

RECHERCHES SUR L'ÉCOLOGIE DES TABANIDAE ,
ET DE HYBOMITRA BIMACULATA (MACQUART) EN PARTICULIER ,
DANS UNE TOURBIÈRE DU HAUT JURA NEUCHATELOIS

Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université
de Neuchâtel pour obtenir le grade de docteur ès sciences

par

Charles Auroi



Volume I : chapitres 1 à 6

Travail réalisé avec l'appui du Fonds national suisse
de la Recherche scientifique. Requête No 3.032.73.

TABLE DES MATIERES

1.	<u>INTRODUCTION</u>	1
1.1	GENERALITES	1
1.2	HISTORIQUE DES RECHERCHES EFFECTUEES DANS LA TOURBIERE DU CACHOT	4
1.3	HISTORIQUE DES RECHERCHES SUR LES TABANIDES EFFECTUEES EN SUISSE	6
1.4	RAPPEL DU CYCLE VITAL DES TABANIDES	6
2.	<u>SITUATION GEOGRAPHIQUE ET TOPOGRAPHIQUE DE LA TOURBIERE DU CACHOT</u>	6
2.1	INTRODUCTION	6
2.2	LA VALLEE DE LA BREVINE	7
2.3	LA TOURBIERE DU CACHOT	8
3.	<u>DONNEES CLIMATIQUES ET METEOROLOGIQUES</u>	24
3.1	INTRODUCTION	24
3.2	MATERIEL ET METHODES	29
3.3	RESULTATS ET DISCUSSION	48
3.3.1	Comparaison des périodes estivales, de 1973 à 1977, à partir des données de la station météorologique de la Brévine	48
3.3.2	Comparaison des périodes estivales, de 1974 à 1977, à partir des données mesurées au Cachot	49
3.3.3	Eléments de micrométéorologie: comparaison de stations entre elles	73

4.	<u>LES TABANIDES CAPTURES AU CACHOT :</u>	
	<u>SYSTEMATIQUE ET ABONDANCE</u>	103
4.1	INTRODUCTION	103
4.2	MATERIEL ET METHODES	103
4.3	RESULTATS ET DISCUSSION	108
4.3.1	Les résultats bruts	108
4.3.2	Les espèces capturées au Cachot	111
4.3.3	Espèces nouvelles pour la Suisse	113
4.3.4	Aire de répartition en Europe et distribution altitudinale	113
4.3.5	Les captures de mâles dans les pièges Manitoba	114
4.3.6	Les captures des trappes Malaise	116
5.	<u>LES PONTES</u>	119
5.1	INTRODUCTION	119
5.2	METHODE	119
5.3	RESULTATS ET DISCUSSION	120
5.3.1	Les espèces observées et leurs pontes	120
5.3.2	Phénologie et abondance des pontes de <i>N. bimaculata</i>	123
5.3.3	Caractéristiques des lieux de ponte de <i>H. bimaculata</i>	133
5.3.4	Comportement de ponte chez <i>H. bimaculata</i>	142
5.3.5	Durée d'incubation des pontes d' <i>N. bimaculata</i>	146
5.3.6	Les parasites des oeufs de Tabanides	151

6.	<u>LES LARVES</u>	156
6.1	MATERIEL ET METHODES	156
6.1.1	Recherche des larves dans le sol	156
6.1.2	Elevage des larves à partir de l'oeuf	157
6.1.3	Méthodes d'élevage	158
6.2	RESULTATS ET DISCUSSION	160
6.2.1	Les élevages	160
6.2.2	Les stades larvaires de H. bimaculata	169
6.2.3	Localisation et abondance des larves de H. bimaculata au Cachot	180
6.2.4	Etude de l'influence de quelques facteurs abiotiques en laboratoire	196
7.	<u>LES NYMPHES ET L'ECLOSION</u>	214
7.1	MATERIEL ET METHODES	214
7.2	RESULTATS ET DISCUSSION	216
7.2.1	Les espèces dont l'éclosion a été constatée dans la tourbière du Cachot	216
7.2.2	Les lieux d'éclosion de H.bimaculata	221
7.2.3	Relation entre le nombre de pontes de H. bimaculata et le nombre d'adultes qui en sont issus	229
7.2.4	Période d'éclosion de H.bimaculata	234

8.	<u>LES ADULTES</u>	248
8.1	MATERIEL ET METHODES	248
8.2	RESULTATS ET DISCUSSION	248
8.2.1	Abondance, phénologie et caractères météorologiques annuels	248
8.2.2	Relation entre les facteurs météorologiques et l'abondance quotidienne des captures dans les pièges Manitoba. Construction d'un modèle prédictif	276
8.2.3	Abondance des différentes espèces selon les années	312
8.2.4	Abondance des différentes espèces selon le piège Manitoba considéré	322
8.2.5	Le cycle ovarien des principales espèces capturées au Cachot	337
9.	<u>CONCLUSION</u>	372
	<u>REMERCIEMENTS</u>	379
	<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	381

1. INTRODUCTION

1.1 GENERALITES

Le présent travail a, pour origine, deux directions de recherche de l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel. Il fait partie, premièrement, d'une suite d'études sur les tourbières, dirigées par le professeur W. Matthey. Il s'inscrit, ensuite, dans le cadre, plus général, des travaux de parasitologie et d'épidémiologie dirigés par le professeur A. Aeschlimann.

Si les Tabanides intéressent cette deuxième ligne de recherche, c'est en raison de leur régime hématophage qui les rend susceptibles d'être les vecteurs de germes pathogènes. Il est bien connu que quelques espèces africaines, appartenant au genre Chrysops, sont les vecteurs d'une filariose humaine grave (Loa Loa). Ce rôle de vecteurs n'est pas limité aux espèces tropicales, et KRINSKY (1976), dans une étude très complète de la littérature, indique que 29 agents pathogènes (virus, bactéries, protozoaires, nématodes) ont été trouvés chez des Tabanides. Pour 22 de ces agents, une transmission expérimentale a été réalisée, pour 10 d'entre eux, la transmission naturelle est prouvée. Dans la figure 1-1, nous avons indiqué, d'après KRINSKY (1976), les germes pathogènes qui sont susceptibles d'être transmis par les Tabanides que nous avons capturés au Cachot. Dix de nos vingt-et-une espèces apparaissent dans cette figure mais on remarquera que si leur rôle est démontré dans des transmissions expérimentales, leur action dans des transmissions naturelles n'est pas complètement prouvée.

L'étude de la faune des tourbières du Haut-Jura offre un intérêt certain. Placées au milieu de surfaces cultivées et aménagées, les tourbières, généralement humides et boisées, sont des îlots de végétation naturelle. Elles sont ainsi le refuge d'une faune qui ne trouve plus sa place dans les espaces transformés par l'homme.

En elle-même, la tourbière est un milieu particulier. Son sol, très acide, ne contient guère d'éléments minéraux. Sa végétation, formées d'associations très spécifiques, présente des analogies avec celle de l'extrême Nord de l'Europe. Sa faune, enfin, est

riche en espèces, comme c'est le cas, généralement, dans les milieux humides. Les Tabanides font partie de cette faune car, pour plusieurs espèces, la vie larvaire se déroule dans l'eau ou dans le sol très humide.

Fig. 1-1 GERMES PATHOGENES SUSCEPTIBLES D'ETRE TRANSMIS PAR DES TABANIDES CAPTURES AU CACHOT (SELON KRINSKY 1976)

<u>Germes pathogènes :</u>	<u>Tabanides capturés au Cachot :</u>	<u>Hybomitra bimaculata</u>	<u>H. montana tuxeni</u>	<u>Tabanus autumnalis</u>	<u>T. bovinus</u>	<u>T. bromius</u>	<u>T. glaucopsis</u>	<u>T. maculicornis</u>	<u>T. sudeticus</u>	<u>Heptatoma pellucens</u>	<u>Haematopota pluvialis</u>
1) <u>Bactéries :</u> <u>Anaplasma marginale</u> Theiler <u>Bacillus anthracis</u> Cohn <u>Brucella abortus</u> (Schmidt et Weis) <u>Brucella suis</u> Huddleson <u>Brucella mellitensis</u> (Hughes) <u>Erysipelothrix rhusiopathiae</u> (Migula) <u>Francisella tularensis</u> (Mc Coy et Chapin) <u>Listeria monocytogenes</u> (Murray, Webb et Swann)		(E)		(E)	(E)			(E)	(E)	(E)	(E)
2) <u>Protozoaires :</u> <u>Trypanosoma (Megatrypanum) theileri</u> Laveran							i				i

E : transmission expérimentale du germe réalisée

(E) : transmission expérimentale du germe réalisée mais l'espèce de Tabanides utilisée n'est pas connue avec certitude

i : infestation naturelle du Tabanide constatée.

En abordant l'étude des Tabanides, nous avons constaté qu'il n'existe que peu de littérature au sujet de l'écologie et de la biologie des espèces de ce groupe. Les travaux les plus complets concernent les espèces tropicales du genre Chrysops, qui ont une importance reconnue dans la transmission de filarioses.

Les études les plus nombreuses traitant d'espèces des zones tempérées ont été réalisées en Amérique du Nord. Elles se rapportent, généralement, plus à la biologie qu'à l'écologie. Pour les espèces paléarctiques, il existe quelques études provenant du Japon (INOUE, KAMIMURA et WATANABE, 1973; SAITO, 1967; WATANABE et KAMIMURA, 1971), plusieurs travaux importants réalisés en U.R.S.S. (BOSHKO et SHEVTSOVA, 1975; GABOVA, 1976; IVANISHCHUK, 1977; PAVLOVA, 1974; SKUFIN et PAENKO, 1967; SOBOLEVA, 1973, 1974 a et b, 1975), mais très peu d'études effectuées en Europe occidentale (CAMERON, 1934; PERNOT-VISENTIN, 1972; RAYMOND, 1978; WYNIGER, 1953).

Bien que cette liste de publications ne soit pas exhaustive (nous n'avons cité que les travaux les plus importants), on constate que les espèces d'Europe occidentale, celles que nous trouvons en Suisse, ont été peu étudiées. Ainsi, au cours du présent travail, nous avons capturé 21 espèces de Tabanides, dont deux seulement (Mac. pluvialis et I. bromius) ont leur biologie partiellement décrite dans la littérature. En ce qui concerne l'écologie, les renseignements sont encore plus rares et, par exemple, nous n'avons trouvé la description précise des habitats larvaires d'aucune de nos espèces.

Dans ces conditions, avant de considérer le rôle épidémiologique éventuel des Tabanides du Cachot, ou leurs relations avec la tourbière, il était nécessaire d'étudier leur biologie. Cette étude, qui constitue la part principale de notre travail, a été orientée par les lignes de recherche précédemment indiquées, mais aussi par l'intérêt biologique général que présentaient certains problèmes comme, par exemple, l'autogénie facultative.

L'optique dans laquelle nous avons abordé l'étude de la biologie et de l'écologie des Tabanides du Cachot peut s'expliquer par deux questions importantes auxquelles nous avons tenté d'apporter une réponse :

- 1). La tourbière du Cachot est-elle un centre de dissémination des Tabanides ?
- 2). L'étude des conditions écologiques auxquelles sont soumis les Tabanides permet-elle de prévoir les fluctuations d'une population et son rôle épidémiologique potentiel ?

Pour essayer d'apporter une réponse à ces questions, notre travail s'est efforcé d'éclaircir les points suivants :

- Quelles sont les espèces de Tabanides qui existent dans la tourbière du Cachot ou à proximité?
- Où, sur le terrain, les adultes de ces espèces recherchent-ils le plus fréquemment leurs hôtes?
- Comment fluctue l'abondance des imagos, au cours d'une saison et au cours des années?
- Ces fluctuations ont-elles une relation avec les facteurs météorologiques?
- Quelles sont les espèces dont la vie larvaire se déroule dans la tourbière ou à proximité immédiate?
- Comment se déroule le cycle vital complet de ces espèces, et peut-on définir les facteurs qui, dans ce cycle, déterminent l'abondance de la population?

Ces points n'ont pas tous été clarifiés aussi bien que nous le souhaitions, mais nous sommes tout de même parvenus à donner une réponse partielle aux questions initialement posées.

1.2 HISTORIQUE DES RECHERCHES EFFECTUÉES DANS LA TOURBIÈRE DU CACHOT

La tourbière du Cachot est certainement une des tourbières du Jura neuchâtelois qui offre le plus d'intérêt. C'est, en effet, un des rares marais bombés dont la partie centrale n'a pas été perturbée par l'action de l'homme, et qui contient les associations végétales résultant d'une évolution naturelle. Cette dernière pourra continuer, car la plus grande partie de la tourbière est mise sous protection.

Ces conditions exceptionnelles ont incité plusieurs chercheurs à entreprendre des travaux au Cachot.

De ces travaux, nous ne citerons que ceux qui forment la ligne de recherche dans laquelle s'inscrit notre étude. Nous citerons, tout d'abord, le travail de MATTHEY (1964), qui décrit les

associations végétales du haut marais, et en établit la cartographie. Il donne également une explication des transformations naturelles du milieu déterminant la succession chronologique de différentes associations végétales.

THIEBAUD (1970) étudie, pendant l'hiver, les protozoaires de quelques stations.

L'étude de la faune devient importante avec la thèse de MATTHEY (1971), consacrée à l'écologie des insectes aquatiques. En abordant les facteurs écologiques qui influencent les populations d'insectes aquatiques, cette étude fournit beaucoup de renseignements sur la tourbière. Elle traite, en particulier, de la climatologie et de l'hydrologie. Elle établit, en comparant leur végétation, une classification des "gouilles" du haut marais.

L'histoire de la tourbière est connue par la thèse de F. MATTHEY (1971), qui a analysé les grains de pollen contenus dans les couches de tourbe, à des profondeurs variables.

Quelques éléments de microclimat dans les principales associations végétales ont été comparés dans un travail de AUROI (1975).

WUTHRICH et MATTHEY (1977) donnent une liste des espèces de Diatomées, leur distribution dans différents types de stations. Enfin, GEIGER (1978) étudie les Lépidoptères de la tourbière. Il établit une relation entre la répartition des espèces et la végétation.

Parmi les travaux en cours, il faut citer une étude des Aranéides (F. PERRINJAQUET) et une recherche sur la systématique et la phénologie des Diptères (J.-P. HAENNI).

L'ensemble des travaux que nous avons cités conduisent à une connaissance de la systématique, de la répartition et, partiellement, de l'écologie de la plupart des espèces végétales et d'une partie des espèces animales. Les relations entre espèces commencent à apparaître. C'est l'étude de celles-ci qui devrait être développée si l'on veut établir la structure de l'écosystème que représente la tourbière.

1.3 HISTORIQUE DES RECHERCHES SUR LES TABANIDES EFFECTUEES EN SUISSE.

En Suisse, les travaux de faunistique sont prédominants. Ils débutent avec ceux de AM STEIN (1855) et de VAN HEYDEN (1867) aux Grisons. Plus tard, JACOB (1910) prospecte le canton de Neuchâtel, puis GALLI-VALERIO (1922 à 1940) diverses régions de Suisse. SURCOUF (1924), dans son ouvrage sur "Les Tabanides de France et des pays limitrophes", apporte plusieurs compléments à la connaissance de la faune suisse. BOUVIER (1940 à 1946), à la suite de plusieurs travaux, publie une première liste des Tabanides de Suisse, et des listes d'abondance relative dans différentes régions du pays. KEISER (1947) étudie les Diptères du Parc National. LECLERCQ (1966a) donne une nouvelle liste des espèces helvétiques. Enfin CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (1972), dans un important ouvrage sur les Tabanides d'Europe, donnent la liste la plus récente des espèces de Suisse. Parmi les auteurs de travaux qui ne concernent pas uniquement la faunistique, il faut citer BOUVIER (1941, 1945 et 1946), qui donne des renseignements généraux sur la biologie des Tabanides, WYNIGER (1953), qui étudie l'écologie et la biologie de quelques espèces, et PERNOT-UISENTIN (1975), qui aborde quelques aspects de la biologie de Chrysops melicharii. L'examen des travaux de cette liste et des travaux effectués ailleurs (voir 1.1) montre que, si la systématique des Tabanides est bien éclaircie, leur biologie et leur écologie ne sont connues que d'une manière très fragmentaire. Ce qui justifie la contribution que nous voulons apporter à la connaissance de ces insectes.

1.4 RAPPEL DU CYCLE VITAL DES TABANIDES.

Bien que, pour peu d'espèces, le cycle vital soit décrit dans sa totalité, un certain nombre de données partielles permettent une description schématique du déroulement de la vie des Tabanides. Ce déroulement, que nous présentons succinctement ici, est donné avec plus de détails par CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (1972). En été, les taons femelles déposent leurs oeufs sur des supports adéquats (herbes, branches) à moins de 1 m au-dessus du sol ou de l'eau. Les 100 à 1000 oeufs produits à chaque oviposition sont collés sur le support et disposés en plusieurs couches.

Les lieux de ponte sont variables selon les espèces. Généralement, ce sont des zones humides (marais, bords de cours d'eau ou d'étangs) et certaines espèces pondent exclusivement au-dessus d'une surface d'eau libre. Toutefois, des oeufs de taons ont été trouvés dans des endroits secs, éloignés de l'eau.

Les oeufs éclosent de une à trois semaines après avoir été pondus et les jeunes larves tombent dans l'eau ou sur le sol. Elles gagnent ensuite le milieu dans lequel elles effectueront tout leur développement. Pour les espèces les plus hygrophiles, ce sera la végétation partiellement immergée des rives. Pour les autres espèces, ce sera la couche superficielle (0-15 cm) du sol. La vie larvaire dure de 1 à 4 ans, et comporte de 7 à 11 mues. La nymphose a lieu de mai à juin, et l'éclosion de l'adulte se produit 2 à 3 semaines plus tard.

Après l'accouplement qui, semble-t-il, se produit peu après l'éclosion, les mâles survivent en se nourrissant exclusivement de substances végétales (nectar), alors que les femelles recherchent un hôte sur lequel elles prélèveront un repas de sang.

Après un premier repas sanguin se produisent la maturation complète, puis la ponte d'une première série d'oeufs. Chez certaines espèces dites autogènes, la première oviposition n'est pas précédée d'un repas sanguin. Chez toutes les espèces, l'éventuelle deuxième ou troisième oviposition n'a lieu qu'après un deuxième ou un troisième repas sanguin.

La durée de vie des adultes n'excède généralement pas 2 à 4 semaines.

2. SITUATION GEOGRAPHIQUE ET TOPOGRAPHIE DE LA TOURBIERE DU CACHOT

2.1 INTRODUCTION

Plusieurs aspects de la géographie générale ou locale de la région où nous avons effectué notre étude ont été traités par divers auteurs. Deux travaux importants résument bien l'ensemble de ces données. Il s'agit, d'une part, de la thèse de BURGER (1959) consacrée à l'hydrogéologie du bassin de l'Areuse, et qui décrit très amplement la géologie et l'hydrologie de la Vallée de la Brévine. D'autre part, la thèse de MATTHEY (1971)

décrit la géographie générale de la vallée de la Brévine, la topographie détaillée et l'hydrologie de la tourbière du Cachot.

Nous ne répèterons pas en détails ces descriptions, et nous présenterons seulement les caractères généraux de la vallée de la Brévine et de la tourbière du Cachot.

2.2 LA VALLEE DE LA BREVINE

Longue d'environ 20 km et large de 2 à 3 km, elle est creusée dans des calcaires du Crétacé et du Jurassique, qui sont perméables et permettent l'érosion karstique. Cette érosion lui a donné la forme d'un bassin fermé, dont le point le plus bas se trouve à 1033 m d'altitude et le "niveau d'écoulement" vers 1090 m. Le fond de la vallée est occupé, partiellement, par des marnes hauteriviennes et des argiles quaternaires, qui le rendent imperméable. Sur ce fond imperméable ont pu se développer des surfaces considérables de tourbières dont, actuellement, il ne subsiste que des restes.

Par des analyses polliniques, F. MATTHEY (1971) a déterminé quelques dates dans l'histoire de la tourbière du Cachot :

8200 à 6800 av. J.-C. (Préboréal) :	installation du bas marais
2500 à 800 av. J.-C. (Subboréal) :	installation du haut marais
dès 1000 ap. J.-C. :	installation permanente de l'homme dans la vallée.

L'installation de l'homme dans la vallée a eu, pour conséquence, un déboisement de ses flancs sur lesquels les forêts de sapins et d'épicéas ont été remplacées par des prairies. Plus tard, à partir de la fin du XVIIIème, la tourbe a été exploitée comme combustible, et la surface des tourbières commence une régression qui continue jusqu'à nos jours. Exécutés au cours de notre siècle, des travaux de drainage ont provoqué le remplacement partiel des tourbières par des prairies. Les activités humaines ont donc donné à la vallée de la Brévine son aspect actuel, que l'on peut décrire schématiquement ainsi :

Son fond est plus ou moins plat, large d'environ 500 m, et situé à une altitude comprise entre 1040 et 1050 m. Il est occupé, en grande partie, par des prairies à foin engraisées. Ces dernières, qui ont généralement été "gagnées" sur les tourbières, sont humides à très humides, selon l'efficacité du

drainage artificiel ou naturel, ce dernier résultant surtout de la présence d'emposieux disposés irrégulièrement, tout au long de la vallée.

Entourés de surfaces cultivées, les restes de tourbières apparaissent comme des îlots surélevés de 2 ou 3 m, et couverts, généralement, d'une forêt de pins et de bouleaux. Il subsiste une dizaine de ces îlots, de dimensions variables, et dont la forme irrégulière a été modelée par le travail des tourbiers. La plus intéressante de ces tourbières, celle du Cachot, a une surface de 7 ha environ.

Entre les tourbières et les prairies, il existe souvent une zone de contact large de 5 à 20 m, qui n'est ni fauchée, ni cultivée, parce que trop humide.

Les flancs de la vallée sont secs. Leur pente est variable, allant de 10 à 30 %. Ils sont occupés, dans leur moitié inférieure, par des prairies à foin engraisées, et dans leur moitié supérieure par des pâturages peu à pas du tout engraisés. A partir d'une altitude de 1100 m environ, on trouve une forêt de sapins et d'épicéas. Dans sa partie inférieure surtout, cette forêt peut être clairsemée, et former un pâturage boisé. La vallée de la Brévine est séparée des vallées voisines par des zones travaillées par l'érosion karstique. Ces zones, occupées par des forêts et des pâturages, ont une largeur de 2 à 4 km, et ne dépassent pas l'altitude de 1300 mètres. Les vallées voisines sont, au NNW, la vallée du Doubs, dont l'altitude est comprise entre 750 et 780 m, au SSE, le Val de Travers, altitude 730-750m, et la vallée des Ponts, altitude 1000 m.










2.3 LA TOURBIERE DU CACHOT

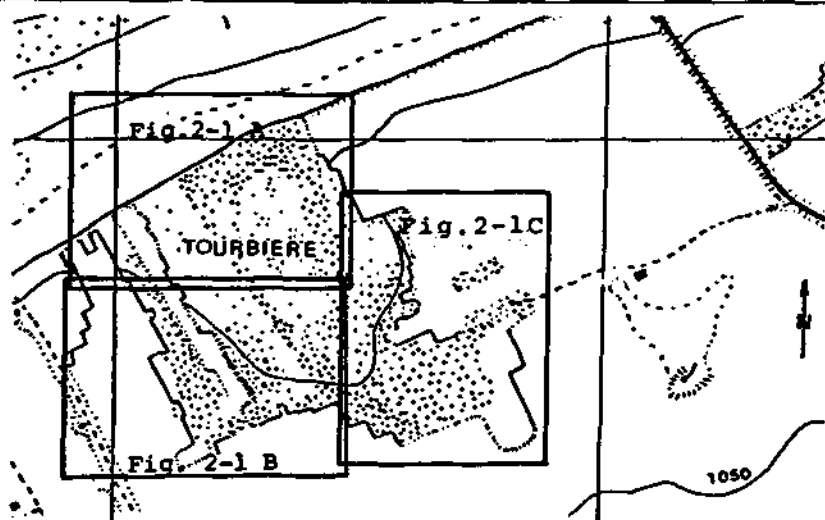
La tourbière du Cachot (ou du Bas du Cerneux) se trouve au fond de la vallée, à égale distance du Cachot (flanc sud de la vallée) et du Bas du Cerneux (flanc nord) (carte nationale de la Suisse, 1 : 25.000, feuilles 1143, Le Locle, et 1163, Travers).

Sa forme générale et sa position dans la vallée sont indiquées dans la figure 4-3. La structure plus détaillée de la tourbière est donnée par la figure 2-1. Celle-ci a été établie, dans ses grandes lignes, d'après le plan cadastral le plus récent (1978).

Fig. 2-1 PLAN GENERAL DE LA TOURBIERE DU CACHOT.

Légende :

	limite du haut marais	
	rigole de drainage	} C00 - C65
	canal ou mare	
	arbre, résineux, en général <u>Pinus Mugo</u>	
	arbre, feuillu, en général <u>Betula pubescens</u>	
	point de mesure noté sur le plan cadastral	
EM	Encoche Marguet	
FP	Fossé Pochon	
LP	Lande Pochon	
	Abri du baro-thermo-hygrographe (cabane météo.)	
	Position de l'anémographe	
	station "Grant"	
3 2 1		
+ + +	ligne de piézomètres	

Disposition des cartes

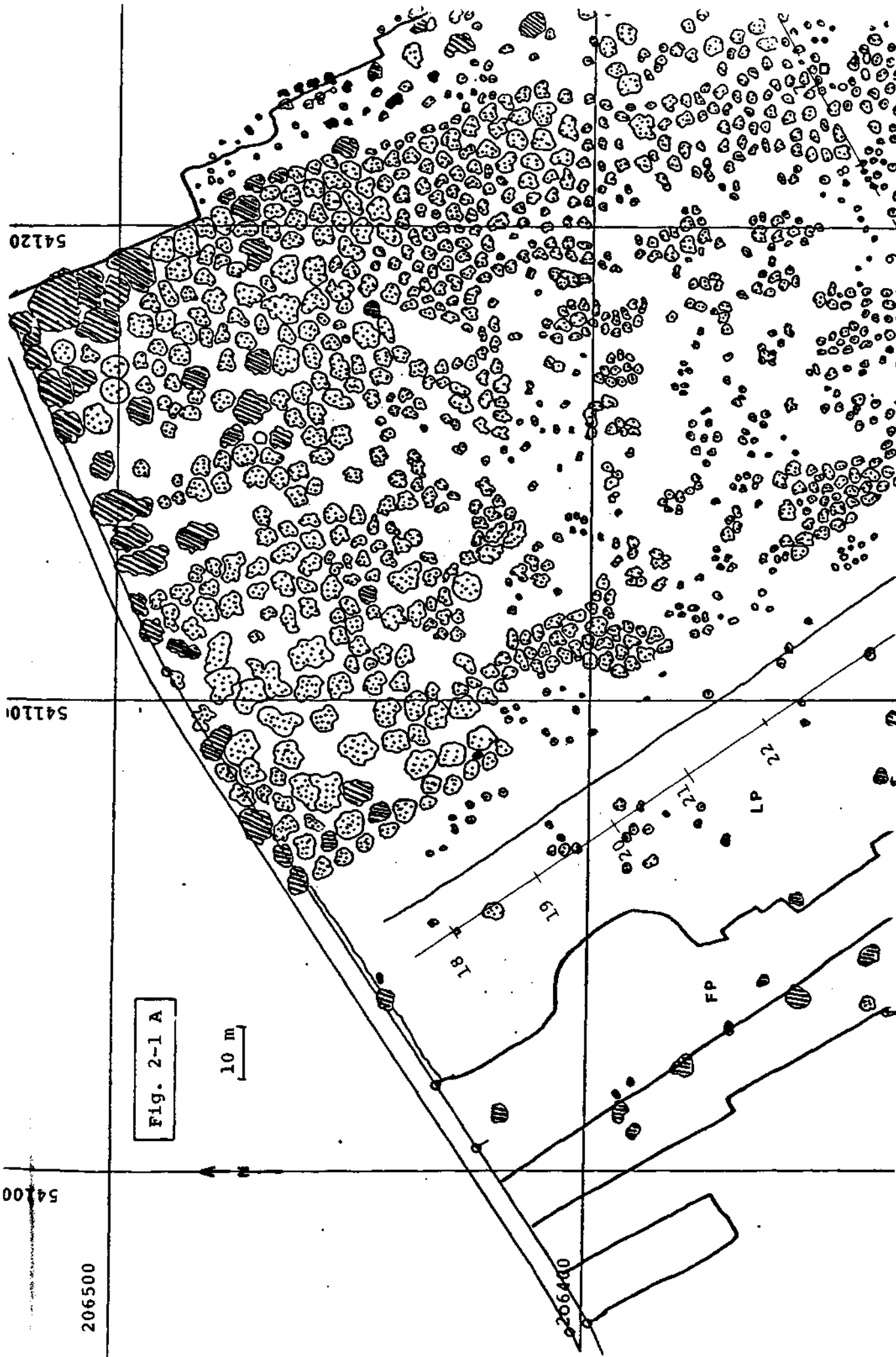


Fig. 2-1 A

10 m

54120

54110

54100

206500

206400

18

19

21

22

FP

LP

541200

541100

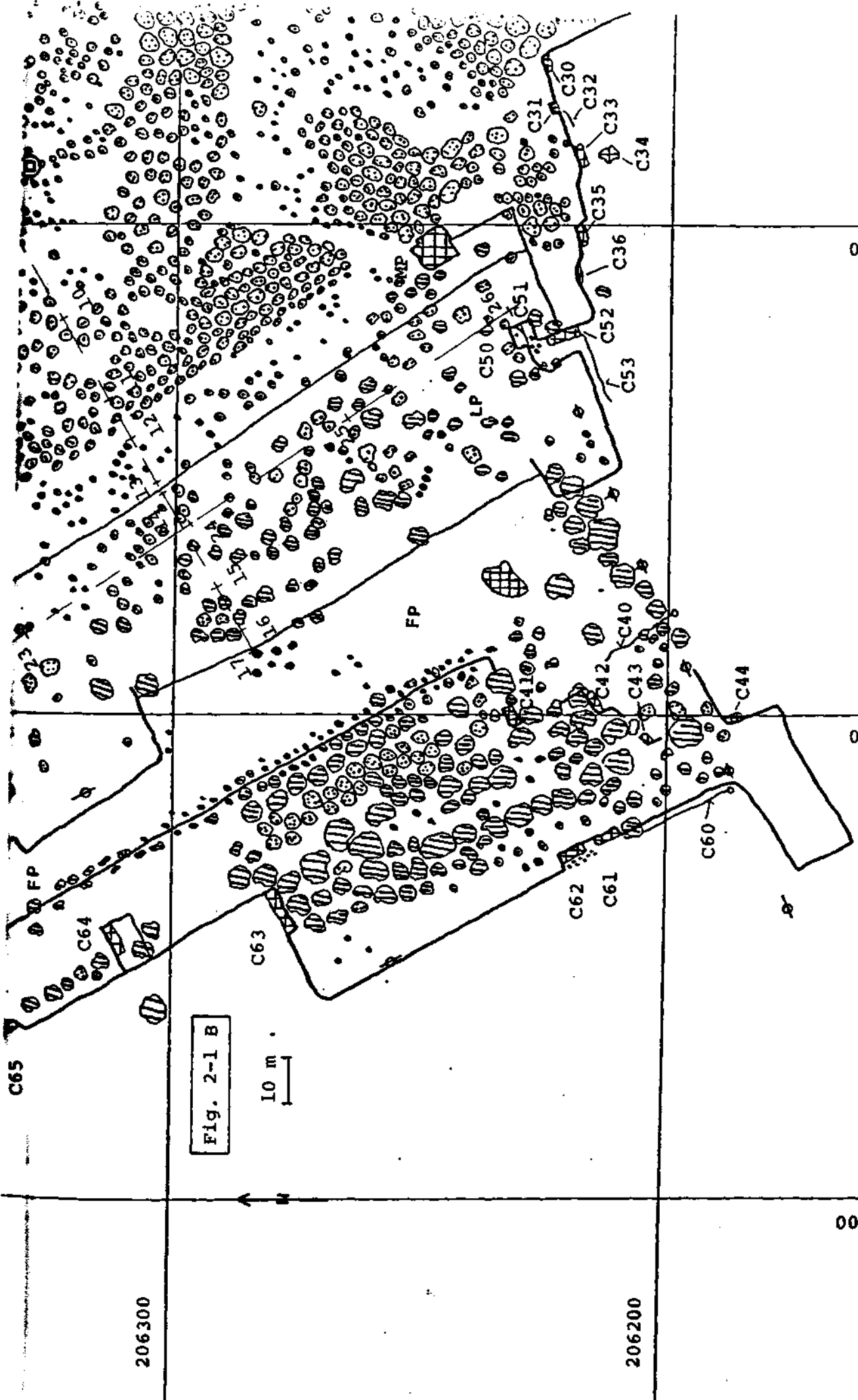
541000

206300

206200

Fig. 2-1 B

10 m



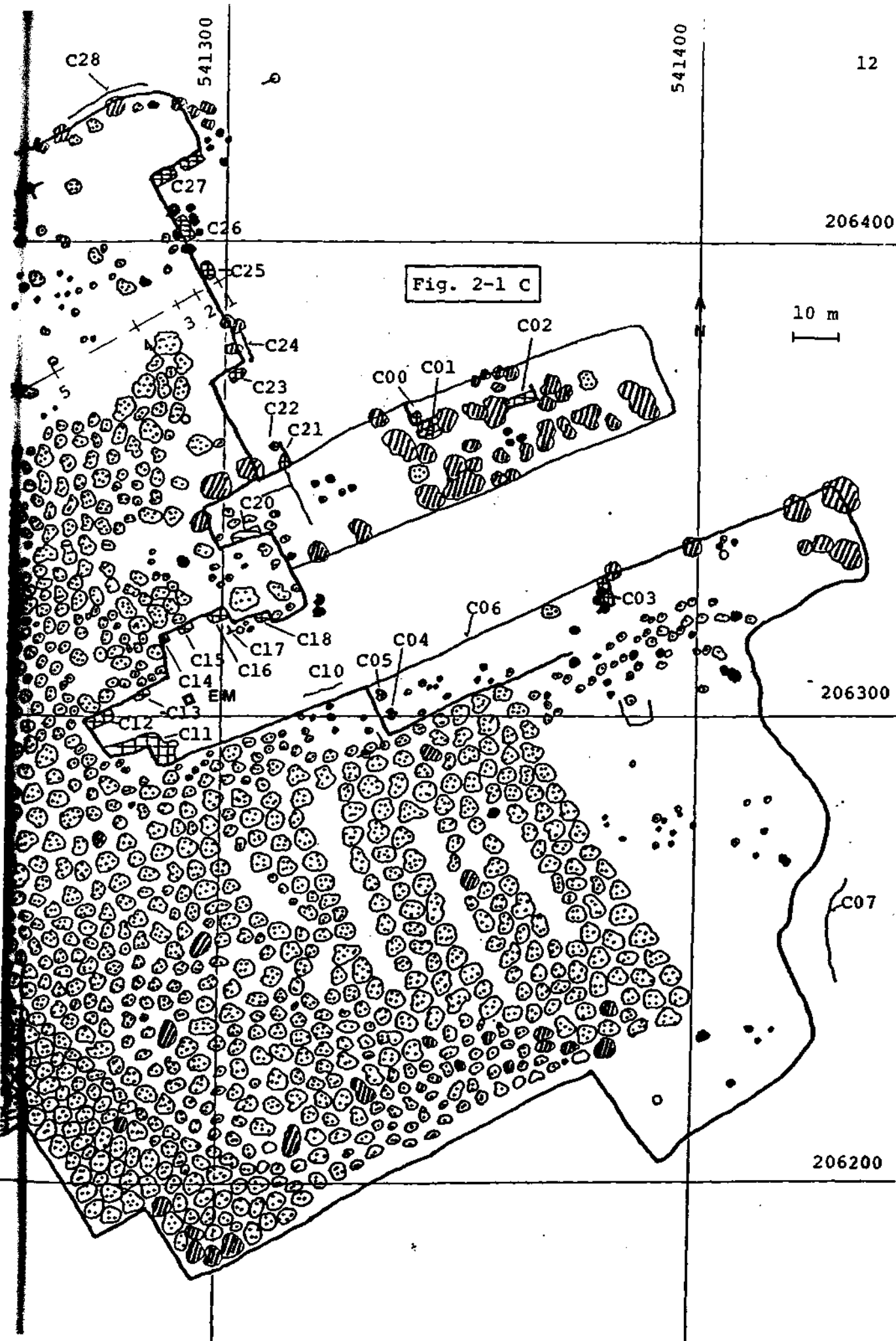


Fig. 2-1 C

10 m

206400

206300

206200

Les détails, comme par exemple la disposition de la forêt ou le contour des murs de tourbe, ont été dessinés d'après des photos aériennes en couleur, prises en automne (1976), ce qui a permis de distinguer les bouleaux (jeunes) des pins (vert foncé). Ces photos donnent une image légèrement déformée de la tourbière et les limites que nous avons définies d'après elles ont une précision de ± 5 m environ.

GEIGER (1978), a disposé à travers la tourbière deux lignes de piézomètres perpendiculaires entre elles (fig. 2-1) et a mesuré le niveau relatif du sol auprès de chacun de ces instruments. Ce travail a permis de construire deux profils (Fig. 2-2), qui montrent clairement que, au centre de la tourbière, la nappe phréatique est à faible profondeur, alors que près des bords elle s'enfonce de plus en plus. L'humidité du sol sera donc très élevée au centre du haut marais et basse à sa périphérie.

Les relations qui existent entre la profondeur de la nappe et la végétation ont été étudiées par GEIGER et nous n'y reviendrons pas ici.

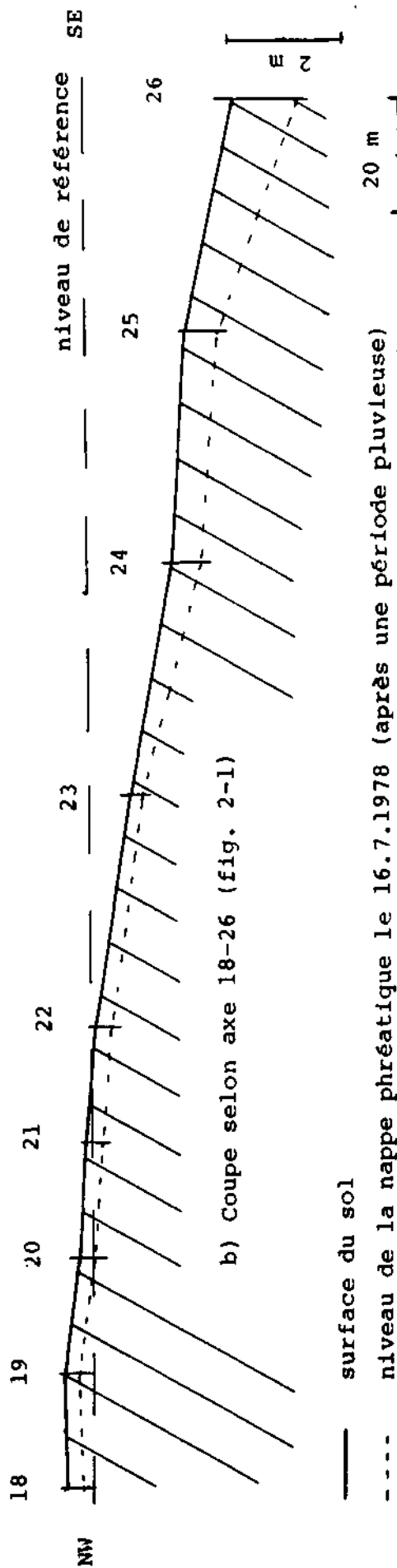
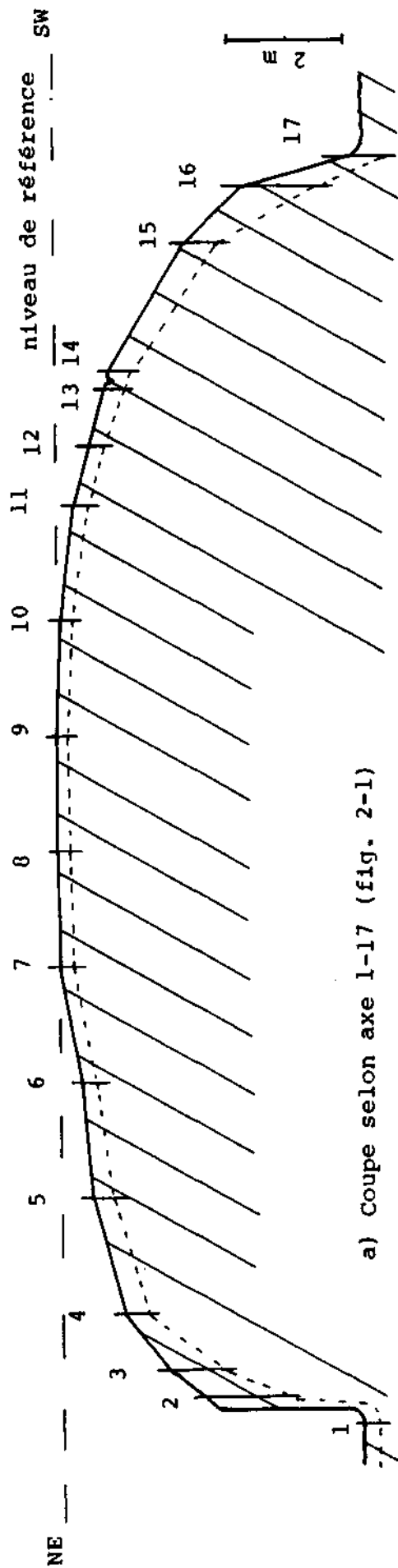
A l'exception du NNW, les limites de la tourbière sont artificielles et déterminées par l'exploitation de la tourbe de chauffage.

Cette exploitation étant responsable des structures périphériques de la tourbière, il est nécessaire d'en dire quelques mots.

(Fig. 2-3)

Avant de commencer l'exploitation, les tourbiers nettoyaient de toute végétation une certaine surface de tourbière, en arrière du bord d'attaque. Les traces de ces déboisements subsistent encore sous forme de landes de dégradation. Pour l'extraction proprement dite, le tourbier enlevait d'abord la couche de tourbe superficielle, tendre et friable, sur une surface de 4 à 5 m de longueur, et 1,5 m de largeur environ, en bordure de la tourbière. Dès que la tourbe compacte était atteinte, elle était extraite sous forme de "briques" d'environ 20 x 12 x 7 cm. (Fig. 2-3 B). L'extraction se poursuivait jusqu'à la couche d'argile constituant le soubassement de la tourbière (Fig. 2-3 C). Pour l'extraction des couches profondes, il était nécessaire d'éliminer fréquemment l'eau qui envahissait la surface d'exploitation. Dès que l'extraction était terminée,

Fig. 2-2 COUPES A TRAVERS LA TOURBIERE.



— surface du sol

- - - - niveau de la nappe phréatique le 16.7.1978 (après une période pluvieuse)

1-26 : position des piézomètres

Fig. 2-3 EXTRACTION DE LA TOURBE ET FORMATION DES CANAUX.

Légende :

- A : Canal entre deux périodes d'exploitation.
- B : Extraction de la tourbe. L'ancien canal est comblé avec la tourbe de surface.
- C : Fin d'une période d'extraction. Le canal n'est pas encore envahi par l'eau.
- D : Après une période d'extraction : colonisation des rives du nouveau canal par la végétation.

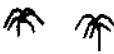






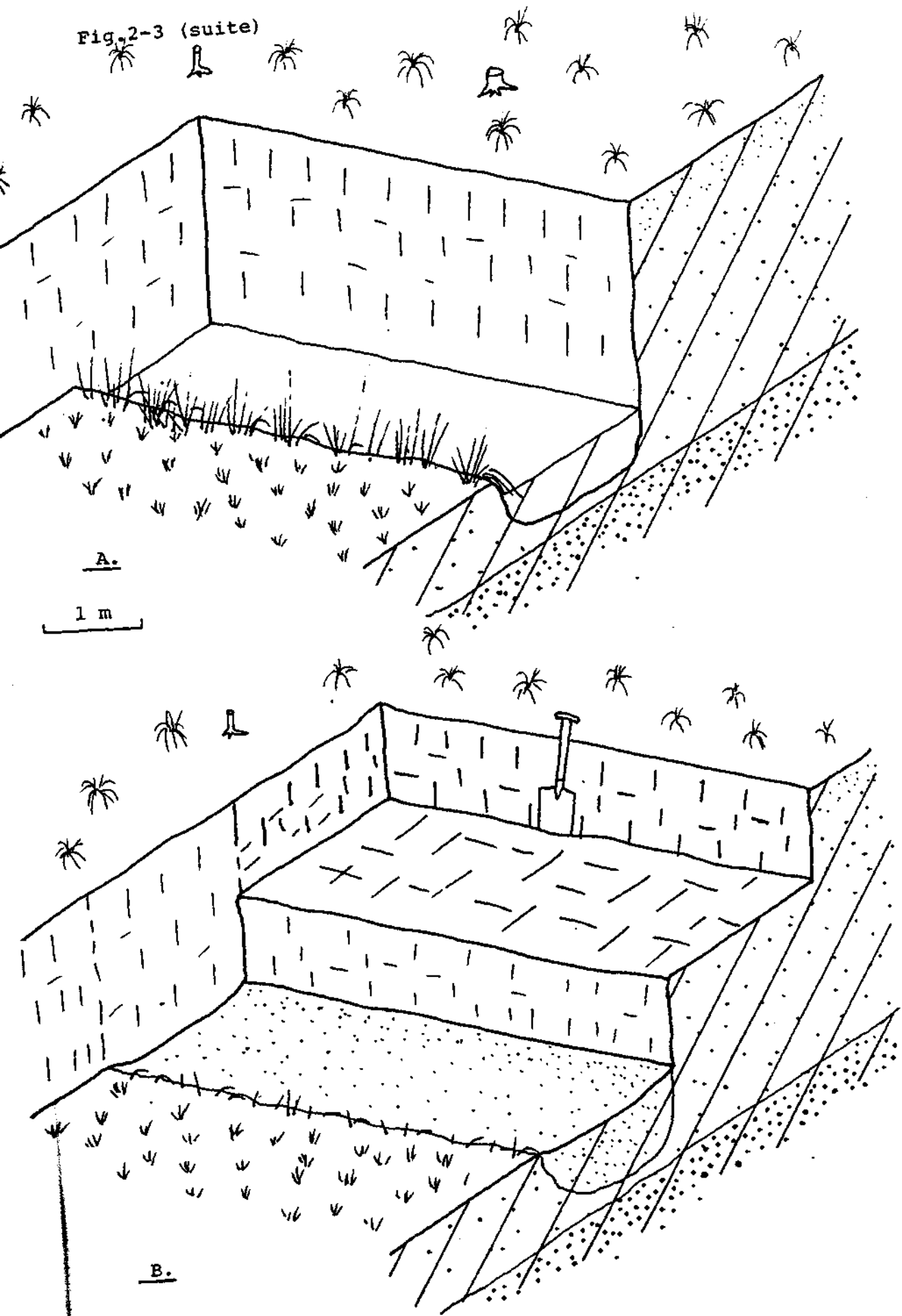
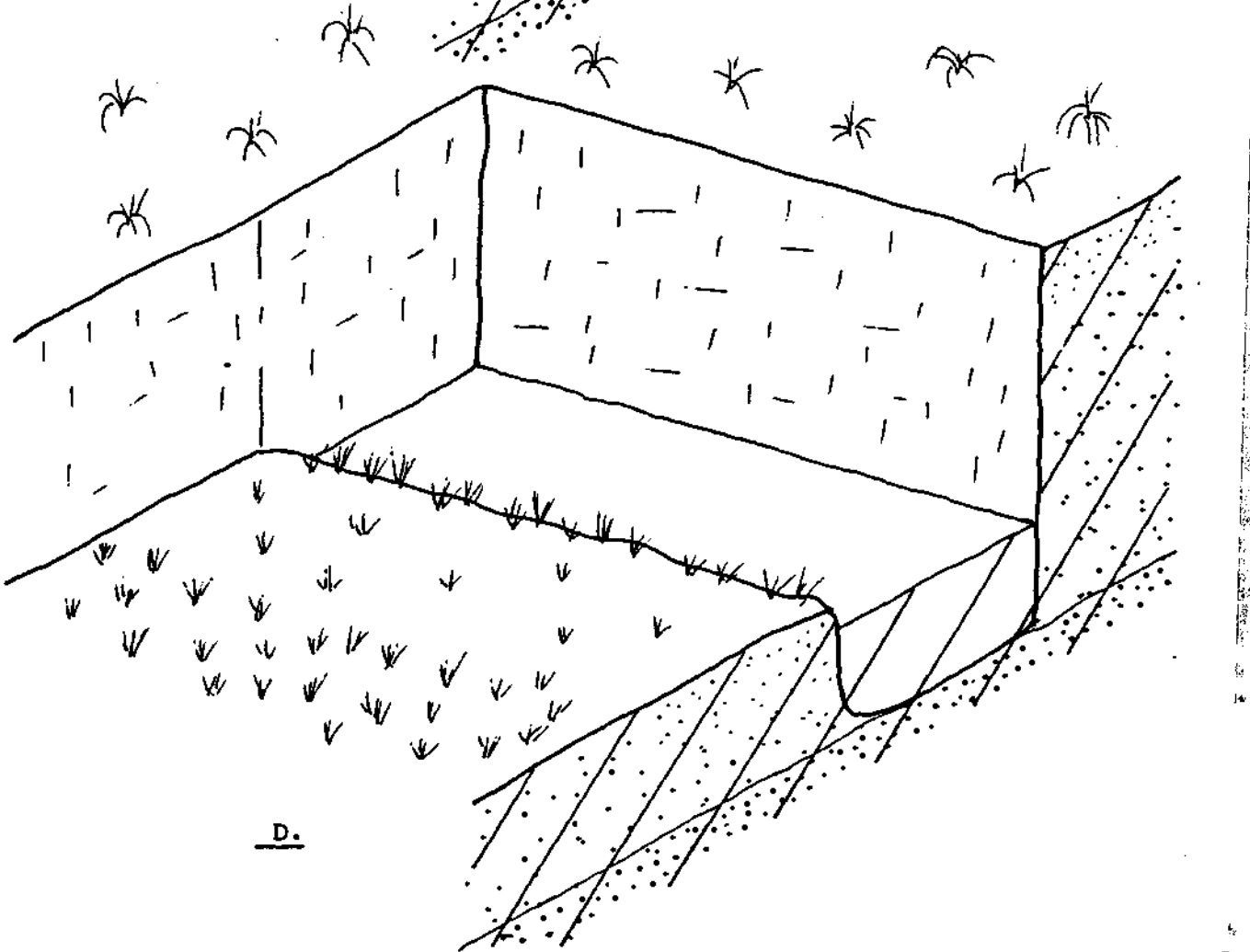
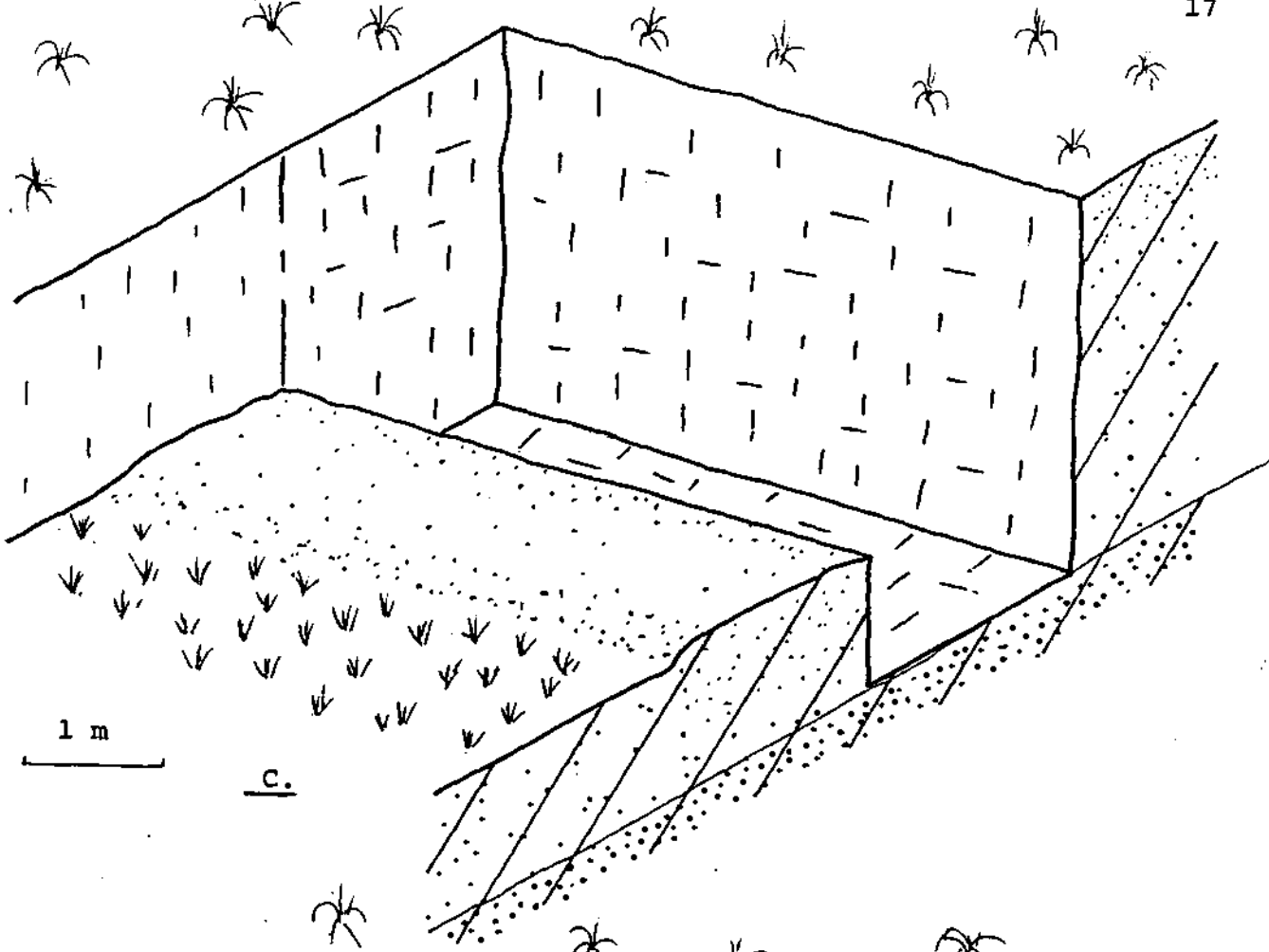
-  : végétation du haut marais
-  : mur de tourbe
-  : tourbe superficielle, tendre et friable
-  : tourbe compacte
-  : argile imperméable
-  : Végétation du bas marais, Carex rostrata
-  : végétation du bas marais, Carex canescens

Fig. 2-3 (suite)





l'eau remplissait le trou ainsi creusé, formant un "canal", selon le vocabulaire local.

A l'origine, un canal est donc une fosse très régulière, longue de 4 à 5 m, large de 1,5 m, et profonde de 1 m environ, adossée à la tourbière, au pied d'un mur de tourbe de 2 à 3 m de hauteur. De ce fait, deux de ses côtés seulement constituent des rives au niveau du bas marais. Elles sont d'abord formées de tourbe nue, (celle que le tourbier rejette au cours de l'extraction, en particulier la tourbe friable de surface) et ne seront colonisées par une végétation dense qu'après plusieurs années (Fig. 2-3 A et D).

Autrefois, les canaux existaient peu de temps, car ils étaient systématiquement comblés par la tourbe rejetée au cours de l'exploitation qui, d'année en année, continuait. Maintenant que l'exploitation de tourbe de chauffage n'a plus lieu, il subsiste un certain nombre de canaux, d'âge variable, dans lesquels on peut suivre une évolution naturelle qui aboutira inexorablement à leur comblement. Parfois, l'éboulement du mur de tourbe remplace cette évolution, et peut les combler d'un seul coup. Aussi, par endroits, le bord du haut marais n'est plus une paroi verticale, mais un talus irrégulier. Dans la figure 2-4, nous donnons la liste des rigoles de drainage et des canaux qui, actuellement, (1978), existent encore, et leur nomenclature mise à jour avec les différents chercheurs intéressés.

Par son côté NNW, non exploité, la tourbière butte contre le flanc de la vallée, sa surface étant au même niveau que les prairies voisines dont elle est séparée, maintenant, par un chemin asphalté.

A cette exception près, la surface de la tourbière est toujours surélevée de quelques mètres par rapport aux prés qui l'entourent. Nous appellerons donc "haut marais" la partie de la tourbière qui n'a pas été exploitée. Le "bas marais", ou "marais abaissé", désignera la surface périphérique de la tourbière, créée par l'exploitation de la tourbe et non encore asséchée suffisamment pour être cultivée.

Le bas marais, création artificielle, n'a pas une structure définie. On constate une évolution qui part d'une surface de tourbe nue, pour aboutir à des couvertures végétales variables, selon l'efficacité du drainage qui détermine l'humidité du sol.

Station	Nomenclature de MATTHEY (1971)	Désignation	Stade évolutif
C00		Canal comblé	6
C01		Canal comblé	6
C02		Canal récent	3 - 4
C03		Canal ancien	5
C04		Canal comblé	6
C05		Canal comblé	6
C06		Rigole profonde	
C07		Rigole profonde	
C10		Rigole comblée	
C11	C11	Canal récent	3 - 4
C12	C12	Canal récent	3 - 4
C13		Gouille	
C14		Canal comblé	6
C15		Canal ancien	4 - 5
C16	C1 _c	Canal récent	4
C17		Rigole profonde	
C18	C1 _a	Canal récent	3
C20	C2	Canal comblé par éboulement	(3 - 4)
C21		Canal comblé	5 - 6
C22		Ecoulement	
C23	C3	Canal comblé	5 - 6
C24		Rigole peu profonde	
C25		Canal ancien, éboulé	5 - 6
C26		Canal récent	4 - 5
C27		Canal récent + Canal ancien	4 - 5
C28		Rigole peu profonde	
C30		Canal comblé	6
C31		Canal ancien	5 - 6
C32		Rigole	
C33		Canal comblé	6
C34		Grande gouille	(5)
C35		Canal comblé	6
C36		Canal ancien	5 - 6
C40		Rigole et écoulement	
C41		Canal comblé	5 - 6
C42		Canal comblé	5 - 6

Fig. 2-4 (SUITE)

C43		Canal comblé	6
C44		Canal ancien	5
C50		Gouille	
C51		Gouille	
C52	C5 _a	Canal ancien	5
C53		Rigole	
C60		Rigole et écoulement	
C61		Canal ancien	5
C62		Canal comblé	6
C63		Canal récent	4 - 5
C64		Canal récent, asséché	2
C65		Canal comblé	6
M.P.	M.P.	Mare profonde	4

Légende :

Stade évolutif des canaux, selon chapitre 5.3.3 :

- 1 : Canal très récent, rives nues
- 2 : Canal récent, rives colonisées par touffes isolées de C. canescens surtout
- 3 : Canal récent, rives complètement recouvertes par C. canescens principalement
- 4 : Canal récent, rives affaissées, colonisées par C. rostrata
- 5 : Canal ancien, partiellement comblé. Toute sa surface est envahie par C. rostrata
- 6 : Canal comblé, envahi par C. rostrata surtout. Au stade final, assèchement complet.

Les premiers stades de cette évolution sont décrits au chapitre 5. Le travail des agriculteurs (drainage, fauchage, engrais) transforme ces terrains en prairies à foin.

Du côté WSW, les prairies cultivées commencent à 1 ou 2 mètres des murs de tourbe ! Du côté ENE, par contre, la zone de contact est large de 10 à 20 mètres.

Le haut marais possède une structure définie, en partie naturelle, que nous décrivons ci-dessous.

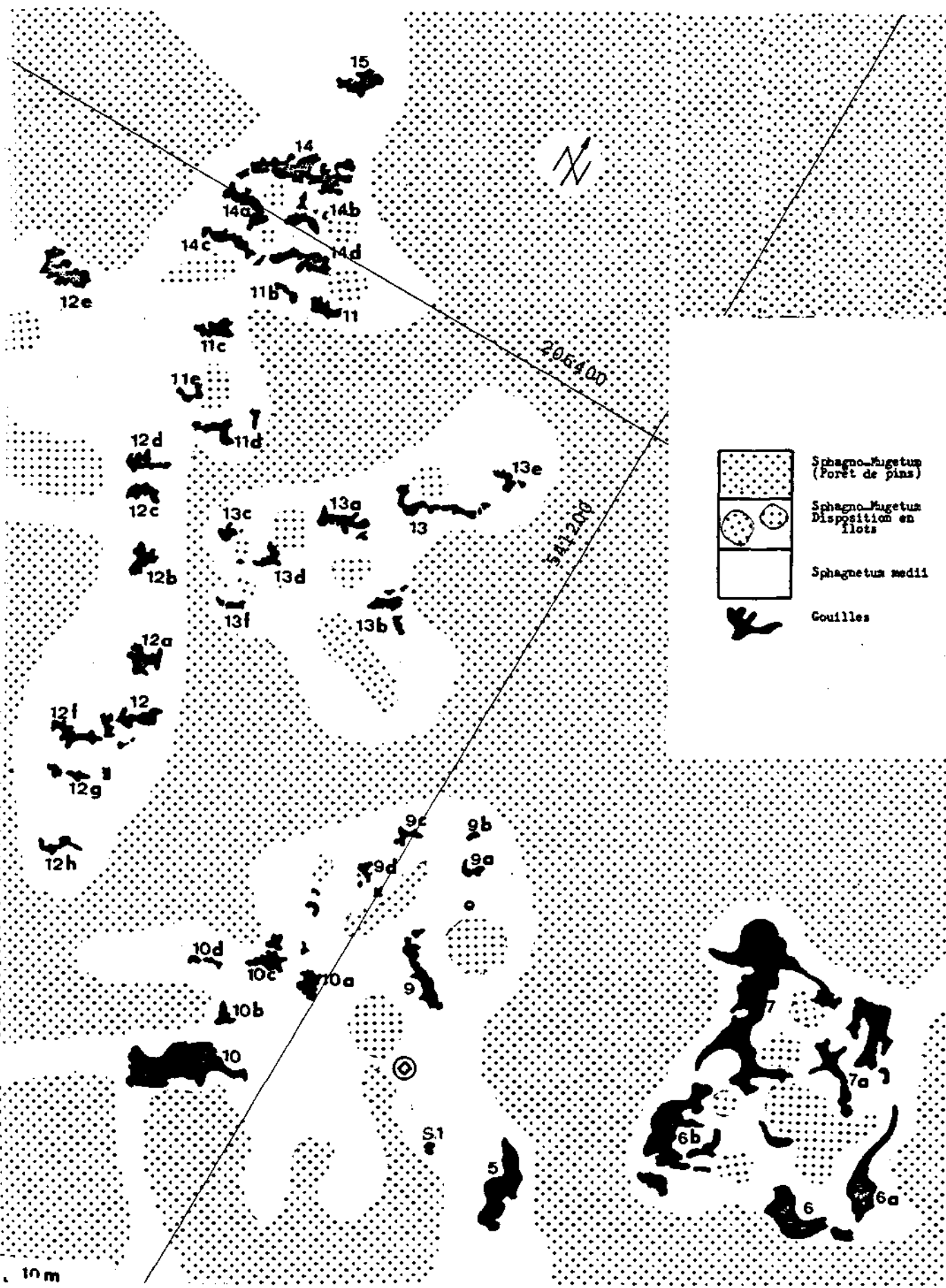
La partie centrale du haut marais est une vaste clairière très humide, occupée par de petits groupes de pins qui forment des îlots sur un tapis de sphaignes, plus ou moins continu. Ce tapis est fréquemment creusé de petites dépressions de 10 à 30 cm de profondeur, appelées "gouilles", qui contiennent, temporairement, de l'eau. Elles peuvent s'assécher si les précipitations sont insuffisantes. La disposition des gouilles est indiquée dans la figure 2-5, tirée de la thèse de MATTHEY (1971). Les îlots de pins forment des zones moins humides, généralement envahies par Vaccinium uliginosum, et parfois par Calluna vulgaris. L'association végétale typique de la partie centrale du haut marais est le Sphagnetum medii. Forment une ceinture de largeur variable autour du Sphagnetum medii, on trouve une forêt de pins, moins humide que la zone centrale. Elle constitue le Sphagno-Mugetum, qui semble être l'association climacique du haut marais.

Au NE, la forêt aboutit à une lande de dégradation provenant du déboisement préalable à l'exploitation de la tourbe. La recolonisation de cette lande se manifeste surtout par de jeunes bouleaux isolés.

Au SW, la forêt s'arrête à une lande de dégradation appelée "Lande Pochon", de même origine que celle qui existe au NE. Actuellement, la moitié sud de la Lande Pochon est recolonisée par une jeune forêt mixte de bouleaux et de pins.

Au SW de la Lande Pochon, se trouve une vaste dépression qui traverse toute la tourbière dans le sens NW-SE, et qui résulte de l'exploitation de la tourbe. Cette dépression, appelée "Fossé Pochon", est très humide. Son fond est plat et situé environ au même niveau que les prairies avoisinantes. Dans sa partie sud, le fond du fossé est occupé par une vaste mare permanente. En son centre, une petite zone d'eau libre subsiste,

Fig. 2-5 DISPOSITION DES GOUILLES SUR LE HAUT MARAIS (D'APRES MATTHEY 1971)



mais le reste de sa surface est envahi par Carex rostrata, qui forme un peuplement dense.

La moitié nord du Fossé Pochon possède une structure plus hétérogène. Elle reste très humide, mais l'eau libre n'est présente que par endroits, et pas toujours en permanence.

Carex rostrata n'occupe que des surfaces discontinues. Dans les zones les moins humides, les bouleaux commencent à s'installer.

Le Fossé Pochon est bordé au SW par une bande de haut marais, dont la surface est considérablement modifiée par l'action de l'homme. Sa moitié sud est occupée par une forêt mélangée, comportant des bouleaux, des pins et quelques sapins. Sa partie nord, étroite, est une lande de dégradation très sèche.

La végétation et les associations végétales de la tourbière sont décrites en détail par MATTHEY (1964 et 1971) et par GEIGER (1978).

Remarque : Noms et synonymie des espèces végétales les plus fréquemment citées dans notre texte.

Betula pubescens Ehrh.

Carex canescens L.

Carex filiformis Good. = C. lasiocarpa Ehrh.

Carex rostrata Stokes = C. inflata Suter

Eriophorum vaginatum L.

Pinus Mugo Turra = P. montana Miller

3. DONNEES CLIMATIQUES ET METEOROLOGIQUES

3.1. INTRODUCTION

La description d'un climat n'est pas une entreprise facile et, de plus, une telle description n'est réellement utile que si elle permet une comparaison avec le climat d'autres lieux. Pour que, dans une étude biologique, la comparaison de climats apporte des renseignements utilisables, il faut connaître l'action des différents éléments du climat sur les organismes que l'on étudie. Dans notre cas, les relations qui existent entre les différentes phases du cycle vital des Tabanides et les éléments du climat sont mal connues et, précisément, un des objets de notre étude. Une description approfondie du climat régional ne nous paraît pas justifiée. Une description du climat local, à l'échelle de la tourbière, serait plus intéressante, mais nos mesures ne sont pas assez complètes, ni assez prolongées, pour que nous puissions réellement le caractériser.

L'étude de la climatologie nous paraissent trop générale pour être utile, nous avons abordé la question des relations entre les Tabanides et les facteurs météorologiques d'une manière plus élémentaire, mais plus précise, en ne considérant que les facteurs ayant une relation connue ou supposée avec une phase du cycle vital des insectes que nous étudions. Parmi les abondantes données que nous avons recueillies, toutes n'étaient pas utilisables, et nous ne présenterons ici que celles qui offrent un intérêt.

Bien qu'ayant renoncé à la description complète du climat régional, nous donnerons tout de même quelques indications sur ses caractères les mieux comparables: la température et les précipitations.

La tourbière du Cachot se trouve dans la vallée de la Brévine, et elle dépend du climat de cette vallée. Dans celle-ci, le climat est assez homogène pour que nous puissions le considérer comme étant un climat régional. Il a été étudié tout d'abord par SPINNER (1926). BURGER (1959), étudiant l'hydrogéologie du bassin de l'Areuse, fournit beaucoup de données concernant la climatologie régionale. La mise au point la plus récente, qui

considère également le climat local de la tourbière du Cachot, est donnée dans la thèse de MATTHEY (1971).

Les deux éléments principaux du climat de la vallée de la Brévine se caractérisent de la manière suivante :

La température :

De 1904 à 1966, MATTHEY (1971), en utilisant les enregistrements de la station météorologique de la Brévine, calcule une température annuelle moyenne de $+4,7^{\circ}\text{C}$, et les températures mensuelles moyennes suivantes :

Fig. 3-1. Températures mensuelles moyennes (La Brévine, 1904-1966)

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
-4,1	-3,1	+0,1	+3,7	+8,3	+11,5	+13,3	+12,6	+9,7	+5,4	+0,8	-2,6

moyenne annuelle : $+4,7^{\circ}\text{C}$

Pour déterminer si la température moyenne annuelle de la Brévine était normale pour cette altitude, nous avons considéré la droite de régression donnée par UTTINGER (1933) reliant l'altitude et la température moyenne annuelle. Cette droite, valable pour la Suisse, est définie par l'équation suivante :

$$T = 11,3 - 0,0052 A$$

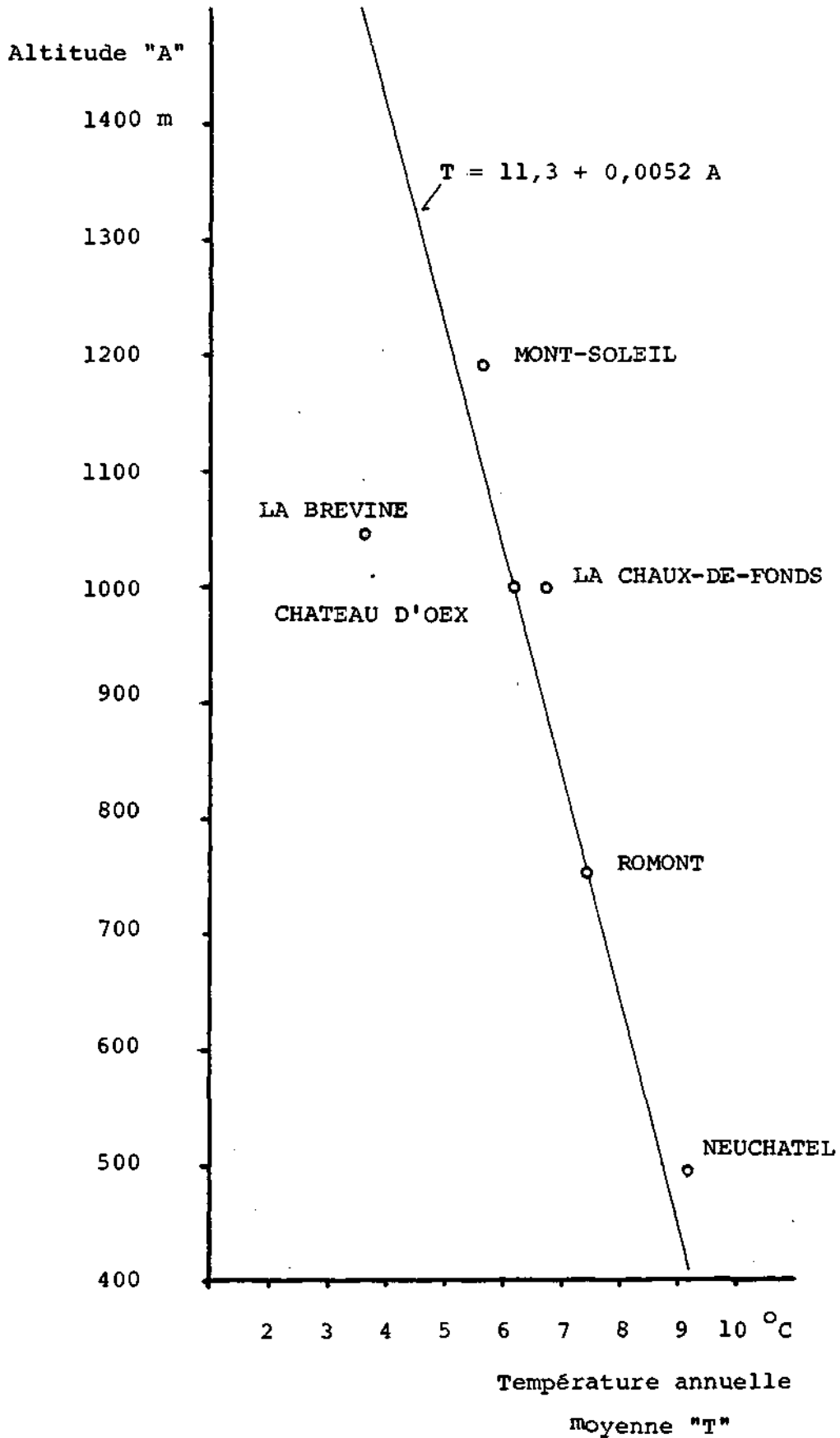
T : température annuelle moyenne ($^{\circ}\text{C}$)

A : altitude (m)

Selon cette équation, la température moyenne annuelle de la Brévine (altitude 1040 m) devrait être $5,9^{\circ}\text{C}$, alors qu'en réalité on obtient une valeur de $4,7^{\circ}\text{C}$. En introduisant cette dernière valeur dans l'équation ci-dessus, on peut calculer que la température annuelle moyenne réelle de la Brévine correspond à une altitude théorique de 1270 m.

Dans la figure 3-2, nous avons porté la droite de régression indiquée ci-dessus, ainsi que, à titre d'exemple, la température annuelle moyenne de quelques stations météorologiques situées à diverses altitudes, selon les données de PRIMAULT (1972).

Fig. 3-2 VARIATION DE LA TEMPERATURE ANNUELLE MOYENNE EN
 FONCTION DE L'ALTITUDE (MOYENNES 1931-1960)
 (d'après PRIMAULT 1972)



Remarquons que ce dernier donne, comme température moyenne annuelle de la Brévine, calculée de 1931 à 1960, une valeur de 3,8°C :

Précipitations

Selon UTTINGER (1949), la somme annuelle des précipitations atteint, en moyenne, 1446 mm à la Brévine, pendant une période allant de 1901 à 1940.

UTTINGER (1949) donne également une droite de régression reliant la somme annuelle des précipitations et l'altitude. L'équation de cette droite, valable pour la chaîne du Jura, est exprimée ainsi :

$$P = 692 + 0,732 A$$

P : somme annuelle des précipitations (mm)

A : altitude (m)

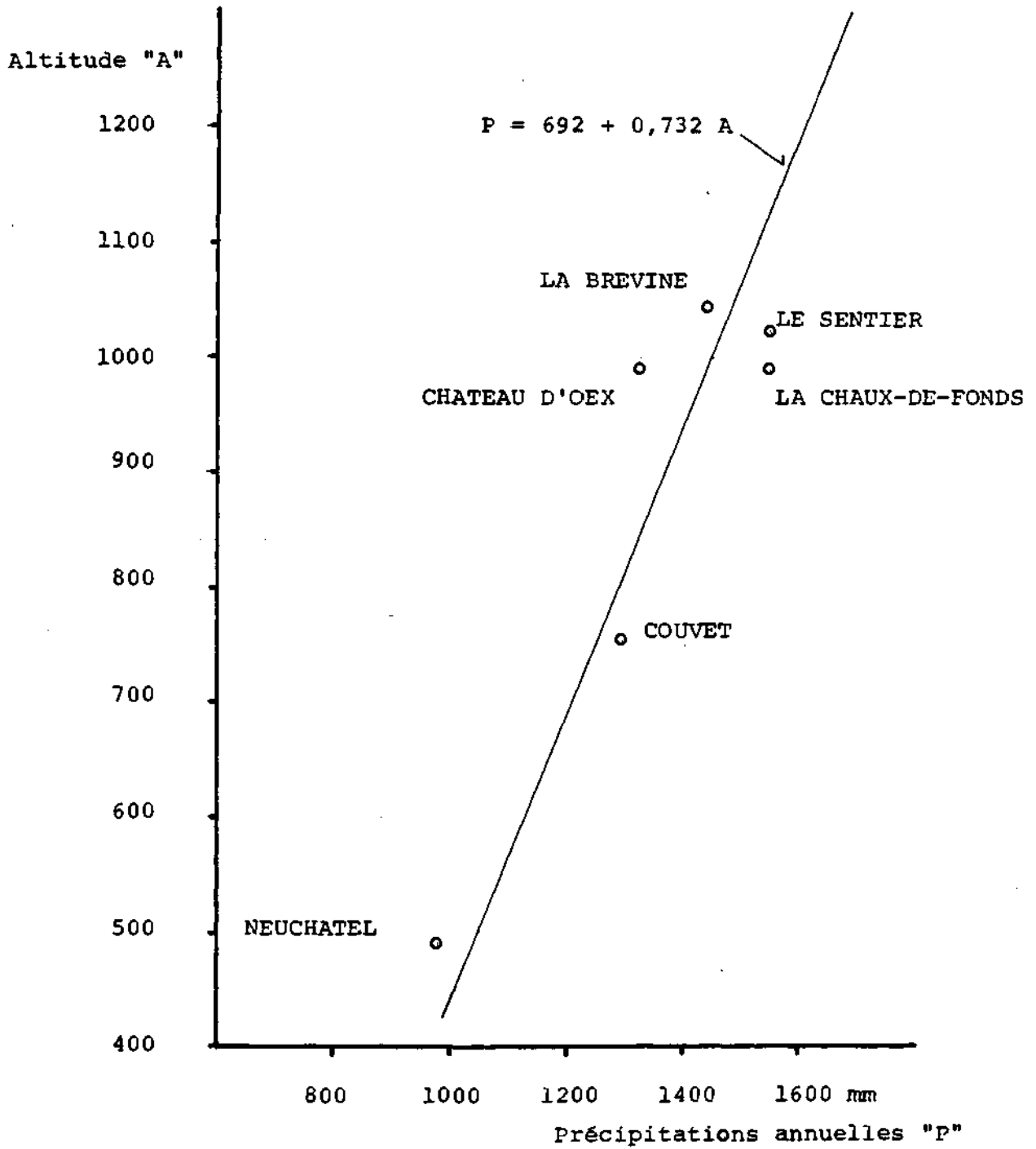
Selon cette équation, à la Brévine, altitude 1040 m, la somme des précipitations devrait être 1453 mm alors qu'en réalité on trouve 1446 mm. On peut donc dire que, à la Brévine, les précipitations sont abondantes, mais normales pour cette altitude. Ceci est bien montré par la figure 3-3, dans laquelle nous avons tracé la droite de régression indiquée ci-dessus, et la somme annuelle des précipitations de quelques stations situées à des altitudes variables, selon les données de PRIMAULT (1972), pour une période allant de 1931 à 1960.

MATTHEY (1971), indique que, de 1960 à 1969, on compte en moyenne 152 jours avec des précipitations supérieures à 1 mm. Pour 68 jours, en moyenne, les précipitations sont sous forme de neige.

En général, le sol est recouvert de neige de novembre à mars, la neige ne disparaissant complètement qu'en avril.

Nous trouvons donc que le climat de la région que nous étudions est, dans ses grandes lignes, froid et humide. Nous verrons, ci-dessous, comment se présentaient les facteurs météorologiques de 1973 à 1977, sur les lieux où se déroule la vie des Tabanides.

Fig. 3-3 VARIATION DES PRECIPITATIONS ANNUELLES EN FONCTION DE L'ALTITUDE (MOYENNES 1901-1960)
(d'après PRIMAULT 1972)



3.2 MATERIEL ET METHODES

Nous avons utilisé deux types de matériel pour mesurer les facteurs météorologiques de la tourbière : a) Des appareils enregistreurs installés chaque année aux mêmes endroits et mesurant, pendant toute la saison, les mêmes paramètres. b) Des appareils mobiles, à lecture directe, avec lesquels nous avons effectué des mesures momentanées dans des endroits variables. Les appareils mobiles ont également permis de contrôler le bon fonctionnement des appareils enregistreurs. Nous citerons, ci-dessous, les appareils que nous avons utilisés en indiquant non seulement leurs performances techniques, mais également certains avantages ou défauts qui sont apparus à l'usage. Nous avons constaté, en effet, que l'efficacité d'un appareil dépend plus de sa fiabilité et de sa simplicité d'emploi que de ses performances techniques, comme par exemple la précision ou l'étendue du domaine de mesure.

a). Appareils enregistreurs

Baro-thermo-hydrographe RICHARD, type NG 5116 : Cet appareil classique mesure la température, l'humidité relative et la pression barométrique. Il est entièrement mécanique, et permet un enregistrement continu, pendant 7 jours.

Performances (selon fabricant) :

Température	-15 à + 40°C	Précision	+ 0,5°C
			-
Humidité relative	0 à 100 %	Précision	+ 5 %
			-
Pression barométrique	695 à 775 mmHg	Précision	+ 5 mmHg, à
			température
			constante

Précisons encore que, sur le papier enregistreur, on a

1 °C	=	1 mm
1 % HR	≅	0,8 mm
1 mmHg	≅	1 mm
1 h	≅	1,66 mm

Au Cachot, le météorographe a été installé dans une cabane météorologique classique, dont le plancher était à 1 m au-dessus du sol. Pour adapter le barographe à l'altitude du Cachot, nous avons modifié son réglage, de telle manière que 700mmHg sur le papier de l'enregistreur correspondaient à 650mmHg réels.

Les avantages du météorographe Richard sont sa robustesse et sa simplicité d'emploi. Quelques désavantages sont toutefois apparus : le mouvement d'horlogerie qui entraîne le papier s'est arrêté chaque fois que la température descendait vers -10°C , ce qui nous a empêché de faire des mesures en hiver. Le barographe est sensible aux variations de température, et il indique parfois des variations de pression erronées.

Un incident occasionnel, et dont l'appareil n'est pas responsable, consiste en l'envahissement de la cabane météorologique par des mouches de diverses espèces vers la fin de l'été.

Ces insectes pénètrent même dans le météorographe et en perturbent le fonctionnement en étalant sur le papier enregistreur l'encre contenue dans le réservoir des plumes. Une protection est difficile, car l'obstruction de toutes les ouvertures, avec du treillis fin, risque de perturber la circulation de l'air.

Enregistreur de température GRANT, modèle D : A cet enregistreur on peut connecter 28 lignes aboutissant à 28 thermomètres électriques à thermistors. Toutes les 60, 30 ou 15 minutes, au choix, l'appareil mesure successivement la température de chaque thermomètre, et inscrit la valeur mesurée sous forme d'un point sur le papier enregistreur gradué. L'enregistrement des 28 températures nécessite environ 90 secondes. Au Cachot, nous avons choisi de faire un cycle de mesures toutes les 60 minutes. (A 1 heure, 2 heures ... 24 heures).

Performances :

Domaine de température : -10 à $+40^{\circ}\text{C}$

Précision : $\pm 2\%$

Capacité d'enregistrement

d'un rouleau de papier : 28 températures toutes les 60 minutes pendant 22 jours.

L'appareil est alimenté par une batterie NiCd rechargeable (Type 6820), qui assure son fonctionnement pendant 22 jours, à raison d'un cycle de mesures toutes les 60 minutes.

Le papier enregistreur spécial noircit sous l'effet d'une pression. Ainsi les résultats sont inscrits par la pression d'un stylet et l'emploi d'encre est évité.

Sur le papier enregistreur, les numéros de thermomètres et les heures de lecture ne sont pas indiqués. Simplement, le début d'un cycle de mesures est noté par un signe en bordure du papier, puis les numéros des thermomètres sont donnés par l'ordre dans lequel les points sont marqués. L'heure de mesure est déterminée par le numéro d'ordre du cycle considéré: si, entre chaque cycle, il s'écoule une heure et que le premier a débuté à 12 h, on saura que le deuxième a commencé à 13 h, le troisième à 14 h ... le vingt-quatrième à 11 h le jour suivant, etc.

La graduation du papier enregistreur n'est pas linéaire. Au centre, $1^{\circ}\text{C} = 1,3\text{mm}$, dans les bords $1^{\circ}\text{C} = 1,1\text{mm}$. Un cycle de mesures, soit 28 points, occupe 38 mm de longueur de papier. L'aspect d'un cycle de mesures sur le papier enregistreur est donné par la figure 3-4.

Les thermomètres électriques que nous avons choisis (type CM) sont des thermistors enfermés dans une gaine métallique qui mesure 50mm de longueur et 3,2mm de diamètre. Ils sont donc adéquats pour effectuer des mesures de micrométéorologie.

Chaque thermomètre est monté à l'extrémité d'une ligne de 2 m de longueur. Ces lignes peuvent être prolongées jusqu'à 100m, sans modifier la précision des mesures.

Les thermomètres électriques ont été utilisés pour 4 types de mesures de température, nécessitant 4 montages différents :

- 1). Mesure de la température de l'air (Fig. 3-5). Le thermomètre est monté horizontalement sur un support de bois.

Au-dessus d'un thermomètre, nous avons placé une plaque mince de polystyrol doublée, à sa face inférieure, d'une feuille d'aluminium. Cette plaque forme un écran, protégeant le thermomètre du rayonnement solaire direct.

- 2). Mesure de la température du sol (Fig. 3-6). Le thermomètre est également monté sur un support de bois, qui le maintient horizontal, et à une profondeur fixe.

Fig. 3-4 ENREGISTREMENT DE
L'APPAREIL "GRANT"

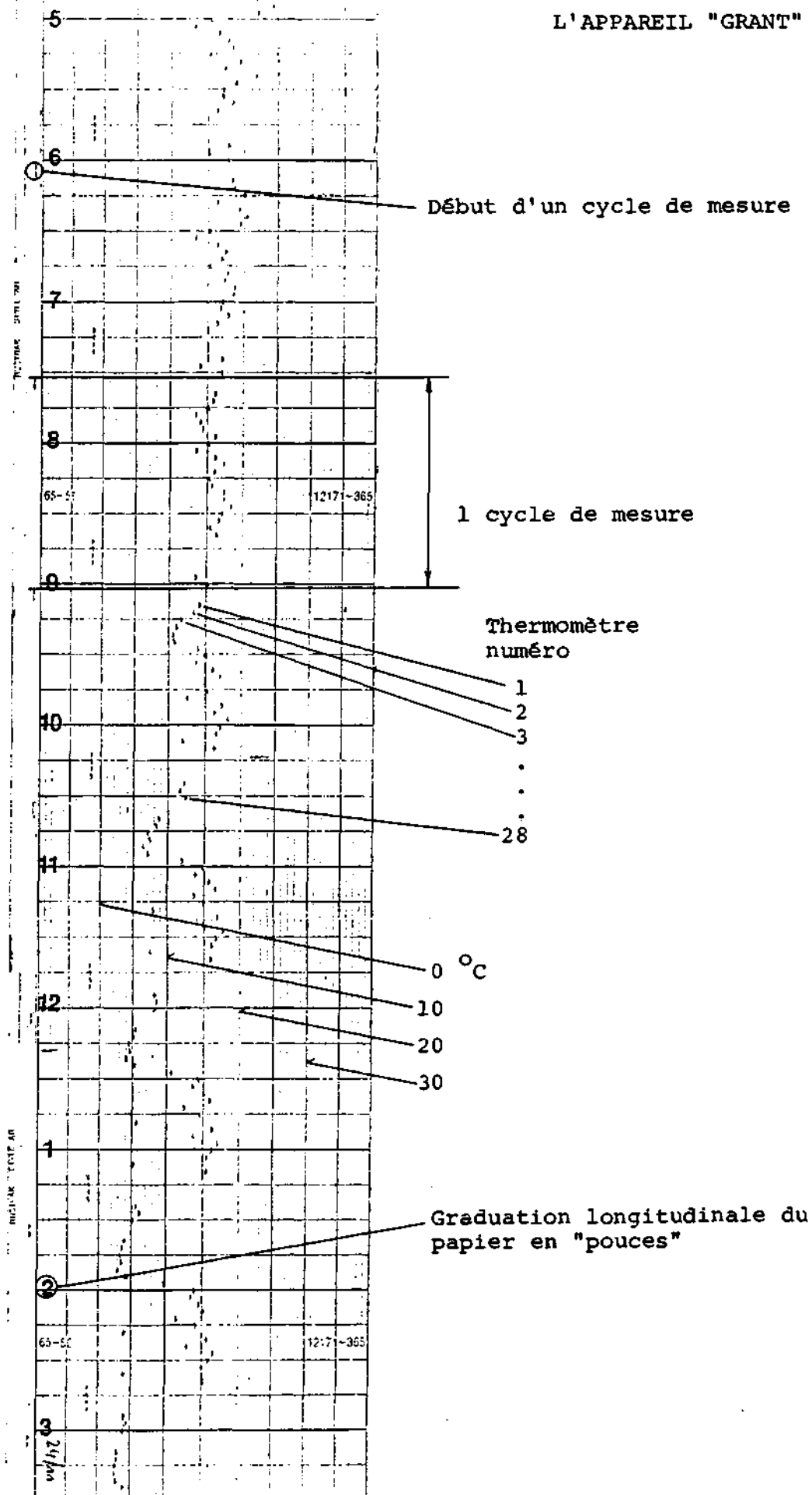
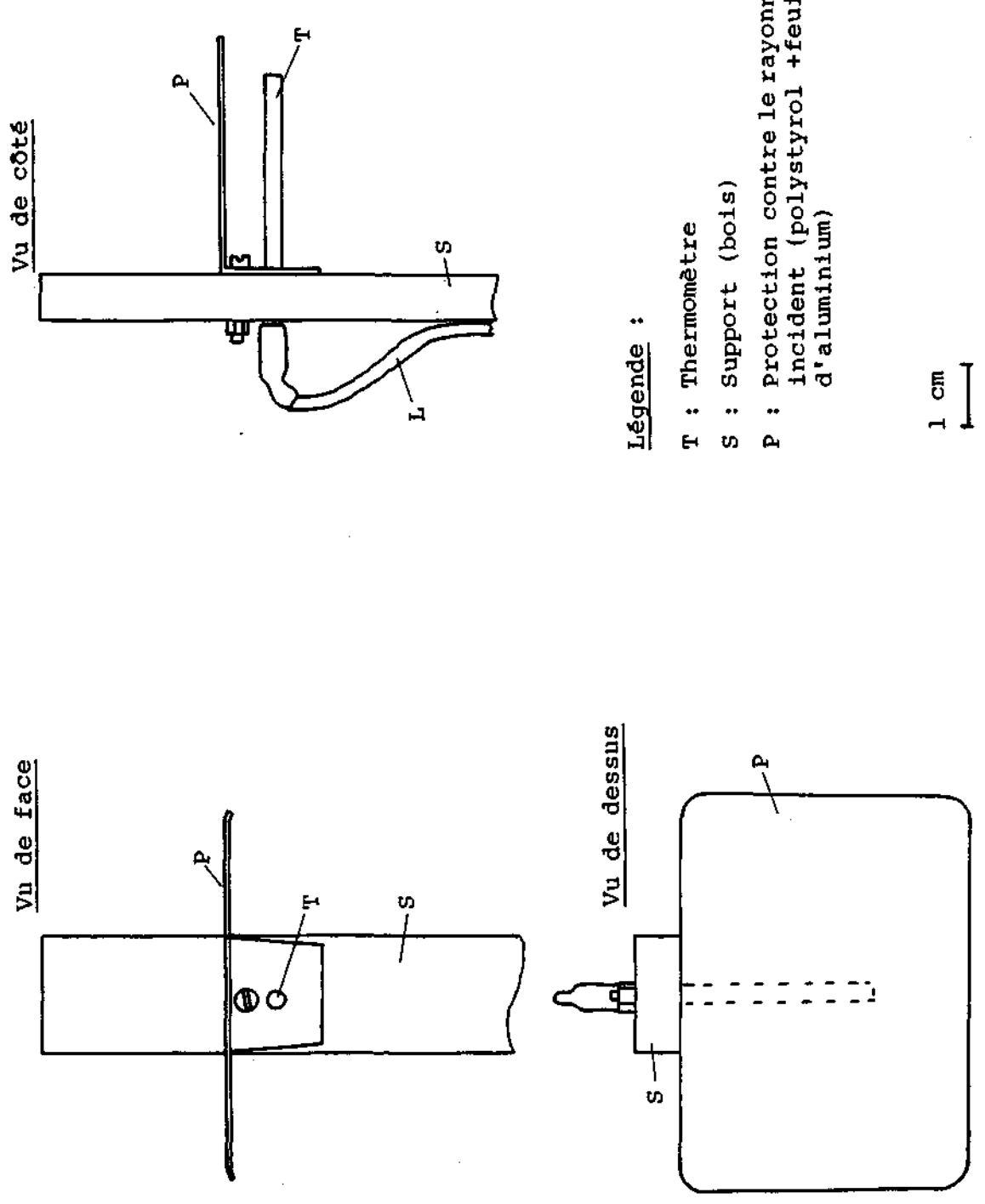


Fig. 3-5 MONTAGE D'UN THERMOMETRE ELECTRIQUE "GRANT" POUR LA MESURE DE LA TEMPERATURE DE L'AIR

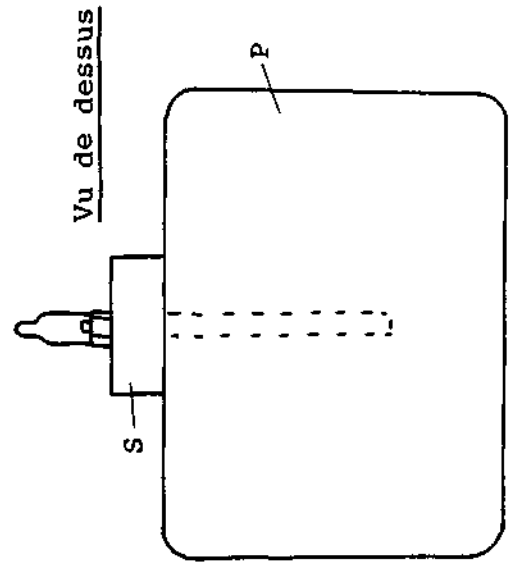
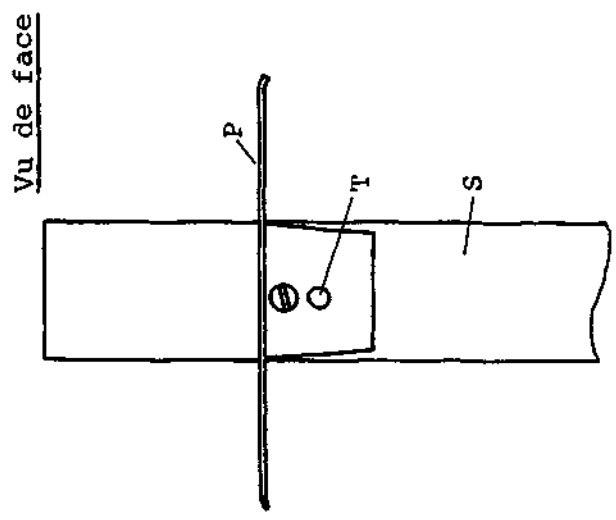
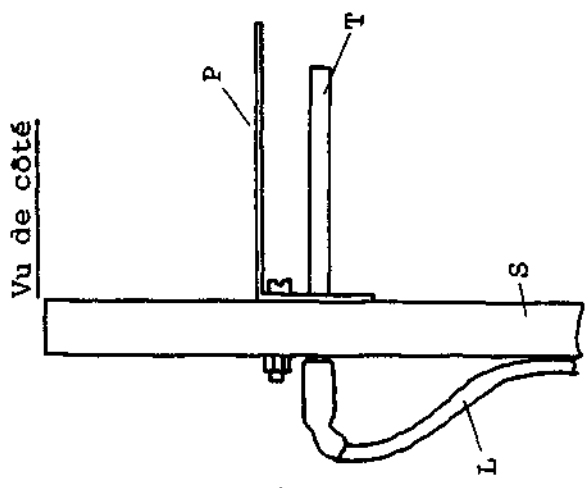


Légende :

- T : Thermomètre
- S : Support (bois)
- P : Protection contre le rayonnement incident (polystyrol +feuille d'aluminium)

1 cm

Fig. 3-5 MONTAGE D'UN THERMOMETRE ELECTRIQUE "GRANT" POUR LA MESURE DE LA TEMPERATURE DE L'AIR



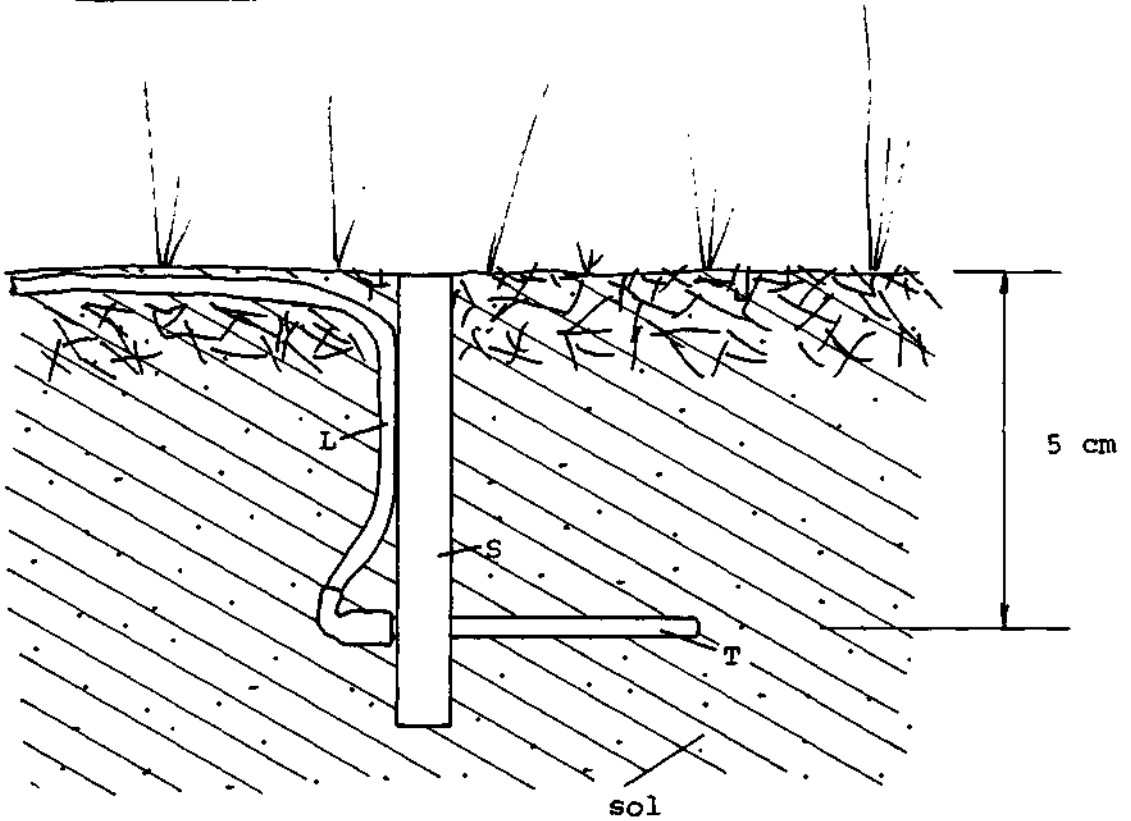
Légende :

- T : Thermomètre
- S : Support (bois)
- P : Protection contre le rayonnement incident (polystyrol + feuille d'aluminium)

1 cm

Fig. 3-6 MONTAGE D'UN THERMOMETRE ELECTRIQUE "GRANT" POUR LA
MESURE DE LA TEMPERATURE DU SOL.

Vu de côté (coupe à travers le sol)



Légende :

- T : Thermomètre
S : Support (bois)
L : Ligne

1 cm



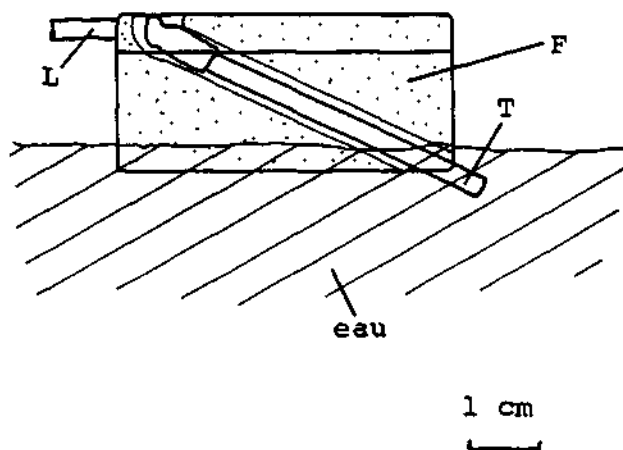
- 3). Mesure de la température de l'eau (Fig. 3-7). Pour mesurer la température à une profondeur constante, nous avons monté le thermomètre obliquement sur un flotteur. L'extrémité sensible du thermomètre se trouve sous l'eau, à environ 5 mm de profondeur. Le thermomètre n'était pas bien protégé contre le rayonnement, ce qui peut avoir produit quelques erreurs de mesure.
- 4). Mesure de l'humidité de l'air par un système psychrométrique (Fig. 3-8). Ce système utilise deux thermomètres électriques, l'un étant recouvert d'une gaze humectée en permanence par l'eau d'un réservoir. L'humidité relative est déterminée selon une table psychrométrique, à partir de la température indiquée par le thermomètre "sec" et la différence entre les valeurs du thermomètre "sec" et du thermomètre "humide". Les tables psychrométriques que nous avons utilisées étaient établies pour des systèmes dans lesquels les thermomètres sont exposés à un mouvement d'air dont la vitesse est supérieure à 2m/sec. Notre système n'étant pas ventilé artificiellement, la vitesse de l'air est variable, de sorte que les mesures ne sont pas très précises. Une expérimentation nous a toutefois montré que, dans les conditions du Cachot, c'est-à-dire avec une humidité relative qui varie de 40 à 100 %, et avec des vitesses de vent rarement inférieures à 0,2 m/sec, à 40 cm au-dessus du sol, l'erreur de mesure est de 0 à + 10 % H.R.

Pour enregistrer les précipitations horaires, nous avons construit un pluviographe adapté à l'enregistreur "Grant". Dans cet appareil, les précipitations sont recueillies dans un entonnoir de pluviomètre classique, puis conduites dans une cuve où le niveau de l'eau est détecté par un flotteur. Les mouvements de celui-ci, transmis par un système mécanique, entraînent la modification d'une résistance électrique variable. Un des 28 canaux de l'enregistreur "Grant" est branché sur cette résistance, dont il mesure et inscrit la valeur. Le système est construit de telle sorte que 5⁰C sur le papier correspondent à 1 mm de précipitations.

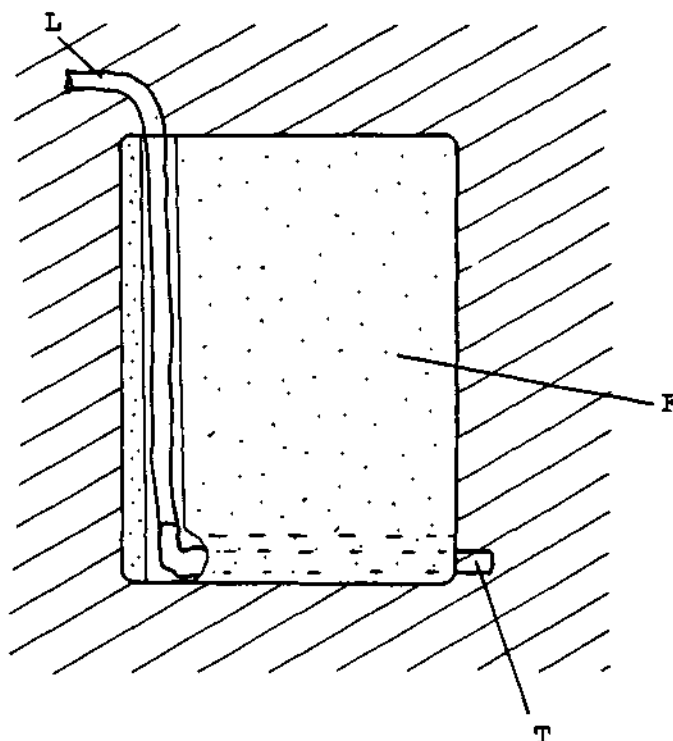
La cuve contenant le flotteur est reliée à un siphon qui s'amorce lorsqu'un certain niveau est dépassé. La cuve se

Fig. 3-7 MONTAGE D'UN THERMOMETRE ELECTRIQUE "GRANT" POUR LA MESURE DE LA TEMPERATURE DE L'EAU A 0,5 CM DE PROFONDEUR.

Vu de côté



Vu de dessus



Légende :

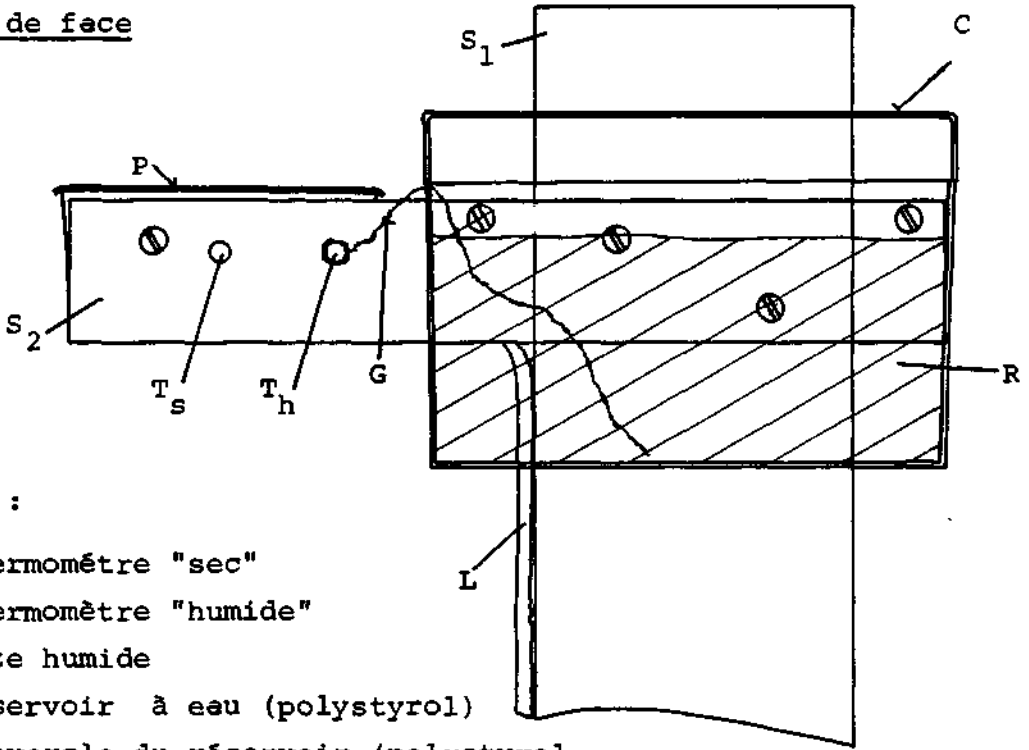
T : Thermomètre

F : Flotteur (boîte en polystyrol remplie de "Bonisol")

L : Ligne

Fig. 3-8 PSYCHROMETRE CONSTRUIT AVEC DEUX THERMOMETRES ELECTRIQUES "GRANT".

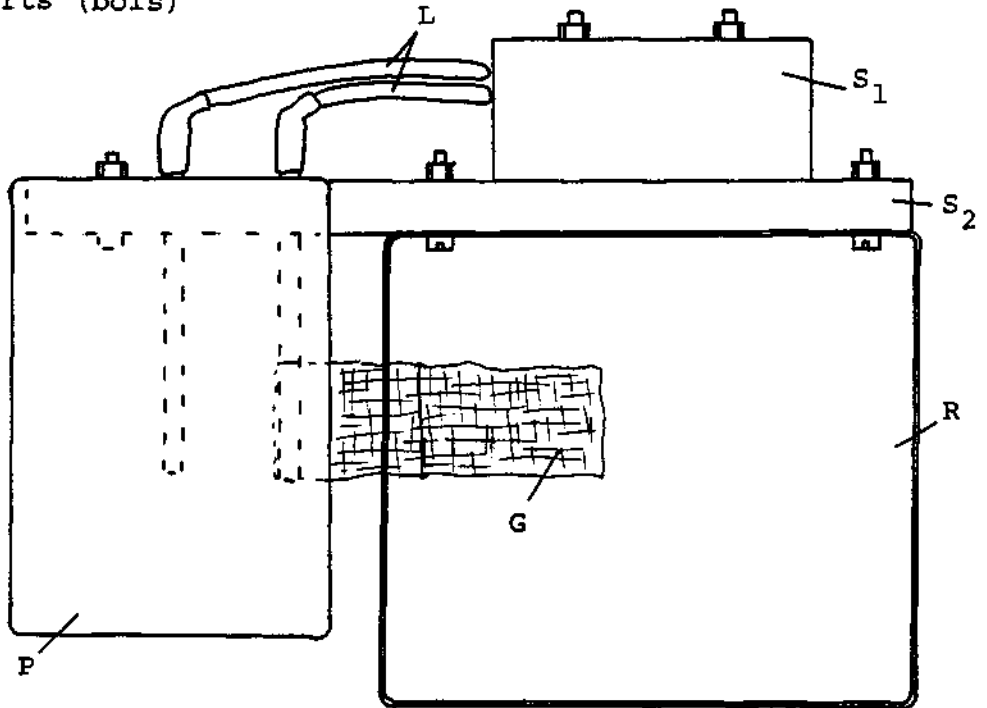
Vu de face



Légende :

- T_s : Thermomètre "sec"
- T_h : Thermomètre "humide"
- G : Gaze humide
- R : Réservoir à eau (polystyrol)
- C : Couvercle du réservoir (polystyrol + feuille d'aluminium)
- P : Protection contre le rayonnement (polystyrol + feuille d'aluminium)
- S_{1,2} : Supports (bois)
- L : Ligne

Vu de dessus (couvercle du réservoir enlevé)



1 cm

vide alors et le flotteur redescend à un niveau qui correspond au zéro de l'enregistreur. L'eau sortant de la cuve est recueillie dans un grand réservoir, ce qui permet des contrôles périodiques.

Ce pluviographe fonctionne bien, mais il est peu précis. D'une part, le niveau de la cuve auquel s'amorce le siphon n'est pas constant et, d'autre part, nous ne pouvons pas savoir combien de fois s'est vidée la cuve, entre deux mesures. Pratiquement, le pluviographe nous a permis de savoir combien d'heures de précipitations avaient lieu quotidiennement.

L'enregistreur "Grant" a été installé dans l'Encoche Marguet, et relié à diverses stations par des lignes de longueurs variables, les plus longues atteignant environ 100 mètres. Dans le bas marais, les lignes ont été installées sur le sol, dans des tuyaux d'arrosage en matière plastique, ce qui constituait une bonne protection pour les fils et évitait à ceux-ci de devenir des pièges pour les humains. Sur le haut marais, ces lignes ont été installées d'arbre en arbre, à plus de 3 mètres au-dessus du sol.

L'utilisation que nous avons faite des 28 canaux de l'enregistreur "Grant" de 1974 à 1977 est indiquée dans la figure 3-9. On constate que certaines mesures ont été répétées chaque année, alors que d'autres n'ont été effectuées que certaines années, afin de comparer non pas des années, mais des stations entre elles.

Les positions nommées "Réserves" ont servi à faire des mesures variables, pendant des durées limitées, et dans diverses stations.

D'une manière générale, l'enregistreur "Grant" nous a donné satisfaction, mais il est délicat, et doit être traité avec beaucoup de soin. Un problème particulier provient des fiches de connexion reliant entre eux les thermomètres, les lignes et l'enregistreur. Ces fiches sont très délicates, elles possèdent des pressions de contact très faibles, et il est parfois très difficile d'établir le circuit de mesure. Précisons que l'appareil était soumis à des conditions assez rudes, humidité très élevée par moments, variations de température très importantes produisant une condensation d'eau sur les objets métalliques. Ces conditions favorisaient

Total	1974			1975			1976			1977		
	21.6 - 18.8			21.5 - 24.7			8.6 - 20.7			2.6 - 30.7		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
1	T _{air}	300cm	St.Gr.	T _{air}	300	St.Gr.	T _{air}	300	St.Gr.	T _{air}	300	St.Gr.
2	"	150	"	"	150	"	"	150	"	"	150	"
3	"	50	"	T _{air5}	40	"	T _{air5}	40	"	T _{air5}	40	"
4	"	20	"	T _{airH}	40	"	T _{airH}	40	"	T _{airH}	40	"
5	"	10	"	T _{air}	20	"	T _{air}	20	"	T _{air}	20	"
6	"	0	"	"	5	"	"	5	"	"	5	"
7	T _{sol}	-5	"	"	0	"	"	0	"	"	0	"
8	"	-10	"	T _{sol}	-5	"	T _{sol}	-5	"	T _{sol}	-5	"
9	"	-20	"	"	-10	"	"	-10	"	"	-10	"
10	"	-30	"	T _{eau}	-0,5	C12 E	T _{sol}	-5	C11/C12	-	-	-
11	T _{eau}	-0,5	C12 E	T _{air5}	40	C12 E	T _{sol}	-5	C12 E	-	-	-
12	T _{air}	20	C12 E	T _{airH}	40	C12 E	T _{eau}	-0,5	C12 E	R	-	-
13	T _{air}	20	C12 W	T _{air}	40	C12 W	T _{sol}	-5	C12 W	R	-	-
14	T _{eau}	-0,5	C12 M	T _{air}	40	C11 W	T _{air}	40	C11 M	T _{air}	40	C11 M
15	T _{air}	20	C11 E	T _{air}	40	C11 M	T _{sol}	-5	C11 E	T _{sol}	-5	C11 E
16	"	20	C11 M	T _{eau}	-0,5	C11 M	T _{eau}	-0,5	C11 M	T _{eau}	-0,5	C11 M
17	"	20	C11 W	T _{air}	40	C11 E	T _{sol}	-5	C11 W	T _{sol}	-5	C11 W
18	"	20	C11 SE	T _{air}	40	C11 SE	T _{sol}	-5	C11 M	T _{sol}	-5	C11 M
19	T _{sol}	-20	C11/C12	T _{air}	40	C15	T _{sol}	-5	C16	T _{sol}	-5	C16
20	T _{air}	20	C16	T _{eau}	-0,5	C16	T _{air}	40	C16	T _{air}	40	C16
21	T _{eau}	-0,5	C16	T _{air}	40	C16	T _{sol}	-5	C18	T _{eau}	-0,5	C16
22	T _{air}	20	C15	T _{eau}	-0,5	St.5	Pluv.		St.Gr.	Pluv.		St.Gr.
23	T _{air}	20	St.6a.	T _{air5}	40	St.5	R			T _{air}	40	St.5
24	T _{eau}	-0,5	"	T _{airH}	40	St.5	R			T _{eau}	-0,5	St.5
25	T _{air}	20	St.5	T _{eau}	-0,5	M.P.	R			R		
26	T _{eau}	-0,5	"	T _{air}	40	M.P.	R			R		
27	T _{air}	20	M.P.	Pluv.		St.Gr.	R			R		
28	T _{eau}	-0,5	M.P.	R			R			R		

Legende :

: Genre de mesure

E : Est

: Hauteur ou profondeur de mesure

W : Ouest

: Lieu de mesure

M : Milieu

R : Réserve

Pluv. : Pluviographe

T_{air5}, T_{airH} : thermomètres "sec" et "humide"
d'un psychromètre

l'oxydation, et après chaque saison le nettoyage de tous les contacts électriques était nécessaire.

Un autre inconvénient provient de la lecture des résultats sur les bandes enregistrées, qui est difficile et demande beaucoup de temps.

En conclusion, l'enregistreur "Grant" est un appareil remarquable par sa capacité et sa souplesse d'emploi, mais il est délicat et ses enregistrements se lisent péniblement. Cet appareil nous paraît plus adapté à des engagements courts qu'à un engagement permanent.

Enregistreur "Schenk" type STB 63 : Cet appareil possède 6 canaux qui peuvent être adaptés, indépendamment les uns des autres, à diverses mesures. L'appareil mesure et enregistre toutes les 20 sec. la valeur d'un des canaux. Ainsi, la valeur de chaque canal est mesurée et enregistrée sous forme d'un point de couleur toutes les 2 minutes. Les six couleurs correspondant aux canaux sont données par des rubans encres que l'on peut changer ou intervertir facilement. Le papier enregistreur, d'une largeur utile de 120 mm, avance continuellement, à raison de 20 mm par heure, de sorte que les points constituant les mesures successives d'un canal forment une trace plus ou moins continue. Un rouleau de papier suffit pour 30 jours.

L'amplificateur de l'enregistreur est alimenté par une batterie au Pb. Pour que celle-ci ne soit pas trop lourde, nous l'avons choisie avec une capacité permettant le fonctionnement de l'appareil pendant 15 jours.

Les équipements des 6 canaux de notre enregistreur sont les suivants :

- Canal 1 : Pyranomètre en étoile, type 8101, pour la mesure du rayonnement incident total, dans une gamme de longueur d'ondes allant de 0,3 à 3 μ . Sensibilité : environ 8 mv/cél:cm⁻² min⁻¹
- Canal 2 : Bilanmètre type 8110 pour la mesure du bilan radiatif dans une gamme de longueur d'ondes allant de 0,3 à 60 μ . Sensibilité : environ 8 mv/cél. cm⁻² min⁻¹.

En masquant le coupole supérieure, l'appareil peut être utilisé pour mesurer le rayonnement réfléchi et rayonné par le sol.

Canaux 3 à 6 : Thermomètres électriques à résistance métallique, type 3030.

Le papier enregistreur est gradué selon les domaines de mesures des canaux de l'appareil :

Canaux 1 et 2: Deux domaines de mesures commutables :

a) $-0,3$ à $+ 1,8$ cal. cm^{-2} min^{-1}

b) $-0,15$ à $+ 0,9$ cal. cm^{-2} min^{-1}

Canaux 3 à 6 : Un domaine de mesures fixe :

-10 à $+ 40^{\circ}\text{C}$

L'enregistreur "Schenk" a fonctionné en permanence pendant une année, du 30 octobre 1976 au 30 octobre 1977. Pendant cette période, les mesures suivantes ont été faites :

30.10.76 - 30.10.77 : Température du sol à 5 et 10 cm de profondeur, à 1 mètre de la rive du canal C12.

30.10.76 - 10. 6.77 : Température de l'eau à des profondeurs fixes, -5 cm et -30 cm par rapport au niveau de référence (= surface du sol de la rive). (Niveau de la surface d'eau pendant cette période : $+2$ à -2 cm).

10. 6.77 - 30.10.77 : Température de l'air à 1,5 mètre de hauteur.

15. 6.77 - 30.10.77 : Température de l'eau sur flotteur, à 5 cm de profondeur en C12.

27. 5.77 - 30.10.77 : Rayonnement incident total. Pyranomètre installé sur un mât, au-dessus d'un pin. Reçoit le rayonnement du lever au coucher du soleil.

7. 6.77 - 30.10.77 : Bilan radiatif, rayonnement réfléchi, et rayonné par le sol. Ces mesures n'ont pas été continues. Elles ont été faites dans différents milieux.

L'enregistreur "Schenk" a parfaitement fonctionné, même pendant les grands froids hivernaux. Il est robuste, et les seuls problèmes mineurs qui ont perturbé sa marche provenaient d'erreurs de notre part : batterie mal chargée, ruban encreur mal régénéré.

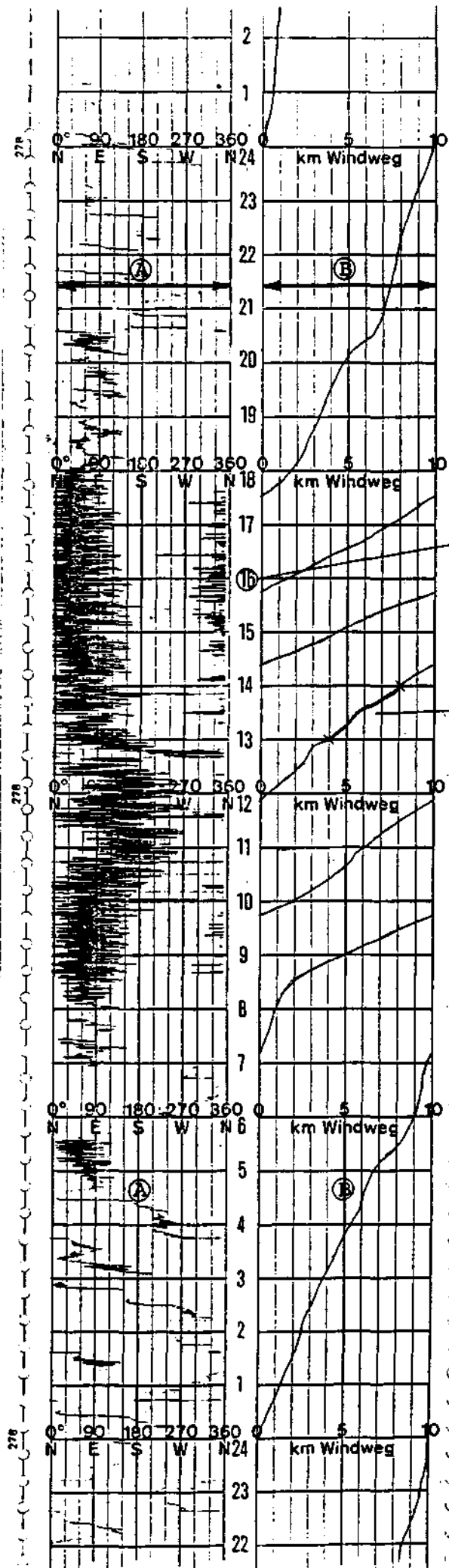
Le seul inconvénient important que nous avons constaté provient de la consommation de courant de l'amplificateur, qui est assez importante, soit environ 40 mA avec une tension de 12 v. Pour assurer un fonctionnement continu pendant 30 jours, il faudrait une batterie dont la capacité soit environ 30 Ah. Une batterie au Pb de cette capacité pèse environ 16 kg, ce qui rend pénible son transport sur le terrain, surtout en hiver. Nous avons finalement choisi une batterie d'une capacité de 20 Ah, et qui pesait environ 10 kg. La batterie fraîchement chargée permet le fonctionnement de l'enregistreur pendant 15 jours. En hiver, toutefois, pour éviter que la batterie ne se décharge trop, et risque alors de geler, nous l'avons rechargée chaque semaine. Un appareil plus "sobri" nous aurait fait gagner beaucoup de temps.

Anémomètre enregistreur mécanique d'après Woelfle, construction "Lambrecht", no 1482 : Cet appareil, entièrement mécanique, enregistre en continu le chemin parcouru par le vent et la direction de ce dernier. Le papier enregistreur est gradué, dans le sens de sa longueur, en heures, numérotées cycliquement, de 1 à 24. Une heure occupe une longueur de 1 cm.

La direction du vent s'inscrit sur la première plage (Fig. 3-10,A), qui est graduée en 12 divisions correspondant à $12 \times 30^\circ = 360^\circ$, soit un tour complet de la girouette.

Le chemin parcouru par le vent s'inscrit sur la deuxième plage, qui est graduée en 10 divisions, correspondant chacune à 1 km (Fig. 3-10,B). Le chemin parcouru s'inscrit sous forme d'une trace continue traversant obliquement la plage, de 0 à 10 km. Chaque fois que le "10" est atteint, la trace recommence à "0". Si la trace utilise 1 heure pour passer de 0 à 10 km, cela signifie que la vitesse du vent est, en moyenne, de 10 km/h. Si la trace passe deux fois de 0 à 10 km en 1 heure, cela indique une vitesse moyenne de 20 km/heure. Pratiquement, ces chiffres doivent être corrigés par un facteur indiqué par le constructeur et tenant compte des caractéristiques de l'appareil (seuil de démarrage, "glissement" des cupules). En considérant ce facteur,

Fig. 3-10 ENREGISTREMENT DE
L'ANEMOGAPHE
"LAMBRECHT"



Ⓐ : Enregistrement de la direction du vent

Ⓑ : Enregistrement du chemin parcouru par le vent

Temps en heures

Exemple: De 13 h à 14 h, le vent parcourt un chemin de 4 km.

la relation entre la vitesse moyenne du vent et le chemin parcouru se présente comme suit :

$$V = \frac{2}{7 \cdot T} \cdot D + \frac{4}{7}$$

V : vitesse moyenne en m/sec.

D : distance parcourue en km

T : durée considérée en h

Lorsque la vitesse du vent est variable, la relation indiquée ci-dessus n'est plus exacte. Dans notre cas, une grande précision n'étant pas nécessaire, nous avons négligé cette erreur.

Avec l'appareil sont livrées deux réglettes permettant de lire directement la vitesse moyenne réelle :

- a). pendant une période courte, selon l'angle que fait la trace avec l'axe des temps.
- b). pendant 1 heure, en tenant compte du nombre de fois que la trace traverse totalement et partiellement la plage des chemins parcourus.

Remarquons que la mesure des valeurs instantanées de la vitesse du vent n'est pas possible.

La pression sur le papier enregistreur produit une trace rouge et l'appareil n'utilise pas d'encre.

Un rouleau de papier permet un enregistrement continu pendant 1 mois. L'entraînement du papier est produit par un mouvement d'horlogerie à ressort, qui doit être remonté une fois par mois seulement.

L'appareil peut réellement fonctionner sans surveillance pendant 1 mois.

Selon le fabricant, l'appareil est utilisable dans une gamme de vitesse de vent allant de 0,5 m/sec. à 60 m/sec, et par des températures comprises entre -35°C et $+60^{\circ}\text{C}$.

Nous avons installé notre anémographe sur un mât fixé à un grand pin, se trouvant sur le haut marais. Les cupules se trouvaient à environ 9 mètres au-dessus du sol, et à 1,5 m au-dessus du sommet des arbres voisins les plus grands. Il doit donc donner une image réelle des caractéristiques du vent qui souffle au-dessus de la tourbière.

Notre anémographe a fonctionné chaque été, de 1974 à 1977, pendant les mois de juin, juillet, août et septembre. A l'usage, l'anémographe "Lambrecht" s'est révélé exceptionnellement sûr et efficace. La lecture des enregistrements est aisée, et permet d'obtenir rapidement des moyennes horaires ou quotidiennes.

b). Appareils à lecture directe

Psychromètre à aspiration, d'après Assmann, Construction Lambrecht no 761 : Cet instrument se compose de deux thermomètres dont les extrémités sensibles sont placées dans deux tubes métalliques chromés, qui constituent une protection contre le rayonnement. Un ventilateur, actionné par un moteur à ressort, aspire l'air ambiant à travers les deux tubes. L'extrémité sensible d'un des thermomètres est recouverte d'un manchon de tissu que l'on doit humecter avec de l'eau distillée avant la mesure.

La table psychrométrique livrée avec l'appareil est valable lorsque la vitesse de l'air circulant autour des thermomètres est supérieure à 2 m/sec. On doit donc effectuer la mesure dans les quelques minutes qui suivent le remontage du moteur de l'aspirateur, c'est-à-dire pendant que celui-ci tourne à un régime suffisamment élevé. Les thermomètres de notre psychromètre permettent de mesurer des températures comprises entre 0 et 60°C, ils sont gradués au 1/5°C. La précision des mesures d'humidité relative est de $\pm 1\%$ selon le constructeur. On admet, généralement, que les psychromètres à aspiration ont une précision suffisante pour servir de référence lors de l'étalonnage des hygromètres à cheveux utilisés dans les baro-thermo-hygrographes des stations météorologiques (note du constructeur).

Nous avons effectivement utilisé surtout notre psychromètre pour contrôler et étalonner les autres appareils enregistreurs mesurant soit la température, soit l'humidité relative. Pour cet usage, le psychromètre à aspiration donne satisfaction, mais son usage pour des mesures fréquentes et nombreuses n'est pas indiqué, car la lecture des thermomètres, puis de la table psychrométrique est longue, fastidieuse, et présente un certain risque d'erreurs.

Thermomètre électrique de notre fabrication : La mesure de la température du sol avec des thermomètres ordinaires à tige plongeante présente des inconvénients évidents. Premièrement, la lecture est difficile, et les erreurs de parallaxe fréquentes. Deuxièmement, les thermomètres de verre sont fragiles et on les casse facilement. Troisièmement, les thermomètres ordinaires ne permettent pas de mesures à des profondeurs plus grandes que 30 cm environ. Pour remédier à ces inconvénients, nous avons construit des thermomètres électriques à thermistors. L'élément sensible est une résistance NTC "Philips", montée dans une capsule en aluminium, dont la valeur à 25°C est 10 K Ω et le coefficient de variation de résistance en fonction de la température est -4,95 % par °C à 25°C.

Dans nos thermomètres, la résistance NTC est montée à l'extrémité d'un tube en P.V.C. de 10 mm de diamètre externe, et 6 mm de diamètre interne. La longueur du tube est variable, allant de 10 à 150 cm. La résistance NTC est connectée à une ligne qui passe à l'intérieur du tube et qui, hors de celui-ci, a une longueur de 1,5 m.

Pour mesurer la température, on enfonce le thermomètre jusqu'à ce que son extrémité soit à la profondeur voulue puis, après avoir laissé le thermomètre prendre la température du milieu, on mesure la valeur de la résistance NTC avec un pont de Wheatstons. Nous avons utilisé un appareil "Tettex" type 2101, précision $\pm 0,5$ %.

Dans des tables d'étalonnage que nous avons établies pour chaque thermomètre, on peut lire à quelle température correspond la résistance que l'on a mesurée.

Nous n'avons pas pu déterminer la précision de l'ensemble du système de mesure, mais nous estimons qu'elle est environ $\pm 0,5$ °C.

Le système complet est très robuste, et n'a jamais eu de pannes. Son fonctionnement nous a donné toute satisfaction.

Anémomètre thermique à thermistor "Lambrecht" no 641 N : Cet appareil présente l'avantage d'être utilisable pour mesurer des vitesses de vent très faibles, puisque son domaine de mesures s'étend de 0,02 m/sec. à 5 m/sec.

L'anémomètre à thermistor "Lambrecht" fonctionne selon le principe suivant : l'élément sensible est un thermistor en forme de perle de 1 mm de diamètre environ. Ce thermistor est échauffé à environ 200°C par un courant électrique qui, simultanément, permet de mesurer sa résistance ohmique. Placé dans un courant d'air dont on désire mesurer la vitesse, le thermistor est refroidi, et sa résistance augmente. L'importance du refroidissement est en relation avec la vitesse de l'air, et la mesure de l'augmentation de résistance, traduite sur une échelle adéquate, donne directement la vitesse de l'air en m/sec.

La température de l'air influence la mesure, et l'appareil est construit pour permettre une lecture directe des vitesses, lorsque la température est de 20°C. Pour des températures différentes, comprises entre -30 et +100°C, on doit utiliser des courbes de correction qui donnent la vitesse réelle en fonction de la vitesse lue et de la température.

L'élément sensible est monté à l'extrémité d'un support métallique de 30 cm de longueur, et de 6 mm de diamètre. Ce support est relié à l'appareil de mesure par une ligne de 2,5 m de longueur. Cet anémomètre permet donc des mesures dans des espaces restreints et, par exemple, très près du sol. L'appareil n'indique pas la direction du vent, et n'est pas sensible à celle-ci.

Pratiquement, nous avons eu de grandes difficultés à utiliser notre anémomètre thermique. En raison de sa grande sensibilité et de sa faible inertie, il mesure et indique toutes les fluctuations de la vitesse du vent, de sorte que l'aiguille oscille en permanence, en couvrant une très large plage de vitesses. Nous avons essayé de faire des mesures brèves, à intervalles réguliers, pour obtenir une distribution statistique des vitesses, mais le procédé est peu pratique et laisse place à des appréciations subjectives au moment de la lecture. La meilleure solution serait de joindre un intégrateur à l'appareil de mesure. Il serait alors possible de déterminer des vitesses moyennes précises sur des périodes de mesure choisies à volonté.

3.3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.3.1. Comparaison des périodes estivales, de 1973 à 1977, à partir des données de la station météorologique de la Brévine.

Nous appelons "période estivale" la période pendant laquelle on peut trouver des Tabanides adultes ou des nymphes. Cette période, qui ne correspond pas exactement à l'été astronomique, comprend les mois de mai, juin, juillet et août. Pendant cette période, la vie des Tabanides au stade imaginal est directement dépendante des facteurs météorologiques classiques déterminant le climat régional. Les données de la station météorologique de la Brévine fournissent un excellent moyen de comparer les conditions météorologiques générales des saisons pendant lesquelles nous avons travaillé au Cachot. Ces données offrent l'avantage d'être systématiquement traitées par l'Institut suisse de météorologie, et ramenées à des ensembles de caractéristiques mensuelles permettant une comparaison aisée.

En dehors de la période estivale, les Tabanides sont uniquement à l'état de larves et, par conséquent, ils sont surtout sensibles à la température du sol, qui ne figure pas dans les mesures météorologiques classiques.

La température du sol est, dans notre cas, mal corrélée avec les autres facteurs météorologiques et, de plus, elle est très sensible aux conditions locales. Une analyse des données de la station météorologique de la Brévine pendant l'année complète ne nous paraît donc pas justifiée.

Pour effectuer nos comparaisons, nous avons choisi un ensemble de caractères météorologiques mensuels susceptibles de jouer un rôle dans la vie des Tabanides, puis nous avons porté ces caractères pour les 5 années considérées dans 4 tableaux correspondant aux mois de mai, juin, juillet et août. Cet ensemble forme la figure 3-11 dans laquelle nous pouvons comparer, mois par mois, les caractéristiques des années 1973 à 1977.

Pour comparer globalement les saisons entre elles, nous avons extrait les caractéristiques principales de la figure 3-11 et porté ces valeurs sur les graphes qui forment la figure 3-12.

Chaque graphe donne la variation d'un caractère météorologique au cours des 4 mois d'une période estivale, et les graphes correspondant aux 5 périodes considérées sont placés côte à côte pour permettre une comparaison visuelle. Les figures 3-11 et 3-12 donnent des résultats condensés qui sont assez clairs pour ne pas nécessiter de commentaires, et qui ne peuvent guère être résumés.

Les valeurs de ces figures seront reprises au chapitre 8, où nous essayerons de les rattacher à des éléments de la biologie des Tabanides adultes.

3.3.2 Comparaison des périodes estivales, de 1974 à 1977, à partir des données mesurées au Cachot.

a). Température de l'air à 1,5 m de hauteur.

Les données que nous analyserons ici proviennent du thermomètre "Grant", placé près de l'enregistreur, dans l'Encoche Marquet. En raison de l'énorme travail que représente le dépouillement de ces mesures, nous avons limité notre comparaison aux mois de juin et juillet, seuls mois pendant lesquels l'activité des Tabanides est importante. Pour des raisons pratiques, (dates de début des mesures, pannes), les durées comparées ne sont pas toujours identiques, mais ceci ne perturbe pas trop la comparaison.

Pour comparer nos résultats, nous avons considéré les températures enregistrées chaque heure, en prenant séparément la période diurne et la période nocturne :

Période diurne : de 7h à 19 h

Période nocturne : de 20h, le soir précédent, à 6h.

Dans chacune de ces périodes, nous avons groupé les températures en classes de 1°C, pratiquement ... -0,49 à + 0,50; 0,51 à 1,50; 1,51 à 2,50; etc, la lecture de la bande enregistrée donnant les 1/2 degrés. Nous avons ensuite calculé la somme des fréquences quotidiennes pour le mois de juin, puis pour le mois de juillet. Nous avons représenté graphiquement les résultats sous forme de polygones de fréquence :

Légende :	Abréviations
Température moyenne (°C)	M_{Tm}
Moyenne des températures maximales quotidiennes (°C)	M_{Tx}
Moyenne des températures minimales quotidiennes (°C)	M_{Tn}
Nombre de jours avec $T_{moy} \geq 5^{\circ}C$	N_{Tm5+}
" $T_{moy} \geq 10^{\circ}C$	N_{Tm10+}
" $T_{min} < 0^{\circ}C$	N_{Tn0-}
" $T_{max} \geq 25^{\circ}C$	N_{Tx25+}
" $T_{max} \geq 30^{\circ}C$	N_{Tx30+}
Humidité relative moyenne (% H.R.)	$M_{H.R.}$
Précipitations (07 h - 07 h) (mm)	P
Nombre de jours avec précipitations supérieures à 0,3 mm	$N_{P0,3+}$
" 1 mm	N_{P1+}
" 10 mm	N_{P10+}
Nombre de jours avec orage proche	O_{pr}
Nombre de jours avec orage proche et lointain	O_{pr+1}
Nébulosité moyenne en octas	M_{Ne}
Nombre de jours avec $Ne < 20\%$ (jours clairs)	N_{Ne20-}
" $Ne > 80\%$ (jours sombres)	N_{Ne80+}
Force moyenne du vent en noeuds *	M_v

* 1 noeud = 0,5 m/sec = 1,8 km/h.

Fig. 3-11 b CARACTERISTIQUES METEOROLOGIQUES MENSUELLES
 MEASUREES A LA STATION DE LA DREVINE.

	Mars					Juin					Juillet					Août				
	1973	1974	1975	1976	1977	1973	1974	1975	1976	1977	1973	1974	1975	1976	1977	1973	1974	1975	1976	1977
	M_{Tm}	9,2	6,8	7,6	8,7	7,6	12,1	10,2	10,3	13,5	11,1	13,2	12,7	14,1	14,9	13,3	14,7	14,1	14,5	12,2
M_{Tx}	15,2	12,3	13,1	15,3	13,2	17,7	15,7	15,7	20,9	16,5	18,7	18,7	20,4	21,4	18,8	21,5	20,2	20,1	19,1	17,7
M_{Tm}	2,0	0,6	1,4	1,3	1,4	5,2	3,3	4,1	1,9	5,9	6,8	5,3	6,4	6,9	7,4	7,5	6,9	7,9	3,9	6,1
N_{Tm5+}	27	20	27	27	23	30	29	28	29	30	31	31	31	31	31	31	31	31	31	31
N_{Tm10+}	13	7	6	11	9	21	18	17	25	21	27	28	28	27	30	30	27	28	27	30
N_{Tm0-}	9	14	10	14	9	-	5	5	4	1	-	-	-	-	-	-	1	-	6	-
N_{Tx25+}	-	-	-	-	-	1	-	-	8	-	1	1	3	9	2	6	7	8	1	-
N_{Tx30+}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
$M_{H.H.}$	78	78	84	74	81	77	72	81	62	78	81	70	74	74	75	78	76	79	76	80
P	103,6	152,4	98,5	61,3	112,3	189,6	116,8	141,2	35,0	230,0	124,3	81,1	81,4	176,3	212,0	105,6	101,9	135,8	81,8	129,9
$N_{P0,3+}$	18	18	15	13	19	14	12	17	3	18	18	12	9	19	19	14	13	14	12	14
N_{P1+}	16	16	14	11	15	14	10	16	2	16	15	11	9	15	17	13	12	14	12	14
N_{P10+}	4	5	4	2	4	6	5	4	1	9	5	2	3	8	8	4	5	6	1	6
O_{Pr}	7	5	3	2	2	4	2	6	1	7	2	-	3	10	7	6	5	5	1	5
O_{Pr+1}	8	5	5	6	7	9	3	8	4	7	10	1	7	14	7	13	8	10	7	5
M_{Ne}	4,4	4,9	5,2	3,4	4,9	4	4,5	4,8	2,1	5,5	4,7	3,8	3,8	4,3	4,9	3,6	4,2	4,6	3,4	4,7
N_{Ne20-}	5	6	5	13	4	7	8	6	17	3	7	12	9	7	5	10	9	7	11	4
N_{Ne80+}	7	11	13	6	7	8	7	9	3	13	9	8	6	8	11	8	11	13	8	10
M_V	5,3	4,8	4,5	1,9	4,8	5,9	5,2	4,3	1,9	5,8	6,5	4,6	3,6	3,1	2,9	4,3	3,8	3,6	2,8	3,0

Fig. 3-12 CARACTERISTIQUES METEOROLOGIQUES MENSUELLES DONNEES PAR LA STATION DE LA BREVINE
 Légende: voir fig. 3-11

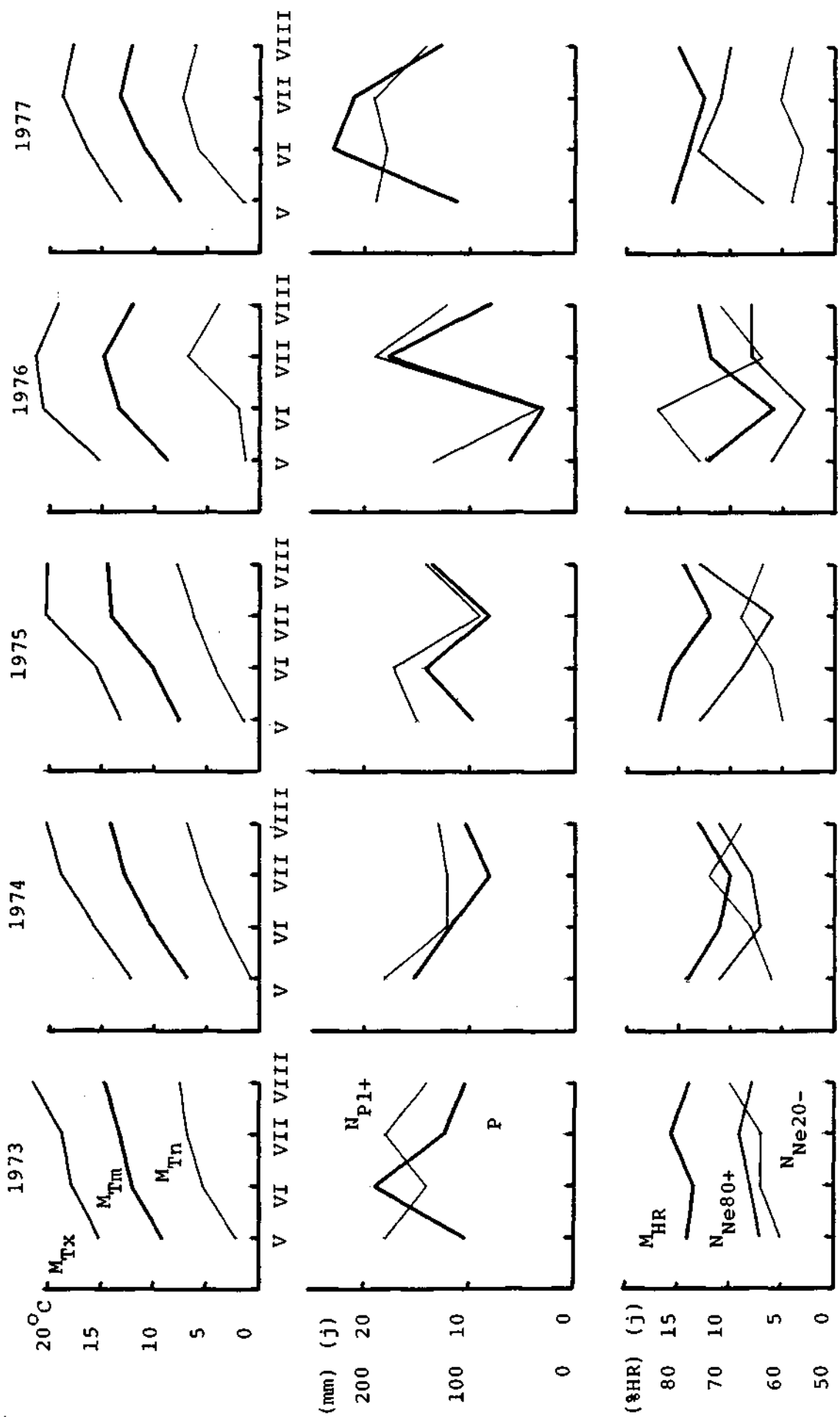


Figure 3-13	Températures diurnes,	juin,	1974 - 1977
Figure 3-14	"	juillet,	"
Figure 3-15	Températures nocturnes,	juin,	"
Figure 3-16	"	juillet,	"

Dans la figure 3-13, concernant le mois de juin, on voit immédiatement que 1976 se distingue très nettement des autres années par ses fréquences maximales pour des températures supérieures à 20°C . Inversement, 1977 montre ses maxima à des températures basses, à 10 et 15°C . 1975 se trouve dans une situation intermédiaire, avec ses maxima à 13 et 18°C . 1974 possède un maximum plutôt bas, à 14°C , surtout si l'on considère que seuls les dix derniers jours du mois ont été enregistrés.

La figure 3-14 montre qu'en juillet on observe, au cours des années, une répartition plus régulière des températures qu'en juin. On constate toutefois que 1976 possède des fréquences très faibles de températures inférieures à 14°C , alors que 1977 possède, entre 13 et 17°C , des fréquences très supérieures à la moyenne.

Pour les températures nocturnes en juin, la figure 3-15 montre une structure inverse de celle qu'on observe pour les températures diurnes: 1976 possède ses fréquences maximales aux températures basses, alors que 1977 et 1974 montrent un maximum marqué aux températures élevées. 1975 occupe, à nouveau, une position intermédiaire.

La symétrie que l'on observe entre les températures diurnes et les températures nocturnes s'explique par le fait que, par période de beau temps, on a une température diurne élevée mais, par contre, une température nocturne basse en raison du rayonnement de l'atmosphère qui est faible par ciel clair. Lorsque la nébulosité est élevée, la différence entre la température diurne et la température nocturne est moins marquée. Au mois de juillet, selon la figure 3-16, on observe une distribution assez irrégulière des températures nocturnes, qui ne correspond pas bien à ce que nous avons constaté en juin. Les maxima aux températures élevées constatés en 1976 et 1977 sont dus, en partie, aux orages après lesquels les nuits peuvent être chaudes. On notera que, inversement, en 1974, on observe des maxima aux températures basses et,

Fig. 3-13 POLYONES DE FREQUENCES DE TEMPERATURES DIURNES MOYENNES, JUIN 1974-1977

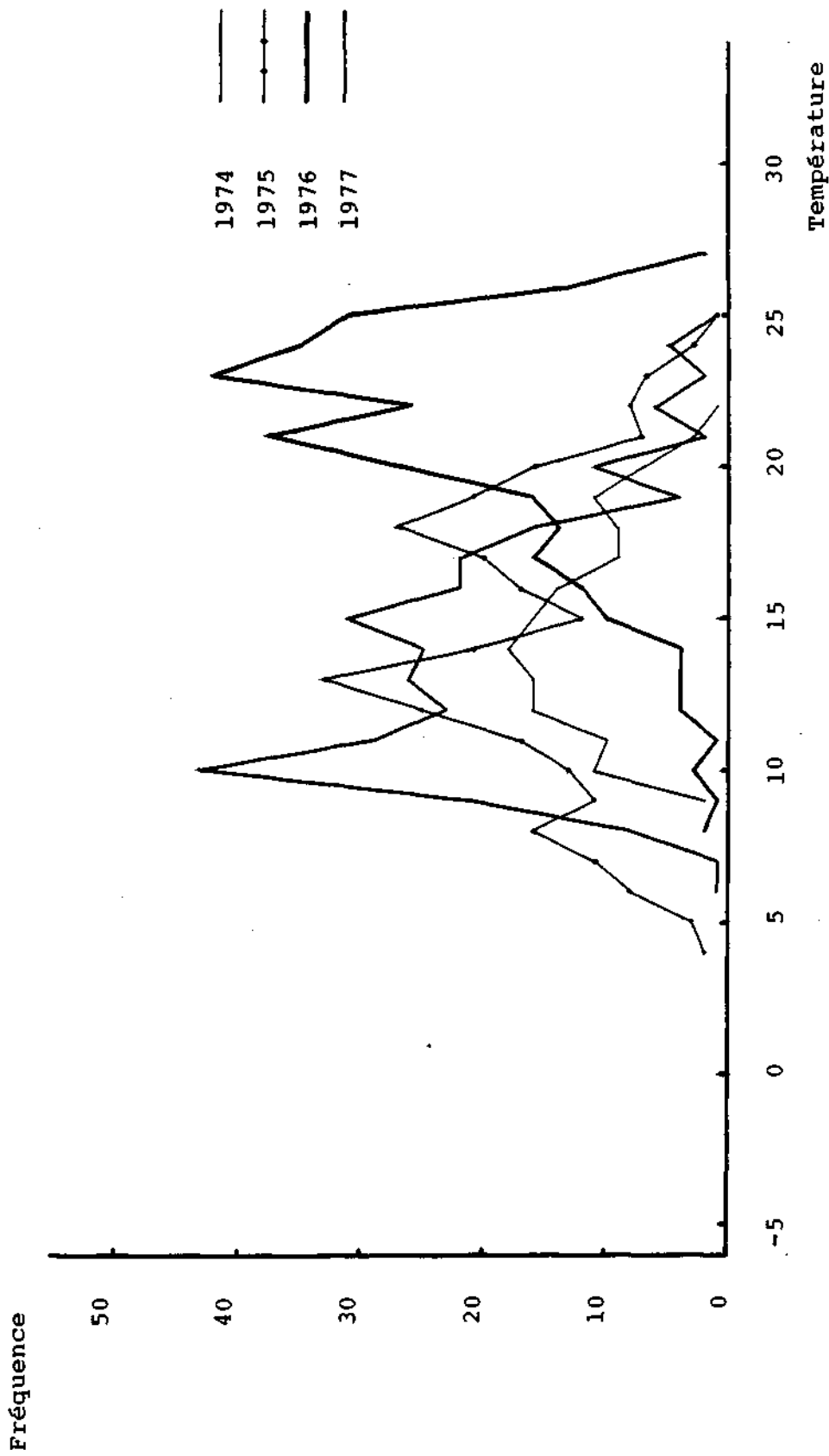


Fig. 3-14 POLYONES DE FREQUENCES DE TEMPERATURES DIURNES MOYENNES, JUILLET 1974-1977

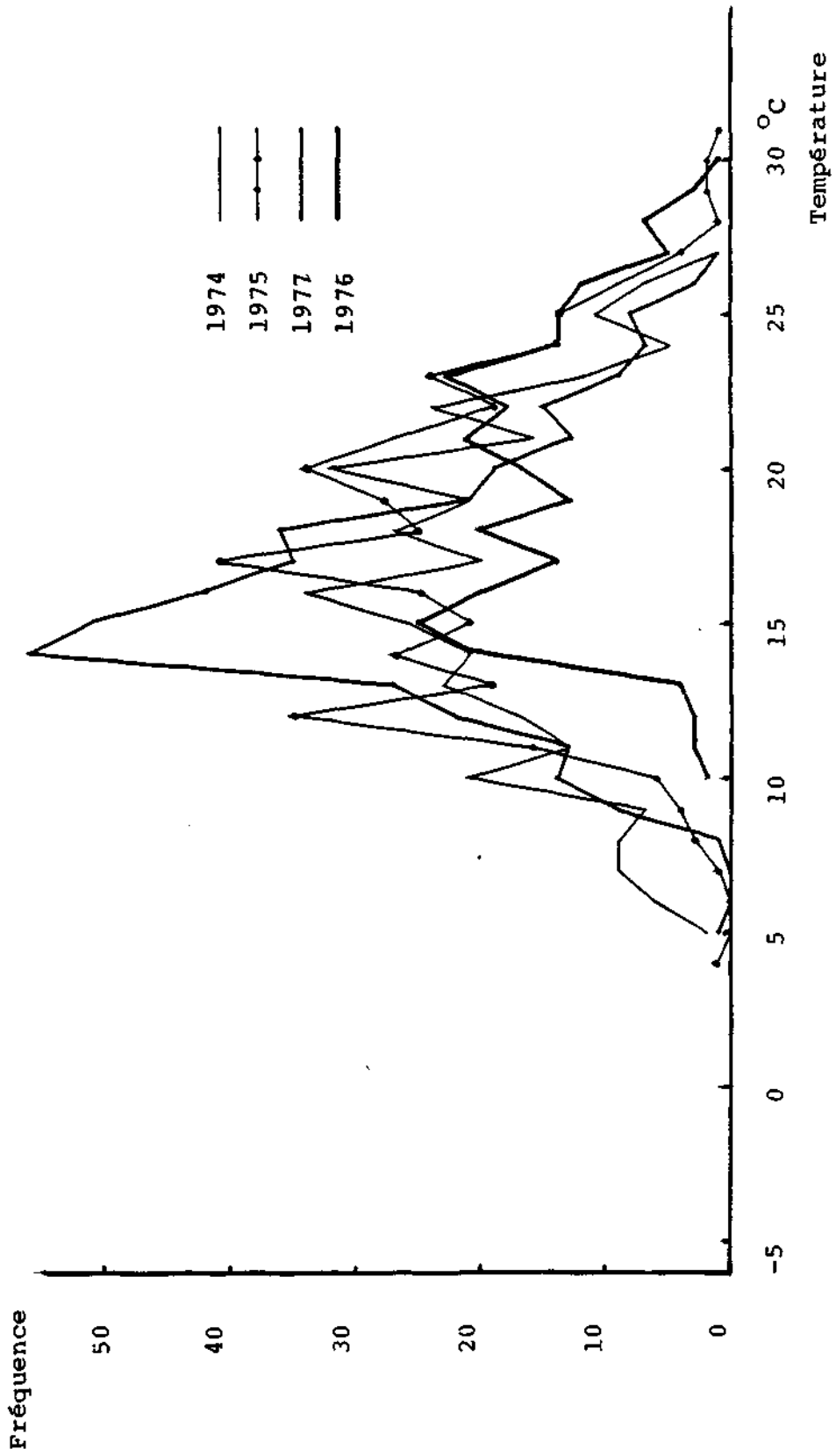
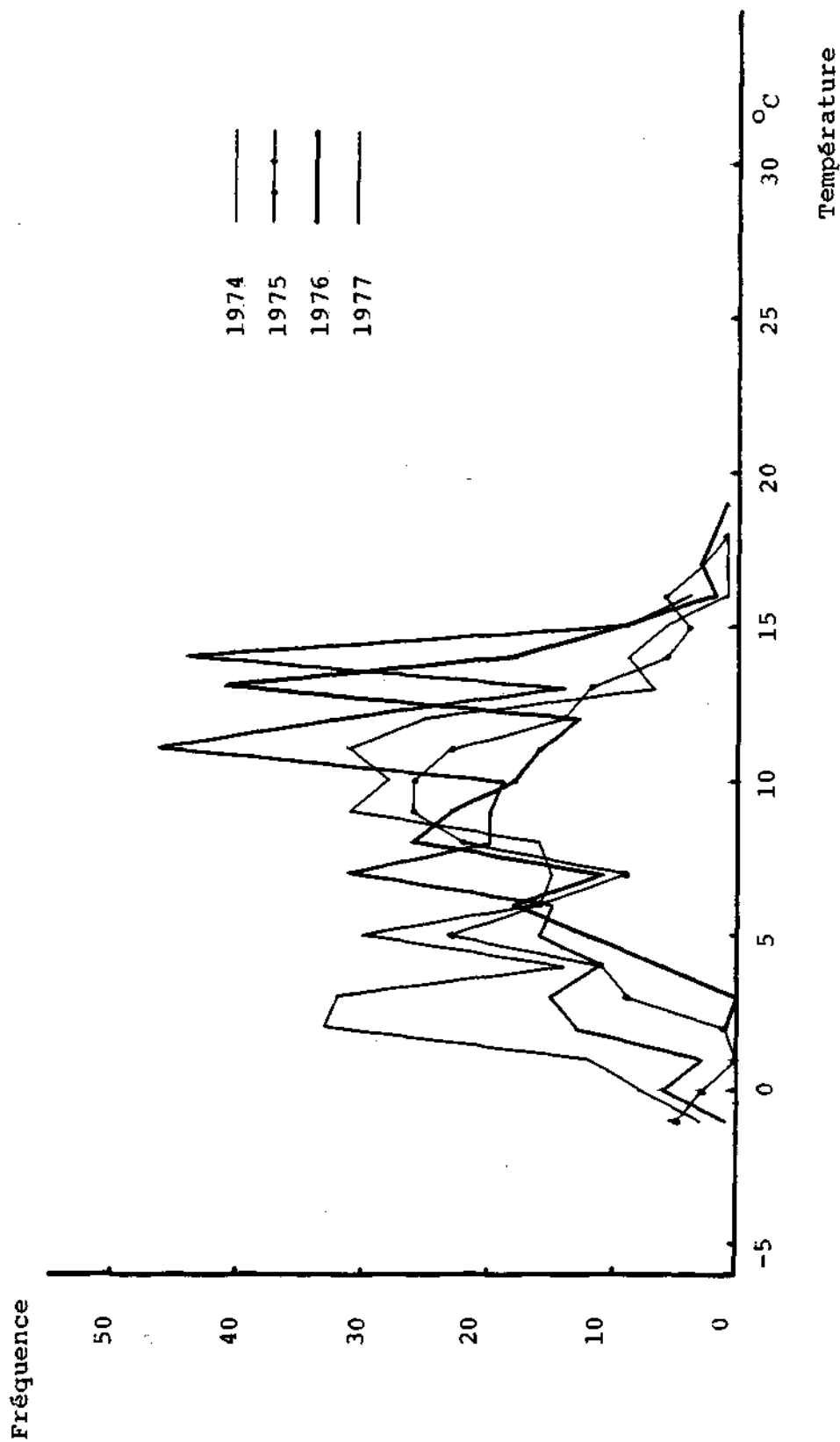


Fig. 3-15 POLYONES DE FREQUENCES DE TEMPERATURES NOCTURNES MOYENNES, JUIN 1974-1977



Fig. 3-16 POLYGOINES DE FREQUENCES DE TEMPERATURES NOCTURNES MOYENNES, JUILLET 1974-1977



précisément, très peu d'orages.

D'une manière générale, nos enregistrements n'apportent pas de renseignements totalement nouveaux par rapport aux données de la station météorologique de la Brévine. Toutefois, l'enregistrement des températures, heure par heure, et la séparation des périodes diurnes et nocturnes permettent une comparaison plus précise des années considérées.

Remarque : nous avons établi une estimation de la température diurne au Cachot, à partir des trois données quotidiennes enregistrées à la station météorologique de la Brévine. Ceci nous a permis de calculer des températures diurnes pendant les périodes où l'enregistreur "Grant" ne fonctionnait pas.

Notre estimation se présente ainsi :

$$T_{7-19} = \frac{T_7 + 4 T_{13} + T_{19}}{6}$$

T_7 , T_{13} , T_{19} = Température mesurée à 7, 13 et 19 heures, à la Brévine.

Nous avons expérimenté d'autres méthodes où " T_{13} " était pondéré par 2 ou par 3 au lieu de 4, mais, par rapport aux valeurs enregistrées au Cachot, elles donnaient des erreurs plus grandes. En comparant la température mensuelle moyenne de juillet 1975, calculée par notre estimation selon les données de la Brévine, avec la moyenne calculée selon les enregistrements horaires au Cachot, nous obtenons les chiffres suivants :

La Brévine T_{moy} = 17,81 Ecart-type = 3,52

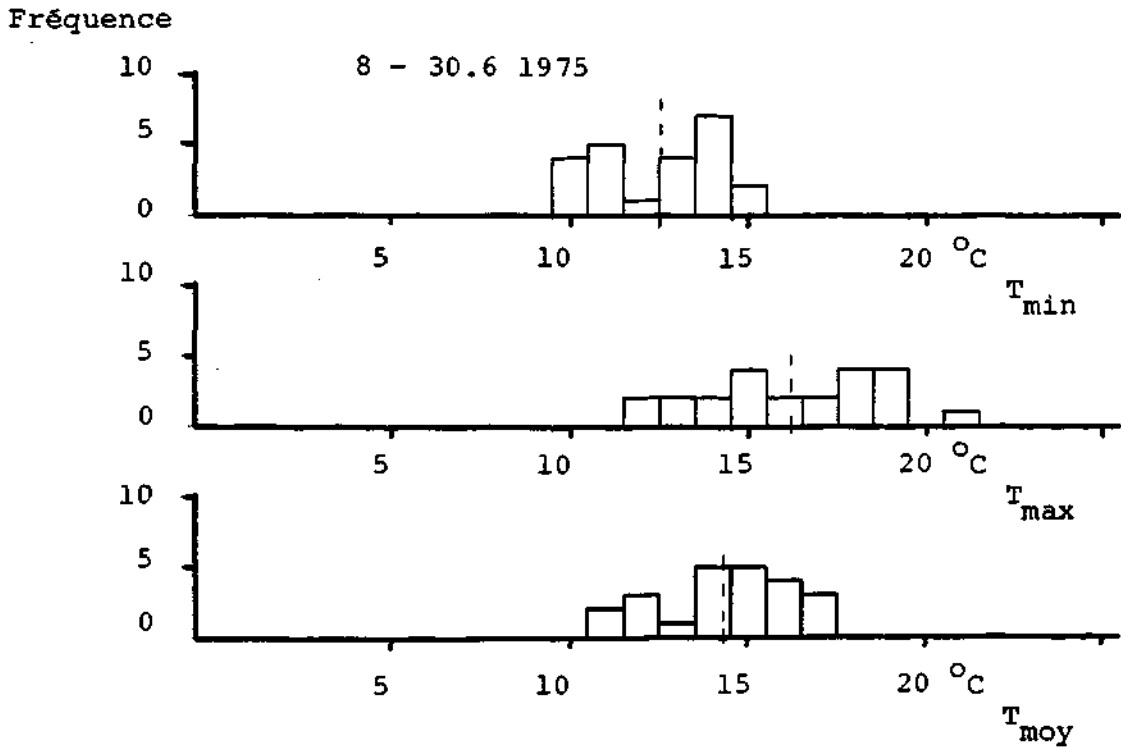
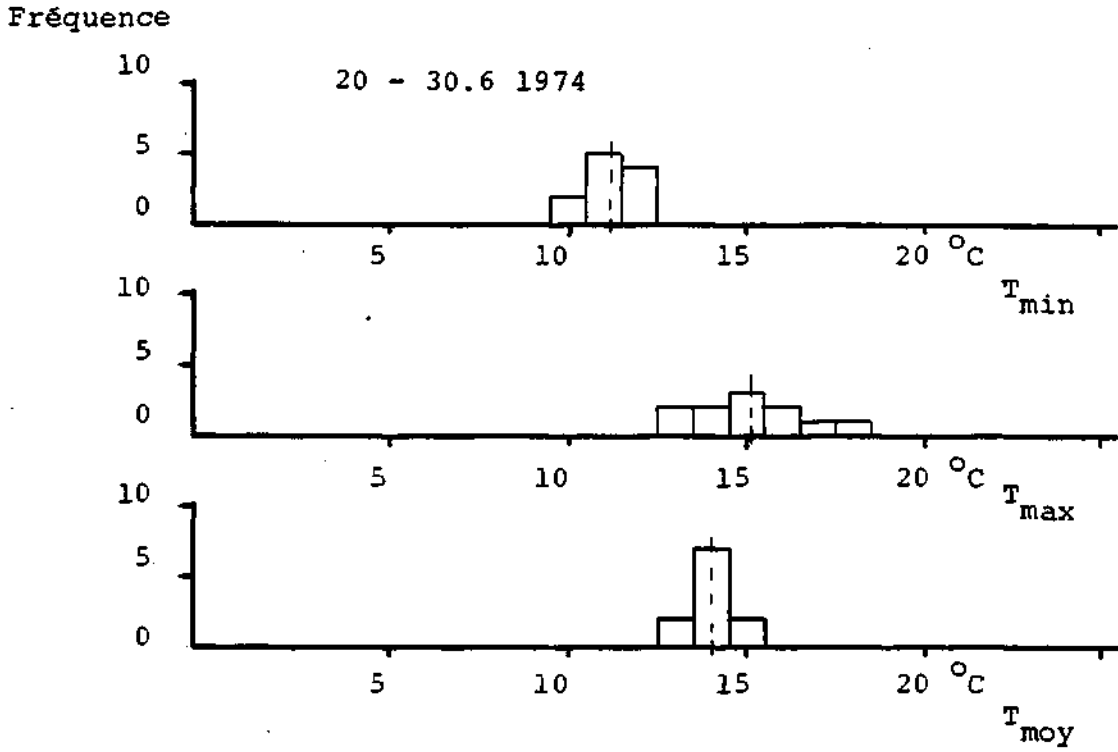
Le Cachot T_{moy} = 17,81 Ecart-type = 3,90

χ^2 Le Cachot/La Brévine = 2,40 (avec $n = 31$)

b). Température du sol à 5 cm de profondeur

Les mesures analysées ici proviennent d'un thermomètre "Grant", placé dans le sol, près de l'enregistreur, dans l'Encoche Marguet. L'examen des mesures montre que la température du sol varie généralement très régulièrement au cours d'une journée. L'amplitude de cette variation est limitée, et on peut calculer la température moyenne quotidienne avec une erreur très faible, en prenant la moyenne entre la température maximale et la température minimale atteintes, au cours d'une journée (allant de 1 à 24 heures). Pour comparer nos différentes années, nous avons tout d'abord relevé les températures maximales et minimales atteintes chaque jour, puis calculé les températures moyennes quotidiennes. Ces trois températures ont été groupées dans des classes de 1°C , dont les limites pratiques étaient $0,51 - 1,50$; $1,51 - 2,50$; etc. (Les températures maximales et minimales étaient lues au $1/2$ degré et la température moyenne calculée en $1/10$ de degré). Pour chaque classe de température, nous avons calculé la fréquence absolue pour le mois de juin et pour le mois de juillet. Les résultats sont représentés dans les figures 3-17 et 3-18, sous forme d'histogrammes. Dans ces figures, nous avons également indiqué les températures moyennes correspondant à chaque graphe. Dans la figure 3-17, pour le mois de juin, nous voyons que les distributions des températures moyennes sont très semblables, sauf pour 1975, où l'amplitude des variations est plus grande et la moyenne générale (= moyenne des températures moyennes) plus élevée que les autres années. Si l'on considère les températures maximales, 1975 se distingue à nouveau par une distribution plus étalée, et avec une moyenne plus élevée que les autres années.

Fig. 3-17a HISTOGRAMMES DES TEMPERATURES QUOTIDIENNES DU SOL A 5 CM DE PROFONDEUR, JUIN 1974-1975



Valeur moyenne

Fig. 3-17b HISTOGRAMMES DES TEMPERATURES QUOTIDIENNES DU SOL A 5CM DE PROFONDEUR, JUIN 1976-1977.

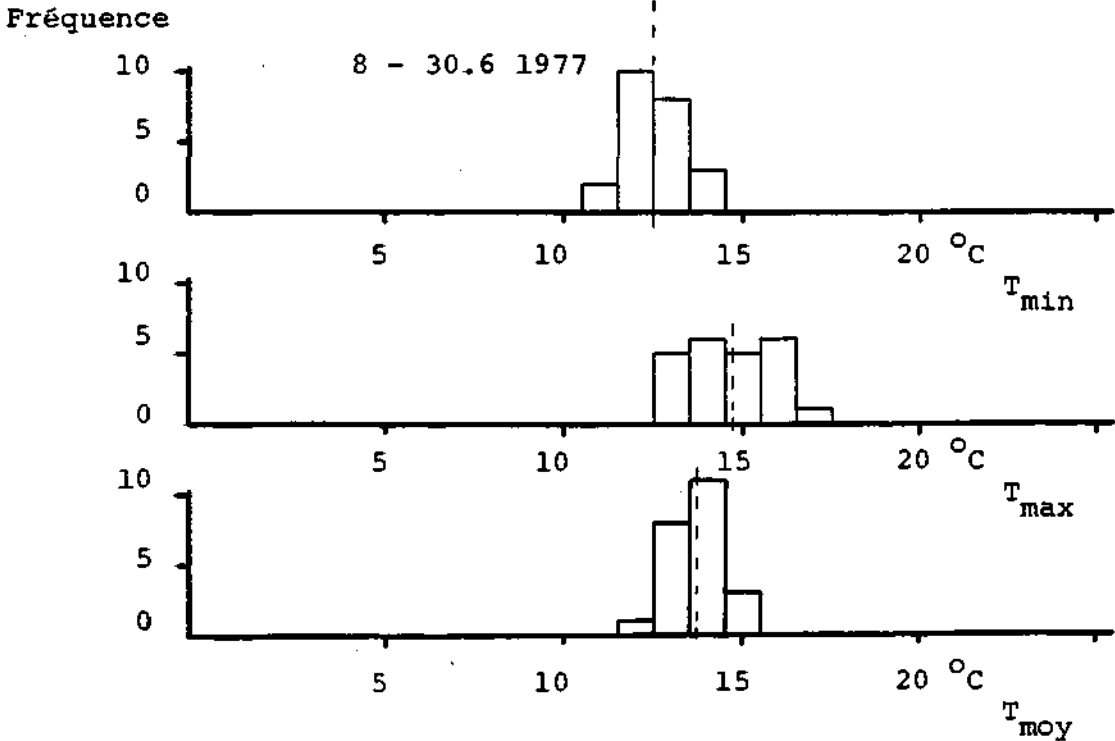
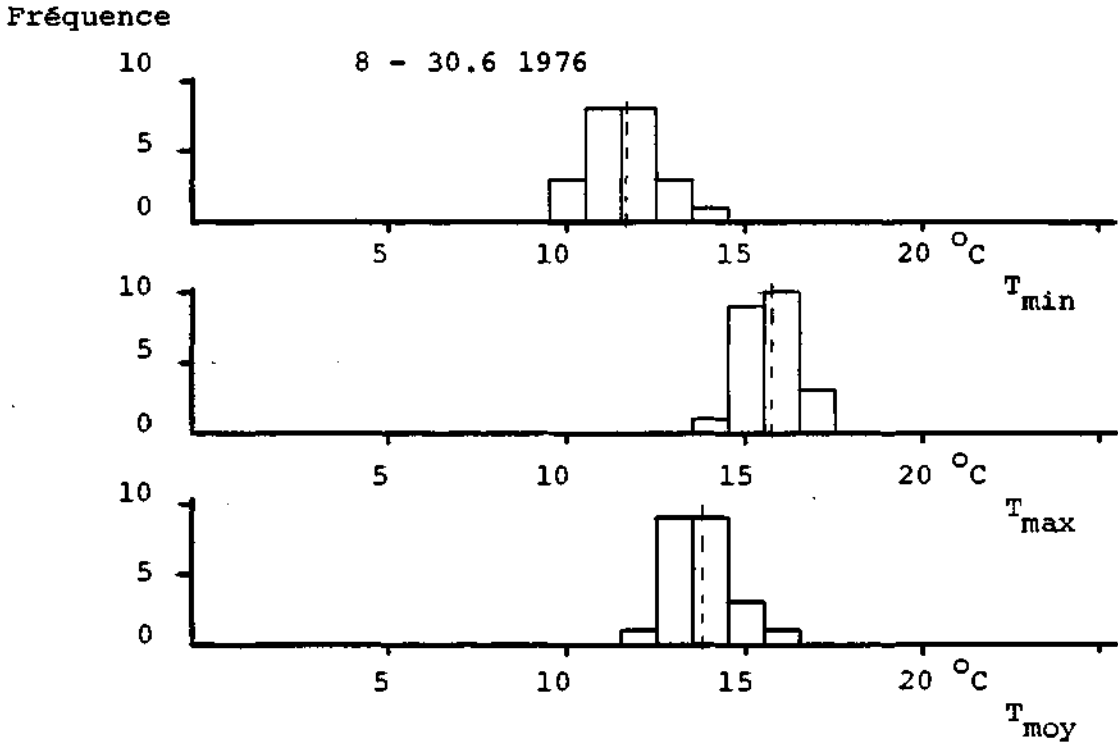


Fig. 3-18a HISTOGRAMMES DES TEMPERATURES QUOTIDIENNES DU SOL A 5CM DE PROFONDEUR, JUILLET 1974-1975

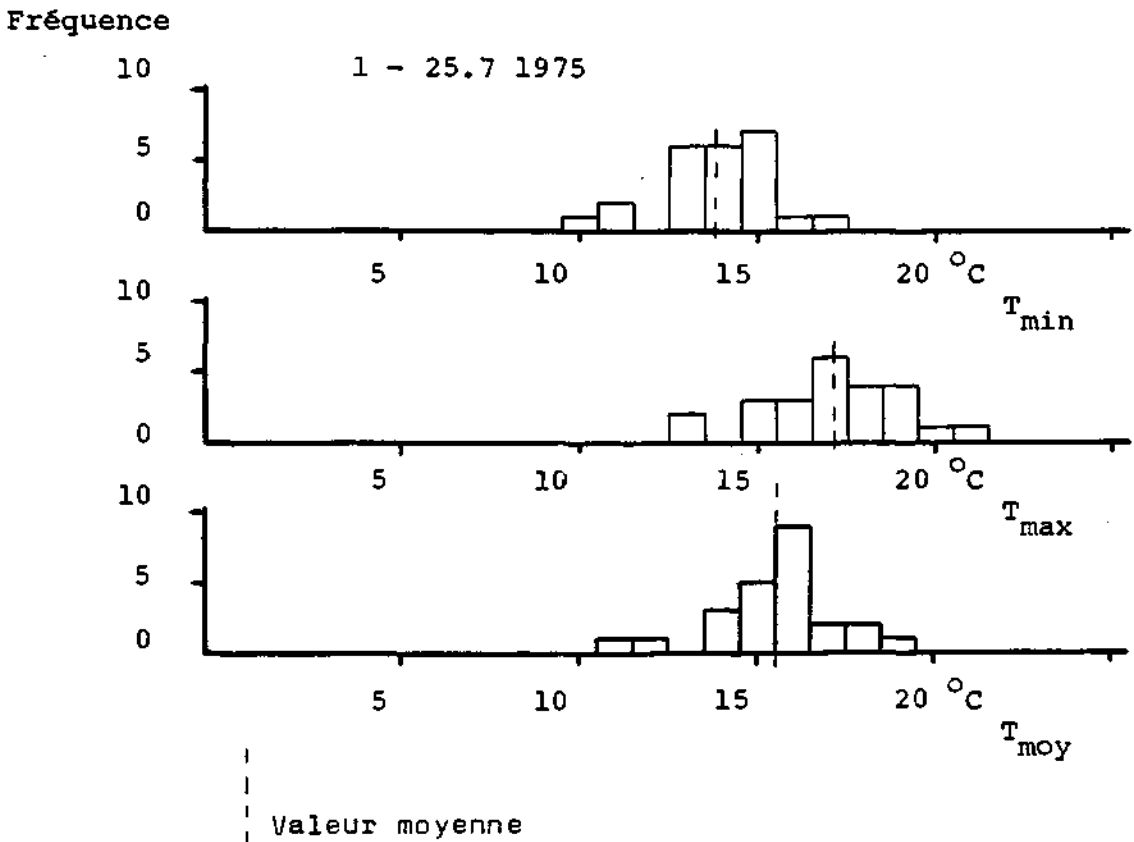
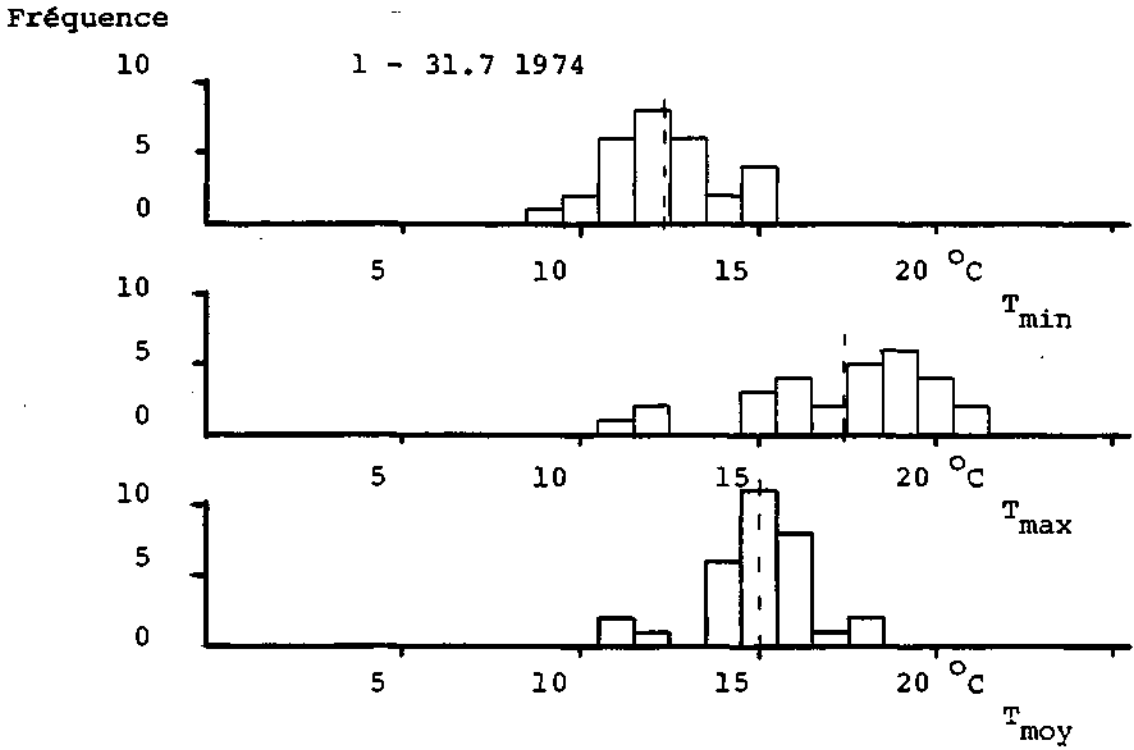
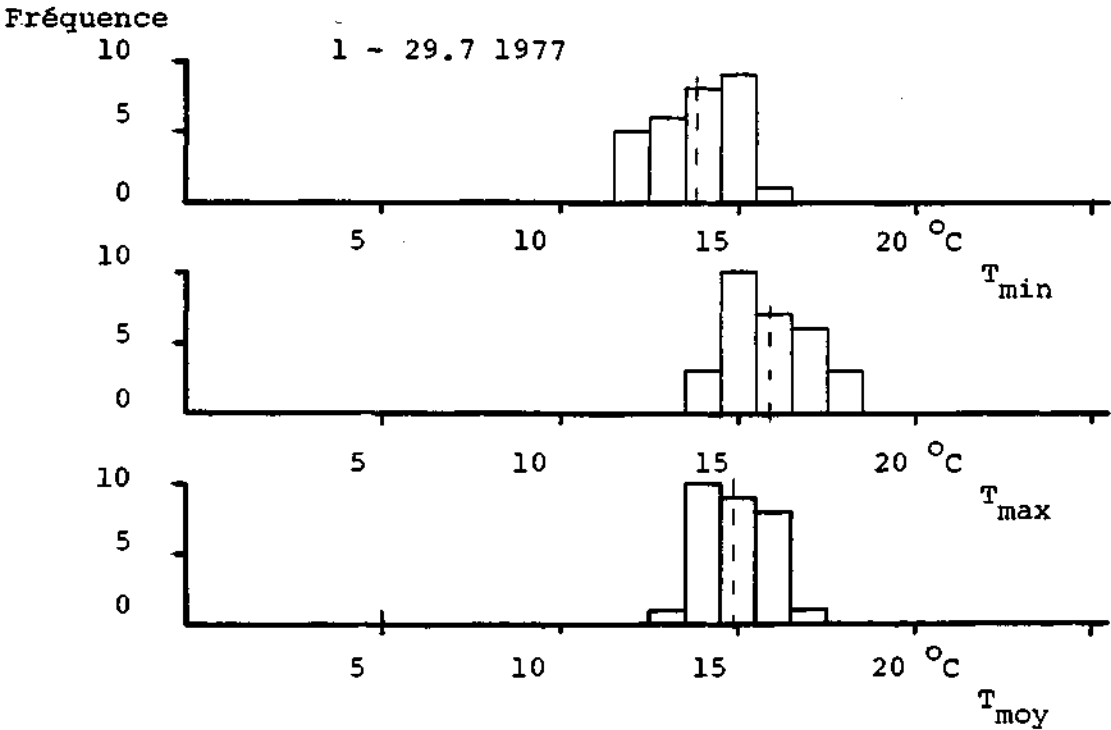
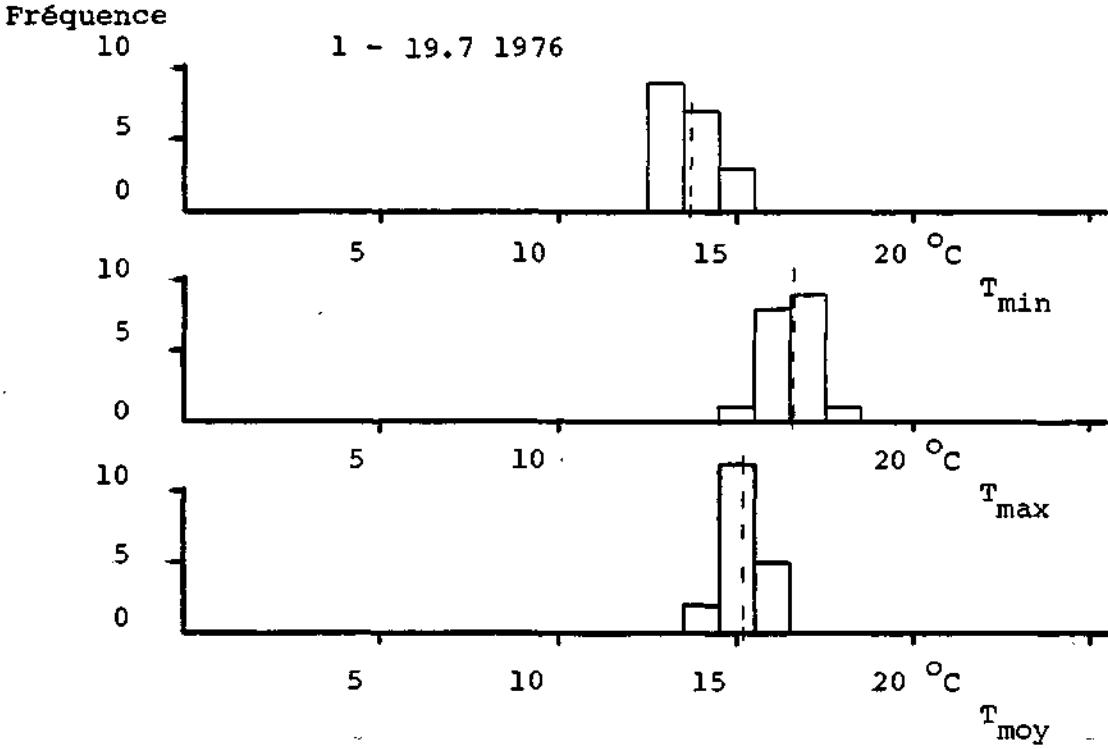


Fig. 3-18b HISTOGRAMMES DES TEMPERATURES QUOTIDIENNES DU SOL A 5 CM DE PROFONDEUR, JUILLET 1976-1977.



Pour les températures minimales, 1974 et 1976 ont les moyennes les plus basses, alors que 1975 et 1977 ont des moyennes plus élevées et identiques. 1975 montre, à nouveau, la distribution la plus élevée.

Il est important de remarquer qu'en 1976, où l'ensoleillement est maximum, et la température de l'air la plus élevée, on n'observe pas la température du sol la plus haute. La moyenne générale la plus élevée est obtenue en 1975, qui n'est pas une année particulièrement chaude. C'est, par contre, une année où les conditions météorologiques sont instables, ce qui est montré par la structure plus ou moins bimodale de la distribution des températures diurnes et nocturnes de l'air. (Figures 3-13 et 3-15)

Ceci explique la distribution étalée des températures du sol, mais non la valeur élevée de la moyenne obtenue en 1975. Au mois de juillet (figure 3-18), on constate que les moyennes générales sont très proches les unes des autres. En 1974 et 1975, toutes les distributions sont plus étalées qu'en 1976 et 1977. 1974 montre la moyenne des maxima la plus élevée, ce qui ne correspond pas aux températures diurnes de l'air observées dans la figure 3-14. 1974 montre également la moyenne des minima la plus basse, ce qui correspond aux températures nocturnes données dans la figure 3-16.

En conclusion, la température moyenne du sol à 5 cm de profondeur est très constante d'une année à l'autre. L'amplitude des variations quotidiennes présente des différences plus marquées. Il n'existe pas une corrélation évidente entre les températures de l'air et les températures du sol. Nous avons essayé de trouver une explication à l'absence de corrélation entre la température de l'air et la température du sol, en supposant que l'état de ce dernier n'était pas constant et que, selon la proportion d'eau qu'il contenait, il conduisait et emmagasinait plus ou moins bien la chaleur. Nos essais d'explication basés sur les théories classiques exposées par GEIGER (1961) n'ont pas abouti. Il est vraisemblable que l'état du sol ne joue qu'un rôle secondaire, et que le facteur principal est le bilan énergétique à la surface du sol. Malheureusement, nous ne possédons des mesures de rayonnement que pour 1977, et aucune donnée concernant l'évaporation.

c). Précipitations

Nous n'avons pas, au Cachot, relevé quotidiennement les précipitations, et le pluviographe n'indique, avec précision, que le nombre d'heures avec précipitations. Pour ces raisons, nous utiliserons les données de la station météorologique de la Brévine, en indiquant, accessoirement, les valeurs que nous avons mesurées au Cachot toutes les fois que nous avons vidé le réservoir totalisateur du pluviographe. La quantité totale de précipitations pendant une période joue surtout un rôle dans la vie des Tabanides en variant le niveau des surfaces d'eau, ce qui modifie l'habitat des larves. Nous avons donc indiqué, parallèlement aux précipitations, les variations de niveau du canal C11, que nous avons pris comme référence, de 1975 à 1977.

Les figures 3-19, 3-20, 3-21, 3-22 et 3-23 indiquent les précipitations quotidiennes de 1973 à 1977, et le niveau de C11 de 1975 à 1977. Chaque année, la période considérée va du 1er juin au 19 août.

La distribution des précipitations quotidiennes ne nécessite pas de commentaire particulier. Si l'on compare la somme des précipitations mensuelles enregistrées au Cachot et à la Brévine, on obtient les valeurs de la figure 3-24.

Fig. 3-24 Comparaison des précipitations (mm) au Cachot et à la Brévine.

	1975		1976		1977	
	19-27.6	1-31.7	7.6-30.6	1-31.7	10.6-30.6	6.7-31.7
Le Cachot	62,6	91,4	0	177,3	174,8	225,8
La Brévine	61,6	81,4	0,4	176,3	179	183,5

Il apparaît que, généralement, il n'existe pas de différences significatives entre le Cachot et la Brévine. La seule différence importante que l'on observe apparaît en juillet 1977, où les précipitations sont 20 % plus élevées au Cachot qu'à la Brévine. La similitude de la pluviosité de ces deux stations avait déjà été mentionnée par MATTHEY (1971).

Fig. 3-19 PRECIPITATIONS QUOTIDIENNES A LA STATION DE LA BREVINE, JUIN-AOÛT 1973

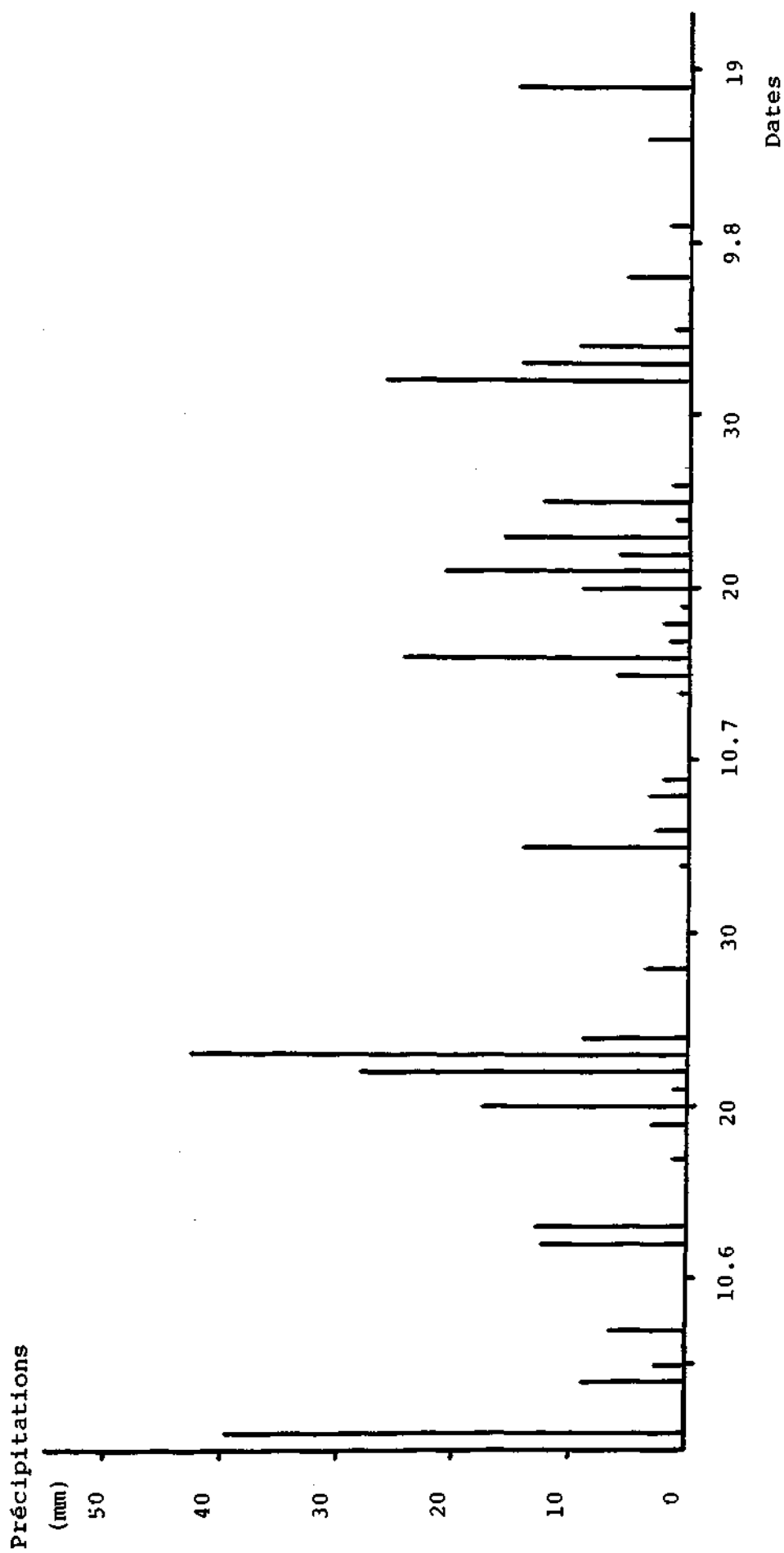


Fig. 3-20 PRECIPITATIONS QUOTIDIENNES A LA STATION DE LA BREVINE, JUIN-AOÛT 1974

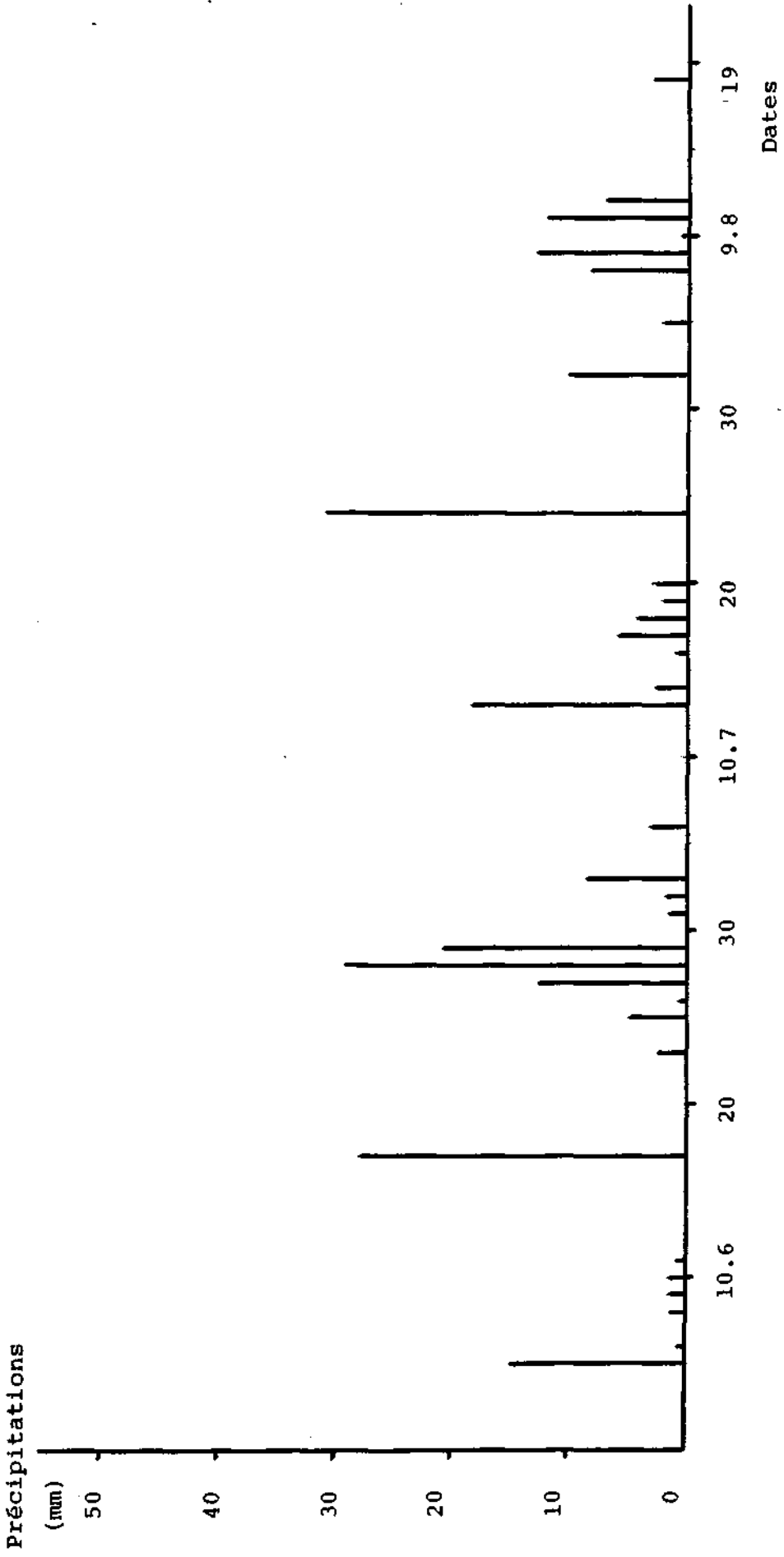


Fig. 3-21 PRECIPITATIONS QUOTIDIENNES A LA STATION DE LA BREVINE, NIVEAU DU CANAL C11,
 JUIN-AOÛT 1975.

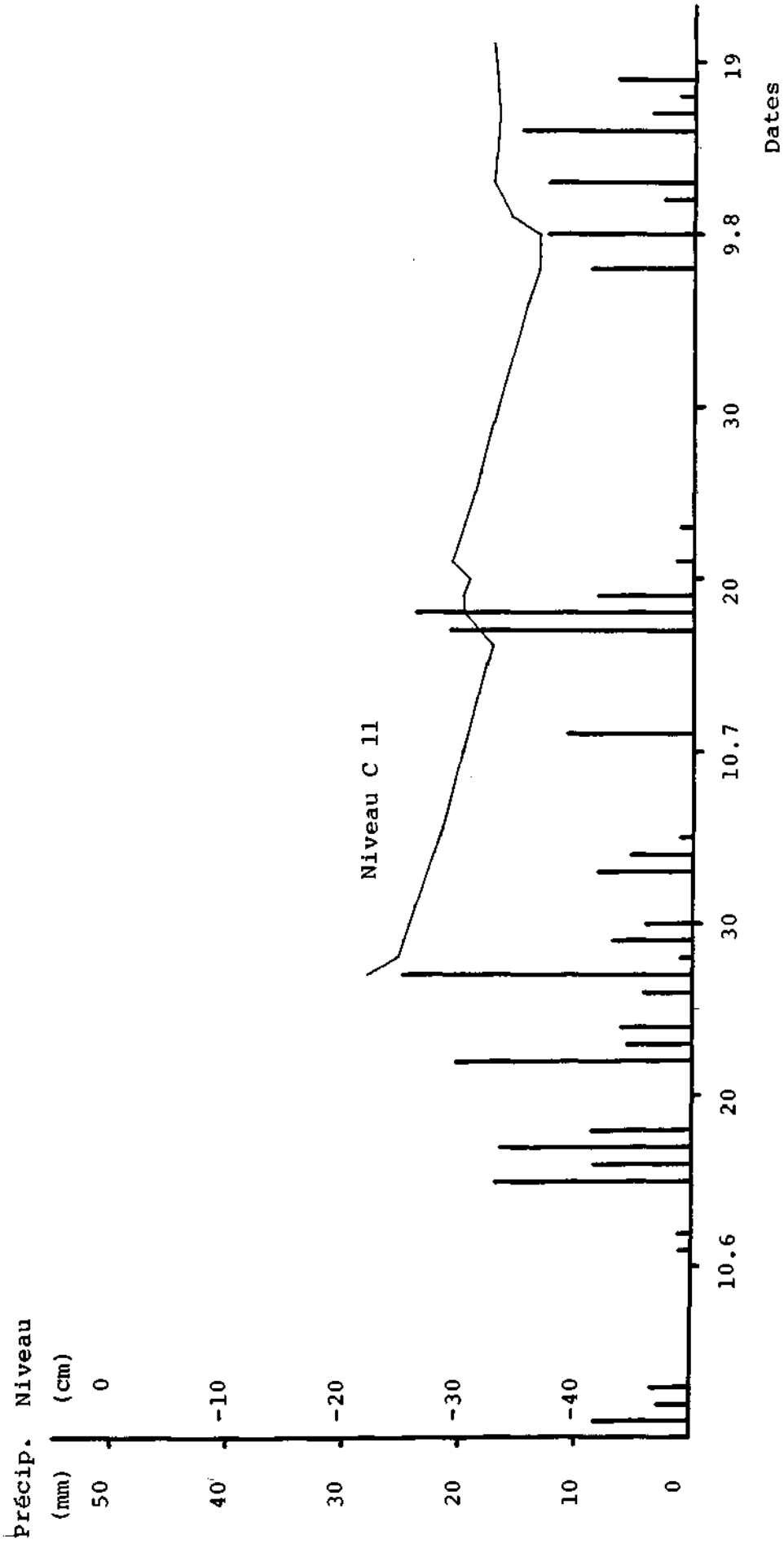
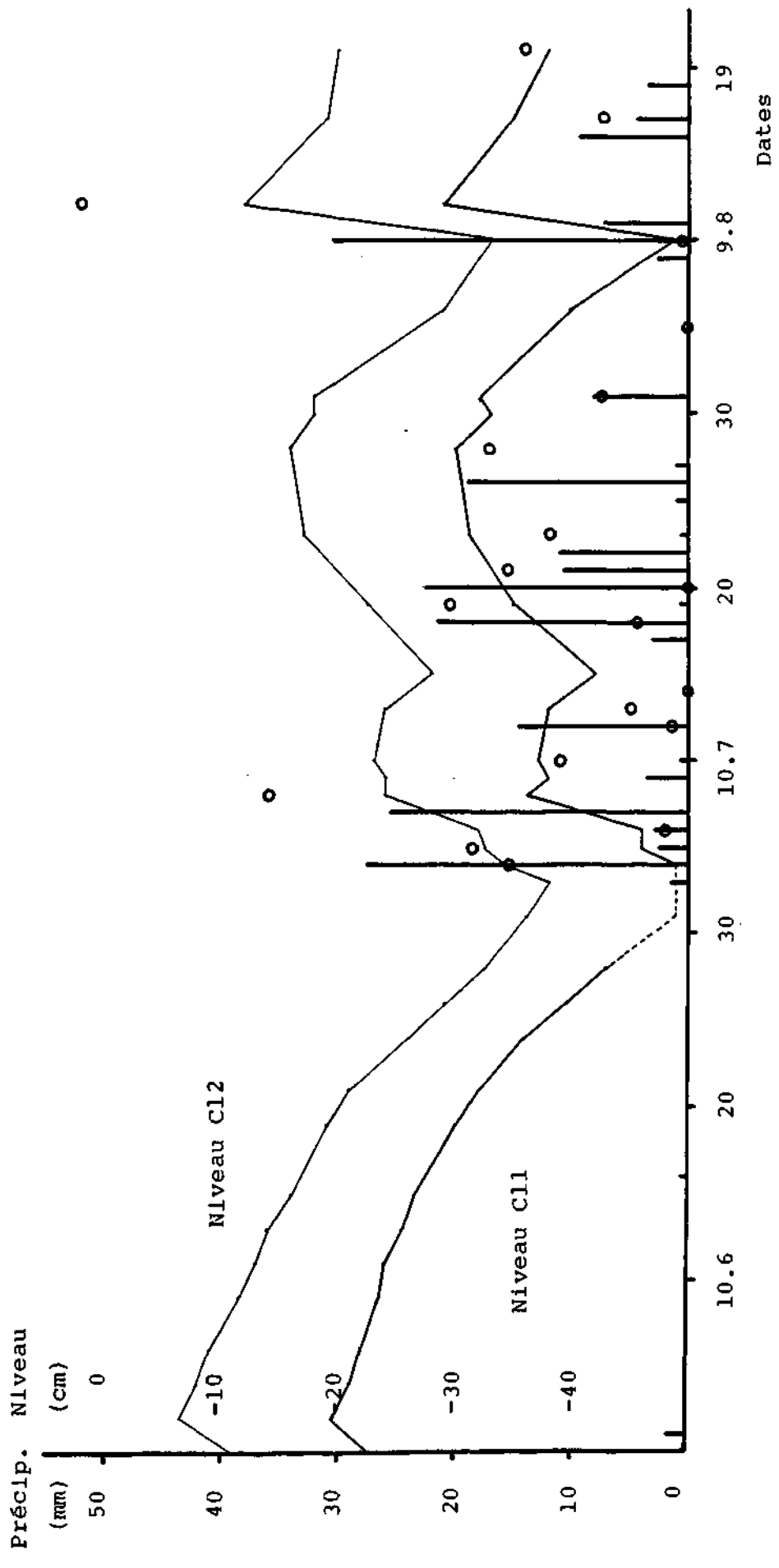
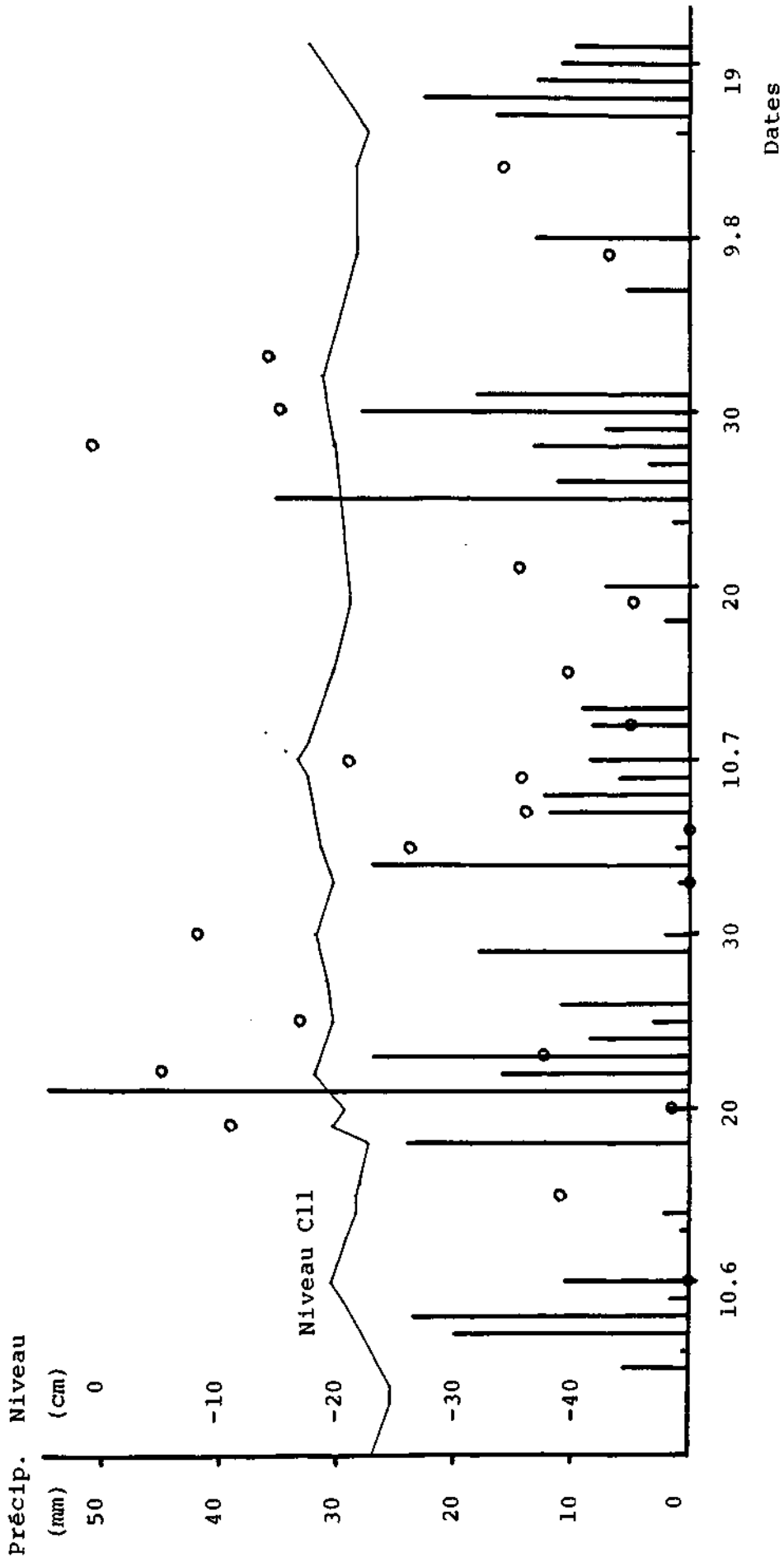


Fig. 3-22 PRECIPITATIONS QUOTIDIENNES A LA STATION DE LA BREVINE, NIVEAUX DES CANAUX C11 ET C12, JUIN-AOÛT 1976.



○ Précipitations relevées au pluviographe. "Grant"

Fig. 3-23 PRECIPITATIONS QUOTIDIENNES A LA STATION DE LA BREVINE, NIVEAU DU CANAL C11,
JUNIN-AOUT 1977



○ Précipitations relevées au pluviographe "Grant"

L'examen des variations du niveau dans le canal C11 en 1975, 1976 et 1977 (Figures 3-21, 3-22, 3-23) montre que les trois années sont différentes. En 1975, le niveau descend régulièrement de fin juillet à début août, puis il se stabilise. En 1976, on observe une diminution très accentuée en juin, puis une augmentation irrégulière à travers juillet. En août, le niveau commence par descendre, puis remonte brutalement, avant de redescendre à nouveau. Par contraste avec 1976, où le niveau était très variable, 1977 montre un niveau très haut et très peu fluctuant, entretenu par les précipitations abondantes.

D'une manière générale, on remarque qu'il n'est pas possible de prévoir les variations de niveau en considérant uniquement les précipitations du moment, mais que la somme des précipitations de la saison intervient.

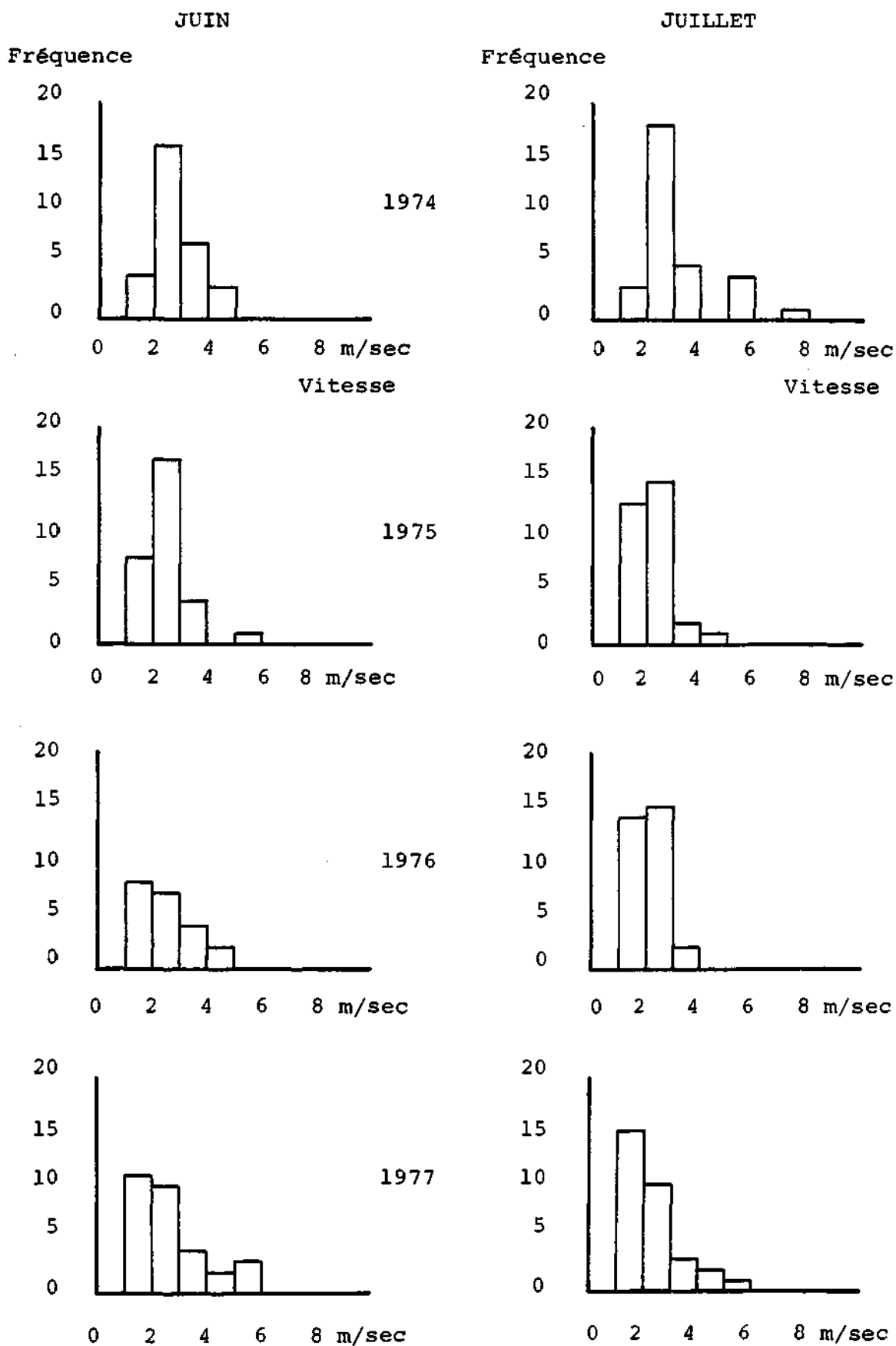
d). Vitesse du vent

L'examen des enregistrements de la vitesse du vent montre que, très généralement, le vent se met à souffler un peu après le lever du soleil, à partir de 6 heures environ, et qu'il se maintient jusqu'au soir, entre 19 et 20 heures. Ensuite, pendant toute la nuit, on observe une période calme, où les mouvements d'air sont faibles. L'action du vent sur l'activité des Tabanides est vraisemblablement prépondérante pendant le jour, c'est-à-dire pendant la période où l'activité de vol existe. Nous avons donc considéré uniquement le vent pendant une période diurne, allant de 6 h à 19 h.

Les résultats que nous avons obtenus sont donnés dans la figure 3-25, sous forme d'histogramme de fréquence, pour les mois de juin et juillet, de 1974 à 1977. Les classes de vitesse ont les limites pratiques suivantes : 0 - 0,9; 1 - 1,9; 2 - 2,9; ... m/ sec. Ces histogrammes montrent que la vitesse moyenne quotidienne diurne du vent est, le plus souvent, comprise entre 1 et 3 m/sec., et qu'une vitesse de 5 m/sec. n'est dépassée que pendant dix jours au cours des huit mois de mesures.

Les mesures effectuées par HOCKING (1953) montrent que plusieurs espèces de Tabanides ont des vitesses de vol qui atteignent 5 m/sec.

Fig. 3-2.5 HISTOGRAMMES DES VITESSES DIURNES (6-19 h) MOYENNES
DU VENT.



D'autre part DALE et AXTELL (1975) indiquent que, pour Tabanus nigrovittatus Macquart, le nombre de captures diminue avec l'augmentation de la vitesse du vent, mais ils estiment que celle-ci doit dépasser 10 m/sec. environ pour empêcher l'activité de vol.

De ces données on peut conclure que, au Cachot, le vent ne perturbe guère l'activité de vol, d'autant plus qu'à proximité du sol les vitesses de vent sont inférieures à celles que nous avons mesurées à quelques mètres de hauteur (MATTHEY, 1971).

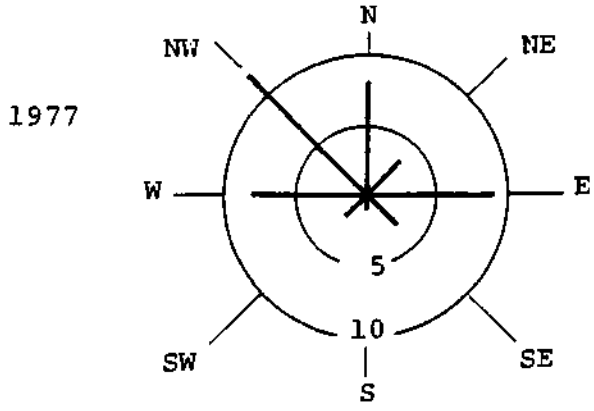
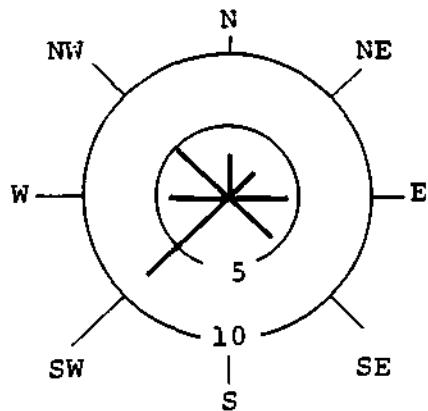
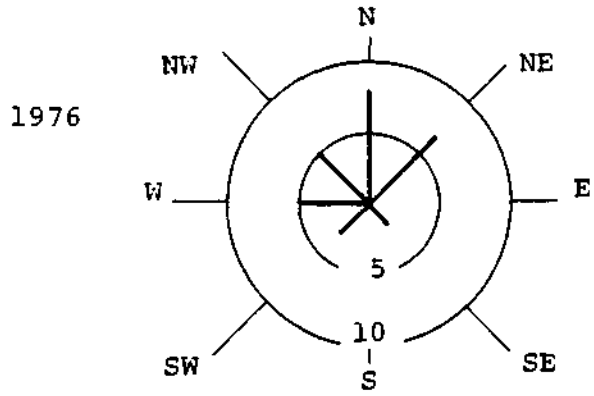
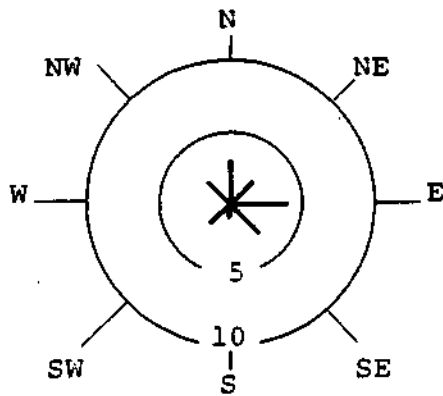
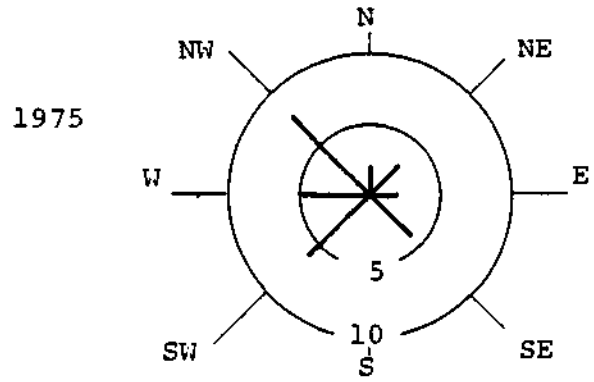
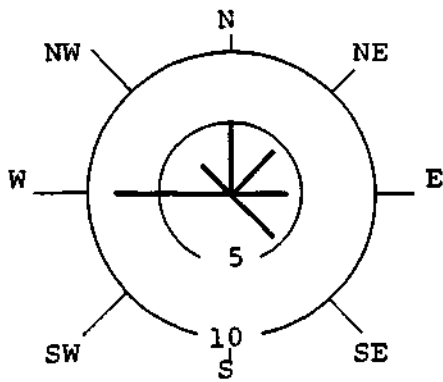
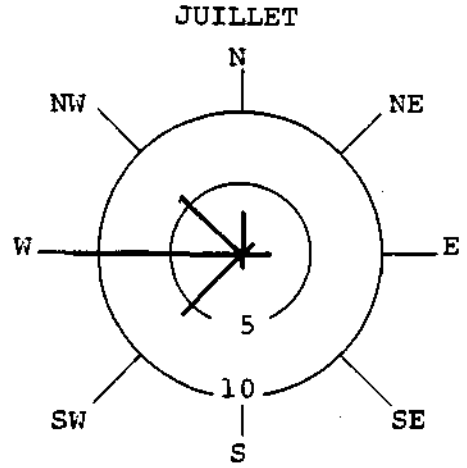
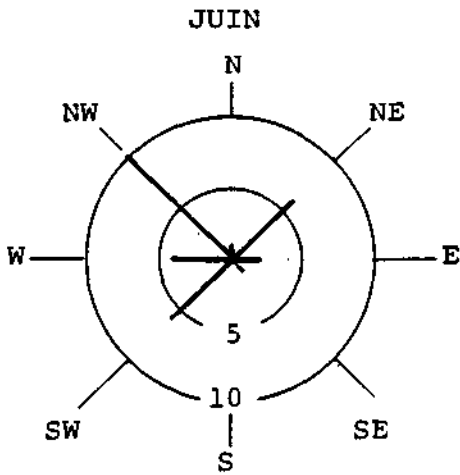
Dans la figure 3-26, nous avons indiqué la direction moyenne quotidienne du vent. Ces données sont peu précises, puisqu'au cours d'un jour la direction peut être très variable. Nous avons pris, comme direction moyenne, la direction qui était la plus fréquente. Les directions de vent sont indiquées sous forme d'un histogramme dont les classes sont les points cardinaux desquels vient le vent : N, NE, E, SE, S, SW, W, NW. On constate qu'il existe deux groupes séparés de directions. D'une part, celles qui vont de N à SE, d'autre part celles qui vont de SW à NW. Ces deux groupes correspondent aux vents dominants, d'une part la "bise", qui souffle de l'Est, d'autre part le "vent", qui souffle de l'Ouest. En principe, la bise souffle pendant les périodes de beau temps, alors que le vent accompagne les précipitations. Vu que ces vents ont, vraisemblablement, peu d'influence sur la vie des Tabanides, et que, de plus, ils sont corrélés avec des facteurs météorologiques ayant une influence certaine, nous n'analyserons pas plus en détail nos résultats.

3.3.3 Éléments de micrométéorologie : comparaison de stations entre elles.

a). Introduction

Il est certain que, dans la tourbière du Cachot, le micro-climat n'est pas uniforme (AUROI, 1975). On peut donc se demander si les conditions météorologiques locales des stations de ponte ou d'éclosion des adultes présentent, entre elles, des différences susceptibles de produire des variations dans la durée de l'incubation des oeufs, ou dans le moment de l'éclosion.

Fig. 3-26 HISTOGRAMMES DES DIRECTIONS DU VENT.



Nous comparerons donc plusieurs stations au cours d'une même période de mesure, en général une période de beau temps, pendant laquelle le rayonnement est important. Pendant les périodes pluvieuses, ou avec une nébulosité élevée, nous avons constaté que les températures étaient très uniformes dans toute la tourbière.

b). Température de l'air en fonction de la hauteur au-dessus du sol.

Nous examinerons ici les mesures effectuées entre 5 cm et 300 cm de hauteur, par l'enregistreur "Grant", du 8 au 30 juin 1976, dans l'Encoche Marguet.

Nous avons considéré séparément les températures diurnes, de 7 h à 19 h, et les températures nocturnes, de 20 h (soir précédent) à 6 h.

Les températures moyennes sont données dans la figure 3-27.

Fig. 3-27 Températures moyennes de l'air, diurnes et nocturnes, en fonction de la hauteur au-dessus du sol. (8 au 30 juin 1976)

Hauteur	T. diurne	T. nocturne
300 cm	20,5°C	7,4°C
150	20,8	5,9
40	22,2	5,07
20	22,0	4,7
5	22,8	5,4

Dans la figure 3-27, on voit que la température moyenne diurne augmente lorsqu'on s'approche du sol. La valeur observée à 40 cm, qui rompt la régularité de l'augmentation de la température, est certainement due à une erreur de mesure. C'est, en effet, le thermomètre "sec" d'un psychromètre, qui est placé à 40 cm de hauteur. Il est monté un peu différemment des autres thermomètres (voir figures 3-5 et 3-8). On notera que le gradient de température, c'est-à-dire la variation de température par unité de variation de hauteur, augmente lorsqu'on s'approche du sol.

La température nocturne suit une variation inverse de la température diurne : elle diminue lorsqu'on s'approche du sol. Pourtant, la température moyenne minimum n'est pas mesurée à 5 cm, mais à 20 cm de hauteur.

Les profils de températures moyennes diurnes et nocturnes sont normaux, si l'on se réfère à l'ouvrage classique de GEIGER, (1961). Nous n'avons pas reproduit ici les polygones de fréquences correspondant aux différentes hauteurs de mesures, car ils n'apportent pas d'éléments importants. On constate, tout au plus, que les températures diurnes maximales mesurées à chaque niveau augmentent lorsqu'on se rapproche du sol : à 300 cm de hauteur, on atteint 26°C , à 150 cm 27°C , à 40 cm et 20 cm 29°C , à 5 cm 34°C .

c). Température de l'air à 40 cm de hauteur.

Nous comparerons ici, dans 5 stations, les températures de l'air à 40 cm de hauteur, c'est-à-dire au niveau où se trouvent, en général, les pontes. Les thermomètres ont été placés dans les Carex qui sont des supports de pontes, sur les rives pour les stations C16, C11 et C12, au-dessus de l'eau pour la station 5 (St.5) et la Mare Pochon (M.P.). Les mesures en C11 et C12 sont faites sur la ligne de piézomètres qui relie les deux canaux (voir fig. 3-39). La période considérée est comprise entre le 1 et le 19 juillet 1975.

Dans la fig. 3-28, nous donnons les caractéristiques des stations et les températures moyennes diurnes et nocturnes enregistrées :

Fig. 3-28 Caractéristiques des stations C16, C11, C12, St.5, et M.P.

Températures moyennes de l'air diurnes et nocturnes à 40 cm de hauteur (1-19.7.75)

Station	Caractéristiques	Température moyenne	
		diurne	nocturne
C16	Canal. Mur de tourbe au NNW et à l'ENE de la surface d'eau	17,9°C	8,7°C
C11	Canal. Mur de tourbe au SSE	18,0	9,0
C12	Canal. Mur de tourbe au NNW	18,1	8,5
St.5	Gouille du haut marais	17,1	8,5
M.P.	Mare profonde. Rives hautes au N et à l'E du point de mesure	17,7	9,2

Dans la figure 3-28, il apparaît d'emblée que les différences entre les stations sont très faibles. Seule la station 5 montre une température moyenne inférieure de plus de 0,5°C aux températures des autres stations. L'écart entre la moyenne la plus haute et la moyenne la plus basse est égal à 1°C.

Dans les figures 3-29 à 3-32, nous avons donné les polygones de fréquences correspondant aux températures diurnes et nocturnes de chaque station. Ces figures montrent qu'il n'existe pas de différences significatives entre les stations. Le polygone particulier que l'on observe pour la station 5 est produit par une panne, qui a interrompu les mesures pendant 7 jours.

On peut donc conclure que les températures sont remarquablement uniformes dans les stations que nous avons examinées, et qu'il est peu probable que les températures locales déterminent des durées d'incubation particulières.

d). Température du sol à 5 cm de profondeur

La température du sol joue un rôle dans la croissance des larves et la durée de la vie nymphale. Nous l'avons étudiée dans quelques-unes des stations indiquées sous c), où les thermomètres ont été placés dans les lieux d'éclosion, à

Fig. 3-29 POLYONES DE FREQUENCES DES TEMPERATURES DIURNES MOYENNES DE L'AIR A 40CM DE HAUTEUR,
1-19.7 1975, STATIONS C11, C12 ET C16.

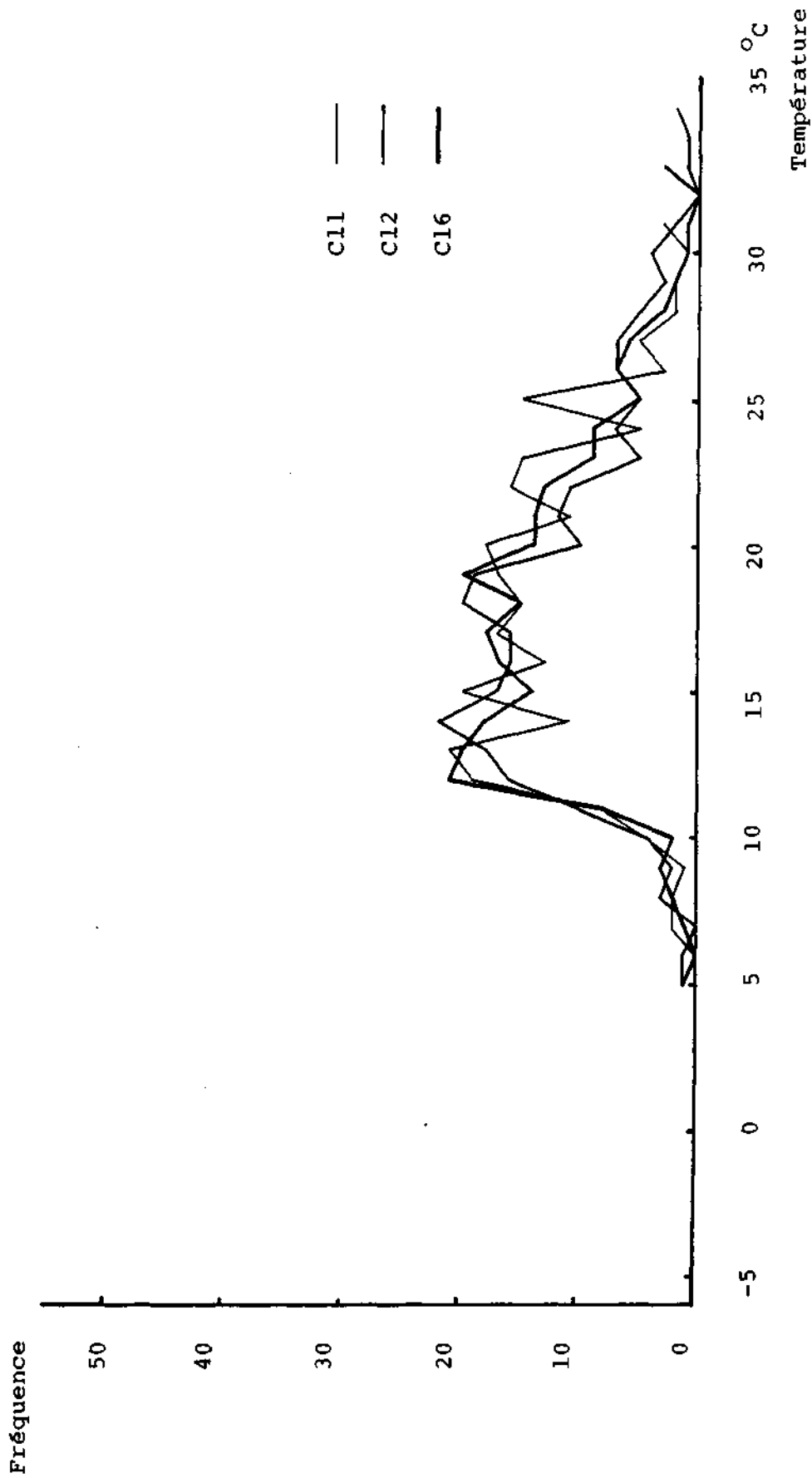


Fig. 3-30 POLYGOINES DE FREQUENCES DE TEMPERATURES DIURNES MOYENNES DE L'AIR A 40 CM DE HAUTEUR,
1-19.7 1975, STATION 5 ET MARE POCHON,

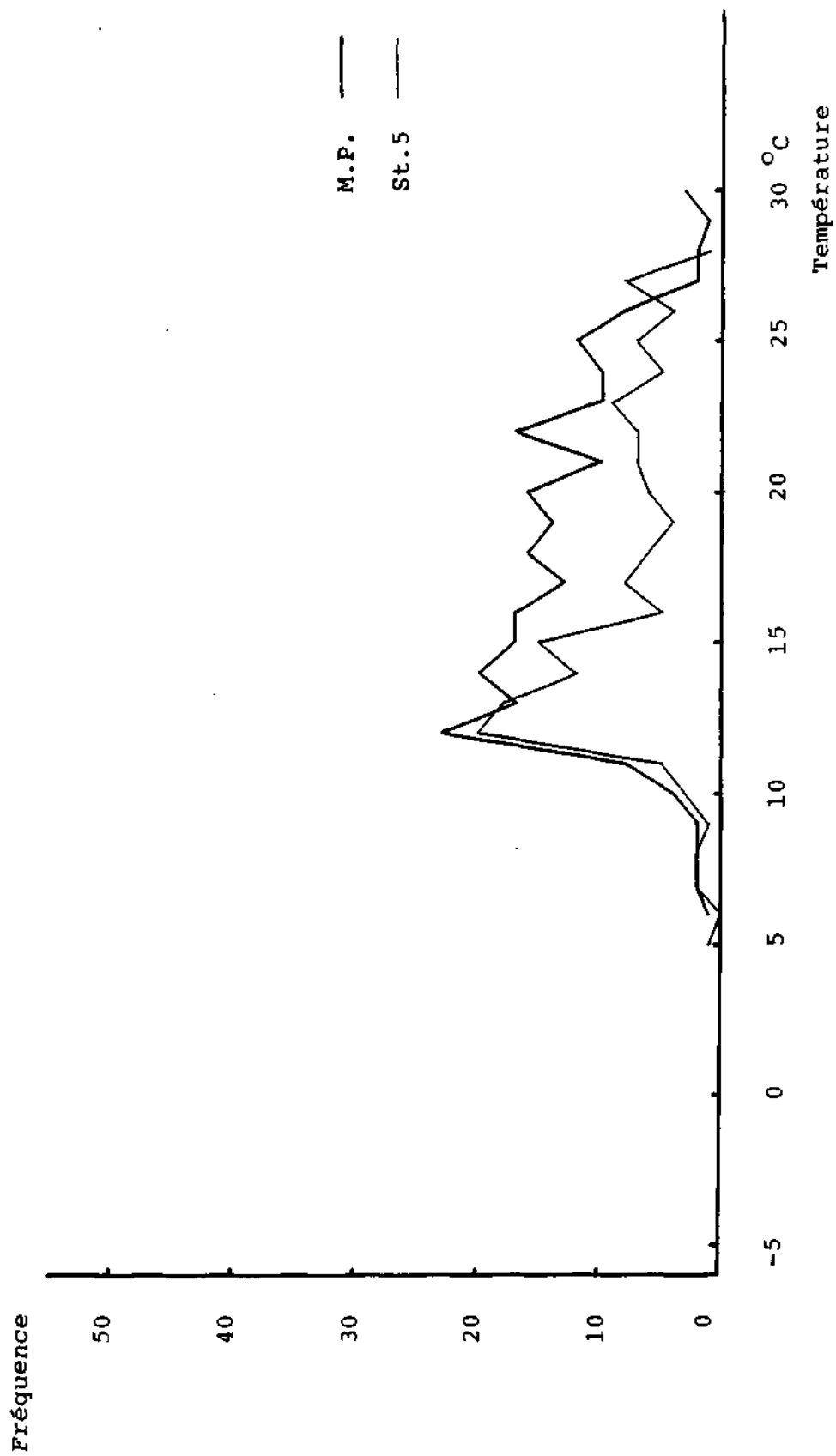


Fig. 3-31 POLYONES DE FREQUENCES DES TEMPERATURES NOCTURNES MOYENNES DE L'AIR A 40 CM DE HAUTEUR,
1-19.7 1975, STATIDNS C11, C12 ET C16.

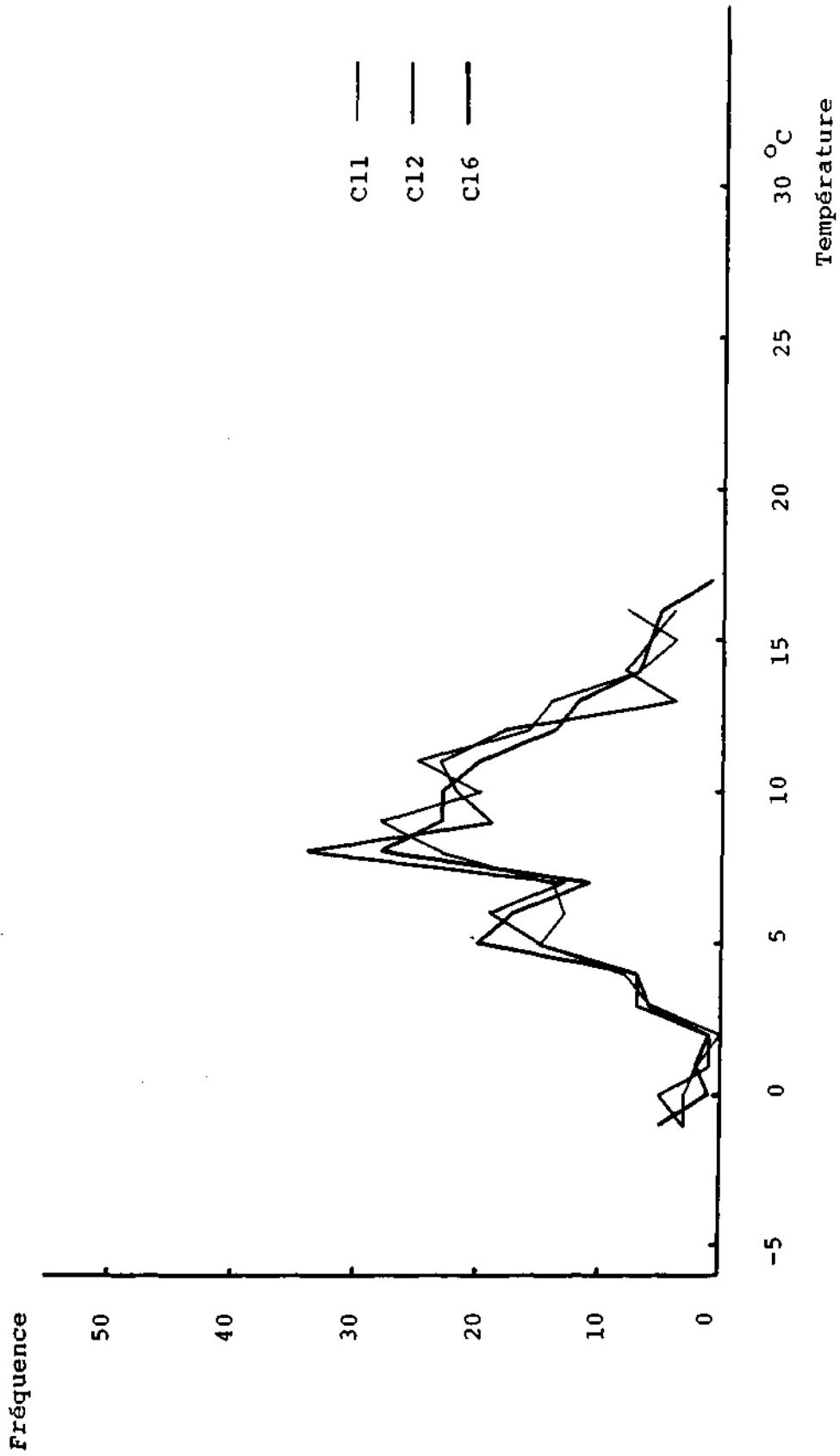
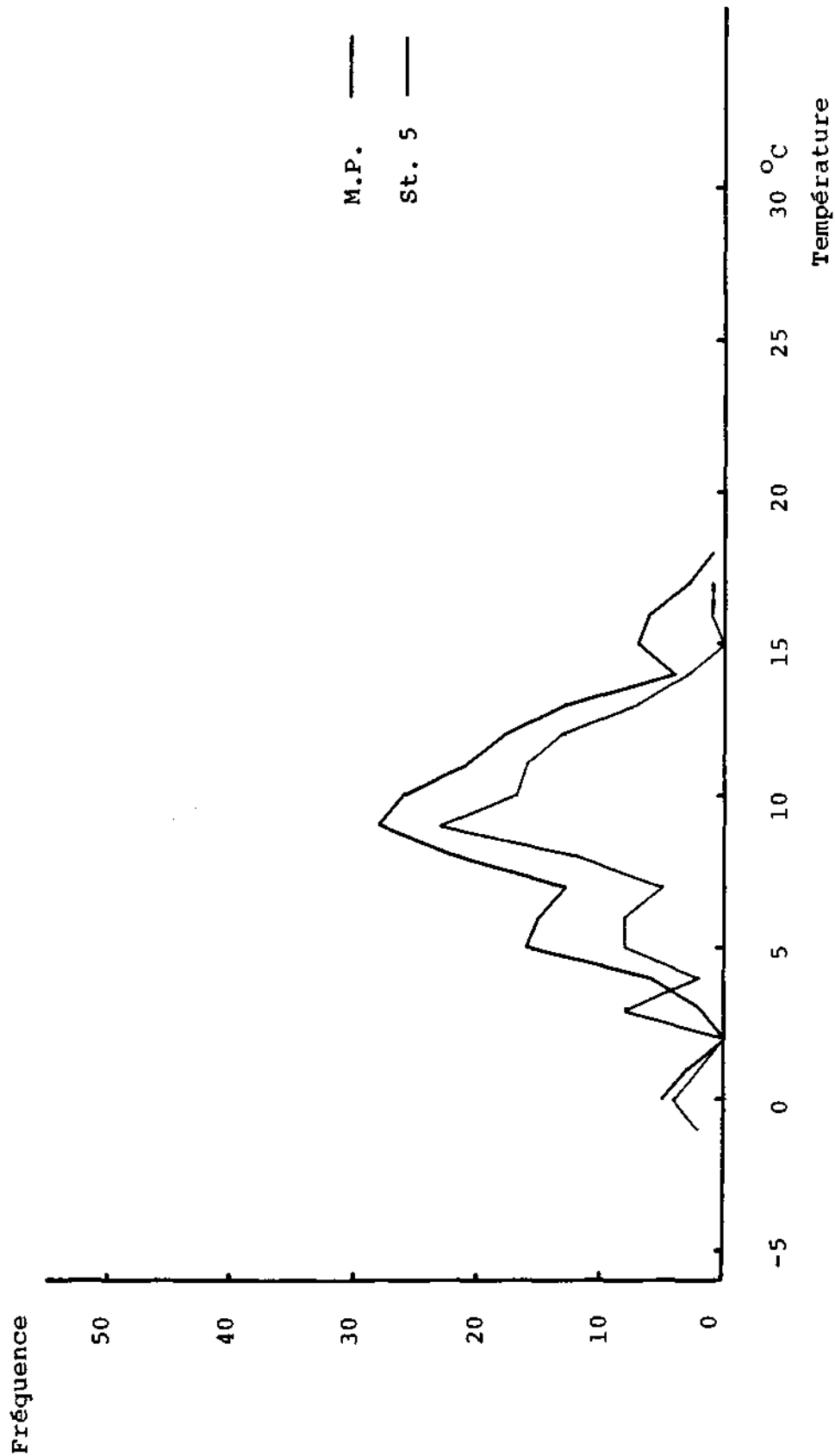


Fig. 3-32 POLYONES DE FREQUENCES DES TEMPERATURES NOCTURNES MOYENNES DE L'AIR A 40 CM DE HAUTEUR,
1-19.7 1975, STATION 5 ET MARE POCHON.



5 cm de profondeur, à une distance des rives allant de 50 cm à 1 m. Les stations prises en considération sont C16, C11 et C12, plus une station particulière, C11/12, se trouvant à mi-distance entre C11 et C12. Cette station est plus sèche, et possède une couverture végétale plus dense que les autres stations.

Les mesures effectuées du 8 au 30 juin 1976 donnent les moyennes suivantes des températures maximales, minimales et moyennes :

Fig. 3-33 Moyennes des valeurs quotidiennes de température du sol à 5 cm de profondeur, du 8 au 30 juin 1976, dans les stations C16, C11, C12, C11/12.

Station	Moyenne des maxima	Moyenne des minima	Moyenne des moyennes
C16	17,9 °C	12,8 °C	15,5 °C
C11	18,4	13,8	16,1
C12	18,8	12,8	15,8
C11/12	17,5	13	15,3

A nouveau, les différences entre stations sont très faibles, et les histogrammes de fréquences donnés dans la figure 3-34 a et b indiquent que les distributions de températures ne sont pas différentes.

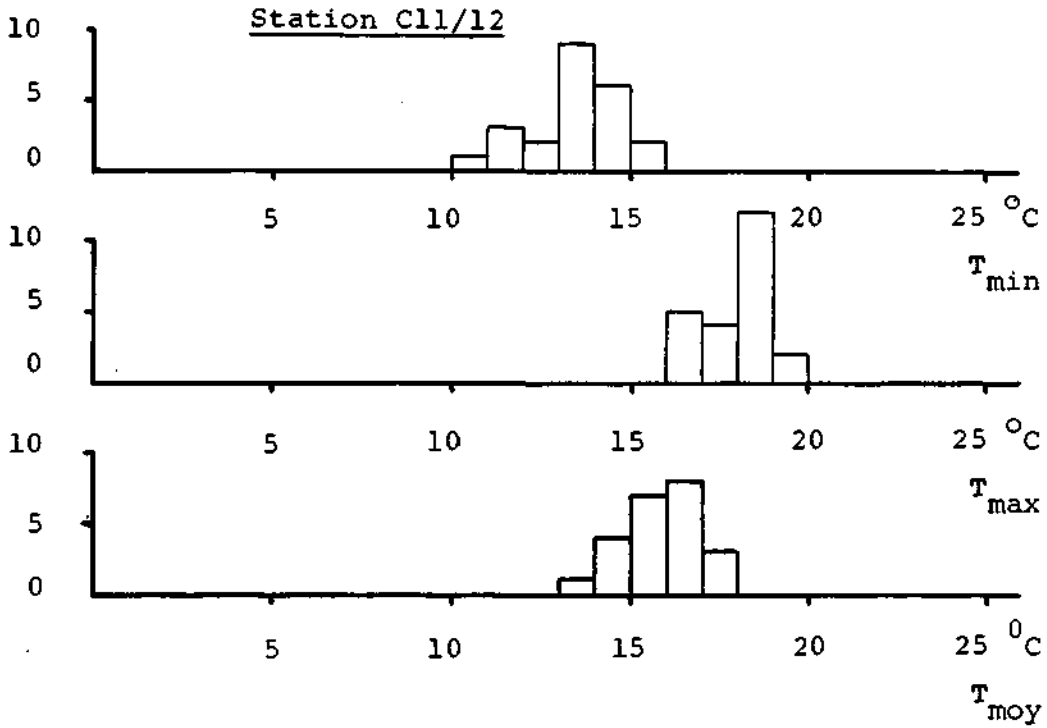
e). Température de l'eau à 0,5 cm de profondeur

La température superficielle de l'eau peut jouer divers rôles dans la vie des Tabanides. Par exemple, c'est exactement la température à laquelle vivent les jeunes larves dans les jours qui suivent l'éclosion. La température superficielle de l'eau est peut-être perçue par les femelles qui cherchent un lieu de ponte. Les températures minimales sont celles auxquelles sont soumises, la nuit, les larves semi-aquatiques qui vivent le long des rives.

Nous avons repris ici les 5 stations étudiées sous c).

Fig.3-34a HISTOGRAMMES DES TEMPERATURES QUOTIDIENNES DU SOL
 A 5 CM DE PROFONDEUR,8-30.6 1976,STATIONS C11/C12 ET C12.

Fréquence



Fréquence

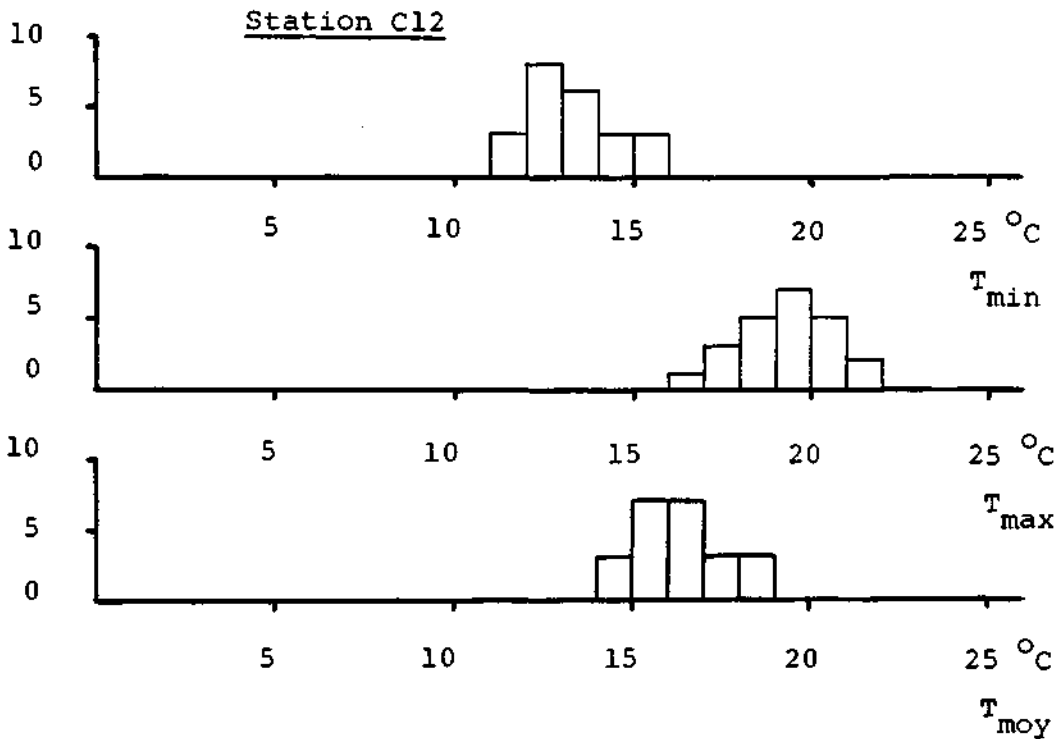
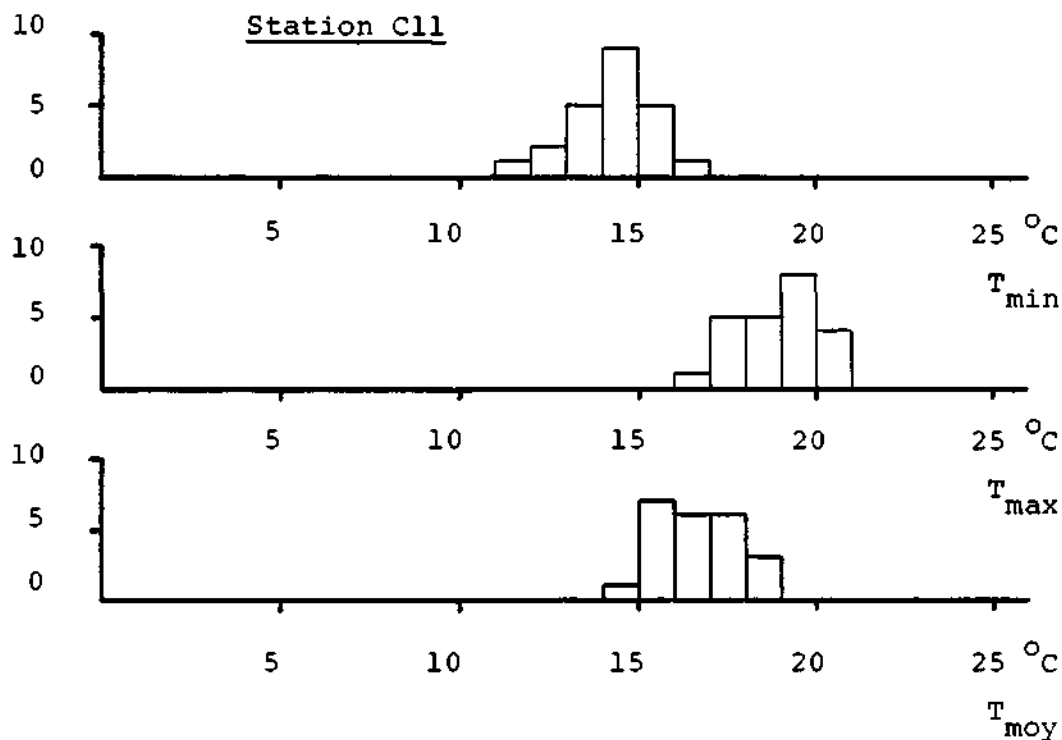
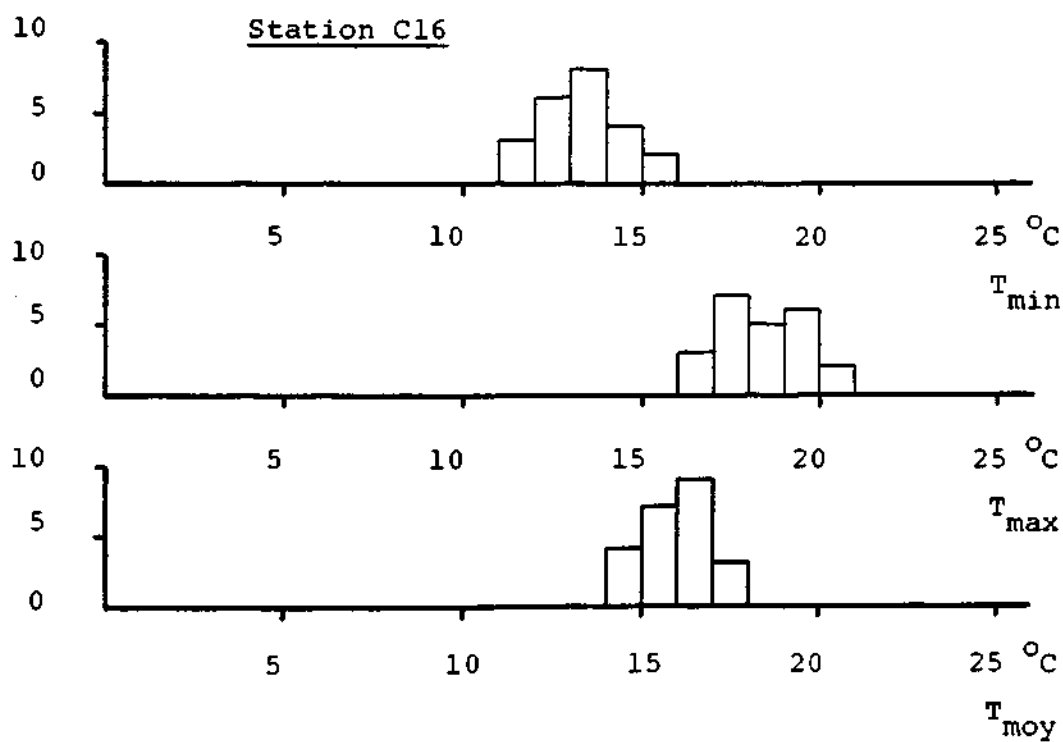


Fig. 3-34b HISTOGRAMMES DES TEMPERATURES QUOTIDIENNES DU SOL
A 5 CM DE PROFONDEUR, 8-30.6 1976, STATIONS C11 ET C16.

Fréquence



Fréquence



Les thermomètres "Grant" ont été montés sur flotteur, à proximité du lieu où étaient mesurées les températures de l'air. Les thermomètres se trouvaient toujours à 0,5 cm de profondeur, quelles que soient les fluctuations de niveau. La température varie quotidiennement d'une manière régulière, et nous avons considéré uniquement les maxima et les minima atteints chaque jour. Les minima sont des données auxquelles on peut se fier, mais les maxima ont des valeurs sur lesquelles nous émettons quelques réserves. Les thermomètres étaient, en effet, insuffisamment protégés contre le rayonnement. D'autre part, les algues filamenteuses qui se développent dans la plupart des stations pouvaient dériver selon les vents et modifier localement et momentanément l'absorption du rayonnement solaire. En raison de ces deux sources d'erreurs, on regardera avec prudence les maxima quotidiens. Il en découle une incertitude quant aux températures moyennes que, de ce fait, nous n'avons pas calculées. La moyenne des minima et des maxima quotidiens mesurée du 1 au 20 juillet 1975 est donnée par la figure suivante :

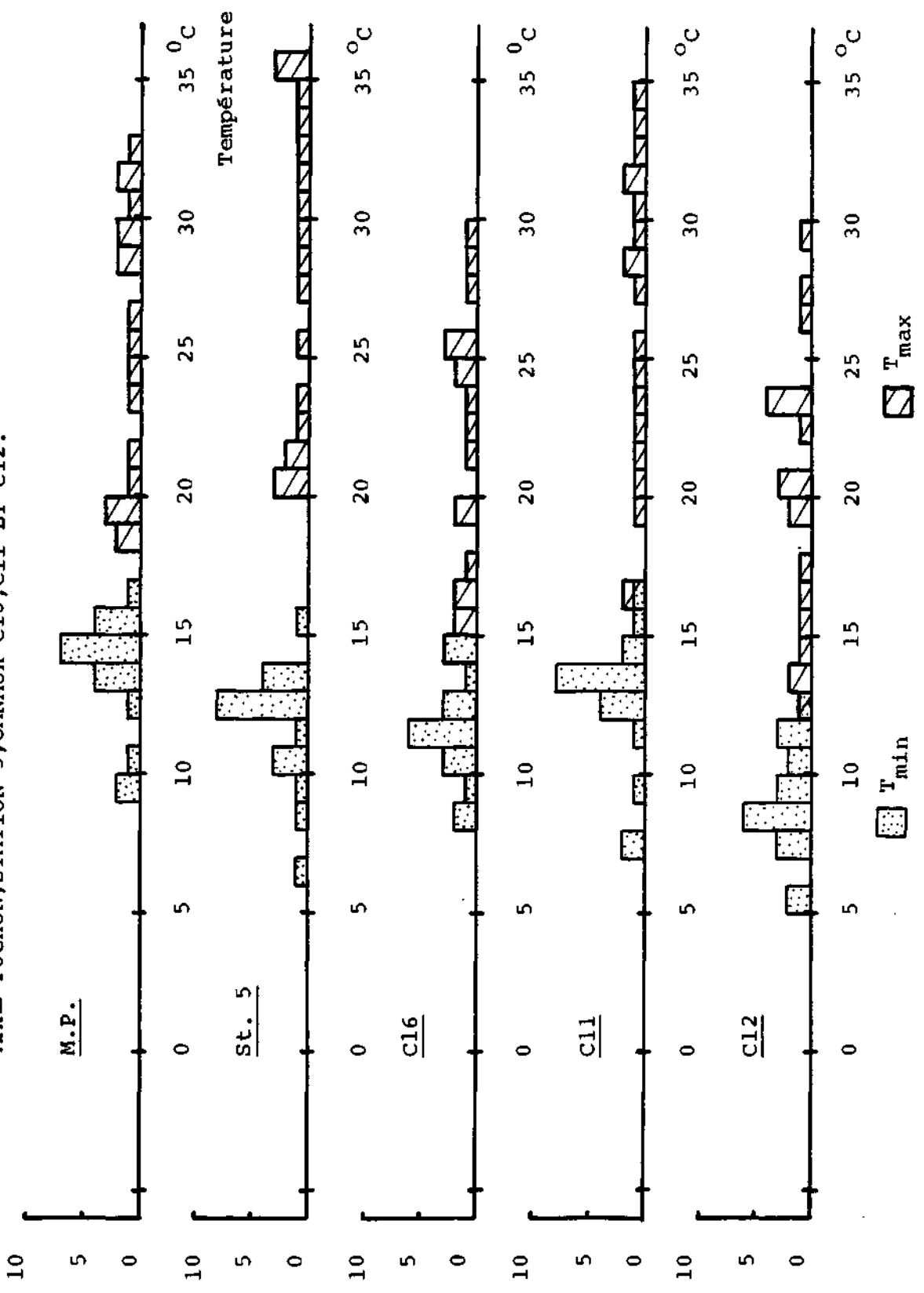
Fig 3-35 Moyenne des températures minimales et maximales quotidiennes de l'eau à 0,5 cm de profondeur.

Station	Moyenne des minima	Moyenne des maxima
C16	11,2 ^o C	21,7 ^o C
C11	12,3	25,7
C12	8,6	19,7
St.5	11,4	27,4
M.P.	13,3	24,7

Pour compléter la figure 3-35, nous avons donné, dans la figure 3-36, les histogrammes de fréquences des températures maximales et minimales. On constate qu'ils ont des structures très différentes : pour les minima, on observe une classe dominante bien marquée, et un faible étalement de la distribution. Dans les maxima, il n'existe pas de classe nettement dominante, et l'étalement est très grand. En d'autres termes, les maxima quotidiens sont très variables et peuvent prendre

Fig. 3-36 HISTOGRAMMES DES TEMPERATURES DE L'EAU A 0,5 CM DE PROFONDEUR, 1-20.7 1975,
 MARE POCHON, STATION 5, CANAUX C16, C11 ET C12.

Fréquence



des valeurs très éloignées les unes des autres.

La différence entre les deux types d'histogrammes peut s'expliquer. Les minima sont atteints la nuit. Ils sont déterminés par la température de l'eau au début de la nuit, et par la perte de chaleur par rayonnement et conduction au cours de la nuit. Tous les éléments intervenant ici ont des valeurs variant dans des limites assez faibles pour que la température minimale varie également assez peu.

Les maxima sont atteints pendant le jour. Ils dépendent de la température de l'eau en début de journée, et du bilan énergétique à la surface de l'eau, au cours de la journée. Ce bilan peut prendre des valeurs très diverses. Lorsque le rayonnement est intense, il est fortement positif, mais partiellement couvert et temps froid, il peut être nul, ou même négatif. On aura donc des maxima quotidiens très variables. Nous examinerons uniquement les moyennes des températures minimales quotidiennes. Non seulement, ces valeurs sont plus sûres que les moyennes des températures maximales, mais elles sont encore plus significatives. En effet, au moment où la température minimale de surface est atteinte, la stratification des températures dans l'eau est très peu marquée, et la température que l'on mesure correspond à peu près à la température de toute la masse d'eau qui constitue la station (GEIGER, 1961, chap. 22). Cette température donne donc une bonne image de l'état thermique de la station.

L'examen des valeurs moyennes des minima dans la figure 3-35 montre qu'entre les stations il existe des différences. La station C12 est la plus froide avec $8,6^{\circ}\text{C}$, la Mare Pochon (M.P.) la plus chaude avec $13,3^{\circ}\text{C}$. Nous avons envisagé trois explications :

- 1) Les stations ont des profondeurs différentes et, pour cette raison, une inertie thermique différente. Cette explication est incomplète car, si la Mare Pochon est bien la station la plus profonde, (environ 150 cm) la station C12, qui possède la moyenne la plus basse, est également assez profonde, (environ 50 cm). La station 5, qui est très peu profonde, (10-20 cm) a une température voisine de C16, qui est une station profonde (environ 70 cm).

2) La perte de chaleur par rayonnement, au cours de la nuit, est différente d'une station à l'autre, et conditionnée par la présence et la position des murs de tourbe, qui diminuent ce rayonnement (GEIGER, 1961, chap. 5). Cette explication est également peu satisfaisante, car la station 5, qui est la plus dégagée, n'a pas la moyenne la plus basse, et les stations C16, C11 et C12, qui sont bordées de murs de tourbe disposés de façon semblable, montrent des moyennes différentes.

3) Les différentes stations font partie du réseau hydrologique de la tourbière, et elles reçoivent et perdent de l'eau qui circule dans le sol, (MATTHEY, 1971). Cette eau se réchauffe ou se refroidit pendant ses déplacements, et elle peut modifier la température des stations dans lesquelles elle aboutit. Cette hypothèse permettrait d'expliquer la température des stations C11 et C12, dont nous connaissons quelque peu les relations hydrologiques. La station C12 reçoit, en effet, de l'eau qui a traversé toute l'épaisseur de la tourbière, et qui s'est refroidie pendant son passage dans les couches profondes. L'eau qui passe de C12 en C11 circule près de la surface du sol, et elle peut se réchauffer, de sorte que C11 aura une température nettement plus élevée que C12. L'écoulement entre C11 et C12 est continu, ainsi que le montre la différence de niveau permanente entre les deux stations (Fig. 3-22 et 3-40).

La station C16, qui occupe une position semblable à C12, possède une moyenne moins basse que celle-ci. Cela est normal, car la station C16 ne peut recevoir l'eau que d'une surface limitée de la tourbière. Le mouvement d'eau doit être plus faible, et le refroidissement moins important. Il est difficile de savoir si la station 5, sur le haut marais, est également parcourue par un mouvement d'eau continu. Ce mouvement est vraisemblablement faible, et il ne doit pas beaucoup modifier la température.

Il faut reconnaître que notre hypothèse n'explique pas clairement la température élevée de la Mare Pochon, mais il est évident que la circulation d'eau n'est qu'un des facteurs qui déterminent la température de l'eau.

L'hypothèse d'un transport de chaleur par les mouvements souterrains de l'eau nous paraît intéressante, et nous avons essayé de l'étayer par des éléments supplémentaires. Premièrement, nous avons considéré les différences de moyennes des températures minimales enregistrées entre C12 et C11, en 1975, du 1 au 20 juillet et, en 1976, du 8 au 30 juin. L'absence de précipitations en juin 1976 devrait conduire à une diminution des mouvements d'eau entre ces deux stations, et rapprocher ainsi leurs moyennes. C'est, effectivement, ce que l'on observe dans la figure 3-37, dans laquelle nous comparons les histogrammes obtenus en 1975 et en 1976. En 1975, les moyennes des températures minimales étaient 12,3 et 8,6°C pour C11 et C12. En 1976, on obtient 10,4 et 8,3°C. La température de 8,3°C pour C12 est un peu surprenante, car il serait normal que les faibles mouvements d'eau provenant de la tourbière produisent un abaissement de température plus faible qu'en 1975. Toutefois, le refroidissement nocturne est généralement plus important en 1976 qu'en 1975, ce qui expliquerait les valeurs basses dans les deux stations.

Un deuxième élément provient de l'observation des canaux C11 et C12, au début et à la fin de l'hiver. On constate que c'est toujours le canal C11 qui gèle le premier, et qui dégèle le dernier. Cela s'explique par les mouvements d'eau entre les stations au début et à la fin de l'hiver : l'eau que reçoit C12 à partir de la tourbière est échauffée lorsqu'elle traverse des couches profondes, qui ont une température relativement élevée. L'eau qui s'écoule ensuite de C12 en C11 (fig. 3-40) se refroidit, ce qui se répercute sur la température de ce dernier. Le rôle vraisemblable de la température des couches profondes du sol est montré par des mesures de température que nous avons faites en 1971 dans le centre de la tourbière (environ 30 m au NNW de la station 5).

Fig. 3-37 HISTOGRAMMES DES TEMPERATURES DE L'EAU A 0,5 CM DE PROFONDEUR.
COMPARAISON DES CANAUX C11 ET C12.

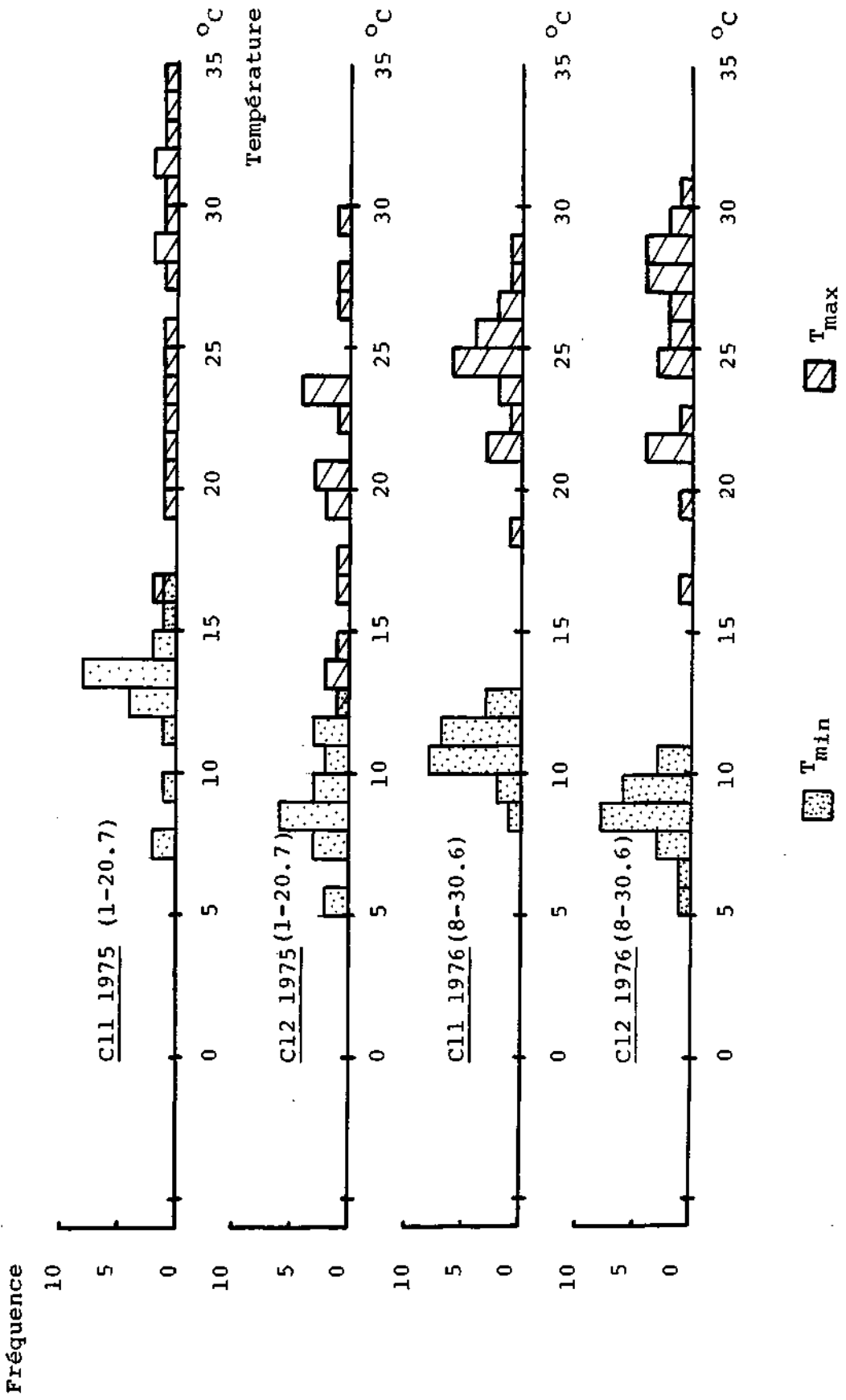


Fig. 3.38 Température du sol dans la tourbière

Profondeur	Date: 10.1.1971	4.6.1971	24.9.1971
10 cm	-0,5°C	13 °C	13,6°C
30	1	11,7	11,9
60	3,3	9,2	12
120	6,2	6,4	11,2

La figure 3-38 montre que les valeurs de température du sol en profondeur sont compatibles avec notre hypothèse d'un refroidissement du canal C12 en été, et de son réchauffement en hiver.

Pour vérifier si un mouvement d'eau existe bien entre C12 et C11, nous avons installé, entre ces deux stations, une ligne de 6 piézomètres, et mesuré les variations de niveau de l'eau au cours de la saison.

Dans la figure 3-39, nous avons indiqué la disposition des piézomètres, et dans la figure 3-40 nous donnons les niveaux mesurés à diverses dates.

La figure 3-40 montre que le niveau de C12 est toujours plus haut que celui de C11 et que, entre les deux stations, on observe une diminution plus ou moins régulière de niveau. Il est donc évident que C12 se déverse dans C11. Dans cette figure, on peut faire une constatation accessoire concernant le niveau de la nappe phréatique dans les lieux d'éclosion voisins des deux canaux considérés ici. Ces lieux se trouvent, en général, à une distance de la rive inférieure à 1,5 m. On voit que, dans cette zone, le niveau de la nappe phréatique est plus profond en C11 que en C12. Lorsque le niveau monte, C12 inonde la zone située en arrière de ses rives, alors qu'en C11 la même zone n'est pas encore recouverte d'eau.

Pour conclure le paragraphe concernant la température de l'eau, nous dirons qu'il existe, entre les stations, des différences plus marquées que celles que l'on observe en

Fig. 3-39 DISPOSITION DES PIEZOMETRES ENTRE LES CANAUX C11 ET C12.

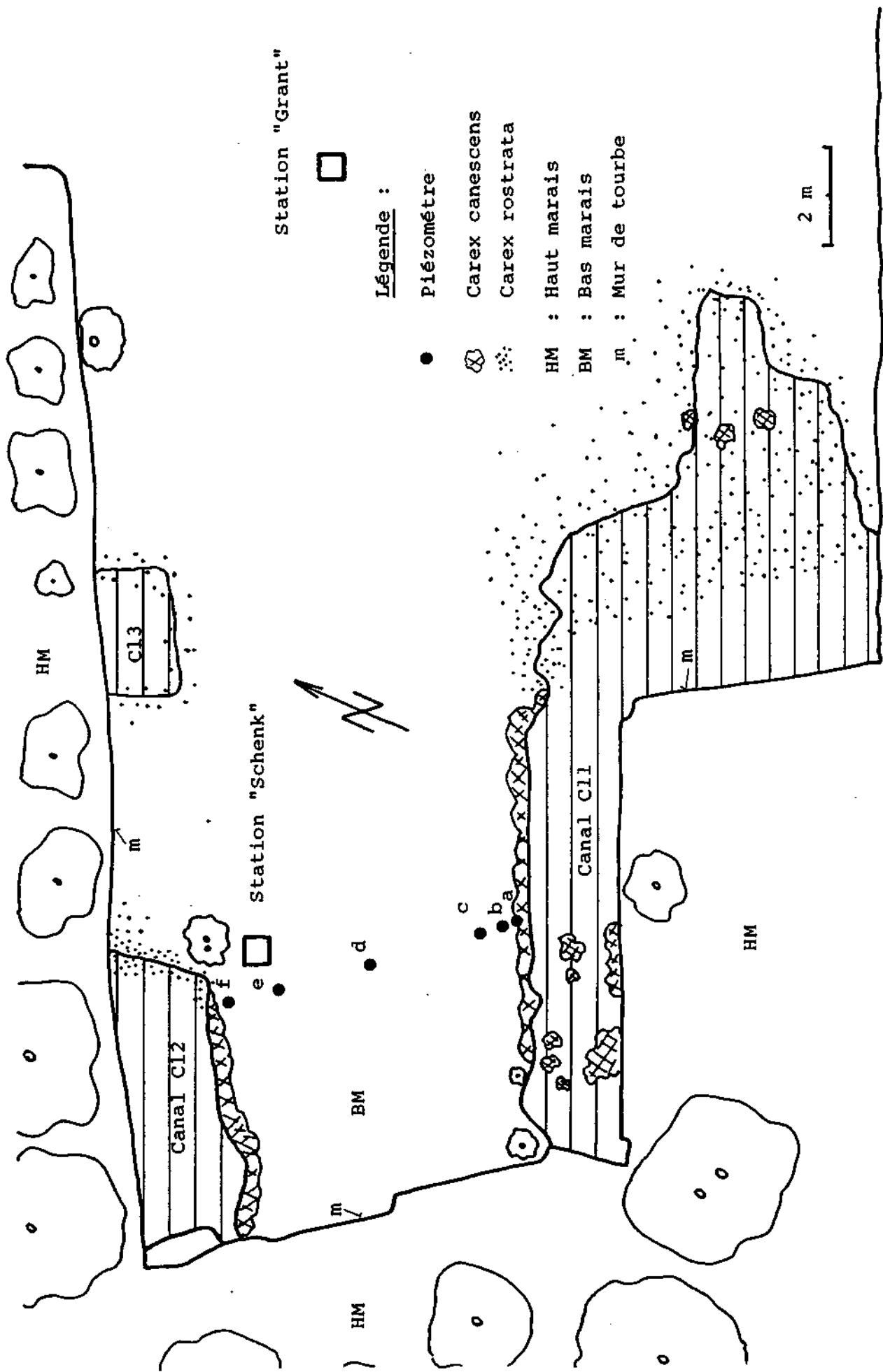
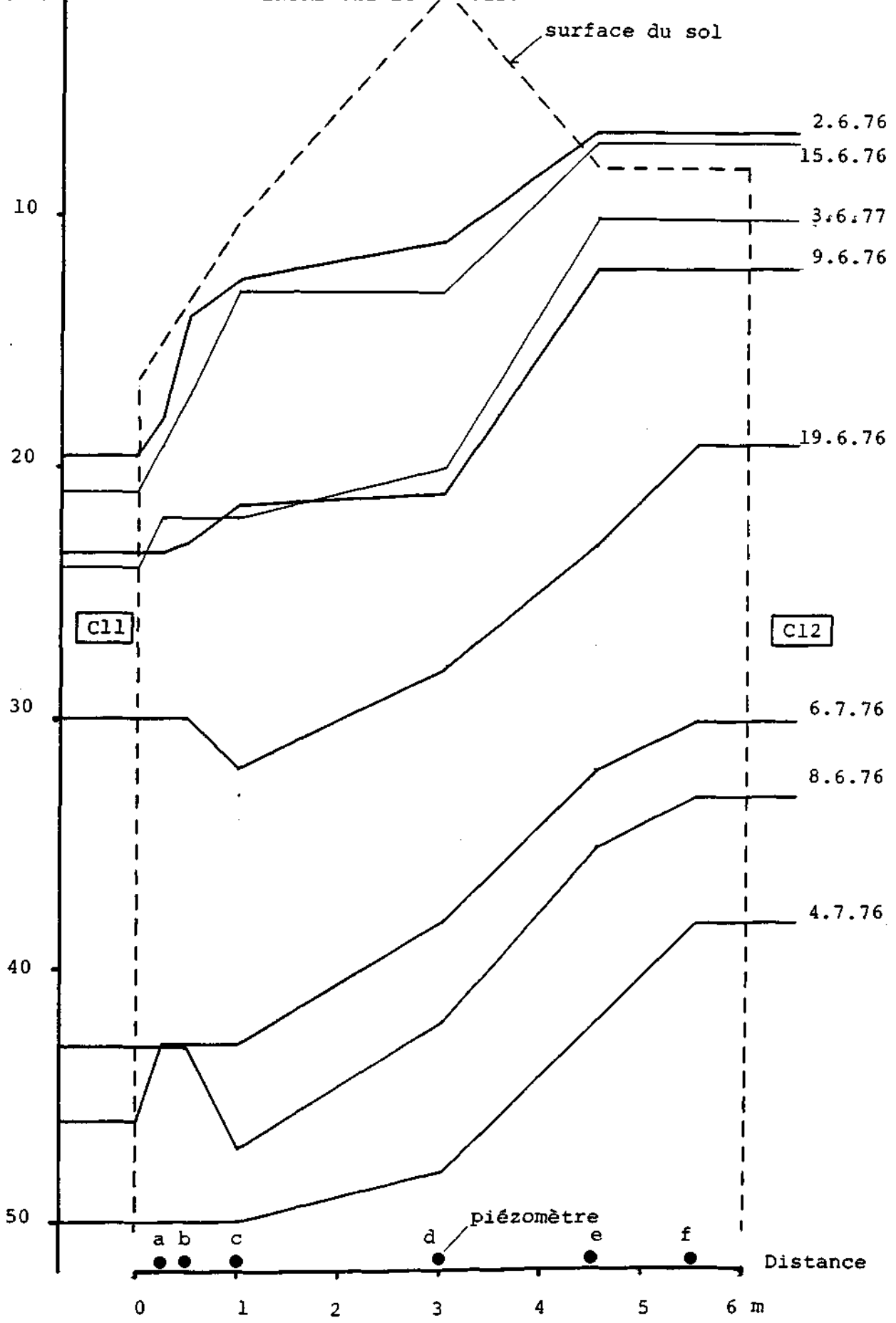


Fig. 3-40 NIVEAUX MESURES DANS LES PIEZOMETRES PLACES ENTRE C11 ET C12.



comparant les températures du sol. Ces différences ne s'expliquent pas complètement, mais il existe de bonnes raisons de penser que la circulation d'eau dans le sol, entre les stations, joue un rôle en effectuant des transferts de chaleur perceptibles par nos instruments.

f). Humidité relative de l'air.

L'humidité relative de l'air peut influencer l'activité des Tabanides adultes, mais son rôle est difficile à mettre en évidence. En effet, l'humidité relative prend, généralement, des valeurs qui sont inversement proportionnelle à la température, et cette corrélation rend difficile l'estimation de l'action de l'humidité considérée isolément.

L'humidité relative de l'air joue également un rôle pendant la période d'incubation des oeufs. WINIGER (1953) indique que les oeufs de I. bromius ne se développent pas dans une humidité relative permanente inférieure à 70 %. Il nous paraît donc intéressant de comparer l'humidité relative de quelques stations de pontes. Les humidités que nous comparons ont été mesurées à 40 cm au-dessus du sol (hauteur moyenne des pontes), avec des psychromètres branchés à l'enregistreur "Grant".

Au Cachot, l'humidité relative monte à environ 100 % dès le début de chaque nuit, et ne redescend qu'au lever du jour. La comparaison de stations est donc surtout intéressante si l'on considère l'humidité relative diurne, de 7 h à 19 h. Pour obtenir les humidités relatives diurnes moyennes, nous avons mis au point une méthode qui nous a fait gagner beaucoup de temps : d'une part, l'utilisation pénible d'une table psychrométrique a été remplacée par l'emploi d'une calculatrice programmable, d'autre part, le calcul des moyennes quotidiennes a été simplifié. Nous avons procédé comme suit :

Premièrement, grâce à l'aide de M. Michel Favre, que nous remercions de son assistance, nous avons déterminé une équation qui fournit une estimation des valeurs contenues dans les tables psychrométriques. Cette équation donne l'humidité relative "H.R." en fonction de la température du thermomètre sec "T" et de la différence de température " ΔT " entre le thermomètre sec et le thermomètre humide. Cette

équation s'écrit ainsi :

$$\begin{aligned} \text{H.R.} = & (0,000246 T^2 - 0,012777 T + 0,270259) \Delta T^2 \\ & - ((0,007937 T^2 - 0,533465 T + 16,659828) \Delta T) + 100 \end{aligned}$$

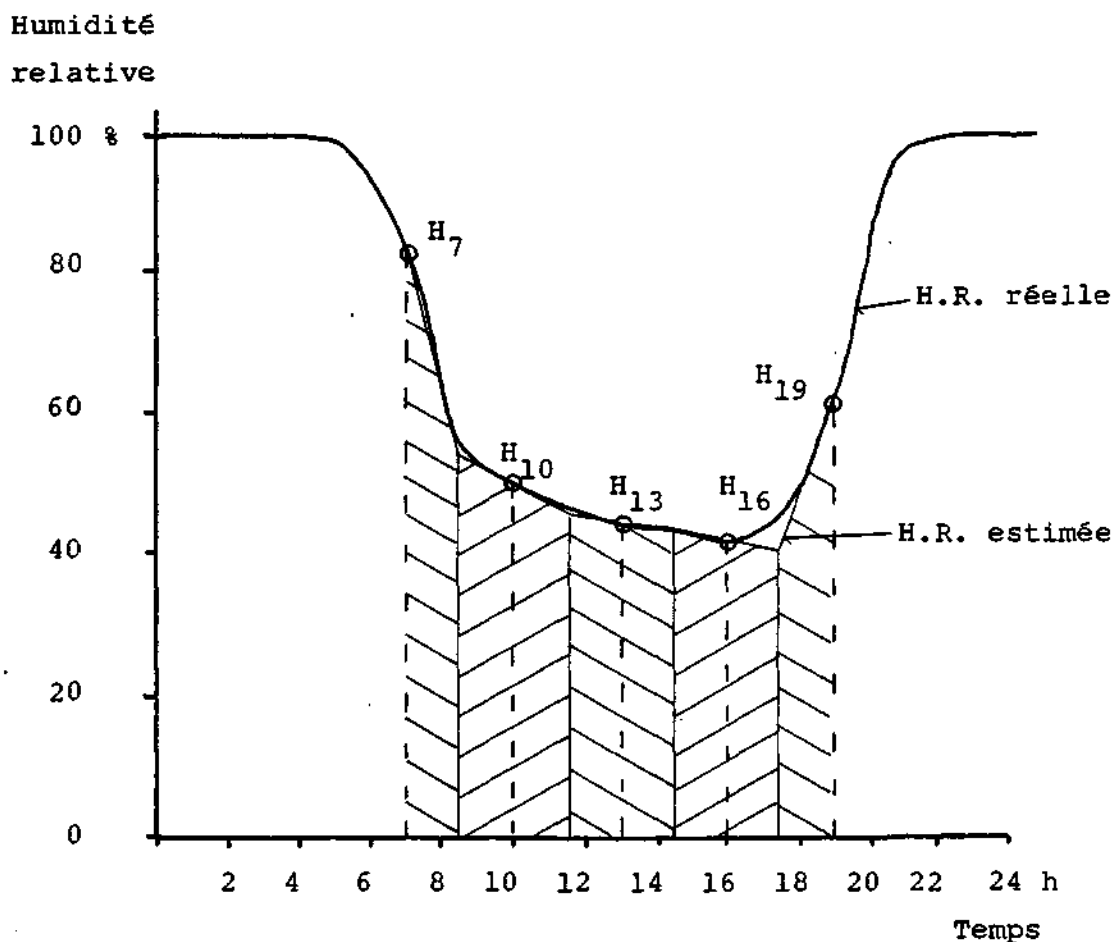
Cette équation est ajustée à la table psychrométrique No 771 b de Lambrecht, fournie avec le psychromètre à aspiration No 761, et valable pour des vitesses de l'air supérieures à 2m/sec. Pour des températures de l'air comprises entre 0 et 35°C, la différence entre les valeurs de la table psychrométrique et les valeurs de l'équation ne dépasse, généralement, pas ± 2 % d'humidité relative. Une erreur plus grande existe pour les températures supérieures à 32°C, avec une humidité inférieure à 20 %, et pour les températures inférieures à 8°C, avec une humidité inférieure à 50 %. Les valeurs mesurées au Cachot ne se trouvent jamais dans les domaines où des erreurs importantes existent.

Deuxièmement, nous avons programmé une calculatrice électronique "Texas 58" pour calculer l'humidité relative à partir des températures du thermomètre sec et du thermomètre humide, selon l'équation citée ci-dessus.

Nous avons ensuite déterminé facilement les humidités relatives horaires d'après les enregistrements du "Grant", en évitant l'emploi fastidieux d'une table psychrométrique.

Troisièmement, après quelques essais, nous avons décidé de calculer l'humidité relative diurne moyenne quotidienne, en considérant 5 valeurs horaires, celles de 7 h, 10 h, 13 h, 16 h et 19 h, appelées H_7 , H_{10} ... etc. Graphiquement, notre estimation est indiquée dans la figure 3-41.

Fig. 3-41 Estimation de l'humidité relative moyenne diurne quotidienne.



Selon notre estimation, l'humidité relative moyenne quotidienne H_q se calcule par :

$$H_q = \frac{1}{4} \cdot \left(\frac{H_7}{2} + H_{10} + H_{13} + H_{16} + \frac{H_{19}}{2} \right)$$

Dans la tourbière, on constate que H_7 possède une valeur qui est toujours proche de 90 %. Nous avons donc utilisé la formule suivante :

$$H_q = \frac{1}{4} \cdot \left(45 + H_{10} + H_{13} + H_{16} + \frac{H_{19}}{2} \right)$$

Finalement, nous avons calculé, pour les périodes comparées, la moyenne des humidités quotidiennes.

Malgré les avantages de la méthode que nous avons utilisée, le calcul des humidités relatives moyennes est assez long. Pour cette raison, nous nous sommes contentés de comparer des périodes de durée limitée.

Le résultat des comparaisons est donné dans la figure 3-42.

Fig. 3-42. Comparaison de l'humidité relative diurne moyenne dans quelques stations.

Stations:	"Grant"	C12	St. 5	St.12 b
Dates	bas marais		haut marais	
11-30.6.75	84,8 %	87,0 %	87,1 %	
12-24.6.76	59,9	62,3		
10-20.7.76	76,3			79,0 %

La distribution de fréquences des humidités relatives diurnes quotidiennes est donnée dans la figure 3-43.

Fig. 3-43. Distribution de fréquences des humidités relatives diurnes quotidiennes.

Humidité relative:		41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100%
Dates	Station						
11-30.6.75	"Grant"		1	1	5	6	7
"	C12			1	3	9	7
"	St. 5			1	3	8	8
12-24.6.76	"Grant"	1	8	3			
"	C12		5	7			
10-20.7.76	"Grant"			2	4	4	1
"	St. 12b			4	2	3	2

L'examen des figures 3-42 et 3-43 montre que les différences d'humidité relative entre stations sont faibles, et qu'elles ne peuvent pas déterminer des différences dans la proportion de pontes qui parviennent à l'éclosion.

En juin 1976, on constate que l'humidité relative diurne quotidienne ne monte pas au-dessus de 70 %. (Fig. 3-43). Nous n'avons pourtant pas constaté que les pontes souffraient de cette situation. On peut supposer que l'humidité nocturne élevée et les fortes rosées permettent aux oeufs de réabsorber, la nuit, l'eau qu'ils perdent le jour.

g) Bilan radiatif

Du fait que nous ne possédons pas d'enregistrements simultanés dans plusieurs stations, nous n'avons pas pu établir des comparaisons sur des périodes de plusieurs jours. Nous avons toutefois comparé les mesures momentanées que l'on peut faire sur différentes surfaces, ce qui donne déjà des indications intéressantes.

Pour nos mesures, nous avons utilisé notre bilanmètre, dont une des surfaces sensibles était masquée. La surface non masquée était successivement orientée vers le haut, puis vers le bas, pour mesurer le rayonnement solaire incident, puis le rayonnement émis par le sol. Les deux mesures étaient effectuées à moins de 10 minutes d'intervalle, et on peut admettre que, pendant ce temps, pour un jour sans nuages, le rayonnement solaire ne variait que d'une manière insignifiante. Dans la figure 3-44, nous avons indiqué les résultats susceptibles d'être comparés. Ces mesures ont été effectuées le 4.8.77, entre 11 h et 12 h 30. Dans cette figure, la hauteur de mesure est donnée par rapport à la surface du sol (et non la surface de la végétation). Le gain énergétique est indiqué en % de l'énergie fournie par le rayonnement incident.

Fig. 3-44 Comparaison des bilans radiatifs momentanés mesurés au-dessus de différentes surfaces.

Surface considérée	Hauteur de mesure (cm)	Rayonnement de la surface (cal/cm ² /min ⁻¹)	Rayonnement incident (cal/cm ² /min ⁻¹)	Gain énergétique (%)
Eau + Carex secs	40	0,02	0,96	98
Eau + utriculaires denses	40	0,07	1,06	93
Eau tourbeuse, peu profonde	40	0,09	0,96	91
C. rostrata. Mesure 30 cm au-dessus d'une prairie dense	90	0,23	1,06	78
C. rostrata. Mesure entre les plantes denses, hautes de 30 cm.	50	0,17	1,06	84
C. canescens	40	0,24	1,06	77
C. canescens	40	0,16	0,96	83
C. canescens et bousses	40	0,17	0,96	82
Bousses	40	0,19	1,02	81
Sphaignes	40	0,15	1,04	86
Tourbe nue, détrempée	40	0,09	1,02	91

D'après la figure 3-44, on voit que, à la surface de l'eau, le gain énergétique atteint ses valeurs les plus élevées. Ceci provient surtout de l'absence de rayonnement réfléchi par l'eau. Lorsque la surface de l'eau est occupée par des végétaux ou des matériaux en suspension, le rayonnement

réfléchi devient plus important, et le gain énergétique est moindre. Sur le sol recouvert de végétation, le gain énergétique est 10 à 20 % plus bas que sur l'eau. Sur la tourbe nue, humide, le gain énergétique est voisin des gains observés sur une surface d'eau.

Le gain énergétique obtenu par le rayonnement n'étant qu'un élément du bilan énergétique général à la surface du sol, il n'est pas possible de lui trouver une relation simple avec la température du sol.

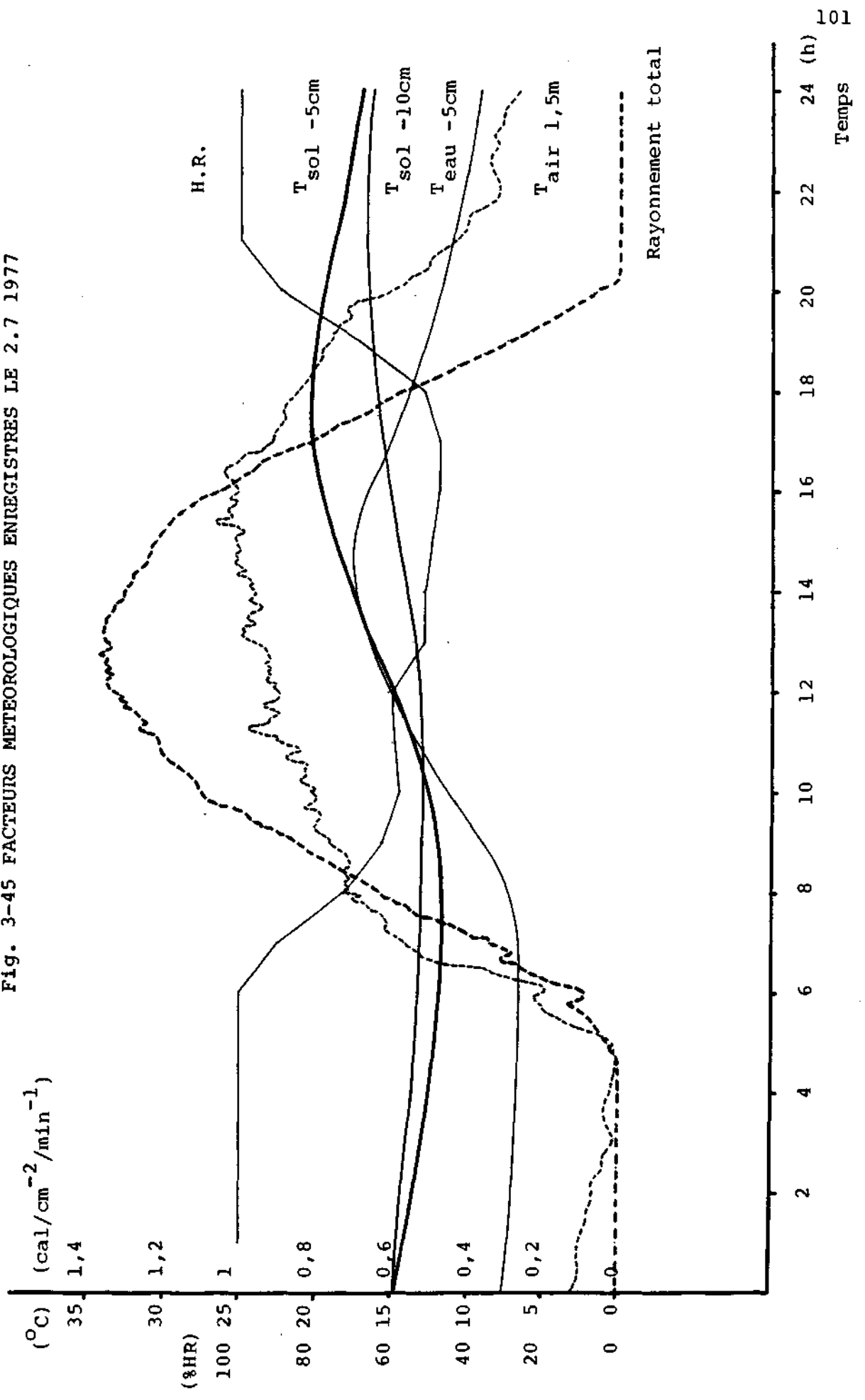
Cependant, nos mesures montrent que la différence entre le rayonnement d'une surface d'eau et celui du sol recouvert de végétation pourrait être un des éléments qui permet aux Tabanides femelles de détecter la présence des surfaces d'eau au-dessus desquelles les oeufs sont pondus.

h) Comparaison de la variation des différents facteurs météorologiques au cours d'une journée.

Les principaux facteurs météorologiques, rayonnement, température de l'air, température du sol, température de l'eau, varient tous selon un cycle quotidien de 24 heures. Les cycles des différents facteurs sont déphasés les uns par rapport aux autres, c'est-à-dire que les valeurs maximales ou minimales de chaque facteur ne sont pas atteintes simultanément. Il est intéressant de savoir quelle est l'importance du décalage entre les cycles et quand, au cours d'une journée, les valeurs extrêmes sont atteintes. Le facteur principal qui détermine la variation de tous les autres est le rayonnement. Nous examinerons la variation des facteurs météorologiques au cours d'une journée sans nuages, pendant laquelle le rayonnement varie d'une manière définie. L'examen de journées avec ciel nuageux ou couvert n'offrirait pas d'intérêt car, dans ce cas, le rayonnement peut varier de manières très diverses, de même que les autres facteurs. Chaque journée est alors un cas particulier.

Dans la figure 3-45, nous avons indiqué les enregistrements de l'appareil "Schenk", le 2 juillet 1977. Ceux-ci comprennent le rayonnement incident total mesuré par le pyranomètre, la température de l'air à 1,5 m de hauteur, la température du sol à 5 et 10 cm de profondeur, la température de l'eau à 5 cm de profondeur. Les températures de l'air et du sol ont

Fig. 3-45 FACTEURS METEOROLOGIQUES ENREGISTRES LE 2.7 1977



été mesurées à 1 m environ de la rive du canal C12. La température de l'eau a été mesurée dans le canal C12. A la figure 3-45, nous avons ajouté les valeurs de l'humidité relative mesurée par le psychromètre de l'enregistreur "Grant".

Dans la figure 3-46, nous avons indiqué les heures de la journée auxquelles les maxima ou les minima sont atteints par chaque facteur.

Fig. 3-46 Heures auxquelles les facteurs météorologiques atteignent leurs valeurs extrêmes (2.7.1977).

Facteur	Maximum	Minimum
Rayonnement	13 h	(nuit)
Température de l'air	15 h 30	5 h
Température du sol à 5 cm de profondeur	17 h 30	7 h
Température du sol à 10 cm de profondeur	21 h	9 h
Température de l'eau à 5 cm de profondeur	14 h 30	6 h
Humidité relative	(nuit)	16 h 30

Dans la figure 3-45, il est intéressant de suivre les variations de température dans le sol et dans l'eau, à profondeur égale (5 cm). On voit que l'amplitude de la variation est plus grande dans l'eau que dans le sol, mais que la température de l'eau est toujours inférieure à celle du sol (en C12 !)

On constate également que l'eau se réchauffe, mais se refroidit aussi plus rapidement que le sol.

Notre graphe montre que les larves semi-aquatiques qui vivent le long des rives ont ainsi la possibilité de "choisir" des conditions thermiques très différentes en se déplaçant peu, soit dans le sol, soit dans l'eau.

4. LES TABANIDES CAPTURES AU CACHOT : SYSTEMATIQUE ET ABONDANCE

4.1 INTRODUCTION

Avant d'aborder la biologie et l'écologie des Tabanides du Cachot, nous estimons utile de donner la liste des espèces capturées, et l'abondance relative de chacune d'elle. Ceci permettra de mieux situer les espèces dont il est question dans les chapitres suivants.

4.2 MATERIEL ET METHODES

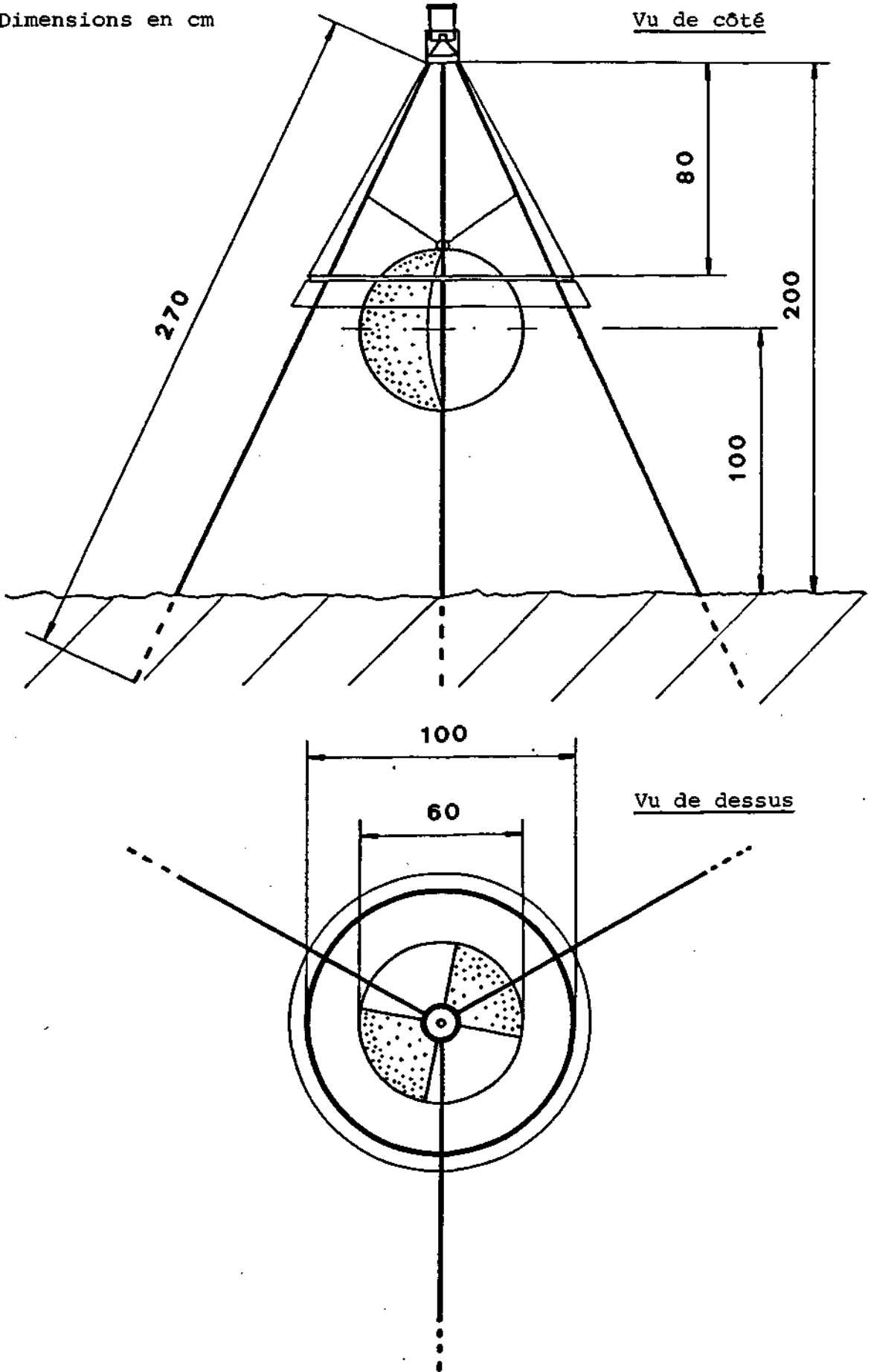
L'inventaire des Tabanides du Cachot a été réalisé principalement par des captures systématiques à l'aide de pièges "Manitoba" (THORSTEINSON, BRACKEN et HANEC 1964). Ces pièges, conçus spécialement pour la capture des Tabanides, sont construits de la manière suivante (voir fig. 4-1):

Une sphère noire, brillante, d'au moins 40 cm de diamètre, est suspendue par un trépied à 1 mètre au-dessus du sol. Cette sphère est attractive spécialement pour les femelles de Tabanides, mais aussi pour quelques autres Diptères.

La sphère est surmontée d'un cône formé d'une feuille de polyéthylène translucide. La base du cône (diamètre 1m) se trouve au niveau du tiers supérieur de la sphère. Les insectes qui sont attirés et qui se posent sur la sphère ont tendance à s'envoler ensuite selon une trajectoire ascendante. Ils sont alors emprisonnés à l'intérieur du cône et montent au sommet de celui-ci, où un système anti-retour les retient définitivement. Les dimensions exactes de nos pièges sont données dans la figure 4-1. Nous avons remplacé la sphère noire du modèle original par une sphère dont la surface est divisée en quatre fuseaux alternativement rouges et noirs brillants. Cette modification, proposée par PERNOT-VISENTIN (1972) devrait augmenter l'efficacité du piège, certaines espèces étant davantage attirées par le rouge que par le noir. Nous avons utilisé un deuxième type de pièges, non spécifique, non attractif, la trappe Malaise (TOWNE, 1972). Par ce piège, nous désirions connaître l'abondance des mâles et des espèces non attirées par le piège Manitoba d'une part, l'abondance relative des Tabanides par rapport aux autres Diptères,

Fig. 4-1 PIEGE MANITOBA

Dimensions en cm



d'autre part.

La trappe Malaise est composée principalement d'un filet fin, noir, quasi invisible, tendu entre deux mâts plantés verticalement dans le sol et distants de 1,8 m. Le bord supérieur du filet aboutit sous le faite d'un "toit" construit également en filet. Les pans du toit descendent jusqu'à 1 mètre au-dessus du sol. Le faite du toit n'est pas horizontal, il est à 2 mètres au-dessus du sol à une extrémité, à 1,1 mètre à l'autre.

Près des mâts, deux filets verticaux, perpendiculaires au filet principal, forment les "façades" de la construction qui ressemble à une tente.

Les insectes qui volent à moins de 1 mètre au-dessus du sol sont interceptés par le filet vertical. Ensuite, ils marchent ou volent, en tendant à monter toujours. Ils arrivent ainsi au point le plus haut du filet, où un système anti-retour les emprisonne.

La figure 4-2 représente notre trappe Malaise. Pour simplifier le dessin, les mâts et le système anti-retour n'ont pas été dessinés. Une deuxième trappe Malaise, dont la surface de capture avait 1,7 m de longueur et 0,5 m de hauteur, a été installée au-dessus de l'eau d'un canal.

La figure 4-3 indique la position des pièges sur le terrain, et leur période d'utilisation peut être précisée ainsi :

Emplacement et période de fonctionnement des pièges.

Piège	Emplacement	Année de fonctionnement
Manitoba T	Centre de la tourbière	1973 à 1977
" F	Fossé large, très humide	1973 à 1977
" J	Prairie fauchée	1975 à 1977
" P	Pâturage occupé en permanence	1974 à 1977
" B	Prairie fauchée en bordure d'un pâturage occupé sporadiquement	1974 à 1977
Malaise 1	Centre de la tourbière	1973 à 1976
Malaise 2	Canal en bordure de la tourbière	1975

Fig. 4-2 TRAPPE MALAISE

Dimensions en cm

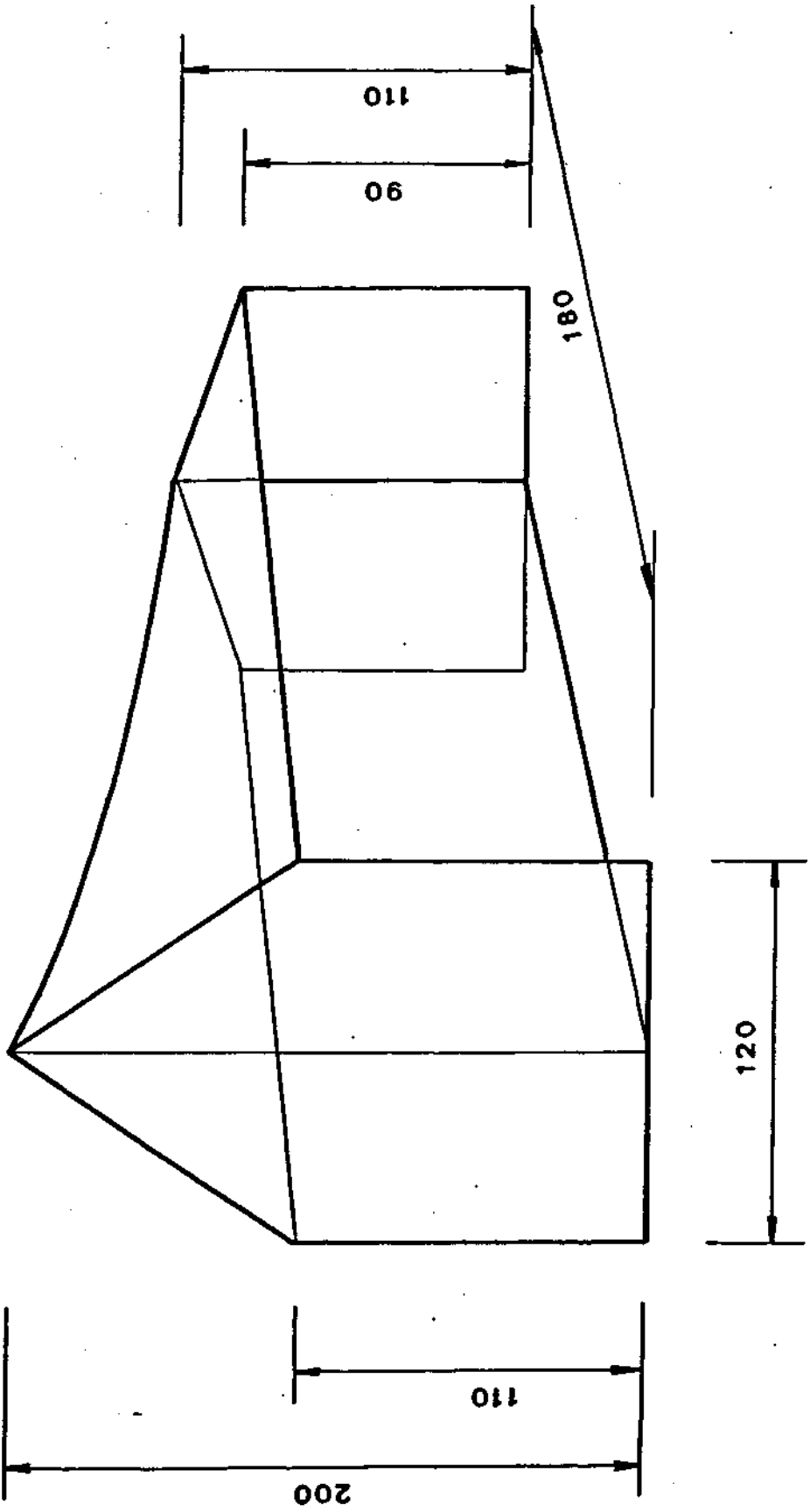
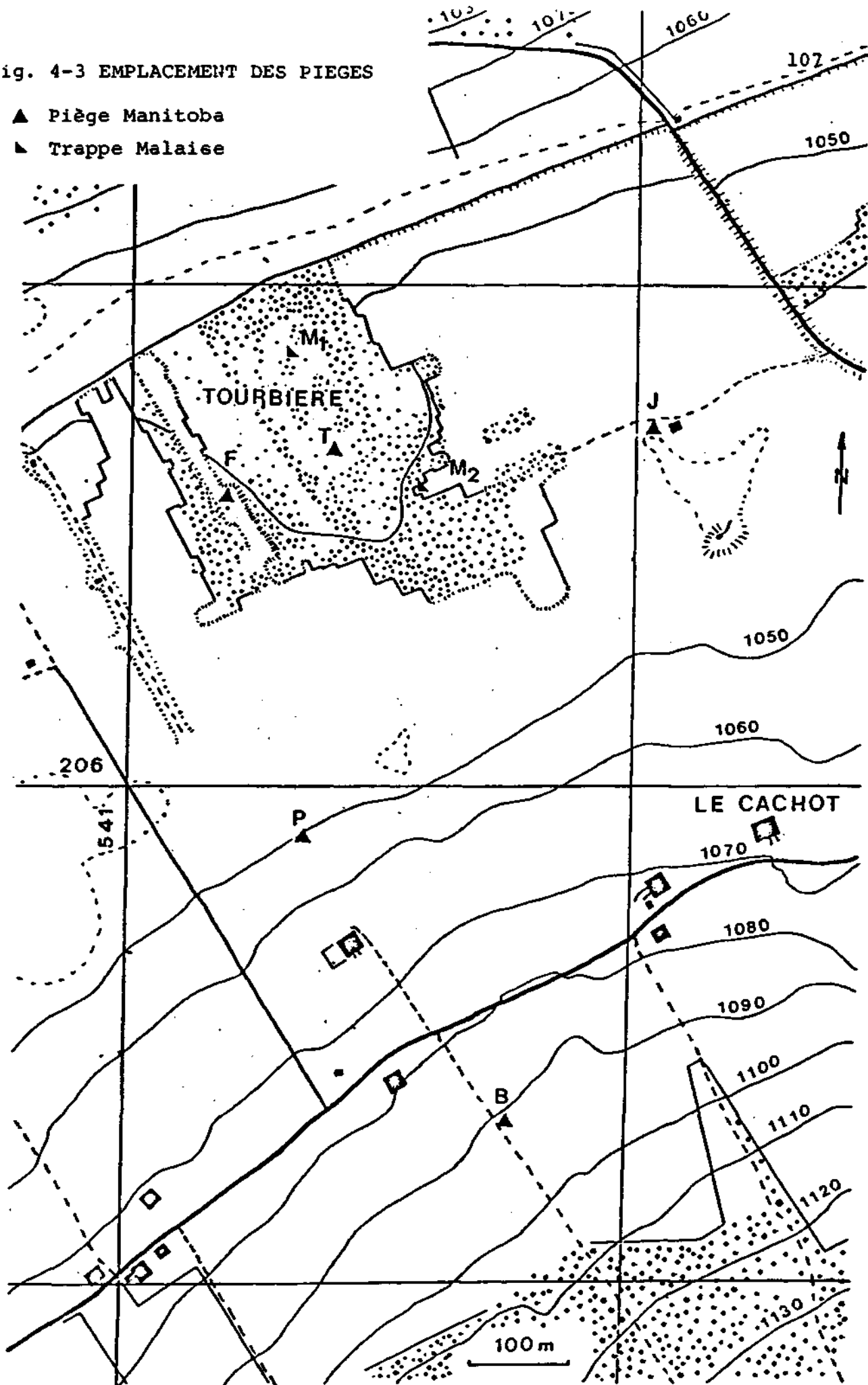


Fig. 4-3 EMLACEMENT DES PIEGES

- ▲ Piège Manitoba
- ▣ Trappe Malaise



Les pièges ont fonctionné en permanence de début juin à début septembre. Les pièges Manitoba et la trappe Malaise 2 ont été relevés tous les jours pendant les périodes d'abondantes captures (juin et juillet), tous les 2 à 3 jours le reste du temps. La trappe Malaise 1 a été relevée une fois par semaine.

Les insectes capturés ont été déterminés d'après les clés données par CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (1972), et la liste définitive a été dressée selon la nomenclature utilisée par LECLERCQ et DLSUFJEV (1975) dans leur catalogue des Tabanidae paléarctiques.

4.3 RESULTATS ET DISCUSSION

4.3.1 Les résultats bruts

De 1973 à 1977, nous avons capturé, au Cachot, 21 espèces de Tabanides dont la liste est donnée par la figure 4-4. L'abondance relative des individus de chaque espèce est indiquée dans la figure 4-5, où figurent les captures réalisées par les pièges Manitoba et les trappes Malaise. Par la capture d'individus au moment de la ponte ou de l'éclosion, nous avons trouvé que 8 espèces avaient leurs habitats larvaires dans la tourbière ou à proximité de celle-ci. Les espèces sont données dans la figure 4-6.

Fig. 4-6 Espèces dont les habitats larvaires existent dans la tourbière.

Hybomitra bimaculata
 " kaurii
 " lundbecki
 " montana var. tuxeni

Tabanus bromius
 " sudeticus

Haematopota crassicornis
 " pluvialis

Fig. 4-4 LES TABANIDES CAPTURES AU CACHOT.

Sous-famille des TabaninaeTribu des DiachloriniGenre *Dasyramphis* ENDERLEIN, 1922*D. ater* (ROSSI, 1790)Tribu des TabaniniGenre *Hybomitra* ENDERLEIN, 1922*H. atarrima* (MEIGEN, 1820)*H. auripila* (MEIGEN, 1820)*H. bimaculata* (MACQUART, 1826)*H. distinguenda* (VERRALL, 1909)*H. kaurii* CHVALA et LYNEBORG, 1970*H. lundbecki* (LYNEBORG, 1959)*H. lurida* (FALLEN, 1817)*H. micans* (MEIGEN, 1804)*H. montana* var. *tuxeni* (LYNEBORG, 1959)Genre *Atylotus* OSTEN-SACKEN, 1876*A. sublunaticornis* (ZETTERSTEDT, 1842)Genre *Tabanus* LINNE, 1758*T. autumnalis* LINNE, 1758*T. bovinus* LINNE, 1758*T. bromius* LINNE, 1758*T. cordiger* MEIGEN, 1820*T. glaucopsis* MEIGEN, 1820*T. maculicornis* ZETTERSTEDT, 1842*T. sudeticus* ZELLER, 1842Tribu des HaematopotiniGenre *Heptatoma* MEIGEN, 1803*Hept. pallucens* (FABRICIUS, 1776)Genre *Haematopota* MEIGEN, 1803*Hae. crassicornis* WAHLBERG, 1848*Hae. pluvialis* (LINNE, 1758)

4.3.2 Les espèces capturées au Cachot

Le nombre d'espèces capturées au Cachot, soit 21, paraît assez élevé par rapport aux 51 espèces qui, d'après CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (1972), composent la faune suisse.

Pour situer notre liste par rapport à des données faunistiques régionales, nous nous sommes référé à deux auteurs qui donnent des listes d'espèces pour des régions proches de la Vallée de la Brévine.

BOUVIER (1945), dans son travail sur les Tabanides de la Suisse, donne une liste d'espèces pour le Jura vaudois, entre 800 et 1600 mètres d'altitude. Les méthodes de capture ne sont pas indiquées exactement, mais on peut admettre que c'est surtout le filet entomologique qui a été utilisé.

PERNOT-VISENTIN (1972) a établi une liste d'espèces pour la région de Bonnevaux (altitude 840 m) dans le Jura français, à 17 km au sud-ouest de Pontarlier. La zone prospectée mesure environ 3 km de longueur et 1,5 km de largeur. Elle est composée de milieux variés : prairies fauchées, naturelles ou cultivées, pâturages, tourbière, forêts, ruisseau. Deux listes ont été établies, l'une selon les captures des pièges Manitoba, l'autre à partir de captures au filet entomologique. Dans la figure 4-7, nous avons comparé, en nous limitant aux aspects les plus évidents, les listes d'espèces du Cachot, de Bonnevaux et du Jura vaudois. Pour que les listes du Cachot et de Bonnevaux soient comparables, nous n'avons considéré, dans les deux cas, que les espèces capturées au piège Manitoba. Tous les noms d'espèces ont été ramenés à la nomenclature actuelle.

Les proportions des différentes espèces indiquées dans la figure 4-7 doivent être considérées avec prudence, car on constate que, d'une année à l'autre, ces valeurs peuvent changer considérablement (voir paragraphe 8.2.3).

Les méthodes de captures différentes donnant également des listes différentes. Par exemple, PERNOT-VISENTIN donne une liste de 25 espèces capturées au Manitoba et une liste de 30 espèces capturées au filet, le tout donnant une liste combinée de 33 espèces.

La liste de BOUVIER, pour le Jura vaudois, n'est donc pas parfaitement comparable aux deux autres listes. Il est par

Fig. 4-7 COMPARAISON DES LISTES D'ESPECES ETABLIES POUR
LE CACHOT, BONNEVAUX, LE JURA VAUDOIS.

	Le Cachot	Bonnevaux	Jura vaudois
Nombre d'espèces	20	25	18
Nombre d'espèces communes avec la liste du Cachot		14	12
Nombre d'espèces capturées			
1 à 2 fois seulement	9	7	1
1 à 10 fois seulement	12	16	6
Nombre total de captures	6516	2371	600
Tableau formé des 6 espèces les plus abondantes de chaque liste :			
<i>Chrysops caecutiens</i>	-	6) 0,97%	1,0 %
" <i>relictus</i>	-	3) 4,38	-
<i>Hybomitra bimaculata</i>	6) 0,94%	0,41	-
" <i>kaurii</i>	4) 2,04	0,59	-
" <i>micans</i>	5) 1,03	0,37	4) 12,3
" <i>olsufjevina</i>	-	-	6) 4,0
" <i>solstitialis</i>	-	5) 1,81	-
<i>Tabanus bromius</i>	2) 8,10	2) 11,51	1) 21,3
" <i>maculicornis</i>	0,37	4) 3,71	2) 20,0
" <i>spodopterus</i>	-	0,04	5) 5,0
<i>Haematopota pluvialis</i>	1) 80,36	1) 71,74	3) 18,04
" <i>crassicornis</i>	3) 6,37	0,54	0,5

conséquent inutile de tenter une comparaison plus détaillée de ces trois listes.

En conclusion, nous pouvons dire que la région du Cachot est riche en espèces de Tabanides. Les espèces ubiquistes, Haematopota pluvialis et Tabanus bromius, forment environ 90 % de la totalité des captures.

Les espèces qui forment le 10 % restant ont une abondance variable et, apparemment, propre au Cachot. 9 espèces capturées 1 ou 2 fois seulement peuvent être considérées comme rares (au Cachot !).

Dans une communication personnelle, MATTHEY nous indique qu'il a capturé, dans la tourbière du Cachot, en 1969, au filet, deux exemplaires de Chrysops relictus Meigen, ce qui prouve que notre liste d'espèces n'est pas absolument exhaustive.

4.3.3 Espèces nouvelles pour la Suisse

Une espèce de notre liste est nouvelle pour la Suisse, il s'agit de Hybomitra lurida Fallen, qui se trouve, chez nous, à la limite sud de son aire de distribution. Une deuxième espèce ou, du moins, une variété, est également nouvelle pour la Suisse, c'est Hybomitra montana var. tuxeni Lyneborg.

La position systématique de cette espèce ne fait pas l'unanimité : CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (1972) en font une espèce distincte, soit Hybomitra tropica Linné, par contre LECLERCQ et OLSUFJEV (1975) la considèrent seulement comme une variété de l'espèce montana qui, elle, est déjà signalée en Suisse.

4.3.4 Aire de répartition en Europe et distribution altitudinale

Les aires de répartition en Europe des espèces qui composent notre liste sont loin d'être bien délimitées. En nous basant sur les données de CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (1972) et de LECLERCQ (1966b), nous pouvons toutefois définir trois grands types de répartition dans lesquels nous classons toutes nos espèces. Notre liste comprend (Figure 4-8) :

13 espèces se trouvant dans toute l'Europe. Les limites Nord et Sud du continent ne sont pas atteintes par toutes les espèces.

7 espèces se trouvant dans toute l'Europe mais, dans la moitié Sud du continent, en montagne seulement. En général, ces espèces n'existent pas dans les péninsules italienne et ibérique.

1 espèce existant dans la moitié Sud de l'Europe seulement, ne dépassent pas 50° de latitude Nord.

Puisque la distribution altitudinale varie avec la latitude, nous nous sommes référé aux travaux de BOUVIER (1945) et de PERNOT-VISENTIN (1972), relatifs aux espèces de Suisse et de France voisine, pour définir la distribution altitudinale de nos espèces. La figure 4-8 montre que notre liste est composée de :

11 espèces se trouvant aussi bien en plaine qu'en montagne.

3 espèces se trouvant en montagne seulement, au-dessus de 600 mètres d'altitude, selon la définition de BOUVIER (1945).

4 espèces existant uniquement en plaine, au-dessous de 600 mètres d'altitude.

3 espèces que les données bibliographiques ne permettent pas de classer.

La présence des espèces de plaine est surprenante, et on pourrait penser que les individus capturés proviennent de régions voisines de basse altitude. Ceci semble être confirmé par le fait que, pour 3 des 4 espèces de plaine, nous n'avons capturé qu'un ou deux individus. Pour la quatrième espèce, par contre, non seulement les captures sont nombreuses, mais nous avons la preuve que les lieux de reproduction se trouvent au Cachot. Il s'agit d'Hybomitra bimaculata. La question n'est donc pas résolue.

4.3.5. Les captures de mâles dans les pièges Manitoba.

Dans les pièges Manitoba, de 1973 à 1977, nous avons capturé les mâles de 7 espèces. Par rapport au total des captures d'une espèce, les mâles représentent toujours une faible proportion, ainsi que le montrent les chiffres de la figure 4-9, concernant les espèces dont l'abondance est suffisante pour établir une proportion significative.

Fig. 4-8 AIRE DE REPARTITION EN EUROPE ET DISTRIBUTION
ALTITUDINALE EN SUISSE.

	AIRE DE REPARTITION			DISTRIBUTION ALTITUDINALE		
	Europe	Europe, dans le sud en montagne	Sud de l'Europe	Plaine et montagne	Montagne	Plaine
1. <i>Dasyramphie atar</i>			x			
2. <i>Hybomitra atarrima</i>		x			x	
3. " <i>auripila</i>		x			x	
4. " <i>bimaculata</i>	x					x
5. " <i>distinguenda</i>	x			x		
6. " <i>kaurii</i>		x			x	
7. " <i>lundbecki</i>	x			x		
8. " <i>lurida</i>		x				
9. " <i>mioans</i>		x		x		
10. " <i>montana tuxani</i>	x			x		
11. <i>Atylotus sublunaticornis</i>		x				
12. <i>Tabanus autumnalis</i>	x					x
13. " <i>bovinus</i>	x			x		
14. " <i>bromius</i>	x			x		
15. " <i>cordiger</i>	x					x
16. " <i>glaucopis</i>	x			x		
17. " <i>maculicornis</i>	x			x		
18. " <i>sudeticus</i>	x			x		
19. <i>Heptatoma pellucens</i>	x					x
20. <i>Haematopota crassicornis</i>		x		x		
21. " <i>pluvialis</i>	x			x		

Fig. 4-9 Proportion de mâles capturés dans les pièges Manitoba

Espèces capturées	Femelles	Mâles	% Mâles
<u>H. micans</u>	67	6	8,2
<u>T. maculicornis</u>	24	1	4
<u>Haem. crassicornis</u>	415	24	5,5
<u>Haem. pluvialis</u>	5236	148	2,7

Nous pouvons comparer ces résultats avec ceux de PERNOT-VISENTIN (1972) qui, dans des pièges Manitoba ayant fonctionné de 1969 à 1971, a obtenu les mâles d'une seule des 27 espèces capturées. Il s'agissait d'Haematopota pluvialis, dont 17 mâles et 1701 femelles ont été capturées, ce qui fait que les mâles représentent 1 % du total.

La raison de la faible abondance des captures de mâles sera discutée en examinant les résultats obtenus avec les trappes Malaise.

4.3.6 Les captures des trappes Malaise

Les captures des trappes Malaise n'apportent pas d'éléments nouveaux à notre connaissance de la faune du Cachot, et une seule espèce (Heptatoma pellucens) a été capturée par ce moyen uniquement.

Pour comparer les captures obtenues de 1973 à 1976 par la trappe Malaise 1 et le piège Manitoba T qui se trouvent dans le même milieu, nous avons établi la figure 4-10.

Fig. 4-10 Captures obtenues de 1973 à 1976 par le piège Manitoba et la trappe Malaise 1.

Espèces capturées	Manitoba T		Malaise 1	
	femelles	mâles	femelles	mâles
<u>H. bimaculata</u>	12		5	1
<u>H. distinguenda</u>	3		1	
<u>H. kaurii</u>	43		6	
<u>H. lundbecki</u>	2			
<u>H. micans</u>	17	5	2	
<u>A. sublunaticornis</u>		1	2	
<u>T. bromius</u>	46		2	1
<u>T. cordiger</u>	1			
<u>T. maculicornis</u>	3	1	1	
<u>T. sudeticus</u>	1			
<u>Hae. crassicornis</u>	102		21	6
<u>Hae. pluvialis</u>	1238	31	196	18
Total	1468	38	236	26
%	97,5%	2,5%	90,1%	9,9%

La figure 4-10 montre que, avec le piège Manitoba T, on capture en moyenne 6 fois plus de femelles et 1,5 fois plus de mâles qu'avec la trappe Malaise 1. Ce rapport est toutefois variable selon les espèces.

On constate, d'autre part, que les mâles représentent le 9,9 % des captures de la trappe Malaise, et seulement le 2,5 % des captures du piège Manitoba. Ce résultat montre que le nombre restreint de mâles capturés dans le piège Manitoba ne correspond vraisemblablement pas seulement à une attractivité limitée du piège pour les mâles, mais également à une abondance réellement plus faible de ceux-ci, du moins dans la couche où la trappe Malaise intercepte les insectes, c'est-à-dire entre 0 et 1 mètre de hauteur. Si l'on admet que la trappe Malaise capture les deux sexes avec la même efficacité, on peut dire que, dans cette strate, il existe 9 fois plus de femelles que de mâles.

Pour Hybomitra bimaculata, l'examen des exuvies nymphales trouvées sur le terrain montre que le sex-ratio est 1 : 1, et il semble bien que l'on puisse également accepter cette valeur pour les autres espèces.

On peut alors penser que la faible abondance des captures de mâles provient soit de leur répartition spatiale ou de leur hauteur de vol, qui n'est pas la même que celle des femelles, soit d'une activité et d'une durée de vie réduites, ce qui diminue la probabilité de rencontrer un piège.

L'hypothèse d'une répartition et, éventuellement, d'une activité différentes pour les mâles et pour les femelles, est confirmée par les observations de CHARPIE (1973), qui a déterminé quelles étaient les proies dont deux espèces d'oiseaux, le Pouillot siffleur et le Pouillot de Bonelli nourrissent leurs petits. L'observation des Pouillots montre que les proies, chez lesquelles se trouve une faible proportion de Tabanides, sont capturées surtout dans la couronne des arbres. Parmi les Tabanides récoltés, les mâles sont plus nombreux que les femelles !

Dans une communication personnelle, CHARPIE nous indique que, de 1969 à 1975, dans les forêts de feuillus situées au pied du Jura (Yverdon, Genolier, Bois de Chêne), l'ensemble des proies examinées contenait 29 mâles et 8 femelles de Tabanides, l'espèce la plus abondante étant T. bromius, avec 21 mâles et 4 femelles. Notons que la prépondérance des mâles parmi les proies peut provenir aussi bien de la répartition spatiale des mâles, qui correspond au domaine de chasse des Pouillots, que d'une activité faible des mâles, qui seraient alors capturés plus facilement que les femelles.

D'une manière générale, les captures de la trappe Malaise montrent que les Tabanides forment une infime proportion des insectes qui volent dans la tourbière. En 1973, la Malaise 1 a capturé 80 Tabanides pour 129.952 Diptères et 26.207 insectes appartenant à d'autres ordres.

5. LES PONTES

5.1. INTRODUCTION

La recherche des pontes de Tabanides est intéressante à plus d'un titre. Elle aide tout d'abord à connaître les habitats larvaires. Poursuivie avec méthode, elle permet d'estimer l'abondance relative d'une population à une phase précise de son cycle vital, (oeuf), et ceci sans la perturber par des captures.

Cette méthode offre pourtant des difficultés importantes. Tout d'abord, l'identification des pontes n'est pas toujours possible, car les caractères spécifiques sont rares. Ensuite, pour beaucoup d'espèces dont les larves ne sont pas liées au milieu humide, les lieux de ponte sont mal définis et étalés sur des surfaces considérables, où la densité des pontes est faible et la recherche extrêmement aléatoire (WYNIGER 1953). Enfin, si, par le biais du nombre de pontes, on désire estimer l'abondance de la population d'adultes, il faut connaître le nombre moyen de pontes déposé par chaque femelle. Ce nombre n'est pas facile à déterminer et, d'autre part, il semble variable selon les conditions météorologiques.

La recherche des pontes peut, malgré tout, être utile si, comme au Cachot, un certain nombre de conditions favorables sont réunies. Nous avons en effet trouvé des lieux de ponte bien définis et de surface limitée, dans lesquels une seule espèce, Hybomitra bimaculata, était abondante. Nous avons pu observer cette espèce au moment où elle déposait ses oeufs et, par conséquent, reconnaître ses pontes. Enfin, nous avons étudié le cycle ovarien de cette espèce, et défini le nombre probable de pontes déposées par chaque femelle.

5.2. METHODE

Dans une première phase, nous avons prospecté l'ensemble de nos terrains d'étude en notant sur une carte la position de chaque ponte de Tabanide découverte. Ceci nous a permis de

définir les zones où les pontes étaient les plus fréquentes. Cette donnée acquise, nous avons choisi un ensemble de stations jugées favorables. Cet ensemble de stations a été ensuite prospecté systématiquement, de 1973 à 1977, alors que des investigations moins régulières étaient poursuivies dans l'ensemble de la tourbière et des terrains voisins.

Nos prospections ont été menées de la manière suivante :

- Pendant la période de ponte (juin - août), nous avons, tous les 2 ou 3 jours, visité toutes les stations choisies pour être étudiées régulièrement.
- Dans chaque station, nous avons procédé à une recherche intensive des pontes de Tabanides. Nous avons marqué chaque nouvelle ponte, et noté ses caractéristiques : nature du support, hauteur de la ponte au-dessus de l'eau, densité de la végétation, trace de parasitisme, caractères spéciaux.
- A chaque visite, nous avons non seulement recherché les nouvelles pontes, mais encore contrôlé l'état des pontes déjà marquées et noté le moment de leur éclosion.

Ainsi, nous avons acquis des données comparatives, d'année en année, sur l'abondance et la distribution des pontes.

Au cours de ces recherches, nous avons pu observer quelques femelles en train de pondre et les capturer ensuite, pour les identifier avec certitude. Ces pontes ont été suivies avec une attention particulière, et nous avons mesuré la température à proximité de quelques-unes d'entre elles pour déterminer la durée d'incubation en fonction de la température.

5.3. RESULTATS ET DISCUSSION

5.3.1. Les espèces observées et leurs pontes

a). Hybomitra bimaculata

C'est l'espèce dont nous avons trouvé le plus de pontes au Cachot. De 1973 à 1977, nous en avons répertorié environ 500. L'espèce à laquelle appartenaient ces pontes a été déterminée par l'observation et la capture de femelles en train de pondre. L'identification des pontes a été confirmée par la capture des imagos à l'éclosion, à proximité immédiate des lieux de pontes. Sur les 90 individus capturés (voir fig. 7-2), 67 appartenaient à l'espèce Hybomitra bimaculata,

3 à des Hybomitra d'une autre espèce, et enfin 20 aux genres Tabanus et Haematopota, dont les pontes se distinguent clairement de celles du genre Hybomitra. La probabilité que nous ayons attribué par erreur des pontes à l'espèce Hybomitra bimaculata est donc très faible.

La forme générale des pontes de Hybomitra bimaculata est donnée par la figure 5-1. La largeur de la ponte est variable, elle correspond à celle du support. La longueur de la ponte dépend du nombre total d'oeufs.

A titre d'exemple, nous pouvons donner les valeurs suivantes :

Fig. 5-2 NOMBRE D'OEUFS DANS DEUX PONTES DE H. BIMACULATA.

Nombre d'oeufs :

	Total	Couche 1	Couche 2	Couche 3	Longueur mm	Lar- geur mm	Hauteur mm
Ponte A	491	236	186	69	12	4	5
Ponte B	355	208	123	24	14	3	4

Le support de A était une tige d'Eriophorum vaginatum, celui de B une tige de Carex canescens.

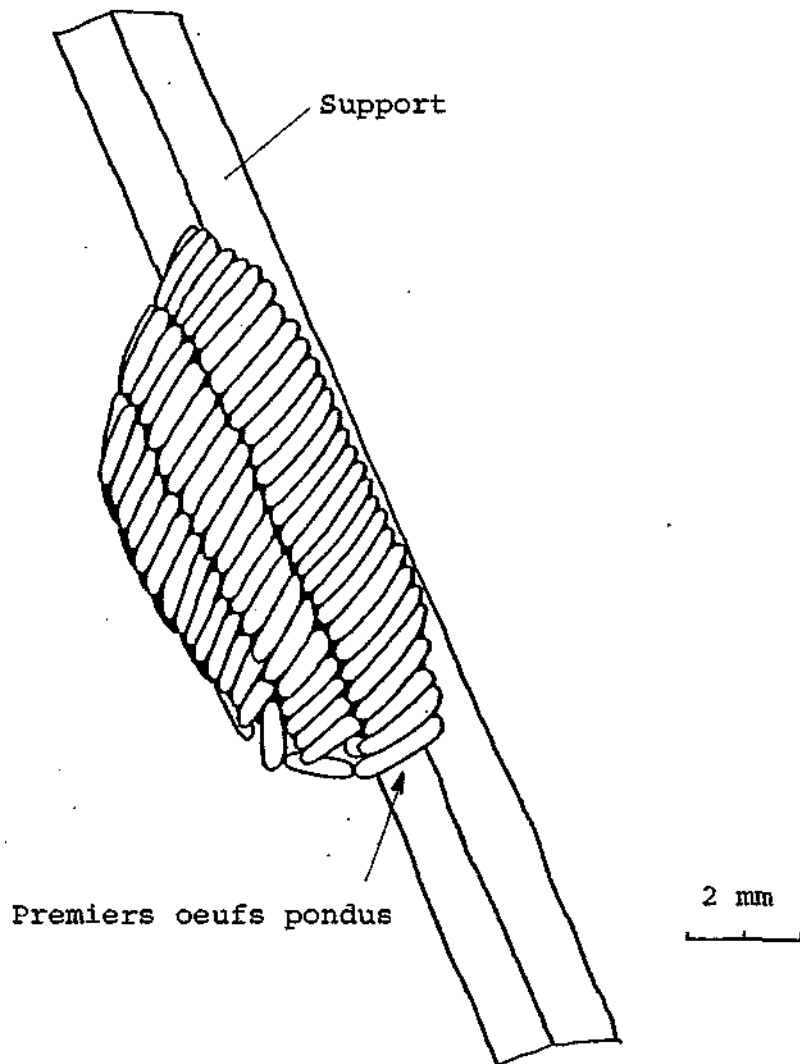
b). Hybomitra montana tuxeni

La seule femelle de cette espèce que nous avons observée en train de pondre a montré le même comportement que Hybomitra bimaculata.

Le support choisi était particulier : c'était une feuille de Vaccinium uliginosum. La ponte était moins allongée que celles de Hybomitra bimaculata, mais cela peut provenir de la grande surface du support. Les oeufs, blancs à la ponte, de même dimension que ceux d'H. bimaculata, sont devenus gris-brun 2 à 3 h après la ponte.

Nous avons trouvé 4 autres pontes dont les oeufs étaient également gris-brun, et que nous attribuons à H. montana tuxeni. Elles avaient la même forme, et se trouvaient sur les mêmes supports que celles d'H. bimaculata.

Fig. 5-1 PONTE DE HYBOMITRA BIMACULATA.



c). Tabanus sudeticus

Nous n'avons capturé qu'une femelle de cette espèce au moment de la ponte dont nous n'avons observé que la dernière phase.

Nous avons trouvé, par ailleurs, 6 pontes qui avaient les mêmes caractéristiques.

Ces pontes, blanches d'abord, puis devenant beige pâle, avaient des formes beaucoup plus globuleuses que celles de H. bimaculata, bien que les supports soient généralement très étroits comme des feuilles de Carex filiformis ou des tiges d'Eriophorum vaginatum. Généralement, elles étaient formées de 4 couches d'oeufs, la dernière couche comprenant souvent très peu d'oeufs (Fig. 5-3).

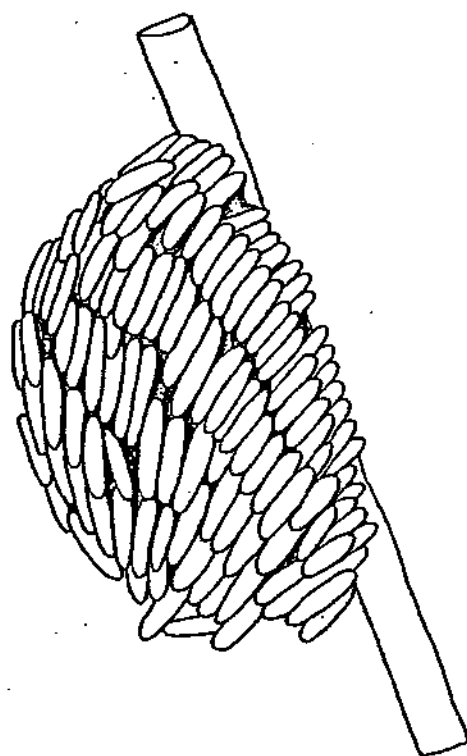
Toutes les pontes attribuées à T. sudeticus ont été trouvées sur le haut-marais, en bordure de gouilles qui ne contenaient pas toujours de l'eau libre.

5.3.2 Phénologie et abondance des pontes de H. bimaculata

Les données concernant l'abondance des pontes ont été recueillies dans 27 stations prospectées chaque année, de 1973 à 1977. La figure 5-4 indique la position des stations dans la tourbière, et la figure 5-5 donne les caractéristiques principales de chaque station. Ces deux figures sont extraites des données générales fournies par le chapitre 2.

Le nombre total de pontes d'H. bimaculata enregistré au cours d'une saison est variable. Durant l'année 1976, exceptionnellement favorable pour les Tabanides, nous avons trouvé 236 pontes, alors qu'en 1975 et 1977, sur le même ensemble de stations, nous n'avons découvert que 4, respectivement 11 pontes. Enfin, en 1973 et 1974, le nombre de pontes était de 82 et 92. Ces chiffres sont bien en rapport avec le nombre d'imagos que nous avons capturés dans les pièges Manitoba, mais les valeurs très basses observées en

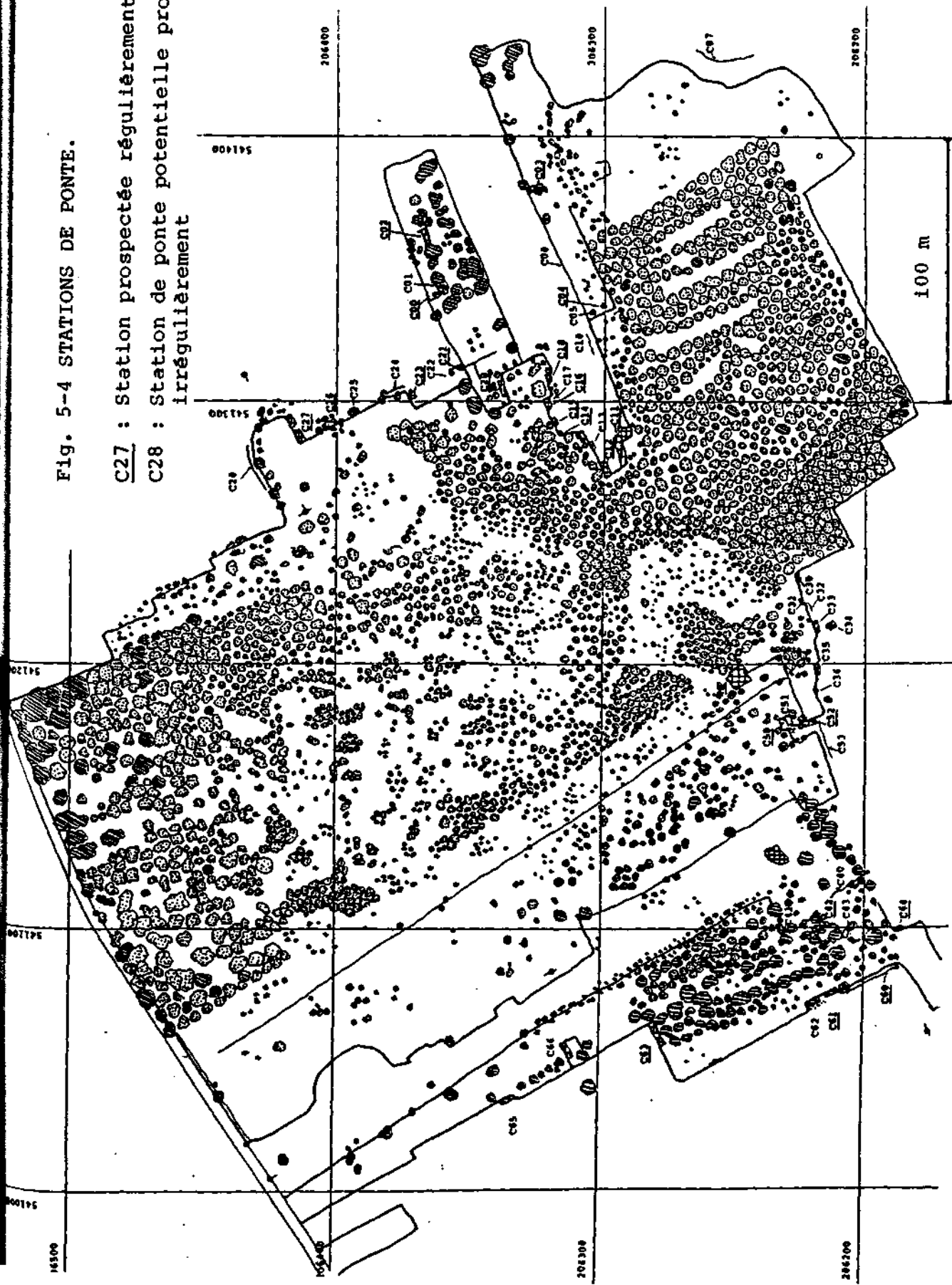
Fig. 5-3 PONTE DE TABANUS SUDETICUS.



2 mm

Fig. 5-4 STATIONS DE PONTE.

C27 : Station prospectée régulièrement chaque année
 C28 : Station de ponte potentielle prospectée irrégulièrement



Station	Surface (m ²)	Profondeur (cm)	Végétation dominante		Particularité
			Rives	Zone centrale	
000	1	0-10	C.c.2, E.v.2	-	Ombragé
002	18	15-40	C.c.3, E.v.2	-	Ombragé
003	7,5	0-30	C.r.3	C.r.2	Ombragé
004	1	0-15	C.r.2	C.r.1-2	
011 E	19	20-60	C.r.3	C.r.2-3	
011 W	24	10-40	C.c.3	-	
012	7	20-50	C.c.3, C.r.2	-	
014	1	0-10	C.r.2	C.r.2	
015	2	15-30	C.r.3, E.v.1	-	
016	7,5	50-70	C.r.2-3	-	
018	7	40-80	C.c.1-2	-	Rives hautes
020	8	15-30	C.c.2-3	-	
021	4	0-15	C.r.3	C.r.2	
023	4	0-10	C.r.3	C.r.1-2	
026	4,5	30-50	C.r.2-3	C.r.1	Ombragé
027 E	12	0-15	C.r.4	C.r.3-4	
027 W	8	5-30	C.r.2-3, C.c.1	C.r.2	
042	4	0-15	C.r.2	C.r.2	
044	4	15-30	C.r.3	C.r.2	
050	2	0-10	C.f.2	C.f.1	
052	3	20-30	C.r.3	C.r.3	
050	4	0-15	C.c.2	C.r.2	
051	6	10-20	C.r.2	C.r.1	
053 E	2	40-50	C.r.3	C.r.2	
053 W	6	40-50	C.r.3	C.r.1	
M.P.	52	120-150	C.c.2-3, C.r.2	C.r.1-2	
Haut marais 0,5-10		0-15	(C.r.2, C.f.1)	(C.f.1)	

Explications :

Profondeur 15-40 : 15 = profondeur approximative en période sèche (0 = asséché)
40 = profondeur approximative après une période pluvieuse

C.r. = Carex rostrata
C.c. = Carex canescens
C.f. = Carex filiformis
E.v. = Eriophorum vaginatum

Densité de la végétation : 4 = forte, 3 = moyenne, 2 = faible,
1 = plantes isolées (voir fig. 5-16).

1975 et 1977 s'expliquent mal, car les conditions météorologiques n'étaient pas exceptionnellement mauvaises. Ce point sera examiné plus en détail dans le chapitre 8.

Précisons que la surface totale sur laquelle étaient distribuées les pontes (27 stations) mesurait environ 120 m².

Pour définir la période pendant laquelle les pontes sont déposées, nous avons porté, dans la figure 5-6, le nombre cumulé de pontes trouvées au cours de la saison, et exprimé en % du nombre total. Ce graphe permet de définir, pour n'importe quel moment de la saison, la proportion des pontes qui sont déjà déposées. Le début et la fin de la période de ponte sont mal définis, aussi avons-nous fixé arbitrairement comme début et fin, le moment où le nombre de pontes déposées atteint 5%, respectivement 95%, du total de la saison. Nous avons appelé "date médiane", la date à laquelle le nombre de pontes déposés atteint 50% du total. De cette manière, les pontes isolées très précoces ou très tardives ne perturbent pas les comparaisons. Il est inutile d'essayer d'interpréter les irrégularités des courbes. Par contre, les formes générales sont significatives, la pente étant proportionnelle au nombre de pontes quotidien. Par exemple, on voit que la pente moyenne a toujours sa valeur maximum dans le tronçon compris entre 10 et 60%.

La figure 5-7 montre que les périodes d'apparition des adultes (tirées du paragraphe 8.2.1) et les périodes de ponte sont plus ou moins synchrones. Une comparaison précise de leurs caractéristiques n'est possible que pour l'année 1976. Les autres années, le nombre de captures est réellement trop faible pour permettre de définir significativement la période d'apparition. En 1976, on voit que la date médiane de la période de ponte est atteinte 1 jour seulement après celle de la période d'apparition. D'autre part, le début et la fin de la période de ponte sont atteints 6 jours après, respectivement 6 jours avant le début et la fin de la période d'apparition.

Fig. 5-6. Pontes. Abondances relatives cumulées.



Fig. 5-7 CARACTERISTIQUES DES PERIODES DE PONTE ET
D'APPARITION DES ADULTES (H. BIMACULATA).

<u>Période de ponte :</u>	1973	1974	1975	1976	1977
Début arbitraire	2.7	27.6	(6.7)	16.6	27.6
Date médiane	8.7	12.7	-	21.6	5.7
Fin arbitraire	25.7	11.8	(22.7)	4.7	25.7
Durée arbitraire (j.)	23	45	(16)	18	28
Nombre total de pontes	82	92	4	236	11
Nombre de pontes quotidien moyen, pendant la durée arbitraire	3,2	1,9	0,2	11,8	0,4
Nombre de pontes quotidien moyen, dans la période où l'abondance cumulée passe de 10 à 60 % (pente max.)	5,1	2,7	-	28,6	0,7
<u>Période d'apparition des adultes :</u>					
Début arbitraire	2.7	30.6	-	10.6	11.6
Date médiane	3.7	3.7	-	20.6	22.6
Fin arbitraire	13.7	3.8	-	10.7	3.7

Pour comparer entre elles les 27 stations prospectées, nous avons dressé le tableau 5-8 qui donne, pour chaque station, le nombre de pontes observé chaque année, et la surface correspondante, afin d'établir une comparaison par unité de surface.

Précisons que les stations peuvent être classées en deux catégories très différentes :

Dans la première catégorie, on trouve les stations composées d'une surface d'eau libre, gouille ou canal, dont les rives sont bordées d'une végétation pouvant servir de support aux pontes. La surface propre à recevoir des pontes correspond à la surface d'eau au-dessus de laquelle se trouve la végétation. Cette surface est égale à la longueur des rives multipliée par la largeur de la "bande" d'eau surplombée par la végétation, soit environ 20 cm. Nous appellerons les stations de cette catégorie, "stations rives".

Dans la deuxième catégorie, on trouve des stations initialement identiques aux précédentes, mais dont la surface d'eau a été peu à peu envahie par une végétation pouvant servir de support aux pontes. Au Cachot, les surfaces d'eau sont systématiquement envahies par Carex rostrata, et nous avons des stations qui montrent tous les degrés successifs de colonisation. Les stations de la seconde catégorie se présentent comme des "prairies" de Carex rostrata (ou éventuellement de Carex filiformis) émergeant de l'eau. Dans ce cas, toute la surface d'eau de la station peut contenir des pontes. Nous appellerons les stations de cette catégorie "stations surface".

Les stations du haut marais sont, en général, du type "surface". En été, elles s'assèchent très fréquemment, et sont alors inutilisables. Elles ne sont donc pas comparables aux stations du bas marais, et nous ne les prendrons pas en considération dans les comparaisons qui suivent.

Les premières questions qui se posent sont de savoir quel est le nombre approximatif de pontes par année et par m², et quelles sont les stations, "rives" ou "surface", qui ont le meilleur "rendement".

Fig. 5-8 NOMBRE DE PONTES, SURFACE ET LONGUEUR DE RIVES DES STATIONS. 13:

Stations "rives"	Stations "surface"	Surface totale (m ²)	Longueur de rives (m)	Surface de rives (m ²)	Pontes 1973	Pontes 1974	Pontes 1975	Pontes 1976	Pontes 1977	Nombre total de pontes 1973-1977	Nbre/m ² surface de rives/an	Nbre/m ² surface totale/an
C00		(1)	1	0,2	2	1	-	1	-	4	4,00	0,80
C02		(18)	15	3,0	3	5	-	16	-	24	1,60	0,26
C11 W		(24)	13	2,6	5	7	-	14	-	26	2,00	0,20
C12		(7)	6	1,2	6	8	-	29	1	44	7,34	1,26
C15		(2)	4	0,8	3	5	-	11	-	19	4,75	1,90
C16		(7,5)	6	1,2	5	5	-	14	1	25	4,17	0,66
C18		(7)	1	0,2	1	1	-	-	-	2	2,00	0,06
C20		(8)	4	0,8	1	1	2	7	-	11	2,75	0,27
	C03	7,5	(14)	(2,8)	5	3	-	1	-	9	0,64	0,24
	C04	1	(4)	(0,8)	3	1	-	6	-	10	2,50	2,00
	C11 E	19	(20)	(4,0)	2	7	-	42	-	49	2,45	0,51
	C14	1	(2)	(0,4)	-	2	-	-	1	3	1,50	0,60
	C21	4	(4)	(0,8)	1	3	-	-	-	4	1,00	0,20
	C23	4	(6)	(1,2)	1	4	1	11	-	17	1,00	0,85
	C26	4,5	(6)	(1,2)	3	2	-	10	-	15	2,50	0,66
	C27 E	12	(7,5)	(1,5)	2	2	-	5	-	9	1,20	0,15
	C27 W	4	(6)	(1,2)	1	3	-	19	-	23	3,83	1,15
	C42	4	(6)	(1,2)	4	5	-	-	-	9	1,50	0,45
	C44	4	(4)	(0,8)	2	1	-	4	-	7	1,75	0,35
	C50	2	(5)	(1,0)	2	4	-	-	2	8	1,60	0,80
	C52	3	(4)	(0,8)	2	-	-	-	-	2	0,50	0,14
	C60	4	(8)	(1,6)	5	7	-	-	-	12	1,50	0,60
	C61	6	(4,5)	(0,9)	3	4	-	10	-	17	3,78	0,57
	C63 E	2	(3,5)	(0,7)	4	-	-	2	1	7	2,00	0,70
	C63 W	6	(6)	(1,2)	4	3	1	9	-	17	2,83	0,57
	M.P.	20	(20)	(4,0)	8	2	-	23	3	36	1,80	0,36
M.P.		(52)	12	2,4	8	2	-	23	3	36	3,00	0,14

En divisant le nombre total de pontes par le nombre d'années d'observation et la surface utile des stations, nous obtenons une moyenne de 0,68 pontes par an et par m². En considérant les stations et les années individuellement, le rendement le plus élevé est obtenu en 1976 par la station C 12, avec 24,2 pontes/m²/an.

La comparaison des stations "rives" avec les stations "surface" montre que les premières ont un rendement meilleur, en moyenne 2,50 pontes/m²/an, que les secondes, en moyenne 0,47 pontes/m²/an. Les résultats seront plus significatifs si l'on compare les stations par rapport à une même référence, soit la surface totale, soit la "surface des rives", soit encore la longueur des rives. Cette comparaison, donnée dans la figure 5-9, a été établie d'après les données de la figure 5-8. Dans celle-ci, nous avons indiqué, entre parenthèses, la surface des stations "rives" et la longueur de rive des stations "surface". Ces chiffres ne correspondent pas à des surfaces de ponte réelles, mais sont utilisés pour avoir des références communes aux stations des deux types.

Fig.5-9 Comparaison des stations "rives" et des stations "surface"

Stations considérées	Référence	Nombre de pontes
Stations "rives"	Surface des rives	2,50 pontes/m ² /an
"	Surface totale	0,25 "
Stations "surface"	Surface des rives	1,95 "
"	Surface totale	0,47 "
Ensemble des stations	Surface des rives	2,12 "
"	Surface totale	0,35 "
Stations "rives"	Longueur des rives	0,39 pontes/ m/an
Stations "surface"	"	0,50 "
Ensemble des stations	"	0,42 "

Les longueurs et surfaces utilisées dans nos calculs sont celles où des pontes sont effectivement possibles. Les murs de tourbe nus bordant les canaux n'ont pas été considérés comme rives "utilisables".

Les chiffres de la figure 5-9 montrent clairement qu'il n'y a pas de différences importantes entre les stations "surface" et les stations "rives". Dans les dernières, on constate, en fait, une concentration des pontes dans la petite surface qui contient des supports, mais le nombre moyen de pontes par rapport à la surface totale est le même que dans les stations "surface".

Le nombre de pontes par mètre de longueur de rive est intéressant, car les larves issues des pontes doivent, tôt ou tard, gagner la berge de la station de ponte, la nymphose et l'éclosion des imagos ayant lieu sur un sol nettement émergé, généralement à moins de 1 m. de la rive. Le nombre de pontes par mètre de rive indique, approximativement, la population initiale qui alimente chaque m² de surface d'éclosion. Puisque nous avons en moyenne 0,42 ponte par mètre de rive et que chaque ponte contient environ 400 oeufs, nous avons, par m² de surface d'éclosion, environ 170 jeunes larves. Connaissant le nombre annuel d'éclosions par m², nous pourrions estimer la mortalité pendant la vie larvaire.

5.3.3. Caractéristiques des lieux de ponte de *H. bimaculata*

D'une manière générale, les lieux de ponte présentent des caractéristiques bien définies, que nous essayons de préciser dans les paragraphes suivants à partir des données statistiques obtenues lors de la recherche des pontes.

a). Présence d'eau (Fig. 5-10)

Lorsque l'eau n'était pas présente immédiatement au-dessous de la ponte, on la trouvait généralement à moins de 50 cm. En 1976, la proportion élevée de pontes sans eau au-dessous provient de la sécheresse de cette année. 27 des 33 pontes sans eau au-dessous se trouvaient au-dessus de tourbe humide, formant le fond de gouilles ou de canaux asséchés. En 1976, nous avons également observé 9 pontes qui étaient déposées au-dessus de surfaces d'eau en grande partie cachées, visibles seulement par quelques trous à travers une couche dense de feuilles mortes et sèches.

Fig. 5-10 Présence d'eau au-dessous de la ponte

	1973	1974	1976
Nombre de pontes avec eau au-dessous	91	97	205
%	98,9	92,4	86,1
Nombre de pontes sans eau au-dessous	1	8	33
%	1,1	7,6	13,9

b). Nature des supports (Fig. 5-11)

Carex rostrata et C. canescens sont les supports les plus fréquemment utilisés, ce sont aussi les végétaux les plus abondants à proximité des surfaces d'eau.

Parmi les supports groupés sous "divers", nous pouvons citer Scheuchzeria palustris, Angelica silvestris, Comarum palustre, Rumex acetosa, Eriophorum angustifolium. Quelques pontes ont été trouvées sur des supports particuliers, par exemple une branche sèche de Betula pubescens ou une racine sortant d'un mur de tourbe, au-dessus de l'eau.

En conclusion, nous pensons que les supports ne sont pas choisis en fonction de l'espèce à laquelle ils appartiennent, mais plutôt en fonction de leur position et de leurs caractéristiques mécaniques, grandeur et rigidité surtout.

Fig. 5-11 Nature des supports :

	1973	1974	1976
<u>Carex rostrata</u> , feuille	73,6%	63	60,3
<u>Carex canescens</u> , tige	12,1	18,2	16,0
<u>Carex canescens</u> , feuille	3,3	5,5	5,3
<u>Eriophorum vaginatum</u>	5,5	3,6	4,6
<u>Carex filiformis</u>	3,3	3,6	0
Divars	2,2	6,3	13,7
100% =	91	110	262

c). Inclinaison du support (Fig. 5-12)

Ce sont les supports peu inclinés qui portent le plus souvent les pontes, mais nous ignorons si nos chiffres révèlent un choix réel ou si, tout simplement, ils découlent de l'inclinaison la plus fréquente dans les milieux examinés.

Fig. 5-12 Inclinaison du support par rapport à l'horizontale :

	1973	1974	total	%
Nombre de pontes sur :				
support vertical (env. 90°)	14	12	26	13,5
support peu incliné (90-45°)	48	68	116	60,4
support très incliné (45-0°)	22	28	50	26,1

d). Hauteur au-dessus de l'eau (Fig. 5-13)

Nous avons pensé que la hauteur au-dessus de l'eau pouvait également être un critère dans le choix des emplacements de ponte.

Des chiffres de la figure 5-13, il ressort que la hauteur moyenne des pontes au-dessus de l'eau varie selon le type de support considéré. De plus, pour un type de support donné, les hauteurs individuelles sont variables, ce qui se traduit par un écart-type élevé.

Fig. 5-13 Hauteur des pontes au-dessus de l'eau :

	1973	1974	1976
<u>C. rostrata</u> , feuille	h 36,3 cm	34,8 cm	38,9 cm
	Sh 12,7	17,6	12,6
	n 58	69	158
<u>C. canescens</u> , tige	h ~15	30,8	33,3
	Sh -	14,3	10,0
	n 10	20	42
<u>C. canescens</u> , feuille	h 22,5	24,7	22,8
	Sh 3,5	9,9	5,4
	n 2	6	14

h : hauteur moyenne au-dessus de l'eau à laquelle sont déposées les pontes.

5h : écart-type de "h".

n : nombre de pontes considérées.

On constate que la hauteur moyenne des pontes est plus ou moins proportionnelle à la hauteur totale moyenne du type de support considéré, C. rostrata étant le support en moyenne le plus élevé, les feuilles de C. canescens étant le support en moyenne le moins élevé. Nous pouvons imaginer que la relation provient de l'une ou l'autre des deux causes suivantes :

- a) La hauteur des pontes est distribuée tout à fait par hasard et, ainsi, les supports qui sont en moyenne les plus élevés ont la hauteur moyenne de ponte la plus grande.
- b) La hauteur de ponte est réellement choisie par rapport à la hauteur maximum des supports disponibles, pour des raisons qui restent à déterminer.

Si la deuxième hypothèse est réelle, on devrait observer une corrélation entre la hauteur de ponte et la hauteur maximum des supports disponibles dans les lieux de ponte. Afin de vérifier cela, nous avons calculé le coefficient de corrélation entre la hauteur des pontes et la hauteur totale moyenne des supports disponibles (= hauteur moyenne de la végétation) dans une surface d'environ 1 m² entourant la ponte. Le contrôle effectué du 24 juin au 16 juillet 1976 donne les résultats de la figure 5-14.

Fig. 5-14. Corrélation entre la hauteur des pontes et la hauteur totale des supports disponibles.

	C. rostrata	C. canescens (tige)
Hauteur moyenne des pontes	41,7 cm	37,1 cm
Ecart-type	13,2 cm	9,1 cm
Hauteur totale moyenne des supports disponibles	58,8 cm	45,4 cm
Ecart-type	14,8 cm	8,4 cm
Coefficient de corrélation	0,77	0,67
Nombre de pontes observées	64	25

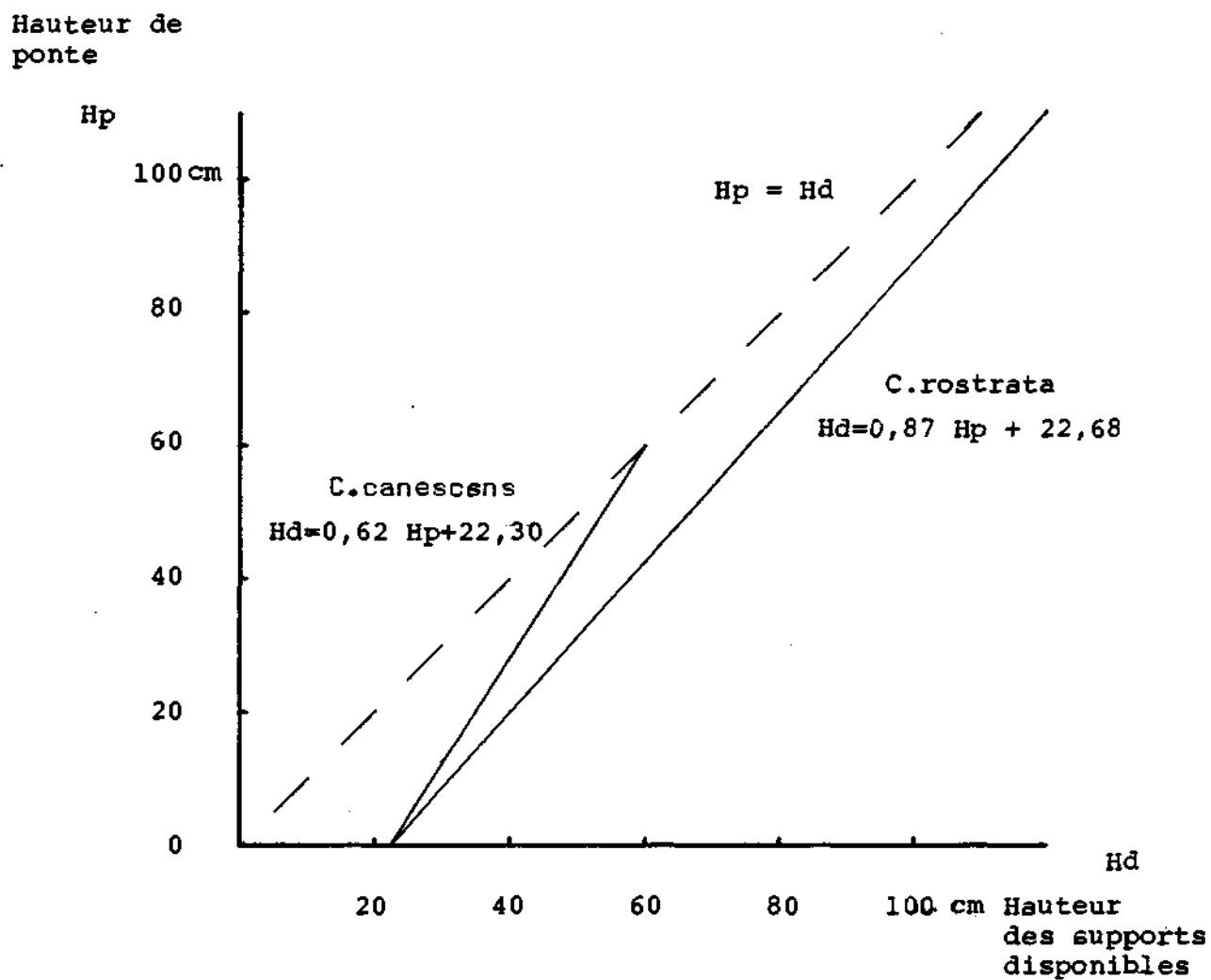
La corrélation élevée qui existe entre la hauteur de ponte et la hauteur totale moyenne des supports disponibles montre que notre deuxième hypothèse est valable, et que les hauteurs des pontes ne sont pas distribuées au hasard. Pour déterminer quel rapport existe entre la hauteur des supports disponibles et la hauteur de ponte, nous avons calculé, à partir de nos données, la droite de régression qui met en relation ces deux hauteurs. Ce résultat est donné dans la figure 5-15. Il montre que la hauteur de ponte n'est pas une proportion constante de la hauteur disponible, mais que plus la hauteur disponible est grande, plus la hauteur de ponte est proportionnellement grande, c'est-à-dire que, lorsque la végétation est élevée, les pontes se trouvent plus proches du sommet de cette végétation que lorsque la végétation est basse.

A cela, nous n'avons pas trouvé une explication tout à fait satisfaisante. Une hypothèse, appuyée sur des observations de terrain, est que la végétation la plus haute est généralement la plus dense parce qu'elle se trouve dans une situation optimale. Ainsi, les pontes seraient plus hautes dans les zones de densité élevée, ce qui indiquerait que les femelles cherchent, pour pondre, certaines conditions d'éclairage ou de rayonnement qui existent près du sommet de la végétation dense. On peut aussi imaginer que les femelles sont sensibles à un certain encombrement de leur champ de vision par des obstacles proches. Cette condition déterminerait le choix d'une hauteur de ponte d'autant plus élevée que la végétation est dense. Ceci devrait, naturellement, être vérifié par une expérimentation.

CREWE et WILLIAMS (1961) ont étudié, au Cameroun, les conditions de ponte de Tabanides appartenant à diverses espèces, sur la végétation et sur des supports artificiels. Ceux-ci étaient constitués de baguettes verticales, de longueur variable, au sommet desquelles une planchette inclinée était fixée. Leurs conclusions sont les suivantes :

- Sur les supports artificiels, les pontes sont déposées à des hauteurs variables, avec une préférence pour les hauteurs supérieures à 1,5 m, alors que la hauteur maximale des supports était 1,8 m.

Fig. 5-15. Droite de régression
Hauteur de pont / hauteur des supports
disponibles.



- Les pontes sont déposées le plus souvent au sommet des supports artificiels sous la planchette, ce qui indique une préférence pour les surfaces inclinées, et non une préférence pour le sommet du support !
- Sur la végétation, les pontes sont déposées de préférence entre 30 et 60 cm de hauteur, ce qui correspond à la hauteur maximale à laquelle on trouve des surfaces obliques.

Ces conclusions doivent être considérées avec prudence, car les espèces dont proviennent les pontes étudiées dans cette expérimentation ne sont pas connues avec précision, mais les captures d'adultes montrent une prédominance de Chrysops silacea et C. dimidiata. Le genre Chrysops n'a pas forcément le même comportement que le genre Hybomitra et, de plus, les conditions climatiques de la forêt tropicale ne sont pas les mêmes que celles qui existent au Cachot !

e). Densité de la végétation (Fig. 5-16)

Nous avons classé les degrés de densité de végétation selon les critères suivants :

- Densité 1 : supports isolés, au moins 20 cm entre les supports au niveau des pontes.
- Densité 2 : densité faible, en moyenne 10-20 cm entre les supports
- Densité 3 : densité moyenne, en moyenne 5-10 cm entre les supports
- Densité 4 : densité forte, moins de 5 cm entre les supports.

La densité 4 est telle que le vol des adultes, entre les supports, est gêné.

Nous avons trouvé les résultats indiqués dans la figure 5-16. Les lieux de ponte où la densité de végétation est faible paraissent être réellement choisis. En fait, ils présentent des avantages évidents : les pontes sont partiellement à l'abri du rayonnement solaire et, à l'éclosion, les jeunes larves vont tomber directement à l'eau, sans être retenues par la végétation.

Fig. 5-16 Densité de la végétation dans les lieux de ponte

	1973	1974	total	%
Nombre de pontes dans une végétation de densité				
1	4	9	13	6,4
2	81	85	166	82,2
3	7	16	23	11,4
4	-	-	-	-

Conclusion : les lieux de ponte, leurs caractéristiques et leur évolution au Cachot.

D'après ce que nous venons de voir, il paraît certain que les pontes d'Hybomitra bimaculata ne sont pas déposées au hasard sur les supports disponibles. Il existe, vraisemblablement, un choix du lieu de ponte, mais les facteurs qui déterminent ce choix sont multiples et interdépendants, de sorte qu'il est difficile de les étudier individuellement. Nos observations permettent de caractériser les lieux de ponte de la manière suivante :

- Ce sont toujours des surfaces d'eau.
- Au-dessus de l'esu, on trouve des supports qui sont ni trop souples, ni trop fins et, de préférence, inclinés.
- Les supports ne sont pas trop rapprochés les uns des autres, de sorte que le vol des femelles cherchant un lieu de ponte n'est pas gêné.

Au Cachot, les stations possédant ces caractères sont les gouilles du haut marais, les rigoles de drainage, et les canaux résultant de l'exploitation de la tourbe. Les premières sont trop souvent asséchées en été, et les secondes généralement trop étroites et trop profondes pour être des lieux de ponte favorables. Ce sont donc les canaux qui jouent le rôle le plus important comme stations de ponte.

Les canaux se transforment lentement au cours des années. Leur évolution est marquée par les changements qui interviennent dans la composition et la structure de la végétation des rives et des canaux eux-mêmes. De ce fait, ils ne repré-

stade 6 : Le comblement du canal par la tourbe et les débris de végétaux qui tombent des rives se poursuit inéluctablement, et aboutit à l'assèchement complet. Il n'est alors plus un lieu de ponte.

Parfois, les rhizomes entrelacés de C. rostrata retiennent à la surface des feuilles sèches et autres restes végétaux qui tombent dans l'eau du canal. Il se forme une couche qui peut masquer complètement la surface d'eau. Ainsi, avant son comblement complet, le canal est devenu impropre à servir de lieu de ponte.

Les observations de Matthey (communication personnelle) permettent d'estimer qu'un canal passe du stade 1 au stade 3 en 15 ans environ, et du stade 3 au stade 4 en 10 ans environ. Personnellement, nous avons observé le passage du stade 4 au stade 5 en 3 ans.

Ainsi, au Cachot, les lieux de ponte d'H. bimaculata résultent principalement d'une intervention humaine, et l'évolution naturelle du milieu les fait progressivement disparaître. Paradoxalement, la mise sous protection de la tourbière et l'arrêt de l'exploitation de tourbe réduisent très sévèrement la surface des stations de ponte. Il est clair que, par un aménagement de la zone protégée, on pourrait garantir la persistance de surfaces d'eau. Toutefois, la sauvegarde des Tabanides n'est pas un bon argument pour justifier cet aménagement !

5.3.4. Comportement de ponte chez H. bimaculata.

Nous pouvons résumer nos observations comme suit :

Tout d'abord, la femelle vole au-dessus d'une surface d'eau, puis s'approche des rives et se pose sur un support, une tige ou une feuille oblique, "l'inspecte" en se déplaçant très peu, se suspend par ses pattes à la face inférieure, et continue son inspection. Si la feuille "ne convient pas", la femelle s'envole jusqu'à une autre feuille et recommence son inspection. Dans les quelques cas que nous avons observés, cette recherche d'un support adéquat a duré de quelques

stade 6 : Le comblement du canal par la tourbe et les débris de végétaux qui tombent des rives se poursuit inéluctablement, et aboutit à l'assèchement complet. Il n'est alors plus un lieu de ponte.

Parfois, les rhizomes entrelacés de C. rostrata retiennent à la surface des feuilles sèches et autres restes végétaux qui tombent dans l'eau du canal. Il se forme une couche qui peut masquer complètement la surface d'eau. Ainsi, avant son comblement complet, le canal est devenu impropre à servir de lieu de ponte.

Les observations de Matthey (communication personnelle) permettent d'estimer qu'un canal passe du stade 1 au stade 3 en 15 ans environ, et du stade 3 au stade 4 en 10 ans environ. Personnellement, nous avons observé le passage du stade 4 au stade 5 en 3 ans.

Ainsi, au Cachot, les lieux de ponte d'H. bimaculata résultent principalement d'une intervention humaine, et l'évolution naturelle du milieu les fait progressivement disparaître. Paradoxalement, la mise sous protection de la tourbière et l'arrêt de l'exploitation de tourbe réduisent très sévèrement la surface des stations de ponte. Il est clair que, par un aménagement de la zone protégée, on pourrait garantir la persistance de surfaces d'eau. Toutefois, la sauvegarde des Tabanides n'est pas un bon argument pour justifier cet aménagement !

5.3.4. Comportement de ponte chez H. bimaculata.

Nous pouvons résumer nos observations comme suit :

Tout d'abord, la femelle vole au-dessus d'une surface d'eau, puis s'approche des rives et se pose sur un support, une tige ou une feuille oblique, "l'inspecte" en se déplaçant très peu, se suspend par ses pattes à la face inférieure, et continue son inspection. Si la feuille "ne convient pas", la femelle s'envole jusqu'à une autre feuille et recommence son inspection. Dans les quelques cas que nous avons observés, cette recherche d'un support adéquat a duré de quelques

dizaines de secondes à quelques minutes. Ensuite, sans que le support définitivement choisi possède apparemment des caractéristiques particulières, la femelle se met à pondre. Elle est alors suspendue par les pattes à la face inférieure du support, le corps parallèle à celui-ci, et faisant donc un angle variable avec l'horizontale. Sans raisons visibles, la tête peut être dirigée vers la base ou vers le sommet du support. Dès ce moment, elle est peu craintive et se laisse approcher.

Les oeufs sont déposés un à un, toutes les 5 à 10 secondes. Ils sont blancs, allongés, mesurant 2,1 à 2,4 mm de longueur et 0,4 à 0,5 mm de diamètre. Pour chaque oeuf, la femelle replie son abdomen jusqu'à ce que les derniers segments de celui-ci fassent un angle obtus avec la surface du support, et expulse l'oeuf dont l'extrémité vient se coller à la surface du support. Les premiers oeufs, instables sur leur pointe, sont déposés sans ordre, puis les oeufs suivants sont appuyés contre les premiers par la femelle qui, pendant l'expulsion, fait un mouvement vers l'arrière avec son abdomen. Les oeufs s'alignent alors régulièrement sur toute la largeur du support. Ils sont serrés les uns contre les autres, collés latéralement à leurs voisins et, par une de leur pointe, au support avec lequel ils forment un angle d'environ 90° . Dès qu'une certaine surface est recouverte d'une couche d'oeufs, la femelle dépose sur celle-ci une seconde couche puis, finalement, une troisième. Les oeufs de la deuxième couche ne sont plus perpendiculaires au support, mais légèrement inclinés, leur extrémité fixée étant plus proche de la femelle que leur extrémité libre. Cela semble provenir de raisons mécaniques. Comme la ponte est devenue plus haute, la femelle ne peut plus relever suffisamment son abdomen dirigé vers le support pour poser les oeufs perpendiculairement à celui-ci. Elle se contente alors de poser l'extrémité de l'oeuf qui commence à être expulsé, puis elle pouasse son abdomen vers l'arrière, ce qui fait basculer l'oeuf selon un angle qui augmente avec la distance jusqu'au support. Ainsi, les oeufs de la troisième couche ont l'inclinaison la plus accentuée.

La femelle continue sa ponte en prolongeant successivement chacune des couches. On a l'impression qu'avec l'extrémité de son abdomen, elle palpe le contour des oeufs déjà déposés, puis qu'elle ajoute les suivants exactement dans les espaces libres. Ceci a pour conséquence de donner à la ponte terminée une forme extérieure très régulière, ainsi que le montre la figure 5-1.

La femelle interrompt de temps en temps son travail pour faire vibrer ses ailes sans se déplacer. De temps en temps également, son abdomen se contracte spasmodiquement, comme pour produire un déplacement interne des oeufs.

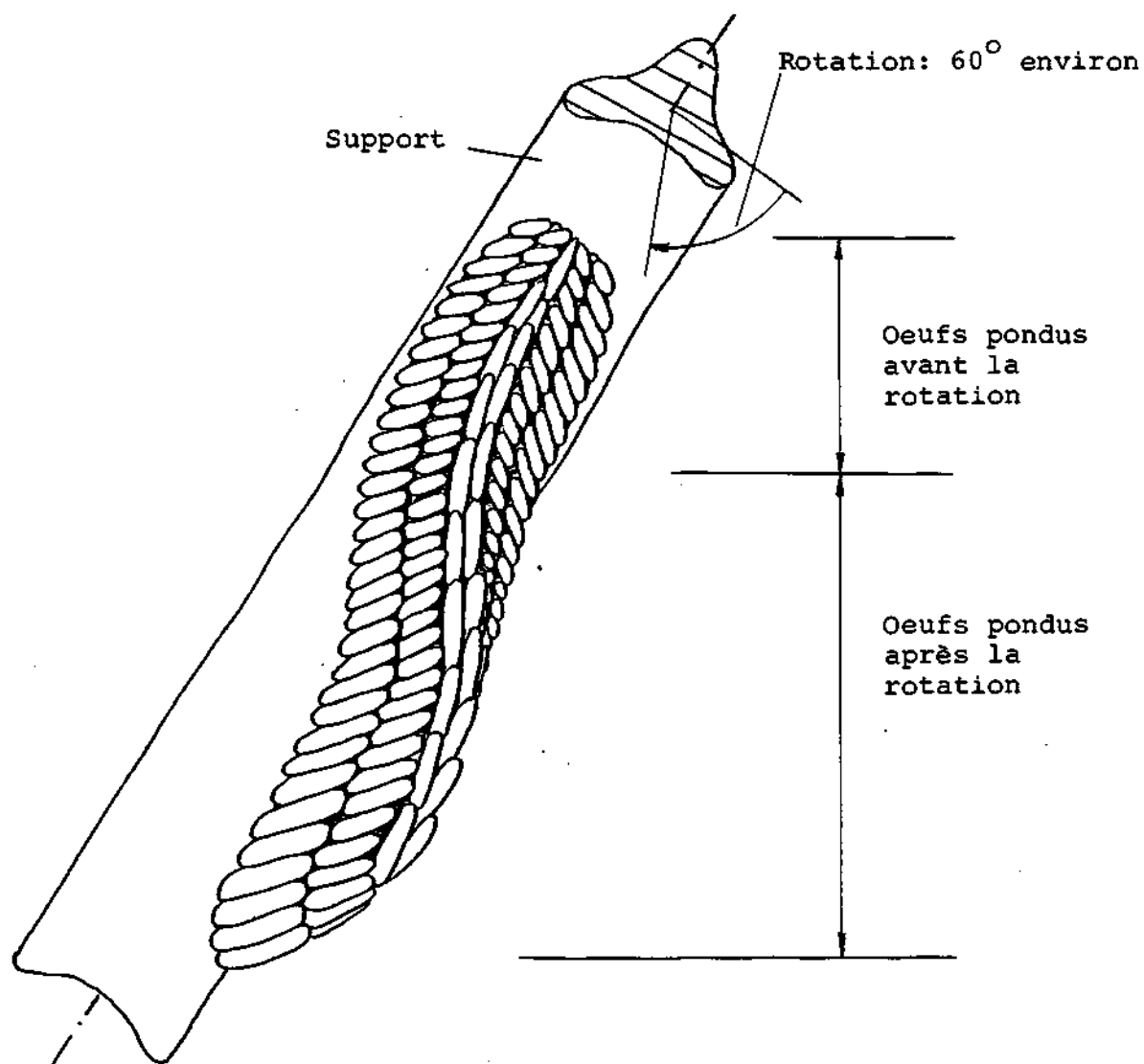
La ponte dure au total de 30 à 60 minutes. Elle se termine sans autres signes préliminaires que la diminution de la fréquence de ponte. La femelle s'envole aussitôt. Les oeufs, qui sont blancs au moment de la ponte, noircissent peu à peu et sont tout à fait noirs brillants une à deux heures après avoir été pondus.

Un renseignement sur les stimuli qui agissent sur la femelle en train de pondre et déterminent la forme de la ponte est donné par l'expérience suivante : on laisse une femelle commencer sa ponte puis, lorsqu'on estime que la moitié des oeufs sont pondus, on fait subir à l'axe du support, qui est une tige polygonale, une rotation d'environ 60° , de sorte que la ponte commencée ne se trouve plus exactement au-dessous du support. La femelle continue sa ponte sans qu'une discontinuité apparaisse, mais peu à peu les oeufs sont à nouveau placés exactement au-dessous du support, et la ponte terminée est plus ou moins hélicoïdale. Figure 5-17.

Nous interprétons cela comme indiquant que la femelle tend à pondre ses oeufs verticalement, au-dessous d'un support, mais qu'elle tend également à les appliquer le plus exactement possible aux oeufs déjà pondus.

En nous référant à huit observations de femelles en train de pondre, et à huit autres pontes que nous avons trouvées avant qu'elles ne soient complètement noircies, nous constatons que les pontes ont lieu entre 10 h et 16 h 30, par des températures de l'air comprises entre 18 et 26° C.

Fig. 5-17 FORME D'UNE PONTE DE H.BIMACULATA LORSQUE LE SUPPORT
SUBIT UNE ROTATION PENDANT L'OVIPOSITION.



5.3.5. Durée d'incubation des pontes d'*H. bimaculata*.

Nous avons obtenu une première estimation de la durée d'incubation en calculant la durée moyenne qui s'écoule entre la date de découverte d'une ponte et la date où l'on constate un début d'éclosion. Cette méthode est peu précise, car les pontes ne sont pas examinées chaque jour, et la date de découverte est parfois bien postérieure à la date où les oeufs ont été pondus. Pour limiter quelque peu ces erreurs, nous avons admis que les durées d'incubation inférieures à 7 jours résultaient d'une découverte tardive de la ponte, et nous n'avons pas tenu compte de ces valeurs dans nos calculs.

Nous obtenons ainsi les valeurs suivantes :

Fig 5-18 Durée moyenne d'incubation.

Année	1973	1974	1976
Durée moyenne d'incubation (jours)	12,4	12,2	9,6
Ecart-type	2,3	3,0	1,8
Nombre d'observations	37	77	138

Bien que ces résultats soient peu précis, ils donnent un ordre de grandeur de la durée d'incubation. La valeur basse obtenue en 1976 est normale, cette année étant la plus chaude.

Pour préciser encore la durée d'incubation, et surtout pour déterminer sa valeur en fonction de la température, nous avons, en 1976, surveillé avec un soin particulier l'éclosion des pontes pour lesquelles nous connaissions la date à laquelle elles avaient été déposées, soit parce que nous les avons trouvées encore blanches, soit parce que nous avons observé la femelle en train de pondre. A quelques cm de quelques-unes, nous avons installé des thermomètres électriques afin d'enregistrer, heure par heure, la température de l'air pendant toute la durée d'incubation. Nous avons même installé un thermomètre électrique miniature, diamètre 0,7 mm à l'intérieur d'une ponte afin de vérifier si, en raison de sa couleur noire, la ponte absorbait le rayonnement et s'échauffait plus que l'air ambiant.

Pour chaque ponte équipée d'un thermomètre, nous avons

calculé la température moyenne pendant la durée d'incubation.

Le nombre de degrés-heures "N" nécessaire à la maturation complète est donné par :

$$N = x_1 (T_1 - T_0) + x_2 (T_2 - T_0) + \dots + x_n (T_n - T_0)$$

x_n = nombre d'heures où la température est égale à T_n °C

T_0 = seuil de développement = température au-dessous de laquelle la maturation des oeufs ne se produit plus. (Constante pour une espèce).

Pour calculer N, nous connaissons les valeurs de x et de T par nos enregistrements horaires, mais nous ignorons la grandeur de T_0 pour H. bimaculata. Nous pouvons toutefois estimer T_0 en admettant que, pour une espèce donnée, la valeur de N de chaque ponte reste constante lorsque la température d'incubation varie. Si l'on considère les pontes "a" et "b", incubées dans des conditions différentes, on peut poser :

$$N_a = x_{a1} (T_{a1} - T_0) + x_{a2} (T_{a2} - T_0) + \dots + x_{an} (T_{an} - T_0)$$

$$N_b = x_{b1} (T_{b1} - T_0) + x_{b2} (T_{b2} - T_0) + \dots + x_{bn} (T_{bn} - T_0)$$

Puisque N est constant, on peut écrire $N_a = N_b$. Nous obtenons ainsi une équation dont T_0 est l'inconnue et l'estimation que nous cherchons. Cette équation peut être résolue graphiquement, en déterminant pour quelle valeur de T_0 , N_a est égal à N_b .

Pratiquement, on porte sur un même graphe N_a , puis N_b en fonction de T_0 . L'intersection des deux courbes indique la valeur de T_0 pour laquelle $N_a = N_b = N$. Nous avons ainsi une estimation de T_0 et de N pour H. bimaculata.

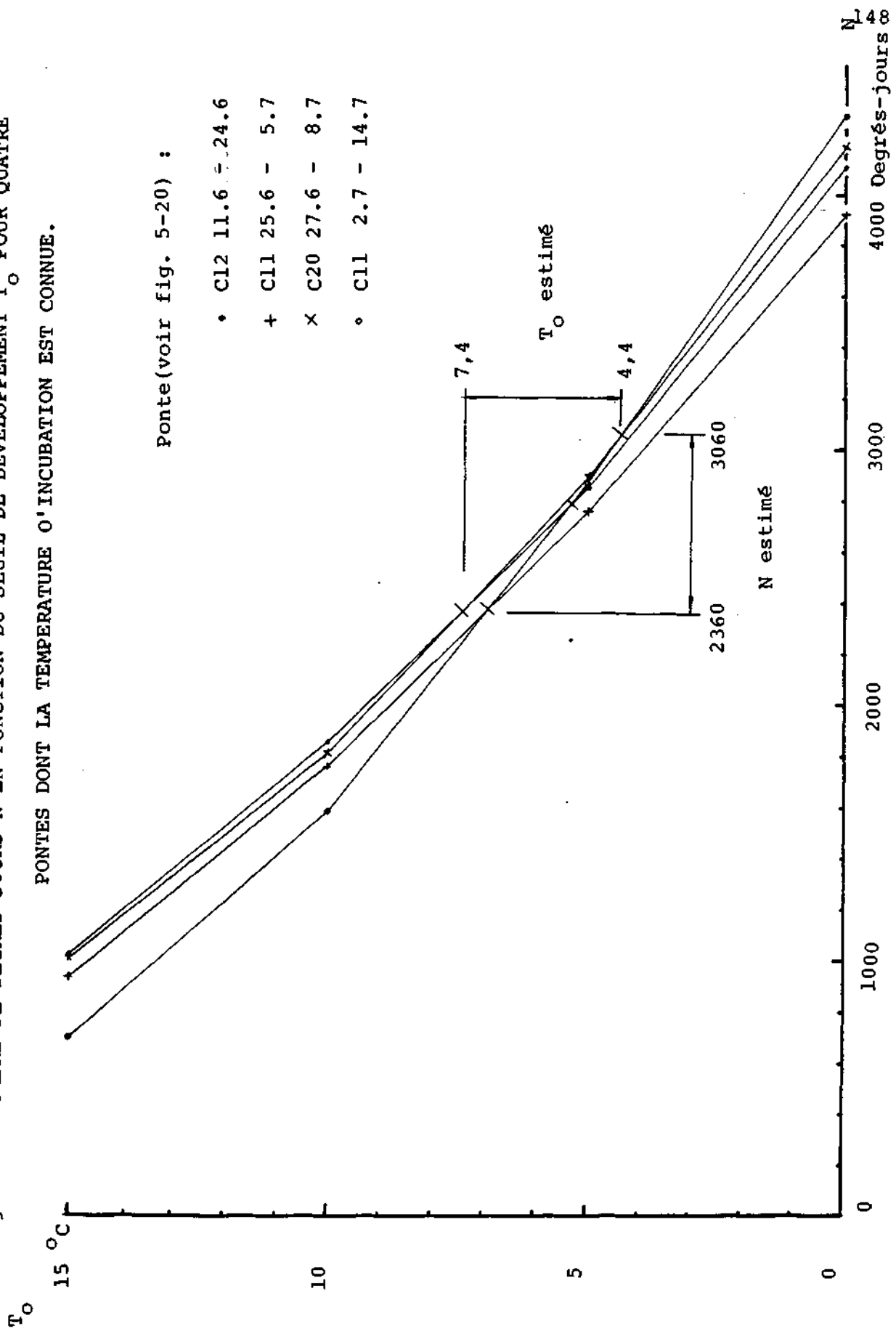
Dans la figure 5-19, nous avons tracé les graphes $N = f(T_0)$ pour les quatre pontes dont nous avons enregistré les températures d'incubation. Nous avons calculé les valeurs de N pour $T_0 = 0, 5, 10$ et 15°C . Dans cette figure, on constate que les quatre courbes ne se coupent pas en un même point, mais que les intersections indiquent des valeurs de T_0 comprises entre $4,4$ et $7,4^\circ\text{C}$, ce qui correspond à des valeurs de N allant de 2360 à 3060 degrés-jours. La dispersion des résultats doit nous inciter à les considérer avec prudence.

Fig. 5-19 NOMBRE DE DEGRES-JOURS N EN FONCTION DU SEUIL DE DEVELOPPEMENT T_0 POUR QUATRE

PONTES DONT LA TEMPERATURE O'INCUBATION EST CONNUE.

Ponte (voir fig. 5-20) :

- C12 11.6 - 24.6
- + C11 25.6 - 5.7
- × C20 27.6 - 8.7
- C11 2.7 - 14.7



Les données concernant les oeufs dont la date de ponte est connue sont fournies par la figure 5-20. Dans celle-ci, il apparaît que la durée moyenne d'incubation est 10,4 j = 250 h.

La température mesurée à l'intérieur de la ponte 1 montre que celle-ci ne s'échauffe pas plus que l'air ambiant. La mesure de la température de l'air traduit donc réellement la température de la ponte.

Plusieurs auteurs donnent des durées d'incubation d'oeufs de diverses espèces de Tabanides. Ces valeurs ont été obtenues en laboratoire, à des températures constantes. Nous pouvons citer les exemples suivants pour lesquels nous avons exprimé les durées d'incubation en nombre d'heures et les températures en °C (Fig. 5-21).

De ce tableau, il apparaît que le seuil de développement est élevé, supérieur à 10°C pour I. bromius et à 7°C pour I. taeniola. Pour I. callidula, espèce indienne, KHAN (1952) calcule, par extrapolation de ses chiffres, un seuil à 15,6°C, valeur qui paraît trop élevée pour les espèces européennes.

Les auteurs cités dans la figure 5-21 ont toujours fait incuber les oeufs étudiés dans un milieu où l'humidité relative était élevée, en général supérieure à 80 %, et WYNIGER (1953) indique qu'une humidité relative constante, inférieure à 70 %, empêche le développement des oeufs de I. bromius.

Nous n'avons pas étudié la sensibilité à la dessiccation des oeufs d'M. bimaculata car, au Cachot, l'humidité relative atteint environ 100 % chaque nuit, et le risque de dessiccation est très faible (voir chap. 3).

En résumé, nous pouvons dire que la durée moyenne d'incubation, au Cachot, est de 10,4 jours ou 250 heures. En 1976, dans les conditions naturelles, nous estimons qu'il faut 2360 à 3060 degrés-heures pour obtenir la maturation complète des oeufs, à une température variant de -4 à + 33°C, avec une moyenne comprise entre 13,3 et 16,4°C, en admettant un seuil de développement compris entre 4,4 et 7,4°C.

Fig. 5-20 DUREE D'INCUBATION ET TEMPERATURE MOYENNE.

Station	Date de ponte	Date d'éclosion	Durée d'incubation		Température moyenne (°C)
			(j.)	(h.)	
C12	11.6	24.6	13	309	13,3 (13,4)*
C27 W	12.6	24.6	12		
C63	22.6	30.6	8		
C23	24.6	3.7	9		16,4
C11	25.6	5.7	10	239	
C21	27.6	6.7	9		16,1
C20	27.6	8.7	11	260	
C02	27.6	7.7	10		14,9
C11	2.7	14.7	12	290	
Moyenne			10,4		

* : Température mesurée à l'intérieur de la ponte.

Fig. 5-21 DUREES D'INCUBATION DONNEES PAR LA LITTERATURE.

Auteur	Espèce	Temp. d'incub.	Durée d'incub.
CAMERON (1930)	<u>H. pluvialis</u>	16°C	240 h
KHAN (1952)	<u>C. cellidule</u>	22	214
		27	118
		32	101
WYNIGER (1953)	<u>T. bromius</u>	10°C	pas d'éclosion
		18	216
		23	120
		28	96
HAFEZ EL-ZIADY HEFNAWY (1970)	<u>T. taeniola</u>	7°C	pas d'éclosion
		17	277
		22	172
		27	110
		32	92
		35	88

5.3.6. Les parasites des oeufs de Tabanides.

Le parasitisme des oeufs de Tabanides par les Hyménoptères est connu depuis longtemps. Ce sont les genres Telenomus (Phanurus) (famille des Scelionidae, super-famille des Proctotrupeoidea) et Trichogramma (famille des Trichogrammatidae, super-famille de Chalcidoidea) qui sont le plus fréquemment cités.

SURCOUF (1924) signale l'action de Phanurus tabanivorus Ashmead et de Telenomus benefactor Crawford, sans indiquer l'importance de ce parasitisme. PARMAN (1928) expérimente l'introduction du parasite Phanurus emersoni Girault au Texas, où il n'existe pas. Cette introduction produit une réduction marquée de la population de Tabanus hyalinipennis.

BOUVIER (1945) écrit : "En Suisse, le nombre des oeufs détruits par les hyménoptères parasites (Chalcidea, Phanurus) est peu important. Dans un pays où un pourcentage très élevé des masses

ovigères est parasité (jusqu'à 60 % aux Indes), le nombre d'oeufs attaqués est très faible et ne dépasse pas 1 à 2 ‰.

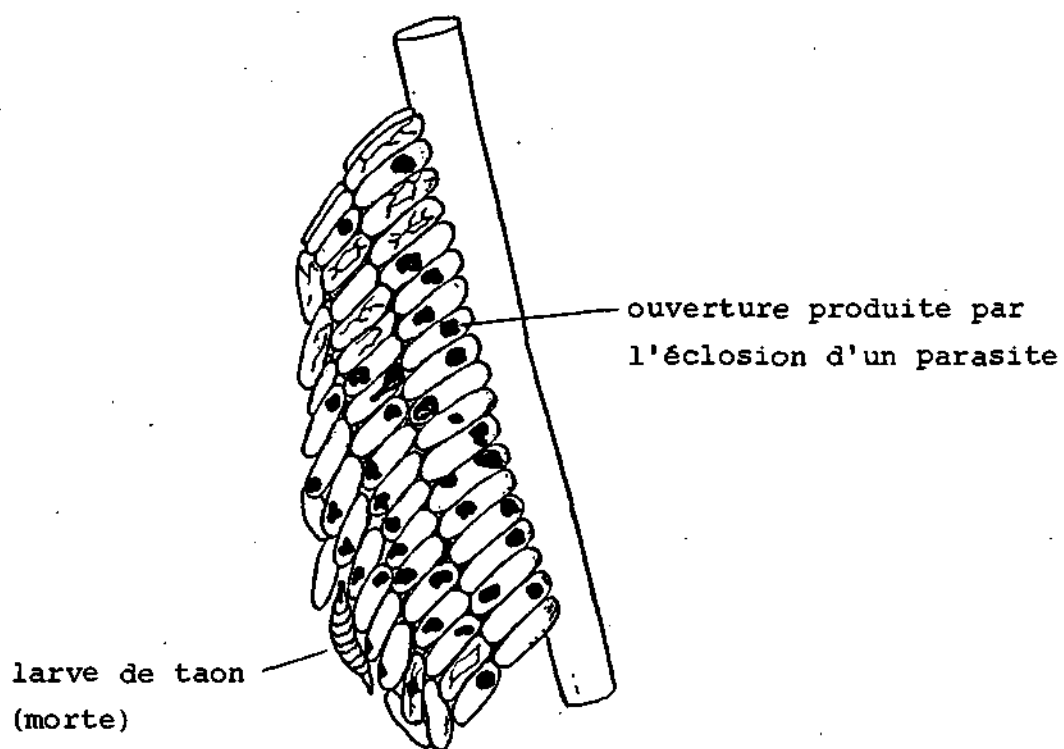
Dans une étude effectuée en Alabama, DUKES et HAYS (1971) indiquent l'importance du parasitisme des oeufs de Tabanides. Au cours d'une saison, ils trouvent que 14 % des masses d'oeufs sont parasités. La proportion d'oeufs attaqués par masse varie de 0 à 53 %. Le parasite principal est Telenomus tabanivorus (Ashmead).

KONONOVA (1973) montre qu'en Ukraine les oeufs de Tabanus sp. et d'Hybomitra sp. sont parasités par Telenomus angustatus seulement, alors que les oeufs de Chrysops sp. et d'Haematopota sp. sont parasités par Trichogramma sp. seulement. En début de saison, (mai) 45 % des oeufs sont parasités. Ensuite, cette proportion varie entre 50 et 64 %. La proportion d'oeufs parasités est généralement plus grande pour les pontes ne comportant que deux couches d'oeufs. Lorsqu'il existe un nombre de couches plus élevé, seules les deux couches supérieures et les oeufs périphériques sont, habituellement, parasités, car la tarière du parasite n'atteint pas les oeufs centraux. Les taux de parasitisme anormalement élevés qui sont rencontrés parfois indiquent que les oeufs ont été parasités pendant l'oviposition du Tabanide.

Au Cachot, il ne nous a pas été possible d'étudier de manière intensive le parasitisme, car cela aurait nécessité de récolter les pontes sur le terrain et de les faire éclore en laboratoire. Cela aurait modifié artificiellement la population de Tabanides, dont nous voulions précisément suivre les fluctuations naturelles. Pour obtenir, tout de même, une estimation de l'importance du parasitisme, nous avons examiné soigneusement, sur le terrain, chaque ponte de Tabanides en cherchant, sur les oeufs, les ouvertures circulaires qui prouvent l'éclosion d'un parasite. (figure 5-22)

Cet examen des pontes a été répété à intervalles réguliers, et poursuivi, après l'éclosion des larves de Tabanides, pour ne pas omettre les éclosions tardives de parasites. Quelques parasites ont été capturés à l'éclosion sur le terrain.

Fig. 5-22 PONTE PORTANT DES TRACES D'ECLOSION DE PARASITES



Nous en avons également obtenus à partir de quelques pontes incubées en laboratoire. Ceci nous a permis d'observer des éclosions, des accouplements et des pontes. Tous les parasites que nous avons capturés provenaient de H. bimaculata. Il s'agissait de Telenomus angustatus Th. (=tabani Mayr) et T. oophagus Mayr selon le Dr F. Bin, de Perugia, que nous remercions d'avoir bien voulu examiner notre matériel. L'importance du parasitisme est indiquée par la figure 5-23.

Fig. 5-23 PROPORTION DE PONTES PARASITEES.

Année	1973	1974	1975	1976	1977
Nombre de pontes observées	82	92	4	236	11
Nombre de pontes parasitées	13	12	0	0	0
Proportion de pontes parasitées	15,9%	13,0%	0	0	0

L'absence de parasitisme dans nos observations de 1975 et 1977 n'a pas grande signification, vu le faible nombre de pontes. En 1976 elle est, par contre, surprenante. Il faut signaler qu'en 1976 95 % des pontes ont été déposées avant le 5 juillet, et qu'en 1973 et 1974 c'est seulement à partir du mois d'août que se sont produites les éclosions de parasites. Dans les quelques cas où nous avons observé ces dernières, elles se sont produites 19 à 28 jours après que l'oeuf de l'hôte ait été pondu. Cela signifie que les parasites accomplissent leur développement complet de l'oeuf à l'adulte en moins d'un mois, et que les premiers adultes de la saison pondent leurs oeufs environ 1 mois avant que l'on constate les éclosions massives.

Si, en 1976, les parasites sont apparus à la même époque qu'en 1973 et 1974, ils n'ont pu parasiter qu'une faible proportion des pontes, ce qui expliquerait notre résultat. L'examen des parasites en train de pondre, en captivité, nous a permis de réitérer les observations de KONONOVA (1973) : la courte tarière des femelles leur permet de parasiter uniquement les oeufs externes de la ponte de Tabanides. Ainsi, on peut admettre que la proportion d'oeufs parasités par ponte ne dépasse pas 50 %. Ceci correspond bien aux

résultats des auteurs que nous avons cités.

De ces considérations, il résulte que, au Cachôt, pendant la durée de notre étude, la proportion totale d'oeufs parasités n'a pas dépassé 8 %, puisque la proportion maximum de pontes parasitées était 15,9 %.

Nous pouvons en conclure que, dans le milieu que nous avons étudié, le parasitisme des oeufs ne produit pas une réduction significative de la population de Tabenides.

6. LES LARVES

6.1 MATERIEL ET METHODES

Pour obtenir des larves de Tabanides, nous avons utilisé deux méthodes : d'une part, la recherche de larves dans des échantillons de sol prélevés sur le terrain, d'autre part, l'élevage à partir d'oeufs récoltés sur le terrain.

6.1.1 Recherche des larves dans le sol

Les échantillons de sol ont été, en général, prélevés dans des lieux où nous avons préalablement trouvé soit des pontes, soit des exuvies nymphales de Tabanides. Chaque échantillon avait une surface de 15 X 15 cm environ, et une épaisseur de 10 cm environ. Au laboratoire, il était encore divisé en deux par une coupe horizontale, pour déterminer la répartition verticale entre 0 et 5 cm, respectivement 5 et 10 cm de profondeur. (Quelques prélèvements effectués à des profondeurs supérieures à 10 cm ont montré qu'on n'y trouvait pas de larves de Tabanides).

Les larves ont été extraites soit par un extracteur de Tullgren, soit par un tri à la main. Dans cette dernière méthode, l'échantillon de sol est débité en petites portions qui sont désagrégées à la main, dans un récipient d'eau. Le tri est facilité par le fait que les larves viennent flotter à la surface, où on les remarque facilement (le faible poids spécifique des larves semi-aquatiques rend inutile la flottation dans une solution de $Mg\ S\ O_4$). On trie ensuite le matériel qui est resté au fond du récipient, pour s'assurer qu'il ne contient pas de larves. Cette méthode est très efficace pour rechercher les jeunes larves des espèces semi-aquatiques, qui se trouvent dans la végétation morte, à demi immergée. Elle est, par contre, inadéquate pour rechercher les larves des espèces terrestres, qui ne flottent pas. Pour tenter d'identifier les larves trouvées dans le sol, nous avons utilisé les clés de CHVALA et JEZEK (1969) et JEZEK (1977). Toutefois, la détermination s'est révélée très difficile, et seul le genre a pu être reconnu

avec une certitude raisonnable, surtout sur le matériel vivant. Pour remédier à cette difficulté, nous avons travaillé dans des stations où nous avons capturé et identifié les imagos au moment de leur éclosion. Ceci nous a permis de savoir à quelle espèce appartenaient les larves de la station, où nous avons toujours eu une seule espèce largement dominante.

Les larves trouvées sur le terrain ont été, généralement, mises en élevage, selon la méthode décrite sous 6.1.3.

6.1.2 Elevage des larves à partir de l'oeuf

L'observation sur le terrain de femelles en train de pondre, puis la capture de ces femelles, nous a permis de reconnaître les pontes de quelques espèces. Au-dessous des oeufs dont nous avons observé la ponte, nous avons placé un récipient à demi plein d'eau, afin de recueillir les larves au moment de leur éclosion.

Nous avons également fait éclore, en laboratoire, des oeufs dont nous n'avions pas observé la ponte mais qui, morphologiquement, étaient identiques à ceux dont nous connaissions l'origine. L'espèce à laquelle ils appartenaient était connue avec une probabilité très grande, mais pas avec une certitude absolue.

Les oeufs à faire éclore étaient placés, avec leur support naturel, dans un bocal de 2 dl, contenant 0,3 dl d'eau. Le bocal était hermétiquement fermé, pour que la ponte reste dans de l'air très humide, et pour prévenir, ensuite, la fuite des larves fraîchement écloses. L'incubation des oeufs a eu lieu à la température du laboratoire, qui variait entre 15 et 20° C.

A l'éclosion, les larves se laissaient tomber dans l'eau du récipient, avant de grimper le long des parois. Un ou deux jours après leur éclosion, elles ont été placées dans des boîtes d'élevage (voir: 6.1.3). L'élevage, à partir de l'oeuf, présente l'avantage de fournir des larves dont on connaît l'espèce, l'âge réel, et le stade larvaire.

Pratiquement, cette méthode est difficile à utiliser, en raison de la croissance très lente des larves, et de la mortalité élevée qui existe dans les élevages.

6.1.3 Méthodes d'élevage

Les différentes méthodes d'élevage proposées par la littérature diffèrent principalement par le milieu dans lequel sont élevées les larves, et par la nourriture utilisée. Le milieu d'élevage doit conserver une humidité élevée indispensable, et permettre aux larves de satisfaire leur thigmotactisme. Ces milieux peuvent être naturels, : sable humide (CAMERON 1934), sol dans lequel les larves ont été trouvées (TESKEY 1969), ou artificiels, : papier humide enroulé (MARCHAND 1917), sciure de bois sur du plâtre humide (WYNIGER 1974), billes de verre (ROBERTS 1966). Les nourritures utilisées sont très diverses : Oligochètes, larves de Muscides, larves de Tenebrio molitor, Mollusques, foie ou muscles de Vertébrés, etc.

Malheureusement, les résultats de ces élevages sont rarement décrits avec précision, et il n'est pas possible de comparer l'efficacité des différents milieux d'élevage et des différents régimes alimentaires.

Personnellement, nous avons utilisé, après quelques adaptations, la méthode d'élevage proposée par CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (1972). Chaque larve est élevée individuellement dans une boîte en polystyrol mesurant 43 X 43 X 16 mm, et dont le fond est recouvert de une ou deux couches (selon la grandeur de la larve) de papier Kleenex humecté avec de l'eau ordinaire. La boîte est fermée par un couvercle ajusté, mais non étanche.

Les larves ont été nourries une fois par semaine, puis seulement une fois toutes les deux semaines, lorsqu'il est apparu que peu de larves acceptaient leur nourriture chaque semaine. La nourriture utilisée consistait, principalement, en morceaux de larves de Tenebrio molitor. Chaque larve était laissée pendant vingt-quatre heures en présence de nourriture, puis elle était transférée dans une nouvelle boîte contenant du papier propre. Après chaque période d'utilisation, les boîtes étaient lavées, puis stérilisées dans une solution contenant de l'hypochlorite de sodium 0,012 %, et du chlorure de sodium 0,16 %. Elles étaient enfin rincées à l'eau déminéralisée, avant d'être utilisées à nouveau. Avant chaque nutrition des larves, les éventuelles exuvies étaient

retirées et conservées en alcool à 70 %.

Entre les périodes de nutrition, les boîtes d'élevage étaient maintenues en lumière atténuée, et à des températures variables, comprises entre 5 et 20° C.

La méthode d'élevage que nous avons utilisée permet de contrôler, en permanence, l'état des larves, visibles à travers le papier humide.

Elle permet également de retrouver facilement les exuvies et de connaître le stade larvaire des individus en élevage. Les difficultés de la méthode proviennent de la croissance très lente des larves, et de la mortalité élevée obtenue en captivité. Cela implique une grande dépense de temps car, pour obtenir quelques larves de stades élevés, il faut commencer un élevage avec de nombreuses petites larves, et les soigner pendant longtemps.

Les causes de mortalité n'ont pas été définies avec précision. Nous avons constaté que, chez les jeunes larves surtout, il se produisait souvent une infection apparemment bactérienne, qui débutait au niveau du spiracle postérieur, puis progressait vers l'avant, le long des grands troncs trachéens, entraînant la mort en trois à six semaines.

Un traitement de tout l'élevage avec une solution d'Aureomycine-HCl à 10 mg par litre, dans l'eau servant à humidifier le papier, semble avoir diminué le taux d'infection, mais n'a pas empêché la mort des larves déjà infectées.

Nous avons également observé des larves attaquées extérieurement par un mycélium. Le traitement de tout l'élevage avec une solution de Cycloheximide à 200 mg par litre n'a pas empêché la mort des larves déjà atteintes, mais a empêché l'extension de l'infestation.

On peut, d'une manière très évidente, diminuer le taux de mortalité en abaissant la température d'élevage au-dessous de 15° C, mais alors la vitesse de croissance est diminuée. La vitesse de croissance pourrait être augmentée en fournissant de la nourriture plus fréquemment, mais on se heurte ici à des problèmes pratiques. En effet, la nourriture se gâte rapidement, ce qui oblige le transfert de chaque larve dans une nouvelle boîte, au plus tard vingt-quatre heures après qu'elle ait reçu sa nourriture. La nutrition et les transferts prennent beaucoup de temps, dès que

l'élevage a une certaine importance.

Pour permettre aux larves de se nourrir en permanence, ROBERTS (1966) a expérimenté un milieu nutritif sur Agar. Malgré la présence d'antibiotiques, ce milieu se détériorait en deux à trois semaines. Il est possible que les difficultés que nous avons rencontrées soient inhérentes à l'espèce principale que nous avons étudiée et qui, dans son milieu naturel, acide et froid, montre une croissance lente. Les larves récoltées directement à partir des oeufs n'ont pas été élevées individuellement dès leur éclosion. Elles ont d'abord été placées, par groupes de 30 à 40, dans des bocaux de 2 dl. contenant 0,3 dl d'eau, et fermés hermétiquement. Le transfert dans des boîtes individuelles n'a eu lieu que 3 semaines après l'éclosion.

6.2. RESULTATS ET DISCUSSION

6.2.1 Les élevages

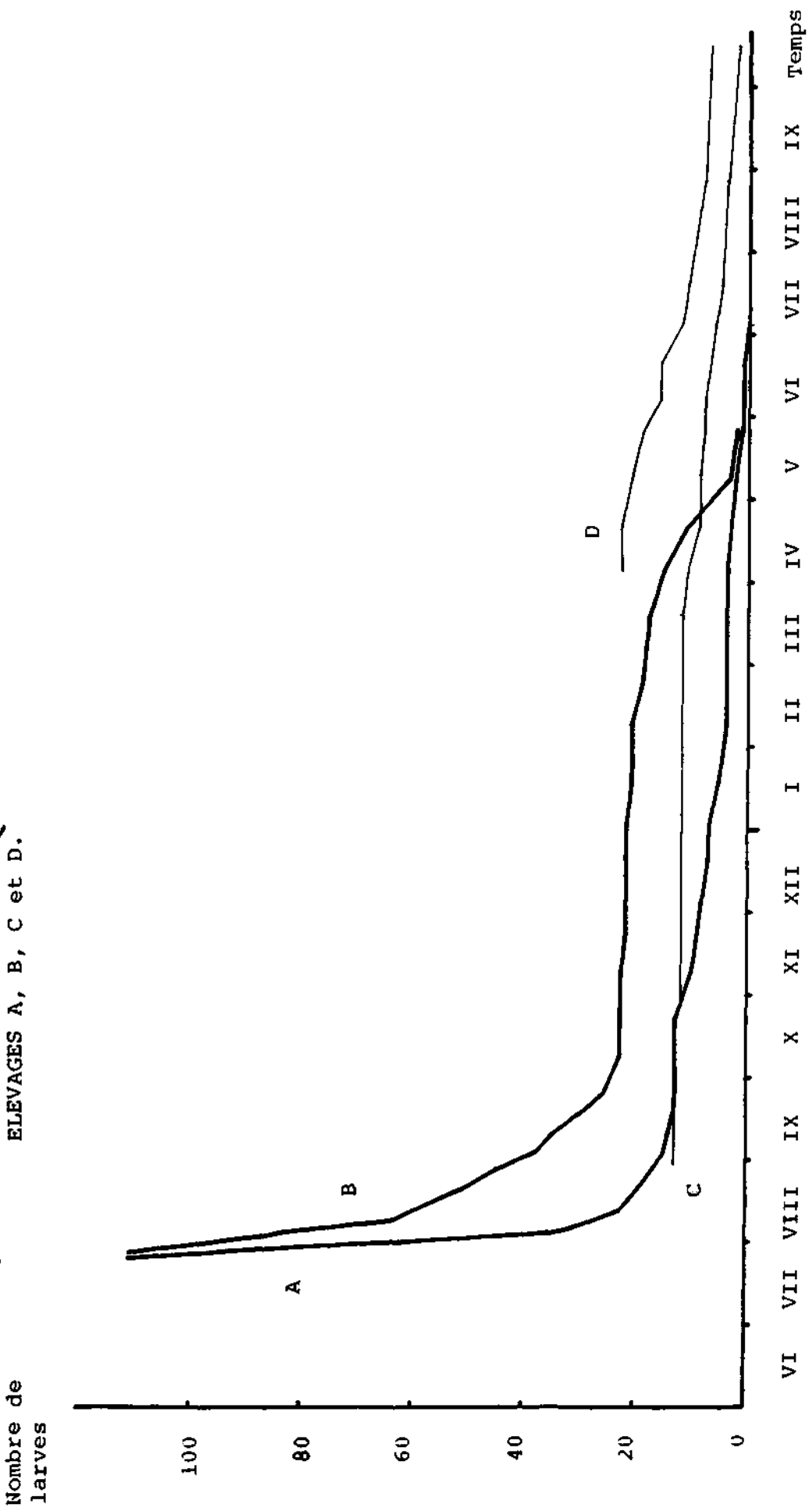
Entre 1974 et 1977, nous avons élevé, individuellement, plus de 300 larves. Parmi celles-ci, une centaine ont été trouvées sur le terrain, à des stades larvaires variables. Les 200 autres ont été élevées à partir de l'oeuf. Environ 2000 larves, fraîchement écloses, ont été élevées tout d'abord collectivement pour aboutir, à la suite de la mortalité élevée pendant le premier mois de vie, à environ 200 larves élevées individuellement. De celles-ci, seuls 2 individus ont été amenés à la nymphose, après une période d'élevage de 32 mois !

Précisons qu'avec les larves provenant du terrain nous n'avons pas essayé d'obtenir des nymphoses.

La plupart des larves élevées appartenaient à l'espèce Hybomitra bimaculata. Les autres espèces entrées en élevage sont Hybomitra montana tuxeni, dont nous avons recueilli une ponte entière, puis Tabanus sudeticus et Haematopota sp., dont seules quelques larves ont été élevées.

Les résultats obtenus peuvent être discutés à partir de quelques exemples d'élevages significatifs. Dans la figure 6-1, nous avons porté le nombre de larves survivantes en fonction du temps, pour 4 séries de larves élevées dans les mêmes conditions, mais ayant des origines différentes :

Fig. 6-1. NOMBRE DE LARVES SURVIVANTES EN FONCTION DU TEMPS DANS LES ELEVAGES A, B, C et D.



1976

1977

- A : larves d'Hybomitra bimaçulata élevées à partir d'oeufs éclos le 7.7.76
- B : larves d'Hybomitra montana tuxeni élevées à partir d'oeufs éclos le 13.7.76
- C : larves extraites du sol le 29.8.76 (Stades larvaires selon figure 6-3)
- D : larves extraites du sol le 4.4.77 (Stades larvaires selon figure 6-3)

Les larves élevées à partir de l'oeuf ont été nourries, pendant leurs deux premiers mois, avec des petits Oligochètes abondants dans les lieux où vivent habituellement les jeunes larves. Ensuite, toutes les larves ont été nourries avec des morceaux de Ténébrions.

Les élevages ont été maintenus dans un local non chauffé, dont la température était variable selon les saisons. De juillet à septembre 76, la température était assez constante, soit environ 15° C. D'octobre 76 à mars 77, elle était généralement comprise entre 5 et 10° C, atteignant de temps en temps 15° C. A partir de mars, la température remontait, et restait entre 15 et 20° C.

Au moment de la nutrition, et pendant 24 à 36 heures, les larves ont été maintenues à une température d'environ 20° C. Si l'on considère les larves des élevages A et B, on constate que, pendant le mois qui suit l'éclosion, il existe une très forte mortalité. Pendant le mois suivant, la mortalité diminue, puis se stabilise. Ensuite, il subsiste une mortalité moyenne et constante qui, jusqu'au mois de mars 77, correspond à une diminution de 5 à 20 % de la population par mois. Après cette date, la mortalité s'élève de nouveau, vraisemblablement avec l'augmentation de la température d'élevage. Le premier mois d'élevage, pendant lequel la mortalité est très élevée, correspond à la période pendant laquelle les larves sont élevées collectivement. Il ne faut pourtant pas en conclure que la mortalité provient essentiellement du cannibalisme car, avec des larves élevées isolément dès l'éclosion, la mortalité est autant, sinon plus élevée. Si l'on considère les élevages de larves récoltées dans le sol (C et D), on observe, pendant l'hiver, une très faible

mortalité puis, à partir du mois de mars, une mortalité constante qui fait diminuer la population de 15 à 20 % par mois.

Dans les exemples que nous avons examinés, on peut donc distinguer deux périodes pendant lesquelles la mortalité est très différente :

- a). Période de mortalité élevée : ce sont les deux premiers mois d'élevage des larves provenant d'oeufs. Ces larves sont alors au stade 2 ou 3. Leur mortalité, très élevée, entraîne une réduction de la population de 90 à 95 % de sa valeur initiale. Cette mortalité anormalement élevée peut provenir de la nourriture qui, en élevage, n'est pas très adaptée aux larves de petite taille.
- b). Période de mortalité moyenne : pendant celle-ci, les larves ont généralement atteint ou dépassé le stade 4, et le taux de mortalité mensuel se situe le plus souvent entre 0,05 et 0,25, ce qui signifie que la population diminue de 5 à 25 % par mois.

Pour déterminer si les taux de mortalité en élevage correspondent à ceux qui existent dans les conditions naturelles, nous pouvons partir des données suivantes :

- Au Cachot, le cycle larvaire de Hybomitra bimaçulata dure 24 mois.
- Pendant cette période, ou du moins du 2ème au 24ème mois, nous admettons un taux de mortalité constant, comprenant également la mortalité nymphale.
- A la fin du cycle larvaire, il faut que, parmi les larves issues des oeufs d'une femelle, 2 au moins aboutissent à l'éclosion des adultes pour que la population ne diminue pas.
- La population larvaire survivante "S" au temps "t" se calcule par :

$$S = P (1 - K)^t$$

P = population initiale à t = 0

K = taux de mortalité mensuel

t = temps exprimé en mois

On peut introduire $S = 2$ puis calculer les valeurs de P pour différentes valeurs de K et de t :

$$P = \frac{S}{(1-K)^t} = \frac{2}{(1-K)^t}$$

En introduisant $t = 24$, on considère toute la durée de la vie larvaire, et la population initiale correspond aux larves fraîchement écloses.

En introduisant $t = 22$, la population initiale correspond aux larves survivantes, deux mois après l'éclosion. Ainsi, on ne tient pas compte des deux premiers mois où la mortalité est anormalement élevée.

K =	0,05	0,1	0,15	0,20	0,25
t = 24 P =	7	25	99	424	1993
t = 22 P =	6	20	72	271	1121

Si l'on admet que, des oeufs pondus par une femelle, 200 à 300 larves éclosent, il faut que le taux de mortalité, constant pendant les 24 mois, soit inférieur à 0,2 pour que 2 larves au moins aboutissent au stade adulte.

Si l'on admet, pendant les deux premiers mois, une mortalité élevée ($K = 0,7$), qui ramène les 200 à 300 larves initiales à 20 à 30 larves, il faut alors que le taux de mortalité, durant les 22 mois suivants, soit inférieur à 0,1 pour que 2 larves au moins arrivent au stade adulte.

Ce taux de mortalité de 0,1 nous paraît être une estimation raisonnable du taux moyen qui doit exister dans les conditions naturelles.

Pour comparer cette valeur avec celles que nous avons obtenues dans nos élevages, nous avons calculé, pour chaque mois, les taux de mortalité observés dans les élevages cités comme exemples. Ces résultats sont donnés dans la figure 6-2, qui montre que le taux de mortalité n'est pas constant. Après les deux premiers mois d'élevage, qui sont à considérer séparément, il est inférieur à 0,1 pendant les périodes les plus favorables, et proche de 0,2 le plus souvent. Les valeurs élevées que l'on observe parfois semblent

Fig. 6-2. NOMBRE DE LARVES SURVIVANTES ET TAUX DE MORTALITE DANS LES ELEVAGES A, B, C et D.

	1976						1977								
	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Eleveage A (7.7.76)															
S	65	16	13	11	9	7	5	4	4	3	1	0			
K	0,76	0,75	0,19	0,15	0,18	0,22	0,29	0,20	0	0,25	0,67				
Eleveage B (13.7.76)															
S	95	41	25	23	22	22	21	19	16	7	2				
K	0,72	0,57	0,39	0,08	0,04	0	0,05	0,10	0,16	0,56	0,71				
Eleveage C (29.8.76)															
S	13	13	12	12	12	12	12	12	11	9	8	6	5	4	3
K		0	0,08	0	0	0	0	0	0,08	0,18	0,11	0,25	0,17	0,20	0,25
Eleveage D (4.4.77)															
S									23	22	18	13	10	8	7
K									0,04	0,18	0,28	0,23	0,20	0,13	

S : Nombre de larves survivantes à la fin du mois.

K : Taux de mortalité mensuel.

* : Nombre de larves à l'éclosion.

correspondre à des "accidents" survenus dans les élevages. Il est bien évident que la mortalité dans les conditions naturelles n'a pas forcément les mêmes origines que dans les conditions d'élevage. La comparaison permet pourtant de constater que la mortalité en élevage n'a pas des valeurs démesurées et sans rapport avec la mortalité naturelle.

Dans la figure 6-3, nous avons porté le nombre d'individus de chaque stade larvaire que nous avons observé, à différentes dates, dans nos élevages et dans des échantillons prélevés sur le terrain simultanément. Cela permet de comparer la vitesse de croissance en élevage et dans les conditions naturelles. Nous avons considéré les élevages A, B et C de la figure 6-1. Les larves extraites du sol le 29.8.76, et qui indiquent la proportion "naturelle" des différents stades larvaires à cette date, ont formé l'élevage C. A partir de la figure 6-3, on peut faire les constatations suivantes, en précisant que les nombres considérés sont petits et obligent à une certaine prudence :

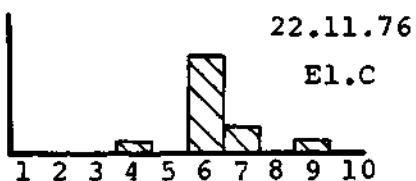
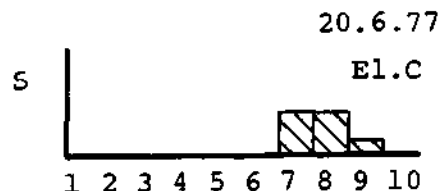
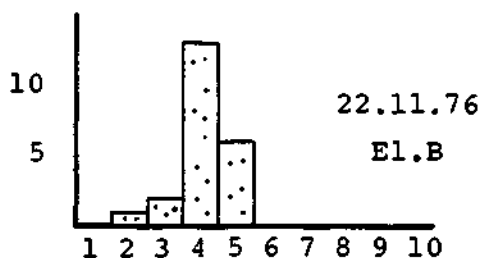
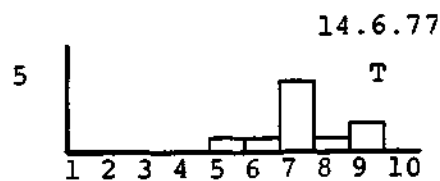
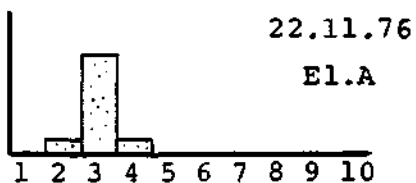
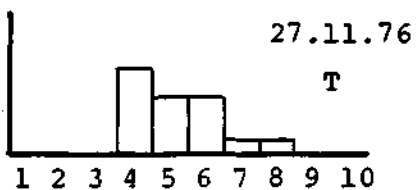
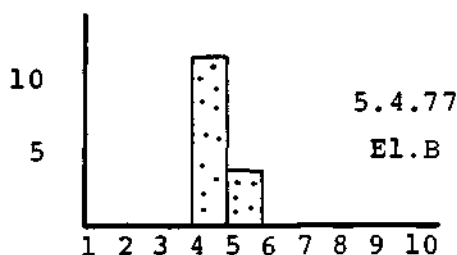
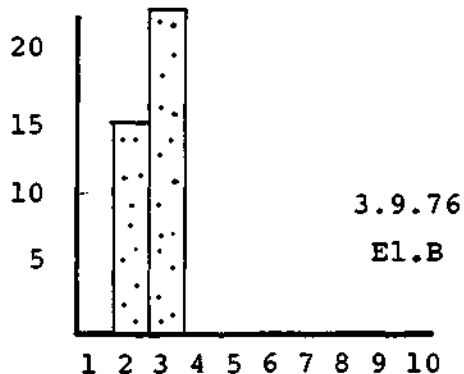
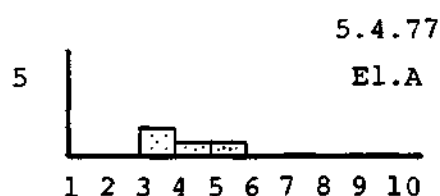
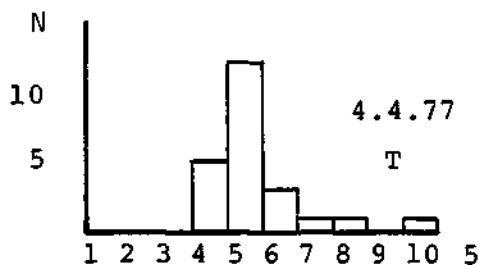
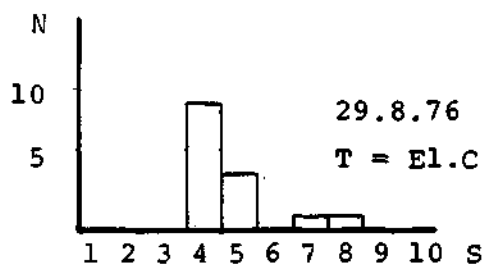
29.8 - 3.9 : Les larves des élevages A et B sont nettement moins avancés que les larves du terrain. Ces dernières ont toutes atteint ou dépassé le stade 4, alors qu'en élevage celui-ci n'est atteint que par un individu.

22.11 - 27.11: Les larves des élevages A et B conservent leur retard. Les larves de l'élevage C montrent une légère avance par rapport aux larves du terrain.

4.4 - 5.4 : Les larves des élevages A et B sont toujours en retard, alors que celles de l'élevage C montrent une avance évidente par rapport aux larves du terrain, ce qui est normal, ces dernières subissant, en hiver, des températures nettement plus basses que celles des élevages.

14.6 - 20.6 : L'avance des larves de l'élevage C, par rapport aux larves de terrain, subsiste, mais n'est plus aussi prononcé que le 4.4.

Fig. 6-3. PROPORTION DES DIFFERENTS STADES LARVAIRES, 167
SUR LE TERRAIN ET DANS LES ELEVAGES.



Légendes

N : Nombre de larves

S : Stade larvaire

T : larves de terrain

El.A : larves de l'élevage A

Ces constatations montrent que :

- a). Les larves élevées à partir de l'oeuf ont toujours une croissance plus lente que les larves du terrain. Même en hiver, lorsque la température des élevages est plus favorable que celle du terrain, elles ne comblent pas complètement leur retard. Cela montre à nouveau que nous n'avons pas trouvé des conditions d'élevage adéquates pour les jeunes larves qui n'ont pas encore atteint le stade 4. Il semble même que les mauvaises conditions initiales laissent des traces durables et empêchent, ensuite, la croissance normale.
- b). Les larves trouvées dans des échantillons de sol et ayant atteint ou dépassé le stade 4 à leur entrée en élevage se développent aussi rapidement, voire plus rapidement, que les larves du terrain, du moins en dehors de la période d'été pendant laquelle nous n'avons pas de comparaison.
Cela confirme que, pour les larves ayant dépassé le stade 3, nos méthodes d'élevage sont acceptables.

Conclusion :

Nos méthodes sont utilisables pour élever des larves pendant quelques mois mais, s'il s'agit d'élever des larves de l'oeuf à l'adulte, on se heurte aux difficultés suivantes :

- 1). L'élevage des jeunes larves pour lesquelles nous pensons n'avoir pas trouvé une nourriture adéquate.
- 2). Le maintien constant des élevages sans infestation, surtout lorsque la température n'est pas très basse.
- 3). La nécessité de commencer avec des élevages très grands pour obtenir un nombre intéressant de larves prêtes à la nymphose. En effet, la croissance est très lente, ce qui entraîne une longue période d'élevage pendant laquelle une mortalité, même réduite, produit la disparition d'un grand nombre d'individus.

Pour le point 2), une solution consiste à maintenir les élevages à une température basse, inférieure à 15° C.

L'inconvénient provient de la croissance qui est réduite par l'abaissement de température, ce qui aggrave encore le point 3) ! Pour freiner les infestations par des micro-organismes, on peut utiliser des antibiotiques, mais il est difficile d'être sûr que ceux-ci ne perturbent aucunement la physiologie des larves. Les antibiotiques que nous avons utilisés (voir 6.1.3) ont effectivement freiné les infestations constatées, mais nous les avons utilisés d'une manière trop peu systématique pour que nous puissions tirer des conclusions.

L'élevage des larves de Tabanides reste donc une entreprise difficile, et il semble bien qu'aucune méthode d'élevage ne parvient à recréer de manière satisfaisante les conditions du milieu naturel.

6.2.2 Les stades larvaires de *H. bimaculata*.

a). Les stades larvaires des Tabanides : données de la littérature

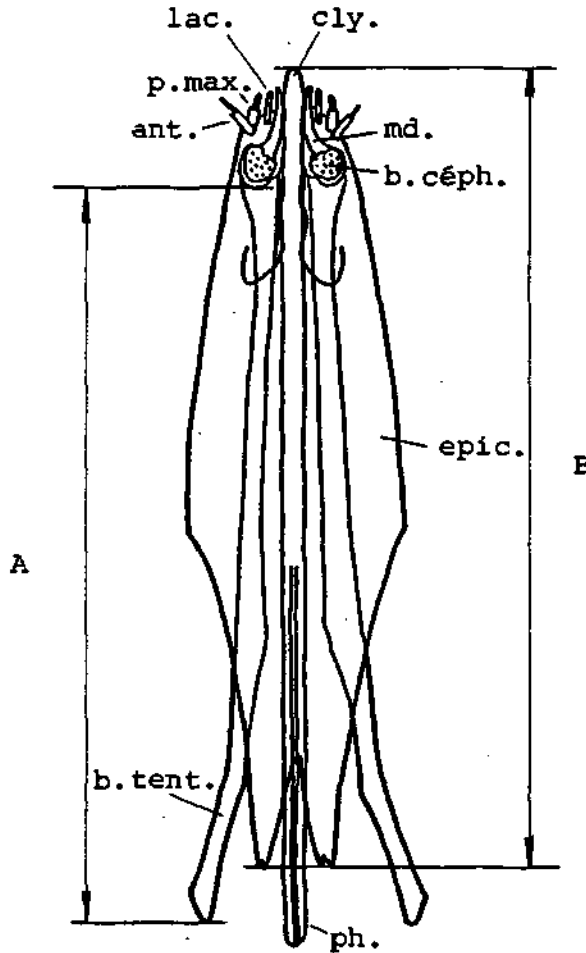
Le nombre de stades larvaires qui existe chez les larves de Tabanides est très variable. ISAAC (1924) indique 7 mues pour les larves de *Tabanus rubidus*, *T. striatus* et *T. tenens*, 8 mues pour *T. crassus*. PHILIP (1931) constate 9 stades larvaires chez *Tabanus lasiophthalmus*. SCHWARDT (1931) trouve, pour *Tabanus lineola*, en général 4 à 5 stades, mais parfois 3 ou 7. SCHWARDT (1932) trouve également un nombre variable de stades allant de 5 à 9 chez *Tabanus atratus*. CAMERON (1934) constate qu'il existe, chez *Haematopota pluvialis*, de 7 à 9 et, plus rarement, 10 stades larvaires. NIESCHULZ (1935) signale, pour *Tabanus rubidus*, de 7 à 8 stades. HAFEZ, EL-ZIADY et HEFNAWY (1970) trouvent, en élevage, chez *Tabanus taeniola*, 7 stades pour 93 % des larves, 8 stades pour 5,5 % et 6 stades pour 1,4 %. ORMINATI et HANSENS (1974), dans des élevages de *T. lineola*, trouvent que 88 % des mâles proviennent de larves qui se nymphosent aux stades 8 et 9, alors que 90 % des femelles proviennent de larves nymphosées aux stades 9 et 10. Il apparaît donc que le nombre de stades larvaires est peut-être variable d'une espèce à l'autre mais que, surtout pour une même espèce, le nombre de stades varie selon les individus et selon les conditions du milieu. Cela signifie que, pour

une étude écologique, il serait intéressant de connaître le nombre de stades larvaires qui existe, pour une espèce, dans son milieu naturel. Pour mener à bien cette étude, il est nécessaire de pouvoir reconnaître les stades larvaires des individus que l'on trouve sur le terrain, mais cela est difficile, car la littérature fournit très peu d'indications à ce sujet. CAMERON (1934) donne la longueur moyenne de la baguette tentoriale céphalique pour les 9 stades larvaires de Haematopota pluvialis. Il indique que, à chaque mue, une paire supplémentaire de corpuscules noirs apparaît dans l'organe de Gräber. ORMINATI et HANSENS (1974) signalent qu'il est possible de distinguer les uns des autres les stades larvaires 2 à 5 de I. lineola d'après le nombre de corpuscules de l'organe de Gräber, qui s'accroît de 2 unités à chaque mue. Au-delà du 5ème stade, les corpuscules sont éliminés irrégulièrement et leur nombre ne caractérise plus les stades. Le nombre de corpuscules de l'organe de Gräber est donc en rapport avec le stade larvaire, il nous paraît par conséquent utile de préciser ce qui est connu au sujet de cet organe.

Décrit pour la première fois par GRÄBER (1879), cet organe, situé dans le dernier segment (11ème), est une vésicule piriforme prolongée par un canal qui débouche dans le pli séparant le dernier segment et le siphon. La vésicule, bien innervée, subit des oscillations caractéristiques sous la traction de 5 paires de muscles. A l'intérieur de la vésicule se trouvent un certain nombre de corpuscules noirs pédonculés, et séparés par des cloisons. A l'éclosion, la larve en possède 1 paire chez Tabanus lasiopthalmus, (PHILIP, 1931) et Atylotus agrestis, (HEFNAWY, 1966), ou 2 paires chez Haematopota pluvialis (CAMERON, 1934) et Tabanus taeniola (HAFEZ et al., 1970). A chaque mue, une nouvelle paire de corps noirs apparaît dans la partie antérieure de la vésicule. Chez Haematopota pluvialis, Tabanus fulvus, I. insuetus et I. septentrionalis, les corps noirs restent attachés par leur pédoncule, dans la vésicule, pendant toute la durée de la vie larvaire (CAMERON, 1934). Au contraire, chez Tabanus biguttatus, I. sudeticus, I. hirtulus,

Fig. 6-4 DIMENSIONS DU SQUELETTE CEPHALIQUE MESUREE POUR DEFINIR LE STADE LARVAIRE.

A : Longueur de la baguette tentoriale
 B : Longueur totale du squelette céphalique



Légende :

ant. : antenne
 b.céph. : brosse céphalique
 b.tent. : baguette tentoriale
 cly. : clypeus
 epic. : epicranium
 lac. : lacinea
 md. : mandibule
 ph. : pharynx
 p.max. : palpe maxillaire

I. nivosus, I. reinwardtii (CAMERON, 1934) I. lasiophtalmus (PHILIP, 1931), I. froggatti (FULLER, 1937) et I. lineola (ORMINATI et HANSENS, 1974), à partir d'un certain stade larvaire, les globules postérieurs se détachent et sont rejetés à l'extérieur, selon un rythme variable, par le canal de la vésicule. Pour Tabanus sudeticus, comme pour I. lineola, il a été montré que l'élimination des corps noirs se produit à partir du 5ème stade larvaire. La fonction de l'organe de Gräber n'est pas connue. LECAILLON (1905) lui suppose un rôle glandulaire. GRÄBER (1879) suggère un rôle d'organe sensoriel de l'équilibre et de perception des vibrations. L'hypothèse d'un rôle dans l'équilibre est rejetée par MARCHAND (1920), qui montre que des larves privées de leur organe de Gräber se comportent normalement. CAMERON (1934) considère que la perception des vibrations par l'organe de Gräber est vraisemblable, car les larves privées de leur organe paraissent réagir moins, ou moins vite, aux vibrations. Le développement larvaire n'est pas modifié par l'absence de l'organe de Gräber, ainsi que le montrent EL-ZIADY et HEFNAWY (1970), qui ont élevé des larves privées de leur organe, à différents stades larvaires. Ces larves ont grandi normalement, sans présenter aucun trouble, et ont donné des adultes normaux.

De tout cela, on peut conclure que le nombre de corpuscules de l'organe de Gräber est une aide pour déterminer le stade larvaire, mais il faut préalablement connaître, pour l'espèce considérée, le nombre de corpuscules à l'éclosion, et le stade à partir duquel les corpuscules sont expulsés (si cette expulsion a lieu).

b). Les stades larvaires de H. bimaculata : nos résultats

Pour définir les stades larvaires de notre principale espèce, Hybomitra bimaculata, nous avons utilisé 3 paramètres :

- 1). La longueur de la baguette tentoriale céphalique (Fig. 6-4), qui est une pièce chitinisée robuste et bien visible. La longueur de la baguette tentoriale a été mesurée depuis dessus, lorsque le squelette est horizontal, dans la position qu'il occupe chez une

larve vivante. L'extrémité antérieure de la baguette n'étant pas bien visible, nous avons systématiquement pris nos mesures depuis la limite postérieure de la logette qui abrite les brosses céphaliques.

Sur les larves vivantes, aux stades supérieurs surtout, les baguettes tentoriales ne sont pas toujours visibles. Pour remédier à cela, nous avons établi la corrélation qui existe entre la longueur de la baguette tentoriale et la longueur totale du squelette céphalique. La longueur de ce dernier n'est qu'une mesure accessoire, car son extrémité postérieure est formée de lames souples et déformables.

- 2). Le nombre de corps noirs de l'organe de Gräber.
Lorsque ce nombre était difficile à compter, nous avons utilisé la méthode proposée par TESKEY (1969) pour immobiliser les larves. Cette méthode consiste à maintenir la larve, par une gouttière en treillis métallique fin, dans de l'eau à 0° C, au-dessus d'un bloc de glace.
- 3). La longueur totale de la larve en semi-extension.
Cette mesure est difficile à définir avec précision, car le degré d'extension est variable. Nous avons généralement mesuré cette longueur sur des individus vivants, en train de se déplacer.

La valeur des paramètres correspondant aux différents stades larvaires a été déterminée quelques jours après chaque mue. La longueur de la baguette tentoriale a été mesurée sur l'exuvie, et concernait donc le stade précédent. La longueur totale et le nombre de corps noirs ont été déterminés sur la larve qui venait de muer.

En raison des difficultés d'élevage, nous n'avons pas été à même de définir les stades larvaires sur un lot unique de larves, élevées de l'oeuf à la nymphose.

Nous avons, par conséquent, procédé de la manière suivante : les premiers stades larvaires ont été définis sur un premier élevage de larves, à partir de l'oeuf. Nous avons ensuite récolté et élevé des larves de terrain, en déterminant leur stade de développement au moment de la capture d'après les données obtenues des larves précédentes.

Fig. 6-5 CARACTERISTIQUES DES STADES LARVAIRES DE HYBOMITRA BIMACULATA ET H. MONTANA TUXENI

Hybomitra bimeculata		Hybomitra montana tuxeni								
Stade larvaire	Nombre de corps noirs	Baguette tentoriale		Taille		Nombre de corps noirs	Baguette tentoriale		Taille	
		Longueur moyenne (mm)	Ecart-type	Longueur moyenne (mm)	Ecart-type		Longueur moyenne (mm)	Ecart-type	Moyenne (mm)	Ecart-type
1	2	-	-	-	-	2	-	-	-	-
2	2	0,58	0,03	2,5	-	2	-	-	-	-
3	4	0,76	0,08	4,7	0,8	4	0,71	0,03	5,2	0,7
4	6	1,18	0,13	7,6	1,2	6	0,97	0,08	6,3	0,5
5	8	1,60	0,16	9,9	1,5	8	1,15	0,08	7,6	0,7
6	10	1,98	0,13	13,3	2,0	8-10	1,43	0,08	9,6	0,5
7	2-12	2,40	0,21	15,6	2,0	-	1,75	-	-	-
8	"	2,80	0,22	19,2	2,8	-	-	-	-	-
9	"	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	"	3,54	0,18	-	-	-	-	-	-	-

Le nombre de corps noirs et la taille ont été déterminés au début de chaque stade larvaire
 La longueur de la baguette tentoriale a été mesurée à la fin de chaque stade.

Régulièrement, au cours de l'année, nous avons répété l'opération en récoltant et en élevant des larves de terrain ce qui, à chaque fois, nous permettait de définir des stades larvaires plus avancés. Finalement, le dernier stade larvaire a été défini d'après les exuvies larvaires que nous avons trouvées sur le terrain, sous les exuvies nymphales.

Pour être certain que les larves recueillies sur le terrain appartenaient bien à l'espèce Hybomitra bimaculata, nous avons contrôlé les pontes et les éclosions d'imagos dans les lieux où des échantillons de sol ont été prélevés. La présence d'autres espèces s'est révélée exceptionnelle, de sorte que l'espèce attribuée à nos larves peut être acceptée sans restriction.

L'avantage de la méthode que nous avons utilisée est de fournir des données concernant les larves de terrain, et la croissance dans les conditions naturelles. L'ensemble des résultats obtenus est porté dans la figure 6-5. La figure 6-6 montre, graphiquement, la longueur de la baguette tentoriale et ses variations pour chaque stade. La figure 6-7 fournit les mêmes données pour la longueur totale de la larve. Enfin, la figure 6-8 indique la relation qui existe entre la longueur de la baguette tentoriale et la longueur totale du squelette céphalique.

Sur des larves d'Hybomitra montana tuxeni, élevées à partir de l'oeuf, nous avons défini les 7 premiers stades larvaires. Comme le montre la figure 6-5, la longueur moyenne de la baguette tentoriale est toujours plus faible que chez H. bimaculata. Ces valeurs nous paraissent anormales, et peuvent être une conséquence de la croissance dans des conditions d'élevage qui ne sont pas absolument favorables. Malheureusement, nous n'avons pas de données concernant les larves de terrain. Précisons que les imagos de H. montana tuxeni ont, en général, une taille supérieure à celle de H. bimaculata. La définition de certains stades nécessite quelques commentaires :

stade 1 : la durée de ce stade est très courte, elle n'excède pas, généralement, quelques dizaines de minutes. La première mue a donc lieu très peu de temps après l'éclosion, elle a même lieu, parfois, alors que la larve se trouve encore sur la ponte.

Fig. 6-6 HYBOMITRA BIMACULATA : LONGUEUR DE LA BAGUETTE
TENTORIALE A LA FIN DE CHAQUE STADE LARVAIRE.

Longueur de la
baguette tentoriale

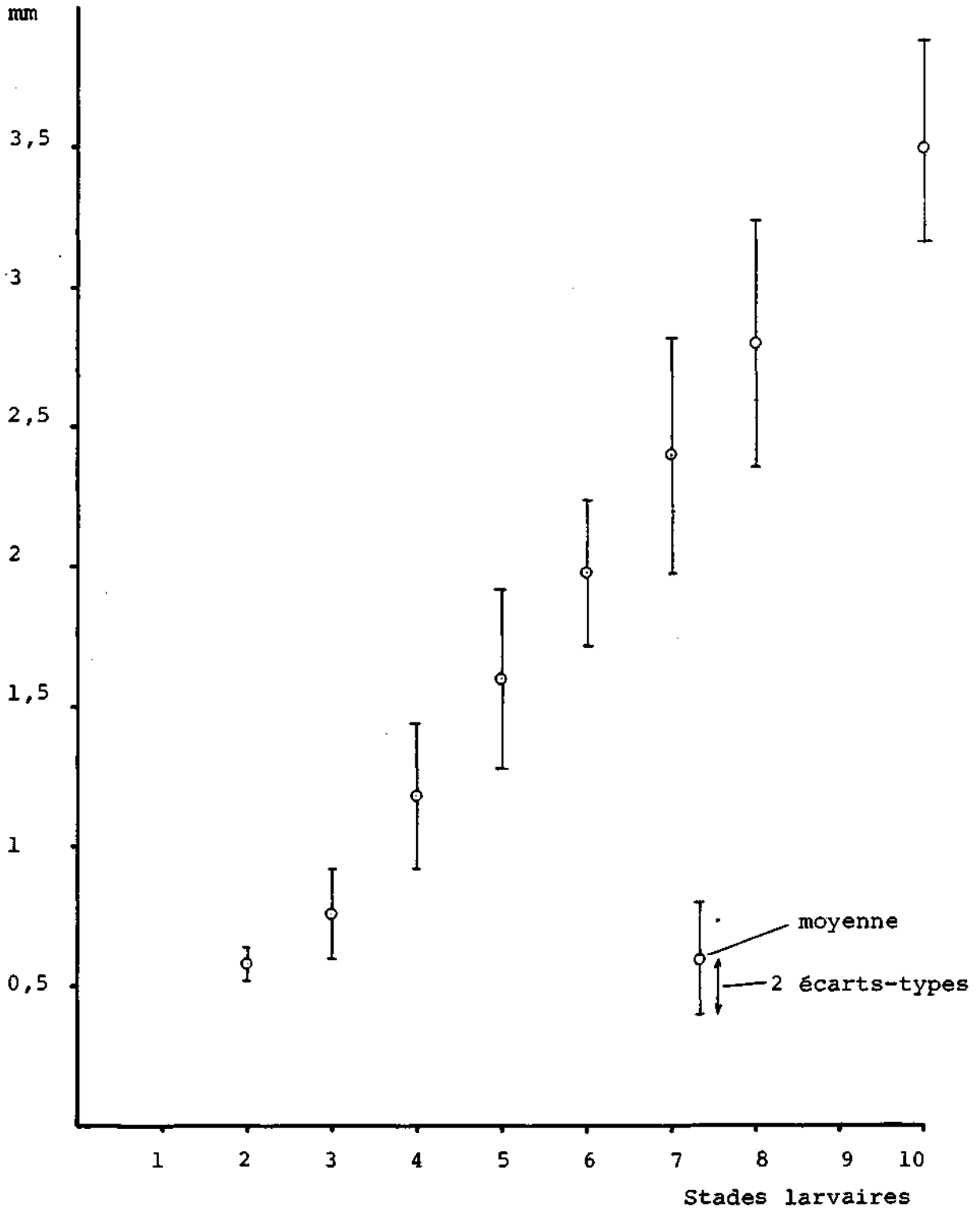


Fig. 6-7 HYBOMITRA BIMACULATA : TAILLE AU DEBUT DE CHAQUE STADE LARVAIRE.

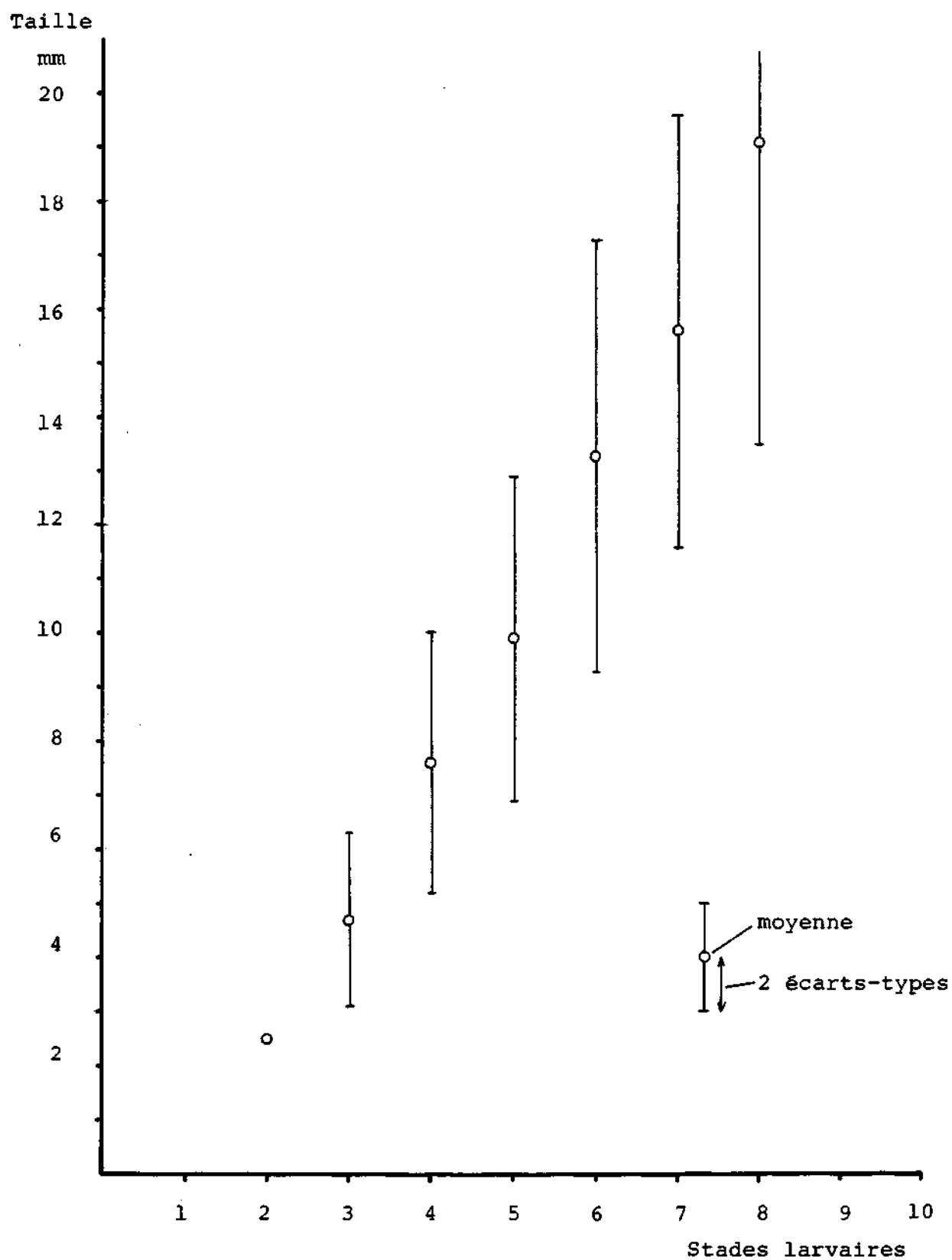
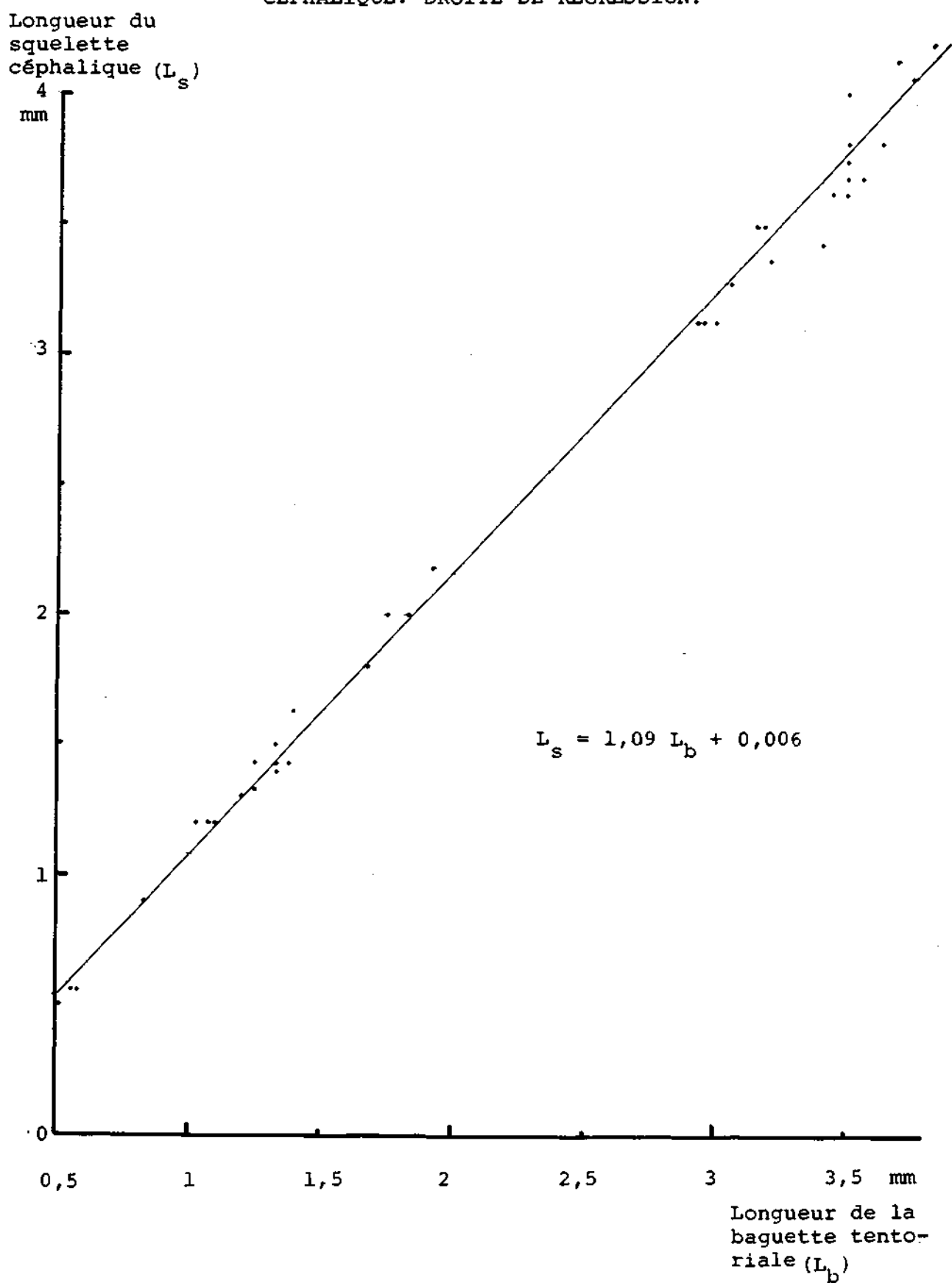


Fig. 6-8. RELATION ENTRE LA LONGUEUR DE LA BAGUETTE TENTORIALE ET LA LONGUEUR TOTALE DU SQUELETTE CEPHALIQUE. DROITE DE REGRESSION.



Au premier stade larvaire, le squelette céphalique est rudimentaire, et ne peut être caractérisé par les paramètres utilisés pour les stades suivants. Cela n'est d'ailleurs pas nécessaire, car on le reconnaît aisément à sa structure particulière et à son ovirupteur.

La plupart des auteurs (MARCHAND, 1917; ISAAC, 1924; CAMERON, 1926; NIESCHULZ, 1926; PHILIP, 1931; SCHWARDT, 1932) considèrent comme premier stade celui que nous décrivons ici. Par contre, ROBERTS et DICKE (1964) considèrent que la première exuvie ne présente pas les caractères habituels d'une exuvie, et qu'elle est à rattacher plus à une structure de l'oeuf qu'à une mue interstadielle. Pour notre part, nous avons admis que la première mue était une vraie mue.

stade 9 : ce stade n'ayant été observé avec certitude chez aucune larve de nos élevages, nous l'avons défini uniquement par interpolation entre les stades connus 8 et 10.

L'existence du 9ème stade est suggérée par la linéarité du graphe 6-6. L'absence du stade 9, ou son remplacement par plusieurs stades, rendrait, sur le graphe, la variation de la longueur moyenne de la baguette tentoriale non linéaire, ce que rien ne justifie.

Selon la loi de Dyar, l'augmentation relative de la taille d'un organe larvaire est constante au cours de chaque mue. Pour vérifier si la croissance de nos larves suivait cette loi, nous avons calculé le rapport qui existe entre la longueur moyenne de la baguette tentoriale, avant et après chaque mue :

Mue	2	3	4	5	6	7	8	9
<u>Longueur après la mue</u>								
Longueur avant la mue	1,31	1,55	1,36	1,24	1,21	1,17	1,13	1,12

La croissance de nos larves ne suit pas la loi de Dyar.

De la 2ème à la 3ème mue, on constate une augmentation de la croissance relative, puis celle-ci diminue régulièrement jusqu'à la dernière mue.

L'examen de l'ensemble des paramètres définissant les stades larvaires de H. bimaculata montre que :

- cette espèce se développe en passant vraisemblablement par 10 stades larvaires
- il est possible de reconnaître les 6 premiers stades larvaires en considérant le nombre de corps noirs et la longueur de la baguette tentoriale
- les 4 derniers stades larvaires sont plus difficiles à reconnaître, car on ne peut plus se baser sur le nombre de corps noirs et la longueur de la baguette tentoriale varie dans des plages qui, d'un stade à l'autre, se recoupent partiellement. La détermination des 4 derniers stades larvaires ne peut donc pas être réalisée avec une certitude absolue
- le coefficient de corrélation "r" entre la longueur de la baguette tentoriale et la longueur totale du squelette céphalique est égal à 0,996, ce qui nous autorise à utiliser la droite de régression linéaire de la figure 6-8 pour estimer la longueur de la baguette tentoriale à partir de la longueur totale du squelette céphalique, beaucoup plus facile à mesurer sur des larves vivantes.

En conclusion, nous avons maintenant un moyen de déterminer, avec une sécurité raisonnable, les stades larvaires de H. bimaculata.

6.2.3 Localisation et abondance des larves de H. bimaculata au Cachot

a). Localisation

Hybomitra bimaculata est la seule espèce que nous avons pu localiser avec précision, et dont nous avons pu estimer l'abondance sur le terrain. Dans les lignes qui suivent, nous considérerons toujours, sauf mention spéciale, cette espèce.

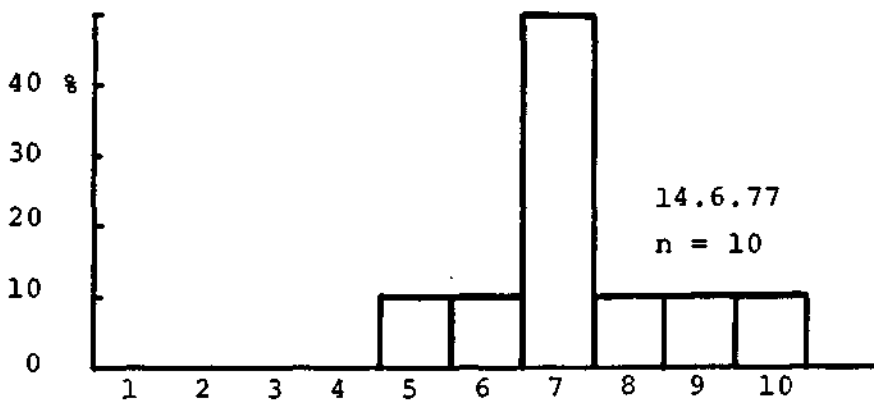
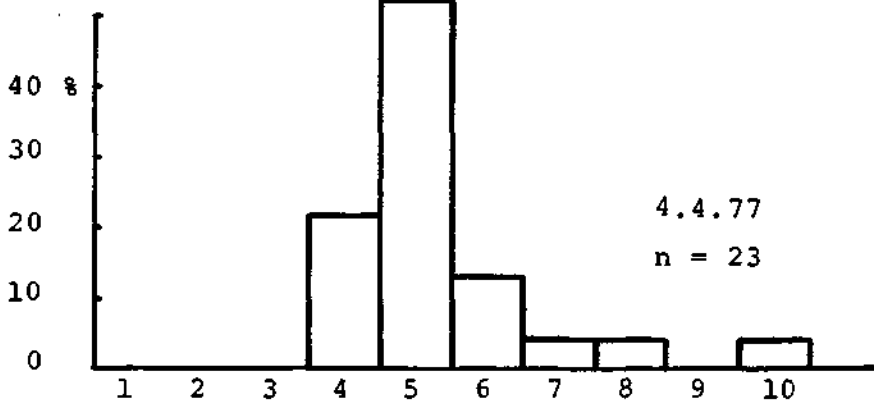
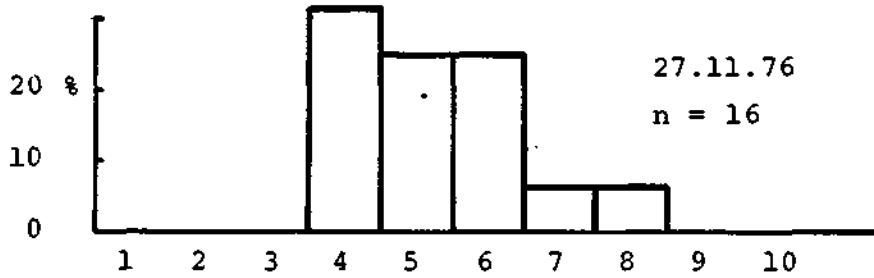
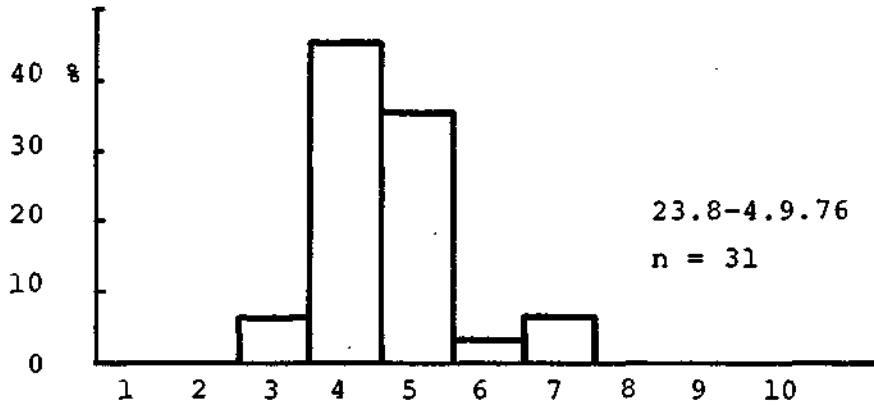
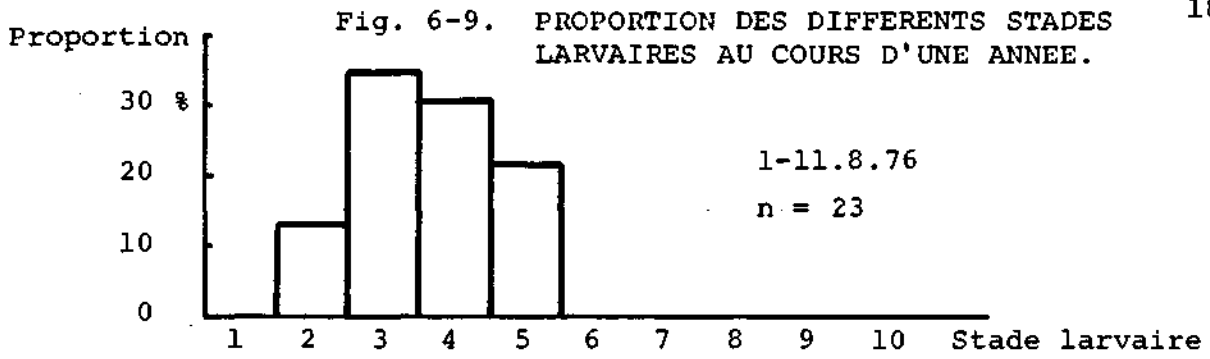
Des renseignements généraux sur la localisation des larves d'H. bimaculata nous ont été fournis par la découverte des lieux de ponte et des lieux d'éclosion des imagos. Les pontes ont toujours été observées sur des supports se

trouvant au-dessus d'eau libre, (voir : 5, Les pontes) c'est-à-dire le plus souvent sur des herbes implantées le long des rives de petites surfaces d'eau. Les lieux d'éclosion des imagos se trouvent à peu de distance, en général moins de 1,5 m des rives où sont déposées les pontes (voir : 7, Les nymphes). La zone où vivent les larves est donc bien délimitée, et de surface restreinte.

Les larves que nous avons récoltées à divers moments de l'année dans cette zone nous ont permis de déterminer non seulement la vitesse de croissance dans les conditions naturelles, mais encore les déplacements effectués par les larves au cours de leur vie. En raison de l'exiguïté des surfaces sur lesquelles nous avons travaillé, et de la lenteur à laquelle se reconstituent les sols de nos stations, nous n'avons pu prélever que très peu d'échantillons. Nos résultats ont, par conséquent, une faible valeur statistique, mais l'homogénéité des tendances observées permet d'admettre qu'ils traduisent bien la réalité.

La vitesse de croissance est montrée par la figure 6-9, dans laquelle nous avons porté la proportion des différents stades larvaires trouvés dans des échantillons de sol prélevés à divers moments de l'année, en 1976 et 1977. Il est utile de rappeler qu'en 1975 le nombre de pontes était extrêmement réduit et que, par conséquent, les larves considérées dans la figure 6-9 proviennent vraisemblablement toutes d'oeufs pondus en 1976.

On constate que, avant l'hiver, (27.11.76) la majorité des larves atteint les stades 4 à 6. Pendant l'hiver, la croissance est faible et, au printemps, (4.4.77) c'est le stade 5 qui est le plus fréquent. Au début de l'éclosion des imagos, (14.6.77) c'est le stade 7 qui est le plus fréquent, et seule une faible proportion de larves se trouve au stade 10. Cela signifie que très peu de larves peuvent, en une année, accomplir leur croissance complète. (Il n'est d'ailleurs pas certain que les quelques larves de stades 9 et 10 trouvées en 1977 proviennent réellement des pontes de 1976 !) Une durée de vie larvaire de 2 ans est, par contre, vraisemblable. La présence de larves n'ayant pas dépassé le stade 5 en juin permet de supposer qu'une vie



larvaire de 3 ans est également possible. Le déplacement des larves peut être expliqué, stade après stade, de la manière suivante, si l'on considère le cas le plus général:

stade 1 : Pendant ce très court stade, la larve qui vient d'éclore rampe sur la ponte et se laisse tomber dans l'eau, au-dessous de cette dernière. Elle mue ensuite dans l'eau.

stade 2 : Dans les minutes qui suivent l'éclosion, les larves nagent à la surface de l'eau puis, lorsqu'elles trouvent un support solide, elles rampent le long de celui-ci, le plus souvent en s'enfonçant sous l'eau. Une heure environ après l'éclosion, on ne voit plus de larves à la surface de l'eau, mais on les trouve sous l'eau, dans les algues filamenteuses et les verticilles des utriculaires.

stades 2 à 5 : Quelques jours après l'éclosion, on trouve difficilement de jeunes larves dans l'eau, mais elles apparaissent de plus en plus nombreuses dans les feuilles mortes de Carex canescens et Carex rostrata qui, de la berge, pendent dans l'eau. Entre ces feuilles nombreuses, posées les unes sur les autres, les larves trouvent des conditions idéales. Là, elles peuvent satisfaire leur thigmotactisme, fuir la lumière, chercher une humidité adéquate en se rapprochant plus ou moins de la surface de l'eau, se nourrir peut-être des nombreux Oligochètes qui se trouvent dans le même habitat.

Il semble que les jeunes larves trouvent les berges par hasard, et nous ne savons pas ce que deviennent les larves qui, éventuellement, s'égarerent "au large". Dans des zones peu profondes, peuplées de Carex rostrata, nous avons découvert, dans les feuilles mortes de ces derniers, des larves qui se trouvaient en pleine eau, loin des rives. Même si, alors, la survie est possible, il paraît évident que la nymphose ne peut avoir lieu que dans le sol de la rive.

Les larves restent entre les feuilles mortes des Carex, de 0 à 10 cm au-dessus du niveau de l'eau, jusqu'à l'automne de l'année où elles ont éclos. Elles atteignent alors le stade 4 ou 5.

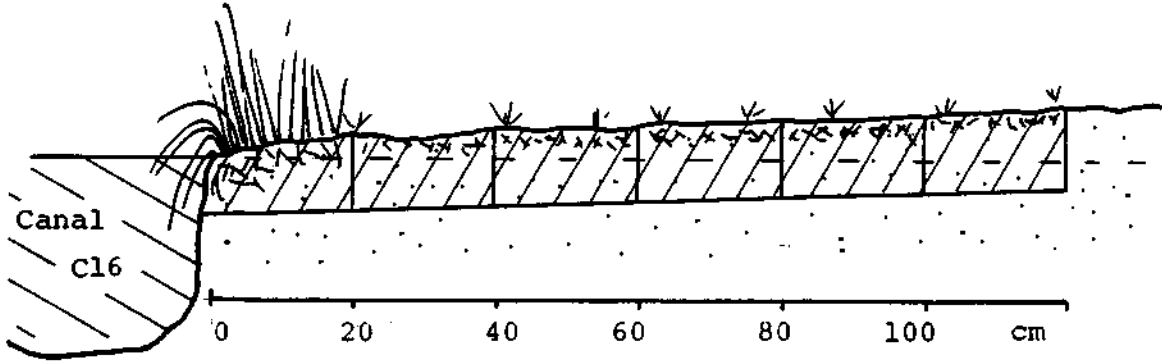
Stades 4 à 6 : Au cours de l'automne de leur première année d'existence, les larves quittent peu à peu les feuilles mortes pendantes pour se déplacer jusque dans le sol, au pied des Carex qui forment une bande très dense, de 20 cm de largeur environ, directement en bordure de la surface d'eau. Le "sol" en question est, en réalité, un mélange de feuilles mortes décomposées, de rhizomes de Carex et, souvent, de sphaignes, le tout reposant sur de la tourbe détrempée. La cause du déplacement des larves n'est pas connue, mais le niveau élevé de l'eau qui, en automne, immerge quasi totalement les feuilles où se trouvaient les larves, pourrait jouer un rôle. Cessant leur croissance, les larves passent l'hiver dans les lieux qu'elles ont atteint en automne, c'est-à-dire, en général, à moins de 20 cm de la rive.

Un exemple de la position des larves, et de leurs stades larvaires, par rapport à la rive, avant et après l'hiver, est indiqué par la figure 6-10.

Stade 7 : A partir du mois de mai, la température remonte et passe assez rapidement de 5 à environ 15° C. Les larves reprennent alors leur croissance, et la plupart atteint le stade 7 environ une année après son éclosion, au mois de juin. Les larves, qui sont redevenues actives, peuvent s'éloigner des rives jusqu'à une distance de 1 m environ. Ce déplacement est favorisé par l'humidité du sol.

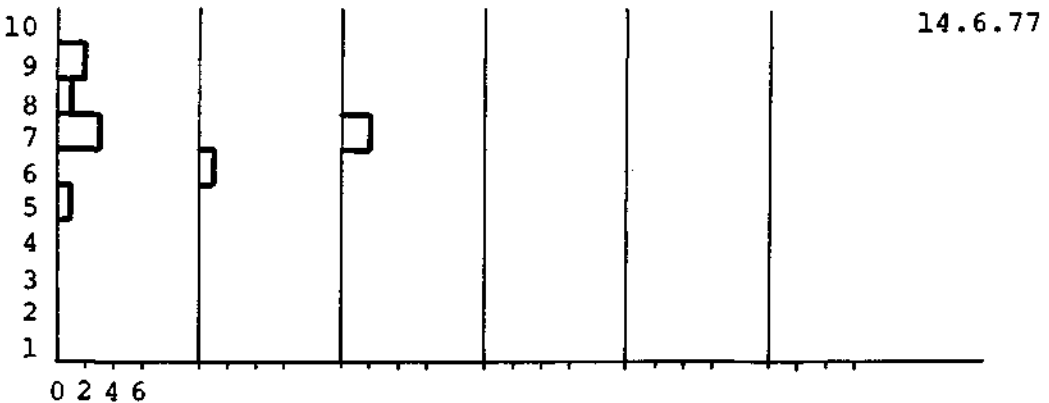
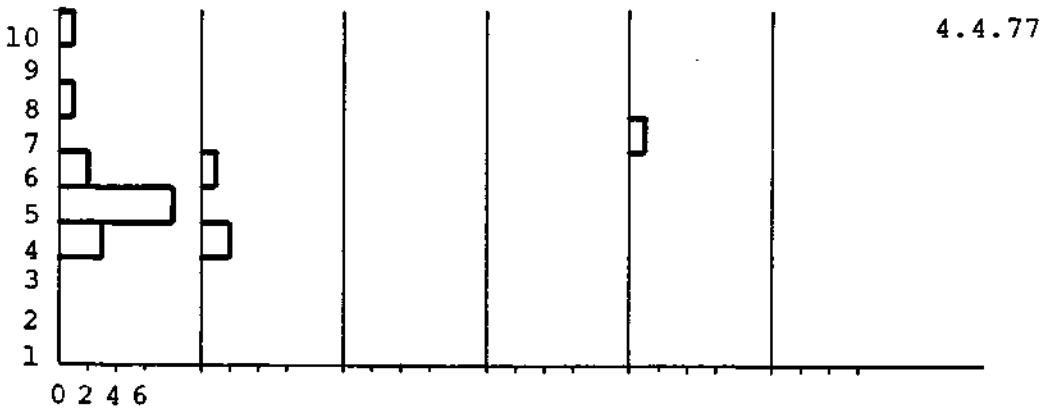
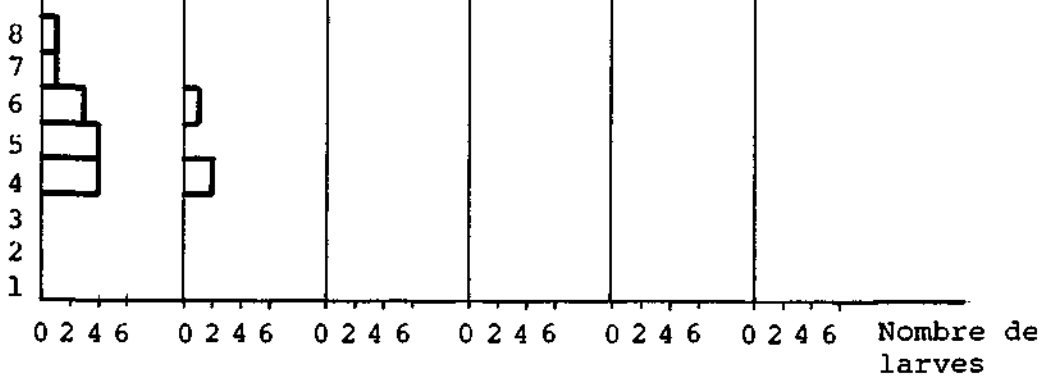
Stades 8, 9 et 10 : Nous savons peu de choses au sujet des larves des stades supérieurs. Il est vraisemblable que le stade 9 est atteint avant le deuxième hivernage. Bien que nous n'ayons pas pu clairement le démontrer, certains indices laissent supposer que les grosses larves passent leur dernier hiver de nouveau à proximité de la rive.

Fig. 6-10. ABONDANCE ET AGE DES LARVES DANS 6 PORTIONS D'UN ECHANTILLON PRELEVE PERPENDICULAIREMENT A LA RIVE.



Stade larvaire

27.11.76



Prélèvement de sol: longueur 120 cm, profondeur 10 cm, largeur 15 cm

Avant de se nymphoser, les larves s'éloignent un peu de la rive, pour atteindre des zones moins humides (voir: 7 Les nymphes). Ce déplacement se produit vraisemblablement peu de temps avant la nymphose, au mois de juin. Nous ignorons quand se produit la dernière mue larvaire mais, à proximité d'une exuvie nymphale, nous avons trouvé 2 exuvies larvaires, ce qui prouve que la dernière mue larvaire peut se produire sur les lieux d'éclosion des adultes.

b). Particularités de l'hivernage des larves

En raison de la rigueur des hivers dans la vallée de la Brévine, la survie des larves aux grands froids pose un problème particulier. Les larves se trouvent, pour la plupart, à moins de 5 cm sous la surface du sol, même en hiver, alors que la température de l'air descend fréquemment à -20° C, faisant geler les sols exposés jusqu'à 15 à 20 cm de profondeur.

BOSHKD et SHEVTSOVA (1975) indiquent que les larves de Tabanus autumnalis passent l'hiver le plus souvent entre 7 et 10 cm de profondeur, alors que la température, à 10 cm, ne descend pas au-dessous de -4° C, habituellement.

(Pendant l'hiver 1971-72, la température atteignit -12° C toutefois). En laboratoire, les larves de T. autumnalis supportent, sans dommage, -2° C pendant plusieurs heures. Une température de -6° C pendant quelques heures produit une mortalité élevée et, dans les mêmes conditions, une température de -16° C ne laisse pas de survivants.

Pour étudier les conditions d'hivernage de nos larves, nous avons mesuré la température du sol à 5 et 10 cm de profondeur, à 1 m de la rive du canal 12. Simultanément, nous avons mesuré la température de l'eau de ce dernier, à 5 cm et à 30 cm de profondeur par rapport à un niveau de référence qui est la surface du sol à l'endroit où sont effectuées les deux mesures. Le niveau de la surface d'eau est variable. En hiver, il se situe entre +2 cm et - 2 cm par rapport au niveau de référence. Puisque les thermomètres sont placés à une profondeur fixe par rapport à la surface du sol, ils sont à une profondeur variable par rapport à la surface de l'eau.

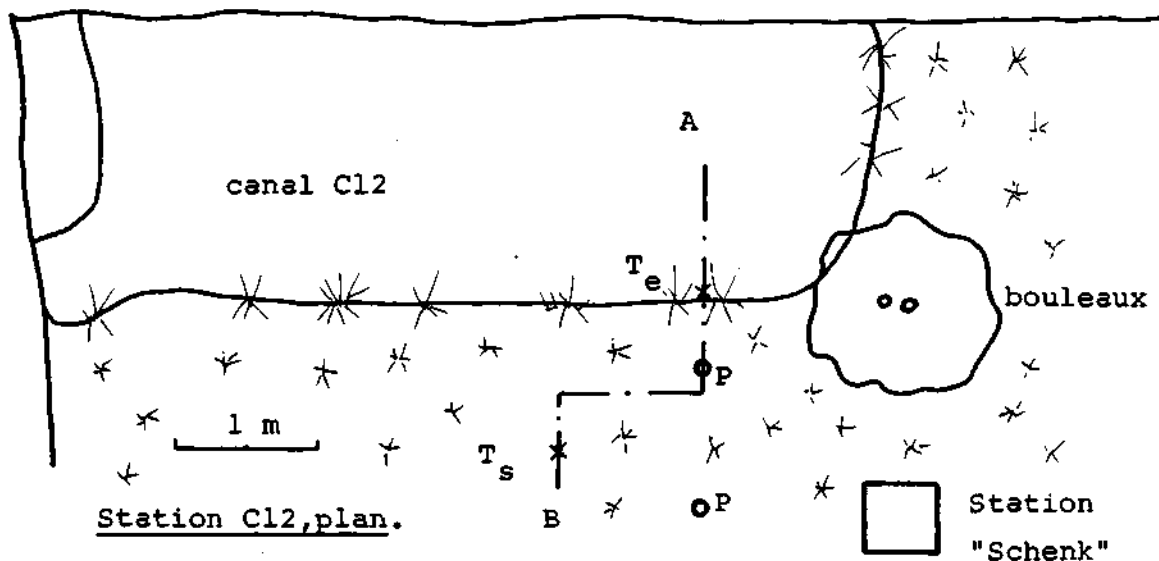
La disposition des thermomètres est indiquée dans la figure 6-11, et le résultat des mesures dans la figure 6-12. Température du sol à 5 cm de profondeur. Dès le début du mois de novembre, les fluctuations quotidiennes diminuent jusqu'à devenir imperceptibles. Simultanément, la température descend et se stabilise vers $+0,2^{\circ}\text{C}$, et reste à cette valeur jusqu'en février. Cette stabilisation de la température est due à la couche de neige qui, d'une part à cause de son albedo élevé (75 à 95 %) absorbe très peu le rayonnement solaire et, d'autre part à cause de sa conductivité thermique très faible, empêche le sol de perdre beaucoup d'énergie par conduction. Au début du mois de mars, lorsque la couche de neige disparaît, les oscillations quotidiennes réapparaissent, et la température remonte. Pendant le mois d'avril, la température est très variable, en particulier elle redescend fortement lors de chutes de neige.

Température du sol à 10 cm de profondeur. Comme on peut s'y attendre, on observe des températures qui suivent les variations constatées à 5 cm de profondeur, mais avec des valeurs en moyenne plus élevées, et des fluctuations quotidiennes plus faibles. De décembre à février, la température se stabilise vers $+0,8^{\circ}\text{C}$.

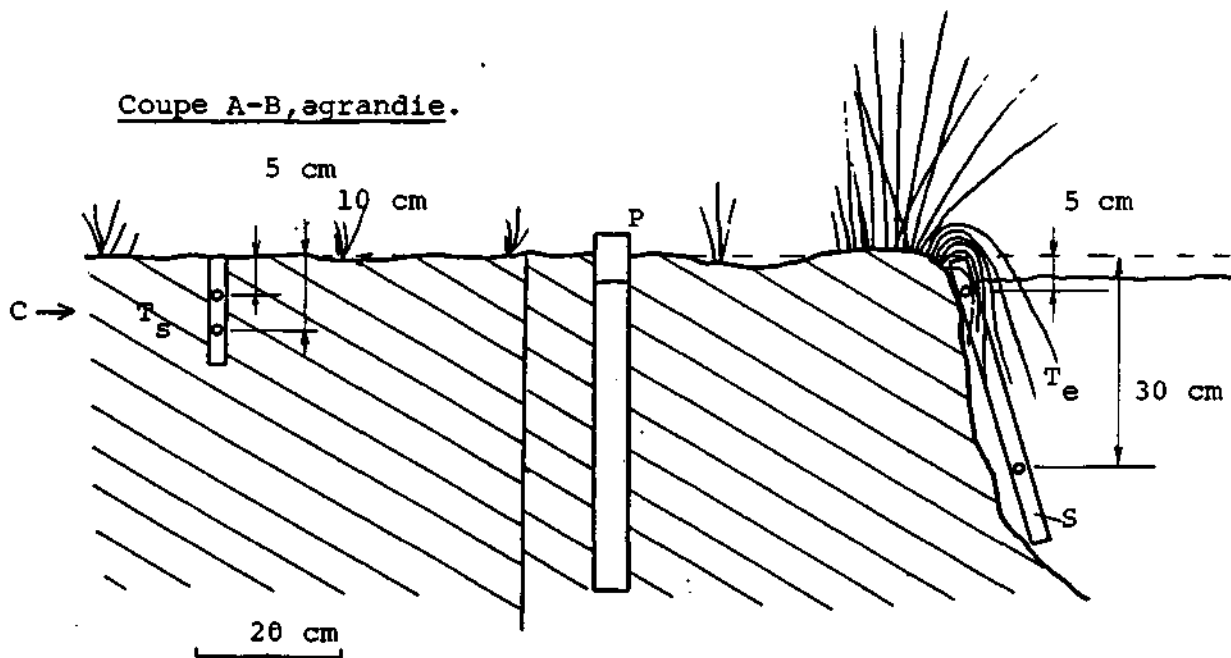
Température de l'eau, profondeur 5 cm. Jusqu'à mi-décembre, cette température fluctue beaucoup. Le minimum de température est même atteint en novembre, mais alors le thermomètre n'était pas immergé. (Immersion permanente à partir du 13 novembre). Ensuite, la température descend et reste stable à $+0,8^{\circ}\text{C}$ pendant le mois de janvier. L'abaissement, puis la stabilisation de la température, correspond à la formation d'une couche de glace à la surface de l'eau. Dès février, la glace fond, et la température remonte. En mars, les fluctuations quotidiennes réapparaissent.

Température de l'eau, profondeur 30 cm. Jusqu'à l'apparition de la couche de glace, au début décembre, la température fluctue. Ensuite, tant que la couche de glace subsiste, elle reste stable, vers 4°C . Au mois de février, lorsque la glace a fondu, elle descend et se rapproche de la température

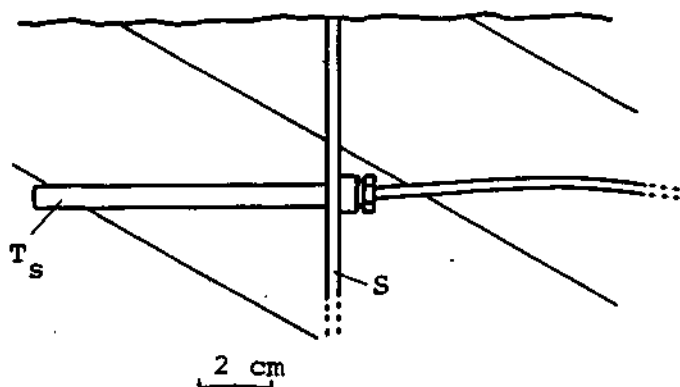
Fig.6-11 POSITION DES THERMOMETRE "SCHENK" MESURANT LA TEMPERATURE DU SOL ET DE L'EAU.



Coupe A-B, agrandie.



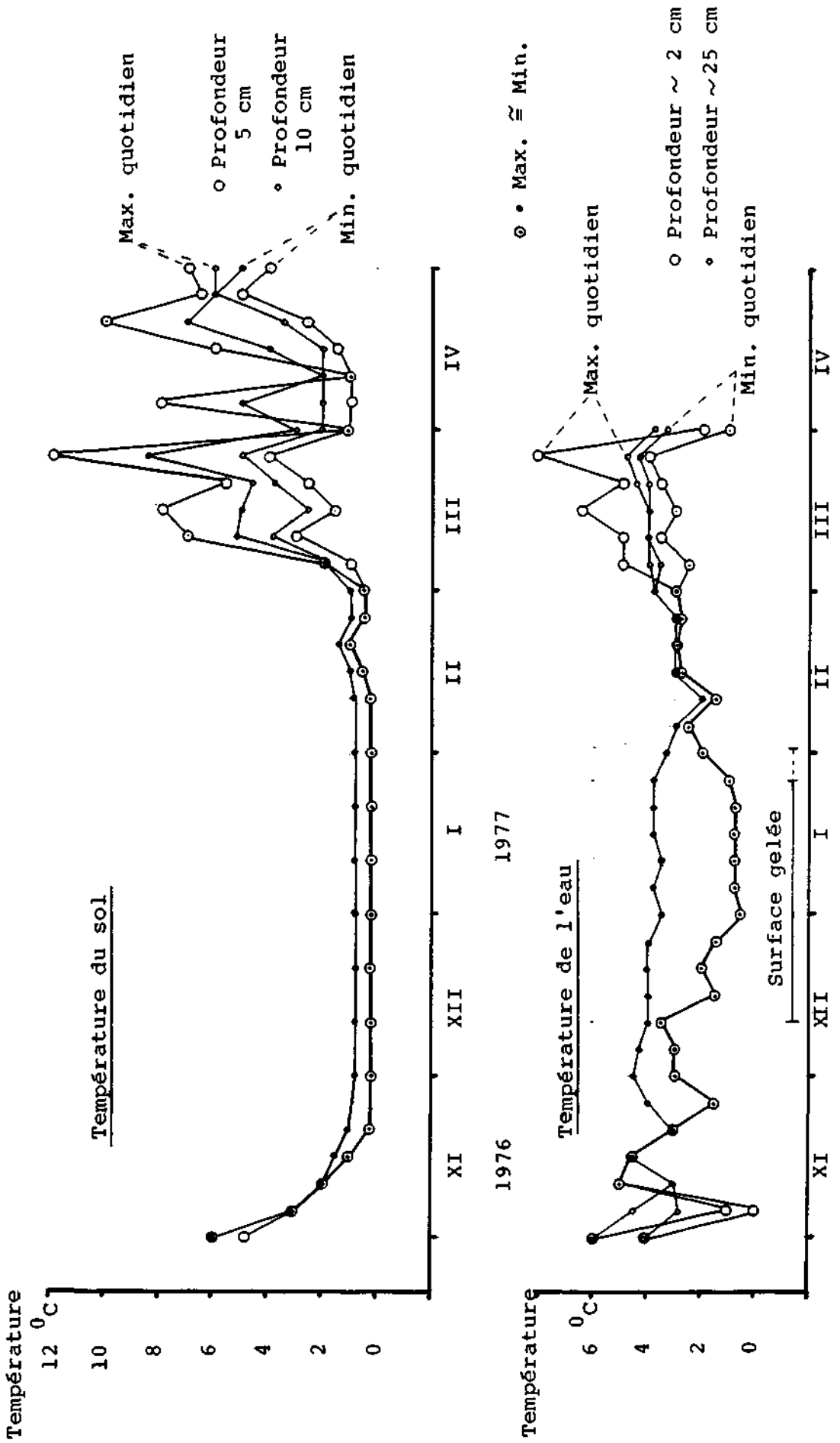
Montage d'un thermomètre, détail (vu de C)



Légende:

- T_s : Thermomètre placé dans le sol
- T_e : Thermomètre placé dans l'eau
- S : Support
- P : Piézomètre

Fig. 6-12. TEMPERATURES MESUREES EN HIVER ET AU PRINTEMPS DANS LA STATION C₁₂.



au niveau -5 cm. En mars, elle suit l'augmentation de cette dernière, tout en ayant des variations quotidiennes plus faibles.

Le rôle de la couche de glace apparaît maintenant clairement. Lorsque cette couche est présente, le brassage de l'eau sous-jacente est inexistant, et il s'établit une stratification stable avec, au fond, l'eau à environ 4° C, ayant alors sa densité maximale et, en surface, l'eau plus froide, à environ 0° C, au contact de la glace. La stabilisation de la température à -5 cm indique que l'épaisseur de la couche gelée n'augmente pas vers le bas. (Au mois de janvier, cette couche est recouverte de neige, et son épaisseur peut augmenter vers le haut par une transformation lente de la neige en glace, selon la description de MATTHEY, 1971). Au début de février, lorsque la glace fond, un brassage est à nouveau possible, ce qui a pour effet d'uniformiser les températures. En surface, on observe un réchauffement; en profondeur, un refroidissement. A partir du mois de mars, les températures superficielles sont plus élevées qu'en profondeur. Cela signifie que ce sont maintenant les couches superficielles qui transmettent de la chaleur aux couches profondes. Jusqu'au début janvier, au niveau - 5 cm, la température de l'eau est beaucoup plus variable que la température du sol. Cela tient à deux éléments : d'une part, à cause du brassage dans l'eau, les couches superficielles reçoivent plus d'énergie thermique provenant des couches profondes que dans le sol. D'autre part, tant qu'elle n'est pas recouverte de glace, la surface de l'eau reçoit l'énergie thermique rayonnée par le soleil, et perd elle-même de l'énergie par rayonnement et conduction. Pendant la même période, le sol est déjà recouvert d'une couche de neige qui limite ses échanges thermiques vers l'extérieur. L'ensemble de ces actions se traduit par une variabilité, et aussi par une température plus élevée dans l'eau que dans le sol.

D'après ce que nous venons de voir, la rive des canaux devrait être un lieu privilégié du point de vue thermique. Cette zone est, en effet, en contact avec l'eau du canal qui lui apporte de la chaleur. Cette zone est également recouverte par les premières neiges et, par conséquent,

isolée thermiquement.

Cette hypothèse est vérifiée par l'observation de l'épaisseur de sol gelé à proximité d'un canal, à la fin de l'hiver.

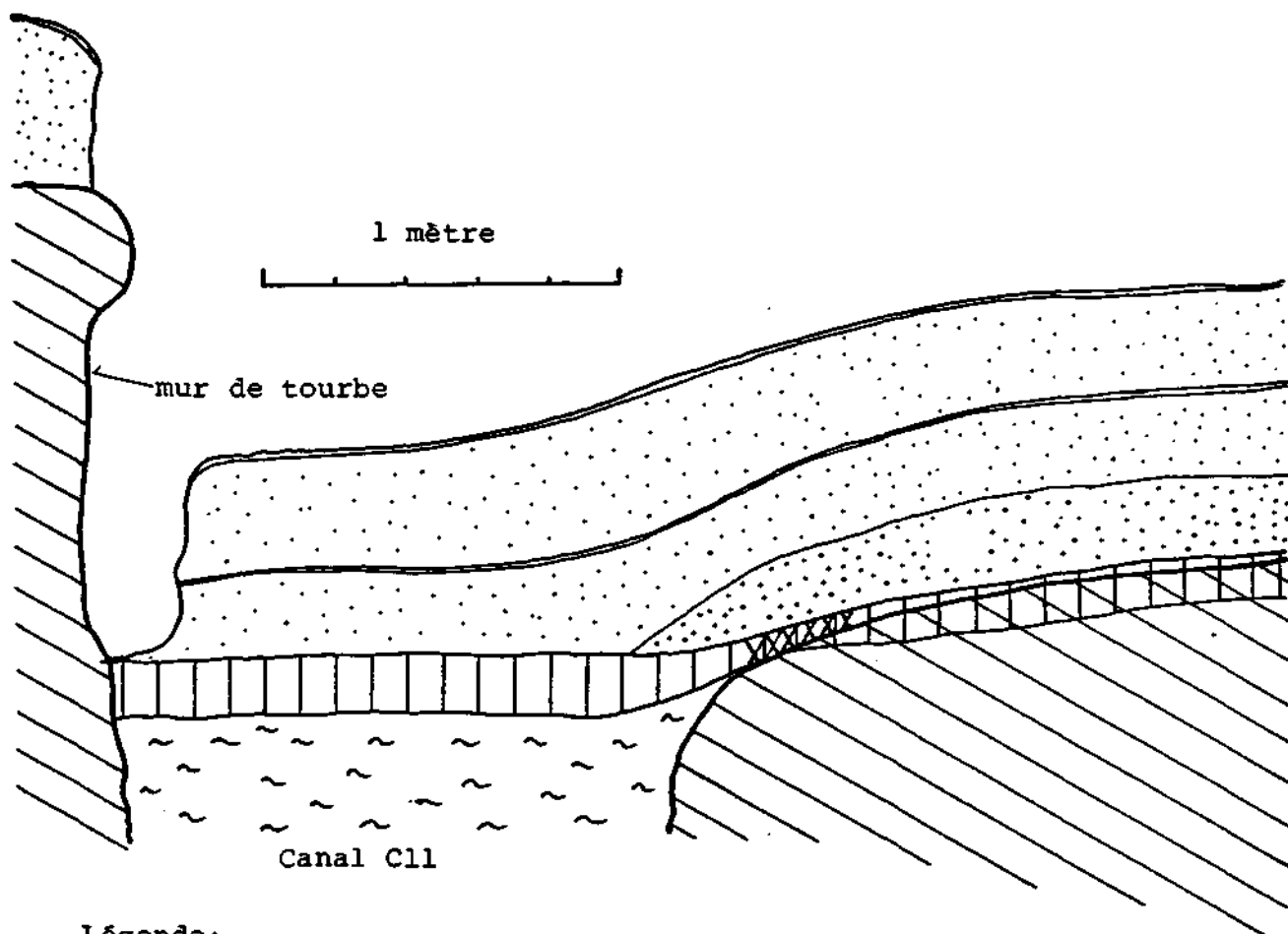
Un exemple est montré par la figure 6-13. Dans cet exemple, on voit que, effectivement, l'épaisseur gelée est minimum à proximité de la rive. On voit également que la neige la plus granuleuse, la plus ancienne, ne recouvre pas le canal. L'épaisseur de sol gelé atteint 12 cm, alors que, dans les mesures précédentes, on avait trouvé que, à 5 cm de profondeur, la température n'était jamais inférieure à $+0,2^{\circ}$ C. Pour expliquer cela, il faut préciser que les mesures ont été effectuées pendant l'hiver 1976 - 77, près du canal C₁₂, où le niveau du sol est peu élevé, et régulièrement inondé en hiver. L'épaisseur de sol gelé a été mesurée à la fin de l'hiver 1975 - 76, près du canal C₁₁, où le niveau du sol est 10 à 15 cm plus élevé que le plus haut niveau atteint par l'eau du canal. D'autre part, l'eau de pluie ou de fonte, en provenance du haut marais, arrive en C₁₂ après s'être réchauffée dans les couches profondes de tourbe, puis s'écoule vers C₁₁ en perdant vraisemblablement son gain de chaleur. L'apport d'énergie calorifique en C₁₂ est attesté par le fait que ce canal se recouvre de glace toujours plus tard que le canal C₁₁ (voir chap. 3).

On remarque que, dans le canal C₁₁, bien que, à profondeur égale, (40 cm) l'eau soit plus chaude que le sol, la couche de glace qui recouvre l'eau est plus épaisse que la couche de sol gelé. Cela peut s'expliquer par le fait que la conductivité thermique de la glace ($5 \cdot 10^{-3}$ cal cm⁻¹ sec⁻¹ deg⁻¹) est plus élevée que celle de la tourbe humide ($1 \cdot 10^{-3}$ cal cm⁻¹ sec⁻¹ deg⁻¹). Cela entraîne, à épaisseur égale, une perte de chaleur plus importante à travers la glace qu'à travers le sol.

En conclusion, nous pouvons dire que :

- dans les conditions normales, c'est-à-dire lorsque les premières chutes de neige de l'hiver précèdent les grands froids, l'hivernage des larves n'est pas trop difficile. Dans les endroits favorables, le sol ne gèle pas au-delà de 5 cm de profondeur, alors que l'on trouve les larves entre 0 et 10 cm de profondeur. De plus, il semble que les larves supportent sans dommage une température de -2° C.

Fig. 6-13 COUPE A TRAVERS LE CANAL C11, PERPENDICULAIRE AU MUR DE TOURBE, LE 10 MARS 1976.



Légende:

- | | |
|--|----------------------------|
| | neige gelée (croûte) |
| | neige tendre, grain fin |
| | neige dure, grain grossier |
| | glace dure |
| | glace tendre, brune |
| | sol gelé |
| | sol non gelé |
| | eau |

- la zone la plus favorable à l'hivernage se situe près des rives des surfaces d'eau. Dans cette zone, on constate que l'épaisseur de sol gelé est plus mince qu'ailleurs. C'est d'ailleurs dans cette zone que l'on trouve le plus de larves au début et à la fin de l'hiver.
- les rives basses, inondées en hiver, bénéficient de la température relativement élevée de l'eau des canaux. Toutefois, pour que les larves profitent de ces conditions favorables, il faut qu'elles supportent une immersion prolongée. Dans les conditions hivernales, c'est vraisemblablement le cas, ainsi que nous l'avons examiné expérimentalement (voir 6.2.4)
- pour que les larves puissent profiter de zones d'hivernage favorables, il faut qu'elles restent actives même aux basses températures pour pouvoir fuir les lieux où la température est trop basse. Expérimentalement, nous avons constaté que les larves restent actives vers 0° C, avec des vitesses de déplacement décroissantes, lorsque la température diminue. (Voir 6.2.4) Par contre, nous ne savons pas si les larves fuient effectivement les basses températures.
- une mortalité hivernale n'est pas à exclure, en particulier pour les larves surprises par le froid dans des zones défavorables, ou lorsque des périodes de grands froids précèdent les premières chutes de neige. BOSHKO et SHEVTSOVA (1975) indiquent que, en Ukraine, les conditions défavorables de l'hiver 1971 - 72 produisirent, parmi les larves, une mortalité de 50 à 80 %. Au Cachot, nous n'avons pas pu estimer la mortalité hivernale.

c). Abondance des larves

Comme nous l'avons dit précédemment, le nombre de nos échantillons est trop restreint pour fournir des valeurs statistiques. Nous pouvons toutefois, à partir de nos données, indiquer des ordres de grandeur de la population de larves. Nous indiquerons ces valeurs pour l'année 1976, qui était très favorable, et nos chiffres correspondent à une population maximale.

Puisque la population de larves est localisée surtout le long des rives, nous rapporterons la population, tout d'abord, au mètre de rive :

	Nombre de larves par mètre de rive
Automne 76, dans les herbes mortes pendantes, partiellement immergées, stations C11, C12, C16	35
27.11.76 , rive de la station C16 profondeur 0 à 10 cm 1 échantillon de 20 cm de largeur et 50 cm de longueur, perpendiculaire à la rive	80
4. 4.77 , "	115
14. 6.77 , "	66

Les chiffres ne font pas apparaître une décroissance de la population au cours de l'année. La faible valeur de l'automne 1976 montre que les larves ne se trouvent pas uniquement dans les herbes mortes. Par contre, les autres données sont plus significatives, car elles tiennent compte de toute la population larveire comprise dans une bande de sol de 50 cm de largeur le long de la rive, au contact de l'eau libre. Dans les stations très favorables, nos populations atteindraient donc, en moyenne, la densité de 80 individus par mètre de rive ou 160 individus par m². La comparaison de nos valeurs à celles d'autres auteurs est intéressante. En Camargue, RAYMOND (1978) a travaillé dans 25 stations situées en bordure de points d'eau, de mai à juillet. A chaque endroit, il a effectué trois prélèvements: le premier à 50 cm de la berge, le second à la limite de l'eau, le troisième à 50 cm à l'intérieur du plan d'eau. RAYMOND observe, entre 0 et 3 cm de profondeur, des densités moyennes de 9,6 larves / m² pour Hybomitra exoliata (Pandellé) (maximum 23 larves / m²) et de 1,8 larves / m² pour Tabanus autumnalis (maximum 3 larves / m²).

En Ukraine, BOSHKO et SHEVTSOVA (1975) trouvent, en automne, pour I. autumnalis, une densité moyenne de 11 larves / m², et une densité maximale de 30 larves / m², alors que, pour C. caecutiens, la densité moyenne est de 40 larves / m².

Pour compléter notre comparaison, nous nous sommes référé à des travaux réalisés aux Etats-Unis, sur des espèces et dans des stations différentes de celles du Cachot. ELLIS et HAYS (1973) trouvent, en bordure d'étangs, en Alabama, une densité moyenne de 43 larves / m², avec un maximum de 50 larves / m². LANE (1976), en étudiant des milieux très divers en Californie, obtient des densités moyennes de 3 à 15 larves / m², selon les milieux, par exemple, 6 larves / m² en bordure d'un étang permanent. Dans un marais salant du Massachusetts, MEANY, VALIELA et TEAL (1976) observent des densités allant de 40 à 120 larves / m².

La densité obtenue au Cachot apparaît ainsi comme étant très élevée mais, en réalité, nos résultats ne sont pas, sans autre, comparables à ceux des auteurs que nous avons cités. LANE (1976), par exemple, a effectué un grand nombre de prélèvements de sol, plus ou moins au hasard, ce qui fait qu'un certain nombre d'échantillons ne contenait pas de larves. Nos échantillons, au contraire, ont été prélevés dans des habitats larvaires connus. De plus, pour H. bimaculata, l'espace dans lequel évoluent les larves est très limité, ce qui accentue la densité de la population. Pour conclure, nous pouvons dire que la population de larves, au Cachot, peut atteindre, durant les années favorables, une densité assez élevée, estimée à 160 individus / m². Ce chiffre ne doit pas faire illusion sur la grandeur totale de la population de larves. Ces dernières sont, en effet, localisées dans des surfaces étroites formant des bandes de 20 à 50 cm de largeur, en bordure des surfaces d'eau. Le nombre total de larves d'H. bimaculata est donc déterminé non par la surface totale du milieu, mais par la longueur totale des rives favorables aux larves. Cette valeur est difficile à estimer, car il apparaît que certaines rives ne contiennent pas de larves, sans que l'on puisse toujours, à priori, reconnaître les lieux défavorables.

6.2.4 Etude de l'influence de quelques facteurs abiotiques en laboratoire.

Sur le terrain, le déplacement des larves est, pour une part, déterminé par des facteurs abiotiques. Nous avons étudié, en laboratoire, quelques-uns de ces facteurs. Les expérimentations sommaires décrites dans ce chapitre ont surtout une valeur indicatrice. Elles sont des points de départ utiles pour des expériences futures, et nous sommes conscient qu'elles n'apportent pas de preuves définitives à nos hypothèses. C'est principalement la rareté des renseignements trouvés dans la littérature qui nous a encouragé à présenter ces résultats préliminaires. Les expérimentations exposées dans les paragraphes b). c). et d). ont été réalisées par Nicole JUVET-LANDRY et Didier-Michel THIEBAUD, que je remercie ici pour le soin qu'ils ont apporté à ce travail.

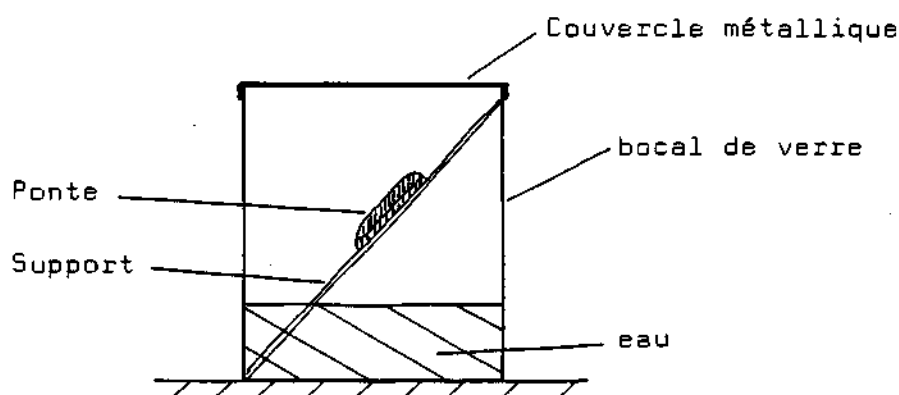
a). Facteurs agissant sur les larves des stades 1 et 2

Nous avons vu que, immédiatement après l'éclosion, les larves de H. bimaculata tombent à la surface de l'eau, puis descendent sous l'eau, si elles trouvent un support qui leur permet de ramper. Nous avons également observé de jeunes larves qui tombaient directement sur de la tourbe très humide. Immédiatement, elles cherchaient, puis parvenaient à s'enfoncer dans ce sol mou. Ce comportement est à mettre en rapport avec les observations de MARCHAND (1917), qui constate, chez les jeunes larves de Chrysops callida, un phototactisme positif de l'éclosion à la première mue, puis un phototactisme négatif. STONE (1930), suggère que le comportement des jeunes larves provient d'un phototactisme négatif et, simultanément, d'un thigmotactisme positif. CHVALA, LYNEBORG et MDOCHA (1972), indiquent que les jeunes larves ont un phototactisme positif durant le 2ème stade, puis négatif dès qu'elles atteignent le stade 3. Ces constatations n'expliquent pas le comportement des jeunes larves d'H. bimaculata qui, après s'être enfoncées sous l'eau, doivent monter dans les feuilles qui pendent dans l'eau. Pour essayer d'expliquer les facteurs qui interviennent, nous avons fait quelques expériences simples.

Expérience 1

Une ponte d'H. bimaculata est recueillie sur le terrain avec son support. Celui-ci est placé obliquement dans une boîte d'élevage, la ponte à la face supérieure. (Fig. 6-14) De cette façon, à l'éclosion, les larves ne tombent pas immédiatement dans l'eau placée sous la ponte.

Fig. 6-14 Dispositif de l'expérience 1.



L'éclosion commence le soir, à 21 heures, par une température de 16 à 18° C. Le lendemain matin, en pleine lumière, les larves sont toujours sur la ponte, et elles commencent à descendre le long du support. Aucune ne monte.

7 jours après l'éclosion, nous avons placé une quarantaine de larves sur la ponte, dans les mêmes conditions qu'au sommet de l'éclosion. La moitié des larves environ monte le long du support, l'autre moitié descend.

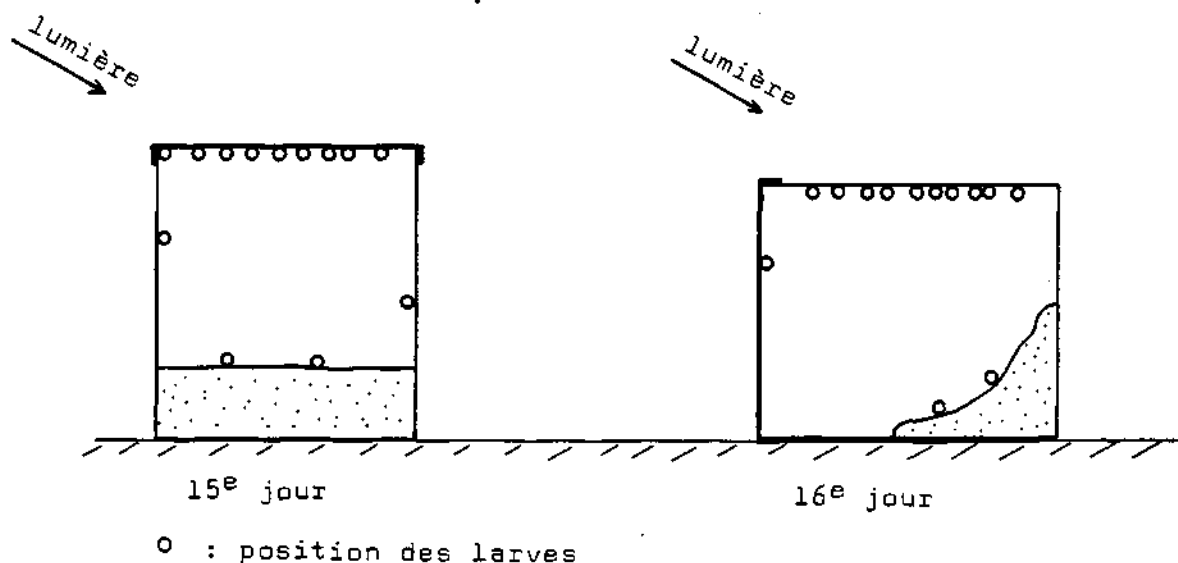
Il semble donc bien que la réaction des larves change pendant leurs premiers jours d'existence, mais il n'est pas évident que c'est le phototactisme qui est en cause.

Expérience 2

On fait éclore une ponte en laboratoire, avec une même disposition que dans l'expérience 1, mais l'eau au fond du bocal est remplacée par de la tourbe humide, et la ponte est placée à la face inférieure du support comme c'est le cas le plus fréquent dans les conditions naturelles.

- A l'éclosion, les larves (environ 140) tombent sur la surface de tourbe. Une heure après le début de l'éclosion, seules quelques larves sont encore visibles à la surface de la tourbe. Les autres se sont enfoncées.
- 12 heures après l'éclosion, quelques larves apparaissent contre la paroi du bocal, sous 2 à 8 mm de tourbe. On trouve des exuvies à la surface de la tourbe.
- 24 heures après l'éclosion, beaucoup de larves sont visibles contre la paroi du bocal, à la surface de la tourbe, ou très peu au-dessous.
- 2ème jour après l'éclosion, quelques larves commencent à monter contre la paroi du bocal.
- 4ème jour après l'éclosion, la plupart des larves sont sur la tourbe, et plusieurs montent le long des parois.
- 6ème jour après l'éclosion, 2/3 des larves visibles sont dans le haut du bocal, sous le couvercle métallique, 1/3 est dans la tourbe, près de la surface, contre la paroi.
- 15ème jour après l'éclosion, on trouve environ 100 larves sous le couvercle, en haut du bocal, environ 20 larves sur ou dans la tourbe près de la paroi, environ 20 larves contre les parois, dispersées entre la tourbe et le couvercle.
- On couche le bocal, pour vérifier si le géotactisme négatif est bien réel.
- 16ème jour après l'éclosion, on constate bien un déplacement des larves vers le haut du bocal (Fig. 6-15).

Fig. 6-15 Déplacement des larves dans l'expérience 2.



Expérience 3

On répète, en tous points, l'expérience 2, mais en remplaçant la tourbe par de l'eau et des sphaignes flottantes, ce qui correspond bien au milieu naturel. On observe le même déroulement que dans l'expérience 1 : disparition des larves sous l'eau, dans les sphaignes, puis ascension le long des parois, dès le 4ème jour. Le renversement du bocal produit également le déplacement vers le haut. Il semble, en outre, que le déplacement vers le haut est accentué lorsque la lumière est plus intense.

Conclusion concernant les trois expériences : Au moment de leur éclosion, les larves ont une nette tendance à descendre. Ce mouvement peut provenir aussi bien d'un phototactisme négatif que d'un géotactisme positif. 4 jours après l'éclosion, les larves commencent à manifester une tendance à monter, qui est produite par un géotactisme négatif évident et, peut-être, par un certain phototactisme positif. Le géotactisme négatif paraît être un facteur plus puissant que le phototactisme positif, puisque les larves se déplacent vers le haut aussi bien vers une zone sombre que vers une zone éclairée.

b). Phototactisme des larves de stades 4 à 8

L'observation des larves en élevage et quelques données de la littérature nous ont suggéré que le phototactisme positif ou, du moins, l'indifférence à la lumière des larves du 2ème stade, n'était que provisoire. Pour vérifier cela, nous avons procédé de la manière suivante : Nous avons utilisé des boîtes d'expérimentation en polystyrène transparent (13 x 15 x 6 cm), dont le fond était recouvert de papier humide, et dont une moitié était protégée de la lumière par un tissu opaque, (Fig. 6-16). Dans chaque boîte nous avons déposé une larve, puis observé son comportement. L'expérimentation s'est déroulée dans une chambre d'environnement, où la température était constante, et réglée successivement à 10, 15 et 20° C. L'éclairement était fourni par une rampe de tubes fluorescents uniquement, et l'intensité de la

lumière de grande longueur d'ondes était faible.
L'expérience a été répétée de nombreuses fois, en utilisant 10 larves d'H. bimaculata, dont les stades allaient de 4 à 8, et en plaçant les larves à divers endroits de la boîte. L'observation des larves dans les 15 minutes qui suivent leur mise en expérience montre des comportements assez constants pour qu'on puisse les résumer ainsi:

- A). La larve est placée en pleine lumière: elle se déplace généralement jusqu'à atteindre un bord de la boîte, puis elle continue à se déplacer, jusqu'au moment où elle remonte un angle, dans la zone sombre. Elle cesse alors son déplacement.
- B). La larve est placée à la limite entre la zone claire et la zone sombre: elle se déplace en s'orientant rapidement vers la zone sombre puis, lorsqu'elle a atteint un bord, elle le longe jusqu'à atteindre un angle. Là, elle s'arrête.
- C). La larve est placée dans un angle de la zone sombre: elle ne se déplace pas, du moins pendant les 15 minutes qui suivent sa mise en expérience.

Fig. 6-16 DEPLACEMENT DES LARVES EN FONCTION DE LA LUMIERE.

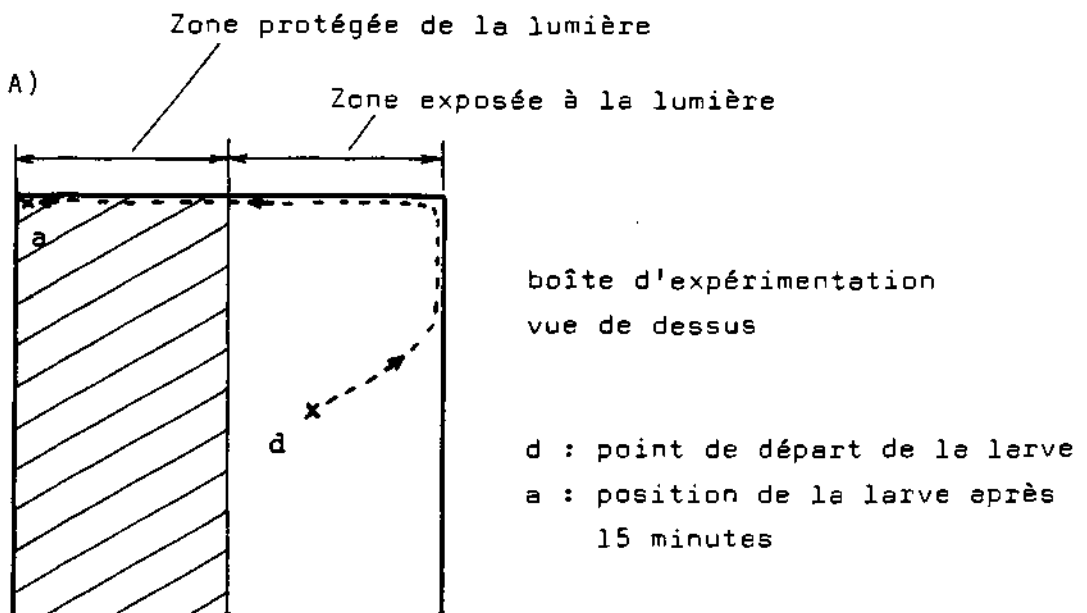
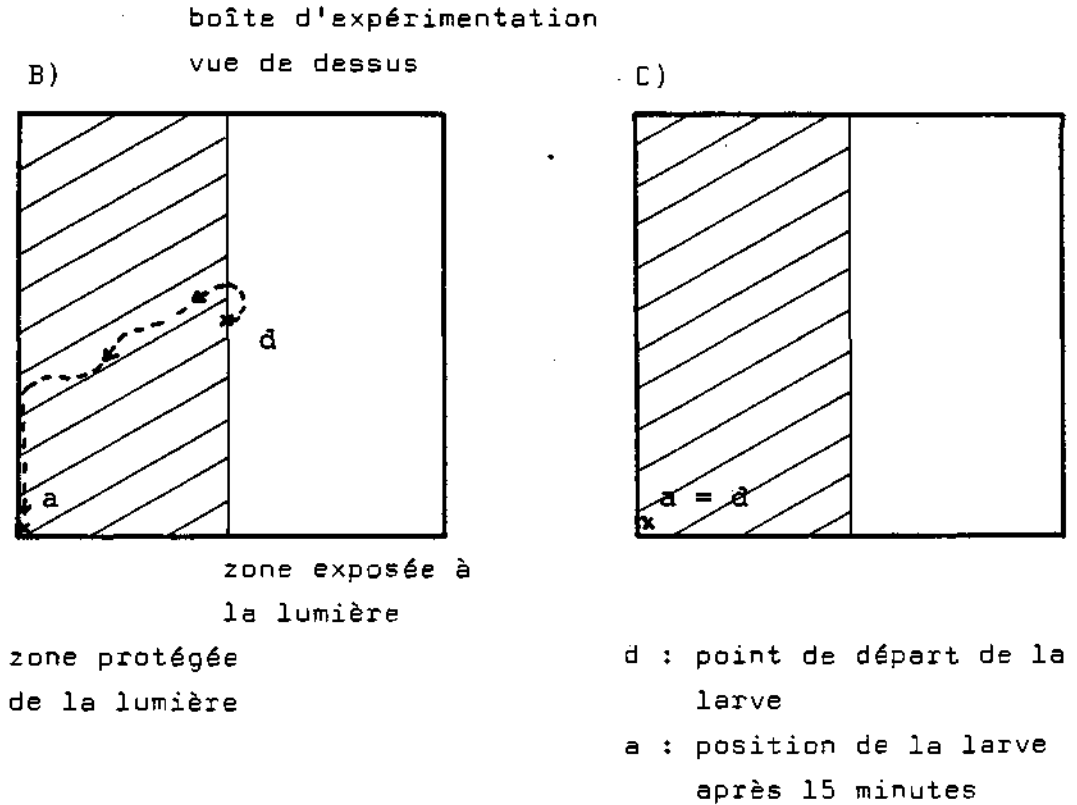


Fig. 6-16 Déplacement des larves en fonction de la lumière,
(Suite)



Ces comportements ne sont pas modifiés par l'âge de la larve, ou la température ambiante. Seule la vitesse de déplacement change quelque peu.

Ces résultats montrent clairement que les larves des stades 4 à 8 fuient la lumière, qu'elles ont donc un phototactisme négatif. L'arrêt, dans les angles, suggère, d'une manière moins claire, l'importance du thigmotactisme. Il faut signaler que ces résultats sont obtenus avec des larves élevées dans un milieu où la lumière était atténuée. Mais les larves que l'on recueille sur le terrain montrent également un phototactisme négatif très net, dès leur mise en élevage.

c). Activité des larves de stades 4 à 8, en fonction de la température

Pour cet essai, les larves sont placées dans les mêmes boîtes que pour l'expérience précédente, mais sans protection contre la lumière. Chaque larve est déposée au centre d'une boîte, puis son déplacement est mesuré toutes les minutes. De plus, la vitesse pendant un déplacement ininterrompu est mesurée une première fois lorsque la larve est en contact avec un bord de la boîte, une deuxième fois lorsqu'elle n'est pas en contact avec un bord. La moyenne de ces deux chiffres donnera la "vitesse instantanée V_i " de la larve. La distance totale parcourue, divisée par la durée de l'expérience (15 minutes), donnera la "vitesse moyenne V_m ". Cette vitesse tient compte des arrêts de la larve. Si l'on admet que la vitesse instantanée V_i est constante, à une température donnée, le rapport V_i/V_m indique également le rapport entre le temps total (=temps de déplacement + temps d'arrêt) et le temps de déplacement. On a, en effet :

$$V_i = \frac{l}{t_d} \quad \begin{array}{l} l = \text{longueur de déplacement} \\ t_d = \text{temps de déplacement} \end{array}$$

$$V_m = \frac{l}{t_a + t_d} \quad t_a : \text{temps d'arrêt}$$

$$\frac{V_i}{V_m} = \frac{\frac{l}{t_d}}{\frac{l}{t_d + t_a}} = \frac{t_d + t_a}{t_d}$$

Si la larve se déplace sans cesse, $t_a = 0$ et $V_i/V_m = 1$
 Si le temps d'arrêt est égal au temps de déplacement, $V_i/V_m = 2$.
 Enfin, plus le temps d'arrêt sera grand par rapport au temps de déplacement, plus V_i/V_m sera grand également.
 L'expérience a été menée avec 10 larves de stades 4 à 8, élevées précédemment en chambre d'environnement, à une température variant d'une manière sinusoïdale, avec une

période de 24 heures, un maximum de 17° C, et un minimum de 5° C (moyenne 11° C). Dans l'élevage, la lumière est également cyclique, 11 heures de nuit et 13 heures de lumière atténuée, d'intensité constante.

L'expérimentation se déroule également en chambre d'environnement, à des températures constantes. Chaque essai est répété 2 fois, à la même température : une fois à l'obscurité, une fois sous la lumière de tubes fluorescents, avec une intensité identique à celle utilisée dans l'expérience de phototactisme.

Le calcul des moyennes des vitesses mesurées dans cette expérimentation donne les valeurs de la figure 6-17, exprimées en mm par minute.

Fig. 6-17 : Vitesses de déplacement dans différentes conditions.

Température	A l'obscurité			A la lumière		
	Vi (mm/min)	Vm (mm/min)	Vi/Vm	Vi (mm/min)	Vm (mm/min)	Vi/Vm
0° C	6,6	3,5	1,89	27	24,6	1,10
5	15,6	4,6	3,39	44,4	40,2	1,10
10	39,0	3,5	11,14	86,4	19,8	4,38
14,5	49,8	4,7	10,59	105,0	51,0	2,06
20	52,2	2,8	18,64	127,8	81,0	1,58
26	-	-	-	159,6	73,8	2,16

Des résultats montrent que :

- La vitesse instantanée V_i croît avec la température. A 0° C, elle n'est pas nulle.
- Les vitesses instantanée V_i et moyenne V_m sont plus élevées à la lumière qu'à l'obscurité, ce que l'on peut interpréter comme une conséquence du phototactisme négatif des larves qui essaient de fuir la lumière.
- A la lumière, le rapport V_i/V_m présente un maximum vers 10° C, ce qui signifie que c'est à cette température, proche de la température moyenne de l'élevage, que les larves s'arrêtent le plus longuement.

A 5 ou 0° C, les larves ont, au contraire, le minimum de temps d'arrêt.

A l'obscurité, on a également les plus faibles valeurs de V_i/V_m à 0 et 5° C alors que, à partir de 10° C, ce rapport devient très grand. On peut supposer que cela signifie que, à partir de 10° C, les larves placées à l'obscurité ne sont plus soumises à des facteurs "négatifs" qui stimulent leurs déplacements.

L'ensemble de ces résultats préliminaires suggère l'hypothèse suivante, qui doit encore être vérifiée par des essais beaucoup plus étendus :

Les larves ont une vitesse instantanée de déplacement dont la valeur maximale croît avec la température, du moins entre 0 et 25° C. Cela n'est pas surprenant, puisque le métabolisme général augmente avec la température. La larve ne se déplace pourtant pas toujours à la vitesse maximale que lui permet la température ambiante, et sa vitesse de déplacement dépend des stimuli qu'elle ressent comme "négatifs", et qu'elle cherche à fuir.

La vitesse moyenne de déplacement serait alors déterminée non seulement par la température, mais encore par l'intensité des "stimuli négatifs" qui agissent sur la vitesse instantanée et sur la durée des arrêts. Lorsque les stimuli négatifs sont inférieurs à un certain seuil, on peut admettre qu'ils n'agissent plus, et que la larve se déplace alors très peu.

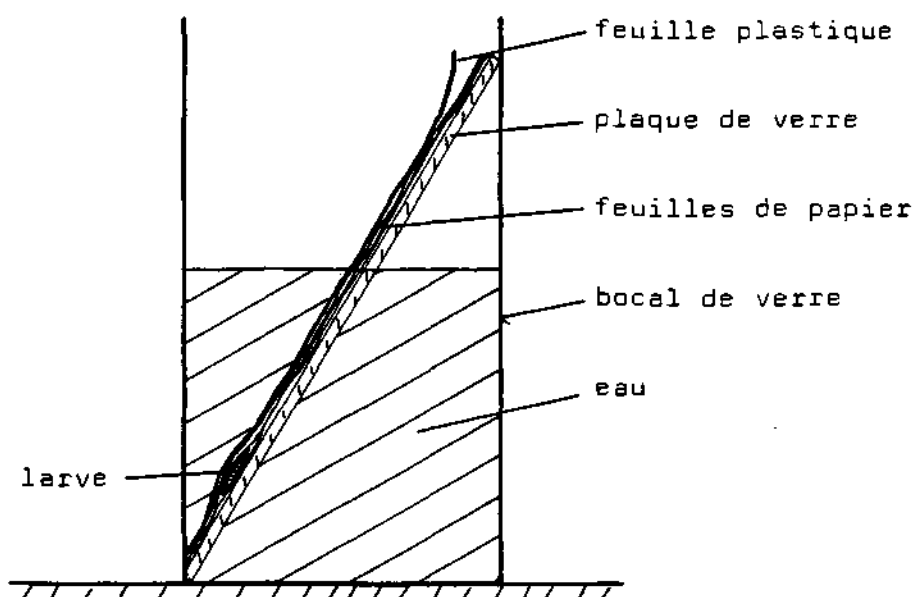
Cette hypothèse permettrait d'expliquer ce que l'on observe en laboratoire.

d). Comportement des larves de stades 4 à 8, en fonction du taux d'oxygène dissous dans l'eau.

Les larves d'H. bimaculata possèdent une respiration aérienne par le siphon anal. Pourtant, il arrive fréquemment que leur habitat soit totalement immergé, en hiver surtout, et l'on peut se demander si les larves supportent cette immersion sans dommage. Pour essayer de répondre à cette question, nous avons procédé à l'expérimentation suivante :

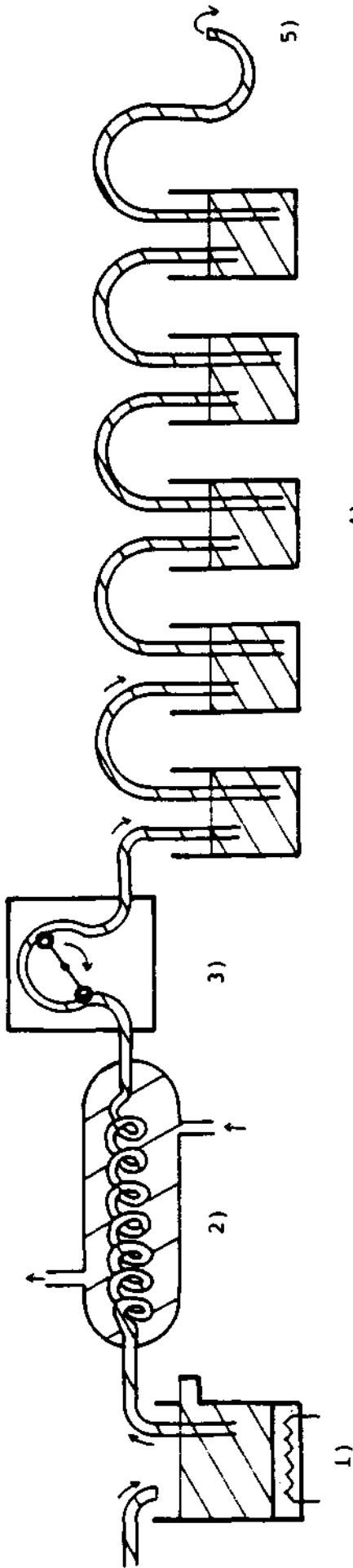
Chaque larve est placée sous l'eau, entre plusieurs feuilles de papier, maintenues entre une plaque de verre et une feuille plastique transparente. (Fig. 6-18)

Fig. 6-18 Dispositif expérimental pour tester la réaction des larves au taux d'oxygène dissous dans l'eau: bocal d'expérimentation



La larve peut se déplacer, mais elle reste toujours visible. Le bocal est alimenté par de l'eau, dans laquelle on abaisse le taux d'oxygène dissous. Pour cela, l'eau est d'abord chauffée à ébullition, ce qui lui fait perdre son oxygène, puis elle est pompée dans un serpentin de refroidissement, où sa température est abaissée à 16°C . Elle arrive dans les 5 bocal d'expérimentation, dans lesquels on contrôle, en permanence, la température et le taux d'oxygène dissous, avec une sonde à oxygène "Orbisphere Laboratories, Genève", modèle 2603. Avec ce dispositif, schématisé par la fig. 6-19, on arrive à un taux minimum d'environ $2\text{ mgO}_2/1$. En modifiant le débit d'eau, ce taux peut être augmenté à volonté.

FIG. 6-19 DISPOSITIF POUR ABAISSER LE TAUX D'OXYGENE DISSOUS DANS L'EAU.



Légende :

- 1) Chauffe-eau thermostatisé, et à niveau constant
- 2) Système de refroidissement
- 3) Pompe à débit réglable
- 4) Bocaux d'expérimentation
- 5) Réglage du niveau de l'eau dans les bocaux d'expérimentation

L'observation des larves montre que, tant que le taux d'oxygène est assez élevé, elles restent immobiles sous l'eau. Au-dessous d'un certain taux, variable d'un individu à l'autre, les larves se mettent en mouvement et se déplacent jusqu'à sortir de l'eau. Après ce déplacement, elles restent parfois complètement émergées mais, le plus souvent, elles s'immergent partiellement en gardant leur siphon anal hors de l'eau.

Nous avons interprété le déplacement hors de l'eau comme indiquant un taux d' O_2 insuffisant ou, plus exactement, ressenti comme insuffisant par la larve (ce qui ne prouve pas qu'il soit létal). Précisons encore que les expériences ont été de courte durée, de telle manière que les larves ne sont jamais restées immergées totalement plus de 3 heures. Nous ne savons donc pas si les taux d'oxygène dissous supportés pendant ce temps l'auraient été pendant une plus longue durée.

En répétant l'expérience plusieurs fois, nous avons déterminé, pour une série de 12 larves de stades 4 à 8, la valeur du taux minimum supporté sans déplacement. En classant les larves par tailles croissantes, on obtient les valeurs de la figure 6-20.

Fig. 6-20 Taux d'oxygène dissous minimum supporté par les larves

Larve No	Taille (mm)	Taux minimum supporté (mg/l)
1	8	3,9
2	10	4,0
3	10	3,7
4	13	3,5
5	14	3,4
6	15	3,3
7	18	2,9
8	18	3,0
9	18	2,9
10	19	3,0
11	19	3,0
12	21	2,9

Ce résultat laisse voir que le taux d'oxygène minimum supporté est inversement proportionnel à la taille de la larve. Si l'on admet que, pendant l'immersion, c'est une respiration cutanée qui intervient, on peut se demander si le rapport entre la surface totale (= surface d'absorption de O_2) et le poids (ou le volume) varie avec la taille des larves et détermine les différences observées. Pour vérifier cela, nous avons estimé, grossièrement, la surface par $S = \pi \cdot D \cdot l$, et le volume par $V = (\pi D^2/4) \cdot l$ (D = diamètre, l = taille) et nous avons calculé les rapports surface/volume et surface/poids (Fig. 6-21).

Fig. 6-21 Rapports surface/volume (S/V) et surface/poids (S/P) pour les larves utilisées en expérience.

Larve No	Taille (mm)	Poids P(mg)	Volume V(mm ³)	Surface S(mm ²)	S/V (mm ² /mm ³)	S/P (mm ² /mg)
1	8	17				
2	10	18				
3	10	18				
4	13	24	26	65,3	2,51	3,8
5	14	27	36	79,2	2,20	4,4
6	15	41	38	84,8	2,23	4,7
7	18	67	68	141,4	1,61	5,9
8	18	76	127	169,6	1,33	2,2
9	18	81	103	152,6	1,48	1,9
10	19	75	101	155,1	1,54	2,1
11	19	80	117	167,1	1,43	2,1
12	21	179	202	230,9	1,14	1,3

De ce tableau, il apparaît, comme on pouvait s'y attendre, que les grosses larves ont une plus petite surface corporelle par unité de volume ou de poids que les petites larves. Cela signifie que les grosses larves sont moins bien armées que les petites pour prélever l'oxygène dissous de l'eau. Dans ces conditions, on peut supposer que si les grosses larves supportent un taux d'oxygène dissous plus bas

que les petites, c'est parce qu'elles ont réellement un métabolisme plus bas, donc un besoin plus faible.

Le calcul du coefficient de corrélation "r" entre le poids des larves et le taux minimum toléré donne $r = - 0,752$.

Etabli avec 12 couples de valeurs, ce coefficient est statistiquement significatif, ce qui rend très probable une relation réelle entre le poids et le taux minimum d'O₂ supporté.

Sachant que le taux d'oxygène minimum supporté par les larves se situe entre 2,9 et 4,0 mg/l, il est intéressant de connaître les taux d'oxygène que l'on trouve sur le terrain, dans les habitats naturels des larves. Dans ce but, nous avons mesuré, au Cachot, avec la sonde à oxygène "Orbisphère", les taux d'oxygène dans différentes conditions. Le résultat de ces mesures est indiqué dans la figure 6-22.

Fig. 6-22 : Taux d'oxygène dissous mesurés sur le terrain

Date	Lieu	Profondeur de l'eau à l'endroit de la mesure (cm)	Profondeur de mesure (cm)	Tempé- rature (°C)	Taux d'oxy- gène (mg/l)
13.2.77	C12, pleine eau	50	25	3,5	6,9
	C12, rive, dans les herbes immergées	7	3	3,5	6,5
	C11, eau libre sous 0,5 cm de glace	16	7	1,5	9,2
	C11, rive, sous 0,5 cm de glace	10	3	1,5	7,6
	C11-C12, dans her- bes, sous 35 cm de neige	5	3	0,5	5,5
3.6.77	C12, pleine eau	50	1	17	16
	algues en surface		10	14	10,5
			15	12	6,5
	C12, rive, emprein- te de pas	3	1	17	1,5
	C11, pleine eau	16	1	14,5	15
	algues en surface		10	15	9,5
			15	15	8
	C11, pleine eau, pas d'algues en surface	20	1	15	9,5
			10	15	6,5
		15	13,5	5,5	

Fig. 6-22 : Suite

Date	Lieu	Profondeur (cm)	Profondeur de mesure (cm)	Tempé- rature (°C)	Taux d'oxy- gène (mg/l)
3.6.77	C11, au bord, profondeur faible	3	1	19	2,8
			2,5	19	2,2
9.6.77	C12, rive inondée après des précipitations abondantes	5	1	19	7,9
	C12, pleine eau après des précipitations abondantes	50	1	16	8
			10	11,5	5,3
		15	8	3,8	
16.8.77	C11, pleine eau couche d'utricu- laires dense en surface épaisseur 5 cm environ	20	1	18,5	11,4
			5	16,5	6,5
			10	13,5	1,8
			15	12	1,05
	C11, pleine eau, pas d'utricu- laires	30	1	19,5	8,6
			5	15,5	7
			10	14	3,7
			15	12	3,3
	C11, bord, faible profondeur, quelques utriculaires	3	1	26	6,5

Signalons que, à la pression barométrique moyenne du Cachot, (670 mm Hg) la concentration en oxygène de l'eau saturée d'air possède les valeurs suivantes :

Taux d'oxygène à saturation	12,8	11,3	10,0	8,9	8,0	7,3	mg/
Température	0	5	10	15	20	25	°C

L'examen des taux d'oxygène mesurés au Cachot en milieu aquatique suggère les commentaires suivants :

- En hiver, nous n'avons pas mesuré des taux inférieurs à ceux que supportent les larves, même dans les endroits recouverts de neige ou de glace.
- En été, par contre, nous avons mesuré des valeurs très basses, inférieures à celles que supportent les larves. Ces valeurs basses sont mesurées dans les endroits peu profonds, dépourvus d'algues filamenteuses en surface. Ces endroits correspondent aux zones riveraines où se trouvent fréquemment les larves. Dans les zones inondées temporairement en cas de précipitations, le taux d'oxygène est généralement supérieur à ce que supportent les larves.
- Les mesures effectuées en pleine eau, où peuvent se trouver les larves venant d'éclore, donnent des valeurs variables :

Lorsque la surface est dépourvue de végétation flottante, on mesure, à faible profondeur, des concentrations proches des valeurs de saturation. Ces valeurs diminuent avec la profondeur et, à 15 cm, ils peuvent atteindre des valeurs que ne supportent plus les larves.

Quand la surface est recouverte d'algues filamenteuses, on mesure, à faible profondeur, des taux bien supérieurs aux valeurs de saturation (on observe, d'ailleurs, des bulles parmi les algues !) Le taux décroît également avec la profondeur, mais reste assez élevé, car les algues se prolongent vers le fond.

Si, comme c'est le cas vers la fin de l'été, la surface est recouverte d'une couche dense d'utriculaires, le taux d'oxygène est élevé parmi celles-ci, mais il décroît très

rapidement avec la profondeur et, à moins de 10 cm de la surface, on atteint déjà des valeurs que ne supportent plus les larves.

En définitive, si l'on considère nos mesures par rapport à l'écologie des larves, il apparaît que, à l'éclosion, les larves tombent à la surface de l'eau, où le taux d'oxygène est très élevé. En profondeur, dans les 5 à 10 premiers centimètres, le taux d'oxygène reste élevé, mais ensuite sa valeur peut devenir assez basse pour freiner le déplacement des larves vers le fond. Les larves de stades supérieurs à 4, qui vivent en bordure des rives se trouvent généralement dans des zones peu profondes. Dans ces dernières, en été, le taux d'oxygène est très bas, et doit empêcher les larves de s'immerger complètement.

En automne, l'habitat des larves, proche des rives, est complètement immergé, mais alors le taux d'oxygène est assez élevé pour ne pas contraindre les larves à se déplacer. En hiver, de même, les larves trouvent vraisemblablement toujours assez d'oxygène dans l'eau pour survivre, même en cas d'immersion totale dans de l'eau recouverte de glace et de neige.

PHYSIOLOGICAL AGE OF TABANID (DIPTERA) POPULATIONS IN SWITZERLAND¹

Ch. Auroi²

Abstract. Physiological age was determined for 464 females of 10 tabanid species captured in Manitoba traps in the Swiss Jura. Based on a parity study, *Haematopota pluvialis*, *Haematopota crassicornis* and *Hybomitra kaurii* appear to be autogenous in this locality. Parity was also determined for *Hybomitra bimaculata*, *Hybomitra micons* and *Tabanus bromius* to discern temporal variations. At the beginning of the season the number of nulliparous specimens was too small in comparison to the number of parous females captured later. This suggests the coexistence of autogenous and anautogenous individuals of the same species.

Studies on physiological age of tabanid populations provide important information on the reproductive biology of the species. Examination of the ovarioles may reveal the number of completed gonotrophic cycles and, in turn, whether females have potential as vectors. From parity studies, significant progress has been made in determining whether females are autogenous or anautogenous in the 1st gonotrophic cycle (Saito 1967, Rockel 1969, Thomas 1969).

A further question arises: Are there tabanid species among which autogeny is facultative (i.e., occurs only under certain conditions or for some individuals)? Such a situation has been documented for mosquitoes (Corbet 1967) and suggested but not demonstrated for tabanids (Troubridge & Davies 1975, Lake & Burger 1980).

The present paper is concerned with the ovarian cycles of 10 European species captured in a rough, mountainous region. Because of frequently cold temperatures, tabanids have limited flight activity. Blood meals are therefore difficult to obtain and these species would theoretically benefit from facultative or obligatory autogeny. The objective of this study was to determine the prevalence of autogeny in *Hybomitra* and *Tabanus* species.

MATERIALS AND METHODS

Tabanids were captured daily between 1 June and 31 August 1976 in 5 modified Manitoba traps

(Auroi 1978). These traps were placed in and around a peat bog at Le Cachot, in the valley of La Brévine (canton of Neuchâtel), Jura Mountains, Switzerland. The study area (previously described by Auroi 1978) is about 0.5 km² at an altitude of 1040 to 1100 m.

The valley of La Brévine has a cold, damp climate. Average monthly temperatures range from -4.1 °C in January to 13.3 °C in July. Average yearly precipitation amounts to about 1446 mm. Daytime temperatures in summer seldom exceed 25 °C, whereas night temperatures generally drop below 5 °C. During 1976, there was an exceptional period of constantly warm weather (mean daytime temperature never below 15 °C) between 2 June and 20 July. There was no rainfall between 2 June and 3 July.

After capture, all specimens were immediately frozen at -15 °C. Ovaries were subsequently removed and examined within 6 months. Parity was determined using Polovodova's method (in Detinova 1962). Bertram's terminology (Detinova 1962) was followed when describing ovarian structures.

RESULTS AND DISCUSSION

No nulliparous specimens were observed for *Hybomitra kaurii* Chvála & Lyneborg, *Haematopota pluvialis* (L.) and *Haematopota crassicornis* Wahlberg (Table 1). According to Thomas (1972) this suggests autogeny. Our results confirm those of Ivanishchuk (1977) for *H. pluvialis* and *H. crassicornis*. On the other hand, the autogeny of *H. kaurii* has not previously been reported.

Parous horseflies captured in Manitoba traps probably were seeking blood. Thus, they have potential for mechanical and biological transmission of pathogens. Since the majority of parous individuals (74%) had ovarioles with distended follicular tubes, these females began seeking vertebrate hosts shortly (48-72 h) after oviposition. With the exception of *Tabanus bromius* L., the proportions of individuals with contracted follicular tubes were less than 37%. The duration between oviposition

¹ Part of the author's thesis, supported by the "Fonds national suisse de la Recherche scientifique" grant No. 3.032.73.

² Institut de Zoologie, Université, CH-2000 Neuchâtel 7, Switzerland.

RECEIVED
MAY 1982
MUSEUM TEL

TABLE 1. Physiological age, egg retention and number of blooded ♀ tabanids, Le Cachot, Swiss Jura, 1976.

	No. (%)					
	TOTAL ♀ EXAMINED	NULLIPARS	UNIPARS	PARS WITH EGG RETENTION	PARS WITH BLOOD	PARS WITH CONTRACTED FOLLICULAR TUBES
<i>Hybomitra</i>						
<i>aterrima</i> (Meig.)	4	1 (25)*	3 (75)*	1 (33)**	0 (0)**	1 (33)**
<i>bimaculata</i> (Macq.)	38	13 (36)	25 (64)	2 (8)	0 (0)	4 (16)
<i>distinguenda</i> (Verr.)	15	10 (67)	5 (33)	0 (0)	1 (20)	1 (20)
<i>kaurii</i> Chv. & Lyn.	89	0 (0)	89 (100)	6 (7)	2 (2)	16 (18)
<i>lundbecki</i> Lyn.	7	1 (14)	6 (86)	1 (17)	0 (0)	0 (0)
<i>micans</i> (Meig.)	39	10 (26)	29 (74)	5 (17)	2 (7)	4 (14)
<i>Tabanus</i>						
<i>bromius</i> L.	104	50 (48)	54 (52)	9 (13)	3 (6)	30 (56)
<i>maculicornis</i> Zett.	6	1 (17)	5 (83)	1 (20)	0 (0)	1 (20)
<i>Haematopota</i>						
<i>pluvialis</i> (L.)	151	0 (0)	151 (100)	14 (9)	4 (3)	39 (26)
<i>crassicornis</i> Wahl.	11	0 (0)	11 (100)	0 (0)	0 (0)	4 (36)

* % of total.

** % of pars.

and the search for hosts is possibly longer in *T. bromius*, or the rate of contraction of follicular tubes in this species may be faster than in the other species.

Biparity was not observed in the autogenous *H. pluvialis*. Females have been observed biting humans and cattle, and 4 specimens with partial blood meals were collected. The absence of biparous females suggests that there is either heavy mortality after the 2nd oviposition or that follicular relics do not form and remain separated after each gonotrophic cycle, as apparently happens in *Tabanus nigrovittatus* Macquart (Magnarelli & Stofolano 1980).

Seasonal parity for *Hybomitra bimaculata* (Macquart), *Hybomitra micans* (Meigen) and *T. bromius* is illustrated in Fig. 1. The duration of the periods considered (10 days) was chosen in accordance with Wyniger (1953), who noted for *T. bromius* that 10–15 days elapse between the blood meal and oviposition under temperature conditions similar to those measured at Le Cachot. Therefore, a nulliparous individual having a blood meal in one 10-day period will oviposit and be uniparous only in the next period. This is assumed to be true for the 3 species studied.

If we assume that the individuals examined form a representative sample of the total population, then Fig. 1 depicts the variations in the number of parous females in the total population. (The reduction of the total population through capture is negligible.) Following this, it was found that in

each species the number of nulliparous individuals caught in the 1st 10-day period was too small to account for the number of uniparous females in the 2nd. Likewise, the nulliparous females in the 2nd period were not numerous enough to account for the great number of uniparous individuals in the 3rd period.

The paucity of uniparous individuals in *H. bimaculata*, *H. micans* and *T. bromius* is unusual because, in time, we would expect to have an increase in the number of parous females equal to or less than the number of nulliparous horse flies observed in the previous period. This was clearly demonstrated, for example, by Magnarelli (1976) for *Hybomitra lasiophthalma* (Macquart) in New York State, USA, even though he worked with shorter periods (7 days).

If we assume that our results are significant in spite of the small number of captures, it would be an interesting hypothesis to imagine a facultative autogeny (i.e., affecting only a part of the population) in the 1st ovarian cycle of the species studied. At the nulliparous stage, autogenous females would not be attracted by Manitoba traps, whereas at the uniparous stage they would appear in the traps, causing the unexpectedly high numbers of uniparous females that were observed.

Facultative autogeny has been suggested for tabanids (Troubridge & Davies 1975) and, according to these authors, the proportion of parous flies in obligate, anaautogenous species is low, increasing slowly at the beginning of the season, then faster

932/

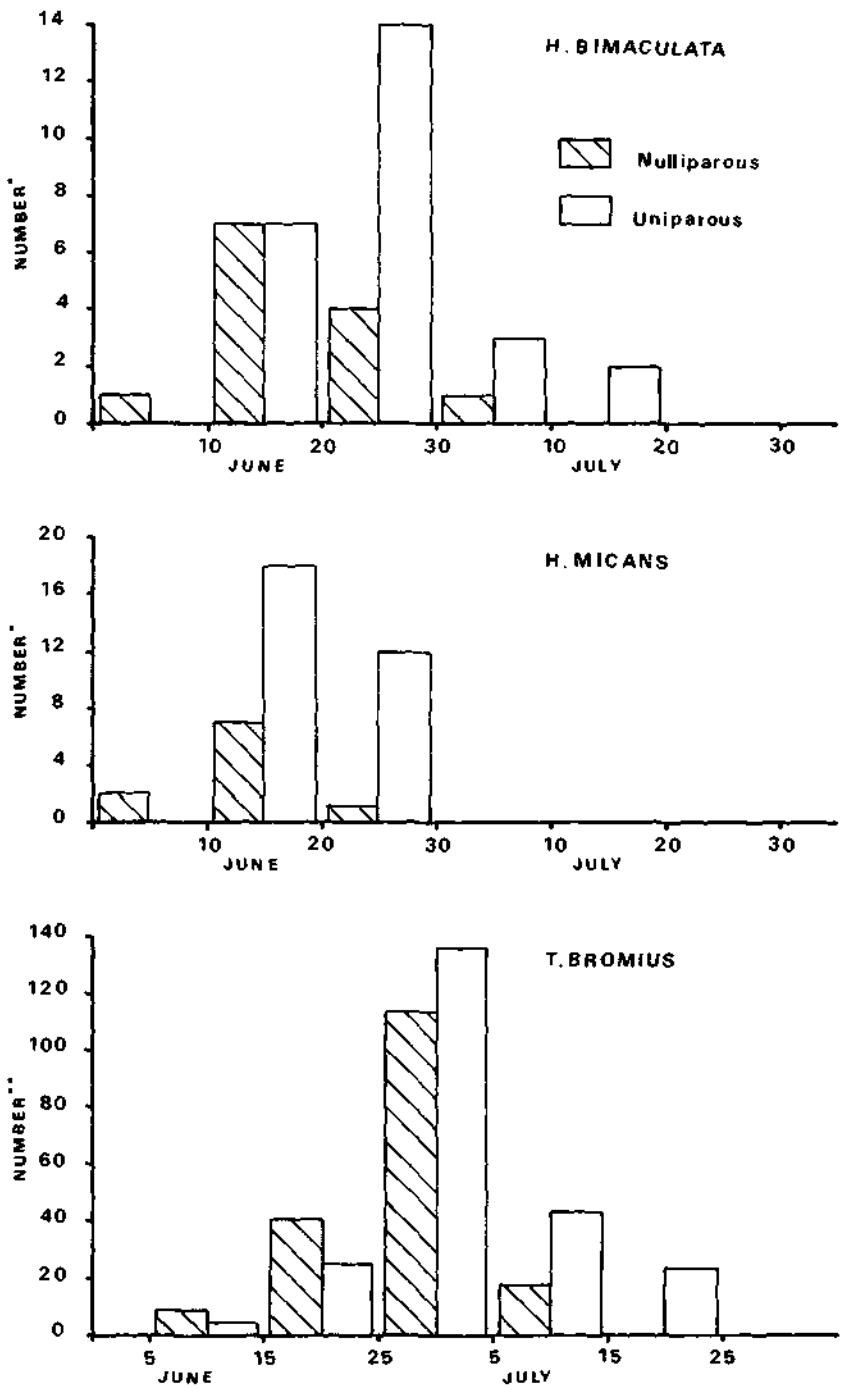


FIG. 1. Number of nulliparous and uniparous horse flies captured in 10-day periods, using modified Manitoba traps, Le Cachot, Swiss Jura, 1976. * All captured ♀ were examined. ** Only 104 of the 421 captured ♀ were examined. Values in the figure were calculated for each 10-day period, according to the ratio of nullipars : unipars among the examined ♀.

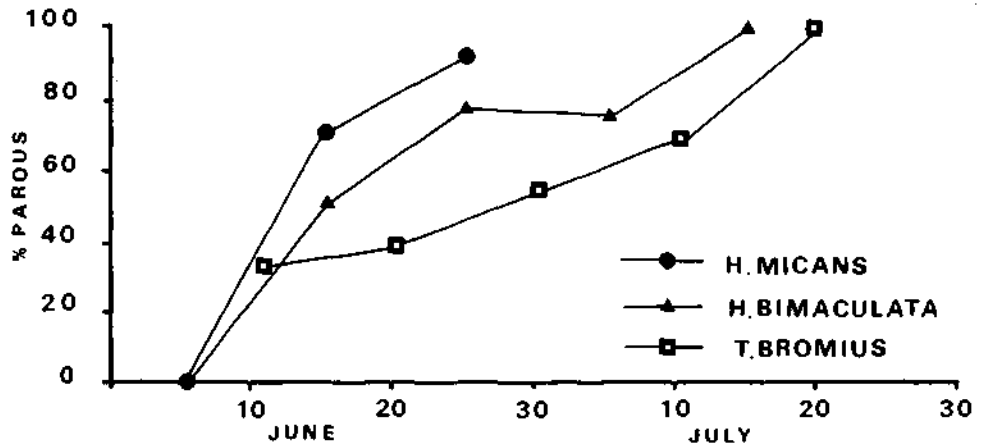


FIG. 2. Variation in the proportion of parous horse flies captured in 10-day periods, using modified Manitoba traps, Le Cachot, Swiss Jura, 1976.

at the end. In facultatively autogenous species, the proportion of parous specimens increases very quickly at the beginning of the season and remains at high levels thereafter.

According to the above criteria, *H. micans* and *H. bimaculata* appear to be facultatively autogenous (Fig. 2), while *T. bromius* would seem to be anautogenous. This result seems to reveal a weakness in the criteria set by Troubridge & Davies (1975), based on proportions where the variations in the total number of captures were not taken into account. Hence, according to these authors, *H. lasiophthalma* is facultatively autogenous. However, if we consider the total number of nulliparous and parous individuals they observed, we note that the number of nulliparous females captured during 1 week is always greater than the number of unipars captured the next week (with the only exception in the 1st week). From my point of view, this tends to indicate that *H. lasiophthalma* is anautogenous, as is generally assumed.

Acknowledgment. I thank Dr Louis A. Magnarelli for his critical reading of the manuscript.

LITERATURE CITED

Auroi, C. 1978. Les Tabanides (Diptères) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelais) I. Systématique et méthodes de capture. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 98: 125-48.

- Corbet, P. S. 1967. Facultative autogeny in Arctic mosquitoes. *Nature* 215: 662-63.
- Detinova, T. S. 1962. Age-grouping methods in Diptera of medical importance with special reference to some vectors of malaria. *WHO Monogr. Ser.* No. 47. 216 p.
- Ivanishchuk, P. P. 1977. Autogenous development of ovarian follicles in some species of blood-sucking horseflies. *Med. Parazit. Parazit. Bolezn.* 46: 15-19. (In Russian.)
- Lake, D. J. & J. F. Burger. 1980. Ovarian development in adult *Chrysops* (Diptera: Tabanidae) in northern New England with emphasis on *Chrysops ater* and *C. mitis*. *J. Med. Entomol.* 17: 502-05.
- Magnarelli, L. A. 1976. Physiological age of Tabanidae (Diptera) in eastern New York State, USA. *J. Med. Entomol.* 12: 679-82.
- Magnarelli, L. A. & J. G. Stoffolano. 1980. Blood feeding, oögenesis and oviposition by *Tabanus nigrovittatus* in the laboratory. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 73: 14-17.
- Rockel, E. G. 1969. Autogeny in the deerfly, *Chrysops fuliginosus* (Diptera: Tabanidae). *J. Med. Entomol.* 6: 140-42.
- Saito, Y. 1967. The life-history of *Tabanus iyoensis* Shiraki, 1918, with particular reference to its ability of autogeny. *Acta Med. Biol.* 14: 181-95.
- Thomas, A. W. 1969. Autogeny in Tabanidae. *Proc. Entomol. Soc. Alberta.* 17: 10.
1972. Physiological age structure of adult tabanid populations (Diptera: Tabanidae) in Alberta, Canada. *J. Med. Entomol.* 9: 295-300.
- Troubridge, D. A. & D. M. Davies. 1975. Seasonal changes in physiological age composition of tabanid (Diptera) populations in southern Ontario. *J. Med. Entomol.* 12: 453-57.
- Wyniger, R. 1953. Beiträge zur Ökologie, Biologie und Zucht einiger europäischer Tabaniden. *Acta Trop.* 10: 310-47.

939/2

INSTITUT DE ZOOLOGIE, UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

**LES TABANIDES (DIPTÈRES) DE LA TOURBIÈRE
DU CACHOT (JURA NEUCHÂTELOIS)
I. SYSTÉMATIQUE ET MÉTHODES DE CAPTURE**

par
CHARLES AUROI
AVEC 3 FIGURES ET 5 TABLEAUX

EXTRAIT DU BULLETIN
DE LA SOCIÉTÉ NEUCHÂTELOISE DES SCIENCES NATURELLES
TOME 101, 1978

Imprimerie Centrale S. A., Neuchâtel



LES TABANIDES (DIPTÈRES) DE LA TOURBIÈRE DU CACHOT (JURA NEUCHÂTELOIS) I. SYSTÉMATIQUE ET MÉTHODES DE CAPTURE¹

par

CHARLES AUROI

AVEC 3 FIGURES ET 5 TABLEAUX

INTRODUCTION

Bien qu'ils disposent de moyens efficaces pour signaler leur présence aux humains, les taons sont assez mal connus, et les études dont ils ont été l'objet ne sont pas très nombreuses. En Suisse, les travaux de faunistique sont prédominants. Ils débutent avec ceux de AM STEIN (1855) et de VAN HEYDEN (1867) aux Grisons. Plus tard, JACOB (1910) prospecte le canton de Neuchâtel, puis GALLI-VALERIO (1922 à 1940), diverses régions de Suisse. SURCOUF (1924), dans son ouvrage sur « Les Tabanides de France et des pays limitrophes », apporte plusieurs compléments à la connaissance de la faune suisse. BOUVIER (1940 à 1945), à la suite de plusieurs travaux, publie une première liste des Tabanides de Suisse, et des listes d'abondance relative dans différentes régions du pays. KEISER (1947) étudie les diptères du Parc national. LECLERCQ (1966) donne une nouvelle liste des espèces helvétiques. Enfin CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (1972), dans un important ouvrage sur les Tabanides d'Europe, donnent la liste la plus récente des espèces de Suisse.

Parmi les auteurs de travaux qui ne concernent pas uniquement la faunistique, il faut citer BOUVIER (1941 et 1945), qui donne des renseignements généraux sur la biologie des Tabanides, WYNICER (1952), qui étudie l'écologie et la biologie de quelques espèces, et PERNOT-VISENTIN (1975), qui aborde quelques aspects de la biologie de *Chrysops melicharii*.

L'examen des travaux de cette liste et des travaux effectués ailleurs montre que, si la systématique des Tabanides est bien éclaircie, leur biologie et leur écologie ne sont connues que d'une manière très frag-

¹ Travail réalisé, dans le cadre d'une thèse, avec l'appui du Fonds national suisse de la Recherche scientifique. Crédit N° 3.032.73.

mentaire. C'est pourquoi nous avons choisi d'apporter, dans le cadre d'une thèse de doctorat, une nouvelle contribution à la connaissance de ces insectes. Dans ce but, de 1973 à 1977, nous avons travaillé dans la vallée de La Brévine (Jura neuchâtelois), en concentrant nos recherches sur la tourbière du Cachot et ses environs immédiats.

Cette tourbière est intéressante à plus d'un titre : c'est un milieu riche en espèces végétales et animales, c'est une réserve naturelle, donc protégée contre les interventions humaines. C'est aussi un milieu bien étudié, qui a fait l'objet de plusieurs travaux récents. Tous ces aspects sont considérés dans une mise au point de MATTHEY (à paraître), à qui nous renvoyons pour plus de détails.

La tourbière du Cachot (altitude 1050 m) se présente comme une masse de tourbe surélevée de 2 à 3 mètres par rapport aux prairies fauchées environnantes. Elle est couverte, en partie, par une forêt de pins qui est dense en son pourtour, et discontinue en son centre, formée alors d'îlots d'arbres sur un tapis de sphaignes. Dans les dépressions de ce tapis humide se trouvent des « gouilles », qui ne s'assèchent qu'après de longues périodes sans précipitations.

Les bords de la tourbière ne s'abaissent pas graduellement ; ils sont, au contraire, généralement formés de « murs » de tourbe, verticaux, hauts de 2 à 3 mètres. Ces « murs », de même que les « canaux » que l'on trouve souvent à leurs pieds, sont une trace des anciennes exploitations de la tourbe de chauffage. Les canaux sont des mares rectangulaires, longues de 2 à 5 mètres, larges de 1,5 mètre, et profondes de 0,5 à 1 mètre. Bien que leur niveau fluctue avec les précipitations, les canaux ne s'assèchent jamais complètement.

Entre la tourbière et les prairies à foin, il existe une zone de largeur variable (5 à 20 mètres) qui n'est ni fauchée, ni cultivée, parce que trop humide.

Le climat de la vallée de La Brévine est caractérisé par des précipitations abondantes, mais normales pour cette altitude, et par une température moyenne annuelle basse, inférieure à celle que l'on attendrait à cette altitude.

Calculée de 1901 à 1953, la moyenne annuelle des précipitations est de 1446 millimètres.

Pour les températures, en tenant compte des valeurs enregistrées de 1904 à 1966, on trouve une moyenne annuelle de $+4,7^{\circ}\text{C}$, et des moyennes mensuelles de $+13,3^{\circ}\text{C}$ pour juillet, mois le plus chaud, et $-4,1^{\circ}\text{C}$ pour janvier, mois le plus froid.

Deux caractères, qui n'apparaissent pas dans les moyennes, sont la grande variabilité des moyennes quotidiennes et l'écart important qui peut exister entre les températures extrêmes atteintes au cours d'une journée. Cet écart dépasse régulièrement 20°C en été, et même 30°C en hiver. Pour de plus amples informations sur la végétation, la géographie et le climat de la tourbière, on se rapportera à MATTHEY (1964 et 1971).

Notre projet était d'aborder l'écologie des Tabanides, ce qui nous a conduit à traiter plusieurs aspects mal connus de leur biologie. Dans la

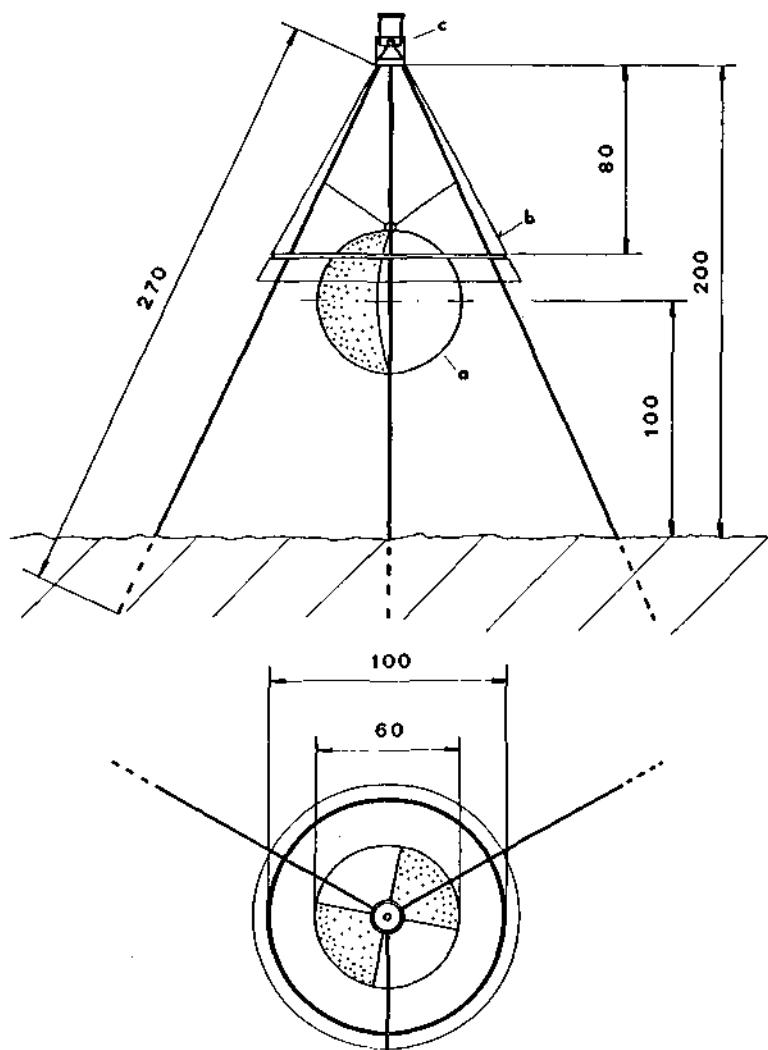


Fig. 1. Piège Manitoba. Dimensions en cm.

a. : sphère noire et rouge.

b. : cône en polyéthylène.

c. : système antiretour.

présente publication, nous présentons la première partie de notre étude, qui concerne uniquement la composition qualitative et quantitative de la population de Tabanides du Cachot.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'inventaire des Tabanides du Cachot a été réalisé principalement par des captures systématiques à l'aide de pièges « Manitoba » (THORSTEINSON, BRACKEN et HANEC 1964). Ces pièges, conçus spécialement pour la capture des Tabanides, sont construits de la manière suivante (voir fig. 1) :

Une sphère noire, brillante, d'au moins 40 cm de diamètre, est suspendue par un trépied à 1 mètre au-dessus du sol. Cette sphère est attractive spécialement pour les femelles de Tabanides, mais aussi pour quelques autres Diptères.

La sphère est surmontée d'un cône formé d'une feuille de polyéthylène translucide. La base du cône (diamètre 1 m) se trouve au niveau du tiers supérieur de la sphère. Les insectes qui sont attirés et qui se posent sur la sphère ont tendance à s'envoler ensuite selon une trajectoire ascendante. Ils sont alors emprisonnés à l'intérieur du cône et montent au sommet de celui-ci, où un système antiretour les retient définitivement. Les dimensions exactes de nos pièges sont données dans la figure 1.

Nous avons remplacé la sphère noire du modèle original par une sphère dont la surface est divisée en quatre fuseaux alternativement rouges et noirs brillants. Cette modification, proposée par PERNOT-VISENTIN (1972), devrait augmenter l'efficacité du piège, certaines espèces étant davantage attirées par le rouge que par le noir.

Nous avons utilisé un deuxième type de pièges, non spécifique, non attractif, la trappe Malaise (TOWNE 1972). Par ce piège, nous désirions connaître l'abondance des mâles et des espèces non attirées par le piège Manitoba, d'une part, l'abondance relative des Tabanides par rapport aux autres Diptères, d'autre part.

La trappe Malaise (fig. 2) est composée principalement d'un filet fin, noir, quasi invisible, tendu entre deux mâts plantés verticalement dans le sol et distants de 1,8 m. Le bord supérieur du filet aboutit sous le faite d'un « toit » construit également en filet. Les pans du toit descendent jusqu'à 1 mètre au-dessus du sol. Le faite du toit n'est pas horizontal ; il est à 2 mètres au-dessus du sol à une extrémité, à 1,1 mètre à l'autre.

Près des mâts, deux filets verticaux, perpendiculaires au filet principal, forment les « façades » de la construction qui ressemble à une tente.

Les insectes qui volent à moins de 1 mètre au-dessus du sol sont interceptés par le filet vertical. Ensuite, ils marchent ou volent, en tendant à monter toujours. Ils arrivent ainsi au point le plus haut du filet, où un système antiretour les emprisonne.

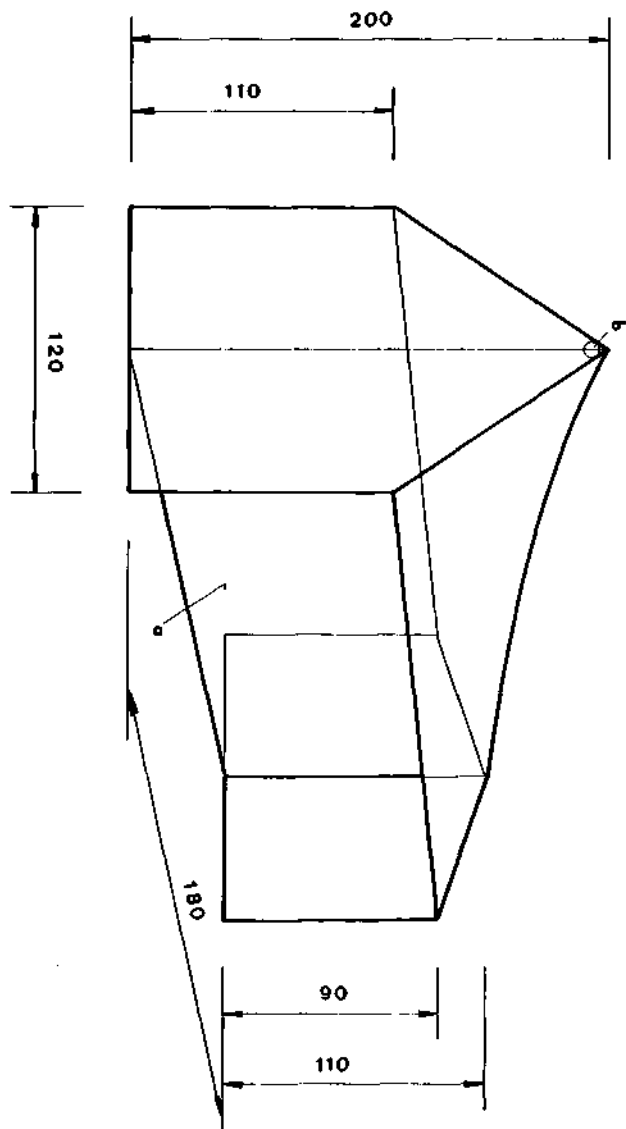


Fig. 2. Trappe Malaise. Dessin schématique, sans mâts ni système antiretour. Dimensions en cm.

a. : filet principal.

b. : position du système antiretour.

La figure 2 représente notre trappe Malaise. Pour simplifier le dessin, les mâts et le système antiretour n'ont pas été dessinés. Une deuxième trappe Malaise, dont la surface de capture avait 1,7 m de longueur et 0,5 m de hauteur, a été installée au-dessus de l'eau d'un « canal ».

La figure 3 indique la position des pièges sur le terrain. Leur emplacement et leur période d'utilisation peuvent être précisés ainsi :

<i>Piège</i>	<i>Emplacement</i>	<i>Année de fonctionnement</i>
Manitoba T	Centre de la tourbière	1973 à 1977
Manitoba F	Fossé large, très humide	1973 à 1977
Manitoba J	Prairie fauchée	1975 à 1977
Manitoba P	Pâturage occupé en permanence	1974 à 1977
Manitoba B	Prairie fauchée en bordure d'un pâturage occupé sporadiquement	1974 à 1977
Malaise 1	Centre de la tourbière	1973 à 1976
Malaise 2	« Canal » en bordure de la tourbière	1975

Les pièges ont fonctionné en permanence du début juin à début septembre. Les pièges Manitoba et la trappe Malaise 2 ont été relevés tous les jours pendant les périodes d'abondantes captures, tous les 2 à 3 jours le reste du temps. La trappe Malaise 1 a été relevée une fois par semaine.

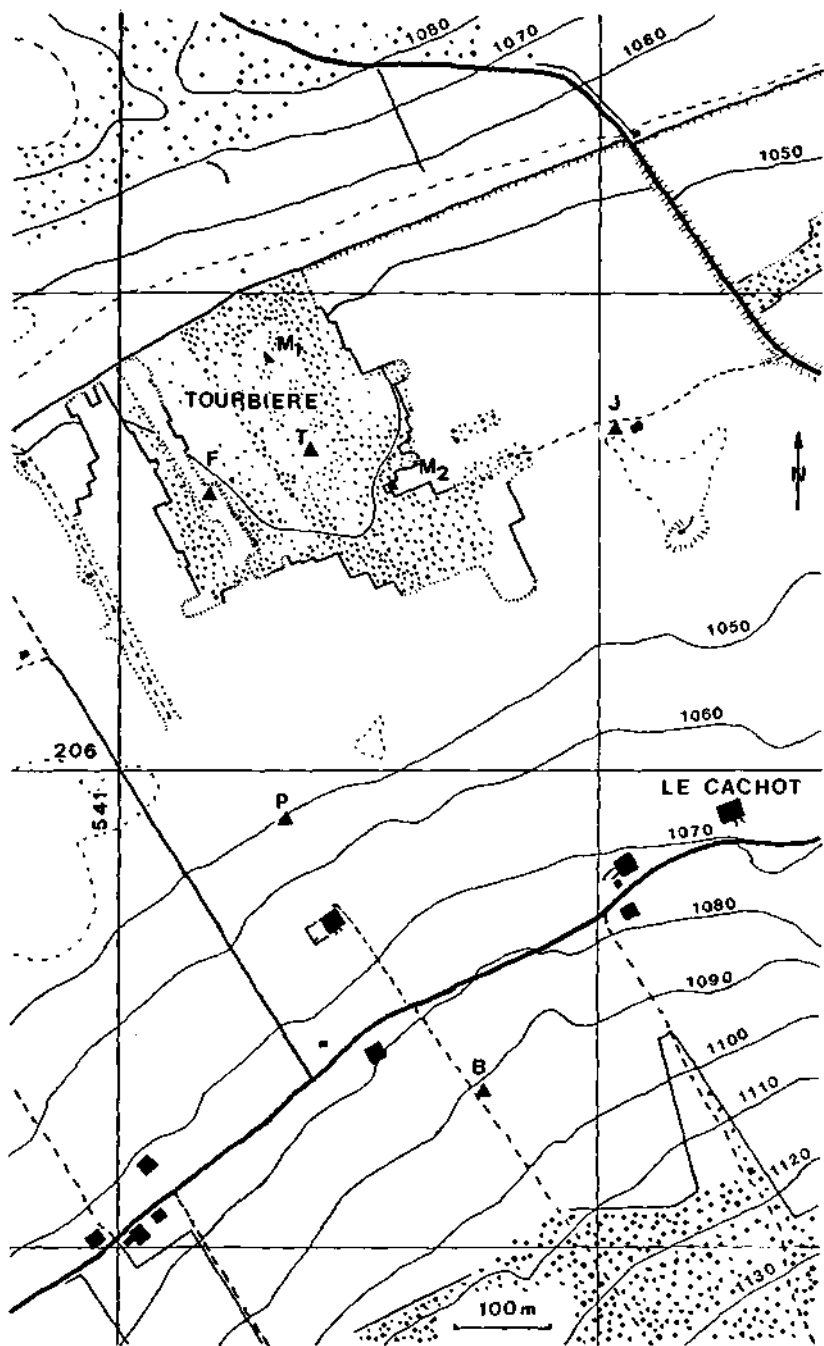
Les insectes capturés ont été déterminés d'après les clés données par CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (1972), et la liste définitive a été dressée selon la nomenclature utilisée par LECLERCQ et OLSUFJEV (1975) dans leur catalogue des Tabanides paléarctiques.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

a) *Les résultats bruts*

De 1973 à 1977, nous avons capturé, au Cachot, 21 espèces de Tabanides dont la liste est donnée dans le tableau I.

Fig. 3. Disposition des pièges dans la tourbière du Cachot, et à proximité de celui-ci.
T, F, P, B, J : pièges Manitoba.
M₁ et M₂ : trappes Malaise.



TABEAU I

TABANIDES DU CACHOT

Sous-famille des Tabaninae

Tribu des Diachlorini

- Genre *DASYRAMPHIS* Enderlein, 1922
D. ater (Rossi, 1970)

Tribu des Tabanini

- Genre *HYBOMITRA* (Enderlein, 1922)
H. aterrima (Meigen, 1820)
H. auripila (Meigen, 1820)
H. bimaculata (Macquart, 1826)
H. distinguenda (Verrall, 1909)
H. kaurii Chvala et Lyneborg, 1970
H. lundbecki (Lyneborg, 1959)
H. lurida (Fallen, 1817)
H. micans (Meigen, 1804)
H. montana var. *tuxeni* (Lyneborg, 1959)
- Genre *ATYLOTUS* Osten-Sacken, 1876
A. sublunaticornis (Zetterstedt, 1842)
- Genre *TABANUS* Linné, 1758
T. autumnalis Linné, 1758
T. bovinus Linné, 1758
T. bromius Linné, 1758
T. cordiger Meigen, 1820
T. glaucopis Meigen, 1820
T. maculicornis Zetterstedt, 1842
T. sudeticus Zeller, 1842

Tribu des Haematopotini

- Genre *HEPTATOMA* Meigen, 1803
Hept. pellucens (Fabricius, 1776)
- Genre *HAEMATOPOTA* Meigen, 1803
Hae. crassicornis Wahlberg, 1848
Hae. pluvialis (Linné, 1758)

L'abondance relative des individus de chaque espèce est indiquée dans le tableau II, où figurent les captures réalisées par les pièges Manitoba et les trappes Malaise.

TABLEAU II
Abondance des captures

	Pièges Manitoba T, F, J, P, B/1973-77			Trappes Malaise M ₁ et M ₂ /1973-76		
	♂	%	♀	♂	%	♀
1. <i>Dasyramphus ater</i>	1	0,02				
2. <i>Hybomitra aterrima</i>	8	0,12				
3. <i>Hybomitra auripila</i>	2	0,03				
4. <i>Hybomitra bimaculata</i>	61	0,94		5	2,06	1
5. <i>Hybomitra distinguenda</i>	22	0,34		1	0,41	
6. <i>Hybomitra kaurii</i>	133	2,04		6	2,47	
7. <i>Hybomitra lundbecki</i>	7	0,11				
8. <i>Hybomitra lurida</i>	1	0,02				
9. <i>Hybomitra micans</i>	67	1,03	6	2	0,82	
10. <i>Hybomitra montana</i> var. <i>tuxeni</i>	2	0,03		1	0,41	
11. <i>Atylotus sublunaticornis</i>	1	0,02	2	2	0,82	
12. <i>Tabanus autumnalis</i>			1			
13. <i>Tabanus bovinus</i>	2	0,03	1			
14. <i>Tabanus bromius</i>	529	8,12		4	1,65	2
15. <i>Tabanus cordiger</i>	1	0,02				
16. <i>Tabanus glaucapis</i>	1	0,02				
17. <i>Tabanus maculicornis</i>	24	0,37	1	2	0,82	
18. <i>Tabanus sudeticus</i>	4	0,06				
19. <i>Heptatoma pellucens</i>				2	0,82	
20. <i>Haematopota crassicornis</i>	415	6,37	24	22	9,05	7
21. <i>Haematopota pluvialis</i>	5236	80,34	148	196	80,66	21
	6517	100%		243	100%	

Par la capture d'individus au moment de la ponte ou de l'éclosion, nous avons trouvé que 8 espèces avaient leurs lieux de reproduction dans la tourbière ou à proximité de celle-ci. Il s'agit de :

Hybomitra bimaculata

Hybomitra kaurii

Hybomitra lundbecki

Hybomitra montana var. *tuxeni*

Tabanus bromius

Tabanus sudeticus

Haematopota crassicornis

Haematopota pluvialis

b) Les espèces capturées au Cachot

Le nombre d'espèces capturées au Cachot, soit 21, paraît assez élevé par rapport aux 51 espèces qui, d'après CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (*op. cit.*), composent la faune suisse.

Pour situer notre liste par rapport à des données faunistiques régionales, nous nous sommes référés à deux auteurs qui donnent des listes d'espèces pour des régions proches de la vallée de La Brévine.

BOUVIER (1945), dans son travail sur les Tabanides de la Suisse, donne une liste d'espèces pour le Jura vaudois, entre 800 et 1600 mètres d'altitude. Les méthodes de capture ne sont pas indiquées exactement, mais on peut admettre que c'est surtout le filet entomologique qui a été utilisé.

PERNOT-VISENTIN (1972) a établi une liste d'espèces pour la région de Bonnevaux (altitude 840 m) dans le Jura français, à 17 km au sud-ouest de Pontarlier. La zone prospectée mesure environ 3 km de longueur et 1,5 km de largeur. Elle est composée de milieux variés : prairies fauchées, naturelles ou cultivées, pâturages, tourbière, forêt, ruisseau. Deux listes ont été établies, l'une selon les captures des pièges Manitoba, l'autre à partir de captures au filet entomologique.

Dans le tableau III, nous avons comparé, en nous limitant aux aspects les plus évidents, les listes d'espèces du Cachot, de Bonnevaux et du Jura vaudois. Pour que les listes du Cachot et de Bonnevaux soient comparables, nous n'avons considéré, dans les deux cas, que les espèces capturées au piège Manitoba. Tous les noms d'espèces ont été ramenés à la nomenclature actuelle.

TABLEAU III
Comparaison des listes d'espèces
établies pour Le Cachot, Bonnevaux, le Jura vaudois

	Le Cachot	Bonnevaux	Jura vaudois
Nombre d'espèces	20	25	18
Nombre d'espèces communes avec la liste du Cachot		14	12
Nombre d'espèces capturées :			
1 à 2 fois seulement	9	7	1
1 à 10 fois seulement	12	16	6
Nombre total de captures	6516	2371	600
Tableau formé des 6 espèces les plus abondantes de chaque liste :	%	%	%
<i>Chrysops caecutiens</i>	—	6) 0,97	1,0
<i>Chrysops relictus</i>	—	3) 4,38	—
<i>Hybomitra bimaculata</i>	6) 0,94	0,41	—
<i>Hybomitra kaurii</i>	4) 2,04	0,59	—
<i>Hybomitra micans</i>	5) 1,03	0,37	4) 12,3
<i>Hybomitra olsufjevina</i>	—	—	6) 4,0
<i>Hybomitra solsiutalis</i>	—	5) 1,81	—
<i>Tabanus bromius</i>	2) 8,10	2) 11,51	1) 21,3
<i>Tabanus maculicornis</i>	0,37	4) 3,71	2) 20,0
<i>Tabanus spodopterus</i>	—	0,04	5) 5,0
<i>Haematopota pluvialis</i>	1) 80,36	1) 71,74	3) 18,04
<i>Haematopota crassicornis</i>	3) 6,37	0,54	0,5

Les proportions des différentes espèces indiquées dans le tableau III doivent être considérées avec prudence, car on constate que, d'une année à l'autre, ces valeurs peuvent changer considérablement.

Les méthodes de captures différentes donnent également des listes différentes. Par exemple, PERNOT-VISENTIN établit une liste de 25 espèces capturées au Manitoba et une liste de 30 espèces capturées au filet, le tout donnant une liste combinée de 33 espèces.

La liste de BOUVIER, pour le Jura vaudois, n'est donc pas parfaitement comparable aux deux autres listes. Il est, par conséquent, inutile de tenter une comparaison plus détaillée de ces trois listes.

En conclusion, nous pouvons dire que la région du Cachot est riche en espèces de Tabanides. Les espèces ubiquistes, *Haematopota pluvialis* et *Tabanus bromius*, forment environ 90% de la totalité des captures. Les espèces qui forment le 10% restant ont une abondance variable et, apparemment, propre au Cachot. 9 espèces capturées une ou deux fois seulement peuvent être considérées comme rares (au Cachot!).

Dans une communication personnelle, MATTHEY nous indique qu'il a capturé au filet, dans la tourbière du Cachot, en 1969, deux exemplaires de *Chrysops relictus* Meigen, ce qui prouve que notre liste d'espèces n'est pas absolument exhaustive.

c) *Espèces nouvelles pour la Suisse*

Une espèce de notre liste est nouvelle pour la Suisse, il s'agit de *Hybomitra lurida* Fallen, qui se trouve, chez nous, à la limite sud de son aire de distribution. Une deuxième espèce ou, du moins, une variété, est également nouvelle pour la Suisse, c'est *Hybomitra montana* var. *tuxeni* Lyneborg. La position systématique de cette espèce ne fait pas l'unanimité: CRVALA, LYNEBORG et MOUCHA (*op. cit.*) en font une espèce distincte, soit *Hybomitra tropica* Linné; par contre LECLERCQ et OLSUFJEV (1975) la considèrent seulement comme une variété de l'espèce *montana* qui, elle, est déjà signalée en Suisse.

d) *Aire de répartition en Europe et distribution altitudinale*

Les aires de répartition en Europe des espèces qui composent notre liste sont loin d'être bien délimitées. En nous basant sur les données de CRVALA, LYNEBORG et MOUCHA (*op. cit.*) et de LECLERCQ (1966), nous pouvons toutefois définir trois grands types de répartition dans lesquels nous classons toutes nos espèces.

Notre liste comprend :

- 13 espèces se trouvant dans toute l'Europe. Les limites nord et sud du continent ne sont pas atteintes par toutes les espèces.
- 7 espèces se trouvant dans toute l'Europe, mais dans la moitié sud du continent, en montagne seulement. En général, ces espèces n'existent pas dans les péninsules italienne et ibérique.

1 espèce existant dans la moitié sud de l'Europe seulement, ne dépassant pas 50° de latitude nord.

TABLEAU IV
Aire de répartition en Europe
et distribution altitudinale en Suisse

	Aire de répartition			Distribution altitudinale		
	Europe	Europe, dans le sud en montagne	Sud de l'Europe	Plaine et montagne	Montagne	Plaine
1. <i>Dasyramphis ater</i>			×			
2. <i>Hybomitra aterrima</i>		×			×	
3. <i>Hybomitra auripila</i>		×			×	
4. <i>Hybomitra bimaculata</i>	×					×
5. <i>Hybomitra distinguenda</i>	×			×		
6. <i>Hybomitra kaurii</i>		×			×	
7. <i>Hybomitra lundbecki</i>	×			×		
8. <i>Hybomitra lurida</i>		×		×		
9. <i>Hybomitra micans</i>		×		×		
10. <i>Hybomitra montana</i> var. <i>tuxeni</i>	×			×		
11. <i>Atylotus sublunaticornis</i>		×				
12. <i>Tabanus autumnalis</i>	×					×
13. <i>Tabanus bovinus</i>	×			×		
14. <i>Tabanus bromius</i>	×			×		
15. <i>Tabanus cordiger</i>	×					×
16. <i>Tabanus glaucopis</i>	×			×		
17. <i>Tabanus maculicornis</i>	×			×		
18. <i>Tabanus sudeticus</i>	×			×		
19. <i>Heptatoma pellucens</i>	×					×
20. <i>Haematopota crassicornis</i>		×		×		
21. <i>Haematopota pluvialis</i>	×			×		

Puisque la distribution altitudinale varie avec la latitude, nous nous sommes référé aux travaux de BOUVIER (1945) et de PERNOT-VISENTIN (1972), relatifs aux espèces de Suisse et de France voisine, pour définir la distribution altitudinale de nos espèces. Le tableau IV montre que notre liste est composée de :

II espèces se trouvant aussi bien en plaine qu'en montagne ;

3 espèces se trouvant en montagne seulement, au-dessus de 600 m d'altitude, selon la définition de BOUVIER (1945) ;

4 espèces existant uniquement en plaine, au-dessous de 600 m d'altitude ;

3 espèces que les données bibliographiques ne permettent pas de classer.

La présence des espèces de plaine est surprenante, et on pourrait penser que les individus capturés proviennent de régions voisines de basse altitude. Ceci semble être confirmé par le fait que, pour 3 des 4 espèces de plaine, nous n'avons capturé qu'un ou deux individus. Pour la quatrième espèce, par contre, non seulement les captures sont nombreuses, mais nous avons la preuve que les lieux de reproduction se trouvent au Cachot. Il s'agit d'*Hybomitra bimaculata*. La question n'est donc pas résolue.

e) *Les captures de mâles dans les pièges Manitoba*

Dans les pièges Manitoba, de 1973 à 1977, nous avons capturé les mâles de 7 espèces. Par rapport au total des captures d'une espèce, les mâles représentent toujours une faible proportion, ainsi que le montrent les chiffres suivants, concernant les espèces dont l'abondance est suffisante pour établir une proportion significative :

Espèces capturées	Femelles	Mâles	% Mâles
<i>Hybomitra micans</i>	67	6	8,2
<i>Tabanus maculicornis</i>	24	1	4
<i>Haematopota crassicornis</i>	415	24	5,5
<i>Haematopota pluvialis</i>	5236	148	2,7

Nous pouvons comparer ces résultats avec ceux de PERNOT-VISENTIN (1972) qui, dans des pièges Manitoba ayant fonctionné de 1969 à 1971, a obtenu les mâles d'une seule des 27 espèces capturées. Il s'agissait d'*Haematopota pluvialis*, dont 17 mâles et 1701 femelles ont été capturées, ce qui fait que les mâles représentent 1% du total.

La raison de la faible abondance des captures de mâles sera discutée en examinant les résultats obtenus avec les trappes Malaise.

f) *Les captures des trappes Malaise*

Les captures des trappes Malaise n'apportent pas d'éléments nouveaux à notre connaissance de la faune du Cachot, et une seule espèce (*Heptatoma pellucens*) a été capturée uniquement par ce moyen.

Pour comparer les captures obtenues de 1973 à 1976 par la trappe Malaise I et le piège Manitoba T qui se trouvent dans le même milieu, nous avons établi le tableau suivant :

TABLEAU V

Espèces capturées	Manitoba T		Malaise 1	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
<i>Hybomitra bimaculata</i>	12		5	1
<i>Hybomitra distinguenda</i>	3		1	
<i>Hybomitra kaurii</i>	43		6	
<i>Hybomitra lundbecki</i>	2			
<i>Hybomitra micans</i>	17	5	2	
<i>Atylotus sublunaticornis</i>		1	2	
<i>Tabanus bramius</i>	46		2	1
<i>Tabanus cordiger</i>	1			
<i>Tabanus maculicornis</i>	3	1	1	
<i>Tabonus sudeticus</i>	1			
<i>Haematopota crassicornis</i>	102		21	6
<i>Haematopota pluvialis</i>	1238	31	196	18
Total	1468	38	236	26
%	97,5%	2,5%	90,1%	9,9%

Le tableau V montre que, avec le piège Manitoba T, on capture en moyenne 6 fois plus de femelles et 1,5 fois plus de mâles qu'avec la trappe Malaise 1. Ce rapport est toutefois variable selon les espèces.

On constate, d'autre part, que les mâles représentent le 9,9% des captures de la trappe Malaise, et seulement le 2,5% des captures du piège Manitoba. Ce résultat montre que le nombre restreint de mâles capturés dans le piège Manitoba ne correspond vraisemblablement pas seulement à une attractivité limitée du piège pour les mâles, mais également à une abondance réellement plus faible de ceux-ci, du moins dans la couche où la trappe Malaise intercepte les insectes, c'est-à-dire entre 0 et 1 mètre de hauteur. Si l'on admet que la trappe Malaise capture les deux sexes avec la même efficacité, on peut dire que, dans cette strate, il existe 9 fois plus de femelles que de mâles.

Pour *Hybomitra bimaculata*, l'examen des exuvies nymphales trouvées sur le terrain montre que le sex-ratio est 1 : 1, et il semble bien que l'on puisse également accepter cette valeur pour les autres espèces.

On peut alors penser que la faible abondance des captures de mâles provient soit de leur répartition spatiale ou de leur hauteur de vol qui n'est pas la même que celle des femelles, soit d'une activité et d'une durée de vie réduites, ce qui diminue la probabilité de rencontrer un piège.

L'hypothèse d'une répartition et, éventuellement, d'une activité différentes pour les mâles et pour les femelles est confirmée par les observations de CHARPIE (1973), qui a déterminé quelles étaient les proies dont deux espèces d'oiseaux, le Pouillot siffleur et le Pouillot de

Bonelli nourrissent leurs petits. L'observation des Pouillots montre que les proies dans lesquelles se trouve une faible proportion de Tabanides sont capturées surtout dans la couronne des arbres. Parmi les Tabanides récoltés, les mâles sont plus nombreux que les femelles !

Dans une communication personnelle, CHARPIE nous indique que, de 1969 à 1975, dans les forêts de feuillus situées au pied du Jura (Yverdon, Genolier, Bois-de-Chêne), l'ensemble des proies examinées contenait 29 mâles et 8 femelles de Tabanides, l'espèce la plus abondante étant *T. bromius*, avec 21 mâles et 4 femelles. Notons que la prépondérance des mâles parmi les proies peut provenir aussi bien de la répartition spatiale des mâles, qui correspond au domaine de chasse des Pouillots, que d'une activité faible des mâles, qui seraient alors capturés plus facilement que les femelles.

D'une manière générale, les captures de la trappe Malaise montrent que les Tabanides forment une infime proportion des insectes qui volent dans la tourbière. En 1973, la Malaise 1 a capturé 80 Tabanides pour 129.952 diptères et 26.207 insectes appartenant à d'autres ordres.

g) Remarque finale

Les abondances des différentes espèces capturées au Cachot subissent, d'année en année, des fluctuations importantes. D'autre part, ces abondances sont également variables dans les différents pièges Manitoba. La comparaison des captures de chaque piège Manitoba, ainsi que les variations d'abondance annuelle en fonction des conditions météorologiques, seront traitées dans une publication ultérieure.

Remerciements

Nous tenons à exprimer notre gratitude au professeur Willy Matthey, qui a dirigé notre travail en nous faisant profiter de son expérience.

Nous remercions également le Dr Odile Pernot-Visentin, à Pontarlier, qui nous a aidé à acquérir nos premières connaissances des Tabanides, le Dr Marcel Leclercq, à Liège, qui a accepté de vérifier nos déterminations, et M. Daniel Charpié, à Yverdon, qui a bien voulu nous communiquer les résultats de ses travaux avant leur publication.

Résumé

De 1973 à 1977, l'auteur a étudié les Tabanides de la tourbière du Cachot et des zones voisines (altitude : 1050 m, vallée de La Brévine, Jura suisse). Les 5 pièges Manitoba et les 2 trappes Malaise utilisés ont capturé 6760 Tabanides, appartenant à 21 espèces et à 6 genres. Une espèce, *Hybomitra lurida* Fallen, et une variété, *Hybomitra montana* var. *tuxeni* Lyneborg, sont nouvelles pour la Suisse.

Dans la tourbière, un piège Manitoba a capturé environ 6 fois plus de femelles et 1,5 fois plus de mâles qu'une trappe Malaise. Dans le piège Manitoba, les mâles représentaient 2,5% du total des captures et, dans la trappe Malaise, 9,9%.

Zusammenfassung

Von 1973 bis 1977 hat der Autor die Tabaniden eines Hochmoores bei Le Cachot und dessen näheren Umgebung studiert (Höhe: 1050 ü. M., La Brévine-Tal, Schweizer Jura). Die 5 Manitoba-Fallen und die 2 Malaise-Fallen haben 6760 Tabaniden eingefangen, welche 21 Arten und 6 Gattungen angehören. Eine Art, *Hybomitra lurida* Fallen, und eine Varietät, *Hybomitra montana* var. *tuxeni* Lyneborg, sind neu für die Schweiz.

Im Hochmoor wurden mit einer Manitoba-Falle ungefähr 6 Mal mehr Weibchen und 1,5 Mal mehr Männchen eingefangen als mit einer Malaise-Falle. In der Manitoba-Falle waren 2,5% aller eingefangenen Tabaniden Männchen, in der Malaise-Falle 9,9%.

Summary

From 1973 to 1977, the author studied the Tabanids of the peat-bog of Le Cachot and the neighbouring areas (altitude: 1050 m., La Brévine-Valley, Swiss Jura). The 5 Manitoba-traps and the 2 Malaise-traps captured 6760 Tabanids belonging to 21 species and 6 genus. One species, *Hybomitra lurida* Fallen, and one variety, *Hybomitra montana* var. *tuxeni* Lyneborg, are new for Switzerland. Placed in the peat-bog, a Manitoba-trap captured about 6 times more females and 1,5 time more males than a Malaise-trap. In the Manitoba-trap, the males represented 2,5% of the total number of Tabanids captured; in the Malaise-trap, this relation was 9,9%.

BIBLIOGRAPHIE

- AM STEIN. — (1855/1856). Bündner Dipteren. *Jahresber. der Naturf. Gesellsch.* 2, 89.
- BOUVIER, G. — (1940 a). Contribution à l'étude des Tabanidés de la Suisse. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 18: 15-47.
- (1940 b). Note sur l'armature génitale des Tabanidés. *Ibid.* 18: 57-61.
- (1941). Quelques observations biologiques sur les Tabanidés. *Ibid.* 18: 280-285.
- (1945). Les Tabanidés de la Suisse. *Ibid.* 19: 409-466.

- CHARPIÉ, D. — (1973). Les insectes capturés par deux oiseaux : le Pouillot siffleur, *Phylloscopus sibilatrix* et le P. de Bonelli, *Ph. bonelli*. *Bull. Soc. ent. suisse* 46 : 148-149.
- CHVALA, M., LYNEBORG, L. et MOUCHA, J. — (1972). The Horse Flies of Europe. Published by the Entomological Society of Copenhagen. *Hampton E. W. Classey Ltd*.
- GALLI-VALERIO, B. — (1922). Beobachtungen über Culiciden, nebst Bemerkungen über Tabaniden und Simuliiden. *Zbl. Bakt. Parasitkde.* Abt. 1, 87 : 557-560.
- (1923). id. op. *Ibid.* 90 : 38-40.
- (1924). id. op. *Ibid.* 92 : 101-104.
- (1925). id. op. *Ibid.* 94 : 309-313.
- (1926). id. op. *Ibid.* 98 : 97-99.
- (1927). id. op. *Ibid.* 102 : 224-226.
- (1929). id. op. *Ibid.* 110 : 100-101.
- (1930). Observations sur les Culicidés, les Tabanidés, les Simulidés et les Chironomidés. *Ibid.* 116 : 220-224.
- (1932). id. op. *Ibid.* 123 : 485-490.
- (1934). id. op. *Ibid.* 131 : 487-490.
- (1936). id. op. *Ibid.* 137 : 91-95.
- (1938). id. op. *Ibid.* 141 : 198-201.
- (1940). id. op. *Revue suisse Hyg.*, pp. 200-203.
- JACOB, B. — (1910). Les Taons du canton de Neuchâtel. *Le rameau de sapin* 6 : 22-24.
- KEISER, F. — (1947). Die Fliegen des schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung. Pars 1 : *Brachycera Orthorhapha* ; Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchung des schweiz. Nationalparks. Herausgegeben von der Kommission der schweiz. Naturforschenden Gesellschaft zur wiss. Erforschung des Nationalparks, Band 2, 198 pp., 9 Karten, 23 Abb. *Liestal* (Verlag Lündin).
- LECLERCQ, M. — (1966). *Tabanidae* de Suisse. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 38 : 241-246.
- (1967). Révision systématique et biogéographique des Tabanides paléarctiques. Vol. 11 : *Tabanidae*. *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 80 (1966) : 1-237, 19 pl., 179 fig.
- LECLERCQ, M. et OLSUFJEV, N. G. — (1975). Catalogue des Tabanidae (Diptera) paléarctiques. *Bull. Ann. Soc. r. belge Ent.* 111 :
- MATHEY, W. — (1964). Observations écologiques dans la tourbière du Cachot. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 87 : 109-115.
- (1971). Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura. *Revue suisse Zool.* 78 (2) : 367-536.
- (à paraître). Quinze ans de recherches dans la tourbière du Cachot.

- PERNOT-VISENTIN, O. — (1972). Les Tabanidae, Diptera, du Haut-Doubs. Etude des liaisons écofaunistiques sur des bases chorologiques et phéno-logiques. Thèse de doctorat Sci. biol., mention biol. anim., Univ. Besançon.
- (1975). Problèmes posés par *Chrysops melicharii* Mik. (Tabanidae, Dipt.) en Suisse. *Mitt. der schweiz. Ent. Ges.* 48 : 291-293.
- SURCOUF, J.-M.-R. — (1924). Les Tabanides de France et des pays limitrophes. *Encycl. ent., sér. A* 5. 261 pp., 133 fig., Paris (Lechevalier).
- THORSTEINSON, A. J., BRACKEN, G. K. et HANEC, W. — (1964). The Manitoba horse-fly trap. *Can. Ent.* 96 : 166.
- TOWNE, H. — (1972). A light-weight Malaise trap. *Ent. News* 83 : 239-247.
- VAN HEYDEN, L. — (1867). Zur Dipteren Fauna des Oberengadins. *Jahresb. der Naturgesell. Graubünden*, 1867, 68 : 13.
- WYNICER, R. — (1953). Beiträge zur Ökologie, Biologie und Zucht einiger europäischer Tabaniden. *Acta trop.* 10 : 310-347, 19 fig.
-

Adresse de l'auteur : Institut de Zoologie, rue Emile-Argand 11, CH - 2000 Neuchâtel.

132/3

INSTITUT DE ZOOLOGIE. UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

LES TABANIDES (DIPTÈRES)
DE LA TOURBIÈRE DU CACHOT
(JURA NEUCHÂTELOIS)
II. PHÉNOLOGIE ET ABONDANCE ANNUELLE

par
CHARLES AUROI
AVEC 3 FIGURES ET 2 TABLEAUX

EXTRAIT DU BULLETIN
DE LA SOCIÉTÉ NEUCHÂTELOISE DES SCIENCES NATURELLES
TOME 106, 1983

Imprimerie Centrale S.A., Neuchâtel



LES TABANIDES (DIPTÈRES)
DE LA TOURBIÈRE DU CACHOT
(JURA NEUCHÂTELOIS)
II. PHÉNOLOGIE ET ABONDANCE ANNUELLE¹

par

CHARLES AUROI

AVEC 3 FIGURES ET 2 TABLEUX

INTRODUCTION

Associée à d'autres travaux sur l'écosystème «tourbière», notre recherche a pour but général d'étudier l'écologie et la biologie des Tabanides dans la tourbière du Cachot et dans les prairies voisines. Dans une première publication (AUROI 1978), nous avons présenté le milieu étudié, les méthodes de capture et une liste faunistique commentée. Dans le présent travail, nous aborderons la phénologie des espèces principales, c'est-à-dire l'ordre dans lequel elles apparaissent au cours d'une saison. Nous considérerons également l'influence éventuelle des facteurs météorologiques sur la date d'apparition et sur l'abondance annuelle. Nos résultats se rapportent tous aux captures observées dans des pièges «Manitoba» (THORSTEINSON et *al.*, 1964) qui simulent un hôte et attirent spécifiquement les femelles cherchant à obtenir un repas sanguin. Nous appelons «période d'apparition» d'une espèce, la période pendant laquelle cette espèce est capturée dans nos pièges. Sur le plan de l'épidémiologie, c'est pendant cet intervalle de temps que les femelles pourraient jouer un rôle dans la transmission d'un germe pathogène.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Pour estimer les variations d'abondance des différentes espèces de Tabanides au cours de la saison, nous avons installé des pièges Manitoba dans la tourbière du Cachot et autour de celle-ci. Deux pièges ont été en fonction en 1973, quatre en 1974 et cinq de 1975 à 1977. Chaque année, ils ont été mis en service, sur les mêmes emplacements, du début juin au début de septembre (AUROI 1978). Ils étaient relevés chaque jour pendant les périodes d'abondantes captures, tous les 2 à 3 jours le reste de la saison. Le matériel recueilli a été déterminé d'après la clé de CHVALA et *al.* (1972).

¹ Travail réalisé, dans le cadre d'une thèse, avec l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique, crédit N° 3.032.73.

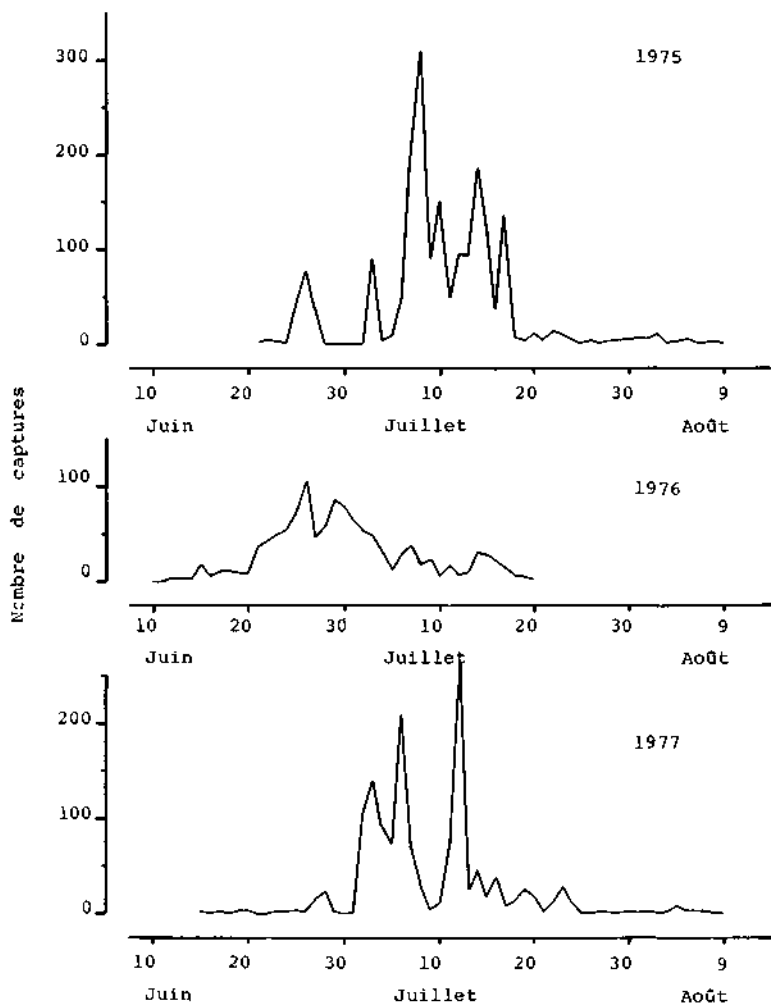


Fig. 1. Nombre quotidien de captures de *H. pluvialis* dans cinq pièges Manitoba, au Cachot.

Les facteurs météorologiques que nous avons tenté de mettre en rapport avec la phénologie des Tabanides sont la température de l'air et les précipitations. Les moyennes mensuelles du premier facteur et les valeurs quotidiennes des précipitations ont été tirées des mesures de la station météorologique de La Brévine. Les températures diurnes de l'air (de 7 à 19 heures) ont été enregistrées heure par heure, à 1,5 m au-dessus du sol, dans la tourbière du Cachot par un appareil «GRANT» modèle D. Dans les cas où des valeurs de température diurne manquaient, nous les avons calculées d'après les mesures de la station météorologique de La Brévine

selon une estimation que nous avons testée et qui donne des valeurs s'écartant faiblement de celles enregistrées au Cachot. L'estimation de la température diurne moyenne a été calculée ainsi:

$$T_{7-19} = \frac{T_7 + 4T_{13} + T_{19}}{6}$$

T_7 , T_{13} , T_{19} : Températures mesurées à 7, 13, et 19 heures à La Brèvine.

Avec notre appareil «GRANT», nous avons également enregistré la température du sol à 5 cm de profondeur. Les oscillations quotidiennes observées sont régulières et de faible amplitude, de sorte que la température moyenne quotidienne a été calculée en prenant la moyenne entre la température maximale et la température minimale atteinte au cours d'un cycle journalier.

RÉSULTATS

Adultes

En portant sur un graphe, en fonction de la date, le nombre quotidien de captures, nous obtenons par exemple la figure 1 qui concerne l'espèce *H. pluvialis* et les années 1975, 1976 et 1977. Nous constatons que chaque année, la courbe d'abondance des captures n'a ni la même forme ni la même position dans le temps. La comparaison directe de ces courbes s'est révélée difficile et nous les avons remplacées par une nouvelle représentation. Dans celle-ci, nous avons porté, en fonction de la date, le nombre cumulé de captures depuis le début de saison. Il a été calculé de cinq jours en cinq jours et exprimé en pour-cent du total des captures de la saison. Comme exemple, nous avons tracé, dans la figure 2, les courbes des nombres cumulés de captures des deux espèces les plus abondantes, *H. pluvialis* et *H. crassicornis*. Puisque le nombre de captures d'un piège Manitoba dépend de plusieurs facteurs météorologiques (AUROI et GRAF-JACOTTET, à paraître), nous avons également porté dans la figure 2 la température moyenne diurne de l'air par période de cinq jours et la valeur quotidienne des précipitations. Ceci donne une bonne image des conditions météorologiques générales au cours de chaque saison de capture.

Pour simplifier la comparaison des courbes de nombres cumulés de captures, nous avons défini une «période arbitraire d'apparition». Son début et sa fin sont les dates où respectivement 5% et 95% du total des captures sont atteints. De même la «date médiane» est le moment où la somme des captures atteint 50% de sa valeur finale. La période arbitraire d'apparition présente l'avantage d'avoir un début et une fin bien définis, peu influencés par les captures sporadiques du début et de la fin de saison.

Afin de les comparer entre elles, nous avons porté dans la figure 3 les dates initiales, médianes et finales des périodes arbitraires d'apparition observées de 1973 à 1977, pour les six espèces les plus abondantes au Cachot. D'après cette figure, on peut tout d'abord déterminer l'ordre dans lequel apparaissent les espèces au cours de la saison. Si l'on se réfère à la date médiane, l'espèce la plus précoce est *Hybomitra micans* (Meigen), puis viennent *Haematopota crassicornis* Wahlberg, *Hybomitra bimaculata* (Macquart), *Hybomitra kaurii* Chvala et Lyneborg, *Haematopota pluvialis*

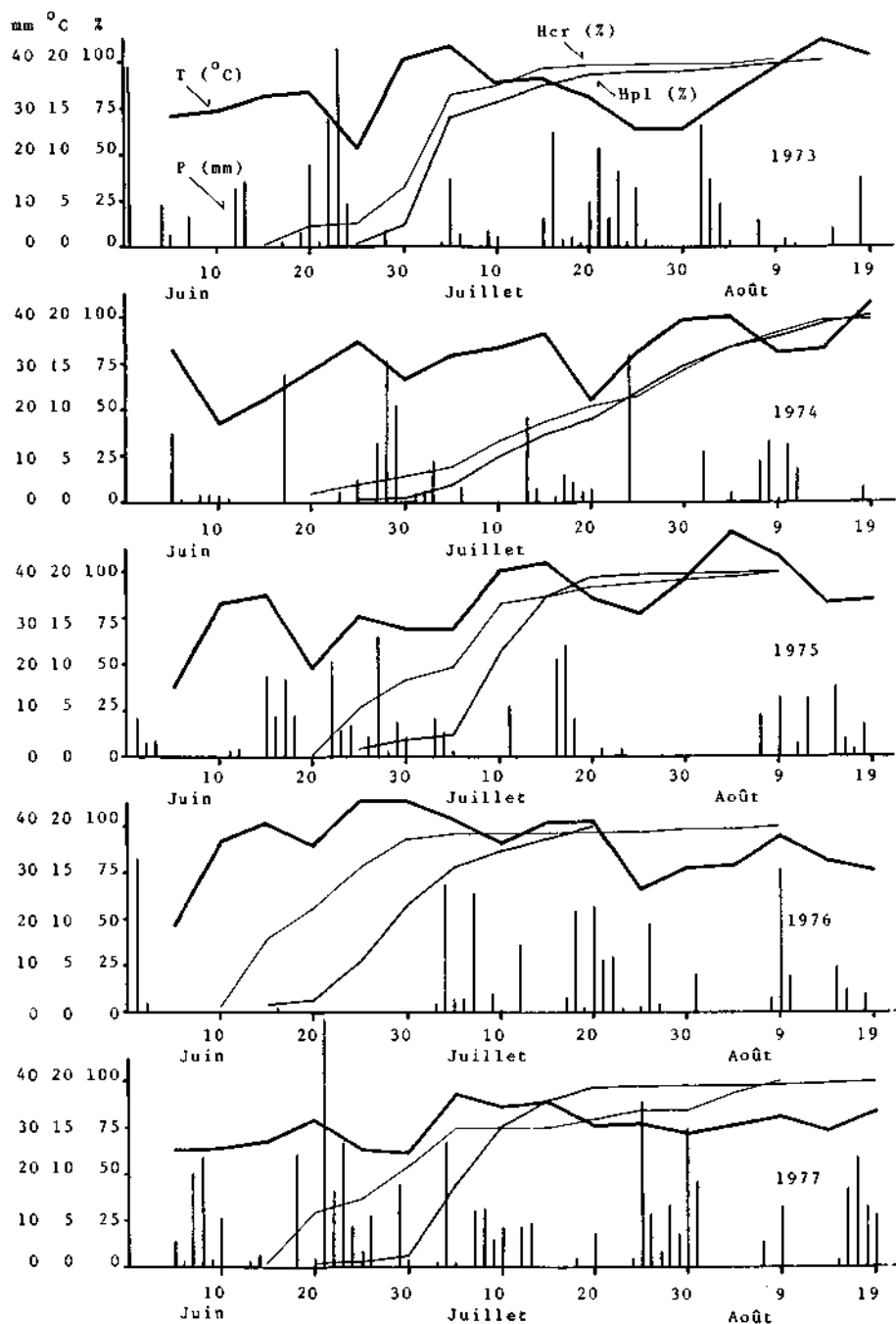


Fig. 2. Nombres cumulés de captures de *H. puvialis* (Hpl) et *H. crassicornis* (Hcr), calculés, par périodes de cinq jours, en pour-cent du total des captures de la saison. Température diurne moyenne de l'air (T) par périodes de cinq jours, précipitations quotidiennes (P), pour les mois de juin, juillet et août, de 1973 à 1977.

(L.) et, enfin, *Tabanus bromius* L. En 1974 et 1977, cet ordre est légèrement modifié, avec *H. bimaculata* en deuxième position et *H. crassicornis* en troisième.

La figure 3 montre également que les périodes d'apparition ne commencent pas chaque année à la même date et qu'elles n'ont pas toujours la même durée. Une partie de cette variabilité est due au caractère aléatoire des captures de sorte que la position et la durée de la période d'apparition sont peu significatives lorsque le nombre de captures annuel est faible. En fait, ce sont les conditions météorologiques qui jouent ici le rôle le plus important. Elles interviennent de deux manières: d'une part elles peuvent avancer ou retarder la période d'éclosion des adultes, d'autre part elles déterminent leur activité de vol (donc les chances de captures) et leur durée de survie.

Larves et nymphes

Puisque les larves et les nymphes de Tabanides vivent dans le sol et que leur vitesse de développement augmente avec l'élévation de la température, on peut supposer que la température du sol détermine le début de la période d'apparition. Dans le tableau I, nous avons donc porté les moyennes mensuelles des valeurs maximales, minimales et moyennes atteintes quotidiennement par la température du sol pendant les mois de juin et juillet. Contrairement à notre attente, les températures du sol sont très peu différentes d'une année à l'autre et n'expliquent pas les dates initiales des périodes d'apparition.

Il est possible que les larves de Tabanides se trouvent souvent, dans le sol, à une profondeur inférieure à 5 cm et que la température superficielle

Tableau I
Température du sol à 5 cm de profondeur

M_{Moy} : Moyenne des températures moyennes quotidiennes (°C)
 M_{Max} : Moyenne des températures maximales quotidiennes (°C)
 M_{Min} : Moyenne des températures minimales quotidiennes (°C)

		M_{Moy}	M_{Max}	M_{Min}
Juin				
1974	20-30.6	14,0	15,1	11,2
1975	8-30.6	14,4	16,2	12,5
1976	8-30.6	13,7	15,7	11,6
1977	8-30.6	13,7	14,7	12,5
Juillet				
1974	1-31.7	15,0	17,4	12,3
1975	1-25.7	15,5	17,1	13,8
1976	1-19.7	15,2	16,5	13,7
1977	1-29.7	14,9	15,9	13,8

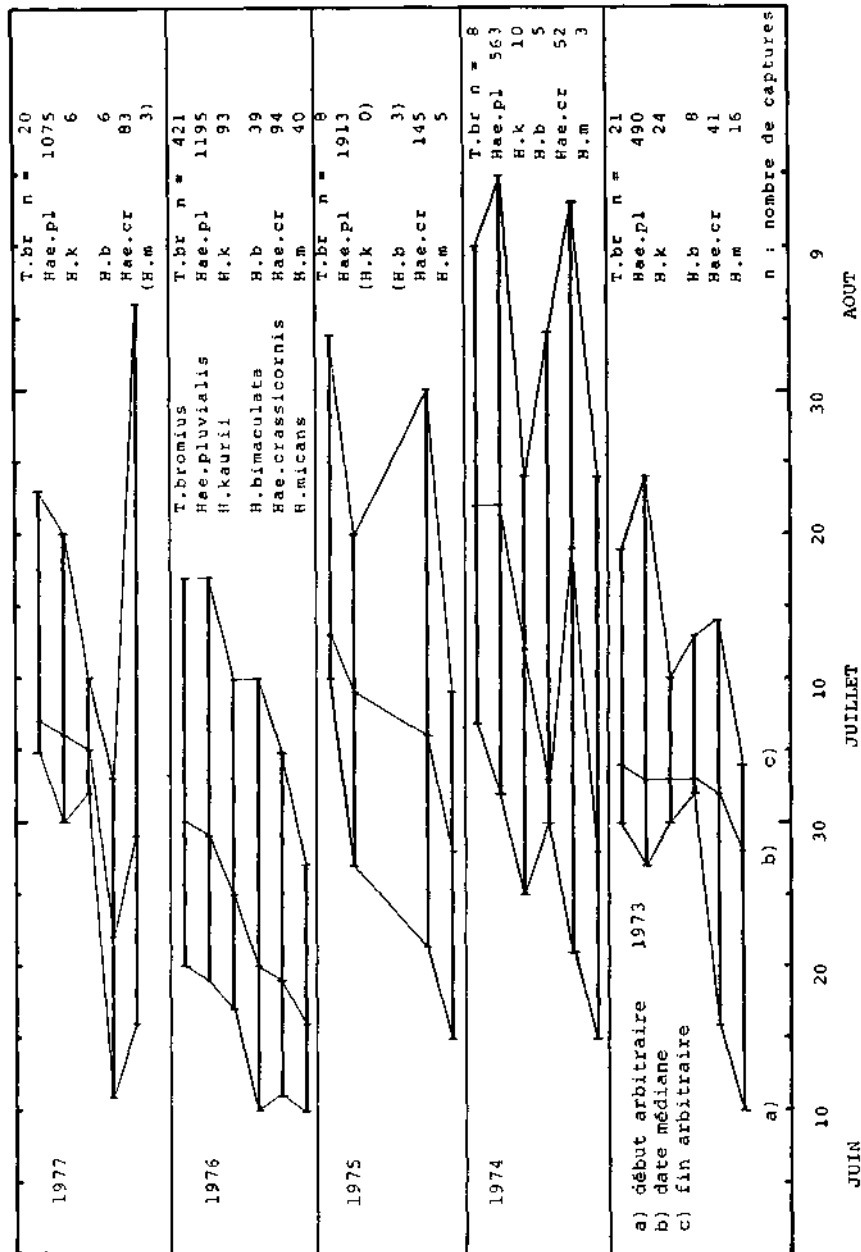


Fig. 3. Début, date médiane et fin arbitraire des périodes d'apparition des six espèces les plus abondantes capturées au Cachot.

Tableau II

*Caractéristiques météorologiques mensuelles mesurées
à la station de La Brèvine*

M_{Tm} : Moyenne mensuelle des températures moyennes quotidiennes (°C)
 M_{Tx} : Moyenne mensuelle des températures maximales quotidiennes (°C)
 M_{Tn} : Moyenne mensuelle des températures minimales quotidiennes (°C)
P: Somme mensuelle des précipitations (mm)

		1973	1974	1975	1976	1977
Avril	M_{Tm}	-0,1	3,0	3,1	3,4	2,3
	M_{Tx}	5,3	9,8	8,7	9,5	6,9
	M_{Tn}	-5,2	-3,9	-2,9	-3,3	-2,4
	P	145,6	22,6	119,2	39,1	208,6
Mai	M_{Tm}	9,2	6,8	7,6	8,7	7,6
	M_{Tx}	15,2	12,3	13,1	15,3	13,2
	M_{Tn}	2,0	0,6	1,4	1,3	1,4
	P	103,6	152,4	98,5	61,3	112,3
Juin	M_{Tm}	12,1	10,2	10,3	13,5	11,1
	M_{Tx}	17,7	15,7	15,7	20,9	16,5
	M_{Tn}	5,2	3,3	4,1	1,9	5,9
	P	189,6	116,8	141,2	35,0	230,0
Juillet	M_{Tm}	13,2	12,7	14,1	14,9	13,3
	M_{Tx}	18,7	18,7	20,4	21,4	18,8
	M_{Tn}	6,8	5,3	6,4	6,9	7,4
	P	124,3	81,1	81,1	176,3	212,0
Août	M_{Tm}	14,7	14,1	14,1	12,2	12,2
	M_{Tx}	21,5	20,2	20,1	19,1	17,7
	M_{Tn}	7,5	6,9	7,9	3,9	6,1
	P	105,6	101,9	135,8	81,8	129,9

joue un rôle plus important que la température des couches plus profondes. Nous ne possédons pas de mesures de la température superficielle du sol mais nous pouvons considérer la température de l'air qui lui est plus ou moins proportionnelle. Nous avons ainsi porté dans le tableau II les moyennes mensuelles de température et les précipitations des mois d'avril, mai, juin, juillet et août. Les précipitations déterminent l'humidité du sol et ses caractéristiques de transmission calorifique (GEIGER 1961). Il est,

d'autre part, possible que l'assèchement printanier du sol joue un rôle dans le déclenchement de la nymphose.

Selon les années et les stations, la couverture neigeuse du sol disparaît de fin mars à début mai. Pendant le mois d'avril, la température descend fréquemment au-dessous de zéro et, pendant ce mois, les larves sont soumises à des températures plus variables mais parfois aussi basses que celles de l'hiver.

DISCUSSION

Nous pouvons maintenant, pour chaque année, examiner si la position et la durée des périodes d'apparition peut s'expliquer par la météorologie décrite dans le tableau II et la figure 2. Considérant les dates médianes, nous irons de l'année la plus précoce à la plus tardive.

1976. C'est l'année où l'abondance des captures est la plus élevée et où les périodes d'apparition commencent le plus tôt. Elle est caractérisée par une température élevée et des précipitations faibles pendant les mois d'avril, mai et juin. Les premières éclosions apparaissent tôt dans la saison et, pendant le mois de juin et la première moitié de juillet, la température est constamment élevée et favorise une intense activité de vol. A partir du 20 juillet, la température redescend mais toutes les périodes arbitraires d'apparition sont alors terminées. On peut considérer l'année 1976 comme idéale, puisque les périodes d'apparition ne sont pas perturbées par des conditions météorologiques défavorables.

1973. Pendant le mois d'avril, la température est basse mais, par contre, les mois de mai et de juin sont chauds. L'examen des périodes d'apparition montre que l'espèce la plus précoce apparaît à la même date qu'en 1976, mais que la succession des espèces suivantes n'est pas régulière. En particulier, aucune période d'apparition ne commence entre le 16 et le 27 juin. Cela s'explique si l'on examine la courbe de température de l'air (fig. 2). On voit que, du 20 au 25 juin, la température a été assez basse pour empêcher l'activité de vol. Par contre, du 25 juin au 5 juillet, la température est très élevée. Les captures sont alors abondantes et toutes les dates médianes concentrées entre ces deux dates. A partir du 15 juillet, la température baisse, ce qui explique en partie la fin des périodes d'apparition.

1977. Les températures des mois de mai et juin sont plus basses qu'en 1973, mais les précipitations sont plus élevées. Pour *H. crassicornis*, la période d'apparition débute à la même date qu'en 1973. Les deux seules autres espèces dont l'abondance est suffisamment élevée pour être significative (*H. pluvialis* et *T. bromius*) apparaissent plus tard qu'en 1973, et leur date médiane (5 et 6 juillet) se situe au milieu de l'unique période de la saison où la température moyenne dépasse 17°C. D'ailleurs, la température basse au cours de toute la saison suffit pour expliquer la rareté des captures de toutes les espèces.

L'extrême allongement de la période d'apparition de *H. crassicornis* ne s'explique pas.

1975. Pendant cette année, *H. pluvialis* et *H. crassicornis* sont très abondants, tandis que les autres espèces sont rares. Les mois de mai et juin ont des températures (mais aussi des précipitations) plus basses qu'en 1977. Du 5 au 15 juin, la température est élevée, puis, jusqu'au 5 juillet, elle est basse. Ceci pourrait expliquer la faible abondance des espèces du genre *Hybomitra* qui ont éclos normalement dès le début de juin, mais qui n'ont pas survécu aux basses températures et aux précipitations survenant pendant le début de leur période de vol. Cette hypothèse est confirmée par le fait qu'en 1975, 47 éclosions d'imagos de *H. bimaculata* ont été constatées (entre le 10 juin et le 15 juillet), mais que 3 captures seulement ont été enregistrées dans les pièges Manitoba. Sur la même surface, nous observons en 1976, 204 éclosions et 39 captures; en 1977, 36 éclosions et 6 captures.

Nous ne trouvons pas d'explication à l'abondance de *H. pluvialis* et *H. crassicornis*, mais nous constatons que ces deux espèces paraissent supporter les températures basses, puisque leur période d'apparition commence avant le 5 juillet. Les nombres de captures (fig. 2) reflètent toutefois bien les variations de température.

1974. Cette année est caractérisée par des périodes d'apparition très tardives mais aussi très longues. Les nombres de captures quotidiens sont faibles mais plus ou moins constants tout au long de la saison (fig. 2). Du point de vue de la météorologie, 1974 montre, d'avril à juillet, les plus faibles températures moyennes mensuelles de nos cinq années d'observations. D'autre part, pour juin, juillet et août, les précipitations sont faibles et, seule, l'année 1976 possède des valeurs plus basses. On peut supposer que les basses températures associées à de faibles précipitations ont pour effet de retarder les périodes d'éclosion, puis de ralentir l'activité de vol tout en prolongeant la durée de survie des adultes.

Des résultats de nos cinq années d'observation, nous pouvons tirer quelques observations générales:

1) L'avance ou le retard relatif des périodes d'apparition semble bien être dépendant des conditions météorologiques pendant les mois de mai et juin. Si l'on classe les années d'observation par ordre croissant du retard de la période d'apparition, on obtient la succession 1976, 1973, 1977, 1975 et 1974. Cette même succession est obtenue en classant les années par ordre décroissant de température du mois de mai ou de juin. Une seule exception est observée: en mai, la température est plus élevée en 1973 qu'en 1976.

La température n'est vraisemblablement pas seule à jouer un rôle. On constate, en particulier, que l'année 1976, dont les périodes d'apparition sont nettement les plus précoces, montre également les précipitations les plus faibles en mai et juin.

2) On peut décomposer les périodes d'apparition en trois phases (fig. 1 et 2): une phase initiale où le nombre de captures est faible, une phase centrale avec des captures abondantes, une phase finale, généralement plus longue que la phase initiale, mais avec également peu de captures.

La phase centrale correspond généralement à une période de beaux temps, chaude et avec peu de précipitations.

En 1976, la température est élevée pendant toute la période d'apparition, et la plupart des captures sont concentrées dans la phase centrale. En 1974, au contraire, il n'apparaît aucune période réellement chaude au cours de la saison, et la phase centrale se confond avec les phases initiale et finale.

- 3) Les conditions météorologiques déterminent en grande partie l'abondance annuelle des captures. Elles agissent directement sur l'activité de vol, et plus celle-ci est favorisée, plus les chances de captures sont grandes.

La météorologie paraît avoir également une influence sur le nombre d'éclosions d'imagos, et nous avons observé que, pour l'espèce *H. bimaculata*, l'abondance élevée des captures en 1976 était due non seulement à une activité de vol intense, mais encore à un nombre d'éclosions 4 à 5 fois plus élevé qu'en 1975 ou 1977.

En conclusion, nous pouvons dire que les conditions météorologiques déterminent, en grande partie, non seulement la période pendant laquelle une espèce est capturée par un piège Manitoba, mais encore l'abondance des captures. D'une manière générale, il apparaît qu'au Cachot, le nombre des éclosions d'imagos est augmenté par une température élevée en mai et juin, alors que l'activité de vol est favorisée par la température élevée en juin et juillet. Lorsque la température est élevée de mai à juillet, on a alors un nombre de captures exceptionnellement élevé, comme en 1976.

REMARQUE FINALE

Puisque nous avons utilisé un piège simulant un hôte, les périodes d'apparition discutées ci-dessus concernent uniquement les femelles qui sont à la recherche d'un repas sanguin. On peut donc se demander quelles périodes d'apparition on obtiendrait en utilisant un piège non spécifique capturant toutes les femelles, qu'elles soient ou non à la recherche d'un hôte. Dans la même optique, on peut s'interroger sur les périodes d'apparition des mâles.

Nous avons obtenu une réponse partielle à cette question en plaçant, dans la tourbière, de 1973 à 1976, une trappe Malaise (TOWNE 1972) qui n'est pas attractive et qui intercepte tous les insectes volant à moins de 1 m au-dessus du sol. Le nombre de Tabanides capturés par ce moyen est faible et, seules, les femelles de l'espèce *H. pluvialis* sont assez abondantes pour que nous puissions étudier leur phénologie. On constate que les périodes d'apparition déterminées par la trappe Malaise sont plus ou moins superposées à celles que l'on obtient par les pièges Manitoba. Cela signifie que, dans la tourbière, en dehors de la période où ils sont capturés dans les pièges Manitoba, l'activité de vol des Tabanides est inexistante.

La phénologie des mâles est difficile à déterminer car le nombre de capture est toujours faible, aussi bien dans la trappe Malaise que dans les

pièges Manitoba. Dans ces derniers, l'abondance de l'espèce *H. pluvialis* est toutefois suffisante pour que l'on puisse définir ses périodes d'apparition. On observe que, en général, elles coïncident bien avec celles des femelles. Le sens de ce résultat n'est pas très clair, car nous ignorons si c'est au hasard de leurs déplacements que les taons mâle entrent dans les pièges Manitoba ou si c'est en poursuivant des femelles qui, elles-mêmes, sont attirées par le piège. Ce deuxième cas expliquerait évidemment le synchronisme des périodes d'apparition.

Résumé

La phénologie des Tabanides les plus abondants dans et autour de la tourbière du Cachot (altitude 1050 m, vallée de La Brévine, Jura suisse) a été étudiée de 1973 à 1977 à partir des captures de pièges Manitoba. Les six espèces principales apparaissent, au cours de la saison, dans l'ordre suivant: *Hybomitra micans*, *Haematopota crassicornis*, *Hybomitra bimaculata*, *Hybomitra kaurii*, *Haematopota pluvialis* et *Tabanus bromius*. Le début de la période de capture et la répartition saisonnière des captures dépendent de facteurs météorologiques qui sont discutés.

Zusammenfassung

Manitoba Fallen dienten von 1973 bis 1977 zum Studium der Phenologie der häufigsten Tabanidenarten im Gebiet des Cachot Hochmoors (Höhe: 1050 m ü. M., La Brévine Tal, Schweizer Jura). Die 6 häufigsten Arten erscheinen im Lauf des Jahres in der Reihenfolge *Hybomitra micans*, *Haematopota crassicornis*, *Hybomitra bimaculata*, *Hybomitra kaurii*, *Haematopota pluvialis* und *Tabanus bromius*. Der Moment der ersten Fänge und deren Verteilung über das Jahr werden von meteorologischen Faktoren bestimmt, welche hier diskutiert werden.

Summary

The phenology of the most abundant Tabanid species that were found in areas surrounding and in the peat-bog of Le Cachot (altitude 1050 m, La Brévine-Valley, swiss Jura) were studied from 1973 to 1977 by using Manitoba-traps. The six principal species appeared during the season in the following order: *Hybomitra micans*, *Haematopota crassicornis*, *Hybomitra bimaculata*, *Hybomitra kaurii*, *Haematopota pluvialis* and *Tabanus bromius*. The beginning of the period of capture and the distribution of the number captured throughout the season is influenced by meteorological factors which are discussed.

BIBLIOGRAPHIE

- AUROI, C. — (1978). Les Tabanides (Diptères) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). I. Systématique et méthodes de capture. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 101:27-44.
- AUROI, C. et GRAF-JACOTTET, M. — (à paraître). Influence comparée des facteurs météorologiques sur l'abondance quotidienne des captures de *Haematopota pluvialis* (L.) et *H. crassicornis* Wahlberg (Dipt. Tabanidae) dans le Haut-Jura suisse. *Oecologia Generalis*.

- CHVALA, M., LYNEBORG, L. et MOUCHA, J. — (1972). The Horse Flies of Europe. *Ent. Soc. Copenhagen*. 499 pp.
- GEIGER, R. — (1961). Das Klima der bodennahen Luftschicht; ein Lehrbuch für die Mikroklimatologie. 4^e éd., 646 pp., *Braunschweig*. (Vieweg und Sohn).
- THORSTEINSON, A. J., BRACKEN, G. K. et HANEC, W. — (1964). The Manitoba horse-fly trap. *Can. Ent.* 96:166.
- TOWNE, H. — (1972). A light-weight Malaise trap. *Ent. News* 83:239-247.
-

Adresse de l'auteur: Institut de zoologie, Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel.

932/4

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL, INSTITUT DE ZOOLOGIE

LES TABANIDES (DIPTÈRES)
DE LA TOURBIÈRE DU CACHOT
(JURA NEUCHATELOIS)
III. CHOROLOGIE DES ESPÈCES
LES PLUS ABONDANTES

par

CHARLES AUROI

AVEC 2 FIGURES ET 3 TABLEAUX

EXTRAIT DU BULLETIN
DE LA SOCIÉTÉ NEUCHATELOISE DES SCIENCES NATURELLES
TOME 106, 1983

Imprimerie Centrale S.A., Neuchâtel



LES TABANIDES (DIPTÈRES)
DE LA TOURBIÈRE DU CACHOT
(JURA NEUCHÂTELOIS)
III. CHOROLOGIE DES ESPÈCES
LES PLUS ABONDANTES¹

par

CHARLES AUROI

AVEC 2 FIGURES ET 3 TABLEAUX

INTRODUCTION

Au cours d'une étude sur la biologie et l'écologie des Tabanides, nous avons utilisé cinq pièges Manitoba (THORSTEINSON et *al.* 1964) disposés dans différents milieux, à l'intérieur et à la périphérie de la tourbière du Cachot (vallée de La Brévine, Jura suisse, altitude 1050 m). Ces pièges qui simulent un hôte capturent spécifiquement les femelles à la recherche d'un repas sanguin. On constate que toutes les espèces n'ont pas, dans chaque piège, la même abondance. Cela signifie que certaines espèces recherchent leurs hôtes de préférence dans certains milieux. Nous nous proposons d'examiner, à partir des captures de nos pièges, quelles espèces sont les plus fréquentes dans les différents biotopes qui constituent la tourbière du Cachot et les zones voisines.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Pour analyser la répartition des espèces dans les différents milieux, nous avons considéré les captures obtenues en 1975, 1976 et 1977 dans cinq pièges Manitoba, en service pendant la période d'activité des imagos, c'est-à-dire du début de juin au début de septembre. Chaque piège était relevé quotidiennement pendant les périodes de captures abondantes, tous les deux ou trois jours le reste de la saison.

Dans une publication précédente (AUROI 1978), nous avons décrit le climat général et la morphologie de la tourbière du Cachot et des zones voisines. Nous reprendrons ici, en la précisant, la description du milieu dans lequel se trouve chacun des pièges (fig. 1).

¹ Travail réalisé, dans le cadre d'une thèse, avec l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique, crédit N° 3.032.73.

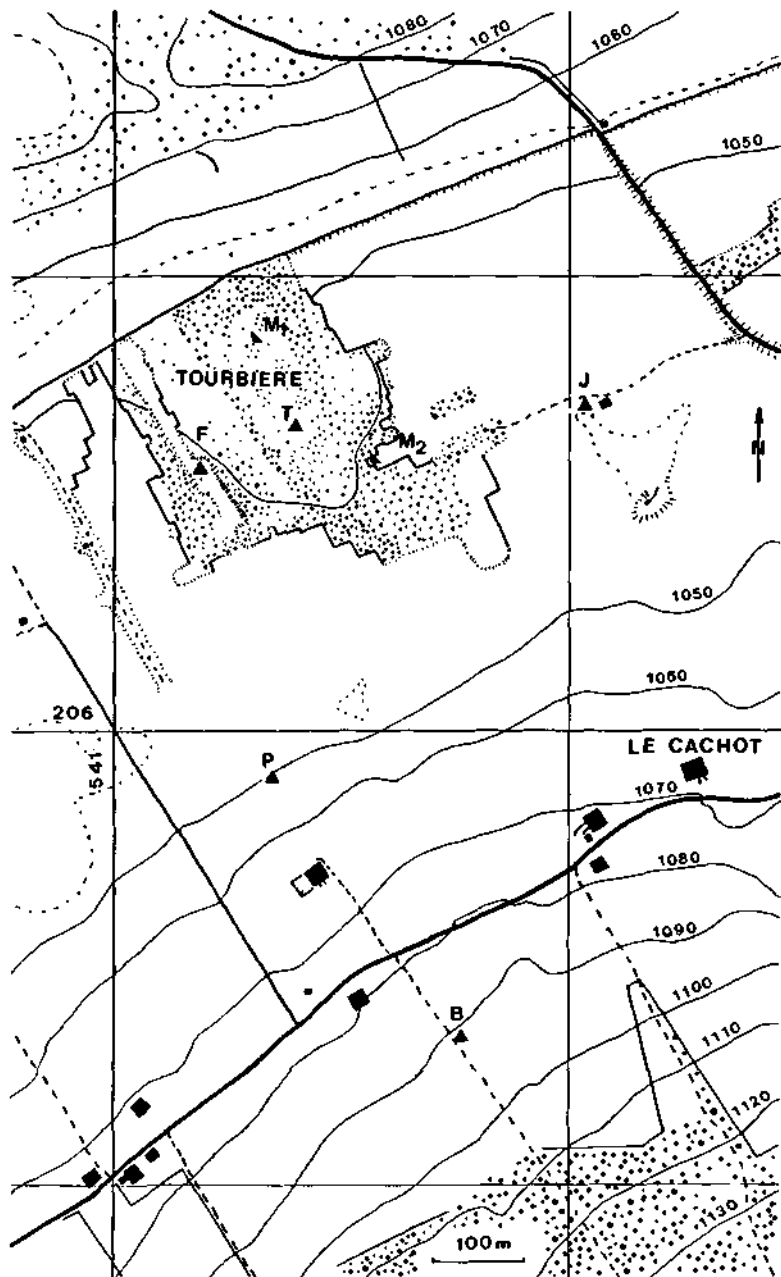


Fig. 1. Disposition des pièges dans et autour de la tourbière du Cachot.
 T, F, P, B, J: pièges Manitoba
 M₁ et M₂: trappes Malaise

Piège T: Il est placé dans la partie centrale de la tourbière. Le sol y est recouvert d'un tapis de sphaignes plus ou moins continu, interrompu par de petits groupes de pins. Autour de ceux-ci, le sol est un peu surélevé et occupé par des groupements assez denses de *Vaccinium uliginosum*. Entre les groupes de pins, dans les dépressions, se trouvent de nombreuses gouilles, petites surfaces d'eau qui peuvent s'assécher lorsque les précipitations font défaut. Cette zone centrale, humide et boisée d'une manière très discontinue, est entourée d'une ceinture de forêt de pins dense, haute, moins humide, et partiellement interrompue vers l'est et vers l'ouest. Ainsi, les Tabanides venant de l'extérieur de la tourbière peuvent atteindre le piège T sans traverser ou survoler une zone de forêt dense.

Piège F: Il se trouve dans un fossé large de 15 à 30 m, profond de 3 à 4 m, qui traverse toute la tourbière du nord au sud. Le fond de ce fossé est couvert d'une prairie de *Carex* continue, coupée par des surfaces d'eau plus ou moins grandes. Dans la partie sud du fossé, elles sont permanentes; dans la partie nord, elles peuvent s'assécher partiellement en été. Dans les zones les moins humides se trouvent de jeunes bouleaux, isolés ou en petits groupes. Vers l'ouest, le fossé est bordé, dans sa moitié sud, par une forêt dense de pins et de bouleaux, dans sa moitié nord par une lande de dégradation supportant quelques bouleaux. A l'est du fossé, on trouve également une lande de dégradation, herbacée dans sa moitié nord et occupée, dans sa partie sud, par une forêt assez clairsemée de bouleaux et de pins. Le piège F est placé près du bord est, environ à mi-longueur du fossé. Il se trouve dans un milieu caractérisé par une prairie très humide, bordée de forêt. Ce milieu n'est pas isolé, et pourrait recevoir des espèces provenant de zones voisines très différentes (landes de dégradation, centre de la tourbière, prairies à foin), sur lesquelles s'ouvre le fossé.

Piège J: Il se trouve dans la zone plane qui, entre les tourbières, forme le fond de la vallée. En général, cette zone a été « gagnée » sur les tourbières. Plus ou moins humide, selon l'efficacité des drainages, elle est complètement occupée par des prairies à foin et, pendant l'été, on n'y trouve pas de bétail. Le piège J, entouré de prairies, est situé entre deux tourbières, celle du Cachot, distante de 150 m, et celle du Marais Rouge, distante de 200 m.

Piège P: Il est placé en bordure du fond plat de la vallée, au bas de la pente qui constitue son flanc sud. Au nord du piège se trouvent des prairies à foin puis, à 200 m, la tourbière du Cachot. Au sud, dans le bas de la pente, un pâturage est occupé en permanence par du jeune bétail.

Piège B: Il est situé dans la pente formant le flanc sud de la vallée, au-dessus du piège P, à environ 600 m de la tourbière du Cachot, et à 150 m de la forêt de sapins et d'épicéas qui occupe la partie supérieure du versant. L'altitude du piège B est de 40 m supérieure à celle du fond de la vallée. A l'est de ce piège se trouve un pâturage occupé sporadiquement; à l'ouest, des prairies à foin. Etablies sur un sol mince issu d'un substrat karstique, les prairies des flancs de la vallée sont beaucoup plus sèches que celles du fond, qui se développent sur un sol tourbeux.

Pour déterminer dans quel piège chacune des espèces a son abondance maximale, nous avons d'une part comparé directement les nombres de captures, d'autre part utilisé une méthode statistique, « l'analyse factorielle des correspondances » (CORDIER 1965, BENZECRI et al. 1973) qui considère la proportion de chaque espèce parmi le total des captures de chaque piège. Rappelons que, par cette méthode, on obtient dans un « plan factoriel » deux ensembles de points, les uns correspondant aux « observations », dans notre cas, les espèces, les autres aux variables, dans notre cas, les pièges. Dans ce plan, la distance entre deux espèces est faible lorsque leurs nombres de captures sont répartis dans les différents pièges

avec les mêmes proportions. De même, la distance entre deux pièges est faible lorsque les nombres de captures des différentes espèces sont répartis dans chacun d'eux avec des proportions égales. Quant à la distance entre une espèce et un piège, elle est d'autant plus faible que le nombre de captures qui les relie est relativement élevé. L'image obtenue par l'analyse factorielle des correspondances nous indiquera quelles espèces sont les plus abondantes dans chacun des pièges relativement au nombre total de captures obtenu par chaque piège.

RÉSULTATS

Le tableau I montre le nombre de captures de chaque espèce obtenu dans chacun de nos cinq pièges de 1975 à 1977. Dans ce tableau, nous avons indiqué, pour les espèces assez abondantes, dans quels pièges le nombre de captures possède sa valeur maximale. Par exemple, *T. bromius* a son abondance la plus élevée dans les pièges J et P, ce qui peut indiquer que cette espèce recherche de préférence ses hôtes dans la zone où se trouvent ces pièges. Cette conclusion n'est valable que si tous les pièges attirent et retiennent avec la même efficacité les taons qui passent près d'eux. Ceci n'est peut-être pas le cas, puisque chaque piège est placé dans un microclimat différent dont certains éléments peuvent influencer l'activité de vol et par conséquent les chances de captures des Tabanides.

TABLEAU I

Nombre de femelles capturées par chaque piège Manitoba, de 1975 à 1977, au Cachot

Les nombres de captures montrant qu'une espèce est particulièrement abondante dans un piège ont été encadrés

Espèce	Abréviation	T	F	J	P	B
<i>Dasyramphus ater</i> (Rossi)	DATE	0	1	0	0	0
<i>Hybomitra aterrima</i> (Meigen)	HATE	0	2	1	1	2
<i>Hybomitra auripila</i> (Meigen)	HAUR	0	0	0	0	2
<i>Hybomitra bimaculata</i> (Macquart)	HBIM	13	24	3	2	6
<i>Hybomitra distinguenda</i> (Verrall)	HDIS	2	0	3	4	7
<i>Hybomitra kaurii</i> Chvala et Lyneborg	HKAU	37	34	6	13	9
<i>Hybomitra lundbecki</i> (Lyneborg)	HLUN	2	2	2	0	1
<i>Hybomitra micans</i> (Meigen)	HMIC	9	8	5	9	17
<i>Hybomitra montana</i> var. <i>tuxeni</i> (Lyneborg)	HMOT	0	1	0	0	1
<i>Atylotus sublunaticornis</i> (Zetterstedt)	ASUB	1	0	0	0	0
<i>Tabanus bovinus</i> Linné	TBOV	0	0	0	1	0
<i>Tabanus bromius</i> Linné	TBRO	32	14	159	156	88
<i>Tabanus glaucopsis</i> Meigen	TGLA	0	0	0	1	0
<i>Tabanus maculicornis</i> Zetterstedt	TMAC	5	9	1	7	1
<i>Tabanus sudeticus</i> Zeller	TSUD	0	0	0	1	1
<i>Haematopota crassicornis</i> Wahlberg	HACR	99	51	92	62	18
<i>Haematopota pluvialis</i> (Linné)	HAPL	1120	611	1086	1025	341
Somme des captures par piège		1320	757	1358	1282	494
% du total des captures dans chaque piège		25%	15%	26%	25%	9%

Dans le cas de *T. bromius*, si l'on tient compte du nombre total de captures dans chaque piège, on constate que le piège B a capturé environ 2,6 fois moins d'individus que le piège P. En admettant que cette différence provienne de l'efficacité des pièges, on peut calculer que si *T. bromius* possède la même abondance près des pièges P et B, ce dernier devrait capturer $156/2,6 = 60$ individus. Il en capture en réalité 88, ce qui veut dire que *T. bromius* est plus abondant près de B que près de P.

Pour traiter l'ensemble du tableau I en tenant compte de l'efficacité relative de chaque piège, nous avons utilisé l'analyse factorielle des correspondances. Le résultat obtenu (fig. 2) fait apparaître trois groupes d'espèces:

Un premier groupe comprend les espèces les plus proches, graphiquement, du piège F, donc proportionnellement les plus abondantes dans ce piège. Nous les appellerons « espèces caractéristiques du piège F ». Il s'agit de HLUN, TMAC, HKAU, HBIM et (DATE). Les espèces indiquées entre parenthèses ont été capturées moins de trois fois, et leur présence dans un piège n'a qu'une signification limitée.

Un deuxième groupe est formé par HATE, HMIC, HDIS, (TSUD) et (HAUR), espèces caractéristiques du piège B.

Un troisième groupe comprend les espèces HACR et HAPL, caractéristiques des pièges T, P et J.

Une espèce abondante, TBRO, n'est pas incluse aux groupes que nous avons considérés. Elle occupe une position qui correspond à une abondance prépondérante dans les pièges B, P et J.

Enfin, quelques espèces rares ont une position sans signification: (TGLA) et (TBOV) ne sont capturés que dans le piège P, (ASUB) uniquement dans T, (HMOT) dans F et dans B.

DISCUSSION

Les espèces caractéristiques déterminées par l'analyse factorielle des correspondances ne sont pas très différentes de celles que l'on observe à partir des nombres absolus de captures (tableau I). En considérant les résultats obtenus par les deux méthodes (tableau II) nous pouvons définir la zone occupée par les espèces principales:

Des espèces *H. bimaculata*, *H. kaurii*, *H. lundbecki* et *T. maculicornis*, toutes sont caractéristiques de F, deux de T, et une de J. Les pièges F et T sont placés dans des zones humides et entourés d'arbres. Le piège J est placé entre la tourbière contenant F et T et une autre tourbière. Les espèces caractéristiques de F recherchent donc, vraisemblablement les zones très humides comportant des surfaces d'eau libre et éventuellement des arbres.

Les espèces *H. distinguenda* et *H. micans* sont caractéristiques du piège B, situé dans une prairie sèche éloignée de la tourbière mais proche de la lisière d'une forêt d'épicéa.

T. bromius se trouve caractéristique des pièges J, P, ou J, P et B. Cette espèce préfère donc les pièges placés dans les prairies et évite les zones boisées.

TABLEAU II

Nombre de captures des espèces les plus abondantes
Pièges caractéristiques de chaque espèce
en considérant le nombre absolu de captures (Abs.)
ou le résultat de l'analyse factorielle des correspondances (An. fac.)

Espèces	Pièges					Pièges caractéristiques	
	T	F	J	P	B	Abs.	An. fac.
<i>H. bimaculata</i>	13	24	3	2	6	F	F
<i>H. kaurii</i>	37	34	6	13	9	T,F	F
<i>H. lundbecki</i>	2	2	2	0	1	T,F,J	F
<i>T. maculicornis</i>	5	9	1	7	1	F	F
<i>H. distinguenda</i>	2	0	3	4	7	B	B
<i>H. micans</i>	9	8	5	9	17	B	B
<i>T. bromius</i>	32	14	159	156	88	J,P	J,P,B
<i>H. crassicornis</i>	99	51	92	62	18	T,J	T,J,P
<i>H. pluvialis</i>	1120	611	1086	1025	341	T,J,P	T,J,P

Les espèces *H. crassicornis* et *H. pluvialis* sont caractéristiques des pièges T, J et P situés au fond de la vallée. Ces deux espèces semblent donc rechercher les milieux humides, mais éviter les milieux très humides correspondant au piège F.

Nous avons tenté de comparer les résultats obtenus dans la vallée de La Brévine avec les données de la littérature. L'ouvrage général de CHVALA *et al.* (1972) fournit pour la plupart des espèces européennes une brève description des milieux où elles sont fréquemment capturées. D'après ces auteurs, les espèces *H. bimaculata*, *H. kaurii*, *H. lundbecki* et *T. maculicornis* sont indiquées comme fréquentes près d'étangs, dans les clairières et dans les tourbières, ce qui correspond très bien à nos observations, puisque nous attribuons ces espèces au piège F.

Les espèces caractéristiques de nos autres pièges sont signalées dans des «biotopes variés», ce qui ne permet pas de tirer des conclusions.

Dans son travail de thèse sur les Tabanides du Jura français, PERNOT-VISENTIN (1972) établit une relation, par l'analyse factorielle des correspondances, entre les associations végétales de 15 stations et les Tabanides qu'on y capture. Les résultats de cet auteur divergent nettement des nôtres. Les divergences se corrigent partiellement si l'on considère l'ensemble du biotope dont fait partie l'association végétale. Ainsi, dans une association de milieu sec proche d'un ruisseau, on peut capturer des Tabanides qui sont habituellement liés aux milieux humides.

Dans une publication précédente (AUROI 1982), nous avons montré que les gîtes larvaires et les lieux d'éclosion de *H. bimaculata* étaient très strictement localisés aux rives des canaux résultant de l'exploitation de tourbe. Cette particularité peut expliquer que *H. bimaculata* soit précisément caractéristique du piège F, situé dans un large fossé de la tourbière.

Nous avons examiné si les gîtes larvaires des autres espèces correspondent également à la répartition des adultes. La littérature donne des renseignements sur sept des neuf espèces les plus abondantes du Cachot (tableau III). D'après ce tableau, nous constatons que *H. bimaculata*, *H. lundbecki*, *T. maculicornis*, espèces caractéristiques du piège F, situé en milieu très humide, ont des gîtes larvaires proches d'une surface d'eau libre. Par contre, *H. distinguenda* est associé, par ses gîtes larvaires aux espèces du piège F, alors que les imagos sont caractéristiques du piège B situés dans un milieu sec.

Des larves de *T. bromius* ont été trouvées près d'étangs, mais également dans des prairies pâturées dont le sol est plus sec. Cela correspond bien à la répartition de cette espèce caractéristique des pièges placés dans les prairies. Celles-ci constituent, en effet, une surface de gîtes larvaires beaucoup plus grande que la tourbière. Puisque des larves de *T. maculicornis* ont également été trouvées dans des prairies, on pourrait attendre de cette espèce une même répartition que celle de *T. bromius*. Nous avons toutefois observé dans les prairies très humides qui bordent la tourbière, un nombre d'éclosions d'imagos de *T. bromius* moins élevé que celui de *T. maculicornis*. Nous interprétons ceci comme indiquant que la deuxième espèce est plus liée aux milieux humides que la première.

TABLEAU III

Gîtes larvaires de Tabanides. Données de la littérature

Espèces	Gîtes larvaires
<i>H. bimaculata</i>	Rives des canaux résultant de l'exploitation de la tourbe (AUROI 1982).
<i>H. bimaculata</i> <i>H. lundbecki</i> <i>H. distinguenda</i> <i>T. bromius</i>	En bordure d'étangs, dans la végétation partiellement immergée (CHVALA et JEZEK 1969, JEZEK 1977 a, b).
<i>T. maculicornis</i>	Sous la végétation, en bordure d'une tourbière exploitée (JEZEK 1977 a).
<i>T. bromius</i> <i>T. maculicornis</i>	Dans les taupinières d'une prairie pâturée (JEZEK 1977a).
<i>H. pluvialis</i>	Prairie naturelle pâturée peu humide (BURGESS et al. 1978). Dans les taupinières d'une prairie et sous la végétation recouvrant de la tourbe (JEZEK 1971).
<i>H. crassicornis</i>	Dans la zone littorale d'un bras mort de rivière et dans la paroi tourbeuse, sèche, d'un fossé contenant de l'eau (JEZEK 1971).

Selon BURGESS *et al.* (1978), les gîtes larvaires de *H. pluvialis* sont absents des rives humides de cours d'eau, mais par contre s'observent dans des prairies plus sèches. Après des précipitations, les larves se trouvent près de la surface du sol, mais en l'absence de pluie, elles s'enfoncent de plus en plus pour échapper à la dessiccation superficielle. Il est donc vraisemblable que cette espèce ne supporte pas les sols très secs ou très humides, ce qui expliquerait sa rareté dans les pièges B et F.

D'après JEZEK (1971), les larves de *H. crassicornis* se trouvent dans des sols plus humides que celles de *H. pluvialis*. Cette particularité se manifeste peut-être par le fait que la première espèce est surtout abondante dans les pièges T et J, alors que la seconde apparaît avec la même fréquence dans les pièges T, J et P.

En conclusion, il semble que l'aire de répartition locale d'une espèce est centrée sur la zone où se trouvent les gîtes larvaires, ce qui veut dire que les imagos ne se déplacent habituellement pas sur des grandes distances et qu'ils recherchent leurs hôtes à quelques centaines de mètres de leur lieu d'éclosion. Il est probable que les grandes espèces des genres *Hybomitra* et *Tabanus*, dont le vol est rapide, couvrent de plus grandes distances que les espèces plus petites du genre *Haematopota*. D'autre part, les hôtes, en se déplaçant, peuvent entraîner sur plusieurs centaines de mètres des Tabanides qui recherchent un repas sanguin. WYNIGER (1953) l'a observé pour *T. bromius*, nous-même pour *H. pluvialis*.

Remerciements

Nous tenons à exprimer notre reconnaissance à M^{mes} J. Moret et M. Graf du Centre de calcul de l'Institut de mathématique, Université de Neuchâtel, qui ont effectué l'analyse factorielle des correspondances présentée ici et nous ont assisté de leurs conseils.

Résumé

La répartition des captures dans cinq pièges Manitoba installés de 1975 à 1977 dans et autour de la tourbière du Cachot (altitude 1050 m, vallée de La Brévine, Jura suisse), a été étudiée pour établir la chorologie des espèces principales. Pour *Hybomitra bimaculata*, *Hybomitra lundbecki*, *Tabanus maculicornis*, *Tabanus bromius*, *Haematopota pluvialis* et *Haematopota crassicornis*, il apparaît que l'aire de répartition locale des adultes correspond à la zone où se trouvent les gîtes larvaires. Cela indique que les imagos s'éloignent peu (quelques centaines de mètres) de leur lieu d'éclosion pour rechercher leurs hôtes.

Zusammenfassung

Fünf Manitobafallen im Gebiet des Cachot Hochmoors (Höhe: 1050 m ü. M., La Brévine Tal, Schweizer Jura) dienten von 1975 bis 1977 zum Studium der Chorologie des häufigsten Tabanidenarten. Die Befunde zeigen, dass sich das Verteilungsgebiet von Adulten *Hybomitra bimaculata*, *Hybomitra lundbecki*, *Tabanus*

mus maculicornis, *Tabanus bromius*, *Haematopota pluvialis* und *Haematopota crassicornis* mit dem der Larven überdeckt. Das heisst, das sich die Imagos dieser Arten zur Wirtssuche nur wenig (einige hundert Meter) von ihrem Schlupfport entfernt.

Summary

The distribution of captures in five Manitoba traps installed from 1975 to 1977 in the areas surrounding and in the peat bog of Le Cachot (altitude 1050 m, La Brévine-Valley, swiss Jura) were studied for establishing the chorology of the principal species. For *Hybomitra bimaculata*, *Hybomitra lundbecki*, *Tabanus maculicornis*, *Tabanus bromius*, *Haematopota pluvialis* and *Haematopota crassicornis* it appears that the local distribution of the adults corresponds to a zone where the larva are found. This indicates that the adults do not travel far from the place of eclosion (a few hundred meters) to search for a host.

BIBLIOGRAPHIE

- AUROI, C. — (1978). Les Tabanides (Diptères). de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). I. Systématique et méthodes de capture. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 101:27-44.
- (1982). Le cycle vital d'*Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Dipt. Tabanidae). II. Les larves et leur développement. *Bull. Soc. Ent. suisse* 55:139-150.
- BENZECRI, J.-P. et coll. — (1973). L'analyse des données. Tome II. L'analyse des correspondances. 619 pp., Paris (Dunod).
- BURGESS, N. R. H., SHUTTLEWORTH, A. E. et CHETWYN, K. N. — (1973). The immature stages of the common cleg *Haematopota pluvialis* L. (Diptera: Tabanidae) in the field and in laboratory. *J. R. Army Med. Corps.* 124(1):27-30.
- CHVALA, M. et JEZEK, J. — (1969). Immature stages of five European *Hybomitra* species of the *bimaculata*- and *montana*-groups (Diptera, Tabanidae). *Folia parasitol.* 16:329-347.
- CHVALA, M., LYNEBØRG, L. et MOUCHA, J. — (1972). The Horse Flies of Europe. *Ent. Soc. Copenhagen.* 499 pp.
- CORDIER, B. — (1965). Sur l'analyse factorielle des correspondances. Thèse, Rennes.
- JEZEK, J. — (1971). Larven und Puppen der Art *Heptatoma pellucens* (Fabr.) und vier europäischer Arten der Gattung *Haematopota* Meig. (Diptera, Tabanidae). *Acta Ent. bahemoslov.* 68:341-351.
- (1977 a). Larvae and pupae of three European *Tabanus* species (Diptera, Tabanidae). *Acta ent. Mus. Nat. Pragae* 39:293-307.
- (1977 b). Larvae and pupae of three European *Hybomitra* species (Diptera, Tabanidae). *Ibid.* 39:191-207.
- PERNOT-VISENTIN, O. — (1972). Les Tabanidae, Diptera, du Haut-Doubs. Etude des liaisons écofaunistiques sur des bases chorologiques et phénologiques. Thèse, Univ. Besançon.
- THORSTEINSON, A. J., BRACKEN, G. K. et HANEC, W. — (1964). The Manitoba horse-fly trap. *Can. Ent.* 96:166.
- WYNIGER, R. — (1953). Beiträge zur Ökologie, Biologie und Zucht einiger europäischer Tabaniden. *Acta trop.* 10:310-347.

932/5

INSTITUT DE ZOOLOGIE, UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

**EXPÉRIMENTATION D'UNE MÉTHODE D'ÉLEVAGE
POUR LES LARVES D'*HYBOMITRA BIMACULATA*
MACQUART (DIPTERA, TABANIDAE)¹**

par

CHARLES AUROI

AVEC 1 FIGURE ET 2 TABLEAUX

EXTRAIT DU BULLETIN

DE LA SOCIÉTÉ NEUCHÂTELOISE DES SCIENCES NATURELLES

TOME 104, 1981

Imprimerie Centrale S.A., Neuchâtel



EXPÉRIMENTATION D'UNE MÉTHODE D'ÉLEVAGE POUR LES LARVES D'*HYBOMITRA BIMACULATA* MACQUART (DIPTERA, TABANIDAE)¹

par

CHARLES AUROI

AVEC 1 FIGURE ET 2 TABLEAUX

INTRODUCTION

Dans le cadre d'une étude générale sur les Tabanides d'une tourbière jurassienne, nous avons été confronté aux difficultés de l'élevage des larves. Le problème n'est pas nouveau. Les auteurs qui mentionnent avoir élevé des larves de Tabanides (CAMERON 1934, ROBERTS 1966, TESKEY 1969, CHVALA, LYNEBORG, MOUCHA 1972 et WYNIGER 1974) n'ont généralement pas conduit cette opération de l'œuf à la nymphe. Ils ne donnent, en outre, aucune indication sur les taux de mortalité et les vitesses de croissance observés, ce qui rend toute comparaison impossible. Aussi nous paraît-il utile de présenter une méthode testée et dont on peut estimer l'efficacité.

Notre matériel, prélevé dans la tourbière du Cachot (vallée de La Brévine, altitude 1050 m), concerne surtout *Hybomitra bimaculata*, qui sera la seule espèce considérée ici. Les larves, semi-aquatiques, vivent dans les sols très humides et dans les herbes mortes partiellement immergées, en bordures de points d'eau. Leur biologie et leur écologie seront décrites dans une publication ultérieure.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons élevé des larves de deux provenances : les unes extraites d'échantillons de sol, donc ayant déjà accompli une partie de leur développement, les autres obtenues à partir d'œufs trouvés dans la tourbière.

¹ Travail réalisé dans le cadre d'une thèse, avec l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique, requête N° 3.032.73.

Extraction des larves du sol

Deux méthodes ont été utilisées :

- l'extracteur de Tullgren lorsque le sol était formé de tourbe compacte ;
- la flottation dans de l'eau ordinaire lorsque les échantillons étaient constitués surtout de racines de Cypéracées et de végétation morte. Il s'agit dans ce cas de désagréger sous l'eau, dans un récipient, des portions de l'échantillon de sol et de recueillir les larves qui viennent flotter à la surface.

Les larves récoltées ont été identifiées péniblement à l'aide des clés de déterminations établies par CHVALA et JEZEK (1969) et JEZEK (1977). Confirmation a été apportée par le fait que, dans nos lieux de prélèvement, nous avons capturé, dans les pièges à émergence, une majorité de *H. bimaculata* adultes. Les quelques autres imagos capturés appartenaient à des espèces dont les larves se distinguent bien de notre espèce principale.

Récolte des œufs et incubation

Les femelles de *H. bimaculata* déposent leurs pontes sur des supports végétaux à proximité des gîtes larvaires (AUROI 1981). Pour obtenir des éclosions, nous avons transféré en laboratoire quelques supports avec leur ponte et nous les avons placés au-dessus d'un peu d'eau, dans des bocaux de 2 dl hermétiquement fermés, pour maintenir une atmosphère très humide. L'incubation a eu lieu à la température du laboratoire qui variait entre 15 et 20 °C.

Élevage des larves

Dès leur éclosion, les jeunes larves ont été placées, par groupes de 30 à 40, dans des bocaux identiques à ceux qui contenaient les pontes. Tous les quatre à cinq jours, elles ont été transférées dans des récipients propres et nourries avec des Enchytraeïdes récoltés dans le terrain. Dans l'espace confiné de nos élevages, nous avons constaté une mortalité élevée chez les jeunes larves. Ses causes apparentes sont le cannibalisme et surtout des infections bactériennes. Quelques élevages en boîtes individuelles ont montré que l'absence de cannibalisme ne réduisait que très peu la mortalité. Nous avons donc préféré, pour les très jeunes larves, les élevages en boîtes collectives qui demandent un investissement de temps plus faible. Nous avons, par contre, élevé individuellement les larves extraites du sol et celles écloses en laboratoire dès qu'elles atteignaient l'âge de un mois. Nous avons utilisé des boîtes en polystyrol mesurant 43 × 43 × 16 mm, fermées par un couvercle bien ajusté mais non étanches. Selon une méthode adaptée de CHVALA, LYNEBORG et MOUCHA (1972), le fond de la boîte était recouvert de une ou deux couches de papier Kleenex humecté avec de l'eau ordinaire. La larve restait ainsi visible en permanence et les exuvies permettant de constater les mues étaient facilement retrouvées. Les larves ont été alimentées toutes les deux semaines (des repas plus fréquents n'étaient acceptés que par quelques individus), généralement avec des morceaux de larves de *Tenebrio molitor*. Elles étaient laissées pendant vingt-quatre heures en présence de la nourriture, puis transférées dans une boîte propre.

Après chaque période d'utilisation, les boîtes étaient lavées puis stérilisées dans une solution de Milton®. Elles étaient enfin rincées à l'eau distillée avant d'être réutilisées. Par la suite, nous avons stérilisé nos boîtes en les exposant à un rayonnement U.V.

Entre les périodes de nutrition, les élevages étaient maintenus en lumière atténuée et à des températures variables selon les saisons, comprises entre 5 et 20 °C. Nous avons à nouveau constaté que les jeunes larves, surtout, étaient victimes d'une infection apparemment bactérienne qui débutait au niveau du spiracle postérieur, puis progressait vers l'avant, le long des grands troncs trachéens, entraînant la mort en trois à six semaines. L'humidification du papier des élevages avec une solution aqueuse d'Auréomycine-HCl (10 mg/l) semble avoir diminué le taux d'infection, mais n'a pas empêché la mort des larves déjà atteintes.

Nous avons également observé des larves attaquées extérieurement par un mycélium. L'adjonction de 200 mg de Cycloheximide à chaque litre d'eau d'humidification a freiné l'extension de l'infestation sans sauver les individus déjà malades.

Malgré les traitements que nous avons appliqués, la prolifération de microorganismes dans le milieu humide nécessaire aux larves est, semble-t-il, la principale cause de mortalité en élevage individuel.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La mortalité dans les élevages

Pour ce calcul, nous sommes partis de la formule classique $S = P(1-K)^t$ où « S » est le nombre de survivants au temps « t », « p » le nombre d'individus dans la population initiale et « K » le taux de mortalité par unité de temps. De cette formule on peut tirer que $K = 1 - (S/P)^{1/t}$. Le mois a été choisi comme unité de temps, ce qui fait de « K » un taux de mortalité mensuel.

Environ 2000 larves ont été élevées à partir de l'œuf. Après le premier mois, pendant lequel 30 à 40 larves étaient groupées dans la même boîte, il en restait environ 200, qui ont été élevées individuellement à partir du deuxième mois. De celles-ci, 2 sont arrivées à la nymphose, après 32 mois. On a donc, pour le premier mois d'élevage, un taux de mortalité mensuel de $K = 0,9$ puis, pour les 31 mois suivants, de $K = 0,14$. De l'œuf à la nymphose, K prend la valeur de 0,19.

Pour mieux définir les valeurs du taux de mortalité dans les élevages, nous pouvons donner, à titre d'exemple, les taux calculés mois par mois pour trois séries de larves (tableau 1). Dans la série A, elles ont été élevées à partir de l'œuf. Dans les séries B et C, elles ont été extraites d'échantillons de sol prélevés au même endroit en août 1976 pour B et avril 1977 pour C. Toutes les larves avaient dépassé le stade 3 au moment de leur capture (fig. 1).

Pendant les deux premiers mois d'élevage, le taux de mortalité est très élevé en A, et atteint 0,75. Ensuite il diminue, et reste inférieur à 0,3. En B et C, ce taux est bas dès le départ, et reste généralement inférieur aux valeurs observées en A. Cela signifie clairement que, à stade de développement égal, les larves élevées à partir de l'œuf supportent moins bien nos méthodes d'élevage que les larves en provenance du terrain, entrées en élevage à un stade larvaire supérieur à 3. On constate aussi que les taux de mortalité sont plus bas en hiver, lorsque la température dans les élevages

TABLEAU I
Nombre de larves survivantes et taux de mortalité dans les élevages A, B et C

	1976												1977											
	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII						
Température d'élevage (°C)	15	15	15	15	5-10	5-10	5-10	5-10	5-10	5-10	15-20	15-20	15-20	15-20	15-20	15-20	15-20	15-20						
Elevage A																								
e: 7,7.76	S	65	16	13	11	9	7	5	4	4	3	1	0											
n: 266	K	0,76	0,75	0,19	0,15	0,18	0,22	0,29	0,20	0	0,25	0,65												
Elevage B																								
e: 29,8.76	S	13	13	12	12	12	12	12	12	11	9	8	6	5	4	3								
K	0	0,08	0	0	0	0	0	0	0	0,08	0,18	0,11	0,25	0,17	0,20	0,25								
Elevage C																								
e: 4,4.77	S																							
K		23	22	18	13	10	8	7	0,04	0,18	0,28	0,23	0,20	0,13										

e: Date d'entrée en élevage.
n: Nombre de larves à l'éclosion.
S: Nombre de larves survivantes à la fin du mois.
K: Taux de mortalité mensuel.

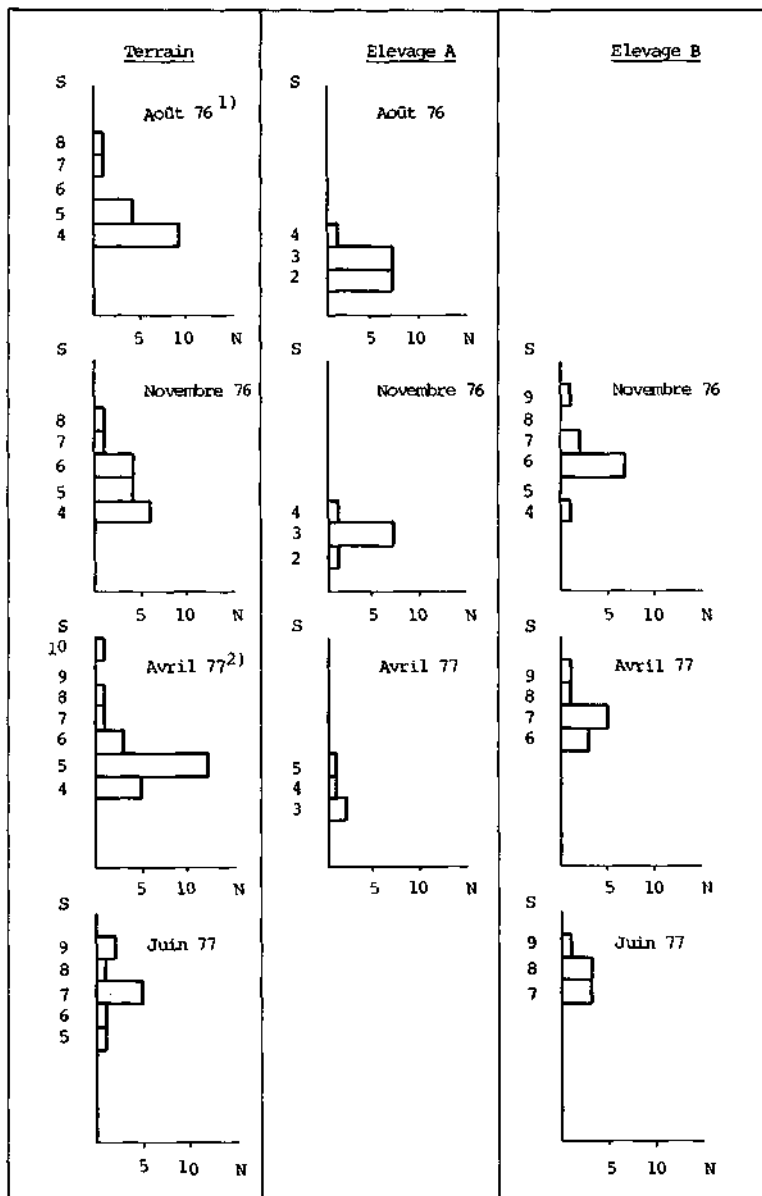


Fig. 1. Répartition des stades larvaires sur le terrain et dans les élevages A et B.
 S: Stade larvaire.
 N: Nombre de larves.
 1) Larves constituant l'élevage B.
 2) Larves constituant l'élevage C (voir texte).

est basse. Ces valeurs basses s'accompagnent d'un ralentissement de la croissance des larves.

Pour planifier des élevages ultérieurs, nous avons calculé combien de survivants on peut espérer pour différents taux de mortalité et pour des durées d'élevage de 12, 24 et 36 mois (tableau II). En 2 A, nous admettons une mortalité constante sur toute la durée de la vie larvaire. Dans ce cas, la population initiale sera 200, soit le nombre de larves issues d'une ponte moyenne. En 2 B, nous considérons que, pendant les deux premiers mois de vie larvaire, un taux de mortalité élevé, d'environ 0,7, ramène la population initiale à 20 larves, puis nous calculons le nombre de survivantes après 10, 22 et 34 mois. Ce sont ces chiffres qui correspondent le mieux aux conditions réelles d'élevage. Ils montrent, par exemple, que le taux de mortalité doit être inférieur à 0,15 si l'on veut, après deux ans d'élevage, avoir au moins une survivante parmi les 200 larves issues d'une ponte.

TABLEAU II

Nombre théorique de survivants « S » après le temps « t »,
calculé par $S = P (1 - K)^t$

K	A) P = 200			B) P = 20		
	t = 12	t = 24	t = 36	t = 10	t = 22	t = 34
0,2	13,7	0,9	0,1	2,1	0,1	0,0
0,15	28,4	4,0	0,6	3,9	0,6	0,1
0,1	56,5	16,0	4,5	7,0	2,0	0,6
0,05	108,1	58,4	31,6	12,0	6,5	3,5

P = population initiale

t = temps en mois

K = taux de mortalité mensuelle

A partir de considérations théoriques, et en utilisant le tableau II, on peut essayer d'estimer le taux de mortalité maximal dans les conditions naturelles. Comme point de départ, nous considérons que, pour maintenir à chaque génération un nombre constant d'individus dans une population, chaque couple de taons doit avoir au moins deux descendants qui parviennent au stade adulte et qui se reproduisent. Nous admettons, ensuite, que chaque femelle dépose en moyenne 250 à 350 œufs, dont éclosent au moins 200 larves. Pour tenir compte de la mortalité chez les nymphes et les adultes, on peut admettre que, parmi les larves au stade prépupal, une sur deux seulement donne un adulte qui se reproduira. Donc, pour maintenir une abondance constante dans une population d'adultes, on doit avoir, en moyenne, par couple d'imagos, 200 jeunes larves qui éclosent, 4 de celles-ci

qui parviennent à la nymphose et, enfin, 2 adultes de la nouvelle génération qui se reproduisent. Pour *H. bimaculata*, au Cachot, la durée de la vie larvaire semble être, en moyenne, de deux ans. D'après le tableau II, on voit que la population larvaire est réduite de 200 à 4 individus par un taux de mortalité constant de 0,15 pendant 24 mois, ou par un taux de 0,7 pendant 2 mois, puis par un taux compris entre 0,1 et 0,5 pendant les 22 mois suivants. Ces valeurs nous paraissent être des estimations acceptables des taux de mortalité qui existent dans les conditions naturelles.

La vitesse de croissance dans les élevages

Pour déterminer si, dans les élevages A et B, elle correspond à celle de la population naturelle, nous avons comparé, périodiquement, la distribution des stades larvaires dans ces élevages avec celle observée sur des larves provenant d'échantillons de sol. Ces échantillons ont été prélevés en bordure de la tourbière du Cachot, toujours dans la même station. Le résultat de cette comparaison est donné dans la figure 1, qui met en évidence les points suivants :

Au cours de toute la période étudiée, les larves de l'élevage B, prélevées en août 1976 sur le terrain, se développent plus rapidement que les larves de la population naturelle, du moins jusqu'en avril 1977. Ceci est normal car, en hiver, la température est plus basse sur le terrain que dans les élevages. Les larves de l'élevage A, provenant d'œufs éclos en laboratoire, grandissent toujours plus lentement que les larves de terrain, et ceci même en hiver.

En conclusion, nos méthodes d'élevage permettent une croissance plus ou moins normale des larves qui ont été récoltées sur le terrain alors qu'elles avaient dépassé le stade 3. Par contre, les larves élevées à partir de l'œuf ont toujours une croissance plus lente que les larves qui vivent dans des conditions naturelles.

CONCLUSIONS

L'élevage des larves d'*Hybomitra bimaculata* se heurte à deux principales difficultés. D'une part, le milieu d'élevage, obligatoirement très humide, est extrêmement favorable à une prolifération de bactéries qui finissent par porter atteinte aux larves. D'autre part, la croissance lente des larves de taons conduit à des durées d'élevage très longues pendant lesquelles un faible taux de mortalité suffit à amener l'extinction de la population. En abaissant la température d'élevage, on diminue la prolifération bactérienne et le taux de mortalité mais, alors, la vitesse de croissance est diminuée ou même nulle. Pratiquement, nous estimons que la température d'élevage optimale se situe vers 17 °C. L'utilisation permanente d'antibiotiques pour maîtriser la prolifération bactérienne est délicate, car il est difficile d'estimer l'effet du produit sur les larves. Finalement, le moyen le plus sûr pour freiner l'action des bactéries consiste à transférer fréquemment les larves dans des boîtes propres et stérilisées.

L'élevage à partir de l'œuf entraîne des difficultés supplémentaires. Les très jeunes larves sont, en effet, particulièrement sensibles aux attaques bactériennes et, d'autre part, nous n'avons, apparemment, pas trouvé une nourriture qui leur convienne parfaitement.

En conclusion, nous pensons que nos méthodes d'élevage conviennent pour des larves ayant dépassé le stade 3. Toutefois, en raison de leur croissance lente, les larves sont difficilement amenées jusqu'au dernier stade. L'élevage des larves depuis l'œuf jusqu'à la nymphose n'est pas impossible, mais il est lié à un gros investissement de temps.

Nos méthodes ont l'avantage de permettre l'observation permanente des larves et de faciliter la récupération des exuvies, dont l'étude est très utile. Elles comportent, en effet, la plupart des caractères nécessaires à l'identification de la larve et à la détermination de son stade de développement. L'analyse de ces caractères est réellement plus facile sur l'exuvie que sur l'individu entier, et nous estimons qu'il est utile d'élever toutes les larves que l'on veut identifier.

Remerciements

Je remercie très sincèrement Madeleine Auroi, ma femme, qui s'est occupée avec beaucoup de soin de mes élevages de larves.

Résumé

Une méthode permettant l'élevage et l'observation permanente des larves d'*Hybomitra bimaculata* est décrite. Les taux de mortalité mensuels ainsi que la vitesse de croissance obtenus avec cette méthode sont discutés.

Zusammenfassung

Es wird eine Methode für die Aufzucht und die ständige Beobachtung von *H. bimaculata* Larven beschrieben. Die damit erreichten monatlichen Mortalitätsraten, sowie die Wachstumsgeschwindigkeit werden diskutiert.

Summary

A method is described which allows the breeding and the permanent observation of *H. bimaculata* larvae. The monthly mortality rates and the growth rate obtained with this method are discussed.

BIBLIOGRAPHIE

- AUROI, C. — (1981). Le cycle vital d'*Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Diptera, Tabanidae) 1. L'oviposition et les œufs. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 54.
- CAMERON, A.E. — (1934). The life-history and structure of *Haematopota pluvialis* Linné (Tabanidae). *Trans. R. Soc. Edinb.* 58:211-250.
- CHVALA M. et JEZEK J. — (1969). Immature stages of five European *Hybomitra* species of the *bimaculata*- and *montana*-groups (Diptera, Tabanidae). *Folia parasitol. (Praha)* 16:329-347.
- CHVALA, M., LYNEBORG, L. et MOUCHA, J. — (1972). The Horse Flies of Europe. 499 pp., *Ent. Soc. Copenhagen*.
- JEZEK, J. — (1977). Keys to the last instar larvae and pupae of some European Tabanidae (Diptera). *Acta ent. bohemoslov.* 74:339-344.
- ROBERTS, R. H. — (1966). A technic for rearing the immatures stages of Tabanidae (Diptera). *Ent. News* (3):79-82.
- TESKEY, H. J. — (1969). Larvae and pupae of some Eastern North American Tabanidae (Diptera). *Memoirs of the ent. Soc. of Canada* 63:1-147.
- WYNIGER, R. — (1974). *Insectenzucht*. 368 pp., *Stuttgart* (Verlag Eugen Ulmer).
-

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

132/6

Le cycle vital d'*Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Dipt., Tabanidae) 1. L'oviposition et les œufs¹

CHARLES AUROI

Institut de Zoologie, Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel

The life cycle of Hybomitra bimaculata (MACQUART) (Dipt., Tabanidae) 1. Oviposition and eggs - The life cycle of *H. bimaculata* was studied in the peat bog of Le Cachot (altitude 1050 m, valley of La Brévine, Swiss Jura). During oviposition, which takes 30-60 minutes, *H. bimaculata* deposits 300-500 eggs on the underside of an inclined vegetative support. 90% of the egg masses are normally found 22 to 39 cm above water level. At the 27 oviposition sites under observation during 4 years, a mean of 0.35 egg masses/m²/year were deposited. Generally oviposition occurs in July. Under natural conditions the embryonic development lasts 10 days at a mean temperature of 16.4°C and 13 days at 13.2°C. According to the year 0-15% of the egg masses were parasitized by *Telenomus angustatus* THS. and *T. oophagus* MAYR.

Bien que *Hybomitra bimaculata* (MACQUART) soit une espèce commune dans les milieux humides et qu'elle possède une répartition géographique couvrant toute la zone paléarctique, sa biologie et son écologie sont mal connues. Dans le cadre d'une étude générale sur l'écologie des Tabanides d'une tourbière du Haut-Jura, nous avons concentré nos recherches sur cette espèce, ce qui nous a permis de préciser les détails de son cycle vital dans un milieu bien défini.

Dans la présente publication, nous commencerons l'étude de ce cycle en considérant les facteurs qui jouent un rôle dans l'oviposition et dans la maturation des œufs d'*H. bimaculata*.

LE MILIEU PROSPECTE

Nos recherches ont été effectuées dans la tourbière du Cachot et dans les prairies qui la jouxtent. Cette tourbière est située dans la vallée de la Brévine, à une altitude de 1050 m. Elle mesure environ 400 m de longueur, 300 m de largeur et se trouve surélevée de 2 à 5 m par rapport aux prairies à foin voisines. Elle est couverte en partie par une forêt de pin, discontinue en son centre où s'étend un tapis de Sphaignes. Celui-ci est creusé de dépressions peu profondes, les «gouilles», pleines d'eau tant que les précipitations ne font pas défaut. La périphérie de la tourbière porte les marques des anciennes exploitations de tourbe de chauffage: «murs» de tourbe nue hauts de 2 à 3 m, au pied desquels se trouvent souvent des «canaux» contenant de l'eau en permanence. Entre la tourbière et les prairies fauchées, il existe généralement une zone très humide, pouvant atteindre 20 m de largeur, non exploitée par les agriculteurs (fig. 1).

Le climat de la vallée de la Brévine est caractérisé par des précipitations abondantes et par une température annuelle basse, inférieure à celle que l'on

¹ Travail réalisé dans le cadre d'une thèse, avec l'appui du Fonds national suisse de la Recherche scientifique (crédit no 3.032.73)



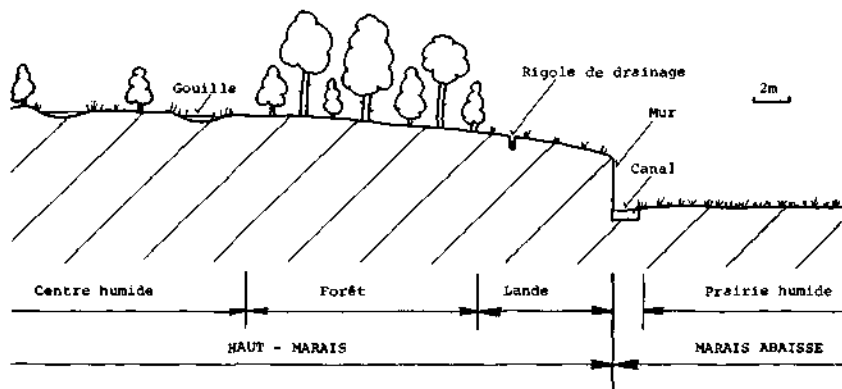


Fig. 1: Coupe schématique à travers la tourbière du Cachot.

pouvait attendre à cette altitude. Pendant les mois de juin et juillet, où l'oviposition d'*H. bimaculata* a lieu, la température de l'air descend parfois au-dessous de 0°C et monte souvent au-dessus de 25°C. L'amplitude de la variation quotidienne dépasse régulièrement 20°C.

Des renseignements plus complets sur la végétation, la faune entomologique et le climat de la tourbière sont donnés par MATHEY (1964, 1971) et AUROI (1975). Une étude faunistique des Tabanides du Cachot a été publiée par AUROI (1978).

METHODE

Dans une première phase, nous avons prospecté l'ensemble de nos terrains d'étude en notant sur une carte la position de chaque ponte de Tabanide. Ceci nous a permis de définir les zones où les pontes étaient les plus fréquentes. Cette donnée acquise, nous avons choisi un ensemble de stations jugées favorables qui ont été ensuite prospectées systématiquement, de 1973 à 1977, alors que des investigations moins régulières étaient poursuivies dans l'ensemble de la tourbière et des terrains voisins.

Nos prospections ont été menées de la manière suivante:

- Pendant la période de ponte (juin-août), nous avons visité les stations choisies tous les 2 ou 3 jours.
- Dans chaque station, nous avons marqué chaque nouvelle ponte et noté ses caractéristiques: nature du support, hauteur de la ponte au-dessus de l'eau, densité de la végétation, trace de parasitisme, caractères spéciaux.
- A chaque visite, nous avons non seulement recherché les nouvelles pontes, mais encore contrôlé l'état des pontes déjà marquées et noté le moment de leur éclosion.

Ainsi, nous avons acquis des données comparatives, d'année en année, sur l'abondance et la distribution des pontes. Au cours de ces recherches, nous avons pu observer quelques femelles en train de pondre et les capturer ensuite pour les

identifier avec certitude. Ceci nous a permis de reconnaître les caractères de la ponte d'*H. bimaculata*, seule espèce considérée dans la présente publication. En nous référant à ces caractères, nous avons constaté qu'environ le 95% des quelques 500 pontes que nous avons répertoriées étaient déposées par *H. bimaculata*. Nos identifications ont été confirmées par la capture des imagos à l'éclosion, à proximité immédiate des lieux de ponte. Sur les 90 individus capturés, 67 appartenaient à l'espèce *Hybomitra bimaculata*, 3 à des *Hybomitra* d'autres espèces et, enfin, 20 aux genres *Tabanus* et *Haematopota* dont les pontes peuvent être distinguées de celles du genre *Hybomitra*.

RESULTATS ET DISCUSSION

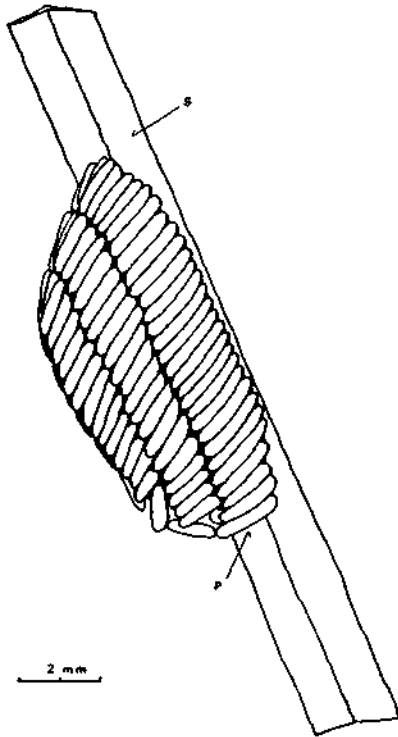
Comportement de ponte chez Hybomitra bimaculata

A huit reprises, en 1976, nous avons assisté au déroulement complet ou partiel de l'oviposition d'*H. bimaculata*. L'ensemble de nos observations peut se résumer comme suit:

Tout d'abord, la femelle vole au-dessus d'une surface d'eau, puis s'approche des rives et se pose sur un support, une tige ou une feuille oblique, «l'inspecte» en se déplaçant très peu, se suspend par ses pattes à la face inférieure, et continue son inspection. Si la feuille «ne convient pas», la femelle gagne une autre feuille et recommence son inspection. Selon les cas, la recherche d'un support adéquat a duré de quelques dizaines de secondes à quelques minutes. Ensuite, sans que le support définitivement choisi possède apparemment des caractéristiques particulières, la femelle se met à pondre. Elle est alors suspendue par les pattes à la face inférieure du support, le corps parallèle à celui-ci, et faisant donc un angle variable avec l'horizontale. Sans raisons visibles, la tête peut être dirigée vers la base ou vers le sommet du support. Dès ce moment, elle est peu craintive et se laisse approcher.

Les œufs sont déposés un à un, toutes les 5 à 10 secondes. Ils sont blancs, allongés, mesurant 2,1 à 2,4 mm de longueur et 0,4 à 0,5 mm de diamètre. Pour chaque œuf, la femelle replie son abdomen jusqu'à ce que les derniers segments de celui-ci fassent un angle obtus avec la surface du support, et expulse l'œuf dont l'extrémité vient se coller à la surface du support. Les premiers œufs, instables sur leur pointe, sont déposés sans ordre. Les œufs suivants sont appuyés contre les premiers par la femelle qui, pendant l'expulsion, fait un mouvement vers l'arrière avec son abdomen. Les œufs s'alignent alors régulièrement sur toute la largeur du support. Ils sont serrés les uns contre les autres, collés latéralement à leurs voisins et, par une de leur pointe, au support avec lequel ils forment un angle d'environ 90°. Dès qu'une certaine surface est recouverte d'une couche d'œufs, la femelle dépose sur celle-ci une seconde couche puis, finalement, une troisième. Les œufs de la deuxième couche sont légèrement inclinés, leur extrémité fixée étant plus proche de la femelle que leur extrémité libre. En effet, la ponte étant devenue plus haute, la femelle ne peut plus relever suffisamment son abdomen dirigé vers le support pour poser les œufs perpendiculairement à celui-ci. Elle se contente alors de poser l'extrémité de l'œuf qui commence à être expulsé, puis elle pousse son abdomen vers l'arrière, ce qui fait basculer l'œuf selon un angle qui augmente avec la distance jusqu'au support. Ainsi, les œufs de la troisième couche ont l'inclinaison la plus accentuée. La femelle continue sa ponte en prolongeant

Fig. 2: Ponte de *Hybomitra bimaculata*
(S: support, P: premiers œufs pondus).



simultanément chacune des couches. On a l'impression qu'avec l'extrémité de son abdomen, elle palpe le contour des œufs déjà déposés, puis qu'elle ajoute les suivants exactement dans les espaces libres. Ceci a pour conséquence de donner à la ponte terminée une forme extérieure très régulière (fig. 2).

La femelle interrompt de temps en temps son travail pour faire vibrer ses ailes sans se déplacer. De temps en temps également, son abdomen se contracte spasmodiquement, comme pour produire un déplacement interne des œufs.

La ponte dure au total de 30 à 60 minutes. Elle se termine sans autres signes préliminaires que la diminution de la fréquence de ponte. La femelle s'envole aussitôt. Les œufs, qui sont blancs au moment de la ponte, noircissent peu à peu et sont tout à fait noir brillant une à deux heures après avoir été pondus.

Un renseignement sur les stimuli qui agissent sur la femelle en train de pondre et déterminent la forme de la ponte est donné par l'expérience suivante: on laisse une femelle commencer sa ponte puis, lorsqu'on estime que la moitié des œufs sont pondus, on fait subir à l'axe de support, qui est une tige polygonale, une rotation d'environ 60° , de sorte que la ponte commencée ne se trouve plus exactement au-dessous du support. La femelle continue sa ponte sans qu'une discontinuité apparaisse, mais peu à peu les œufs sont à nouveau placés exactement au-dessous du support, et la ponte terminée est plus ou moins hélicoïdale.

Tabl. 1: Nombre d'œufs dans deux pontes de *Hybomitra bimaculata*.

Nombre d'œufs:				Dimensions:			
	Total	Couche 1	Couche 2	Couche 3	Long. mm	Larg. mm	Haut. mm
Ponte A	491	236	186	69	12	4	5
Ponte B	355	208	123	24	14	3	4

Le support de A était une tige d'*Eriophorum vaginatum*, celui de B une tige de *Carex canescens*.

Nous interprétons cela comme indiquant que la femelle tend à pondre ses œufs verticalement, au-dessous d'un support, mais qu'elle tend également à les appliquer le plus exactement possible aux œufs déjà pondus.

En nous référant à huit observations de femelles en train de pondre, et à huit autres pontes que nous avons trouvées avant qu'elles ne soient complètement noircies, nous constatons que les pontes ont lieu entre 10 h et 16 h 30, par des températures de l'air comprises entre 18 et 26 °C.

La forme générale des pontes de *H. bimaculata* est donnée par la fig. 2. La largeur de la ponte est variable, correspondant à celle du support. La longueur de la ponte dépend du nombre total d'œufs (tabl. 1).

Caractéristique des lieux de ponte

De l'examen d'environ 500 pontes, nous pouvons tirer les constatations suivantes:

a) Dans 90,3% des cas, une surface d'eau libre était présente immédiatement au-dessous de la ponte. Dans les autres cas, on trouvait de l'eau à moins de 50 cm. En 1976, année très sèche, nous avons trouvé des pontes au-dessus de tourbe humide, formant le fond de gouilles ou de canaux asséchés. La même année, nous avons observé des pontes déposées au-dessus de surfaces d'eau en grande partie cachées par une couche dense de feuilles mortes et sèches.

Pour essayer de déterminer quels stimuli permettaient aux femelles de *H. bimaculata* de reconnaître la présence d'eau, nous avons comparé la proportion de rayonnement solaire réfléchi par les surfaces d'eau avec celle que réfléchit la végétation des rives. Au-dessus de l'eau ou de la tourbe humide, 2 à 9% du rayonnement incident est réfléchi. Au-dessus de la végétation des rives, cette proportion atteint 14 à 23% (mesures effectuées à 40 cm de hauteur, entre 11 h et 12 h, avec un appareil sensible aux longueurs d'onde comprises entre 30 et 600 nm). La présence de pontes au-dessus d'eau cachée par des herbes sèches suggère que le rayonnement n'est pas le seul facteur détecté par les taons. Il est possible que l'augmentation de l'humidité de l'air produite par l'évaporation au-dessus d'une surface d'eau soit perçue. Toutefois, nos mesures n'ont pas permis de mettre en évidence cette augmentation.

b) Les pontes sont déposées sur la végétation qui se trouve au-dessus d'une surface d'eau. Au Cachot, le 63,6% du total des pontes se trouvait sur des

feuilles de *Carex rostrata*, le 15,8% sur des tiges de *Carex canescens*, le 5% sur des feuilles de cette même espèce, le 4,5% sur *Eriophorum vaginatum*, le 1,5% sur *Carex lasiocarpa* et, enfin, le 9,7% sur diverses autres espèces végétales.

Quelques pontes ont été trouvées sur des supports particuliers, par exemple une branche sèche de *Betula pubescens* ou une racine sortant d'un mur de tourbe, au-dessus de l'eau.

Du fait que les supports les plus fréquents correspondent aux végétaux les plus abondants à proximité des surfaces d'eau, nous pensons qu'ils ne sont pas choisis en fonction de l'espèce à laquelle ils appartiennent, mais plutôt en fonction de leur position et de leurs caractéristiques mécaniques, grandeur et rigidité surtout.

- c) Le 13,5% du total des pontes était déposé sur des supports verticaux, le 60,4% sur des supports peu inclinés (90-45° par rapport à l'horizontale), le 26,1% sur des supports très inclinés (45-0°).

Nous ignorons si nos chiffres révèlent un choix réel ou s'ils découlent simplement de l'inclinaison la plus fréquente des supports naturels.

- d) La hauteur moyenne au-dessus de la surface de l'eau à laquelle les pontes sont déposées varie selon la nature ou, plus exactement, selon la grandeur du support utilisé. En effet, si l'on considère trois types de support dont la grandeur moyenne est décroissante, feuilles de *C. rostrata*, tige de *C. canescens*, feuilles de *C. canescens*, on constate que la hauteur moyenne de ponte sur chacun de ces trois supports prend également des valeurs décroissantes (tabl. 2). Pour vérifier si la hauteur de ponte est réellement choisie par rapport à la hauteur maximale de la végétation présente, nous avons calculé le coefficient de corrélation entre la hauteur de chaque ponte et la hauteur totale moyenne des supports disponibles (= hauteur moyenne de la végétation) dans une surface d'environ 1 m² entourant la ponte (tabl. 3). La valeur élevée des coefficients de corrélation obtenus montre que cette hypothèse est vraisemblable.

Tabl. 2: Hauteur des pontes au-dessus de l'eau

Support:		1973	1974	1976
<i>C. rostrata</i> , feuille	h	36,3 cm	34,8 cm	38,9 cm
	Sh	12,7 cm	17,6 cm	12,6 cm
	n	58	69	158
<i>C. canescens</i> , tige	h	~ 15,0 cm	30,8 cm	33,3 cm
	Sh	- cm	14,3 cm	10,0 cm
	n	10	20	42
<i>C. canescens</i> , feuille	h	22,5 cm	24,7 cm	22,8 cm
	Sh	3,5 cm	9,9 cm	5,4 cm
	n	2	6	14

h: hauteur moyenne au-dessus de l'eau à laquelle sont déposées des pontes.

Sh: écart-type de «h».

n: nombre de pontes considérées.

Tabl. 3: Corrélation entre la hauteur des pontes et la hauteur totale des supports disponibles (1976).

Support	<i>C. rostrata</i>	<i>C. canescens</i> (tige)
Hauteur moyenne des pontes	41,7 cm	37,1 cm
Ecart-type	13,2 cm	9,1 cm
Hauteur totale moyenne des supports disponibles	58,8 cm	45,4 cm
Ecart-type	14,8 cm	8,4 cm
Coefficient de corrélation	0,77	0,67
Nombre de pontes observées	64	25

Pour déterminer quel rapport existe entre la hauteur de ponte «Hp» et la hauteur des supports disponibles «Hd», nous avons calculé l'équation de la droite de régression qui met en relation ces deux hauteurs. Pour *C. rostrata*, nous obtenons $H_p = 1,1 H_d - 26,1$; pour *C. canescens* $H_p = 1,6 H_d - 36,0$. Ces deux équations montrent que la hauteur de ponte n'est pas une fraction constante de la hauteur disponible mais que plus celle-ci est grande, plus la hauteur de ponte est proportionnellement élevée. Donc, lorsque la végétation est haute, les pontes se trouvent plus proches du sommet des plantes que lorsque la végétation est basse. Des observations de terrain montrent que la végétation la plus haute est généralement la plus dense. On peut supposer que les femelles recherchent, pour pondre, certaines conditions d'éclairage, de rayonnement ou encore une certaine abondance d'obstacles proches dans leur champ de vision. Ces conditions seraient réunies à une hauteur d'autant plus proche du sommet de la végétation que celle-ci est dense, ce qui expliquerait nos observations.

CREWE & WILLIAMS (1961) qui ont étudié, au Cameroun, les conditions de ponte de diverses espèces de Tabanides indiquent que, sur la végétation, les pontes sont déposées de préférence entre 30 et 60 cm de hauteur, ce qui correspondrait à la hauteur maximale à laquelle on trouve des surfaces inclinées. Cette conclusion ne paraît pas applicable aux cas que nous avons observés.

Tabl. 4: Relation entre la densité de la végétation et la proportion de pontes déposées.

	Classes			
	1 plantes isolées	2 densité faible	3 densité moyenne	4 densité forte
Distance entre les supports au niveau des pontes	20 cm	10-20 cm	5-10 cm	< 5 cm
Proportion de pontes déposées	6,4%	82,2%	11,4%	-

e) Nous avons défini quatre classes arbitraires de densité de la végétation dans les lieux de ponte, puis calculé la proportion du total des pontes que l'on trouve dans chacune des classes (tabl. 4). En considérant 202 pontes observées en 1973 et 1974, nous constatons que les lieux de ponte où la densité de la végétation est faible paraissent être préférés.

Nos observations montrent clairement que les pontes de *H. bimaculata* ne sont pas déposées au hasard sur les supports disponibles, mais les facteurs qui déterminent le choix du lieu de ponte sont apparemment multiples et interdépendants, de sorte qu'il est difficile de les étudier individuellement. On doit noter que les caractéristiques les plus constantes des lieux de ponte sont également celles qui sont nécessaires à la survie des œufs et des jeunes larves:

Les lieux de ponte sont des surfaces d'eau sur lesquelles tombent les jeunes larves dès leur éclosion, leur évitant une dessiccation à laquelle elles sont très sensibles.

Les supports de ponte sont ni trop souples, ni trop fins, de préférence inclinés. La résistance mécanique du support évite à la ponte de tomber à l'eau lors des orages et l'inclinaison favorise l'éclosion et la chute immédiate de la jeune larve dans l'eau. Autour des supports, la densité de la végétation est faible, de sorte que la ponte est protégée du rayonnement solaire direct tout en profitant de l'élévation de température qu'il produit.

Au Cachot, les stations susceptibles d'être des lieux de ponte sont les gouilles du haut marais, les rigoles de drainage, les canaux périphériques résultant de l'exploitation de la tourbe. Les gouilles sont trop souvent asséchées en été et les rigoles généralement trop étroites et trop profondes pour être des lieux de ponte adéquats. Ce sont donc les canaux qui représentent les stations les plus favorables et où, effectivement, est déposée la grande majorité des pontes.

Evolution des stations de ponte

Les canaux, stations de ponte les plus utilisées, résultent de l'exploitation artisanale de la tourbe. Ce mode d'exploitation est responsable de leur forme actuelle et de la structure de leurs rives. A l'origine, un canal est une fosse très régulière, longue de 4 à 5 m, large de 1,5 m et profonde de 1 m environ, adossée à la tourbière, au pied d'un rour de tourbe de 2 à 3 m de hauteur. Généralement, deux de ses côtés seulement constituent des rives au niveau du bas marais. Elles sont d'abord formées de tourbe nue, celle que le tourbier rejette au cours de l'extraction, en particulier la tourbe friable de surface. Ensuite, le canal subit des transformations progressives caractérisées par les étapes suivantes:

- Stade 1: Le canal vient d'être creusé. Ses rives sont formées de tourbe nue, sans végétation. L'absence de supports le rend impropre à être un lieu de ponte pour les Tabanides (fig. 3a).
- Stade 2: La tourbe de la rive, proche de l'eau, commence à être colonisée par quelques touffes de *Carex canescens*, d'*Eriophorum vaginatum* et par des Graminées. Il existe maintenant quelques supports isolés, et des pontes peuvent être déposées (fig. 3b).
- Stade 3: La rive, constituée de tourbe friable, rejetée lors du creusement du canal, s'affaisse un peu. Elle est envahie complètement par *C. canescens* surtout, mais aussi par les espèces existant au stade 2. La végétation forme une ceinture dense à proximité de l'eau, elle s'étend aussi

en arrière des rives, mais avec une densité beaucoup plus faible. Le canal est maintenant un lieu de ponte adéquat. Nous avons appelé «stations rives» les lieux de ponte dans lesquels seules les rives comportent des supports de ponte (fig. 3c).

Stade 4: L'affaissement de la rive continue et entraîne un comblement partiel du canal. Dans la zone peu profonde créée par l'affaissement, *Carex rostrata* s'installe. Grâce à cette espèce, qui pousse directement dans l'eau, le canal devient un lieu de ponte très favorable («station rives») (fig. 3d).

Stade 5: Le comblement du canal se poursuit. Dès que sa profondeur devient suffisamment faible, *C. rostrata* l'envahit complètement. C'est maintenant une «station surface», c'est-à-dire une station dans laquelle les supports de ponte occupent toute la surface d'eau. Tant que la prairie de *C. rostrata* est peu dense, le canal reste un lieu de ponte favorable. Il le devient de moins en moins lorsque la densité de la végétation augmente (fig. 3e).

Stade 6: Le comblement par la tourbe et les débris de végétaux qui tombent des rives se poursuit inéluctablement, et aboutit à la disparition du canal, qui n'est alors plus un lieu de ponte.

Parfois, les rhizomes entrelacés de *C. rostrata* retiennent à la surface des feuilles sèches et autres restes végétaux qui tombent dans l'eau du canal. Il se forme une couche qui peut masquer complètement la surface d'eau. Ainsi, avant son comblement complet, le canal est devenu impropre à servir de lieu de ponte (fig. 3f).

Les observations du Prof. W. MATTHEY (comm. pers.) permettent d'estimer qu'un canal passe du stade 1 au stade 3 en 15 ans environ, et du stade 3 au stade 4 en 10 ans environ. Personnellement, nous avons observé le passage du stade 4 au stade 5 en 3 ans.

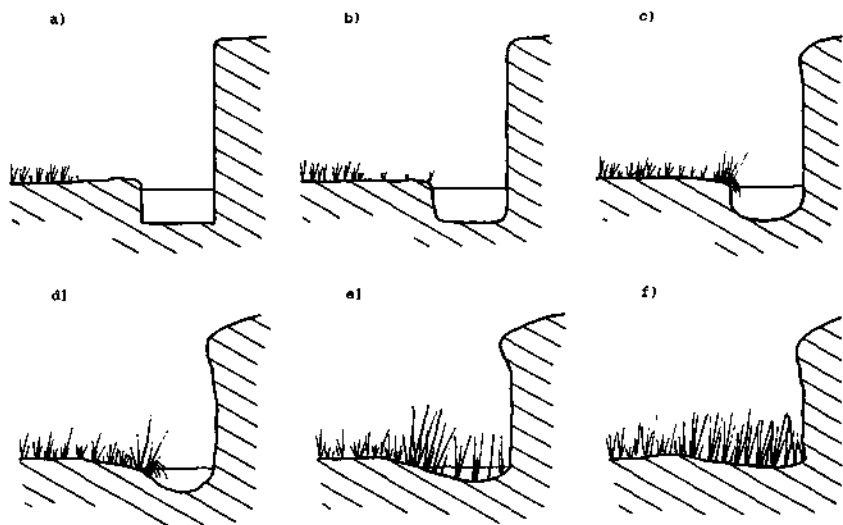


Fig. 3: Transformations successives d'un canal (explications dans le texte).

Comparaison des stations de ponte

Nous avons comparé les «stations rives» et les «stations surface» pour examiner si l'un ou l'autre type est plus favorable à la ponte des Tabanides. Nos observations ont porté sur 9 «stations rives» et 18 «stations surface». Trois dimensions de référence, communes aux deux types de stations, ont été choisies:

- 1) La surface totale, c'est-à-dire la surface d'eau libre de la station. C'est en fait la surface de ponte réelle des stations «surface».
- 2) La «surface des rives». Dans les stations «rives», la surface propre à recevoir des pontes correspond à la surface d'eau au-dessus de laquelle se trouve la végétation. Cette surface, large de 20 cm environ, suit le contour de la rive.
- 3) La longueur des rives. Nous n'avons considéré ici que les rives portant une végétation et non les murs de tourbe nus bordant les canaux.

Tabl. 5: Comparaison des stations «rives» et des stations «surface».

Stations considérées	Référence	Nombre de pontes
Stations "rives"	Surface totale	0,25 pontes/m ² /an
Stations "surface"	"	0,47 "
Ensemble des stations	"	0,35 "
Stations "rives"	Surface des rives	2,50 "
Stations "surface"	"	1,95 "
Ensemble des stations	"	2,12 "
Stations "rives"	Longueur des rives	0,39 pontes /m/an
Stations "surface"	"	0,50 "
Ensemble des stations	"	0,42 "

Les nombres moyens de ponte par unité de référence sont indiqués dans le tabl. 5. On constate qu'il n'y a pas de différences marquées entre les stations «rives» et les stations «surface». Ainsi, le nombre de pontes déposées en moyenne par année dans un canal ne change pas lorsque ce dernier évolue du stade 4 («rives») au stade 5 («surface»). Notre comparaison ne s'applique qu'à des stations favorables à la ponte, ce qui exclut les stations aux stades 2 et 6.

Le nombre de pontes par mètre de longueur de rive est intéressant, car les larves issues des pontes doivent, tôt ou tard, gagner la berge de la station de ponte, la nymphose et l'éclosion des imagos ayant lieu sur un sol nettement émergé, généralement à moins de 2 m de la rive. Le nombre de pontes par mètre de rive permet d'estimer la population initiale de larves qui alimente chaque m² de surface d'éclosion. Puisque nous avons, en moyenne, 0,42 ponte par mètre de rive et que chaque ponte contient environ 400 œufs, nous aurons par m² de surface d'éclosion, environ 84 jeunes larves. Connaissant la production annuelle d'adultes par m², nous pourrions estimer la mortalité pendant la vie larvaire.

Phénologie et abondance des pontes

Les données concernant l'abondance des pontes ont été recueillies dans 27 stations représentant une surface totale d'environ 120 m² et prospectées de 1973 à 1977.

Pour définir la période pendant laquelle les pontes sont déposées, nous avons porté, dans la figure 4 le nombre cumulé de pontes trouvées au cours de la saison et exprimé en % du nombre total. Ce graphe indique à chaque date la proportion des pontes déjà déposées. Il montre également que les pontes sont déposées, pour la plupart, pendant le mois de juillet. L'année 1976 fait exception: elle est caractérisée par des mois de mai et juin très chauds et secs, ce qui a entraîné une période d'oviposition précoce, située en juin.

Le nombre de pontes observé chaque année est variable (tabl. 6) et dépend surtout de l'abondance annuelle de la population. Les causes probables de variation de cette abondance seront analysées dans une publication ultérieure.

Tabl. 6: Comparaison des nombres annuels de ponte.

Année	1973	1974	1975	1976	1977
Nombre de pontes	82	92	4	236	11

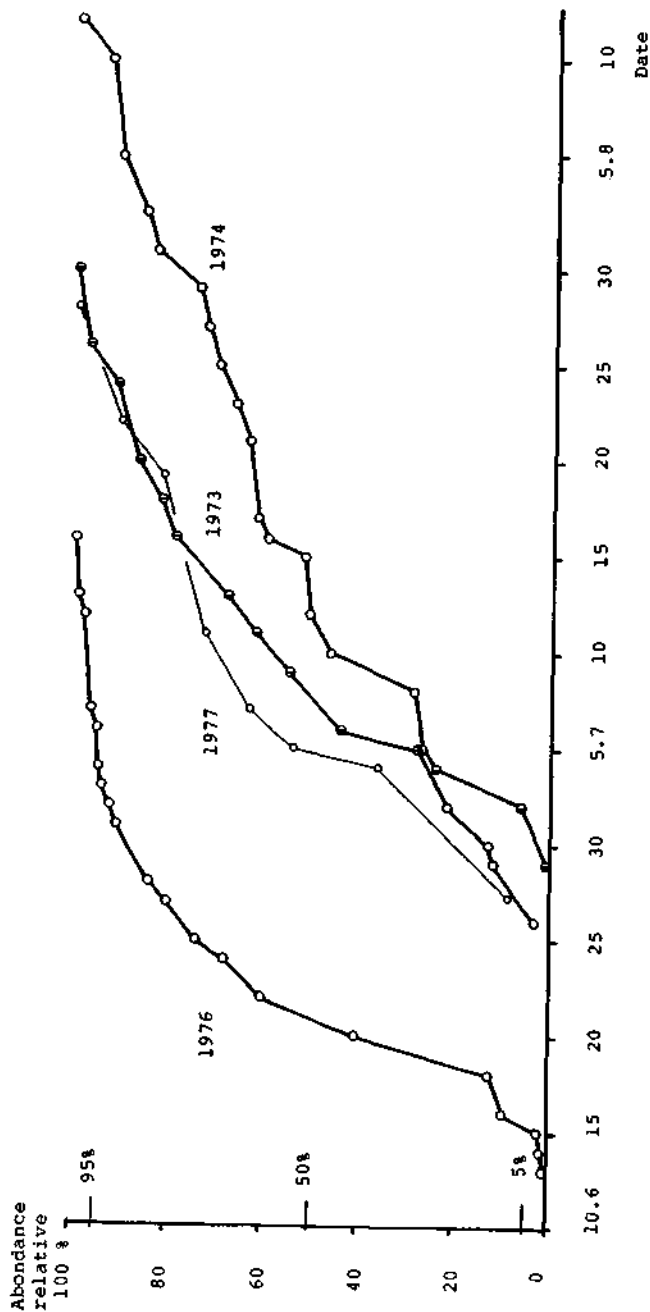
Durée d'incubation des pontes d'*Hybomitra bimaculata*

Nous avons obtenu une première estimation de la durée d'incubation en calculant le temps moyen qui s'écoule entre la découverte d'une ponte et le début de l'éclosion. Cette méthode est peu précise car les pontes n'ont pas été forcément découvertes immédiatement après leur dépôt et elles n'ont pas été examinées chaque jour. Pour limiter quelque peu les erreurs, nous avons admis que les durées d'incubation inférieures à 7 jours résultaient d'une découverte tardive de la ponte et nous n'en avons pas tenu compte dans nos calculs (tabl. 7). En 1976, on constate une durée d'incubation inférieure aux valeurs observées en 1973 et 1974. Ceci n'est pas surprenant car, en 1976, pendant la période d'oviposition, la température a été particulièrement élevée.

Tabl. 7: Durée moyenne d'incubation.

Année	1973	1974	1976
Durée moyenne d'incubation (jours)	12,4	12,2	9,6
Ecart-type	2,3	3,0	1,8
Nombre d'observations	37	77	138

Fig. 4: Pontes de *Hybomitra bimaculata* dans la tourbière du Cachot. A bondances relatives cumuées.



Tabl. 8: Durée d'incubation et température moyenne.

Ponte	Date de ponte	Date d'éclosion	Durée d'incubation (jours)	Température moyenne (°C)
A	11.6	24.6	13	13,3 / 13,4 *
B	12.6	24.6	12	
C	22.6	30.6	8	
D	24.6	3.7	9	
E	25.6	5.7	10	16,4
F	27.6	6.7	9	
G	27.6	8.7	11	16,1
H	27.6	7.7	10	
I	2.7	14.7	12	14,9
Moyenne			10,4	

* Température mesurée à l'intérieur de la ponte.

Pour préciser encore la durée d'incubation, et surtout pour déterminer sa valeur en fonction de la température, nous avons, en 1976, surveillé avec un soin particulier l'éclosion de 9 pontes pour lesquelles nous connaissions la date exacte à laquelle elles avaient été déposées. A quelques cm de quatre d'entre elles, nous avons installé des thermomètres électriques afin d'enregistrer, heure par heure, la température de l'air pendant toute la durée d'incubation. Nous avons même installé un thermomètre électrique miniature (diamètre 0,7 mm) à l'intérieur d'une ponte afin de vérifier si, en raison de sa couleur noire, la ponte absorbait le rayonnement et s'échauffait plus que l'air ambiant (tabl. 8).

Les températures de l'air étaient très variables au cours d'un cycle quotidien et les valeurs extrêmes dans l'ensemble de nos mesures étaient -4 et +33 °C. Pour donner une image du régime thermique auquel était soumise chaque ponte, nous avons calculé les fréquences avec lesquelles les températures horaires mesurées étaient distribuées (tabl. 9). On remarquera qu'à l'intérieur de la ponte on mesure la même valeur moyenne de température que dans l'air environnant. Toutefois, la distribution de fréquence montre que, dans la ponte, les classes extrêmes ont des valeurs plus élevées que dans l'air, ce qui est une conséquence de sa couleur foncée et de l'effet du rayonnement.

Les durées d'incubation que nous avons observées sont difficilement comparables avec les données de la littérature, qui sont toujours des valeurs obtenues en laboratoire, à des températures constantes. A titre indicatif, nous pouvons citer CAMERON (1930) qui donne une durée d'incubation de 10 jours à une température de 16 °C pour les œufs de *Haematopota pluvialis* L., WYNGER (1953) qui observe 9 jours d'incubation à 18 °C, 5 jours à 23 °C et 4 jours à 28 °C pour des œufs de *T. bromius* L., ROBERTS (1980) donne également les durées d'incubation à différentes températures de plusieurs espèces américaines.

Tabl. 9: Distribution de fréquence des températures horaires de l'air pendant l'incubation.

Classes de température	Fréquence (nombre d'heures)					
	Ponte:	A	A*	E	G	I
- 5 à - 0,1 °C		14 h	25 h			
0 à 4,9		68	65	13 h	8 h	4 h
5 à 9,9		42	27	40	59	59
10 à 14,9		30	32	45	66	88
15 à 19,9		53	37	40	41	67
20 à 24,9		52	43	64	30	50
25 à 29,9		50	48	37	45	22
30 à 34,9			8		11	
T. moyenne		13,3	13,4	16,4	16,1	14,9 °C
Durée d'incubation		13	13	10	11	12 j.

* Température mesurée à l'intérieur de la ponte.

Les auteurs cités ont généralement fait incuber les œufs étudiés dans un milieu où l'humidité relative était élevée, supérieure à 80%, et WYNGER (1953) indique qu'une humidité relative constante, inférieure à 70%, empêche le développement des œufs de *T. bromius*. Au Cachot, nous observons bien, pour certains jours, une humidité relative moyenne diurne (de 7 h à 19 h) inférieure à 50%. Chaque nuit, toutefois, l'humidité relative remonte à 100% en produisant une rosée importante, ce qui permet probablement aux œufs de récupérer l'eau qu'ils ont perdue pendant le jour.

Les parasites des œufs de *Tabanides*

Le parasitisme des œufs de *Tabanides* par les Hyménoptères est connu depuis longtemps. Ce sont les genres *Telenomus* (*Phanurus*) (Proct., *Scelionidae*) et *Trichogramma* (Chalc., *Trichogrammatidae*) qui sont le plus fréquemment cités.

SURCOUF (1924) signale l'action de *Telenomus tabanivorus* ASHMEAD et de *T. benefactor* CRAWFORD, sans indiquer l'importance de ce parasitisme. PARMAN (1928) expérimente l'introduction du parasite *Telenomus emersoni* GIRAULT au Texas, où il n'existe pas. Cette introduction produit une réduction marquée de la population de *Tabanus hyalinipennis* HINE. BOUVIER (1945) signale qu'en Suisse, le nombre d'œufs détruits par les Hyménoptères parasites est peu important. Dans une étude effectuée en Alabama, DUKES & HAYS (1971) indiquent l'importance du parasitisme des œufs de *Tabanides*. Au cours d'une saison, ils trouvent que le 14% des masses d'œufs est parasité. La proportion d'œufs attaqués par masse varie de 0 à 53%. Le parasite principal est *T. tabanivorus*.

Tabl. 10: Proportion de pontes parasitées.

Année	1973	1974	1975	1976	1977
Nombre de pontes observées	82	92	4	236	11
Nombre de pontes parasitées	13	12	0	0	0
Proportion de pontes parasitées	15,9%	13,0%	0	0	0

KONONOVA (1973) montre qu'en Ukraine les œufs de *Tabanus sp.* et d'*Hybomitra sp.* sont parasités par *Telenomus angustatus* THS. seulement, alors que les œufs de *Chrysops sp.* et d'*Haematopota sp.* sont parasités par *Trichogramma sp.* seulement. En mai, le 45% des œufs est parasité. Ensuite, cette proportion varie entre 50 et 64%. La proportion d'œufs parasités est généralement plus grande pour les pontes ne comportant que deux couches d'œufs. Lorsqu'il existe un nombre de couches plus élevé, seules les deux couches supérieures et les œufs périphériques sont, habituellement, parasités, car la tarière du parasite n'atteint pas les œufs centraux. Les taux de parasitisme anormalement élevés qui sont rencontrés parfois indiquent que les œufs ont été parasités pendant l'oviposition du Tabanide.

Au Cachot, nous n'avons pas étudié de manière intensive le parasitisme. Pour obtenir tout de même une estimation de son importance, nous avons examiné soigneusement, sur le terrain, chaque ponte de Tabanides en cherchant, sur les œufs, les ouvertures circulaires qui prouvent l'éclosion d'un parasite (fig. 5 et tabl. 10). Cet examen a été répété à intervalles réguliers et poursuivi, après l'éclosion des larves de Tabanides, pour ne pas omettre les éclosions tardives de parasites. Quelques parasites ont été capturés à l'éclosion sur le terrain. Nous en avons

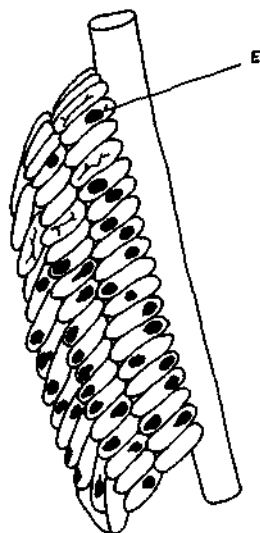


Fig. 5: Ponte de *Hybomitra bimaculata* portant des traces de parasitisme par *Telenomus sp.* (E: ouverture produite par l'éclosion d'un parasite).

également obtenus à partir de pontes incubées en laboratoire. Ceci nous a permis d'observer des éclosions, des accouplements et des pontes. Tous les parasites que nous avons capturés provenaient de *H. bimaculata*. Il s'agissait de *T. angustatus* (= *tabani* MAYR) et *T. oophagus* MAYR.

L'absence de parasitisme dans nos observations de 1975 et 1977 n'a pas grande signification, vu le faible nombre de pontes. En 1976, elle est par contre surprenante. Il faut signaler qu'en 1976, le 95% des pontes ont été déposées avant le 5 juillet et qu'en 1973 et 1974, c'est seulement à partir du mois d'août que se sont produites les éclosions de parasites. Dans les quelques cas où nous avons observé ces dernières, elles se sont produites 19 à 20 jours après que l'œuf de l'hôte ait été pondu. Cela signifie que les parasites accomplissent leur développement complet, de l'œuf à l'adulte, en moins d'un mois et que les premiers adultes de la saison pondent leurs œufs environ 1 mois avant que l'on constate les éclosions massives. Si, en 1976, les parasites sont apparus à la même époque qu'en 1973 et 1974, ils n'ont pu parasiter qu'une faible proportion des pontes, ce qui expliquerait notre résultat.

L'examen des parasites en train de pondre, en captivité, nous a permis de répéter les observations de KONONOVA (1973): La courte tarière des femelles leur permet de parasiter uniquement les œufs externes de la ponte de Tabanides. Ainsi, on peut admettre que la proportion d'œufs parasités par ponte ne dépasse pas 50%. Ceci correspond bien aux résultats des auteurs que nous avons cités.

De ces considérations, il résulte que, au Cachot, pendant la durée de notre étude, la proportion totale d'œufs parasités n'a pas dépassé 8%, puisque la proportion maximale de pontes parasitées était 15,9%. Nous pouvons en conclure que, dans le milieu que nous avons étudié, le parasitisme des œufs ne produit pas une réduction significative de la population de Tabanides.

Remarque finale

Au Cachot, comme dans la plupart des tourbières jurassiennes, les stations de ponte utilisées actuellement pour *H. bimaculata* résultent généralement d'une intervention humaine et l'évolution naturelle du milieu les fait progressivement disparaître. Paradoxalement, la mise sous protection d'une tourbière et l'arrêt de l'exploitation de tourbe réduisent très sévèrement la surface des lieux de ponte. Par un aménagement de la zone protégée, on pourrait garantir la persistance de surfaces d'eau. Toutefois, la sauvegarde d'un Tabanide n'est sans doute pas un bon argument pour justifier cet aménagement!

REMERCIEMENTS

Nous remercions sincèrement le Dr F. BIN, de Perugia, qui a bien voulu identifier les hyménoptères parasites des pontes d'*H. bimaculata*.

BIBLIOGRAPHIE

- AUROI, CH. 1975. Etude comparative de quelques associations végétales dans la tourbière du Cachot: caractères microclimatiques et phénologie. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 98: 125-148.
AUROI, CH. 1978. Les Tabanides (Diptères) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). 1. systématique et méthodes de capture. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 101: 27-44.

- BOUVIER, G. 1945. *Les tabanides de la Suisse*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 19: 409-466.
- CAMERON, A. E. 1930. *Oviposition of Haematopota pluvialis Linné*. Nature 126: 601-602.
- CREWE, W. & WILLIAMS, P. 1961. *The bionomics of the Tabanid fauna of streams in the rain-forest of the southern Cameroons. I. - Oviposition*. Ann. trop. Med. Parasit. 55: 363-378.
- DUKES, J. C. & HAYS, K. L. 1971. *Seasonal Distribution and Parasitism of Eggs of Tabanidae in Alabama*. J. Econ. Ent. 64: 886-889.
- KONONOVA, S. V. 1973. *(Contribution to the study of the Telenomus Hal. [Hym. Scelionidae] parasitic on Tabanidae [Dipt.] in the Donets valley, Ukraine, URSS.)* Vest. Zool. 2: 87-89 (En russe).
- MATHEY, W. 1964. *Observations écologiques dans la tourbière du Cachot*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 87: 103-135.
- MATHEY, W. 1971. *Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura*. Revue suisse Zool. 78: 367-536.
- PARMAN, D. C. 1928. *Experimental dissemination of the Tabanid egg parasite Phanurus emersoni Girault (Scelionidae) and biological notes on the species*. U.S. Dept. Agr. Cir. 18, 6 pp.
- ROBERTS, R. H. 1980. *The effects of temperature on the duration of oogenesis and embryonic development in Tabanidae (Diptera)*. J. Med. Entomol. 17: 8-14.
- SURCOUF, J. M. R. 1924. *Les Tabanides de France et des pays limitrophes*. Encyclopédie entomologique V. Lechevalier, ed. Paris, 261 pp.
- WYNIGER, R. 1953. *Beiträge zur Ökologie, Biologie und Zucht einiger europäischer Tabaniden*. Acta trop. 10: 310-347.

(reçu le 23 janvier 1981)

932/7

**Le cycle vital d'*Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Dipt., Tabanidae).
II. Les larves et leur développement¹**

CHARLES AUROI
Institut de Zoologie, Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel

The life cycle of Hybomitra bimaculata (MACQUART) (Dipt., Tabanidae) II. Larvae and larval development - The larval life of *H. bimaculata* was studied in the laboratory and in the peat bog of Le Cachot (Altitude 1050 m, valley of La Brévine, Swiss Jura). In the natural habitat of Le Cachot, the larval life lasts generally 2 years and includes 10 instars. The first 6 instars are recognizable by the length of the tentorial rods and by the number of black bodies in Graber's organ. Early instar larvae are semi-aquatic. Fourth to tenth instar larvae live between 0 and 5 cm below the surface of wet peat soils which are rich in partially decomposed vegetals and which comprise a dense network of roots. The larval living sites are most frequently found in the embankments of drains, very close to the oviposition sites, i. e. near the water-line. The density of the larvae was therefore not expressed as larvae/area but as larvae/m of embankment. A maximum of 95 larvae/m was observed.

Dans le cadre d'une étude générale sur l'écologie des Tabanides d'une tourbière du Haut-Jura, nous avons concentré nos recherches sur l'espèce *Hybomitra bimaculata*, dont les lieux de ponte, les gîtes larvaires et les lieux d'éclosion étaient bien délimités. Dans une première publication (AUROI, 1981a) traitant de l'oviposition et des œufs, nous avons brièvement décrit le milieu où se sont déroulées nos recherches: la tourbière du Cachot, dans la vallée de La Brévine, altitude 1050 m. Sans reprendre les détails de cette publication, nous rappellerons que les œufs d'*H. bimaculata* sont généralement déposés sur des herbes, au-dessus d'une surface d'eau libre. Au Cachot, les lieux de ponte sont surtout des «canaux» résultant de l'exploitation, actuellement interrompue, de la tourbe de chauffage. Ces canaux sont des fosses de 4 à 5 m de longueur, 1,5 m de largeur et 1 m de profondeur, creusées à l'origine dans de la tourbe nue. Par la suite, le canal se remplit d'eau et, à partir des rives, il est progressivement colonisé par la végétation (*Carex canescens* L., puis *Carex rostrata* STOCKES surtout). Les berges des canaux s'affaissent peu à peu et sont régulièrement inondées après de fortes précipitations. Ce milieu très humide est favorable aux larves semi-aquatiques d'*H. bimaculata*.

Dans la présente publication, nous considérons la vie larvaire, de la sortie de l'œuf jusqu'au dernier stade larvaire précédant la nymphose.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons élevé en laboratoire des larves de *H. bimaculata* selon une méthode décrite précédemment (AUROI, 1981b). Pour caractériser les stades successifs, nous avons, chaque fois qu'une larve de nos élevages muait, mesuré sur l'exuvie la longueur de la baguette tentoriale et la longueur totale du squelette

¹ Travail réalisé dans le cadre d'une thèse, avec l'appui du Fonds national suisse de la Recherche scientifique (crédit no 3.032.73)



céphalique (fig. 1). Nous avons également, sur la larve qui venait de muer, mesuré la longueur totale approximative en semi-extension et compté le nombre de corps noirs dans l'organe de Graber.

En raison des difficultés d'élevage, nous n'avons pas été à même de définir l'ensemble des stades sur un lot unique de larves élevées de l'œuf à la nymphose.

Nous avons, par conséquent, procédé de la manière suivante: les premiers stades ont été définis sur des larves élevées à partir de l'œuf. Nous avons ensuite récolté et élevé, au moins jusqu'à la prochaine mue, des larves de terrain, en déterminant leur stade à l'entrée en élevage d'après les données obtenues avec les larves précédentes. Régulièrement, au cours de l'année, nous avons récolté et élevé de nouvelles larves de terrain dont les stades étaient de plus en plus avancés au moment de leur capture. Finalement, le dernier stade a été déterminé d'après des exuvies larvaires que nous avons trouvées sur le terrain, au-dessous des exuvies nymphales fichées dans le sol.

La méthode que nous avons utilisée présente l'avantage de caractériser les stades larvaires par des larves qui ont passé la plus grande partie de leur vie dans des conditions naturelles. Nous n'avons, en effet, considéré chez chaque larve que les deux premières mues accomplies en captivité puisque parfois, après une période d'élevage prolongée, une mue n'est pas suivie d'une augmentation de taille évidente.

Parallèlement à nos élevages, nous avons cherché des larves sur le terrain, pour déterminer leur stade et leur position à différents moments de l'année. Dans ce but, nous avons prélevé des échantillons de sol dans la zone comprenant les

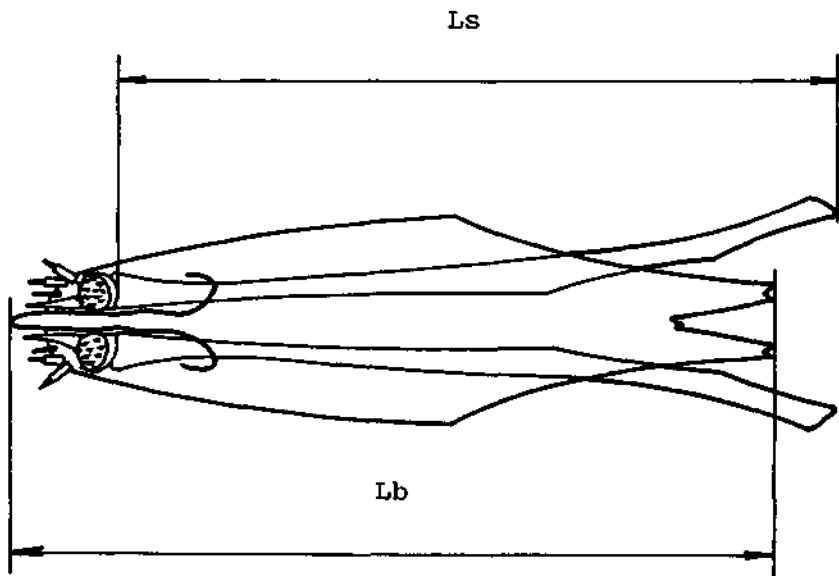


Fig. 1: Dimensions du squelette céphalique d'*H. bimaculata* mesurées pour définir le stade larvaire (vue dorsale).

Lb: longueur de la baguette tentoriale.

Ls: longueur totale du squelette céphalique.

lieux de ponte (rives de canal) et les lieux d'éclosion des imagos (en général à moins de 1,4 m de ces rives). Chaque prélèvement mesurait environ 20 x 20 cm, avec une épaisseur de 10 cm. Quelques échantillons prélevés à des profondeurs supérieures à 10 cm ne contenaient pas de larves de Tabanides. Précisons que ce que nous appelons «sob» est en réalité une couche de tourbe avec la végétation qu'elle supporte, couverture dense de Cypéracées près de l'eau; Sphaignes, mousses et Cypéracées dispersées, en retrait de la berge. L'appareil racinaire des Cypéracées peut être très développé et former un feutrage dense, mêlé à des feuilles mortes partiellement décomposées. Dans toute la zone prospectée, le squelette minéral du sol était absent.

Lorsque l'échantillon était formé de matériel compact et résistant, les larves ont été extraites par un extracteur de Tullgren. Dans les cas où l'échantillon était peu résistant et constitué surtout par des végétaux morts partiellement décomposés, nous avons extrait les larves par flottation dans de l'eau et tri à la main. Nous avons en effet constaté que les larves de taons semi-aquatiques flottent dans l'eau ordinaire. Il suffit donc de désagréger, par petites portions, l'échantillon de sol dans de l'eau et de recueillir les larves qui montent à la surface. Cette méthode est inefficace pour chercher les larves d'espèces terrestres (*Tabanus bromius* L., *T. sudeticus* ZELL. et *Haematopota pluvialis* (L.), par exemple) qui ne flottent pas. D'autre part, il arrive également, mais rarement, qu'une larve de *H. bimaculata* ne flotte pas.

Les larves récoltées ont été péniblement identifiées par les clés de CHVALA & JEZEK (1969) et JEZEK (1977). Notre identification a été confirmée par le fait que, dans nos lieux de prélèvement, nous avons capturé à l'éclosion une grande majorité d'imagos appartenant à l'espèce *H. bimaculata*. Les quelques autres imagos capturés appartenaient à des genres ou des espèces dont les larves se distinguent bien de notre espèce principale.

Les enregistrements de température effectués sur le terrain ont été réalisés avec un appareil Schenk, type STB 63.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les stades larvaires de H. bimaculata

Les caractéristiques de chaque stade larvaire de *H. bimaculata* sont indiquées dans le tableau 1. La définition de certains stades nécessite quelques commentaires:

- Stade 1: Sa durée est très courte, elle n'excède pas, généralement, quelques dizaines de minutes. La première mue a donc lieu très peu de temps après l'éclosion. A ce premier stade larvaire, le squelette céphalique est rudimentaire et reconnaissable à son ovirupteur. Il ne peut pas être caractérisé par les paramètres utilisés pour les stades suivants.

La plupart des auteurs qui ont étudié des larves de Tabanides (MARCHAND, 1920; PHILIP, 1931; CAMERON, 1934; NIESCHULZ, 1935) considèrent comme premier stade celui que nous décrivons ici. Par contre, ROBERTS & DICKE (1964) considèrent que la première exuvie ne présente pas les caractères habituels d'une exuvie et qu'elle est à rattacher plus à une structure de l'œuf qu'à une mue interstadiale.

Tabl. 1: Caractéristiques des stades larvaires de *Hybomitra bimaculata*.

<i>Hybomitra bimaculata</i>					
Stade larvaire	Nombre de corps noirs	Baguette tentoriale		Taille	
		Longueur moyenne (mm)	Ecart-type	Moyenne (mm)	Ecart-type
1	2	-	-	-	-
2	2	0,58	0,03	2,5	-
3	4	0,76	0,08	4,7	0,8
4	6	1,18	0,13	7,6	1,2
5	8	1,60	0,16	9,9	1,5
6	10	1,98	0,13	13,3	2,0
7	2-12	2,40	0,21	15,6	2,0
8	2-12	2,80	0,22	19,2	2,8
9	2-12	(3,15)	-	-	-
10	2-12	3,54	0,18	-	-

Le nombre de corps noirs et la taille ont été déterminés au début de chaque stade larvaire. La longueur de la baguette tentoriale a été mesurée à la fin de chaque stade.

- Stade 9: Ce stade n'ayant été observé avec certitude chez aucune larve de nos élevages, nous l'avons défini par interpolation entre les stades connus 8 et 10, en admettant une relation linéaire entre le stade et la longueur de la baguette tentoriale.

D'après nos observations, on peut reconnaître facilement les 6 premiers stades en considérant simultanément le nombre de corps noirs et la longueur de la baguette tentoriale. Par contre, les stades suivants ne peuvent être déterminés avec certitude, car le nombre de corps noirs n'est pas défini et la longueur de la baguette tentoriale varie dans des plages qui, d'un stade à l'autre, se recoupent partiellement. L'élimination irrégulière des corps noirs que nous constatons à partir du stade 6 est signalée à partir du stade 5 chez *Tabanus lineola* FABR. (espèce américaine) par ORMINATTI & HANSENS (1974).

Sur les larves vivantes, de stade supérieur à 4, il est difficile de distinguer et de mesurer la longueur de la baguette tentoriale «Lb». La longueur totale du squelette céphalique «Ls» est par contre mieux visible. Pour faciliter la détermination du stade larvaire, nous avons calculé la droite de régression qui relie «Lb» à «Ls». Nous obtenons $Lb = 0,92 Ls$ avec un coefficient de corrélation entre Lb et Ls égal à 0,99.

Vitesse de croissance et durée de la vie larvaire, au Cachot

Dans une série d'échantillons de sol prélevés d'août 76 à juin 77, nous avons estimé comment varie la proportion des différents stades larvaires, au cours d'un cycle annuel (fig. 2). Précisons qu'en 1976, 90% des pontes d'*H. bimaculata* ont été

déposées entre le 15 juin et le 3 juillet. L'éclosion des œufs se produit après une durée d'incubation de 8 à 13 jours. En 1977, 90% des adultes sont éclos entre le 1^{er} et le 27 juin. L'année 1976 a été très favorable pour les Tabanides et nous avons observé une grande abondance de pontes. On peut donc en déduire que la figure 2 correspond principalement à des larves écloses en juillet 1976. On constate qu'à la fin de l'automne, la plupart des larves ont atteint les stades 4 à 6. Pendant l'hiver la croissance est faible et, au printemps (4.4.77), c'est le stade 5 qui est le plus fréquent. En juin, pendant la période d'éclosion des imagos, les larves, pour la plupart, se trouvent au stade 7 et ne pourront se nymphoser qu'en 1978, après une vie larvaire de 2 ans. Il n'est pas sûr que certaines larves parviennent à accomplir leur croissance complète en une année car il est probable que les larves de stades 9 et 10 trouvées en juin 1977 proviennent d'œufs pondus en 1975 ou même en 1974. La présence, en juin, de larves n'ayant pas dépassé le stade 5 permet en effet de supposer qu'une durée de vie larvaire atteignant 3 ans est vraisemblable, dans certains cas.

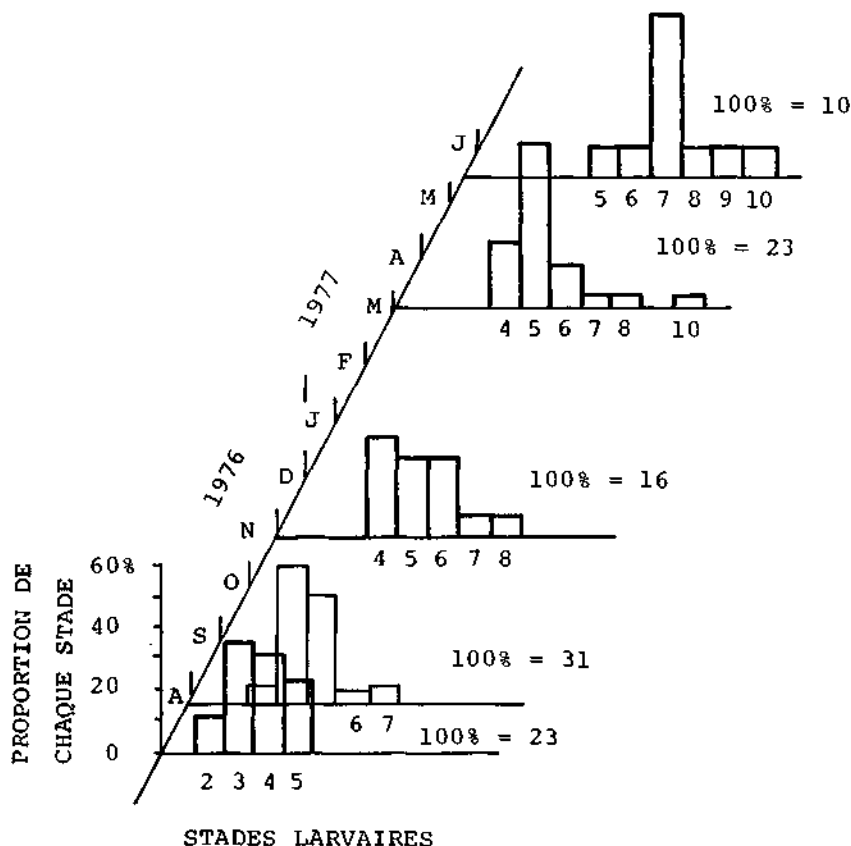


Fig. 2: Proportion des différents stades larvaires d'*H. bimaculata* dans la tourbière du Cachot, de août 1976 à juin 1977.

Localisation des larves en fonction de leur stade de développement

L'analyse de la répartition des larves dans les échantillons de sol, de même que des observations directes sur le terrain, nous ont permis de décrire partiellement les déplacements que les larves d'*H. bimaculata* effectuent au cours de leur vie, considérée stade après stade.

- **Stade 1:** Il dure quelques minutes seulement. La larve qui vient d'éclore rampe sur la ponte ou sur son support, puis elle tombe dans l'eau (ou sur le sol) où elle effectue sa première mue. La plupart des œufs d'une ponte éclosent simultanément en quelques minutes et on observe alors plusieurs centaines de larves à la surface de l'eau.
- **Stade 2:** Les jeunes larves nagent à la surface de l'eau jusqu'à ce qu'elles trouvent un support solide. Elles rampent ensuite le long de celui-ci, généralement en s'enfonçant sous l'eau. Une heure environ après l'éclosion, toutes les larves ont disparu mais on les retrouve sur des végétaux immergés (algues filamenteuses, verticilles d'utriculaire, etc.).
- **Stades 2 à 5:** Quelques jours après l'éclosion, les jeunes larves émergent et s'installent parmi les feuilles mortes de *Carex canescens* et *Carex rostrata* qui, de la berge, pendent dans l'eau. Entre ces feuilles nombreuses, posées les unes sur les autres, les larves trouvent des conditions idéales. Elles sont à l'abri de la lumière, elles peuvent chercher une humidité adéquate en se rapprochant plus ou moins (0 à 10 cm) de la surface de l'eau, enfin, elles peuvent se nourrir des nombreux Oligochètes qui occupent le même habitat.
- **Stades 4 à 6:** Au cours de l'automne de leur première année d'existence, les larves quittent peu à peu les feuilles mortes pendantes pour gagner le sol, au pied des *Carex* qui forment une zone très dense, de 20 cm de largeur environ, directement en bordure de la surface d'eau. Ce «sol» est, en réalité, un mélange de feuilles mortes partiellement décomposées, de rhizomes de *Carex* et, parfois, de Sphaignes, le tout reposant sur de la tourbe détrempée.

En automne, l'élévation du niveau de l'eau produit une immersion quasi totale des feuilles entre lesquelles se trouvaient les larves en été. Cela pourrait expliquer leur déplacement vers le sol.

Les larves passent leur premier hiver dans les lieux qu'elles ont atteints en automne, c'est-à-dire en général à moins de 20 cm de la rive. Leur croissance hivernale est lente.

- **Stades 5 à 7:** Au printemps, lorsque la température du sol remonte, la vitesse de croissance et l'activité des larves augmentent. Tout en restant près de la surface du sol, en général à moins de 5 cm de profondeur, les larves peuvent s'éloigner des rives, jusqu'à 1 m environ. Ce déplacement pourrait être provoqué par le niveau de l'eau très élevé au moment de la fonte des neiges qui entraîne généralement une inondation des rives.
- **Stades 8 à 10:** Les larves qui, pour la plupart, atteignent le stade 7 au mois de mai, continuent leur croissance au cours d'un deuxième été d'existence. Elles se trouvent alors plus ou moins près des rives, selon l'humidité du sol à proximité de celles-ci. Nous savons peu de choses au sujet des larves de stades supérieurs mais il est vraisemblable que la plupart des larves passent leur deuxième hiver au stade 9, très près de la rive.

Les larves de stade 10 entrent en nymphose de la mi-mai à la mi-juin, dans des zones moins humides que les gîtes larvaires mais toujours près de ceux-ci. En 1976 et 1977, dans l'ensemble des stations prospectées, 85% des lieux de nymphose se trouvaient à moins de 1,4 m des rives d'un canal. Nous ignorons à quel moment les larves atteignent leurs lieux de nymphose et quand se produit la dernière mue larvaire. Notons que, dans un cas, nous avons trouvé deux exuvies larvaires à proximité d'une nymphe. La dernière mue larvaire s'était donc produit sur les lieux de la nymphose.

Facteurs abiotiques affectant le déplacement des larves

Des observations effectuées en laboratoire ont montré, chez les très jeunes larves de *H. bimaculata* des comportements bien définis:

Immédiatement après leur éclosion, les larves ont une tendance très nette à descendre. Elles rampent toujours en descendant le long du support de ponte, puis elles s'enfoncent sous l'eau ou dans le sol. Ce déplacement peut provenir aussi bien d'un phototactisme négatif que d'un géotactisme positif.

Quatre jours après l'éclosion, les larves montrent une tendance à monter et elles quittent le sol dans lequel elles étaient à l'obscurité. Ce mouvement paraît correspondre plus à un géotactisme négatif qu'à un phototactisme positif puisque les larves occupent toujours la partie la plus haute des bocaux d'élevage transparents, même si celle-ci porte un couvercle opaque.

Une expérimentation sur des larves de stades 4 à 8 nous a montré que l'indifférence à la lumière ou l'éventuel phototactisme positif des larves de stade 2 n'était que provisoire: au-delà du stade 4, le phototactisme négatif est évident. Ce changement de comportement par rapport à la lumière avait déjà été signalé. MARCHAND (1917) le situe entre les stades 1 et 2 chez *Chrysops callidula*, CHVALA *et al.* (1972) entre les stades 2 et 3, en général.

Les larves de stades supérieurs à 4 cherchent à satisfaire simultanément leur besoin d'obscurité, d'humidité élevée et enfin leur thigmotactisme positif. Cela est possible dans le sol humide qui constitue les berges d'une pièce d'eau. Dans le milieu que nous avons étudié, ces berges sont régulièrement inondées lors de fortes précipitations et à la fonte des neiges. On peut se demander comment se comportent les larves qui sont alors complètement immergées et privées de leur respiration aérienne par le siphon anal. Pour étudier ce comportement, nous avons immergé des larves dans de l'eau contenant des taux d'oxygène dissous variables (mesure avec une sonde à oxygène «Orbisphère Laboratories, Genève», modèle 2603). Lorsque ce taux se situe au-dessus de 4 mg/l (à 16 °C), la larve reste immobile, totalement immergée, pendant au moins 1 h (nous n'avons pas expérimenté plus longtemps). Lorsque le taux d'oxygène descend au-dessous de 3-4 mg/l, la larve se déplace immédiatement jusqu'en surface et se place généralement de telle manière que son corps soit à demi immergé mais son siphon hors de l'eau.

Les mesures de taux d'oxygène dissous sur le terrain (tableau 2) ont apparaître les points suivants:

- En hiver, le taux d'oxygène dissous est supérieur à 5 mg/l, aussi bien dans les canaux que sur le sol inondé et recouvert de neige. Il est donc vraisemblable que les larves supportent sans dommage l'inondation des rives en hiver et au printemps.

Tabl. 2: Taux d'oxygène dissous mesurés dans l'eau des canaux de la tourbière du Cachot en 1977.

Date	Lieu	Profondeur de mesure (cm)	Temp. (°C)	Taux d'oxygène (mg/l)
13.2	canal, près de la rive, sous 0,5 cm de glace (St. 1)	3	1,5	7,6
	canal, près de la rive, entre les herbes immergées (St. 2)	3	3,5	6,5
	sol inondé, recouvert de 35 cm de neige (St. 3)	3	0,5	5,5
3.6	canal, pas de végétation superficielle (St. 1)	1	15,0	9,5
	id.	10	15,0	6,5
	id.	15	13,5	5,5
3.6	canal, algues filamenteuses en surface (St. 2)	1	17,0	16,0
	id.	10	14,0	10,5
	id.	15	12,0	6,5
3.6	canal, couche dense d'utriculaires en surface (St. 4)	1	18,5	11,4
	id.	10	13,5	1,8
	id.	15	12,0	1,05
3.6	canal, rive en pente très faible, profondeur 3 cm (St. 5)	1	19,0	2,8
	id.	2,5	19,0	2,2
9.6	canal, après des précipitations abondantes (St. 2)	1	16,0	8,0
	id.	10	11,5	5,3
	id.	15	8,0	3,8
9.6	sol inondé, à 60 cm de la rive, après des précipitations abondantes (St. 6)	1	19,0	7,9
	canal, rive en pente très faible, (prof. 5 cm), après des précipitations abondantes (St. 5)	1	23,5	3,9

- En été, dans les canaux, on observe des taux d'oxygène élevés en surface puis décroissant avec la profondeur. Les valeurs mesurées dépendent en grande partie de la végétation qui flotte sur le canal. Les algues filamenteuses produisent de l'oxygène, alors qu'une couche dense d'utriculaires contient beau-

coup de particules végétales en décomposition, ce qui aboutit à une consommation d'oxygène et à une diminution rapide du taux d'oxygène en profondeur. Si, près des berges, le canal est peu profond et ne comporte pas de végétation superficielle, on peut mesurer des taux d'oxygène inférieurs à 3 mg/l. Cette situation est rare. Après des précipitations abondantes, les taux superficiels s'abaissent mais l'eau qui inonde les rives contient encore un taux relativement élevé.

En conclusion, dans les canaux, au-delà d'une profondeur de 15 cm, il est possible que la diminution du taux d'oxygène contraigne les larves à gagner la surface. Près de celle-ci, par contre, le taux est en général assez élevé pour qu'une immersion soit tolérée. L'eau qui, après des précipitations, inonde le sol près des canaux contient également un taux d'oxygène assez élevé pour que les larves ne soient pas immédiatement incommodées par l'immersion.

Sur le terrain, nous avons observé un cas où des larves se sont déplacées après une inondation prolongée. Elles occupaient le fond humide d'un canal de drainage vide, profond de 40 cm environ. Après de fortes précipitations, le canal s'est complètement rempli d'eau. Quelques semaines plus tard, aucune larve n'a été trouvée au fond du canal. Par contre, elles étaient présentes dans la rive, légèrement au-dessus de la surface de l'eau.

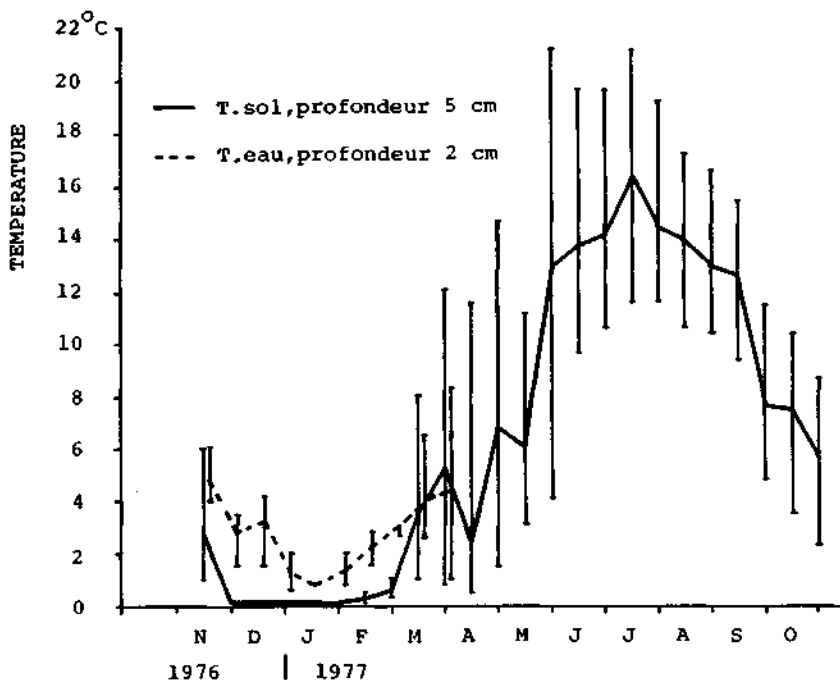


Fig. 3: Température du sol (novembre 1976 à octobre 1977) et de l'eau (novembre 1976 à mai 1977) dans un gîte larvaire (voir texte) de la tourbière du Cachot. Moyennes et valeurs extrêmes par périodes de 15 jours.

Le cycle annuel de température dans un gîte larvaire

Nous avons enregistré en continu, pendant une année entière, la température du sol à 5 cm de profondeur, dans un gîte larvaire, à 1 m de la rive d'un canal. Nous avons également enregistré la température de l'eau du canal, contre la berge, au même niveau que la température du sol. Le thermomètre était placé sur un support fixe, alors que le niveau du canal variait et que la profondeur de mesure sous l'eau n'était pas constante. Elle était en moyenne de 2 cm.

Ces mesures (fig. 3) montrent que, pendant tout l'hiver, la température du sol n'est pas descendue au-dessous de $+0,2^{\circ}\text{C}$, alors que la température de l'air atteint des valeurs beaucoup plus basses (minimum pour l'hiver 1976-1977 à la Station météorologique de La Brévine: -31°C). Ceci provient de l'effet isolant de la couche de neige qui, généralement, recouvre le sol avant la période la plus froide de l'année.

La température superficielle de l'eau, en hiver, est en général plus élevée et moins stable que celle du sol. Cela s'explique par les mouvements de brassage qui mélangent l'eau de surface avec l'eau moins froide du fond du canal. Les larves qui vivent dans la berge, à la limite de l'eau, bénéficient de cet apport thermique et jouissent d'une température plus élevée que les larves vivant dans un sol complètement émergé. Les rives des canaux sont donc des lieux d'hivernage particulièrement favorables.

Nous n'avons que peu de données concernant l'action des basses températures sur les larves de Tabanides. BOSKO & SHEVTSOVA (1975) indiquent que les larves de *Tabanus autumnalis* L. supportent sans dommage une température de -2°C pendant plusieurs heures. Pour notre part, nous avons constaté, en laboratoire, que les larves de *H. bimaculata* montrent encore une faible activité de déplacement à une température d'environ 0°C . Les températures hivernales que nous avons mesurées sur le terrain ne semblent donc pas être un facteur de mortalité direct chez les larves de *H. bimaculata*. Toutefois, le fait que la température moyenne du sol soit inférieure à 5°C pendant environ 5 mois par année entraîne un ralentissement de la croissance et un allongement de la vie larvaire, ce qui augmente inévitablement la mortalité.

Abondance des larves au Cachot

Pour estimer l'abondance des larves sur le terrain, nous avons été confronté à un délicat problème d'échantillonnage car les habitats larvaires ont des surfaces restreintes et leur destruction empêchait la suite de nos travaux. Nous nous sommes contentés de faire trois prélèvements successifs dans une même station où nous avions préalablement observé le nombre de pontes. L'année où nos prélèvements ont débuté (1976) était exceptionnellement favorable aux Tabanides et nous avons observé dans notre station 14 pontes, alors que nous n'en trouvions aucune en 1975, mais 5 en 1974 de même qu'en 1973. Nous pouvions ainsi observer l'évolution de l'abondance d'une population larvaire éclos d'un nombre d'œufs estimé. Les échantillons de sol mesurant 15 ou 20 cm de largeur, 10 cm d'épaisseur et 1 m de longueur ont été prélevés côte à côte, perpendiculairement à la rive d'un canal.

Dans nos résultats (fig. 4), nous indiquons les nombres de larves par mètre de rive puisque les pontes sont déposées sur la végétation des rives dont la longueur détermine, en partie, le nombre d'œufs et, par conséquent, de larves qu'une station peut contenir (AUROI 1981a). Ainsi en 1976, dans la station étudiée, nous

avons trouvé une moyenne de 2,3 pontes (soit environ 920 œufs) par mètre de rive. Dans la zone où les échantillons de sol ont été prélevés, une densité de 8 pontes/m (3200 œufs) était même atteinte. Mais, en raison de la mobilité des très jeunes larves, la densité moyenne de 920 œufs/m nous paraît être une meilleure estimation de la population initiale. D'après nos échantillons de sol, nous avons trouvé par mètre de rive, 80 larves en novembre 1976, 95 larves en avril 1977 et 67 larves en juin 1977. On constate donc que la population larvaire ne varie pas beaucoup dans la période qui va du 4^e au 10^e mois après l'éclosion et qu'elle est inférieure à 10% du nombre moyen d'œufs par mètre de rive. La figure 4 montre également que les larves sont concentrées près des rives, et ceci entraîne quelques difficultés pour exprimer la densité en nombre de larves par m². Si l'on considère toute la surface où des larves ont été trouvées, c'est-à-dire une distance qui s'étend jusqu'à 1 m de la rive, on trouve une densité maximale de 95 larves/m². Par

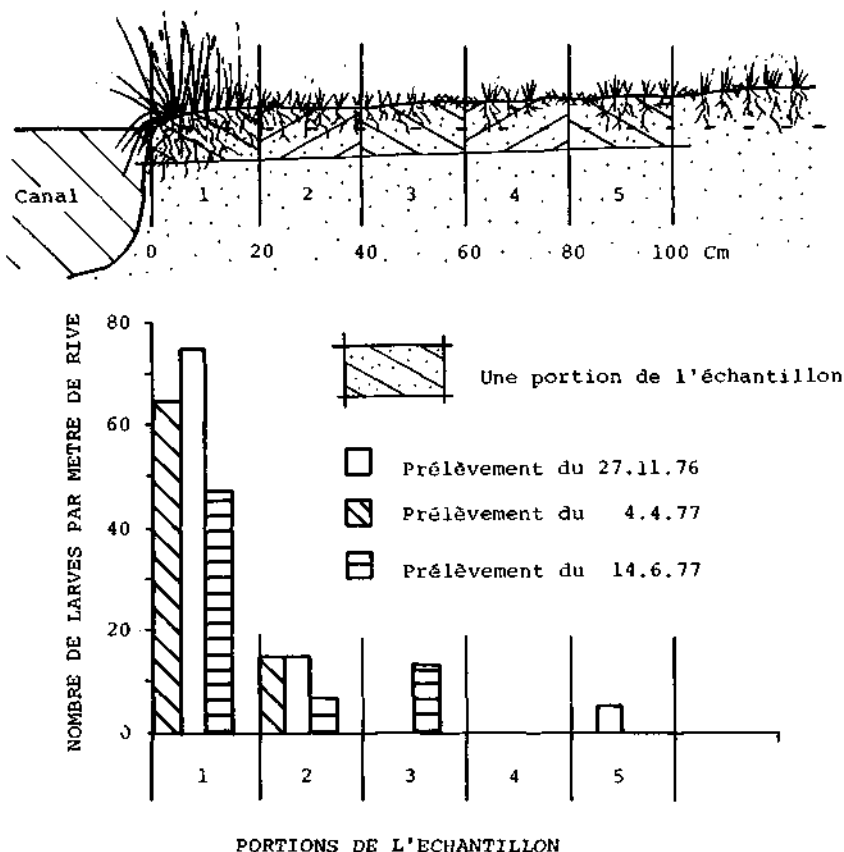


Fig. 4: Abondance des larves d'*H. bimaculata* dans 5 portions d'un échantillon de sol prélevé perpendiculairement à la rive d'un canal.

contre, si l'on considère la zone où la densité est la plus forte, jusqu'à 20 cm des rives, on trouve une densité atteignant 325 larves/m². Puisqu'ils ont été obtenus à la suite d'une année de ponte exceptionnelle, ces chiffres sont des valeurs maximales, probablement rarement atteintes. Dans l'ensemble des 27 stations que nous avons prospectées de 1973 à 1977, nous avons observé une densité moyenne de 0,42 pontes par mètre de rive. Si le rapport pontes/larves que nous avons observé est valable pour l'ensemble des stations, on peut estimer la densité moyenne à 15 larves par mètre de rive.

BIBLIOGRAPHIE

- AUROI, C. 1981a. *Le cycle vital d'Hybomitra bimaculata* (MACQUART) (Dipt., Tabanidae) I. L'oviposition et les œufs. Bull. Soc. Ent. suisse 54: 99-115.
- AUROI, C. 1981b. *Expérimentation d'une méthode d'élevage pour les larves d'Hybomitra bimaculata* (MACQUART) (Diptera, Tabanidae). Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 104: 79-87.
- BOSKO, G. V. & SHEVTSOVA, N. P. 1975. (On the overwintering of larvae of Tabanidae in the Ukrainian SSR) (en russe). Vest. Zool. 5: 71-74.
- CAMERON, A. E. 1934. *The life-history and structure of Haematopota pluvialis* LINNÉ (Tabanidae). Trans. R. Soc. Edinb. 58: 211-250.
- CHVALA, M. & JESEK, J. 1969. *Immature stages of five European Hybomitra species of the bimaculata- and mantana-groups*. (Diptera, Tabanidae). Folia parasitol. 16: 329-347.
- CHVALA, M., LYNEBORG, L. & MOUCHA, J. 1972. *The Horse Flies of Europe*. Ent. Soc. Copenhagen, 499 pp.
- JESEK, J. 1977. *Keys to the last instar larvae and pupae of some European Tabanidae* (Diptera). Acta ent. bohemoslov. 74: 339-344.
- MARCHAND, W. 1920. *The early stages of Tabanidae* (Horseflies). Rockefeller Inst. Med. Res. Monogr. New York. 13: 1-204.
- NIESCHULZ, O. 1935. *Über die Larvenstadien von Tabanus rubidus* WIED. und *T. striatus* FABR. Z. parasitenk. 7: 639-656.
- ORMINATI, S. A. & HANSENS, E. J. 1974. *The biology of Tabanus lineola lineola* F. Ann. Ent. Soc. Amer. 67: 937-939.
- PHILIP, C. B. 1931. *The Tabanidae of Minnesota with special reference to their biologies and taxonomy*. Tech. Bull. Univ. Minnesota agric. Expt. Sta. LXXX, 132 pp.
- ROBERTS, R. H. & DICKE, R. J. 1964. *The biology and Taxonomy of some immature Nearctic Tabanidae* (Diptera). Ann. Ent. Soc. Amer. 57: 31-40.

(reçu le 17 février 1982)

Le cycle vital de *Hybomitra bimaculata* (Marqu.) (Dipt., Tabanidae). III. Etat nymphal, éclosion des imagos, repas sanguin et oogenèse¹

CHARLES AUROI

Institut de Zoologie, Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel

The life cycle of Hybomitra bimaculata (MACQUART) (Dipt., Tabanidae) III. Pupation, emergence, blood-meal and oogenesis - The life cycle of *H. bimaculata* was studied in the peat bog of Le Cachot and in neighbouring meadows (altitude 1050 m, valley of La Brévine, Swiss Jura). Pupation took place in the soil at a depth of 1 to 8 cm, and the pupae came to the surface a short time before eclosion. The place of emergence was determined after examining the location of 165 pupal exuviae. In 85% of the cases, they are found within 1,4 m of the body of water over which the eggs are laid. Calculated for 8 stations observed during three years, the ratio «annual mean number of exuviae / annual mean number of egg masses» equalled 2.9. The duration of the principal phases of the imago was estimated according to the succession of the physiological age (determined by the method of Detinova) of females captured by five Manitoba traps. In 1976, it was observed that about 5 days after emergence the females search for the first host and that about 5 days later, they lay the first egg mass. Immediately after oviposition, they search for a second host, but, generally they do not oviposit a second time.

Une étude générale sur l'écologie des Tabanides d'une tourbière du Haut-Jura nous a conduit à concentrer nos recherches sur l'espèce *Hybomitra bimaculata* (MACQUART). Deux précédentes publications ont été consacrées, l'une à l'oviposition et aux oeufs de cette espèce (AUROI, 1981), l'autre à ses larves et à leur développement (AUROI, 1982a). Le présent travail présentera les dernières phases du cycle vital: la nymphose, l'éclosion des imagos, le repas de sang et l'oogenèse.

Notre étude s'est déroulée dans la tourbière du Cachot (vallée de la Brévine, altitude 1050 m). Nous ne reprendrons pas la description de ce milieu qui figure dans une publication antérieure (AUROI, 1981) et nous nous contenterons d'en présenter quelques caractéristiques en rapport avec le cycle vital de *H. bimaculata*.

Cette espèce dépose ses oeufs très généralement sur des herbes, au-dessus d'une surface d'eau libre. Au Cachot, les lieux de ponte les plus fréquents sont des «canaux» résultants des anciennes exploitations de tourbe de chauffage. Ces canaux mesurent 4 à 5 m de longueur, 1,5 m de largeur et 1 m de profondeur environ. Ils sont creusés, à l'origine, dans de la tourbe nue. Par la suite, ils se remplissent d'eau et, à partir des rives, ils sont progressivement colonisés par la végétation (d'abord *Carex canescens* L. puis *C. rostrata* STOCKES). Les berges des canaux s'affaissent peu à peu et sont inondées après de fortes précipitations ou à la fonte des neiges. C'est dans le sol des berges, généralement près de l'eau, que se trouvent les larves semi-aquatiques de *H. bimaculata*.

¹Travail réalisé dans le cadre d'une thèse, avec l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique (crédit no 3.032.73)



MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour déterminer où et quand se produisaient des éclosions de Tabanides sur notre terrain d'étude, nous avons employé deux méthodes principales: l'installation de pièges à émergence et la recherche des exuvies nymphales.

a) Les 26 pièges à émergence que nous avons utilisés ont été construits par nos soins (fig. 1). Ils sont formés d'un entonnoir en P. V. C. dont la grande ouverture, mesurant 40 cm de diamètre, est posée sur le sol. A la pointe de l'entonnoir se trouve un système anti-retour, ainsi qu'une boîte de réception. Latéralement, l'entonnoir est percé de fenêtres d'aération grillagées.

Les imagos qui viennent d'éclore restent emprisonnés dans l'entonnoir. Ils grimpent contre les parois et aboutissent dans la boîte de réception où on les recueille vivants.

Les pièges à émergence ont tout d'abord été placés au hasard sur le terrain, dans des zones supposées favorables. Ensuite, leur localisation a été précisée.

Les pièges à émergence ont donné satisfaction, et la seule difficulté provenait des fourmis qui attaquaient et dépeçaient les captures, si les pièges n'étaient pas relevés au moins une fois par jour. Le nombre de captures par piège a toujours été faible, car le nombre d'éclosions par unité de surface est faible. Précisons enfin que la surface recouverte par nos 26 pièges est égale à 3,3 m². Cette valeur est très petite par rapport à la surface totale de lieux d'éclosion de la tourbière.

b) Lors de l'éclosion, l'exuvie nymphale reste généralement fichée dans le sol, ou la végétation, par son extrémité postérieure. La recherche de ces exuvies est donc un moyen de connaître l'abondance et les lieux des éclosions. De plus,

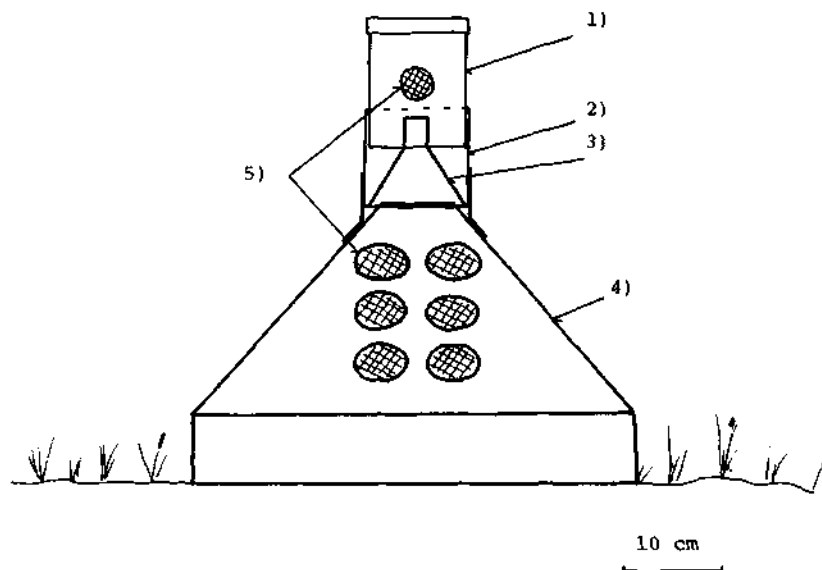


Fig. 1: Piège à émergence, vu de côté.

1) Boîte de réception, amovible (transparente). 2) Support de la boîte de réception (transparent). 3) Système anti-retour (transparent). 4) Corps du piège (entonnoir, opaque). 5) Fenêtre d'aération grillagée.

les exuvies portent des caractères permettant de reconnaître le sexe de l'imago qu'elles contenaient. Enfin, si l'on suit le boyau creusé dans le sol par la nymphe pour aboutir à la surface, on trouve, à quelques centimètres de profondeur, la dernière mue larvaire. Celle-ci contient généralement un squelette céphalique assez bien conservé pour que l'on puisse estimer la taille du dernier stade larvaire (AUROI, 1982a).

Pour rechercher les exuvies nymphales, nous avons prospecté systématiquement les abords des lieux de ponte tous les 2 à 4 jours. Chaque exuvie était récoltée, et sa position cartographiée. Comme les exuvies subsistent longtemps sans modification apparente, les dates exactes d'éclosion ne sont pas connues. Toutefois, les visites des stations ont été assez rapprochées pour que nous ayons une bonne estimation du nombre quotidien moyen d'éclosions au cours de la saison.

L'espèce à laquelle appartenait chacune des exuvies nymphales a été déterminée selon les clés de CHVALA & JEZEK (1969) et JEZEK (1977).

Pour étudier la biologie des imagos, nous avons utilisé cinq pièges Manitoba (THORSTEINSON *et al.* 1964) disposés dans et autour de la tourbière. Le piège Manitoba simule un hôte et il capture spécifiquement les Tabanides femelles à la recherche d'un repas de sang. Il renseigne donc sur les lieux où les Tabanides sont en quête d'un hôte et sur l'intensité relative de cette activité au cours de la saison. Afin de capturer les Tabanides qui ne sont pas attirés par un hôte (mâles, femelles gorgées), nous avons installé dans la tourbière une trappe Malaise (TOWNE, 1972) qui intercepte tous les insectes volant à moins de 1 m au-dessus du sol.

La disposition et les caractéristiques de nos pièges sont indiquées dans une publication séparée (AUROI, 1978). L'âge physiologique des femelles de *H. bimaculata* capturées en 1976 dans les pièges Manitoba a été déterminé par la méthode de POLOVODOVA (in DETINOVA, 1963).

RÉSULTAT ET DISCUSSION

Les lieux d'éclosion de H. bimaculata

Il est facile de définir les lieux d'éclosion de *H. bimaculata* car on observe que 85% des exuvies nymphales se trouvent à moins de 1,4 m des surfaces d'eau au-dessus desquelles les pontes sont déposées (fig. 2). Les exuvies de mâles se situent à une même distance moyenne de la rive (tabl. 1) et montrent une même répartition (fig. 2) que les exuvies de femelles.

L'examen des cartes sur lesquelles nous avons porté la position des exuvies suggère que le choix des lieux de nymphose n'est pas fait au hasard. On constate, en effet, que les exuvies sont très souvent groupées et proches les unes des autres. Il est peu vraisemblable que les larves, prédatrices et cannibales, vivent normalement en agrégats, et nous pensons que le groupement des nymphes est induit par la présence d'un lieu favorable, «choisi» par plusieurs larves avant l'éclosion.

Les caractéristiques de ces endroits sont les suivantes:

- a) Ils sont un peu surélevés par rapport au niveau de la nappe d'eau voisine et, par conséquent, ils sont moins humides que les zones basses, proches de l'eau.
- b) Ils sont placés de préférence dans des zones bien exposées, peu ombragées.
- c) La nature du substrat semble jouer un rôle, ce qui apparaît lorsqu'on examine quelle proportion d'exuvies on trouve sur différents types de substrats (tabl. 2). Nous avons classé ceux-ci en quatre catégories:

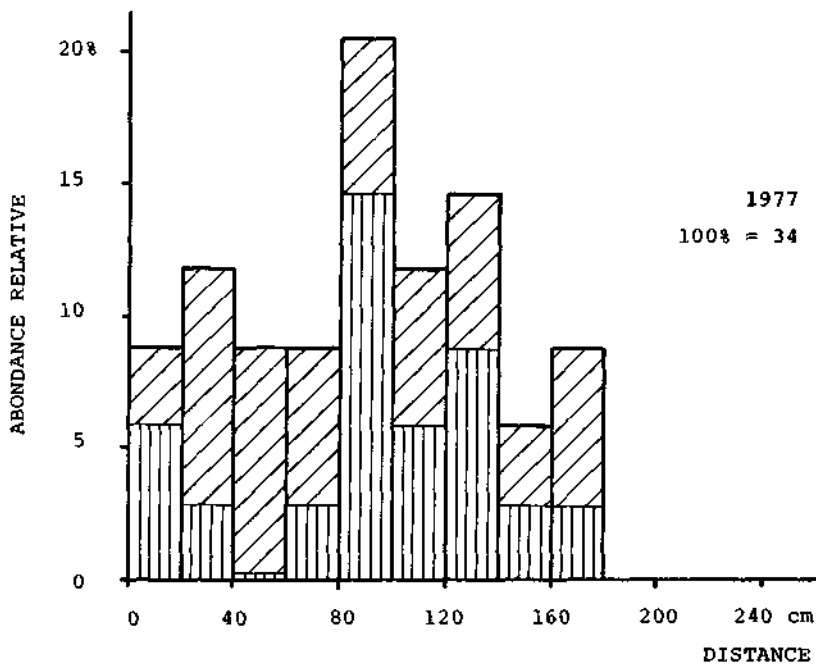
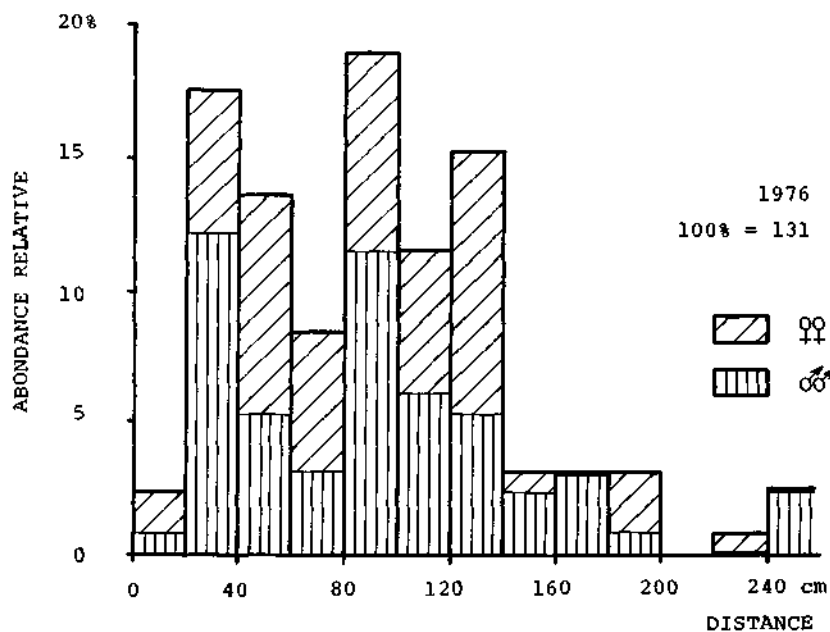


Fig. 2: Abondance relative des exuvies en fonction de la distance les séparant de la rive la plus proche.

Tab. 1: Valeur moyenne de la distance entre chaque exuvie et la rive la plus proche.

	Distance moyenne (cm)	Ecart-type	Nombre d'exuvies
Exuvies mâles 1976	98,4	67,2	69
Exuvies femelles 1976	92,7	46,5	62
total 1976	95,7	58,2	131
Exuvies mâles 1977	93,9	44,7	16
Exuvies femelles 1977	89,4	51,3	18
total 1977	91,6	47,6	34

Tab. 2: Distribution des exuvies sur différents substrats.

Substrat :	1976		1977		76/77
	Nombre	%	Nombre	%	%
Sol nu	41	25,0	11	25,6	25,1
Sphaignes	64	39,0	18	41,9	39,6
Mousses	49	29,9	9	20,9	28,0
Sol recouvert d'une strate herbacée	10	6,1	5	11,6	7,2

- Sol nu, principalement de la tourbe. De grandes surfaces de sol nu sont rares. Par contre, les zones de végétation clairsemée, avec beaucoup de petites surfaces dénudées, sont très fréquentes.

- Sphaignes. Celles-ci sont abondantes dans toutes les zones relativement humides. Souvent, parmi les sphaignes, se trouvent des plants isolés de *Carex rostrata* ou de *C. canescens*.

- Mousses, *Polytricum strictum* surtout. Les zones recouvertes de mousses sont souvent en contact avec des zones recouvertes de sphaignes. Les premières sont moins humides et moins souvent inondées que les secondes.

- Sol recouvert d'une strate herbacée. Dans cette catégorie, nous avons classé les zones où les végétaux supérieurs forment une couche continue. Ces végétaux sont surtout des Cypéracées et des Graminées.

C'est donc le sol recouvert d'une strate herbacée qui paraît le moins favorable puisque, en moyenne, on y trouve seulement 7,2% des exuvies. On remarquera que c'est également sur un sol recouvert d'une strate herbacée que la recherche des exuvies est la plus difficile. Nous pensons toutefois que cette difficulté n'a pas biaisé les résultats d'une manière importante, car les pièges à émergence placés sur des sols recouverts de végétaux supérieurs ont également montré que très peu d'éclosions s'y produisaient.

La position de la dernière exuvie larvaire montre que la nymphose avait lieu de 1 à 8 cm au-dessous de la surface du sol (moyenne = 3 cm, écart-type = 2 cm, pour n = 10). La nymphe gagne la surface grâce aux mouvements de son abdo-

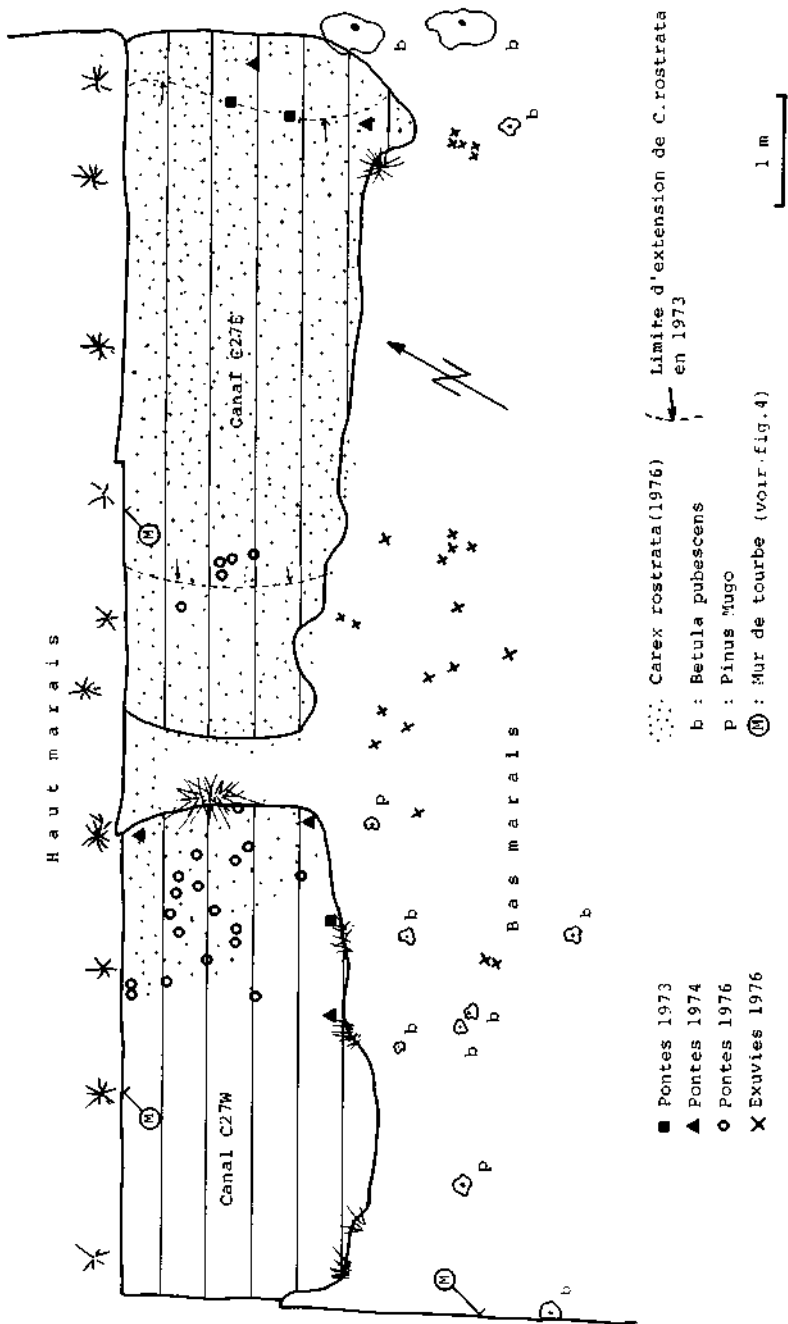


Fig. 3: Plan de la station C27. Emplacement des pontes (1973-76) et des exuvies (1976).

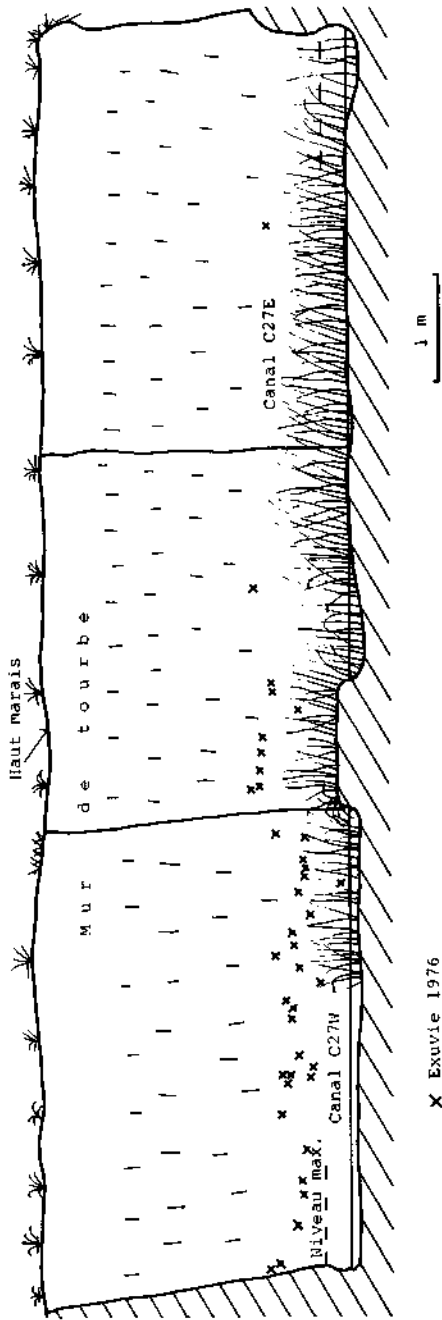
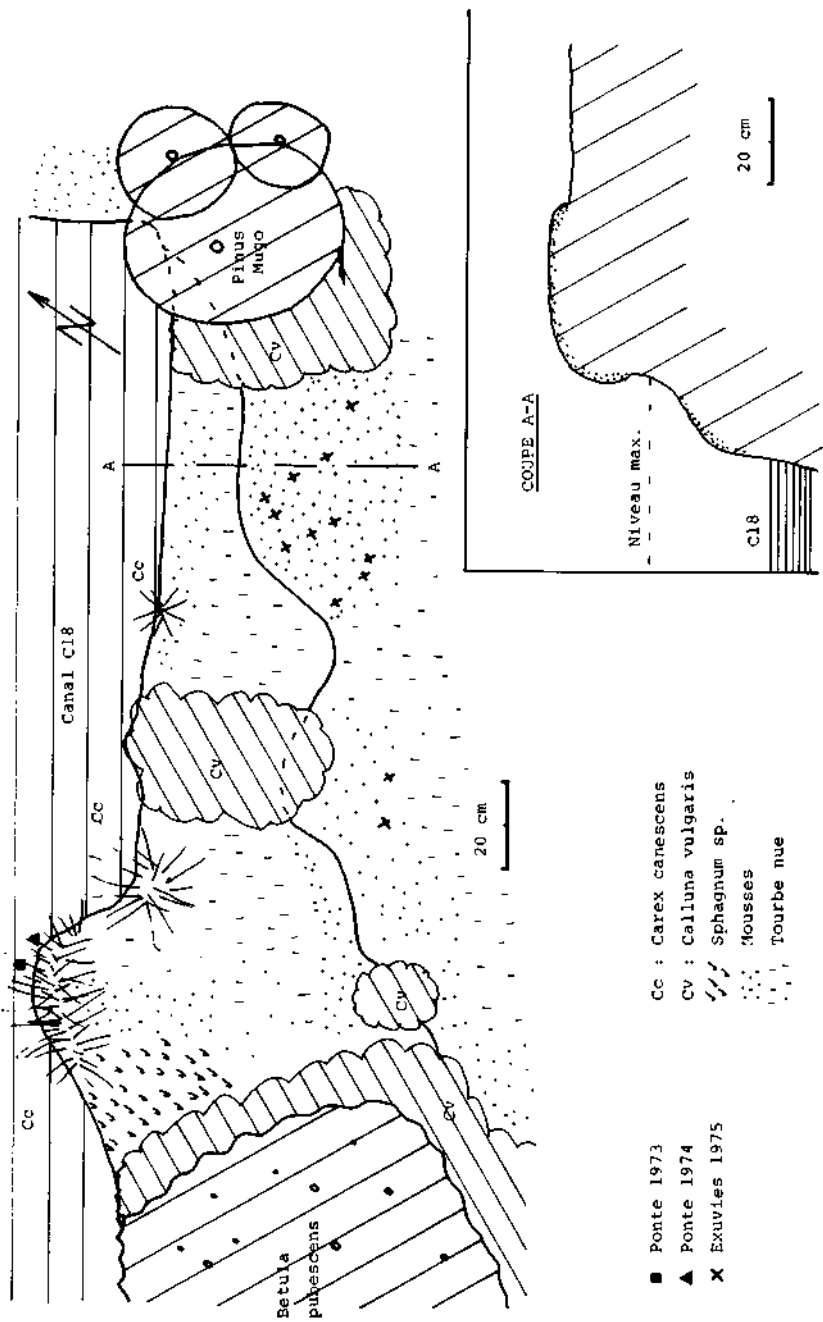


Fig. 4: Mur de tourbe au nord de la station C27 (voir fig. 3). Emplacement des exuvies (1976).



- Ponte 1973
- ▲ Ponte 1974
- ✕ Exuvies 1975
- Cc : Carex canescens
- Cv : Calluna vulgaris
- /// Sphagnum sp.
- ... Moussees
- ... Tourbe nue

Fig. 5: Plan et coupe de la station C18. Emplacement des pontes (1973-76) et des exuvies (1975).

men muni de franges d'épines dirigées vers l'arrière. Ce mode de déplacement n'est certainement pas très efficace, et il doit être facilement entravé par des obstacles tels que les racines. D'autre part, le déplacement doit également être empêché dans les substrats trop lâches, où les épines abdominales ne trouvent plus d'appui: par exemple, les accumulations de feuilles mortes autour des pieds de *Carex rostrata* présentent cette texture, et doivent représenter un obstacle. Ceci nous paraît expliquer assez bien pourquoi certains substrats sont plus favorables que d'autres.

La distribution des exuvies sur le terrain apporte quelques indications sur les facteurs qui peuvent influencer le choix d'un lieu de nymphose par les larves. Un premier exemple est donné par les stations C27W et C27E (fig. 3). Du côté sud des canaux, dans la végétation herbacée qui recouvre le bas marais, nous trouvons des exuvies dispersées. Leur position paraît déterminée par la position des pontes au cours des années précédentes et, localement, par la densité irrégulière de la couverture herbeuse. La distribution des exuvies est ici semblable à celle que nous avons observée dans la plupart des stations.

La rive nord des canaux C27W et C27E est formée par un «mur» de tourbe nue, vertical, haut de 2,5 m environ. Dans le mur bordant le canal C27W, nous avons trouvé, en 1976, 40 exuvies, situées généralement de 20 à 40 cm au-dessus du niveau maximum atteint par l'eau du canal (fig. 4). Cette disposition est exceptionnelle et nous n'avons trouvé que quelques exuvies dans les murs de tourbe des autres stations.

La position des pontes et celle des exuvies dans la station C27W suggère que, avant d'atteindre leur stade final, les larves se déplacent le long des rives du canal puisque, peu de temps avant la nymphose, elles se déplacent jusqu'à une zone moins humide. Nous pensons que ce déplacement a lieu peu de temps avant la nymphose, car la tourbe des murs est un milieu très pauvre en organismes vivants, et donc en proies potentielles.

D'autre part, c'est un milieu où les conditions climatiques sont très dures: en hiver, le gel pénètre profondément et, en été, le rayonnement produit des échauffements superficiels élevés.

La station C18 nous fournit un deuxième exemple (fig. 5). Dans ce cas, on constate que les exuvies sont concentrées sur une petite surface qui, manifestement, présente des conditions favorables: c'est une surface surélevée, bien exposée, et recouverte de mousses, alors que les zones voisines sont généralement soit trop ombragées, soit formées de tourbe nue tassée.

La concentration des exuvies que l'on observe en C18 par rapport à la dispersion qui existe contre le mur de tourbe très homogène de la station C27W confirme l'hypothèse d'une recherche de lieux de nymphose favorable par les larves, ce qui aboutit parfois à une concentration d'exuvies.

Nombre d'éclosions annuel et phénologie

De 1975 à 1977, nous avons, par le recensement des exuvies, constaté l'éclosion de 145 ♀ et 142 ♂ de *H. bimaculata* (tabl. 3). De ces individus, 39 ♀ et 27 ♂ ont été capturés dans les pièges à émergence. Le nombre d'exuvies dénombrées chaque année est variable et n'est pas une proportion constante de l'abondance annuelle des captures d'adultes par les pièges Manitoba. En 1975, le nombre de captures de ♀ représentait 11,1% du nombre d'exuvies de femelles, en 1976 40,2%, en 1977 33,3%.

Tab. 3: Nombre annuel d'éclussions de Tabanides constatées dans et autour de la tourbière du Cachot par les captures de pièges à émergence et la recherche des exuvies.

	1975		1976		1977		Total		%
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
<i>Hybomitra bimaculata</i> (Macquart)	20	27	107	97	18	18	145	142	91,4
<i>Hybomitra distinguenda</i> (Verrall)			1				1		0,3
<i>Hybomitra kaurii</i> Chvala et Lyneborg			1				1		0,3
<i>Hybomitra lundbecki</i> (Lyneborg)			1	1		1	1	2	1,0
<i>Hybomitra tropica</i> (Linné)			1	2			1	2	1,0
<i>Tabanus bromius</i> Linné	2	2	2	4	2	1	6	7	4,1
<i>Tabanus maculicornis</i> Zetterstedt				2				2	0,6
<i>Haematopota pluvialis</i> (Linné)				1	2	1	2	2	1,3

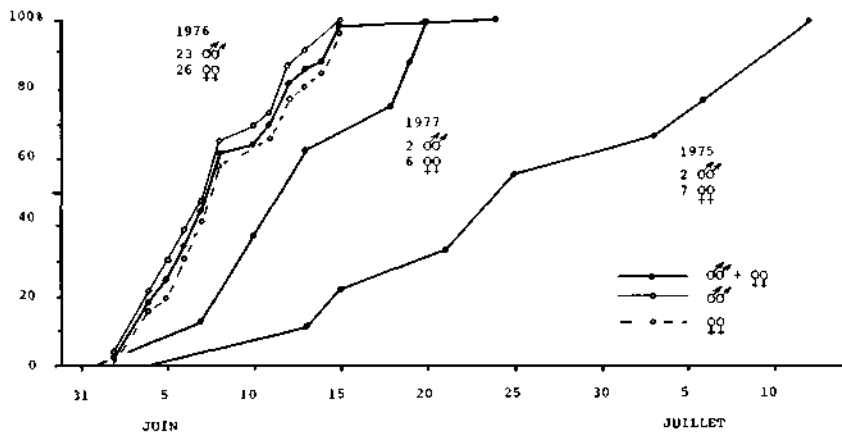


Fig. 6: Nombres cumulés d'éclosions en pièges à émergence en fonction de la date, de 1975 à 1977. Les nombres sont exprimés en % de la somme des captures de la saison.

Dans les zones de nymphose de *H. bimaculata*, nous avons constaté les éclosions de 7 autres espèces (tabl. 3). Celles-ci étaient peu abondantes et représentaient moins de 10% du total des exuvies recensées.

La période d'éclosion de *H. bimaculata* est délimitée dans la fig. 6 où nous avons porté les fréquences relatives cumulées des éclosions constatées en 1975, 76 et 77.

Si l'on considère arbitrairement comme début et comme fin de la période d'éclosion le moment où le nombre d'éclosions atteint 5% et 95% du total, on constate que le début se situe entre le 31 mai et le 13 juin, et la fin entre le 18 juin et le 12 juillet. Il faut ainsi 16 à 29 jours pour que 90% des éclosions se produisent.

L'éclosion des mâles est légèrement plus précoce que celle des femelles. En 1976, où le décalage des périodes d'apparition est le plus visible, il ne dépasse guère 1 jour.

Malgré plusieurs essais, nous ne sommes pas parvenu à établir un rapport précis entre le décalage de la période d'apparition d'une année à l'autre, et les conditions météorologiques annuelles. Nous avons seulement constaté que la période de vol de la plupart des Tabanides capturés au Cachot est d'autant plus précoce que les températures moyennes de l'air des mois de mai et juin sont élevées (AUROI, 1983a). La même observation s'applique aux périodes d'éclosion de *H. bimaculata*. En 1975, 76 et 77, les températures moyennes du mois de mai sont 7,6, 8,7 et 7,6°C, celles du mois de juin 10,3 13,5 et 11,1°C. L'année 1975 est bien la moins chaude et la plus tardive, l'année 1976, la plus chaude et la plus précoce. Toutefois, la différence entre 1977 et 1975 est faible et n'explique pas le retard observé en 1975.

Relations entre le nombre de pontes et le nombre d'éclosions d'imagos

Que l'on considère une durée de vie larvaire de 1, 2 ou 3 ans (AUROI, 1982a), le nombre d'éclosions annuelles n'est pas expliqué par le nombre de pontes déposées pendant une des années précédentes (tabl. 4). Nous devons donc

Tab. 4: Nombre annuel de captures (pièges Manitoba T et F), de pontes et d'exuvies de *Hybomitra bimaculata* de 1973 à 1977.

	1973	1974	1975	1976	1977
Nombre de captures, pièges T + F	8	4	2	29	6
Nombre de pontes	82	92	4	236	11
Nombre d'exuvies	?	?	47	204	36

admettre que la durée de la phase larvaire est variable et que, au cours d'une année favorable, des larves provenant des trois années précédentes peuvent se nymphoser et produire un nombre exceptionnel d'éclosions. La valeur moyenne du rapport entre le nombre d'oeufs pondus et le nombre d'adultes qui en naissent, doit par conséquent être calculé en tenant compte du nombre moyen de pontes et d'éclosions au cours de plusieurs années. Pour calculer ce rapport, nous avons retenu 8 stations étudiées pendant trois ans et se prêtant particulièrement bien au comptage des pontes et des exuvies. Afin de comparer ces stations entre elles, nous avons estimé leur capacité individuelle de recevoir des pontes et de permettre le développement des larves. La capacité de recevoir des pontes dépend de la surface d'eau libre situé au-dessous de la végétation formant les supports de ponte (AUROI, 1981). Dans ce que nous appelons les stations «surfaces», la végétation occupe toute la surface d'eau. Dans les stations «rives», elle n'est implantée que sur les rives. Par ailleurs, les rives sont le lieu où se déroule la plus grande partie de la vie larvaire (AUROI, 1982a). Nous avons donc calculé dans chaque station le nombre moyen de pontes et d'exuvies par m² de surface d'eau et par mètre de longueur de rive (tabl. 5). La comparaison des stations montre que l'on observe 0,4 à 2 pontes/m² dans les stations «surfaces» et de 0,4 à 1,5 pontes/m dans les stations «rives». On voit également que l'on obtient 0,7 à 8 exuvies par m² de station «surfaces» ou 1,1 à 11 exuvies par mètre de rive dans les stations «rives».

Le rapport nombre moyen d'exuvies/nombre moyen de pontes prend des valeurs comprises entre 1,3 et 27,5, sa valeur moyenne est 2,95 (ou 2,6 si l'on ne tient pas compte de l'exceptionnelle station C18). Cela veut dire qu'en moyenne, parmi les larves issues d'une ponte, 2,95 parviennent à se nymphoser et à éclore. Pour que la population de *H. bimaculata* garde une abondance constante, il est nécessaire que de chaque ponte naissent suffisamment d'imagos pour que l'un d'eux, en moyenne, parvienne à prendre un repas de sang et à déposer une ponte. Sachant que le sexratio est de 1:1 et que nous n'avons jamais capturé de *H. bimaculata* bipare (AUROI, 1982b), nous pouvons conclure que l'éclosion de 2,95 imagos par ponte permet de maintenir constante la population à condition que la mortalité des adultes soit faible.

Pour essayer de déterminer si le nombre d'exuvies par ponte était dépendant de la densité de la population larvaire, nous avons calculé le coefficient de corrélation entre le nombre de pontes par mètre de rive (cette valeur est une estimation de la densité des larves) et le rapport «nombre moyen d'exuvies/nombre moyen

de pontes». En faisant abstraction de la station C18 qui est particulière, nous obtenons un coefficient de corrélation $r = 0,65$. Calculé avec 7 couples de valeurs, un coefficient de corrélation est significativement différent de zéro lorsque sa valeur absolue est supérieure à 0,75. Notre coefficient de corrélation ne permet donc pas d'affirmer que la densité des pontes a une influence sur le nombre d'exuvies produites par ponte. Nous constatons toutefois que son signe correspond bien, comme on pouvait l'attendre, à une diminution du nombre d'exuvies par ponte lorsque la densité des pontes augmente.

Les imagos

Les données générales sur la biologie des Tabanides indiquent que, immédiatement après leur éclosion, les imagos s'accouplent, puis que les femelles recherchent un hôte pour se nourrir de sang. Ce repas est généralement indispensable à la formation des oeufs qui sont pondus quelques jours plus tard. Il existe des espèces dites «autogènes» chez lesquelles la première ponte est possible sans qu'un repas de sang soit préalablement obtenu. Après la première ponte, pour toutes les espèces, un repas sanguin est indispensable à une nouvelle oogenèse.

Pour l'espèce *H. bimaculata*, nous avons essayé de déterminer si l'espèce est autogène ou non; combien de pontes dépose, en moyenne, chaque femelle; combien de jours s'écoulent entre l'éclosion et le repas sanguin, entre ce dernier et la ponte.

La plupart de nos résultats ont été acquis en 1976 qui est la seule année où les captures d'imagos étaient assez abondantes pour permettre une analyse.

Dans une publication précédente (AUROI, 1982b), nous avons discuté en détail les résultats de l'analyse du cycle ovarien de *H. bimaculata* (et des autres espèces abondantes au Cachot). Nous ne reprendrons pas cette discussion mais nous rappellerons que nous avons constaté que *H. bimaculata* était une espèce anautogène et que, dans nos pièges, nous avons capturé des individus nullipares et unipares, mais jamais bipares.

La chronologie des différentes phases de la vie adulte est montrée par la fig. 7 dans laquelle nous avons porté, par périodes de cinq jours, le nombre d'éclosions, le nombre de femelles nullipares et unipares capturées, ainsi que le nombre de pontes déposées. A l'exception du dernier, ces nombres sont faibles et ils ne permettent qu'une analyse assez grossière. Afin de les rendre comparables entre eux, nous les avons exprimés en pourcent du nombre total obtenu au cours de la saison. Dans la fig. 7, on constate que quatre «vagues» se succèdent dans le temps. Tout d'abord la vague des éclosions d'imagos qui commence au début de juin et culmine entre le 5 et le 15 de ce mois. Aux éclosions succèdent, à partir du 5 juin, les captures, par les pièges Manitoba, de femelles nullipares. Précisons que du 15 au 20 juin, la température a été basse et que nous n'avons obtenu aucune capture de *H. bimaculata* dans les pièges Manitoba.

Les deux dernières vagues sont plus ou moins synchrones et commencent le 10 juin. Elles sont formées par les captures de femelles unipares et par les pontes.

Entre la vague des éclosions et celle des pontes, on observe un décalage de 10 jours environ. Cela veut dire qu'en moyenne, une femelle dépose ses oeufs 10 jours après son éclosion. Malgré leurs formes irrégulières, on peut estimer que les vagues de captures des femelles nullipares et unipares sont décalées de 5 jours l'une par rapport à l'autre et que la première est retardée de 5 jours par rapport à la vague des éclosions. Les femelles de *H. bimaculata* cherchent donc leur premier

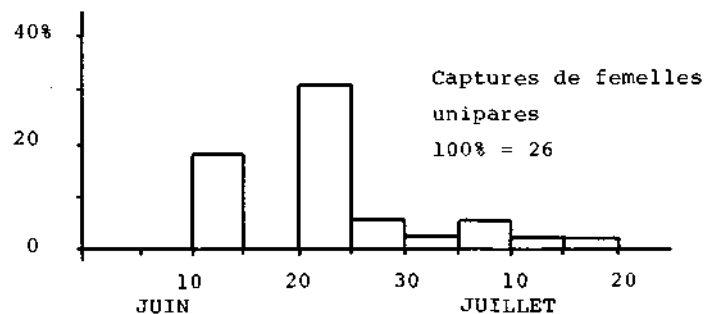
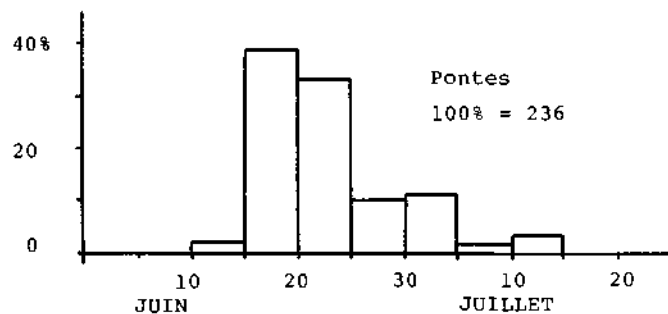
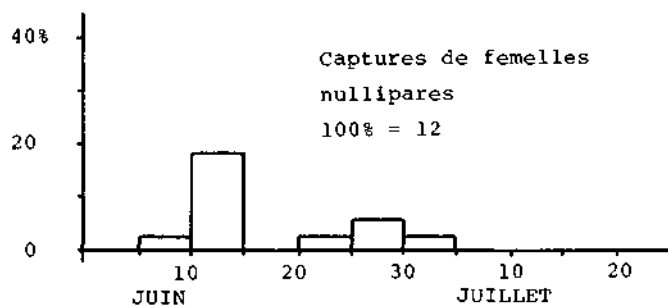
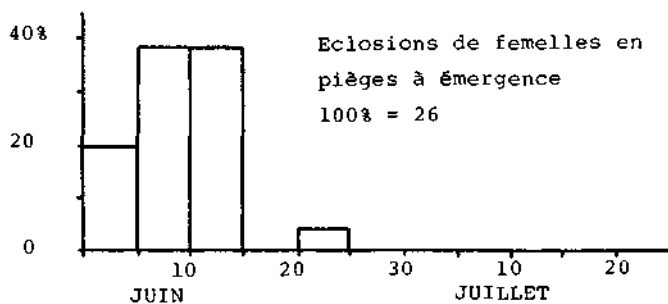


Fig. 7: Nombre relatif d'éclosions, de captures de femelles (nullipares et unipares), de pontes par périodes de cinq jours, en 1976.

hôte (ici un piège Manitoba) en moyenne 5 jours après leur éclosion. Elles pondent en moyenne 5 jours après avoir pris leur repas de sang et elles se mettent alors immédiatement à la recherche d'un nouvel hôte. La durée de l'oogénèse est donc remarquablement courte. Elle n'est toutefois pas incompatible avec les valeurs observées par ROBERTS (1980), en laboratoire, sur des espèces américaines.

Une question reste incomplètement résolue: que deviennent les femelles après leur deuxième repas sanguin? On peut supposer qu'elles pondent une deuxième fois, mais nous n'avons jamais observé, dans nos captures, de femelles bipares. Cela n'est pas une preuve de l'absence d'individus pondant deux fois successivement, car il est possible qu'après la deuxième ponte, les femelles survivent trop peu de temps pour trouver à nouveau un hôte (ou un piège Manitoba). D'autre part, MAONARELLI & STOFFOLANO (1980) ont montré que, chez *Tabanus nigrovittatus* MACQUART, la méthode de DETINOVA, que nous avons utilisée, ne permet pas de distinguer les femelles bipares des unipares. Il n'est pas exclu que d'autres espèces soient dans le même cas.

On peut également admettre, et ce cas nous paraît le plus vraisemblable, que chaque femelle pond en général une seule fois car, après un deuxième repas sanguin, elle ne survit pas assez longtemps pour déposer une deuxième ponte. Ceci paraît confirmé par la comparaison de la vague des éclosions avec celle des pontes. La forme de la deuxième est assez semblable à celle de la première et toujours retardée de dix jours. Si une grande proportion de femelles parvenait à pondre deux fois, on devrait observer une vague des pontes qui diminue moins vite que la vague des éclosions et qui montre un retard plus faible en début qu'en fin de saison.

Dans une publication précédente (AUROI, 1983b), nous avons étudié la distribution des différentes espèces de Tabanides dans nos cinq pièges Manitoba. Par cette analyse, nous constatons que *H. bimaculata* cherche ses hôtes surtout près de la tourbière, c'est à dire près des zones d'éclosion.

Nous ne possédons pas de données concernant la biologie des mâles de *H. bimaculata*. Dans les pièges Manitoba, nous n'en avons capturés aucun. Avec la trappe Malaise installée de 1973 à 1976 dans la tourbière, nous avons capturé seulement 1 mâle et 6 femelles. Ceci ne permet pas de tirer des conclusions mais tout au plus de constater que dans la zone où était placée la trappe Malaise (tourbière, entre 0 et 1 m de hauteur), l'activité de vol des femelles est plus grande que celle des mâles.

REMERCIEMENTS

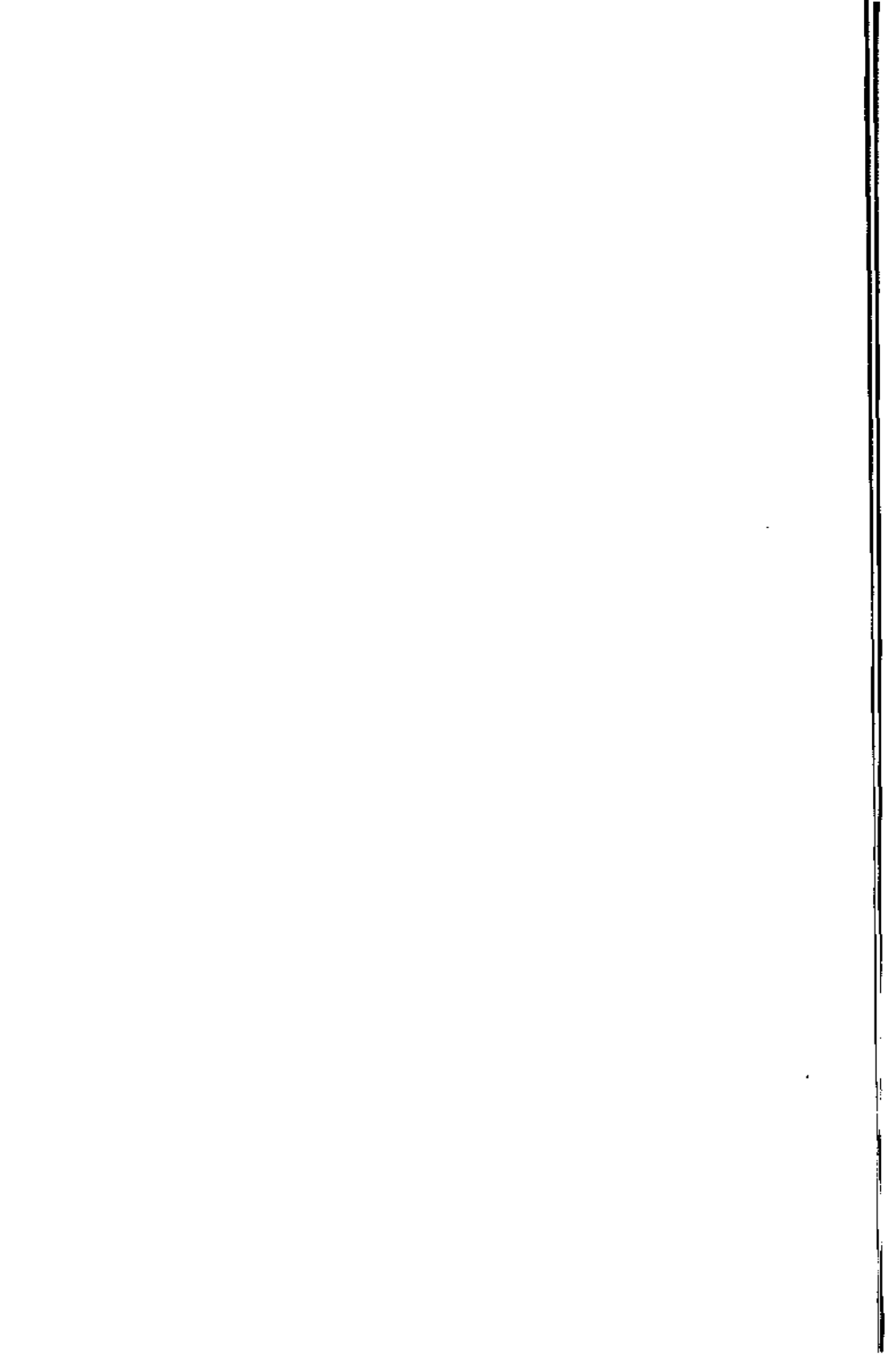
En terminant la série de publications consacrées au cycle vital de *H. bimaculata*, je tiens à exprimer ma vive reconnaissance au professeur W. MATTHEY, Institut de Zoologie, Neuchâtel, qui, en dirigeant ma thèse, m'a fait abondamment profiter de ses vastes connaissances, et qui, de plus, a bien voulu relire et discuter mes manuscrits. Je remercie également les collègues et amis qui m'ont fourni leur aide, en particulier Y. BORCARO pour sa mise au propre des versions définitives.

BIBLIOGRAPHIE

- AUROI, C. 1981. *Le cycle vital d'Hybomitra bimaculata* (MACQUART) (Dipt. Tabanidae) I. L'oviposition et les œufs. Bull. Soc. Ent. Suisse, 54: 99-115.
- AUROI, C. 1982a. *Le cycle vital d'Hybomitra bimaculata* (MACQUART) (Dipt. Tabanidae) II. Les larves et leur développement. Bull. Soc. Ent. Suisse, 55: 139-150.
- AUROI, C. 1982b. *Physiological age of tabanid (Diptera) populations in Switzerland*. J. Med. Entomol., Vol. 19(3): 281-284.

- AUROI, C. 1983a. *Les Tabanides (Diptera) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois) II. Phénologie et abondance annuelle.* Bull. Soc. neuchâtel. Sc. nat., 106: 61-72.
- AUROI, C. 1983b. *Les Tabanides (Diptera) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois) III. Chorologie des espèces les plus abondantes.* Bull. Soc. neuchâtel. Sc. nat., 106: 73-82.
- CHVALA, M. & JEZEK, J. 1969. *Immature stages of five European Hybomitra species of the bimaculata- and montana-groups (Dipt. Tabanidae).* Folia parasitol. (Praha), 16: 329-347.
- DETINOVA, T. S. 1963. *Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âges les Diptères présentant une importance médicale.* O. M. S., Monogr. No 47, 220 pp.
- JEZEK, J. 1977. *Keys to the last instar larvae and pupae of some European Tabanidae (Diptera).* Acta ent. bohemoslov., 74: 339-344.
- MAGNARELLI, L. A. & STOFFOLANO, J. G. 1980. *Blood feeding, oogenesis and oviposition by Tabanus nigrovittatus in the laboratory.* Ann. Entomol. Soc. Am., 73(1): 14-17.
- ROBERTS, R. H. 1980. *The effect of temperature on the duration of oogenesis and embryonic development in Tabanidae (Diptera).* J. Med. Entomol., 17(1): 8-14.
- THORSTEINSON, A. J., BRACKEN, G. K. & HANEC, W. 1964. *The Manitoba horse-fly trap.* Can. Ent., 96: 166.
- TOWNE, H. 1972. *A light-weight Malaise trap.* Ent. News, 83: 239-247.

(reçu le 2 mai 1983)



**Influence comparée des facteurs météorologiques
sur l'abondance quotidienne des captures
de *Haematopota pluvialis* (L.)
et *H. crassicornis* Wahlberg (Dipt. Tabanidae)
dans le Haut-Jura suisse ⁽¹⁾**

Charles AUROI ⁽²⁾

Institut de Zoologie, Université, Chantemerle 22, CH 2000 Neuchâtel.

Monique GRAF-JACCOTTET

Institut de Mathématiques, Université, Chantemerle 20, CH 2000 Neuchâtel.

RÉSUMÉ

Cinq pièges Manitoba (simulant un hôte) ont été placés dans et autour d'une tourbière du Haut-Jura neuchâtelois (vallée de la Brévine, altitude 1 050 m). Pour les deux espèces les plus abondantes et durant trois années successives, la relation entre le nombre quotidien de captures et les valeurs diurnes des cinq principaux facteurs météorologiques est étudiée. L'effet de chaque facteur pris isolément est analysé. L'action simultanée de plusieurs facteurs est exprimée par un modèle prédictif, dont l'originalité est d'être pratiquement indépendant de la fluctuation saisonnière d'abondance. Pour cela, au lieu du nombre quotidien de captures, la variation d'un jour à l'autre du nombre de captures est mise en relation avec la variation des facteurs météorologiques (par une régression multiple pas à pas). Finalement, il apparaît que la température et l'humidité relative (facteurs hautement corrélés entre eux) sont les meilleurs prédicteurs, tout en agissant différemment sur l'une et l'autre des deux espèces étudiées. Ce résultat est comparé avec neuf modèles de la littérature.

MOTS-CLÉS : *Tabanides - Facteurs météorologiques - Régression multiple - Modèle prédictif*

ABSTRACT

Five Manitoba traps (simulating a host) were placed inside and around a peat-bog in the Haut-Jura neuchâtelois (la Brévine valley, alt. 1 050 m). For the two most abundant species and during three consecutive years, the relation between the daily number of captures and the diurnal values of the five principal meteorological factors is studied. The effect of each single factor is analysed. The simultaneous action of several factors is expressed by a predictive model, whose originality is to be practically independent of the seasonal fluctuation of the abundance. In that aim, instead of the daily number of captures, the variation, from one day to the next, of the number of captures is related to the variation of the meteorological factors (by a stepwise multiple regression). Finally, it appears that the temperature and the relative humidity (highly correlated factors) are the best predictors, but act differently on the two studied species. This result is compared with nine models from the literature.

KEY-WORDS: *Tabanids - Meteorological factors - Multiple regression - Predictive model*

⁽¹⁾ Travail réalisé dans le cadre de la thèse d'un des auteurs ⁽²⁾, avec l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique, requête N° 3.032.73.

INTRODUCTION

Dans le cadre d'une recherche sur l'écologie des tabanides dans une tourbière du Haut-Jura, altitude 1 050 m (AUROI, 1979), nous avons étudié les facteurs qui influencent l'abondance annuelle de la population. Parmi ces facteurs, les conditions météorologiques interviennent en agissant sur l'activité de vol, indispensable à l'obtention d'un repas sanguin, donc à la reproduction. L'abondance des captures d'un piège simulant un hôte, comme par exemple le piège Manitoba (THORSTEINSON *et al.*, 1964), donne une estimation du nombre de taons femelles à la recherche d'un hôte. Cette abondance varie quotidiennement avec les conditions météorologiques. S'il existe une relation définie entre le nombre de captures et certains facteurs météorologiques, il devient possible d'établir un modèle mathématique qui décrit cette relation et permet de prédire le nombre de captures pour des conditions météorologiques données. Ce modèle aura une signification pour la biologie et l'écologie des tabanides mais aussi un sens épidémiologique, puisque le risque d'une transmission de germes pathogènes augmente avec le nombre de femelles momentanément à la recherche d'un hôte.

Des modèles de la relation entre le nombre de captures et les conditions météorologiques ont déjà été établis pour plusieurs espèces américaines (JOYCE & HANSENS, 1968; BURNETT & HAYS, 1974; SCHULZE *et al.*, 1975; DALE & AXTELL, 1975; ALVERSTON & NOBLEY, 1977) et pour quelques espèces européennes (RAYMOND, 1979; KNIEPERT, 1982). Ces différents modèles seront discutés ci-dessous.

Le présent travail a pour but l'analyse statistique des relations entre les facteurs météorologiques et le nombre de captures de *Haematopota pluvialis* et *H. crassicornis*. Le modèle prédictif résultant de cette analyse a l'avantage d'être basé sur les données récoltées au cours de trois saisons de vol complètes, ce qui lui donne une qualité de prédiction élevée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié est constitué par les deux espèces les plus abondantes, *Haematopota pluvialis* et *H. crassicornis*, capturées par cinq pièges Manitoba en service de juin à septembre, dans les mêmes stations en 1975, 76 et 77. Les pièges, relevés quotidiennement entre 18 et 19 heures, étaient placés sur une surface d'environ 450 m × 700 m. Deux se trouvaient dans une tourbière, les autres dans les prairies et les pâturages voisins. La description des pièges et de leur disposition exacte a été indiquée dans une publication précédente (AUROI, 1978).

Les facteurs météorologiques suivants, mesurés dans l'aire de capture ont été considérés :

— La température diurne moyenne de l'air, de 7 heures à 19 heures, mesurée à 1,5 m au-dessus du sol par un enregistreur multicanaux « Grant » modèle D. Cet appareil effectue une mesure par heure et la température diurne considérée est la moyenne de 13 mesures horaires.

— Le nombre d'heures diurnes où la température de l'air est égale ou supérieure à 15° C, 20° C et 25° C. Ces trois valeurs ont été tirées des mesures horaires.

— L'humidité relative de l'air diurne moyenne mesurée à 40 cm au-dessus du sol par un psychromètre relié à l'enregistreur « Grant ». L'humidité relative moyenne entre 7 heures et 19 heures est approximée de façon satisfaisante par :

$$HUM = ((H7)/2 + (H10) + (H13) + (H16) + (H19)/2)/4$$

H7, H10, etc. représente l'humidité enregistrée à 7 heures, à 10 heures, etc. L'examen des mesures indique que H7 est toujours proche de 90 %, de sorte que nous avons remplacé H7 par 90 dans notre estimativo.

— Le nombre d'heures diurnes (7 à 19 heures) avec précipitations, mesurées par un pluviographe adapté à l'enregistreur « Grant ». Les précipitations sont détectées dès qu'elles dépassent 0,2 mm.

— La pression atmosphérique diurne moyenne mesurée par un barographe « Richard. » Cette pression est la moyenne des valeurs enregistrées à 7 heures, 13 heures et 19 heures.

— La variation de pression atmosphérique diurne selon l'enregistrement du baro-thermo-hygrographe « Richard » type NG 5116. Cette variation est la différence entre la pression maximale et la pression minimale observées à 7, 13 et 19 heures. Dans le cas d'une variation positive et négative de même amplitude au cours d'une journée, nous avons, arbitrairement, considéré uniquement la variation négative qui nous paraissait plus significative.

— La vitesse diurne moyenne du vent, de 7 heures à 19 heures, mesurée par un anémographe « Lambrecht » No 1482. Cet appareil mesure en réalité le chemin parcouru par le vent et la vitesse moyenne a été calculée, selon les données du fabricant, par l'approximation :

$$VEN = 2/(TT)D + 4/T$$

D = distance parcourue en kilomètres,

T = durée considérée en heures.

Nous avons d'abord étudié, pour chaque facteur météorologique pris séparément, sous quelles conditions moyennes et extrêmes on observe des captures. Nous avons également analysé les coefficients de corrélation entre chaque facteur et le nombre de captures.

Enfin nous avons tenu compte de plusieurs facteurs météorologiques simultanément en utilisant la régression multiple pas à pas pour obtenir un modèle météorologique prédictif. Rappelons que dans cette méthode, chaque nouvelle variable est introduite pour nuancer l'apport des précédentes. Le choix d'une variable se fait selon la valeur du coefficient de corrélation partielle qui mesure le degré de liaison linéaire entre la variable à introduire et la variable à expliquer, lorsqu'on tient fixes les variables déjà introduites. L'équation finale tient compte simultanément de toutes les variables introduites. La qualité globale de la prédiction est mesurée par le coefficient de corrélation multiple.

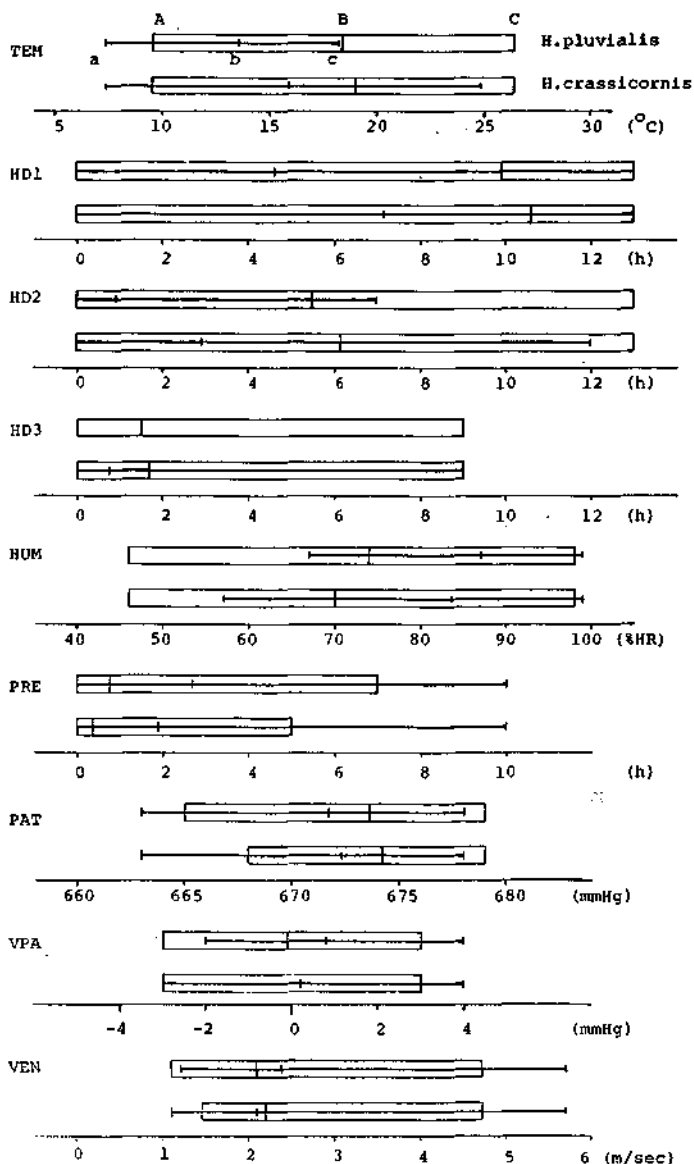
RÉSULTATS ET DISCUSSION

I. COMPARAISON DES JOURS SANS CAPTURES ET DES JOURS AVEC CAPTURES

Au cours de la période analysée, nous n'avons pas obtenu des captures chaque jour. Nous avons donc examiné sous quelles conditions météorologiques les deux espèces sont capturées. Comparons par exemple (fig. 1) les valeurs de la température moyenne (TEM) des jours sans captures et celles des jours avec captures. On observe trois domaines : au-dessous d'une température minimale ($9^{\circ}C$), il n'y a jamais de captures. Au-dessus d'un maximum ($18^{\circ}C$ pour *HAPL* et $25^{\circ}C$ pour *HACR*), on observe toujours des captures. Dans le domaine central, on peut ou non en obtenir. Ces trois domaines existent, en général, pour tous les facteurs météorologiques que nous avons considérés. Le domaine central (avec ou sans captures) est toujours très large. Nous pensons que cette caractéristique est due au climat rude de la vallée de la Brévine (MATTHEY, 1971) qui maintient fréquemment à un niveau très bas, mais sans l'annihiler complètement, l'activité des tabanides.

Si l'on compare les conditions météorologiques extrêmes sous lesquelles *H. pluvialis* et *H. crassicornis* sont capturés, on observe une diminution de l'activité apparemment plus marquée de *H. crassicornis*. Par exemple la limite de température au-dessus de laquelle on observe toujours des captures est plus basse pour *H. pluvialis* que pour *H. crassicornis*. De même *H. pluvialis* semble avoir toujours une activité de vol par une humidité relative inférieure à 67 %; il faut descendre au-dessous de 57 % pour observer toujours des captures de *H. crassicornis*.

Pour bien comprendre ces observations, il faut les mettre en relation avec le nombre total de captures: entre 1973 et 1977, 415 *H. crassicornis* et 5236 *H. pluvialis* ont été pris, c'est-à-dire un rapport de 1 à 13 environ. Ce rapport est pratiquement identique à celui des nombres maximaux de captures observés en un jour: 25 *H. crassicornis* contre 314 *H. pluvialis*. Si l'on admet que ce rapport entre les abon-



dances de captures est un reflet du rapport entre les abondances réelles, la probabilité de capture de *H. crassicornis* dans les pièges Manitoba est alors inférieure à celle de *H. pluvialis*. Ceci entraîne que dans des conditions climatiques limites pour l'activité, on peut n'observer aucune capture de *H. crassicornis* sans pour autant que cette espèce ne vole plus du tout. La différence de sensibilité aux conditions météorologiques entre les deux espèces est donc en réalité moins accentuée que ne le suggèrent nos observations. Le même raisonnement montre aussi que si cette différence existe, elle entraîne également une probabilité de capture plus faible pour *H. crassicornis* et donc que le rapport des abondances réelles est supérieur à 1/13.

La probabilité de capture est aussi influencée par la période de vol. Précisons que les périodes de vol de *H. pluvialis* et *H. crassicornis* ne sont pas exactement superposées (fig. 2) : *H. crassicornis* apparaît plus tôt au printemps que *H. pluvialis*.

A fins de comparaisons, nous avons toujours pris les mêmes dates initiales et finales (A et B, fig. 2) pour les deux espèces, mais la concentration des captures est répartie différemment pour *H. pluvialis* et *H. crassicornis* (b à d, fig. 2).

2. CORRÉLATION ENTRE LE NOMBRE DE CAPTURES ET LES FACTEURS MÉTÉOROLOGIQUES

Nous pouvons pousser plus loin nos investigations sur le lien entre l'activité et les conditions météorologiques en examinant les coefficients de corrélation entre le nombre de captures journalières et certains facteurs météorologiques (tableau I).

Si tous les jours sont considérés (cas a), on constate que, pour les deux espèces, les facteurs les plus corrélés avec le nombre de captures sont les variables liées à la température (TEM, HD1, HD2, HD3), ainsi que l'humidité (HUM). Il est intéressant de comparer selon l'espèce la décroissance des corrélations, lorsque l'on supprime les jours sans captures. Cette décroissance exprime l'intensité de l'effet inhibant l'activité de vol que peuvent avoir les conditions météorologiques.

Prenons la température moyenne. Pour *H. pluvialis*, la corrélation entre le nombre de captures quotidien (HAPL) et la température moyenne (TEM) décroît de 0,45 pour le cas a), où tous les jours sont considérés, à 0,41 pour le cas b), où seuls les jours avec captures de *H. pluvialis* sont retenus. Cette diminution est égale à environ 10 %.

FIG. 1. — Comparaison des conditions météorologiques de jours avec ou sans captures pour les espèces *H. pluvialis* et *H. crassicornis*.

- TEM : température moyenne diurne.
 HD1 : nombre d'heures où la température est supérieure à 15° C.
 HD2 : nombre d'heures où la température est supérieure à 20° C.
 HD3 : nombre d'heures où la température est supérieure à 25° C.
 HUM : humidité relative moyenne diurne.
 PRE : nombre d'heures avec précipitations.
 PAT : pression atmosphérique.
 VPA : variation de pression atmosphérique.
 VEN : vitesse moyenne diurne du vent.
 A, B, C : minima, moyenne et maxima pour les jours avec captures.
 a, b, c : minima, moyenne et maxima pour les jours sans captures.

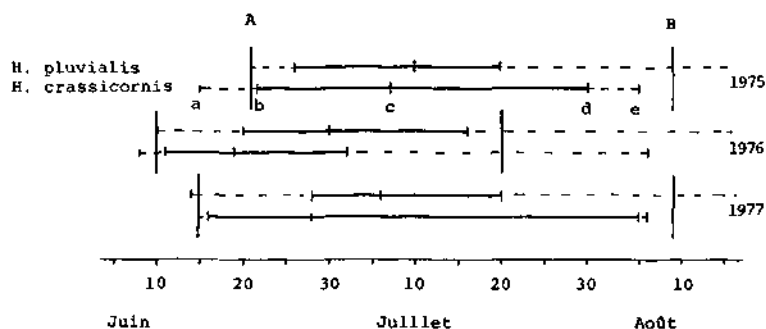


FIG. 2. — Période de vol de *H. pluvialis* et *H. crassicornis*, dans la vallée de la Brévine, en 1975, 1976 et 1977.

A, B : début et fin de la période considérée pour la modélisation.

a, e : dates de la première et de la dernière capture.

b, c, d : dates où 5 %, 50 %, 95 % du total des captures sont obtenus.

TABLEAU 1. — Corrélations entre le nombre de captures et les facteurs météorologiques

	TEM	HD1	HD2	HD3	HUM	PAT	VPA	VEN	PRE
a)									
HAPL	0,45	0,25	0,46	0,31	-0,30	0,11	-0,19	-0,06	-0,18
HACR	0,29	0,29	0,29	0,07	-0,28	0,14	-0,05	-0,02	-0,23
b)									
HAPL	0,41	0,17	0,41	0,26	-0,24	0,07	-0,14	-0,03	-0,13
HACR	0,22	0,23	0,23	0,04	-0,23	0,12	-0,00	0,02	-0,21
c)									
HAPL	0,43	0,11	0,39	0,33	-0,15	0,11	-0,18	-0,07	-0,02
HACR	0,14	0,16	0,14	-0,05	-0,02	0,01	0,04	-0,09	-0,00

a) Tous les jours sont considérés (147 jours).

b) Seuls les jours avec HAPL \neq 0 (132 jours).

c) Seuls les jours avec HACR \neq 0 (78 jours).

HAPL : nombre quotidien de captures de *H. pluvialis*.

HACR : nombre quotidien de captures de *H. crassicornis*.

Pour *H. crassicornis*, la même corrélation décroît de 0,29 à 0,14, c'est-à-dire de 50 % environ. Il semble donc que le lien entre TEM et le nombre de captures quotidien de *H. crassicornis* (HACR) soit plutôt dû à l'effet inhibant des basses températures, qu'à l'effet stimulant des hautes températures, alors que, au contraire HAPL a tendance à augmenter avec la température.

Le phénomène est encore plus marqué pour l'humidité (HUM), dont la corrélation avec HACR passe de -0,28 à -0,02, alors qu'avec HAPL elle passe de -0,30 à -0,24. Le lien (assez faible) entre HUM et HACR exprime seulement l'effet inhibant sur *H. crassicornis* d'une humidité relative élevée, alors que HAPL a de plus tendance à augmenter lorsque HUM décroît.

En comparant les coefficients de corrélation dans le cas c) (où seuls les jours avec captures de *H. crassicornis* sont considérés) pour les deux espèces, on peut vérifier que la décroissance est vraiment plus marquée pour *HACR*, et qu'elle n'est pas due à la diminution du nombre de jours d'observation (de 147 à 78).

3. MODÈLE DE PRÉDICTION

Nous allons maintenant tenir compte de plusieurs facteurs météorologiques simultanément.

Plutôt que de construire un modèle prédisant le nombre journalier de captures, nous avons préféré prédire les variations du nombre de captures d'un jour à l'autre, en fonction des variations météorologiques. Donc, par exemple, si le modèle fait intervenir la température, plutôt que de dire qu'à telle température correspond tel nombre de captures, nous dirons qu'à telle baisse (ou hausse) de température correspond telle baisse (ou hausse) dans le nombre de captures relativement à la veille. Ce procédé permet d'éliminer en grande partie l'effet de l'abondance réelle, variable en cours de saison, qui ne peut être estimée directement. Nous publierons dans un prochain article un modèle prédictif du nombre de captures, tenant compte de l'abondance réelle.

Notations : le préfixe *D* ajouté devant les codes définis dans la légende de la figure 1 signifie qu'il s'agit de la différence entre la valeur du jour de prédiction et celle de la veille. On suppose observer les différences des facteurs météorologiques, pour prédire la différence du nombre de captures.

Les autres valeurs utilisées pour la prédiction sont, pour *DHAPL* :

*HAPL*₁ = valeur de la veille de *HAPL*,

*QHPL*₁ = carré de *HAPL*₁,

et pour *DHACR* :

*HACR*₁ = valeur de la veille de *HACR*.

Pour *DHAPL*, les valeurs observées varient entre - 240 et + 195 et pour *DHACR* entre - 18 et + 11. Si l'on divise l'étendue de variation par le nombre total de captures (voir paragraphe 1), on obtient des rapports analogues de 0,084 et 0,070 respectivement. Il n'y a pas, entre les deux espèces, de différence notable dans la variabilité du nombre de captures, autre que celle tenant à la différence d'effectif.

Le tableau II donne pour chaque espèce les coefficients de corrélation entre

TABLEAU II. — Corrélations entre la variation du nombre de captures et les variations des facteurs météorologiques

	<i>DTEM</i>	<i>DHD1</i>	<i>DHD2</i>	<i>DHD3</i>	<i>DHUM</i>	<i>DPAT</i>	<i>DVEN</i>	<i>DPRE</i>	<i>HAPL</i> ₁	<i>QHPL</i> ₁	<i>HACR</i> ₁
a) <i>DHAPL</i>	0,52	0,05	0,54	0,35	-0,36	0,06	-0,13	-0,29	-0,48	0,59	—
b) <i>DHACR</i>	0,55	0,50	0,49	0,14	-0,29	-0,13	-0,09	-0,30	—	—	-0,65

Seules sont considérées les séquences de deux jours consécutifs tels que :

a) *HAPL* ≠ 0 (106 séquences)

b) *HACR* ≠ 0 (55 séquences)

la variation du nombre de captures et les variations des facteurs météorologiques. Le tableau III indique les résultats de la régression multiple pas à pas.

TABLEAU III. — Équation de prédiction de la variation du nombre de captures

Variable	Coefficient de régression <i>b</i>	Écart-type de <i>b</i>	Corrélation partielle à la dernière étape	Corrélation multiple à l'étape où la variable est introduite
a)				
<i>QHPL1</i>	-0,003	0,001	-0,431	0,59
<i>DTEM</i>	14,672	2,487	0,510	0,69
<i>HAPL1</i>	0,397	0,162	0,239	0,71
<i>DHUM</i>	1,990	0,586	0,323	0,73
<i>DHD1</i>	-3,507	1,341	-0,254	0,74
<i>DPRE</i>	-5,516	2,310	-0,233	0,76
Constante	-2,245			
b)				
<i>HACR1</i>	-0,471	0,081	-0,633	0,65
<i>DHD1</i>	0,464	0,151	0,395	0,76
<i>DHD2</i>	0,415	0,100	0,503	0,81
Constante	1,337			

a) pour *Hae. pluvialis* (prédiction de *DHAPL*).

b) pour *Hae. crassicornis* (prédiction de *DHACR*).

Remarque : nous avons supprimé les jours sans captures car l'absence de captures signifie seulement que l'on est en dessous du seuil d'activité. C'est une donnée moins informative que les autres.

4. INTERPRÉTATION DE LA PRÉDICTION DE *DHAPL*

Selon le tableau III, l'équation prédictive de la variation du nombre de captures de *H. pluvialis* (*DHAPL*) se présente comme suit :

$$DHAPL = - 0,003 QHPL1 + 14,672 DTEM + 0,397 HAPL1 + 1,99 DHUM - 3,507 DHD1 - 5,516 DPRE - 2,245$$

Considérons d'abord, pour l'interprétation, les facteurs météorologiques introduits. Une difficulté vient du fait que ces facteurs varient en même temps (fig. 3 à 5). On ne peut donc interpréter séparément leur influence sur la variation du nombre de captures.

La variable la plus importante est la variation de température *DTEM*. En effet, c'est la première variable météorologique introduite et c'est celle dont la corrélation partielle avec *DHAPL* est la plus élevée, lorsqu'on considère, à la dernière étape de la régression, l'équation de prédiction dans son ensemble (tableau III). Le coefficient de régression de *DTEM* est positif; il indique que, par exemple, à une augmentation de température de 1° C correspond un accroissement du nombre de captures de 14 à 15 individus.

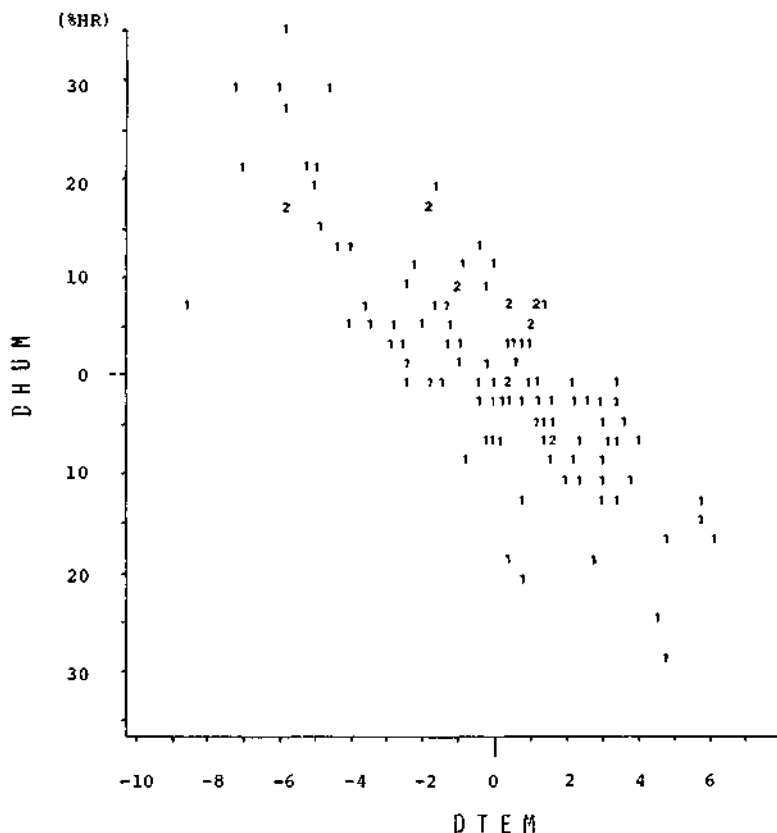


FIG. 3. — Relation entre la variation de température *DTEM* et la variation d'humidité *DHUM*, lors de deux jours consécutifs avec captures de *H. pluvialis* (1, 2, ... n couples de valeurs, $n < 9$).

Les deux variables suivantes viennent atténuer l'effet de la variation de température. A une hausse de température ($DTEM > 0$) correspond en moyenne une baisse de l'humidité relative ($DHUM < 0$) (fig. 3). Comme le coefficient de régression (tableau III) de *DHUM* est positif, cette variable agit pour diminuer les variations de *DHAPL* prédites par *DTEM*. Le facteur *DHDI* agit de même; puisque son coefficient de régression est négatif et qu'il varie en moyenne dans le même sens que *DTEM* (fig. 4). Enfin comme la pluie est un obstacle absolu à l'activité de vol, il est naturel que le coefficient de *DPRE* (tableau III) soit négatif. On constate (fig. 5) que si la variation (en valeur absolue) de température est supérieure à 3°C , *DPRE* est nul ou varie en sens opposé à *DTEM*. Par contre, si $-3^{\circ}\text{C} < DTEM < 3^{\circ}\text{C}$, le lien entre *DPRE* et *DTEM* est pratiquement nul.

Il peut sembler surprenant que la hausse de la température moyenne et l'augmentation du nombre d'heures $> 15^{\circ}\text{C}$ agissent dans des sens opposés. Nous

interprétons cela de la façon suivante : si la température moyenne est élevée, une hausse ne modifiera pas ou peu le nombre d'heures $> 15^{\circ}\text{C}$; donc, entre deux jours très chauds, $DHD1$ sera proche de zéro. Par contre, en cas de hausse de TEM après un jour froid, la variation de HDI sera importante. La variable $DHD1$ agit donc surtout par temps froid. Remarquons que $DHD1$ n'est pas liée directement à $DHAPL$, puisque leur coefficient de corrélation est de 0,05 (tableau II) : mais si l'on tient compte de l'ensemble des variables, l'action de $DHD1$ se révèle, car son coefficient de corrélation partiel avec $DHAPL$ est de $-0,254$ (tableau III).

Examinons maintenant la prédiction obtenue, si les conditions météorologiques ne varient pas de la veille à un jour donné. L'équation de prédiction (tableau III) donne alors :

$$DHAPL = -0,003 QHPL1 + 0,397 HAPL1 - 2,245$$

Par un calcul élémentaire, on voit que si la veille, le nombre de captures $HAPL1$ est inférieur à 150, la variation prédite, au cas où les conditions météorologiques sont stables, est comprise entre plus et moins dix captures. Dans les mêmes conditions, le nombre de captures prédit décroît rapidement, si $HAPL1$ dépasse de beaucoup 150.

On trouve aussi que si $6 < HAPL1 < 126$, le nombre de captures augmente, et qu'il diminue si $HAPL1$ est en dehors de cet intervalle.

La qualité globale de la prédiction est donnée par le carré de la corrélation multiple à la dernière étape de la régression. Dans le cas de $DHAPL$, cette qualité est de $(0,76)^2 = 0,58$, représentant une part équilibrée de la variance totale de 58 %.

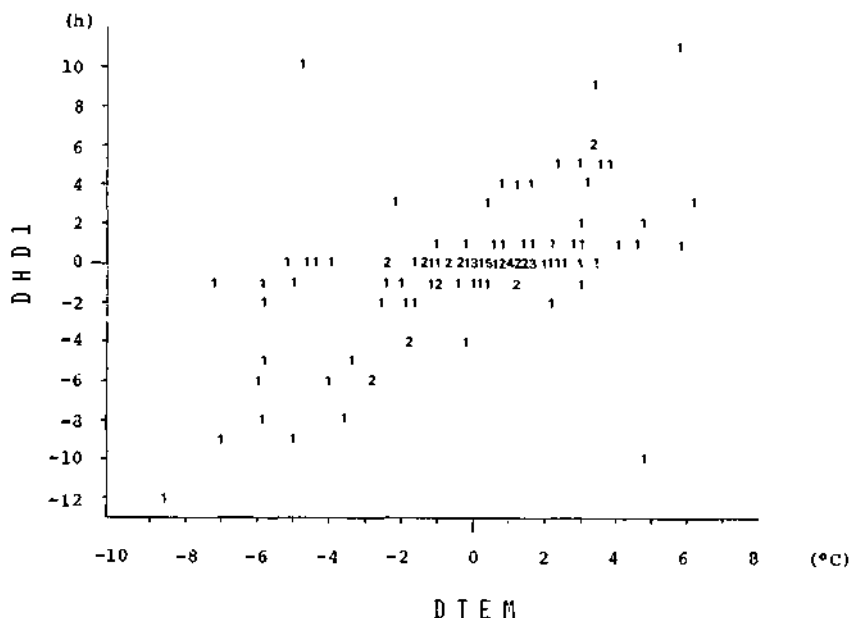


FIG. 4. — Relation entre la variation de température $DTEM$ et la variation du nombre d'heures avec $T > 15^{\circ}\text{C}$ $DHD1$, lors de deux jours consécutifs avec captures de *H. pluvialis*.

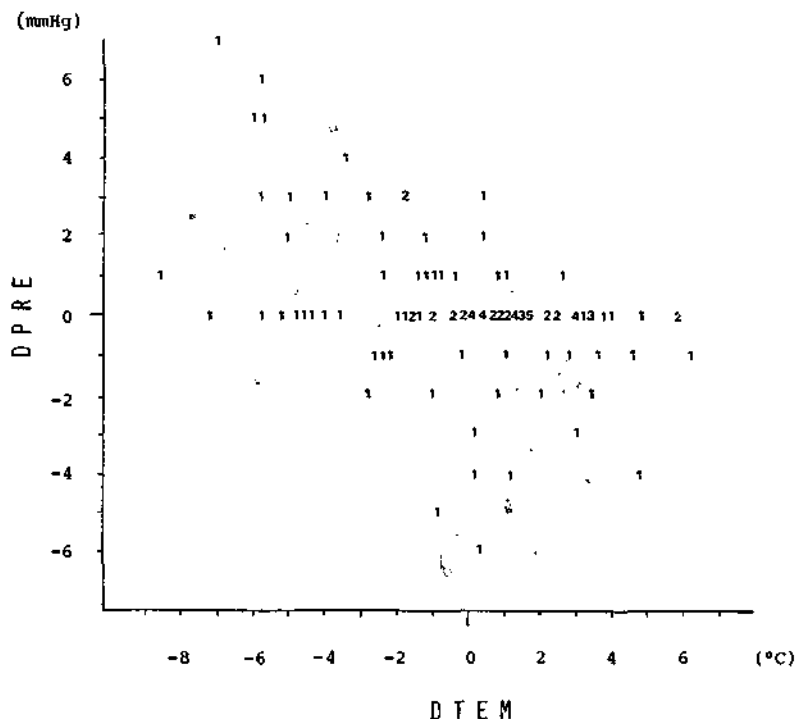


FIG. 5. — Relation entre la variation de température *DTEM* et la variation du nombre d'heures avec précipitations *DPRE*, lors de deux jours consécutifs avec captures de *H. pluvialis*.

5. INTERPRÉTATION DE LA PRÉDICTION DE *DHACR*

La liaison obtenue entre *DHACR* et les facteurs météorologiques est plus simple que pour *DHAPL*, puisque seules les variables *DHD1* et *DHD2* interviennent. Ces variables ont des coefficients de régression du même ordre de grandeur (tableau III).

Si la température est supérieure à 20° C, elle est nécessairement supérieure à 15° C, donc les heures pendant lesquelles elle est au-dessus de 20° C sont comptées dans *DHD1* et dans *DHD2*. Interprétées comme stimulant de l'activité, ces heures valent le double de celles pour lesquelles la température se trouve entre 15° C et 20° C. La figure 6 montre la répartition des valeurs observées de *DHD1* et *DHD2*.

Ces facteurs météorologiques interviennent pour corriger la tendance générale à une diminution du nombre de captures après un jour à fortes captures.

Considérons maintenant le modèle, si l'on suppose que *HD1* et *HD2* ne varient pas. L'équation de régression devient alors :

$$DHACR = -0,471 HACR1 + 1,337$$

Donc à partir de trois captures déjà, le modèle prédit une diminution.

Le carré du coefficient de corrélation multiple est $(0,81)^2 = 0,65$ (tableau III). La part de la variance expliquée par le modèle est donc de 65 %.

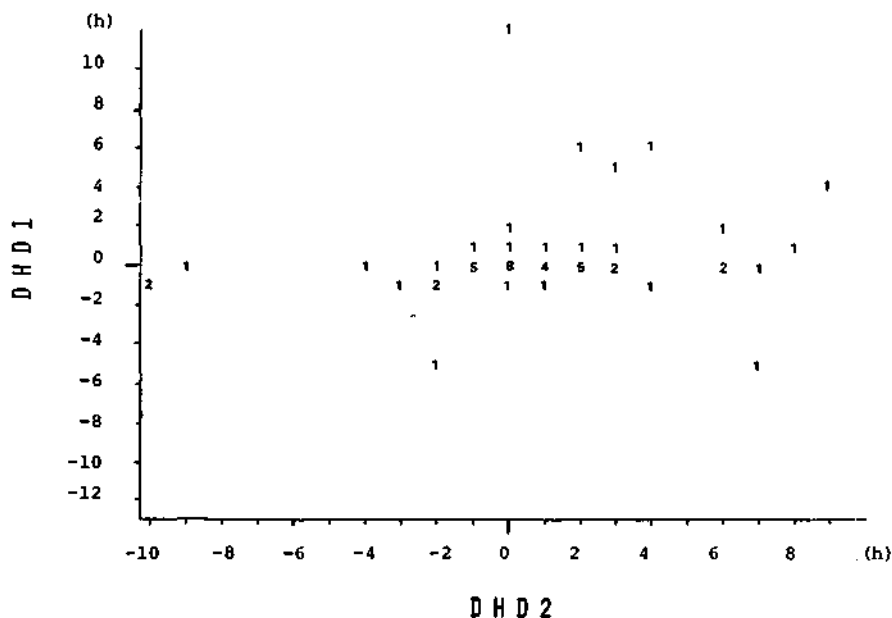


FIG. 6. — Relation entre les variations du nombre d'heures avec $T > 20^{\circ}\text{C}$ et $T > 15^{\circ}\text{C}$, $DHD2$ et $DHD1$, lors de deux jours consécutifs avec captures de *H. crassicornis*.

CONCLUSION

Les deux facteurs météorologiques qui expliquent le mieux l'abondance des captures de *H. pluvialis* et *H. crassicornis* sont la température et l'humidité relative. Ces deux facteurs sont liés par un coefficient de corrélation négatif élevé de sorte que leur action individuelle ne peut être séparée : les captures sont abondantes lorsque la température est élevée et l'humidité relative basse.

Les facteurs météorologiques n'agissent pas de la même manière sur les deux espèces. Pour *H. pluvialis*, on constate que ce sont surtout les valeurs élevées de

FIG. 7. — Caractéristiques principales de 11 modèles prédictifs du nombre de captures de Tabanides en fonction de facteurs météorologiques.

Le modèle 1) analyse, par une régression simple, l'effet de chaque facteur pris isolément. Les modèles 2) à 11) analysent, par des régressions multiples, l'effet simultané de plusieurs facteurs.

AUTEURS	JOYCE & HANSENS 1960	BURNETT & MAYS 1974	SCHULZE et al. 1975	DALE & AXTELL 1975		
LIEU	NEW JERSEY (USA)	ALABAMA (USA)	NEW JERSEY (USA)	CAROLINE DU NORD (USA)		
PREDIT	Var. du n. de capt. quotidien	N. de captures horaire	N. de captures quotidien	N. de captures par demi-heure		
MODELE No	1)	2)	3)	4)	5)	6)
MODE DE CAPTURE	Pièges adhésifs	Trappe Malaise + CO ₂	Pièges adhésifs	Trappe cage	Filet entomol.	Filet entomol.
ESPECES	<i>T. oligovittatus</i> <i>T. lineola</i>	Plusieurs (34)	<i>T. oligovittatus</i>	<i>T. oligovittatus</i>	<i>C. atlanticus</i>	<i>C. lullignous</i>
R ²		0,498	0,775	0,380	0,300	0,550
FACTEURS EXPLICATIFS	Température max Température moy Nébulosité	Pression atm. Température Evaporation V. évaporation V. rayonnement Rayonnement V. vit. du vent V. température Humidité rel.	Nébulosité (Data) ³ Température	Heure de capt. (Lumière) ⁴ Température (Température) ² Data Vic. du vent	Température Lumière (Humidité rel.) ² Humidité rel.	Lumière Heure de capt.
FACTEURS ANALYSES MAIS NON EXPLICATIFS	Vit. du vent Température min	Vit. du vent Nébulosité Précipitations Lumière édit.	Humidité rel. Vic. du vent Dir. du vent	Humidité rel.	Heure de capt. Vic. du vent	Température Humidité rel. Vic. du vent
NOMBRE D'OBSERVATIONS	26	1060	15	310	310	248
PERIODE ANALYSEE	34 j	287 j (2 ans)	35 j	10 j	10 j	8 j

AUTEURS	ALVINESON & MOLLAT 1977	RAYMOND 1977	KNIPECKI 1982	NOTRE MODELE 1982	
LIEU	CAROLINE DU SUD	HAUTES-ALPES (F)	VOGELSBERG (REA)	HAUT-JURAS (CH)	
PREDIT	N. de captures horaire	Log. in. de capt. quotidien + 1)	N. de captures par demi-heure	Variation du nombre quotidiens de captures	
MODELE No	7)	8)	9)	10)	11)
MODE DE CAPTURE	Pièges adhésifs + CO ₂	Piège Manitoba + filet entom. + CO ₂	Piège cage + filet entom. sur bétail	Piège Manitoba	Piège Manitoba
ESPECES	Plusieurs	Plusieurs	Plusieurs	<i>H. pluvialis</i>	<i>H. brassicorata</i>
R ²	0,589	0,504-0,757	0,439-0,893	0,580	0,650
FACTEURS EXPLICATIFS	Pression atm. Température Humidité rel.	Température max	Température Humidité rel. Lumière Nébulosité Type de nuage Orage Précipitations Grume Vic. du vent Dir. du vent	(N. de captures de la veille) ² 0. température N. de captures de la veille D. humidité rel. D. n. d'heures où T 15°C D. n. d'heures où T 20°C	N. de captures de la veille D. n. d'heures où T 15°C D. n. d'heures où T 20°C
FACTEURS ANALYSES MAIS NON EXPLICATIFS	Lumière Vic. du vent Dir. du vent Nébulosité		Date de capt. Heure de capt. Pression atm.	D. n. d'heures où T 20°C 0. n. d'heures où T 25°C 0. pression atm. 0. vic. du vent	D. température D. n. d'heures où T 25°C 0. humidité rel. D. pression atm. 0. vit. du vent D. précipitations
NOMBRE D'OBSERVATIONS	151	17-33	638	106	53
PERIODE ANAL.	110 j (1 an)	17-33 j	240 j (7 ans)	270 j (1 an)	270 j (3 ans)

température (et basses d'humidité) qui interviennent en augmentant le nombre de captures. Pour *H. crassicornis* au contraire, ce sont les valeurs basses de température (et élevées d'humidité) qui jouent un rôle prépondérant en inhibant l'activité de vol, ce qui supprime les captures.

Pour les deux espèces, on n'observe jamais de captures si la température (moyenne quotidienne) est inférieure à 9,5° C ou l'humidité supérieure à 96 %. Des captures sont toujours obtenues, d'une part lorsque la température dépasse 18,3° C pour *H. pluvialis* et 24,8° C pour *H. crassicornis*, d'autre part lorsque l'humidité est inférieure à 67 % pour *H. pluvialis* et 57 % pour *H. crassicornis*.

Il est possible que la différence de réaction aux facteurs météorologiques que l'on constate entre les deux espèces soit influencée par l'abondance réelle des deux populations. Le nombre total de captures de *H. pluvialis* est en effet 13 fois plus élevé que celui de *H. crassicornis*.

Pour comparer nos résultats avec ceux de la littérature, nous avons groupé, dans la figure 7, les caractéristiques de onze (dont les nôtres) modèles prédictifs du nombre de captures de tabanides en fonction de facteurs météorologiques. Les modèles présentés n'ont pas tous été établis sur les mêmes bases. Quatre modèles prédisent les nombres de captures par demi-heures, deux, les captures horaires et cinq les captures quotidiennes. Les méthodes de captures sont également différentes, elles utilisent un attractif visuel ou olfactif (CO₂) ou encore la combinaison des deux. Enfin, sept modèles concernent une ou deux espèces définies alors que les quatre autres considèrent globalement un groupe de plusieurs espèces. Dans la plupart des cas, les données statistiques sont succinctes et une comparaison détaillée des équations prédictives n'est pas possible. Nous nous sommes donc limités à examiner dans quel ordre intervenaient les différents facteurs.

Dans l'ensemble des modèles, les facteurs qui apparaissent au premier rang sont la température (modèles 1, 5, 8 et 9), la pression atmosphérique (2 et 7), l'heure de capture (4), la lumière (6), la nébulosité (3), le nombre de captures de la veille (10 et 11). Au deuxième rang on trouve la température (1, 2, 7, 10 et 11), la lumière (4 et 5), l'heure de capture (6), la date de capture (3), l'humidité relative (9). En apparaissant 9 fois aux rangs 1 et 2, la température est le facteur météorologique possédant la plus haute valeur explicative de l'activité des tabanides.

Le facteur « lumière » est présent 3 fois aux rangs 1 ou 2. Ce facteur ne nous paraît toutefois pas plus important que la pression atmosphérique présente deux fois au rang 1. La « lumière » apparaît en effet seulement dans les modèles 4, 5 et 6 établis sans que la pression atmosphérique soit considérée.

Aux rangs 3 et 4, les facteurs qui interviennent le plus souvent sont l'humidité relative (modèles 5, 7 et 10), la température (3 et 4) et la nébulosité (1 et 9).

Les facteurs météorologiques qui possèdent en général la meilleure valeur prédictive sont donc la température, la lumière, la pression atmosphérique et l'humidité relative. Dans nos modèles, la pression atmosphérique, ou plutôt sa variation d'un jour à l'autre, n'est pas retenue.

Parmi les modèles examinés ici, les nôtres se caractérisent par une valeur prédictive très élevée. Ils sont les seuls à éliminer l'influence de l'abondance réelle (par l'utilisation des différences du nombre de captures entre deux jours consécutifs). Cette particularité a permis de les établir à partir d'une longue période d'observation, s'étendant sur trois saisons successives avec chacune un profil météorologique différent de sorte que nos résultats ne correspondent pas à un cas particulier.

BIBLIOGRAPHIE

- ALVERSON D. R. & NOBLET R., 1977. — Activity of female Tabanidae (Diptera) in relation to selected meteorological factors in South Carolina. *J. Med. Entomol.*, **14**, 2, 197-200.
- AUROI Ch., 1978. — Les Tabanides (Diptères) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). I. Systématique et méthodes de Capture. *Bull. Soc. neuchâtel. Sc. nat.*, **101**, 27-44.
- AUROI Ch., 1979. — Recherches sur l'écologie des Tabanides et de *Hybomitra bimaculata* (Macquart) en particulier, dans une tourbière du Haut-Jura neuchâtelois. Thèse, Université de Neuchâtel, 390 p.
- BURNETT A. M. & HAYS K. L., 1974. — Some influences of meteorological factors on flight activity, of female horse flies (Diptera: Tabanidae). *Environ. Entomol.*, **3**, 3, 515-521.
- DALE W. E. & AXTELL R. C., 1975. — Flight of the salt marsh Tabanidae (Diptera), *Tabanus nigrovittatus*, *Chrysops atlanticus* and *Chrysops fuliginosus*: correlation with temperature, light, moisture and wind velocity. *J. Med. Entomol.*, **12**, 5, 551-557.
- JOYCE J. M. & HANSENS E. J., 1968. — The influence of weather on the activity and behaviour of greenhead flies, *Tabanus nigrovittatus* Macquart and *Tabanus lineola* Fabricius. *J. N. Y. Ent. Soc.*, **76**, 72-80.
- KNIEPERT F. W., 1982. — Der Einfluss verschiedener Witterungsfaktoren auf die Flugaktivität der Bremsen (Diptera, Tabanidae). *Z. ang. Ent.*, **93**, 191-207.
- MATTHEY W., 1971. — Écologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura. *Revue suisse Zool.*, **78**, 2, 367-536.
- RAYMOND H. L., 1979. — Réaction des Tabanidae adultes (Diptera) des Hautes-Alpes à quelques facteurs climatiques. *Bull. Soc. Zool. de France*, **104**, 1, 37-52.
- SCHULZE T. L., HANSENS E. J. & TROUT J. R., 1975. — Some environmental factors affecting the daily and seasonal movements of the salt greenhead, *Tabanus nigrovittatus*. *Environ. Entomol.*, **4**, 6, 965-970.
- THORSTEINSON A. J., BRACKEN G. K. & HANEC W., 1964. — The Manitoba horse-fly trap. *Can. Ent.*, 96-166.