont une respiration aérienne. Les chenilles à ces stades taillent leur fourreau dans les feuilles de Nénuphar: les découpures ovales qui en résultent permettent de déceler facilement leur présence.

b) Abondance

Les chenilles ne se rencontrent jamais en peuplements très denses dans notre région (tableau I). En fin de saison, la population pourrait sembler plus dense d'après le nombre de feuilles attaquées. Cette impression provient de la persistance des feuilles rongées par les chenilles de la génération précédente, mais en réalité la génération estivale ne nous paraît pas être plus abondante que la génération hivernante.

La répartition des chenilles varie au cours de leur développement: aux premiers stades, elle est nettement en taches, centrées autour des feuilles portant une ponte. Ce type de répartition se fait moins net au fur et à mesure de la croissance des larves; il y a alors dispersion au hasard du fait des déplacements des chenilles en quête de nourriture, surtout lorsque la couverture des Nénuphars est importante.

Les populations d'adultes sont faibles: lors d'une tournée habituelle des mares du premier type durant la journée, nous dérangions rarement plus de 2 ou 3 papillons. En parcourant plus systématiquement la zone de repos diurne (bord des mares et associations voisines du Cladietum et du Schoenetum nigricantis), nous arrivions à découvrir une dizaine d'individus environ. Le piégeage lumineux nous a fourni des chiffres semblables; en conditions particulièrement favorables, c'est un total de 20 individus seulement qui a été capturé en 4 heures, ceci en pleine période de vol de l'espèce.

TABLEAU I

Densité des chenilles de *N. nymphaeata* dans les mares à Nénuphar.

Date	Surface (m ²)	Nombre appr. de feuilles	Nombre de chenilles	
21. 6.72	2	200		
7. 5.73	5	300	2	
15. 5.73	100	2000	8	
15. 5.73	15	120	0	
23. 5.73	1,5	50	5	
29. 5.73	100	500	5	
16.10.73	2	?	4	

^{*} et 3 chrysalides.

c) Cycle

Dans les années normales (1973 et 1978), l'espèce présente deux générations annuelles, l'une estivale, l'autre avec un stade hivernant (fig. 1). Le cycle est le même que celui que MARTIN (1949) observa dans la région genevoise, avec cependant un mois de décalage environ. Un point cependant reste obscur: d'après nos observations de l'automne et du printemps, l'hivernage se produit aux stades L2 et L3, alors que les chenilles ont encore un mode de respiration aquatique. Ce fait permet de supposer qu'elles se laissent tomber sur le fond pour y subir une diapause hivernale de 5 à 6 mois. Mais, malgré des recherches intensives effectuées sur le fond des

mares, nous n'avons pas réussi à trouver de larves hivernantes. Nous avons étendu, sans aucun résultat, nos recherches aux couches plus profondes du sol, au sol des associations végétales voisines, ainsi qu'aux débris végétaux flottants et aux tiges persistantes des plantes croissant dans les mares (*Phragmites, Typha, Schoenoplectus*, etc.).

Nous avons pu observer une intéressante adaptation aux conditions écologiques particulière de ces mares, c'est-à-dire à leur assèchement

temporaire durant la belle saison lors des années sèches.

En 1972 par exemple, l'eau baissa durant tout le mois de juillet, et au début d'août le fond de nos stations était durci et craquelé, tandis que les Nénuphars étaient complètement desséchés et cassants. Les pluies tombées par la suite ne firent qu'humidifier le fond, et à début novembre les mares étaient toujours à sec. Ce n'est qu'au cours de l'hiver qu'elles se trouvèrent à nouveau inondées. Dès les premiers jours d'août, les chenilles de *N. nymphaeata* et de *P. stratiotata* avaient disparu. Nous pensions alors que les populations de ces espèces avaient été détruites entièrement dans ces biotopes et qu'une recolonisation éventuelle pourrait se faire au cours des années suivantes par des adultes venant d'endroits épargnés par l'assèchement. Or, au printemps 1973, des chenilles, aux stades habituels pour la saison (L2 et L3), se nourrissaient sur les jeunes feuilles de Nénuphar et de

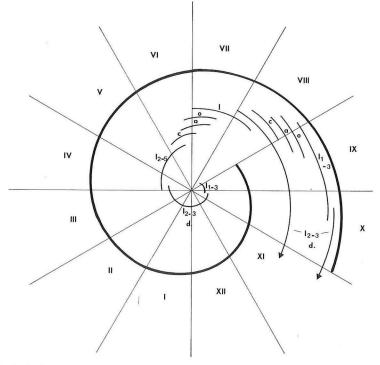


Fig. 1. Cycle de N. nymphaeata. 1₁ à s: stades larvaires; c: chrysalides; a: adultes; o: œufs; d: diapause; h: hivernage: I à XII: mois.

Potamot. Ceci implique nécessairement qu'elles avaient survécu à la sécheresse grâce à une diapause prolongée d'une durée totale de 8 mois environ passés dans la vase du fond des mares, qui était restée légèrement humide sous la couche supérieure desséchée. Le cycle ne présente donc, dans ces conditions, qu'une seule génération annuelle, par disparition de la génération estivale.

L'influence sur l'abondance de l'espèce est tout de même sensible: au printemps 1973, les larves étaient nettement moins nombreuses. Il est probable qu'au moment de l'assèchement les larves plus âgées, à respiration aérienne, ne purent entrer en diapause et périrent.

d) Répartition (fig. 2)

N. nymphaeta se rencontre en de nombreux points de la rive sud du lac de Neuchâtel, où elle occupe vraisemblablement toutes les mares à Nénuphar et à Potamot nageant. Nous l'avons trouvée en outre au petit lac du Loclat près de Saint-Blaise (sur Nénuphar). L'espèce semble absente de la rive nord du lac de Neuchâtel, ainsi que des lacs de Morat et de Bienne.

Signalons enfin une récolte de ZURWERRA dans une mare de gravière

recolonisée par la végétation à Klein-Bösingen, près de Laupen.

Dans le Haut-Jura, cette espèce a été trouvée dans les 5 stations suivantes: lac des Taillères, près de La Brévine (1036 m); tourbière du Boisdes-Lattes (Vallée des Ponts, 1000 m); étang de la Gruère, près des Cerlatez (Jura, 1000 m); mare des Embreux, près des Genevez (Jura, 1010 m); mare de La Tuilerie à la tourbière de La Chaux-d'Abel (Berne, 1000 m).

Il est probable qu'une prospection systématique permettrait d'allonger cette liste.

Dans le Jura, la principale plante nourricière est Potamogeton natans, mais nous avons également observé de nombreuses chenilles se nourrissant

sur Polygonum aquaticum au lac des Taillères.

Les quelques observations que nous avons pu faire nous incitent à penser qu'en altitude, N. nymphaeata ne présente qu'une seule génération annuelle, les dates d'observation montrant un décalage de un mois environ par rapport à celles du bord du lac de Neuchâtel. Ce retard nous paraît facilement explicable par des raisons d'ordre climatique général.

4. PARAPONYX STRATIOTATA

a) Biologie

Les particularités de la biologie de cette espèce ont été décrites par BEIRNE (1952); nous n'y reviendrons pas, nos observations concordant avec

Les chenilles ont une respiration aquatique tout au long de leur vie. Dans notre région, elles se nourrissent surtout des feuilles immergées de Nénuphar et de Potamot et, de ce fait, passent plus facilement inaperçues que celles de N. nymphaeata.

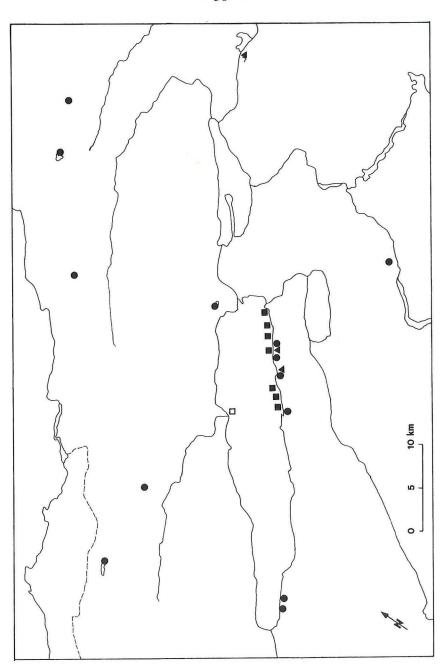


Fig. 2. Répartition des 3 espèces sur la rive sud du lac et dans les régions voisines.

•: N. nymphaeata; ▲: P. stratiotata; ■: A. niveus (□: présence probable).

b) Abondance

Dans les mares à Nénuphar de la région de Cudrefin-Portalban, elle paraît moins abondante que *N. nymphaeata*. Cependant nous avons trouvé un nombre relativement élevé de chenilles hivernantes dans le fond des mares, parmi les déchets végétaux pourrissants, montrant une répartition en taches: 21 prélèvements de 0,1 m² effectués dans la couche superficielle du fond nous ont procuré un total de 24 chenilles, l'espèce étant présente dans 9 d'entre eux avec un nombre de chenilles allant de 1 à 6.

c) Cycle

BEIRNE (1952) observe une seule génération en Angleterre. Dans notre région, *P. stratiotata* présente deux générations annuelles: l'une estivale, l'autre hivernant aux stades L3 et L4 dans la végétation pourrissante du fond des mares.

Plusieurs des chenilles que nous avons obtenues tout au long de l'hiver avaient des restes de nourriture dans le tube digestif (bien visibles chez cette espèce où le corps est presque translucide). De courtes pousses vertes de Potamot nageant subsistent durant l'hiver sur le fond des mares et peuvent servir de nourriture aux chenilles. Nos observations indiquent que la prise de nourriture doit être sporadique et irrégulière, certainement liée aux

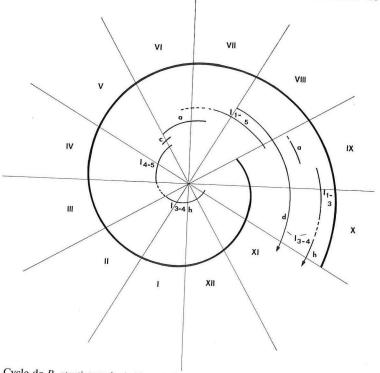


Fig. 3. Cycle de P. stratiotata (voir légende à la fig. 1).

périodes où la température de l'eau n'est pas trop basse, et qu'elle ne concerne qu'une partie de la population hivernante. Ainsi, il n'y a pas à proprement parler de diapause hivernale chez cette espèce : le développement larvaire n'est pas complètement stoppé durant la mauvaise saison, mais il peut se poursuivre à un rythme ralenti et irrégulier pour une partie au moins de la population lorsque les conditions du milieu sont favorables.

P. stratiotata, comme N. nymphaeata, ne présente qu'une génération annuelle, avec disparition de la génération estivale, lorsque les mares s'assèchent durablement durant la belle saison (comme nous l'avons

observé en 1972).

d) Répartition (fig. 2)

P. stratiotata semble préférer les mares où l'envahissement de la végétation est déjà avancé et où les débris végétaux sont abondants; néanmoins elle colonise probablement toutes les mares à Nénuphar de la rive sud du lac de Neuchâtel. Nous avons en outre observé les adultes de cette espèce à Meienried (Berne) dans le bras mort de la Vieille-Thielle envahi par la végétation aquatique, mais nous ne l'avons pas trouvée au bord des lacs de Bienne et de Morat, ni dans le Haut-Jura.

ACENTROPUS NIVEUS

a) Biologie

Depuis le travail de K. BERG (1941) au Danemark, la biologie de cette espèce est bien connue. Quelques points obscurs subsistent, mais les difficultés liées à l'accessibilité du milieu ne nous ont guère permis de les éclaircir. La nourriture des chenilles est constituée uniquement par les Potamots, les espèces à larges feuilles, P. perfoliatus et P. crispus, étant nettement préférées. Myriophyllum spicatum qui croît souvent dans les mêmes stations n'est pas attaquée chez nous, alors que BERG (1941) cite le fait au Danemark, où la principale plante-hôte est Elodea canadensis (sur laquelle nous n'avons jamais trouvé A. niveus chez nous).

La période d'activité des chenilles est calquée sur celle des Potamots,

c'est-à-dire de fin mai à début octobre.

b) Abondance

Le biotope très particulier de cette espèce a rendu difficiles des échantillonages précis et répétés en vue d'une estimation de la taille des populations. L'abondance paraît variable d'une station à l'autre comme le montrent les comptages que nous avons effectués (tableau II). Les caractéristiques des trois stations considérées (profondeur, distance du rivage, quantité de nourriture à disposition) sont assez semblables pour qu'on ne puisse pas leur attribuer les différences constatées dans la densité d'A. niveus. Des facteurs comme la force des vagues et des courants doivent ici jouer un rôle important.

TABLEAU II

Densité des chenilles et chrysalides de A. niveus.

Station	Date	Plante-hôte	Nombre de tiges		d'individus
W de Cudrefin Sous Champmartin E de la jetée de Portalban E de la jetée de Portalban E de la jetée de Portalban	28.6.72 28.6.72 15.6.73 19.7.73	P. crispus P. perfoliatus P. perfoliatus P. perfoliatus P. perfoliatus P. perfoliatus	30-40 30-40 39 5 48	1 2 22 5 17	1 2 39 9 20

c) Cycle

Dans notre région, A. niveus présente une seule génération annuelle (fig. 4). La diapause hivernale se produit aux stades L2 et L3 sur le fond du lac, parmi les déchets pourrissants des plantes. Le même cycle a été observé par BERG (1941) au Danemark, alors que NIGMANN (1908) en Allemagne orientale et KOKOCIŃSKI (1963) en Pologne ont observé deux générations annuelles. D'autres auteurs polonais (in KOKOCIŃSKI 1963) indiquent une, deux ou même trois générations annuelles.

En fait, il apparaît que le milieu, et en particulier la température de l'eau, jouent ici un rôle déterminant. D'après les expériences de BERG (1941) confirmées par nos propres observations, les chenilles ne se nourrissent pas

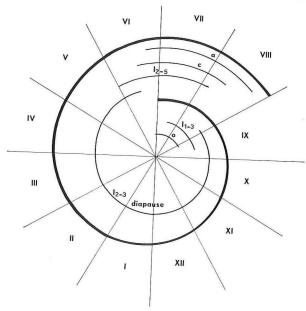


Fig. 4. Cycle de A. niveus (voir légende à la fig. 1).

lorsque l'eau a une température inférieure à 10-11 °C. La durée de la diapause hivernale est plus longue dans un lac de la taille de celui de Neuchâtel que dans un étang ou un bras mort de rivière. Dans notre région, elle dure de septembre-octobre à mai, soit 8 mois au minimum, voire plus comme le montre une observation de chenilles en diapause en juin.

Un problème non résolu est celui du retour des larves en diapause sur les Potamots. En effet, dans la station que nous avons plus particulièrement étudiée, située à l'est du débarcadère de Portalban, les débris de plantes ne restent pas à l'emplacement de l'herbier, mais ils sont emportés par les courants et vont s'accumuler dans des trous de drague à une trentaine de mètres de celui-ci. C'est là aussi que nous avons retrouvé les chenilles. Nous ignorons comment ces dernières retournent sur l'emplacement de l'herbier; quoi qu'il en soit, nous les y avons retrouvées en mai-juin sur les nouvelles pousses de Potamots.

d) Répartition (fig. 2)

A. niveus colonise les stations de Potamots de la rive sud du lac jusqu'à 500 m du rivage et 3 m de profondeur. Il est très probable que l'espèce est répandue sur tout le pourtour du lac, partout où se rencontrent des colonies de Potamots à larges feuilles, de même d'ailleurs que dans les lacs de Bienne et de Morat. Par contre, comme nous l'avons déjà signalé plus haut, elle est absente des canaux à courant lent du Chablais, entre La Sauge et Cudrefin, et des fossés près de Witzwil, où abonde Elodea canadensis.

6. DISCUSSION

Lorsqu'on compare le statut de ces trois espèces dans notre région avec les observations des auteurs précédents, l'importance des conditions écologiques particulières aux différents milieux ressort très nettement: il apparaît qu'elles sont capables d'adapter leur cycle à des biotopes assez différents. Chez N. nymphaeata et P. stratiotata, qui présentent d'ordinaire deux générations annuelles, les chenilles de la génération estivale peuvent entrer en diapause prématurément et assurer ainsi la survie de l'espèce lors de l'assèchement exceptionnel des mares, qui entraîne la suppression de la deuxième génération. L'étalement marqué du cycle et la présence simultanée de plusieurs stades de la même population sont ainsi une sorte de garantie contre l'assèchement. Mais ce mécanisme jouerait-il si l'assèchement se produisait à un autre moment du cycle? Cette possibilité n'est pas à exclure en effet: depuis la deuxième correction des eaux du Jura, le niveau moyen du lac s'est encore abaissé. De plus, l'ouverture et la fermeture des vannes de Nidau conditionnent en bonne partie le niveau de l'eau dans les trois lacs subjurassiens et, par suite, dans les prairies marécageuses de la rive sud du lac. Le niveau de l'eau dans les mares devient donc dans une certaine mesure dépendant de facteurs économiques, à savoir les besoins énergétiques du moment. Un assèchement est donc possible à n'importe quelle période de l'année.

D'un point de vue plus général, les variations du niveau de l'eau ont une grande influence sur la végétation de cette zone: la présence et le maintien de plusieurs des associations herbacées sont en effet liés à une inondation durant une partie de l'année. L'abaissement du niveau du lac risque de précipiter l'évolution vers un atterrissement, d'autant plus que le fauchage des roseaux et des laiches pour la litière est beaucoup moins pratiqué qu'autrefois, ce qui favorise l'avance des buissons et de la forêt dans les prairies marécageuses. Ce sont ainsi toute une série de biocénoses extrêmement riches qui nous paraissent menacées à plus ou moins longue échéance. Pour les mares, cette évolution se traduit par un envahissement des plantes des associations voisines et par le recul du Nénuphar, qui, sauf en quelques endroits de la rive, nous semble occuper des biotopes relictuels. Ceci est évidemment également le cas pour les espèces qui lui sont liées, en particulier les papillons que nous avons étudiés.

N. nymphaeata présente une autre adaptation du cycle en altitude, où les conditions climatiques plus sévères ne permettent le développement que

d'une seule génération annuelle.

Un phénomène analogue s'observe chez A. niveus pour des raisons différentes: la grandeur du lac, son inertie thermique, les vagues et les courants, l'éloignement souvent considérable du rivage des herbiers composent un milieu très différent de ceux étudiés par les autres auteurs. Une seule génération annuelle a été observée, mais il n'est pas possible d'exclure la possibilité de développement d'une génération estivale lors des années particulièrement chaudes.

Le problème du retour des larves de A. niveus sur les plantes nourricières au printemps n'est pas vraiment résolu. Une autre question se pose : celle de la présence ou de l'absence des \mathcal{P} à ailes normales parmi nos populations (chez cette espèce les \mathcal{P} sont normalement aquatiques et leurs ailes sont rudimentaires, mais quelques auteurs ont observé un pourcentage généralement très faible de \mathcal{P} à ailes bien développées dans certaines régions). Le faible nombre de nos observations d'imagos ne nous permet pas de nous prononcer à ce sujet.

Remerciements

Nous remercions le professeur W. Matthey qui nous a proposé ce sujet d'étude et nous a conseillé et aidé tout au long de ce travail. Nous remercions également les plongeurs du Centre international de plongée de Neuchâtel, et tout particulièrement nos amis Charles Auroi et Daniel Strub, sans qui nos renseignements sur *A. niveus* se réduiraient à très peu de chose. Enfin nous remercions M. A. Zurwerra, de Brigue, qui nous a envoyé du matériel.

Résumé

Les caractéristiques régionales de la biologie et du cycle vital des Lépidoptères aquatiques Nymphula nymphaeata L., Paraponyx stratiotata (L.) et Acentropus niveus (Oliv.) (Pyraloidea), présents sur la rive sud du lac de Neuchâtel, sont décrites et discutées. L'auteur donne également leur répartition dans les régions voisines du Plateau et du Jura. L'adaptation du cycle à l'assèchement du milieu est mise en évidence pour les deux premières espèces citées. Les limites de cette adaptation sont discutées, en relation avec le problème de la baisse durable du niveau du lac et de ses conséquences sur les zones marécageuses de sa rive sud.

Zusammenfassung

Die regionalen Besonderheiten der Biologie und der Entwicklungsgeschichte der am Südufer des Neuenburgersees vorkommenden aquatischen Schmetterlinge Nymphula nymphaeata L., Paraponyx stratiotata (L.) und Acentropus niveus (Oliv.) (Pyraloidea) werden beschrieben und besprochen. Der Verfasser erwähnt auch die Verbreitung dieser Arten in den benachbarten Gebieten des Mittellandes und des Juras. Die Anpassung an die Austrocknung des Biotops wird für die beiden ertszitierten Arten aufgezeigt. Die Grenzen dieser Anpassung werden besprochen in Verbindung mit dem Problem der Absenkung des Wasserstandes sowie deren Folgen in den Sumpfzonen des Südufers.

Summary

The regional characteristics of the biology and life-cycle of the aquatic Moths *Nymphula nymphaeata* L., *Paraponyx stratiotata* (L.) and *Acentropus niveus* (Oliv.) (Pyraloidea) that occur on the south bank of the Lake of Neuchâtel are described and discussed. The author gives also their distribution in the neighbouring areas of Midland and Jura. The adaptation of the life-cycle to the drying of their biotop is pointed out for the two first species. The limits of this adaptation are discussed in relation to the problem of the lasting drawdown of the lake level and its consequences on the marshy zones of the south bank of the lake.

BIBLIOGRAPHIE

- BEIRNE, B.P. (1952). British Pyralids and Plume Moths. London et New York (Warne & Co.).
- BERG, C.O. in MAC GAHA, Y.J. (1952). The limnological relations of insects to certain aquatic flowering plants. *Trans. Amer. Micr. Soc.* 71:355-381.
- BERG, K. (1941). Contribution to the Biology of the Aquatic Moth Acentropus niveus (Oliv.) Vidensk. Medd. fra Dansk Naturh. Foren. 105:59-139.
- BERSET, J. (1949-1950). La végétation de la réserve de Cheyres et des rives avoisinantes du lac de Neuchâtel. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 40:65-94.
- HANNEMANN, H.J. (1978). Lepidoptera. *In ILLIES*, J., Limnofauna europaea. *Stuttgart* et *New York* (Gustav Fischer) et *Amsterdam* (Swets & Zeitlinger).

- KELLER, L. (1969-1970). Etude des groupements végétaux de la réserve de Cheyres (lac de Neuchâtel, Suisse) avec une carte phytosociologique. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 59:47-59.
- KOKOCIŃSKI, W. (1963). Remarks on biology of *Acentropus niveus* Oliv. (Lepidoptera, Pyralidae). *Pol. Pismo Entom.* 33:233-243.
- MARTIN, P. (1949). Ethologie d'un Lépidoptère aquatique Nymphula nymphaeata L. (Pyralidae). Mitt. schw. ent. Ges. 22:411-422.
- MÜLLER, G.W. (1892). Beobachtungen an im Wasser lebenden Schmetterlingsraupen. Zool. Jahrb. Syst. 6:617-630.
- NIGMANN, M. (1908). Anatomie und Biologie von Acentropus niveus. Zool. Jahrb. Syst. 26: 489-560.
- ROUGEMONT, F. de (1903). Catalogue des Lépidoptères du Jura. *Neuchâtel* (Wolfrath et Sperle).
- VORBRODT, K. et MÜLLER-RUTZ, J. (1914). Schmetterlinge der Schweiz. II. Band: Mikrolepidopteren. *Bern* (Wyss).

Adresse de l'auteur: Institut de Zoologie, Université, CH-2000 Neuchâtel 7.