

Les Tipulidae brachyptères de la région paléarctique occidentale avec les descriptions des ♀♀ holoptères de *Tipula* (*Savtshenkia*) *gimmerthali* LACKSCHEWITZ et de *Tipula* (*Platytipula*) *luteipennis agilis* ssp. n. (Diptera, Tipulidae).

J. Brunhes

ÉCOLOGIE TERRESTRE ET APPLIQUÉE

Université de Clermont-Fd II

Les Cezeaux - B.P. 45

63170 Aubières = (73) 26-41-10

CHRISTOPHE DUFOUR¹ & JACQUES BRUNHES²

¹ Musée d'histoire naturelle, Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel

² Université de Clermont-Ferrand, Les Cezeaux BP 45, F-6317 Aubières

Short winged Tipulids of the western Palaearctic Region with first descriptions of Tipula (Platytipula) luteipennis agilis ssp. n. and long winged ♀♀ of *Tipula (Savtshenkia) gimmerthali* LACKSCHEWITZ (Diptera, Tipulidae) - A list is provided of all Tipulidae taxa, either short winged or unable to fly, from the western Palaearctic Region. Long winged females of *Tipula (Savtshenkia) gimmerthali* LACKSCHEWITZ are described for the first time from Valais and Tessin in the Swiss Alps. These are not given subspecies rank as numerous intermediate wing lengths occur, and as no discriminating genitalia or other characters can help separating males. On the contrary, *Tipula (Platytipula) luteipennis agilis* ssp. n. from Italy, Tessin, Corsica and Sardinia is described; ♀♀ of *agilis* have slightly longer wings than *luteipennis* Meigen and are able to fly, whereas the latter is proved to lack flight muscles and therefore is quite unable to fly.

From the western Palaearctic, strong wing reduction or loss of ability to fly is proved for 25 *Tipula* species belonging to *Platytipula* (2), *Savtshenkia* (3), *Pterelachisus* (4), *Lunatipula* (7) and *Vestiptex* (9) whilst it is suspected in 6 other species of *Savtshenkia* or *Vestiptex*. A comparative analysis of wing reduction in these Tipulidae is given, which mentions positive selective pressures (climatical or ethological), negative selective pressures (inability to escape, change habitats, or lay eggs in water). The study of secondary adaptations, distributions and variation of wing lengths and speciation, indicates that wing reductions is an old character of *Vestiptex* and the species of *Lunatipula* belonging to the *livida* group; on the contrary it appears more recent and bound to climatical conditions for most species of *Platytipula*, *Savtshenkia* and *Pterelachisus*.

Les travaux mentionnant le brachyptérisme chez les Tipulidae de la région paléarctique occidentale sont, d'une part, les ouvrages généraux de systématique (MANNHEIMS & THEOWALD, 1951-1980; SAVTSHENKO, 1961, 1964) qui signalent la plupart des cas connus, mais ne permettent pas de les répertorier aisément ni complètement; d'autre part, des articles traitant du brachyptérisme mais qui ne font état que de cas exemplaires (BYERS, 1969; HACKMAN, 1964; BRAUNS, 1951; BRUNHES & DUFOUR, en préparation) ou restreignent l'analyse à une partie seulement des sous-genres des Tipulidae affectés (THEOWALD & MANNHEIMS, 1962; DIA & THEOWALD, 1982; HEMMINGSEN, 1956, 1958; HEMMINGSEN & JENSEN, 1960).

Cette contribution concerne l'ensemble des Tipulides de la région paléarctique occidentale; elle a pour but d'établir un recensement complet des espèces inaptes au vol afin de mettre en évidence à la fois l'importance relative et la diversité du phénomène ainsi que ses causes probables.

Au préalable, il sera fait état de deux nouveautés taxonomiques découvertes au cours de l'étude des Tipulidae de Suisse (doctorat du premier auteur à l'Université de Neuchâtel).

NOUVEAUTÉS TAXONOMIQUES

Dans le cadre d'une étude faunistique des Tipulidae de Suisse, il a été possible, par l'observation et la récolte sur le terrain d'un abondant matériel, de mettre en évidence, premièrement, une grande variabilité des longueurs des ailes des ♀♀ de *T. (S.) gimmerthali* LACKSCHEWITZ, allant du brachyptérisme très prononcé jusqu'à des ailes parfaitement développées; secondement, une forme holoptère, apte au vol, et présente au Tessin, de *Tipula (Platytipula) luteipennis* MEIGEN à laquelle nous conférons un statut subspécifique. L'analyse histologique de la musculature thoracique de ces individus, effectuée à l'Université de Clermont-Ferrand, permet par ailleurs de mettre en évidence d'importantes modifications de l'anatomie interne des espèces affectées par le brachyptérisme. Rappelons enfin que, comme chez la grande majorité des Tipulidae, les ♂♂ sont normalement ailés et aptes au vol.

DESCRIPTION DES ♀♀ DE TIPULA (SAVT.) GIMMERTHALI LACKSCHEWITZ APTES AU VOL, ET DE LA VARIATION DES LONGUEURS ALAIRES EN SUISSE ET DANS LES RÉGIONS VOISINES.

Distribution en Europe et en Suisse

Tipula (S.) gimmerthali LACKSCHEWITZ est une espèce largement répandue en Europe où elle montre une distribution de type boréo-alpin. *T. gimmerthali* est connue d'Écosse, de Scandinavie, de la toundra russe jusqu'à l'Oural; d'autre part, on la trouve dans les Alpes occidentales et orientales, ainsi que dans les Alpes des Sudètes et au Caucase (THEOWALD, 1973); enfin, l'espèce a récemment été découverte dans le Massif Central français (BRUNHES & DUFOUR, en préparation). Deux sous espèces, dont le ♀♀ sont encore inconnues, ont été décrites: *Tipula (S.) g. pteromaculata* (THEOWALD *et al.*, 1982) de Corse et *Tipula (S.) g. mattheyi* (THEOWALD & DUFOUR, 1983) des Pyrénées.

En Suisse, *T. (S.) gimmerthali* est distribuée dans le Jura (Vallée de Joux, Vallon de St-Imier), où elle occupe la marge de certaines tourbières. Absente sur le plateau, on la retrouve en abondance sur le versant nord des Alpes et des Préalpes, particulièrement arrosé, où elle fréquente les tourbières et les marais de pente à l'étage subalpin. Plus rare dans les Grisons et en Engadine, *gimmerthali* est liée aux divers milieux humides, marais et bords de ruisseaux, à l'étage subalpin. Nous avons aussi examiné des exemplaires provenant de Partschins (2000 m) près de Merano dans le Haut-Adige (à l'est de la Suisse), déposés au Zoologisch Museum Amsterdam, et du Massif Central français, à l'ouest.

Variabilité générale des longueurs alaires

183 ♀♀ provenant de 23 localités en Suisse, ou des régions voisines, montrent tous les intermédiaires entre un brachyptérisme prononcé (ailes de moins de 2,5 mm en moyenne dans certaines populations, de moins de 2 mm chez certains exemplaires) et des ailes parfaitement formées (12,5-14 mm) pour des exemplaires aptes au vol. Cependant, la plupart des individus sont soit franchement ailés, soit nettement brachyptères; seuls 3 exemplaires présentent une longueur alaire comprise entre 7 et 11 mm (Fig. 1).

A ce jour, une certaine variabilité avait bien été signalée (2-8 mm par THEOWALD, 1973; 2,5-5,5 par SAVTSHENKO, 1961), mais jamais encore des ailes parfaites et fonctionnelles.

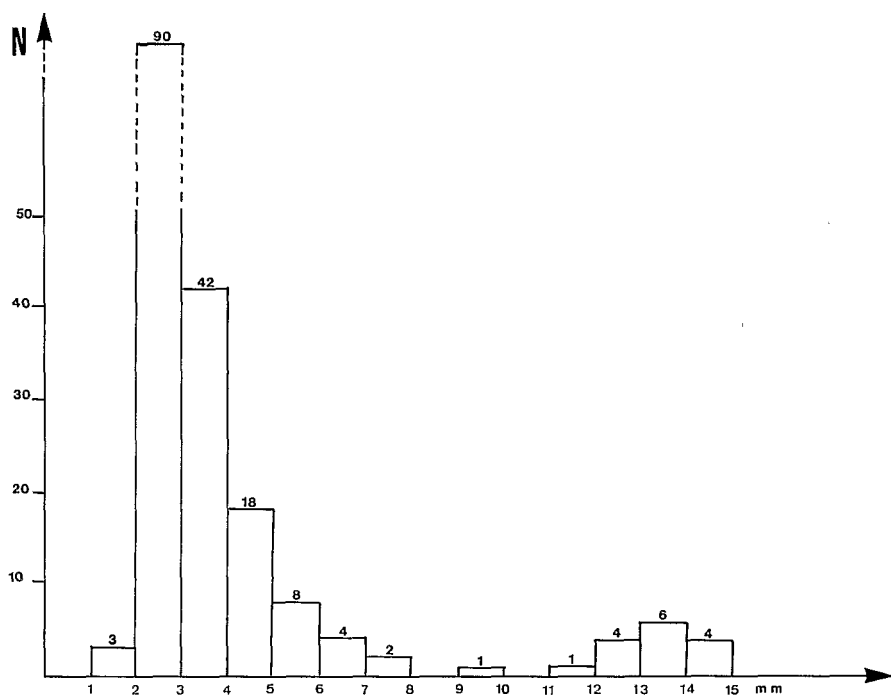


Fig. 1: Variabilité générale des longueurs alaires des ♀♀ de *Tipula (Savt.) gimmerthali* LACKSCHEWITZ en Suisse et dans les régions voisines (Massif Central français, Haut-Adige).

Variabilité régionale et distribution des formes alaires

Les formes ailées et les formes brachyptères en Suisse ne sont pas mêlées au hasard, mais présentent un système de distribution particulier. Au sein de chaque population, la variation de la longueur alaire est bien moindre que la variation générale (Fig. 2). De plus, considérées dans leur ensemble, les populations des différentes régions sont caractérisées par des longueurs alaires qui leur sont propres (Tableau 1).

Les ailes les plus courtes s'observent dans les populations du Jura et du versant nord des Alpes, dont les longueurs moyennes varient entre 2,3 et 3 mm, certains individus ayant des ailes de moins de 2 mm (localités 15 à 22).

Des ailes parfaites et fonctionnelles sont présentes chez des exemplaires provenant du nord du Tessin et du Valais central (localités 1 à 5). Malgré le faible nombre de ♀♀ ailées récoltées, il apparaît que la variation est faible (comprise entre 11,5 et 14 mm) et aucun individu brachyptère n'a été rencontré mêlé aux ♀♀ ailées.

Dans les Grisons et dans le Haut-Adige (Flums, Davos, Sta Maria, Tschier, Merano) les longueurs alaires moyennes varient entre 3,36 et 4,75 mm. La valeur la plus basse correspond à la localité de Flums, qui occupe une position géographique intermédiaire entre les Grisons et le versant nord des Alpes. Les moyennes des longueurs alaires mesurées à Flums sont statistiquement hautement différentes de celles de la région toute proche du Sântis (nord des Alpes) et de

1.Simplon Col VS	n=2	$\bar{x}=14$
2.Crans VS	n=2	$\bar{x}=13,75$
3.All Acqua TI	n=1	$\bar{x}=13$
4.A. Cruina TI	n=4	$\bar{x}=12,9$
5.Er de Lens VS	n=6	$\bar{x}=12,66$
6.Sanetsch VS	n=1	$\bar{x}= 9$
7.Moiry VS	n=11	$\bar{x}= 5,64$
8.Merano I.	n=10	$\bar{x}= 4,75$
9.St Rémy I.	n=2	$\bar{x}= 4,75$
10.Tschierv GR	n=1	$\bar{x}= 4,5$
11.Sta Maria GR	n=3	$\bar{x}= 4,03$
12.Davos Laret GR	n=2	$\bar{x}= 3,55$
13.Col Montets F.	n=1	$\bar{x}= 3,5$
14.Flums GR	n=44	$\bar{x}= 3,3$
15.Sörenberg LU	n=5	$\bar{x}= 3$
16.Col de la Croix VD	n=1	$\bar{x}= 3$
17.Vallée de Joux VD	n=10	$\bar{x}= 2,86$
18.Schwendi-Kaltbad OH	n=6	$\bar{x}= 2,53$
19.Val d'Illier VS	n=1	$\bar{x}= 2,5$
20.Säntis Pass höhe AI	n=7	$\bar{x}= 2,43$
21.St Imier BE	n=11	$\bar{x}= 2,4$
22.Säntis Schwägalp AI	n=46	$\bar{x}= 2,35$
23.Massif Central F.	n=6	$\bar{x}= 2,32$

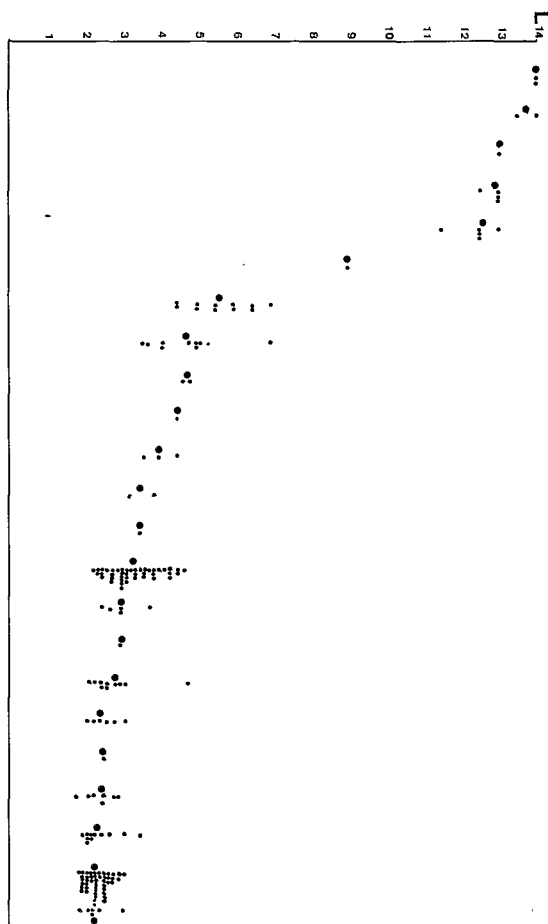


Fig. 2: Variabilité locale des longueurs alaires des ♀♀ de *Tipula (Savt.) gimmerthali* LACKSCHEWITZ de 23 populations de Suisse et des régions voisines (Massif Central ?)

celles de la région à brachyptérisme moins intense à laquelle nous l'avons rattachée (Tab. 1). La valeur la plus élevée pour cette région est trouvée à Merano, localité la plus orientale. En Suisse occidentale, les cas intermédiaires sont rares. Une ♀ avec des ailes de 9 mm provient de la région du Col du Sanetsch qui sépare le nord des Alpes du Valais central. Trois exemplaires provenant de la région du Grand St-Bernard (Col des Montets, St-Rhémy) présentent des longueurs alaires de 3,5 à 4,75 mm; ces localités semblent marquer la limite entre l'influence du nord des Alpes et celle du Valais central. Enfin, dans la population de Moiry, au Valais, à 2400 m d'altitude, les longueurs alaires varient entre 4,5 et 7 mm.

En résumé, on distinguera 2 régions principales caractérisées par l'aptitude ou l'inaptitude des ♀♀ à voler; ces régions sont séparées par une zone de transition occupée par des ♀♀ inaptes au vol, mais qui présentent un brachyptérisme moins fort (Fig. 3).

Tab. 1: Variations régionales des longueurs alaires des ♀♀ de *Tipula (S.) gimmerthali* LACKSCHEWITZ dans la région alpine.

Provenance	N	\bar{X}	(\pm SD)	Variabilité observée
Nord des Alpes + Jura (loc. 15-22)	87	2,48	(\pm 0,43)	1,8- 4,75
Zone de transition Grisons (avec Flums), Haut Adige Valais central excepté région à ♀♀ holoptères + Sanetsch (loc. 7-14)	74	3,94	(\pm 1,10)	2,4- 7
Valais central + Tessin Domaine des ♀♀ holoptères; Sanetsch excepté (loc. 1-15)	15	13,06	(\pm 0,70)	11,5-14
Flums (loc. 14)	44	3,3	(\pm 0,60)	2,4- 4,5
Zone de transition excepté Flums (loc. 7-13)	30	4,88	(\pm 1,02)	3,2- 7
Säntis (loc. 20+22)	53	2,35	(\pm 0,28)	1,8- 3

*Toutes les moyennes comportent entre elles des différences hautement significatives ($p > 99,9\%$).

1. Dans le Jura et le nord des Alpes (loc 15-22), le brachyptérisme est le plus prononcé. Les populations sont fort homogènes et présentent une faible variation d'un individu à l'autre. Les exemplaires du Massif Central français s'apparentent le plus à ceux de cette région.

2. Dans le Valais central aux altitudes moyennes, la région du Simplon et le Tessin (Léventine) (loc 1-5), volent des femelles aux ailes parfaitement formées.

Une zone de transition (loc 7-14), caractérisée par des longueurs alaires intermédiaires, entoure le domaine des femelles holoptères. Elle comprend l'ensemble des Grisons et de l'Engadine en Suisse orientale, le Haut-Adige en Italie du Nord et les régions des cols du St-Bernard et du Sanetsch, auxquels il faut ajouter la région des alpes pennines aux altitudes élevées.

Origine de la variabilité alaire et statut taxonomique

Les conditions climatiques (précipitations, niveau thermique) prévalant dans les diverses régions ne permettent pas d'expliquer les variations des longueurs alaires comme des adaptations aux conditions du milieu. Les précipitations sont en effet particulièrement abondantes dans le Jura et sur le versant nord des Alpes (domaines des ailes courtes), mais aussi dans la région du Simplon et de la Léventine (domaines des ailes longues). Les niveaux thermiques (SCHREIBER, 1977) ne permettent pas non plus d'établir de corrélation en rattachant par exemple les

Tipula (Sa.) gimmerthali Lackschewitz, 1925

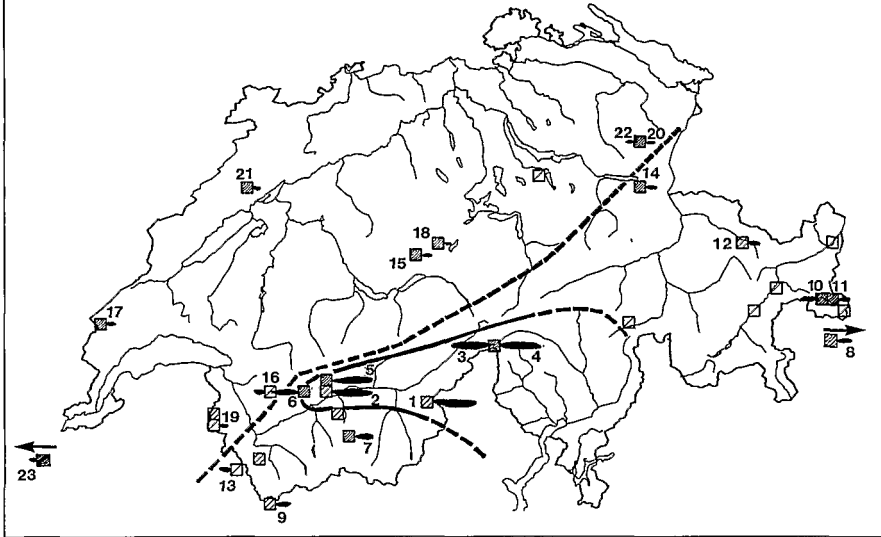


Fig. 3: Distribution de *Tipula (Savt.) gimmerthali* LACKSCHEWITZ en Suisse laissant apparaître 3 zones distinctes.

1. Jura, nord des Alpes; brachyptérisme fort (L. moyenne des ailes ≥ 3 mm)

2. Valais central et Tessin; ailes normales (L. $\leq 11,5$ mm)

3. Zone de transition; ailes intermédiaires ($3 \text{ mm} < L. < 9 \text{ mm}$)

(Les longueurs alaires moyennes des ♀♀ sont proportionnelles aux axes portés par les symboles d'occupation des localités).

populations à ailes longues aux régions chaudes. Par contre, on peut constater, d'une manière générale, que l'ensemble de la distribution de *gimmerthali* est comprise dans la région définie comme très fraîche à très froide. L'altitude est sans relation avec les longueurs alaires.

D'autre part, la variabilité alaire est accompagnée par d'autres modifications anatomiques du thorax. En effet, l'inaptitude au vol des formes brachyptères ne résulte pas seulement de la réduction des ailes, mais aussi de la disparition de la musculature dorso-ventrale indirecte, déjà constatée par HACKMAN (1964). Au contraire, l'aptitude au vol implique évidemment une musculature normale que possèdent effectivement les ♀♀ ailées découvertes en Suisse (Fig. 4, 5). Ces dernières montrent en outre des pattes longues et graciles, alors que les ♀♀ brachyptères, comme c'est le cas chez bien d'autres espèces, possèdent des pattes plus trapues et plus fortes.

Les populations de la zone de transition possèdent vraisemblablement un patrimoine génétique intermédiaire entre celui des formes nettement brachyptères du nord des Alpes (auxquelles se rattache l'essentiel de la distribution de *gimmerthali* dans le nord de l'Europe), et celui des formes ailées du Valais central et du versant sud des Alpes, où l'on doit s'attendre à trouver des formes ailées dans d'autres localités. La limite zoogéographique observée ici sépare fréquemment des sous-espèces, et pose le problème de l'attribution d'un éventuel statut subsppécifi-

que à la forme ailée de *gimmerthali*. A notre avis, deux éléments s'opposent pour l'instant à un tel statut. Premièrement, l'observation des genitalia des ♂♂ et des ♀♀ ne montre aucun caractère permettant de séparer les formes ailées des brachyptères, et les ♂♂ ne peuvent pas être déterminés au niveau subspécifique; secondement, l'existence d'un gradient de brachyptérisme et d'individus tout à fait intermédiaires, conduirait à une discrimination arbitraire.

Il est donc préférable de désigner les ♀♀ ailées de *gimmerthali* du nom de forme holoptère. Une étude de systématique biochimique permettra peut-être une analyse plus fine de cette question, et d'établir alors solidement un statut subspécifique.

TIPULA (PLATYTIPULA) LUTEIPENNIS AGILIS SSP. N. AVEC FEMELLES APTES AU VOL

Tipula (Platytipula) luteipennis MEIGEN, eurasiatique, est très répandue en Europe et fréquente les marais et les prés humides. Dans la région méditerranéenne, les captures de *luteipennis* sont encore rares et l'espèce n'est connue que des Abruzzes (G. Osella, comm. pers.), de Sardaigne, de Corse, du nord de l'Italie et du nord des Balkans (THEOWALD, 1978; THEOWALD *et al.*, 1982). Les ailes des ♀♀ de *luteipennis* sont souvent légèrement réduites, mais leur aptitude au vol n'a jamais été clairement envisagée, bien que selon MANNHEIMS, 1950 elles aient peu de plaisir à voler (die flugunlustigen Weibchen).

Nos récoltes en Suisse au moyen de la tente «Malaise» lumineuse (DUFOUR, 1980) et celles de REZBANYAI et de HÄCHLER, au moyen de pièges lumineux «type Changins», ont immédiatement montré un comportement différent de l'espèce, au Tessin, d'une part, et dans le reste de la Suisse, de l'autre.

Précisons d'emblée que la pénétration dans ces deux pièges n'est possible que pour des insectes en train de voler. 62 exemplaires de cette espèce capturés au nord des Alpes sont tous des mâles, par contre, au Tessin, ce sont 126 ♂♂ et 67 ♀♀ qui ont été pris, soit un sex-ratio de 1,88 : 1. On en déduit qu'au Tessin les ♀♀ de *T. luteipennis* MEIGEN sont capables de voler, ce qui n'est pas le cas au nord des Alpes.

La comparaison entre ♀♀ du Tessin et celles du reste de la Suisse montre des longueurs alaires supérieures chez les premières: rapport aile/abd = 1,24 (1,14-1,38), tandis que ce même rapport n'est que de 1,02 (0,9-1,11) chez les secondes. De plus, l'analyse du thorax nous indique que la musculature striée des exemplaires du nord des Alpes a totalement régressé, ce qui est surprenant si l'on considère que les ailes sont presque de longueur normale. La musculature striée du vol est bien développée chez tous les exemplaires du Tessin. Sur 4 ♀♀ de Sardaigne, 3 possèdent un rapport aile/abd \geq 1,14; d'autre part, ce rapport n'est que de 1 chez la dernière et suggère une certaine variabilité (THEOWALD, comm. pers.).

Les genitalia des populations du nord et du sud des Alpes montrent des caractères distinctifs discrets mais constants, permettant d'attribuer à la forme cisalpine un statut subspécifique:

Tipula (Platytipula) luteipennis agilis ssp. n.

Holotype ♂: Genestrerio (CH-II), 330 m, coordonnées 717,800/79,100, 1.-7.X.1979, tente «Malaise» lumineuse, C. Dufour-W. Geiger leg., Musée d'histoire naturelle de Neuchâtel, alcool.

Paratypes:

1 ♀, Arcegno (CH-TI), 18.X.1980, tente «Malaise» lumineuse, C. Dufour leg., MHNN; 2 ♂, 10.-16.IX.1979, idem holotype; 44 ♂, 14 ♀, 17.-23.IX.1979, idem holotype; 31 ♂, 15 ♀ 27.IX.1979, idem holotype; 38 ♂, 19 ♀, idem holotype; 5 ♂, 12 ♀, 8.-14.X.1979, idem holotype; 3 ♂, 4 ♀, 15.-21.X.1979, idem holotype; 1 ♀, Vezia (CH-TI), 15.-21.X.1979, idem holotype; 1 ♂, F-Corse, St Pierre de Venaco, 9 km S Corte, 730 m, Quercus Castanea forest, light trap; C. Dufour, J. O. Henriksson, P. Oosterbroek leg., 14.-29.X.1981, MHNN; 2 ♂, Maiella, Campo di Giove (Aq.) 500 m, Lago Ticino, 28.VIII.1976, Osella leg., Coll. Mus. Civ. St. Nat. Verona; 1 ♂, Abruzzi, M. Sirente (Aq.), Rovere, 1350 m, I.IX.1976, idem.

Autre matériel:

1 ♂, Gordevio (CH-TI), 11.-20.IX.1980, piège lumineux «type Changins», Rezbanyai leg., Natur-Museum Luzern; 1 ♂ idem, 21.-30.IX.1980, idem; 1 ♀, idem, 1.-10.X.1980; 4 ♂, Lago d'Origlio (CH-TI), 19.X.1979, filet fauchoir, C. Dufour leg., Musée zoologique Lausanne; 7 ♂, 11 ♀, Stabio (CH-TI), 20.X.1979, filet fauchoir, C. Dufour leg., Musée zoologique Lausanne.

Description du ♂: Fig. 6

Identique en tous points à la sous-espèce type par la morphologie. Ne se distingue que par la structure du dististyle interne (id) qui présente une forme

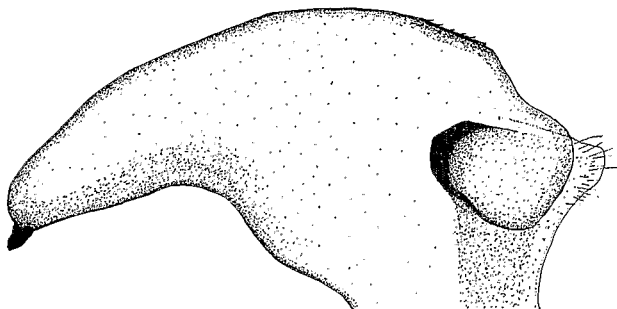


Fig. 6: Dististyle interne (id) de *Tipula (Platytipula) luteipennis agilis ssp. n.*

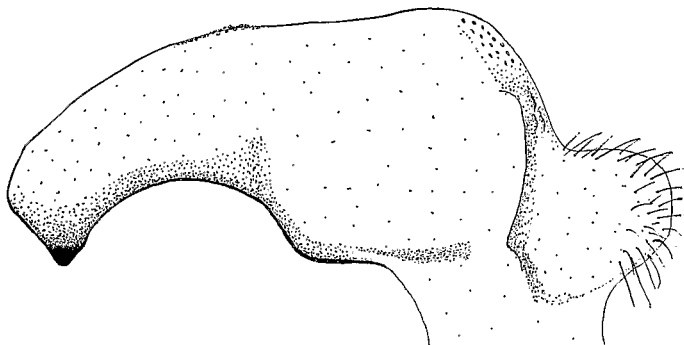


Fig. 7: Dististyle interne (id) de *Tipula (Platytipula) luteipennis luteipennis* MEIGEN

générale plus allongée et un ongle sclérifié formant un crochet dirigé apicalement et situé sur sa moitié postérieure (Fig. 6). Dans cette région, la forme type ne présente qu'une crête peu marquée (Fig. 7).

La ♀ de *T. (Platytipula) luteipennis agilis* ssp. n. est reconnaissable à ses ailes parfaitement développées (rapport aile/abd $\geq 1,14$; moyenne 1,24) et par l'existence de musculature striée du vol dans le thorax (Fig. 8). Chez la sous-espèce nominale, les ailes sont légèrement plus courtes (rapport aile/abd: $\leq 1,14$; moyenne = 1) et la cavité thoracique est vide, dépourvue de musculature alaire striée (Fig. 9).

Du point de vue éthologique, *l. agilis* ssp. n. vole activement et pénètre dans les pièges lumineux; *l. luteipennis* MEIGEN est inapte au vol, absente des pièges lumineux.

Distribution:

T. (Platytipula) luteipennis agilis ssp. n. est fréquente au sud des Alpes, au Tessin, dans les marais eutrophes de basse altitude. Elle est connue par un faible nombre d'individus de Corse, de Sardaigne et des Abruzzes dans la péninsule italienne. Par contre, *T. (Pl.) l. luteipennis* est eurasiatique et atteint sa limite méridionale en Roumanie (THEOWALD, comm. pers.), dans les Alpes et les Pyrénées.

LES TIPULIDAE BRACHYPTÈRES DE LA RÉGION PALÉARCTIQUE OCCIDENTALE

Importance numérique et répartition des espèces

Dans la région paléarctique occidentale, les Tipulidae comptent approximativement 527 espèces décrites à ce jour, réparties en 3 sous-familles. Le brachyptérisme ne touche pas les Dolichopezinae (6 espèces), ni les Ctenophorinae (14 espèces). Chez les Tipulinae, aucun cas de brachyptérisme n'apparaît dans les genres *Nephrotoma* et *Prionocera*. Chez *Nigrotipula* ainsi que chez les ♀♀ de nombreuses espèces de *Tipula* (*T. paludosa* MEIGEN, *T. italica* LACKSCHEWITZ, *T. melanoceros* SCHUMMEL, *T. varipennis* MEIGEN, *T. circe* MANNHEIMS, *T. subcava* MANNHEIMS, *T. nodicornis* MEIGEN, *T. hortorum* LINNAEUS, *T. nubeculosa* MEIGEN, etc.) on observe un brachyptérisme faible: ailes ne dépassant pas l'abdomen, mais en atteignant au moins les $\frac{3}{4}$. Par contre, la musculature alaire intacte permet à ces ♀♀ de conserver la faculté de voler, au moins dans des conditions favorables; par exemple, lorsque la température est suffisamment élevée ou si l'abdomen est déjà allégé d'une partie de la ponte. Nous ne mentionnerons par la suite que les cas de brachyptérisme faible accompagnés d'une complète inaptitude au vol pour nous attacher à tous les cas de brachyptérisme moyen ou fort. Tous ceux-ci se rencontrent dans 5 des 17 sous-genres de *Tipula*: *Platytipula*, *Savtshenkia*, *Pterelachisus*, *Vestiplex* et *Lunatipula*.

Les pourcentages d'espèces inaptes au vol à l'intérieur de ces sous-genres sont très irréguliers: 66% chez *Platytipula*; 41% chez *Vestiplex* (et 54% en ajoutant les cas probables); 6,6% chez *Savtshenkia* (13,3% avec les cas probables); 7,8% chez *Pterelachisus* et seulement 2,7% chez *Lunatipula*.

L'inaptitude au vol touche donc au moins 4,7% de l'ensemble des Tipulidae de la région paléarctique occidentale et 5,6% des espèces du genre *Tipula* (tableau II).

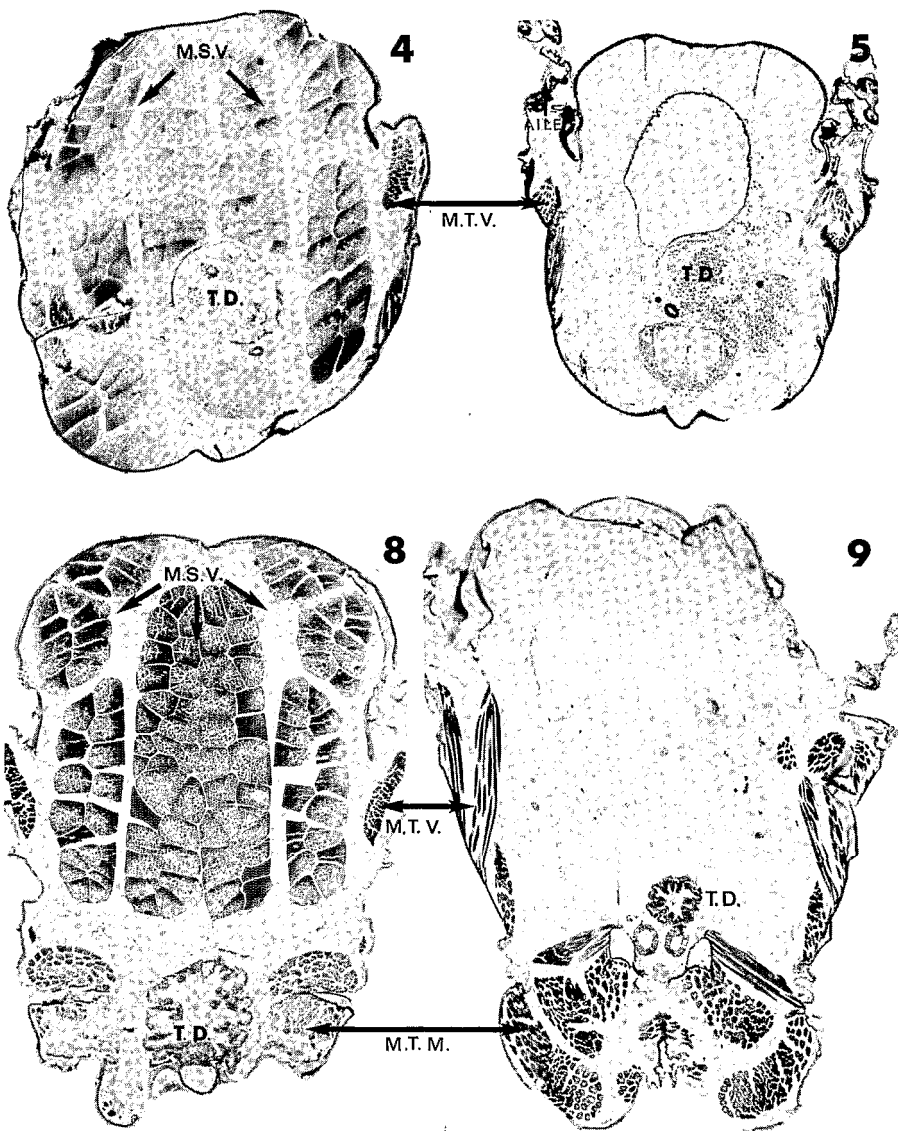


Fig. 4, 5, 8, 9: Coupes transversales du thorax de 2 espèces de Tipulides (M. T. V. = muscles tubulaires du vol; M. T. M. = muscles tubulaires de la marche; M. S. V. = muscles striés du vol; T. D. = tube digestif).

Fig. 4: *Tipula (Savt.) gimmerthali* LACKSCHEWITZ, forme ailée; musculature striée du vol normalement développée.

Fig. 5: *Tipula (Savt.) gimmerthali* LACKSCHEWITZ, forme brachyptère; musculature striée du vol absente.

Fig. 8: *Tipula (Platytipula) luteipennis agilis* ssp. n., sous-espèce apte au vol; musculature striée du vol normale.

Fig. 9: *Tipula (Platytipula) luteipennis luteipennis* MEIGEN; espèce inapte au vol; musculature striée du vol absente; développement de la musculature de la marche. (Photos J. Brunhes)

Tab. 2:

	N. approximatif des espèces	N. taxa avec formes brachyptères prouvées (+ probables)	% de brachyptères (+ probables)
DOLICHOPEZINAE <i>formelles</i>	6	0	0
TIPULINAE			
Prionocera	13	0	0
Nigrotipula <i>Genus</i>	1	0	0
Tipula	443	25 (31)	5,6 (7)
Platytipula	3	2	66
Schummelia	5	0	0
Yamatotipula	16	0	0
Acutipula	13	0	0
Tipula	10	0	0
Savtshenkia <i>SS Genus</i>	45	3 (6)	6,6 (13,3)
Mediotipula	9	0	0
Beringotipula	1	0	0
Pterelachisus	51	4	7,8
Vestiplex	22	9 (12)	41 (54,5)
Lunatipula	260	7	2,7
Lindnerina	1	0	0
Odonatisca	1	0	0
Dentrotipula	1	0	0
Angarotipula	1	0	0
Arctotipula	3	0	0
Emodotipula	1	0	0
Nephrotoma	50	0	0
CTENOPHORINAE	14	0	0
Total	527	25 (31)	4,7 (5,9)

Prédispositions au brachyptérisme

Le taux élevé d'espèces brachyptères au sein des Tipulidae peut s'expliquer par un certain nombre de prédispositions que l'on trouve chez les ♀♀, puisque c'est principalement chez elles que se manifeste le phénomène. Toutefois, la tendance à la réduction alaire peut aussi être considérée comme un trait général des diptères, cet ordre étant précisément défini par la réduction des ailes postérieures, transformées en balanciers (HACKMAN, 1964). Parmi les prédispositions particulières aux ♀♀ des Tipulidae on notera:

- l'absence d'alimentation de l'adulte qui lui épargne la recherche active de nourriture;

- le poids élevé des femelles gravides empêchant fréquemment le vol des formes ailées;
- la maturité des œufs atteinte au moment de l'émergence, qui permet une ponte rapide et sur le lieu même de l'éclosion;
- la ponte effectuée souvent de manière regroupée en se déplaçant au sol (plus rarement en volant), durant laquelle les longues pattes des Tipulidae prennent toute leur utilité en permettant une grande mobilité de l'abdomen;

Par contre, chez les $\sigma^7\sigma^7$, la recherche active des $\varnothing \varnothing$ implique le maintien de l'aptitude au vol.

Analyse comparative du brachyptérisme chez les Tipulidae

Avec le niveau actuel des connaissances, l'analyse des divers groupes de Tipulidae inaptes au vol est possible dans des perspectives climatique, chorologique, morphologique et éthologique. Les tableaux III, IV, V récapitulent les informations disponibles et permettent de dégager les tendances propres à chaque sous-genre.

Par l'aspect climatique, nous chercherons à estimer si le brachyptérisme peut être assimilé à une adaptation à un climat froid ou venté (MANI, 1962; HACKMAN, 1964; BYERS, 1969).

Puis, nous rappellerons les cas des espèces qui pratiquent une oviposition profonde (HEMMINGSSEN, 1956, 1958, 1960), car à cet aspect éthologique est peut-être associé un certain brachyptérisme.

L'aspect chorologique fournit des indications sur les possibilités de dispersion des espèces brachyptères (aires de distribution larges ou restreintes, parfois insulaires ou reliques) et peut donner des renseignements sur l'ancienneté du brachyptérisme, notamment en ce qui concerne les espèces vivant dans des massifs de refuge.

Une grande variabilité de la morphologie thoracique et alaire ou un faible degré de réduction des ailes sera interprété comme la marque d'un brachyptérisme récent et encore instable au sein de l'espèce. Au contraire, nous considérons que si l'atrophie des ailes touche aussi les $\sigma^7\sigma^7$ ou les balanciers des femelles, le brachyptérisme est alors plus prononcé et plus ancien.

Pressions sélectives favorisant le brachyptérisme

Des facteurs d'ordre climatique (froid, humidité, vent) et des facteurs éthologiques ont jusqu'ici été avancés comme causes du brachyptérisme. Il est intéressant de les confronter aux divers sous-genres concernés:

A. Facteurs climatiques

Le froid est considéré parfois (BYERS, 1969, HACKMAN, 1964) comme cause probable des nombreux cas de réductions alaires, intervenant chez les espèces des régions arctiques, montagneuses ou dont les émergences sont particulièrement tardives ou précoces. Dans un climat froid, le vol peut être inhibé et l'existence des ailes devient de ce fait inutile. BYERS signale l'existence de seuils thermiques conditionnant les comportements de *Tipula (Platytipula) pendulifera* aux USA. Au-dessous de 4,4 °C, toute activité est inhibée, jusqu'à 7,2 °C les individus se contentent de marcher péniblement et ne battent des ailes qu'occasionnellement; enfin, au-dessus de 7,2 °C, le vol débute massivement. On peut donc imaginer qu'à

des températures basses les ailes des ♀♀ de *Platytipula* constituent une gêne, plutôt qu'un avantage.

D'autre part, au climat froid, sont souvent associées une grande humidité et une rosée abondante qui persiste souvent toute la journée en début ou en fin de saison. Cette rosée peut aussi handicaper les ♀♀ ailées qui circulent dans la strate herbacée, en mouillant et collant leurs ailes. Au contraire, dans de telles conditions, les ♀♀ brachyptères gagnent en mobilité.

Si l'on recherche les espèces de Tipulidae qui doivent affronter un climat froid, on constate que ce sont avant tout celles appartenant aux sous-genres *Platytipula*, *Savtshenkia* et *Pterelachisus* figurant dans le Tableau III. Chez *Platytipula*, *T. autumnalis* LOEW et *T. luteipennis* MEIGEN, inaptés au vol, et habitant le centre et le nord de l'Europe, n'apparaissent qu'en automne (sept.-oct.), dans des lieux froids et humides. Par contre, l'aptitude au vol de *l. agilis* ssp. n. cisalpine dont les populations sont soumises à un climat plus doux que la sous-espèce type, renforce l'hypothèse climatique.

Un cas d'inaptitude au vol partielle peut être noté chez *T. (Pl.) melanoceros* SCHUMMEL, qui habite les hauts-marais. Les ♀♀ de cette espèce ne sont en effet capables de voler que lorsque leur abdomen s'est allégé d'une partie de la ponte. Cette observation suggère bien que le brachyptérisme peut suivre et non causer directement l'inaptitude au vol.

Les 3 espèces ou sous-espèces inaptés au vol appartenant au sous-genre *Savtshenkia* apparaissent à des périodes particulièrement froides. C'est ainsi que *T. gimmerthali* LACKSCHEWITZ forme brachyptère et *T. pagana* MEIGEN apparaissent en automne, à une période où les gelées sont fréquentes alors que *T. subnodicornis* ZETTERSTEDT émerge au printemps quelques semaines après la fonte des neiges. La répartition de ces 3 espèces avec sous-espèces brachyptères ou ailées s'accorde bien avec l'hypothèse faisant intervenir l'influence des climats froids sur la sélection de formes inaptés au vol.

Parmi les cas douteux, *T. baltistanica* ALEXANDER, du Caucase et de l'Himalaya et *convexifrons* HOLMGREN, des régions circumpolaires, suggèrent la même hypothèse. Pour *T. macaronesica* SAVTSHENKO des Açores qui affronte un climat très humide et venté, une action supplémentaire de l'insularité sera envisagée plus loin.

Parmi les représentants brachyptères de *Pterelachisus*, affrontent un climat particulièrement froid *carinifrons* HOLMGREN et *tristriata* LUNDSTRÖM en Eurasie boréale, et *l. luteobasalis* SAVTSHENKO dans les régions élevées du Caucase. Inversement, *l. alata* THEOWALD de Turquie n'occuperait selon cet auteur que les étages inférieurs (1700 m) et de ce fait bénéficie d'un climat plus clément. Finalement, *T. bertei* RONDANI, qui provient des plaines d'Italie et du Tessin, mais vole en plein hiver, est soumis aussi à des conditions froides, et ne contredit pas l'hypothèse du climat froid.

Au contraire, parmi les espèces du tableau IV, seule *Tipula cressa* MANNHEIMS de *Lunaticipula*, connue de l'Agion Pneuma, en Crète à près de 2000 m et volant à la fin mai, doit rencontrer un climat rigoureux. Les autres espèces du sous-genre connaissent des climats doux (Canaries, Cap Bon, Asie mineure). Les nombreuses espèces brachyptères de *Vestiplex*, bien que montagnardes, bénéficient, par leur émergence à la fin du printemps et en été, à des altitudes relativement peu élevées (étage subalpin ou alpin inférieur), de conditions relativement douces. Il n'est pas possible de considérer chez *Vestiplex* (y compris les 3 cas probables) les conditions climatiques comme seules responsables du brachypté-

risme, d'autant qu'il affecte plutôt les espèces méridionales ou cisalpines et non les espèces nordiques ou de hautes altitudes qui sont normalement ailées. Pour les espèces du tableau IV, d'autres causes doivent être recherchées.

Le vent peut, dans certains cas, exercer une pression sélective favorisant le brachyptérisme (HACKMAN, 1964). Celui-ci évite une dispersion exagérée des insectes qui les conduirait dans des habitats hostiles. Le brachyptérisme de *Tipula (L.) modesta* MACQUART au Cap Bon, lieu extrêmement venté, se rattache vraisemblablement à cette cause. Il en est probablement de même pour des espèces insulaires telle *Tipula (S.) macaronesica* SAVTSHENKO, aux Açores, ou *Tipula (L.) cretis* MANNHEIMS, en Crète.

Tab. 3: Tipulidae brachyptères des sous-genres *Platytipula*, *Savtshenkia* et *Pterelachisus* et taxa apparentés aptes au vol.¹

Espèces	Epoque d'apparition	Distribution R=relieuse ou restreinte	Degré de brachyptérisme *	Aptitude au vol.
<i>Tipula (Pl.) l. luteipennis</i> Meig.	IX-X	Eurasie	+	-
<i>Tipula (Pl.) l. agilis</i> ssp.n.	IX-X	Tessin-Italie Corse, Sardaigne	-	+
<i>Tipula (Pl.) autumnalis</i> Loew	IX-X	Europe	+++	-
<i>Tipula (S.) gimnerthali</i> Lack. forme type	VIII-X	Alpes Europe occ. Caucase	+++	-
<i>Tipula (S.) gimnerthali</i> Lack. forme holoptère	VIII-X	Alpes R	-	+
<i>Tipula (S.) p. pagana</i> Meig.	IX-X	Europe occ. et sept.	+++	-
<i>Tipula (S.) pagana holoptera</i> Edwards	X	Angleterre méridionale R	-	+
<i>Tipula (S.) subnodicornis</i> Zett.	V-VIII	Europe cent., sept, Sibérie	+	-
<i>Tipula (Pt) berteii</i> Rondani	X-II	Italie	+++	-
<i>Tipula (Pt) carinifrons</i> Holm.	VI-VII	Eurasie boréale	+++	-
<i>Tipula (Pt) luteobasalis luteo-</i> <i>basalis</i> Savt.	V-VI	Caucase	+++	-
<i>Tipula (Pt) luteobasalis alata</i> Theowald	V-VI	Turquie	-	+
<i>Tipula (Pt) tristriata</i> Lund.	V-VII	Eurasie boréale	+++	-

* - Degré de brachyptérisme:

- : aile normale, aile dépassant nettement l'abdomen
- + : brachyptérisme faible, aile atteignant au moins les 3/4, au plus l'extrémité de l'abdomen
- ++ : brachyptérisme moyen, aile atteignant la moitié de l'abdomen = hémiptère
- +++ : brachyptérisme fort, aile atteignant au plus le quart de l'abdomen

¹ Toutes ces espèces pratiquent une oviposition en surface et possèdent des balanciers normaux.

Tab. 4: Tipulidae brachyptères des sous-genres Lunatipula et Vestiplex et taxa apparentés aptes au vol.

Espèces	Epoque d'apparition	Distribution R=relique ou restreinte	Degré de brachyptérisme	Réduction des balanciers	Aptitude au vol	Oviposition profonde
<i>Tipula (L.) cressa</i> Mann.	V	Crète R	++	-	-	?
<i>Tipula (L.) cretis</i> Mann.	V	Grèce (+ S.Italie)	+	-	?	?
<i>Tipula (L.) cretis</i> Mann.	V	Crète R	++;+++	-	-	?
<i>Tipula (L.) gelensis</i> Loi	III	Sicile R	+++	-	-	+?
<i>Tipula (L.) m.macquarti</i> Beck.	III-IV	Tenerife R	+++	-	-	+
<i>Tipula (L.) m.lesnei</i> Pierre	II-V	Gran-Canaria R	+++	-	-	+
<i>Tipula (L.) modesta</i> Macq. forme holoptère	III-V	Tunisie, Algérie	-	-	+	+?
<i>Tipula (L.) modesta</i> Macq. forme brachypt.	III-V	Cap Bon R	+++	-	-	+?
<i>Tipula (L.) nigdeensis</i> Bisch.	V	Asie Mineure R	+++	-	-	+?
<i>Tipula (V.) cisalpina</i> Ried.	V-VII	Alpes	+++	+	-	+
<i>Tipula (V.) hemapterandra</i> Bez.	V	Alpes (Turin) R	+++ ♂sténoptère	+	-	+
<i>Tipula (V.) saccai</i> Mann.	VII	Alpes (N.Italie) R	+++	+	-	+
<i>Tipula (V.) franzi</i> Mann.	VII	Steiermark R	+++	-	-	+
<i>Tipula (V.) riedeliana</i> Mann.	VII	Mt Rosa R	+++	-	-	+
<i>Tipula (S.) hemiptera</i> Mann.	VII	Roumanie Hongrie	++	-	-	+
<i>Tipula (S.) s.strobliana</i> Mann.	VII	Alpes	-	-	+	+
<i>Tipula (V.) sexspinosa</i> Strobl.	VII	Steiermark R	+++	-	-	+
<i>Tipula (V.) fragilicornis</i> Riedel	VII-IX	Apennins	+++	-	-	+
<i>Tipula (V.) kosswigi</i> Mann.	VII-IX	Asie Mineure R	+++	-	-	+

B. L'oviposition profonde

Les travaux de HEMMINGSEN (1956, 1958, 1960) ont mis en lumière la corrélation qui existe entre l'oviposition profonde et le brachyptérisme dans le sous-genre *Vestiplex*, chez *T. (L.) macquarti* BECKER et *T. (Odonatisca) nodicornis* MEIGEN, cette dernière restant cependant apte au vol. Les autres espèces brachyptères de *Lunatipula* appartenant toutes au groupe *livida*, pratiquent probablement aussi l'oviposition profonde, comme l'indique leur habitat sableux. Enfouis profondément, les œufs sont à l'abri de la dessiccation qui est particulièrement forte dans le

Tab. 5: Tipulidae dont l'inaptitude au vol ou le brachyptérisme sont probables, mais non prouvés.

Espèces	Epoque d'apparition	Distribution R=reliquie ou restreinte	Remarques
<i>Tipula</i> (S.) <i>baltistanica</i> Alex.	VI-VIII	Caucase Himalaya	♀♀ inconnues, mais probablement brachyptères car l'espèce est proche de <i>pagana</i>
<i>Tipula</i> (S.) <i>convexifrons</i> Holm.	VII-VIII	R.circumpol. boréale	Brachyptérisme faible, inaptitude au vol non signalée.
<i>Tipula</i> (S.) <i>macaronesica</i> Savt.	VI-VII	Açores R	♀♀ inconnues, mais ♂♂ sténoptères.
<i>Tipula</i> (V.) <i>fernandezi</i> Theow.		Ténérife R	♀♀ inconnues, probablement brachyptères comme chez les autres espèces du groupe <i>virgatula</i>
<i>Tipula</i> (V.) <i>vaillanti</i> Theow.	VII-X	Algérie Tunisie R	idem
<i>Tipula</i> (V.) <i>relicta</i> Dia&Theow.	IX	Liban R	idem

sable. Le brachyptérisme peut être, dans l'hypothèse de Hemmingsen, favorisé par l'oviposition profonde, car au moment de la ponte, l'abdomen est entièrement enfoncé dans le sol et les ailes peuvent alors constituer une gêne à la pénétration du corps de la femelle.

On constate donc, que pour les espèces de *Lunatipula* du groupe *livida* ainsi que pour les *Vestiplex* pour lesquelles l'argument climatique était partiellement inapplicable, on peut invoquer systématiquement l'oviposition profonde comme cause du brachyptérisme.

Pressions sélectives favorisant le maintien des ailes

Le maintien de la faculté de voler est une nécessité dans de nombreux sous-genres, ce qui explique l'irrégularité des cas de brachyptérisme chez les Tipulidae. Le vol donne un moyen de fuite rapide, en particulier pour les espèces robustes et de grandes tailles, et leur permet de rejoindre des abris (falaises, arbres, etc.); il est indispensable lorsque les individus ne passent pas l'ensemble de la journée sur le lieu de ponte (*Lunatipula*, Ctenophorinae). Le vol est aussi une nécessité pour les espèces pionnières (plusieurs espèces de *Tipula* sont des ravageuses) ou pour les espèces qui pondent en vol dans l'eau (*Yamatotipula*, *Acutipula*) ou qui dispersent leurs œufs sur le sol (*Nephrotoma*).

La connaissance plus poussée des biologies de chaque espèce permettra certainement à l'avenir de mieux comprendre l'importance du maintien de l'aptitude au vol, et les cas pour lesquels sa perte constitue un avantage.

Adaptations secondaires, distributions, variabilité et ancienneté du brachyptérisme

Outre la réduction de la musculature thoracique, dont il est difficile de déterminer si elle précède ou si elle suit la réduction alaire, le brachyptérisme s'accompagne d'adaptations secondaires. Le renforcement des pattes affecte les ♀♀ dont les ailes sont plus ou moins réduites. Au contraire, les espèces qui

possèdent à la fois une forme ailée et une forme brachyptère montrent chez la première des pattes normales et fines. Trois espèces de *Vestiplex* (*cisalpina* RIEDEL, *hemapterandra* BEZZI, *saccai* MANNHEIMS) ont des balanciers réduits, qui peuvent être considérés comme une accentuation du brachyptérisme, comme peuvent l'être aussi les ailes sténoptères (ailes étroites) des ♂♂ de *hemapterandra* et de *Tipula* (*Savt.*) *macaronesica* SAVTSHENKO.

Enfin, de manière analogue à ce qui se passe chez *Niphadobata* (BYERS, 1969), les œufs peuvent occuper une partie de la cavité thoracique laissée vide par la réduction de la musculature alaire, et augmenter par là légèrement la fertilité potentielle. *Tipula* (*Pl.*) *melanoceros* montre le début d'une telle occupation du thorax, qui doit être recherchée chez d'autres espèces.

Les distributions des espèces brachyptères peuvent se rattacher à deux types fort différents: les espèces du Tableau III (excepté *bertei* RONDANI et *luteobasalis* SAVTSHENKO) occupent toutes de vastes aires de répartition, dans les régions froides de l'Europe, qu'elles ont dû conquérir après la fin de la dernière glaciation. Lorsqu'une même espèce présente une forme ailée et une forme brachyptère (*luteipennis*, *pagana*, *gimmerthali*), la forme ailée occupe curieusement une aire de distribution restreinte, dans les régions à climat doux, et la forme brachyptère s'étend dans de vastes contrées au climat plus rude. On en conclura, premièrement, que le brachyptérisme constitue un avantage déterminant dans des conditions climatiques défavorables, et, secondement, que la perte de mobilité par régression des ailes n'empêche pas la colonisation de vastes territoires.

Toutes les espèces du tableau IV (*Vestiplex* et *Lunatipula*) montrent au contraire des distributions plus ou moins restreintes ou reliques, et plusieurs d'entre elles ont passé la dernière glaciation dans des massifs de refuge d'où elles ne se sont pas étendues depuis (THEOWALD & MANNHEIMS, 1962). Les taxa du groupe *virgatula* (DIA & THEOWALD, 1982) sont ainsi localisés dans les régions méridionales de la zone paléarctique, et répartis des Canaries à la Chine. Ces auteurs les considèrent comme appartenant à un groupe ancien, datant de la fin du Tertiaire ou de la première moitié du Pléistocène et dont les espèces actuelles sont les reliques. Le brachyptérisme est prouvé pour les 8 espèces dont les ♀♀ sont connues et touche vraisemblablement l'ensemble du groupe.

La variabilité des longueurs alaires est grande pour les espèces du tableau III: *luteipennis*, *gimmerthali*, *pagana*, *luteobasalis* possèdent à la fois des formes ailées et des formes inaptes au vol dans la région paléarctique occidentale; *Tipula carinifrons* HOLMGREN est représentée par une sous-espèce hémiptère (*violovitschi* SAVTSHENKO) en Extrême-Orient soviétique. Dans ce groupe, le brachyptérisme est parfois faible et l'inaptitude au vol résulte de la régression de la musculature thoracique (*subnodicornis* ZETTERSTEDT, *l. luteipennis* MEIGEN); trois espèces seulement sont fortement et constamment brachyptères. Au sein de *Lunatipula* (tableau IV), *gelensis* LOI, *macquarti* BECKER et *nigdeensis* BISCHOF montrent un brachyptérisme fort et constant; *cressa* MANNHEIMS est hémiptère, tandis que pour *modesta* MACQUART et *cretis* MANNHEIMS seules des populations très localisées sont affectées par le brachyptérisme. Le sous-genre *Vestiplex* est caractérisé par un brachyptérisme particulièrement fort et l'absence presque complète de formes holoptères apparentées (exception *T. (V.) strobliana* MANNHEIMS). Trois espèces présentent en outre une réduction des balanciers et le ♂ de l'une d'entre elles est sténoptère.

Sur la base de l'ensemble des considérations qui précèdent, il est possible d'envisager quelques hypothèses quant à l'ancienneté relative du brachyptérisme.

Les espèces du tableau III, ainsi que *baltistanica* et *convexifrons*, parmi les cas probables, montrent d'une part une corrélation entre les conditions climatiques et le brachyptérisme, d'autre part, un polymorphisme important et souvent une réduction alaire faible. Il est donc tentant de considérer dans ces cas le brachyptérisme comme une adaptation récente, encore instable et directement influencée par les conditions du milieu. Pour ces espèces, la spéciation n'aurait eu comme résultat que la création de sous-espèces ou de formes.

La majorité des espèces de *Vestiplex* (ainsi que les cas probables) montrent des distributions restreintes ou reliques, parfois limitées à des massifs de refuge. Leur brachyptérisme est fort, constant, et s'explique comme une adaptation à un comportement d'oviposition profonde. Il apparaît donc comme une composante ancienne, exigée par des contraintes éthologiques. Les espèces brachyptères de *Lunatipula*, rares au sein du sous-genre, et dont les distributions sont restreintes, apparaissent comme adaptées à des conditions locales très particulières (*cressa* MANNHEIMS au climat rude de l'Agion Pneuma; *modesta* MACQUART au vent du Cap Bon). Celles du groupe *livida* pratiquent probablement toutes une oviposition profonde dans leurs habitats sableux, comportement qui aura favorisé leur brachyptérisme. Cette hypothèse n'exclut évidemment pas l'action conjuguée d'autres causes telles le vent ou l'insularité.

Enfin, pour *Tipula (Savt.) macaronesica* SAVTSHENKO, qui fait partie des cas probables (seul le ♂ sténoptère de cette espèce des Açores est connu), le brachyptérisme est vraisemblablement ancien, et il n'est pas exclu qu'il résulte à la fois de l'insularité et des conditions climatiques ventées et humides que l'espèce affronte. Cette espèce appartient en effet à un groupe pour lequel l'argument éthologique ne s'applique pas.

Pour conclure, on retiendra donc que le brachyptérisme des Tipulidae de la région paléarctique occidentale ne touche que 5 sous-genres de *Tipula* à l'intérieur desquels son taux varie beaucoup.

L'analyse des conditions climatiques, chorologiques, de l'intensité, de la variabilité et des adaptations secondaires du brachyptérisme, indique globalement une origine récente, climatique, de celui-ci pour les espèces de *Platytipula*, *Savtshenkia* (sauf *macaronesica*) et *Pterelachisus* qui se traduit par des distributions larges et non reliques. Pour les quelques espèces de *Lunatipula*, le brachyptérisme semble adapté tantôt à des conditions locales très particulières, où il est probablement récent, tantôt à une composante éthologique partagée par plusieurs espèces du groupe *livida*. Dans ce cas, il est vraisemblablement plus ancien.

Chez *Vestiplex* enfin, le brachyptérisme apparaît comme un trait ancien, lié au comportement d'oviposition profonde. L'isolement des espèces de ce sous-genre sur des massifs montagneux disjoints a favorisé une intense spéciation. Cet isolement a pu également favoriser le brachyptérisme dont on constate l'apparition fréquente au sein de petites populations. Mais, inversement, en immobilisant une population donnée, le brachyptérisme aurait aussi pu contribuer à renforcer le phénomène de spéciation.

RÉSUMÉ

Une liste est établie de tous les taxa de Tipulidae brachyptères ou inaptes au vol, de la région paléarctique ouest. Des ♀♀ normalement ailées de *Tipula (Savtshenkia) gimmerthali* LACKSHEWITZ sont décrites pour la première fois du Valais et du Tessin dans les Alpes suisses. Un statut subsppécifique n'est pas attribué à ces individus en raison de l'existence de nombreux exemplaires de longueurs alaires intermédiaires, et de l'absence de caractères (genitalia ou autres) permettant de séparer les ♂♂. Au

contraire, *Tipula (Platytipula) luteipennis agilis* ssp. n. est décrite d'Italie, du Tessin, de Corse et de Sardaigne; les ♀♀ de *agilis* ont des ailes légèrement plus longues que *l. luteipennis* MEIGEN et sont capables de voler, alors qu'il est prouvé que cette dernière en est incapable en raison de la disparition de sa musculature alaire.

Le brachyptérisme ou l'inaptitude au vol est prouvé chez 25 espèces de *Tipula* de la région paléarctique ouest, qui appartiennent à *Platytipula* (2), *Savtshenkia* (3), *Pterelachisus* (4), *Lunatipula* (7) et *Vestiplex* (9). Une analyse comparative du brachyptérisme chez les Tipulidae mentionne les pressions sélectives positives (climatique ou éthologique) et négatives (incapacité de fuir, de changer d'habitat ou de pondre dans l'eau en plein vol). L'étude des adaptations secondaires, des distributions, des variations des longueurs alaires et de la spéciation, indique que le brachyptérisme est un caractère ancien chez *Vestiplex* et les espèces de *Lunatipula* du group *livida*; au contraire, il apparaît comme plus récent et lié aux conditions climatiques chez *Platytipula*, *Savtshenkia* et *Pterelachisus*.

BIBLIOGRAPHIE

- BRAUNS, A. 1951. *Flügel- und Halterenreduktion bei Dipterenarten von den Kerguelen-Inseln*. Deutsche Zool. Zschr. 1: 196-221.
- BYERS, G. 1969. *Evolution of wing reduction in crane flies (Diptera: Tipulidae)*. Evolution 23: 346-354.
- DIA, A. & THEOWALD, BR. 1982. *Tipula (Vestiplex) relicta* nov. spec., ein frühpleistozänes Relict aus Libanon (Diptera, Tipulidae). Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 9: 21-24.
- DUFOUR, C. 1980. *Un nouveau piège lumineux pour la capture des Tipulidae et autres Diptères Nématocères: une tente «Malaise» lumineuse*. Bull. Soc. ent. suisse 53: 313-320.
- HACKMAN, W. 1964. *On reduction and loss of wings in Diptera*. Notulae Entomologicae 44: 73-93.
- HEMMINGSSEN, A. M. 1956. *Deep-boring ovipository instincts of some crane-fly species (Tipulidae) of the subgenera Vestiplex Bezzi and Oreomyza Pok. and some associated phenomena*. Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. 118: 243-315.
- HEMMINGSSEN, A. M. 1958. *Adaptations in Tipula (Lunatipula) lesnei Pierre to the dry climate of Gran Canaria*. Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. 120: 207-236.
- HEMMINGSSEN, A. M. & JENSEN, B. 1960. *Relative wing length and abdominal prolongation in some crane-fly species (Tipulidae) with deep-boring ovipository instincts*. Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. 123: 81-110.
- MANI, M. S. 1962. *Introduction to the high altitude entomology. Insect life above the timber-line in the North-West Himalaya*. London 302 pp.
- MANNHEIMS, B. 1950. *Neue Tipula-Arten aus Italien (Dipt. Tipulidae)*. Bonn. zool. Beitr. vol. 1: 70-78.
- MANNHEIMS, B. & THEOWALD, BR. 1951-1980. *Tipulidae. A: Westpalaearktischen Arten*. Fliegen palaearkt. Reg. 15: 1-538.
- SAVTSHENKO, E. N. 1961. *Tipulidae in Fauna SSSR*. N. S. 79, Insecta Diptera II, 3: 1-488 (Moskou, Leningrad).
- SAVTSHENKO, E. N. 1964. *Tipulidae in Fauna SSSR*. N. S. 89, Insecta Diptera II, 4: 1-504 (Moskou, Leningrad).
- SCHREIBER, K. F. 1977. in *Niveaux thermiques de la Suisse. Bases pour l'aménagement du territoire*. Département fédéral de justice et police. Le délégué à l'aménagement du territoire.
- THEOWALD, BR., DUFOUR, C. & OOSTERBROEK, P. 1982. *The zoogeography of the western Palaearctic Tipulidae (Diptera). Part IV: the Tipulidae of Corsica and Sardinia with a note on Dolichopeza fuscipes Bergroth*. Bull. Soc. ent. suisse 55: 317-332.
- THEOWALD BR. & DUFOUR, C. *Tipula (Savtshenkia) gimmerthali mattheyi* ssp. n. from the french Pyrenees (sous presse).
- THEOWALD, BR. & MANNHEIMS, B. 1962. *Die Arten der Tipula (Vestiplex) excisa-Gruppe in der Paläarktisk (Diptera, Tipulidae)*. Bonn. zool. Beitr. 13: 360-402.

(reçu le 5 octobre 1983)