

ÉTUDES STRUCTURALES ET DYNAMIQUES SUR LES ÉCOSYSTÈMES DE TOURBIÈRES ACIDES

III - LE PEUPEMENT DES TIPULIDES (Diptera, Tipulidae)*

Jacques BRUNHES¹ et Christophe DUFOUR²

¹O.R.S.T.O.M. - 2051 Boulevard du Val de Montferrand, 34032 - Montpellier cédex.
²Muséum d'Histoire Naturelle - 14, rue des Terreaux, CH - 2000 - Neuchâtel (SUISSE).

SUMMARY

(original scientific paper)

STRUCTURAL AND DYNAMICAL STUDIES OF ACID PEAT-POG ECOSYSTEMS. III THE POPULATIONS OF TIPULIDS (DIPTERA, TIPULIDAE).

The populations of Tipulidae living in the peat-bogs in the French Massif central are studied with regard to their spatial, temporal and energetic structures. Only the insects caught by means of emergence traps (14 species) have been taken into account for this analysis, whereas 31 species were collected in total. A new emergence trap, which does not affect vegetation growth, was used during this study. The spatial distribution of Tipulids shows a high stenotopy of their larvae (not a single species is present within the whole of the peat-bog). The stenotopy is associated with a strong stenochrony of adults in the aerian strata (the flight period being itself very short in this habitat).

Moreover, the species found in oligotrophic habitats are clearly smaller than those living in eutrophic habitats. Thus, for the same sized adult sample the productivity of tipulids decreases from eutrophics and marsh plant communities to the terminal high moorland community, which occurs in the centre of the bog. Furthermore, this study shows that a loss of the ability to fly affects the species living in the most oligotrophic habitats.

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

RÉSUMÉ

(travail original)

Le peuplement en tipulides des tourbières acides du Massif central est étudié sous l'angle des structures spatiale, temporelle et pondérale. Seules les captures opérées au moyen des pièges à émergence (14 espèces) ont été prises en compte dans cette analyse. Par ailleurs, des captures complémentaires réalisées au filet à main portent à 31 le nombre des espèces fréquentant les tourbières.

La répartition spatiale des tipulés dénote une grande sténopathie des larves : aucune espèce n'est en effet présente à la fois dans les groupements végétaux eutrophes de la périphérie de la tourbière (pH > 6) et dans la zone centrale (pH < 6). Cette sténopathie est elle-même associée à une forte sténochronie des adultes qui occupent la strate aérienne pendant une courte période qui n'excède généralement pas 2 mois. Par ailleurs, les espèces des stations oligotrophes sont nettement plus petites que celles des stations eutrophes, ce qui se traduit, pour un même nombre de tipulides produits, par une diminution de la productivité de la périphérie de la tourbière vers le centre. Enfin, nous avons pu noter qu'une perte de l'aptitude au vol affecte la majorité des espèces présentes dans les groupements oligotrophes.

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

INTRODUCTION

Ce troisième article propose une analyse du peuplement des tipulides qui se développent dans deux tourbières acides d'Auvergne (Chambédaze et La Godivelle) ; il s'inscrit par ailleurs dans le cadre plus général d'une étude faunistique et écologique des peuplements d'arthropodes des tourbières acides du Massif central français.

Le but général de l'étude écologique est d'analyser, dans un écosystème exempt de perturbations anthropiques, l'organisation des différents peuplements d'insectes et d'araignées. Nous tenterons tout d'abord de mettre en évidence les éventuelles structures spatiales, phénologiques et pondérales de chaque peuplement ; dans un deuxième temps, nous analyserons les rapports de ces peuplements entre eux et avec les successions phytosociologiques présentes le long du transect étudié.

* Manuscrit reçu le 19 juin ; version révisée acceptée pour publication le 28 janvier 1992.

ORSTOM Fonds Documentaire

09 OCT. 1992

N° : 35.972 ex 1

Cote : B PG IX M

PH 92

Nous examinerons ici les structures du peuplement de tipules en suivant la même démarche que celle utilisée pour l'étude des diptères limonides (BRUNHES & VILLEPOUX, 1990).

Ainsi, après avoir analysé les structures spatiales et temporelles du peuplement telles qu'elles nous apparaîtront au travers des captures effectuées avec les pièges à émergence, nous examinerons l'ensemble du peuplement des tipules susceptibles d'être capturées dans les tourbières que leurs larves s'y développent ou non. Nous comparerons aussi ces résultats à ceux précédemment obtenus chez les limonides.

Les tipules sont de grands Diptères au vol lourd dont les larves se développent dans des gîtes très variés. Certaines larves sont en effet aquatiques, d'autres vivent dans le bois mort, d'autres encore se développent dans les sols les plus secs mais la plupart affectionnent cependant les sols humides et riches en matière organique.

Si les gîtes larvaires peuvent *a priori* être très variés, chaque espèce n'en présente pas moins une étroite spécificité de ses lieux de développement ce qui nous a semblé être un élément très favorable à notre étude.

SITE D'ÉTUDE, MATÉRIEL ET MÉTHODES

En Auvergne, et tout particulièrement entre les massifs du Sancy et du Cantal, les tourbières acides sont nombreuses à se développer dans les cuvettes formées par le surcreusement glaciaire.

Le lac-tourbière de Chambedaze, situé à 1200 m d'altitude sur le plateau du Cézallier (63), a été choisi comme site principal d'investigation ; quelques observations complémentaires ont cependant été faites dans la tourbière de La Godivelle distante d'une dizaine de kilomètres. L'histoire de la tourbière de Chambedaze et de son couvert végétal actuel a été présentée dans le premier article de cette série (JULVE *et al.*, 1989).

Le transect (FIG. 1) qui, à Chambedaze, parcourt une série dynamique complète a été décrit en détail dans les deux précédents articles (évolution des paramètres physico-chimiques du sol, couvert végétal) ; nous n'en exposerons donc ici que les principales caractéristiques.

Ce transect débute en bordure de la tourbière dans une mégaphorbiée sous bouleaux (*Betula*), aulnes (*Alnus*) et saules (*Salix*) dont le sol, formé de tourbe et d'apports détritiques, est en permanence gorgé d'eau (station 1). A une vingtaine de mètres, un groupement en permanence inondé où *Carex rostrata* et Ligulaire de Sibérie (*Ligularia sibirica*) sont les espèces dominantes abrite la station 2.

Le transect se poursuit dans un groupement à *Carex lasiocarpa* (station 3) qui assure la transition entre les sols dont le pH est proche de la neutralité (station 1 et 2) et la tourbière au sens strict dont les sols sont très acides (pH <

5,5). Hors d'atteinte des eaux de ruissellement, les sphaignes font ici leur apparition et les arbres, carencés en éléments minéraux, deviennent clairsemés et chétifs.

Les deux dernières stations sont situées dans des groupements végétaux caractéristiques des tourbières acides ; la station 4 est placée dans un haut-marais actif où les buttes de sphaignes sont bien développées, tandis que la station 5 occupe un haut-marais terminal à callune (*Calluna vulgaris*) et scirpe cespiteux (*Trichophorum caespitosum*) (pH = 4).

Le long de ce transect de 200 mètres environ, la strate arborée disparaît progressivement ; l'alimentation hydrique, topogène dans les stations 1 et 2, devient strictement ombrogène dans les stations 4 et 5 ; le pH du sol passe progressivement de 7,2 à 4 et la végétation herbacée, haute et dense à la périphérie, s'abaisse régulièrement pour devenir basse dans les hauts-marais. Au regard des différents facteurs écologiques qui évoluent parallèlement le long de ce transect, la station 3 apparaît comme un milieu « charnière » entre les deux pôles, minerotrophe et oligotrophe, de cette succession.

Cette étude a été réalisée en utilisant des pièges à émergence qui recouvrent 1/2 m² de sol et qui modifient au minimum les conditions climatiques sous-jacentes (BRUNHES, 1981). Ces pièges capturent avec une bonne efficacité les insectes holométaboles à larves édaphiques et permettent donc de localiser avec précision les lieux de développement larvaire de chaque espèce comme ils permettent aussi une analyse quantitative des peuplements.

Les pièges à émergence ont été mis en place fin avril et retirés début novembre. Pendant cette période ils ont été relevés chaque semaine. Une première série de 5 pièges a été utilisée en 1981 (1a, 2a, 3a, 4a et 5a) ; une deuxième série de 10 pièges (deux par station) lui a succédé en 1984 (1b et 1c, 2b et 2c...). Nous avons aussi placé un piège à émergence dans un groupement de transition à *Carex lasiocarpa* à La Godivelle (3d). Cette dernière tourbière est située à 7,5 km de Chambedaze ; elle se trouve elle aussi à 1200 m d'altitude, dans une cuvette de surcreusement glaciaire.

En visitant ces deux tourbières, et quelques autres situées à proximité et à la même altitude, nous avons également effectué des captures à l'aide d'un filet à main. Cependant, compte tenu du manque de précision sur l'origine des insectes ainsi capturés, nous n'utiliserons pas ces résultats dans le cadre de l'étude spatiale et pondérale du peuplement. Ils seront par contre intégrés à l'étude faunistique des tipules susceptibles d'être capturés dans les tourbières ainsi qu'à l'étude phénologique des seules espèces capturées dans les pièges à émergence.

STRUCTURE ET DYNAMIQUE DU PEUPEMENT

Dans cette première partie, afin de ne fonder notre analyse que sur des captures dont l'origine et la date

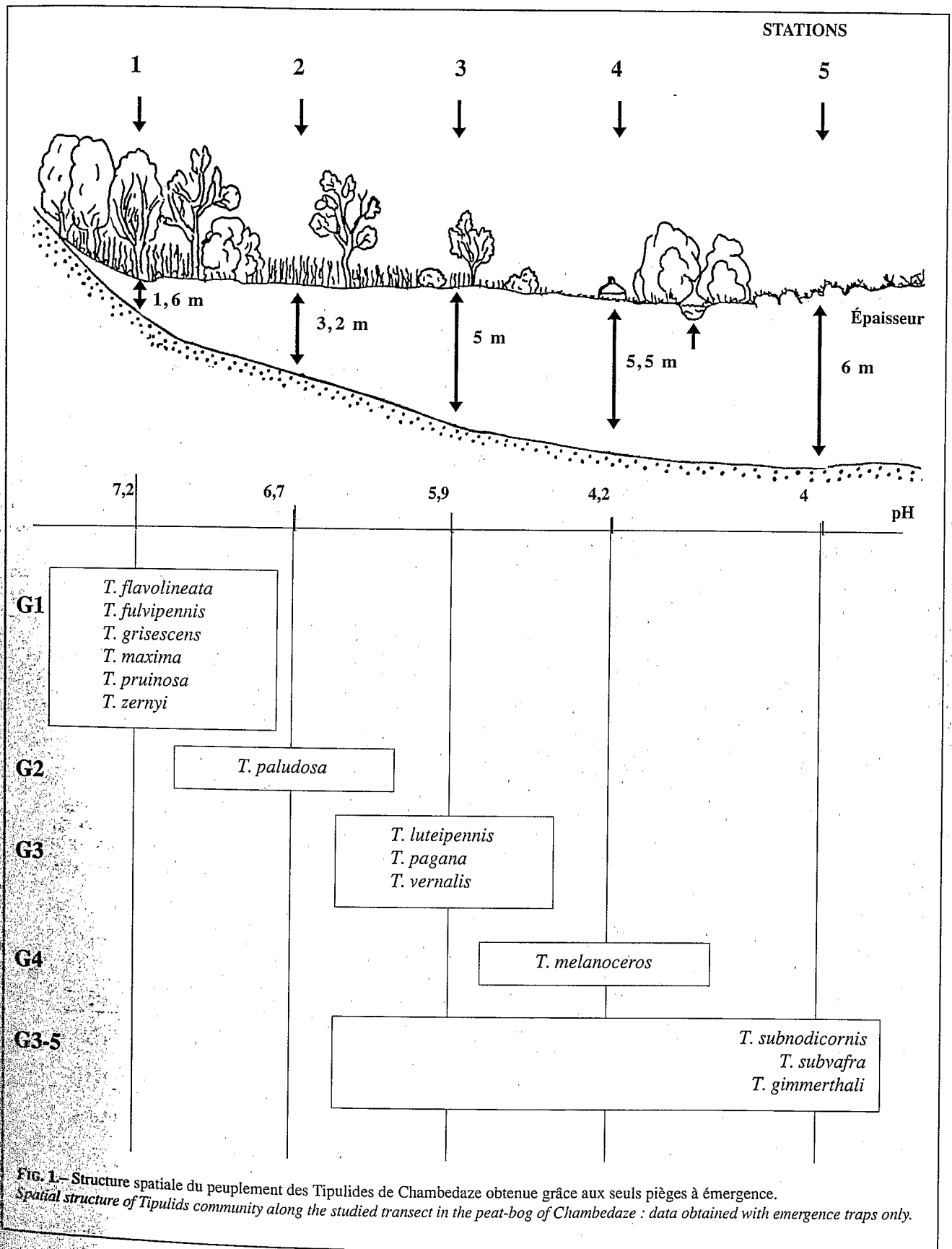


FIG. 1.— Structure spatiale du peuplement des Tipulides de Chambedaze obtenue grâce aux seuls pièges à émergence.
 Spatial structure of Tipulids community along the studied transect in the peat-bog of Chambedaze : data obtained with emergence traps only.

d'éclosion sont connues avec précision, nous n'utiliserons que les résultats obtenus grâce aux pièges à émergence.

Structure spatiale

Les seize pièges à émergence nous ont permis de capturer 79 individus appartenant à quatorze espèces de tipules.

Ces résultats, reportés sur le tableau I et la figure 1, mettent tout d'abord en évidence l'existence de trois groupes à larves syntopiques très individualisés : G1, G3 et G3-5. Le premier de ces groupes (G1) réunit 6 espèces que l'on ne retrouve dans aucune autre station en dehors de cette mégaphorbiée sous aulnes et bouleaux. Il en est de même pour le groupe G3 dont les trois espèces ne se développent que dans le groupement mésotrophe à *Carex lasiocarpa*. Enfin, dans le groupe syntopique G3-5 se trouvent trois espèces dont les larves vivent depuis le groupement mésotrophe, au niveau duquel apparaissent les sphaignes, et qui atteignent les groupements les plus caractéristiques et les plus sélectifs des tourbières acides.

Le groupe G2 n'est constitué que d'une seule espèce représentée par un seul individu ; cette espèce est d'autant plus accidentelle en ce lieu que les gîtes connus de *T. paludosa* sont généralement situés dans des sols beaucoup plus secs. Ce groupement à *Carex rostrata* et Renouée bistorte (*Polygonum bistorta*), dont le sol est en permanence inondé, ne semble convenir au développement d'aucune

tipule. C'est à son niveau que la production secondaire est très nettement la plus faible ; en effet, 1,5 m² de ce type de sol n'a produit qu'un seul tipule adulte en 1 an.

Le groupe G4, comme le groupe G2, n'est constitué que d'une seule espèce (*T. melanoceros*) dont nous n'avons capturé qu'un seul individu. Les larves de cette espèce se développent dans les tapis de sphaignes du haut-marais initial ou dans les dépressions du réseau drainant qui parcourt le haut-marais terminal (cf. JULVE *et al.*, 1989). *T. melanoceros* est donc tout à fait à sa place dans la station 4 mais cette espèce aurait pu aussi figurer dans la station 5 si un piège avait été placé sur ces petites dépressions caractéristiques du réseau drainant. A notre avis, *T. melanoceros*, peut donc être associée au groupe G3-5 qui réunit toutes les espèces tyrophiles. Cette conviction est d'autant plus forte que nous avons pu observer des éclosions massives de cette espèce sur des tapis de sphaignes très acides caractéristiques des hauts-marais initiaux.

A ces deux groupes vient s'ajouter le groupe G3 dont les espèces constitutives ne se développent pas plus dans les sols de la mégaphorbiée périphérique que dans les groupements végétaux oligotrophes. Ce groupe G3 est donc étroitement localisé au groupement charnière mésotrophe.

En résumé, et sans qu'il soit besoin de recourir à une analyse factorielle des correspondances, le peuplement de

TABLEAU I.- Nombre de Tipulides capturés dans les 5 groupements végétaux étudiés. 1 = *Ranunculo-Filipenduletum* ; 2 = *Ligulario-Polygonetum* ; 3 = Groupement à *Carex lasiocarpa* ; 4 = Haut-marais initial ; 5 = Haut-marais terminal.
Number of Tipulids caught in the 5 plant communities studied. 1 = *Ranunculo-Filipenduletum* ; 2 = *Ligulario-Polygonetum* ; 3 = community with prevailing *Carex lasiocarpa* ; 4 = Active high moorland ; 5 = Terminal high moorland.

ESPÈCES CAPTURÉES (N = 14)	LIEUX D'ÉCHANTILLONNAGE					GROUPES D'ESPÈCES SYNTOPIQUES
	1	2	3	4	5	
<i>Tipula flavolineata</i>	1					G1
<i>Tipula griseocens</i>	1					
<i>Tipula fulvipennis</i>	3					
<i>Tipula maxima</i>	1					
<i>Tipula pruinosa</i>	1					
<i>Tipula zernyi</i>	7					
<i>Tipula paludosa</i>		1				G2
<i>Tipula vernalis</i>			2			G3
<i>Tipula luteipennis</i>			12			
<i>Tipula pagana</i>			2			
<i>Tipula melanoceros</i>				1		G4
<i>Tipula gimmerthali</i>			18	3	1	G3-5
<i>Tipula subvafra</i>			2		1	
<i>Tipula subnodicornis</i>		7	10	5		
Nbre espèces/station	6	1	6	3	3	
Nbre pièges utilisés	3	3	4	3	3	
Production totale	14	1	43	14	7	
Produc. nbre/m ² /an	4,6	0,3	10,25	4,6	2,3	

TABLEAU II. - Tipulides capturés dans quelques tourbières acides des trois départements du Massif Central. (63) = Puy-de-Dôme : 1 = Chambedaze ; 2 = La Godivelle ; 3 = La Barthe ; (15) = Cantal ; (43) = Haute-Loire.

Tipulids caught in some acid peat-bogs of the French Massif Central. (63) = Puy-de-Dôme : 1 = Chambedaze ; 2 = La Godivelle ; 3 = La Barthe. (15) = Cantal. (42) = Haute-Loire.

ESPÈCES CAPTURÉES (N = 31)	PRINCIPALES TOURBIÈRES PROSPECTÉES				
	(63)			(15)	(43)
	1	2	3		
<i>Dolichocheza albipes</i> (Strom, 1769)	+				
<i>Prionocera pubescens</i> Loew, 1844					+
<i>Prionocera turcica</i> (Fabricius, 1781)		+		+	+
<i>Nigrotipula nigra</i> (L., 1758)	+	+			+
<i>Tipula</i> (Pl.) <i>luteipennis</i> Meigen, 1830	+	+	+	+	+
<i>Tipula</i> (Pl.) <i>melanoceros</i> Schummel, 1833	+	+	+		
<i>Tipula</i> (Sc.) <i>zernyi</i> Mannheims, 1952	+			+	
<i>Tipula</i> (Y.) <i>marginella</i> Theowald, 1980					+
<i>Tipula</i> (Y.) <i>pruinosa</i> Wiedemann, 1817		+			+
<i>Tipula</i> (A.) <i>fulvipennis</i> De Geer, 1776	+	+	+	+	
<i>Tipula</i> (A.) <i>luna</i> Westhoff, 1879	+	+	+	+	
<i>Tipula</i> (A.) <i>maxima</i> Poda, 1761	+				
<i>Tipula</i> (T.) <i>paludosa</i> Meigen, 1830	+	+		+	+
<i>Tipula</i> (T.) <i>subcunctans</i> Alexander, 1921			+		
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>gimmerthali</i> Lackschewitz, 1925	+	+		+	
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>griseocens</i> Zetterstedt, 1851	+				+
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>pagana</i> Meigen, 1818	+	+	+	+	
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>serrulifera</i> Alexander, 1942					+
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>signata</i> Staeger, 1840	+				
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>subnodicornis</i> Zetterstedt, 1838	+	+	+	+	
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>subvafra</i> Lackschewitz, 1936	+		+	+	
<i>Tipula</i> (Pt.) <i>neurotica</i> Mannheims, 1966			+		
<i>Tipula</i> (B.) <i>unca</i> Wiedemann, 1817	+	+		+	+
<i>Tipula</i> (Pt.) <i>varipennis</i> Meigen, 1804	+	+	+	+	
<i>Tipula</i> (Sch.) <i>variicornis</i> Schummel, 1833	+			+	
<i>Tipula</i> (L.) <i>vernalis</i> Meigen, 1804	+	+	+	+	
<i>Tipula</i> (D.) <i>flavolineata</i> Meigen, 1804	+				
<i>Tipula</i> (V.) <i>excisa</i> Schummel, 1833	+				
<i>Tipula</i> (V.) <i>scripta</i> Meigen, 1830	+		+		
<i>Nephrotoma analis</i> Schummel, 1833				+	
<i>Nephrotoma flavescens</i> (L., 1758)	+	+		+	

tipulides apparaît nettement subdivisé en deux ensembles exclusifs : d'une part le groupe G1 formé d'espèces qui se développent dans un sol eutrophe ombragé subissant un « turn over » rapide de la matière organique et d'autre part les groupes G3-5 et G3 qui réunissent toutes les espèces dont les larves peuvent se développer dans la tourbe acide. Certaines de ces espèces marquent cependant une préférence pour les groupements mésotrophes (*T. gimmerthali*) ou pour les groupements du haut-marais initial (*T. subnodicornis*), tandis que celles de G3 sont exclusives des sols mésotrophes.

Les Tipulides des tourbières acides : aspect faunistique

L'inventaire des espèces qui peuvent se rencontrer dans l'écosystème tourbière est fondé ici sur l'emploi de deux techniques complémentaires : la récolte au filet à main et l'utilisation de pièges à émergence.

Aux 79 tipules capturées grâce aux 16 pièges à émergence recouvrant 8 m² de sol pendant toute une saison de

végétation, nous ajouterons ici 607 tipules récoltées au filet à main dans les tourbières de Chambedaze, la Godivelle et la Barthe qui se trouvent dans le département du Puy-de-Dôme mais aussi les captures effectuées dans une dizaine d'autres sites du Cantal (15) et de la Haute-Loire (43). L'ensemble de ces captures fait apparaître que 31 espèces de tipulides peuvent se rencontrer dans les tourbières acides d'Auvergne (TAB. II). Cependant il est loin d'être prouvé que ces 31 espèces utilisent le biotope tourbeux comme lieu de développement larvaire. Si les pièges à émergence fournissent toujours des espèces dont le gîte larvaire est clairement identifié, les captures au filet à main introduisent par contre dans l'échantillon des espèces au vol puissant dont les larves se sont développées dans les forêts et prairies voisines. Il convient néanmoins de tenir compte de ces récoltes faites au filet à main car, ainsi que nous l'avons montré pour les Diptères limonides (BRUNHES, 1990), les chances de captures de ces Diptères sont d'autant plus grandes que l'on se trouve plus près du lieu d'émergence.

En utilisant l'ensemble de nos observations, nous qualifierons en premier lieu d'espèces tyrophiles (au sens large) les 7 espèces capturées dans les stations d'échantillonnage 3, 4 et 5 en soulignant bien que parmi ces 7 espèces, les 4 espèces appartenant aux groupes d'espèces syntopiques G4 et G3-5 (cf. FIG.1) sont les plus nettement acidophiles. Par contre, le qualificatif de tyrophobionte peut parfaitement s'appliquer à *T. melanoceros* en raison de son absence totale hors des milieux tourbeux acides.

L'emploi de pièges à émergence nous a montré par ailleurs que 6 espèces n'ont été capturées que dans la station 1. Ces espèces, dont les larves affectionnent les sols gorgés d'eau, riches en matière organique et en bases échangeables, ne sont pas liées aux sols oligotrophes des tourbières ; elles doivent être en conséquence considérées comme périphériques ou étrangères à la tourbière.

L'ensemble de nos captures montrent aussi qu'il est possible de capturer dans les tourbières des espèces telles que *T. paludosa*, *T. unca*, *T. vernalis*, *T. varipennis*, *T. subcunctans* ou *Dolichozepe albipes* dont les larves acidotolérantes peuvent s'accommoder d'un développement dans une tourbe soumise à des apports permanents de bases échangeables dus à un ruissellement ou à des inondations fréquentes. Une telle situation se rencontre dans les groupements mésotrophes des tourbières de pente ou sur les

bords des ruisseaux traversant les tourbières. Ces espèces acidotolérantes peuvent aussi effectuer leur développement larvaire en dehors des tourbières.

A ces espèces à larves édaphiques nous ajouterons deux autres espèces à larves aquatiques qui ne peuvent figurer parmi les récoltes de nos pièges à émergence car aucun de ces pièges n'était placé sur l'eau. Il s'agit de *Prionocera turcica* et *P. pubescens* dont nous avons pu observer l'éclosion des adultes à la surface de l'eau acide des fosses de tourbage creusées dans le haut-marais terminal. Ces espèces sont donc, de ce fait, également à classer avec les tyrophobiontes.

Parmi les 31 espèces récoltées dans les tourbières seules 9 espèces effectuent donc exclusivement leur développement larvaire en milieu aquatique acide ou dans des sols dont le pH est compris entre 6 et 4. Les autres espèces sont simplement acidotolérantes ou encore étrangères à la tourbière. L'ensemble de ces observations est reporté sur la figure 2.

Structures temporelles

Afin d'éviter les décalages phénologiques imputables à des captures effectuées dans des sites aux conditions climatiques différentes, nous n'avons pris en compte dans le tableau III que les 14 espèces capturées dans les pièges à

TABLEAU III. - Structure temporelle du peuplement : le nombre d'insectes capturés sur lequel se fonde la phénologie de chaque espèce est porté sur le tableau ainsi que le groupe syntopique auquel elle appartient (G1 à G5).

Temporal structures in *Tipulids* community : numbers of insects caught for in each species and syntopic groups are mentioned in the table.

NB. Le nombre d'étoiles (*) symbolise l'abondance des captures.

ESPÈCES CAPTURÉES (N = 14)	PÉRIODE DE VOL							
	AVRIL	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.
<i>Tipula (Sa.) grisescens</i>	G1	2*						
<i>Tipula (Sa.) subnodicornis</i>	G3-5*	****	70**					
<i>Tipula (A.) maxima</i>		G1	2**					
<i>Tipula (L.) vernalis</i>			G3	9***				
<i>Tipula (D.) flavolineata</i>			G1	1*				
<i>Tipula (Y.) pruinosa</i>			G1	2*				
<i>Tipula (Sc.) zernyi</i>			G1	7**				
<i>Tipula (A.) fulvipennis</i>			G1*	****		12**		
<i>Tipula (T.) paludosa</i>				G2*	****	****	41*	
<i>Tipula (Sa.) melanoceros</i>					G4	****	35***	
<i>Tipula (Sa.) gimmerthali</i>						G3-5*	****	42
<i>Tipula (Pl.) luteipennis</i>						G3	****	11
<i>Tipula (Sa.) pagana</i>						G3	****	11
<i>Tipula (Sa.) subvafra</i>						G3-5	****	4**
TOTAL MENSUEL DES ESPÈCES CAPTURÉES	2	2	8	8	2	5	5	1

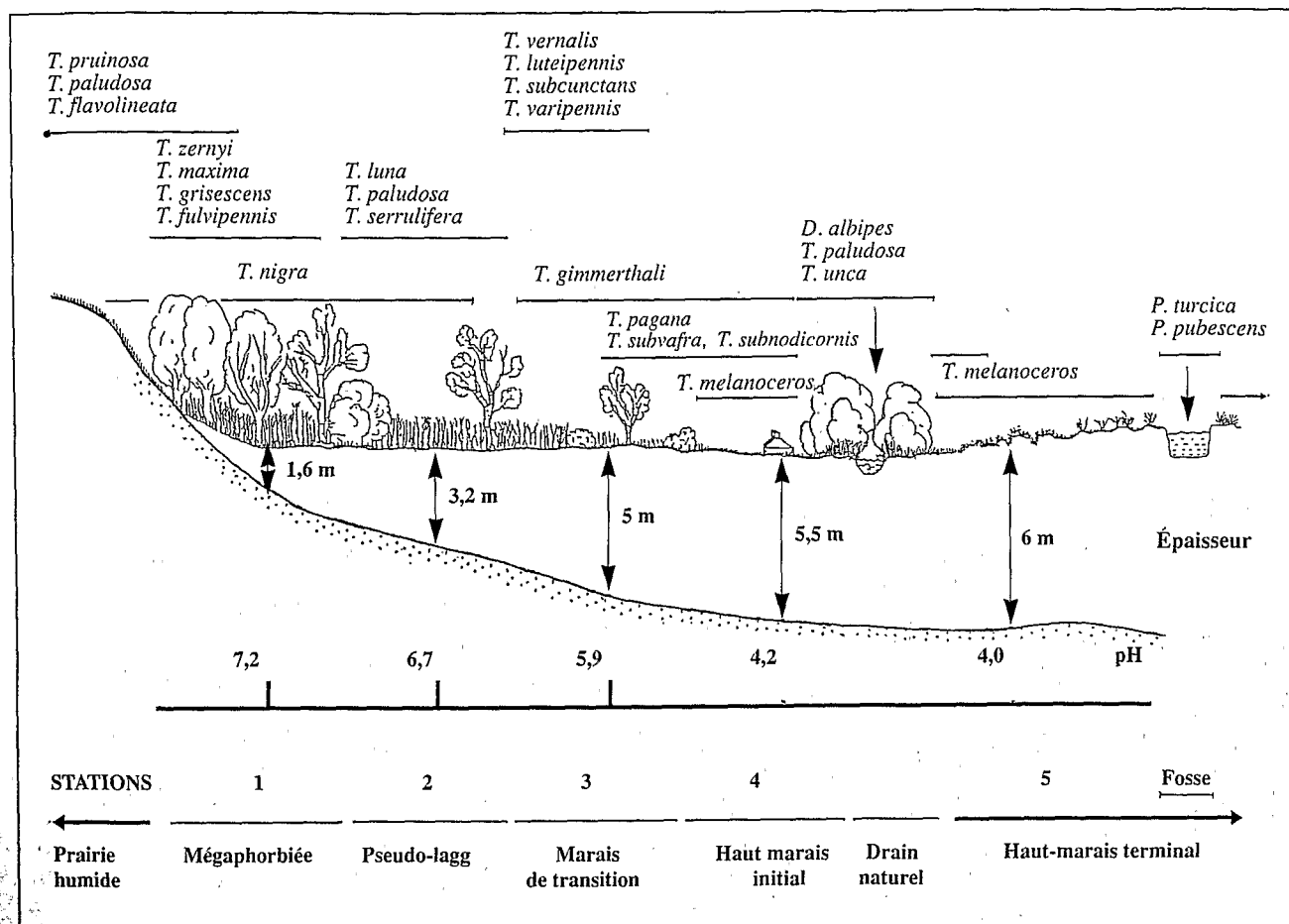


FIG. 2.— Structure spatiale du peuplement de Tipulides dans les groupements végétaux d'une tourbière acide.
Spatial structure of Tipulids in every plant community of Chambedaze.

émergence mais, afin d'augmenter la précision des analyses phénologiques, nous avons de plus tenu compte des individus récoltés au filet à main dans trois tourbières voisines situées à 1200 m d'altitude (Chambedaze, la Godivelle, la Barthe). Pour chaque espèce le nombre total d'individus capturés ainsi que le groupe syntopique auquel elle appartient figurent sur le tableau III.

A cette altitude les premières tipules apparaissent fin avril et les dernières disparaissent au début du mois de novembre. Entre ces deux dates le peuplement présente un maximum de variété en juin-juillet, puis un autre en septembre-octobre.

Les périodes d'apparition de chaque espèce sont souvent très brèves ; onze espèces ne sont en effet présentes que pendant une période ne dépassant pas cinq semaines alors que trois espèces seulement occupent la strate aérienne pendant deux ou trois mois.

On notera que cinq espèces tyrophiles et tyrophobes à larves édaphiques, sur les sept reconnues, occupent seules la strate aérienne depuis la mi-septembre

jusqu'au début novembre. Les deux autres espèces tyrophiles apparaissent de la fin avril jusqu'au 20 juin (*T. subnodicornis*) et de la mi-juin à la mi-juillet (*T. vernalis*).

Inversement, la plupart des espèces des groupements eutrophes et mésotrophes (*T. maxima*, *T. flavolineata*, *T. pruinososa*, *T. zernyi*, *T. fulvipennis* et *T. paludosa*) apparaissent dans la strate aérienne sur de longues périodes (mi-juin à fin septembre).

Structures pondérales

La structure pondérale du peuplement peut s'exprimer en prenant comme unité de mesure le nombre d'individus capturés au niveau de chaque station. En utilisant cette unité d'évaluation la quantité de tipules produite apparaît identique dans les stations 1 et 4 ; elle est forte au niveau de la station 3, très faible dans la station 5 et pratiquement nulle dans la station 2 (TAB. I).

Par contre, si la structure du peuplement est exprimée, non plus en nombre d'individus, mais en poids sec produit par m² et par an, nous obtenons des valeurs et une courbe

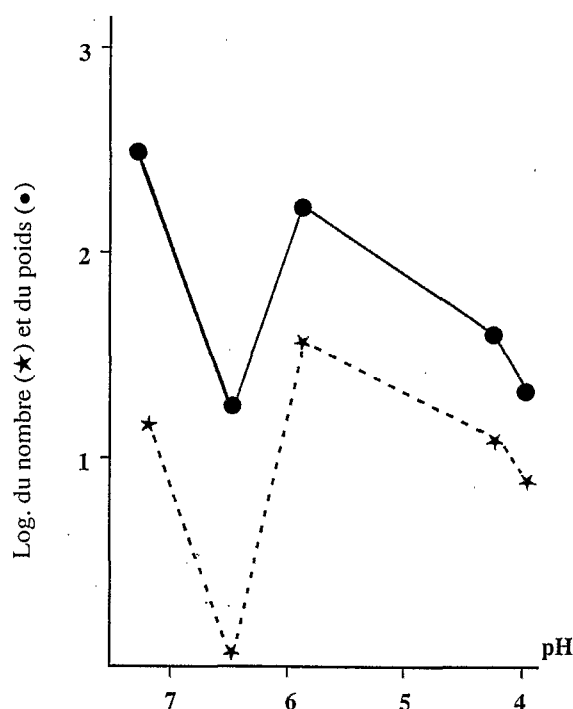


FIG. 3.— Relation entre la biomasse des Tipulides et le pH du biotope : (★) logarithme du nombre des Tipulides capturés ; (●) logarithme du poids sec/m²/an.

Variations in Tipulid biomass according to variations of pH. Biomass expressed as logarithm of number of insects caught per m² per year (★), or as logarithm of dry weight per m² per year (●).

assez différente de la précédente (FIG. 3, TAB. IV). Avec cette unité d'évaluation le poids moyen du peuplement de la station 1 dépasse celui de la station 3 ; la station 4 qui produit pourtant autant de tipules que la station 1 perd alors les 3/4 de son importance.

Les causes de ces variations dans l'expression des structures pondérales du peuplement sont à rechercher dans le poids moyen des espèces qui se développent le long du transect (TAB. IV).

DISCUSSION

STRUCTURES SPATIALES

Dans un précédent article concernant les Diptères limonides (BRUNHES & VILLEPOUX, 1991) nous avons montré que, dans le peuplement de limonides, près d'un quart des espèces recensées le long du transect sont capables de se développer au moins dans quatre stations. Chez les tipules aucune espèce ne se révèle suffisamment ubiquiste pour se développer dans des sols aussi différents que ceux des stations 1, 2, 3 ou 4-5. Chaque espèce de tipule, ainsi que l'avait déjà observé FREEMAN (1967) le long d'un transect

TAB. IV.— Production en Tipulides dans les 5 groupements étudiés (mg/m²/an).
Variations in Limonid biomass produced in the 5 communities : data expressed in dry weight per m² per year.

ESPÈCES CAPTURÉES (N=14)	Poids moyen de l'espèce Mâle +Femelle	PRODUCTION AU NIVEAU DES 5 STATIONS (poids sec en mg/m ² /an)				
		1	2	3	4	5
<i>Tipula flavolineata</i>	20,1	20,1				
<i>Tipula fulvipennis</i>	38,5	115,5				
<i>Tipula grisescens</i>	16,5	16,5				
<i>Tipula maxima</i>	57,3	57,3				
<i>Tipula pruinosa</i>	5,6	5,6				
<i>Tipula zernyi</i>	11,0	77,0				
<i>Tipula paludosa</i>	23,6		23,6			
<i>Tipula vernalis</i>	15,3			30,6		
<i>Tipula luteipennis</i>	14,7			176,4		
<i>Tipula pagana</i>	3,1			6,3		
<i>Tipula melanoceros</i>	4,0				4,0	
<i>Tipula gimmerthali</i>	3,7			67,5	11,1	3,7
<i>Tipula subvafra</i>	4,5			9,0		4,5
<i>Tipula subnodicornis</i>	4,8			33,6	48,0	24,0
Nbre Tipulides capturés		14	1	43	14	7
Poids sec total		292	23,6	323,4	63,1	32,2
Nombre de pièges utilisés		3	3	4	3	3
Production de Tipulides mg sec/m ² /an		194,6	15,7	161,7	42,0	21,5

analogue, apparaît centrée sur un seul type de sol : « *The twenty-three species of Tipula found was restricted to one, or less commonly two, of the five plant communities* ».

Les deux espèces les plus ubiquistes parmi celles que nous avons capturées le long du transect semblent être *T. paludosa* et *T. vernalis*. BRINDLE (1960) a en effet observé le développement de *T. paludosa* dans des mousses aquatiques ou semi-aquatiques, dans des sols prairiaux et sur les berges des rivières ; nous l'avons personnellement vue éclore en masse de prairies sur tourbe. La seconde espèce (*T. vernalis*) est acidotolérante, elle requiert beaucoup d'humidité mais elle semble pouvoir se développer dans des sols variés pour peu que le pH ne soit pas inférieur à 5.

Les espèces du groupe G1 affectionnent les sols semi-aquatiques riches en matière organique et en bases échangeables. De tels sols permettent le plus souvent le développement d'une mégaphorbiée et d'un couvert arboré important. Les espèces les plus étroitement liées à ce biotope semblent être *T. maxima* et *T. zernyi*.

A l'autre extrémité du transect se rencontrent des espèces acidotolérantes caractéristiques des sols acides de montagne ou des espèces franchement tyrphobiontes (*T. melanoceros*, *T. subnodicornis*, *T. gimmerthali*) (FREEMAN, 1967 ; DUFOR, 1986). Ces espèces semblent de plus anatomiquement et physiologiquement adaptées à la ponte dans des groupements végétaux bas et pendant des périodes froides et ventées. Il est en effet remarquable de ne trouver dans la partie la plus ouverte et la plus exposée au vent que des espèces dont les femelles volent mal ou pas du tout. Certaines de ces femelles ont en effet des ailes beaucoup trop courtes pour être fonctionnelles (*T. pagana*, *T. gimmerthali*, *T. luteipennis*) alors que d'autres ont des ailes de taille normale mais ont perdu les muscles susceptibles de les mettre en mouvement (*T. subnodicornis*). Quant aux femelles de *T. melanoceros* et de *T. subvafra* elles ne semblent capables de voler qu'après s'être allégées de leur ponte (BRUNHES & DUFOR, 1984 ; DUFOR & BRUNHES, 1984).

En associant cette perte totale ou partielle de l'aptitude au vol des espèces tyrphobiontes à la sténopie des larves mise en évidence ci-dessus on ne peut qu'être frappé par l'extrême adaptation des tipules aux différentes dimensions de leur niche écologique (lieu de développement des larves, structure de la végétation dans laquelle émergent les adultes, période d'occupation de la strate aérienne).

STRUCTURES TEMPORELLES

L'analyse des structures temporelles du peuplement de tipules (TAB. III) montre en premier lieu que la strate aérienne est occupée par ces insectes depuis le mois d'avril jusqu'au mois de novembre. Les deux périodes pendant lesquelles ce peuplement est le plus diversifié sont le début de l'été (juin-juillet) et l'automne (septembre-octobre). Tout se

passé donc comme si ce biotope humide et froid s'animaient plus particulièrement pendant les saisons les plus fraîches mais cependant sans couvert neigeux permanent.

On notera en second lieu que les espèces tyrphobiontes apparaissent au printemps et en automne : la première espèce à éclore dans la tourbière est en effet *T. subnodicornis* alors que les cinq espèces les plus tardives sont aussi les cinq espèces tyrphobiontes restantes. Un lien est ainsi mis en évidence entre espèces des groupements oligotrophes et espèces des saisons les plus froides.

L'analyse des structures temporelles du peuplement de limonides a aussi montré (BRUNHES & VILLEPOUX, 1991) que les espèces ubiquistes sont présentes au moins pendant deux mois dans la strate aérienne et parfois même pendant des périodes atteignant quatre mois. Inversement les espèces sténopes qui ne se développent que dans une seule ou au maximum deux stations, n'occupent la strate aérienne que pendant des périodes généralement très brèves et ne dépassant pratiquement jamais deux mois.

Les structures du peuplement de tipules permettent de retrouver cette observation effectuée chez les limonides ; les espèces de tipules se sont en effet toutes révélées sténopes et en même temps sténochrones. La principale différence avec le peuplement de limonides réside dans l'absence d'espèces eurychrones et d'espèces eurytopes.

Le lien entre sténochronie et sténopie se confirme donc ici et se renforce par la mise en évidence d'une sténochronie particulière liée aux périodes froides pour les espèces vivant dans le micro-climat froid propre aux tourbières.

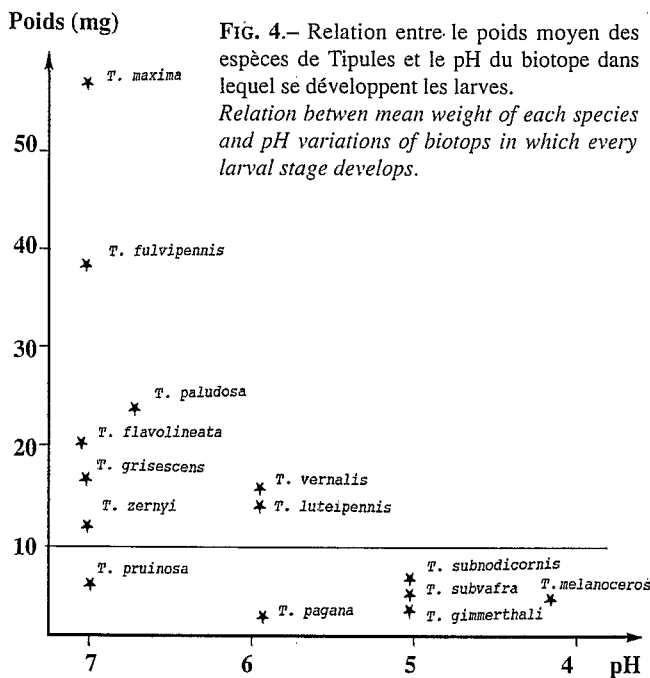
STRUCTURES PONDÉRALES

L'étude de la structure pondérale du peuplement de limonides (BRUNHES & VILLEPOUX, 1991) a mis en évidence une relation de proportionnalité entre production primaire et production secondaire le long du même transect ; ainsi, la station 1 produit beaucoup plus de Limonides que la station 5 où la production primaire est aussi la plus faible.

Les tipules capturées sont environ 20 fois moins nombreuses que les limonides et de ce fait les résultats obtenus ici, particulièrement ceux concernant les structures numériques, sont probablement un peu moins précis.

Ces résultats montrent cependant très clairement que la station 2 est pratiquement délaissée par les tipules, alors que la station 3 fournit le plus grand nombre d'individus au m²/an (FIG. 3). Dans cette station se développent en effet à la fois des espèces sténopes (G3) et des espèces tyrphophiles provenant des groupements oligotrophes voisins (G3-5). Cette station 3 fonctionne donc comme un écotone où cohabitent espèces sténopes et espèces des biotopes voisins.

La comparaison des deux courbes portées sur la figure 3 met en évidence que, si la production exprimée en nombre d'individus est plus faible dans la station 1 que



dans la station 3, la production secondaire exprimée en poids sec est pratiquement la même dans ces deux stations. Ce phénomène est imputable à la taille et au poids plus élevé des espèces qui se développent dans les groupements eutrophes (TAB. IV et FIG. 4). Les espèces qui se développent dans les mégaphorbiées ou les groupements arborés denses sur sol eutrophes sont en effet de poids variables mais généralement élevés. Par contre les espèces se développant dans les sols oligotrophes, acides, occupés par des groupements muscinaux, sont toutes des espèces petites et légères (FIG. 4).

Une observation tout à fait identique a été faite en ce qui concerne l'évolution du poids moyen des Limonides en fonction du pH du sol et des bases échangeables disponibles (BRUNHES & VILLEPOUX, 1991 ; JULVE *et al.*, 1989).

CONCLUSION

Les principales observations effectuées lors de l'analyse des structures de peuplement de limonides se confirment donc en ce qui concerne le peuplement de tipulides :

- un lien, dont la nature reste à préciser, semble exister entre espèces ubiquistes/eurychrones et espèces sténopes/sténochrones.

- la production secondaire évolue le long du transect proportionnellement à la production primaire. Cependant, la

station 2 où ne se développe pratiquement aucune espèce de tipule constitue une rupture dans cette progression.

- pour un même genre d'insectes, les espèces dont les larves se développent dans les sols riches en bases échangeables (eutrophes) sont plus grandes et plus lourdes que les espèces des sols oligotrophes.

Les deux principales originalités de ce peuplement de tipulides résident dans la sténopie généralisée des larves et dans la sténochronie des adultes qui présentent de plus une grande adaptation aux climats et à la structure de végétation (perte de l'aptitude au vol des femelles par la brachyptérie ou la perte des muscles du vol).

BIBLIOGRAPHIE

- BRINDLE, A., 1960.— The larvae and pupae of the British *Tipulinae* (Diptera : *Tipulidae*). *Trans. Soc. Brit. Ent.*, 14 : 64-114.
- BRUNHES, J., 1981.— Caractéristiques et performances d'un piège à émergence destiné à l'étude des Insectes à larves édaphiques ou aquatiques. *L'Entomologiste*, 37 (3) : 126-131.
- BRUNHES, J. & DUFOUR Ch., 1984.— Les différentes étapes de la perte de l'aptitude au vol chez les Tipulides et les Limonides (Diptera, Nematocera) vivant sous climat froid. *Bull. Ecol.*, 15 : 185-198.
- BRUNHES, J., 1990.— Les Limonides des tourbières acides du Massif central et des groupements végétaux périphériques (Dipt. : *Tipuloidea*). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 94 (7-8) : 247-258.
- BRUNHES, J. & VILLEPOUX, O., 1991.— Etudes structurales et dynamiques sur les écosystèmes de tourbières acides. II - Le peuplement des Diptères Limonides. *Bull. Ecol.*, 21 (4) : 91-104.
- COULSON, J.C., 1962.— The biology of *Tipula subnodicornis* Zetterstedt with comparative observations on *Tipula paludosa* Meigen. *J. Anim. Ecol.*, 31 : 1-21.
- CRAMER, E., 1968.— Die Tipuliden des Naturschutzparkes Hoher Vogelsberg (BRD, Hessen). *Dt. ent. Z.N.F.*, 15 : 133-232.
- DUFOUR, Ch., 1986.— Les *Tipulidae* de Suisse (Diptera, Nematocera). *Doc. faun. helv.*, 2 : 1-336. Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel édit.
- DUFOUR, Ch. & BRUNHES, J., 1984.— Les *Tipulidae* brachyptères de la région paléarctique occidentale avec les descriptions des femelles holoptères de *Tipula (Savtshenkia) gimmerthali* Lackschewitz et de *Tipula (Platytipula) luteipennis agilis* ssp. n. (Diptera, *Tipulidae*). *Bull. Soc. Ent. Suisse*, 57 : 133-151.
- FREEMAN, B.E., 1967.— Studies on the ecology of larval *Tipulinae* (Diptera, *Tipulidae*). *J. Anim. Ecol.*, 36 : 123-146.
- JULVE, Ph., BRUNHES, J. & MIOUZE, C., 1989.— Etudes structurales et dynamiques sur les écosystèmes de tourbières acides. 1 - Dynamique des groupements végétaux et hydrologie d'une tourbière de l'étage montagnard du Massif central. *Bull. Ecol.*, 20 : 15-26.
- VILLEPOUX, O., 1990.— Répartition des araignées épigées dans une tourbière à sphaignes. *Acta. Zool. Fennica*, 190 : 379-385.