

## ÉTUDES STRUCTURALES ET DYNAMIQUES SUR LES ÉCOSYSTÈMES DE TOURBIÈRES ACIDES

### II. LE PEUPELEMENT DES DIPTERES LIMONIDES\*

Jacques BRUNHES et Olivier VILLEPOUX

Laboratoire d'Écologie Appliquée Université Blaise Pascal Campus des Cézeaux 63177 - Aubière Cedex.

**MOTS CLÉS :** Tourbière acide - Insectes Diptères Limonides - Structures de peuplements - Production secondaire - Phénologie.

**KEY WORDS :** Peat-bog - Insects Diptera Limonids - Communities structures - Secondary production - Phenology.

#### RÉSUMÉ (Travail original)

Les auteurs analysent tout d'abord la structure spatiale du peuplement de Limonides (Diptères : Nématocères) d'une tourbière acide de montagne. Le long du transect étudié ce peuplement se subdivise en trois communautés distinctes : la première se développe dans les groupements eutrophes bordant la tourbière ; la seconde est formée d'espèce hydrophiles et acidotolérantes qui sont localisées dans les groupements à *Carex rostrata* et dans un *Ligulario-Polygonetum* ; la troisième est centrée sur les groupements acides du haut marais.

L'analyse numérique et pondérale de ce même peuplement montre qu'aux groupements végétaux les plus productifs sont associées des communautés d'insectes à forte production secondaire et inversement.

Cette étude de la biomasse révèle également que pour un même genre d'insectes, les espèces vivant dans les groupements eutrophes sont plus lourdes que les espèces dont les larves se développent dans les groupements végétaux oligotrophes.

Enfin, l'analyse des structures temporelles de ce peuplement met en évidence que l'occupation maximale de la strate aérienne pendant la belle saison réalisée par l'ensemble du peuplement résulte de la superposition de deux stratégies différentes. Il s'agit d'une part de celle des espèces sténotopes qui n'occupent que brièvement la strate aérienne (= sténochronie) et d'autre part celle des espèces eurytopes (= ubiquistes) qui sont présentes pendant de longues périodes (eurychronie) à l'état imaginal. L'ensemble du peuplement occupe la strate aérienne aussi complètement que le permettent les températures moyennes annuelles.

Ces observations, effectuées dans un écosystème ancien et stable, sont discutées.

#### SUMMARY (Original scientific paper)

STUDIES ON STRUCTURE AND DYNAMICS OF ACID PEAT-BOG ECOSYSTEMS. II. THE DIPTERA LIMONIIDAE COMMUNITIES.

The authors analyse first the spatial community structure of Limonides (Diptera : Nematocera) in an acid peat-bog mountain. A new emergence trap, which does not perturb vegetation growth, is used. Along the studied transection this community subdivides into three distinct subcommunities : the first of these develop in eutrophics and muddy plant communities which expand around the peat-bog ; the second is composed of hydrophilic and acidotolerant species which are associated with *Ligulario-Polygonetum* and plant communities where *Carex rostrata* is prevailing ; the third subcommunity is centred on very acid biotops and low moor plant communities. However some ubiquitous species develop all along the transection. Thirty species were caught during this study.

Numeric and weight analysis of the same Limonid community point out that with the most productive plant community is associated the optimal secondary productive Limonid community. The secondary production expressed in terms of number of individuals per m<sup>2</sup> per year as well as in terms of dry weight follows a logarithmic progression all along this transection. The more productive community allows the emergence of 654 limonids/m<sup>2</sup>/year and the less productive (high moor land) only 21. This production agrees respectively with 607,90 and 7,53 dry weight mg/m<sup>2</sup>/year.

This study of limonid biomass shows strangely that, for the same genus of Limoniidae, the species characteristic of oligotrophic plant communities are smaller and lighter than the homologous species related to the eutrophic plant communities.

Finally, the analysis of the temporary structures of this community reveals clearly that the optimal occupation of the aeriean layer by the whole limonid community, results from the superposition of two different strategies. This is, first, the stenotopic species strategy which occupies the aeriean layer for a short time (= stenochrony) and secondly the eurytopic species strategy which stays in aeriean layer during long periods (= eurychrony). The whole limonid community occupy regularly the aeriean layer as well as temperature permits it. The significance of these space and time structures observed in an old and lasting ecosystem is being discussed.

\* Manuscrit reçu le 14 février 1990 ; version révisée acceptée pour publication le 20 octobre 1990.

ORSTOM Fonds Documentaire

13 SEP. 1991

N° : 34.366 ex 1  
Cote : B M P44

## INTRODUCTION

Cet article s'inscrit dans le cadre d'une étude faunistique et écologique des peuplements d'Arthropodes qui se développent dans les tourbières acides du Massif central français. Son but est d'analyser, dans un écosystème exempt de perturbations anthropiques récentes, l'organisation de différents peuplements d'Insectes et d'Araignées pour en dégager les structures relationnelles existant entre groupes spécifiques et élucider leurs rapports avec les successions phytosociologiques.

Le lac-tourbière de Chambedaze, situé sur le plateau du Cézallier (63), a été choisi comme site principal d'investigations pour ces recherches. Son histoire et sa végétation ont été décrits dans un article précédent (JULVE *et al.*, 1989), et le présent travail constitue le premier volet de l'étude des peuplements arthropodiens de cette tourbière. Il est consacré aux Limonides (*Diptera*, *Nematocera*, *Limoniidae*).

Cette Famille de Diptères Nématocères à larves édaphiques très liées à l'eau est particulièrement bien représentée dans les milieux tourbeux. Il a en effet été démontré (BRUNHES, 1990) que plus de 50 espèces différentes se développaient dans les groupements végétaux caractéristiques des tourbières acides. Cette grande diversité, alliée

à leur présence dans tout le marais, nous ont semblé des éléments très favorables pour l'étude envisagée.

Celle-ci s'attachera à mettre en évidence les structures spatiales, temporelles puis énergétiques de ce peuplement et à rechercher leurs implications écologiques ainsi que leurs relations avec les différents groupements végétaux.

## SITE D'ÉTUDE - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons choisi d'effectuer cette étude le long d'un transect radial parcourant une série végétale dynamique complète caractéristique des sites tourbeux acides de cette région.

Ce transect (FIG. 1) débute en bordure de la tourbière dans une mégaphorbiée sous Bouleaux, Aulnes et Saules (station 1); le sol y est formé de tourbe neutre (pH = 7,2) mêlée à des matériaux détritiques provenant du bassin versant tout proche. En position plus interne, un groupement très mouillé à *Carex rostrata* et Ligulaire de Sibérie abrite la station suivante (station 2); le sol est toujours formé de tourbe, mais les apports détritiques y sont beaucoup plus rares et son pH commence à s'acidifier légèrement (pH = 6,7). Le transect traverse ensuite un groupement à *Carex*

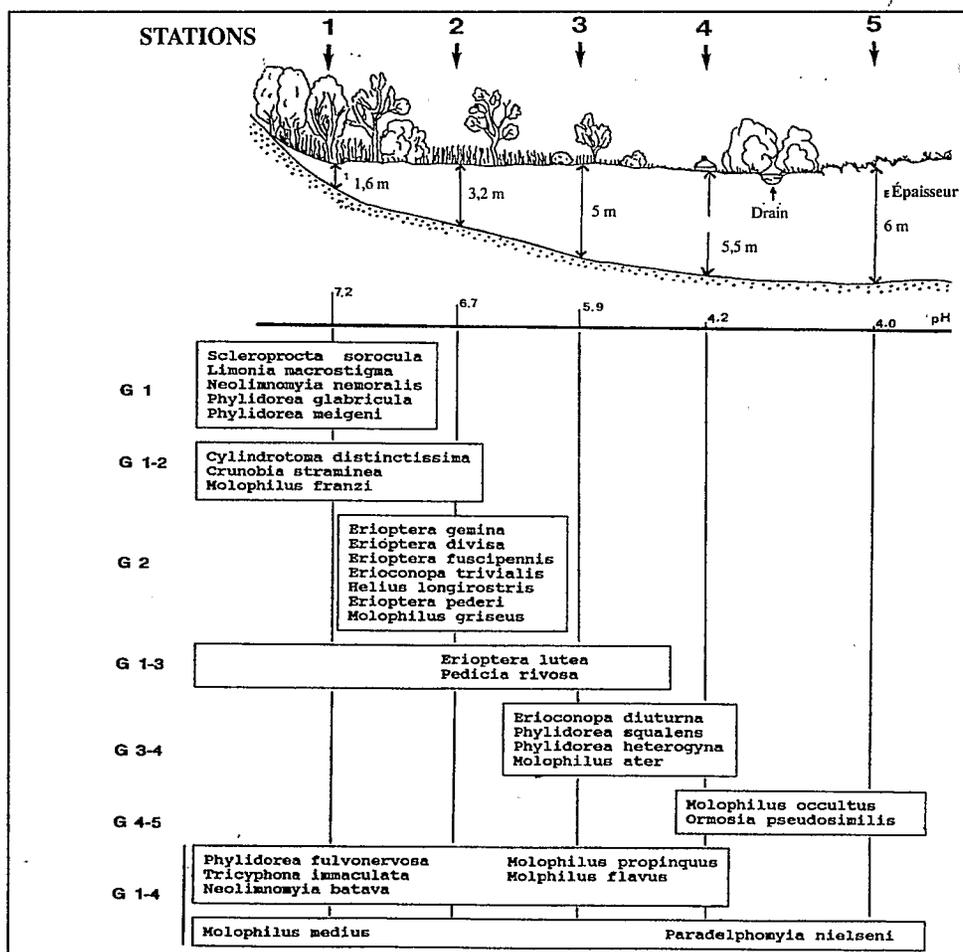


FIG. 1 — Structure spatiale du peuplement de Limonides le long du transect étudié dans la tourbière de Chambedaze.

*Spatial structure of Limonid community along the studied tract in the peat-bog of Chambedaze.*

*lasiocarpa* (station 3) assurant la transition entre la périphérie, au sol proche de la neutralité (stations 1 et 2), et le centre, très acide, de la tourbière (stations 4 et 5). Hors d'atteinte de l'eau minéralisée provenant du bassin versant, les Sphaignes font ici leur apparition ; les arbres sont rares et le pH du sol est voisin de 5. Les deux dernières stations, bien qu'à quelques dizaines de mètres seulement de la précédente, sont situées dans les groupements végétaux les plus caractéristiques des tourbières acides : la station 4 est placée dans un haut-marais actif (*Sphagnum magellanicum*) aux buttes de Sphaignes bien développées (pH = 4,2), tandis que la station 5 occupe un haut-marais terminal à Callune et Scirpe cespiteux (pH = 4). Tous les groupements végétaux rencontrés, ainsi que les caractéristiques physico-chimiques des sols et de l'eau, ont été décrits en détail par JULVE *et al.*, 1989.

Le long de ce transect de 200 mètres, la strate arborée disparaît donc progressivement ; l'alimentation hydrique, topogène dans les stations 1 et 2, devient strictement ombrogène dans les stations 4 et 5 ; la nappe phréatique, affleurante dans les deux premières stations, s'éloigne de la surface à mesure que l'on progresse vers le centre ; le pH du sol passe de 7,2 à 4, et la végétation herbacée, haute et dense à la périphérie, s'abaisse régulièrement pour devenir basse et éparse dans les hauts-marais, cédant la place aux mousses puis aux chaméphytes. Ainsi de nombreux gradients écologiques évoluent de concert le long de ce transect dont la succession synchronique des biotopes retrace l'évolution diachronique potentielle de la tourbière. Par ailleurs, au regard de ces facteurs écologiques, la station 3 apparaît comme un milieu « charnière » entre les deux pôles, minérotrophe et oligotrophe, de cette succession.

Pour réaliser cette étude, nous avons mis au point un modèle de piège à émergences recouvrant 1/2 m<sup>2</sup> de sol (BRUNHES, 1981). La présence de ce piège ne modifie qu'au minimum les conditions climatiques sous-jacentes ; il peut donc rester en place pendant tout un cycle de végétation sans perturber le biotope ni les producteurs primaires. Ce piège capture les imagos des Insectes holométaboles à larves édaphiques et permet donc de connaître avec une grande précision les lieux de développement larvaire de chaque espèce ; il permet aussi d'en analyser quantitativement les peuplements.

Les pièges à émergences ont été mis en place fin avril et retirés début novembre, ce qui couvre la quasi-totalité de la période d'éclosion des Limonides. Pendant cette phase de capture, ils ont été relevés chaque semaine. Une première série de 5 pièges a été utilisée en 1981, puis une seconde série de 10 pièges (deux par station) lui a succédé en 1984. Les emplacements furent déterminés au hasard au sein d'une aire considérée comme homogène.

Lors de l'étude de la structure spatiale du peuplement, nous analyserons la diversité spécifique de chaque station. Cette diversité est le résultat de deux composantes :

le nombre d'espèces présentes (ou richesse spécifique), et l'équitabilité de leur répartition d'abondance (BLONDEL, 1979). Ce dernier paramètre sera mesuré, à partir de l'indice de diversité de SHANNON, par la formule :  $E = -\sum p_i \ln(p_i) / \ln(N)$ , où chacune des N espèces présentes dans la station intervient par la fréquence  $p_i$  de ses individus (LEGENDRE, 1979).

Ce même indice interviendra lorsque sera envisagé le comportement de chaque espèce vis-à-vis du gradient de pH qui constitue l'une des caractéristiques de l'habitat larvaire des Limonides. La situation de chaque espèce sera alors mesurée par deux paramètres : son barycentre ( $G = \sum f_i \cdot pH_i$  où, pour chaque station,  $PH_i$  est la valeur du pH et  $f_i$  la fréquence de l'espèce considérée), et son amplitude d'habitat (évaluée par l'exponentielle de la diversité de SHANNON de sa répartition sur l'ensemble des stations), (BLONDEL, 1979).

## ORGANISATION SPATIALE DU PEUPELEMENT

### PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

Le long du transect décrit ci-dessus, les 15 pièges à émergences ont permis de capturer 1846 Limonides appartenant à 14 genres et 30 espèces (TAB. I).

L'analyse globale des résultats de chaque station montre d'abord que le nombre des espèces présentes diminue le long du transect, passant de 17 dans les groupements minérotrophes (stations 1 et 2) à 4 dans le groupement le plus oligotrophe (station 5). De la même façon le nombre d'individus capturés passe de 981 dans la station 1 à, respectivement, 446, 212, 176 et 31 dans les stations 2, 3, 4 et 5 (TAB. I).

Par contre, l'équitabilité qui mesure l'équilibre entre les abondances des espèces d'une même station, varie d'une façon différente : elle est plus élevée dans les groupements aux caractéristiques intermédiaires (stations 2 et 3) que dans les groupements plus extrêmes, s'effondrant même dans la station 5 où deux espèces dominent très fortement deux autres espèces très rares.

A un niveau structurel plus fin, l'analyse de la répartition spécifique selon les présences-absences permet de distinguer 7 groupes d'espèces affines pour la composante spatiale de leur niche larvaire (groupes « G » du tableau I et de la figure 1).

Le groupe G1 réunit 5 espèces qui ne vivent que dans la station 1 tandis que 3 autres espèces dont les larves peuvent se développer jusque dans la station 2 mais avec, toutefois, des effectifs plus faibles, constituent le groupe G1-2. *M. franzi* est l'espèce la plus représentative de ce groupe. De même, 7 espèces n'ont été trouvées que dans la station 2 (groupe G2). La plus caractéristique et la plus constante des espèces de ce groupe nous semble être *E. gemina*.

TABLEAU I. — Biomasse des Limonides exprimée en nombre d'insectes capturés au niveau des 5 stations. Production au m<sup>2</sup>/an dans chaque groupement, richesse spécifique et équitabilité.

Limonid biomass evaluated by the number of Insects caught in each of the 5 stations. Production measured by the number of individuals per m<sup>2</sup> per year for each plant community. Specific richness and equitability.

ESPECES CAPTUREES (n=30)	LIEUX D'ECHANTILLONNAGE										GROUPES D'ESPECES SYNTOPIQUES
	1		2		3		4		5		
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	
<i>Scleroprocta sorocula</i>	7	0,7	:	:	:	:	:	:	:	:	G 1
<i>Limonia macrostigma</i>	4	0,4	:	:	:	:	:	:	:		
<i>Neolimnomyia nemoralis</i>	2	0,2	:	:	:	:	:	:	:		
<i>Phylidorea glabricula</i>	1	0,1	:	:	:	:	:	:	:		
<i>Phylidorea meigeni</i>	6	0,6	:	:	:	:	:	:	:		
<i>Cylindro distinctissima</i>	4	0,4	1	0,2	:	:	:	:	:	G 1-2	
<i>Crunobia straminea</i>	3	0,3	2	0,4	:	:	:	:	:		
<i>Molophilus franzi</i>	112	11,4	19	4,2	:	:	:	:	:		
<i>Erioptera gemina</i>	:	:	95	21,3	:	:	:	:	:	G 2	
<i>Erioptera divisa</i>	:	:	2	0,4	:	:	:	:	:		
<i>Erioptera fuscipennis</i>	:	:	43	9,6	:	:	:	:	:		
<i>Erioptera pederi</i>	:	:	2	0,4	:	:	:	:	:		
<i>Eriocnopa trivialis</i>	:	:	8	1,8	:	:	:	:	:		
<i>Helius longirostris</i>	:	:	9	2,0	:	:	:	:	:		
<i>Molophilus griseus</i>	:	:	4	0,9	:	:	:	:	:		
<i>Erioptera lutea</i>	417	42,5	148	33,2	3	1,4	:	:	:	G 1-3	
<i>Pedicia rivosa</i>	3	0,3	1	0,2	2	0,9	:	:	:		
<i>Eriocnopa diuturna</i>	:	:	:	:	5	2,3	4	2,2	:	G 3-4	
<i>Molophilus ater</i>	:	:	:	:	6	2,8	9	5,1	:		
<i>Phylidorea squalens</i>	:	:	:	:	6	2,8	6	3,4	:		
<i>Phylidorea heterogyna</i>	:	:	:	:	1	0,5	1	0,6	:		
<i>Molophilus occultus</i>	:	:	:	:	1	0,5	81	46,0	12	38,7	G 4-5
<i>Ormosia pseudosimilis</i>	:	:	:	:	:	:	:	17	54,8		
<i>Molophilus propinquus</i>	1	0,1	3	0,7	:	:	4	2,2	:	G 1-4	
<i>Molophilus flavus</i>	1268	27,3	87	19,5	70	33,0	1	0,6	:		
<i>Phylidorea fulvonervosa</i>	1	0,1	:	:	4	1,9	14	7,9	:		
<i>Tricyphona immaculata</i>	121	2,1	4	0,9	27	12,7	46	26,1	:		
<i>Neolimnomyia batava</i>	123	2,3	3	0,7	13	6,1	9	5,1	:		
<i>Molophilus medius</i>	173	7,4	:	:	30	14,1	1	0,6	1		3,2
<i>Paradelphomyia nielseni</i>	35	3,5	15	3,3	44	20,7	1	0,6	1		3,2
	:	:	:	:	:	:	:	:	:		
Nombre espèces/station	17		17		13		12		4		
Nombre pièges utilisés	3		3		3		3		3		
Produc totale Limonides	981		446		212		176		31		
Produc Limonides m <sup>2</sup> /an	654		297		141		117		21		
Equitabilité	0,48		0,56		0,57		0,48		0,27		

A l'inverse, deux espèces seulement, *P. rivosa* et *E. lutea*, ont un habitat larvaire qui s'étend de la station 1 à la station 3 (groupe G1-3) ; on notera cependant que les effectifs de *E. lutea* sont beaucoup plus élevés dans les deux premiers milieux, minérotrophes, que dans la station 3 ; ses larves ne semblent donc se développer qu'exceptionnellement dans ce groupement de transition.

Il convient de souligner qu'il n'existe aucune espèce liée exclusivement à la station 3. Tous les Limonides de ce

biotope se rencontrent aussi, avec des abondances égales ou supérieures, dans les biotopes adjacents. Cette partie de la succession végétale ne semble donc pas posséder d'espèces sténopes strictes ni même préférentielles.

A l'opposé, 6 espèces des groupements végétaux propres aux tourbières acides n'ont été observées dans aucune des zones périphériques : quatre d'entre elles (groupe G3-4) ne se développent que dans les biotopes les plus turfignés (stations 3 et 4), et n'atteignent pas le haut-marais terminal

alors que les deux autres (groupe G4-5) y parviennent avec des effectifs notables. Une espèce, *M. occultus*, domine fortement le peuplement de la station 4 tandis que *O. pseudosimilis* est caractéristique de la station 5.

Enfin, les larves de Limonides constituant le dernier groupe (groupe G1-4) se développent dans la plus grande partie du transect et doivent donc être considérées comme des espèces ubiquistes, en particulier largement acidotolérantes. Cependant, si ces espèces sont capables de vivre dans les sols dont le pH peut aller de 4 à 7, elles n'en manifestent pas moins une préférence plus ou moins marquée pour l'un ou l'autre des pôles de ce gradient. Ainsi, par exemple, *T. immaculata* s'observe en grande abondance dans les biotopes acides alors que *M. flavus* ne fréquente qu'exceptionnellement ces groupements de haut-marais. Seules deux espèces, *M. medius* et *P. nielseni*, parviennent à se développer jusque dans le haut-marais terminal, tout en présentant un attachement très net pour la première partie du transect.

Les 30 espèces de Limonides de ce peuplement peuvent donc être classées en 7 groupes d'après leur présence-absence dans les différents milieux de la tourbière. Toutefois, la présence d'une espèce dans un biotope n'aura pas la même signification selon que ses effectifs y sont élevés ou faibles. De plus, il est intéressant d'étudier la

localisation de chaque espèce sur un gradient écologique précis et quantifiable plutôt que dans un simple codage stationnel. Or le pH du sol est un facteur écologique important pour les larves édaphiques tout en étant un caractère majeure de l'hétérogénéité d'un site tourbeux à Sphaignes. Pour ces raisons, et dans le but d'affiner les regroupements mis en évidence précédemment, nous avons analysé le comportement de chaque espèce vis-à-vis du pH considéré comme une dimension de l'espace écologique de cette communauté. Ceci fut réalisé à l'aide de deux paramètres : le barycentre de l'espèce sur l'échelle des pH et l'amplitude d'habitat pour ce même facteur. Les résultats sont présentés sur le graphique de la figure 2.

Les espèces à faible amplitude d'habitat (< 2), c'est-à-dire sténocoques pour le pH, se situent dans le bas du diagramme. Les plus strictes d'entre elles correspondent aux précédents groupes G1, G2, G4-5, G1-2. Leurs barycentres correspondent à des valeurs du pH qui sont soit inférieures à 4,5 soit supérieures à 6,5. Entre ces deux limites, aucune espèce « spécialiste » n'existe, et les Limonides sténocoques de Chambédaze sont donc neutrophiles ou franchement acidophiles.

Pour une amplitude d'habitat voisine de 2 apparaissent essentiellement les espèces du groupe G3-4 que l'on peut qualifier d'hémi-sténocoques acidophiles. Enfin, dans la

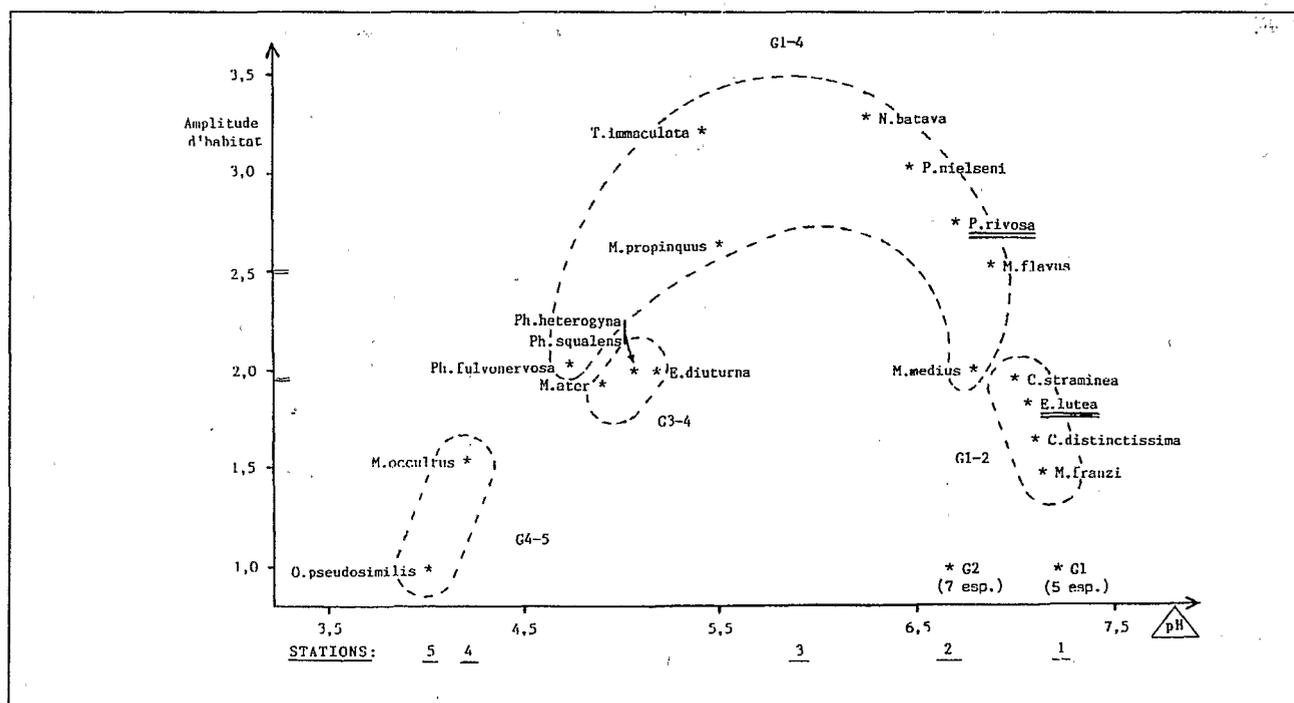


FIG. 2 — Structure du peuplement en fonction du pH du sol. Chaque espèce est repérée par le pH de son barycentre (en abscisse), et par son amplitude d'habitat (en ordonnée). Les espèces soulignées composent le groupe G1-3.

Community structure and soil pH. Each species is situated according to the pH of their center of gravity and their width of habitat. Underlined species belong to group G1-3.

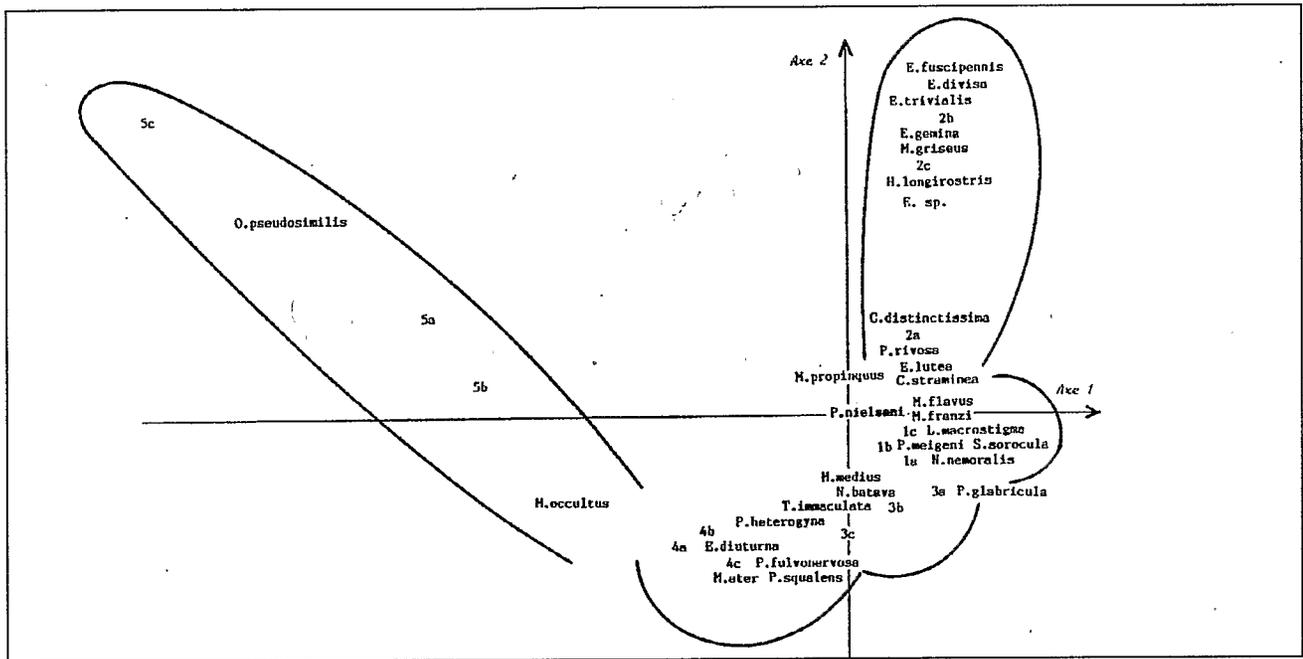


FIG. 3. — Protection selon les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. Les données concernent 15 pièges et 30 espèces. Les trois pièges de chaque station sont représentés par le numéro de la station suivi d'une lettre a, b ou c.

Ordination of species and traps by reciprocal averaging (axes 1 and 2). The 3 traps of each station are named by their station number followed by a letter a, b, or c. Data from 15 traps and 30 species.

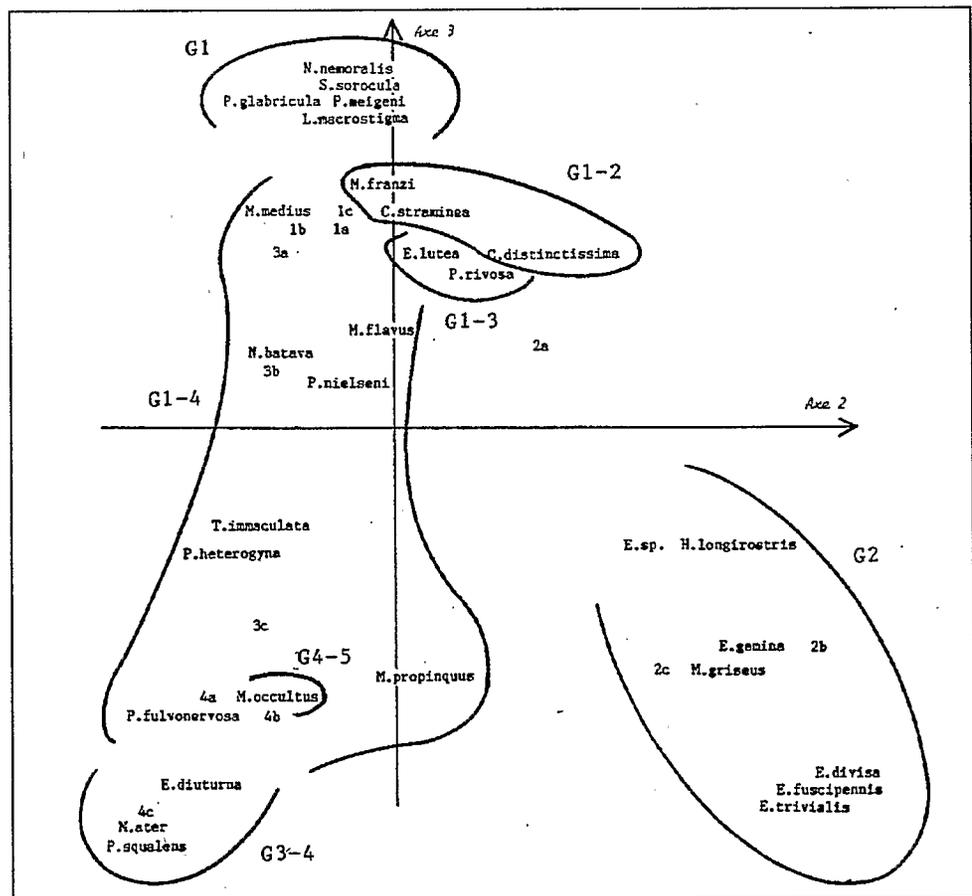


FIG. 4 — Projection selon les axes 2 et 3 de l'analyse factorielle des correspondances (les pièges de la station 5 et l'espèce *O. pseudosimilis*, qui sont très éloignés de ce plan, n'y ont pas été projetés pour plus de clarté).

Ordination of species and traps by reciprocal averaging (axes 2 and 3). The traps of station 5 and the *O. pseudosimilis* point, because they are far out of this plane, have been omitted.

partie haute du graphique, pour une amplitude allant de 2,5 à 3,5 et caractérisant des espèces euryoeces, se placent la plupart des Limonides du groupe G1-4. Cependant, deux éléments de ce groupe (*Ph. fulvonervosa* et *M. medius*) apparaissent plus bas, avec une amplitude nettement plus faible. Ils montrent là leur caractère hémi-sténocoece que traduit le déséquilibre de leurs répartitions d'abondance.

Par ailleurs, les barycentres des espèces euryoeces ne sont pas en position médiane sur l'échelle des pH mais décalés soit vers les valeurs fortes soit vers les valeurs faibles, ce qui exprime la tendance plutôt neutrophile ou plutôt acidophile de ces ubiquistes.

Enfin il faut remarquer que les deux espèces qui composent le groupe G1-3 (*P. rivosà* et *E. lutea*) ont des barycentres équivalents mais diffèrent fortement par leur amplitude d'habitat, d'où leur éloignement sur la figure 2. Ainsi *P. rivosà* rejoint le groupe G1-4 tandis qu'*E. lutea* semble plutôt être une espèce spécialiste, proche du groupe G1-2.

La disposition d'ensemble des points de ce graphique épouse la forme d'une « arche », soulignant le manque d'espèces caractéristiques au niveau de la station 3 ; cette lacune est particulièrement nette chez les espèces sténocoeces mais elle est aussi sensible pour les tendances des espèces euryoeces.

Une troisième approche de ce peuplement a été effectuée par une analyse factorielle des correspondances. Elle a permis de vérifier l'homogénéité stationnelle de l'échantillonnage et de préciser, à partir des répartitions d'abondance, les interdépendances entre les stations, les groupes et les espèces de Limonides.

L'analyse porte sur l'ensemble des résultats (15 pièges et 30 espèces). Les données ont été regroupées au préalable en 7 classes d'effectifs, chaque classe étant représentée dans le calcul par la quantité :  $\ln(x+1)$ , où  $x$  est le centre de la classe (classes : 0, 1, 2 à 3, 4 à 9, 10 à 30, 31 à 100, 101 à 220). Ceci nous a permis de normaliser les distributions et d'améliorer l'ordination tout en manipulant des données plus simples. Nous soulignerons ainsi au passage l'intérêt de l'usage des classes d'abondance dans ce type d'analyse.

L'étude des plans de projection 1-2 (FIG. 3) et 2-3 (FIG. 4) permet de bien interpréter l'ordination obtenue (les trois premiers axes principaux rendent en effet compte de 62 % de l'inertie totale du nuage de points).

La disposition des points-pièges montre une homogénéité stationnelle satisfaisante. Les points correspondant à l'année 1981 (1c, 2c, 3c, 4c, 5a) restent globalement à proximité des points de l'année 1984, ce qui indique la stabilité du peuplement durant la période d'étude et justifie la réunion des effectifs des deux années lors des deux premières approches. Par ailleurs, les trois points-pièges de chaque station sont dans l'ensemble assez regroupés et les quelques cas de dispersion (2a, 5c, pièges 3) seront discutés plus loin.

L'organisation générale des groupes représentant les diverses stations apparaît nettement dans le plan 1-2 (FIG. 3). Ces cinq groupes se succèdent en une série incurvée dont l'étalement suit principalement l'axe 1. Or l'ordre des stations dans cette série, depuis le haut-maraîs terminal jusqu'aux zones périphériques, reproduit exactement la succession végétale naturelle du site alors que le calcul de leur position n'est basé que sur les abondances des diverses espèces de Limonides, à l'exclusion de toute autre donnée. Il y a donc adéquation et parallélisme, sur le terrain, entre la succession phytosociologique et les communautés de Limonides qui s'y développent. Une telle concordance avec la série progressive des milieux tourbeux a déjà été mise en évidence pour les peuplements d'Araignées (VILLEPOUX, 1990).

Toutefois, les deux milieux périphériques (stations 1 et 2) qui constituent l'une des extrémités de la succession, présentent une différenciation faunistique qui s'exprime dans l'analyse selon l'axe 2. Cette originalité de la station 2 apparaît encore plus nettement sur le plan 2-3 (FIG. 4) où, à l'intérieur du gradient général déjà mentionné, les particularités les plus fines de chaque milieu se révèlent.

C'est aussi dans ce plan de projection que les inter-relations entre les espèces et les groupes spécifiques sont les plus évidentes (sauf pour *O. pseudosimilis*, et les pièges du milieu 5; qui sont très éloignés de ce plan et n'y ont pas été représentés mais dont l'originalité et les affinités sont clairement exprimées sur l'axe 1). Cette ordination des espèces montre l'existence de trois pôles faunistiques principaux correspondant aux groupes G1, G2 et G3-4, l'espèce *O. pseudosimilis* du groupe G4-5 constituant, comme nous l'avons déjà mentionné, une quatrième tendance isolée (particulièrement marquée dans le piège 5c). Ces groupes sont ceux qui ont été qualifiés de sténocoeces pour le pH (*cf. supra*).

Des liaisons s'établissent entre ces pôles, par l'intermédiaire des groupes souvent plus euryoeces G1-2, G1-3 et G1-4. Les deux premiers relient G1 à G2, tout en étant beaucoup plus proches de G1, ce qui accentue encore la spécificité des Limonides du groupe 2. Le groupe G1-4 réalise une large transition entre G1 et G3-4. Ses espèces s'échelonnent en fonction de préférences qui avaient déjà été observées avec les pH barycentriques. Cet étalement des espèces du groupe G1-4 se superpose, sur le diagramme, à l'étalement des pièges de la station 3, ce qui semble indiquer que le gradient faunistique général se répercute au niveau intrabiotope dans ce dernier milieu.

## SYNTHÈSE ET DISCUSSION

Le peuplement de Limonides apparaît donc spatialement ordonné en un continuum qui suit l'évolution du gradient écologique principal du site. Cette organisation est attestée tant par l'analyse en présence-absence (FIG. 1) que par la répartition des espèces en fonction du pH du

sol (FIG. 2) ou encore par l'analyse factorielle des correspondances (FIG. 3 et 4). Des communautés faunistiques, différenciant par leurs espèces ou les fréquences de celles-ci, s'échelonnent tout au long de la succession phytosociologique, le passage de l'une à l'autre se faisant par le jeu des variations de contribution de plusieurs groupes spécifiques.

Cette structuration, représentée par l'axe 1 de l'analyse factorielle, semble se faire en fonction des valeurs du pH qui s'abaissent progressivement à mesure que l'on s'éloigne de l'influence des apports d'eau du bassin versant. C'est d'ailleurs pour cette raison que les notions de sténo/eurytopie et celles de sténo/euryocécie pour le pH sont pratiquement équivalentes dans le cas précis de ce peuplement. Elle semble aussi se faire selon l'évolution de la végétation, et donc dans le sens d'une diminution régulière des phytomasses entretenues. Il apparaît cependant que, si la mesure du pH ou l'observation de la végétation constituent des repères commodes permettant de prévoir l'évolution de la structure du peuplement de Limonides, ces éléments ne sauraient être les causes principales de cette structuration. De nombreux facteurs comme la texture de la tourbe, sa teneur en matière organique, la baisse rapide de la teneur en cations (Ca, Na, K, Mg) le long du transect affectent directement la croissance de la végétation et peuvent avoir une influence directe ou indirecte sur les ressources trophiques des Limonides. Les variations saisonnières du niveau de la nappe phréatique peut aussi être un facteur écologique déterminant. Nos connaissances sur la biologie des larves de ces Insectes sont bien trop limitées pour pouvoir trancher et seule l'expérimentation, difficile dans ce domaine, permettrait de résoudre ce problème.

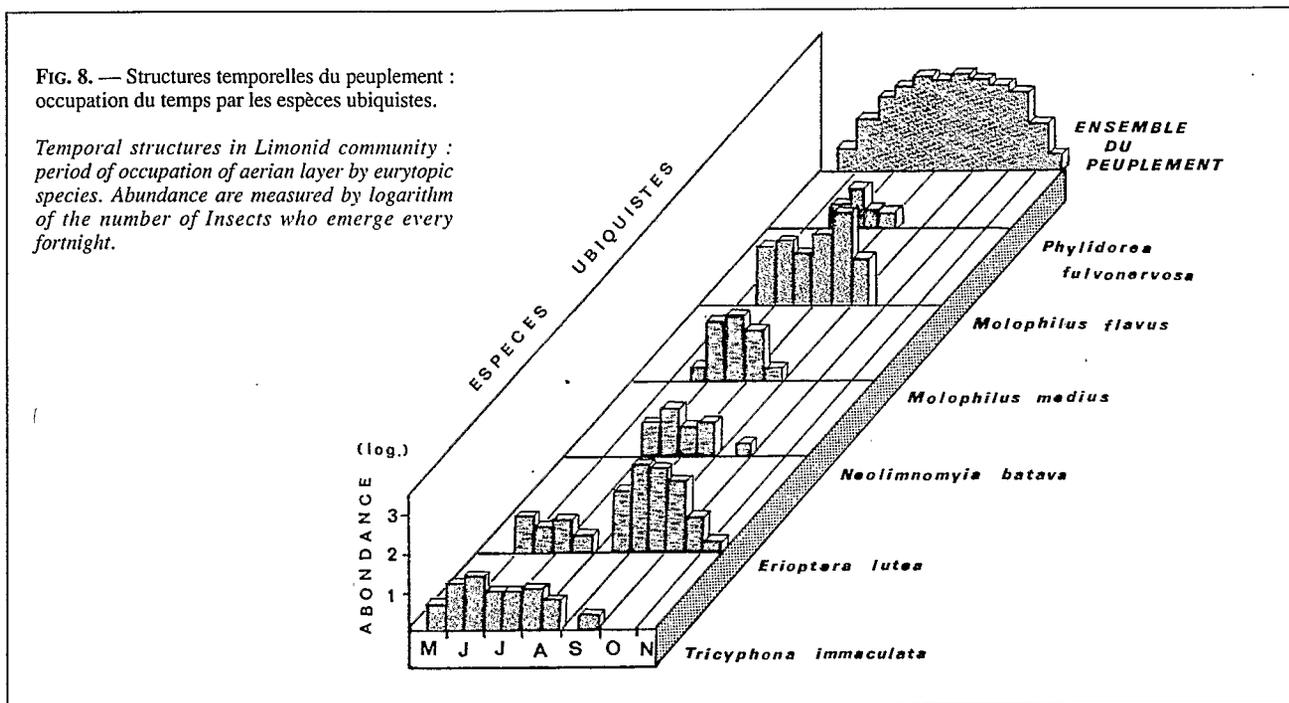
Dans le cadre de ce continuum, l'observation plus précise de l'organisation des communautés met en évidence les particularités faunistiques de certains milieux. Ainsi l'originalité de la station 2 est indiquée par tous les types d'analyses. Avec sept espèces exclusives, la faune de cette station diffère nettement de celle de la station 1 alors que leurs paramètres écologiques semblent très proches. Les effectifs des Limonides ubiquistes y sont presque toujours faibles et l'analyse factorielle des correspondances souligne, par son axe 2, l'opposition entre ce milieu et le reste de la tourbière. La principale caractéristique distinctive de cette station est d'être en permanence submergée ou tout au moins gorgée d'eau, phénomène qui est beaucoup moins constant dans le milieu 1. Les espèces qui se développent dans un tel biotope, si elles sont légèrement acidotolérantes, s'inscrivent ainsi dans le gradient de pH, sont surtout adaptées à la vie aquatique ou héliophile. Cette plus ou moins grande abondance de l'eau dans le sol constitue à notre avis un des facteurs écologiques structurant le peuplement. Par ailleurs, c'est dans le milieu 2 que la richesse spécifique et l'équitabilité atteignent ensemble leurs valeurs maximales. Cela peut traduire la stabilité saisonnière de ce biotope (en particulier hydrique) et sa productivité biologique élevée.

La station 3 mérite également une attention particulière. Sa position intermédiaire entre les zones eutrophes et celles franchement oligotrophes ainsi que son manque d'homogénéité faunistique tout comme l'absence d'espèces sténopes lui confèrent un statut original au sein de la tourbière. Les Limonides qui colonisent ce biotope ne sont jamais des espèces exclusives ni même préférées. Ils peuvent être en commun soit avec les milieux 1 et 2 soit avec le milieu 4 mais manifestent alors une préférence pour ces habitats neutres ou acides. Ils peuvent aussi être présents tout au long du transect (G1-4) mais alors ces espèces ubiquistes manifestent de la même façon une tendance neutrophile (*M. flavus*, *M. medius*) ou acidophile (*T. immaculata*, *Ph. fulvonervosa*) marquée. Une seule espèce abondante a son effectif maximum dans ce milieu et il convient de souligner qu'il s'agit de l'une des espèces les plus eurytopes du site (*P. nielsenii*). C'est aussi un biotope où l'équitabilité prend sa valeur la plus forte, où la fraction du peuplement constitué par les 50 % des espèces les plus abondantes est la plus faible, où les espèces sténoécies pour le pH manquent totalement (FIG. 2). Par ailleurs, les points-pièges de la station 3 dans l'analyse factorielle (FIG. 4) montrent une dispersion qui suggère un gradient faunistique intrabiotope.

Tout ceci indique un milieu de transition sans éléments faunistiques bien particuliers. Il s'y opère un glissement assurant le passage, par une continuité appauvrie, de la faune des zones eutrophes à celle des zones oligotrophes, sur un fond d'espèces ubiquistes. Ce manque de « personnalité » tranche avec la composition de la végétation qui est homogène et bien typée dans cette station. A notre avis, les caractères faunistiques du milieu 3 s'opposent à la notion stricte d'écotone, frontière marquée entre deux milieux, qui s'enrichit de la juxtaposition, sur une faible distance, de deux faunes différentes. Ici, il s'agit plutôt d'une large transition, aux facteurs abiotiques intermédiaires et aux caractéristiques mitigées, où quelques espèces s'aventurent mais où très peu s'épanouissent vraiment.

Cette étude met aussi en évidence l'existence, dans le peuplement, d'espèces neutrophiles strictes dont les larves ne se développent que dans les groupements végétaux eutrophes et qui doivent donc être considérées comme étrangères à la tourbière à Sphaignes même si des captures d'imagos peuvent être faites au filet à main dans des groupements végétaux mésotrophes ou oligotrophes (BRUNHES, 1990). Au premier rang de ces espèces « périphériques » nous citerons celles des groupes G1, G2 et G1-2 mais aussi *E. lutea* et même *M. medius* que l'analyse en présence-absence fait apparaître comme des ubiquistes mais dont les barycentres (FIG. 2) se trouvent associés à des pH supérieurs à 6,5.





pour *M. occultus* qui apparaît brusquement en même temps que *M. franzi* (mais dans un autre groupement végétal) et disparaît en même temps que lui, à la fin du mois d'août.

L'ensemble des données concernant les espèces sténotopes met donc en évidence un phénomène très net. A une étroite spécialisation des biotopes de développement larvaire correspond une très brève période d'occupation de la strate aérienne par les adultes. La sténopie des larves se trouve ainsi fortement corrélée à la sténochronie des imagos.

A l'inverse, l'analyse révèle que les espèces ubiquistes sont en général présentes dans la végétation pendant une période fort longue, dépassant presque toujours deux mois (cf. FIG. 8). Cette observation est vérifiée chez toutes les espèces ubiquistes récoltées à Chambédaze, et de façon particulièrement nette pour *T. immaculata*, *E. lutea* et *M. flavus* qui occupent la plus grande partie du transect pendant plus de 3 mois, ainsi que pour *P. nielsenii* qui colonise toutes les stations et vole de juillet à octobre (ce dernier n'est pas représenté sur le graphique).

Enfin, les figures 7 et 8 indiquent la phénologie du peuplement total pour l'ensemble du site. Cette occupation de l'espace par les Limonides se traduit par un histogramme pratiquement symétrique et d'évolution régulière, avec un maximum entre le 15 juillet et la fin du mois d'août.

#### SYNTHÈSE ET DISCUSSION

La structure temporelle globale du peuplement des Limonides se fonde donc sur deux sous-ensembles : d'une part, celui des espèces sténotopes/sténochrones, qui occupent la strate aérienne parfois abondamment (*E. gemina*) mais toujours sur un bref laps de temps ; d'autre part, celui des espèces eurytopes/eurychrones, qui peuvent être domi-

nantes (*M. flavus*) ou rares (*M. propinquus*, *P. rivosa*) mais qui utilisent la strate aérienne pendant la majeure partie du temps où le vol est possible.

Une liaison originale entre structure temporelle et structure spatiale d'un peuplement est ainsi mise en évidence. Il est cependant possible de penser que le caractère sténochrone d'une population peut être amplifié, voire créé, par la présence d'effectifs plus faibles chez les sténotopes que chez les ubiquistes, ce qui diminuerait les chances de capture aux deux extrémités de la période d'apparition.

Cette hypothèse n'est pas totalement à repousser mais il faut cependant souligner que l'eurychronie d'une espèce peut parfaitement apparaître malgré des effectifs faibles. Cela est clairement vérifié avec *P. rivosa* ou *M. propinquus*. En effet, avec six individus capturés, la première de ces espèces révèle sa présence dans la strate aérienne de mai à septembre alors que la seconde s'affirme de juin à octobre avec seulement huit occurrences. Inversement, avec 95 individus capturés, *E. gemina* ne masque absolument pas sa sténochronie. De faibles ou de forts effectifs peuvent probablement altérer la perception de l'eurychronie ou la sténochronie d'une espèce mais ils ne peuvent expliquer le caractère général de la liaison mise en évidence entre structure spatiale et structure temporelle.

Les informations concernant les périodes de vol des Limonides sont faciles à obtenir, aussi sont-elles nombreuses dans la littérature. Elles présentent néanmoins l'inconvénient de provenir souvent de régions climatologiquement très différentes ce qui ne facilite pas la comparaison des résultats. Le caractère eurychrone de plusieurs espèces dont nous avons indiqué la large répartition le long du transect, telles *M. medius*, *N. nemoralis*,

*M. propinquus*, *T. immaculata*, *E. lutea*, *Ph. fulvonervosa* et *P. rivosa*, est parfaitement démontré par les travaux de MENDL (1973), CRAMER (1967) et COULSON (1959). De la même façon, la sténochronie de *M. ater*, *Ph. squalens*, *E. diuturna*, *O. pseudosimilis* est largement admise (HADLEY, 1969 ; CRAMER, 1963 ; COULSON, 1959). Par contre, la sténochronie de *M. griseus* et d'*E. trivialis* n'est pas admise par tous (MENDL 1973, COULSON 1959). Ces deux espèces se sont montrées sténotopes et sténochrones le long de notre transect mais les effectifs capturés (quatre *M. griseus*) nous incitent à la prudence en ce qui les concerne même si les résultats rapportés dans la littérature regroupent des observations effectuées dans des sites variés.

On notera par ailleurs qu'au cours de cette étude seule *E. lutea* a montré une répartition temporelle avec deux pics d'émergences. Il serait classique, dans cette situation, d'envisager une ponte des femelles printanières dont les larves se développeraient en été et donneraient naissance à une deuxième génération automnale. Du fait de l'étanchéité de nos pièges, il n'est pas envisageable que des femelles soient venues de l'extérieur pour y pondre. Il est d'autre part peu probable, compte tenu de la rapidité avec laquelle les Limonides se noient dans les réceptacles du piège après leur éclosion, que des femelles prisonnières aient réussi à s'accoupler et à pondre avant d'être capturées. Par ailleurs, les conditions climatiques rigoureuses, et en particulier les températures moyennes mensuelles basses, ne permettent probablement pas

d'effectuer un cycle complet de développement pendant les trois mois d'été.

On peut alors supposer, ainsi que l'a montré RIEB (1988) chez les Cératopogonides, qu'il existe, dans une même ponte, au moins deux sortes de larves qui éclosent à des périodes différentes. Ce phénomène serait à vérifier en ce qui concerne les Limonides mais son existence est d'autant plus probable qu'elle a aussi été mise en évidence chez les Chironomides (DUCROTOY, 1980).

Les figures 7 et 8 montrent enfin que l'ensemble du peuplement de Limonides se répartit entre mai et octobre selon une courbe d'évolution régulière que l'on peut superposer parfaitement à la courbe des températures moyennes mensuelles, indicatrice des conditions climatiques favorables au vol et à la reproduction des imagos. Tout se passe donc comme si les périodes d'occupation de la strate aérienne par chaque espèce, et bien qu'elles résultent de stratégies très variables, s'emboîtaient harmonieusement au niveau du peuplement pour réaliser une utilisation optimale de la strate aérienne pendant toute la période favorable au vol.

## STRUCTURE ÉNERGÉTIQUE DU PEUPELEMENT

### PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

L'échantillonnage utilisant des pièges à émergences est particulièrement bien adapté aux études quantitatives de la production secondaire. Il a été ainsi possible de préciser que la production moyenne du peuplement de Limonides avait une valeur de 246 individus/m<sup>2</sup>/an, soit un poids sec moyen de 173 mg/m<sup>2</sup>/an. Cependant, cette production secondaire est très inégalement distribuée le long du transect et l'étude de sa répartition d'un biotope à l'autre fait apparaître des différences selon que l'on envisage le nombre d'individus ou le poids sec de matière organique produite.

#### Structure numérique : production exprimée en nombre d'individus

La valeur annuelle du nombre de Limonides adultes issus d'un m<sup>2</sup> de sol varie considérablement selon le milieu étudié. Cette production est en effet de 654 individus/m<sup>2</sup>/an dans la mégaphorbiée périphérique où débute le transect et seulement de 21 individus/m<sup>2</sup>/an dans le haut-marais terminal. Entre ces deux extrêmes, elle diminue fortement jusqu'à la station 3, reste pratiquement stable entre les stations 3 et 4, pour chuter brutalement à la fin du transect (cf. TAB. I).

La figure 5, sur laquelle le logarithme du nombre de Limonides produits est porté en ordonnée et le pH du biotope en abscisse, permet d'analyser plus aisément la variation de la production numérique de ce peuplement. Au vu de cette figure, il faut remarquer en premier lieu qu'un lien étroit

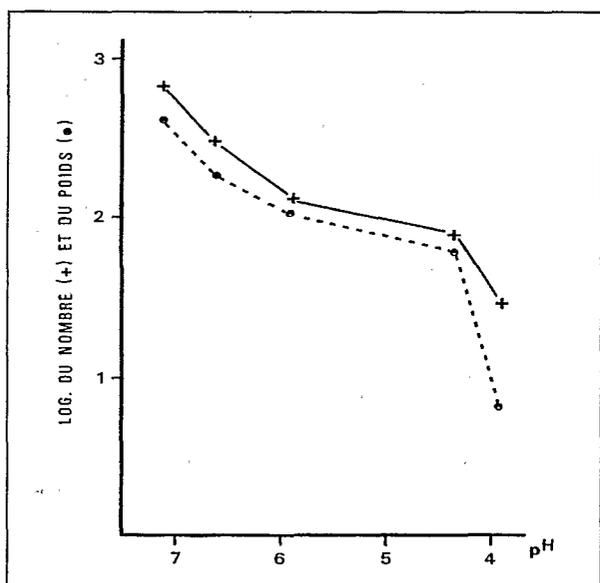


FIG. 5. — Évolution, en fonction du pH, de la biomasse des Limonides :

(+) logarithme du nombre de limonides capturés  
(0) logarithme du poids sec/m<sup>2</sup>/an.

Variations in Limonid biomass according to variations of pH. Biomass expressed as logarithm of the number of species caught per m<sup>2</sup> per year in each station (+), or as logarithm of the dry weight per m<sup>2</sup> per year (0).

relie, au niveau de chaque station, production primaire et production de Limonides. On notera en effet que les peuplements limonidiens les plus productifs (stations 1 et 2) se trouvent associés aux groupements végétaux à forte production primaire (1500 à 2000 g/m<sup>2</sup>/an dans ces groupements eutrophes ; BRADBURY & GRACE, 1983). De la même façon un lien de proportionnalité directe associe les peuplements limonidiens les moins productifs (stations 4 et 5) aux groupements végétaux qui présentent la production primaire la plus faible (50 à 500 g/m<sup>2</sup>/an, BRADBURY & GRACE, 1983).

Ce lien entre productions primaire et secondaire mérite d'être souligné même s'il s'établit de façon complexe entre la végétation et les larves de Limonides qui peuvent être, selon les espèces, phytophages, détritiphages ou même prédatrices ! Le niveau d'activité biologique du sol doit jouer un grand rôle par le biais des Bactéries, des Protozoaires, des myceliums présents, mais aussi par l'intermédiaire de la quantité de matière organique hydrolysée disponible.

#### Structure pondérale : production exprimée en poids sec de matière organique

La production du peuplement de Limonides peut aussi être analysée en l'exprimant non plus en nombre d'individus mais en poids sec produit par m<sup>2</sup> et par an. Pour effectuer cette étude, le poids moyen de chaque espèce a été établi à partir d'un lot composé de 5 mâles et de 5

fémmes. Nous avons ainsi obtenu le poids moyen de chaque sexe, puis celui de l'espèce par la formule  $(P_i + P_m)/2$ , le sexe-ratio étant généralement proche de 0,5 pour ces Insectes (cf. TAB. II).

Ces poids moyens ont permis d'une part de calculer la contribution pondérale de chaque espèce au peuplement, et d'autre part d'estimer, dans chaque biotope, la production de matière sèche par m<sup>2</sup> et par an due aux Limonides (cf. TAB. II).

Les résultats de ces calculs de biomasse ont été portés sur la figure 5. Pour l'essentiel, on observe une évolution parallèle du logarithme des poids et des effectifs en fonction du pH. On notera cependant un très net décrochement de la production exprimée en poids sec au niveau de la station 5 (pH = 4). Cet affaissement de la valeur pondérale par rapport à l'effectif suggère une hétérogénéité dans les poids des espèces des différents biotopes et en particulier un poids moindre pour les espèces capturées dans la station 5.

La vérification de cette hypothèse montre qu'en effet, le poids moyen des espèces qui ne se développent que dans les stations 1 et 2 est de 1,42 mg alors que celui des espèces se développant exclusivement dans les stations 3, 4 et 5 n'est que de 0,46 mg. Le poids moyen des sept espèces ubiquistes appartenant au groupe G1-4 se situe à la valeur intermédiaire de 0,78 mg (cf. TAB. II). Or, il apparaît, en poussant plus avant l'analyse, que cet écart de poids entre les espèces des milieux eutrophes et oligo-

TABLEAU II. — Biomasse des Limonides exprimée en poids sec/m<sup>2</sup>/an au niveau des 5 groupements végétaux.

*Limonid biomass measured by the dry weight per m<sup>2</sup> per year in the 5 plant communities.*

ESPECES CAPTUREES (n=30)	Poids : moyen de : l'espèce : ♂ + ♀		PRODUCTION AU NIVEAU DES 5 STATIONS (Poids sec en mg/m <sup>2</sup> /an)				
	2	1	2	3	4	5	
<i>Scleroprocta sorocula</i>	1,0	7,0					
<i>Limonia macrostigma</i>	3,13	12,52					
<i>Neolimnomyia nemoralis</i>	1,10	2,20					
<i>Phylidorea glabricula</i>	1,62	1,62					
<i>Phylidorea meigeni</i>	3,60	21,6					
<i>Cylindrotoma distinctissima</i>	3,02	12,00	3,02				
<i>Crunobia straminea</i>	1,61	4,83	3,22				
<i>Molophilus franzi</i>	0,5	56,0	9,50				
<i>Erioptera gemina</i>	1,41		133,95				
<i>Erioptera divisa</i>	0,8		1,6				
<i>Erioptera fuscipennis</i>	1,1		47,3				
<i>Erioptera pederi</i>	0,5		1				
<i>Eriocconopa trivialis</i>	0,66		5,28				
<i>Helius longirostris</i>	0,83		7,47				
<i>Molophilus griseus</i>	0,5		2				
<i>Erioptera lutea</i>	0,42	175,8	59,2	1,2			
<i>Pedicia rivosa</i>	30,1	90,3	30,1	60,2			
<i>Eriocconopa diuturna</i>	0,4			2,0	1,6		
<i>Molophilus ater</i>	0,16			0,96	1,44		
<i>Phylidorea squalens</i>	1,22			7,32	7,32		
<i>Phylidorea heterogyna</i>	0,48			0,48	0,48		
<i>Molophilus occultus</i>	0,36			0,36	29,3	4,32	
<i>Ormosia pseudosimilis</i>	0,15					2,55	
<i>Molophilus propinquus</i>	0,42	0,42	1,26		1,63		
<i>Molophilus flavus</i>	0,50	134,0	43,5	35,0	0,5		
<i>Phylidorea fulvonervosa</i>	1,83	1,83		7,32	25,62		
<i>Tricyphona immaculata</i>	1,3	27,30	5,2	35,10	59,8		
<i>Neolimnomyia batava</i>	0,78	17,94	2,34	10,14	7,02		
<i>Molophilus medius</i>	0,38	27,74		11,40	0,38	0,38	
<i>Paradelphomyia nielsenii</i>	0,28	9,80	4,20	12,32	0,28	0,28	
Poids sec total		607,90	363,20	183,8	135,42	7,53	
Nbre de pièges utilisés			3	3	3	3	
Production Limonides Poids sec en mg/m <sup>2</sup> /an		405,2	242,1	122,5	90,28	5,02	

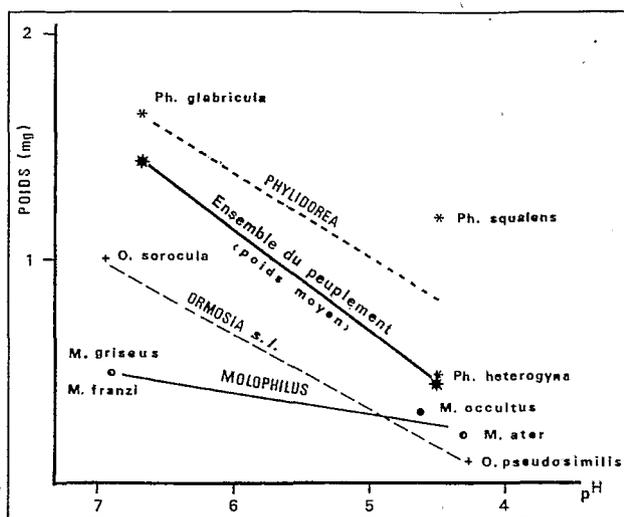


FIG. 6 — Évolution, en fonction du pH, du poids moyen des Limonides appartenant à 3 genres différents. A gauche : poids moyen des espèces des groupements eutrophes ; à droite poids moyen des espèces des groupements oligotrophes.

Evolution of the mean weight, according to pH variations, for several Limonid species belonging to 3 different genus. At left : species developing in eutrophic plant communities. At right : species developing in oligotrophic plant communities.

trophes n'est pas dû à la présence de Genres ou de Sous-Familles distincts qui, ne se développant que dans l'un ou l'autre biotope, influenceraient par leur poids plus ou moins élevé le poids moyen de chaque communauté. Cette distinction entre Limonides « lourds », vivant dans les sols eutrophes, et Limonides « légers » des sols oligotrophes existe au sein même de chaque Genre. La figure 6 démontre en effet que, pour un même Genre, les espèces qui ne vivent que dans les sols neutres sont nettement et régulièrement plus lourdes que les espèces qui se développent dans les sols acides.

Aucune hypothèse satisfaisante ne peut être avancée actuellement pour expliquer ce phénomène mais on ne peut qu'être frappé par son analogie avec ce que l'on observe plus classiquement dans le règne végétal. En effet, si plusieurs espèces botaniques, appartenant à un même Genre, vivent le long d'un tel transect, les espèces les plus grandes se trouvent sur les sols neutres et eutrophes alors que les espèces naines se développent dans les sols acides. Cette observation est clairement illustrée dans les tourbières du Massif central par les couples : *Salix pentandra*/*Salix lapponum* ou *Betula pubescens*/*Betula nana*.

## SYNTHÈSE ET DISCUSSION

Les recherches concernant la structure numérique ou pondérale des peuplements d'insectes vivant dans les tourbières semblent faire totalement défaut. Par contre, les études effectuées en milieu aquatique et sur les berges des

ruisseaux sont relativement nombreuses (MENDL, 1973 ; GUMBEL, 1976 ; CASPERS, 1980 ; WAGNER, 1982). Ces études ne fournissent pas toujours des points de comparaison très satisfaisants car elles ont été conduites à l'aide de pièges à émergences de vastes dimensions (jusqu'à 11 m<sup>2</sup> de surface) placés au-dessus de ruisseaux mais incluant plus ou moins largement une partie des berges. Dans de telles conditions il est bien difficile de distinguer les Limonides issus du milieu aquatique de ceux provenant des zones terrestres.

La plus ancienne de ces études a été réalisée en R.F.A. (Hessen) par ILLIES (1971). Cet auteur a capturé 3353 Limonides en une année sur une surface de 11 m<sup>2</sup> (comportant environ 1/3 d'eau libre et 2/3 de berges). La production moyenne est donc de 305 Limonides/m<sup>2</sup>/an, mais, si l'on ne tient compte que des espèces dont les larves sont le plus régulièrement liées au sol ou à la boue des rives, on obtient une production de 171 Limonides/m<sup>2</sup>/an (MENDL, 1973). Par ailleurs, en concluant l'étude sur l'ensemble de la production d'insectes des eaux courantes du Breitenbach, ILLIES (1975) souligne les variations considérables qui se produisent d'une année à l'autre : (6,3 g en 1969 et 2,7 g en 1972). En utilisant 13 pièges à émergences de 3 m<sup>2</sup>, GUMBEL (1976) évalue respectivement à 606, 510 et 372 la production en Limonides/m<sup>2</sup>/an de trois milieux mixtes, à la fois aquatiques et terrestres. Exprimé en poids sec, cela correspond respectivement à 420, 240 et 231 mg/m<sup>2</sup>/an.

CASPERS (1980), reprenant la même technique que ILLIES, a montré que la production d'insectes pouvait considérablement varier d'une année à l'autre. Sur un petit ruisseau proche de Bonn (R.F.A.), il a en effet observé que la production des espèces terrestres, qui était la première année de 2962 Limonides/m<sup>2</sup>/an (1574 mg/m<sup>2</sup>/an), n'était plus que de 304 Limonides/m<sup>2</sup>/an la deuxième année (195 mg/m<sup>2</sup>/an). Les résultats obtenus par CASPERS mettent par ailleurs en évidence que si la production en Limonides aquatiques est numériquement plus faible que celle obtenue en milieu terrestre, elle est pondéralement plus importante car les espèces aquatiques sont significativement plus grosses que les autres. WAGNER (1982) a conduit une étude analogue dans cinq ruisseaux d'Autriche et il a montré que la production en Limonides était de 654, 322, 180, 171 et 115 individus/m<sup>2</sup>/an (ce qui correspond respectivement à 1026, 231, 102, 155 et 80 mg/m<sup>2</sup>/an). Cette étude de WAGNER souligne une nouvelle fois les très fortes variations de la production secondaire qui peuvent aller de 1 à 5 en ce qui concerne le nombre d'individus, et même atteindre 1 à 12 en ce qui concerne le poids sec.

Les résultats que nous avons obtenus dans les groupements eutrophes ou mésotrophes (stations 1 à 3) sont tout à fait comparables à ceux observés sur les berges des ruisseaux allemands ou autrichiens. Par contre les groupements oligotrophes des tourbières acides (stations 4 et 5) se révèlent nettement moins productifs que tous les exemples rapportés dans la littérature.

## CONCLUSION

L'analyse de la structure spatiale du peuplement a révélé la présence de 30 espèces de Limonides qui se répartissent de façon ordonnée le long du transect étudié. Il a été par ailleurs possible de mettre en évidence l'existence d'espèces tyrophobiontes étroitement associées aux groupements végétaux les plus acides et d'espèces étrangères à la tourbière au sens strict, dont les larves se développent dans les sols à forte capacité d'échange. Quelques espèces ubiquistes se développent par contre sur presque toute la longueur du transect ; il est probable que l'étude du régime alimentaire des larves permettrait de mieux comprendre les causes de ces répartitions.

Les groupements végétaux mésotrophes (station 3) ne constituent pas un écotone classique entre groupements oligotrophes et eutrophes où cohabiteraient de nombreuses espèces. Dans ce groupement de transition le peuplement de Limonides est numériquement et énergétiquement aussi important que les autres mais il ne possède aucune espèce sténotope et les espèces ubiquistes y sont particulièrement bien représentées.

Les facteurs écologiques qui influencent le plus directement la structure de ce peuplement semblent être d'une part la capacité d'échange du sol dont le pH est un bon indicateur et qui conditionne les possibilités trophiques du sol et d'autre part la présence plus ou moins abondante et prolongée de l'eau libre en surface.

La structure temporelle du peuplement se montre très équilibrée au cours de la belle saison, cet équilibre résultant de la superposition de deux stratégies distinctes : les espèces sténopes apparaissent avec des effectifs parfois élevés mais pendant une brève période alors que les espèces ubiquistes occupent tout l'espace durant une plage de temps généralement longue.

Ce lien particulièrement étroit entre structures spatiale et temporelle d'une communauté peut exister chez d'autres Insectes ; l'observation d'une sténochronie doit alors inciter à vérifier la présence d'une sténopathie associée, et réciproquement. La signification écologique et adaptative de ce lien structurel sera peut-être élucidée à la lumière d'exemples plus nombreux.

La relation de proportionnalité directe entre production primaire et secondaire, si elle n'avait encore jamais été observée dans l'écosystème tourbière, a été fréquemment mise en évidence en milieux aquatiques ou terrestres. Par contre, l'existence, chez un même Genre, d'espèces « légères » se développant dans les groupements végétaux oligotrophes et d'espèces « lourdes » localisées dans les sols à capacité d'échange élevée, devra être recherchée dans d'autres familles d'Insectes car elle constitue une observation particulièrement originale.

L'écosystème tourbière est, dans certaines de nos régions tempérées, l'un des très rares écosystèmes à ne pas avoir été perturbé par l'action humaine. Nous pensons que

cette ancienneté et cette stabilité tout à fait remarquables expliquent pour une large part la finesse d'ajustement et la complexité des structures de peuplement que nous avons observées chez les Limonides.

Une étude en cours s'attache à rechercher si les mêmes particularités apparaissent dans les structures de peuplement des *Tipulidae* capturés le long du même transect. Ces résultats devraient faire l'objet d'un futur article.

## BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL (J.), 1979. — *Biogéographie et écologie*. Masson édit. Paris.
- BRADBURY (I.K.) & GRACE (J.) 1983. - Primary production in wetlands. In *Ecosystem of the world 4A -Mires, swamp, bog, fen and moor*. GOVE (A.J.P.) edit, Elsevier Scientific Publishing compagny : 285-310.
- BRUNHES (J.), 1981. — Caractéristiques et performances d'un piège à émergence destiné à l'étude des Insectes à larves édaphiques. *L'Entomologiste*, 37(3) : 126-131.
- BRUNHES (J.), 1989. — Les Limonides (Dipt. Tipuloidea) des tourbières acides du Massif Central et des groupements végétaux périphériques. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 9 (7-8) : 227-288.
- CASPERS (N.), 1980. — Die Emergenz eines Kleinen Waldbaches bei Bonn. *Decheniana* supp., 23 : 175 pp.
- COULSON (J.P.), 1959. — Observations on the Tipulidae (Diptera) of the Moor House Nature Reserve Westmorland. *Trans.R. ent Soc Lond.*, 111 (7) : 157-174.
- CRAMER (E.), 1968. — Die Tipuliden des Naturshutzparkes Hoher Vogelsberg *Dtsch. Ent. Zeitschr. N. F.*, 15 (1-3) : 133-223.
- DUCROTOY (J.-P.), 1980. — Adaptations spatio-temporelles de Chironomides (Insectes : Diptères) dans un habitat semi-permanent du Massif du Paimpont (I. et V.) *Bull. Ecol.*, 11 (3) : 633-645.
- GÜMBEL (D.), 1976. — Emergenz-Vergleich zweier Mittelgebirgsquellen 1973. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (18). *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 50 (1) : 1-53.
- HADLEY (M.), 1969. — The adult biology of the crane-fly *Molophilus ater* Meigen. *J. Anim. Ecol.*, 38 : 765-790.
- HADLEY (M.) 1971. — Aspects of the larval ecology and population dynamics of *Molophilus ater* Meigen (Diptera : Tipulidae) on Pennine Moorland. *J. Anim. Ecol.*, 40 : 445-466.
- ILLIES (J.), 1971. — Emergenz 1969 im Breitenbach. Schlitzer produktionsbiologische studien (1). *Arch. Hydrobiol.*, 69 (1) : 14-59.
- ILLIES (J.), 1975. — A new attempt to estimate production in running waters (Schlitz studies on productivity, n° 12). *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 19 : 1705-1711.
- JULVE (Ph.), BRUNHES (J.) & MIOUZE (C.), 1989. — Études structurales et dynamiques sur des écosystèmes de tourbières acides. I - Dynamique des groupements végétaux et hydrologie d'une tourbière de l'étage montagnard du Massif central. *Bull. Ecol.*, 20 (1) : 15-26.
- LEGENDRE (L.) & LEGENDRE (P.), 1979. — *Écologie numérique*. 2 Vol. Masson édit. Paris.
- LELOUP (E.) & JACQUEMART (S.), 1963. — Écologie d'une tourbière bombée (Haute-Ardenne, la Fange aux Mochettes). *Inst. royal Sc. nat. Belgique*, mémoire n 149 : 1-159.
- MENDL (H.), 1973. — Limoniinen aus dem Breitenbach (Diptera, Tipulidae). Schlitzer Produktionsbiologische Studien, (4). *Arch. Hydrobiol.*, 71(2) : 255-270.
- NIELSEN (P.), 1967. — Limoniidae. In *Limnofauna Europaea*. ILLIES edit. Stuttgart : 321-324.
- RIEB (J.P.), 1982. — *Contribution à la connaissance de l'écologie et la biologie des Cératopogonides (Diptères, Nématocères)*. Thèse, Univ.L.Pasteur, Strasbourg : 395 pp.
- VILLEPOUX (O.), 1990. — Répartition des araignées épigées dans une tourbière à sphaignes. *Acta Zool. Fennica*, 190 : 379-385.
- WAGNER (R.). 1982. — Dipteren-Emergenz zweier Lunzer Bache 1972-1974 nebst Beschreibung einer neuen Empidide (Diptera). *Arch. Hydrobiol.*, 95 : 491-506.