

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Les Tipulidae de Suisse (Diptera, Nematocera)

Essai d'une méthodologie faunistique

de Monsieur Christophe Dufour

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs W. Matthey, Ch. Auroi, W. Sauter
(EPF-Zurich), P. Goeldlin de Tiefenau
(Lausanne) et B. Theowald van Leeuwen
(Amsterdam)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 16 mars 1987

Le doyen:

François Sigrist

François Sigrist



2

LES TIPULIDAE DE SUISSE (DIPTERA, NEMATOCERA)

par

CHRISTOPHE DUFOUR

1986

Edité par le Centre suisse de cartographie de la faune

AVANT-PROPOS

La faunistique, un domaine de la zoogéographie

La zoogéographie est l'étude des répartitions animales dans l'espace et dans le temps. Ce domaine scientifique s'appuie sur nombre de disciplines voisines (géographie, géologie, climatologie, botanique), et comporte selon de Lattin (1967), deux volets: le premier descriptif, le second explicatif ou causal. La zoogéographie descriptive réunit 4 disciplines complémentaires:

- la chorologie s'attache à décrire, de manière aussi exacte et complète que possible, la répartition des espèces. Elle aboutit à l'établissement de cartes ou d'atlas de distribution.
- la faunistique est l'étude des peuplements présents sur un territoire donné, dont la dimension peut cependant être très variable. Ses résultats prennent la forme d'inventaires plus ou moins raisonnés.
- la zoogéographie systématique étudie les répartitions des unités taxonomiques supérieures (genre, famille, ordre) et constitue, par rapport aux précédentes disciplines qui en fournissent les matériaux, un champ de recherche synthétique.
- la zoogéographie des biocénoses, issue de larges compilations, établit et analyse les répartitions des espèces associées à un certain biotope.

La zoogéographie causale cherche à expliquer l'origine des distributions établies par les disciplines précédemment citées. Elle se fonde pour cela sur deux voies complémentaires. La première, écologique, détermine dans quelle mesure la répartition d'un taxon résulte des conditions du milieu. La seconde, historique, cherche à résoudre, par les biais de l'histoire géologique ou de la phylogénie, les problèmes que soulèvent les aires de distribution. Dans les années récentes, ces derniers domaines ont fait l'objet de grands progrès. Il suffit pour s'en convaincre de penser aux conséquences de l'acceptation générale de la théorie de la dérive des continents de Wegener ou, dans un domaine qui nous est plus proche, aux variations des extensions glaciaires ou à celles des niveaux marins durant le pléistocène avec ses répercussions sur les faunes insulaires (Corse, Theowald et al., 1982; îles britanniques, Dennis, 1977). De même, les progrès issus des méthodes de la systématique phylogénétique de Hennig (Wiley, 1981) fournissent également un remarquable outil, capable de tester la réalité des hypothèses de la zoogéographie.

A notre avis, l'étude des exigences écologiques des organismes a fait moins de progrès et les travaux, effectués le plus souvent en laboratoire ou dans des milieux naturels restreints, ne contribuent guère à éclaircir les distributions à large échelle. Or, un des rôles de la faunistique, telle que nous la concevons dans un petit pays comme la Suisse, est précisément la mise en évidence des tendances écologiques propres à chaque espèce, établies sur un terrain réel, varié et dont l'observateur conserve une vue d'ensemble.

Valeur et difficultés des recherches faunistiques

S'il est évident que les études faunistiques constituent, en bonne partie, la matière première de la zoogéographie, il ne l'est pas moins que cette discipline, d'apparence triviale, est restée bien souvent sans méthodes, se satisfaisant d'accumuler indéfiniment des observations sans jamais déterminer à partir de quel moment la synthèse devenait à la fois possible ou nécessaire. Selon Leclercq (1983), qui a longuement médité sur les obstacles et les échecs de la faunistique "les entomologistes ont rempli des carnets d'observations, des fichiers, publié des milliers de listes de trouvailles, des catalogues. Mais cette besogne collective énorme s'est faite de manière anarchique, sans discipline, avec beaucoup de pertes d'informations, souvent au hasard, sans programmes, sans alternative d'analyse, de synthèse et d'essais d'interprétation". La faunistique est d'ailleurs souvent considérée comme une discipline mineure, encombrante pour les revues scientifiques, et vide de résultats pratiques ou théoriques.

La systématique a, elle aussi, passé par une telle période de discrédit. Le spécialiste systématiste n'a-t-il pas longtemps été assimilé à un simple collectionneur de timbres. N'a-t-on pas dit de l'entomologie (entendez la systématique) qu'elle est une science qui consiste à piquer des insectes d'une boîte dans une autre. Cette image étant complétée par une nature particulière du systématiste qui révèle, selon les termes de Paulian (1982)

- un engagement total pour le sujet choisi
- une indifférence absolue à tout ce qui l'entoure mais ne le touche pas.

Or, le transformisme, les théories de l'évolution, les travaux phylogénétiques ont fourni un cadre conceptuel et des méthodes, largement discutées et développées, en dehors même du groupe restreint des systématistes. Du même coup, elles semblent les protéger quelque peu de la condescendance trop évidente des physiologistes, des biochimistes, des généticiens, des biologistes moléculaires et des autres que des techniques avancées, propres à leur champ d'activité, placent un peu à l'abri de tels jugements.

Moins bien reconnue que la systématique, la faunistique peut, aujourd'hui encore, être définie comme la science qui consiste à copier l'étiquette de provenance d'un animal sur une liste (fût-elle informatisée)...Pourtant, de même que la découverte des lois de l'évolution a sauvé la systématique, il est bien possible que l'extraordinaire bouleversement écologique actuel, et les transformations de la faune qui en résultent, ne sauve la faunistique. Il devient en effet urgent de mesurer l'impact de l'homme sur l'environnement et la faunistique sera, dans ce but et à l'avenir, un des outils les plus nécessaires. Mais, il faudrait encore rendre cette discipline utilisable, pour qu'elle soit enfin la faunistique comparée souhaitée par Leclercq (1968) "où les notions de rareté et d'abondance ne deviennent objectives qu'exprimées avec des nombres situés les uns par rapport aux autres, dans l'espace et dans le temps et appréciées en tenant compte des propriétés de l'échantillonnage" et que se multiplient les réalisations concrètes. Or, le projet international de cartographie des invertébrés européens (CIE) n'a fourni, en 10 ans d'existence, que bien peu de résultats.

Quels sont donc les obstacles épistémologiques, pour reprendre les termes de Leclercq, à l'origine de ce relatif insuccès? Pour cet auteur, ils sont très variés:

- il y a la conviction du déjà connu, qui conduit à se satisfaire d'une aire de distribution décrétée d'un coup de plume, et, à l'inverse, le perfectionnisme de certains esprits qui leur interdit de publier une carte tant qu'elle comporte encore -et ce sera à jamais le cas- des lacunes.
- on trouve aussi les critiques fréquentes que les cartes de distribution indiquent mieux la présence des entomologistes que celle des insectes.
- la faunistique passe souvent pour non prioritaire en regard des disciplines de pointe de la biologie moderne.
- enfin, la "sentimentalité zoophile" pose dans certains pays de sérieux problèmes en compromettant les captures massives nécessaires pour l'établissement d'inventaires complets, alors qu'il semble pourtant évident que l'impact des collectionneurs ne sera jamais qu'une faible fraction de celui de toutes les autres atteintes que subit l'environnement.

Les considérations qui précèdent, n'expliquent, à notre sens, pas suffisamment l'échec des travaux de faunistiques. Ceux-ci sont avant tout prévus comme une oeuvre coopérative qui demande, aux amateurs ou aux spécialistes, la transmission de leurs connaissances à des banques de données centrales qui sont chargées d'établir des cartes de distribution. Ce système comporte probablement deux défauts. D'une part, il peut sembler, à l'ère de l'informatique, que la seule réalisation d'une carte de distribution est un résultat un peu maigre ou trop partiel, justifiant mal l'effort consenti alors que bien d'autres informations pourraient être tirées des mêmes données de base. D'autre part, la centralisation, frein de toute activité, mais inévitable il y a dix ans, n'est plus aujourd'hui une nécessité. On peut penser que les chercheurs, toujours plus nombreux, à avoir un accès à un ordinateur, pourraient combiner les besoins de leur propre recherche et ceux d'une banque de données faunistiques, pour autant que, dès le départ, des systèmes compatibles soient mis au point.

Pour le systématique, la cartographie ne serait alors plus une charge supplémentaire mais un sous-produit, presque automatique, de son activité. Il bénéficierait par contre des avantages d'un système informatique pour résoudre ses propres problèmes.

Ces considérations sont le point de départ de ce travail qui a pour but de mettre au point une méthode d'analyse faunistique générale, dont l'utilisation doit être possible de manière décentralisée. Elle doit en outre assurer une exploitation multiple et optimale des données, réduire au minimum les pertes d'informations et permettre le cumul des résultats issus de chercheurs travaillant indépendamment.

La Suisse, un laboratoire faunistique

Par sa faible dimension (41'000 km²; 350 km de long au plus dans l'axe alpin; 230 km au plus perpendiculairement à cette chaîne) et par la diversité remarquable des habitats qu'on y trouve, la Suisse se prête

à merveille à des recherches faunistiques. La concentration des éléments intéressants selon les régions (atlantiques, alpins, continentaux, insubriens, endémiques, etc) fait de ce pays un véritable laboratoire permettant de contrôler, sur une surface restreinte, le comportement d'espèces dont l'aire de distribution peut s'étendre sur la plus grande partie de l'Europe. Les abondances relatives en Suisse, selon les régions, sont à même de mettre en évidence les exigences écologiques générales des espèces et d'apporter ainsi de précieuses informations dans le domaine de la zoogéographie causale.

Les nombreuses sources bibliographiques décrivant les conditions des milieux en Suisse (climatiques, pédologiques, géologiques, botaniques ou phytosociologiques) peuvent largement être mises à contribution dans cette perspective. Il faut préciser cependant que les recherches faunistiques helvétiques sont bien loin d'avoir abouti. De nombreux ordres sont très mal étudiés et on ne possède pas encore ne serait-ce qu'une liste de toutes les espèces de ce pays. Il ne faut pas croire non plus que les nombreux musées du pays regorgent de matériel et que leur simple étude suffira pour en décrire la faune des invertébrés. Nos expériences nous ont maintes fois prouvé que la recherche sur le terrain apporte le supplément indispensable aux collections existantes, et permet en outre, d'appréhender, de manière intuitive, les mécanismes régissant chaque espèce. Elles sont capables de mettre en évidence l'évolution des faunes dont la dynamique rapide contredit sérieusement leur image figée issue de la simple ignorance.

I. INTRODUCTION

Intérêt des Tipulidae comme matériel faunistique

Le choix d'étudier les Tipulidae dans le cadre d'une recherche faunistique a plusieurs origines. La première, toute personnelle, est qu'en fréquentant longuement les marais de Suisse romande à la recherche d'Odonates, mon attention avait souvent été attirée par ces grands diptères, bien visibles et peu farouches, qui présageaient des récoltes faciles, abondantes et bien circonscrites dans des milieux humides. Cette idée préconçue des tipulides a cependant bien vite été démentie. Seules quelques espèces sont véritablement aquatiques ou associées strictement au sols très humides. La plupart, au contraire, fréquentent les sols d'humidité moyenne, certaines même les milieux les plus secs. D'autre part, les espèces des milieux forestiers ou buissonnants sont souvent plus nerveuses, rapides et donc plus difficiles à capturer que celles des milieux ouverts ou humides; elles montrent une activité nocturne plus marquée, qui nécessite l'utilisation de pièges lumineux.

Cette grande diversité éthologique et écologique a conduit à une organisation nouvelle de la recherche, dont le but a été de prospecter, avec le plus grand nombre de moyens de piégeages complémentaires, les milieux écologiquement les plus divers, répartis entre les régions les plus basses et celles proches de 3000 m d'altitude.

Les Tipulidae ont donc exigé la mise en place d'une méthode de récolte faunistique très large et variée qui pourra certainement servir encore pour d'autres groupes d'invertébrés. D'autre part, l'appartenance de la majorité des larves de ces diptères à la pédofaune ou leur régime alimentaire est tantôt saprophage, phytophage ou xylophage fait des Tipulidae des généralistes sensibles aux conditions moyennes des sols et de la végétation environnante plutôt que des spécialistes comme le seraient, en comparaison, bien des Lépidoptères associés à une certaine plante.

On peut donc s'attendre à pouvoir interpréter leur distribution en utilisant des paramètres géologiques, climatiques ou phytosociologiques assez simples, ce qui sera très avantageux pour le test de la méthode faunistique envisagée.

W. Geiger, qui a entrepris l'étude des Limoniidae, s'est associé rapidement à notre recherche. Nos deux travaux ont dès lors été conduits en parallèle et bien des résultats présentés ici sont issus de captures ou de réflexions communes.

Niveau actuel des connaissances

Considérés au sens strict, et donc sans les Limoniidae et les Cylindrotomidae, que les auteurs anglo-saxons leur rattachent souvent, les Tipulidae forment une des plus grandes familles de Diptères et comptent, dans la région paléarctique occidentale, environ 530 espèces décrites à ce jour. Le niveau de la connaissance taxonomique des adultes y est très bon, et un nombre assez limité d'ouvrages, dont les auteurs principaux sont B. Mannheims, E. Savtshenko, Br. Theowald et P. Oosterbroek,

permet des déterminations plus ou moins aisées. Les deux derniers spécialistes, du Musée zoologique d'Amsterdam, nous ont fortement soutenu dans les questions taxonomiques et zoogéographiques, et ont mis à notre disposition à la fois leur bibliothèque et leur collection. Ceci a facilité la mise en évidence de quelques lacunes taxonomiques et prouvé que même la Suisse, pourtant riche en Universités, en Musées et en entomologistes, recèle encore des espèces d'insectes de grandes dimensions à décrire. Par ailleurs, des recherches phylogénétiques sont en cours à l'Université d'Amsterdam sous la direction de P. Oosterbroek, qui a déjà analysé par ces méthodes le genre Nephrotoma (1980).

La systématique larvaire, difficile, est bien moins connue. Malgré les travaux importants de Theowald (1957 et 1967), Brindle (1960) et de Höchstetter (1962-3), seule la moitié des larves des espèces présentes en Suisse sont actuellement décrites. Il n'est donc pas possible, avant de grands progrès taxonomiques, de travailler en toute sécurité, en se basant uniquement sur les larves. Leur récolte est de plus beaucoup plus difficile et pénible que celle des adultes. Les travaux mentionnés nous ont cependant été de la plus grande utilité, l'écologie larvaire étant seule en mesure d'établir avec certitude les exigences d'une espèce.

Les connaissances faunistiques concernant les Tipulidae de la région paléarctique occidentale, qui permettent la comparaison des résultats obtenus en Suisse, ont fait récemment de grands progrès. Theowald (1980) énumère les travaux publiés ou en préparation. Ce sont essentiellement dans les pays méditerranéens que les recherches sont les plus fructueuses car le niveau des connaissances y est encore assez limité. En Suisse a paru en 1888, dans un des rares volumes de la série Fauna Insectorum Helvetiae, un premier travail synthétique sur les Tipulidae sensu lato de Suisse par G. Huguenin. On y trouve mention de 55 espèces organisées dans une clé de détermination accompagnée de diagnoses sans illustrations. Sauter (1975) a révisé la collection Huguenin une première fois et l'a trouvée dans un très grand état de confusion, qui jette des doutes sur la valeur de la publication, pourtant précise, de 1888. Pour notre part, une seconde révision des espèces de la collection Huguenin, a révélé qu'elle contenait en réalité 86 espèces dont 2 n'étaient pas encore décrite jusqu'ici (voir annexe II).

Les difficultés qu'il y avait à déterminer les Tipulidae avec précision avant ces toutes dernières années, conduisent à renoncer totalement à utiliser ici les données bibliographiques non contrôlables. Nous nous fonderons donc uniquement sur le matériel préservé dans les musées et sur celui obtenu par de nouvelles récoltes. Les références des travaux faunistiques mentionnant des Tipulidae sont presque toujours identiques à celles des Limoniidae citées par Geiger (1984).

La biologie des Tipulidae n'est connue que sur la base de l'étude d'un nombre restreint d'espèces. Un travail récent de G. Pritchard (1983) résume les connaissances actuelles et fournit de nombreuses références concernant tous les stades: oeufs, larves, pupes et adultes. Quelques espèces ont une importance agronomique et causent parfois d'importants dégâts aux prairies et aux cultures céréalières et maraîchères (Sellke, 1936; Maercks, 1941). En Suisse, où les ravages sont pourtant parfois assez sérieux dans le Jura et les régions humides du Plateau, nous n'avons pas connaissance d'études particulières.

Publications annexes¹

Un certain nombre de résultats préliminaires ou annexes ont fait l'objet de publications séparées et touchent les domaines suivants:

METHODOLOGIE: La tente Malaise lumineuse, nouveau piège lumineux mis au point au cours de l'étude pour la capture des Tipulidae et autres Diptères Nématocères, est décrite et rapidement testée dans Dufour (1980a). Un second article préliminaire, résultat d'une collaboration avec W. Geiger et J.-P. Haenni, fait le point des méthodes mises en oeuvre par la diptérologie helvétique (Dufour, Geiger & Haenni, 1983).

FAUNISTIQUE: Deux petites notes faunistiques ont été établies concernant des captures effectuées au moyen de pièges lumineux type "Changins" par Rezbanayai (alias Reser) en Suisse centrale, Balmoos bei Hasle et Siedereiteich bei Sempach, (Dufour, 1980b et 1981a).

SYSTEMATIQUE: Parmi le matériel provenant de Suisse, 5 nouveaux taxons ont été reconnus

Tipula (Pterelachisus) padana Dufour, 1981b

Tipula (Pterelachisus) sauteri Dufour, 1982a

Tipula (Savtshenkia) tulipa Dufour, 1983

Tipula (Vestiplex) carolae Dufour, 1984

Tipula (Platytipula) luteipennis agilis Dufour & Brunhes, 1984

D'autre part, une forme à qq holoptères de Tipula (Savtshenkia) gimmerthali Lackschewitz (jusqu'ici seules des qq brachyptères étaient connues) a été découverte dans le Valais central et le nord du Tessin. La discussion du statut taxonomique de cette forme, ainsi que celui de T. luteipennis agilis nous a conduit à entreprendre des recherches sur les Tipulidae brachyptères de la région paléarctique occidentale, et, en collaboration avec J. Brunhes, à publier deux travaux (Dufour & Brunhes 1984 et Brunhes & Dufour, 1984). Le premier fait l'inventaire des Tipulidae brachyptères en mettant l'accent sur la variabilité du brachyptérisme, sa fréquence irrégulière au sein des divers sous-genres et la variété de ses causes probables. Le second propose un certain nombre d'étapes qui ont pu conduire à la perte de l'aptitude au vol des Tipulidae et Limoniidae vivant sous climat froid, par l'exemple de la faune du Massif Central français.

L'étude de matériel, provenant de l'étranger, mais déposé dans des Musées suisses, a permis deux découvertes intéressantes: à Lausanne, sur la base d'un unique spécimen, il a été possible de décrire Tipula (Savtshenkia) gimmerthali mattheyi Theowald & Dufour, 1983 qui remplace la forme type dans les Pyrénées. A Zürich, l'examen du type de Dolichopeza fuscipes Bergroth a permis une importante synonymie dans le genre, publiée à l'occasion d'une étude des Tipulidae de Corse et de Sardaigne (Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1983).

¹ Cette publication fait partie intégrante de la thèse de doctorat de l'auteur soutenue à l'Université de Neuchâtel.

Remerciements

Le plaisir est très grand de remercier tous ceux sans qui ce travail n'aurait pu trouver son épilogue.

A l'Université de Neuchâtel, c'est bien sûr le Professeur Willy Matthey, avec qui de longs entretiens ont accompagné les mises au point des aspects méthodologiques et généraux.

Au Musée zoologique de Lausanne, où mes recherches se sont poursuivies de 1976 à 1980, les Professeurs J. Aubert, directeur, et P. Goeldlin, conservateur, m'ont laissé toute liberté de conduire cette étude et prêté la collaboration précieuse de l'équipe technique du Musée, en particulier celle de M. C. Ruedi et de Mlle C. Corthésy.

A l'Université d'Amsterdam les Dr. Theowald van Leeuwen et Pjotr Oosterbroek m'ont communiqué leur enthousiasme pour l'étude des Tipulidae et leur soutien pour les questions de systématique, de méthodologie et de bibliographie.

Au Musée d'histoire naturelle de Neuchâtel, dès 1981, j'ai bénéficié de l'appui de Mme M. Pointet, secrétaire, qui a mis au propre mes textes au cours d'une dactylographie excellente et critique, et des très fructueuses discussions avec M. Jean-Paul Haenni, spécialiste des Diptères au Musée.

Le réseau de pièges fixes, mis en place en 1979 et 1980 a donné de riches résultats grâce au travail soigneux et aux informations des collaborateurs suivants: Mme E. Bernasconi (Vezia), MM. H. Hübscher, H. Müller (Schaffhouse), R. Müller (St. Gall), R. Gföhler (Wädenswil), E. Frehner (Birmensdorf), R. Delarze, C. Guby (Verschiez/Ollon), J.-Cl. Praz, P. Roduit, A. Collure (Fully), K. Carl (Delémont), C. Besuchet, H. Clavenna (Croix-de-Rozon), M. Muheim (Mairengo), S. Caccia (Cadenazzo), E. Steiger (Genestrerio), P.-A. Fürst, P. Vermot (Il Fuorn).

Les chercheurs suivants ont fourni du matériel intéressant, récolté à vue: MM. M. Antoniazza, M. Dethier, J.-C. Pedrolì et J. de Marmels. D'autres, utilisant des pièges lumineux, nous ont transmis des captures remarquables par leur diversité ou leur abondance: Mme Cl. Siegenthaler (Lausanne), M. M. Hächler (Changins) et M. L. Reser (Lucerne).

Les conservateurs ou directeurs des Musées suivants ont aimablement facilité notre travail de révision: Dr. C. Besuchet (Muséum de Genève), Dr. M. Brancucci et Dr. C. Baroni Urbani (Naturhistorisches Museum, Basel), Prof. H. Volkart (Naturhistorisches Museum, Bern), H. Müller (Naturhistorisches Museum, Chur), Prof. W. Sauter (Entomologisches Institut, ETH Zürich).

La partie informatique a été élaborée grâce à l'aide et à la patience de tous les collaborateurs du Centre de Calcul de l'Université de Neuchâtel, dirigé successivement par le Prof. P.-J. Erard et M. R. Corfu. Mme J. Moret m'a, selon sa propre expression, materné durant de longues années en m'instruisant aux manipulations les plus simples de l'ordinateur et en écrivant elle-même les programmes compliqués. M. M. Monti a mis au point les programmes de dessin des cartes de

de distribution et MM. V. Orlando, J. Ratcliff et R. Choffat ont résolu de nombreux problèmes techniques. Enfin, M. S. Debrot, zoologiste, m'a largement aidé dans la saisie des données et dans l'élaboration du système.

Le tri du matériel des pièges lumineux a été fait en partie par MM. Y. Gonseth, et F. Schnegg.

De nombreux amis m'ont accompagné durant les excursions de récoltes, MM. P. Galland, O. Demont, P. Vermot, et ont fait en sorte, avec tous ceux déjà nommés, que ce travail n'est pas celui d'une seule personne, mais une oeuvre coopérative.

Je réserve ma gratitude toute particulière à mon ami W. Geiger qui a partagé la plupart des difficultés de cette étude et sans qui l'ampleur du domaine à affronter aurait paru décourageante, et enfin, à ma femme Carole et à mes enfants Fanny et Robin, parfois injustement négligés au profit de curieuses petites créatures longuement hexapodes et diptères que les Romands, très ignares en matière de phylogénie, prennent pour leurs cousins.

II. METHODOLOGIE

INTRODUCTION

A l'échelle d'un pays, l'étude faunistique de groupes très connus, comme les Lépidoptères, peut se baser sur une bibliographie très abondante et sur les nombreuses données de chercheurs et d'amateurs avertis. Une image assez précise peut alors être établie assez vite. Les Diptères, en revanche, sont nettement moins étudiés: le matériel de musée peut fournir beaucoup d'indications, mais ne donne pas une image complète du pays étudié. Il n'offre qu'une mauvaise appréciation de l'abondance réelle des espèces et pratiquement aucun renseignement sur leur écologie.

L'étude faunistique des Tipulidae de Suisse, conduite en parallèle avec celle des Limoniidae, a été basée sur la recherche d'une efficacité maximale en un minimum de saisons de chasse. Il fallait que cette efficacité se manifeste à différents niveaux, afin de garantir l'image la plus complète possible de la faune sur l'ensemble du territoire; il s'agissait ainsi de récolter un nombre maximal d'espèces dans un maximum de régions faunistiques et de milieux différents. Ces buts prioritaires ont eu une influence sur l'organisation du travail, dont les principales options sont:

- la collaboration étroite entre deux chercheurs étudiant des groupes très proches (Tipulidae et Limoniidae), permettant des récoltes communes en employant des méthodes semblables, limitant ainsi les investissements et les efforts en rationalisant les campagnes de récolte
- la création d'un réseau de pièges automatiques fixes placés dans toute la Suisse
- la collaboration avec d'autres chercheurs utilisant des pièges pouvant capturer des Tipulidae et des Limoniidae
- l'étude du matériel des musées suisses et étrangers.

L'exposé de la méthodologie comprendra d'une part l'examen des localités étudiées, des moyens d'investigation, des collections et des collectionneurs, d'autre part celui du traitement du matériel et des données.

LES LOCALITES

Introduction aux régions climatiques et faunistiques de Suisse

La Suisse est un pays présentant pour l'entomologiste un grand intérêt, car il est extrêmement diversifié et se trouve à un carrefour faunistique: la Suisse est en effet ouverte au sud-ouest par la vallée du Rhône, au nord par la vallée du Rhin et le plateau, à l'est par la vallée de l'Inn, au sud vers le bassin du Pô. Cette situation a été décrite avec enthousiasme par Christ (1883): "Située sur la limite de l'Europe centrale et de l'Europe méridionale, la Suisse est une contrée à part qui présente sur un très petit espace les contrastes les plus saisissants et en même temps les beautés les plus harmonieuses. On chercherait en vain ailleurs, sur un territoire aussi restreint, une pareille abondance de phénomènes de tout genre. A l'exception de la mer et des steppes, toutes les formes de paysage possibles ont leur place dans le court segment de la chaîne alpine qui s'étend du Mont-Blanc au massif de l'Ortler. La nature montagnaise y déploie toute sa richesse et toute sa majesté et l'on y trouve le soleil ardent des régions du sud-ouest aussi bien

que la nature plus froide et plus sévère des contrées du nord. Des vallées traversent la montagne dans toutes les directions. Dans les plus larges, la végétation des régions chaudes et basses monte jusqu'à proximité immédiate des glaciers; dans d'autres il règne toute la fraîcheur délicate des hautes vallées alpines. Au pied des chaînes secondaires s'étend un plateau élevé et couvert de collines, véritable parc aux aspects les plus riants et les plus variés, et plus favorisé qu'aucune autre partie des immenses plaines qui bordent les deux versants de la chaîne. Au pied des Alpes s'étalent des lacs qui donnent au paysage un caractère à la fois riant et sublime. Au versant sud de la chaîne, cette zone des lacs apparaît plus belle encore, car ici les pentes des grands sommets descendent en lignes plus harmonieuses jusqu'à ces magnifiques bassins aux bords desquels la nature du Midi s'étale dans toute son exubérance, surpassant même à bien des égards celle de l'Italie proprement dite".

Les facteurs climatiques déterminent en Suisse un certain nombre de régions biogéographiques auxquelles ont d'abord été associés des éléments floristiques dominants (Tab. II-1). Ces mêmes régions ont été retenues dans l'ensemble par de Beaumont (1968) et Sauter (1968, 1975b) qui proposent chacun un découpage de la Suisse en régions zoogéographiques.

Tab. II-1 Régions climatiques de Suisse et éléments floristiques

	T moyenne janvier	T moyenne juillet	Précipitations annuelles	Climat	Éléments floristiques
Plateau	0 - 2°C	15-18°C	100-200 mm	Europe centrale	Europe centrale
Jura	-5 à -8°C	10-15°C	160-240 mm	montagnard - influence atlantique	Europe centrale - atlantique
Pied du Jura	> 0°C	18-21°C	100-120 mm	subméditerranéen	subméditerranéen
Préalpes	-5 à -2°C	10-15°C	120-160 mm	haute montagne	alpin, boréal, arctique
Alpes	< -10°C	0 - 5°C	200-240 mm	haute montagne	alpin, boréal, arctique
Vallées internes	-5 à 0°C	15-18°C	60- 80 mm	continental	subméditerranéen, pontique
Tessin (plaine)	-2 à 0°C	18-21°C	200-240 mm	insubrien	insubrien, subméditerranéen

Partant de critères de géographie classique et de phytogéographie, de Beaumont considère 5 régions: le Plateau suisse (ou Moyen-Pays), la vallée du Rhône, le versant méridional des Alpes, les Alpes et le Jura. Ce découpage présente l'avantage d'une grande simplicité dont le corollaire est inévitablement une certaine grossièreté. J. de Beaumont n'attribue en effet que peu d'importance aux variations climatiques locales.

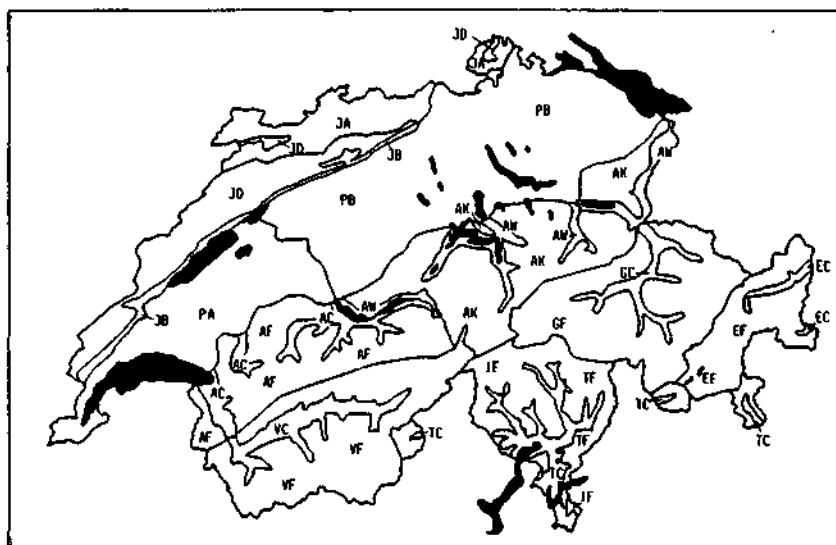
A l'inverse, Sauter multiplie les régions. Il divise la Suisse en 15 régions principales et 44 sous-régions. Le découpage de Sauter accorde une grande importance au facteur thermique. Sauter sépare dans toute la zone alpine, les régions de montagne de celles de plaine, et isole aussi le pied du Jura du reste de la chaîne.

La publication récente d'un document nouveau "Niveaux thermiques de la Suisse" (Schreiber, 1977) (cf. tab II-2) nous a amené à remanier quelque peu les régions zoogéographiques proposées antérieurement.

Excellente dans son principe, la carte de Sauter présente le défaut de ne pas déterminer précisément la limite séparant les régions de vallées (chaudes) de celle des montagnes (froides). Or, la publication des niveaux thermiques de la Suisse à l'échelle de 1:200'000 permet de fixer très précisément une telle limite. Secondement, elle met en évidence le manque d'homogénéité de la région du Jura de Sauter, particulièrement dans le nord-ouest.

D'autre part, la multiplication des régions envisagées par Sauter nous semble introduire une certaine confusion, et nuire à l'analyse faunistique en fragmentant les données sur un trop grand nombre de petites régions. Ces deux considérations nous conduisent à proposer une nouvelle carte (fig. 11-1) qui doit être considérée comme une adaptation de celle de Sauter. Dans cette nouvelle carte, le nombre des régions (18) est intermédiaire entre celui retenu par de Beaumont et celui de Sauter. Une très large place est faite au facteur thermique qui permet des subdivisions climatiques objectives dans le Jura et les Alpes. Par rapport à la carte de Sauter, des regroupements figurent entre autres sur le Plateau (dont on ne retient que deux régions) et le versant sud des Alpes (région insubrienne du Valais, du Tessin et des Grisons) qui est considéré globalement.

Fig. 11-1. Régions zoogéographiques de Suisse.



Définition des régions zoogéographiques

- JA : Jura, régions chaudes du versant occidental (niveau thermique ≥ 10): région de Bâle, de l'Ajoie, de Delémont, limitée à l'est par l'embouchure de l'Aar.
- JB : Jura, régions chaudes du versant oriental (niveau thermique ≥ 10): pied du Jura de Genève à Brugg.
- JC : Jura, régions chaudes des Randen (SH) (niveau thermique ≥ 10): région calcaire du canton de Schaffhouse.

- JD : Jura, régions fraîches de l'ensemble de la chaîne, de Genève aux Randen (niveau thermique ≤ 9).
- PA : Plateau, partie occidentale: du bassin lémanique jusqu'à l'Aar; limité à l'ouest par les calcaires du pied du Jura; à l'est par les Préalpes, selon la division habituelle de la géographie, déjà reprise par Sauter. Dans l'Entlebuch et le Toggenburg, la limite du Plateau est difficile à tracer en raison de la montée progressive des Préalpes. Le tracé de Sauter a été conservé. Dans les cas douteux, il est possible de rattacher au Plateau les régions à niveau thermique ≥ 9 ; aux Préalpes celles dont le niveau thermique est inférieur à 9.
- PB : Plateau, partie orientale: de l'Aar jusqu'au lac de Constance; limite avec le Jura et les Préalpes, comme pour PA.
- AC : Zones de vallée du versant nord des Alpes, partie occidentale (à l'ouest de l'Aar); niveau thermique ≥ 10 .
- AF : Zones de montagne du versant nord des Alpes, partie occidentale (à l'ouest de l'Aar); niveau thermique < 10 .
- AW : Zones de vallée du versant nord des Alpes, partie orientale (à l'est de l'Aar), y compris la vallée du Rhin en aval de Sargans; niveau thermique ≥ 10 .
- AK : Zones de montagne du versant nord des Alpes, partie orientale (à l'est de l'Aar); niveau thermique < 10 .
- VC : Valais central, régions chaudes; niveau thermique ≥ 10 ; limite avec AC située au Bois Noir, entre St-Maurice et Martigny.
- VF : Régions froides du Valais appartenant au bassin de Rhône; niveau thermique < 10 .
- GC : Régions chaudes des Grisons, dans le bassin du Rhin, en amont de Sargans; niveau thermique ≥ 10 .
- GF : Régions froides des Grisons, dans le bassin du Rhin; niveau thermique < 10 .
- EC : Régions chaudes de l'Engadine (bassin de l'Inn), plus Val Mustair; niveau thermique ≥ 8 .
- EF : Régions froides de l'Engadine (bassin de l'Inn), plus Val Mustair; niveau thermique < 8 .
- TC : Régions cisalpines chaudes appartenant au bassin du Pô, essentiellement le Tessin mais aussi les régions de Gondo (VS), Val Mesolcina (GR), Val Bregaglia (GR), Val Poschiavo (GR); niveau thermique ≥ 10 .
- TF : Régions cisalpines froides appartenant au bassin du Pô; niveau thermique < 10 .

Il est important de préciser que les régions zoogéographiques proposées ici sont une hypothèse de travail, et non le fruit de nos résultats faunistiques. Au contraire, nos résultats seront utilisés pour tester la validité de ce découpage.

Une subdivision supplémentaire de ces régions zoogéographiques reste possible. On pourrait par exemple prendre en compte les régions particulièrement chaudes du Plateau (niveau thermique ≥ 12) ou celles du Tessin (niveau thermique ≥ 17). Seules des études ultérieures indiqueront la nécessité de cet affinement du découpage. D'autre part, il pourrait être utile de déterminer des régions limitrophes. Nous l'avons fait pour la Vallée d'Aoste: RF=AO.

Description des localités

Dans le cadre d'une étude faunistique portant à la fois sur du matériel de musée et sur du matériel récent réuni par l'auteur de la recherche, il est important de pouvoir décrire de façon homogène l'ensemble des localités, qu'elles soient ou non connues de l'auteur. Dans ce but, les paramètres suivants ont été sélectionnés:

Pays - Canton - nom de la localité

Le dictionnaire géographique de la Suisse permet de retrouver la plupart des noms cités par les collectionneurs, et de fixer l'appartenance à un certain canton.

Coordonnées et altitude

La localisation exacte des lieux cités a été effectuée à l'aide des cartes topographiques 1:50'000 du Service topographique fédéral. Pour le matériel de musée, les coordonnées et l'altitude des noms de lieux signalés comme provenance ont été assimilés à l'origine exacte; par contre, pour le matériel récolté par les auteurs, les coordonnées du lieu de capture sont indiquées. Les mentions de provenance trop vagues, telles qu'un canton seul, ont été rejetées.

Niveaux thermiques

Les niveaux thermiques ont été définis sur la base du travail de Schreiber (1977), et numérotés de 1 = le plus froid à 19 = très torride (Tab. II-2).

Précipitations

4 classes de précipitations ont été déterminées d'après l'Atlas de la Suisse (Imhof, 1976). 1 = PR < 80 cm; 2 = PR comprises entre 80 et 119 cm; 3 = PR comprises entre 120 et 159 cm; 4 = PR supérieures à 160 cm.

Foehn

6 classes d'intensité du foehn (1 = pas d'influence du foehn à 6=intensité maximale) ont été notées d'après Schreiber (1977).

Etages de végétation

Ce point a été estimé directement, pour les localités visitées par les auteurs, ou indirectement d'après Schreiber (1977). On constate en effet que de manière très satisfaisante, l'étage collinéen correspond aux niveaux thermiques 11-19, l'étage montagnard aux niveaux 6-10, l'étage subalpin aux niveaux 3-5 et l'étage alpin aux niveaux 1-2 (Tab. II-2).

Les régions faunistiques sont repérées d'après le découpage exposé précédemment. Tous ces paramètres géographiques ou écologiques sont donc rigoureusement définis et se prêtent à un traitement informatique. Toutefois, il faut reconnaître que les critères écologiques, encore très grossiers, correspondent à de l'écologie régionale ou "écologie au 1: 100'000". Il manque par contre une description détaillée de chaque milieu. Nous avons dû y renoncer en raison des lacunes très grandes provenant du matériel des Musées pour lequel on ne possède généralement aucune indication écologique, de la multiplicité des milieux pré-

sents dans une même localité et, enfin, de l'absence de classification standard généralement acceptée des divers milieux permettant de les analyser à l'aide d'une méthode informatique. Les possibilités de l'écologie au 1:100'000 seront donc exploitées au mieux, et complétées par les observations sur le terrain.

Tab. II-2. Niveaux thermiques de Suisse (d'après Schreiber, 1977) et étages de végétation équivalents.

TH	E	Climat	Indications climatiques	Etage
1	4	le plus froid	55 j/ <3.5°C/ 0°C	alpin
2	4	très froid	55- 80 j/3.5-5.0°C/+ 0-1.0°C	"
3	3	froid	80-100 j/5.0-6.0°C/1.0-2.0°C	subalpin
4	3	assez froid	100-120 j/6.0-7.0°C/2.0-3.0°C	"
5	3	très rude	120-135 j/7.0-8.0°C/3.0-4.0°C	"
6	2	rude	135-150 j/8.0-9.0°C/4.0-5.0°C	montagnard
7	2	assez rude	150-165 j/9.0-10.0°C/5.0-6.0°C	"
8	2	très frais	165-180 j/10.0-11.0°C/6.0-7.0°C	"
9	2	frais	180-190 j/11.0-12.0°C/7.0-7.5°C	"
10	2	assez frais	190-200 j/12.0-13.0°C/7.5-8.0°C	"
11	1	assez doux	200-205 j/13.0-13.5°C/8.0-8.5°C	collinéen
12	1	doux	205-210 j/13.5-14.0°C/8.5-9.0°C	"
13	1	très doux	210-215 j/14.0-14.5°C/9.0-9.5°C	"
14	1	assez chaud	215-225 j/14.5-15.0°C/9.5-10.0°C	"
15	1	chaud	225-235 j/15.0-15.5°C/10.0-10.5°C	"
16	1	très chaud	235-245 j/15.5-16.0°C/10.5-11.0°C	"
17	1	assez torride	245-255 j/16.0-16.5°C/11.0-11.5°C	"
18	1	torride	255-265 j/16.5-17.0°C/11.5-12.0°C	"
19	1	très torride	> 265 j/ > 17.0°C/ > 12°C	"

Signification des indications climatiques:

durée approximative de la période de végétation/températures moyennes

approximatives de la période d'avril à octobre/température moyenne annuelle

approximative

Stratégie de prospection

Afin de faire une étude exhaustive, il était nécessaire de récolter dans tous les types de milieux, et ceci dans chaque région climatique. Comme les conditions locales peuvent être très variables, il fallait établir un réseau d'échantillons relativement dense. Plusieurs précautions ont été prises afin de choisir les points les plus représentatifs de chaque secteur. Nous sommes partis de l'hypothèse que les milieux banalisés (agro-écosystèmes, forêts de résineux artificielles) et les milieux très répandus (hêtraies de l'étage montagnard du Jura) ont une faune qui se retrouve aussi en marge des milieux extrêmes (prairies et forêts sèches, tourbières, forêts marécageuses, etc.) qui en plus contiennent une faune spécialisée. Plusieurs récoltes-témoin ont confirmé cette hypothèse. Les efforts ont donc pu être concentrés dans les secteurs ayant le plus de milieux intéressants, essentiellement dans le Jura, les Alpes, les Préalpes, le Tessin et les vallées internes des Alpes. Quatre méthodes de recherche des milieux intéressants ont été appliquées:

- a) cartes 1:25'000 et 1:50'000 du service topographique fédéral.— Ces cartes, très précises et constamment mises à jour, permettent de se faire une bonne idée de la morphologie d'une région. Les milieux humides sont particulièrement aisés à repérer.
- b) expérience des connaisseurs des différentes régions. Un long travail de relations a permis de contacter plusieurs personnes connaissant bien une ou plusieurs régions. Leur avis a été extrêmement précieux et a évité une perte de temps considérable.
- c) excursions préliminaires de sondage. Un certain nombre d'excursions en début de saison a facilité le repérage des différents secteurs.
- d) les données bibliographiques et les localités indiquées dans le matériel des musées ont aussi été utiles pour cet aspect de la recherche. La nouvelle campagne de récolte a commencé dès 1977; le matériel étudié se divise donc en deux parties, celui déjà présent dans les musées avant le début de ce travail, et celui récolté dès 1977.

Analyse des localités visitées: évaluation de l'effort de capture dans l'espace et dans le temps

NOTE. Afin d'assurer une meilleure compréhension des paragraphes qui vont suivre et qui analysent l'effort de capture, il est indispensable d'introduire ici la notion d'unité-localité (UL). Une localité, définie par les paramètres décrits ci-dessus, assume une signification particulière si elle est considérée comme station ayant fourni du matériel biologique recueilli lors d'un certain nombre de visites dans un temps déterminé. Nous définissons par unité-localité chaque prise de matériel dans une localité pendant une période donnée. La notion d'unité-localité est donc liée au facteur temps, par exemple unité-localité/mois (ULM) ou unité-localité/an (ULA).

Exemple. 10 ULM signifient que pendant un mois 10 visites sur le terrain ont amené du matériel. Il se peut que ce soit toujours la même localité qui ait été visitée 10 x, ou que 10 localités différentes ont été visitées chacune 1 x.

Il faut donc remarquer la différence entre nombre de localités visitées et nombre d'UL. Le nombre de localités visitées n'indique pas combien de fois ces localités ont été visitées

pendant la période considérée, contrairement au nombre d'UL, qui donne ainsi une meilleure idée de l'effort de chasse effectif. Dans l'exemple cité, le nombre de localités visitées serait de 1 dans le premier cas et de 10 dans le deuxième, mais le nombre d'ULM est constant.

Années de récoltes (tab. II-3)

Les récoltes de Tipulidae ayant fourni le matériel de cette étude s'étendent de 1870 à 1981 et concernent 824 localités différentes. Les années de plus grande activité ont été 1977 à 1980. Durant celles-ci, la Suisse a été divisée en 3 grands secteurs de recherche: Tessin, Suisse romande, Suisse alémanique, ou autrement dit Suisse méridionale, Suisse occidentale et Suisse centrale, orientale, septentrionale. Ces divisions, tout en n'ayant pas une valeur strictement zoogéographique, sont néanmoins pratiques pour concentrer les efforts de chasse et pour planifier les campagnes de récolte.

Tab. II-3. Périodes de récolte et nombre de stations visitées.

Stations visitées avant 1977 : 301					
Stations visitées dès 1977 : 587					
<u>Nombre de localités visitées par an dès 1977</u>					
Année	Nombre	%	NMF	NCF	Régions
1977	93	11	-	3	Suisse romande et centrale
1978	279	33	-	4	Suisse romande; sporadique en Suisse orientale et Tessin
1979	291	35	7	13	Tessin, Suisse orientale et Suisse romande
1980	163	20	7	21	Suisse alémanique, romande et Tessin
1981	7	1	-	0	Suisse (sporadique)

NMF : nombre de tentes Malaise lumineuses fixes

NCF : nombre de pièges Changins fixes

Répartition géographique et écologique des localités par mois

L'évaluation de l'effort de capture peut se mesurer à partir du nombre d'ULM calculé en fonction de trois paramètres caractérisant l'espace: les régions faunistiques (élément géographique), les étages de végétation et les niveaux thermiques (éléments écologiques).

Tab. II-4. Effort de capture par région faunistique et par mois.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	I	T	%
AC	-	-	-	3	10	9	6	8	4	2	-	-	2	44	3
AF	-	-	-	-	1	16	25	22	14	4	-	-	3	85	6
AK	-	-	-	-	3	21	16	19	14	6	1	-	-	80	5
AW	-	-	-	-	7	2	4	6	4	2	1	-	1	27	2
EC	-	-	-	-	2	4	8	6	5	6	-	-	2	33	2
EF	-	-	-	-	2	9	16	18	12	1	-	-	1	59	4
GC	-	-	-	-	3	2	1	-	3	1	-	-	1	11	0,7
GF	-	-	-	1	4	8	5	3	5	-	-	-	3	29	2
JA	-	-	-	1	10	5	7	6	2	2	-	-	2	35	2
JB	-	-	-	-	21	28	11	9	10	3	1	-	5	88	6
JC	-	-	-	-	6	3	5	3	4	3	-	-	-	24	2
JD	-	-	-	1	7	22	17	19	13	12	-	-	4	95	6
PA	-	-	2	5	62	59	41	22	27	19	1	-	12	250	17
PB	-	-	1	5	27	19	24	11	15	7	-	-	10	119	8
TC	-	-	-	3	43	40	31	24	23	19	4	1	3	191	13
TF	-	-	-	-	1	4	21	12	5	-	-	-	3	46	3
VC	-	-	-	5	17	29	18	18	11	8	-	-	3	109	7
VF	-	-	-	-	5	23	49	53	23	2	1	-	2	158	10,5
AO	-	-	-	-	1	1	4	2	2	1	-	-	-	11	0,7
TOT	-	-	3	24	232	304	309	261	196	98	9	1	57	1494	100
%	-	-	0,2	1,6	15,5	20	21	17,5	13	6,5	0,6	0,1	4		

1-12 : mois

T : total des ULM

I : inconnu

% : pourcentage des ULM par RF

L'effort de capture par région faunistique (Tab. II-4) est ainsi réparti: Tessin (16 % des ULM), Plateau (25 %), Jura (16 %), versant nord des Alpes (16 %), vallées internes (Valais, Engadine et Grisons, 26 %).

Une analyse plus fine montre que certains secteurs ont été privilégiés par rapport à d'autres. En considérant que 1483 ULM ont été enregistrées (sans RF=AO=Vallée d'Aoste), la moyenne par RF est de 82,4 occurrences. La variation autour de cette moyenne est reportée sur le Tab. II-5. Aux extrêmes on trouve PA, TC et VF, avec un excédent d'ULM allant jusqu'au double de la valeur moyenne et JA, EC, GF, AW, JC, GC avec un fort déficit d'ULM et donc nettement sous-étudiés. Les autres régions faunistiques se répartissent entre ces deux extrêmes. Ces variations de l'intensité de recherche à un niveau local sont à considérer pour toute évaluation quantitative.

Par rapport à l'effort de capture dans le temps, des Tipulidae ont été capturés de mars à décembre, mais le gros des visites a été fait de

mai à octobre, avec un maximum en juin et juillet. Toutes les régions faunistiques sauf GC et TF ont fait l'objet de recherches sur au moins 6 mois.

Tab. II-5. Variation du nombre d'ULM par rapport à la moyenne par RF.

PA	+	167,6	EF	-	23,4
TC	+	108,6	TF	-	36,4
VF	+	75,6	AC	-	38,4
PB	+	36,6	JA	-	47,4
VC	+	26,6	EC	-	49,4
JD	+	12,6	GF	-	53,4
JB	+	5,6	AW	-	55,4
AF	+	2,6	JC	-	58,4
AK	-	2,4	GC	-	71,4

La distribution des ULM par TH (tab. II-6) est assez régulière; TH=11, 12 et 14 cumulent cependant le 30 % des ULM, alors que les extrêmes chaud (TH=17-19) et froid (TH=1-4) n'ont été que faiblement étudiés.

Enfin, la répartition des ULM par étage met en évidence un effort de recherche moindre en altitude (tab. II-7). Le 83,5 % des ULM est regroupé aux étages collinéen et montagnard; seulement le 10,5 % des ULM a été enregistré à l'étage subalpin et le 6 % à l'étage alpin. D'autre part, les localités des étages subalpin et alpin ont été visitées sur une période plus courte (5-6 mois) que celles des étages inférieurs (8-10 mois).

Tab. II-6. Effort de capture par niveau thermique et par mois

	<u>1</u>	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	I	T	%
1	-	-	-	-	-	1	10	18	2	1	-	-	1	33	2
2	-	-	-	-	-	3	18	14	5	2	-	-	-	42	3
3	-	-	-	-	1	10	11	16	6	2	-	-	1	47	3
4	-	-	-	-	-	4	13	11	5	2	-	-	2	37	2,5
5	-	-	-	-	1	10	18	24	14	4	-	-	3	74	5
6	-	-	-	-	5	17	25	15	14	4	-	-	1	81	5
7	-	-	-	1	6	26	17	20	21	5	1	-	1	98	7
8	-	-	-	1	5	22	24	19	11	6	1	-	3	92	6
9	-	-	-	-	10	24	28	18	16	9	-	-	8	113	8
10	-	-	-	1	17	27	17	15	9	3	-	-	2	91	6
11	-	-	-	1	38	39	31	26	26	13	1	-	6	181	12
12	-	-	1	3	38	23	22	16	17	10	-	-	6	136	9
13	-	-	-	4	35	24	14	7	7	5	1	-	7	104	7
14	-	-	1	6	28	32	21	18	15	7	1	-	10	139	9
15	-	-	1	5	24	20	12	11	14	12	3	-	3	105	7
16	-	-	-	1	18	15	14	9	8	7	1	1	2	76	5
17	-	-	-	1	2	4	1	2	2	2	-	-	-	15	1
18	-	-	-	-	1	1	-	-	1	1	-	-	1	5	0,3
19	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	-	-	-	6	0,4
1	-	-	-	-	2	1	12	2	2	2	-	-	-	21	1
TOT	-	-	3	24	232	304	310	262	196	98	9	1	57	1496	100
%	-	-	0,2	1,6	15,5	20	21	17,5	13	6,5	0,6	0,1	4		

1-19 : niveaux thermiques; autres symboles cf. Tab. II-4

Tab. II-7. Effort de capture par étage et par mois

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	T	%
1	-	-	3	21	186	160	121	91	92	59	7	1	741	51,5
2	-	-	-	3	43	115	111	86	72	28	2	-	460	32
3	-	-	-	-	3	22	44	49	25	8	-	-	151	10,5
4	-	-	-	-	-	7	34	35	8	3	-	-	87	6
TOT	-	-	3	24	232	304	310	261	197	98	9	1	1439	100
%	-	-	0,2	1,6	16	21	22	18	14	7	0,5	0,1		

1-4 : étages de végétation ; autres symboles cf. Tab. II-4

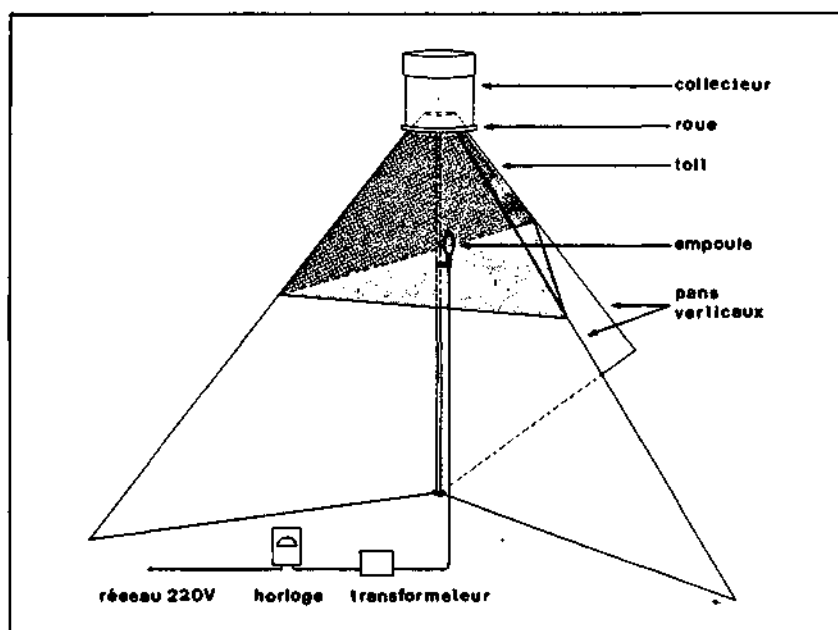
LES MDYENS D'INVESTIGATION

La tente Malaise lumineuse

L'essentiel des captures des Tipulidae et des Limoniidae a été réalisé au moyen de la tente Malaise lumineuse (Dufour, 1980a). Ce piège combine l'effet d'interception de la tente Malaise et l'effet attractif des pièges lumineux. De nuit, sa structure particulière (fig. II-2) et le collecteur accessible seulement par un vol vertical favorisent la pénétration des Diptères Nématocères et limitent le nombre des papillons. De jour, le fonctionnement est voisin de celui de la tente Malaise classique, caractérisée par la capture d'un nombre élevé de Brachycères, en plus des Nématocères. Arrivés dans le collecteur contenant de l'alcool 70%, les insectes se noient rapidement et restent ainsi dans un bon état de conservation.

L'utilisation de la tente Malaise lumineuse comporte un certain nombre d'avantages et d'inconvénients. Lors d'excursions, l'encombrement assez important lié au piège (générateur, câble électrique, alcool de réserve) nécessite un véhicule. Par contre, c'est pour une installation durable (d'une semaine à une saison entière) que ce piège est le plus utile. En effet, une fois placé, son entretien est minime. La résistance aux intempéries est bonne et le collecteur ne doit être vidé qu'une ou deux fois par semaine, l'alcool conservant le matériel récolté. Enfin, l'éclairage est commandé par une minuterie qui allume et éteint la lampe automatiquement.

Fig. II-2. Tente Malaise lumineuse.



L'identification du matériel en alcool est défavorable pour certains groupes systématiques (Lépidoptères) ou pour l'utilisation de certains caractères de coloration ou de pruinosité fréquemment mentionnés dans les tables de détermination. Par contre, le matériel restant souple, l'observation des genitalia est grandement facilitée.

La consommation d'alcool est assez élevée (40-50 l pour une saison entière), mais peut être considérablement réduite si le piège est placé à l'ombre.

Enfin, la grande efficacité du piège est généralement favorable, mais peut entraîner des prises si abondantes qu'elles nécessitent un important travail de tri.

Chasse à vue

Pour la capture des Tipulidae et des Limoniidae, c'est le filet fauchoir de 50 cm de diamètre avec une poche résistante en voile de térylène (6.5 mailles/cm) et un anneau en acier très solide, qui s'est montré le plus utile. En effet, un tel filet permet de frapper fortement la végétation herbacée et les buissons pour y dénicher les espèces peu mobiles ou celles trop rapides pour être capturées en vol. Le filet fauchoir est complété par un aspirateur à bouche, permettant de capturer les espèces de Limoniidae les plus fragiles sans les endommager; ces espèces sont aspirées directement au fond de la poche du filet. La chasse à vue a été effectuée à raison d'une demi-heure à une heure par localité, et fut la seule méthode utilisée dans les milieux escarpés ou difficiles d'accès (marais, haute montagne).

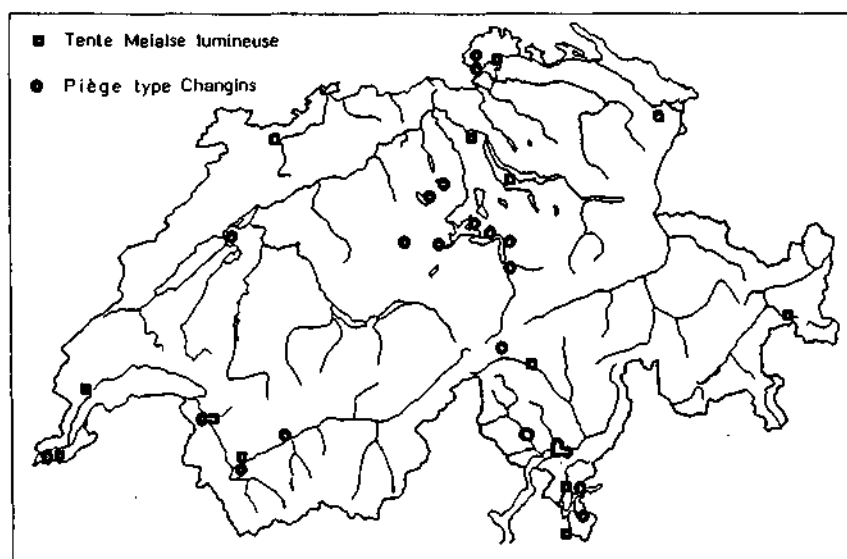
Méthodes additionnelles

Des tentes Malaise habituelles (Townes, 1972) installées dans des écosystèmes spécialisés lors de recherches locales ont fourni un matériel d'appoint fort intéressant: captures de W. Matthey, à la tourbière jurassienne du Cachot (Haenni & Matthey, 1984; Geiger, 1980) et de M. Dethier dans les pelouses alpines sur sol calcaire du Parc national suisse à 2500 m d'altitude.

Le piège lumineux type "Changins" (Baggiolini & Stahl, 1965) utilisé par les Lépidoptéristes (J. Aubert, Musée zoologique de Lausanne; M. Haechler, Station fédérale de recherche agronomique de Changins; L. Rezbanyai, Natur-Museum Luzern) ou par Cl. Siegenthaler (Lausanne) pour la capture des Trichoptères, ont fourni un matériel fort intéressant. Destiné principalement à la capture des Lépidoptères nocturnes, le piège Changins récolte un nombre important de Diptères Nématocères dont la préparation à sec est rebutante pour le non-diptériste qui n'en conserve généralement qu'une infime partie. Pour éviter ce gaspillage, nous avons suggéré à ces chercheurs de mettre en alcool ce matériel restant, dont l'étiquetage ne sera effectué qu'au fur et à mesure de son exploitation par les divers spécialistes. Si le matériel est frais, il peut être sans autre plongé dans l'alcool; s'il est déjà sec, il faut par contre le réhumidifier préalablement afin d'éviter qu'il ne reste cassant.

D'autres pièges tels le Barber ou les assiettes colorées, récoltes de M. Dethier, ou de R. Delarze dans les steppes valaisannes, ont fourni un petit matériel complémentaire dont l'état de conservation était parfois peu satisfaisant.

Fig. II-3. Distribution des pièges lumineux fixes



Réseau de pièges automatiques fixes

La création d'un tel réseau était indispensable pour obtenir des renseignements suivis et comparables sur la faune de plusieurs régions de Suisse. L'intérêt d'un piège automatique fixe est de donner une image aussi complète que possible de la faune d'un milieu. Il s'agit donc de placer les pièges tôt dans la saison, de les enlever le plus tard possible, et d'en garantir un fonctionnement optimal, qui dépend avant tout du choix d'un milieu intéressant, à proximité d'une prise de courant électrique; la situation idéale est une maison isolée dont le propriétaire accepte de se charger de la surveillance et de l'entretien. A ce propos, il est indispensable de donner des instructions écrites, de fixer les dates auxquelles le piège doit être vidé (2x par semaine), de préparer à l'avance bocal, étiquettes, alcool et tout le petit matériel servant au stockage des insectes récoltés; des visites régulières assureront les contacts avec les préposés et soigneront l'aspect social fort important dans ce type de recherche.

Il a été possible d'intégrer dans notre réseau de pièges fixes (du type Malaise lumineuse) ceux installés par L. Reser dans le cadre de ses recherches sur la migration des Lépidoptères. La fig. II-3 indique la distribution de tous ces pièges fixes.

Campagnes complémentaires de récolte

Les pièges automatiques fixes amènent un matériel très abondant et donnent un reflet de la faune du secteur où ils ont été placés. Des campagnes complémentaires de récolte ont permis de compléter les lacunes laissées par les pièges fixes. Ces campagnes visaient des milieux définis au préalable et consistaient en des chasses à vue diurnes combi-

nées au piégeage lumineux nocturne; ce type de récolte, relativement ponctuel, est influencé par la saison et les conditions climatiques; cet inconvénient est atténué par le fait que les meilleures stations ont été visitées plusieurs fois par année, au printemps, en été et en automne, et par la complémentarité des nombreux milieux visités. Les campagnes complémentaires duraient en moyenne 5 jours, et leur fréquence a été d'au moins une par mois dans chaque région faunistique.

Analyse des moyens d'investigation

Répartition des moyens d'investigation

Huit types de piège ont capturé des Tipulidae:

- la tente Malaise lumineuse (1)
- le filet fauchoir (2)
- le piège lumineux type Changins (3)
- la tente Malaise (4)
- le piège Barber (5)
- d'autres attractions lumineuses que 1 et 3 (6)
- le piège à émergence (7)
- le piège Moericke ou assiette colorée (8)

Le tab. II-8 indique que les pièges lumineux 1 et 3 ont été employés surtout en plaine; le filet fauchoir, très maniable, s'adapte par contre mieux à l'utilisation en montagne. Les pièges non spécifiés sont désignés par 0 (collections des musées).

Le tab. II-9 montre que dans toutes les régions faunistiques le gros de l'investigation a été conduit avec les méthodes 1, 2, et 3, alors que les autres n'ont été employées que sporadiquement.

Tab. II-8. Répartition des pièges par étage.

	1	2	3	4	5	6	7	8
alpin	-	41	4	1	1	1	1	1
subalpin	3	77	9	-	-	-	-	-
montagnard	21	155	26	1	-	2	-	-
collinéen	49	169	38	2	-	1	1	-
TOT	73	442	77	4	1	4	2	1

1-8 : types de pièges

Tab. II-9. Répartition des types des pièges par région faunistique.

	1	2	3	4	5	6	7	8
AC	1	12	3	-	-	-	-	-
AF	2	23	8	-	-	1	-	-
AK	2	31	4	-	-	-	-	-
AW	1	7	2	-	-	-	-	-
EC	1	10	-	-	-	-	-	-
EF	1	28	2	1	1	-	1	1
GC	1	6	-	-	-	-	-	-
GF	-	10	-	-	-	-	-	-
JA	1	4	-	-	-	-	-	-
JB	7	22	4	1	-	-	-	-
JC	2	2	2	-	-	-	-	-
JD	2	40	4	1	-	-	-	-
PA	11	60	19	-	-	1	-	-
PB	4	11	4	-	-	-	-	-
TC	22	54	6	-	-	-	1	-
TF	2	19	2	-	-	1	-	-
VC	11	35	6	-	-	-	-	-
VF	3	66	10	-	-	1	-	-
AO	-	1	1	-	-	-	-	-
TOT	74	441	77	3	1	4	2	1

1-8 : types de piège ; AC-AO: régions faunistiques

TOT: total des stations où chaque type de piège a été employé

Evaluation de l'efficacité des moyens d'investigation

Le matériel étudié comprend 33'374 spécimens répartis en 8'339 occurrences et 149 taxa. Le tab. II-10 indique la répartition des captures par piège. Les pièges 4-8 ont été employés fort sporadiquement et les résultats fournis n'ont qu'une faible signification quantitative.

Le 89 % des captures (99.5 % en assimilant les méthodes de captures inconnues à la chasse à vue) ont été faites par les pièges 1, 2 et 3. De la comparaison de ces trois principaux types de pièges, il ressort que la tente Malaise lumineuse est indiscutablement la méthode de capture la plus utilisée, avec le 50.6 % des prises à son actif. Suivent le filet fauchoir (20%) et le piège de Changins (18.5%).

Tab. II-10. Evaluation de l'efficacité des moyens d'investigation.

P	NJ	NS	%	NO	%	NI	%	NIM	NI/NO
0	1196	127	85,2	1511	18	3506	10,5	2,9	
1	2326	105	70,5	2464	29	16901	50,6	7,3	6,9
2	793	126	84,5	2569	31	6646	19,9	8,4	2,6
3	4259	102	68,5	1719	21	6167	18,5	1,45	3,6
4	24	21	14,1	46	0,5	99	0,3		
5	55	3	2	6	0,07	7	0,02		
6	6	19	12,7	21	0,25	44	0,1		
7	16	2	1,3	2	0,02	3	0,01		
8	15	1	0,7	1	0,01	1	0,01		

P: type de piège

NJ : nombre de jours de fonctionnement par piège

NS : nombre d'espèces capturées par piège

NO: nombre d'occurrences par piège

NI: nombre d'individus par piège

NIM: nombre moyen d'individus capturés par jour de piégeage

NI/NO: rapport nombre d'individus / nombre d'occurrences (NIM et NI/NO n'ont été calculés que pour les pièges 1,2,3, les autres ayant fonctionné trop peu de temps pour être significatifs)

En pondérant les résultats par le nombre de jours de fonctionnement de chaque type de piège, on obtient la moyenne des captures journalières; dans ce cas, le filet fauchoir ($\bar{N} = 8,4$) est le piège le plus efficace, suivi de près par la tente Malaise lumineuse ($\bar{N} = 7,3$), alors que l'efficacité du piège Changins est beaucoup plus faible ($\bar{N} = 1,45$). Cependant, comme l'indique le rapport NI/NO, tandis que la Malaise lumineuse et, en moindre mesure, le piège Changins, récoltent beaucoup d'individus

par occurrence (respectivement 6,9 et 3,6), la chasse à vue ne fournit en moyenne que 2,6 individus par occurrence; ceci signifie que du point de vue quantitatif les pièges lumineux exploitent mieux que la chasse à vue une station donnée.

Qualitativement, la chasse à vue au moyen du filet fauchoir assure une meilleure diversité (84,5% des espèces) malgré des captures d'abondance modérée. D'autre part, les captures combinées du filet fauchoir et des pièges inconnus (mais vraisemblablement identiques) portent à 141 (94,6%) le nombre des espèces capturées. Ceci s'explique par le grand nombre de stations visitées avec le filet fauchoir, peu encombrant et, dans une certaine mesure, par la sélection des captures opérée directement sur le terrain par le collectionneur. Les pièges Changins et Malaise lumineuse, quoiqu'ayant été utilisés dans un nombre nettement moins élevé de stations que le filet fauchoir, ont quand même permis de capturer respectivement 68,5% et 70,5% des espèces de la faune suisse, et 80,5% pour leurs résultats combinés. D'autre part, 5 espèces ont été capturées uniquement au moyen du filet fauchoir et 27 par le filet fauchoir ou un piège inconnu; 2 uniquement au moyen de la Malaise lumineuse; 3 uniquement par le piège Changins et 8 par les pièges lumineux combinés. Ceci signifie que la complémentarité des moyens de capture est essentielle pour obtenir des résultats optimaux (tab. II-11).

Tab. II-11. Comparaison des espèces prises par les 3 principaux types de pièges.

Pièges	2	2+0	1	3	1+3
Espèces prises	126 (84,5)	141 (94,6)	105 (70,5)	102 (68,5)	120 (80,5)
Espèces absentes	23	8	44	47	29
Espèces exclusives	5	27	2	3	8

1-8 : types de pièges

Importance de la répartition des pièges fixes

Les lignes ci-dessus ont montré l'efficacité des pièges lumineux, surtout de la tente Malaise lumineuse. L'emplacement des pièges lumineux fixes est donc à retenir avant d'interpréter des résultats quantitatifs. Les tab. II-12 à II-15 indiquent le nombre de pièges fixes par RF, TH, E, PR. Il faut remarquer comme souvent les catégories avec les nombres d'individus les plus élevés sont aussi celles avec le plus de pièges fixes.

Tab. II-12. Relation entre emplacement des pièges automatiques fixes et nombre d'individus capturés.

RF	Piège fixe 1	Piège fixe 3	Total	Nombre d'individus
AC	1	1	2	2214
AF	-	-	-	1023
AK	-	4	4	1238
AW	-	2	2	1081
EC	-	-	-	395
EF	1	-	1	1075
GC	-	-	-	140
GF	-	-	-	157
JA	1	-	1	3118
JB	1	-	1	1407
JC	1	2	3	1854
JD	-	-	-	927
PA	1	2	3	4336
PB	3	2	5	3860
TC	4	5	9	4167
TF	-	2	2	1047
VC	1	2	3	3693
VF	-	1	1	1528
AO	-	1	1	114
TOT	14	24	39	33374

Tab II-13. Relation entre emplacement des pièges lumineux fixes et nombre des individus capturés par étage.

E	P=1	P=3	Total	N
1	12	16	28	23562
2	1	2	3	6207
3	1	1	2	1968
4	-	3	3	1637

E1: collinéen; E2: montagnard; E3: subalpin; E4: alpin

Tab. II-14. Relation entre emplacement des pièges lumineux fixes et nombre d'individus capturés par niveau thermique.

TH	P=1	P=3	Total	N. ind.
1	-	1	1	482
2	-	1	1	774
3	-	2	2	654
4	-	-	-	234
5	1	-	1	1307
6	-	1	1	1022
7	-	-	-	1076
8	-	1	1	596
9	-	-	-	1514
10	1	-	1	2011
11	4	4	8	8441
12	1	3	4	2348
13	1	-	1	1191
14	2	2	4	5082
15	1	3	4	2165
16	3	1	4	3665
17	-	2	2	414
18	-	-	-	21
19	-	1	1	146

TH: niveaux thermiques (voir Tab II-2)

Tab. II-15. Relation entre emplacement des pièges lumineux fixes et nombre d'individus capturés par classe de précipitations.

PR	P=1	P=3	Total	N
1	2	2	4	4772
2	5	7	12	15341
3	4	3	7	6320
4	3	10	13	6941

PR: classes de précipitations

LES COLLECTIONS ET LES COLLECTIONNEURS

Ce travail est le fruit de recherches portant sur deux époques, l'une documentée par le matériel réuni dans les musées, l'autre correspondant à nos propres activités. Dans le but de citer tous les chercheurs ayant récolté des Tipulidae en Suisse, et par la même occasion de passer en revue les collections contenant du matériel, nous donnons les tab. II-16 à II-18. Le tab. II-16 compare l'importance du matériel présent dans les collections, à l'ensemble des prises. Le nombre d'espèces et d'individus de chaque collection est précisé. Toutes sont plus ou moins incomplètes; avant 1977, la plus riche en espèces était celle de Zurich (63%), constituée principalement par la collection Huguenin; celle de Lausanne (Schmid et Aubert) était aussi assez riche (49% des espèces). Combinées, les différentes collections (état avant 1977) rassemblaient 124 espèces (83% de la faune suisse). Actuellement, la collection la plus riche en espèces et en individus est celle qui résulte de nos nouvelles captures et qui comprend 142 espèces (95%) réparties entre Lausanne et Neuchâtel.

Tab. II-16. Collections étudiées contenant des Tipulidae de Suisse.

	AM	BA	BE	CD	CO	GE	LA	LU	MA	NY	ZH	NC	TOT
Nb. d'espèces avant 1977	91	82	37	-	-	40	73	32	20	-	94	11	124
Nb. d'espèces total	91	83	37	142	79	44	82	85	28	30	93	57	149
Nb. d'individus total	876	377	123	23819	506	167	1013	3567	113	246	914	1458	33374

AM: Zoologisch Museum Amsterdam BA: Naturhistorisches Museum Basel BE: Naturhistorisches Museum Bern
 CD: Coll. C. Dulour (principalement à LA et au Musée d'histoire naturelle de Neuchâtel) CO: Naturhistorisches Museum Chur
 GE: Muséum d'histoire naturelle Genève LA: Musée zoologique Lausanne LU: Natur-Museum Luzern
 MA: Coll. Willy Matthey (Université de Neuchâtel) NY: SFRA Changins ZH: Entomologisches Institut, ETH Zürich
 NC: matériel non conservé

La comparaison du nombre des espèces prises avant et dès 1977 (tab. II-17) démontre que si la nouvelle campagne de capture a été nettement plus efficace que la première, elle n'a à elle seule fourni que le 95% des espèces connues à ce jour. Pour apprécier la diversité d'une faune, il est donc essentiel de ne négliger ni les révisions de collections anciennes, ni la mise sur pied de nouvelles récoltes.

Tab. II-17. Comparaison du nombre de taxa pris avant et dès 1977.

	avant 1977	dès 1977	total
Espèces capturées	124 (83%)	142 (95%)	149 (100%)
Espèces non capturées	23 (17%)	7 (5%)	

Tab. II-18. Activité des collectionneurs.

LEG	NI	NS	NL	A	M	C
Aellen	1	1	1	1950	6	GE
Antoniazza	10	5	2	1978	6-7	CD,MA
Arnaud	276	11	3	1972	6-7	AM
Aubert	92	36	40	1942-1980	3-10	LA,CD
Barfuss	4	3	2	1975	6-7	ZH
Besuchet	8	6	6	1970-1981	5-8	GE
Brugge	12	5	7	1977	7	AM
Buess	9	8	1	-	-	GE
Carl	2	2	1	-	-	GE
Cerutti	7	7	5	1913-1937	5-10	LA
Codourey	9	6	1	1978	7	CD
Defarze	43	19	3	1978	5-8	CD
Dethier	32	11	3	1977-1978	5-9	CD
Dufour	6510	128	385	1976-1981	4-11	CD,LA
Dufour-Geiger	15351	101	20	1979-1980	4-11	CD,LA
Eglin	3	1	1	1963	5	BA
Escher-Kund.	48	21	15	1881-1926	4-9	ZH
Frey	52	21	16	-	-	GE
Gansser	1	1	1	1957	7	BA
Geiger	1099	77	78	1977	5-10	CD
Goeldin	2	1	1	1978	6	LA
Grosz	47	6	9	1953-1955	7-8	AM,BA
Haechler	1460	69	10	1979-1980	5-11	NY,CD
Handschin	57	27	22	1920-1961	5-9	BA
Hartig	1	1	1	1969	8	AM
Huber	1	1	1	1954	7	BE
Huguenin	704	88	29	1870-1894	4-10	ZH,LA
Jacob	13	10	8	1834-1908	5-9	LA
Jurine	1	1	1	-	-	GE
Keiser	206	36	44	1933-1969	4-10	BA
Kruseman	64	14	17	1935-1975	5-9	AM
Lempke	46	6	5	1968-1973	6-8	AM
Lourens	20	5	20	1964-1969	7	AM
Lucas	10	1	3	1964	7-8	AM
Maerky	3	3	3	-	-	GE
Mannheims	6	1	3	1948-1959	6-7	AM
Matthey	239	34	17	1963-1978	5-10	MA,CD
Meyer-Dür	17	13	1	-	-	GE
Oosterbroek	31	16	2	1974-1979	6-7	AM,CD
Pedroli	8	5	3	1980	6-9	CD
Rezbanyai	4495	91	33	1976-1980	3-12	LU,CD
Ruedi	413	46	33	1978-1980	5-10	CD
Sauter	85	26	15	1953-1981	5-9	ZH
Schmid	394	66	39	1945-1951	3-9	LA
Siegenthaler	391	60	79	1976-1980	4-9	CD,LA
Steck	44	21	19	1902-1936	4-9	AM,BA,BE
Stöcklin	6	6	4	1896-1952	6-8	BA
Sutter	14	6	6	1950	7	AM,BA
Theowald	15	3	2	1962-1965	7-8	AM
Thomas	4	2	2	1915-1916	4-5	AM,GE
Wolf	2	2	2	1931-1945	6	ZH
Zehr	8	5	1	1915-1926	4-7	GE
Zurcher	5	2	2	1917-1919	8-9	ZH
de Beaumont	10	4	8	1935-1965	5-8	LA
de Bood	1	1	1	1918	6	AM
de Borre	1	1	1	1898	8	GE
de Marmels	76	21	22	1978	6-8	CD

LEG : nom du collectionneur NI : nombre d'individus capturés NS : nombre d'espèces capturées NL : nombre de localités visitées A, M : années et mois d'activité (du point de vue des Tipulidae) C : collection de dépôt (voir Tab.II-16)

Le matériel recueilli et examiné pour ce travail provient de l'activité de 57 collectionneurs (tab. II-18); la plupart des récoltes ont cependant été faites dans le cadre de nos recherches. Il faut encore relever le matériel abondant légué par des chercheurs travaillant sur d'autres groupes mais ayant placé des pièges automatiques récoltant des Tipulidae (Haechler, Matthey, Rezbanyai, Siegenthaler). D'autres, tout en ne chassant pas directement des Tipulidae et sans placer des pièges fixes, ont livré un matériel abondant et diversifié (Arnaud, Aubert, Delarze, Dethier, Keiser, Krusemann, Oosterbroek, de Marmels, Ruedi, Sauter, Schmid). Pour conclure, trois spécialistes des Tipulidae ou des Tipuloidea ont fourni un matériel remarquable: il s'agit de Geiger, Huguenin et Schmid. Les musées abritant les collections de Tipulidae les plus importantes et contenant du matériel suisse sont ceux de Bâle, Lausanne, Lucerne, Neuchâtel et Zürich.

III. CATALOGUE DES TIPULIDAE DE SUISSE

Avertissement

Le catalogue des Tipulidae de Suisse comprend, après les listes des espèces helvétiques et des collections étudiées, l'analyse détaillée de chaque espèce dans des perspectives phénologique, écologique, éthologique et chorologique. Il est complété par un atlas de fiches synthétiques fourni en annexe. Les listes intégrales des captures et des localités visitées forment un supplément (156 pages) qui peut être obtenu sur demande au Centre Suisse de Cartographie de la Faune (Musée d'histoire naturelle, Terreaux 14, CH-2000 Neuchâtel).

COMPOSITION DU CATALOGUE AVEC LES SIGLES, SYMBOLES ET ABBREVIATIONS UTILISES

Liste des espèces (pp. 40-42)

Classée dans l'ordre systématique, cette liste comprend toutes les espèces capturées en Suisse avec leur numéro (1-149), qui servira à ordonner et indexer la liste des captures, les fiches synthétiques et l'analyse des espèces. D'autre part, elle indique le numéro d'espèce à 5 chiffres, utilisé dans la base de données prévue pour le codage de toutes les espèces paléarctiques occidentales, et l'abréviation employée dans les analyses factorielles.

Liste des localités (supplément)

Les localités et les paramètres qui leur sont associés sont classés dans une première liste par ordre alphabétique, dans une deuxième selon le code des lieux. L'explication des paramètres étant détaillée au chapitre II, seules seront rappelées les abréviations utilisées.

CLIEU	: code du lieu
PS	: pays
CT	: canton
LOC	: nom de la localité
COORDX	: coordonnée longitudinale
COORDY	: coordonnée latitudinale
ALT	: altitude
TH	: niveau thermique d'après SCHREIBER (1977)
PR	: précipitations d'après l'Atlas de la Suisse
F	: foehn d'après SCHREIBER (1977)
E	: étage de végétation
RF	: région faunistique

Liste des captures (supplément)

Cette liste contient toutes les données brutes classées selon l'ordre alphabétique des localités, puis par année, mois et jour de capture. Les paramètres étant définis au chapitre II, seules les abréviations seront rappelées:

NOMESP	: nom de l'espèce
MALE	: nombre de mâles
FEM	: nombre de femelles

J	: jour du mois
M	: mois
A	: année
V	: écart
PS	: pays
CT	: canton
LOC	: localité
P	: type de piège
NOMLEG	: nom du collectionneur
C	: collection

Liste des collections

Cette liste indique le code de chaque collection étudiée

AM : Amsterdam, Zoölogisch Museum
 BA : Basel, Naturhistorisches Museum
 BE : Bern, Naturhistorisches Museum
 CD : Collection Christophe Dufour (LA et Neuchâtel)
 CO : Chur, Bündner Natur-Museum
 GE : Genève, Muséum d'histoire naturelle
 LA : Lausanne, Musée zoologique
 LU : Luzern, Natur-Museum
 MA : Collection Willy Matthey (Université de Neuchâtel)
 NY : Changins, SFRA
 ZH : Zürich, Entomologisches Institut der ETH

Fiches synthétiques (annexe)

La conception graphique de ces fiches permet de visualiser rapidement les éléments suivants: distribution en Suisse, phénologie, répartition des captures par région faunistique, niveau thermique, étage de végétation, classe de précipitations, type de piège. Sont encore indiqués le nombre d'individus capturés, le sexe-ratio, le nombre d'occurrences et le rapport N.ind/N.occur.

Les significations des symboles et les abréviations utilisées dans les fiches synthétiques sont les suivantes:

Carte de distribution

- ☐ 1 individu
- ☒ 2-10 individus
- ☒ >10 individus

Graphe phénologique

abscisse : J-D = mois
 ordonnée : nombre d'individus (courbe inférieure = ♀♀;
 courbe supérieure = ♂♂+♀♀.

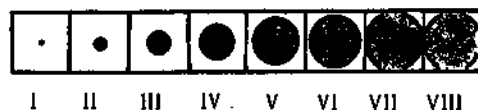
Indications quantitatives sur RF, TH, E, PR, P

L'effort de capture dans les différentes régions de la Suisse et l'efficacité des différents types de piège utilisés présentent des écarts sensibles (cf. Chap. II). Afin de permettre une interprétation quantitative des résultats, en relativisant le manque d'homogénéité dû à la méthode employée, nous avons choisi d'utiliser dans les fiches synthétiques non le nombre d'individus, mais le nombre d'occurrences. Cet élément permet de pondérer les abondances en comptant le nombre de rencontres avec une certaine espèce et non celui des individus, fort influencé par certains moyens de capture par exemple. Il n'en reste pas moins vrai que, malgré cette précaution, la répartition des abondances d'une espèce pour un certain paramètre est à considérer avec précaution.

La répartition des occurrences des espèces dans les différentes RF, TH, E et PR est influencée par la différence de l'effort de chasse dans chaque secteur (les Grisons par exemple ont été peu étudiés, cf. tab. II-4) et par la position des pièges fixes, particulièrement efficaces (cf. tab. II-10).

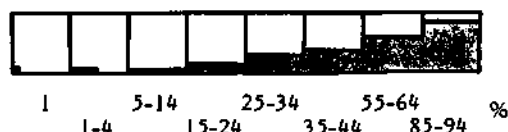
Nous avons choisi de représenter des classes d'abondance des occurrences pour RF et TH et des pourcentages des occurrences pour E, PR, P. RF et TH se composent en effet respectivement de 18 et 19 catégories, ce qui aurait dilué des pourcentages en rendant les fiches peu lisibles, à moins d'employer des échelles différentes entre TH et RF et les autres paramètres. En outre, la comparaison de plusieurs espèces entre elles se serait avérée difficile, les pourcentages masquant les valeurs absolues.

Symboles employés pour RF et TH (classes d'abondance du nombre d'occurrences)



I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	classe
1-2	3-4	5-8	9-16	17-32	33-64	65-128	>128	occurrences

Symboles employés pour E, PR et P (classes d'abondance relative des occurrences)



Signification des sigles et des chiffres

RF (régions faunistiques, cf. aussi pp. 12-15)

- AC : zone de vallée du versant N des Alpes, à l'ouest de l'Aar (TH ≥ 10)
- AF : zone de montagne du versant N des Alpes, à l'ouest de l'Aar (TH < 10)
- AK : zone de montagne du versant N des Alpes, à l'est de l'Aar (TH < 10)
- AW : zone de vallée du versant N des Alpes, à l'est de l'Aar (TH ≥ 10)
- EC : régions chaudes de l'Engadine (bassin de l'Inn)+Val Mustair (TH ≥ 8)
- EF : régions froides de l'Engadine (bassin de l'Inn)+Val Mustair (TH < 8)
- GC : régions chaudes des Grisons, dans le bassin du Rhin, en amont de Sargans (TH ≥ 10)
- GF : régions froides des Grisons, dans le bassin du Rhin (TH < 10)
- JA : régions chaudes du versant W du Jura (TH ≥ 10)
- JB : régions chaudes du versant E du Jura (TH ≥ 10)
- JC : régions chaudes des Randen (TH ≥ 10)
- JD : régions fraîches de l'ensemble du Jura (TH ≤ 9)
- PA : partie W du Plateau (TH ≥ 9)
- PB : partie E du Plateau (TH ≥ 9)
- TC : régions cisalpines chaudes appartenant au bassin du Pô (TH ≥ 10)
- TF : régions cisalpines froides appartenant au bassin du Pô (TH < 10)
- VC : régions chaudes du Valais central (TH ≥ 10)
- VF : régions froides du Valais central (TH < 10)

TH (niveaux thermiques) :

- cf. tableau II-2

E (étages de végétation, cf. aussi chap. II)

- 1 : étage collinéen
- 2 : étage montagnard
- 3 : étage subalpin
- 4 : étage alpin

PR (précipitations) :

- 1 : précipitations < 80 cm
- 2 : précipitations comprises entre 80 et 119 cm
- 3 : précipitations comprises entre 120 et 159 cm
- 4 : précipitations > 160 cm

P (pièges) :

- 0 : non précisé
- 1 : tente Malaise lumineuse
- 2 : filet fauchoir
- 3 : piège lumineux type Changins
- 4 : tente Malaise
- 5 : piège Barber

- 6 : autre attraction lumineuse
- 7 : piège à émergence

G. Analyse des espèces

L'analyse des espèces est composée des éléments suivants:

- a. Une synonymie comprenant le nom utilisé dans la description originale, les divers synonymes connus, les références avec numéro de page des meilleures description (des.), illustrations des genitalia (hypopygium = hyp.; ovipositeur = ovi.) et clé de détermination (clé).
- b. Une appréciation subjective de la rareté et de la localisation.
- c. L'analyse et la discussion des paramètres phénologique, écologique, éthologique et chorologique, confrontés aux données de la littérature.

LISTE DES ESPECES

N. Ordre	Abrév.	NUESP	NONESP
1	ALBJ	10010	<i>Dolichopeza albigipes</i> (Strom, 1768)
2	NITI	10020	<i>Dolichopeza nitida</i> Mlk, 1874
3	PUBE	20010	<i>Prionocera pubescens</i> Loew, 1844
4	TURC	20020	<i>Prionocera turcica</i> (Fabricius, 1781)
5	NIGR	30010	<i>Nigrotipula nigra</i> (L., 1758)
6	AGIL	40005	<i>Tipula Pl. luteipennis agilis</i> Dufour & Brunhes, 1984
7	LUTE	40010	<i>Tipula Pl. l. luteipennis</i> Meigen, 1830
8	MELA	40020	<i>Tipula Pl. melanoceros</i> Schummel, 1833
9	VCOR	40510	<i>Tipula Sc. variicornis</i> Schummel, 1833
10	ZERN	40520	<i>Tipula Sc. zernyi</i> Mannheims, 1952
11	ZONA	40530	<i>Tipula Sc. zonaria</i> Goetghebuer, 1921
12	CAES	41010	<i>Tipula Y. caesia</i> Schummel, 1833
13	COUC	41020	<i>Tipula Y. couckeii</i> Tonnoir, 1921
14	LATE	41030	<i>Tipula Y. lateralis</i> Meigen, 1818
15	MARG	41040	<i>Tipula Y. marginella</i> Theowald, 1980
16	MMON	41050	<i>Tipula Y. m. monilum</i> Egger, 1863
17	MITA	41055	<i>Tipula Y. m. italia</i> Theowald, Dufour & Dosterbroek, 1982
18	PIER	41060	<i>Tipula Y. pierrei</i> Tonnoir, 1921
19	PRUI	41070	<i>Tipula Y. pruinosa</i> Wiedemann, 1817
20	SMON	41080	<i>Tipula Y. submontium</i> Theowald, 1981
21	DECI	41510	<i>Tipula A. decipiens</i> Czik, 1912
22	FULV	41520	<i>Tipula A. fulvipennis</i> De Geer, 1776
23	LUNA	41530	<i>Tipula A. luna</i> Westhoff, 1879
24	MAXI	41540	<i>Tipula A. maxima</i> Poda, 1761
25	VITI	41560	<i>Tipula A. vittata</i> Meigen, 1804
26	ITAL	42020	<i>Tipula T. italica</i> Lackschewitz, 1930
27	OLER	42030	<i>Tipula T. oleracea</i> L., 1758
28	ORIE	42040	<i>Tipula T. orientalis</i> Lackschewitz, 1930
29	PALU	42050	<i>Tipula T. paludosa</i> Meigen, 1830
30	SCUN	42060	<i>Tipula T. subcunctans</i> Alexander, 1921
31	ALPM	42510	<i>Tipula Sa. alpinum</i> Bergroth, 1888
32	BENE	42520	<i>Tipula Sa. benesignata</i> Mannheims, 1954
33	BREV	42530	<i>Tipula Sa. brevipennata</i> Lackschewitz, 1933
34	CHEE	42540	<i>Tipula Sa. cheetani</i> Edwards, 1924
35	CONF	42550	<i>Tipula Sa. confusa</i> Van der Wulp, 1884
36	GIMM	42560	<i>Tipula Sa. glomerthalii</i> Lackschewitz, 1925
37	GORI	42570	<i>Tipula Sa. goriziana</i> Strobl, 1893
38	GRIS	42580	<i>Tipula Sa. grisea</i> Zetterstedt, 1851
39	INTE	42590	<i>Tipula Sa. intercedens</i> Riedel, 1913
40	SINV	42600	<i>Tipula Sa. invenusta</i> subinvenusta Slipka, 1950
41	LIMB	42610	<i>Tipula Sa. limbata</i> Zetterstedt, 1838
42	NIEL	42620	<i>Tipula Sa. nielsenii</i> Mannheims & Theowald, 1959
43	OBEO	42630	<i>Tipula Sa. obsoleta</i> Meigen, 1818
44	PAGA	42640	<i>Tipula Sa. pagana</i> Meigen, 1818
45	PECH	42650	<i>Tipula Sa. pechlaneri</i> Mannheims & Theowald, 1959
46	RUFI	42660	<i>Tipula Sa. rufina</i> Meigen, 1818
47	SERR	42670	<i>Tipula Sa. serrulifera</i> Alexander, 1942
48	SIGN	42680	<i>Tipula Sa. signata</i> Steeger, 1840
49	SNOD	42690	<i>Tipula Sa. subnodicornis</i> Zetterstedt, 1838
50	SSIG	42700	<i>Tipula Sa. subsignata</i> Lackschewitz, 1933
51	SVAF	42710	<i>Tipula Sa. subvafra</i> Lackschewitz, 1936
52	TULI	42720	<i>Tipula Sa. tulipa</i> Dufour, 1980
53	MIKI	43010	<i>Tipula M. mikiana</i> Bergroth, 1888
54	SARA	43020	<i>Tipula M. sarajevensis</i> Strobl, 1900
55	SIEB	43030	<i>Tipula M. siebeki</i> Zetterstedt, 1852
56	STIG	43040	<i>Tipula M. stigmatella</i> Schummel, 1833
57	UNCA	43510	<i>Tipula E. unca</i> Wiedemann, 1817
58	APIC	44020	<i>Tipula Pt. apicispina</i> Alexander, 1933
59	PAUS	44040	<i>Tipula Pt. austriaca</i> Pokorny, 1887
60	BERT	44060	<i>Tipula Pt. bertoni</i> Rondani, 1842
61	BILO	44080	<i>Tipula Pt. bilobata</i> Pokorny, 1887
62	CINE	44100	<i>Tipula Pt. cinereocincta</i> Lundström, 1907
63	GLAC	44120	<i>Tipula Pt. glaciella</i> Pokorny, 1887

N. Ordre	Abbrév.	MUESP	NOMESP
64	IRRE	44140	Tipula Pt. irregularis Pokorny, 1887
65	IRRO	44160	Tipula Pt. irrorata Macquart, 1826
66	LURI	44180	Tipula Pt. luridiorostris Schummel, 1833
67	MAYE	44200	Tipula Pt. mayerduerrii Egger, 1863
68	NEUR	44220	Tipula Pt. neurotica Mannheim, 1966
69	PABU	44240	Tipula Pt. pabulina Meigen, 1818
70	PADA	44260	Tipula Pt. padana Dufour, 1901
71	PCRA	44300	Tipula Pt. pseudocrassiventris Theowald, 1980
72	PIRR	44320	Tipula Pt. pseudoirrorata Goetghebuer, 1921
73	PPRU	44340	Tipula Pt. pseudopruinosa Strobl, 1895
74	PVAR	44360	Tipula Pt. pseudovaripennis Cizek, 1912
75	SAUT	44370	Tipula Pt. sauteri Dufour, 1982
76	SGLA	44380	Tipula Pt. subglacialis Theowald, 1980
77	SMAR	44400	Tipula Pt. submarmorata Schummel, 1833
78	TRIF	44420	Tipula Pt. trifasciculata Theowald, 1980
79	TRUN	44440	Tipula Pt. truncorum Meigen, 1830
80	VPEN	44460	Tipula Pt. varipennis Meigen, 1818
81	WINT	44490	Tipula Pt. winthemi Lackachewitz, 1932
82	CARO	44505	Tipula V. carolae Dufour, 1983
83	CISA	44510	Tipula V. cisalpina Riedel, 1913
84	EXCI	44520	Tipula V. excisa Schummel, 1833
85	HORT	44530	Tipula V. hortorum L., 1758
86	MANA	44540	Tipula V. montana Curtis, 1834
87	NUBE	44550	Tipula V. nubeculosa Meigen, 1804
88	PALL	44560	Tipula V. pallidicosta Pierre, 1924
89	SCRI	44570	Tipula V. scripta Meigen, 1830
90	STRO	44580	Tipula V. strabliana Mannheim, 1966
91	ADUS	45100	Tipula L. adusta Savtchenko, 1954
92	AFFI	45200	Tipula L. affinis Schummel, 1833
93	ALPA	45300	Tipula L. alpina Loew, 1873
94	BEZZ	45400	Tipula L. bezzi Mannheim & Theowald, 1959
95	BRUN	45500	Tipula L. brunneinervis Pierre, 1921
96	BULL	45600	Tipula L. bullata Loew, 1873
97	CIRC	45700	Tipula L. circumdata Siebke, 1863
98	FALC	45800	Tipula L. falcata Riedel, 1913
99	FGUL	45900	Tipula L. fasciculata Mannheim, 1966
100	FPEN	46000	Tipula L. fascipennis Meigen, 1818
101	HAND	46100	Tipula L. handschini Mannheim, 1967
102	HOLA	46200	Tipula L. holva Loew, 1873
103	LAET	46300	Tipula L. laetabilis Zetterstedt, 1838
104	LIMI	46400	Tipula L. limitata Schummel, 1833
105	LIVI	46500	Tipula L. livida Van der Wulp, 1858
106	LONG	46600	Tipula L. longidens Strobl, 1909
107	LATA	46700	Tipula L. lunata L., 1758
108	MAGN	46800	Tipula L. magnicauda Strobl, 1894
109	PELI	46900	Tipula L. pelicostigma Schummel, 1833
110	PILI	47000	Tipula L. pilicosta Pierre, 1921
111	SELE	47100	Tipula L. selene Meigen, 1830
112	TRUN	47200	Tipula L. truncata Loew, 1873
113	VERN	47300	Tipula L. vernalis Meigen, 1804
114	XYRO	47400	Tipula L. xyrophora Theischinger, 1977
115	BIST	48010	Tipula L. bistileta Lundström, 1907
116	NODI	48510	Tipula D. nodicornis Meigen, 1818
117	FATA	49010	Tipula D. flavolineata Meigen, 1804
118	SAGI	49510	Tipula E. saginata Bergroth, 1891
119	ACUL	50010	Nephrotoma aculeata (Loew, 1871)
120	ANAL	50020	Nephrotoma anala (Schummel, 1833)
121	APPE	50030	Nephrotoma a. appendiculata (Pierre, 1919)
122	PERT	50040	Nephrotoma a. pertusa Oosterbroek, 1978
123	NAUS	50050	Nephrotoma austriaca (Mannheim & Theowald, 1959)
124	CORN	50060	Nephrotoma cornicina (L., 1758)
125	CATA	50070	Nephrotoma crocata (L., 1758)
126	CRIS	50080	Nephrotoma croceiventris Lindneri (Mannheim, 1951)
127	DORS	50090	Nephrotoma dorsalis (Fabricius, 1781)
128	EUCH	50100	Nephrotoma euchroma (Mik, 1874)
129	FENS	50110	Nephrotoma flavescens (L., 1758)
130	FPIS	50120	Nephrotoma flavipalpia (Meigen, 1830)
131	GUES	50130	Nephrotoma guersullica (Wehrhölz, 1880)

N. Ordre	Abrév.	NUESP	NOMESP
132	HICA	50140	<i>Nephrotoma helvetica</i> (Mennhels & Theowald, 1959)
133	LAME	50150	<i>Nephrotoma lamellata</i> (Riedel, 1910)
134	LUNU	50160	<i>Nephrotoma lunulicornis</i> (Schummel, 1833)
135	PRAT	50170	<i>Nephrotoma pratensis</i> (L., 1758)
136	QRIA	50180	<i>Nephrotoma quadriaria</i> (Meigen, 1804)
137	QATA	50190	<i>Nephrotoma quadristriata</i> (Schummel, 1833)
138	SCAL	50200	<i>Nephrotoma scalaria</i> (Meigen, 1818)
139	SCUR	50210	<i>Nephrotoma scurra</i> (Meigen, 1818)
140	SMAC	50220	<i>Nephrotoma submaculosa</i> Edwards, 1928
141	TENU	50230	<i>Nephrotoma tenuipes</i> (Riedel, 1910)
142	DIMA	60010	<i>Dictenidia bimaculata</i> (L., 1761)
143	CTFE	70010	<i>Ctenophora festiva</i> Meigen, 1804
144	CTFL	70020	<i>Ctenophora flaveolata</i> (Fabricius, 1794)
145	CTGU	70030	<i>Ctenophora guttata</i> Meigen, 1818
146	CTOR	70040	<i>Ctenophora ornata</i> Meigen, 1818
147	CTPE	70050	<i>Ctenophora pectinicornis</i> (L., 1758)
148	TAAT	80010	<i>Tanyptera atrata</i> (L., 1758)
149	TANI	80020	<i>Tanyptera nigricornis</i> (Meigen, 1818)

ANALYSE DES ESPECES

1. *Dolichocheza albipes* (Ström, 1768)

Tipula albipes Ström, 1768

Dolichocheza sylvicola Curtis, 1825

Dolichocheza albipes (Ström) -Mannheims, 1951:21-2, clé, des., hyp.

Rare et localisée, 515-1050 m

Phénologie: Période de vol courte et printanière (début juin à mi-juillet).

Ecologie: En Suisse, nous n'avons capturé *D. albipes* que dans des tourbières, mais des exemplaires des Musées proviennent aussi de bords de rivières, ou de ruisseaux. Dans les tourbières, *albipes* est fréquente dans les zones boisées où les mâles survolent les fosses d'exploitation ombragées (pendant son vol oscillant, les longues pattes blanches d'*albipes* font souvent contraste avec l'eau sombre et permettent de la repérer malgré sa faible taille). Les larves se nourrissent de mousses (Hepaticae selon Theowald, 1957) et la ponte a été observée dans du *Sphagnum* (Mannheims, 1951). *D. albipes* est liée strictement aux milieux humides de l'étage montagnard, dans des localités fraîches et fortement arrosées. Dans le Tirol, Mannheims et Pechlaner (1963) ont observé qu'*albipes* se tenait dans des trous ombragés au bord de ruisseaux de montagne.

Ethologie: Femelles discrètes et volant peu, au contraire des mâles qui pratiquent sur place un vol soutenu et dansant; *albipes* recherche les lieux obscurs, où elle est parfois très difficile à distinguer. Elle est absente dans les captures à la lumière en raison du manque de pièges dans les habitats favorables.

Distribution: La distribution de *albipes* en Suisse coïncide avec celle des régions riches en tourbières: Haut-Jura, régions élevées du Plateau et bordure nord des Alpes. *D. albipes* manque dans les régions à climat continental, ainsi qu'au Tessin. Sa distribution générale couvre l'Europe occidentale et septentrionale, y compris l'Espagne, le nord des Balkans et la Roumanie.

2. *Dolichocheza nitida* Mik, 1874

Dolichocheza nitida Mik -Mannheims, 1951:21-2, clé, des., hyp.

Très rare, plus capturée depuis 1948, 780-860 m

Phénologie: la seule date de capture connue (14.7.1948) correspond aux quelques données de Mannheims, 1951 (mi-juillet).

Ecologie: inconnue

Ethologie: inconnue

Distribution: *D. nitida* n'a été capturée que dans les régions élevées du Plateau par Schmid et à la bordure nord des Alpes par Huguenin (10 individus à Weissenburg). En Europe, *nitida* n'est connue que d'un petit nombre de localités, en Autriche (Mannheims, 1951), en Scandinavie et dans les Carpates (Theowald, comm.pers.).

3. *Prionocera pubescens* Loew, 1844

Prionocera anderi Tjeder, 1948

Prionocera pubescens Loew, Mannheims, 1951:59-60, clé; Mannheims, 1952:66-70, des., hyp.

Rare et localisée, 820-1050 m

Phénologie: période de vol courte et printanière (mi-mai à fin juin); dès le réveil des tourbières.

Écologie: *P. pubescens* est rigoureusement liée aux tourbières où elle recherche les zones à *Sphagnum*. A Rothenthurm, elle était localement abondante dans une zone de marais de pente, très humide, riche en sphaignes et située en contrebas des landes à *Calluna* plus sèches. Au lac de Lussy, *pubescens* se tenait au sud du lac, dans une zone tourbeuse, couverte de *Calluna* et parsemée de petits étangs peu profonds.

Ethologie: Si les conditions de température sont favorables, les mâles peuvent pratiquer un vol très animé et rapide; ils sillonnaient en tous sens le petit vallon occupé à Rothenthurm; les femelles sont très discrètes. Toutes les captures proviennent soit du filet fauchoir, soit de la tente Malaise; aucun piège lumineux n'a été posé dans des habitats favorables à *pubescens*.

Distribution: La distribution de *pubescens* est limitée aux régions rudes à fraîches et très arrosées de l'étage montagnard. Elle occupe la bordure nord des Alpes, les régions élevées du Plateau et le Haut-Jura, où *pubescens* est beaucoup plus rare et plus précoce que *turcica*. La distribution générale de *pubescens* couvre l'Europe centrale et septentrionale (de la Grande-Bretagne à la Sibérie). Les localités suisses étant les plus méridionales, on comprend facilement la présence de *pubescens* dans des biotopes extrêmes.

4. *Prionocera turcica* (Fabricius, 1781)

Tipula turcica Fabricius, 1781.

Tipula diana Hoffmansegg, 1818 (in Meigen)

Prionocera turcica (Fabricius), Mannheims, 1951:59-61, clé, des., hyp.

Rare et localisée, 1000-1050 m

Phénologie: vole en permanence de mi-mai à fin septembre (plusieurs générations annuelles ?)

Écologie: *P. turcica* habite certaines tourbières du Haut-Jura où elle peut être localement abondante autour des anciennes fosses d'exploitation de tourbe où la croissance des sphaignes a repris. La valeur des fosses d'exploitation anciennes pour *turcica* est confirmée à la Vallée de Joux par son absence totale à la belle tourbière intacte de Praz Rodet, et inversement par sa présence en nombre à la tourbière du Pontet, fortement exploitée. Un exemplaire unique, capturé à l'extrémité sud, non tourbeuse, du lac des Taillères provenait probablement de tourbières voisines et témoigne d'une certaine activité de dispersion. Les conditions climatiques affrontées par *turcica* se caractérisent par un climat rude et une pluviosité abondante, correspondant aux conditions optimales de développement des tourbières.

Ethologie: Les deux sexes sont capables de voler (tous deux sont capturés par la tente Malaise), mais les ♂♂ sont très nettement plus actifs que les ♀♀.

Distribution: La distribution en Suisse de turcica, dans le Jura uniquement, manifeste une tendance atlantique qui se marque aussi dans sa distribution générale. Cette distribution est analogue vers l'est à celle de pubescens, mais nettement plus étendue vers l'ouest, englobant le Massif central français, l'Irlande, les Féroé et l'Islande.

5. *Nigrotipula nigra* (L., 1758)

Tipula nigra L., 1758

Tipula (Anomaloptera) *nigra* L. - Mannheims, 1952:73-74, clé; 1952:107-108, des., hyp.

Largeement distribuée mais peu abondante, 270-1620 m

Phénologie: Longue période de vol, de mi-mai à fin août, qui n'est pas associée à un décalage phénologique altitudinal.

Ecologie: *N. nigra* est la plus répandue à l'étage collinéen et ne dépasse pas l'étage subalpin où elle est très rare (quelques localités en Valais). L'habitat de *nigra* comprend essentiellement des milieux assez humides ouverts ou des haies, souvent riches en plantes nitrophiles (*Galium aparine*, *Urtica*); mais aussi des marais et même des tourbières (le Cachot) où *nigra* évite cependant les zones oligotrophes.

Ethologie: Le faible nombre de femelles collectées provient de leur mauvaise aptitude au vol en raison de la réduction partielle de leurs ailes. Elles ne sont cependant pas incapables de voler comme en témoigne leur présence occasionnelle dans la tente Malaise lumineuse.

Distribution: La distribution européenne de *nigra* est très large puisqu'elle va de la Grande-Bretagne à l'Asie centrale y compris les Balkans et la Scandinavie. *N. nigra* manque à l'Espagne et dans les Pyrénées ainsi qu'en Italie centrale et méridionale. En Suisse, la répartition de *nigra* est très homogène; elle manque principalement dans les régions froides, son absence dans les Grisons et en Engadine provient d'une recherche insuffisante.

6. *Tipula* (*Platytipula*) *luteipennis agilis* Dufour & Brunhes, 1984

Tipula (*Platytipula*) *luteipennis agilis* Dufour & Brunhes, 1984:des., hyp.

Localement abondante, 330-600 m

Phénologie: Période de vol courte, en septembre et octobre.

Ecologie: *agilis* vit dans les marais eutrophes ou les prés humides de plaine; elle évite les milieux boisés. Elle est nettement plus thermophile que la forme type et ne dépasse pas l'étage collinéen.

Ethologie: Des caractéristiques éthologiques ont été à l'origine de la reconnaissance du statut subsppécifique de *agilis*. C'est en effet la présence de femelles de *T. luteipennis* dans les pièges lumineux du Tessin et non au versant nord des Alpes qui a attiré notre attention et suggérerait une variabilité de l'aptitude au vol au sein de l'espèce. Des analyses histologiques et morphologiques ont par la suite montré que les ♂ du nord des Alpes et de l'Europe sont totalement inaptes au vol (leur musculature alaire est très réduite et leurs ailes sont plus courtes), tandis que cette musculature est parfaitement fonctionnelle et les ailes normales au sud des Alpes. Des caractères distinctifs ont par

la suite été observés sur les genitalia des mâles et ont permis de reconnaître le statut subsppécifique de agilis.

Distribution: T.l. agilis n'est présente en Suisse qu'au Tessin; sa distribution européenne est limitée à la Péninsule italienne, à la Corse et à la Sardaigne.

7. *Tipula (Platytipula) l. luteipennis* Meigen, 1830

Tipula luteipennis Meigen, 1818

Pachyrhina picticornis Zetterstedt, 1851

Tipula (Platytipula) luteipennis Meigen -Theowald, 1978:434-6, des., hyp., ovi.

Localement abondante, 415-1440 m

Phénologie: Période de vol courte, en septembre et octobre.

Ecologie: Liée comme agilis aux milieux humides ouverts, luteipennis montre cependant une amplitude écologique beaucoup plus large; elle monte jusqu'à l'étage subalpin, occupe aussi bien les bas-marais de plaine que ceux de montagne et la marge plus eutrophe des tourbières. Elle se rencontre des régions froides aux régions chaudes.

Ethologie: les ♀♀ de luteipennis, incapables de voler, sont assez difficiles à trouver, ce qui explique un sexe-ratio caractérisé par la grande dominance des ♂♂. Les ♀♀ sont très passives, se déplacent peu au sol, et se contentent de grimper sur la végétation pour se mettre en évidence en attendant la venue des mâles.

Distribution: T.l. luteipennis est largement distribuée sur le Plateau, dans le Jura et la bordure nord des Alpes. On ne la trouve que localement au fond de la Vallée du Rhône, et elle n'a pas encore été découverte dans les Grisons et en Engadine, peut-être par manque de recherche. Au Tessin, elle est remplacée par la sous-espèce agilis. T. luteipennis est connue de l'Espagne à l'Asie centrale et occupe la Grande-Bretagne et la Scandinavie. Cette très large répartition prouve que l'inaptitude au vol des femelles n'est pas un obstacle à la dispersion.

8. *Tipula (Platytipula) melanoceros* Schummel, 1833

Tipula melanoceros Schummel, 1833

Tipula lineata Staeger, 1840

Tipula (Tipula) melanoceros Schummel -Mannheims, 1952:95-6, des., hyp.

Rare et localisée

Phénologie: courte période de vol automnal du début septembre à mi-octobre. 4 individus récoltés par Matthey et Geiger en juin et juillet laissent supposer que certains individus pourraient n'émerger qu'au printemps suivant; mais en aucun cas il ne peut s'agir de deux générations annuelles. D'autre part, une erreur d'étiquetage n'est pas à exclure.

Ecologie: T. melanoceros est strictement liée aux tourbières où elle recherche les zones à Sphaignes. Contrairement à P. turcica, melanoceros ne se tient pas particulièrement près des fosses d'exploitation de la tourbe, mais plutôt dans les zones intactes. A la tourbière des Pontins, elle volait en nombre dans une zone plutôt élevée où la tourbe a été mise à nu par raclage, et sur laquelle la croissance des Sphaignes

a repris. L'indépendance de melanoceros vis à vis des fosses d'exploitation est en outre confirmée par sa présence à Praz Rodet (Vallée de Joux), tourbière intacte. T. melanoceros est une espèce caractéristique des hauts-marais, à l'inverse de luteipennis qui n'occupe que les bas-marais. T. melanoceros habite principalement les régions fraîches ou rudes et bien arrosées de l'étage montagnard, et devient très rare à l'étage subalpin.

Ethologie: Le sexe-ratio presque équilibré s'explique par le vol actif des ♀♀, confirmé par leur capture dans la tente Malaise.

Distribution: T. melanoceros n'occupe en Suisse que les tourbières du Jura et celles de la bordure nord des Alpes. Cette distribution est d'origine écologique (ainsi que pour d'autres espèces de tourbières). En Europe, elle se trouve dans les Pyrénées, le Massif central français, la Grande-Bretagne, une grande partie de l'Europe centrale et septentrionale. En Asie centrale existent des populations disjointes.

9. *Tipula* (*Schummelia*) *variicornis* Schummel, 1833

Tipula variicornis Schummel, 1833

Tipula (*Schummelia*) *variicornis* Schummel -Mannheims, 1952:108-110, des., hyp., ovi.

Largement répandue et commune, 330-1600 m

Phénologie: de mai à fin août, maximum à fin juin.

Ecologie: Assez commune à l'étage collinéen, variicornis est la plus fréquente à l'étage montagnard. Elle n'atteint, en Suisse, ni le subalpin ni l'alpin, contrairement aux observations de Mannheims et Pechlaner (1963) qui la signalaient au Tirol de l'étage subalpin. Elle atteint son abondance maximale dans les régions fraîches. C'est une espèce des milieux humides, marais, tourbières, bords de rivières ou de ruisseaux, pour autant qu'ils soient boisés et que l'eau recouvre un épais dépôt organique. Comme localités caractéristiques citons les nombreuses sources de l'Orbe, à Vallorbe, les bords de la Navisence à Vissoie qui inonde une forêt humide, ou les méandres des ruisseaux forestiers au col du Monte-Ceneri.

Ethologie: La plupart des captures de variicornis ont été pratiquées à l'aide du filet Iauchoir. Seuls les pièges lumineux placés près de lieux humides ont pris variicornis, qui se disperse peu. Les deux sexes volent activement.

Distribution: La distribution de variicornis couvre toute la Suisse. En Engadine où les forêts riveraines sont rares, elle est peu fréquente et son absence apparente dans le reste des Grisons est due au manque de prospection. C'est également l'espèce de Schummelia qui possède la plus large diffusion européenne: des Pyrénées à l'Ukraine et du nord de l'Italie au nord de la Scandinavie.

10. *Tipula* (*Schummelia*) *zernyi* Mannheims, 1952

Tipula (*Schummelia*) *zernyi* Mannheims, 1952:108-111, des., hyp.

Assez répandue et assez commune, 500-2200 m

Phénologie: de mi-juin à fin août, maximum au début de juillet.

Ecologie: Rare à l'étage collinéen, elle domine à l'étage montagnard;

mais, contrairement à variicornis, elle est encore commune à l'étage subalpin et assez fréquente dans l'alpin. Si zernyi peut cohabiter avec variicornis (St-Gall, Schaugenbädi, Vallorbe, Chalet-à-Gobet), elle n'est pas strictement liée aux forêts riveraines. T. zernyi vole souvent au bord des ruisseaux à cours rapides dont le fond est rocheux ou graveleux, et qui coulent dans des prés, des pâturages, des marais de pente ou des ravins escarpés. Elle ne s'écarte guère des cours d'eau.

Ethologie: Essentiellement capturés au filet fauchoir, les ♂♂ et ♀♀ de zernyi volent activement et sont attirés par la lumière. Le vol est lourd et direct, comme chez les autres espèces de Schummelia.

Distribution: T. zernyi montre une distribution principalement alpine, mais a été aussi trouvée occasionnellement sur le Plateau et dans le Jura. En Europe, elle n'est connue, en dehors du domaine alpin, que des Pyrénées (Mannheims et Thomas, 1976; Theowald et Oosterbroek, 1981), d'une localité en Belgique (Theowald, 1971) et d'une en RFA, Hoher Vogelsberg (Cramer, 1968). Les indications écologiques qui précèdent indiquent clairement que si zernyi montre bien une distribution dont les Alpes constituent le centre de gravité, ce n'est en aucun cas une espèce caractéristique de l'étage alpin.

11. *Tipula (Schummelia) zonaria* Goetghebuer, 1921

Tipula annulicornis Meigen, 1830 (praeocc.)

Tipula zonaria Goetghebuer, 1921

Tipula (Schummelia) zonaria Goetghebuer -Mannheims, 1952:108-112, des., hyp.

Assez rare et localisée, 436-1500 m

Phénologie: période de vol longue, de début juin à fin septembre; maximum au début d'août. C'est l'espèce de Schummelia qui vole le plus longtemps et le plus tard dans la saison.

Ecologie: D'après les niveaux thermiques, zonaria montre une assez grande amplitude écologique (climat rude à assez torride). Contrairement aux autres espèces de Schummelia, elle domine à l'étage collinéen et ne dépasse pas l'étage montagnard. Nous avons rarement collecté zonaria au filet fauchoir et son habitat nous est donc mal connu. Les diverses localités présentent en commun des faciès généralement rocaillieux ou accidentés, qui tous se situent dans des terrains calcaires. Il est donc possible que zonaria recherche des zones de suintement sur des affleurements calcaires. Cette exigence écologique particulière pourrait expliquer à la fois sa distribution générale large et le faible nombre des individus capturés.

Ethologie: Vol direct; le plus souvent capturée à l'aide du piège lumineux, où les ♂♂ dominent.

Distribution: La distribution de T. zonaria est limitée, en Suisse, au pied du Jura, à la bordure nord des Alpes et au versant nord du Valais central; toutes régions situées sur terrain calcaire. T. zonaria est connue seulement d'un petit nombre de localités réparties entre la Belgique et la Roumanie; elle manque en Europe méridionale et septentrionale.

12. *Tipula (Yamatotipula) caesia* Schummel, 1833

Tipula (Tipula) caesia Schummel -Mannheims, 1952:75, clé; 93, des., hyp.

Assez rare et localisée, 330-1700 m

Phénologie: période de vol courte et précoce, de début juin à mi-juillet.

Ecologie: T. caesia se rencontre au bord de petits ruisseaux clairs et peu profonds, le plus souvent bien ensoleillés, au fond couvert de limon et coulant sur des terrains calcaires ou, plus rarement, molasiques. L'espèce était ainsi particulièrement commune à Merishausen au bord de ruisselets riches en limon calcaire et bordés de Juncus, coulant à travers des prés maigres. Un autre habitat semblable, où caesia était commune a été récemment repéré au vallon d'Orvin, près de Bienne. Mannheims et Pechlaner (1963) soulignent aussi une préférence pour les milieux argileux. T. caesia est plutôt thermophile, mais peut monter assez haut en Valais, sur les versants bien exposés.

Ethologie: Comme les autres espèces de Yamatotipula, T. caesia pratique un vol léger, dansant, et s'élève peu au dessus de la végétation, où les individus dérangés se posent rapidement à nouveau. Les deux sexes volent et sont capturés par les pièges lumineux.

Distribution: T. caesia est largement distribuée en Suisse, principalement dans les zones calcaires. Son absence apparente aux Grisons et en Engadine résulte probablement de l'insuffisance des prospections. La distribution européenne de T. caesia, plutôt méridionale, va de l'Espagne à l'Ukraine, y compris l'Italie et les Balkans; elle manque en Grande-Bretagne, dans le nord de l'Allemagne et en Scandinavie.

13. Tipula (Yamatotipula) couckeii Tonnoir, 1921

Tipula couckeii Tonnoir, 1921

Tipula gracilentia Lackschewitz, 1923

Tipula (Yamatotipula) couckeii Tonnoir - Mannheims, 1952:97-9, clé, des., hyp.

Très rare, 1 localité connue, 490 m

Phénologie: Une seule capture par M. Dethier, le 13.9.1978. D'après Mannheims (1952), couckeii vole d'avril à août, et paraît bivoltine.

Ecologie: 7 individus ont été capturés à la gravière, récemment mise sous protection, de Kleinbödingen, au bord de la Sarine, qui comporte de nombreux étangs. L'habitat de couckeii est inconnu. Theowald (1957) suppose qu'il est voisin de celui de T. lateralis et T. montium qui vivent dans l'eau ou les terrains très marécageux.

Ethologie: inconnue

Distribution: Le Plateau suisse est souvent le seul refuge dans notre pays pour des espèces d'Europe centrale qui atteignent chez nous la limite sud de leur aire de distribution. Cela semble aussi être le cas pour T. couckeii qui habite l'Europe moyenne de la Grande-Bretagne à l'Ukraine et possède une aire disjointe en Asie centrale. En outre Mannheims et Thomas (1976) signalent couckeii dans le Cantal (sud-ouest de la France), ce qui constitue l'extrémité sud-occidentale de sa distribution.

14. Tipula (Yamatotipula) lateralis Meigen, 1818

Tipula lateralis Meigen, 1818

Tipula (Yamatotipula) lateralis Meigen - Mannheims, 1952:97-8, clé, des.

Tipula (*Yamatotipula*) *lateralis* Meigen -Theowald & Oosterbroek, 1980: 180, hyp.

Très abondante et très largement répandue, 200-2472 m

Phénologie: présence continue de mi-mars à fin octobre. Deux générations annuelles, la seconde beaucoup plus abondante que la première; maxima: seconde moitié de mai et début septembre. Les courbes de vol des deux sexes sont parallèles.

Ecologie: En général *T. lateralis* est présente en milieux humides, au bord des cours d'eau, lacs, étangs, des gravières, des marnières, des hauts et bas marais, ce qui se comprend par les milieux aquatiques ou très humides exigés par sa larve (Theowald, 1957). Cependant, il arrive aussi que *lateralis* soit capturée très loin de tout point d'eau important (Verschiez, Branson). Cela suppose donc une bonne capacité de dispersion des adultes; probablement aussi la faculté pour *lateralis* de s'accommoder de milieux humides très restreints (drainage de bord de route, terre humide, etc.). Les captures de *lateralis* indiquent une répartition par étage très voisine de la distribution générale des Tipulidae, ce qui exprime son caractère ubiquiste; elle est cependant légèrement mieux représentée à l'étage collinéen que la moyenne des captures. *T. lateralis* ne manque qu'au niveau thermique I, le plus froid.

Ethologie: Vol dansant et court à trajectoire sinusoïdale caractéristique des *Yamatotipula*; les femelles volent activement et sont fréquemment capturées au piège lumineux où le sexe-ratio est presque équilibré.

Distribution: *T. lateralis* est aussi largement distribuée en Europe qu'elle l'est en Suisse. Elle ne manque qu'en Corse et en Sardaigne; en Espagne et en Afrique du nord, elle est remplacée par la sous-espèce *barbarensis* Theowald & Oosterbroek. L'extrême amplitude géographique de *lateralis* résulte certainement de son amplitude écologique.

15. *Tipula* (*Yamatotipula*) *marginella* Theowald, 1980

Tipula marginata Meigen, 1818 (praeocc.)

Tipula (*Tipula*) *marginata* Meigen -Mannheims, 1952:75, clé; 93-94, des., hyp.

Tipula (*Yamatotipula*) *marginella* Theowald, 1980:514

Assez rare et localisée, 375-950 m

Phénologie: de mi-avril à mi-août, maximum au début de juin.

Ecologie: *T. marginella*, qui domine à l'étage collinéen et ne dépasse pas le montagnard, occupe principalement les tourbières de basse altitude. On peut occasionnellement la trouver au bord des grands lacs, dans la zone préalpine, dans des prairies marécageuses à *Carex* ou *Juncus*, mais toujours sur des sols tourbeux. *T. marginella* évite les régions à climat rude et froid, ainsi que les régions chaudes.

Ethologie: En raison de son habitat particulier, *T. marginella* a été principalement capturée à l'aide du filet fauchoir. Néanmoins, les deux sexes ont aussi été pris par les pièges lumineux. Le vol est léger, comme chez les autres espèces de *Yamatotipula*.

Distribution: La répartition en Suisse de *marginella* est très particulière, puisqu'elle est parallèle à la bordure nord des Alpes, avec des pénétrations locales dans les vallées chaudes (Vallée du Rhône en aval de Bex; Vallée de la Reuss à Seedorf). Une telle distribution résulte des exigen-

ces écologiques de marginella, liée aux tourbières de basse ou moyenne altitude. Elle est aussi exclue des tourbières jurassiennes, trop élevées et à climat trop rude, ainsi que du reste de la Suisse où les tourbières sont trop rares. En Europe, T. marginella occupe principalement l'Europe centrale et la Scandinavie. De plus, elle est connue des Pyrénées (Theowald, 1978b), de Corse et du nord des Balkans.

16. *Tipula* (*Yamatotipula*) *montium montium* Egger, 1863

Tipula montium Egger, 1863

Tipula pseudolateralis Tonnoir, 1921

Tipula (*Yamatotipula*) *montium* Egger -Mannheims, 1952:97-8, clé, des.

Tipula (*Yamatotipula*) *montium* Egger -Theowald, Dufour, Oosterbroek, 1982:325, hyp.

Commune et assez largement distribuée, 270-910 m

Phénologie: longue période de vol, de début mai à fin septembre. Probablement deux générations avec maxima au début de juin et début d'août. Le dernier pic du graphe phénologique n'est probablement pas significatif.

Écologie: Contrairement à T. lateralis, qui peut se contenter de milieux humides très restreints (drainages, fossés), T. montium n'a été rencontrée qu'au bord de cours d'eau et le plus souvent de rivières d'une certaine importance et au courant plutôt lent. T. montium est nettement plus thermophile que lateralis et n'atteint pas l'étage subalpin; elle est totalement absente des régions à faibles précipitations (Valais, Grisons et Engadine) où les cours d'eau montrent des régimes très irréguliers avec alternance de crues et d'étiages.

Ethologie: Plus grande que les autres espèces de Yamatotipula, montium a un vol moins léger; les deux sexes volent cependant bien et sont capturés à l'aide des pièges lumineux. Les ♂ dominent largement dans tous les pièges.

Distribution: Comparée à celle de lateralis, la distribution de montium se caractérise par une absence complète dans la zone alpine, et une très grande rareté au Tessin, où elle est remplacée par la sous-espèce montium italia. La seule localité de montium au Tessin, est le bord de la Tresa, rivière large et lente qui relie le lac de Lugano au lac Majeur, et au bord de laquelle m. italia est absente.

17. *Tipula* (*Yamatotipula*) *montium italia* Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1982

Tipula (*Yamatotipula*) *montium italia* Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1982: des., hyp.

Commune, uniquement au versant sud des Alpes, 272-965 m

Phénologie: Très longue période de vol, de mi-mai à fin octobre, probablement deux générations annuelles.

Écologie: Exigences presque identiques à celles de m. montium. Supporte les rivières à cours plus rapides et à fonds sableux ou graveleux. Le caractère plus thermophile de m. italia provient probablement de sa présence au sud des Alpes uniquement.

Ethologie: Comme m. montium.

Distribution: T. m. italia est une sous-espèce cisalpine, connue en Suisse du Tessin et de la région de Poschiavo. Cette distribution justifie le rattachement de Poschiavo aux autres zones cisalpines de la Suisse. T. m. italia est présente en Corse, en Sardaigne, en Italie et dans le sud-est de la France.

18. Tipula (Yamatotipula) pierrei Tonnoir, 1921

Tipula lateralis var. solsitalis Westhoff, 1880 (praeocc.)

Tipula pierrei Tonnoir, 1921

Tipula ferruginea Lackschewitz, 1923

Tipula (Yamatotipula) solsitalis Westhoff -Mannheims, 1952:97-100, clé, des.

Tipula (Yamatotipula) solsitalis Westhoff -Savtshenko, 1961:275-8, hyp.

Assez commune, mais localisée, 270-1010 m (rare au-dessus de 500m)

Phénologie: Très longue période de vol avec présence continue de mi-avril à fin septembre. Probablement deux générations principales avec maxima au début de juin et de septembre.

Ecologie: Habite les zones d'atterrissage (bas-marais) des bords des lacs, ainsi que les grands marais du Plateau et du Jura. Au bord du lac de Neuchâtel et du lac de Joux, pierrei vole dans les prairies à Carex, fréquemment inondées, en avant de la ceinture d'arbres et de buissons. T. pierrei évite les sols tourbeux acides et recherche les zones où le substrat argileux ou calcaire affleure. Nettement thermophile, pierrei ne dépasse guère l'étage collinéen.

Ethologie: Vol dansant et peu rapide chez les deux sexes, abondamment capturés par les pièges lumineux type Changins. Aucune tente Malaise lumineuse n'était susceptible de capturer pierrei.

Distribution: En Suisse, la répartition de pierrei montre une tendance nettement occidentale (Jura-Plateau). Cette tendance provient des exigences écologiques de pierrei et s'oppose à sa distribution générale très large et plutôt orientale. T. pierrei est en effet connue de l'Asie centrale à la Grande-Bretagne, alors qu'elle manque en Espagne et en Italie. Une telle distribution suggère pour les populations suisses une origine orientale balkanique. L'absence au Tessin est conforme à l'absence générale de pierrei en Italie du nord.

19. Tipula (Yamatotipula) pruinosa Wiedemann, 1817

Tipula pruinosa Wiedemann, 1817

Tipula (Tipula) pruinosa Wiedemann -Mannheims, 1952:75-6, clé;91-2, des., hyp.

Commune et largement distribuée, 411-1650 m

Phénologie: T. pruinosa qui vole de mi-mai à fin août avec son maximum au début de juin est une espèce plutôt précoce.

Ecologie: Les habitats de pruinosa, très humides et généralement ouverts, sont assez diversifiés. Ce sont les marais de transition qui bordent les tourbières (Praz-Rodet, Cachot, Sâles), les bords des ruisseaux traversant des prairies maigres ou eutrophes, les marais de pente et les

gravières. De plus, T. pruinosa recherche des conditions thermiques fraîches; elle domine à l'étage montagnard et ne dépasse pas le subalpin. Elle est la plus abondante dans les régions à fortes précipitations.

Ethologie: Les deux sexes sont aptes au vol et attirés par les pièges lumineux; c'est cependant le filet fauchoir qui a capturé pruinosa le plus souvent.

Distribution: Largement distribuée en Suisse, pruinosa manque cependant au Tessin et dans le Valais central alors qu'elle est très rare aux Grisons et en Engadine où elle n'a été trouvée que dans les marécages bordant le Rhin, l'Inn ou le lac de Tarasp. T. pruinosa évite donc en grande partie les régions de Suisse soumises à un climat continental où elle n'est présente que dans les rares milieux où l'humidité est à la fois forte et constante.

20. Tipula (Yamatotipula) submontium Theowald, 1981

Tipula (Yamatotipula) submontium Theowald, 1981: des., hyp.

Très rare, une localité connue, 550 m

Phénologie: L'unique capture en Suisse, le 19 juillet 1979 par Mme Claudine Siegenthaler, correspond aux rares données connues (dates extrêmes: 18.6 - 8.8).

Ecologie: Le lieu de capture - les bords du Veyron à la Chaux, une petite rivière de quelques mètres de large et bordée de haies - ne suggère pas un habitat différent de celui de montium.

Ethologie: Un couple capturé au piège lumineux type "Changins" prouve l'attraction de submontium à la lumière et le vol actif des deux sexes.

Distribution: En plus du Plateau suisse, submontium n'est connue que d'Andora et de Moravie (Theowald & Oosterbroek, 1981). S'agirait-il d'une distribution relique, d'une espèce soumise à la compétition avec T. lateralis et T. montium, et en voie d'extinction?

21. Tipula (Acutipula) decipiens Czizek, 1912

Tipula decipiens Czizek, 1912

Tipula (Tipula) decipiens Czizek - Mannheims, 1952:75, clé; 88-9, des., hyp.

Localisée et rare, 430-740 m

Phénologie: Période de vol printanière et très courte (mi-mai à début juin); identique aux rares données de Mannheims, 1952.

Ecologie: T. decipiens exige des conditions écologiques très précises. Nous ne l'avons trouvée que dans des forêts de feuillus (Fagus, Fraxinus), raides, entrecoupées de falaises suintantes et de sources. Ce sont des milieux frais, humides où les ruisselets sont recouverts par une épaisse couche de feuilles mortes. Le sol est lourd, molassique ou marneux; les milieux décrits par Mannheims, 1952 concordent en tous points.

Ethologie: T. decipiens est difficile à capturer. Chez les 2 sexes, son vol est très rapide et zigzaguant, et on la perd vite de vue dans son milieu sombre et touffu.

Distribution: T. decipiens ne se trouve en Suisse que sur le Plateau, région caractérisée par des terrains molassiques. Il s'agit d'une espèce d'Europe centrale dont l'aire de distribution va de la Suisse à la Roumanie, mais qui reste toujours très rare. Il convient de noter ici que

le Plateau, où les conditions écologiques sont moyennes, est souvent le seul refuge en Suisse pour des éléments d'Europe centrale.

22. *Tipula (Acutipula) fulvipennis* De Geer, 1776

Tipula fulvipennis De Geer, 1776

Tipula lutescens Fabricius, 1805

Tipula (Acutipula) fulvipennis De Geer -Mannheims, 1952:101-2, clé; 105-6, des., hyp.

Très commune et très largement distribuée, 196-2006 m

Phénologie: Présence continue de mi-mai à fin octobre, avec maximum au début de septembre; courbes de vol des deux sexes parallèles.

Ecologie: *T. fulvipennis* se rencontre à tous les étages de végétation avec une abondance maximale à l'étage collinéen, et une assez grande rareté à l'étage alpin. Si *fulvipennis* est régulièrement présente au bord de tous les milieux humides, boisés ou non, elle vole aussi dans les forêts les plus sèches où il est peu probable qu'elle se reproduise.

Ethologie: *T. fulvipennis* étant une grande espèce, son vol est rapide, puissant et souvent spiralé ce qui contribue à rendre sa capture difficile. Toutefois, elle se pose rapidement et il est alors plus facile de la prendre. Les nombreuses captures loin de tout habitat favorable suggèrent une bonne faculté de dispersion. Lors de piégeages lumineux et où que l'on soit, *fulvipennis* est souvent une des premières arrivantes.

Distribution: Toute la Suisse; les régions apparemment inoccupées n'ont pas été étudiées. Distribution générale extrêmement large: toute la région paléarctique occidentale excepté l'Afrique du nord.

23. *Tipula (Acutipula) luna* Westhoff, 1879

Tipula luna Westhoff, 1879

Tipula (Tipula) luna Westhoff -Mannheims, 1952:75-6, clé; 87, des., hyp.

Commune et largement distribuée, 203-1650 m

Phénologie: Espèce printanière volant du début d'avril à mi-juillet; maximum à fin mai.

Ecologie: *T. luna* est commune dans les bas-marais et les marais de transition; par contre, elle est exclue des parties acides des tourbières. Parfois, on la rencontre dans les abords marécageux des ruisseaux non canalisés ou dans les bois humides. C'est cependant nettement une espèce de milieux ouverts, contrairement à l'opinion de Mannheims (1952).

Ethologie: Chez les deux sexes, vol lourd, moins puissant et moins vif que *fulvipennis*; capturée surtout à l'aide du filet fauchoir, mais aussi avec les 2 principaux pièges lumineux.

Distribution: Largement distribuée dans le Jura, le Plateau, les Préalpes et le Tessin, *T. luna* est au contraire rare dans les régions à climat continental où des milieux favorables n'existent que dans le fond des vallées (Rhin, Rhône). Aucune capture n'est notée en Engadine. Excepté l'Espagne où elle est remplacée par une sous-espèce, la Corse, la Sardaigne et le nord de la Scandinavie, *luna* couvre toute l'Europe, de la Grande-Bretagne à l'Ukraine.

24. *Tipula (Acutipula) maxima* Poda, 1761

Tipula maxima Poda, 1761

Tipula sinuata Fabricius, 1782

Tipula gigantea Schrank, 1818

Tipula pseudogigantea Strobl, 1900

Tipula (Acutipula) maxima Poda -Mannheims, 1952:101-3, clé, des., hyp.

Très commune et très largement distribuée, 203-1923 m (1 localité au-dessus de 1500 m)

Phénologie: Longue période de vol, de début mai à fin septembre; maximum printanier à fin mai. La courbe phénologique de *maxima* qui atteint son maximum très tôt après les premières émergences, est inverse à celle de *fulvipennis* qui atteint son maximum en fin de saison.

Ecologie: Très voisine de *fulvipennis*, *T. maxima* est légèrement plus thermophile et devient très rare à l'étage subalpin déjà. Les milieux les plus caractéristiques de *maxima* sont les petits ruisseaux forestiers recouverts de feuilles mortes et où la grosse larve est facile à trouver. Les marais boisés lui conviennent aussi très bien ainsi que les forêts riveraines. Comme *fulvipennis*, *maxima* est très mobile et se rencontre dans les milieux les plus divers, forêts sèches ou restaurants où elle sème occasionnellement l'épouvante.

Ethologie: Mêmes observations que pour *fulvipennis*.

Distribution: La distribution de *maxima* est tout à fait semblable à celle de *fulvipennis* sauf dans les Alpes où elle monte un peu moins haut. Sa répartition européenne est également très large, de l'Espagne à l'Ukraine et jusqu'au nord de la Scandinavie. Dans le sud de l'Europe, le groupe *maxima* est riche en espèces et plusieurs taxa nouveaux sont en voie de description (Theowald, comm. pers.).

25. *Tipula (Acutipula) vittata* Meigen, 1804

Tipula vittata Meigen, 1804

Tipula (Tipula) vittata Meigen -Mannheims, 1952:75, clé; 90-1, des., hyp.

Assez commune mais localisée, 409-830 m

Phénologie: Période de vol très courte et printanière, de mi-avril à fin mai avec maximum au début de mai.

Ecologie: *T. vittata* n'a été trouvée qu'au bord des eaux courantes et le plus souvent le long de rivières de quelques mètres de large au plus, bordées de haies ou de forêts. Des fossés de drainage dans les bois humides peuvent aussi convenir. *T. vittata*, plutôt thermophile, domine à l'étage collinéen et n'atteint pas le subalpin.

Ethologie: En raison de son habitat particulier, *T. vittata* a été capturée principalement à l'aide du filet fauchoir, mais les deux sexes sont aussi attirés par la lumière. *T. vittata* étant une grande espèce, son vol est puissant bien que moins nerveux que celui de *fulvipennis*.

Distribution: La répartition de *vittata* en Suisse est limitée au Jura et au Plateau occidental. L'absence complète dans le Plateau oriental peut provenir d'un manque de prospection, car nos propres récoltes, à fin mai, étaient déjà trop tardives. D'autre part, le matériel présent dans les musées romands a été récolté par des entomologistes particu-

lièrement orientés vers la faune aquatique (J. Aubert, C. Siegenthaler, F. Schmid); une telle orientation est au contraire plus rare en Suisse alémanique. T. vittata est largement distribuée en Europe occidentale, de l'Espagne à la Scandinavie, y compris la Grande-Bretagne. Dans l'est de l'Europe, elle est remplacée par T. tenuicornis, les deux espèces étant présentes en Autriche. T. vittata est de plus connue du nord et de l'ouest des Balkans (Theowald & Oosterbroek, 1983). Il est intéressant de remarquer que bien que vittata ne soit pas, en Suisse, à la limite orientale de son aire de distribution, on n'y observe pas moins une tendance atlantique qui reflète bien sa distribution générale en Europe.

26. Tipula (Tipula) italica Lackschewitz, 1930

Tipula italica Lackschewitz, 1930

Tipula (Tipula) italica Lackschewitz -Mannheims, 1952:75, clé; 84, des.

Tipula (Tipula) italica Lackschewitz -Savtshenko, 1961:450, hyp.

Commune mais localisée (Tessin, Valais), 200-600 m

Phénologie: Espèce univoltine automnale volant de mi-août à fin octobre; maximum à fin septembre.

Ecologie: T. italica, très thermophile, est présente uniquement dans les régions les plus chaudes de Suisse. Elle est par contre indépendante des précipitations comme le prouve sa présence d'une part dans les régions les plus sèches et d'autre part dans les plus humides. Au Tessin, italica est abondante dans les grands marais de plaine, mais elle semble aussi subsister dans des milieux plus restreints (fossés de drainage). L'unique capture au Valais, à Vuisse dans une vigne, par un piège lumineux, ne permet pas de déterminer une origine certaine qui est cependant probablement les bords sauvages d'une rivière voisine.

Ethologie: Vol puissant des deux sexes, capturés le plus souvent par les pièges lumineux, seul moyen de capture régulièrement utilisé au Tessin en fin de saison.

Distribution: La présence de italica au Tessin s'accorde avec sa distribution générale couvrant la région méditerranéenne centrale et orientale: sud de la France à l'est du Rhône, Corse, Sardaigne, Italie, Balkans, Roumanie et Asie Mineure. Sa présence en Valais suggère une colonisation transalpine par franchissement de cols d'au moins 2000 m d'altitude.

27. Tipula (Tipula) oleracea L., 1758

Tipula oleracea L., 1758

Tipula submendosa Tjeder, 1941

Tipula (Tipula) oleracea Meigen, 1818 -Mannheims, 1952:75-9, clé, des., hyp.

Très commune et très largement répandue, 200-1380 m

Phénologie: T. oleracea est une espèce clairement bivoltine dont les deux générations sont presque d'égale importance. Sa présence est continue de mi-avril à fin-octobre, les pics d'abondance étant à mi-mai et début septembre. Le bivoltinisme d'oleracea est bien connu (Mannheims, 1952; den Hollander, 1975).

Ecologie: *T. oleracea* est de loin la plus abondante à l'étage collinéen, et extrêmement rare au subalpin. C'est une espèce de milieux ouverts: prairies marécageuses ou non, bords de ruisseaux ou terrains cultivés. Sa grande abondance rend difficile l'analyse de son habitat exact par la seule observation des adultes. Brindle (1960) et den Hollander (1975) qui ont étudié les larves, énumèrent divers habitats (pâtures, sols marécageux, mousses aquatiques) et le second indique que *oleracea* est plus abondante en Hollande au bord des canaux où la strate herbacée est élevée, tandis que *paludosa* s'accommode mieux des pâtures où la végétation est plus rase. En Suisse également, *oleracea* nous a semblé plus aquatique que *paludosa*. Dans les régions à climat continental, où les terrains sont plus secs et l'hiver froid, *oleracea* est beaucoup plus rare et ne se rencontre alors que dans le fond des vallées et seulement au bord de cours d'eau ou d'étangs.

Ethologie: Les femelles de *oleracea*, très actives, dont les ailes sont de longueur normale, dominent dans nos captures nocturnes ($R\delta/q=0,69$). De jour les $\delta\delta$ dominant ($R\delta/q=1,39$).

Distribution: *T. oleracea* presque ubiquiste, n'est rare en Suisse que dans les vallées internes. Elle semble manquer tout à fait en Engadine. En Europe, sa distribution est également très large, allant de l'ouest de l'Afrique du nord à l'Ukraine. Elle manque cependant dans le nord de la Scandinavie.

28. *Tipula (Tipula) orientalis* Lackschewitz, 1930

Tipula orientalis Lackschewitz, 1930

Tipula (Tipula) orientalis Lackschewitz -Mannheims, 1952: 75, clé; 82, des., hyp.

Rare et localisée, Tessin, 271-410 m

Phénologie: Nos rares captures (9 individus, 6 occurrences) n'ont permis de capturer *orientalis* qu'au mois de mai. Cette espèce est pourtant bivoltine (den Hollander, 1975), la deuxième génération volant en août et septembre. L'absence de capture en automne est difficile à expliquer, d'autant plus que nos exemplaires proviennent pour la plupart de deux pièges fixes qui ont fonctionné du printemps à l'automne sans interruption.

Ecologie: Comme *T. italica*, *T. orientalis* est très thermophile. Elle a été capturée principalement au bord d'un grand marais de plaine, ainsi que dans des pâtures temporairement inondées de la vallée du Toce (Domodossola).

Ethologie: Les deux sexes, qui volent bien, ont été principalement capturés à l'aide de pièges lumineux.

Distribution: Très voisine de *T. italica* par sa distribution, *orientalis* manque en Corse et en Sardaigne mais, par contre, est connue d'Egypte (Theowald & Oosterbroek, 1980). En Suisse, elle manque dans le Valais central.

29. *Tipula (Tipula) paludosa* Meigen, 1830

Tipula fimbriata Meigen, 1818

Tipula paludosa Meigen, 1830 (nomen conservandum)

Tipula (Tipula) paludosa Meigen -Mannheims, 1952: 75, clé; 79-80, des., hyp.

Très commune et très largement répandue, 270-2350 m

Phénologie: Espèce univoltine, présente de début juillet à fin octobre, mais principalement en août et septembre.

Ecologie: Comparée à T. oleracea, T. paludosa montre une tendance moins thermophile. Bien qu'elle domine aussi à l'étage collinéen, son abondance à l'étage montagnard est plus grande et, contrairement à oleracea, paludosa atteint l'étage alpin. Elle est plus fréquente aussi dans des régions plus arrosées. L'écologie de T. paludosa varie selon les régions faunistiques. Dans le Jura et le Plateau, où elle est extrêmement abondante, paludosa occupe les pâturages, comme c'est aussi le cas en Angleterre ou en Hollande (Brindle, 1960; den Hollander, 1975). Elle peut localement provoquer des dégâts aux cultures. Au printemps 1977 en effet, des dégâts nous ont été signalés à Delémont (Jura) dans des champs plantés de blé d'hiver, qui avaient été totalement détruits. Les densités larvaires dans ces zones, estimées par échantillonnage de surfaces de 1/16 de m² et extraction par flottation, étaient de l'ordre de 50 à 100 larves par m². Sur le Plateau, près de Moudon, des dégâts sur des jeunes plants de tabac ont aussi été constatés. La densité larvaire, très inférieure à celle de Delémont, n'a pu être déterminée avec précision. Cependant, le seuil de tolérance dans un champ de tabac où les plants sont espacés et la terre nue, est probablement très bas. T. paludosa semble être en Suisse la seule espèce capable d'infliger aux cultures des dégâts sérieux, mais qui passent souvent inaperçus. Sur le versant nord des Alpes, paludosa est beaucoup plus éparse dans les pâturages que dans le Jura, à altitude égale. Dans le Valais central, elle devient rare, totalement absente des pâturages de montagne, et ne subsiste que localement au fond de la vallée du Rhône aux endroits marécageux. Dans la vallée d'Aoste, une unique femelle a été capturée; de même au Tessin où paludosa occupe un milieu tourbeux du haut de la Léventine (1650 m). Dans les Grisons et en Engadine, les rares habitats sont soit des milieux humides de fonds de vallées soit des marais de montagne (San Bernardino; Piz Daint, 2350 m).

Ethologie: Les femelles de paludosa ont des ailes légèrement réduites. Il en résulte une diminution de l'aptitude au vol qui se manifeste dans nos captures par un sexe-ratio élevé (2,27), qui indique la dominance des mâles. Toutefois, lorsque les femelles se sont allégées d'une partie de leur ponte, elles volent alors très bien.

Distribution: L'abondance de paludosa décroît en Suisse selon un axe NW-SE: abondance extrême dans le Jura; moyenne sur le Plateau; faible dans le nord des Alpes; très faible dans les vallées internes des Alpes et au Tessin. T. paludosa n'occupe pas le sud où elle est remplacée par T. italica et T. orientalis. T. paludosa est particulièrement commune dans le nord-ouest de l'Europe, mais occupe aussi l'Espagne, le nord des Balkans, la Roumanie, l'Ukraine et le nord de la Scandinavie.

30. *Tipula (Tipula) subcunctans* Alexander, 1921

Tipula fusca Staeger, 1840 (praeocc.)

Tipula subcunctans Alexander, 1921

Tipula czizeki de Jong, 1930

Tipula (Tipula) fusca Staeger -Mannheims, 1952:75, clé; 80-2, des., hyp.

Rare et localisée, 554-1500 m

Phénologie: Espèce très tardive, volant de mi-septembre à fin octobre. Selon den Hollander (1975), subcunctans serait isolée de paludosa et oleracea par un décalage phénologique qui s'observe aussi en Suisse.

Écologie: Les rares captures de subcunctans proviennent de régions soumises à un climat continental: Valais et Haut-Adige (Reschenpass, Lago della Motta) où paludosa et oleracea sont très rares ou absentes. Les habitats observés de subcunctans sont des milieux temporairement inondés (pâturages à chevaux en bordure de canal à Turtig; rivage bordé de Salix près du petit barrage d'un lac semi-artificiel au Reschenpass). Les conditions thermiques sont très variables, rudes à très chaudes.

Ethologie: Bien que les femelles de subcunctans possèdent une musculature alaire bien développée, elles sont très peu actives et n'ont été capturées qu'au filet fauchoir. Nous ne les avons pas observées en vol.

Distribution: La distribution limitée de subcunctans dans les vallées internes des Alpes s'explique difficilement par ses exigences écologiques qui devraient lui permettre de coloniser d'autres localités du Jura, du Plateau et du Tessin. C'est plutôt l'absence ou la faible concurrence avec les autres espèces de Tipula qui conditionne sa distribution dont la répartition doit alors être considérée comme relique. La distribution générale de subcunctans qui va de la Grande-Bretagne, de l'Italie du nord et de la Corse à l'Asie centrale est nettement plus orientale que celle de paludosa ou oleracea qui atteignent en Ukraine leur limite orientale.

31. Tipula (Savtshenkia) alpium Bergroth, 1888

Tipula alpium Bergroth, 1888

Tipula inversa Lundström, 1913

Tipula riei Pierre, 1926

Tipula (Savtshenkia) alpium Bergroth -Theowald, 1973:343-5, clé; 378-9, des.; 385, hyp.

Très commune et assez largement distribuée (Alpes-Tessin), 200-2750 m

Phénologie: T. alpium vole de début mai à mi-novembre. La courbe phénologique marque, jusqu'à mi-juin, une abondance extrêmement faible avec un léger pic à fin mai; dès fin juin, la courbe monte alors régulièrement pour atteindre son maximum à fin septembre. Theowald (1973) indique pour alpium une double période de vol (IV-V, VII-X), que nos observations ne permettent ni de confirmer ni de contredire.

Écologie: Tant sur le plan de son écologie que sur celui de sa distribution, alpium pose des problèmes. Contrairement à ce que son nom suggère, elle domine nettement à l'étage collinéen au-dessus duquel elle est peu abondante, mais très régulière, jusqu'à l'étage alpin. Elle occupe tous les niveaux thermiques. Son affinité pour les régions à fortes précipitations provient de sa présence fréquente au Tessin ou aux altitudes élevées, mais ne suggère pas une réponse aux conditions de précipitations. Selon Theowald (1957) la larve vit dans la mousse ou la litière, notamment sous les chênes. Brindle (1960) la situe dans les mousses terrestres. Nous avons trouvé les adultes aussi bien dans les milieux ouverts, souvent humides, de l'étage alpin que dans tous les types de forêts ainsi qu'au bord des marais de plaine.

Ethologie: T. alpium présente, comme d'autres espèces de Savtshenkia, la particularité d'avoir dans nos captures un sexe-ratio très bas (0,57). Cela signifie que les femelles volent bien et sont prises en abondance

par les pièges lumineux d'où proviennent la plupart des captures en plaine comme en altitude. Une hypothèse sur l'origine d'un tel sexe-ratio est émise dans la discussion de T. rufina. D'autre part, il faut relever que les captures au filet lauchoir ont été effectuées presque toutes en montagne au-dessus de 1500 m; cela indique probablement que alpium est en plaine une espèce nocturne, échappant à la chasse à vue, tandis qu'en montagne où les conditions sont plus fraîches, elle vole aussi bien de jour que de nuit.

Distribution: T. alpium montre en Suisse une distribution de type alpin. Pourtant elle est extrêmement abondante jusqu'au sud du Tessin, hors de la zone montagneuse et elle est très fréquente au fond des vallées alpines. Devant ces exigences écologiques assez larges, on s'attendrait à rencontrer alpium dans toute la Suisse, or elle est totalement absente du Plateau et du Jura. Sa distribution européenne n'apporte pas d'explication. Ce n'est pas une espèce rigoureusement alpine comme le suggère sa distribution en Suisse. Au contraire, elle est connue selon Theowald (1973) de Grande-Bretagne, du Benelux, de l'ouest de l'Allemagne et du Harz, de Scandinavie, des Carpates ukrainiennes, de Corse et d'Albanie. Les facteurs réglant la distribution d'alpium sont encore inconnus.

32. *Tipula* (*Savtshenkia*) *benesignata* Mannheims, 1963

Tipula (*Oreomyza*) *benesignata* Mannheims, 1954, i.l.

Tipula (*Savtshenkia*) *benesignata* -Theowald, 1973:343-5, clé; 396, des.; 404, hyp.

Tipula (*Savtshenkia*) *benesignata* n.sp. -Mannheims & Pechlaner, 1963:28-9, des., hyp., ovi.

Très commune et très largement distribuée, 200-1790 m

Phénologie: Espèce automnale volant de mi-août à mi-novembre; maximum à fin septembre.

Ecologie: T. benesignata est particulièrement abondante aux étages collinéen et montagnard, rare au subalpin et ne le dépassant pas. Forestière, on la trouve dans les bois moussus ou marécageux, ainsi qu'au bord des ruisseaux bordés de haies. Elle est par contre absente des hauts-marais boisés.

Ethologie: Comme chez T. alpium, le sexe-ratio (0,64) indique une dominance des femelles dans nos captures. Chez les deux sexes et comme chez les autres espèces forestières de *Savtshenkia*, le vol est léger et rectiligne se transformant, après l'alerte d'un coup de filet manqué, en une spirale rapide. Dans les milieux boisés et à la lumière faible de l'automne, benesignata devient très difficile à capturer. Les taches alaires ainsi que celles du reste du corps, constituent un élément disruptif contribuant à la dissimuler davantage.

Distribution: Distribuée en abondance égale dans toutes les régions de Suisse, T. benesignata est une espèce des montagnes d'Europe centrale, présente aussi en Scandinavie et au Caucase. Elle manque en Espagne, en Grande-Bretagne, dans le centre et le sud de l'Italie, ainsi qu'en Corse et en Sardaigne.

33. *Tipula* (*Savtshenkia*) *breviantennata* Lackschewitz, 1933

Tipula *breviantennata* Lackschewitz, 1933

Tipula (*Savtshenkia*) *atlas* Pierre, 1924 -Theowald, 1973:343-5, clé;

362-3, des.; 371, hyp.

Tipula (Savtshenkia) *breviantennata* Lackschewitz -Theowald, 1980:516, sys.

Très rare et très localisée, 410-600 m

Phénologie: Deux captures, le 16 mai et le 11 octobre. Probablement bivoltine; des captures en juin et en juillet sont signalées par Theowald (1973), d'autres en juin et décembre par Theowald et al. (1982).

Ecologie: Inconnue. Le piège de Vezia était situé dans un jardin à proximité d'un marais bordé par un bois humide. Les deux localités sont situées à l'étage collinéen, dans des régions particulièrement chaudes du Tessin.

Ethologie: Les deux sexes volent activement et sont capturés par les pièges lumineux.

Distribution: Présente en Suisse au Tessin uniquement, *breviantennata* est une espèce méditerranéenne occidentale connue d'Espagne, de Sardaigne et d'Italie.

34. *Tipula* (Savtshenkia) *cheethami* Edwards, 1924

Tipula cheethami Edwards, 1924

Tipula (Savtshenkia) *cheethami* Edwards -Theowald, 1973:343-5, clé; 363-4, des.; 372, hyp.

Assez rare et assez localisée, 530-1790 m

Phénologie: Espèce printanière et estivale volant de début mai à mi-août; maximum au début de juin.

Ecologie: *T. cheethami* occupe les étages collinéen à montagnard où les conditions thermiques sont d'assez douces à rudes; elle évite donc les conditions extrêmes, soit trop froides soit trop chaudes. Les habitats de *cheethami* sont principalement les bords de ruisseaux ou de rivières dans des régions de collines ou de montagnes. Ces observations confirment celles de Brindle (1960) qui considère que *cheethami* est la seule espèce de *Tipula* rigoureusement liée aux mousses aquatiques.

Ethologie: Le sexe-ratio de 0,2 indique une très forte dominance des femelles dans nos captures. Celles-ci sont donc très actives et volent bien, la plupart ayant été capturées par le piège lumineux. Toutefois, cet élément éthologique n'explique probablement pas seul le déséquilibre du sexe-ratio.

Distribution: En Suisse, *T. cheethami* est répandue dans le Jura et les Alpes aussi bien sur terrain calcaire que cristallin. C'est une espèce des montagnes d'Europe centrale et méridionale présente aussi dans le nord de l'Angleterre et en Ecosse.

35. *Tipula* (Savtshenkia) *confusa* Van der Wulp, 1884

Tipula marmorata Meigen, 1818 (praeocc.)

Tipula confusa Van der Wulp, 1884

Tipula (Savtshenkia) *marmorata* Meigen -Theowald, 1973:343-5, clé; 380, 389, des., 387, hyp.

Tipula (Savtshenkia) *confusa* Van der Wulp - Theowald, 1980:516, sys.

Rare et localisée, 411-560 m

Phénologie: Période de vol automnale, septembre et octobre.

Ecologie: T. confusa est en Suisse une espèce de plaine, présente dans les forêts feuillues ou mixtes, moyennement ou fortement arrosées de l'étage collinéen. Theowald (1957) signale les larves et les pupes sous de la mousse couvrant les troncs des arbres ou le sol de la forêt; parfois aussi sous la mousse couvrant des pierres.

Ethologie: Comme chez les autres espèces de Savtshenkia, signalées précédemment, le sexe-ratio dans nos captures, principalement obtenues au moyen de pièges lumineux, indique une dominance des femelles ($R\delta/q = 0,6$).

Distribution: La répartition de confusa en Suisse, dans le nord du Plateau et les Randen uniquement est d'un type très rare. Elle s'accorde cependant avec la distribution européenne atlantique de confusa connue d'Islande, des Féroé, de Grande-Bretagne, du Benelux, d'Espagne, de la France, du Harz, ainsi que du sud de la Scandinavie. Les populations suisses sont donc en limite orientale de la distribution et proviennent sans doute du sud de l'Allemagne.

36. Tipula (Savtshenkia) gimmerthali Lackschewitz, 1925

Tipula gimmerthali Lackschewitz, 1925

Tipula (Savtshenkia) gimmerthali Lackschewitz - Theowald, 1973:343-5, clé; 359-60, des.; 368, hyp.

Tipula (Savtshenkia) gimmerthali Lackschewitz -Dufour & Brunhes, 1984:qq ailées

Assez commune mais localisée, 875-2400 m

Phénologie: Espèce automnale présente de début septembre à fin octobre; maximum vers mi-septembre.

Ecologie: T. gimmerthali manque totalement à l'étage collinéen; elle est la plus fréquente aux étages montagnard et subalpin et devient plus rare dans l'alpin. C'est une espèce des régions fraîches à très froides et soumises à de fortes précipitations. Dans le Jura, T. gimmerthali occupe uniquement la marge de certaines tourbières. Sur le versant nord des Alpes et des Préalpes, elle fréquente les tourbières ainsi que les marais de pente de l'étage subalpin. Dans les Grisons et en Valais, elle est liée aux divers milieux humides, marais et bords de ruisseaux marécageux des étages montagnards à alpins.

Ethologie: Une grande variabilité des longueurs alaires chez les femelles de gimmerthali vient d'être mise en évidence par Dufour et Brunhes (1984). Les femelles brachyptères ou hémiptères, les plus largement distribuées (Jura, nord des Alpes, Grisons, régions élevées ou occidentales du Valais), possèdent une musculature alaire très réduite et sont incapables de voler. Par contre, au Tessin et dans le Valais central, aux altitudes moyennes, volent des femelles holoptères dont la musculature thoracique est parfaitement développée. Les mâles pratiquent toujours un vol léger, bas, assez lent, et sont faciles à capturer. En raison de son habitat très restreint, gimmerthali n'a jamais été capturée au piège lumineux.

Distribution: T. gimmerthali est très largement répandue en Europe où elle montre une distribution de type boreo-alpin (Ecosse, Scandinavie, toundra russe jusqu'à l'Oural; Alpes occidentales et orientales, Sudètes, Caucase, Massif central français). Des populations à femelles holoptères n'ont été trouvées qu'en Suisse. Deux sous-espèces ont récemment

été décrites: T.g. pteromaculata Theowald et al., 1982 de Corse et T. g. mattheyi Theowald & Dufour, 1983 des Pyrénées.

37. Tipula (Savtshenkia) goriziensis Strobl, 1893

Tipula goriziensis Strobl, 1893

Tipula (Savtshenkia) goriziensis Strobl -Theowald, 1973:343-5, clé; 351, des.; 341, hyp., ovi.

Assez commune mais localisée (Alpes), 1608-2600 m

Phénologie: Période de vol estivale: mi-juin à fin août, avec maximum à fin juillet.

Ecologie: T. goriziensis vit principalement à l'étage alpin mais peut occasionnellement se rencontrer dans le subalpin ou le montagnard, sous des conditions rudes à extrêmement froides. Elle ne s'écarte guère des bords marécageux des lacs ou des cours d'eau. Sa larve est certainement hygrophile.

Ethologie: Les mâles et les femelles de goriziensis ont été observés en vol et capturés principalement au moyen de filets fauchoirs. Seuls quelques mâles ont été attirés par les pièges lumineux, ce qui s'explique par le faible nombre de pièges utilisés à l'étage alpin, mais aussi par une activité principalement diurne en haute altitude où les nuits sont très froides.

Distribution: T. goriziensis n'est présente en Suisse que dans les Alpes. En Europe, sa distribution est restreinte et limitée aux Alpes et aux Carpates. Mannheims aurait vu des exemplaires d'Albanie (Theowald, 1973).

38. Tipula (Savtshenkia) grisescens Zetterstedt, 1851

Tipula grisescens Zetterstedt, 1851

Tipula macrocera Zetterstedt, 1851

Tipula longicornis Zetterstedt, 1883

Tipula (Savtshenkia) grisescens Zetterstedt -Theowald, 1973:343-5, clé; 349-51, des.; 340, hyp., ovi.

Assez rare et localisée, 465-2340 m (une seule localité au-dessous de 1000 m)

Phénologie: Période de vol plus précoce que goriziensis, de mi-avril à fin juin, avec maximum au début de juin. Un net décalage phénologique existe entre stations de basse et de haute altitude.

Ecologie: T. grisescens, très voisine morphologiquement de goriziensis s'en distingue très nettement par ses exigences écologiques. Elle domine à l'étage montagnard et devient assez rare à l'étage alpin. Elle est plus thermophile et domine sous climat assez rude. T. grisescens a été capturée une seule fois dans le Jura (St-Imier, Pontins), dans une tourbière au bord d'un étang riche en Sphagnum. Une capture ancienne, de 1883 à Oerlikon, indique une station relique sur le Plateau. Dans les Préalpes et les Alpes, sa présence est régulière dans les marais de pente, les bords de ruisseaux riches en mousses et les zones de sources. Selon Brindle (1960), la larve se développe uniquement dans les mousses semi-aquatiques.

Ethologie: Toutes les captures ont été effectuées avec le filet fauchoir;

les deux sexes sont capables de voler.

Distribution: Très rare dans le Jura, peut-être disparue sur le Plateau, assez commune dans les Alpes. Sa rareté dans les Grisons proviendrait du manque de prospection en début de saison. En Europe, T. griseus est largement distribuée; très répandue dans le nord et limitée aux zones montagneuses dans les régions plus méridionales (Pyrénées, Alpes, Carpates, Apennins).

39. *Tipula* (Savtshenkia) *interserta* Riedel, 1913

Tipula interserta Riedel, 1913

Tipula (Savtshenkia) *interserta* Riedel -Theowald, 1973:343-5, clé; 348-9, des.; 339, hyp., ovi.

Très rare et très localisée, 840-1407 m

Phénologie: Période de vol courte et automnale, de mi-septembre à mi-octobre.

Ecologie: *T. interserta* n'a été capturée que dans la marge non boisée et couverte de graminées de 3 tourbières de l'étage montagnard, soumises à de très fortes précipitations et un climat frais à rude.

Ethologie: Chez les deux sexes, vol lent et direct, rasant la végétation. Captures au filet fauchoir uniquement.

Distribution: *T. interserta* ne semble se trouver, en Suisse, que dans la bordure nord des Alpes. Sa distribution générale, qui ne va ni loin au nord ni haut en montagne a été qualifiée par Theowald (1973) de sub-boréoalpine. Elle est plutôt orientale et couvre le sud de la Scandinavie, la Russie jusqu'à Arkhangelsk, la bordure nord des Alpes ainsi que le Caucase. Son absence dans les Vosges, les Ardennes et en Grande-Bretagne, peut être mise en relation avec son absence en Suisse dans le Jura.

40. *Tipula* (Savtshenkia) *invenusta subinvenusta* Slipka, 1950

Tipula (Oreomyza) *subinvenusta* Slipka, 1950

Tipula (Savtshenkia) *invenusta subinvenusta* Slipka -Theowald, 1973:343-5, clé; 353, des.; 352, hyp.

Très commune et assez largement répandue, 200-2472 m

Phénologie: Présente de début août à fin novembre, maximum au début d'octobre.

Ecologie: Il n'est pas possible d'attribuer *subinvenusta* à un étage de végétation particulier. Par contre, son abondance, minimale à l'étage subalpin, croît vers l'alpin ainsi que vers le collinéen et reflète une abondance réelle équivalente aux diverses altitudes. La répartition des pièges lumineux explique ce résultat. *T. i. subinvenusta* apparaît donc comme assez indépendante des étages de végétation, ce qui peut provenir de son affinité pour les milieux moussus sur blocs de pierre ou troncs d'arbres, présents en montagne quelle que soit l'altitude. Cette espèce est parfaitement indépendante des conditions de précipitations.

Ethologie: Le sexe-ratio de *subinvenusta* est presque équilibré; mâles et femelles volent parfaitement bien.

Distribution: Très répandue dans les Alpes, *subinvenusta* est rare dans

le Jura et n'a été trouvée sur le Plateau que très près de la chaîne jurassienne d'où pouvait provenir l'unique femelle capturée. En Europe, subinvenusta n'est connue que des Pyrénées, des Alpes et des Carpates, étant remplacée en Europe septentrionale ainsi qu'en Mongolie par la forme type.

41. *Tipula* (*Savtshenkia*) *limbata* Zetterstedt, 1838

Tipula limbata Zetterstedt, 1838

Tipula vafra Riedel, 1913

Tipula (*Savtshenkia*) *limbata* Zetterstedt -Theowald, 1973:343-5, clé; 355-6, des.; 365, hyp.

Commune et assez largement distribuée, 384-2119 m

Phénologie: De début septembre à fin octobre; maximum à mi-septembre; la période de vol est plus courte que chez subinvenusta.

Ecologie: Contrairement à subinvenusta, limbata domine aux étages montagnard et subalpin. Elle est peu commune dans le collinéen et rare dans l'alpin. Une telle distribution provient de l'affinité particulière de limbata pour les forêts de conifères (Larix, Picea) dont le sol est recouvert par un épais tapis de mousse. L'absence de tels milieux dans le Jura explique peut-être celle de limbata. Comme subinvenusta, limbata montre une grande indépendance vis-à-vis des conditions de températures et de précipitations.

Ethologie: La majorité des captures ont été effectuées à l'aide des filets fauchoirs; mâles et femelles volent aisément assez près du sol.

Distribution: En Suisse, limbata n'a été trouvée hors de la zone alpine, que dans deux localités du Plateau (Birmensdorf et Schaffhouse), capturée par des pièges lumineux sans lesquels elle aurait certainement passé inaperçue. En Europe, elle montre une distribution boréo-alpine: Alpes, Carpates, Hautes-Fagnes; Grande-Bretagne; large répartition en Scandinavie et en Russie où elle dépasse l'Oural. Une population disjointe existe en Extrême-Orient soviétique.

42. *Tipula* (*Savtshenkia*) *nielseni* Mannheims & Theowald, 1959

Tipula (*Oreomyza*) *nielseni* Mannheims & Theowald, 1959

Tipula (*Savtshenkia*) *nielseni* Mannheims & Theowald -Theowald, 1973:343-5, clé; 393, des.; 400, hyp.

Très commune et assez largement répandue, 384-2180 m

Phénologie: Mi-août à fin novembre; maximum à fin septembre.

Ecologie: T. nielseni, plutôt thermophile, domine à l'étage collinéen mais reste encore assez commune jusqu'à l'étage alpin. Son habitat est mal connu, car la plupart des captures proviennent des pièges lumineux dont on ne connaît pas encore le rayon d'attraction et qui permettent mal de séparer la faune indigène de celle de passage. Il s'agit souvent de forêts moussues, escarpées, mais aussi de milieux plus anodins: cultures maraîchères à proximité d'un ruisseau bordé de haies, à la Croix de Rozon; pâturage en lisière d'une hêtraie dans un ravin à St-Gall.

Ethologie: L'activité de nielseni doit être essentiellement nocturne, car elle n'est que rarement collectée avec le filet fauchoir. Le sex-ratio, contrairement aux espèces voisines, est nettement en faveur

des mâles (3,82); les femelles volent parfaitement bien.

Distribution: En Suisse, principalement dans les Alpes et les régions boisées du Jura, mais localement aussi sur le Plateau et au Tessin. *T. nielsenii* est une espèce de l'arc alpin, connue de France, de Suisse et d'Autriche. Ses exigences écologiques assez larges s'accordent mal avec une distribution si restreinte et suggèrent peut-être une prospection insuffisante en Europe, notamment à l'aide de pièges lumineux.

43. *Tipula (Savtshenkia) obsoleta* Meigen, 1818

Tipula obsoleta Meigen, 1818

Tipula clandestina Meigen, 1818

Tipula (Savtshenkia) obsoleta Meigen -Theowald, 1973:343-5, clé; 373-5, des.; 381, hyp.

Très commune et largement répandue, 330-1790 m

Phénologie: Début septembre à mi-novembre, avec maximum à mi-octobre. Nos données indiquent un décalage phénologique entre les deux sexes, le pic d'abondance maximale des femelles étant retardé d'une semaine par rapport à celui des mâles.

Ecologie: *T. obsoleta* est une espèce de plaine, qui domine à l'étage collinéen et pénètre à peine dans le subalpin. Elle rencontre des conditions thermiques plutôt douces (climat assez rude à chaud principalement). Son habitat est formé surtout de milieux semi-ouverts: de prairies ou de pâturages humides, souvent creusés de drainages ou parcourus par des ruisseaux et situés en lisière de forêt ou bordés de haies.

Ethologie: Le sexe-ratio indique une dominance des femelles, qui sont très actives et volent bien.

Distribution: *T. obsoleta* vit principalement sur le Plateau. Elle manque dans les régions froides du Jura et devient rare dans la zone alpine ainsi qu'au Tessin. C'est une espèce de l'Europe centrale et occidentale qui atteint, vers le nord, le milieu de la Scandinavie et, vers l'est, l'Ukraine et le Caucase.

44. *Tipula (Savtshenkia) pagana* Meigen, 1818

Tipula pagana Meigen, 1818

Tipula dispar Haliday, 1833

Tipula luridiventris Zetterstedt, 1838

Tipula (Savtshenkia) pagana Meigen, 1818 -Theowald, 1973:343-5, clé; 356-7, des.; 366, hyp., ovi.

Commune mais localisée (Jura-Plateau), 270-1340 m

Phénologie: De mi-septembre à fin octobre, maximum vers la mi-octobre.

Ecologie: *T. pagana* vit à l'étage collinéen ou montagnard (rarement subalpin) dans des régions soumises à des précipitations moyennes ou fortes et des conditions thermiques moyennes. C'est une espèce des milieux ouverts. Son habitat varie selon les régions faunistiques. Sur le versant occidental du Jura, *pagana* se développe dans des prairies ou des pâturages d'humidité moyenne où elle peut être très abondante (442 individus à Delémont). Dans le Jura neuchâtelois, elle est déjà plus localisée, dans des prés légèrement marécageux ou dans la marge des tourbières. Sur le Plateau, elle devient très rare et recherche les

milieux humides, marais ou rivages de lacs.

Ethologie: Les femelles brachyptères de pagana, incapables de voler, sont très difficiles à trouver, d'où le sexe-ratio très élevé. Une femelle a pourtant été récoltée par la tente Malaise lumineuse de Delémont. Or, la pénétration dans ce piège suppose un vol vertical, l'entonnoir inversé du collecteur formant en effet un obstacle infranchissable pour des insectes inaptes au vol et non munis de pelotes adhésives. La seule explication semble être le transport de cette femelle par un mâle, en cours d'accouplement. Un tel comportement pourrait, s'il est confirmé, permettre d'envisager, dans une perspective nouvelle, la dispersion des Tipulidae à femelles inaptes au vol.

Distribution: La répartition de pagana en Suisse, dans le Jura et les régions centrales du Plateau s'accorde avec sa répartition générale qui couvre le nord-ouest de l'Europe: Grande-Bretagne, Féroë, Scandinavie, nord et ouest de l'Allemagne, Benelux et France. Les localités suisses marquent donc la limite orientale de sa répartition qui doit être considérée dans un sens écologique.

45. *Tipula* (*Savtshenkia*) *pechlaneri* Mannheims & Theowald, 1959

Tipula (*Oreomyza*) *pechlaneri* Mannheims & Theowald, 1959

Tipula (*Savtshenkia*) *pechlaneri* Mannheims & Theowald -Theowald, 1973:343-5, clé; 360, des.; 369, hyp.

Très rare et très localisée (1 localité), 1500 m

Phénologie: Une seule donnée le 6 octobre 1980; selon Theowald (1973), on connaît des captures en juillet, puis de septembre à octobre.

Ecologie: Le seul habitat observé est un milieu ouvert de Basse-Engadine: une prairie de fauche en pente, traversée par des ruisseaux bordés çà et là de quelques buissons de saules. Du même endroit proviennent aussi benesignata, obsoleta et subsignata.

Ethologie: Inconnue.

Distribution: *T. pechlaneri* est une espèce rare, connue uniquement des Alpes orientales (Mannheims & Pechlaner, 1963) et des montagnes d'Iran. Sa localisation en Basse-Engadine semble bien constituer la limite occidentale de sa distribution.

46. *Tipula* (*Savtshenkia*) *rufina* Meigen, 1818

Tipula *guttipennis* Hoffmannsegg, 1818

Tipula *rufina* Meigen, 1818

Tipula *parvicauda* Hansen, 1881

Tipula (*Savtshenkia*) *rufina* Meigen -Theowald, 1973:343-5, clé; 361-2, des.; 370, hyp.

Très commune et largement distribuée, 200-1500 m, mais seulement deux localités au-dessus de 700 m

Phénologie: Espèce bivoltine, ayant une période de vol très longue, de début mars à fin octobre. Les deux générations sont presque d'égale importance et ont leurs maxima à fin mai et mi-septembre.

Ecologie: C'est l'espèce de *Savtshenkia* la plus thermophile, très rare déjà à l'étage montagnard. Son habitat nous est mal connu car l'essentiel des captures provient des pièges lumineux. Selon Brindley (1960), il s'agit

de mousses terrestres, semi-aquatiques ou aquatiques. Selon Theowald (1957), rufina est particulièrement hygrophile.

Ethologie: T. rufina est absolument remarquable par le sexe-ratio (0,11) de nos captures aux pièges lumineux où les femelles sont près de 10 fois plus abondantes que les mâles. Les 19 captures au moyen du filet fauchoir, peu significatives, indiquent au contraire un sexe-ratio de 0,7, presque équilibré. C'est donc probablement une intense activité nocturne des femelles ou une réponse différente à la lumière chez les deux sexes qu'il faut envisager. La première hypothèse est renforcée par l'observation de Coulson (1959) qui note que parmi 14 espèces étudiées à la réserve de Moor House (Angleterre), les ♀♀ de T. alpium et de T. rufina ont la particularité d'émerger avec des oeufs non mûrs, ce qui implique pour elles une durée de vie plus longue. Cette augmentation de la longévité des femelles accroît de même leur activité totale et la probabilité de leur capture. Ce phénomène n'est pas constant chez Savtshenkia; des oeufs pleinement développés sont présents chez subnodicornis, gimmerthali, pagana, confusa, griseocens.

Distribution: Uniquement dans les régions chaudes du Tessin, du Plateau, du Jura et des Vallées du Nord des Alpes. T. rufina est très rare dans le Valais central (2 localités) et reste inconnue des Grisons et d'Engadine. Sa distribution générale est particulièrement large, couvrant l'Europe occidentale et méridionale, l'Afrique du Nord et l'Asie Mineure.

47. Tipula (Savtshenkia) serrulifera Alexander, 1942

Tipula plicata Pierre, 1921 (praeocc.)

Tipula serrulata Lackschewitz, 1936 (praeocc.)

Tipula serrulifera Alexander, 1942

Tipula (Savtshenkia) serrulifera Alexander -Theowald, 1973:343-5, clé; 375, des.; 382, hyp.

Commune et largement distribuée, 200-2119 m

Phénologie: De début juillet à fin octobre; maximum à mi-septembre.

Ecologie: Tout comme T. alpium, T. nielseni, T. subsignata, ou T. subinvenusta, T. serrulifera montre une grande indépendance envers les étages de végétation ou les niveaux thermiques, l'abondance particulière en plaine étant principalement due à l'effort de capture accru. Il est très probable que, comme pour les espèces citées ci-dessus, la présence de mousses terrestres soit déterminante, ainsi que celle des milieux accidentés qui les favorisent. Sur le Plateau, où de tels milieux sont plus rares, ces Savtshenkia le sont aussi, voire absentes.

Ethologie: Un sexe-ratio presque équilibré suggère une activité nocturne équivalente chez les deux sexes qui ont été capturés principalement par les pièges lumineux.

Distribution: T. serrulifera occupe toute la Suisse, mais reste rare dans les zones de plaine. Son absence dans les Grisons n'est pas significative. Localisée en Europe moyenne dans les zones de montagne, elle est connue de la Grande-Bretagne et des Pyrénées, jusqu'au Caucase, mais manque en Scandinavie.

48. Tipula (Savtshenkia) signata Staeger, 1840

Tipula signata Staeger, 1840

Tipula ceres Zetterstedt, 1851

Tipula anonyma Bergroth, 1913

Tipula (*Savtshenkia*) *signata* Staeger -Theowald, 1973:343-5, clé; 394-5, des.; 402, hyp.; 332, ovi.

Très commune et largement distribuée, 350-1600 m

Phénologie: Période de vol assez courte, en septembre et octobre; maximum au début d'octobre.

Ecologie: Comme *T. benesignata*, *T. signata* vit en plaine et n'atteint que difficilement l'étage subalpin. Elle est cependant plus thermophile, comme le prouve la grande majorité des captures qui proviennent des régions très fraîches à très chaudes. Son habitat le plus caractéristique est formé par les forêts caduques humides (forêts riveraines ou zones de sources) où les feuilles et les bois morts s'accumulent dans l'eau. Parfois des milieux plus ouverts ou des haies humides peuvent aussi convenir. *T. signata* est donc nettement hygrophile et son écologie s'oppose à celle des espèces morphologiquement voisines, énumérées dans la discussion de *T. serrulifera*.

Ethologie: Le sexe-ratio bas (0,67) suggère une importante activité des femelles dont l'état de maturité des oeufs à l'émergence devrait être étudié (voir discussion de *rufina*).

Distribution: Dominant largement sur le Plateau et dans le Jura, domaines des forêts de feuillus, *T. signata* est relativement rare dans les Alpes caractérisées par les forêts de conifères. Encore inconnue d'Italie du nord, *T. signata* est cependant présente au Tessin. Sa répartition européenne, ayant son centre de gravité dans le nord-ouest de l'Europe, va de la Grande-Bretagne à la Scandinavie et des Pyrénées à l'Autriche.

49. *Tipula* (*Savtshenkia*) *subnodicornis* Zetterstedt, 1838

Tipula subnodicornis Zetterstedt, 1838

Tipula (*Savtshenkia*) *subnodicornis* Zetterstedt -Theowald, 1973:343-7, clé, des.; 337, hyp., ovi.

Commune et largement répandue, 465-2600 m

Phénologie: Longue période de vol, de début mai à début septembre; maximum à fin juillet. Fort décalage phénologique entre les stations jurassiennes ou du nord des Alpes et les stations de l'étage alpin.

Ecologie: *T. subnodicornis* est la plus abondante à l'étage subalpin, la plus rare à l'étage collinéen. Elle recherche les régions fraîches ou froides, et soumises à de fortes précipitations. Dans le Jura, ainsi que dans les stations de basse altitude du versant nord des Alpes, elle habite uniquement dans les tourbières. Dans les régions élevées des Alpes, elle est particulièrement fréquente dans les marais de pente et au bords des lacs marécageux.

Ethologie: Le sexe-ratio nettement en faveur des mâles (5,9), provient de l'inaptitude au vol des femelles qui vient d'être démontrée (Dufour et Brunhes, 1984). Celles-ci sont en effet totalement dépourvues de musculature du vol, bien que leurs ailes ne soient que partiellement réduites. Incapables de voler, elles passent donc facilement inaperçues.

Distribution: *T. subnodicornis* montre en Suisse une répartition essentiellement alpine, complétée par quelques localités jurassiennes. Elle est totalement absente des régions de plaine. Sa distribution générale est caractérisée par deux domaines principaux: l'un en Asie centrale; l'autre

en Europe occidentale et de type boréoalpin (Grande-Bretagne, Féroé, Scandinavie; montagnes de l'Europe moyenne: Pyrénées, Alpes, Ardennes, Carpates).

50. *Tipula* (*Savtshenkia*) *subsignata* Lackschewitz, 1933

Tipula subsignata Lackschewitz, 1933

Tipula (*Savtshenkia*) *subsignata* Lackschewitz -Theowald, 1973:343-5, clé; 392-3, des.; 398, hyp.

Très commune et très répandue, 200-2472 m

Phénologie: De mi-août à mi-novembre; maximum au début d'octobre.
Ecologie: *T. subsignata* occupe tous les étages de végétation ainsi que tous les niveaux thermiques. Une telle ubiquité, déjà mentionnée chez *subinvenusta*, *alpium*, *nielsenii* et *serrulifera*, résulte probablement de son association aux mousses terrestres, indépendantes elles aussi des étages. Elle ne manque que dans les plaines uniformes, dépourvues d'affleurements rocheux.

Ethologie: Les mâles et les femelles sont capturés en nombres égaux et principalement par les pièges lumineux.

Distribution: La distribution de *subsignata* couvre toute la Suisse. Son abondance est relativement faible dans les régions basses du Plateau ou du Tessin. Sa distribution générale couvre les montagnes du centre de l'Europe (Harz, Alpes, Carpates) ainsi que le Caucase.

51. *Tipula* (*Savtshenkia*) *subvafra* Lackschewitz, 1936

Tipula subvafra Lackschewitz, 1936

Tipula (*Savtshenkia*) *subvafra* Lackschewitz -Theowald, 1973:343-5, clé; 353-4, des., hyp.

Assez rare et très localisée, 840-1500 m

Phénologie: Période de vol très courte, en octobre seulement.

Ecologie: Dans le Jura, *T. subvafra* peut être localement assez commune dans des tourbières boisées dont le sol est couvert de *Sphagnum*. Elle s'y rencontre pourtant aussi hors des tourbières, dans des forêts de conifères humides et moussues (Vue-des-Alpes). Sur le Plateau, l'amplitude écologique est encore beaucoup plus restreinte; le seul habitat connu est une des rares tourbières boisées à *Sphagnum*, située à une altitude assez peu élevée (840 m). Les localités de *subvafra*, soumises à des précipitations abondantes, sont le plus souvent dans l'étage montagnard, parfois dans le subalpin.

Ethologie: Le sexe-ratio de *subvafra*, très élevé ($R\sigma/\varphi = 22$), révèle une probabilité de captures très inégale entre les deux sexes, uniquement pris au filet fauchoir. Les femelles sont très discrètes et volent certainement très peu ou pas du tout, bien que leur musculature du vol semble parfaitement fonctionnelle.

Distribution: *T. subvafra* se trouve en Suisse en limite orientale de son aire de répartition qui englobe l'ouest des Pyrénées, le Massif Central français, le Benelux et l'ouest de l'Allemagne où son écologie est beaucoup moins rigoureuse qu'en Suisse. En Hollande, par exemple, on la trouve aussi bien dans les dunes, les landes plus ou moins humides que dans les forêts de *Quercus* et de *Betula* (Theowald, 1973). Sa distribu-

tion en Suisse est donc caractérisée par une limitation aux régions soumises à un climat atlantique (très humide) et par sa localisation dans des habitats particuliers: tourbières et bois moussus.

52. *Tipula* (*Savtshenkia*) *tulipa* Dufour, 1983

Tipula (*Savtshenkia*) *tulipa* Dufour, 1983:275-281, des., hyp.

Très rare et très localisée, 554-1580 m

Phénologie: Les deux seuls exemplaires connus de *tulipa* ont été capturés entre début juillet et début août, ce qui suggère une apparition estivale.

Ecologie: *T. tulipa* n'a été collectée qu'à deux reprises dans les deux régions de Suisse soumises à un climat continental, l'Engadine et le Valais. Les précipitations sont faibles dans les deux localités (80 cm à Vuisse; moins d'un mètre au Val S-Charl, à 1580 m d'altitude). La végétation environnante est principalement constituée de forêts de *Pinus sylvestris* croissant sur un sol rocailleux fortement exposé au soleil. A Vuisse, de grandes surfaces de vignoble ainsi que les bords d'une rivière couverts de *Hyppophaë rhamnoides* complètent cet habitat.

Ethologie: Seul le mâle de *tulipa* est connu. Il a été capturé une fois par le piège lumineux type changins, une autre au filet fauchoir, en début de matinée, au pied d'une falaise calcaire restée fraîche après la nuit.

Distribution: Vallées internes des Alpes.

53. *Tipula* (*Mediotipula*) *mikiana* Bergroth, 1888

Tipula mikiana Bergroth, 1888

Tipula (*Mediotipula*) *mikiana* Bergroth -Theowald, 1978:410, 421, clé; 423-4, des., hyp; 412, hyp.; 414, ovi.

Tipula stigmatella Schummel sensu auct. nec Schummel.

Assez commune mais localisée (Alpes), 270-2750 m

Phénologie: Période de vol principale en août, mais dates extrêmes de début juillet à fin octobre.

Ecologie: *T. mikiana* a été capturée principalement à l'étage subalpin qui constitue son centre de gravité. Les captures assez nombreuses à l'étage collinéen résultent de l'effort de chasse très fort au moyen de pièges lumineux. Cependant, cette présence au fond des Vallées alpines encaissées suggère soit des mouvements altitudinaux, soit la présence d'habitats favorables même en basse altitude, tels des ravins humides mal exposés, soumis à des vents nocturnes froids et dans lesquels il est fréquent d'observer des plantes ou des animaux des étages subalpin ou alpin. Les habitats où *T. mikiana* a pu être observée directement aux étages supérieurs sont principalement des marais de pente ou des bords de rivières. Excepté Il Fuorn, sur dolomie, toutes les localités de *mikiana* sont situées dans des domaines cristallins (Granite, Gneiss ou Schiste cristallin); aucune par contre ne se trouve sur calcaire. Le substrat géologique semble donc jouer pour cette espèce un rôle déterminant.

Ethologie: Comme chez les autres espèces de *Mediotipula*, le vol de *mikiana* est rapide et direct. Les deux sexes sont régulièrement pris par les pièges lumineux.

Distribution: La distribution de *mikiana* dans les Alpes suisses est largement déterminée par le substrat géologique cristallin. Son absence des domaines calcaires du versant droit du Rhône, dans le Valais central, ainsi que de l'ensemble du versant nord des Alpes en est particulièrement révélatrice. *T. mikiana* est connue des Alpes orientales au sud du Danube ainsi que de Linz, de Breslau et de Frankfurt/Oder. Mannheims et Pechlaner (1963) la signalent du Stubai (cristallin) mais non des Alpes calcaires du Tirol septentrional. Dans cette perspective, son absence des Carpates pourrait provenir de la nature essentiellement sédimentaire des roches de cette chaîne.

54. *Tipula (Mediotipula) sarajevensis* Strobl, 1900

Tipula sarajevensis Strobl, 1900

Tipula (Mediotipula) sarajevensis Strobl -Theowald, 1978:410, clé; 418-9, clé, des., hyp; 412, hyp; 414, ovi.

Commune et largement distribuée, 275-1500 m

Phénologie: De début août à fin octobre; maximum à mi-septembre.

Ecologie: *T. sarajevensis*, assez thermophile, ne dépasse que rarement l'étage collinéen. C'est une espèce liée aux forêts claires et aux haies bien exposées au soleil poussant sur des sols peu profonds et le plus souvent dans des terrains assez escarpés. Elle est rare dans les plaines uniformes où les sols sont lourds et les forêts plus sombres. *T. sarajevensis* recherche les régions à faibles précipitations.

Ethologie: Les deux sexes volent activement et sont capturés en nombres équivalents par les pièges principaux.

Distribution: Si *sarajevensis* semble présente dans presque toute la Suisse, excepté peut-être l'Engadine, elle n'est abondante qu'au pied du Jura, dans le Valais central et au Tessin. C'est une espèce de l'Europe occidentale et centrale, connue de l'Espagne et de la Grande-Bretagne à la Roumanie.

55. *Tipula (Mediotipula) siebkei* Zetterstedt, 1852

Tipula siebkei Zetterstedt, 1852

Tipula (Mediotipula) siebkei Zetterstedt -Theowald, 1978:410-12, clé, des., hyp; 414, ovi.

Assez rare et assez localisée, 300-900 m

Phénologie: De mi-mai à mi-août.

Ecologie: *T. siebkei* ne dépasse pas l'étage collinéen. Elle est plus thermophile que *sarajevensis* et le petit nombre de localités connues suggère un habitat de forêts de feuillus (*Quercus*, *Castanea*), sur sol assez profond.

Ethologie: Très petite, *T. siebkei* est fort discrète et son vol est moins puissant que celui des autres espèces de *Mediotipula*. Mâles et femelles ont été capturés par les pièges lumineux.

Distribution: *T. siebkei* a été capturée principalement au Valais et au Tessin, plus rarement sur le Plateau et le versant occidental du Jura. Elle est encore inconnue des Grisons et d'Engadine. Sa distribution européenne est par contre très large puisqu'elle va de la Grande-Bretagne à la Roumanie et du sud de la Scandinavie à la région méditerranéenne, excepté l'Espagne au sud des Pyrénées.

56. *Tipula (Mediotipula) stigmatella* Schummel, 1833

Tipula stigmatella Schummel, 1833

Tipula bidens Bergroth, 1888

Tipula appressocaudata Strobl, 1904

Tipula (Mediotipula) stigmatella Schummel -Theowald, 1978:410, clé; 421-3, clé, des., hyp.; 414, ovi.

Très rare et très localisée, 275-832 m

Phénologie: Brève période de vol de mi-mai à mi-juin. C'est l'espèce de *Mediotipula* la plus précoce.

Ecologie: Les deux seuls habitats connus sont des forêts très raides sur sol maigre et caillouteux. A Rochefort, il s'agit d'une chênaie pubescente bordant les gorges de l'Areuse; à Melide, une forêt à *Ostrya* dans la zone de la chênaie pubescente (*Querco-ostryetum* Horvat, 1938) au bord du lac de Lugano. *T. stigmatella* est probablement aussi thermophile que *siebkei*, mais peut atteindre l'étage montagnard dans des conditions d'exposition au soleil particulièrement favorables.

Ethologie: La capture de *stigmatella* n'a pu être effectuée qu'au filet fauchoir, car ses habitats escarpés n'ont pas permis l'installation de pièges lumineux. Les deux sexes volent activement.

Distribution: La distribution de *stigmatella* en Suisse est probablement déterminée par la rareté des habitats favorables. C'est une espèce de l'Europe centrale et orientale, inconnue de France et d'Espagne, dont la distribution s'étend des Ardennes à la Roumanie, puis à l'Asie Mineure et au Caucase.

57. *Tipula (Beringotipula) unca* Wiedemann, 1817

Tipula hortorum Meigen, 1804 (nec hortorum L.)

Tipula unca Wiedemann, 1817

Tipula hortensis Meigen, 1818

Tipula longicornis Schummel, 1833

Tipula (Beringotipula) unca Wiedemann -Theowald, 1978:426-8, des., hyp.

Commune et largement distribuée, 375-1650 m

Phénologie: De début juin à mi-août; maximum au début de juillet.

Ecologie: *T. unca* est abondante aux étages collinéen et montagnard et ne dépasse pas le subalpin où elle est déjà rare. Elle recherche des conditions thermiques moyennes. Ses habitats, tous humides, sont assez variés; ce sont les marais boisés, les haies de bords de ruisseaux ou de rivières; en montagne, la marge eutrophe des tourbières, ainsi que celle des lacs marécageux. *T. unca* est rare dans les régions soumises à un climat continental (Vallées internes des Alpes) et évite le fond des plaines du Tessin où elle n'a été trouvée qu'aux bords de ruisseaux forestiers à des altitudes moyennes (Mte Ceneri; Malcantone).

Ethologie: Le vol de *T. unca* est assez lourd et direct. Les deux sexes sont régulièrement pris par les pièges lumineux.

Distribution: En Suisse, *T. unca* est distribuée surtout sur le Plateau, la bordure nord des Alpes et le Jura. Elle est très rare en Valais (seulement dans les marais de plaine), en Engadine (forêt riveraine à Mustair) et au Tessin. *T. unca* est eurasiatique; sa distribution européenne s'étend de la Grande-Bretagne et des Pyrénées à la Roumanie et au nord de

la Scandinavie. Elle est absente au sud des Pyrénées et sa présence est incertaine en Italie centrale et méridionale.

58. *Tipula (Pterelachisus) apicispina* Alexander, 1933

Tipula apicispina Alexander, 1933

Tipula (Pterelachisus) apicispina Alexander - Theowald, 1980:441-2, clé; 453-4, des., hyp.

Très rare et très localisée (1 localité), 590 m

Phénologie: Fin juillet, début août; *T. apicispina* était régulière dans le piège lumineux de St-Gall du 17 juillet au 7 août 1980.

Ecologie: La capture de *apicispina* provenant d'un piège lumineux, son habitat n'est pas connu. Le piège était situé dans un pâturage, en lisière d'un ravin très escarpé, profond, et riche en zones de suintements, sur un terrain molassique couvert d'une forêt de feuillus (*Fagus*, *Fraxinus*). Les conditions climatiques générales étaient moyennes: climat frais, précipitations assez fortes.

Ethologie: Les deux sexes sont aptes au vol et attirés par la lumière.

Distribution: La localité de St-Gall, sur le Plateau oriental, est à la fois la seule connue en Suisse et en Europe occidentale. Seules deux autres localités sont connues dans la région paléarctique, l'une dans les Carpates ukrainiennes (environs de Skole), l'autre à Primorsk (Sikhota Alin). La présence de 7 individus (3 ♂♂ et 4 ♀♀) à St-Gall, capturés au cours de 4 semaines consécutives, indique une population bien installée quoique de petite taille. D'autre part, les conditions d'habitat assez moyennes de St-Gall, ne laissent pas supposer que la rareté d'*apicispina* dans le monde résulte d'une exigence écologique très rigoureuse. Les 3 localités connues suggèrent au contraire une distribution de type relique d'une espèce qui pourrait être en voie d'extinction naturelle. Ce phénomène semble se retrouver chez d'autres espèces de *Pterelachisus* telles *T. winthemi* et *T. cinereocincta*.

59. *Tipula (Pterelachisus) austriaca* (Pokorny, 1887)

Oreomyza austriaca Pokorny, 1887

Tipula (Pterelachisus) austriaca (Pokorny) -Theowald, 1980:441-2, clé; 499-500, des., hyp.

Rare et localisée (Grisons, Engadine), 1100-2300 m

Phénologie: De début juin à début août. Les nombreuses captures dès début juin suggèrent une émergence plus précoce qui s'accorde mieux avec la période de vol d'avril à juillet indiquée par Theowald (1980).

Ecologie: *T. austriaca* est liée aux forêts de pins escarpées (*Pinus silvestris* L. ou *Pinus mugo* Turra); parfois aussi à des zones d'éboulis fins sur Dolomie (Ofenpass). Les conditions climatiques continentales des localités situées le plus souvent à l'étage subalpin (rarement montagnard ou alpin), sont caractérisées par des précipitations faibles et des températures fraîches à très froides.

Ethologie: Dans les captures aux pièges lumineux comme dans celles pratiquées au moyen du filet fauchoir, les ♀♀ sont nettement plus nombreuses que les ♂♂. *T. austriaca* est très rapide et difficile à capturer dans les milieux boisés où elle se dissimule rapidement dans la végétation.

Distribution: Les localités suisses marquent la limite occidentale de l'aire de répartition de T. austriaca qui est connue des Alpes orientales ainsi que des Carpates. Les captures au Tessin et dans les Apennins citées par Theowald (1980) se réfèrent à T. padana qui a récemment été distinguée de T. austriaca.

60. *Tipula* (*Pterelachisus*) *berteii* Rondani, 1842

Pterelachisus berteii Rondani, 1842

Tipula (*Oreomyza*) *rumpfi* Mannheims & Theowald, 1959

Tipula (*Oreomyza*) *castellani* Mannheims & Theowald, 1959

Xylocyba goidanichi Venturi, 1968

Tipula (*Pterelachisus*) *berteii* Rondani -Theowald, 1980:441-2, clé; 479-80, clé, des., hyp.

Rare et très localisée (Tessin), 300-600 m

Phénologie: D'après les rares captures qui s'échelonnent entre mi-octobre et mi-décembre, T. berteii est l'espèce la plus tardive en Suisse. Selon Theowald (1980), c'est même une espèce hivernale, présente d'octobre à février.

Ecologie: Très thermophile, T. berteii est liée aux régions chaudes ou très chaudes de l'étage collinéen. Les très fortes précipitations étant la norme au Tessin, elles ne doivent par contre pas être considérées comme une exigence de berteii. Le seul milieu où une capture au filet fauchoir a été pratiquée est une forêt de Castanea dans un ravin humide, parcouru par des ruisseaux (Carasso).

Ethologie: Brachyptères, les qq de berteii nous sont encore inconnues. Le seul mâle observé pratiquait un vol bas, assez direct et peu puissant, mais il était tout de même assez difficile à capturer, car peu visible dans son milieu assez sombre.

Distribution: Présente en Suisse uniquement dans les régions chaudes du Tessin, T. berteii est une espèce de la Péninsule italienne connue du pied des Alpes jusqu'au Mte Vulture, à la latitude de Naples.

61. *Tipula* (*Pterelachisus*) *bilobata* Pokorny, 1887

Tipula bilobata Pokorny, 1887

Tipula (*Pterelachisus*) *bilobata* Pokorny -Theowald, 1980:441-2, clé; 479, clé; 481-2, des., hyp.

Très rare et très localisée (Parc National suisse), 1790 m

Phénologie: Un seul exemplaire de T. bilobata a été capturé le 8 août 1980. Selon Theowald (1980), la période de vol de bilobata irait de juin à août.

Ecologie: L'écologie de bilobata ne peut être abordée par l'unique capture en Suisse sur terrain sédimentaire à Il Fuorn. Par contre, les diverses localités alpines citées par Theowald (1980) semblent presque toutes concerner des stations sur calcaire ou dolomite: Stelvio, Alpes juliennes, Col de Chercrouit (près de Courmayeur), Karawanken, Allgäu, Lichtenstein. Seules les localités de Styrie et du Tirol ne peuvent être attribuées avec certitude à des terrains sédimentaires, où ils sont cependant largement répandus. En Suisse, la rareté des captures provient probablement de la prospection assez faible dans la bordure nord des Alpes (calcaire)

aux altitudes élevées, et de la rareté des terrains sédimentaires dans les Alpes pennines ce qui s'accorde avec l'hypothèse géologique qui précède.

Ethologie: *T. bilobata* (♂) est attirée par la lumière.

Distribution: *T. bilobata*, espèce alpine est distribuée du Massif du Mont-Blanc (Col de Chercrouit) jusqu'aux Alpes de Styrie.

62. *Tipula* (*Pterelachisus*) *cinereocincta* Lundström, 1907

Tipula cinereo-cincta Lundström, 1907

Tipula (*Pterelachisus*) *cinereocincta* Lundström -Theowald, 1980:441-2, clé; 457-8, des., hyp.

Très rare et très localisée, 600-780 m

Phénologie: Une seule date de capture connue, le 23 mai 1979. D'après Theowald (1980), de fin avril à juillet.

Ecologie: Seul un habitat de *cinereocincta* est connu en Suisse: une forêt de *Castanea* bordant un torrent dans le Val Poschiavo.

Ethologie: Le mâle est attiré par la lumière.

Distribution: Les seules localités connues en Suisse (Weissenburg et Campocologno), bien que toutes deux situées dans des vallées préalpines, n'ont guère de points communs. En Europe, *T. cinereocincta*, très rare, est connue de Suède, de Finlande, de plusieurs localités en Allemagne ainsi qu'en Moravie. Une telle rareté, associée à une absence de spécificité écologique apparente, suggère une espèce en régression. Cette hypothèse a déjà été émise à propos de *T. apicispina*.

63. *Tipula* (*Pterelachisus*) *glacialis* (Pokorny, 1887)

Oreomyza glacialis Pokorny, 1887

Tipula (*Pterelachisus*) *glacialis* (Pokorny) -Theowald, 1980:441-2, clé; 494, clé; 500-1, des., hyp.

Assez commune (Alpes) 500-2876 m

Phénologie: De début juin à fin août; le maximum indiqué dans le graphe phénologique à la fin de la période de vol est un artefact, causé par une récolte exceptionnelle au Piz Daint.

Ecologie: *T. glacialis*, caractéristique de l'étage alpin supérieur, peut occasionnellement se trouver au collinéen, au fond des vallées alpines. Elle supporte les conditions thermiques les plus froides. Son habitat le plus fréquent, situé au-dessus de la zone des prairies alpines, est constitué d'éboulis fins sur calcaire ou sur schistes et où la végétation ne subsiste que par taches. Pour trouver *glacialis* il est nécessaire de dépasser la zone d'accumulation des éboulis ou la granulométrie est forte et où aucune tipule ne vit, pour atteindre des milieux très raides mais rendus moins hostiles par la présence d'un sol fin et conservant une bonne humidité. Dans les massifs cristallins, la dégradation de la roche ne permet pas la formation d'un tel sol, et *T. glacialis* est beaucoup plus rare. Ces observations confirment celles de Mannheims et Pechlaner (1963) pour qui *glacialis* est étroitement liée aux sols calcaires. Les captures au-dessous de l'étage alpin proviennent de milieux analogues: zones d'éboulis coupant les forêts (Il Fuorn); pieds de falaises (Val S-Charl) ou moraine latérale en érosion (Euseigne).

Ethologie: En raison de son habitat très difficile d'accès, T. glacialis a été récoltée principalement au moyen de filets fauchoirs. Les deux sexes sont cependant aussi attirés par les pièges lumineux. La capture nocturne d'une femelle à Branson indique probablement un cas de dispersion. Dans les Alpes, il n'est en effet pas rare de rencontrer, même à basse altitude, des espèces strictement alpines. Elles dérivent probablement durant la nuit, entraînées par les courants froids qui descendent des sommets. De jour, au contraire, ce sont des courants ascensionnels qui expliquent la découverte d'espèces thermophiles en haute altitude et mortes sur les névés (voir N. cornicina).

Distribution: Largement distribuée dans les Alpes suisses, T. glacialis est connue du Massif du Mont-Blanc jusqu'au Karawanken. Theowald (1980) mentionne une localité disjointe en Bulgarie (Rila) à l'ouest des Monts Rhodope.

64. Tipula (Pterelachisus) irregularis (Pokorny, 1887)

Oreomyza irregularis Pokorny, 1887

Tipula (Pterelachisus) irregularis (Pokorny) -Theowald, 1980:441-2, clé; 506-7, des., hyp.

Assez rare et localisée (Alpes), 920-2600 m

Phénologie: De mi-juin à mi-septembre; maximum vers mi-juillet.

Ecologie: T. irregularis est, comme glacialis, une espèce de l'étage alpin supérieur capable de survivre dans les conditions les plus froides. Son habitat est par contre bien différent puisqu'elle est avant tout liée aux roches cristallines. On la trouve fréquemment dans les éboulis de gros blocs, parfois moussus et protégeant une rare végétation herbacée. Une localité particulièrement caractéristique où irregularis est commune et glacialis absente est le versant valaisan du Nufenen, à proximité du col, sur gneiss. Au contraire, sur le versant tessinois du col et au sud du torrent, débutent les schistes lustrés ou des zones à dolomie où irregularis manque et où seule glacialis a pu être trouvée. T. irregularis est totalement absente des Alpes calcaires du versant nord des Alpes.

Ethologie: Essentiellement capturée au filet fauchoir, irregularis (♂ et ♀) a été pourtant collectée par la tente Malaise lumineuse à Mairengo dans un pré de fauche, à la limite supérieure de l'étage du châtaignier (Castanea). Il s'agit très probablement d'un cas de derive altitudinale exposé au sujet de T. glacialis.

Distribution: T. irregularis, strictement alpine, a son centre de gravité dans les Alpes orientales; elle est inconnue à l'ouest du Simplon.

65. Tipula (Pterelachisus) irrorata Macquart, 1826

Tipula irrorata Macquart, 1826

Tipula pictipennis Staeger, 1840

Tipula micans Zetterstedt, 1851

Tipula (Pterelachisus) irrorata Macquart -Theowald, 1980:441-2, clé; 485-7, des., hyp.

Commune et largement distribuée, 290-1500 m

Phénologie: De mi-avril à mi-septembre. Nos données n'indiquent aucun décalage phénologique, pourtant mentionné par Theowald (1980).

Ecologie: *T. irrorata* domine à l'étage collinéen et ne dépasse pas le montagnard. Elle supporte des conditions thermiques variées, de rudes à très chaudes. Son habitat est principalement constitué par les forêts de feuillus ou forêts mixtes humides, parfois la marge boisée des tourbières. Selon Theowald (1980), la larve se développe dans les terres à large proportion d'humus, ou dans des bois fortement décomposés.

Ethologie: Capturés en nombres presque égaux, les ♂♂ et les ♀♀ volent bien et sont pris par tous les principaux types de pièges.

Distribution: *T. irrorata* est présente en Suisse à basse altitude dans tout le pays; elle est connue en Europe des Pyrénées et de la Grande-Bretagne, jusqu'au nord de la Scandinavie et en Ukraine. Une aire disjointe existe en Asie centrale.

66. *Tipula (Pterelachisus) luridorostris* Schummel, 1833

Tipula luridorostris Schummel, 1833

Tipula flavirostris Staeger, 1840

Tipula brevicornis Lundström, 1912

Tipula (Pterelachisus) luridorostris Schummel -Theowald, 1980:441-2, clé; 459-62, des., hyp.

Rare et localisée, 465-2000 m

Phénologie: De début juillet à fin août; maximum au début d'août.

Ecologie: *T. luridorostris* est assez indépendante des étages de végétation, bien qu'elle ne dépasse guère le niveau de la forêt. Toutes les captures récentes étant dues aux pièges lumineux, son habitat précis nous est inconnu. Elle semble pourtant liée aux régions montagneuses (Jura et Alpes) et aux forêts de conifères. Theowald (1967) indique que Nielsen au Danemark a trouvé les larves et les pupes entre les chaumes d'un toit. Mannheims et Pechlaner (1963) ont observé les adultes dans des forêts de montagne humides où les adultes se tiennent sur des épicéas à proximité de ruisseaux marécageux.

Ethologie: *T. luridorostris* montre une forte activité nocturne et les ♂♂ et les ♀♀ volent activement; elle échappe souvent à la chasse à vue.

Distribution: La distribution de *luridorostris* en Suisse est celle d'une espèce alpine, mais non de l'étage alpin. En Europe, sa répartition couvre principalement les Alpes, les Carpates et la Scandinavie, mais comprend aussi des localités intermédiaires (Angleterre, Allemagne, Danemark) qui ne permettent pas de la considérer comme strictement boréo-alpine. De plus, *luridorostris* est connue de l'Altai et de la Sibérie orientale.

67. *Tipula (Pterelachisus) mayerduerii* Egger, 1863

Tipula Mayer-Dürrii Egger, 1863

Tipula (Pterelachisus) mayerduerii Egger -Theowald, 1980:441-2, clé; 479, clé; 480-1, des., hyp.

Rare et localisée (Alpes calcaires), 465-2000 m

Phénologie: La période de vol (de début juin à fin juillet) indiquée par

le graphe phénologique et commençant par un pic important, suggère une apparition plus précoce. En effet, Mannheims et Pechlaner (1963) signalent mayerduerii de début mai à mi-juin.

Ecologie: T. mayerduerii, dont le centre de gravité se situe à l'étage subalpin, manque seulement au collinéen. Elle montre une amplitude thermique assez large, étant présente des régions fraîches aux plus froides. C'est une espèce strictement liée au substrat calcaire, dolomitique ou aux flyschs, qui se tient le long des falaises suintantes ou sur des éboulis très fins et conservant en permanence une certaine humidité (voir aussi Mannheims et Pechlaner, 1963).

Ethologie: T. mayerduerii est principalement capturée au filet fauchoir en raison de son habitat très particulier et peu accessible que ♂♂ et ♀♀ survolent en un va-et-vient constant. Les deux sexes ont aussi répondu à l'attraction lumineuse.

Distribution: En Suisse, dans l'ensemble des Alpes calcaires (versant nord des Alpes et Engadine). De manière générale, T. mayerduerii est connue du versant nord de la chaîne alpine, des Dents-du-Midi à la Styrie. Theowald (1980) rapporte une donnée de Strobl, à confirmer, au Mt Baldo.

68. Tipula (Pterelachisus) neurotica Mannheims, 1966

Tipula nervosa Meigen, 1818 (praeocc.)

Tipula neurotica Mannheims, 1966

Tipula (Pterelachisus) neurotica Mannheims, 1966 -Theowald, 1980:441-2, clé; 494-8, clé, des., hyp.

Très commune et largement distribuée, 340-2472 m

Phénologie: Début mai à mi-septembre. T. neurotica montre un très fort décalage phénologique lié à l'altitude.

Ecologie: Présente à tous les étages de végétation, T. neurotica affronte des conditions thermiques très diverses allant des plus froides aux très chaudes. Son habitat principal est formé par les prairies et les pâturages, mais aussi les friches et les mégaphorbiées. Contrairement à T. paludosa, avec laquelle elle cohabite sur le Plateau et dans le Jura, T. neurotica devient très abondante dans la zone alpine où elle occupe tous les pâturages.

Ethologie: Comme beaucoup d'espèces de milieux ouverts, neurotica est peu rapide et facile à capturer. Elle montre probablement aussi une activité diurne marquée, ce qui peut expliquer sa relative rareté dans les pièges lumineux. Les ♀♀, assez lourdes, sont nettement moins récoltées que les ♂♂, et quel que soit le type de piège (sexe-ratio 1,7).

Distribution: T. neurotica occupe presque toute la Suisse, mais elle est rare dans les régions les plus chaudes du Plateau et dans le sud du Tessin. Son absence totale du versant occidental du Jura est certainement un artefact, mais elle y est probablement rare. T. neurotica est une espèce d'Europe centrale absente de Grande-Bretagne, de Scandinavie et du nord de l'Allemagne, d'Espagne, au sud des Pyrénées et de la Péninsule italienne.

69. Tipula (Pterelachisus) pabulina Meigen, 1818

Tipula pabulina Meigen, 1818

Tipula rufipennis Meigen, 1830

Tipula stigmosa Macquart, 1834

Tipula (*Pterelachisus*) *pabulina* Meigen -Theowald, 1980:441-2, clé; 494-6, clé, des., hyp.

Très commune et largement distribuée, 217-1512 m

Phénologie: De début mai à fin juillet; maximum au début de juin. Un certain décalage phénologique se marque pour les localités d'altitude et en particulier celle de la Vièze de Morgins, la plus élevée, où *pabulina* a été capturée le 4 septembre. Selon Theowald (1980), la période de vol couvre mai et juin.

Ecologie: L'abondance de *T. pabulina*, plutôt thermophile, décroît rapidement au-dessus de l'étage collinéen et elle est très rare au subalpin. Son habitat est formé par les forêts de feuillus ou les forêts mixtes où, d'après Theowald (1967), la larve se développe dans la litière ou dans les sols riches en humus. Dans les vallées internes des Alpes, où les forêts de conifères dominent, *pabulina* est plutôt rare.

Ethologie: Chez *pabulina* le sexe-ratio de 1,2 indique une légère dominance des ♂ qui sont mieux capturés par les pièges lumineux que les femelles assez lourdes.

Distribution: Toute la Suisse et toute l'Europe, des Pyrénées à l'Ukraine et jusqu'au milieu de la Scandinavie.

70. *Tipula* (*Pterelachisus*) *padana* Dufour, 1981

Tipula (*Pterelachisus*) *padana* Dufour, 1981: 125-8, des., hyp. ovi.

Rare et très localisée (cisalpine), 270-1950 m

Phénologie: De mi-mai à mi-août; un net décalage phénologique se manifeste entre les stations de basse et haute altitude.

Ecologie: *T. padana* domine à l'étage collinéen puis se raréfie progressivement jusqu'au subalpin qu'elle ne dépasse pas. La majorité des localités est soumise au climat insubrien (précipitations fortes ou très fortes et conditions thermiques douces à très chaudes). Les habitats de *padana* sont, au Tessin, des forêts de feuillus (*Castanea* ou *Fagus*). Au Valais, les deux localités, situées à l'étage subalpin, montrent pour *padana* des conditions extrêmes, à la fois écologiquement et géographiquement.

Ethologie: Le fait que tous les mâles aient été capturés par le filet fauchoir et toutes les femelles par le piège lumineux est imputable probablement au faible nombre de captures.

Distribution: *T. padana* montre en Suisse une distribution qui pourrait être retenue comme exemple de distribution cisalpine. Elle est connue en effet de la seule vallée valaisanne ouverte sur la plaine du Pô, de nombreuses localités au Tessin et du val Poschiavo aux Grisons qui débouche dans la Valteline. De plus, une unique localité dans la vallée de Binn (Bassin du Rhône, Haut-Valais) indique que la chaîne alpine a été franchie vers le nord avec succès, à plus de 2000 m d'altitude, soit par le Simplon, soit par le val Antigorio, mais que l'expansion dans la vallée du Rhône ne s'est pas produite. Ce ne sont donc pas les Alpes en tant que barrage physique qui semblent avoir constitué l'obstacle majeur, mais plutôt les conditions écologiques continentales du Valais central au climat chaud et sec. *T. padana* n'est connue hors de Suisse que d'Italie (Val Antigorio et Apennins du nord). Toutes ces

localités entourent le Bassin du Pô dont l'espèce tire son nom. Il faut enfin rappeler que les mentions de T. austriaca sur le versant sud des Alpes (Theowald, 1980) appartiennent toutes à T. padana (Dufour, 1981).

71. *Tipula (Pterelachisus) pseudocrassiventris* Theowald, 1980

Tipula (Pterelachisus) pseudocrassiventris Theowald, 1980:441-2, clé; 494, clé; 503-4, des., hyp.

Très rare et très localisée, 530-550 m

Phénologie: Une seule date de capture, le 14 mai 1980. Selon Theowald (1980) la période de vol s'étend d'avril à juin.

Ecologie: Capturée seulement à deux reprises, T. pseudocrassiventris semble liée strictement aux forêts de conifères à l'étage collinéen. A Gersau, il s'agit d'une forêt de Pinus très escarpée, plongeant sur le Lac des 4 Cantons, exposée à la fois au sud et au foehn de la vallée de la Reuss. A Zizers, le lieu de capture est imprécis, mais Pinus domine dans toutes les forêts.

Ethologie: Inconnue.

Distribution: La distribution de pseudocrassiventris en Suisse est nettement orientale et continentale. La Suisse se situe par ailleurs à la limite occidentale de sa répartition qui s'étend à travers les Alpes orientales (Tirol, Alpes carniques, Styrie) jusqu'au Tatra. Sa distribution est donc de type alpin, mais non associée aux étages supérieurs.

72. *Tipula (Pterelachisus) pseudoirrorata* Goetghebuer, 1921

Tipula pseudoirrorata Goetghebuer, 1921

Tipula (Pterelachisus) pseudoirrorata Goetghebuer -Theowald, 1980:441-2, clé; 487-9, des., hyp.

Rare et localisée, 500-1790 m

Phénologie: De début mai à fin août; maximum à mi-juillet; la période de vol un peu plus longue que celle mentionnée par Theowald (1980) provient vraisemblablement d'un retard phénologique dans les Alpes.

Ecologie: T. pseudoirrorata domine à l'étage montagnard et ne dépasse pas le subalpin. Elle est associée dans les Alpes aux forêts de conifères (Picea, Pinus) poussant dans des régions à faibles précipitations. Les captures à Schaffhouse, les seules hors de la région alpine, ont été pratiquées à proximité d'une forêt de feuillus, mais dans l'enceinte d'une pépinière de résineux.

Ethologie: Le sexe-ratio est presque équilibré, aussi bien dans les captures à vue que dans les pièges lumineux.

Distribution: La distribution de pseudoirrorata en Suisse est principalement alpine, mais exclue de l'étage alpin. La localité de Schaffhouse pourrait paraître discordante si l'on ne considérait pas sa répartition générale qui occupe l'Europe centrale (Belgique, Allemagne, Danemark, Tchécoslovaquie), ainsi que les Alpes orientales et les Carpates.

73. *Tipula (Pterelachisus) pseudopruinosa* Strobl, 1895

Tipula pseudopruinosa Strobl, 1895

Tipula (Pterelachisus) pseudopruinosa Strobl -Theowald, 1980:441-2,

clé; 494, clé; 498-9, des., hyp.

Rare et localisée (versant nord des Alpes), 780-2000 m

Phénologie: Période de vol très brève, de mi-juillet à mi-août.

Ecologie: T. pseudopruiosa a son centre de gravité à l'étage subalpin et elle ne dépasse pas l'étage alpin inférieur. Elle est liée au substrat calcaire ou aux flyschs, dans des régions soumises à de fortes précipitations. Son habitat est constitué par des ravins humides et suintants ou des couloirs d'avalanches traversant les taillis de vernes (Alnus viridis). Le sol est mobile et la végétation discontinue.

Éthologie: En raison de son habitat peu accessible, T. pseudopruiosa a été capturée seulement à vue. Les deux sexes volent activement, mais les femelles sont beaucoup plus discrètes, ou moins actives, que les mâles.

Distribution: En Suisse, pseudopruiosa est rigoureusement liée au versant nord des Alpes. Cette distribution se prolonge vers l'est dans l'Allgäu, la Haute-Bavière, le Tirol, les Tatras et les Carpates.

74. Tipula (Pterelachisus) pseudovariipennis Czizek, 1912

Tipula pseudo-variipennis Czizek, 1912

Tipula (Pterelachisus) pseudovariipennis Czizek -Theowald, 1980:441-2, clé; 472, clé; 475-6, des., hyp.

Commune et largement distribuée, 375-1620 m

Phénologie: De début mai à mi-juillet; maximum au début de juin.

Ecologie: Très voisine morphologiquement de T. variipennis et de T. submarmorata, T. pseudovariipennis s'en distingue par ses exigences écologiques. C'est l'espèce la plus thermophile du groupe; elle ne dépasse guère l'étage collinéen, affronte des conditions thermiques allant d'assez rudes à chaudes, dans des régions à faibles précipitations. Son habitat préférentiel est formé par les haies, les lisières et les forêts de feuillus ou de conifères, bien exposées au soleil.

Éthologie: Le sexe-ratio (0,82) indique une légère dominance de ♀♀, très actives, et capturées comme les ♂♂ aussi bien à vue que par les pièges lumineux.

Distribution: T. pseudovariipennis est présente dans toutes les régions faunistiques chaudes de Suisse, mais elle est particulièrement abondante au Valais, et rare au sud des Alpes. Sa distribution couvre l'Europe centrale, des Pyrénées à l'Ukraine. Elle manque en Scandinavie.

75. Tipula (Pterelachisus) sauteri Dufour, 1982

Tipula (Pterelachisus) sauteri Dufour, 1982a:313-315, des., hyp.

Très rare et très localisée (1 localité), altitude inconnue

Phénologie: Une seule capture, le 23.6.1893.

Ecologie: Inconnue. La localité de "Simplon" citée par Huguenin peut se référer à tout lieu situé entre Brig, dans le Valais central, et Gondo, dans la région insubrienne y compris la zone alpine intermédiaire.

Éthologie: Inconnue; peut-être voisine de celle de mayerduerji ou de bilobata, morphologiquement très proches.

Distribution: Inconnue; endémique?

76. *Tipula (Pterelachisus) subglacialis* Theowald, 1980

Tipula (Pterelachisus) subglacialis Theowald, 1980:441-2, clé; 508-9, des., hyp.

Assez commune mais très localisée, 1773-2500 m

Phénologie: De début juillet à fin août.

Ecologie: *T. subglacialis* est principalement une espèce de l'étage alpin supérieur, et peut atteindre le haut de l'étage montagnard dans les couloirs d'avalanches qui coupent les forêts. La majorité des localités est située dans des régions soumises à de très fortes précipitations et toutes sont sur un substrat calcaire ou schisteux. L'habitat de *subglacialis*, sur des pentes très raides où la végétation n'a qu'un très faible recouvrement, est toujours humide. Bien qu'assez semblable à celui de *T. mayerduerij*, il nous a paru plus froid.

Ethologie: Les femelles, aux ailes un peu raccourcies, sont nettement moins actives que les mâles, mais capables de voler. Elles pénètrent dans les pièges lumineux. La majorité des captures provient pourtant de la chasse à vue, plus praticable dans les habitats de cette espèce.

Distributions: Limitée en Suisse aux Alpes calcaires (versant nord des Alpes, Grisons, Engadine), *T. subglacialis* n'était connue jusqu'ici que de l'Allgäu et du Lechtal, dont les roches sont aussi calcaires.

77. *Tipula (Pterelachisus) submarmorata* Schummel, 1833

Tipula submarmorata Schummel, 1833

Tipula hortulana Meigen, 1840

Tipula meigeni Mannheims, 1966

Tipula (Pterelachisus) submarmorata Schummel -Theowald, 1980:441-2, clé; 472, clé; 476-8, des., hyp.

Très commune et très largement distribuée, 270-2000 m

Phénologie: De mi-avril à fin août; maximum à fin mai. Cette espèce montre un décalage phénologique très net en altitude, déjà noté par Theowald (1980).

Ecologie: De même que *T. varipennis*, *T. submarmorata* supporte des conditions thermiques très diverses (de froides à très chaudes). Cependant, contrairement à la précédente, elle est la plus abondante à l'étage collinéen, n'atteint pas l'alpin et domine dans les régions soumises à des précipitations moyennes. L'habitat de *submarmorata* est presque toujours forestier, parfois formé d'arbrisseaux nains à l'étage subalpin. Tous les types de forêts lui conviennent et elle supporte une humidité du sol très variable. Selon Theowald (1967), la larve se développe sous les mousses ou dans la litière.

Ethologie: Le sexe-ratio de 1,85 indique une activité un peu plus faible des femelles. La part de captures lumineuses est curieusement assez faible et pourrait confirmer une importante activité diurne souvent observée sur le terrain.

Distributions: Toute la Suisse; les zones apparemment non occupées révèlent celles peu prospectées. En Europe, large répartition, de l'Espagne à l'Ukraine et jusqu'au nord de la Scandinavie.

78. *Tipula (Pterelachisus) trifascingulata* Theowald, 1980*Tipula trifasciata* Loew, 1865*Tipula (Pterelachisus) trifascingulata* Theowald, 1980:441-2, clé; 445-6, des., hyp.**Rare et localisée, 415-780 m****Phénologie:** De mi-juin à mi-août; maximum à mi-juillet.**Écologie:** Dans deux localités seulement (Laupen; Oerlingen), il a été possible de capturer *trifascingulata* à vue et dans son milieu. Dans les deux cas, il s'agit de la bordure buissonnante d'un vaste étang, entouré de grandes et anciennes forêts de feuillus (*Quercus*, *Fagus*). Les exigences écologiques de cette espèce ne sont certainement pas si restrictives, car elle a été capturée à maintes reprises par les pièges lumineux en lisières de diverses forêts (feuillus, mixtes ou à dominance de résineux). Tous les habitats sont caractérisés par des conditions thermiques moyennes (fraîches à douces) et sont situés en majorité à l'étage collinéen, plus rarement au montagnard.**Ethologie:** *T. trifascingulata* est active surtout la nuit et les ♂♂, plus fréquents dans les pièges lumineux, volent probablement plus que les ♀♀.**Distribution:** Theowald (1980) considère *trifascingulata* d'une très grande rareté et ne cite que 8 localités en Europe centrale, entre le Dauphiné et l'Ukraine. Or, en Suisse seulement, 7 localités sont désormais connues, sur le Plateau, le nord du Jura et le versant nord des Alpes. Cette apparente concentration doit provenir de l'usage fréquent des pièges lumineux.**79. *Tipula (Pterelachisus) truncorum* Meigen, 1830***Tipula truncorum* Meigen, 1830*Tipula winnertzii* Egger, 1863*Tipula (Pterelachisus) truncorum* Meigen -Theowald, 1981:441-2, clé; 505-6, des., hyp.**Très commune et assez largement distribuée, 200-2750 m****Phénologie:** Très longue période de vol, de mi-mai à mi-octobre (seulement mai à juillet selon Theowald, 1980) et sans décalage phénologique altitudinal; maximum à mi-août.**Écologie:** *T. truncorum* qui domine dans nos captures à l'étage collinéen en raison d'un effort de chasse accru, est en réalité également distribuée à tous les étages de végétation. Elle montre une indépendance totale vis à vis des conditions thermiques. Il est très difficile de cerner ses exigences écologiques, d'autant plus qu'elle n'est pas, comme on pourrait s'y attendre, également répartie en Suisse. Son habitat principal est formé par les forêts de conifères, souvent riches en mousses. Elle est fréquente à l'étage alpin inférieur et, au Tessin seulement, très abondante en plaine dans les forêts de feuillus qui sont souvent plus riches en mousses que celles du nord des Alpes, en raison du climat insubrien. Aucun argument écologique n'explique sa très grande rareté dans le Jura, apparemment favorable.**Ethologie:** *T. truncorum* présente dans nos captures, dues en majorité aux pièges lumineux, un excédent de ♀♀ ($R\delta/q=0,76$); elles sont donc particulièrement actives.

Distribution: La répartition de truncorum en Suisse, très abondante dans les Alpes et au Tessin, plus rare sur le Plateau et dans le Jura, s'apparente à celle de T. alpium, bien qu'elle soit moins nette. L'origine écologique d'une telle répartition n'est pas claire. Il est possible que des facteurs historiques conditionnent la distribution de truncorum qui manque dans la moitié sud-ouest de la France, en Espagne et en Italie, excepté la région alpine, mais qui occupe toute la région comprise entre le sud des Balkans et le nord de la Scandinavie et s'étend vers l'ouest jusqu'à la Grande-Bretagne.

80. *Tipula (Pterelachisus) varipennis* Meigen, 1818

Tipula varipennis Meigen, 1818

Tipula nigricornis Macquart, 1826

Tipula simplicicornis Zetterstedt, 1838

Tipula (Pterelachisus) varipennis Meigen -Theowald, 1980:441-2, clé; 472-5, clé, rostrum, des., hyp.

Très commune et largement distribuée, 285-2000 m

Phénologie: De mi-avril à mi-août; maximum à fin mai. Les émergences en altitude montrent un fort retard phénologique.

Ecologie: Comparée à T. submarmorata et T. pseudovariipennis, systématiquement très proches, T. varipennis se caractérise écologiquement par une abondance maximale à l'étage montagnard, au-dessus duquel elle se raréfie rapidement, et par une affinité pour les régions à précipitations moyennes ou fortes. Elle est la moins thermophile et son écologie varie selon les domaines faunistiques. Dans les régions soumises à de fortes précipitations, telles le Jura ou la bordure nord des Alpes, elle occupe la plupart des milieux ouverts assez humides (prés, pâturages). Par contre, dans les vallées internes des Alpes, elle est strictement inféodée aux milieux humides: marais de plaine, bords de torrents ou rives marécageuses des cours d'eau. Au Tessin, elle n'a jamais été observée que dans les vallées alpines, dans des prés humides. Contrairement à Theowald (1967) qui la signale dans la litière des forêts de feuillus, T. varipennis nous a paru très rare en milieu forestier.

Ethologie: De même que submarmorata, T. varipennis est rare dans les captures lumineuses, ce qui traduit une activité principalement diurne, effectivement observée sur le terrain. Le sexe-ratio élevé (3,52) provient de la faible activité des femelles qui volent difficilement en raison de leurs ailes un peu réduites. Néanmoins, elles pénètrent occasionnellement dans les pièges lumineux.

Distribution: La distribution de varipennis, qui se raréfie progressivement en Suisse, du nord-ouest au sud-est, est analogue à celle de T. paludosa dont elle partage les habitats. Comme paludosa, elle est particulièrement abondante dans l'ouest de l'Europe, mais elle est connue plus à l'est, du Caucase et d'Asie centrale, par des populations disjointes.

81. *Tipula (Pterelachisus) winthemi* Lackschewitz, 1932

Tipula winthemi Lackschewitz, 1932

Tipula (Pterelachisus) winthemi Lackschewitz -Theowald, 1980:441-2, clé; 455-6, des., hyp.

Plus récoltée depuis le début du XXème siècle, 460-780 m

Phénologie: Inconnue; mai, juin selon Theowald 1980.

Ecologie: Inconnue; les localités de Weissenburg et Waedenswil ne suggèrent pas une écologie particulière. Selon Schummel (1833) in Theowald (1980), l'espèce était très abondante dans les jardins des environs de Breslau; il avait pu voir 24 ♂♂ et 20 ♀♀.

Ethologie: Inconnue.

Distribution: Selon Theowald (1980), la distribution de winthemi est eurasiatique: Finlande, Hollande, Belgique, Allemagne, Autriche, Dalmatie, Pologne, Ukraine, embouchure de l'Ob, région d'Irkutsk et Kamchatka. Étrangement, les captures de winthemi des 50 dernières années sont très rares; seulement 6 individus. Il n'est pas impossible qu'il s'agisse d'une espèce en voie d'extinction naturelle, car on ne peut en effet pas imputer une telle régression ancienne à la récente dégradation de l'environnement. Il faut rappeler ici les cas analogues de distribution très éparse de cinereocincta, apicispina et peut-être trifasciculata ainsi que celles d'autres espèces de Pterelachisus. Ce sous-genre présente la particularité de réunir un grand nombre d'espèces, assez mal connues et rares, souvent isolées systématiquement, possédant souvent des aires disjointes, ce qui suggère peut-être un groupe en régression.

82. *Tipula (Vestiplex) carolae* Dufour, 1984

Tipula (Vestiplex) carolae Dufour, 1984: , des., hyp., ovi.

Commune mais localisée (étage alpin), 1800-2376 m

Phénologie: De mi-juin à fin septembre; maximum à mi-juillet.

Ecologie: T. carolae est une espèce de l'étage alpin supérieur, qui affronte les conditions les plus froides et de très fortes précipitations associées aux altitudes élevées. On la trouve aussi bien sur calcaire que sur cristallin dans les pentes raides caractérisées par une végétation discontinue et mêlées d'affleurements rocheux. Son milieu, riche en lichens, est situé au-dessus du niveau des prairies alpines fréquentées par plusieurs autres espèces de Vestiplex (montana, excisa, pallidicosta). En raison de son habitat assez pénible d'accès, T. carolae est restée jusqu'ici assez rare en collection où elle était confondue avec les espèces voisines.

Ethologie: Les ♂♂ de carolae volent activement et sont bien visibles. Au contraire, les ♀♀, dont les ailes sont légèrement réduites mais qui possèdent une musculature normale, marchent au sol. Elles ne sont cependant pas totalement inaptées au vol comme l'indique leur capture dans un piège lumineux. La chasse à vue a permis d'obtenir la plupart des exemplaires, mais les ♀♀ restent très rares (R♂/♀= 3,96) en raison de leur grande discrétion.

Distribution: T. carolae est strictement alpine et connue du Massif du Mont-Blanc (Col de Chercrouit) jusqu'aux Alpes autrichiennes (Oetztal, Hohe Tauern).

83. *Tipula (Vestiplex) cisalpina* Riedel, 1913

Tipula cisalpina Riedel, 1913

Tipula (Vestiplex) handschiniana Mannheims, 1950

Tipula (Vestiplex) cisalpina Riedel -Mannheims, 1953:117-8, clé; 126-7, des., hyp.

Commune mais localisée (Alpes), 920-2400 m

Phénologie: De début mai à fin juillet. L'irrégularité de la courbe phénologique provient du faible nombre des occurrences et de la grande variabilité du nombre d'individus capturés.

Ecologie: T. cisalpina domine à l'étage subalpin. Elle est encore assez fréquente aux étages montagnard et alpin inférieur. Son préférendum thermique se situe dans les régions à climat très rude, alors que les milieux les plus froids ne sont pas occupés. L'abondance maximale est observée dans les landes d'arbrisseaux nains: Rhododendron, Juniperus, juste au-dessus de la limite des forêts (Simplon, Macugnaga, Albul). T. cisalpina occupe aussi des prairies alpines ou subalpines, mais évite les milieux boisés. Elle n'est pas influencée par le substrat rocheux.

Ethologie: Le sexe-ratio élevé (4,76) provient de la totale inaptitude au vol des ♀♀ brachyptères. Les mâles sont très actifs et survolent de près la végétation à la recherche des ♀♀. Ils sont seuls à pénétrer dans les pièges lumineux.

Distribution: La distribution de cisalpina En Suisse s'étend du Valais central, région de Crans, jusqu'au Parc national en Engadine. Elle est totalement absente du versant nord des Alpes où les recherches ont été importantes au moins dans le Bas-Valais et en Suisse centrale. Sa distribution générale, entièrement alpine, est d'un type particulier. T. cisalpina n'est connue, hors de Suisse, que du versant sud de la Chaîne: région de Turin, Valteline. L'Autriche semble inoccupée. Une telle répartition est certainement d'origine glaciaire. Durant les périodes froides, T. cisalpina ne se serait maintenue que dans les massifs de refuge du versant sud de la Chaîne, à partir desquels la recolonisation aura été lente en raison de l'inaptitude au vol des femelles. Ces massifs de refuge auraient permis la survie d'autres espèces de Vestiplex, encore inconnues en Suisse, telles T. hemapterandra Bezzi, T. saccai Mannheims, T. riedeliana Mannheims, T. sexspinos Strobl, T. franzi Mannheims (Mannheims, 1953; Theowald & Mannheims, 1962).

84. Tipula (Vestiplex) excisa Schummel, 1833

Tipula excisa Schummel, 1833

Tipula speculum Zetterstedt, 1838

Tipula subunilineata Zetterstedt, 1838

Tipula (Vestiplex) excisa Schummel -Mannheims, 1953:129, hyp.

Tipula (Vestiplex) excisa Schummel -Theowald & Mannheims, 1962:362-4, des., hyp., ovi.

Très commune et assez largement distribuée (Alpes), 470-2700 m

Phénologie: De mi-juin à fin septembre; maximum au début d'août.

Ecologie: Les prairies de l'étage alpin constituent l'habitat de T. excisa qui ne pénètre dans le subalpin que si la limite de la forêt a été abaissée artificiellement par l'homme ou les avalanches, ou dans de rares milieux naturellement ouverts, comme certaines tourbières (Schwendi Kaltbad). Les rares captures aux étages collinéen et montagnard sont par contre le fait d'individus éloignés de leur biotope de reproduction, probablement par le phénomène de dérive nocturne cité à propos de T. glacialis. T. excisa résiste à des conditions climatiques très rudes à extrêmement froides.

Ethologie: Les ♂♂ et les ♀♀ volent activement et pénètrent dans les pièges lumineux. Cependant, l'activité des deux sexes n'est pas du tout synchronisée. De jour, les ♂♂ dominent largement (279♂♂, 67 ♀♀, R♂/♀=

4,16); au contraire, ils sont très rares dans les captures lumineuses, où les ♀♀ sont communes (8 ♂♂, 237 ♀♀, $R\delta/q=0,03$).

Distribution: T. excisa occupe l'ensemble des Alpes suisses. Une capture à Jussy par Maerky est l'unique indication hors de la zone alpine. Cette espèce montre en Europe une distribution de type boréo-alpin avec quelques très rares stations reliques en Europe centrale; elle est remplacée, dans les Carpates, par la sous-espèce carpathica Erhan & Theowald.

85. *Tipula (Vestiplex) hortorum* L., 1758

Tipula hortorum L. 1758

Tipula (Vestiplex) hortorum L., 1758 -Mannheims, 1953:117-18, clé; 124-6, des., hyp; 122 ovi.

Tipula (Vestiplex) hortorum L., 1758 -Theowald, 1980:514, sys.

Commune et largement distribuée, 270-2090 m

Phénologie: Période de vol courte et printanière, de mi-avril à fin juin; maximum à fin mai.

Ecologie: T. hortorum est, de toutes les espèces de Vestiplex de Suisse, la plus thermophile. Elle vit surtout à l'étage collinéen, au-dessus duquel elle est rare. Sa présence est exceptionnelle dans le subalpin. Elle est strictement forestière et semble marquer une préférence pour les bois moussus, qu'ils soient dominés par les feuillus ou les conifères. Selon Theowald (1967), les larves sont présentes dans les sols forestiers humides et sous la mousse.

Ethologie: De même que chez nubeculosa et scripta, les ♀♀ de T. hortorum possèdent des ailes légèrement réduites; d'autre part, avant la ponte leur abdomen est particulièrement lourd. Cela se traduit dans nos captures par un sexe-ratio élevé (4,46) qui reflète la moindre activité des femelles.

Distribution: En Suisse, hortorum est largement répandue dans toutes les régions chaudes avec une abondance particulière au Valais et au Tessin. La distribution générale de hortorum s'étend de la Grande-Bretagne à l'Ukraine. Elle est absente en Espagne, dans la Péninsule italienne et dans le nord de la Scandinavie.

86. *Tipula (Vestiplex) montana* Curtis, 1834

Tipula montana Curtis, 1834

Tipula excisoides alpina Theowald i.l.

Tipula (Vestiplex) montana Curtis -Theowald & Mannheims, 1962:369-71, des., hyp., ovi.

Tipula (Vestiplex) montana Curtis -Dufour, 1984: des., hyp., ovi.

Commune et assez largement distribuée (Alpes), 920-2280 m

Phénologie: De mi-juin à fin août; maximum au début d'août. La courbe phénologique de montana est identique à celle de excisa.

Ecologie: Comparée à excisa dont l'écologie est extrêmement voisine, montana montre une tendance alpine légèrement plus prononcée et des affinités thermiques un peu plus fraîches. Elle est totalement absente des tourbières du versant nord des Alpes. Les deux espèces cohabitent le plus souvent et il n'a pas été possible de différencier leurs biotopes de reproduction. Quelques cas de dérive altitudinale ont été observés

chez montana.

Ethologie: Les deux sexes volent activement et sont occasionnellement pris par les pièges lumineux. Comme chez excisa, les qq montrent une activité nocturne bien plus intense que les ♂♂. Captures diurnes 58 ♂♂, 30 qq ($R\delta/q=1,93$); captures nocturnes 2 ♂♂, 39 qq ($R\delta/q=0,05$).

Distribution: En Suisse, T. montana occupe l'ensemble de la région alpine. Sa répartition européenne comprend les principaux massifs montagneux: Pyrénées, Alpes, Carpates et Grande-Bretagne. La sous-espèce verbernae la remplace en Scandinavie.

87. *Tipula (Vestiplex) nubeculosa* Meigen, 1804

Tipula nubeculosa Meigen, 1804

Tipula rubripes Schummel, 1833

Tipula pseudoscripta Pierre, 1921

Tipula (Vestiplex) nubeculosa Meigen -Mannheims, 1959:117-8, clé; 122-4, des., hyp., ovi.

Commune et largement distribuée, 410-1200 m

Phénologie: De mi-mai à fin août; maximum au début de juin; cette période de vol est plus longue et plus tardive que celle de T. hortorum, espèce très voisine de nubeculosa.

Ecologie: Au contraire de T. hortorum, nubeculosa domine à l'étage montagnard au-dessus duquel elle est rare. Elle recherche par conséquent des conditions thermiques plus fraîches. C'est une espèce forestière, souvent associée aux résineux, dont les exigences écologiques semblent assez larges. Selon Theowald (1967), les larves vivent dans les sols humides et la litière des conifères.

Ethologie: De même que chez hortorum, les qq sont nettement moins actives que les ♂♂ ($R\delta/q=4,44$) en raison de leurs ailes un peu réduites. Toutefois, les qq sont la nuit relativement plus rares que les ♂♂. Captures diurnes, 70 ♂♂, 10qq ($R\delta/q=7$; captures nocturnes 40♂♂, 15qq ($R\delta/q=2,67$). De manière générale, l'origine de la réduction des ailes chez les qq de Vestiplex a été discutée par Hemmingsen et Jensen (1960) qui l'associent au comportement d'oviposition profonde.

Distribution: Comme hortorum, nubeculosa est répartie presque dans toute la Suisse; elle est comparativement plus rare dans le Valais et au Tessin et plus abondante dans le Jura et sur le Plateau. En Europe, sa répartition très large est identique à celle de hortorum, mais un peu plus étendue dans le nord de la Scandinavie, ce qui se comprend par son caractère moins thermophile.

88. *Tipula (Vestiplex) pallidicosta* Pierre, 1924

Tipula pallidicosta Pierre, 1924

Tipula vicina Lackschewitz, 1936

Tipula (Vestiplex) pallidicosta Pierre -Mannheims, 1953:117-8, clé; 121-2, des., ovi.

Très commune et assez largement distribuée (Jura-Alpes), 500-2472m

Phénologie: La longue période de vol observée de début juin à mi octobre contredit les données de Mannheims et Pechlaner (1963) ou celles de

Mannheims (1953) comprises entre juin et mi-août. L'allongement noté en Suisse provient d'un certain nombre de captures tardives en plaine formant un pic secondaire dès mi-septembre. Curieusement, aucune capture de pallidicosta n'a été effectuée dans la même région durant la période d'abondance maximale, au début d'août. Cela suggère que, dans ce cas, il ne s'agirait pas de dérive altitudinale mais d'un développement in situ, dont il reste cependant encore à expliquer les émergences plus tardives qu'en altitude.

Ecologie: De toutes les espèces montagnardes de Vestiplex, pallidicosta est la plus thermophile. Présente jusque dans les milieux les plus froids, elle trouve son optimum dans les zones à climat très rude situées à l'étage subalpin. Son abondance est un peu inférieure dans le montagnard et dans l'alpin. On la rencontre dans les forêts de conifères, mais surtout juste à la limite supérieure de la forêt, dans les milieux à arbrisseaux nains ou les premiers pâturages.

Ethologie: Les $\sigma\sigma$ de pallidicosta sont toujours plus rares que les $\delta\delta$ dans nos captures à vue, comme au piège lumineux. Cependant, leur activité nocturne semble relativement plus importantes: captures diurnes, 51 $\delta\delta$, 23 $\sigma\sigma$ ($R\delta/q=2,22$); captures nocturnes, 63 $\delta\delta$, 53 $\sigma\sigma$ ($R\delta/q=1,19$).

Distribution: La tendance plus thermophile de pallidicosta au sein des espèces montagnardes de Vestiplex lui permet d'occuper en Suisse le Jura, en plus de l'ensemble de la chaîne alpine. Sa répartition générale s'étend des Pyrénées au Caucase (Alpes, Carpates, Apennin; Corse, Sardaigne, Balkans), et du milieu au nord de la Scandinavie.

89. *Tipula (Vestiplex) scripta* Meigen, 1830

Tipula scripta Meigen, 1830

Tipula (Vestiplex) scripta Meigen -Mannheims, 1953:117-22, clé, des., hyp., ovi.

Très commune et très largement distribuée, 270-2150 m

Phénologie: De début mai à mi-octobre; maximum à fin juillet.

Ecologie: T. scripta est l'espèce de Tipulidae la plus fortement capturée en Suisse. Elle est présente dans toutes les forêts et dans les haies. Elle n'est rare qu'à l'étage alpin et montre une très grande amplitude thermique.

Ethologie: Contrairement à ce qui est observé chez T. excisa, montana, nubeculosa, pallidicosta et strobliana, les $\delta\delta$ de scripta, toujours dominants, sont relativement plus actifs que les $\sigma\sigma$ durant la nuit. Captures diurnes 212 $\delta\delta$, 119 $\sigma\sigma$ ($R\delta/q=1,94$); captures nocturnes 1699 $\delta\delta$, 398 $\sigma\sigma$ ($R\delta/q=4,27$).

Distribution: T. scripta occupe toute la Suisse, et sa carte de distribution est une bonne illustration de l'effort de capture des Tipulidae. Sa répartition couvre toute l'Europe excepté la Corse et la Sardaigne, l'Espagne et la Sicile où elle est remplacée par des sous-espèces.

90. *Tipula (Vestiplex) strobliana* Mannheims, 1966

Tipula cinerea Strobl, 1894

Tipula (Vestiplex) strobliana Mannheims, 1966

Tipula (Vestiplex) cinerea Strobl -Theowald & Mannheims, 1962:365-7, des., hyp., ovi.

Très commune et assez largement distribuée (Alpes), 384-2500 m

Phénologie: De début juin à fin août, maximum à mi-juillet.

Ecologie: *T. strobliana* trouve son optimum à l'étage subalpin, dans les milieux à conditions thermiques froides; en plus, elle est fréquente dans l'alpin inférieur. Les taillis d'*Alnus viridis*, assez humides, ainsi que les landes à Rhododendrons caractérisent souvent son habitat. Localement (Zerneß Crastatscha) on peut la trouver à l'étage montagnard dans des forêts moussues, ombragées, poussant sur de gros éboullements.

Ethologie: Les deux sexes montrent des périodes d'activité bien séparées. Les ♂ sont principalement diurnes (à vue: 66 ♂♂, 49 ♀♀, $R\delta/q=1,31$); les ♀♀ surtout nocturnes (à la lumière: 25 ♂♂, 49 ♀♀, $R\delta/q=0,51$).

Distribution: La distribution de *strobliana* est limitée aux Alpes et, malgré sa tendance subalpine, l'espèce manque dans le Jura. Elle est remplacée par des sous-espèces dans les Pyrénées et les Carpates.

91. *Tipula (Lunatipula) adusta* Savtshenko, 1954

Tipula (Lunatipula) adusta Savtshenko -Theowald, 1973:322-3, des., hyp., ovi.

Très rare et très localisée (1620 m ?)

Phénologie: Une seule date de capture en Suisse, le 17.08.1953. Mannheims et Pechlaner (1963) signalent des captures dans les Alpes autrichiennes, le 17.08.1956 et le 24.09.1949. D'autres captures de juin sont signalées en Sibérie.

Ecologie: En Suisse, seuls 1 ♂ et 1 ♀ de *T. adusta* ont été capturés par Grosz à Zermatt, où son écologie est inconnue. Mannheims et Pechlaner signalent au Tirol deux lieux de captures: au Brenner (2400 m), c'est une meule de foin; à Hötting (1700 m), une falaise exposée au sud où des suintements d'eau permettent la croissance de quelques mousses et d'une végétation rase.

Ethologie: Inconnue

Distribution: *T. adusta* est une espèce sibérienne, connue uniquement en Europe de 3 localités alpines. Sa distribution s'étend à l'est jusqu'à Jakutsk, au sud jusqu'à la Mongolie et le Kazakhstan. Dans le sud de l'aire de distribution (Asie mineure, Mongolie), elle est remplacée par la sous-espèce *lucistriata* Mannheims & Savtshenko.

92. *Tipula (Lunatipula) affinis* Schummel, 1833

Tipula affinis Schummel, 1833

Tipula (Lunatipula) affinis Schummel -Mannheims, 1966:227-8, des., hyp.

Assez commune, mais très localisée, 390-910 m

Phénologie: De fin mai à début juillet. Un décalage phénologique affecte la population de Rothenturm située à 910 m d'altitude.

Ecologie: *T. affinis* a été capturée aux étages collinéen et montagnard, et seulement dans 3 localités. A Maschwanden, l'habitat est probablement constitué par le marais riverain de la Reuss; à Salez, l'espèce était commune le long d'un fossé drainant un bas-marais du fond de la vallée du Rhin; à Rothenturm, *affinis* était très fréquente, non pas

dans les tourbières, mais à proximité de la rivière, dans une mégaphorbiaie marécageuse parsemée de quelques buissons, et dans un pré très humide. Il s'agit, dans les 3 cas, d'habitats ouverts.

Ethologie: T. affinis n'a été capturée qu'au filet fauchoir. Son habitat se prête mal au piège lumineux en raison de la forte humidité nocturne qui y règne et qui limite l'activité des insectes. Les qq sont beaucoup moins actives que les ♂♂ ($R\delta/q=4,17$); les deux sexes sont assez peu rapides et se capturent facilement.

Distribution: En Suisse, la distribution de T. affinis est d'un type unique. Elle couvre en effet seulement le nord-est du pays sur le Plateau et la bordure nord des Alpes, mais elle est absente des régions continentales des Grisons et de l'Engadine. Cette distribution originale correspond, sur le plan général, aux dernières populations occidentales de T. affinis qui occupe l'Europe centrale, septentrionale (jusqu'au nord de la Scandinavie) et orientale (Ukraine). Theowald (comm.pers) la connaît de l'Altai et du Kazakstan. Il est très curieux, compte tenu d'une telle distribution, que affinis, en Suisse, ne soit associée ni aux tourbières, ni à des milieux d'affinité continentale. Son écologie semble sans rapport avec sa distribution!

93. Tipula (Lunatipula) alpina Loew, 1873

Tipula alpina Loew, 1873

Tipula brevispina Pierre, 1920

Tipula (Lunatipula) alpina Loew -Mannheims, 1967:262-3, des., hyp.

Assez commune et largement distribuée, 270-800 m

Phénologie: De début juin à fin août. L'émergence des ♂♂ est un peu en avance sur celle des qq, ce qui se traduit par une baisse progressive du sexe-ratio: en juin $R\delta/q=1,12$; en juillet $R\delta/q=0,47$; en août $R\delta/q=0,16$.

Ecologie: T. alpina porte particulièrement mal son nom. Elle est thermophile, presque uniquement liée au collinéen (dans les régions fraîches à assez torrides), et sa distribution n'est pas liée au domaine alpin. C'est une espèce forestière, liée aux feuillus, dans des milieux le plus souvent bien exposés au soleil. Dans la chênaie pubescente, des pins sont parfois associés à son milieu. Par contre, T. alpina évite le peuplement mixte de l'Abieti-fagetum, trop froid, ainsi que les forêts pures de conifères des vallées internes des Alpes, probablement trop sèches. Theowald (1967) mentionne la larve dans les sols forestiers humides et les bois morts.

Ethologie: T. alpina vole rapidement et n'est pas facile à capturer en forêt ou on la perd de vue facilement. Egalement abondantes que les ♂♂ de jour, les qq dominent largement la nuit ($R\delta/q=0,31$).

Distribution: T. alpina occupe toutes les régions chaudes, mais non continentales de Suisse où elle est particulièrement abondante au Tessin et au pied du Jura. En Europe, sa distribution s'étend de la Grande-Bretagne aux Carpates et du sud de la Scandinavie à la Calabre. Elle est inconnue en Espagne et dans les Balkans.

94. Tipula (Lunatipula) bezzii Mannheims & Theowald, 1959

Tipula (Lunatipula) bezzii Mannheims & Theowald -Mannheims, 1967-8:287-9, des., hyp., ovi.

Très rare et très localisée (Tessin), 340 m

Phénologie: La seule date de capture est le 6.6.1979; Mannheims (1967, 1968) cite bezzii en avril et mai.

Ecologie: L'habitat de l'unique ♂ capturé à Gandria, au bord du lac de Lugano, est situé sur le versant exposé au sud du Mte Brè. Cette localité, située à l'étage collinéen est particulièrement chaude et entourée de forêts de feuillus.

Ethologie: Inconnue; le ♂ est attiré par le piège lumineux.

Distribution: Distribution restreinte en Suisse (Tessin méridional) et en Europe. T. bezzii n'est en effet connue que d'Italie, plaine du Pô, et du sud de la France jusqu'à la frontière espagnole.

95. *Tipula* (*Lunatipula*) *brunneinervis* Pierre, 1921

Tipula fuscinervis Pierre, 1919 (praeocc.)

Tipula brunneinervis Pierre, 1921

Tipula fulvicolor Pierre, 1924

Tipula (*Lunatipula*) *brunneinervis* Pierre -Mannheims, 1967:263-5, des., hyp.

Commune mais localisée (Valais central), 461-1730 m

Phénologie: De début avril à fin août; maximum début juin.

Ecologie: T. brunneinervis domine largement à l'étage collinéen; quelques captures sont toutefois aussi notées au montagnard et au subalpin. Par son écologie brunneinervis occupe une place unique au sein des Tipulidae de Suisse. C'est la seule espèce dont la larve est capable de se développer dans les steppes valaisannes et dans des sols extrêmement secs, de type loess (R. Delarze, comm. pers.). Dans de tels habitats brunneinervis est même très fréquente et vole en fin d'après-midi, dès que la chaleur est moins écrasante. Les autres espèces de Tipulidae qui fréquentent les mêmes localités ne s'éloignent, au contraire, guère des buissons à l'ombre desquels leurs larves se développent. L'extrême sécheresse de l'habitat de brunneinervis provient de précipitations très faibles mais aussi de l'effet d'un vent presque continu.

Ethologie: T. brunneinervis est assez facile à capturer dans son habitat très ouvert et sur les rares buissons. Les deux sexes volent en nombres égaux et sont attirés par les pièges lumineux.

Distribution: En Suisse, T. brunneinervis est très rare hors du Valais central. Une localité dans le Chablais (Verschiez) en lisière d'une pinède sur gypse, constitue la limite occidentale de sa distribution. Meyer-Dür et Huguenin ont chacun capturé au siècle dernier un individu dans le canton de Berne (Burgdorf et Weissenburg), mais le recensement récent n'a pas permis de confirmer cette présence. Curieusement, brunneinervis manque aux Grisons et en Engadine. Sa distribution générale ponto-méditerranéenne, s'étend du nord de l'Espagne à la Palestine et à l'Asie mineure, et quelques localités reliques sont connues d'Europe centrale, de la région de Bonn et de Belgique. Le type de distribution de T. brunneinervis est presque identique à celui de la noctuelle Ammoconia senex H.G. cité par de Lattin (1963) en exemple d'une espèce thermophile, ponto-méditerranéenne présentant une aire relique dans la vallée du Rhin. Tout comme cette noctuelle, T. brunneinervis doit être considérée comme une relique post-glaciaire.

96. *Tipula (Lunatipula) bullata* Loew, 1873*Tipula bullata* Loew, 1873*Tipula (Lunatipula) bullata* Loew -Mannheims, 1967-8:286-9, des., hyp., ovi.**Assez commune et largement distribuée, 420-1790 m****Phénologie:** De début mai à fin août; maximum au début de juin.**Ecologie:** *T. bullata*, assez thermophile, domine à l'étage collinéen et n'atteint le subalpin que très localement (Il Fuorn). Selon Mannheims (1967), elle serait liée au hêtre. Nous avons aussi constaté une nette préférence pour cette essence, qui se traduit par une abondance relativement élevée de *bullata* au pied du Jura, sur le Plateau, dans le Bas-Valais jusqu'à la région de Martigny, et dans la vallée du Rhin jusqu'à Rhäzüns. Dans le Valais central et en Engadine, où le hêtre n'existe pas, *T. bullata* n'est localement pas rare dans des Aulnaies (Salgesch) ou même dans les pins entourant le laboratoire d'Il Fuorn au Parc national.**Ethologie:** Comme chez la plupart des espèces de *Lunatipula*, le vol de *bullata* est rapide et capricieux, rendant les captures difficiles. Les deux sexes sont régulièrement capturés par les pièges lumineux.**Distribution:** *T. bullata* est répartie dans presque toutes les régions chaudes de Suisse. Elle est rare dans les Vallées internes des Alpes en raison de son écologie et au versant sud des Alpes, pourtant très riche en hêtre, car elle s'y trouve à la limite méridionale de son aire de distribution. La répartition européenne de *bullata* couvre l'Europe centrale, des Pyrénées à l'Autriche et du Benelux à l'Allemagne moyenne. En Italie, elle n'est connue que des Alpes centrales et occidentales. Elle manque aux Balkans.**97. *Tipula (Lunatipula) circumdata* Siebke, 1863***Tipula circumdata* Siebke, 1863*Tipula (Lunatipula) circumdata* Siebke -Savtshenko, 1964:281, hyp.*Tipula (Lunatipula) circumdata* Siebke -Mannheims, 1968:300, ovi; 314-316, des.**Rare et localisée (Alpes), 1466-1900 m****Phénologie:** Période de vol courte et tardive de mi-août à fin septembre.**Ecologie:** *T. circumdata* n'est présente qu'aux étages montagnard et subalpin dans les localités dont le climat est d'assez rude à assez froid. Compte tenu des altitudes assez élevées, la pluviosité est faible. Son habitat est constitué par des forêts moussues de *Larix* ou de *Picea*, poussant le plus souvent sur des éboulements.**Ethologie:** Cette espèce n'a été capturée qu'à l'aide du filet fauchoir, seul utilisé dans ses habitats. *T. circumdata* est donc probablement assez sédentaire. Les mâles sont beaucoup plus visibles et actifs que les femelles (1 seule capturée pour 16 mâles). Ils s'élèvent peu au-dessus du sol et leur vol est moins puissant que celui des autres espèces de *Lunatipula*.**Distribution:** *T. circumdata* n'a été trouvée en Suisse que dans les régions froides et continentales du Valais, des Grisons et de l'Engadine. C'est une espèce boréo-alpine, qui occupe l'ensemble de la Scandinavie, les Alpes autrichiennes et italiennes.

98. *Tipula (Lunatipula) falcata* Riedel, 1913

Tipula falcata Riedel, 1913

Tipula (Lunatipula) falcata Riedel -Mannheims, 1967:273-5, des., hyp., ovi.

Assez commune mais très localisée (Tessin, Valais), 275-600 m

Phénologie: Période de vol printanière de début mai à fin juin. Les $\sigma\sigma$ montrent un net retard phénologique par rapport aux $\delta\delta$.

Ecologie: *T. falcata* est liée aux forêts très sèches (chênaies pubescentes) de l'étage collinéen, croissant sous des conditions thermiques chaudes ou assez torrides. Les précipitations (extrêmement faibles au Valais, extrêmement fortes au Tessin) sont probablement sans influence sur cette espèce.

Ethologie: Il n'est possible de capturer *T. falcata* au moyen du filet fauchoir que tôt le matin, alors que les adultes sont encore un peu engourdis par le froid de la nuit. Dès que le soleil réchauffe son habitat particulièrement exposé, *falcata* devient très farouche, extrêmement rapide et s'envole dans le haut des arbres où elle passe la journée inactive. La majorité des captures provient des pièges lumineux confirmant ainsi l'activité essentiellement nocturne de cette espèce.

Distribution: Le caractère strictement thermophile de *falcata* conditionne sa distribution dans les régions les plus chaudes de Suisse. Les captures aux Follaterres, dans la vallée du Rhône, sont les premières signalées dans les Vallées internes des Alpes. Celles du Tessin, principalement dans le Sotto Ceneri, s'accordent avec la distribution générale de *falcata*, endémique italienne, connue du pied des Alpes, jusqu'à la Sicile.

99. *Tipula (Lunatipula) fasciculata* Mannheims, 1966

Tipula fasciculata Riedel, 1913 (praeocc.)

Tipula (Lunatipula) fasciculata Mannheims, 1966:251-3, des., hyp.

Commune mais assez localisée, 500-2472 m

Phénologie: De début juillet à fin octobre; maximum dans la seconde quinzaine d'août.

Ecologie: Malgré la capture de plus de 300 individus de *T. fasciculata*, les exigences écologiques de cette espèce nous échappent! Les rares captures à vue ont toutes été pratiquées aux étages montagnard ou subalpin. Par contre, l'essentiel des captures provient des pièges lumineux situés à l'étage collinéen (175 individus capturés en 1 semaine à Fully!) ou situés en altitude (Mte Generoso ou Grand-St-Bernard). Il n'est pas possible d'attribuer *fasciculata* à un étage de végétation précis. Il peut s'agir soit d'une espèce de plaine, rendue par son activité uniquement nocturne, inaccessible à la chasse à vue et qui pratiquerait des déplacements ascensionnels, soit d'une espèce d'altitude qui se trouverait entraînée en plaine durant la nuit par des courants froids, soit d'une espèce à large amplitude écologique.

Ethologie: Si, de jour, les deux sexes semblent également actifs, seules des $\sigma\sigma$ ont été capturées au moyen des pièges lumineux à très haute altitude (Grand-St-Bernard, 8 $\sigma\sigma$), alors qu'une grande majorité de $\delta\delta$ ont été pris par ces pièges en plaine.

Distribution: Malgré le flou de l'écologie de *fasciculata*, sa distribution, en Suisse, est très typée puisqu'elle n'est présente qu'au Tessin, au

Valais et dans une localité du Chablais (Verschiez). Cette distribution, helvétique caractéristique pour une espèce méditerranéenne, s'accorde avec sa distribution générale qui englobe, en dehors des régions alpines italiennes et autrichiennes, la Péninsule italienne jusqu'aux Abruzzes et les Balkans, jusqu'à la Bulgarie.

100. *Tipula (Lunatipula) fascipennis* Meigen, 1818

Tipula fascipennis Meigen, 1818

Tipula (Lunatipula) fascipennis Meigen -Mannheims, 1966:222-4, des., hyp., ovi.

Commune et largement distribuée, 270-1400 m

Phénologie: De mi-mai à fin août; maximum au milieu de juillet.

Ecologie: *T. fascipennis* n'habite que les étages collinéen et montagnard, sous des climats assez variables allant de très chaud à rude. Elle évite totalement les régions à climat continental (Grisons, Engadine, Valais central), probablement en raison de la trop grande sécheresse des sols de ces parties de la Suisse. L'habitat de *fascipennis* est en effet généralement constitué par des forêts de feuillus humides, parfois aussi par des haies, des marais ou, plus rarement, des forêts thermophiles plus sèches mais dont les sols comportent un humus bien développé. Theowald (1967) signale les larves de cette espèce dans les sols forestiers humides et une fois dans une ancienne bouse de vache.

Ethologie: *T. fascipennis* pratique un vol moins fougueux que les autres espèces forestières de *Lunatipula*. Elle est, pour cette raison, capturée régulièrement lors de chasses à vue, bien que les deux sexes soient aussi abondamment récoltés au moyen des pièges lumineux. Le sexe-ratio diurne (1,4) indique une légère dominance des mâles sur les femelles; ces dernières dominent par contre nettement durant la nuit ($R\delta/q=0,54$).

Distribution: La répartition de *T. fascipennis*, en Suisse, occupe d'une part le Jura, le Plateau et la bordure nord des Alpes, d'autre part le Sotto Ceneri. Les populations tessinoises semblent fort isolées puisque, jusqu'ici, l'espèce est encore inconnue en Italie où elle est remplacée par *Tipula cervia* Mannheims & Theowald 1959 et *Tipula cervula* Mannheims & Theowald, 1959. Il est probable que les conditions climatiques insubriennes, humides, expliquent que *fascipennis* se maintienne dans cette région. Sa distribution européenne s'étend du nord de l'Espagne et de la Grande-Bretagne jusqu'à l'Ukraine et au sud de la Scandinavie.

101. *Tipula (Lunatipula) handschini* Mannheims, 1967

Tipula (Lunatipula) handschini Mannheims, 1967:284-5, des., hyp.

Très rare et très localisée (1 localité), 550 m

Phénologie: Un seul δ , capturé le 30.05.1936, aux Follaterres, près de Martigny.

Ecologie: Malgré des recherches intensives aux Follaterres, localité typique de *handschini*, aucun autre individu de cette espèce n'a été retrouvé. Les caractéristiques climatiques de cette localité sont une extrême sécheresse, un vent continu et une forte exposition au soleil. Le sol est un loess, couvert par une steppe et dans les endroits moins extrêmes, une chênaie pubescente. L'habitat exact de *handschini* est

par contre inconnu.

Ethologie: Inconnue

Distribution: A ce jour, seuls sont connus deux autres *♂* de handschini (Mannheims 1967): l'un provient des Basses-Alpes (Moustiers St-Marie), l'autre, du sud de l'Italie centrale (Vulture Groticelle). Il s'agit sans doute d'une espèce méditerranéenne, probablement d'origine italienne, dont la localité valaisanne est une station relique.

102. *Tipula* (*Lunatipula*) *helvola* Loew, 1873

Tipula helvola Loew, 1873

Tipula (*Lunatipula*) *helvola* Loew -Mannheims, 1967:267-8, des., hyp.

Très commune et largement distribuée, 270-832 m; 1 capture à 2000m

Phénologie: De début juin à fin septembre; maximum à la fin de juillet.

Ethologie: *T. helvola*, thermophile, a été capturée essentiellement à l'étage collinéen. Elle est très rare à l'étage montagnard et une unique capture à 2000 m (Macugnaga) à l'étage alpin reflète certainement un cas d'erratisme. C'est une espèce forestière, très fréquente aux lisières des forêts de feuillus mésophiles ou dans les forêts xérophiles bien exposées au soleil. Elle manque totalement dans les forêts de conifères et, par conséquent, dans les vallées internes des Alpes. Sa larve est encore inconnue.

Ethologie: De petite dimension, *T. helvola* pratique un vol beaucoup moins rapide et puissant que les autres espèces de Lunatipula. Les deux sexes sont très actifs la nuit et abondamment capturés par les pièges lumineux. Les mâles sont près de deux fois plus nombreux que les femelles dans nos captures.

Distribution: *T. helvola* occupe, en Suisse, toutes les régions chaudes mais non continentales: régions basses du Jura, Plateau, vallées à foehn du nord des Alpes ainsi que le Tessin. Sa répartition européenne s'étend du nord de l'Espagne et de la Grande-Bretagne à la Roumanie. *T. helvola* n'atteint pas la Scandinavie.

103. *Tipula* (*Lunatipula*) *laetabilis* Zetterstedt, 1838

Tipula dilatata Schummel, 1833 (praeocc.)

Tipula laetabilis Zetterstedt, 1838

Tipula nigroannulata Strobl, 1894

Tipula (*Lunatipula*) *amicorum* Mannheims & Theowald, 1959

Tipula (*Lunatipula*) *dilatata* Schummel -Mannheims, 1966:246-8, des., hyp., ovi.

Tipula (*Lunatipula*) *laetabilis* Zetterstedt -Theowald, 1980:515, sys.

Commune et largement distribuée, 324-1450 m

Phénologie: Abondance à peu près égale de mi-juin à fin septembre.

Ecologie: Egalement abondante aux étages collinéen et montagnard, *T. laetabilis* n'atteint pas le subalpin. Elle affronte des conditions thermiques assez variables, de rudes à très chaudes. Selon nos observations des adultes -la larve décrite, d'après un exemplaire, par Höchstetter (1962-3), est quasi inconnue- cette espèce est associée aux boisements de feuillus humides. Il peut s'agir de forêts riveraines de lacs ou d'étangs

(Ardez-Scuol, Aubonne, Finges, Oerlingen, etc.) de ruisseaux bordés de haies (Croix-de-Rozon, La Coudre) ou de secteurs peu acides d'une tourbière boisée (Cachot).

Ethologie: En raison de sa localisation dans les milieux humides, T. laetabilis a été capturée principalement lors de chasses à vue. Le sexe-ratio montre une légère dominance des ♂.

Distribution: T. laetabilis occupe l'ensemble des régions chaudes de la Suisse, mais elle semble rare au Tessin. Dans le Valais central, ainsi qu'en Engadine, régions continentales et sèches, elle est très fréquente, contrairement à d'autres espèces de Lunatipula, telles T. helvola ou T. fascipennis. Comme T. laetabilis recherche les milieux humides, cela semble, à première vue, paradoxal. Pourtant, cela s'explique bien par le fait que les forêts riveraines, habitées par laetabilis, sont largement réparties et ne forment des milieux guère différents dans les vallées internes ou dans le reste du pays. Au contraire, en dehors des milieux humides, les forêts climaciques de ces régions sont extrêmement différentes et, par conséquent, les biocénoses qui les accompagnent. La distribution générale de laetabilis (Theowald & Oosterbroek, 1983) s'étend de la Grande-Bretagne et de la moitié nord-est de la France à la mer Noire et aux Balkans, et du nord de l'Italie à la Scandinavie, excepté son extrême nord. Une aire disjointe est connue en Asie centrale.

104. Tipula (Lunatipula) limitata Schummel, 1833

Tipula limitata Schummel 1833

Tipula (Lunatipula) limitata Schummel -Theowald, 1973:327, des.; 330, hyp., ovi

Commune et assez largement distribuée; 465-2000 m

Phénologie: De mi-juin à mi-octobre; maximum au début d'août.

Ecologie: Contrairement à la majorité des espèces de Lunatipula, T. limitata est peu thermophile. Elle domine à l'étage montagnard, et son abondance dans nos captures est environ égale au collinéen et au subalpin. Elle n'atteint juste pas l'alpin. Son centre de gravité thermique se situe dans les régions fraîches, mais elle a été observée depuis des localités froides à d'autres assez torrides. Sur le Plateau, T. limitata n'habite que des milieux forestiers humides, assez froids et sombres (Chalet-à-Gobet, Laupen, Ballens). Au pied des montagnes, de tels milieux se retrouvent aussi (Vallorbe) ainsi que d'autres, nettement plus chauds et plus secs où les captures semblent plutôt traduire des apports des régions froides (Neuchâtel, Fully, Branson). En montagne, T. limitata est commune dans la plupart des forêts et de préférence dans les milieux assez humides. On peut aussi la trouver dans des milieux plus ouverts telles les mégaphorbiées parsemées de pins au sommet du Mt Tendre.

Ethologie: T. limitata a été capturée surtout au filet fauchoir, mais les deux sexes sont aussi régulièrement pris par les pièges lumineux. Les ♀♀ semblent plus actives que les ♂♂, de jour comme de nuit.

Distribution: La répartition de limitata en Suisse couvre principalement les régions de montagne (Alpes et Jura). Son absence du Tessin provient probablement d'un manque de prospection, car cette espèce est connue d'Italie du nord. En plaine, loin du pied des montagnes, elle est rare et localisée. Sa distribution s'étend du Benelux aux Balkans et au nord de la Scandinavie.

105. *Tipula (Lunatipula) livida* Van der Wulp, 1858

Tipula livida Van der Wulp, 1858

Tipula (Lunatipula) livida Van der Wulp -Mannheims, 1968:295-6, des., ovi; 290, hyp.

Très commune et largement distribuée, 203-1550 m

Phénologie: De mi-mai à fin septembre; maximum à fin juin.

Ecologie: Extrêmement thermophile, *T. livida* ne dépasse pas l'étage montagnard où elle est déjà rare et elle supporte sans difficulté la sécheresse des régions continentales. *T. livida* est particulièrement abondante aux lisières thermophiles des forêts sèches, qu'elles soient de feuillus, au pied du Jura, ou de résineux dans le Valais central. Elle est souvent présente aussi dans des forêts riveraines, plus sombres, mais alors toujours situées dans des régions particulièrement chaudes (Marin). Au contraire, elle est extrêmement rare, voire inexistante, dans les hêtraies du Plateau. Cette espèce n'est pas exclusivement forestière puisqu'elle occupe aussi les haies des coteaux secs d'Engadine, des Grisons et du Valais central. Selon Theowald (1967), sa larve caractéristique peut se développer dans le bois, la litière ou sous la mousse.

Ethologie: *T. livida* a été capturée en nombres égaux par la chasse à vue ou les pièges lumineux. Le sexe-ratio de 1,6 indique une dominance des ♂ sur les ♀, probablement moins actives, de jour comme de nuit.

Distribution: *T. livida* occupe en Suisse presque toutes les régions les plus chaudes. Elle est connue du sud de l'Italie au sud de la Scandinavie et du nord de l'Espagne et de la Grande-Bretagne jusqu'à l'Ukraine. Deux sous-espèces sont connues, l'une en Espagne, l'autre en Corse et en Sardaigne.

106. *Tipula (Lunatipula) longidens* Strobl, 1909

Tipula longidens Strobl, 1909

Tipula (Lunatipula) longidens Strobl -Mannheims, 1967:274-5, des., hyp., ovi.

Rare et très localisée (pied du Jura), 450-650 m

Phénologie: Période de vol extrêmement courte dans la première quinzaine du mois de juin.

Ecologie: L'ensemble de nos captures, réparties en 6 occurrences, provient du pied du Jura, au bord du lac de Neuchâtel. Toutes les localités sont situées à l'étage collinéen, soumises à des températures assez élevées (douces à assez chaudes) et à des précipitations assez faibles (un peu plus de 80 cm). Dans tous les cas, l'habitat de *longidens* est formé par une chênaie pubescente bordée de prairies sèches (*xero* ou *mesobromion*).

Ethologie: Peu de piégeages lumineux ayant été pratiqués dans ces secteurs, c'est principalement la chasse à vue qui a permis la capture de *longidens*. Les deux sexes ont un vol extrêmement fougueux et rapide, sont très difficiles à saisir et disparaissent rapidement dans leur habitat très touffu. Toutefois, les ♀ sont un peu moins vives que les ♂ et passent plus de temps au sol. Cela explique leurs présences nettement plus nombreuses dans nos captures ($R\sigma/q=0,2$)

Distribution: La localisation de *longidens* en Suisse au pied du Jura seulement, et son absence au Valais central et au Tessin, pourrait sem-

bler résulter du hasard des récoltes. La répartition européenne de cette espèce suggère cependant qu'il s'agit là d'une distribution naturelle. En effet, *T. longidens* possède son centre de gravité en Espagne, d'où elle s'étend à travers le sud-ouest de la France jusqu'à la Belgique (Warveille, dans le sud des Ardennes) et à Francfort/Oder en DDR (Theowald & Oosterbroek, 1981). Ces dernières populations, ainsi que celles de Suisse, peuvent être interprétées comme des reliques thermophiles post-glaciaires, et la tendance atlantique de cette espèce explique son absence du Valais central.

107. *Tipula (Lunatipula) lunata* L., 1758

Tipula lunata L., 1758

Tipula ochracea Meigen, 1804

Tipula (Lunatipula) polypogon Alexander, 1933

Tipula (Lunatipula) lunata L. -Mannheims, 1963: 138, hyp., ovi; 143-4, des.

Très commune et très largement distribuée, 203-1800 m

Phénologie: De début mai à mi-septembre; maximum à mi-juin. La courbe de vol de *lunata* est caractérisée par un très fort décalage phénologique entre les sexes. Au mois de mai, les ♂♂ sont près de 10 fois plus abondants que les ♀♀; 2-3 fois plus abondants en juin, environ aussi nombreux dans la première quinzaine de juillet et deux fois moins nombreux dans la seconde quinzaine de ce mois.

Ecologie: *T. lunata* domine à l'étage collinéen et ne dépasse pas le subalpin où elle est rare. C'est une espèce très abondante qui occupe de préférence les milieux assez ouverts, ensoleillés et souvent nitrophiles: mégaphorbiées, talus des bords de chemin, haies de toutes sortes, et parfois aussi les bois humides ou secs. On la rencontre aussi au bord des ruisseaux et des rivières, ainsi que dans les vieux jardins.

Ethologie: *T. lunata* a probablement une importante activité diurne, comme l'indique la proportion importante des individus capturés lors de chasses à vue, que la localisation des pièges lumineux n'est pas susceptible d'expliquer. De jour, les mâles sont plus actifs que les femelles ($R\delta/q=3,08$). Inversement, la nuit les ♀♀ dominent ($R\delta/q=0,63$).

Distribution: *T. lunata* occupe toutes les régions de plaine ou de moyenne altitude en Suisse. Sa distribution européenne, très vaste, s'étend du nord de l'Espagne à l'Ukraine et du sud de l'Italie au milieu de la Scandinavie. Elle est remplacée par des taxa voisins en Espagne et en Afrique du nord.

108. *Tipula (Lunatipula) magnicauda* Strobl, 1894

Tipula magnicauda Strobl, 1894

Tipula (Lunatipula) magnicauda Strobl -Mannheims, 1967:271-2, des., hyp.; 275, ovi.

Très commune mais assez localisée, 340-1673 m (1 localité au dessus de 1140 m)

Phénologie: De début mai à fin septembre; maximum dès le début de juin.

Ecologie: *T. magnicauda* est très thermophile et ne dépasse guère l'étage

collinéen. C'est une espèce liée assez étroitement aux forêts sèches et riches en Pinus croissant sur des sols filtrants. Son habitat est souvent très ensoleillé.

Ethologie: T. magnicauda est extrêmement rapide et difficile à capturer lors des chasses à vue. Il n'est alors possible de l'attraper que tôt le matin, lorsque les individus sont au sol et encore engourdis par la fraîcheur de la nuit. Pour cette raison, l'essentiel des captures provient des pièges lumineux où les qq sont plus de 2 fois plus abondantes que les ♂♂.

Distribution: A l'intérieur des régions chaudes de la Suisse, T. magnicauda montre une abondance très variable selon les localités. Gandria est la seule localité du Tessin où elle soit commune; la région de Schaffhouse, la seule du Jura avec le Bois de Chênes. Dans les régions continentales, elle est très abondante au Valais central, mais semble extrêmement rare ou absente aux Grisons et en Engadine. C'est une espèce à distribution assez restreinte, limitée aux montagnes de l'Europe moyenne et qui manque à la fois à l'Espagne, à l'Italie péninsulaire et aux Balkans.

109. Tipula (Lunatipula) peliostigma Schummel, 1833

Tipula peliostigma Schummel, 1833

Tipula (Lunatipula) peliostigma Schummel -Mannheims, 1968:202-4, des., hyp.

Commune et assez largement distribuée, 270-800 m

Phénologie: De début juin à fin août; très fort retard phénologique des qq par rapport aux ♂♂, qui se traduit par un sexe-ratio voisin de 7 au début de juin et de 0,20 dans la seconde quinzaine d'août.

Ecologie: T. peliostigma, très thermophile, est la plus abondante dans les localités très chaudes, et atteint à peine l'étage montagnard. Elle se cantonne dans les régions les plus sèches de Suisse. Son habitat, souvent semi-ouvert, est formé de haies, de lisières, de la végétation rudérale bordant les vignes, ou de l'ourlet thermophile des garides du pied du Jura.

Ethologie: Les pièges lumineux et les chasses à vue ont permis un nombre équivalent de captures, ce qui indique une activité aussi bien diurne que nocturne. Cependant, l'activité des ♂♂ et des qq n'est pas synchrone. Les ♂♂ sont très nombreux de jour (54 ♂♂, 9 qq, R♂/q=6) alors que de nuit, les qq dominent (16 ♂♂, 39 qq, R♂/q=0,41).

Distribution: La distribution de peliostigma en Suisse occidentale fait clairement ressortir son caractère thermophile. Elle est en effet présente dans toutes les régions les plus chaudes: Bassin lémanique, vallée du Rhône (et vallée d'Aoste), lacs subjurassiens, régions bâloise et schaffhouseoise. Curieusement, aucune capture n'a été pratiquée dans la moitié orientale du pays, où il faut pourtant s'attendre à trouver cette espèce. La répartition générale de peliostigma s'étend de l'Espagne et de la Grande-Bretagne à l'Ukraine, y compris l'Italie et les Balkans.

110. Tipula (Lunatipula) pilicauda Pierre, 1921

Tipula pilicauda Pierre, 1921

Tipula (Lunatipula) pilicauda Pierre -Mannheims, 1965:181-2, des., hyp., ovi.

Très rare et très localisée (1 localité près de Gondo), 1180 m

Phénologie: En Suisse, 2 individus ont été capturés le 18.8.1980 par W. Geiger. Cette date paraît tardive par rapport à celles mentionnées par Mannheims (1965), qui signale les mois de juin et juillet comme période de vol.

Ecologie: La localité de Gondo est située sur le versant sud du col du Simplon, à l'étage montagnard, et les précipitations y sont assez importantes. En raison de la capture par attraction lumineuse, il n'est pas possible de décrire précisément l'habitat de pilicauda. Les environs du lieu de piégeage comprennent des prés de fauche, des haies et des forêts de Larix. Selon Mannheims, l'espèce serait liée aux habitats montagneux.

Ethologie: Les deux sexes sont attirés par la lumière et volent activement.

Distribution: L'unique lieu de capture de pilicauda en Suisse est particulièrement surprenant. Il s'accorde en effet très mal avec la distribution générale de cette espèce connue à ce jour uniquement d'Espagne (plus de 11 localités dans tout le pays) et du Massif Central français (Puy de Dôme), ce qui suppose soit le franchissement de l'arc alpin, soit son contournement par le sud. Il indique probablement que l'aire de distribution de pilicauda est plus vaste que celle envisagée jusqu'ici, et il faut s'attendre à la trouver dans d'autres massifs montagneux du sud-ouest de l'Europe.

111. *Tipula (Lunatipula) selene* Meigen, 1830

Tipula selene Meigen, 1830

Tipula (Lunatipula) selene Meigen -Mannheims, 1965:211-2, des., hyp.

Assez rare mais largement distribuée, 380-780 m

Phénologie: Présente assez régulièrement de mi-mai à fin août.

Ecologie: Nettement thermophile, T. selene occupe l'étage collinéen et rarement le montagnard. Elle semble indépendante des conditions de précipitations. Connues comme xylophages, les larves de cette espèce se développent, selon Höchstetter (1962-3), dans les troncs de Fagus et de Betula.

Ethologie: Les ♂♂ et les ♀♀ se trouvent régulièrement dans les pièges lumineux d'où provient la majorité des captures.

Distribution: Les captures de selene, à la fois largement distribuées et peu abondantes (Rind/occur=1,16), sont caractéristiques d'une espèce xylophage (voir les Ctenophorinae). Bien que selene manque encore dans plusieurs régions faunistiques (Grisons, Engadine, etc.), la carte de distribution suggère qu'elle occupe l'ensemble du pays. Une capture au Tessin indique sa présence au sud des Alpes et vraisemblablement au nord de l'Italie où elle est encore inconnue. Sa répartition générale s'étend du nord de l'Espagne et de la Grande-Bretagne à l'Ukraine et des Balkans à la moitié sud de la Scandinavie.

112. *Tipula (Lunatipula) truncata* Loew, 1873

Tipula truncata Loew, 1873

Tipula (Lunatipula) truncata Loew -Mannheims, 1966:234-5, des., hyp.

Très rare et très localisée (pied du Jura), 500 m

Phénologie: Une seule capture, le 9.7.1978. La période de vol mentionnée par Mannheims (1966) va de fin mai à début juillet.

Ecologie: L'unique localité suisse de truncata, la Chassagne d'Onnens, est une des zones les plus sèches du pied du Jura. La végétation est constituée essentiellement par un xerobromion dans les endroits où les dalles calcaires sont parallèles à la pente. En bordure de cette zone, sur sol plus épais, croissent des chênes et des haies thermophiles. C'est dans ces dernières qu'un seul exemplaire de truncata a été capturé au moyen du filet fauchoir, malgré la recherche immédiate d'autres individus.

Ethologie: Comme la plupart des autres espèces de Lunatipula, T. truncata est extrêmement rapide et difficile à capturer.

Distribution: L'unique population de truncata en Suisse doit être interprétée comme une relique thermophile post-glaciaire. Les localités les plus proches sont situées dans le midi de la France (Theowald, comm. pers.), tandis que le centre de gravité de l'espèce, inconnue dans la Péninsule italienne, se situe dans les Balkans. Selon Mannheims (1966), T. truncata est connue en plus dans la région de Trieste, en Basse-Autriche, ainsi qu'en Afrique du nord (Tunis). Theowald & Oosterbroek (1980) ne mentionnent cependant plus cette dernière région.

113. Tipula (Lunatipula) vernalis Meigen, 1804

Tipula vernalis Meigen, 1804

Tipula lineola Meigen, 1818

Tipula breviterebrata Macquart, 1826

Tipula (Lunatipula) vernalis Meigen -Mannheims, 1966:228-9, des., hyp.

Très commune et largement distribuée, 200-1923 m (3 localités seulement au-dessus de 1100 m)

Phénologie: De début mai à mi-août; maximum dès la mi-mai. T. vernalis montre, d'une part, un retard phénologique des ♀♀ par rapport aux ♂♂; d'autre part, un décalage phénologique altitudinal. Les quelques captures en juillet et août proviennent toutes des localités assez froides et élevées du Jura ou des Préalpes (Le Cachot, Chasseral, Rothenturm).

Ecologie: Contrairement à la majorité des espèces de Lunatipula, vernalis habite les milieux ouverts: prairies, pâturages ou champs cultivés. Elle domine à l'étage collinéen et ne dépasse pas le subalpin où elle est très rare. T. vernalis semble très sensible aux conditions de pluviosité. Elle est presque totalement exclue des régions continentales et sèches (vallées internes des Alpes). Au contraire, elle est extrêmement abondante dans les prairies du versant occidental du Jura (Delémont).

Ethologie: T. vernalis, dont le sexe-ratio est équilibré de jour, est relativement mal capturée par les pièges lumineux, et les ♀♀ y sont beaucoup moins abondantes que les ♂♂. Cela s'explique par le poids assez élevé des premières avant la ponte, ainsi que par leurs ailes assez courtes. D'autre part, cette espèce, assez printanière, montre une forte activité diurne et probablement une faible activité nocturne à une période où les nuits sont encore fraîches et humides.

Distribution: Analogue à celle de T. varipennis, T. paludosa, T. fascipennis ou N. appendiculata qui occupent les mêmes milieux, la distribution de vernalis est marquée par une abondance décroissante, du Jura vers

les Alpes et une absence dans les vallées internes. Au Tessin, elle est rare et très localisée. Une telle répartition illustre bien l'importance déterminante des précipitations pour les espèces des prairies, alors que pour celles des milieux humides ou forestiers la tolérance est souvent plus grande.

114. *Tipula (Lunatipula) xyrophora* Theischinger, 1977a

Tipula (Lunatipula) xyrophora Theischinger, 1977:34-5, des., hyp.

Très rare et très localisée (1 localité au Valais central), 500 m

Phénologie: Un seul ♂ capturé (27.8-2.9.1980) à Branson par M. Haechler de la Station agronomique fédérale de Changins.

Ecologie: L'unique capture de *xyrophora* provient d'un piège lumineux situé dans une vigne au-dessus du village de Branson, à proximité des steppes des Follaterres. Les caractéristiques climatiques de la localité, déjà définies à propos de *T. handschini*, sont une extrême sécheresse, une forte exposition au soleil et un vent quasi permanent. Les conditions écologiques particulières de ces premiers coteaux du Valais central suggèrent que la présence d'espèces telles *T. handschini* ou *T. xyrophora*, à cet endroit uniquement, ne tient pas du hasard, mais qu'elle reflète les strictes exigences de ces espèces méditerranéennes.

Ethologie: Le ♂ de *xyrophora* est attiré par la lumière.

Distribution: *T. xyrophora* a été décrite en 1977 seulement par G. Theischinger d'après 2 ♂♂ provenant l'un de Cuneo (Piémont), l'autre de Ste-Beaume dans les Alpes maritimes. L'individu de Branson est le troisième connu de cette espèce qu'Oosterbroek (comm.pers) vient de capturer à nouveau (1 ♂), en septembre 1983 à proximité d'Embrun (Alpes de Haute-Provence). *T. xyrophora* pourrait être une endémique des régions chaudes des Alpes occidentales.

115. *Tipula (Lindnerina) bistilata* Lundström, 1907

Tipula bistilata Lundström, 1907

Tipula (Lindnerina) bistilata Lundström -Theowald, 1973:334, des., hyp.; 33), hyp., ovi.

Rare et très localisée, 354-600 m

Phénologie: Période de vol très courte de mi-mai à mi juin.

Ecologie: En Suisse, l'écologie de *T. bistilata* semble extrêmement stricte. A Loderio et Rhâzuns, seules localités où nous avons observé *bistilata*, son habitat était formé par le lit sableux et bordé de buissons d'un grand fleuve alpin (Brenno et Rhin), à l'étage collinéen. La localité de Granges, mentionnée par Huguenin, était vraisemblablement analogue, mais dans le lit du Rhône. Tous ces points sont situés dans des régions particulièrement chaudes, mais soumises à des précipitations variables. Les quelques localités alpines signalées par Mannheims et Pechlaner (1963) au Tirol, au bord de l'Inn, rappellent les milieux décrits pour la Suisse.

Ethologie: En raison de son habitat très particulier, *T. bistilata* n'a été capturée qu'au filet fauchoir. Son vol est extrêmement rapide et lougueux et il est très difficile de saisir cette espèce assez farouche.

Distribution: Contrairement à ce que laisse supposer le caractère thermo-

phile de bistilata en Suisse, sa distribution s'étend principalement dans le nord de la région paléarctique. Theowald (1973) la signale d'Ecosse, de Suède, de Finlande, des Pays baltes et de l'URSS, jusqu'au nord de l'Oural et de la Sibérie, ainsi que d'Autriche et d'Ukraine. Mannheims et Pechlaner (1963) la qualifient même de boréo-alpine. Il est possible que le caractère arénophile de bistilata constitue le point commun entre ces diverses localités. Cependant, on ne peut aussi exclure que les populations alpines (voire ukrainiennes) ne soient adaptées à des conditions écologiques bien différentes de celles du nord de l'Europe dont la description exacte des biotopes serait très souhaitable.

116. *Tipula (Odonatisca) nodicornis* Meigen, 1818

Tipula juncea Meigen, 1818

Tipula nodicornis Meigen, 1818

Tipula (Odonatisca) nodicornis Meigen -Theowald, 1978:431-3, des., hyp., ovi.

Rare et assez localisée (sol sableux), 354-780 m

Phénologie: Présence irrégulière de mi-mai à fin août.

Ecologie: Indépendante des conditions de précipitations, T. nodicornis est assez thermophile et atteint difficilement l'étage montagnard. Cependant, les exigences écologiques de cette espèce pourraient influencer cette dernière observation. En effet, T. nodicornis est liée aux milieux sableux où la femelle enfouit profondément sa ponte. Or, en Suisse, de tels milieux sont généralement situés uniquement à basse altitude, dans le lit des fleuves alpins.

Ethologie: En raison de l'absence de pièges lumineux dans les bons habitats, T. nodicornis a été capturée presque uniquement à vue. Les femelles, dont l'abdomen est particulièrement long, sont assez peu rapides et assez faciles à saisir. Les deux sexes volent peu au-dessus du sol. Hemmingsen (1956) a étudié en détail l'oviposition profonde pratiquée par les qq de cette espèce.

Distribution: La localisation de nodicornis, principalement au fond des vallées alpines, et son absence dans le Jura (calcaire) s'expliquent clairement par sa recherche des milieux sableux. Cette recherche conditionne toute la distribution européenne, qui s'étend du nord de l'Espagne et de la Grande-Bretagne à l'Ukraine et jusqu'au nord de la Scandinavie et de la Russie. En Hollande, Theowald (1973) la signale par exemple comme ubiquiste dans les dunes, en dehors desquelles elle est très localisée.

117. *Tipula (Dendrotipula) flavolineata* Meigen, 1804

Tipula flavo-lineata Meigen, 1804

Tipula antennata Schummel, 1833

Tipula latevittata Schummel, 1833

Tipula (Dendrotipula) flavolineata Meigen -Theowald, 1978:429-31, des., hyp.

Assez commune et largement distribuée, 217-1500 m

Phénologie: De début mai à mi-juillet; maximum au début de juin.

Ecologie: T. flavolineata est une espèce xylophage dont les larves ont

été trouvées dans nombres de feuillus tels Acer, Alnus, Betula, Fagus, Quercus, Populus (Theowald, 1967). Les exigences climatiques qui font apparaître le caractère thermophile et hygrophile de flavolineata doivent être considérées avec prudence. Elles sont probablement le reflet direct des distributions des plantes hôtes remplacées par des résineux, à la fois dès l'étage subalpin et dans les vallées internes des Alpes.

Ethologie: T. flavolineata est une grande espèce assez peu rapide dont les ♂♂ dominant de jour (28 ♂♂, 20 ♀♀, $R\delta/q=1,4$) et les ♀♀ de nuit (13 ♂♂, 28 ♀♀, $R\delta/q=0,46$).

Distribution: En Suisse, T. flavolineata occupe vraisemblablement l'ensemble des régions chaudes à l'exception des zones à conifères des vallées internes des Alpes. Sa distribution générale est très étendue puisqu'elle va des Pyrénées et de la Grande-Bretagne au Caucase et, au nord, jusque dans la moitié méridionale de la Scandinavie.

118. Tipula (Emodotipula) saginata Bergroth, 1891

Tipula saginata Bergroth, 1891

Tipula (Emodotipula) saginata Bergroth -Theowald, 1980:509-11, des., hyp., ovi.

Assez rare et localisée (Alpes principalement), 460-1608 m

Phénologie: Présence assez régulière de début mai à fin août.

Ecologie: Connue de l'étage montagnard principalement et de quelques localités du collinéen, T. saginata montre une assez grande amplitude thermique (régions rudes à chaudes). L'habitat de cette espèce franchement aquatique est formé par les ruisseaux à cours rapides et souvent riches en cascades des régions montagneuses. Dans une seule localité du Plateau (Eclépens), T. saginata volait au bord d'une rivière de quelques mètres de large dont le sédiment est composé de sable ou de galets.

Ethologie: Bien qu'assez massive, T. saginata, nettement diurne, vole rapidement et ne s'éloigne guère de son habitat très restreint. C'est probablement pour cette double raison qu'elle est absente des pièges lumineux.

Distributions: La répartition de saginata en Suisse est principalement alpine. Une seule localité est connue du Plateau et aucune du Jura où le régime karstique des cours d'eau lui est probablement néfaste. La distribution générale du groupe saginata, dont Tjeder revise actuellement la systématique couvre la plus grande partie de l'Europe, des Pyrénées et du sud de l'Italie jusqu'au nord de la Scandinavie et jusqu'au Caucase. L'exemplaire original décrit par Bergroth (1891), envoyé par Huguenin, provenait de Weissenburg. On peut donc être assuré que les exemplaires de Suisse appartiennent bien à la forme type.

119. Nephrotoma aculeata (Loew, 1871)

Pachyrhina aculeata Loew, 1871

Nephrotoma aculeata atricauda Alexander, 1924

Nephrotoma aculeata (Loew) -Oosterbroek, 1978:61-8, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Très commune et largement distribuée, 200-1790 m

Phénologie: De mi-juin à mi-septembre; maximum à fin juillet. La courbe de vol en Suisse, en retard de 15 jours par rapport à celle présentée par Oosterbroek (1978), est pour le reste identique à celle-ci.

Ecologie: Dominant à l'étage collinéen, *T. aculeata* se raréfie rapidement dès le montagnard, et atteint difficilement le subalpin. Elle est indifférente aux conditions de précipitations. Les habitats de cette espèce sont extrêmement variés: forêts de feuillus, mixtes ou de résineux, pour autant qu'elles soient bien ensoleillées et riches en buissons, coteaux arides parsemés de haies, lits de rivières buissonnants et forêts riveraines. Un point commun à ces divers habitats est la présence d'un sol filtrant, caillouteux, graveleux ou sableux. Par contre, les sols lourds et profonds du Plateau lui conviennent assez mal.

Ethologie: Plus de 2/3 des captures effectuées par les pièges lumineux prouvent une intense activité nocturne et en particulier une grande mobilité des ♀♀, nettement plus actives que les ♂♂ (de jour $R\delta/q=0,86$; de nuit $R\delta/q=0,70$).

Distribution: Présente dans l'ensemble des régions chaudes de la Suisse, excepté le versant occidental du Jura, *aculeata* possède une très large distribution paléarctique qui s'étend, avec certaines discontinuités, des Pyrénées et des Îles britanniques jusqu'au Kamtchatka (Oosterbroek, 1978).

120. *Nephrotoma analis* (Schummel, 1833)

Tipula analis Schummel, 1833

Nephrotoma analis (Schummel) -Oosterbroek, 1979c:130-136, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Très commune et largement distribuée, 270-900 m

Phénologie: De mi-mai à fin août; maximum à fin juillet. La courbe de vol est identique à celle présentée par Oosterbroek, 1979c.

Ecologie: Ne dépassant guère l'étage collinéen, *N. analis* est nettement thermophile (régions très fraîches à très chaudes). Contrairement à *N. aculeata*, elle est particulièrement abondante dans les grandes plaines dont les sols sont marécageux et lourds. Ses habitats comprennent des marais boisés, des bords de rivières ou de lacs marécageux, des tourbières de plaine. Elle manque dans les forêts trop denses, ainsi que dans les coteaux secs et arides. Selon Oosterbroek (1979c), les larves se développent sous les feuilles pourries, dans les sols humides.

Ethologie: Capturée en nombres égaux par la chasse à vue et les pièges lumineux, *N. analis* montre un sexe-ratio de 1,02 dans le premier cas, et de 0,27 dans le second qui traduit une très grande activité des ♀♀ durant la nuit.

Distribution: Reflet de son écologie, la distribution de *N. analis* montre les populations les plus fortes sur le Plateau et dans les plaines du Tessin méridional. L'espèce est par contre très localisée dans les vallées internes des Alpes et associée strictement aux zones humides des fonds de vallées. Selon Oosterbroek (1979c), la distribution de *N. analis* est presque continue en Europe, des Pyrénées à la Roumanie et de la Grande-Bretagne à la Finlande. Un certain nombre d'aires disjointes sont connues au Caucase et en Asie centrale.

121. *Nephrotoma a. appendiculata* (Pierre, 1919)*Tipula maculata* Meigen, 1804 (praeocc.)*Tipula maculosa* Meigen, 1818 (praeocc.)*Pachyrhina appendiculata* Pierre, 1919*Nephrotoma a. appendiculata* (Pierre) -Oosterbroek, 1978:46-53, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Très commune et largement distribuée, 270-1600 m (rare dès 1000 m)

Phénologie: De début mai à mi-juillet; maximum à fin mai. De plus, deux captures très tardives ont été effectuées en août et à fin septembre. La période de vol principale est en accord avec les données de Oosterbroek, un peu plus précoce en avril. Les ♀♀ montrent un net retard phénologique par rapport aux ♂♂, comme le montre la chronologie des très nombreuses captures effectuées par une tente Malaise lumineuse à Delémont (Tab.III-1).

Tab. III-1. Mise en évidence du retard phénologique des ♀♀ de *Nephrotoma appendiculata* par rapport aux ♂♂, à Delémont en 1979.

Date moyenne de la capture	N♂♂	N♀♀
17.5	12	--
24.5	157	2
31.5	432	87
7.6	57	22
14.6	8	8
21.6	1	--
28.6	1	1

Il faut toutefois noter que ces résultats peuvent être interprétés par une augmentation de la mobilité des ♀♀ au cours de la saison. Avant la ponte, le grand poids de leur abdomen limite leur aptitude à voler. Celle-ci s'accroît régulièrement au fur et à mesure que l'abdomen s'allège d'une partie des oeufs.

Écologie: La plus abondante à l'étage collinéen, *N. appendiculata* atteint rarement le subalpin qu'elle ne dépasse pas. Elle est quasi absente des régions continentales qui sont trop sèches pour elle. Son habitat est formé par les prairies, les pâturages ou les champs cultivés. De même que *T. vernalis*, *T. varipennis* ou *T. paludosa*, *N. appendiculata* domine dans les pâturages du Jura et les régions humides du Plateau et se raréfie vers le versant nord des Préalpes qu'elle ne franchit pratiquement pas. Cette variation d'abondance met bien en évidence l'importance des précipitations pour une espèce liée exclusivement aux herbages.

Ethologie: Capturée en fréquence égale lors de chasses à vue et par les pièges lumineux, *N. appendiculata* est aussi bien diurne que nocturne. De jour le sexe-ratio est presque équilibré ($R\delta/q=1,25$), par contre, de nuit, il est de 2,96. Cette valeur exprime probablement plus la mauvaise aptitude au vol des femelles dont l'abdomen est lourd avant la ponte, que leur rythme d'activité.

Distribution: N. appendiculata occupe le Jura, le Plateau et le versant nord des Alpes. Elle manque dans les vallées internes ainsi qu'au Tessin où elle est remplacée par la sous-espèce pertenua. Sa répartition générale s'étend des Pyrénées et de la Grande-Bretagne, à travers l'Europe centrale et le sud de la Scandinavie jusqu'à l'Asie mineure et au Caucase (Oosterbroek, 1978).

122. Nephrotoma a. pertenua Oosterbroek, 1978

Nephrotoma appendiculata pertenua Oosterbroek, 1978:52-55, des., hyp.; 1979c:185-96, clé.

Commune mais très localisée (Tessin), 200-420 m

Phénologie: Brève période de vol de début mai à mi-juin; maximum dans la seconde quinzaine de mai. La courbe de vol en Suisse est relativement tardive par rapport à celle présentée par Oosterbroek (1978) qui débute dès le début de mars. Ce retard provient de la position septentrionale du Tessin dans l'aire de distribution de pertenua.

Ecologie: Exclusivement collinéenne et très thermophile, N. a. pertenua habite les prairies et les bords des haies. Ces milieux présentent en général des sols moins lourds et des herbages moins fournis que ceux observés pour N. a. appendiculata.

Ethologie: Contrairement à N. a. appendiculata, pertenua montre un sexe-ratio nocturne inférieur à 1 (57 ♂♂, 79 ♀♀, $R\sigma/q=0,79$), qui indique une dominance des ♀♀. Celles-ci sont probablement plus actives, sinon plus nombreuses, que chez la forme type rencontrée au nord des Alpes.

Distribution: Exclusivement cisalpine et localisée en Suisse dans le Sotto Ceneri principalement, N. a. pertenua occupe le Maroc, l'Espagne, la côte méditerranéenne française, l'ensemble de l'Italie, de la plaine du Pô à la Sicile, et l'île de Malte.

123. Nephrotoma austriaca (Mannheims & Theowald, 1959)

Pales austriaca Mannheims & Theowald, 1959

Nephrotoma austriaca (Mannheims & Theowald) -Oosterbroek, 1979b:186-9, des; 173, hyp.; 182, hyp.; 1979c:185-96, clé

Rare et assez localisée (Alpes), 550-1778 m

Phénologie: De début juin à fin août (du 28 mai au 10 septembre selon Oosterbroek, 1979b)

Ecologie: N. austriaca a été capturée en abondance égale aux étages collinéen et montagnard, et rarement au subalpin qu'elle ne dépasse pas. Elle montre une grande amplitude thermique, étant présente des régions froides à chaudes, mais domine nettement, par contre, dans les régions sèches des vallées internes des Alpes. Ses habitats, assez variés, sont le plus souvent des forêts riveraines, riches en sous-bois et poussant sur des sols graveleux. A Balmoos, il s'agit d'une tourbière partiellement boisée du versant nord des Alpes et à Zizers du pied des coteaux boisés de *Pinus*, à strate arbustive luxuriante, qui couvre le versant exposé à l'est de la vallée du Rhin. Mannheims et Pechlaner (1963) l'ont trouvée au Tirol dans un habitat encore différent: des pentes buissonnantes et marécageuses riches en Phragmites et Equisetum.

Ethologie: Les $\sigma\sigma$ de N. austriaca dominent légèrement dans nos captures, effectuées à vue dans un peu plus de 50% des cas.

Distribution: N. austriaca est limitée, en Suisse, à l'arc alpin. Oosterbroek (1979b) ne mentionne, dans le reste de l'Europe, que 11 localités réparties entre les Alpes et les Carpates ukrainiennes.

124. Nephrotoma cornicina (L., 1758)

Tipula cornicina L. 1758

Tipula flavomaculata De Geer, 1776

Tipula iridicolor Schummel, 1833

Tipula sannio Meigen, 1838

Nephrotoma cornicina (L.) -Oosterbroek, 1978:100-109, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Très commune et très largement distribuée, 270-1675 m

Phénologie: De mi-juin à mi-septembre; maximum à fin juillet.

Ecologie: Nettement collinéenne, N. cornicina ne dépasse guère l'étage montagnard où elle est relativement peu fréquente. Elle est insensible aux conditions de pluviosité. Si cornicina est peu fréquente dans les peuplements forestiers denses, elle habite par contre presque tous les milieux ouverts, avec une prédilection certaine pour les haies, les friches ou les lisières de forêt. On la rencontre aussi au bord des marais et des tourbières, mais seulement rarement dans les champs cultivés où il est peu probable qu'elle puisse causer des dégâts. Des attaques ont cependant été mentionnées sur betteraves, choux, et dans des pépinières d'épicéas, par divers auteurs (Oosterbroek, 1978).

Ethologie: Chez cornicina, le sexe-ratio indique, de jour comme de nuit, une légère dominance des femelles qui volent très bien et sont fort actives. Les pièges lumineux sont responsables de la majorité des captures. Un cas de déplacement altitudinal remarquable a été observé chez cette espèce. Il s'agit d'un σ , récolté à 2600 m d'altitude, mort sur un nêvé, qui met en évidence la capacité des espèces thermophiles à franchir des cols alpins et coloniser de nouvelles vallées.

Distribution: En Suisse, N. cornicina est absolument ubiquiste. Sa répartition générale est également très large puisqu'elle s'étend en continuité des Pyrénées et de la Grande-Bretagne jusqu'au lac Baïkal, puis de manière discontinue jusqu'aux îles Kouriles.

125. Nephrotoma crocata (L., 1758)

Tipula crocata L., 1758

Tipula flavofasciata De Geer, 1776

Tipula perpulcher Harris, 1776

Pales hartigi Mannheims, 1951

Nephrotoma crocata (L.) -Oosterbroek, 1979a:59-68, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Commune et largement distribuée, 196-1600 m

Phénologie: De début mai à fin septembre; forte abondance de mi-mai à mi-août. Cette période de vol est analogue à celle présentée par Oosterbroek (1979a) pour la Hollande. Selon cet auteur, la durée du développement larvaire, très variable, dépendrait des conditions climatiques.

Ecologie: *N. crocata* ne dépasse pas les étages collinéen et montagnard, et reste indifférente aux conditions de précipitations. Elle occupe des habitats semi-ouverts et bien ensoleillés, sur des sols très variés allant du sable à la tourbe. L'abondance de plantes nitrophiles rudérales (*Urtica*, *Galium aparine*) caractérise souvent son milieu situé en lisière de forêt et dans des haies bordant des cours d'eau ou des marais.

Ethologie: *N. crocata* ne craint pas la chaleur et vole souvent en plein jour. Cependant, la part prépondérante des captures à vue résulte aussi du caractère attractif de *crocata*, dont l'abdomen est annelé de jaune et de noir, pour des entomologistes ne s'intéressant pourtant pas particulièrement aux Tipulidae. De jour comme de nuit le sexe-ratio montre une dominance des ♀♀ ($R\delta/\varnothing$ diurne = 0,57; $R\delta/\varnothing$ nocturne = 0,68).

Distribution: Répandue probablement également dans toutes les régions chaudes de Suisse, *N. crocata* occupe de manière continue les régions comprises entre les Pyrénées, la moitié sud de la Grande-Bretagne, la Finlande et l'Ukraine. Plus à l'est, sa distribution discontinue s'étend jusqu'à l'est du lac Baïkal (Oosterbroek, 1979a). En Espagne et en Afrique du nord, elle est remplacée par *c. luteata*.

126. *Nephrotoma croceiventris lindneri* (Mannheims, 1951)

Tipula salicina Bouché, 1834 (praeocc.)

Pales lindneri Mannheims, 1951

Nephrotoma croceiventris lindneri (Mannheims) -Oosterbroek, 1979a:97-106, des., hyp., abd; 1979c:185-96, clé

Assez commune et largement distribuée, 250-1620 m

Phénologie: De début avril à fin juin; maximum au début de mai. Cette période de vol correspond parfaitement aux données d'Oosterbroek (1979a), excepté celle de Turquie orientale, plus tardive, où cet auteur suspecte une hybridation de *lindneri* avec *pratensis* L.

Ecologie: L'écologie de *c. lindneri* doit être analysée comparativement à celle de *N. pratensis* morphologiquement très proche. Toutes les deux présentent des répartitions identiques quant aux étages, aux régions thermiques et aux précipitations et même quant à leur distribution en Suisse. Elles dominent largement à l'étage collinéen et ne pénètrent que localement dans le montagnard; elles sont indifférentes aux conditions de pluviosité et montrent un assez large spectre thermique. L'habitat de *lindneri*, d'après nos propres captures, est formé par les abords marécageux de petits ruisseaux coulant dans des prés, des prairies temporairement inondées, des rivages d'étangs ou de rivières peu importantes. Ces observations s'apparentent à celles de Savtshenko (in Oosterbroek, 1979a), mieux qu'à celles de ce dernier en Hollande qui rattache *c. lindneri* comme *N. pratensis* aux milieux sableux. L'habitat de *N. pratensis* est beaucoup plus strict. Cette espèce n'est présente que dans des milieux possédant de grandes étendues sableuses où il est facile d'observer les ♀♀ en train de pondre. De tels milieux n'existent en Suisse qu'au bord des grands cours d'eau et dans certaines gravières. Toutes nos observations se rattachent à l'un ou l'autre de ces habitats, et rejoignent celles des divers auteurs mentionnés par Oosterbroek.

Ethologie: *N. c. lindneri*, a été capturée uniquement à l'aide des filets fauchoirs; les ♂♂ sont plus de 2 fois plus fréquents que les ♀♀.

Distribution: En Suisse, *N. c. lindneri* est connue du Plateau, du Tessin

et des vallées internes des Alpes où sa répartition est presque identique à celle de *N. pratensis*. L'absence des deux espèces dans le Jura s'explique par l'absence ou la rareté de cours d'eau favorables. La répartition générale de *c. lindneri*, assez discontinue, s'étend du centre de la France jusqu'au Caucase (Oosterbroek, 1978).

127. *Nephrotoma dorsalis* (Fabricius, 1781)

Tipula dorsalis Fabricius, 1871

Nephrotoma dorsalis (Fabricius) -Oosterbroek, 1979b:159-64, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Commune et largement distribuée, 200-1060 m

Phénologie: De début juin à fin août; maximum à fin juillet. Notre courbe de vol confirme celle d'Oosterbroek (1979b), établie pour le nord-ouest de l'Europe.

Ecologie: Distinctement collinéenne, et très rare à l'étage montagnard qu'elle ne dépasse pas. *N. dorsalis* est thermophile et présente principalement dans les régions assez douces à très torrides. Oosterbroek (1979b) décrit fort bien son habitat constitué par les clairières des forêts humides et la végétation buissonnante bordant les rivières ou les étangs. La grande majorité de nos captures en Suisse provient de forêts riveraines de plaine; une seule a été effectuée dans une tourbière préalpine boisée (Balmoos) et une autre dans une forêt marécageuse mixte des bois du Jorat (850 m).

Ethologie: Les captures de *dorsalis* ont été pratiquées avec un égal succès par les chasses à vue et les pièges lumineux. L'activité des ♂♂ est prépondérante de jour ($R\delta/q=1,34$); celle des ♀♀ la nuit ($R\delta/q=0,86$).

Distribution: Comme déjà mentionné à propos d'autres espèces liées aux forêts riveraines, *N. dorsalis* n'est paradoxalement pas dépendante des conditions de pluviosité. Elle est donc présente dans presque l'ensemble des régions chaudes de Suisse, excepté le Jura où les recherches étaient probablement insuffisantes. Sa présence en abondance au Tessin est intéressante car, jusqu'ici, les localités cisalpines étaient restées très rares. La distribution générale de *dorsalis*, fortement disjointe, comprend d'une part, le nord-ouest de l'Europe et, d'autre part, l'Asie orientale (Oosterbroek, 1979b).

128. *Nephrotoma euchroma* (Mik, 1874)

Pachyrhina aurantiaca Mik, 1866 (praeocc.)

Pachyrhina euchroma Mik, 1874

Nephrotoma euchroma (Mik) -Oosterbroek, 1979c:136-142, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Rare et localisée (sud des Alpes), 271-600 m

Phénologie: De début juillet à fin août. Cette période s'accorde parfaitement avec celle signalée par Oosterbroek (1979c).

Ecologie: Exclusivement collinéenne et très thermophile, *N. euchroma* a toujours été capturée à proximité de lieux humides, dans des localités bien ensoleillées. Ses habitats sont assez variés: prairies temporairement inondées du lit du Toce à Domodossola, abords de marais à Genestrerio et Vezia, ou prairies de fauche parcourues par des ruisseaux à Campoco-

logno. Selon Oosterbroek (1979c) euchroma vole dans les bois humides, ainsi que dans les broussailles, à proximité de l'eau.

Ethologie: Nos rares captures indiquent un sexe-ratio équilibré et une activité aussi bien diurne que nocturne.

Distribution: La répartition de N. euchroma en Suisse est caractéristique pour une espèce cisalpine: présence au Tessin et à Poschiavo seulement. Hors de la Péninsule italienne d'où elle est connue de la Sicile jusqu'au pied des Alpes, N. euchroma a été observée dans la vallée du Rhône, près de Lyon, et, selon Mannheims (1951) citant Pokorný, au Tirol où la localité exacte n'est pas connue. Theischinger (1978) la signale enfin dans la région de Linz.

129. *Nephrotoma flavescens* (L., 1758)

Tipula flavescens L., 1758

Tipula lineata Scopoli, 1763

Tipula histrio Fabricius, 1794

Nephrotoma flavescens (L.) -Oosterbroek, 1978:14-20, des., hyp; 1979c: 185-96, clé

Très commune et largement distribuée, 330-1900 m

Phénologie: De mi-mai à fin août; maximum à mi-juin. Un retard phénologique est observé dans les localités élevées.

Ecologie: L'abondance de N. flavescens décroît rapidement de l'étage collinéen au subalpin qu'elle ne dépasse pas. Sa préférence marquée pour les régions à précipitations moyennes s'explique par des causes multiples: la rareté dans les régions les plus sèches (vallées internes des Alpes) est d'origine écologique; celle observée au Tessin (très humide) est d'origine chorologique, flavescens étant absente de la Péninsule italienne. L'habitat de flavescens est toujours formé par des milieux ouverts, le plus souvent des prairies à humidité moyenne, parfois des friches ou des lisières de forêt. La sécheresse des prairies, comme facteur limitant pour cette espèce, est particulièrement bien mise en évidence par son abondance au Valais: en aval de Martigny (Bas-Valais), elle montre une distribution presque continue et des nombres d'individus élevés. Par contre, dans le Valais central, excepté deux captures, l'une à Fully (près de Martigny) l'autre à Naters (près de Brig), elle est totalement absente du fond de la vallée, alors que des petites populations ont été localisées en altitude où la pluviosité est plus forte (Aven, Crans, Grimentz, Reckingen).

Ethologie: Les $\sigma\sigma$ de N. flavescens quoique presque aussi nombreuses que les $\delta\delta$, d'après les chasses à vue ($R\delta/\sigma=6,75$), sont beaucoup plus rares dans les pièges lumineux ($R\delta/\sigma=0,75$). Cela provient de leur aptitude au vol assez limitée qui ne s'améliore que légèrement lorsque l'abdomen s'est allégé d'une partie de la ponte.

Distribution: Selon Theowald & Oosterbroek (1983) la distribution actuelle de N. flavescens, qui comprend l'ensemble de l'Espagne, les îles britanniques, l'Europe centrale et le sud de la Scandinavie, doit être interprétée comme la preuve d'un refuge glaciaire ibérique pour cette espèce. C'est dans cette perspective qu'il faut considérer aussi la distribution de flavescens en Suisse et en particulier sa grande rareté au Tessin qui annonce son absence complète en Italie, excepté dans la zone alpine. Il semble que cette espèce qui a légèrement débordé de l'arc alpin n'a pas étendu son aire de distribution vers le sud. Aucun

argument écologique n'explique l'incapacité de flavescens à coloniser la Péninsule italienne, ce qui conduit à prendre en considération des facteurs historiques: de son refuge espagnol et freinée par la traversée des Alpes (barrage écologique des vallées internes et barrage physique des cols alpins), elle n'aurait simplement pas eu le temps d'occuper l'Italie. Au contraire, en Europe centrale, une expansion sans obstacle a permis d'atteindre et la Finlande et l'Ukraine.

130. *Nephrotoma flavipalpis* (Meigen, 1830)

Tipula flavipalpis Meigen, 1830

Pachyrhina verticalis Becker, 1907

Pachyrhina scalaris var. *flavirostris* Strobl, 1909

Pachyrhina crinicauda Riedel, 1910

Pachyrhina bichroma Pierre, 1924

Nephrotoma flavipalpis (Meigen) -Oosterbroek, 1979c:153-59, des., hyp., ovi; 185-96, clé

Assez commune mais assez localisée, 217-660 m

Phénologie: De mi-mai à mi-septembre; maximum à fin juillet.

Ecologie: *N. flavipalpis*, qui ne dépasse guère l'étage collinéen, est particulièrement thermophile. C'est d'ailleurs ce facteur qui est indirectement responsable de sa présence uniquement dans les régions à précipitations moyennes (régions basses du Plateau) et dans les régions à précipitations très fortes (régions méridionales du Tessin). Son habitat est formé par divers types de végétations ouvertes ou semi-ouvertes: jardins, lisières thermophiles et rocailleuses, végétation rudérale des bords de vignes. Sa présence à St-Gall, au bord d'un ravin frais et humide boisé de hêtre, indique cependant la variabilité de ses biotopes. **Ethologie:** Le sexe-ratio de *flavipalpis* montre une faible dominance des ♀♀ dans nos captures dont l'essentiel provient des chasses à vue. L'espèce est cependant bien attirée par la lumière et pénètre fréquemment le soir dans les habitations (Vennes, Blonay, Neuchâtel).

Discussion: Excepté la localité de St-Gall, la distribution de *flavipalpis* est entièrement contenue dans les régions dont l'isotherme de janvier est supérieur à 0°. Cette distribution comprend le Bassin lémanique, la région des lacs subjurassiens ainsi que le Tessin méridional, mais non le Valais central, plus continental et froid en hiver. Sur le plan européen, *flavipalpis* évite également les régions continentales. Sa répartition s'étend de la moitié nord de l'Espagne aux Iles britanniques et au Danemark d'où elle rejoint la Suisse, la Péninsule italienne et quelques localités en Afrique du nord et dans l'ouest des Balkans. Pour Theowald & Oosterbroek (1983), cette distribution inhabituelle est issue de causes historiques: *N. flavipalpis* se serait réfugiée durant le Wurm en Espagne et en Italie d'où elle aurait recolonisé à la fois le nord de l'Europe occidentale et les Balkans.

131. *Nephrotoma guestfalica* (Westhoff, 1880)

Pachyrhina guestfalica Westhoff, 1880

Pachyrhina analis var. *escorialensis* Strobl, 1909

Nephrotoma guestfalica (Westhoff) -Oosterbroek, 1978:73-80, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Très rare et très localisée, 400-460 m

Phénologie: D'après les rares captures en Suisse (début juin et fin juillet), la phénologie de gustafalica ne peut être décrite. Selon Oosterbroek (1978), la période de vol s'étend de fin avril à fin août avec une abondance maximale entre fin mai et fin juillet.

Écologie: Strictement collinéenne et localisée dans des régions à précipitations moyennes, N. gustafalica n'a été observée qu'au bord de 3 cours d'eau de l'ouest de la Suisse romande (Allondon, Venoge, Areuse). Au bord de l'Areuse, 3 ♂ ont été capturés sur les empièvements moussus et ombragés qui bordent la rivière près de son embouchure.

Éthologie: La capture d'un individu par un piège lumineux indique que l'espèce est aussi attirée par la lumière.

Distribution: La tendance occidentale très marquée de gustafalica en Suisse coïncide avec une distribution générale centrée principalement sur l'Europe occidentale (Péninsule ibérique, sud de l'Angleterre, France, Allemagne, Danemark et extrémité méridionale de la Suède). A cette distribution s'ajoutent des localités éparées en Italie (+ Corse et Sardaigne), dans les Balkans et jusqu'en Asie mineure. Selon Theowald & Oosterbroek (1983), la distribution actuelle serait le résultat d'une colonisation postglaciaire à partir de deux refuges, l'un ibérique et l'autre italien. Il convient cependant de noter que, comme pour flavipalpis, gustafalica évite les régions continentales, aussi bien en Suisse que dans le reste de l'Europe et que, par conséquent, des exigences écologiques pourraient aussi éclairer sa distribution actuelle.

132. *Nephrotoma helvetica* (Mannheims & Theowald, 1959)

Pales helvetica Mannheims & Theowald, 1959

Nephrotoma helvetica (Mannheims & Theowald) -Oosterbroek, 1979b: 189-94, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Très rare et très localisée (Valais, Tessin), endémique, 354-730 m

Phénologie: Malgré le faible nombre de captures, la période de vol de N. helvetica est assez longue et ne présente pas de pic d'abondance (dates extrêmes 20 mai et 27 août).

Écologie: N. helvetica est une espèce thermophile, connue jusqu'ici uniquement de 3 localités du Valais central et d'une au Tessin. Toutes sont situées à l'étage collinéen, mais les précipitations y sont assez variables (très faibles à fortes). L'habitat de helvetica peut être décrit dans deux localités où nous connaissons précisément le lieu de capture: à Loderio, il est formé par un cône d'alluvions d'un affluent de la rivière principale. Dans ce cône, les graviers situés dans la partie amont, et exploités, sont remplacés vers l'aval par des sables et des limons où se forment de petits étangs et où s'est développée une forêt riveraine. C'est dans cette dernière, située près de la confluence des deux rivières, qu'un couple de helvetica a été capturé. Au Bois de Finges, deux habitats ont été identifiés: l'un est constitué par une forêt riveraine sur sable où Alnus incana et Salix dominent, l'autre est situé au fond de l'une des nombreuses dépressions marécageuses qui parsèment la pinède. Le sol y est graveleux et la végétation buissonnante extrêmement dense est impénétrable. Les localités de Mörel et de Brig suggèrent aussi, bien que les lieux de captures de helvetica n'y soient pas connus, des milieux riverains situés sur des sols alluviaux.

Ethologie: *N. helvetica*, dont le vol n'est pas particulièrement rapide, a été capturée aussi bien à vue qu'avec les pièges lumineux.

Distribution: Jusqu'ici, *N. helvetica* était considérée comme une relique thermophile endémique du Valais central (Oosterbroek, 1980). Or, il est inconcevable qu'une espèce clairement thermophile et liée à des milieux boisés ait pu séjourner dans la vallée du Rhône suisse durant les glaciations. La localité nouvelle de Loderio indique maintenant la possibilité d'un refuge cisalpin, beaucoup plus probable. On peut désormais s'attendre à trouver *helvetica* aussi dans d'autres localités des Alpes méridionales, restées encore assez mal étudiées, où les recherches devraient se porter sur les forêts riveraines des grandes rivières.

133. *Nephrotoma lamellata* (Riedel, 1910)

Pachyrhina lamellata Riedel, 1910

Nephrotoma lamellata (Riedel) -Oosterbroek, 1979c:148-53, des., hyp.; 132, 142, ovi; 185-96, clé

Très rare et assez localisée (Plateau, Vallées à foehn du nord des Alpes), 465-590 m

Phénologie: De début juin à fin juillet; cette période correspond aux données de Oosterbroek (1979c).

Ecologie: Nos données ne permettent guère d'améliorer la connaissance très lacunaire de l'écologie de *N. lamellata*. Les 4 localités connues en Suisse sont toutes situées dans des régions à températures assez douces de l'étage collinéen et soumises à des précipitations moyennes ou assez fortes. Les habitats sont cependant assez diversifiés: à Bousens, il s'agit de la lisière d'un bois humide bordant une prairie marécageuse; à Gersau, d'une forêt de *Pinus* particulièrement thermophile et bien exposée au soleil, parcourue par un petit ruisseau calcaire et coupée par une route bordée de mégaphorbiées; à Sempach, d'un jardin parsemé de grands arbres à proximité d'un rivage lacustre marécageux. Ces indications confirment des habitats assez variés (forêts humides mixtes et de feuillus, prés humides), rapportées par Oosterbroek.

Ethologie: Nos captures, où les ♂ sont très rares, proviennent en nombres égaux des pièges lumineux et de la chasse à vue.

Distribution: Les régions du Plateau et de la bordure nord des Alpes d'où *lamellata* est connue sont caractérisées par des conditions écologiques moyennes. Dans le reste de son aire de répartition, très vaste mais très discontinue, qui s'étend de l'ouest de la France jusqu'aux Kouriles, *N. lamellata* donne l'impression d'une espèce à répartition autrefois plus large et dont la fragmentation illustre sa raréfaction plus que son adaptation à des conditions écologiques précises.

134. *Nephrotoma lunulicornis* (Schummel, 1833)

Tipula lunulicornis Schummel, 1833

Tipula picta Meigen, 1838

Nephrotoma lunulicornis (Schummel) -Oosterbroek, 1979b:173-79, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Commune et largement distribuée, 200-1250 m

Phénologie: La courbe de vol de *lunulicornis*, espèce printanière, est

caractérisée par des émergences simultanées et une abondance maximale dès la mi-mai. Les populations sont encore nombreuses jusqu'à la fin juin, après quoi elles s'amenuisent rapidement pour s'éteindre dès le début d'août.

Ecologie: Thermophile et principalement collinéenne (elle est très rare à l'étage montagnard), *N. lunulicornis* est strictement liée aux forêts humides de plaine: forêts riveraines bordant les lacs et les rivières sur sol alluviaux ou tourbeux.

Ethologie: La plupart des captures ont été effectuées à vue. Les deux sexes pénètrent en nombre équivalent dans les pièges lumineux, qui n'ont pas été installés de manière permanente dans les habitats de cette espèce.

Distribution: *N. lunulicornis* occupe l'ensemble des régions chaudes de Suisse, ainsi qu'une grande partie de l'Europe occidentale. Elle manque cependant dans tout le sud-ouest de la France excepté les Pyrénées et dans la Péninsule italienne où une seule localité est connue (Novara). Nos très nombreuses captures au Tessin indiquent cependant qu'elle doit y être plus fréquente que noté jusqu'ici, au moins dans la plaine du Pô. En Asie centrale, les localités sont rares et sa répartition discontinue.

135. *Nephrotoma pratensis* (L., 1758)

Tipula pratensis L., 1758

Nephrotoma pratensis (L.) -Oosterbroek, 1979a:89-94, des., hyp.; 99, ovi; 1979c:185-96, clé

Assez commune et largement distribuée, 292-1350 m

Phénologie: De début avril à fin juin; maximum à fin mai. Cette courbe de vol montre un maximum un peu plus tardif que chez *N. c. lindneri*.

Ecologie: L'écologie de *N. pratensis* est discutée de pair avec celle de *N. c. lindneri* dont elle ne se différencie que par une affinité pour les milieux sableux.

Ethologie: *N. pratensis* est active de jour et n'a été capturée qu'à vue. Les ♂♂ sont un peu plus fréquents que les ♀♀.

Distribution: Identique à celle de *N. c. lindneri* en Suisse, la répartition générale de *pratensis* se caractérise par moins de discontinuités. Connue localement des Pyrénées et de la Péninsule italienne, *N. pratensis* occupe la moitié orientale de la France et se répartit jusqu'au nord de la Scandinavie, en Ukraine et au Caucase. Contrairement à *c. lindneri*, elle manque dans le sud des Balkans et en Asie mineure (Oosterbroek, 1979a).

136. *Nephrotoma quadrifaria* (Meigen, 1804)

Tipula quadrifaria Meigen, 1804

Tipula dentata Meigen, 1838

Pachyrhina fascipennis Zetterstedt, 1851

Nephrotoma quadrifaria (Meigen) -Oosterbroek, 1978:88-93, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Très commune et largement distribuée, 270-1250 m

Phénologie: De mi-mai à mi-septembre; maximum à fin juillet. Cette période de vol est un peu plus tardive que celle indiquée par Oosterbroek

(1978) dont les extrêmes sont début mai et début août.

Ecologie: *N. quadrifaria* occupe principalement l'étage collinéen et parfois le montagnard. Elle évite totalement les régions les plus sèches du pays situées dans les vallées internes des Alpes. Son habitat est formé par des peuplements forestiers assez divers (feuillus, forêts mixtes), d'humidité moyenne ou très humides (forêts riveraines). Parfois, elle est présente dans les haies bordant les cours d'eau ou les marais. Selon Oosterbroek (1978), les larves se développent dans les feuilles en décomposition ainsi que dans les sols humiques et humides. Il est curieux de noter que *quadrifaria* est absente des forêts riveraines du Valais central, des Grisons ainsi que celles de la Léventine au Tessin. Ceci s'explique, en partie, par la nature alluviale du sol de ces vallées mais aussi par la continentalité des deux premières régions.

Ethologie: Les captures diurnes de *quadrifaria* montrent une dominance des ♂♂ (161 ♂♂, 112 ♀♀, $R\delta/q=1,44$). Par contre, la nuit, ce rapport est inversé (109 ♂♂, 135 ♀♀, $R\delta/q=0,81$).

Distribution: La répartition de *quadrifaria*, en Suisse, couvre toutes les régions chaudes du Jura, du Plateau, des Préalpes et du Tessin. En Europe, sa distribution est caractérisée par une occupation de tous les territoires compris entre les Pyrénées, la Grande-Bretagne, le sud de la Suède, le sud de l'Italie et le Caucase. La limite orientale de cette aire de répartition, qui évite entièrement l'Asie centrale, est orientée selon un axe nord-ouest sud-est et perpendiculairement au gradient de continentalité. Ce paramètre semble donc jouer un rôle important dans la distribution de *quadrifaria*, aussi bien à l'échelle de la Suisse que sur un plan général.

137. *Nephrotoma quadristriata* (Schummel, 1833)

Tipula quadristriata Schummel, 1833

Pachyrhina schummeli Riedel, 1910

Nephrotoma duchazaudi Alexander, 1925

Nephrotoma quadristriata (Schummel) -Oosterbroek, 1979b:164-72, des., hyp.; 179, ovi; 1979c:185-96, clé

Très commune et largement distribuée, 200-1300 m

Phénologie: Période de vol très longue, de mi-mai à mi-octobre; maximum dès la mi-août.

Ecologie: *N. quadristriata* ne dépasse guère l'étage collinéen d'où proviennent plus de 95% des captures. Elle a la particularité de présenter des populations très abondantes quoiqu'assez localisées d'où un rapport Rind/occur. (6,4) élevé. Ses milieux sont caractérisés par des sols légers, graveleux ou sableux, souvent situés à proximité de milieux humides. Pourtant, il n'est pas du tout certain que *quadristriata* recherche l'humidité: c'est, à notre avis, plutôt une exigence pédologique qui l'y associe. La végétation, très variable, est tantôt formée par des buissons ou des forêts claires, tantôt par des champs cultivés où les captures sont si nombreuses que l'on peut se demander si cette espèce n'occasionne pas parfois des dégâts aux cultures (Cadenazzo, Illarsaz).

Ethologie: Cette espèce est très fréquemment capturée par les pièges lumineux où, encore plus nettement que de jour, les ♀♀ dominent ($R\delta/q$ diurne=0,89; $R\delta/q$ nocturne=0,69).

Distribution: En Suisse, *N. quadristriata* est localisée principalement le long des lacs et des cours d'eau, avec une abondance particulière

dans les vallées internes des Alpes et au Tessin. Sa large distribution paléarctique est fragmentée entre l'ouest de la Grande-Bretagne et l'Asie centrale (Oosterbroek, 1979b).

138. *Nephrotoma scalaris* (Meigen, 1818)

Tipula scalaris Meigen, 1818

Tipula imperialis Meigen, 1818

Nephrotoma scalaris (Meigen) -Oosterbroek, 1979a:72-79, des., hyp., ovi; 1979c:185-96, clé

Assez rare et localisée (sud des Alpes), 200-583 m

Phénologie: De mi-mai à fin septembre. Selon Oosterbroek (1979a) *N. scalaris* montre plusieurs générations annuelles dans le sud de son aire de répartition (dont le Tessin) et une seule en Hollande, au Danemark et en Allemagne de l'Est.

Ecologie: Collinéenne, *N. scalaris* est tout à fait indépendante des conditions de précipitations (présente à la vallée d'Aoste, très sèche et au Tessin, très humide). D'après les captures par les pièges lumineux, son habitat est constitué de milieux ouverts tels des champs cultivés, ou des bords de marais à proximité de cultures.

Ethologie: Jamais capturée à vue, *N. scalaris* semble montrer une activité essentiellement nocturne.

Distribution: Contrairement à Huguenin (1888) qui signale *N. scalaris* près de Zurich (Katzensee), nous ne l'avons pas retrouvée au nord des Alpes, ni d'ailleurs d'exemplaire dans la collection Huguenin. *N. scalaris*, en Suisse, est connue uniquement du Tessin. Sa distribution, très fragmentée, est illustrée par Oosterbroek (1979a). Elle comprend une aire principale assez méridionale s'étendant de l'Italie au Caucase et quelques aires disjointes dans l'est de la Péninsule ibérique et le nord-ouest de l'Europe.

139. *Nephrotoma scurra* (Meigen, 1818)

Tipula scurra Meigen 1818

Tipula nodulosa Brullé, 1832

Nephrotoma microcera Alexander, 1921

Nephrotoma scurra (Meigen) -Oosterbroek, 1979b:180-86, des., hyp.; 1979c: 185-96, clé

Très commune et largement distribuée, 200-1650 m

Phénologie: De début juin à fin septembre; maximum dès mi-août. Cette phénologie correspond exactement à celle présentée par Oosterbroek.

Ecologie: *N. scurra* est essentiellement collinéenne, mais peut atteindre l'étage subalpin. Elle est indifférente aux conditions de précipitations. Comme *N. quadristriata*, elle est localisée dans les habitats à sol filtrant, graveleux ou sableux. La végétation, assez variable mais toujours assez ouverte et ensoleillée, comprend des lisières thermophiles, des buissons occupant le lit des rivières ou, dans la vallée du Rhône et au Tessin, la marge des terrains cultivés.

Ethologie: Oosterbroek (1979b) signale l'abondance équivalente des ♂♂ et des ♀♀ capturés de jour avec la tente Malaise de Townes (1972),

alors que dans les captures par les pièges lumineux, les $\sigma\sigma$ dominent largement. Nous pouvons confirmer cette observation, le sexe-ratio étant, dans nos captures, de 0,74 dans les captures lumineuses et de 0,99 dans les chasses à vue.

Distribution: N. scurra occupe toutes les régions chaudes de Suisse avec une abondance particulièrement grande au Tessin et au Valais. Sa distribution paléarctique est extrêmement large puisqu'elle s'étend sans discontinuité des Pyrénées et de la Grande-Bretagne jusqu'au Kamtchatka et au Japon.

140. *Nephrotoma submaculosa* Edwards, 1928

Nephrotoma submaculosa Edwards, 1928 -Oosterbroek, 1978:24-29, des., hyp., ovi; 1979c: 185-96, clé

Très rare et très localisée (vallée du Rhône), 375-470 m

Phénologie: Quelques captures réparties entre le 13 mai et le 18 juin indiquent en Suisse une période de vol courte et printannière. Selon Oosterbroek (1978), celle-ci est plus longue (mars à juillet).

Ecologie: N. submaculosa n'est présente qu'à l'étage collinéen dans une région à précipitations moyennes. Seuls deux habitats sont connus: à la Croix-de-Rozon il s'agit de cultures maraîchères situées à quelques mètres du ruisseau bordé de haies; à St-Maurice, du bord d'un cours d'eau canalisé dont les talus sont boisés. Aucune spécificité écologique n'explique la présence de submaculosa dans ces milieux uniquement. Selon Oosterbroek (1978), l'espèce est localisée dans les sols sableux (dunes) et elle cohabite souvent avec flavescens.

Ethologie: Un individu capturé au moyen du piège lumineux indique l'attrait de cette espèce vers la lumière.

Distribution: En Suisse, la répartition très limitée de submaculosa dans le bassin du Rhône (Genève, St-Maurice) indique une origine rhodanienne. Il est cependant difficile d'expliquer que submaculosa n'ait pas colonisé l'ensemble du Plateau, sinon par manque de temps. Selon Theowald & Oosterbroek (1983), la distribution de cette espèce, centrée sur l'ouest de l'Europe, résulte d'une extension postglaciaire à partir d'un refuge ibérique. L'entrée en Suisse, obturée par l'arc jurassien, semble avoir été retardée et concentrée le long du Rhône. Au contraire, les territoires sans obstacles majeurs de l'Europe centrale ont été plus rapidement colonisés.

141. *Nephrotoma tenuipes* (Riedel, 1910)

Pachyrhina tenuipes Riedel, 1910

Nephrotoma tenuipes (Riedel) -Oosterbroek, 1978:68-72; 1979c:185-96, clé

Très commune et largement distribuée, 384-2050 m

Phénologie: Longue période de vol de début juin à fin octobre, caractérisée par une forte abondance de début juillet à fin août. La courbe de vol de cette espèce a la particularité de présenter un maximum d'abondance des $\sigma\sigma$ à fin juillet, alors que celui des $\sigma\sigma$ se situe à fin août.

Ecologie: L'abondance de N. tenuipes, dans nos captures principalement

effectuées par les pièges lumineux, décroît progressivement de l'étage collinéen au subalpin. Il faut cependant rappeler que ce résultat est biaisé par l'effort de capture beaucoup plus intense en plaine, particulièrement en Valais, et que, par conséquent, l'abondance aux étages montagnard et subalpin est sous-estimée ici. N. tenuipes est très abondante dans les régions à climat continental et, au contraire, tout à fait absente du milieu et du sud du Tessin, à climat insubrien. Son habitat est variable, tantôt constitué par des buissons occupant les lits des rivières, tantôt par des forêts, surtout de conifères, souvent sèches. Sur le Plateau, occupé de forêts de feuillus mésophiles, tenuipes est rare.

Ethologie: L'activité de N. tenuipes est aussi bien diurne que nocturne et le sexe-ratio est presque équilibré. De jour il est un peu en faveur des ♀♀ (33 ♂, 41 ♀♀, $R\delta/q=0,8$); de nuit, un peu en faveur des ♂♂ (223 ♂♂, 209 ♀♀, $R\delta/q=1,09$).

Distribution: En Suisse, N. tenuipes occupe presque toutes les régions faunistiques avec une abondance particulièrement marquée dans les vallées internes des Alpes. Selon Oosterbroek (1978), elle montre en Europe une distribution de type boréo-alpin (Alpes, Carpates et Scandinavie) avec d'autres aires disjointes au Caucase, en Asie centrale et au Kamtchatka.

142. Dictenidia bimaculata (L., 1761)

Tipula bimaculata L., 1761

Tipula idriensis Scopoli, 1763

Tipula pectinata Gmelin, 1792

Tipula paludosa Fabricius, 1794

Dictenidia bimaculata (L.) -Mannheims, 1951:25, des.; 19-20, clé

Dictenidia bimaculata (L.) -Savtshenko, 1973:199-200, hyp.

Rare mais assez largement distribuée, 340-1100 m

Phénologie: De mi-juin à mi-août. Selon Mannheims (1951), la période de vol s'étend de mai à juillet.

Ecologie: Unique représentant, dans la région paléarctique occidentale, du genre Dictenidia, bimaculata possède, comme les autres espèces de Ctenophorinae, des larves xylophages. Selon Mannheims, il est plus facile d'obtenir celles-ci que de récolter les adultes, toujours très rares et discrets. Parmi les captures récentes, bimaculata n'a été capturée que dans deux localités thermophiles (Gandria et Branson) au moyen de pièges lumineux. Le matériel de musées indique cependant une amplitude écologique et thermique plus grande (étages collinéen et montagnard; régions très fraîches à assez torrides). Selon Theowald (1967), les larves se développent dans des bois vermoulus d'essences feuillues (Betula, Fagus, Quercus, Salix).

Ethologie: Les ♂♂ et les ♀♀ sont occasionnellement attirés par la lumière.

Distribution: Les captures peu nombreuses en Suisse semblent indiquer une répartition presque ubiquiste, du Jura (Salève) au Tessin, mais une absence dans les vallées internes des Alpes où les conifères forment l'essentiel des forêts. La répartition générale de bimaculata traverse toute l'Europe, jusqu'à l'est de l'Asie (Boersma, 1977).

143. Ctenophora festiva Meigen, 1804

Ctenophora festiva Meigen, 1804

Flabellifera festiva (Meigen) -Mannheims, 1953:31, des., hyp.; 19-20, 28-29, clé

Flabellifera festiva (Meigen) -Savtshenko, 1973:228, hyp.

Très rare mais assez largement distribuée, 270-1000 m

Phénologie: De mi-mai à fin juillet.

Ecologie: *C. festiva* n'a fait l'objet d'aucune capture récente. Les exemplaires des musées, dont la plupart proviennent des villes (Basel, Bern, Carouge=Genève), illustrent plus la distribution des entomologistes, attirés par un insecte étrange, que celle d'une espèce accordée à des facteurs écologiques. Néanmoins, *festiva* apparaît nettement collinéenne, exceptionnellement montagnarde. Sa larve est encore inconnue.

Ethologie: Inconnue

Distribution: En Suisse, *C. festiva* n'a été récoltée jusqu'ici que dans le Jura, le Plateau et la bordure nord des Alpes. Sa distribution générale semble s'étendre de la Belgique aux Balkans et au nord de l'Italie (Mannheims, 1951; Theowald, 1971, Theowald & Oosterbroek, 1983; Theischinger, 1978). Sa présence au Caucase n'est signalée que par Mannheims.

144. *Ctenophora flaveolata* (Fabricius, 1794)

Tipula flaveolata Fabricius, 1794

Flabellifera flaveolata (Fabricius) -Mannheims, 1953:30, des.; 19-20, 28-29, clé

Flabellifera flaveolata (Fabricius) -Savtshenko, 1973:237, hyp.

Rare mais assez largement distribuée, 375-1083 m

Phénologie: De mi-avril à mi-juin; maximum au début de mai.

Ecologie: Principalement collinéenne, *C. flaveolata* est connue d'une localité jurassienne (Le Sentier) qui indique qu'elle est capable de monter assez haut dans l'étage montagnard. Comme chez *festiva*, la plupart des captures proviennent des villes (Genève, Zürich, Bern) et témoignent de la répartition des entomologistes. A Sugiez, l'habitat de *flaveolata* est une forêt riveraine comportant diverses essences de feuillus; à Delémont, une forêt mélangée de feuillus et de pins. La larve de cette espèce est inconnue.

Ethologie: Un ♂ a été capturé par un piège lumineux à Delémont.

Distribution: Jusqu'ici, *C. flaveolata* n'est connue que du Plateau et du Jura. Sa répartition générale s'étend de la Grande-Bretagne et du nord de l'Espagne à travers l'Italie, les Balkans et le sud de la Scandinavie jusqu'à l'Ukraine.

145. *Ctenophora guttata* Meigen, 1818

Ctenophora guttata Meigen, 1818

Flabellifera guttata (Meigen) -Mannheims, 1953:28-30, des., clé

Flabellifera guttata (Meigen) -Savtshenko, 1973:244, hyp.

Très rare mais apparemment largement distribuée, 550-1350 m

Phénologie: Les dates extrêmes de captures sont le 23 mai et le 31 juillet.

Ecologie: Répartie aux étages collinéen et montagnard. Un seul lieu de capture récent est connu: St-Gall. Il s'agit de la lisière d'une hêtraie poussant dans un ravin escarpé et humide. Ce milieu est décrit à propos de T. apicispina. La larve de guttata est inconnue.

Ethologie: Une ♀ a été attirée dans un piège lumineux.

Distribution: Les 3 localités connues en Suisse (Bern, St-Gall et Sta-Maria) suggèrent une large distribution. En Europe, C. guttata est connue de la Hollande à l'Ukraine, y compris la moitié méridionale de la Scandinavie, l'Italie, la Corse ainsi que les Balkans.

146. *Ctenophora ornata* Meigen, 1818

Ctenophora ornata Meigen, 1818

Flabellifera ornata (Meigen) -Mannheims, 1953: 28-32, des., clé.

Flabellifera ornata (Meigen) -Savtshenko, 1973:231, hyp.

Assez rare mais largement distribuée, 270-700 m

Phénologie: De début juin à mi-août.

Ecologie: C. ornata ne dépasse guère l'étage collinéen. Contrairement aux autres espèces de *Ctenophora*, cette espèce a été capturée à plusieurs reprises récemment, dans une même localité (Verschiez, Croix-de-Rozon), mais il n'est guère possible de l'associer à un biotope particulier. Selon Theowald (1967), les larves se développent soit dans du bois d'arbres fruitiers (Pyrus malus) soit dans du hêtre.

Ethologie: Seuls des ♂ ont été attirés par les pièges lumineux.

Distribution: En Suisse, la répartition de ornata couvre les régions basses du Jura, du Plateau, du versant nord des Alpes et le Tessin. Sa répartition générale, large, s'étend de l'Espagne et de la Grande-Bretagne à l'Ukraine et à la Turquie, y compris l'Italie et les Balkans.

147. *Ctenophora pectinicornis* (L., 1758)

Tipula pectinicornis L., 1758

Tipula nigrocrocea De Geer, 1778

Tipula variegata Fabricius, 1781

Tipula splendor Harris, 1782

Xiphura fulvida Bigot, 1860

Flabellifera pectinicornis (L.) -Mannheims, 1953:28-29, des., clé

Flabellifera pectinicornis (L.) -Savtshenko, 1973:241, hyp.

Assez rare mais largement distribuée, 270-1340 m

Phénologie: De début mai à mi-juillet; maximum au début de juin.

Ecologie: Les localités de pectinicornis, situées à l'étage collinéen ou parfois montagnard, ne se trouvent guère dans ou à proximité des villes. Quelques captures à vue indiquent que cette espèce est associée au forêts thermophiles sèches telle la Chênaie pubescente (Neuchâtel, Rochefort, Bissone). La plupart des captures anciennes suggèrent aussi cet habitat ainsi que d'autres moins caractéristiques. Selon Theowald (1967), les larves ont été trouvées dans du bois d'Alnus, Fagus, Pyrus malus, et Quercus.

Ethologie: Bien que récoltée plusieurs fois à vue, pectinicornis est restée absente des pièges lumineux.

Distribution: C. pectinicornis occupe probablement toutes les régions

chaudes de Suisse. Sa répartition européenne s'étend, selon Theowald & Oosterbroek, 1983, de l'Espagne à l'ouest des Balkans y compris l'Italie et la Corse et de la Grande-Bretagne au sud de la Suède.

148. *Tanyptera atrata* (L., 1758)

Tipula atrata L., 1758

Ctenophora flavicornis Meigen, 1818

Ctenophora ruficornis Meigen, 1830

Ctenophora nigrofasciata Macquart, 1838

Ctenophora amoena Loew, 1871

Tanyptera atrata (L.) -Mannheims, 1951:26-27, des.; 19-20, clé; PL II

Tanyptera atrata (L.) -Savtshenko, 1973:269, 271, hyp.

Assez commune et très largement distribuée, 375-1600 m

Phénologie: De début mai à mi-juillet; maximum à fin mai.

Ecologie: *T. atrata* est la seule espèce de *Ctenophorinae* qui pémètre dans l'étage subalpin et son abondance est assez forte au montagnard. Elle a été trouvée aussi bien dans des forêts riveraines (Sugiez), des anciennes chênaies (Oerlingen), des forêts thermophiles sèches (Roche-fort), des hêtraies du Jura (Biblanc) que dans des forêts mixtes des Préalpes (Les Pléiades). Sa larve (Theowald, 1967) se développe dans du bois assez dur de *Betula*, *Fagus*, *Quercus* ou *Sambucus*.

Ethologie: L'activité de *atrata* semble aussi bien diurne que nocturne. Seuls les ♂ ont été capturés par les pièges lumineux.

Distribution: *T. atrata* est l'espèce de *Ctenophorinae* la plus fréquente et la plus largement distribuée en Suisse. Sa répartition générale est également très large puisqu'elle s'étend du nord de l'Espagne et de la Grande-Bretagne à l'Ukraine et que des populations disjointes sont connues en Asie centrale (Theowald & Oosterbroek, 1983).

149. *Tanyptera nigricornis* (Meigen, 1818)

Ctenophora nigricornis Meigen, 1818

Tanyptera nigricornis (Meigen) -Mannheims 1951:27, des.; 19-20, clé

Tanyptera nigricornis (Meigen) -Savtshenko, 1973:269, 271, hyp.

Très rare et très localisée (seule localité: Weissenburg), 780 m ?

Phénologie: Inconnue

Ecologie: Inconnue. Selon Theowald (1967), la larve a été trouvée dans *Betula*.

Ethologie: Inconnue

Distribution: Une seule localité suisse dans une vallée du versant nord des Alpes. Malgré sa grande rareté, *T. nigricornis* est largement distribuée. Elle est connue du nord de l'Espagne et de la Grande-Bretagne jusqu'à l'Ukraine et des aires disjointes sont signalées en Asie centrale (Theowald & Oosterbroek, 1983).

IV. ANALYSE DE LA FAUNE

INTRODUCTION

Ce chapitre dégage une synthèse générale des observations contenues dans l'analyse des espèces en reprenant, sous l'angle des peuplements, les rubriques phénologique, écologique, éthologique et zoogéographique. Les résultats proviennent soit des observations directes sur le terrain, notamment pour l'analyse des milieux qui n'ont pas été intégrés dans les programmes informatiques, soit de tableaux de résultats produits par ordinateur (programme Oracle), soit enfin d'analyses factorielles des correspondances. Cette dernière méthode, dont il est bon de rappeler le principe dans un langage non mathématique, a permis d'étudier successivement les relations existant entre l'abondance des espèces et divers paramètres, tels les étages de végétation, les niveaux thermiques, les précipitations, les régions faunistiques et les mois de l'année.

Dans chaque cas, l'analyse factorielle met en évidence toutes les correspondances à la fois entre objets (en l'occurrence les espèces), entre descripteurs (étage de végétation, niveau thermique, etc.), ainsi que celles entre objet et descripteur. Par exemple, l'analyse des étages de végétation permet de découvrir quelles espèces réagissent de manière identique aux étages de végétation, d'observer quels étages se ressemblent le plus, et quels sont les espèces associées à chaque étage.

Cette méthode est donc à même de dégager des gradients, de délimiter des noyaux d'affinité et de distinguer les espèces ubiquistes ou les conditions moyennes de celles présentant des anomalies. Il s'agit là d'une méthode descriptive, dont les résultats doivent être interprétés de manière critique. L'analyse factorielle des correspondances présente l'avantage déterminant de permettre de comparer deux échantillons de dimensions très différentes, car elle compare entre elles les diverses proportions des variables (leur "profil"), plutôt que leurs effectifs absolus.

La visualisation des résultats de l'analyse factorielle, qui distribue les paramètres dans un nuage de points possédant autant de dimensions qu'il y a d'objets à analyser (149 dimensions dans notre cas), passe par la projection de ce nuage sur des axes choisis pour déterminer les plans qui absorbent le plus de variabilité ou, en d'autres termes, qui donnent la meilleure représentation à deux dimensions du nuage.

Une image, empruntée à Mme J. Moret, permet de mieux faire comprendre les apports successifs des diverses projections sur les plans factoriels. Admettons un nuage à 3 dimensions représentant un vélo. La projection capable de mettre le mieux en évidence la structure du véhicule, est sans doute celle, sur un plan parallèle au vélo, qui donnera sa vue latérale. Cependant, cette projection, qui permet d'observer les 2 roues, le cadre, etc., ne permet pas de distinguer la position des pédales. Il est nécessaire pour cela de réaliser une nouvelle projection (la projection verticale, par exemple) qui, bien que moins claire dans l'ensemble, sépare la pédale gauche de la droite. On peut encore poursuivre avec une troisième projection, dans l'axe du véhicule, qui permettra de prendre connaissance de la forme du phare (ronde ou carrée) qui ne pouvait être déterminée jusqu'alors.

De même, dans notre cas, plusieurs projections successives ont été réalisées pour chaque analyse. Cependant, en général, il est possible de se satisfaire d'en publier uniquement une ou deux, car celles réalisées ultérieurement ne permettent guère de mettre en évidence des caractéristiques nouvelles et fiables du nuage étudié.

ANALYSE PHENOLOGIQUE

Diversité des peuplements durant l'année

Des Tipulidae ont été récoltés en Suisse entre mi-mars et mi-décembre. Le nombre des espèces présentes au cours des divers mois de l'année, très variable, passe par un maximum en juin et juillet, mois durant lesquels 101 espèces ont été capturées (tab. IV-1). En août, la diversité des espèces est encore très élevée (93 espèces), mais elle diminue rapidement dès septembre (59 espèces) qui est nettement plus pauvre que mai (74 espèces).

L'examen du nombre des individus capturés par mois (tab. IV-1), montre un maximum plus tardif, en août, alors que le niveau des captures en mai ou en juin est inférieur à celui de septembre. Cela s'explique par l'efficacité meilleure des pièges lumineux en fin de saison, en raison de multiples facteurs: température nocturne plus élevée, pluviosité souvent plus faible et nuits plus longues.

Tab. IV-1. Paramètres principaux des captures mensuelles.

Mois	N. esp.	N. ind	N. occur	N. ind/esp	N. ind/occur
3	2	4	3	-	-
4	16	57	37	3,5	1,5
5	74	4285	1028	58	4,2
6	101	5185	1679	51	3,1
7	101	6213	1952	61	3,2
8	93	6816	1630	73	4,2
9	59	5725	1148	97	5
10	38	3684	541	97	6,8
11	8	98	24	12,2	4,1
12	1	2	1	-	-

Le nombre des occurrences par mois, qui pondère l'effet des captures des pièges lumineux, indique un maximum en juillet, un niveau en août voisin de celui de juin, et un niveau en septembre un peu supérieur à celui de mai.

On observera aussi que les rapports N_{ind}/N_{occur} et N_{ind}/esp , moyens en mai, passent par un minimum en juin, puis augmentent rapidement jusqu'en octobre. Ces valeurs indiquent que la diversité des captures, tant par localités visitées ($R_{ind}/occur$) que prise dans son ensemble (R_{ind}/esp), inverse à ces rapports, passe par un maximum en juin et diminue dès lors fortement jusqu'en octobre.

Groupements phénologiques

L'analyse factorielle des correspondances (fig. IV-1), appliquée à l'étude de la phénologie, permet de mettre en évidence des groupes phénologiques, en comparant entre eux les divers mois de l'année, et en leur assignant des espèces caractéristiques. Il faut préciser qu'une espèce sera reconnue comme caractéristique si elle n'est présente que dans la période considérée, ou si elle y trouve une abondance maximale bien marquée. Au contraire, des espèces dont les émergences sont régulièrement réparties au cours de l'année, ou présentant 2 pics d'abondance (espèces bivoltines) se retrouveront situées proche de l'origine.

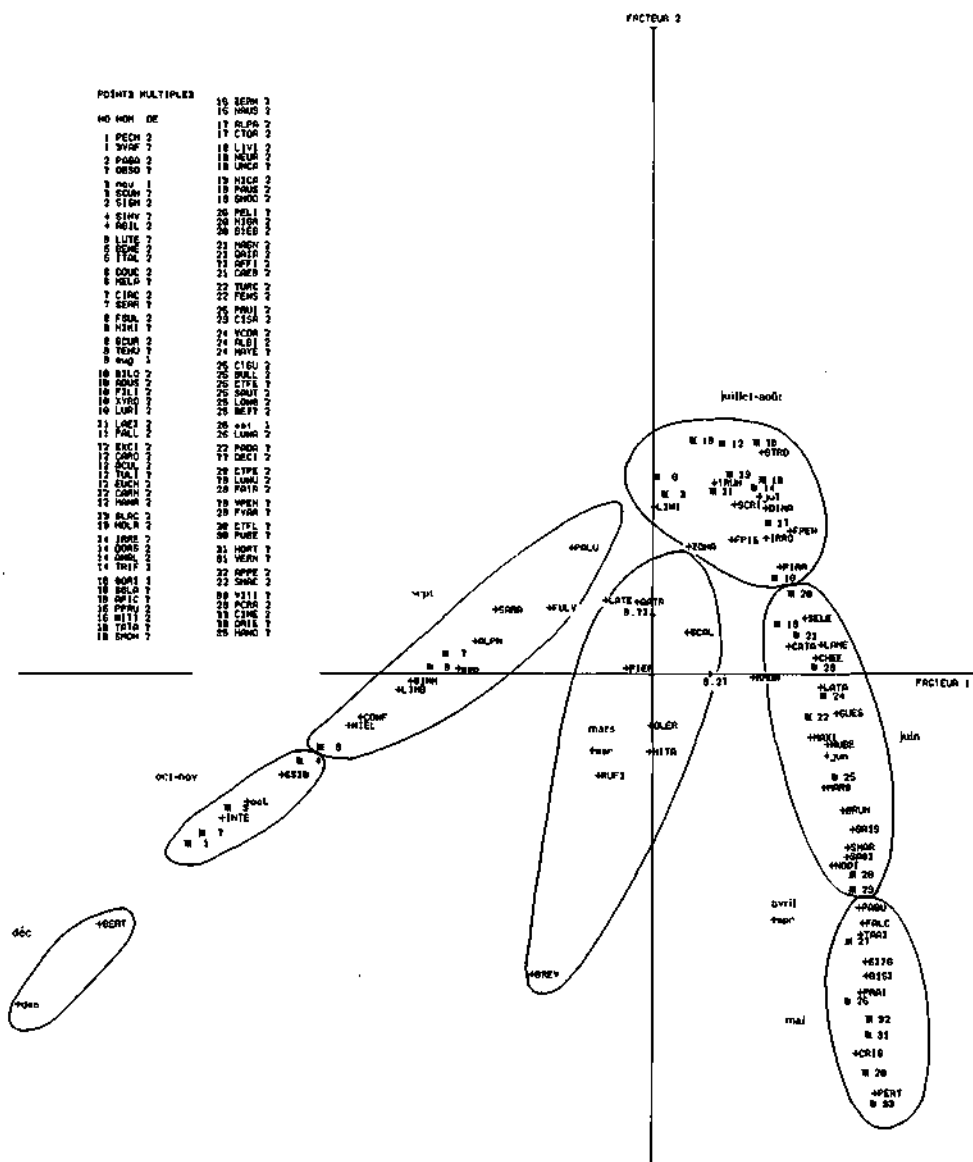
La comparaison des divers mois de l'année détermine des périodes indicatrices: mars occupe une position particulière, proche de l'origine, en raison de deux espèces bivoltines (*T. rufina* et *T. lateralis*); avril est intermédiaire entre mars et mai dont il est le plus proche et ne présente pas d'espèce caractéristique; avec 21 espèces caractéristiques, mai est une période phénologique bien distincte; il en va de même pour juin (43 caractéristiques); les mois de juillet et d'août, très proches, doivent être réunis (47 espèces caractéristiques); septembre peut être facilement isolé (15 caractéristiques), alors que octobre et novembre constituent une entité (10 caractéristiques) et que décembre occupe une position extrême (1 caractéristique).

Les espèces propres à chaque période peuvent être facilement trouvées sur la fig. IV-1 et ne seront pas énumérées dans le texte. Il existe évidemment des termes de passage entre chaque groupe phénologique et les divisions qui ont été effectuées comportent un certain arbitraire.

La phénologie des taxa supérieurs (sous-genres, genre et famille), d'après les espèces caractéristiques et les périodes déterminées par l'analyse factorielle, est indiquée au tab. IV-2. On reconnaît 7 taxa particulièrement précoces, caractéristiques de la période comprise entre avril et juin (*Prionocera*, *Nigrotipula*, *Acutipula*, *Lindnerina*, *Odonatisca*, *Dendrotipula*, *Emodotipula*) qui ne totalisent cependant que 12 espèces. Seule *T. (A.) fulvipennis* est discordante avec un maximum en septembre.

La période allant de juin à août réunit la majorité des espèces de *Dolichocheza* (2 esp.), *Beringotipula* (1 esp.), *Pterelachisus* (23), *Vestiplex* (9), *Lunatipula* (24), *Nephrotoma* (23) et *Ctenophorinae* (7). Pourtant, certaines sont plus précoces (*T. cinereocincta*, *T. pseudocrassiventris*, *T. padana*) ou plus tardives (*T. berteii* et *T. circumdata*) alors que deux espèces de *Nephrotoma* montrent de longues périodes de vol sans pic marqué (*N. quadristriata* et *N. scalaris*).

Fig. IV-1. Analyse factorielle de la phénologie. Plan I (facteur 1 x facteur 2).



Pourcentage de variabilité absorbé par les 4 premiers axes factoriels.
 1er axe 0.34 0.59 3e axe 0.14
 2e axe 0.25 4e axe 0.12

Abréviations des noms d'espèces selon la liste des espèces (pp. 40-42).
 Mois: mars-décembre; observations: 147 espèces; effectif total 32069.

Tab. IV-2. Phénologie des taxa supérieurs. Nombre d'espèces par taxon durant les périodes phénologiques caractéristiques.

	Dolichopeza	Prionocera	Nigrotipula	Platytipula	Schummelia	Yamatotipula	Acutipula	Tipula	Savtshenkia	Mediotipula	Beringotipula	Pterelachisus	Vestiplex	Lunatipula	Lindneria	Odonatisca	Dentrotipula	Emdotipula	Nephrosoma	Ctenophorinae	total
avril-mai		1				3	1?		1		3	1	3	1					5	2	21
juin	1	1	1		1	3	1		3	1	7	2	9			1	1	1	7	3	43
juillet-août	1				1	1			2	1	1	12	6	11					9	2	47
septembre				2		1	1	2	7	1					1						15
oct.-nov.					1			1	8												10
décembre													1								1
Polyvoltines ou longue période de vol sans pic					1	4		1	2										2		10
Total	2	2	1	3	3	9	5	5	22	4	1	23	9	24	1	1	1	1	23	7	147

Les mois de septembre à novembre comprennent la période de vol de Platytipula (3 espèces) ainsi que celle de la majorité des espèces de Savtshenkia (22 espèces), excepté 5 d'entre elles qui trouvent leur maximum plus tôt dans la saison (juin: T. cheethami, T. grisescens, T. subnodicornis; juillet-août: T. goriziensis, T. tulipa) et deux autres bivoltines (T. breviantennata et T. rufina). Le sous-genre Tipula se rattache à ce groupe d'espèces avec 3 espèces tardives (T. italica, T. paludosa et T. subcunctans, une clairement bivoltine (oleracea), alors que T. orientalis, capturée en Suisse seulement au printemps, est probablement bivoltine, comme dans le sud de l'Europe.

Deux sous-genres ne s'incorporent pas facilement aux catégories précédentes. Les trois espèces de Schummelia montrent de longues périodes de vol, sans pic pour zonaria, et des maxima en juin pour varicornis et en juillet pour zernyi. Parmi les 9 espèces de Yamatotipula, 4 montrent de très longues périodes de vol et sont bivoltines (T. lateralis, T. m. italia, T. m. montium qui se rapproche de juin et T. pierrei). Deux sont insuffisamment connues pour être classées (T. couckeii, bivoltine d'après Mannheims, 1952 et T. submontium, alors que 3 sont printanières et dominant en juin (T. caesia, T. marginella et T. pruinosa).

Retards phénologiques

Deux types de retards phénologiques ont pu être mis en évidence chez certaines espèces pour lesquelles un matériel suffisant était disponible. Le premier consiste en un retard des émergences en altitude par rapport à celles observées en plaine. Un tel retard a été noté aussi bien chez des espèces de prairies (*T. neurotica*, *T. varipennis*, *N. flavescens*), forestières (*T. pabulina*, *T. padana*, *T. submarmorata*) ou liées aux milieux humides (*T. subnodicornis*). Cependant, un tel retard, probablement plus fréquent encore, n'est pas obligatoire chez des espèces montrant un large spectre altitudinal. Le cas de *T. truncorum*, dont la période de vol en altitude est à peine plus brève que celle en plaine, en est un exemple.

Le second type de retard phénologique est celui des femelles par rapport aux mâles. Il est particulièrement net chez quelques espèces de *Lunatipula* (*T. falcata*, *T. lunata*, *T. peliostigma*), dont les deux sexes montrent une égale habileté à voler. Chez *N. appendiculata*, un retard phénologique apparent chez les ♀♀ est aussi observé, mais s'explique en partie par la progressive amélioration de l'aptitude au vol des femelles au fur et à mesure que leur abdomen s'allège de la ponte. Il s'agirait donc dans ce cas d'un artefact de la méthode de capture.

Especies à longues périodes de vol

L'analyse factorielle a mis en évidence un certain nombre d'espèces à longues périodes de vol, dont la majorité sont bivoltines (*T. lateralis*, *T. m. montium*, *T. m. italia*, *T. pierrei*, *T. rufina*, *T. breviantennata*, *T. oleacea*) auxquelles il convient d'ajouter *T. orientalis*. De plus, elle rattache à ce groupe 3 espèces moins connues. *T. zonaria* montre une très longue période de vol qui n'exclut pas un polyvoltinisme, mais qui peut provenir aussi de la grande variété des habitats de cette espèce. En ce qui concerne *N. scalaris*, considérée par Oosterbroek (1979a) comme polyvoltine, nos captures sont trop peu nombreuses pour trancher la question. Le cas de *quadristriata* est plus particulier. Les captures, au Tessin (Cadenazzo et Genestrerio) montrent deux pics bien marqués, le premier au début de juin et le second à fin août. Par contre, au nord des Alpes, les captures s'échelonnent régulièrement de fin juin à fin septembre. Il semble donc que pour cette espèce, le degré de voltinisme varie de part et d'autre des Alpes, pour autant que l'on admette que les deux pics de captures observés au Tessin correspondent bien à des générations, ce qui n'est pas obligatoirement le cas (Pritchard, 1983).

Cet auteur met par ailleurs l'accent sur le danger qu'il y a à déterminer un degré de voltinisme sur la seule base d'une courbe de vol. Celle-ci n'est en effet pas à même de différencier un polyvoltinisme réel d'une division de cohorte par l'action d'une diapause larvaire affectant une partie seulement des stades, ou un mérovoltinisme tel qu'il est connu d'espèces de l'arctique (*T. carinifrons*) qui peuvent nécessiter jusqu'à 4 ans pour compléter leur cycle. Un développement aussi lent pourrait se rencontrer dans les tourbières ou à l'étage alpin.

ANALYSE ECOLOGIQUE

L'analyse écologique consistera à examiner tour à tour les principaux paramètres écologiques introduits dans le système informatique (étages de végétation, niveaux thermiques, précipitations). Le foehn n'a pas été pris en considération, car son action ne se manifeste que très secondairement et n'affecte qu'un petit nombre d'espèces signalées au chapitre précédent. D'autre part, sur la base d'observations directes sur le terrain, on tentera d'évaluer la richesse et la diversité d'un certain nombre d'habitats caractéristiques.

Les étages de végétation

L'interprétation des captures dans les divers étages de végétation doit tenir compte d'un effort de chasse très variable, mis en évidence par les tab. II-7, II-8 et II-13. Cette inégalité de l'effort de chasse résulte principalement de la difficulté qu'il y a à installer des pièges lumineux en altitude ainsi que de leur moins bonne efficacité dans les milieux élevés. Le tab. IV-3, qui indique le nombre des espèces, des occurrences et des individus à chaque étage, doit donc être interprété avec prudence. On constate premièrement que tous ces paramètres décroissent si on s'élève en altitude. Cependant, si les occurrences et les individus évoluent en parallèle, avec une diminution très forte au-dessus de l'étage collinéen, le nombre des espèces est par contre très voisin entre l'étage collinéen et le montagnard (127 espèces, 123 espèces respectivement). D'autre part, si le nombre des individus capturés à l'étage alpin ne représente que le 7% de celui du collinéen, celui des espèces en constitue le 25%.

Tab. IV-3. Distribution des captures par étage.

Etage	N. esp	N. occur	N. ind	R ind/occur
4	37	390	1637	4
3	68	595	1968	3,3
2	123	2022	6207	3
1	127	5332	23562	4,4
Total	149	8339	33374	

Tab. IV-4. Répartition des genres par étage. Pourcentages des individus des taxa supérieurs.

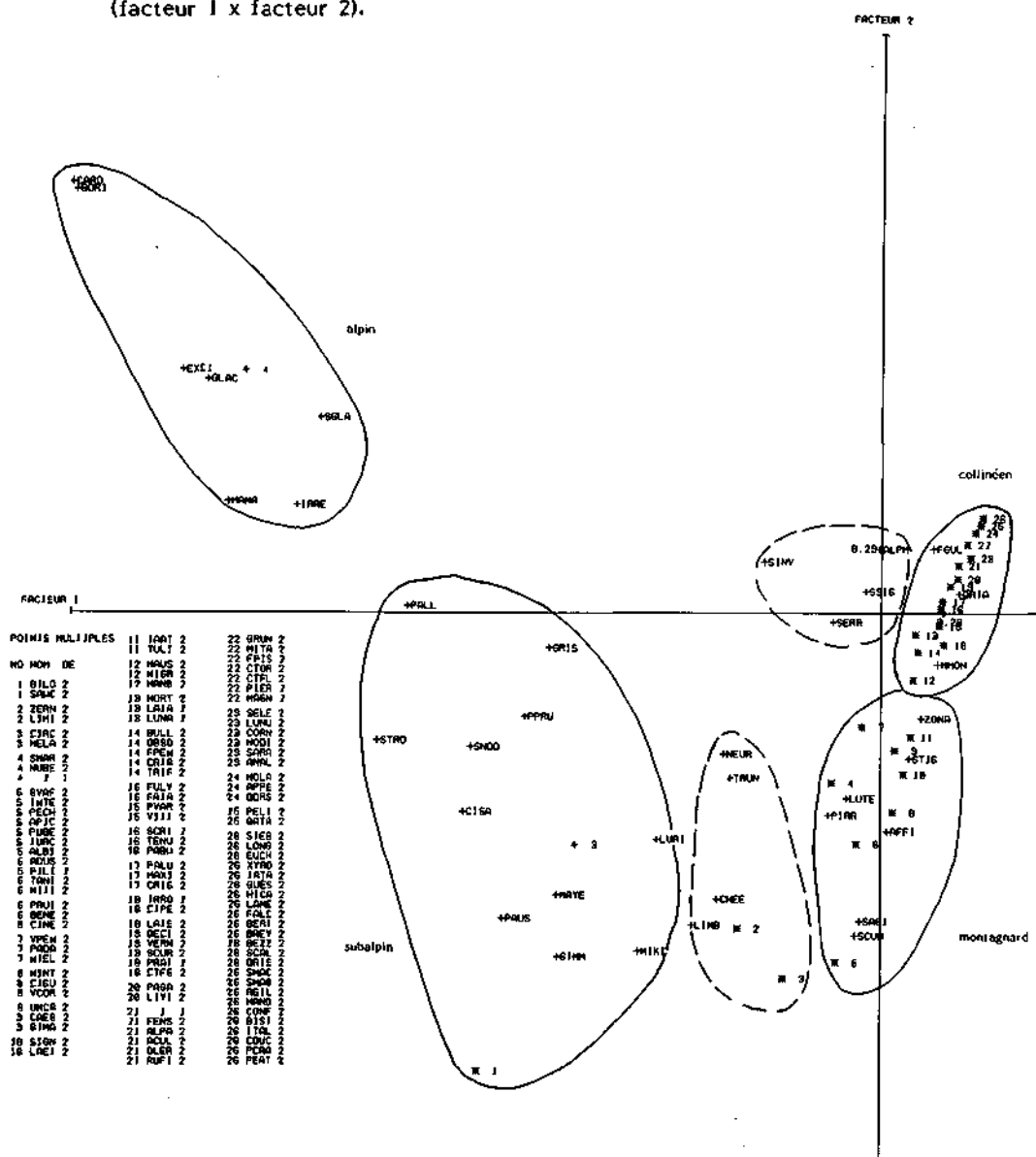
	<i>Nephrotoma</i>	<i>Tipula</i>	<i>Lunatipula</i>	<i>Yamatotipula</i>	<i>Acutipula</i>	<i>Ctenophorinae</i>	<i>Mediotipula</i>	<i>Platytipula</i>	<i>Schummelia</i>	<i>Dolichopeza</i>	<i>Prionocera</i>	<i>Savtshenkia</i>	<i>Pterelachisus</i>	<i>Vestiplex</i>
alpin (4)	0,01	0,03	0,2	0,3	0,1	-	1	-	1	-	-	8	8	21
subalpin (3)	0,3	2	2	2	1	0,5	12	8	7	-	-	9	19	12
montagnard (2)	8	12	16	17	22	30	14	54	65	100	100	26	30	15
collinéen (1)	91	86	82	80	77	70	73	58	29	-	-	57	43	52
N. ind total	8590	7945	3400	1708	835	188	385	498	269	27	141	7174	2796	4060

Il n'est pas possible de tirer de ces résultats des indications sur l'abondance réelle des Tipulidae aux divers étages. L'abondance plus grande observée en plaine provient à la fois de la densité, de la meilleure efficacité des pièges fixes et de la plus longue période de vol des Tipulidae. La chasse à vue ne permet guère mieux la comparaison, car le rythme d'activité varie avec l'altitude. En plaine, nombre d'espèces sont nocturnes et échappent à cette chasse, alors que, aux étages subalpin et alpin, le froid régnant la nuit contraint les insectes à voler de jour. L'observateur n'a donc pas de difficulté à récolter de nombreux individus, au moyen du filet fauchoir, au milieu de la journée. L'analyse de l'abondance effective impose l'étude des populations larvaires.

L'analyse de la présence des taxa supérieurs, aux différents étages, permet de dégager des tendances beaucoup plus nettes quant à leur faculté de coloniser les divers milieux (tab. IV-4). 6 taxa ne dépassent guère l'étage montagnard avec plus de 97% des captures au collinéen et au montagnard (*Nephrotoma*, *Tipula*, *Lunatipula*, *Yamatotipula*, *Acutipula*, *Ctenophorinae*). Cette limite très nette s'explique facilement pour les *Ctenophorinae* dont les larves xylophages sont liées aux feuillus. Pour les autres taxa, elle doit être considérée comme un caractère thermophile très marqué. Deux taxa, *Mediotipula* et *Platytipula*, présentent également un net centre de gravité au collinéen, mais atteignent le subalpin en nombres non négligeables. L'étage montagnard a la particularité de constituer le centre de gravité pour *Schummelia*, *Dolichopeza* et *Prionocera* et même de contenir le 100% des captures des deux dernières. Enfin, 3 taxa, bien que tous proportionnellement plus abondant aux étages inférieurs, atteignent l'étage alpin: *Savtshenkia* (8%), *Pterelachisus* (8%) et *Vestiplex* (21%).

L'analyse factorielle (fig. IV-2) met particulièrement bien en évidence le rapide appauvrissement de la faune dès l'étage subalpin et permet de reconnaître quelques espèces caractéristiques des étages supérieurs. *T. glacialis*, *T. irregularis*, *T. subglacialis*, *T. carolae*, *T. excisa* et *T. montana* sont caractéristiques de l'étage alpin. *T. pallidicosta*, localisée à la base de l'étage alpin, apparaît bien dans l'analyse dans une position intermédiaire.

Fig. IV-2. Analyse factorielle des peuplements par étages. Plan I (facteur 1 x facteur 2).



Pourcentage de variabilité absorbé par les 3 premiers axes factoriels.
 1er axe 0.60 0.87 3e axe 0.13
 2e axe 0.26

Abréviations des noms d'espèces selon la liste des espèces (pp. 40-42).
 Etages: collinéen, montagnard, subalpin, alpin; observations: 149 espèces;
 effectif total: 33374.

10 espèces permettent de caractériser l'étage subalpin: T. gimmerthali, T. grisescens, T. subnodicornis, T. mikiana, T. austriaca, T. luridorostris, T. mayerduerrii, T. pseudopruinosa, T. cisalpina et T. strobliana. L'analyse a rattaché, en outre, à ce groupe 2 espèces très peu récoltées (T. sauteri et T. bilobata) qui ne sont pas significatives.

9 espèces montrent une position intermédiaire entre l'étage montagnard et le subalpin: T. melanoceros, T. zernyi, T. cheethami, T. limbata, T. neurotica, T. truncorum, T. circumdata et T. limitata.

L'étage montagnard, plus riche, contient le centre de gravité de 33 espèces et s'apparente fortement au collinéen, qui regroupe la majorité des espèces (81 espèces).

Il est intéressant de constater que quelques espèces de Savtshenkia (T. alpium, T. serrulifera, T. i. subinvenusta, T. subsignata) occupent une position à part. Bien que placées à proximité du groupe des espèces collinéennes, elles dénotent une tendance alpine traduisant parfaitement la variété de leur écologie, notée au chapitre III, et les difficultés que l'on éprouve à les classer.

Les niveaux thermiques

L'analyse des niveaux thermiques, assez semblable à celle des étages de végétation, apporte un degré de précision plus grand, puisqu'elle utilise 19 gradations au lieu de 4. La fig. IV-3 (axe 1-2) qui illustre le plan 1 de l'analyse factorielle, montre l'existence d'un noyau principal d'espèces réparties dans les niveaux thermiques 8-14 (étages collinéen et montagnard) dont se distinguent deux autres groupes: l'un particulièrement thermophile (TH 15-19) et l'autre associé aux niveaux thermiques 1-7. Ce dernier se subdivise parfaitement en deux sous-groupes: celui des régions froides et celui des régions rudes. L'observation de la fig. IV-4 du plan 2 (axe 1-3) permet de reconnaître de manière plus fine encore les espèces résistant le mieux au froid (T. goriziensis, T. glacialis, T. irregularis, T. carolae, T. excisa, T. montana) de celles moins spécialisées (T. gimmerthali, T. grisescens, T. subnodicornis, T. austriaca, T. mayerduerrii, T. pseudopruinosa, T. subglacialis, T. cisalpina, T. pallidicosta, T. strobliana). T. sauteri et T. bilobata ne peuvent, pour l'instant, être classées.

Le sous-groupe des régions rudes comprend 18 espèces dont la plupart sont associées soit aux forêts subalpines (T. truncorum, T. luridorostris, T. pseudoirrorata, T. limbata, T. circumdata, T. limitata), soit aux tourbières (D. albipes, P. turcica, P. pubescens, T. melanoceros, T. subvalfra).

Les niveaux thermiques 8-14 contiennent les centres de gravité de 88 espèces qui appartiennent toutes aux étages collinéen et montagnard. Les niveaux thermiques 15-19 se détachent du groupe précédent et réunissent un certain nombre d'espèces particulièrement thermophiles dont la plupart proviennent du Tessin (T. l. agilis, T. m. italia, T. italica, T. orientalis, T. brevantennata, T. bezzii, T. falcata, T. berteii, T. euchroma, N. scalaris) et/ou du Valais central (T. italica, T. brunneiner-

vis, *T. falcata*, *T. fasciculata*, *T. handschini*). Quelques-unes possèdent des distributions plus larges: *T. alpina*, *T. peliostigma*, *T. helvola*, *T. sarajevensis*, *T. siebkei*, *T. stigmatella*, *T. tulipa*, *T. alpium*, *T. quadristriata*.

Ce résultat confirme que c'est avant tout en raison de leur climat particulièrement chaud que le Valais central et le Tessin possèdent une faune originale. Par contre, il indique que les différences de composition faunistique entre les deux régions ne sont pas imputables au facteur thermique (bien que le Tessin possède des régions plus chaudes que le Valais central), mais plutôt aux précipitations ou à des facteurs historiques.

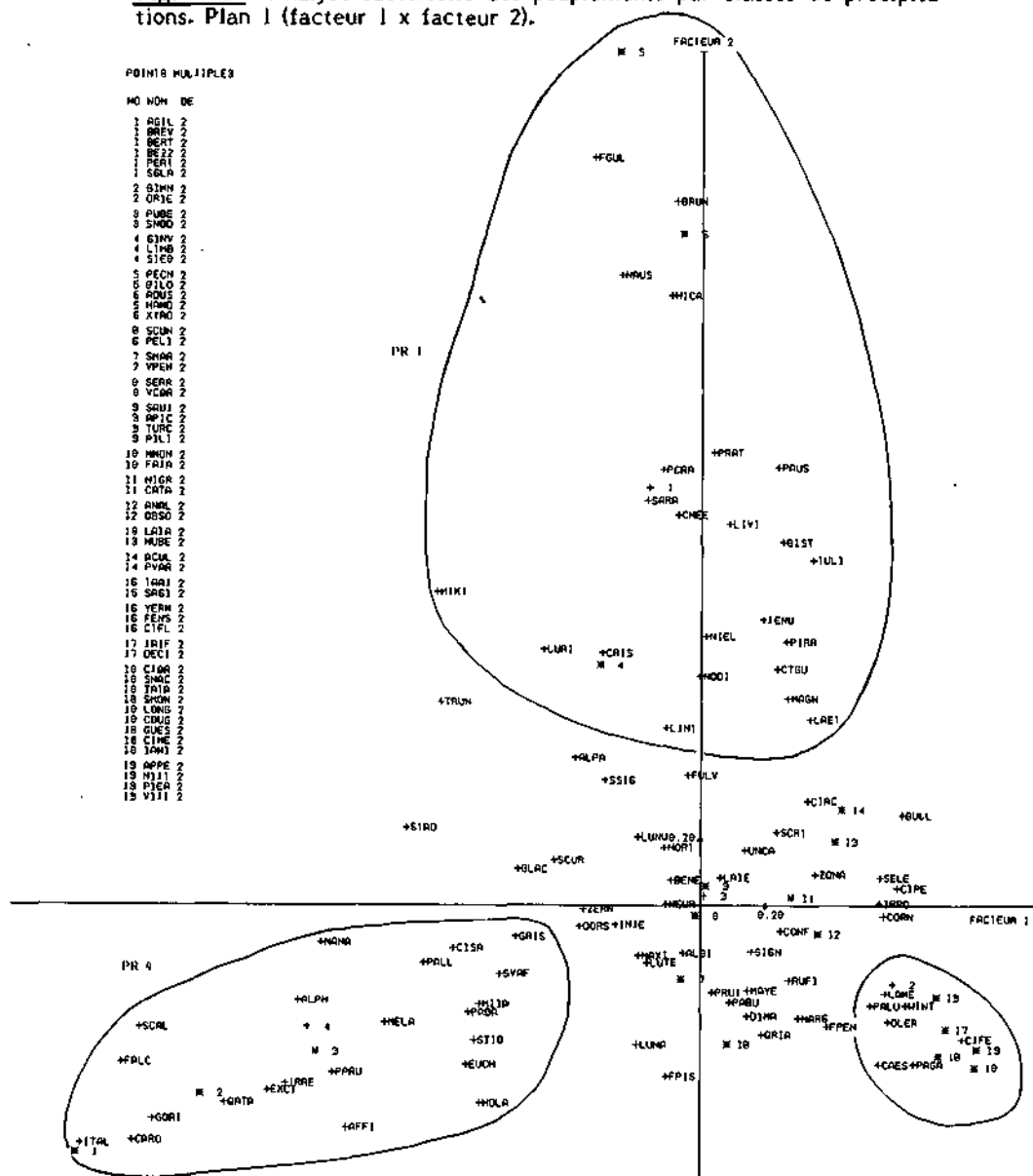
Les zones de précipitations

L'appréciation de l'importance des précipitations en tant que facteur écologique réglant les distributions des Tipulidae, ne peut pas facilement être mise en évidence. En effet, ce facteur n'agit jamais seul. Des précipitations particulièrement abondantes sont caractéristiques pour les régions élevées du Jura, des Préalpes et des Alpes, mais aussi du Tessin, soumis au climat insubrien. Il en résulte que l'analyse factorielle du plan I (fig. IV-5), appliquée aux précipitations, réunit des espèces d'écologies très différentes. Ce sont par exemple des espèces caractéristiques du Tessin ou qui sont particulièrement abondantes dans cette région (*T. m. italia*, *T. italica*, *T. orientalis*, *T. stigmatella*, *T. alpium*, *T. padana*, *T. falcata*, *T. helvola*, *T. quadristriata*, *T. scalaris*) pour lesquelles on peut être assuré que les précipitations fortes ne sont pas déterminantes mais simplement corrélées aux facteurs thermique et géographique. Une situation analogue s'observe pour les espèces alpines soumises à un climat à la fois humide et froid, mais où l'impact des précipitations ne peut être dissocié des conditions de température et de végétation (*T. goriziensis*, *T. carolae*, *T. cisalpina*, *T. excisa*, *T. montana*, *T. pallidicosta*, *T. irregularis*, *T. pseudopruinosa*). Cependant, l'absence d'autres espèces alpines liées aux régions plus continentales, telles *T. mayerduerii*, *T. glacialis* ou *T. austriaca* illustre une différence écologique bien réelle.

C'est seulement pour un troisième groupe d'espèces que des précipitations abondantes peuvent agir comme facteur principal. Il s'agit des espèces liées aux tourbières dont l'existence même exige un climat frais et beaucoup de pluie (*P. pubescens*, *T. melanoceros*, *T. subvafra*), ainsi que *T. gimmerthali*, *T. grisescens* et *T. subnodicornis*, réparties entre les tourbières jurassiennes et préalpines et les marais alpins. Enfin, pour *T. affinis*, cantonnée dans le nord-est de la Suisse et associée aux lieux humides, le facteur géographique est sans doute plus déterminant que les précipitations en elles-mêmes.

En ce qui concerne les régions sèches, on assiste également à la conjonction de deux facteurs écologiques. Les régions continentales sont à la fois celles qui présentent des étés très chauds, et où le facteur pluviométrique conditionne la présence de maintes espèces. Pour une seule (*T. brunneinervis*), associée aux steppes, il est certain que les précipitations faibles jouent un rôle déterminant. Tel est probablement aussi le cas d'autres espèces telles *T. tulipa*, *T. pseudoirrorata*, *T. pseudocrassiventris*. Ce même facteur est par contre très aléatoire

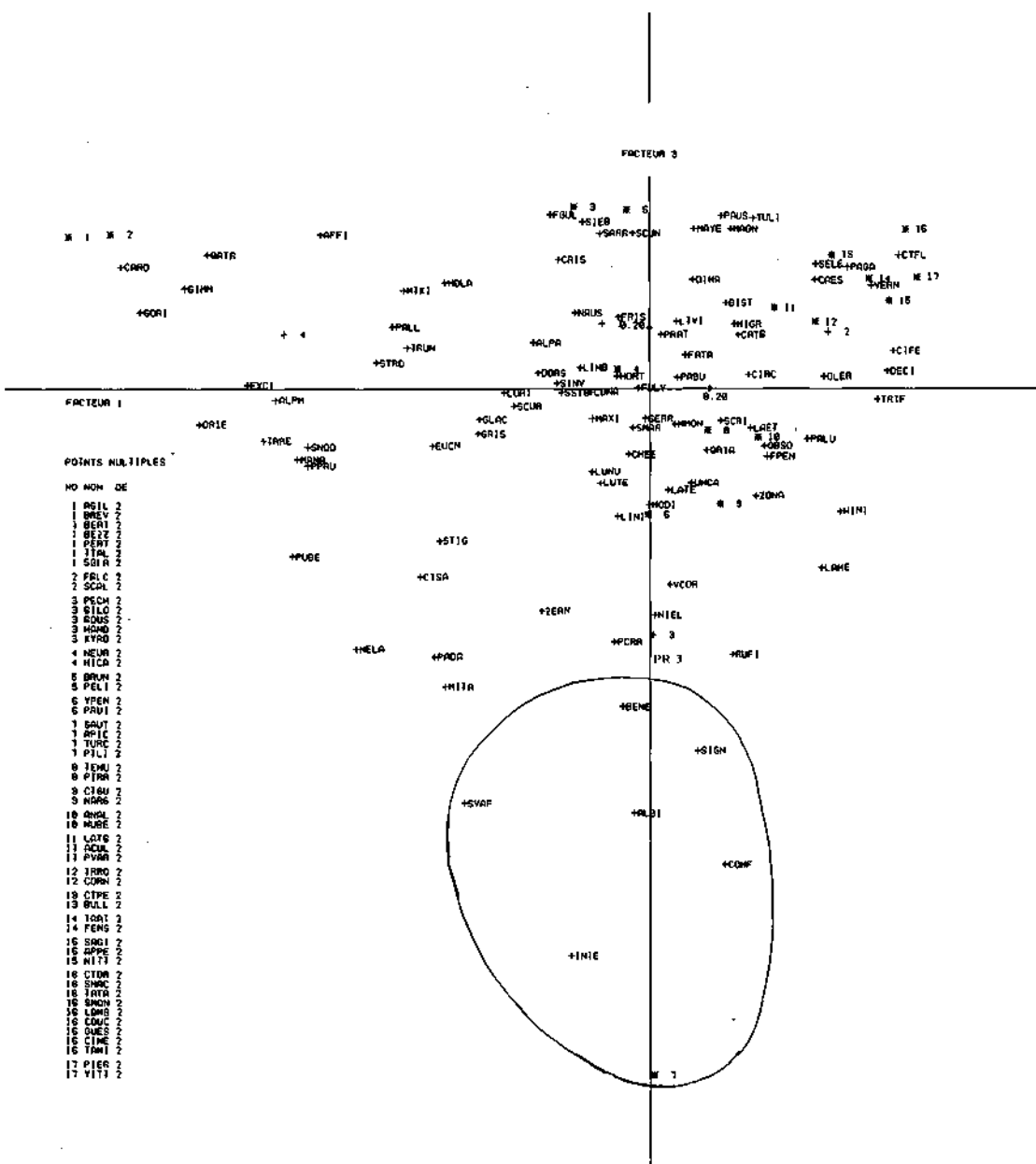
Fig. IV-5. Analyse factorielle des peuplements par classes de précipitations. Plan I (facteur 1 x facteur 2).



Pourcentage de variabilité absorbé par les 3 premiers axes factoriels
 1er axe 0.52 0.83 3e axe 0.17
 2e axe 0.31

Abréviations des noms d'espèces selon la liste des espèces (pp. 40-42).
 Classes de précipitations, 1 à 4 selon la description des localités (p. 16);
 observations: 149 espèces; effectif total: 33374.

Fig. IV-6. Analyse factorielle des peuplements par classes de précipitations. Plan 2 (facteur 1 x facteur 3); paramètres sous fig. IV-5.



lorsqu'il s'agit d'espèces associées à des terrains sableux (T. nodicornis, T. bistilata, N. pratensis) ou à des milieux humides (T. subcunctans, N. austriaca, N. helvetica, etc.)

L'analyse factorielle du plan 2 (fig. IV-6) n'apporte guère d'informations supplémentaires. Elle précise cependant les espèces associées à des conditions de précipitations fortes (gradation 3). Parmi celles-ci, les plus caractéristiques sont 4 espèces de tourbières (D. albipes, P. turcica, T. subvaifra, T. interserta, 2 associées aux forêts humides (T. benesignata, T. signata) et une aux forêts atlantiques (T. confusa).

En conclusion, on retiendra que le rôle joué par les précipitations doit être considéré comme secondaire. Il est peu perceptible pour les espèces associées aux milieux humides, excepté les tourbières, pour lesquels l'abondance des précipitations influence moins la nature des habitats que leur nombre. Pour les espèces des milieux boisés, il se marque indirectement par son action sur la composition forestière dont il est indissociable. Enfin, l'importance des précipitations a une action directe sur les espèces liées aux milieux ouverts extrêmes (très humides ou très secs) que l'analyse factorielle a pu mettre en évidence pour T. brunneinervis provenant des steppes, et pour quelques espèces des tourbières. Il faut rappeler que l'abondance variable de quelques espèces de prairies (T. paludosa, T. pagana, T. varipennis, T. vernalis, N. appendiculata) selon les régions a été attribuée dans le chapitre précédent à l'action des précipitations. Ce point ne peut être prouvé par la présente analyse effectuée à l'échelle du pays entier.

Les habitats

La typologie des habitats caractéristiques n'ayant pas été introduite dans le système informatisé, les indications disponibles concernant les milieux fréquentés par chaque espèce proviennent de nos observations directes sur le terrain. Les espèces présentes dans chaque type de milieu ont été réparties, selon leur fréquence, en 3 catégories. Les espèces seront dites:

- préférentielles ou exclusives, si elles sont strictement liées à un certain habitat ou si elles y montrent une abondance relative nettement plus élevée que dans les autres milieux.
- régulières, si elles sont fréquentes dans le milieu décrit, mais le sont également dans d'autres.
- occasionnelles ou incertaines, si leur présence est douteuse ou irrégulière.

La diversité des espèces préférentielles ou exclusives et régulières dans chaque milieu permet de reconnaître 3 catégories: les milieux pauvres (1-10 espèces), moyennement riches (11-20 espèces) et riches (plus de 20 espèces). Nous les examinerons dans l'ordre croissant de la diversité de leur peuplement.

Milieux pauvres

1. La steppe (1 espèce)

C'est le milieu le plus pauvre, extrême et très spécialisé, dont la sécheresse limite le spectre faunistique. Une seule espèce, ponto-méditerranéenne, appartenant au sous-genre Lunatipula, y est régulière. Deux autres, méditerranéennes, y sont probables.

- Préférentielle ou exclusive: 0
- Régulière: T. brunneinervis
- Occasionnelles ou incertaines: T. handschini, T. xyrophora

2. Les étendues sableuses (5 espèces)

Situés, en Suisse, le plus souvent à proximité des grands cours d'eau des Alpes, ces milieux possèdent une faune très pauvre mais spécialisée, capable de résister à une dessiccation rapide. Une espèce est particulièrement bien adaptée pour parer à ce danger (T. nodicornis) qui, par un comportement d'oviposition profonde, est capable d'enfouir ses œufs dans le sol, à plusieurs centimètres de la surface.

- Préférentielles ou exclusives: T. bistilata, T. nodicornis,
N. pratensis
- Régulières: N. quadristriata, N. scurra
- Occasionnelle ou incertaine: 0

3. Les éboulis alpins ou subalpins; les prairies de l'étage alpin supérieur (6 espèces)

La présence de nombreuses espèces communes à ces deux milieux, nous incite à les réunir. Ils se caractérisent par une faune très spécialisée associée à une végétation discontinue et par l'absence d'espèces occasionnelles ou régulières (le statut de bilobata est incertain). Par la nature de leur sol, les éboulis constituent des biotopes assez peu influencés par l'altitude et peuvent présenter des faciès analogues dans les étages alpin et subalpin, voire montagnard. Leur faune connaît donc une relative indépendance vis à vis des étages de végétation; elle comprend principalement des espèces appartenant au sous-genre Pterelachisus, une à Vestiplex.

- Préférentielles ou exclusives: T. glacialis, T. irregularis,
T. mayerduerii, T. pseudoprui-
nosa, T. subglacialis, T. carolae
- Régulière: 0
- Occasionnelle ou incertaines: T. bilobata

4. Les marais d'altitude (7 espèces)

Les marais de l'étage alpin ou subalpin, qui prennent souvent la forme de marais de pente, présentent 5 espèces préférentielles ou exclusives, dont 3 (T. gimmerthali, T. grisescens, T. subnodicornis) se retrouvent aussi dans les hauts-marais. On constate que dans les Alpes, les milieux humides possèdent une faune moins spécialisée que les milieux rocheux. Les espèces appartiennent, en majorité, au sous-genre Savtshenkia (8 espèces), une à Mediotipula et une à Yamatotipula. T. alpinum et T.

i. subinvenusta montrent une amplitude écologique très large et sont présentes aussi bien au bord des milieux humides alpins qu'à l'étage collinéen.

- Préférentielles ou exclusives: T. gimmerthali, T. goriziensis,
T. grisescens, T. subnodicornis,
T. mikiana
- Régulières: T. alpium, T. i. subinvenusta
- Occasionnelles ou incertaines: T. lateralis, T. nielsenii, T. serrulifera

5. Les haut-marais (7 espèces)

A cause de leurs dimensions souvent restreintes et de la mosaïque de milieux qui les entourent, il est parfois difficile de distinguer la faune propre aux haut-marais de celle des milieux voisins. Les espèces citées comme occasionnelles ou incertaines, assez nombreuses, n'appartiennent pas à la tourbière, bien qu'elles y soient assez fréquemment récoltées. Leur habitat est tantôt formé par les marais de transition (T. luteipennis, T. luna), par les fosses d'exploitation de la tourbe (T. lateralis) ou les prairies humides. La faune propre au haut-marais est très spécialisée. Le genre Prionocera ainsi que T. melanoceros sont strictement inféodés à la tourbière, et les espèces non exclusives se retrouvent seulement dans des milieux froids (T. grisescens, T. subnodicornis) ou très humides (D. albipes, T. subvafra).

- Préférentielles et exclusives: D. albipes, P. pubescens, P. turcica, T. melanoceros, T. subvafra
- Régulières: T. grisescens, T. subnodicornis
- Occasionnelles ou incertaines: N. nigra, T. luteipennis, T. variicornis, T. lateralis, T. marginella, T. pruinosa, T. fulvipennis, T. luna, T. maxima, T. cheethami, T. gimmerthali, T. unca

6. Les prairies alpines (10 espèces)

La prairie alpine doit son assez faible nombre d'espèces au caractère thermophile de la majorité des Tipulidae qui réduit à 3 le nombre des sous-genres atteignant régulièrement l'étage alpin (Savtshenkia, Vestiplex et Pterelachisus). L'abondance des individus y est par contre souvent très élevée et, malgré un spectre faunistique restreint, les Tipulidae jouent probablement, dans cet écosystème, un rôle non négligeable. Les 5 espèces préférentielles ou exclusives appartiennent au sous-genre Vestiplex. Celles qui sont régulières ou occasionnelles regroupent des espèces liées aux pâturages des étages inférieurs (T. neurotica), des espèces alpines des milieux extrêmes (T. glacialis, T. irregularis, T. carolae), mais aussi quelques-unes indépendantes de l'étage de végétation (Savtshenkia, T. truncorum, T. fasciculata) dont la présence au niveau alpin, problématique, pourrait provenir de l'abondance des mousses.

- Préférentielles ou exclusives: T. cisalpina, T. excisa, T. montana, T. pallidicosta, T. strobliana

- Régulières: T. alpium, T. nielsenii, T. subsignata, T. neurotica, T. truncorum
- Occasionnelles ou incertaines: T. serrulifera, T. glacialis, T. irregularis, T. carolae, T. fasciculata

Milieux moyennement riches

7. Les prés et pâturages des étages collinéen à subalpin (13 espèces)

La faune des prés et des pâturages se caractérise par une diversité moyenne et des espèces spécialisées. En effet, la faune des milieux ouverts est, pour les Tipulidae, très différente de celle des milieux boisés. Le spectre taxonomique, assez varié, comprend les sous-genres Tipula, Savtshenkia, Pterelachisus, Lunaticipula et Nephrotoma, mais seul le premier en est caractéristique. Ces milieux constituent l'habitat primaire de la plupart des espèces ravageuses, dont T. paludosa en est la principale. Des dégâts importants ne sont signalés que lors de la mise en culture des prairies contenant de fortes populations larvaires. Celles-ci passent inaperçues dans les herbages, mais deviennent intolérables, après labourage, lorsque les jeunes plantes (céréales, tabac) représentent la seule source de nourriture.

- Préférentielles ou exclusives: T. oleracea, T. orientalis, T. paludosa, T. obsoleta, T. pagana, T. neurotica, T. varipennis, T. vernalis, N. a. appendiculata, N. a. pertenua, N. flavescens
- Régulières: T. cisalpina, N. cornicina
- Occasionnelle ou incertaine: N. submaculosa

8. Les forêts subalpines (18 espèces)

Parmi les milieux boisés, la forêt subalpine est à la fois la plus pauvre et celle qui possède le moins d'espèces préférentielles ou exclusives. Celles-ci ne forment pas un groupe homogène et appartiennent à 4 sous-genres différents. Ce peuplement caractérisé par la proportion élevée des espèces de Vestiplex et Savtshenkia, et la rareté de celles de Lunaticipula, Mediotipula, Nephrotoma et Acutipula, résulte de la combinaison de 3 paramètres écologiques: un climat froid, la dominance des résineux et l'abondance des mousses.

- Préférentielles ou exclusives: T. limbata, T. luridorostris, T. pseudoirrorata, T. circumdata
- Régulières: T. alpium, T. i. subinvenusta, T. nielsenii, T. serrulifera, T. subsignata, T. submarmorata, T. truncorum, T. hortorum, T. nubeculosa, T. pallidicosta, T. scripta, T. strobliana, T. limitata, N. tenuipes
- Occasionnelles ou incertaines: T. maxima, T. fulvipennis, T. mikiana, T. irrorata, T. pabulina, T. bullata, T. fascingu-

lata, T. magnicauda, N. aculeata,
N. austriaca, N. cornicina

9. Les forêts xérothermiques (18 espèces)

Presque aussi pauvres en espèces que les forêts subalpines, les forêts xérothermiques possèdent, au contraire des précédentes, nettement plus d'espèces préférentielles ou exclusives (au moins 7 espèces, et 10 en ajoutant des incertaines, telles T. handschini, T. truncata ou T. xyrophora) appartenant principalement à Mediotipula et Lunatipula. Les représentants de Savtshenkia (excepté T. tulipa) et ceux de Pterelachisus (excepté pseudocrassiventris et pseudovarriipennis) y sont par contre plus rares. Dans ces milieux, l'abondance des individus est faible et nombre d'espèces sont très difficiles à capturer de jour. Il en résulte que les exemplaires exogènes, provenant de milieux voisins plus riches, occupent dans les captures une part assez élevée et qu'ils se confondent avec les espèces spécialisées. Au contraire, nous avons vu que dans les milieux spécialisés plus riches en individus, comme les tourbières et les prairies alpines, les espèces indigènes sont abondantes et se distinguent facilement des apports extérieurs. Malgré les difficultés qu'il y a à travailler dans les forêts xérothermiques, l'effort en a valu la peine puisqu'il a permis la récolte de plusieurs espèces intéressantes, très rares ou totalement inconnues jusqu'ici en Suisse.

- Préférentielles ou exclusives:

T. tulipa, T. sarajevensis, T. stigmatella, T. pseudocrassiventris, T. falcata, T. longidens,
T. magnicauda

- Régulières:

T. pseudovarriipennis, T. scripta,
T. alpina, T. brunneinervis,
T. fasciculata, T. helvola,
T. livida, T. lunata, T. peliostigma,
N. cornicina, N. flavipalpis

- Occasionnelles ou incertaines:

T. fulvipennis, T. alpium, T. subinvenusta, T. limbata, T. nielsenii, T. serrulifera, T. subsignata,
T. mikiana, T. submarmorata, T. handschini, T. truncata,
T. xyrophora, N. aculeata,
N. tenuipes

10. Les mégaphorbiées et la végétation rudérale (19 espèces)

De même que les haies, ces habitats par lesquels il faut entendre les talus, les hautes herbes des bords de chemins ou de rivières, la végétation des coupes rases et d'autres milieux souvent nitrophiles soumis à l'activité humaine, ont la particularité de ne posséder aucune espèce caractéristique ou exclusive, mais un nombre élevé de régulières, qui proviennent le plus souvent de milieux ouverts ou de forêts claires. Les espèces de Lunatipula et de Nephrotoma sont particulièrement abondantes, celles de Tipula et de Acutipula assez fréquentes. Ce sont des milieux faunistiquement peu intéressants, mais où les captures sont faciles.

- Préférentielles ou exclusives:

0

- Régulières:

N. nigra, T. fulvipennis, T. oleracea, T. neurotica, T. liminata, T. livida, T. lunata, T. peliostigma, T. vernalis, N. aculeata, N. analis, N. a. appendiculata, N. a. pertenua, N. cornicina, N. crocata, N. euchroma, N. flavescens, N. scalaris, T. maxima, T. paludosa, T. rufina

- Occasionnelles ou incertaines:

*Milieux riches*11. Les bords des cours d'eau (23 espèces)

L'écologie des Tipulidae des bords de cours d'eau pourrait à elle seule faire l'objet d'une fructueuse étude. Les micro-habitats, spatialement très proches, imposent d'étudier les larves qui, seules, permettent de décrire avec précision les exigences de chaque espèce. D'autre part, l'extrême diversité des types de cours d'eau, simple suintement moussu, rivage marécageux d'une rivière, ruisseau ensoleillé ou rigole forestière encombrée de feuilles mortes, a pour conséquence que le spectre faunistique présenté ici ne peut exister en un seul lieu, mais combine l'ensemble des situations possibles excepté les étendues sableuses bordant les grands fleuves et les marais de pentes, déjà évoqués précédemment. Il est cependant intéressant de considérer les bords de cours d'eau dans leur ensemble pour mettre en évidence les caractéristiques de leurs peuplements. Ils montrent une majorité d'espèces préférentielles ou exclusives, dont certaines se retrouvent parfois dans d'autres milieux humides. Les genres ou sous-genres présents au bord des cours d'eau sont nombreux: Dolichopeza, Schummelia, Yamatotipula, Acutipula, Tipula, Savtshenkia, Beringotipula, Lunatipula, Emdotipula, Nephrotoma

- Préférentielles ou exclusives:

T. variicornis, T. zernyi, T. caesia, T. m. montium, T. m. italia, T. submontium, T. decipiens, T. maxima, T. vittata, T. cheethami, T. saginata, N. c. lindneri, N. guestfalica, T. lateralis, T. pruinosa, T. fulvipennis, T. luna, T. oleracea, T. subcunctans, T. benesignata, T. signata, T. unca, T. laetabilis, D. albipes, D. nitida, T. zonaria, T. pechlaneri

- Régulières:

- Occasionnelles ou incertaines:

12. Les bas-marais (27 espèces)

Les bas-marais sont plus riches en espèces que les bords de cours d'eau, mais possèdent seulement 5 espèces préférentielles ou exclusives. En effet, nombre d'entre elles se retrouvent soit dans les rives marécageuses des rivières, soit dans les forêts humides. Les genres ou sous-genres présents sont analogues à ceux des bords de cours d'eau: Platytipula s'ajoute à leur liste, alors qu'il faut retrancher Dolichopeza et Emdotipula. Dans l'ensemble, la faune des bas-marais ne réunit guère plus

de 20% des espèces de Tipulidae, ce qui contredit l'opinion répandue, mais inexacte, que les représentants de cette famille leur sont strictement associés.

- Préférentielles ou exclusives:

- Régulières:

- Occasionnelles ou incertaines:

T. l. agilis, T. l. luteipennis,
T. pierrei, T. italica, T. affinis
N. nigra, T. variicornis, T.
caesia, T. lateralis, T. marginel-
la, T. pruinosa, T. fulvipennis,
T. luna, T. maxima, T. oleracea,
T. orientalis, T. paludosa, T.
subcunctans, T. alpium, T.
obsoleta, T. pagana, T. rufina,
T. unca, T. fascipennis, N.
anal, N. crocata, N. dorsalis
T. couckeii, T. gimmerthali,
T. varipennis, T. lamellata,
N. scalaris

13. Les haies (28 espèces)

L'abondance des espèces présentes dans les haies provient de ce qu'elles constituent un écotone entre la forêt et les milieux ouverts, et qu'elles cumulent les espèces des deux groupements. Logiquement aussi, les haies ne possèdent aucune espèce préférentielle ou exclusive. Parmi les représentants de nombreux genres ou sous-genres, ceux de Lunatipula et de Nephrotoma sont particulièrement abondants.

- Préférentielle ou exclusive:

- Régulières:

- Occasionnelles ou incertaines:

0
N. nigra, T. fulvipennis, T.
nielsenii, T. obsoleta, T. rufina,
T. serrulifera, T. subsignata,
T. sarajevensis, T. pabulina,
T. pseudovariipennis, T. scripta,
T. brunneinervis, T. fascipennis,
T. helvola, T. livida, T. longidens,
T. lunata, T. peliostigma, N.
aculeata, N. austriaca, N. corni-
cina, N. crocata, N. euchroma,
N. flavescens, N. flavipalpis,
N. quadristriata, N. scurra,
N. tenuipes
T. pechlaneri, T. unca, T. trun-
cata

14. Les forêts humides (30 espèces)

Par forêts humides, il faut entendre aussi bien les forêts riveraines des lacs ou des rivières que les zones de sources ou de suintements de forêts généralement moins humides. Il est intéressant de remarquer que ces milieux ne sont pas les plus riches, bien qu'ils soient à la fois boisés et humides. Ils possèdent un nombre relativement faible d'espèces préférentielles ou exclusives qui appartiennent aux sous-genres Savtshenkia, Pterelachisus et Nephrotoma et, parmi ce dernier, au groupe dorsalis. L'abondance des individus peut être très élevée dans de tels habitats

où la fraîcheur permanente qui règne durant la journée permet une importante activité diurne.

- Préférentielles ou exclusives: T. benesignata, T. signata, T. subvafra, T. irrorata, N. dorsalis, N. helvetica, N. lunulicornis
- Régulières: T. variicornis, T. zernyi, T. lateralis, T. fulvipennis, T. luna, T. maxima, T. alpium, T. subsignata, T. unca, T. trifascingulata, T. truncorum, T. scripta, T. fascipennis, T. laetabilis, T. livida, T. lunata, N. aculeata, N. analis, N. austriaca, N. lamellata, N. quadrifaria, N. quadristriata, N. scurra
- Occasionnelles ou incertaines: T. decipiens, T. i. subinvenusta, T. nielsenii, T. rufina, T. serrulifera, T. mikiana, T. pseudovariipennis, T. submarmorata, T. limitata, N. tenuipes

15. Les forêts mésophiles de feuillus (40 espèces)

Ces forêts de feuillus sont sans conteste les milieux les plus riches en Tipulidae. Parmi 40 espèces, 18 sont préférentielles ou exclusives. 10 d'entre elles, dont tous les Cténophorinae, indiquées par un astérisque (*), se développent dans le bois mort, même s'il est parfois encore debout.

- Préférentielles ou exclusives: T. confusa, T. siebkei, T. apicispina, T. berteii, T. cinereocincta, T. pabulina, T. padana, T. bullata, T. selene*, T. flavolineata*, D. bimaculata*, C. festiva*, C. flaveolata*, C. guttata*, C. ornata*, C. pectinicornis*, T. atrata*, T. nigricornis*
- Régulières: T. fulvipennis, T. alpium, T. nielsenii, T. rufina, T. serrulifera, T. subsignata, T. irrorata, T. pseudovariipennis, T. submarmorata, T. trifascingulata, T. truncorum, T. hortorum, T. nubeculosa, T. scripta, T. alpina, T. fascipennis, T. helvola, T. livida, T. lunata, N. aculeata, N. cornicina, N. quadrifaria
- Occasionnelles ou incertaines: T. maxima, T. sarajevensis, T. berteii, T. pseudoirrorata, T. bezzii, T. fascingulata, T. magnicauda, T. peliostigma, N. flavipalpis, N. lamellata, N. tenuipes.

ANALYSE ETHOLOGIQUE

Dans le cadre d'un travail de faunistique, l'analyse éthologique reste marginale et ne peut guère être développée. Dans le cas présent, les informations éthologiques reposent principalement sur la comparaison des récoltes effectuées avec les divers moyens de piégeage, et en particulier avec les pièges lumineux qui fournissent un certain nombre de renseignements sur l'activité nocturne des Tipulidae.

Espèces attirées par la lumière

En cumulant les espèces attirées par les divers pièges lumineux (tente Malaise lumineuse, piège "Changins", ou capture manuelle à proximité d'un éclairage), on constate que 121 espèces (81% de la faune) ont répondu à la lumière. Quelques-unes sont exclusives pour l'un ou l'autre des pièges (tente Malaise lumineuse: *T. apicispina*, *T. bilobata*; piège "Changins": *T. submontium*, *T. bezzii*, *T. xyrophora*; drap éclairé: *T. pilicauda*), alors que deux autres ont été capturées à la fois par les deux pièges lumineux fixes (*T. brevantennata*, *T. scalaris*), mais jamais à vue. Dans tous les cas, ce sont des espèces très rares capturées en un ou deux exemplaires seulement, ou très localisées (*T. apicispina*, *T. scalaris*). Leur capture réalisée uniquement de nuit est donc imputable au hasard et à l'absence de chasse à vue au bon endroit et au bon moment. Elle n'indique pas une activité exclusivement nocturne.

Inversément, l'examen des 28 espèces capturées uniquement à vue, suggère que pour la majorité d'entre elles une activité nocturne est cependant tout à fait probable. En effet, excepté 7 espèces liées presque exclusivement aux tourbières et au marais d'altitude où l'on peut admettre que l'activité nocturne est inhibée par les températures extrêmement basses de la nuit (*D. albipes*, *P. pubescens*, *P. turcica*, *T. gimmerthali*, *T. grisescens*, *T. interserta*, *T. subvafra*), toutes les autres espèces non capturées la nuit montrent soit des distributions très ponctuelles où les pièges lumineux n'ont pas été utilisés (*T. couckeii*, *T. decipiens*, *T. pechlaneri*, *T. stigmatella*, *T. pseudocrassiventris*, *T. pseudopruinosa*, *T. affinis*, *T. circumdata*, *T. truncata*, *T. bistilata*, *T. saginata*, *N. c. lindneri*, *N. pratensis*, *C. pectinicornis*) ou, plus simplement, proviennent de captures anciennes effectuées sans l'aide de pièges lumineux (*D. nitida*, *T. sauteri*, *T. winthemi*, *T. adusta*, *T. handschini*, *C. festiva*, *T. nigricornis*).

En résumé, on retiendra que l'attraction vers les sources lumineuses est une constante chez les Tipulidae, qui peut occasionnellement être masquée par l'absence d'activité nocturne dans des milieux particulièrement froids.

Sexe-ratio dans les principaux pièges

Calculés sur l'ensemble des captures, les sexe-ratios des divers pièges sont bien différents. Le plus élevé est noté pour la chasse à vue ($R\delta/q = 1,88$; $N=6646$), suivie par la tente Malaise lumineuse ($R\delta/q = 1,48$; $N=16901$) et le piège type "Changins" ($R\delta/q = 1$; $N=6167$). Ce résultat indique que de jours, les $\delta\delta$ sont en moyenne nettement plus actifs, plus visibles et plus faciles à capturer que les qq . De nuit leur activité relative est par contre plus faible. La différence de sexe-ratio observée entre

Ce résultat confirme clairement la sélection des ♂ opérée par la tente Malaise lumineuse, mais il apporte une donnée nouvelle beaucoup plus inattendue qui s'énonce comme suit: la proportion des femelles capturées de nuit augmente régulièrement avec l'altitude; de jour, elle est constante de l'étage collinéen ou subalpin, mais nettement inférieure dans l'alpin.

Pour contrôler si l'augmentation de l'activité nocturne des ♀♀, plus importante aux étages supérieurs, est un phénomène général ou dépend de particularités propres à l'une ou l'autre des espèces, nous avons effectué le calcul de leur sexe-ratio en fonction des pièges et des étages pour les principales espèces présentes à la fois dans plusieurs étages, dont l'alpin, et capturées par les pièges lumineux (tab. IV-5). Pour la plupart d'entre elles, et malgré des valeurs parfois peu significatives, on retrouve la tendance générale (*T. alpinum*, sauf tente Malaise lumineuse, *T. nielsenii*, *T. invenusta*, *T. serrulifera*, *T. subsignata*, *T. truncorum*, *T. scripta*). *T. pallidicosta* est la seule nettement discordante, alors que les captures de *T. excisa* et *T. montana*, nettement alpines, ne sont pas significatives pour les étages inférieurs, mais illustrent clairement l'inversion du sexe-ratio entre le jour et la nuit.

Des exemples particulièrement significatifs se retrouvent chez des espèces communes:

T. scripta: E1-P1 (tente Malaise lumineuse): 5,4; E2-P1: 2,7; E3-P1: 0,8 ou E1-P3 (piège "Changins"): 5,5; E2-P3: 1,2; E3-P3: 1,5; E4-P3: 0,2

T. subsignata: E1-P1: 1,3; E2-P1: 1,13; E3-P1: 0,06; E1-P3: 1; E2-P3: 0,6; E3-P3: 0,2; E4-P3: 0,5

T. invenusta: E1-P1: 3,8; E2-P1: 2,5; E3-P1: 0,5; E1-P3: 1,7; E2-P3: 0,8; E3-P3: 4,0; E4-P3: 0,2

Ces résultats amènent une première conclusion: pour les Tipulidae, un sexe-ratio publié sans la mention des moyens d'investigation utilisés et de l'étage de végétation où les captures ont été effectuées, ne signifie rien. S'il est par contre plus difficile d'expliquer la variation altitudinale du sexe-ratio nocturne, il est tentant de formuler une hypothèse: le facteur écologique principal qui varie avec l'altitude est la température. On peut donc imaginer qu'il agisse de manière inégale sur l'un ou sur l'autre sexe. Ainsi, si les ♀♀ montrent un seuil thermique d'activité inférieur aux mâles, les observations précédentes trouveraient une explication. En effet, la dominance des ♂ en plaine, où les températures sont généralement élevée, proviendrait de leur plus grande mobilité liée au comportement de recherche des ♀♀. Plus on s'élève et que la température s'abaisse, plus cette activité des ♂ se trouverait concentrée durant le jour, et plus la proportion des ♀ augmenterait durant la nuit. A l'étage alpin, le seuil thermique nécessaire à l'activité nocturne des ♂ serait rarement atteint, ce qui conduirait à des sexe-ratios très bas.

Pour les femelles, l'avantage de posséder un seuil thermique d'activité bas, est peut-être de leur permettre de pondre la nuit, période durant laquelle les risques de prédation sont bien moindre que de jour et où l'humidité relative est plus forte. De nombreux auteurs (voir Pritchard, 1983) ont insisté sur le danger de dessiccation qui menace la ponte et les techniques d'oviposition adaptées à sa protection.

A l'étage alpin, il est possible que les Tipulidae, dont l'activité est concentrée sur les périodes de beau temps (les seules suffisamment chaudes), doivent paradoxalement éviter, au moment de la ponte, le rayonnement solaire direct. On sait, en effet, que dans l'air raréfié de l'altitude, la dessiccation est fort rapide et les adaptations de bien des plantes, succulentes ou pileuses, en sont une conséquence bien connue.

Il convient de préciser qu'en plaine aussi, de nombreuses espèces évitent les trop grandes chaleurs par une activité nocturne. Dans les steppes, par exemple, toute activité cesse peu après le lever du soleil et ne reprend qu'en fin d'après-midi.

Variation nycthémerale du sexe-ratio

L'analyse de la variation du sexe-ratio calculé de jour et de nuit pour chaque espèce doit être effectuée avec prudence du fait qu'elle repose sur des méthodes différentes. Cependant, de fortes différences du sexe-ratio illustrant probablement un rythme nycthémeral différent de l'un ou l'autre des sexes, peuvent être mises en évidence pour un certain nombre d'espèces.

Pour comparer les deux ratios, nous avons procédé de manière empirique. Premièrement, en ne retenant dans cette analyse que les espèces dont le nombre total des captures est supérieur à 30, aussi bien pour les pièges lumineux combinés que pour les chasses à vue (ou dont le piège n'est pas connu, mais est probablement identique). Secondement, en calculant le quotient du rapport le plus fort divisé par le plus faible, et en considérant que si ce quotient est inférieur à 1,3 les sexe-ratios sont identiques. Si ce quotient est compris entre 1,3 et 2, la différence est considérée comme faible; enfin, s'il est supérieur à 2, la différence est considérée comme forte.

Dans ces conditions restrictives, les résultats sont les suivants (tab. IV-6): pour 30 espèces les ♀♀ sont plus nocturnes que les ♂♂ (19 fortement plus nocturnes, 11 un peu plus nocturnes), alors que 11 seulement montrent des ♂♂ plus nocturnes que les ♀♀ (10 fortement plus nocturnes, 1 un peu plus nocturne). Pour 13 espèces aucun rythme nycthémeral ne peut être mis en évidence. Il est important de remarquer aussi que parmi les espèces dont les ♂♂ apparaissent comme fortement plus nocturnes que les ♀♀, deux possèdent des ♀♀ inaptes au vol (*T. luteipennis* et *T. pagana*) et chez 3 autres (*T. vernalis*, *T. appendiculata*, *T. flavescens*), l'aptitude au vol des ♀♀ est réduite aussi longtemps qu'elles sont gravides. Ces 5 espèces ne sont donc pas significatives. Il apparaît donc globalement que sur 54 espèces significatives, 61% possèdent des ♀♀ plus nocturnes que les ♂♂ et que le cas contraire ne s'observe que pour 6 espèces (12%). Enfin, selon nos critères de validité, 13 espèces (27%) ne peuvent être interprétées.

On peut donc conclure que malgré des sexe-ratios très variables où dominent tantôt les ♀♀ et tantôt les ♂♂, les ♀♀ des Tipulidae sont en règle générale relativement plus nocturnes que les ♂♂. Ce résultat s'explique probablement par l'hypothèse déjà avancée à propos de la variation altitudinale du sexe-ratio: une meilleure résistance des femelles au froid, la recherche d'une humidité relative élevée pour la ponte et l'avantage que représente la discrétion de l'activité nocturne.

Tab. IV-6. Variation nycthémerale du sexe-ratio.

N. ind capturés de jour (sexe-ratio)

N. ind capturés de nuit (sexe-ratio)

Quotient du rapport le plus grand sur le plus faible

A ♀♀ nettement plus nocturnes que les ♂♂					
T. oleracea	189 (1,39)	2	T. excisa	346 (4,16)	138
	1483 (0,69)			245 (0,03)	
T. limbata	86 (1,61)	3,6	T. montana	88 (1,93)	38,6
	78 (0,44)			41 (0,05)	
T. obsoleta	63 (2,32)	4,6	T. nubeculosa	80 (7)	2,6
	236 (0,52)			55 (2,67)	—
T. rufina	32 (0,6)	6,6	T. strobiliana	113 (1,31)	2,6
	521 (0,09)			74 (0,51)	
T. signata	156 (1,33)	3,2	T. fascipennis	116 (1,42)	2,6
	254 (0,42)			109 (0,54)	
T. mikiana	50 (0,85)	2,4	T. lunata	379 (3,08)	4,8
	34 (0,36)			145 (0,63)	
T. sarajevensis	28 (2,45)	2,3	T. peliostigma	63 (6)	14,6
	233 (1,06)			55 (0,41)	
T. pabulina	181 (1,7)	2,4	T. flavolineata	48 (1,4)	3
	114 (0,7)			41 (0,46)	
T. pseudovariipennis	73 (1,21)	2,8	T. analis	95 (1,02)	2,7
	47 (0,42)			108 (0,37)	
T. submarmorata	214 (3,12)	4,8			
	91 (0,65)				
B ♀♀ un peu plus nocturnes que les ♂♂					
T. variicornis	112 (3,15)		T. pallidicosta	74 (2,22)	1,86
	64 (2,2)	1,4		116 (1,19)	
T. lateralis	271 (2,43)		N. dorsalis	89 (1,34)	1,5
	1092 (1,46)	1,6		41 (0,86)	
T. luna	129 (2,39)	1,3	N. quadrifaria	273 (1,44)	1,7
	62 (1,82)			244 (0,81)	
T. benesignata	145 (0,81)	1,4	N. quadristriata	85 (0,89)	1,3
	454 (0,59)			672 (0,69)	
T. neurotica	252 (1,96)	1,4	N. scurra	151 (0,99)	1,3
	167 (1,35)			125 (0,74)	
T. variipennis	217 (3,93)				
	44 (2,38)	1,6			

C ♂♂ et ♀♀ également nocturnes					
<i>T. fulvipennis</i>	126 (1,33)	1,06	<i>T. hortorum</i>	77 (4,13)	1,2
	229 (1,41)			65 (4,91)	
<i>T. maxima</i>	104 (1,48)	1,06	<i>T. brunneinervis</i>	113 (1,13)	1,1
	139 (1,57)			71 (1,09)	
<i>T. paludosa</i>	240 (2,08)	1,1	<i>T. helvola</i>	101 (2,26)	1,25
	862 (2,35)			258 (1,8)	
<i>T. alpium</i>	55 (0,62)	1,1	<i>T. livida</i>	134 (1,53)	1,1
	753 (0,57)			121 (1,69)	
<i>T. subsignata</i>	122 (0,91)	1,08	<i>N. aculeata</i>	110 (0,86)	1,2
	1786 (0,99)			336 (0,7)	
<i>T. unca</i>	103 (1,86)	1,08	<i>N. cornicina</i>	343 (0,88)	1
	38 (1,71)			1112 (0,87)	
			<i>N. crocata</i>	94 (0,57)	1,2
				32 (0,68)	
D ♂♂ un peu plus nocturnes que les ♀♀					
<i>N. tenuipes</i>	74 (0,8)	1,4			
	437 (1,09)				
E ♂♂ nettement plus nocturnes que les ♀♀					
<i>T. l. luteipennis</i>	116 (3,64)	-	<i>T. scripta</i>	321 (1,94)	2,2
	62 ♂♂			2097 (4,27)	
<i>T. invenusta</i>	33 (0,33)	3,9	<i>T. laetabilis</i>	72 (0,91)	3,3
	435 (1,29)			48 (3)	
<i>T. pagana</i>	73 (5,64)	82	<i>T. vernalis</i>	241 (0,91)	4,5
	464 (4,63)			335 (4,08)	
<i>T. irrorata</i>	42 (0,5)	3,6	<i>N.a. appendiculata</i>	114 (1,25)	2,3
	81 (1,79))			2086 (2,96)	
<i>T. truncorum</i>	81 (0,29)	2,8	<i>N. flavescens</i>	178 (1,37)	4,9
	859 (0,83)			1232 (6,75)	

D'autres études analogues sont extrêmement rares. Celle de Theowald (1963) fournit quelques résultats qui semblent confirmer les nôtres. N. appendiculata, N. flavescens et T. scripta montrent également des sexe-ratios nocturnes fortement dominés par les mâles; T. oleracea et T. paludosa des ratios dominés par les femelles.

ANALYSE ZOOGEOGRAPHIQUE

L'analyse zoogéographique comprend d'une part une étude "helvétique", qui permettra de dégager les grands traits de l'organisation spatiale de la faune, et en particulier de tester la valeur des régions faunistiques prises comme hypothèse au début du travail, et de leur assigner des espèces caractéristiques. D'autre part, une confrontation de la faune helvétique avec celle d'un certain nombre de régions bien étudiées de la zone paléarctique occidentale.

L'analyse helvétique est fondée principalement sur des résultats quantitatifs issus de la base de données, et fait appel à la méthode de l'analyse factorielle des correspondances. L'analyse générale est par contre purement qualitative, et ne prend en compte que la diversité des espèces.

Analyse helvétique

Abondance et diversité régionale des captures

Les comparaisons précises de l'abondance et de la diversité des Tipulidae dans les diverses régions zoogéographiques ne peuvent guère être effectuées sur la base de nos résultats. En effet, comme cela a été établi au chapitre II, l'intensité des recherches a été trop irrégulière. Le tab. IV-7 résume, pour chaque région faunistique, les nombres d'individus capturés, d'occurrences, d'espèces, ainsi que le % des ULM. On constate que les régions faunistiques les plus riches et les mieux explorées, toutes situées en plaine, peuvent réunir plus de 80 espèces (PA: 87 esp.; PB: 80 esp.; TC: 88 esp.; VC: 83 esp.). Dans les régions les plus mal explorées ou situées en altitude, ce nombre est souvent inférieur à 50 (EC: 48 esp.; EF: 49 esp.; GC: 35 esp.; GF: 36 esp.; TF, 41 esp.).

L'abondance des individus est largement tributaire des moyens de piégeage utilisés et ne permet pas de déduire qu'une région est plus ou moins riche qu'une autre.

En opérant quelques regroupements entre régions faunistiques, pour n'en retenir que les 6 principales (Jura, Plateau, versant nord des Alpes, Valais, Grisons au sens large, versant sud des Alpes) et atténuer l'effet de captures irrégulières, on constate que les diversités sont assez voisines, comprises entre 54% et 71% de l'ensemble des 149 espèces de Suisse. Cet écart est probablement encore plus faible en raison de la prospection relativement faible dans les Grisons. Le versant nord des Alpes est clairement la région la plus riche, en raison de l'extrême diversité des milieux présents et du cumul des espèces alpines à celles du Plateau dont de nombreuses manquent dans les vallées continentales. Le Plateau montre un nombre d'espèces remarquablement élevé (96) si l'on considère son caractère assez monotone et l'absence de milieux élevés. Le nombre des espèces présentes au Valais (97) et au Tessin (96), quoique très

Tab. IV-7. Abondance et diversité des captures dans les diverses régions faunistiques.

RF	N. ind	N. occur	N. esp	N. esp combinée	% ULM	% ULM combinée
AC	2214	452	70		3	
AF	1023	323	79		6	
AK	1238	412	60	106	5	16
AW	1081	273	55		2	
EC	395	158	48		2	
EF	1075	315	49	81	4	8,7
GC	140	71	35		0,7	
GF	157	75	36		2	
3A	3118	237	50		2	
JB	1407	499	64	88	6	16
JC	1854	333	50		2	
JD	927	369	62		6	
PA	4336	1045	87	96	17	25
PB	3860	1019	80		8	
TC	4167	1075	88	96	13	16
TF	1047	196	41		3	
VC	3693	937	83	97	7	17,5
VF	1528	504	66		10,5	

élevé, est probablement limité, pour la première région par la continentalité, et, pour la seconde, par la barrière physique que forment les Alpes. Le Jura semble un peu plus pauvre que le Plateau, mais son exploration dans les forêts mésophiles du nord-est est encore incomplète.

La diversité locale des Tipulidae peut être très élevée, ainsi que le montrent les captures effectuées au moyen de pièges fixes installés pour l'ensemble de la saison. D'après les résultats obtenus par les tentes Malaise lumineuses, piège le plus efficace et assurant la meilleure diversité, le nombre d'espèces qu'il est possible de récolter dans un même lieu au cours de l'année, varie généralement entre 30 et 40 (tab. IV-8). La localité la plus pauvre est un agroécosystème du Tessin (Cadenazzo, 14 espèces), la plus riche (Verschiez/Ollon, 54 espèces), une lisière de pinède sur gypse, au pied des montagnes. En lisière des forêts, sur le Plateau, le nombre des espèces peut être encore assez élevé (Birmensdorf, 41; Bois de Chênes, 40; Schaffhouse, 46; St-Gall, 46).

Tab. IV-8. Diversité locale des Tipulidae. Nombre d'espèces capturées par les tentes Malaise fixes

<u>Localités</u>	<u>Nombre d'espèces</u>
Birmensdorf (PB)	41
Bois de Chênes (PA)	40
Cadenazzo (TC)	14
Croix de Rozon (PA)	34
Delémont (JA)	38
Fully (VC)	39
Genestrierio (TC)	29
Il Fuorn (EF)	31
Mairengo (TC), jusqu'à mi-août	27
Schaffhouse (JC)	46
St. Gall (PB)	46
Verschiez /Ollon (AC)	54
Vezia (TC)	29
Waedenswil (PB)	30

On observera qu'il n'est donc pas rare de capturer en un seul lieu plus de 50% des espèces connues pour l'ensemble d'une région faunistique.

Espèces exclusives

Un second aspect de l'analyse qualitative consiste à rechercher les espèces exclusives pour une ou plusieurs régions zoogéographiques. Le tab. IV-9 réunit les résultats des principales combinaisons présentant un intérêt faunistique.

Au versant nord des Alpes, seule AK possède une espèce exclusive, à vrai dire très peu signifiante car très rare (*T. nigricornis*), et *T. pseudopruinosa* est exclusive pour AF et AK. Dans le Jura, seules *T. longidens* et *T. truncata* (1 seule localité) sont exclusives pour JB, et *P. turcica* pour JD. Sur le Plateau, toutes les espèces exclusives soit pour PA ou pour PB, ne sont connues que d'une seule localité et sont donc peu significatives. Une seule, *T. decipiens*, est exclusive pour ces deux régions combinées. Au Tessin, TC se caractérise très nettement avec 9 espèces exclusives; alors que TF n'en possède qu'une seule, d'ailleurs problématique (*T. pilicauda*). Au Valais, deux espèces peuvent être considérées comme exclusives (*T. handschini*, *T. xyrophora*) en raison de leur habitat très particulier et malgré leur présence dans une seule localité. Par contre, aucune ne peut être retenue avec sécurité pour VF, *T. sauteri* et *T. adusta* étant susceptibles d'être retrouvées

ailleurs dans les Alpes. Une seule espèce sera retenue comme exclusive en Engadine (EC, *T. pechlaneri*).

En opérant de nouveaux regroupements, *T. austriaca* est exclusive pour les Grisons au sens large et *T. subcunctans*, *T. tulipa* et *T. circumdata* pour les régions continentales dans leur ensemble. Le Valais et le Tessin possèdent, réunis, 4 espèces exclusives, particulièrement thermophiles (*T. italica*, *T. padana*, *T. falcata* et *N. helvetica*). Enfin, pour les régions du Plateau et du Jura, 7 espèces sont exclusives, auxquelles s'en ajoutent 12 autres en combinant à cette région la bordure nord des Alpes. L'ensemble de ces résultats conduit à considérer deux régions bien caractérisées par des espèces exclusives: premièrement le Tessin, secondement le Plateau, bordé par le Jura et les Préalpes.

On remarque cependant que ne sont pas prises en compte les espèces des régions froides déjà étudiées dans l'analyse thermique et qui forment un groupe particulier, réparti dans nombre de régions zoogéographiques.

Tab. IV-9. Espèces exclusives des régions faunistiques, ou des principales combinaisons de régions.

AC						D. albipes
AF						D. nitida
AK	Ta nigricornis	T. pseudopruinosa				P. pubescens
AW						T. melanoceros
JA						T. marginella
JB	T. longidens, T. truncata			T. pierrei		T. interserta
JC				T. vittata		T. tritascingulata
JD	P. turcica			T. confusa		T. winthemi
PA	T. couckeii, T. submontium			T. pagana		T. alfinis
PB	T. apicispina	T. decipiens		T. subvatra		N. lamellata
				N. guetliatica		N. submaculosa
				Ct. flaveolata		Ct. festiva
TC	T. lagilis, T. m. italia, T. orientalis, T. breviantennata			T. italica		
	T. bertelii, T. bezzii, N.a. pertenua, N. euchroma, N. scalaris			T. padana		
TF	T. pilicauda			T. falcata		
				N. helvetica		
VC	T. handschini, T. xyrophora					
VF	T. sauteri?, T. adusta					
EC	T. pechlaneri					T. subcunctans
EF	T. bilobata					T. tulipa
GC		T. austriaca				T. circumdata
GF						

Application de l'analyse factorielle des correspondances aux régions faunistiques

Comme nous venons de le voir, les méthodes strictement qualitatives ne sont guère appropriées pour tester la valeur des régions faunistiques établies au début de ce travail; elles nécessitent en outre, pour prendre un certain intérêt, de nombreux regroupements. D'autre part, dans l'examen des diversités locales et régionales, de grandes difficultés sont apparues en raison de l'irrégularité des captures dans les diverses régions.

Or, l'analyse des correspondances a précisément l'avantage de permettre l'utilisation d'échantillons d'importance différente, car elle compare non pas les valeurs absolues mais les proportions des diverses espèces entre elles, et tient évidemment compte de toutes les espèces communes et non seulement de raretés comme on a facilement tendance à le faire dans une analyse qualitative.

Le résultat de l'analyse factorielle est présenté dans les fig. IV-7 à IV-9 qui illustrent les 3 premiers plans de l'analyse.

Le premier plan (fig. IV-7), laisse apparaître une organisation tripolaire des régions faunistiques particulièrement intéressante. Le premier pôle (A) regroupe les régions froides des Alpes (VF, GF, EF, TF, AK et AF). On notera que AK et AF occupent une position nettement moins extrême que les autres régions alpines froides, et sont plus proches de l'origine dans la figure. Ainsi est confirmée l'originalité du versant nord des Alpes, par rapport aux Alpes pennines que l'analyse conduit à considérer globalement.

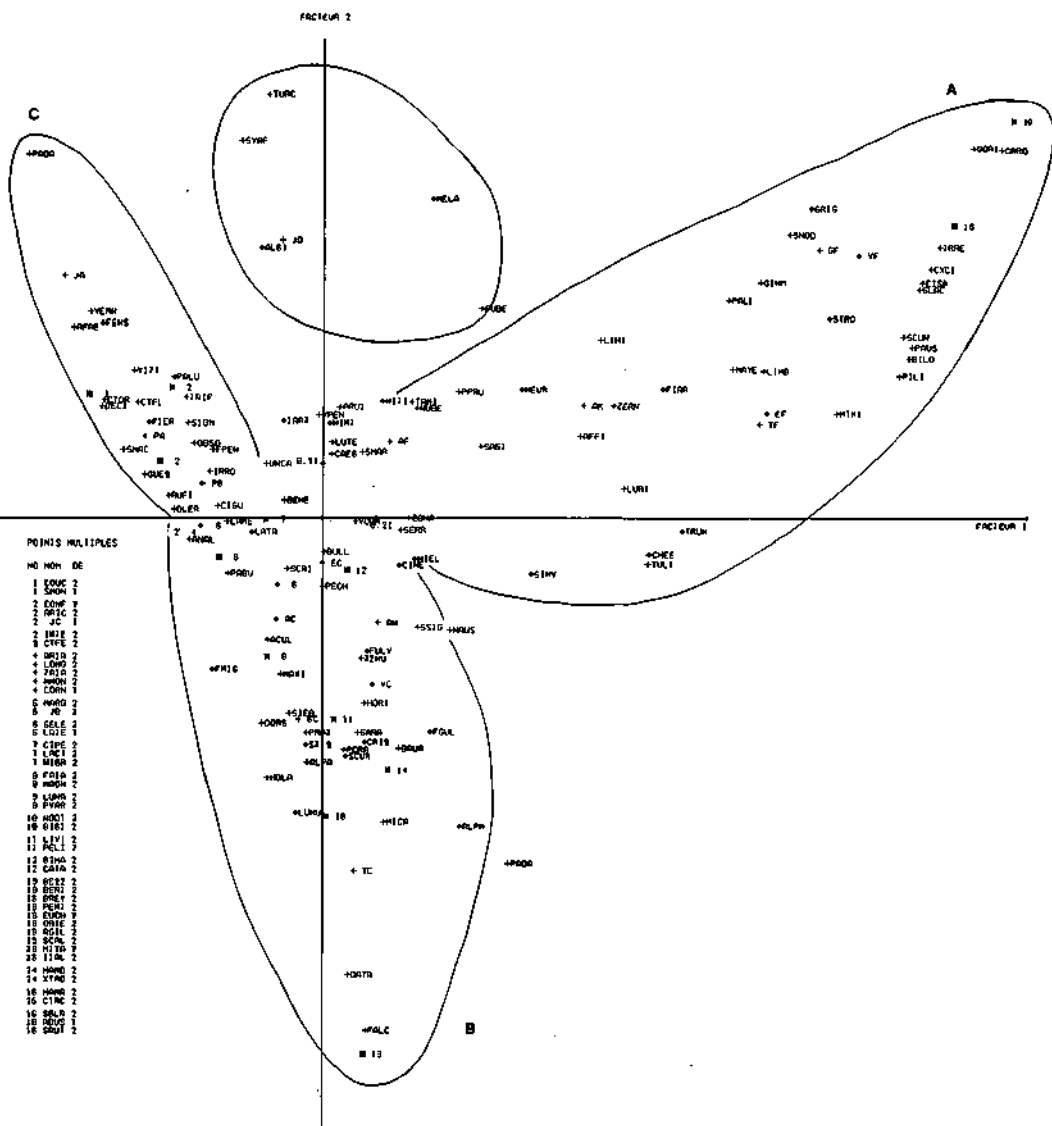
Un second pôle (B) correspond, à l'inverse du premier, aux régions les plus chaudes. Comme on peut s'y attendre, TC occupe la position extrême. Il est suivi par un groupe assez compact (GC, VC, AW, AC, EC) qui englobe toutes les régions chaudes de la région alpine et JB (pied thermophile du Jura).

Le troisième pôle (C) exprime le caractère atlantique ou centre européen. A son extrême on trouve JA (pied occidental du Jura) et, nettement plus proches de l'origine, PA, PB et JC correspondant au Plateau et au Jura schaffhouseois.

On remarquera enfin la position particulière de JD, intermédiaire entre JA et les régions froides qui illustrent le caractère hybride de cette région en raison de la rencontre d'éléments atlantiques et alpins.

Cette analyse indique aussi les espèces responsables de cette organisation des régions faunistiques. Elles regroupent évidemment les espèces exclusives citées précédemment, mais aussi d'autres qui deviennent caractéristiques pour l'une ou l'autre région en raison d'une abondance relative particulièrement élevée. Le pôle B (chaud) regroupe par exemple les espèces exclusives citées au tab. IV-9, mais leur en associe une autre (*N. quadristriata*), pourtant largement répandue en Suisse. Le pôle C ne repose guère sur des espèces exclusives. Excepté *T. pagana*, nettement atlantique et dont la distribution se trouve limitée au Jura et au Plateau, les autres espèces caractéristiques de JA sont assez largement distribuées (*T. vernalis*, *N. appendiculata*, *N. flavescens*). Là encore,

Fig. IV-7. Analyse factorielle des peuplements par régions faunistiques.
Plan 1 (facteur 1 x facteur 2).



Pourcentage de variabilité absorbé par les 4 premiers axes factoriels

1er axe 0.21	0.37	3e axe 0.11
2e axe 0.16		4e axe 0.1

Abréviations des noms d'espèces selon la liste des espèces (pp. 40-42).
Codes des régions faunistiques selon définition des RF (fig. II-1, pp. 14-15); observations: 149 espèces; effectif total: 33260.

ce sont les proportions relatives de ces espèces dans diverses régions faunistiques qui sont responsables de l'originalité de JA. Ecologiquement, cette originalité repose sur l'existence de nombreux pâturages, fortement arrosés et soumis à des températures assez douces. Ce caractère ne va pas sans des répercussions agronomiques, puisque JA est pratiquement la seule région de Suisse où les Tipulidae peuvent faire subir aux cultures de sévères dégâts. Un cas particulièrement intéressant est la présence de T. paludosa au sein des espèces caractéristiques. Pourtant présente jusque dans le nord du Tessin et en Engadine, elle prend ce statut en raison de son abondance remarquable dans JA où elle est la principale ravageuse.

Le pôle A regroupe un grand nombre d'espèces alpines ou subalpines qui ne peuvent être toutes énumérées. Excepté quelques cas douteux (T. adusta, T. sauteri), les positions extrêmes sont occupées par des espèces des régions les plus froides. Les espèces partagées entre le Jura (JD) et les Alpes sont toutes situées à la marge du pôle A, du côté de JD, et leur position est d'autant plus proche de A que leur caractère alpin est fort (T. grisescens, T. subnodicornis, T. pallidicosta, T. gimmerthali, T. limitata). P. pubescens et T. melanoceros sont même clairement intermédiaires entre le versant nord des Alpes (AC, AF) et JD, ce qui ressort nettement aussi de leur carte de répartition.

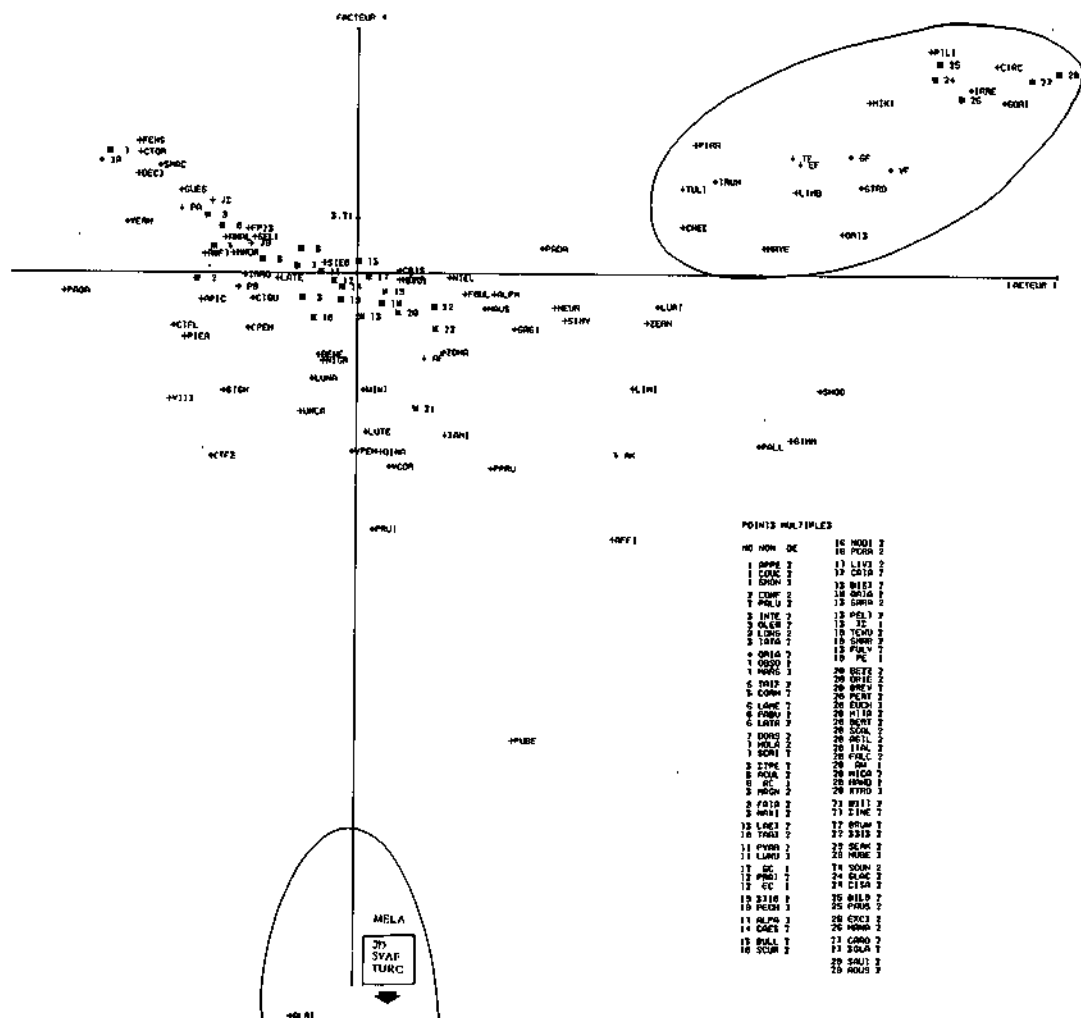
L'examen du plan II, (fig. IV-8) apporte la mise en évidence de l'opposition existant entre le Valais (VC-B') et le Tessin (TC-B'') qui s'étaient retrouvés proches dans le plan I par leur caractère commun particulièrement thermophile. On retiendra 6 espèces caractéristiques pour VC (T. peliostigma, T. brunneinervis, T. handschini, T. xyrophora, T. fasciculata, N. helvetica, dont seules les deux dernières sont présentes au Tessin.

Pour le Tessin chaud (TC) on trouve 13 espèces caractéristiques, comme dans le plan I (T. l. agilis, T. m. italia, T. italica, T. orientalis, T. breviantennata, T. berteii, T. padana, T. bezzii, T. falcata, N. a. pertenua, N. euchroma, N. quadristriata, N. scalaris). La position marginale de T. padana provient de quelques captures dans les régions froides du Valais.

Le plan III (fig. IV-9) fait avant tout ressortir la position particulière de JD, pour laquelle seule P. turcica est exclusive. P. pubescens et T. melanoceros sont partagées avec le versant nord des Alpes et D. albipes et T. subvafra le sont avec le Plateau. Ce plan illustre à nouveau très clairement la grande similitude entre VF, GF, EF et TF, et la position moins extrême de AF et AK.

La cohérence de l'ensemble de ces résultats, dont il faut rappeler qu'ils sont issus d'une hypothèse de travail -le découpage zoogéographique repose sur des bases géographiques, climatologiques et botaniques- sur laquelle nous avons intégré un groupe zoologique quelconque (en l'occurrence les Tipulidae), prouve la valeur de l'hypothèse de départ. Une incohérence dans l'organisation des régions faunistiques aurait par contre signifié soit leur mauvais choix, soit le caractère inutilisable du groupe à tester. Si le résultat actuel est positif, c'est donc aussi en raison des intéressantes distributions que montrent les Tipulidae qui forment un matériel zoogéographique de grande valeur.

Fig. IV-9. Analyse factorielle des peuplements par régions faunistiques.
Plan 3 (facteur 1 x facteur 4); paramètres sous fig. IV-7.



Cependant, sur la base des Tipulidae, on aurait tendance à simplifier encore le découpage zoogéographique de départ, en regroupant notamment les régions froides des Alpes pennines, et en assimilant la région schaffhouseoise au Plateau du nord de l'Aar (PB). Seules des nouvelles applications faisant appel à d'autres groupes systématiques permettront de telles décisions. Il serait faux d'adapter trop précisément un découpage zoogéographique aux exigences des seuls Tipulidae. Par contre, le caractère logique des premiers résultats suggère que l'hypothèse pourra être maintenue lors de nouveaux travaux.

Comparaison de la faune helvétique à celle de la région paléarctique occidentale

Diversité de la faune suisse

Avec 149 taxa (147 espèces dont deux représentées par des sous-espèces au Tessin) la faune des Tipulidae de la Suisse apparaît d'une richesse exceptionnelle. A titre de comparaison, la Grande-Bretagne compte 85 espèces; la Fennoscandie (Suède, Norvège et Finlande réunies) 119; le Benelux 101; l'Autriche et l'Allgäu réunis 127; la Roumanie 104, la Péninsule ibérique, y compris l'ensemble des Pyrénées 135. Seule la Péninsule italienne (169 espèces) possède une faune plus diversifiée que la Suisse. Cela s'explique facilement par l'extrême allongement de ce pays (1200 km) qui s'étend des Alpes presque jusqu'à l'Afrique et cumule les faunes méditerranéennes et centre-européennes. La grande diversité observée en Suisse provient de la position charnière de ce pays par rapport aux régions d'Europe et de la variété des habitats présents (voir Christ au chapitre II), mais aussi de l'intensité de la nouvelle campagne de récolte. On peut donc penser que si le nombre des espèces de Suisse n'augmentera guère désormais que dans de faibles proportions, celui d'autres régions, et particulièrement de celles situées dans la région méditerranéenne, est encore appelé à s'accroître.

Similarité de la faune suisse avec celles d'autres régions suffisamment connues

Dans un certain nombre de régions de la zone paléarctique occidentale, l'état des connaissances de la faune des Tipulidae est suffisant pour permettre des comparaisons précises. 12 d'entre elles, particulièrement intéressantes, ont été retenues pour mettre en évidence les principales affinités de la faune helvétique et seront mentionnées avec les travaux de référence utilisés en plus de ceux de Mannheims et Theowald in Lindner (1951-1980) et d'Oosterbroek (1978-1980):

Afrique du nord	(Theowald & Oosterbroek, 1980)
Macaronésie (Iles Canaries, Açores, Madère)	Theowald, 1977; Theowald & Oosterbroek, 1980)
Péninsule ibérique méridionale et centrale	(Theowald & Oosterbroek, 1981)
Péninsule ibérique septentrionale + Pyrénées françaises	(Mannheims & Thomas, 1976; Theowald, 1978b; Theowald & Dufour, 1983)

Grande-Bretagne	(Kloet & Hincks, 1975)
Benelux	(Theowald, 1971; Oosterbroek, 1979c; Klopp-Albrecht, 1974)
Fennoscandie (Suède, Norvège, Finlande)	
Autriche + Allgäu	(Mannheims & Pechlaner, 1963; Theischinger, 1977b; Theischinger, 1978)
Corse et Sardaigne	(Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1982)
Italie du nord (nord de la ligne Gênes-Forlì)	(Mannheims & Theowald, 1959; Theowald & Oosterbroek, en préparation)
Italie centrale et méridionale (sud de la ligne Gênes-Forlì)	(Mannheims & Theowald, 1959; Theowald & Oosterbroek, en préparation)
Roumanie	(Erhan, en préparation)

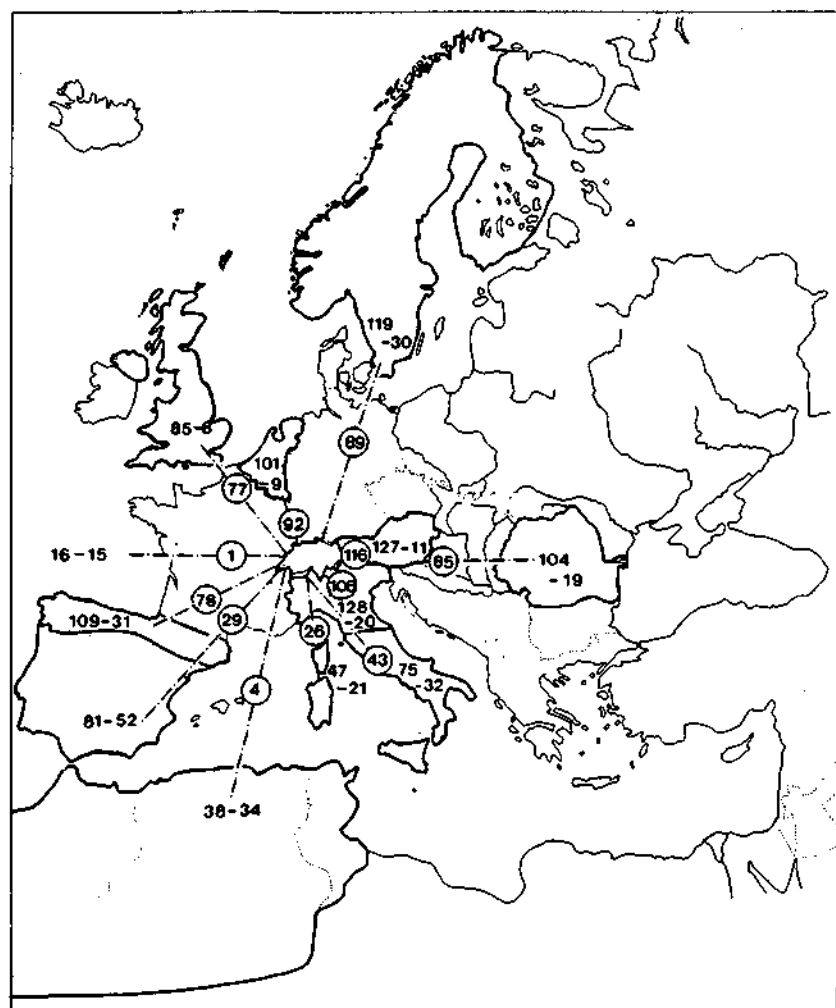
La fig. IV-10 illustre les affinités entre chacune des régions et la faune helvétique en précisant le nombre d'espèces communes, exclusives, ainsi que leur total. Afin de faciliter l'interprétation des résultats, l'indice de similarité de Jaccard a été calculé, et permet de classer les régions dans l'ordre de similarité décroissant (tab. IV-10).

Les indices les plus élevés concernent, comme on pouvait s'y attendre, les régions les plus proches (Autriche + Allgäu: 0,72; N. Italie: 0,63; Benelux: 0,59). On remarquera cependant l'indice nettement inférieur du nord de l'Italie par rapport à celui de l'Autriche, bien que les deux régions soient en contact avec la Suisse. Cette différence est une conséquence de la présence de la barrière alpine, qui empêche l'entrée en Italie d'un certain nombre d'espèces d'Europe centrale, et de la localisation du nord de l'Italie sur la marge de la région méditerranéenne.

Des indices de similarité proches de 0,50 caractérisent la Fennoscandie, la Grande-Bretagne et la Roumanie, toutes également éloignées de la Suisse. La similarité est par contre un peu plus faible avec le nord de l'Espagne et les Pyrénées (0,43) qui marquent la limite de la région méditerranéenne. Avec les pays de celle-ci, les indices de similarité marquent une chute rapide (Italie méridionale: 0,23; Corse + Sardaigne: 0,15; Péninsule ibérique méridionale et centrale: 0,14). Enfin, avec l'Afrique du nord et la Macaronésie, les affinités sont très faibles ($S < 0,02$).

Ces résultats mettent en évidence la limite bien connue qui sépare la faune méditerranéenne de celle de l'Europe centrale et confirment que l'influence de cette dernière s'étend jusqu'au nord de l'Espagne, au nord de l'Italie et jusqu'à la Roumanie. Ils permettent aussi de rechercher les espèces dont la découverte en Suisse est plausible. Cette probabilité est d'autant plus grande que l'indice de similarité est élevé. Elle est donc la plus forte pour les espèces exclusives d'Autriche et d'Allgäu, du nord de l'Italie et du Benelux ($S > 0,58$).

Fig. IV-10. Affinités de la faune helvétique avec celles de 12 régions représentatives de la zone paléarctique occidentale.



Nombres d'espèces communes, exclusives et leur total.

Tab. IV-10. Secteurs de la région palaéarctique occidentale classés par ordre décroissant de leur similarité avec la faune helvétique.

Région	S
Autriche + Allgäu	0,72
Italie du nord	0,63
Benelux	0,58
Fennoscandie	0,50
Roumanie	0,50
Grande-Bretagne	0,49
Péninsule ibérique septentrionale	
+ Pyrénées françaises	0,43
Italie centrale et méridionale	0,23
Corse et Sardaigne	0,15
Péninsule ibérique méridionale	
et centrale	0,14
Afrique du nord	0,02
Macaronésie	0,006

S : indice de similarité de Jaccard où $S = \frac{a}{a+b+c}$ et

a = N. sp. communes; b = N. sp. exclusives de la région 1 et
c = N. sp. exclusives de la région 2.

Autriche + Allgäu:	<u>Pr. proxima</u> Lackschewitz, <u>T. fenestrella</u> Theowald, <u>T. tenuicornis</u> Schummel, <u>T. mediterranea</u> Lackschewitz, <u>T. crassiventris</u> Riedel, <u>T. plitviensis</u> Simova, <u>T. mellea</u> Schummel, <u>T. pokornyi</u> Mannheims, <u>T. soosi</u> Mannheims, <u>T. rectoris</u> Schummel, <u>C. elegans</u> Meigen.
Italie du nord:	<u>T. mediterranea</u> Lackschewitz, <u>T. plumbea</u> Fabricius, <u>T. mannheimsi</u> Theowald, <u>T. crassiventris</u> Riedel, <u>T. dolomitensis</u> Theowald, <u>T. osellai</u> Theowald, <u>T. spathifera</u> Mannheims, <u>T. fragilicornis</u> Riedel, <u>T. hemapterandra</u> Bezzi, <u>T. riedeliana</u> Mannheims, <u>T. saccai</u> Mannheims, <u>T. bispina</u> Loew, <u>T. buchholzi</u> Mannheims & Theowald, <u>T. cerva</u> Mannheims & Theowald, <u>T. cinerascens</u>

Loew, T. forcipula Mannheims & Theowald, T. onusta Riedel, T. praecox Loew, T. subtruncata Mannheims & Theowald, T. zangherii Lackschewitz.

Benelux:

P. subsericornis Zetterstedt, T. verburyi Edwards, T. coerulescens Lackschewitz, T. quadrivittata Staeger, T. staegeri Nielsen, T. pauli Mannheims, T. cava Riedel, T. pustulata Pierre, C. elegans Meigen.

La probabilité de nouvelles découvertes parmi la faune de Scandinavie, de la Grande-Bretagne ou de Roumanie semble minime, excepté pour les espèces qui seraient déjà citées ci-dessus. Cependant, une liste sera aussi établie dans le but d'être aussi exhaustif que possible. Tel ne sera par contre pas le cas pour les espèces des régions dont l'indice de similarité est inférieur à 0,49.

Une telle méthode n'est cependant pas infaillible, comme le prouve la présence en Suisse de deux espèces qui auraient échappé à ce pronostic: T. apicispina, dont la localité la plus proche de Suisse est située dans les Carpates ukrainiennes et T. handschini, connue en dehors du Valais seulement du sud de l'Italie et des Basses-Alpes. Enfin, deux espèces ibériques, mais aussi présentes en France, méritent mention: il s'agit de N. forcipata Pierre, connue de la vallée du Rhône (Oosterbroek, 1978) et de Dolichopeza hispanica Mannheims, de l'Isère (Vaillant, 1953).

Fennoscandie:

Pr. proxima Lackschewitz, Pr. setosa Tjeder, Pr. abscondita Lackschewitz, Pr. sericornis Zetterstedt, Pr. ringdahli Tjeder, Pr. lapponica Tjeder, Pr. tjederi Mannheims, T. quadrivittata Staeger, T. moesta Riedel, T. fendleri Mannheims, T. freyana Lackschewitz, T. salicetorum Siebke, T. montana verberneae Mannheims & Theowald (ssp dans les Alpes), T. laccata Lundström & Frey, T. transbaicalica Alexander, T. tumidecornis Lundström, T. mellea Schummel, T. trispinosa Lundström, T. humilis Staeger, T. relicticornis Schummel, T. i. invenusta Riedel (ssp dans les Alpes), T. boreosignata Tjeder, T. persignata tofina Alexander, T. jutlandica Nielsen, T. crassicornis Zetterstedt, T. laetibasis Alexander, T. kaisilai Mannheims, N. lundbecki Nielsen, N. ramulifera Tjeder, C. nigriceps Tjeder.

Roumanie:

T. simulans Savtshenko, T. coerulescens Lackschewitz, T. tenuicornis Schummel, T. pauli Mannheims, T. plitviciensis Simova, T. crassicornis Zetterstedt, T. crassiventris Riedel, T. e. carpatica Erhan & Theowald (ssp dans les Alpes), T. s. hemiptera Mannheims (ssp dans les Alpes), T. fuscicosta Mannheims, T. istriana Erhan & Theowald, T. heros Egger, T. leandros Erhan, T. mellea Schummel, T. bispina Loew,

T. circe Mannheims, T. macroselene Strobl,
C. fastuosa Loew.

Grande-Bretagne: Pr. serricornis Zetterstedt, T. yerburyi Edwards,
T. coerulescens Lackschewitz, T. pagana holoptera
Edwards (ssp en Suisse occidentale), T. staegeri
Nielsen, T. mutila Wahlgren, T. cava Riedel,
N. sullingtonensis Edwards.

Origine de la faune helvétique

L'analyse des répartitions générales des espèces de Tipulidae qui composent la faune helvétique, permet d'élaborer quelques hypothèses sur la recolonisation de la Suisse dès la dernière période glaciaire. On admettra par ailleurs que durant celle-ci, le nombre des espèces susceptibles de survivre sur place, devait être très restreint et ne comporter que des formes se rencontrant aujourd'hui à l'étage alpin. Les distributions des Tipulidae permettent de considérer 3 groupes principaux d'espèces:

Espèces de la plaine européenne	80 esp.	54 %
Espèces montagnardes et alpines	52 esp.	35 %
Espèces méditerranéennes	17 esp.	11 %

Chacun de ces groupes sera encore subdivisé et l'origine de certaines catégories proposées.

A. Espèces de la plaine européenne

5 catégories chorologiques principales empruntées à Theowald & Oosterbroek (1983) sont retenues:

P1 : plaine européenne + Péninsule ibérique

D. albipes, T. paludosa, T. confusa, T. signata, T. subvafra,
N. flavescens

Theowald & Oosterbroek proposent pour ces 6 espèces un refuge glaciaire ibérique. Dans cette perspective, il est intéressant d'observer que l'analyse factorielle des régions faunistiques place ces 6 espèces comme caractéristiques des régions les plus occidentales du pays (JA et JD). Les distributions helvétiques s'interprètent comme la marque d'une composante historique, aussi bien que par les arguments écologiques avancés au chapitre III.

P2 : plaine européenne occidentale, centrale + Balkans

T. caesia, T. lateralis, T. marginella, T. m. montium, T. submontium,
T. decipiens, T. luna, T. maxima, T. oleracea, T. alpium,
T. obsoleta, T. pabulina, T. pseudovariipennis, T. submarmorata,
T. truncorum, T. hortorum, T. nubeculosa, T. fascipennis, T. helvola,
T. livida, T. peliostigma, T. selene, T. vernalis, T. flavolineata,
N. a. appendiculata, N. c. lindneri, N. pratensis, N. quadrifaria,
C. flaveolata, C. guttata, C. ornata, C. pectinicornis

P2 - Asie : idem + aire continue ou disjointe en Asie

N. nigra, T. luteipennis, T. variicornis, T. couckeij, T. pierrei,
T. pruinosa, T. fulvipennis, T. subcunctans, T. unca, T. apicispina
 (relique), T. irrorata, T. varipennis, T. scripta, T. laetabilis,
T. lunata, T. nodicornis, N. aculeata, N. analis, N. crocata,
N. cornicina, N. dorsalis, N. lamellata (relique), N. lunulicornis,
N. quadristriata, N. scalaris, N. scurra, D. bimaculata, C. festiva,
T. atrata, T. nigricornis

La provenance post-glaciaire des représentants des deux groupes précédents qui composent l'essentiel de la faune des régions basses de la Suisse est, selon Theowald & Oosterbroek (1983), d'origine balkanique. Les distributions en Suisse, souvent ubiquistes, ne permettent guère de tester cette hypothèse. La colonisation du Plateau aura probablement imposé un contournement des Alpes par le nord, celle du Tessin, une arrivée par la plaine du Pô. Quelques espèces, très rares, doivent être considérées en Suisse comme des reliques (T. submontium, T. couckeij, T. subcunctans, T. apicispina, N. lamellata), leur distribution générale étant plus ou moins fortement discontinue.

P3 : plaine européenne occidentale, centrale + Europe du nord

P. pubescens (Asie), P. turcica (Asie), T. melanoceros (boréo-alpine - Asie), T. pagana, T. trifasciata, T. winthemi (Asie),
T. affinis

L'origine septentrionale ou occidentale de 4 de ces espèces est particulièrement claire dans l'analyse factorielle (T. pagana -tendance occidentale-, P. turcica, P. pubescens, T. melanoceros -tendance septentrionale). Enfin, les distributions de T. trifasciata et T. winthemi, localisées uniquement au nord des Alpes et celle de T. affinis, dans le nord-est de la Suisse uniquement, s'accordent avec cette même origine.

P4 : plaine européenne occidentale + Péninsule ibérique + Péninsule italienne

T. vittata, N. flavipalpis, N. submaculosa

T. vittata et T. submaculosa sont clairement localisées dans l'ouest du pays (Plateau occidental). De même que pour les espèces de P1, cette distribution s'accorde avec l'hypothèse d'un refuge ibérique, alors qu'il ne semble pas que le refuge italien ait joué un rôle dans la colonisation de la Suisse. Tel n'est pas le cas pour N. flavipalpis pour laquelle les deux refuges peuvent être invoqués.

P5 : plaine européenne occidentale et centrale + région méditerranéenne

T. rufina, N. guesfatica

Seule la distribution de N. guesfatica en Suisse occidentale suggère une origine ibérique. Celle de T. rufina est indistincte.

B. Espèces méditerranéennes

Les espèces méditerranéennes peuvent être facilement classées, sur la base de leur distribution, en 6 catégories:

M1 : région méditerranéenne occidentale (ibérique)

T. longidens, T. pilicauda

L'origine ibérique de T. longidens, localisée en Suisse uniquement au pied du Jura, est très plausible. Theowald & Oosterbroek (1983) situent son arrivée en Europe centrale à l'époque atlantique, plus chaude que l'actuelle. Ceci explique les discontinuités de la distribution de l'espèce qui se limite en Europe centrale uniquement aux habitats particulièrement chauds. Par contre, la présence de T. pilicauda dans la région cisalpine de Gondo est contradictoire et suggère que les informations concernant cette espèce sont lacunaires.

M2 : région méditerranéenne centrale (italienne)

T. l. agilis, T. m. italia, T. berteii, T. padana, T. bezzii, T. falcata, T. handschini, T. xyrophora, N. euchroma

L'origine italienne de ces 9 espèces cisalpines est parfaitement claire. 4 d'entre elles ont franchi les Alpes pour s'établir dans le Haut Valais (T. padana) ou le Valais central (T. falcata, T. handschini, T. xyrophora). Les populations rhodaniennes de padana, à l'étage subalpin, suggèrent un contact actuel ou très récent avec les populations cisalpines. Il n'en va peut-être pas de même pour les 3 autres espèces collinéennes pour lesquelles la colonisation du Valais pourrait dater d'une époque plus chaude que l'actuelle.

M3 : région méditerranéenne orientale (balkanique)

T. italica, T. orientalis

L'arrivée en Suisse de ces espèces est identique à celle de M2. L'une d'elles (T. italica) s'est implantée dans le Valais central.

M1,2 : région méditerranéenne occidentale et centrale

T. breviantennata, N. a. pertenua

En Suisse, ces deux espèces sont strictement cisalpines. Elles proviennent certainement de la Péninsule italienne.

M2,3 : région méditerranéenne centrale et orientale

T. truncata

M1,2,3 : région méditerranéenne occidentale, centrale et orientale

T. brunneinervis

L'absence de ces deux espèces dans le Tessin, et leur affinité pour

des milieux xéothermiques (steppe pour T. brunneinervis; xérobromion bordé de haies pour T. truncata), suppose une arrivée en Suisse fort ancienne, peut-être durant l'époque atlantique. Dans ce cas, une origine danubienne n'est pas exclue, d'autant plus que pour T. brunneinervis des stations disparues étaient signalées au siècle dernier sur le versant nord des Alpes, et que l'espèce manque à la fois dans les Grisons et au Tessin.

C. *Espèces des montognes d'Europe*

On peut distinguer dans la faune montagnarde ou alpine d'Europe 5 groupes d'espèces, selon l'extension plus ou moins grande de leur distribution et leur présence dans le nord de l'Europe et en Asie:

Mont : montagne d'Europe moyenne

D. nitida, T. zernyi, T. zonaria, T. benesignata, T. cheethami, T. goriziensis, T. invenusta subinvenusta, T. serrulifera, T. subsignata, T. sarajevensis, T. siebkei ?, T. stigmatella ?, T. austriaca, T. cinereocincta, T. glacialis, T. neurotica, T. pseudo-irrorata, T. pseudopruiosa, T. montana, T. strobliana, T. alpina ?, T. bullata ?, T. fasciculata ?, T. limitata, T. magnicauda, T. saginata, N. austriaca.

Mont BA : montagne d'Europe + aire disjointe en Europe du nord

T. gimmerthali, T. excisa, T. pallidicosta, T. circumdata, T. bistilata

Mont BA-Asie: idem + Asie

T. grisescens, T. interserta, T. limbata, T. subnodicornis, T. luridorostris, N. tenuipes

Alpes sensu stricto

T. nielsenii, T. pechlaneri, T. tulipa, T. mikiana, T. bilobata, T. irregularis, T. mayerduerrii, T. pseudocrassiventris, T. sauteri, T. subglacialis, T. carolae, T. cisalpina, N. helvetica

Alpes + Asie

T. adusta

On remarque d'emblée la grande diversité des espèces de ce groupe, qui sont loin d'être toutes liées à l'altitude. Un certain nombre d'éléments strictement alpins sont même nettement thermophiles (T. pechlaneri, T. pseudocrassiventris, T. tulipa, N. helvetica).

La Suisse étant située au cœur du réseau des montagnes d'Europe, les distributions dans ce pays ne permettent généralement pas de mettre en évidence des voies d'immigration particulières.

Quelques espèces hautes-alpines ont probablement résisté aux glaciations sur place ou aux abords immédiats de la Suisse: T. goriziensis, T. austriaca, T. bilobata, T. irregularis, T. subglacialis, T. carolae, T. excisa,

T. montana, T. strobliana. La distribution actuelle de quelques espèces suggère clairement leur origine postglaciaire (cisalpina provenant du nord de l'Italie ; T. austriaca, T. pseudocrassiventris, T. pechlaneri, provenant des Alpes orientales; T. pseudopruinosa provenant de la bordure nord des Alpes).

Au contraire, pour la majorité des espèces, et surtout pour celles des étages inférieurs, il n'est pas possible d'entrevoir une provenance particulière. Cette situation est frappante pour des espèces aujourd'hui apparemment endémiques (T. tulipa, N. helvetica) dont les écologies indiquent que la distribution actuelle ne peut être ancienne et pour lesquelles une immigration post-glaciaire est obligatoire.

Onze espèces montrent des distributions de type boréo-alpin, signe d'une grande mobilité post-glaciaire, mais n'indiquant pas non plus leur origine. Celle-ci est probablement européenne pour T. gimmerthali, T. excisa, T. pallidicosta, T. circumdata et T. bistilata. Elle pourrait être asiatique pour les 5 espèces qui occupent aussi cette région. Le sens de la migration ne peut être appréhendé ici. Mannheims (1959) avait déjà établi une liste de 19 espèces présentant des distributions boréo-alpines. Une définition plus stricte du terme boréo-alpin, qui implique une présence obligatoire en Scandinavie et une discontinuité marquée, nous impose de rejeter T. verberneae (sous-espèce nordique de T. montana), T. cheethami, T. benesignata, T. alpium, T. serrulifera, T. saginata, T. sarajevensis et T. siebkei.

Enfin, on notera l'origine vraisemblablement asiatique de T. adusta, très rare dans les Alpes et inconnue en Europe centrale et en Scandinavie.

Pour clore ce chapitre, il est bon de souligner que les deux tendances de la zoogéographie causale -historique et écologique- évoquées dans l'avant-propos, apparaissent à la lumière de ces résultats comme des disciplines complémentaires plutôt qu'antagonistes. On a vu comment des espèces, dont on suppose que le refuge glaciaire a été ibérique, montrent, à l'échelle de la Suisse, une tendance atlantique certainement d'origine écologique; comment d'autres, méditerranéennes, sont limitées aux régions particulièrement chaudes et portent la marque de leur origine. On en conclura que les tendances écologiques des espèces ne sont pas indépendantes de leur histoire: il est même probable que le choix d'un refuge glaciaire soit déterminé déjà par des potentialités écologiques, comme il est certain que les potentialités écologiques ne s'expriment pas sans une composante historique.

V. BILAN

Cette recherche a comme origine le pari de réaliser, sans base préalable, une étude faunistique exhaustive reposant sur une méthodologie adéquate, dans l'espace de quelques années. Or, de telles études, rarement entreprises pour elles-mêmes, constituent le plus souvent l'aboutissement de la longue carrière d'un systématique.

Ce pari a imposé de recourir à une méthodologie aussi rigoureuse que possible afin d'atteindre la meilleure efficacité tant sur le plan des récoltes que sur celui de l'analyse et de la gestion des données. La capture a nécessité la mise au point d'une stratégie particulière faisant intervenir la prospection systématique de 18 régions faunistiques adoptées comme hypothèse au début du travail. La difficulté de récolter des Tipulidae, notamment en plaine où l'activité diurne se limite pour de nombreuses espèces à une brève période en début et en fin de journée, et les aléas de la météorologie qui réduisent considérablement le nombre des journées favorables à la capture à vue, ont imposé la conception d'un nouveau type de piège combinant l'effet intercepteur de la tente Malaise et l'effet attractif des pièges lumineux. La tente Malaise lumineuse (Dufour, 1980a), destinée spécialement à la capture des Tipulidae et des autres Diptères Nématocères a été installée durant toute la période de vol dans 14 localités particulièrement intéressantes. Cette technique de piégeage s'est avérée très efficace pour la capture des Tipulidae, puisque 50,6 % des individus et 70,5 % des espèces en proviennent. Par contre, l'analyse comparative de son spectre de capture avec celui du piège lumineux de type "Changins" reste à faire.

Le piège "Changins" a été utilisé abondamment par les Lépidoptérologues et les Trichoptérologues qui nous ont fait don d'un matériel supplémentaire de haute valeur, très diversifié, bien que moins abondant que celui de la tente Malaise lumineuse (18,5 % des individus; 68,5 % des espèces).

Enfin, complément indispensable aux captures des pièges lumineux, et seule méthode qui permette d'appréhender directement l'habitat et le comportement des espèces, la chasse à vue nous a contraint à mener une vie de naturaliste errant à la recherche des habitats particuliers et propres à chaque région faunistique.

La nouvelle campagne de récoltes n'a pas été inutile, car elle a permis de capturer pour la première fois 25 espèces qui manquaient totalement dans les collections des principaux musées suisses, et de confirmer la présence de bien d'autres dont l'appartenance à la faune helvétique était inconnue ou douteuse. Le nombre des espèces de Tipulidae de Suisse, dont 54 étaient citées en 1881 par Huguenin et qui, selon Sauter (1975) devait dépasser 88, a été longtemps et fortement sous-estimé, puisque 147 espèces, dont deux connues chacune par deux sous-espèces, sont aujourd'hui répertoriées.

L'analyse des données concernant les captures de 33'374 individus répartis en 8339 occurrences a conduit à la mise en place d'une banque de données faunistiques informatisée, capable de fournir automatiquement les résultats les plus divers (catalogues des captures, analyses, applications graphiques). Malgré le surcroît de travail qu'impose la saisie des données, le système s'est avéré très rentable par le nombre et la variété

de ses possibilités d'exploitation. Il permet un véritable travail de recherche sur la base des données faunistiques dont l'analyse manuelle, si fastidieuse et rarement menée à bien, semble aujourd'hui totalement archaïque.

L'utilisation de l'ordinateur permet d'obtenir aussi nombre de renseignements concernant l'organisation même de la campagne de captures. L'intérêt de ces renseignements, peu évident à court terme, est de fournir une référence précise pour des travaux comparatifs futurs. Il est évident que le catalogue d'aujourd'hui perdrait une grande partie de son intérêt si l'effort de capture qu'il a nécessité reste inconnu. Lors d'une précédente recherche sur les Odonates (Dufour, 1982b) dont les effectifs ont régressé de manière catastrophique au cours des dernières décennies, nous avons gravement ressenti le manque de telles informations pour prouver les raréfactions. Cela a imposé de recourir à des sources indirectes dont l'une a même été la valeur marchande de ces insectes au XIXe siècle.

Les résultats complets de ces recherches comprennent un certain nombre de travaux préliminaires déjà publiés ou sous-presses. Ils couvrent principalement des aspects méthodologiques (tente Malaise lumineuse, Dufour, 1980a; présentation générale des méthodes de capture et d'analyse (Dufour, Geiger et Haenni, 1983) et systématiques. 5 taxa nouveaux provenant de Suisse ont été décrits Tipula (Pterelachisus) padana Dufour, 1981b; Tipula (Pterelachisus) sauteri Dufour, 1982a; Tipula (Savtshenkia) tulipa Dufour, 1983; Tipula (Vestiplex) carolae Dufour, 1984 et Tipula (Platytipula) luteipennis agilis Dufour & Brunhes, 1984. A la suite de la découverte de femelles holoptères de Tipula (Savtshenkia) gimmerthali Lackschewitz au Valais et au Tessin et de femelles aptes au vol chez T. l. agilis Dufour & Brunhes, un inventaire des Tipulidae brachyptères de la région paléarctique occidentale a été effectué (Dufour & Brunhes, 1984). Dans un second article, les diverses étapes pouvant conduire à la perte de l'aptitude au vol sont discutées (Brunhes & Dufour, 1984).

La révision de matériel provenant de l'étranger, mais déposé en Suisse, permit deux découvertes intéressantes: à Zurich (ETH) l'examen du type de Dolichopeza fuscipes Bergroth a donné lieu à une importante synonymie (Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1983); à Lausanne, celui d'un ♂ de T. gimmerthali des Pyrénées a permis de reconnaître une sous-espèce nouvelle Tipula gimmerthali mattheyi, Theowald & Dufour, 1983.

Dans la présente publication, destinée à fournir une description et une analyse complète de la faune helvétique des Tipulidae, chaque espèce est discutée, après une rapide synonymie et les références des meilleures descriptions et illustrations, dans des perspectives phénologique, écologique, éthologique et chorologique. Pour chacune une fiche synthétique réunit la carte de distribution en Suisse, la phénologie, des diagrammes illustrant l'abondance relative dans les diverses régions faunistiques, niveaux thermiques, étages de végétation, classes de précipitations, principaux pièges, et un certain nombre de paramètres chiffrés (N. individus, N. occurrences, sexe-ratio et rapport individus/occurrences). Le catalogue complet de toutes les captures (142 pages) peut être obtenu sur demande au Centre Suisse de Cartographie de la Faune.

Une analyse globale de la faune reprend les principales rubriques de l'analyse des espèces sous l'angle des peuplements, et en faisant largement appel à la méthode de l'analyse factorielle des correspondances.

L'analyse phénologique fait apparaître 7 périodes phénologiques caractéristiques (mars, avril-mai, juin, juillet-août, septembre, octobre-novembre, décembre) et désigne les espèces qui leur sont associées. Quelques types phénologiques particuliers sont mis en évidence: retards phénologiques altitudinaux, retard des $\sigma\sigma$ par rapport aux $\delta\delta$ et espèces bivoltines.

L'analyse écologique, basée sur des analyses de correspondances, détermine l'influence des principaux facteurs (étages de végétation, niveaux thermiques, précipitations) et leur assigne des espèces caractéristiques. D'autre part, l'interprétation directe des observations sur le terrain permet de décrire les peuplements de 15 habitats particuliers dont les espèces plus ou moins nombreuses sont réparties en 3 catégories: les espèces préférentielles ou exclusives, les régulières, et les occasionnelles ou incertaines. L'habitat le plus pauvre est la steppe, qui possède une seule espèce régulière et aucune exclusive, le plus riche étant la forêt mésophile de feuillus avec 40 espèces préférentielles, exclusives ou régulières.

L'analyse éthologique repose principalement sur la comparaison des récoltes effectuées à vue ou par les pièges lumineux. Il en ressort que 81% des espèces montrent une attraction envers la lumière et que des conditions locales (rareté, climat nocturne froid) expliquent facilement l'absence des autres, dont on ne peut supposer qu'elles sont indifférentes à la lumière. L'analyse globale du sexe-ratio indique que la chasse à vue amène le ratio le plus élevé ($R\delta/q=1,88$). Parmi les pièges lumineux, la tente Malaise lumineuse favorise plus la pénétration des $\delta\delta$ ($R\delta/q=1,48$) que le piège "Changins" dans lequel ce rapport est parfaitement équilibré ($R\delta/q=1$). Ces résultats s'expliquent pour la chasse à vue par l'importante activité diurne des $\delta\delta$ et pour les pièges lumineux par les structures différentes des deux appareils.

Plus inattendue est la mise en évidence d'une variation altitudinale du sexe-ratio observée dans chacun des pièges lumineux. En plaine l'abondance des $\delta\delta$ est relativement plus élevée que celle des $q\delta$, alors qu'en altitude cette tendance s'inverse. L'analyse de quelques espèces particulières qui fréquentent plusieurs étages de végétation, confirme encore ce résultat. D'autre part, une analyse comparative des sexe-ratios diurnes et nocturnes indique que pour une majorité d'espèces le rythme nycthémeral n'est pas identique chez les deux sexes. Chez la plupart, les $q\delta$ montrent une activité nocturne supérieure à celle des $\delta\delta$, alors que certaines montrent cependant une situation inverse.

L'analyse zoogéographique comporte un volet helvétique dans lequel sont comparées l'abondance et la diversité des captures dans les diverses régions faunistiques. Une analyse qualitative, basée sur les espèces exclusives de l'une ou l'autre région, permet une approche grossière des affinités entre régions.

De manière beaucoup plus fine, l'analyse factorielle des correspondances fait apparaître une organisation tripolaire des régions faunistiques qui s'associent selon leurs composantes méditerranéenne ou thermophile,

atlantique ou centre-européenne, alpine ou froide. Les régions faunistiques pour lesquelles la tendance froide est la plus marquée réunissent les domaines élevés des Alpes pennines, alors que dans ce même groupe les régions élevées du versant nord des Alpes occupent une position intermédiaire et sont donc plus proches des conditions moyennes.

Au sein des régions chaudes, le versant méridional des Alpes est le plus extrême, tandis que les autres vallées (Grisons, Engadine, Valais, et vallées à foehn du nord des Alpes) forment un groupe intermédiaire assez compact. Le pied du Jura, thermophile, se rattache à cette catégorie.

Dans le dernier pôle, qui dénote une tendance atlantique ou centre-européenne, le versant occidental du Jura se place en extrémité. Le Plateau, oriental et occidental, associé au Jura schaffhousois est par contre plus proche des conditions moyennes.

Les régions élevées du Jura occupent une position particulière, intermédiaire entre le premier et le 3ème pôle, qui s'accorde avec la conjonction caractéristique à cette région d'une composante atlantique et d'une composante froide. L'analyse factorielle permet en outre la mise en évidence des similarités chorologiques entre espèces et de rechercher celles qui sont caractéristiques pour l'une ou l'autre des régions faunistiques.

Par leur caractère logique, les résultats de cette analyse apportent une confirmation de la valeur du découpage faunistique adopté en hypothèse de travail, ainsi que de celle des Tipulidae comme matériel zoogéographique.

En comparaison avec celle de la région paléarctique occidentale, la faune helvétique est d'une richesse exceptionnelle puisqu'elle abrite 147 des 530 espèces actuellement connues. La similarité de la faune suisse est la plus grande avec l'Autriche, l'Italie du nord et le Benelux. Suivent ensuite la Fennoscandie, la Roumanie, la Grande-Bretagne et le nord de la Péninsule ibérique y compris l'ensemble des Pyrénées. Les régions méridionales d'Europe, Espagne et Italie centrales et méridionales, Corse et Sardaigne, démontrent une similarité faunistique bien moindre et celle-ci est extrêmement faible avec l'Afrique du nord et la Macaronésie.

Une liste des espèces potentielles en Suisse a été établie en retenant celles qui, actuellement inconnues, appartiennent à des régions dont l'indice de similarité avec la Suisse est élevé. Toutefois, malgré le nombre relativement important des espèces citées, il est peu probable que celui des espèces helvétiques augmente dans des proportions sensibles.

L'origine de la faune est interprétée en rapport avec les distributions générales des espèces et leur répartition en Suisse. Trois groupes principaux sont reconnus: espèces de la plaine européenne, espèces méditerranéennes et espèces des montagnes d'Europe. Au sein des deux premiers, des subdivisions supplémentaires font intervenir des refuges glaciaires ibériques, italiens ou balkaniques. Par contre, pour les espèces des montagnes, parmi lesquelles il y a des boréo-alpines, de telles catégories ne peuvent être établies.

EPILOGUE

"Dénouement d'une affaire longue et embrouillée" pour reprendre la définition du "Petit Robert", l'épilogue de cette étude réunit quelques remarques générales. La première est que, par sa remarquable diversité zoogéographique, la Suisse justifie pleinement le terme de laboratoire faunistique proposé en avant-propos. Mais hélas, avec la dégradation rapide des écosystèmes, cet instrument de recherche s'émousse et se fragmente.

Par leur immense diversité, les invertébrés constituent un inépuisable stock d'indicateurs biologiques dont chacun possède sa valeur propre. Cette multitude a l'inconvénient de placer le chercheur devant l'embaras du choix et lui impose de recourir à des méthodes faunistiques adaptées. L'usage de l'ordinateur en est une, qui ne dispense pas de focaliser étroitement les recherches sur un groupe taxonomique précis. Il est en effet encore bien prématuré de vouloir englober dans une banque faunistique unique l'ensemble des invertébrés helvétiques. Ce serait pourtant là un véritable système de contrôle de l'environnement (Environmental monitoring system), infiniment plus sensible et complet que l'actuel basé essentiellement sur des paramètres physico-chimiques, parfois botaniques, et qui, parmi les animaux, ne tient compte que de certains vertébrés.

La seconde remarque est que, malgré son ancienneté, la faunistique a longtemps passé pour une discipline triviale et suffisamment connue, pour un simple inventaire qui n'exige ni méthode ni soutien financier et sans aucune urgence si on considère que les peuplements faunistiques sont plus ou moins stables.

Or, on constate que parmi les plus grands insectes de Suisse, de nombreux s'ajoutent encore actuellement aux inventaires faunistiques et que certains appartiennent même à des espèces encore non décrites. On imagine dès lors facilement quelle ignorance doit entourer les plus petites et les plus discrètes. Mais surtout, la mise en évidence de l'appartenance de plusieurs espèces de Tipulidae à des milieux menacés (tourbières, steppes, forêts naturelles de plaine) montre que pas plus que les Lépidoptères ou les Odonates (et sans doute bien d'autres délaissés par les chercheurs) ces insectes ne sont à l'abri d'une éventuelle disparition.

C'est le devoir des faunisticiens de combler les lacunes de notre connaissance, comme c'est celui des autorités de leur en donner enfin les moyens.

BIBLIOGRAPHIE

- Baggiolini, M. & Stahl, J. 1965. Description d'un modèle de piège lumineux pour la capture d'insectes. Bull.Soc.ent.Suisse 37: 181-190.
- Beaumont, J. de 1968. Zoogéographie des insectes de la Suisse. Bull.Soc.ent.Suisse 41: 323-329.
- Bergroth, E. 1891. Beitrag zur Tipuliden-Fauna der Schweiz. Mitt.Naturf. Ges.Bern: 131-138.
- Boersma, E.A. 1977. A world check-list of the Ctenophorinae (Diptera, Tipulidae). Versl.techn.Geg.Inst.Taxon.Zool., Amsterdam 14: 1-82.
- Brindle, A. 1960. The larvae and pupae of the British Tipulinae (Diptera: Tipulidae). Trans.Soc.Brit.Ent., 14: 64-114.
- Brunhes, J. & Dufour, C. 1984. Les différentes étapes de la perte de l'aptitude au vol chez les Tipulides et les Limonides (Diptera, Nematocera) vivant sous climat froid. Bull.Ecol. 15: 185-198.
- Christ, H. 1883. La flore de la Suisse et ses origines. Georg, Bâle-Genève-Lyon. 572 p.
- Coulson, J.C. 1959. Observations on the Tipulidae (Diptera) of the Moor House Nature Reserve, Westmoreland. Trans.roy.ent.Soc.London 111: 157-174.
- Cramer, E. 1968. Die Tipuliden des Naturschutzparkes Hoher Vogelsberg (BRD, Hessen). Dt.ent.Z.N.F. 15: 133-232.
- Dennis, R.L.H. 1977. The British Butterflies, their Origin and Establishment. Claxsey, Faringdon. 318 p.
- Dufour, C. 1980a. Un nouveau piège lumineux pour la capture des Tipulidae et autres Diptères Nématocères: une tente "Malaise" lumineuse. Bull.Soc.ent.Suisse 53: 313-320.
- Dufour, C. 1980b. Die Insektenfauna des Hochmoores Balmoos bei Hasle, Kanton Luzern. VI. Diptera 1: Tipulidae (Schnaken). Ent.Berichte Luzern 4: 15-17.
- Dufour, C. 1981a. Zur Insektenfauna des Siedereiteiches bei Hochdorf, Kanton Luzern. IV. Diptera 1: Tipulidae (Schnaken). Ent.Berichte Luzern 5: 71-72.
- Dufour, C. 1981b. Tipula (Pterelachisus) padana sp.n. from southern Switzerland (Ticino, Valais) and northern Italy (Diptera: Tipulidae). Ent.Berichten Amsterdam 41: 125-128.
- Dufour, C. 1982a. Tipula (Pterelachisus) sauteri sp.n. from Valais in Huguenin's collection (Diptera, Tipulidae). Bull.Soc.ent.Suisse 55: 313-315.
- Dufour, C. 1982b. Odonates menacés en Suisse romande. Adv.Odonatol. 1: 43-54.
- Dufour, C. 1983. Tipula (Savtshenkia) tulipa sp.n. from xerothermic valleys of the Swiss Alps (Diptera: Tipulidae). Bull.Soc.ent.Suisse 56: 275-281.
- Dufour, C. 1984. Tipula (Vestiplex) carolae sp.n., a high alpine species of the excisa group (Diptera, Tipulidae). Bull.Soc.ent.Suisse 57: 79-84.
- Dufour, C. & Brunhes, J. 1984. Les Tipulidae brachyptères de la région paléarctique occidentale avec les descriptions des qq holoptères de Tipula (Savtshenkia) gimmerthali Lackschewitz et de Tipula (Platytipula) luteipennis agilis ssp.n. (Diptera, Tipulidae). Bull.Soc.ent.Suisse 57: 133-151.
- Dufour, C., Geiger, W. & Haenni, J.P. 1983. Les méthodes mises en oeuvre par la Diptérologie helvétique. Bull.Soc.ent.France 88: 98-109.

- Geiger, W. 1980. Observations éco-faunistiques sur les Lépidoptères de la tourbière du Cachot (Jura Neuchâtelois). I. Méthodes, faunistique et caractéristiques du peuplement. Bull.Soc.neuch.Sci. nat. 103: 11-27.
- Geiger, W. 1984. Limoniidae, sous-famille Limoniinae. Une contribution à la connaissance de la faune diptérologique helvétique. Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences.
- Haenni, J.P. & Matthey, W. 1984. Utilisation d'un piège d'interception (tente Malaise) pour l'étude entomologique d'une tourbière du Haut-Jura. I. Introduction et résultats généraux. Bull.Soc.neuch.Sci. nat. 107: 111-122.
- Hemmingsen, A.M. 1956. Deep-boring ovipository instincts of some crane-fly species (Tipulidae) of the subgenera Vestiplex Bezzi and Oreomyza Pok. and some associated phenomena. Vidensk.Medd. dansk naturh.Foren., Kbh. 118: 243-315.
- Hemmingsen, A.M. & Jensen, B. 1960. Relative wing length and abdominal prolongation in some crane fly species (Tipulidae) with deep-boring ovipository instincts. Vidensk.Medd.dansk naturh.Foren. 123: 81-110.
- Höchstetter, D. 1962-3. Beiträge zur Biologie, Ökologie und Systematik der Tipuliden-Larven (Diptera). Sitzungber.phys.-med.Soz.Erlangen 82: 33-112.
- Hollander, J. den 1975. The phenology and habitat of the species of the subgenus Tipula Linnaeus in the Netherlands (Diptera, Tipulidae). Tijdschr.Ent. 118: 83-97.
- Huguenin, G. 1888. Fauna insectorum Helvetiae., B. Tipulinae Schiner: 10-33.
- Imhof, E. 1976. Atlas scolaire suisse pour l'enseignement secondaire. Payot, Lausanne. 188 p.
- Kloet, G.S. & Hincks W.D. 1975. A check list of British insects. Royal entomological Society, London. 139 p.
- Klopp-Albrecht, M. 1974. Faune des Tipulidae (Diptères nématocères) du Grand-Duché de Luxembourg. Archs.Inst.gr.-duc.Luxemb.N.S. 36: 137-233.
- Lattin, G. de 1967. Grundriss der Zoogeographie. Fischer Verlag, Stuttgart. 602 p.
- Leclercq, J. 1968. Les Monographies fauniques régionales nécessaires aux progrès de la Biogéographie et de l'Ecologie. C.R.Soc.biogéographie 44: 60-68.
- Leclercq, J. 1983. Succès, mais aussi obstacles épistémologiques rencontrés dans la "Cartographie des Invertébrés européens". Bull.Soc.ent. France 88: 81-97.
- Maercks, H. 1941. Das Schadaufreten der Wiesenschnaken (Tipuliden) in Abhängigkeit von Klima, Witterung und Boden. Arb.physiol. angew.Ent.Berlin-Dahlem 8: 261-275.
- Mannheims, B. 1951, 1952, 1953, 1963, 1965, 1966, 1967, 1968. Tipulidae. A: Westpalaearktischen Arten. Fliegen palaearkt.Reg. 15: 1-320.
- Mannheims, B. 1959. Boreoalpine Tipuliden (Dipt.). Bonn.zool.Beitr. 10: 398-406.
- Mannheims, B. & Theowald, Br. 1959. Die Tipuliden Italiens (Dipt. Tipulidae). Mem.Soc.Ent.italiana 38: 15-54.
- Mannheims, B. & Pechlaner, E. 1963. Die Tipuliden Nordtirols (Dipt.). Stuttg.Beitr.Naturk. 102: 1-29.
- Mannheims, B. & Thomas, A.G.B. 1976. Tipulidae s.s. du Sud-Ouest

- de la France observés à proximité des cours d'eau (Diptera, Nematocera). *Annls.Limnol.* 12: 283-286.
- Oosterbroek, P. 1978. The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 1. *Beaufortia* 27: 1-137.
- Oosterbroek, P. 1979a. The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 2. *Beaufortia* 28: 57-111.
- Oosterbroek, P. 1979b. The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 3. *Beaufortia* 28: 157-203.
- Oosterbroek, P. 1979c. The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 4. *Beaufortia* 29: 129-197.
- Oosterbroek, P. 1980. The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part 5. *Beaufortia* 29: 311-394.
- Paulian, R. 1983. Systématique et spécialistes: rôle et signification. *Bull.Soc.ent.France* 88: 386-400.
- Pritchard, G. 1983. Biology of Tipulidae. *Ann.Rev.Entomology* 28: 1-22.
- Sauter, W. 1968. Zur Zoogeographie der Schweiz am Beispiel der Lepidopteren. *Bull.Soc.ent.Suisse* 41: 330-336.
- Sauter, W. 1974. Faunistik mit dem Computer: der European Invertebrate Survey (EIS). *Bull.Soc.ent.Suisse* 47: 125-126.
- Sauter, W. 1975a. Revision der Tipula-Arten der Sammlung Prof.Dr.G. Huguenin. *Bull.Soc.ent.Suisse* 48: 205-206.
- Sauter, W. 1975b. Zoogeographie, 18. In: Imhof, E. 1965-1978. *Atlas de la Suisse*. Edition du Service topographique fédéral, Wabern-Berne.
- Savtshenko, E.N. 1961. Tipulidae. In: *Fauna URSS (n.s.)* 79 (Diptera II): 1-488.
- Savtshenko, E.N. 1964. Tipulidae. In: *Fauna URSS (n.s.)* 89 (Diptera II): 1-504.
- Savtshenko, E.N. 1973. Tipulidae. In: *Fauna URSS (n.s.)* 105 (Diptera II): 1-284.
- Schreiber, K.F. 1977. Niveaux thermiques de la Suisse. Bases pour l'aménagement du Territoire. Département fédéral de justice et police. 69 p + 5 cartes.
- Sellke, K. 1936. Biologische und Morphologische Studien an schädlichen Wiesenschnaken. *Zeitschr.wiss.Zool.*, 148: 465-555.
- Theischinger, G. 1977a. Neue Taxa von *Lunatipula* Edwards aus der mediterranen Subregion der Paläarktis (Diptera, Tipulidae, *Tipula* Linnaeus). *Beaufortia* 26: 1-38.
- Theischinger, G. 1977b. Schnaken aus dem Allgäu (Diptera, Tipulidae). *Nachrbl. Bayer.Entom.* 26: 1-4.
- Theischinger, G. 1978. Schnaken (Tipulidae) aus Oberösterreich (I), (Diptera, Nematocera). *Jb.Oö.Mus.-Ver.* 123: 237-268.
- Theowald, Br. 1957. Die Entwicklungsstadien der Tipuliden (Diptera, Nematocera), insbesondere der westpaläarktischen Arten. *Tijdschr.Ent.* 100: 195-308.
- Theowald, Br. 1963. Faunistische en fenologische waarnemingen met betrekking tot langpootmuggen (Diptera, Tipulidae). In: *Fenologisch en faunistisch onderzoek over boomgaardinsekten*. Pudoc NR 69.14: 187-202.
- Theowald, Br. 1967. Familie Tipulidae (Diptera, Nematocera) Larven und Puppen. *Bestimm.Büch.Bodenfauna Europ.* 7: 1-100, Berlin.
- Theowald, Br. 1971. Die Tipuliden der Benelux-Länder (Diptera, Tipulidae). *Tijdschr. Ent.* 114: 217-238.
- Theowald, Br. 1973, 1978, 1980. Tipulidae. A. Westpaläarktischen Arten. *Fliegen paläarktischen.Reg.* 15: 321-538.

- Theowald, Br. 1977. Die Tipuliden von Makaronesien (Insecta, Diptera, Tipulidae). Ein systematischer und zoogeographischer Beitrag zur Kenntnis von Inselfaunen. *Beaufortia* 26: 153-204.
- Theowald, Br. 1978b. Tipulidae und Cylindrotomidae. In: Illies. *Limnofauna Europaea*: 363-366 (Gustav Fischer, Stuttgart).
- Theowald, Br. & Dufour, C. 1983. *Tipula* (Savitshenkia) *gimmerthali mattheyi* ssp.n. from the French Pyrenees. *Bull.Soc.ent.Suisse* 56: 283-284.
- Theowald, Br., Dufour, C. & Oosterbroek, P. 1982. The Zoogeography of the western Palaearctic Tipulidae (Diptera). Part. IV: The Tipulidae of Corsica and Sardinia with a note on *Dolichocheza fuscipes* Bergroth. *Bull.Soc.ent.Suisse* 55: 317-332.
- Theowald, Br. & Mannheims, B. 1962. Die Arten der *Tipula* (Vestiplex) *excisa*-Gruppe in der Paläarktis. *Bonn.Zool.Beitr.* 13: 360-402.
- Theowald, Br. & Oosterbroek, P. 1980. Zur Zoogeographie der westpaläarktischen Tipuliden. I. Die Tipuliden von Nordafrika (Diptera, Tipulidae). *Beaufortia* 30: 179-192.
- Theowald, Br. & Oosterbroek, P. 1981. Zur Zoogeographie der westpaläarktischen Tipuliden. II. Die Tipuliden der iberischen Halbinsel. *Beaufortia* 31: 31-50.
- Theowald, Br. & Oosterbroek, P. 1983. Zur Zoogeographie der westpaläarktischen Tipuliden. III. Die Tipuliden der europäischen Tiefebene (Diptera, Tipulidae). *Bonn.Zool.Beitr.* 34: 371-394.
- Townes, H. 1972. A light-weight Malaise Trap. *Ent.News* 83: 239-247.
- Vaillant, F. 1953. Les *Dolichocheza* de France et d'Algérie (Diptera Tipulidae). *Bull.Inst.r.Sci.nat.Belg.* 29: 1-4.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The Theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley, New-York-Chichester-Brisbane-Toronto-Singapore. 439 p.

INDEX DES GENRES, SOUS-GENRES, ESPÈCES ET SOUS-ESPÈCES ET DES PRINCIPAUX SYNONYMES

(numéro d'espèce: gras; synonymes: italique)

- aculeata* Loew (*Nephrotoma*) 119, p 106
ACUTIPULA ALEXANDER, p 53
adusta Savtshenko (*Pterelachisus*) 91, p 91
affinis Schummel (*Lunatipula*) 92, p 91
agilis Dufour & Brunhes (*Platytipula*) 6, 45
albipes Strobl (*Dolichozeza*) 1, p 43
alpina Loew (*Lunatipula*) 93, p 92
alpium Bergroth (*Savtshenkia*) 31, p 59
amicorum Mannheims & Theowald (*Lunatipula*) 103, p 97
analis Schummel (*Nephrotoma*) 120, p 107
annulicornis Meigen (*Schummelia*) 11, p 48
ANOMALOPTERA LIOY, p 45
apicipina Alexander (*Pterelachisus*) 58, p 74
appendiculata Pierre (*Nephrotoma*) 121, p 108
appendiculata pertenua Oosterbroek (*Nephrotoma*) 122, p 109
atrata L. (*Tanyptera*) 148, p 124
austriaca Mannheims & Theowald (*Nephrotoma*) 123, p 109
austriaca Pokorny (*Pterelachisus*) 59, p 74
benesignata Mannheims (*Savtshenkia*) 32, p 60
BERINGOTIPULA SAVTSHENKO, p 73
berteii Rondani (*Pterelachisus*) 60, p 75
bezzii Mannheims & Theowald (*Lunatipula*) 94, p 92
bilobata Pokorny (*Pterelachisus*) 61, p 75
bimaculata L. (*Dictenidia*) 142, p 121
bistilata Lundström (*Lindnerina*) 115, p 104
breviantennata Lackschewitz (*Savtshenkia*) 33, p 60
brunneinervis Pierre (*Lunatipula*) 95, p 93
bullata Loew (*Lunatipula*) 96, p 94
caesia Schummel (*Yamatotipula*) 12, p 48
carolae Dufour (*Vestiplex*) 82, p 86
cheethami Edwards (*Savtshenkia*) 34, p 61
cinereocincta Lundström (*Pterelachisus*) 62, p 76
circumdata Siebke (*Lunatipula*) 97, p 94
cisalpina Riedel (*Vestiplex*) 83, p 86
confusa Van der Wulp (*Savtshenkia*) 35, p 61
cornicina L. (*Nephrotoma*) 124, p 110
couckeii Tonnoir (*Yamatotipula*) 13, p 49
crocata L. (*Nephrotoma*) 125, p 110
croceiventris lindneri Strobl (*Nephrotoma*) 126, p 111
CTENOPHORA MEIGEN, p 121
czizeki de Jong (*Tipula*) 30, p 58
decipiens Czizek (*Acutipula*) 21, p 53
DENDROTIPULA SAVTSHENKO, p 105
DICTENIDIA BRULLE, p 121
dilatata Schummel (*Lunatipula*) 103, p 97
DOLICHOZEZA CURTIS, p 43
dorsalis Fabricius (*Nephrotoma*) 127, p 112
EMODOTIPULA ALEXANDER, p 106
euchroma Mik (*Nephrotoma*) 128, p 112
excisa Schummel (*Vestiplex*) 84, p 87
falcata Riedel (*Lunatipula*) 98, p 95

- fasciculata* Riedel (Lunatipula) 99, p 95
fascingulata Mannheims (Lunatipula) 99, p 95
fascipennis Meigen (Lunatipula) 100, p 96
festiva Meigen (Ctenophora) 143, p 121
FLABELLIFERA MEIGEN, p 121
flavescens L. (Nephrotoma) 129, p 113
flaveolata Meigen (Ctenophora) 144, p 122
flavipalpis Meigen (Nephrotoma) 130, p 114
flavolineata Meigen (Dendrotipula) 117, p 105
fulvipennis De Geer (Acutipula) 22, p 54
fusca Staeger (Tipula) 30, p 58
gimmerthali Lackschewitz (Savtshenkia) 36, p 62
glacialis Pokorny (Pterelachisus) 63, p 76
goriziensis Strobl (Savtshenkia) 37, p 63
grisescens Zetterstedt (Savtshenkia) 38, p 63
guestfalica Westhoff (Nephrotoma) 131, p 114
guttata Meigen (Ctenophora) 145, p 122
handschini Mannheims (Lunatipula) 101, p 96
handschianiana Mannheims (Vestiplex) 83, p 86
helvetica Mannheims & Theowald (Nephrotoma) 132, p 115
helvola Loew (Lunatipula) 102, p 97
histrion Fabricius (Nephrotoma) 129, p 113
hortorum L. (Vestiplex) 85, p 88
hortulana Meigen (Pterelachisus) 77, p 83
imperialis Meigen (Nephrotoma) 133, p 119
interserta Riedel (Savtshenkia) 39, p 64
invenusta subinvenusta Slipka (Savtshenkia) 40, p 64
iridicolor Schummel (Nephrotoma) 124, p 110
irregularis Pokorny (Pterelachisus) 64, p 77
irrorata Macquart (Pterelachisus) 65, p 77
italia Theowald, Dufour & Oosterbroek (Yamatotipula) 17, p 51
italica Lackschewitz (Tipula) 26, p 56
junceae Meigen (Odonatiscia) 116, p 105
laetabilis Zetterstedt (Lunatipula) 103, p 97
lamellata Riedel (Nephrotoma) 133, p 116
lateralis Meigen (Yamatotipula) 14, p 49
limbata Zetterstedt (Savtshenkia) 41, p 65
limitata Schummel (Lunatipula) 104, p 98
lindneri Strobl (Nephrotoma) 126, p 111
LINDNERINA MANNHEIMS, p 104
livida Van der Wulp (Lunatipula) 105, p 99
longicornis Schummel (Beringotipula) 57, p 73
longidens Strobl (Lunatipula) 106, p 99
luna Westhoff (Acutipula) 23, p 54
lunata L. (Lunatipula) 107, p 100
LUNATIPULA EDWARDS, p 91
lunulicornis Schummel (Nephrotoma) 134, p 116
luridostriis Schummel (Pterelachisus) 66, p 78
luteipennis Meigen (Platytipula) 7, p 46
luteipennis agilis Dufour & Brunhes (Platytipula) 6, p 45
lutescens Fabricius (Acutipula) 22, p 54
maculata Meigen (Nephrotoma) 121, p 108
magnicauda Strobl (Lunatipula) 108, p 100
marginata Meigen (Yamatotipula) 15, p 50

- marginella* Theowald (Yamatotipula) 15, p 50
marmarata Meigen (Savtshenkia) 35, p 61
maxima Poda (Acutipula) 24, p 55
mayerduerii Egger (Pterelachisus) 67, p 78
MEDIOTIPULA PIERRE, p 71
melanoceros Schummel (Platytipula) 8, p 46
mikiana Bergroth (Mediotipula) 53, p 71
montana Curtis (Vestiplex) 86, p 88
montium Egger (Yamatotipula) 16, p 51
montium italia Theowald, Dufour & Oosterbroek (Yamatotipula) 17, p 51
NEPHROTOMA MEIGEN, p 106
nervosa Meigen (Pterelachisus) 68, p 79
neurotica Mannheims (Pterelachisus) 68, p 79
nielseni Mannheims & Theowald (Savtshenkia) 42, p 65
nigra L. (Nigrotipula) 5, p 45
nigricornis Meigen (Tanyptera) 149, p 124
NIGROTIPULA HUTSON & VANE-WRIGHT, p 45
nitida Mik (Dolichopeza) 2, p 43
nodicornis Meigen (Odonatisca) 116, p 105
nubeculosa Meigen (Vestiplex) 87, p 89
obsoleta Meigen (Savtshenkia) 43, p 66
ochracea Meigen (Lunatipula) 107, p 100
ODONATISCA SAVTSHENKO, p 105
oleracea L. (Tipula) 27, p 56
OREOMYZA POKORNY, p 74
orientalis Lackschewitz (Tipula) 28, p 57
ornata Meigen (Ctenophora) 146, p 123
pabulina Meigen (Pterelachisus) 69, p 79
PACHYRHINA MACQUART, p. 106
padana Dufour (Pterelachisus) 70, p 80
pagana Meigen (Savtshenkia) 44, p 66
PALES MEIGEN, p 106
pallidicosta Pierre (Vestiplex) 88, p 89
paludosa Meigen (Tipula) 29, p 57
pechlaneri Mannheims & Theowald (Savtshenkia) 45, p 67
pectinicornis L. (Ctenophora) 147, p 123
pelio stigma Schummel (Lunatipula) 109, p 101
pertenua Oosterbroek (Nephrotoma) 122, p 109
pictipennis Staeger (Pterelachisus) 65, p 77
pierrei Tonnoir (Yamatotipula) 18, p 52
pilicauda Pierre (Lunatipula) 110, p 101
PLATYTIPULA MATSUMURA, p 45
pratensis L. (Nephrotoma) 135, p 117
PRIONOCERA LOEW, p 44
pruinosa Wiedemann (Yamatotipula) 19, p 52
pseudocrassiventris Riedel (Pterelachisus) 71, p 81
pseudoirrorata Goetghebuer (Pterelachisus) 72, p 81
pseudopruinosa Strobl (Pterelachisus) 73, p 81
pseudovariipennis Gzizek (Pterelachisus) 74, p 82
PTERELACHISUS RONDANI, p 74
pubescens Loew (Prionocera) 3, p 44
quadrifaria Meigen (Nephrotoma) 136, p 117
quadristriata Schummel (Nephrotoma) 137, p 118
rufina Meigen (Savtshenkia) 46, p 67

- ruficornis* Meigen (Ctenophora) 148, p 124
rumphi Mannheims & Theowald (Pterelachisus) 60, p 75
saginata Bergroth (Emodotipula) 118, p 106
sarajevensis Strobl (Mediotipula) 54, p 72
sauteri Dufour (Pterelachisus) 75, p 82
 SAVTSHENKIA ALEXANDER, p 59
scalaris Meigen (Nephrotoma) 138, p 119
 SCHUMMELIA EDWARDS, p 47
scripta Meigen (Nephrotoma) 89, p 90
scurra Meigen (Nephrotoma) 139, p 119
selene Meigen (Lunatipula) 111, p 102
serrulifera Alexander (Savtshenkia) 47, p 68
siebkei Zetterstedt (Mediotipula) 55, p 72
signata Staeger (Savtshenkia) 48, p 68
solsitalis Westhoff (Yamatotipula) 18, p 52
stigmatella Schummel (Mediotipula) 56, p 73
strobliana Mannheims (Vestiplex) 90, p 90
subcunctans Alexander (Tipula) 30, p 58
subglacialis Theowald (Pterelachisus) 76, p 83
subinvenusta Slipka (Savtshenkia) 40, p 64
submaculosa Edwards (Nephrotoma) 140, p 120
submarmorata Meigen (Pterelachisus) 77, p 83
submontium Theowald (Yamatotipula) 20, p 53
subnodicornis Zetterstedt (Savtshenkia) 49, p 69
subsignata Lackschewitz (Savtshenkia) 50, p 70
subvafra Lackschewitz (Savtshenkia) 51, p 70
sylvicola Curtis (Dolichopeza) 1, p 43
 TANYPTERA LATREILLE, p 124
tenuipes Riedel (Nephrotoma) 141, p 120
trifasciata Loew (Pterelachisus) 78, p 84
 TIPULA LINNE, p 56
trifasciculata Theowald (Pterelachisus) 78, p 84
truncata Loew (Lunatipula) 112, p 102
truncorum Meigen (Pterelachisus) 79, p 84
tulipa Dufour (Savtshenkia) 52, p 71
turcica Fabricius (Prionocera) 4, p 44
unca Wiedemann (Beringotipula) 57, p 73
variicornis Schummel (Schummelia) 9, p 47
varipennis Meigen (Pterelachisus) 80, p 85
vernalis Meigen (Lunatipula) 113, p 103
 VESTIPLEX BEZZI, p 86
vittata Meigen (Acutipula) 25, p 55
winthemi Lackschewitz (Pterelachisus) 81, p 85
xyrophora Theischinger (Lunatipula) 114, p 104
 YAMATOTIPULA MATSUMURA, p 48
zernyi Mannheims (Schummelia) 10, p 47
zonaria Goetghebuer (Schummelia) 11, p 48

TABLE DES MATIÈRES

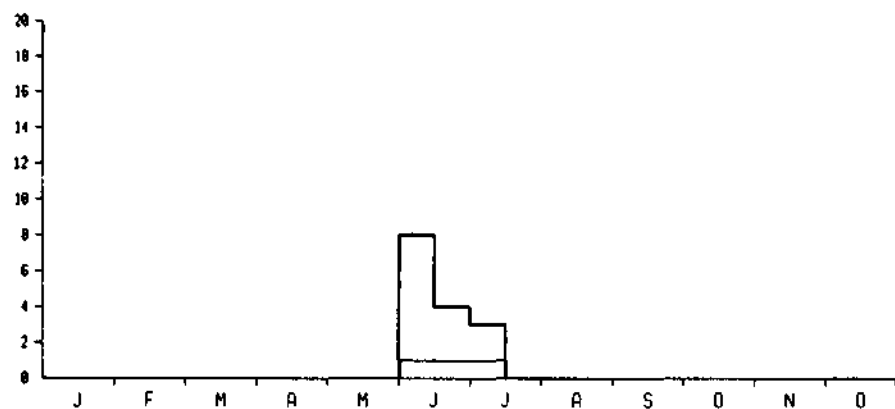
	AVANT-PROPOS.....	3
I	INTRODUCTION	7
	Intérêt des Tipulidae comme matériel faunistique	7
	Niveau actuel des connaissances	7
	Publications annexes	9
	Remerciements	10
II	METHODOLOGIE	12
	Introduction	12
	Les localités	12
	Introduction aux régions climatiques et faunistiques de Suisse	12
	Définition des régions zoogéographiques	14
	Description des localités	16
	Stratégie de prospection	18
	Analyse des localités visitées: évaluation de l'effort de capture dans l'espace et dans le temps	18
	Les moyens d'investigation	23
	La tente Malaise lumineuse	23
	Chasse à vue	24
	Méthodes additionnelles	24
	Réseau de pièges automatiques fixes	25
	Campagnes complémentaires de récolte	25
	Analyse des moyens d'investigation	26
	Les collections et les collectionneurs	32
III	CATALOGUE DES TIPULIDAE DE SUISSE	35
	Avertissement	35
	Composition, sigles et symboles du catalogue	35
	Liste des espèces	40
	Analyse des espèces	43
IV	ANALYSE DE LA FAUNE	125
	Introduction	125
	Analyse phénologique	126
	Diversité des peuplements durant l'année	126
	Groupements phénologiques	127
	Retards phénologiques	130
	Espèces à longues périodes de vol	130
	Analyse écologique	131
	Les étages de végétation	131
	Les niveaux thermiques	134
	Les zones de précipitation	137
	Les habitats	140
	Milieux pauvres	141
	Milieux moyennement riches	143
	Milieux riches	145
	Analyse éthologique	148
	Espèces attirées par la lumière	148
	Sexe-ratio dans les principaux pièges	148
	Variation altitudinale du sexe-ratio	149
	Variation nycthémérale du sexe-ratio	151
	Analyse zoogéographique	154
	Analyse helvétique	154
	Abondance et diversité régionale des captures	154
	Espèces exclusives	156

Application de l'analyse factorielle des correspondances aux régions faunistiques	158
Comparaison de la faune helvétique avec celle de la région paléarctique occidentale	163
Diversité de la faune suisse	163
Similarité de la faune suisse avec celle d'autres régions suffisamment connues	163
Origine de la faune helvétique	168
Espèces de la plaine européenne	168
Espèces méditerranéennes	170
Espèces des montagnes d'Europe	171
IV BILAN	173
EPILOGUE	177
BIBLIOGRAPHIE	178
INDEX DES GENRES, SOUS-GENRES, ESPECES ET SOUS-ESPECES ET DES PRINCIPAUX SYNONYMES	182
ANNEXE : FICHES SYNTHETIQUES	

Note: pour la signification des sigles, symboles et abréviations utilisés dans les fiches synthétiques se référer aux pages 36-39.

ANNEXE. FICHES SYNTHETIQUES

1. *Dolichocheza albipes* (Ström, 1768)



Nind 16 Rd/y 3.00 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
			*									●	*	*				

N occur 12 TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
						●	●	*	●										

R ind/occur 1.33 E PR P

	1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	5	6	7
E		■				PR		■			P	■					

Nind 16 Rd/q 3.00 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
			*									●	*	*				

N occur 12 TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
						●	●	*	●										

R ind/occur 1.33 E PR P

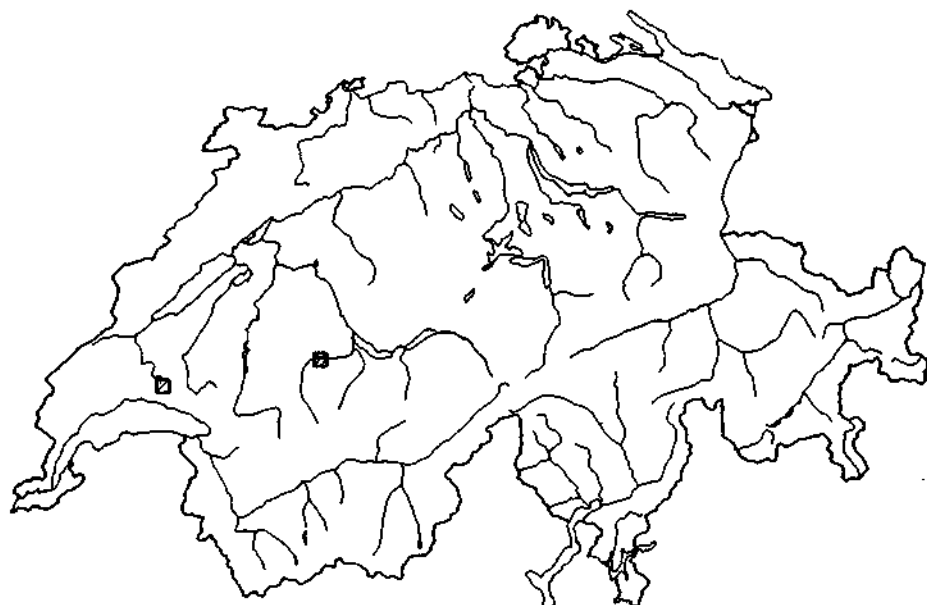
	1	2	3	4
E		■		

	1	2	3	4
PR			■	

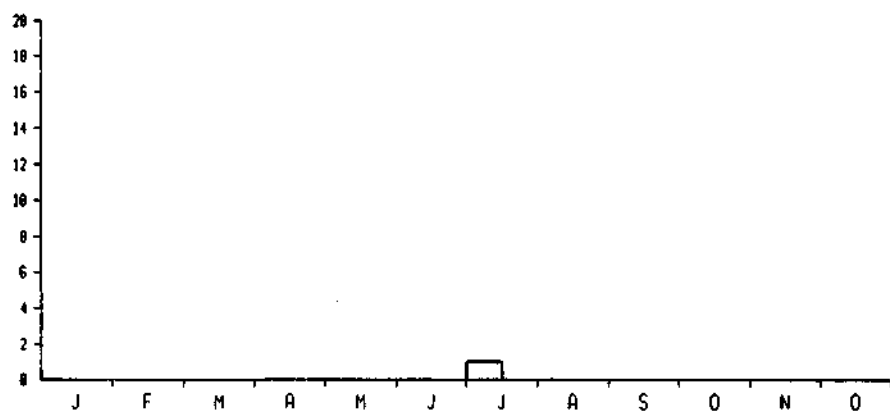
	1	2	3	4	5	6	7
P		■					

2. *Dolichozeza nitida* Mik, 1874

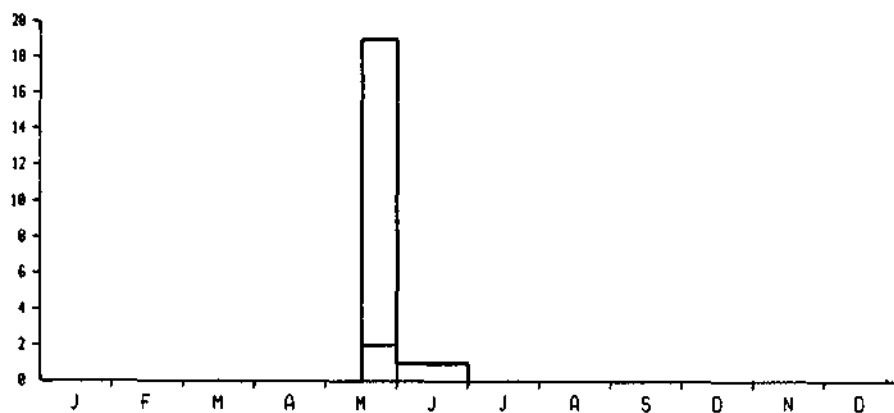
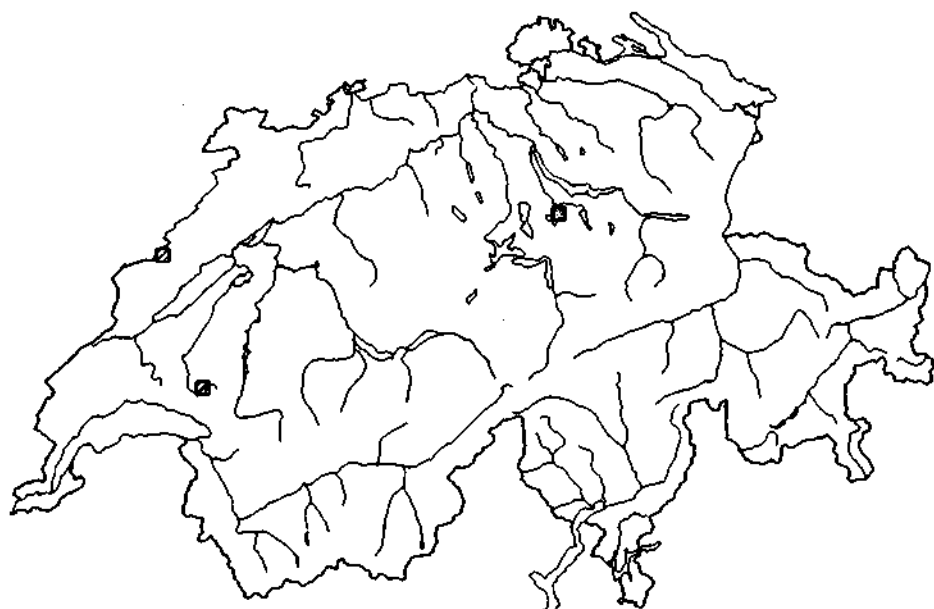
+



+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
Nind	11	Rd/9	2.67	RF		*									*				
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																	
N occur	2	TH							*										
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7									
R ind/occur	5.50	E								PR					P				

3. *Prionocera pubescens* Loew, 1844

Nind 21 R d/P 9.50 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
			*									•	*					

N occur 5 TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
						•	*		*										

R ind/occur 4.20 E PR P

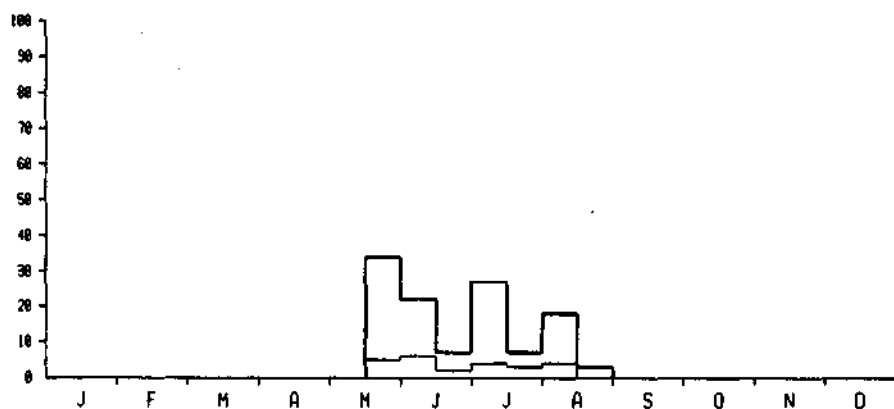
	1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	5	6	7
E						PR					P						

4. *Prionocera turcica* (Fabricius, 1781)

+

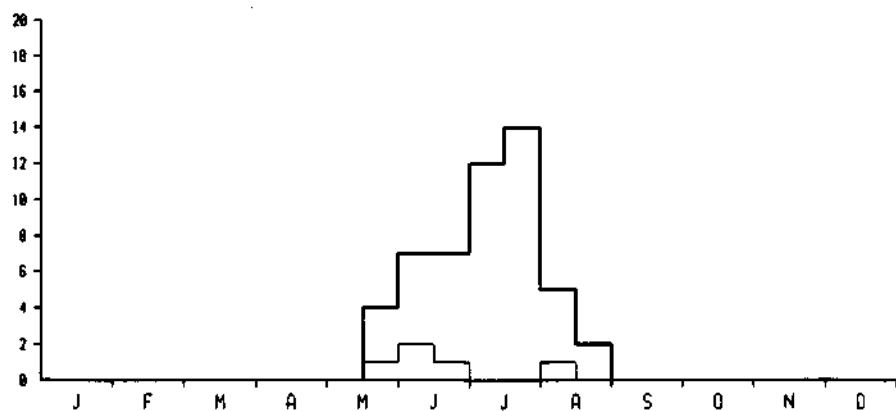
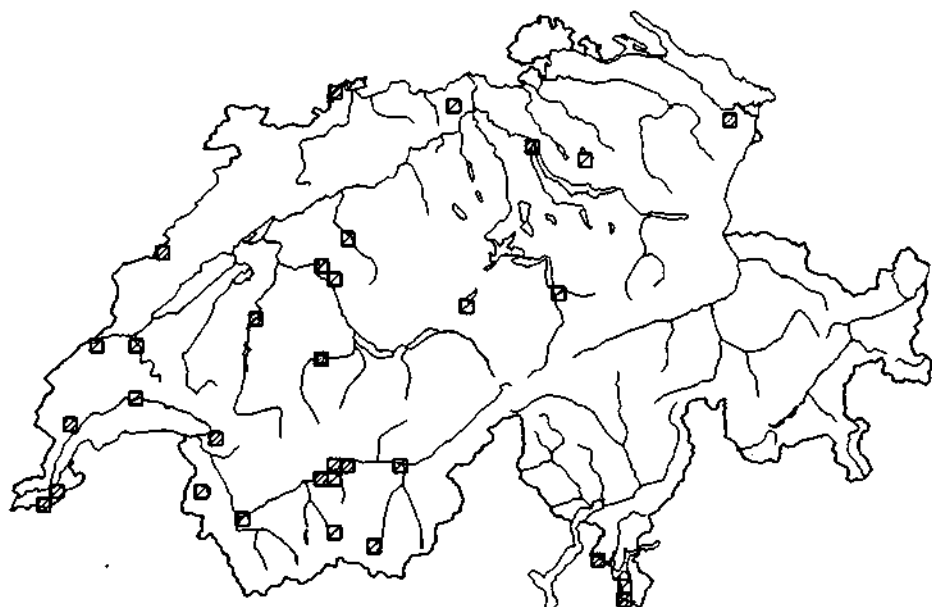


+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																							
N ind 120	R d/9 3.62	RF																							
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19				
N occur 37		TH																							
			1	2	3	4			1	2	3	4			1	2	3	4	5	6	7				
R ind/occur 3.24		E							PR						P										

5. *Nigrotipula nigra* (L., 1758)

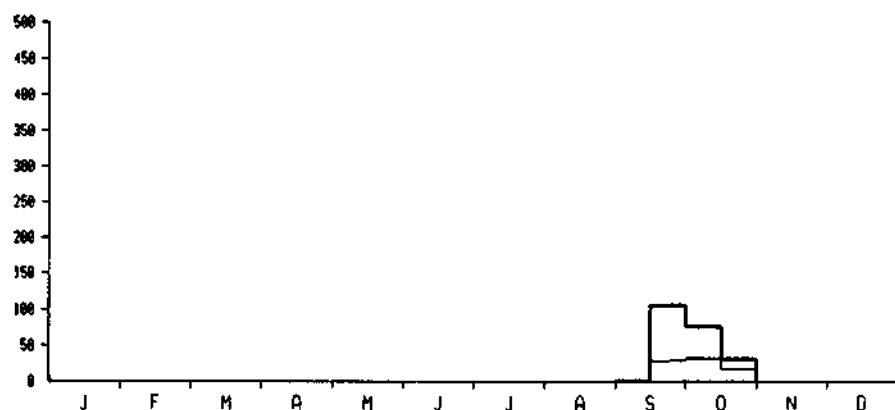
[illegible]

6. *Tipula (Piatytipula) luteipennis agillis* Dufour & Brunhes, 1984

+

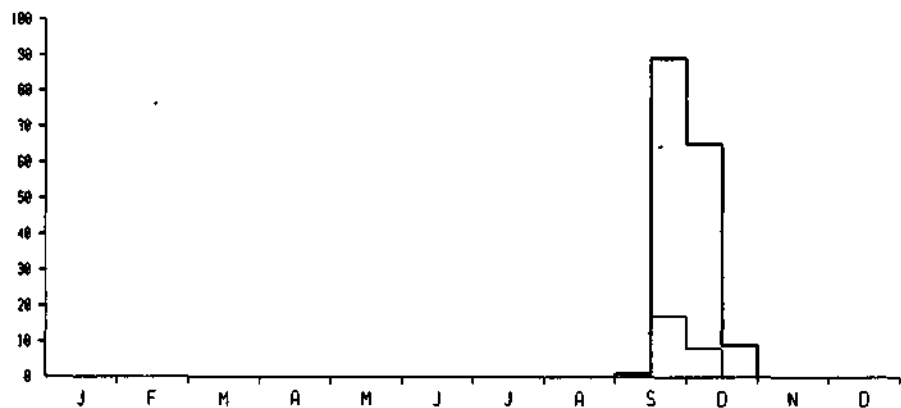
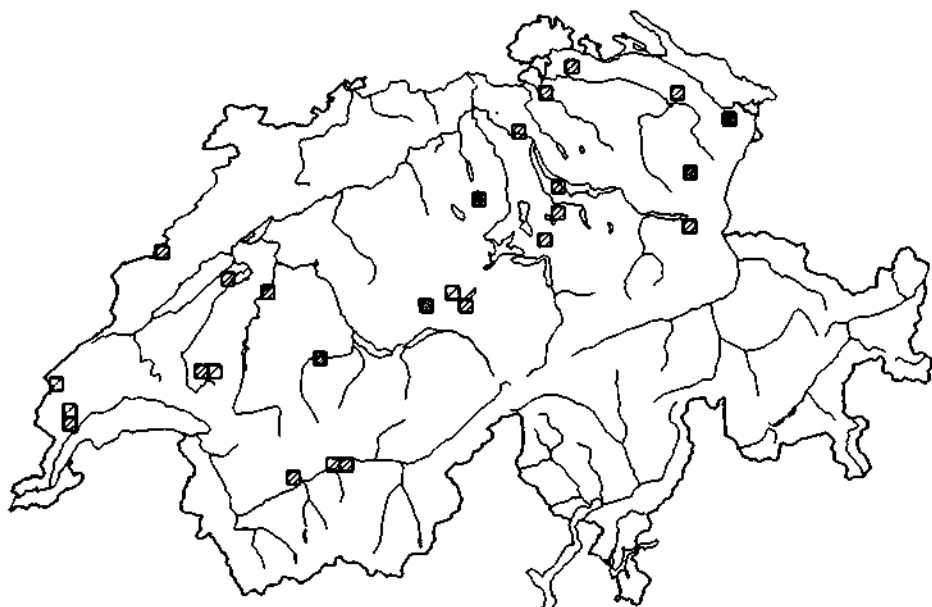


+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
N ind 215	R d/9 1,76	RF																	
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																	
N occur 13		TH																	
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7									
R ind/occur 16,54		E																	
		PR								P									

7. *Tipula* (*Platytipula*) *l. lutepennis* Meigen, 1830



Nind 181 R d/9 E.24 RF

	•	•	•							•		•	•	•			•	
--	---	---	---	--	--	--	--	--	--	---	--	---	---	---	--	--	---	--

 N occur 39 TH

				•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•				
--	--	--	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	--	--	--	--

 R ind/accur 4.64 E

--	--	--	--

 PR

--	--	--	--

 P

--	--	--	--	--	--	--

Nind 181 R d/9 E.24 RF

	•	•	•							•		•	•	•			•	
--	---	---	---	--	--	--	--	--	--	---	--	---	---	---	--	--	---	--

 N occur 39 TH

				•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•				
--	--	--	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	--	--	--	--

 R ind/accur 4.64 E

--	--	--	--

 PR

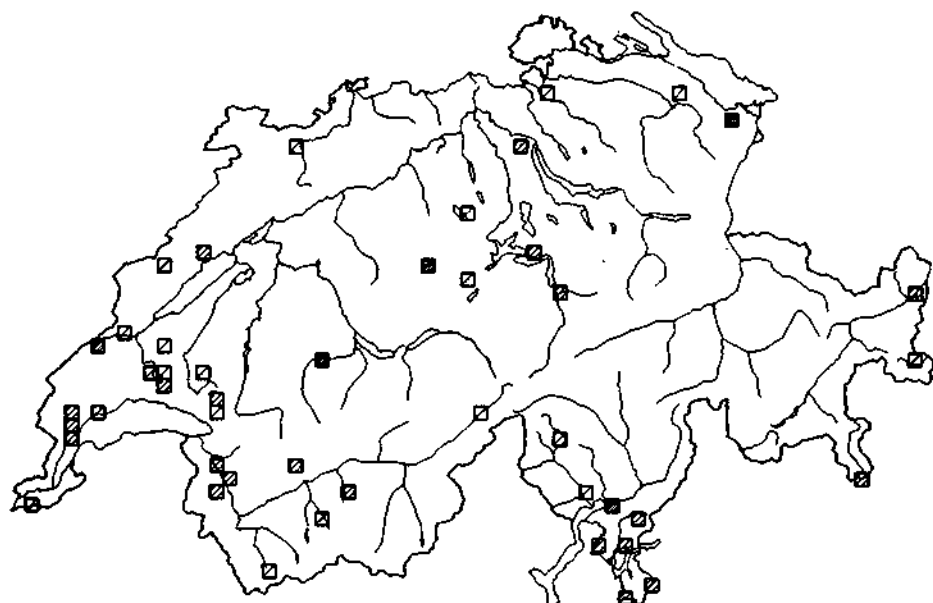
--	--	--	--

 P

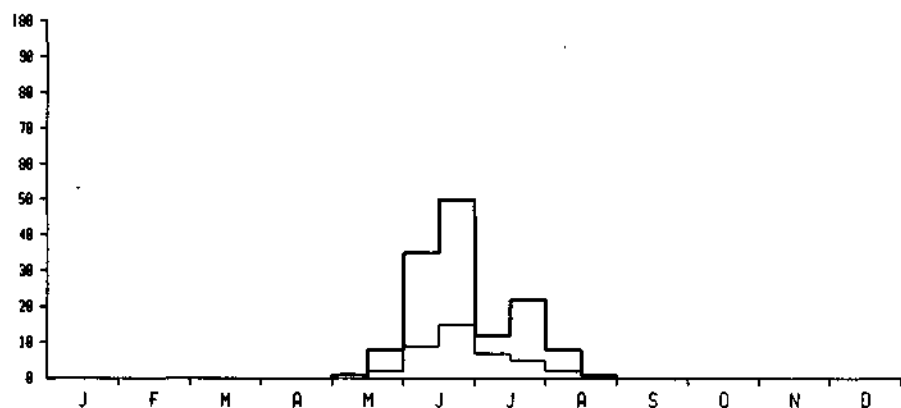
--	--	--	--	--	--	--

9. *Tipula (Schummelia) variicornis* Schummei, 1833

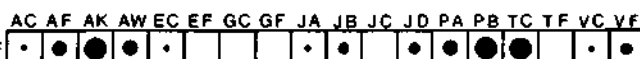
+



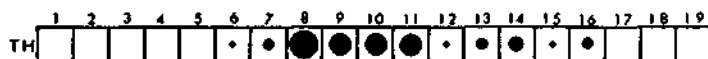
+



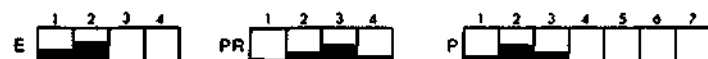
Nind [76] Rd/9 2,74 RF



N occur 73

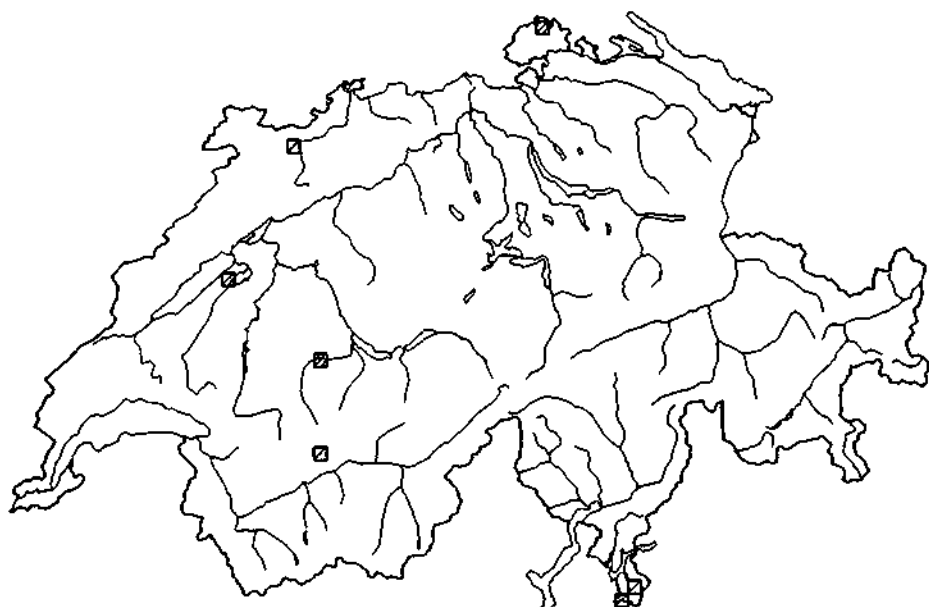


R ind/occur 2,4]

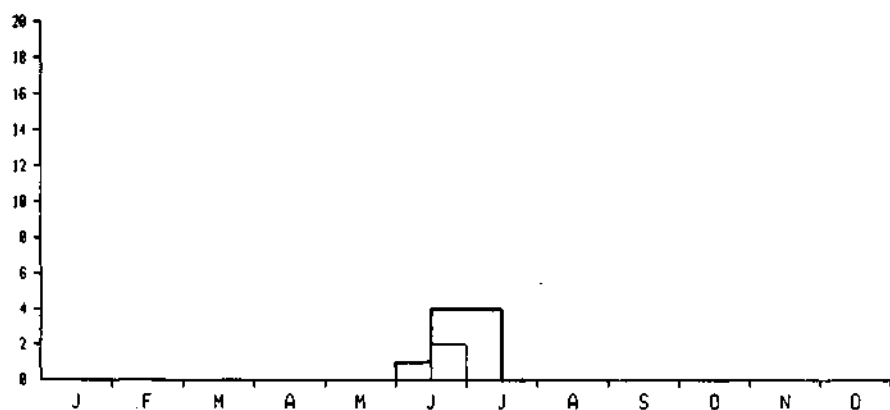


12. *Tlpula* (*Yamatotlpula*) *caesia* Schummel, 1833

+



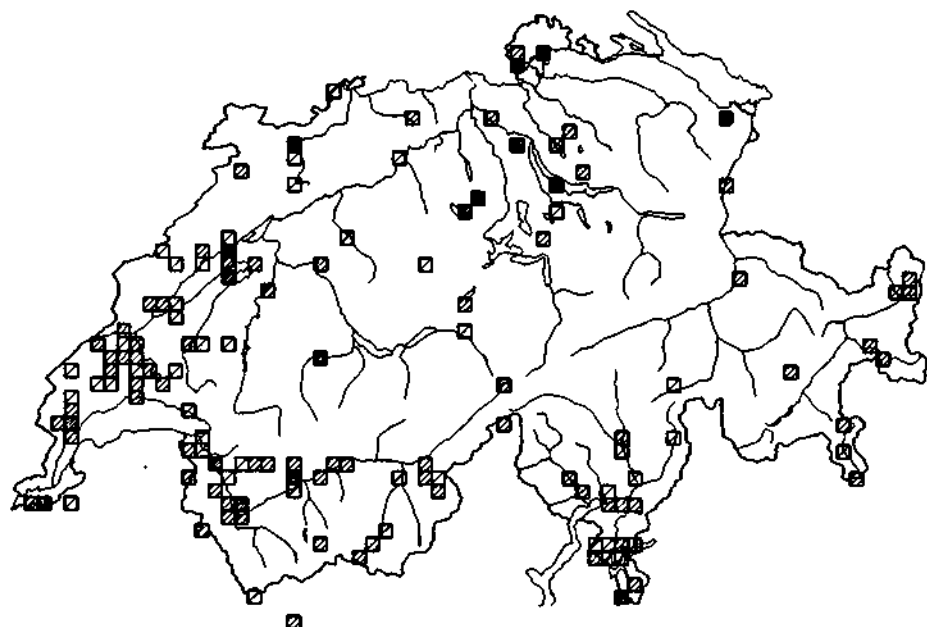
+



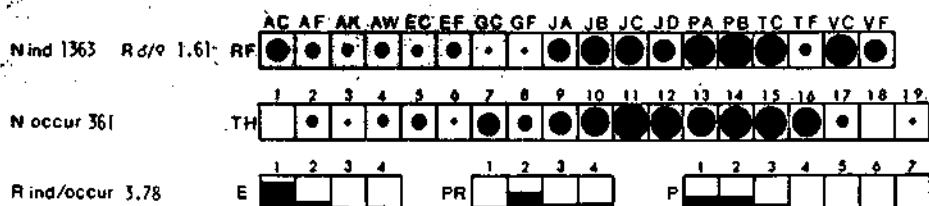
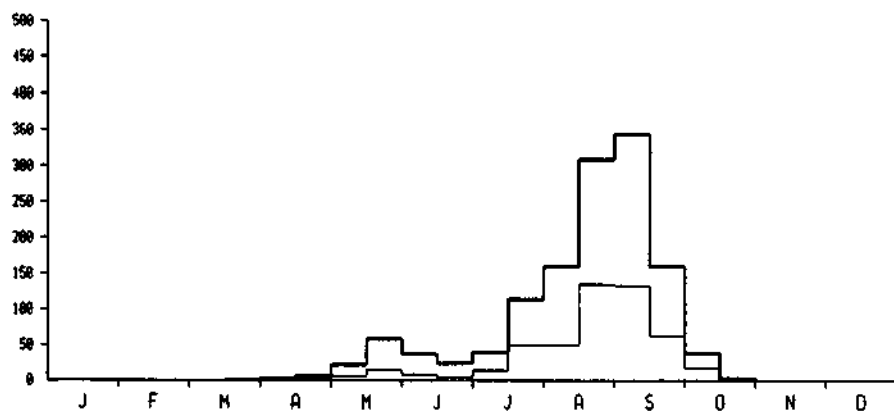
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																					
N ind	17	R d/v	2.40	RF		*							*		*		*		*		*		
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																					
N occur	7	TH					*			*		*	*		*								
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7													
R ind/occur	2.43	E								PR							P						

14. *Tipula (Yamatotipula) lateralis* Meigen, 1818

+

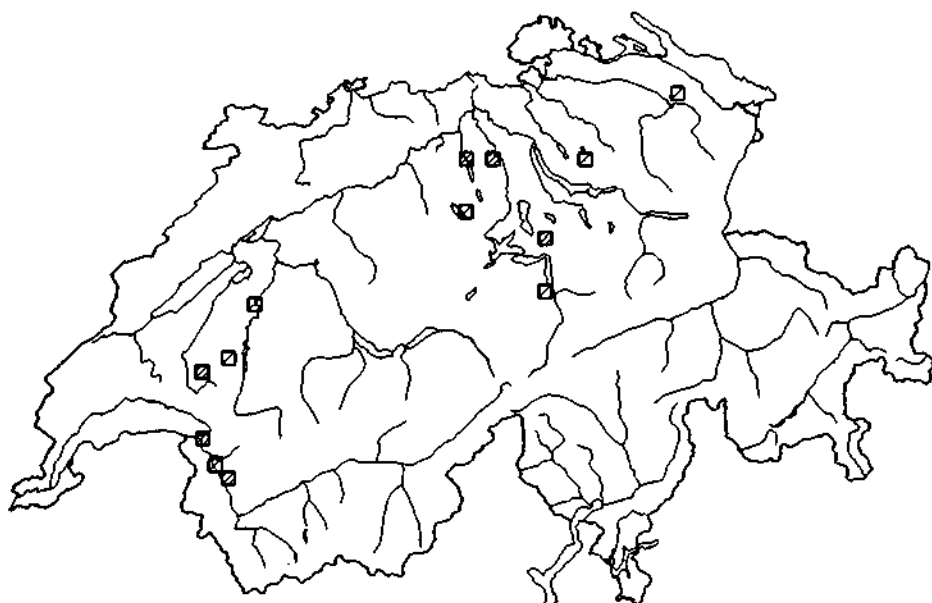


+

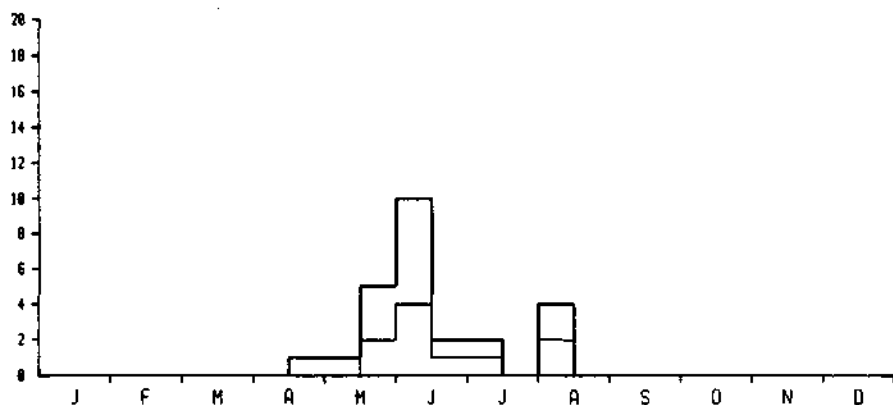


15. *Tipula (Yamatotipula) marginella* Theowald, 1980

+

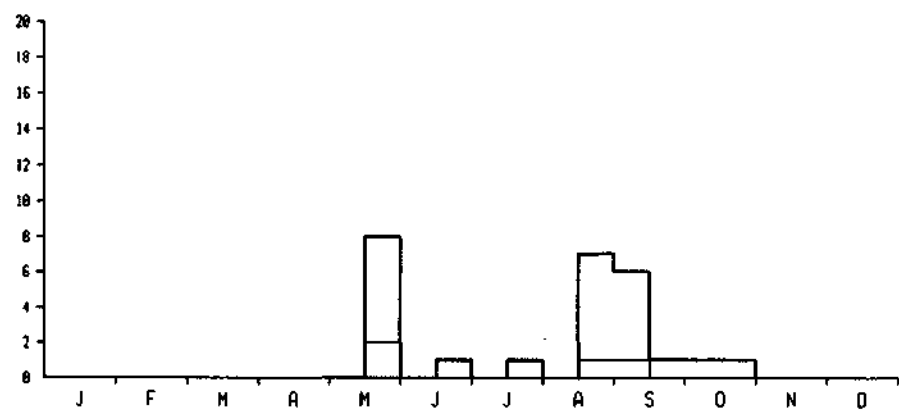


+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																		
N ind 25	R d/9 1.50	RF	●			•									●	●				
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur 14		TH							•	•	•	●	•		•					
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur 1.79		E	■	■	■	■				PR		■	■	■		P				

17. *Tipula* (Y.) *montium italia* Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1982



Nind 28 Rd/g 4.60 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
															●			

N occur 13 TH

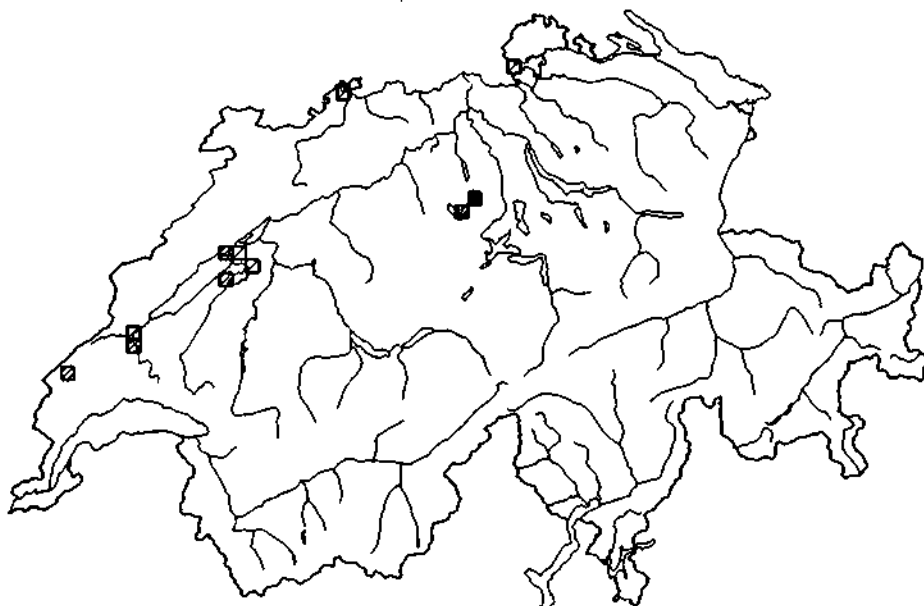
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
										*				*	●	*			

R ind/occur 2.15 E PR P

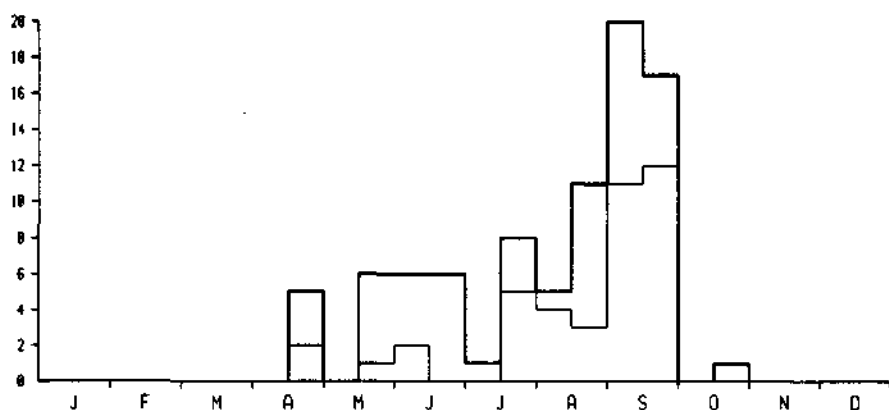
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	5	6	7
E	■				PR			■	P	■	■				

18. *Tipula* (*Yamatotipula*) *pierrei* Tonnoir, 1921

+

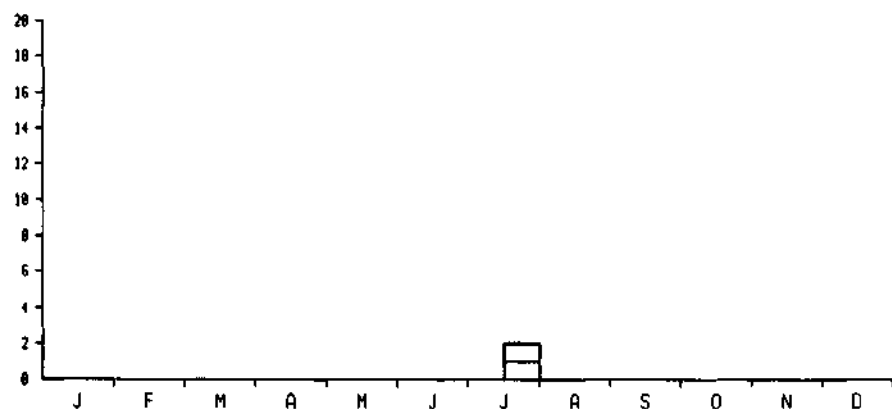


+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																							
N ind 88	Rd/v 1.20	RF																							
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19				
N occur 36		TH																							
			1	2	3	4					1	2	3	4					1	2	3	4	5	6	7
R ind/occur 2.44		E									PR									P					

20. *Tipula* (*Yamatotipula*) *submontium* Theowald, 1981



Nind 2 R d/g 1.00 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
													*					

N occur 1 TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
											*								

R ind/occur 2.00 E PR P

	1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	5	6	7
E						PR					P						

Nind 2 R 6/9

R 6/9 1.00

AF

N occur 1

TH

Find/occur 2.00

E

PR

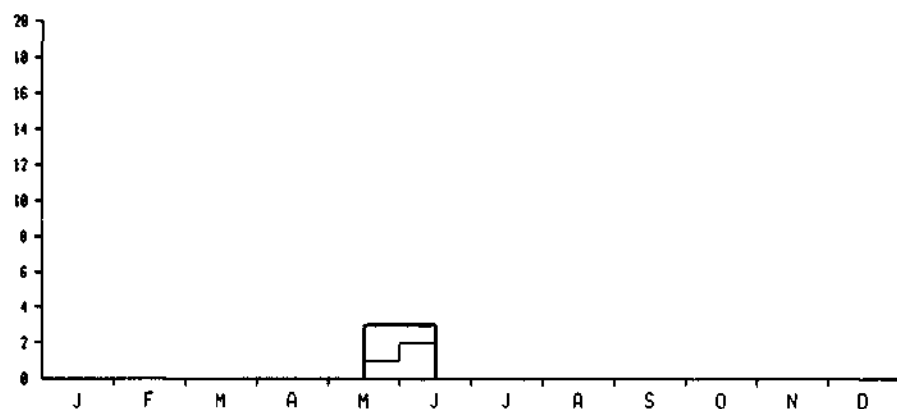
P

21. *Tipula (Acutipula) decipiens* Czizek, 1912

+



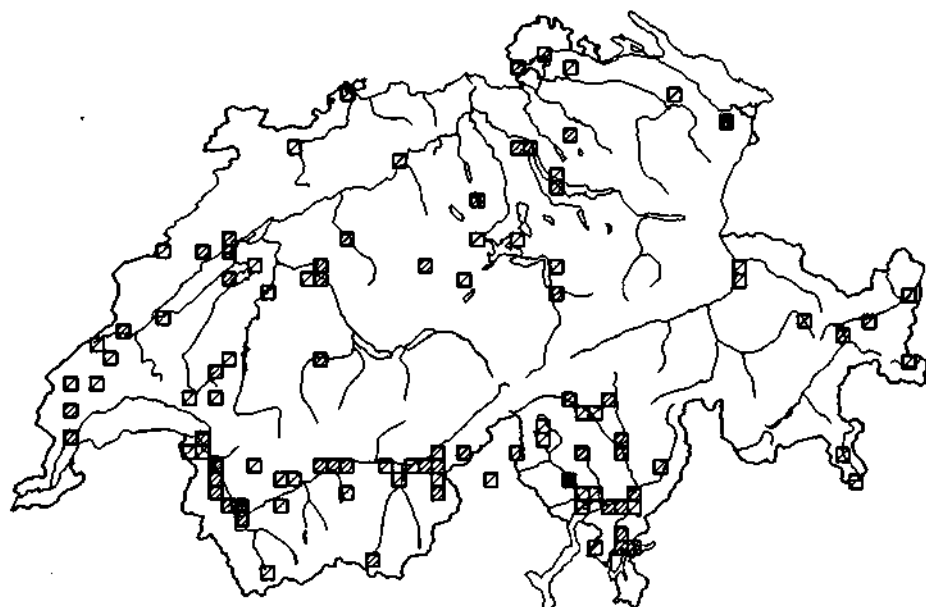
+



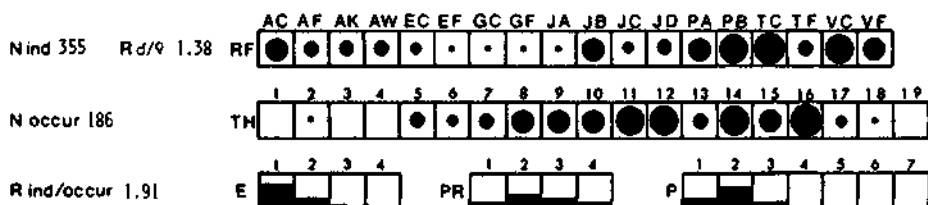
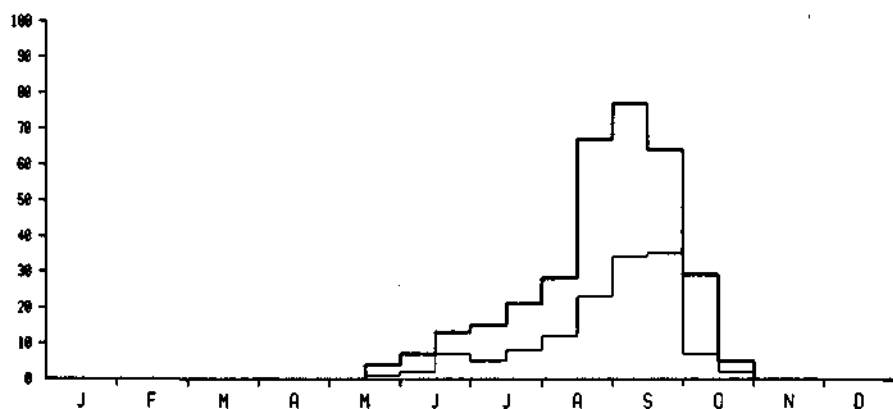
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
N ind	6	R d/9	1.00	RF															
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																	
N occur	5	TH																	
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7									
R ind/occur	1.20	E																	
		PR				PR				P									

22. *Tipula (Acutipula) fulvipennis* De Geer, 1776

+

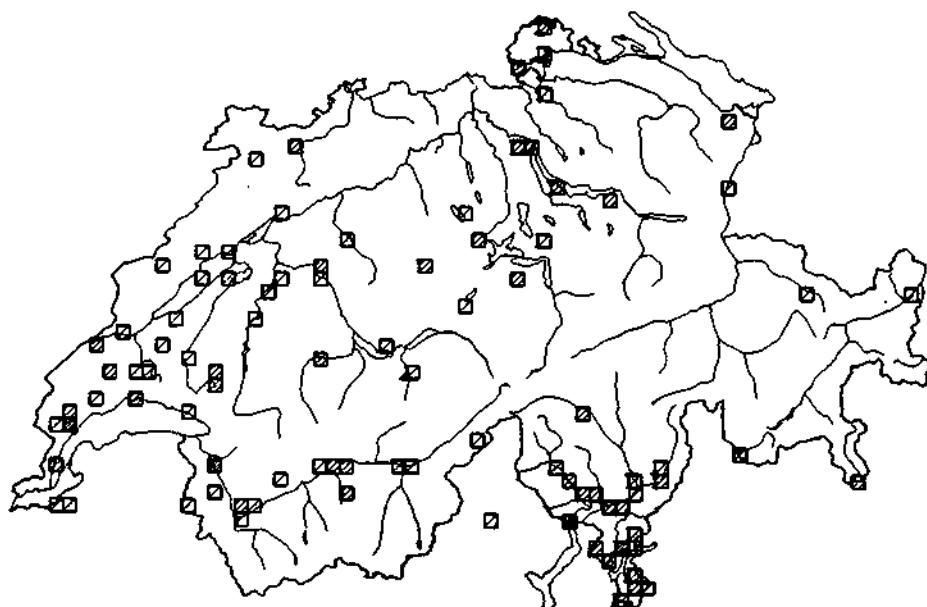


+

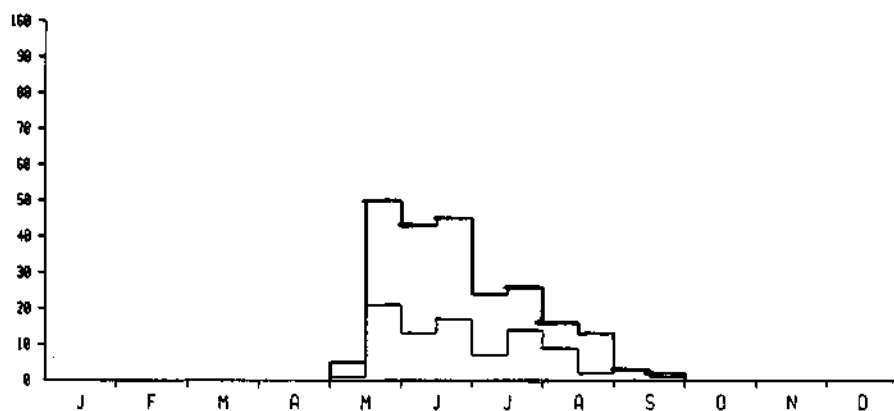


24. *Tlpula (Acutipula) maxima* Poda, 1761

+



+



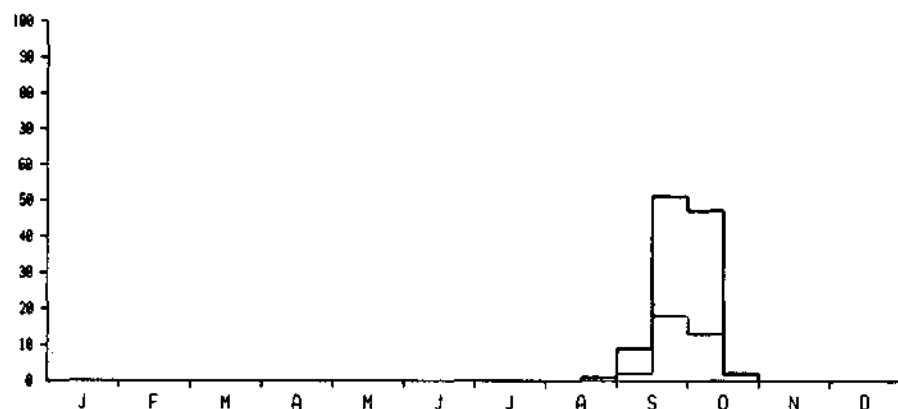
Nind 243 Rd/v 1.53		RF																				
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																				
N occur 172		TH																				
Rind/occur 1.41		E				PR				P												
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	5	6	7						

26. *Tipula (Tipula) italica* Lackschewitz, 1930

+



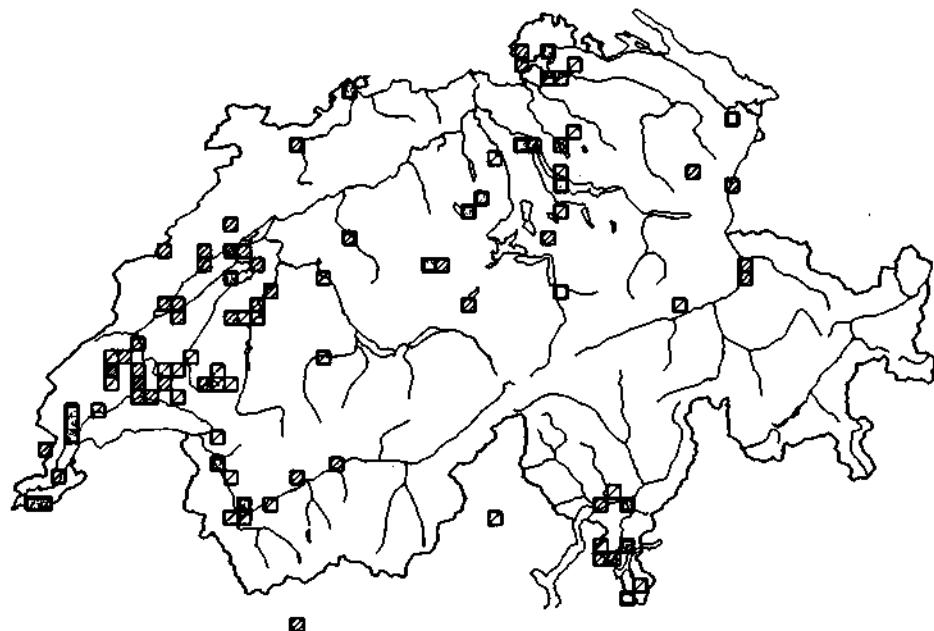
+



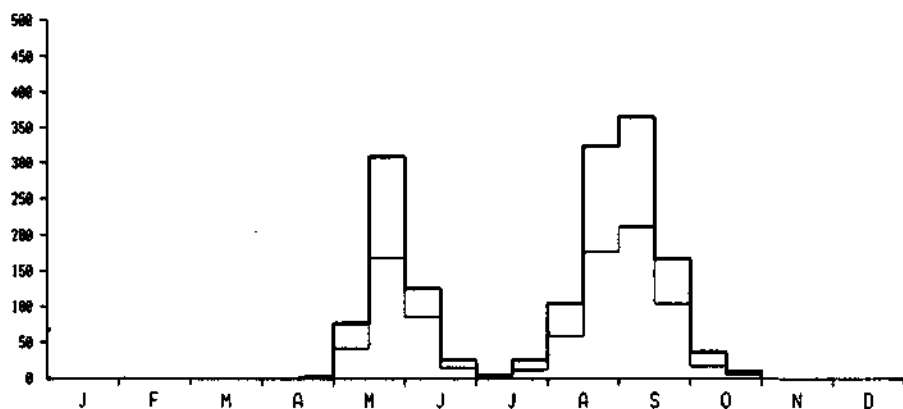
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																			
Nind	112	Rd/9 2.11	RF																		
			1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur	20		TH																		
			1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur	5.60		E				PR				P										

27. *Tipula (Tipula) oleracea* L., 1758

+



+



N ind 1672 R d/9 0.75

AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																		
RF	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•

N occur 328

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
TH	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•

R ind/occur 5.10

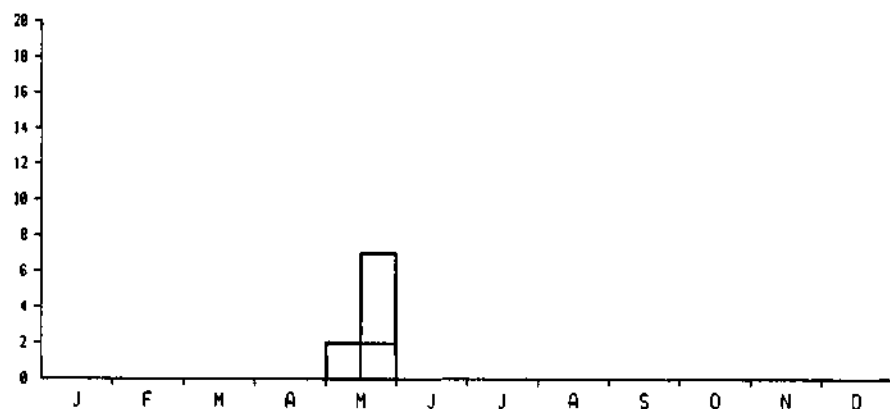
1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7						
E	•	•	•	•	PR	•	•	•	•	P	•	•	•	•

28. *Tipula* (*Tipula*) *orientalis* Lackschewitz, 1930

+



+



Nind 9 Rd/q 3.50 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
															●			

N occur 6 TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
															●	*			

R ind/occur 1.50 E

	1	2	3	4
	■			

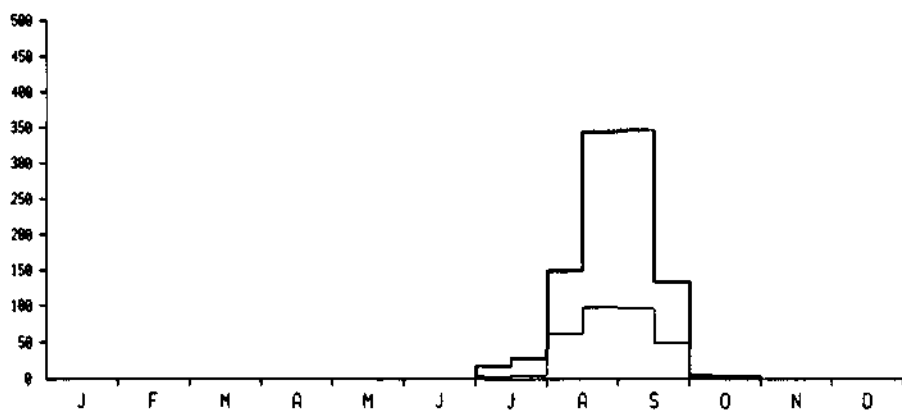
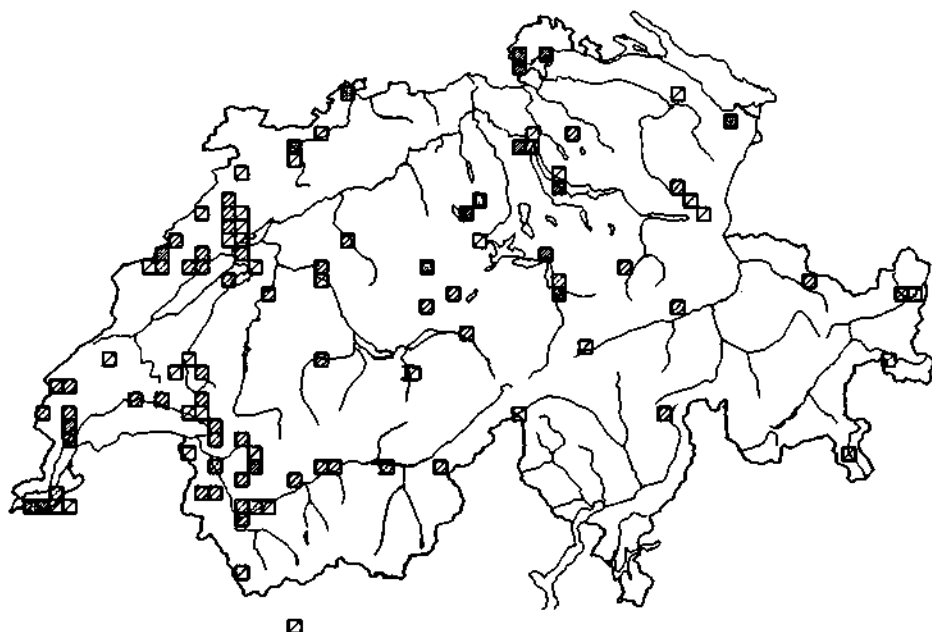
PR

	1	2	3	4
			■	■

P

	1	2	3	4	5	6	7
	■	■					

29. *Tipula (Tipula) paludosa* Meigen, 1830



Nind 1114 Rd/9 2.27 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
RF	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•

N occur 251 TH

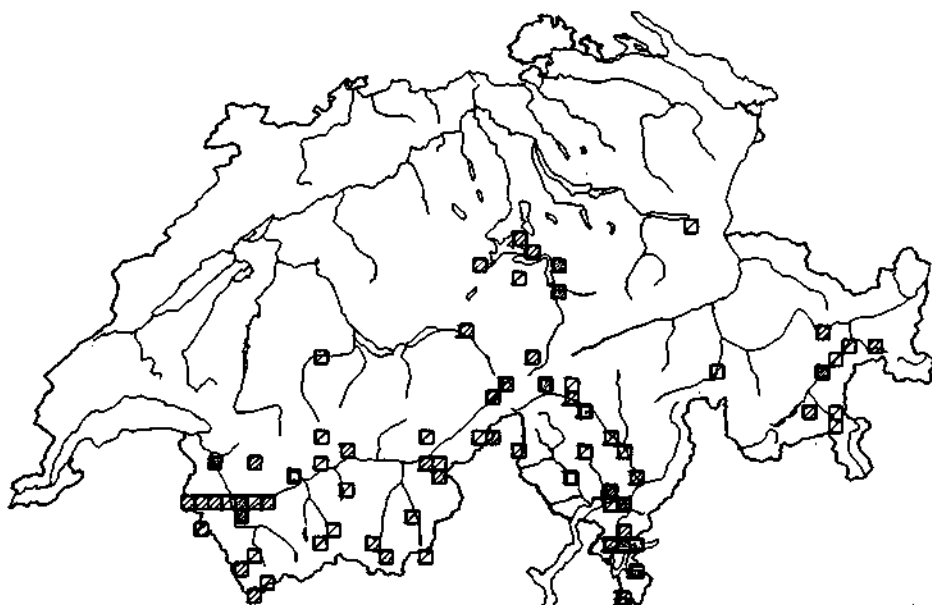
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
TH	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•

R ind/occur 4.44

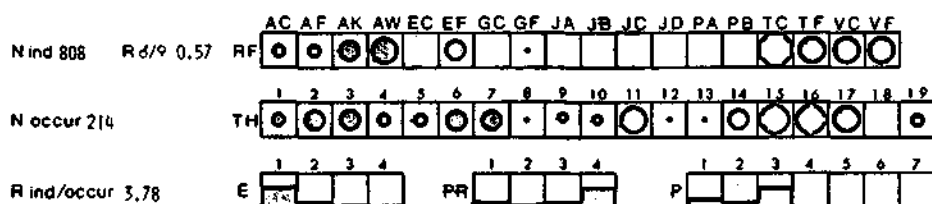
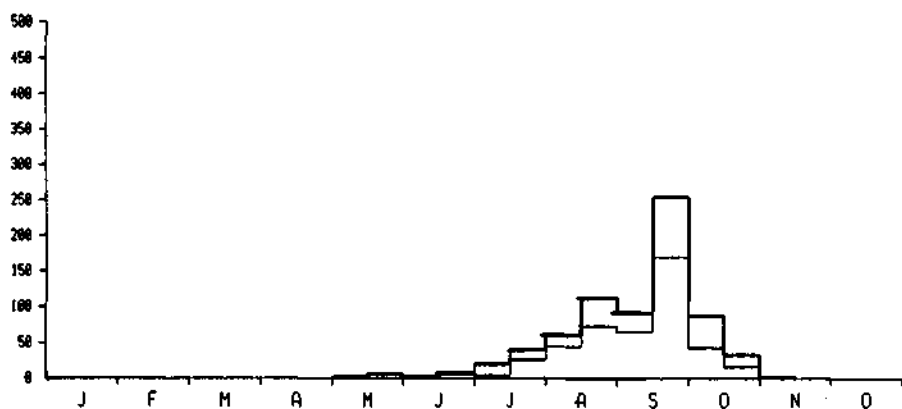
	1	2	3	4	5	6	7
E	•	•	•	•	•	•	•
PR	•	•	•	•	•	•	•
P	•	•	•	•	•	•	•

31. *Tipula (Savtshenkia) alpium* Bergroth, 1888

+



+

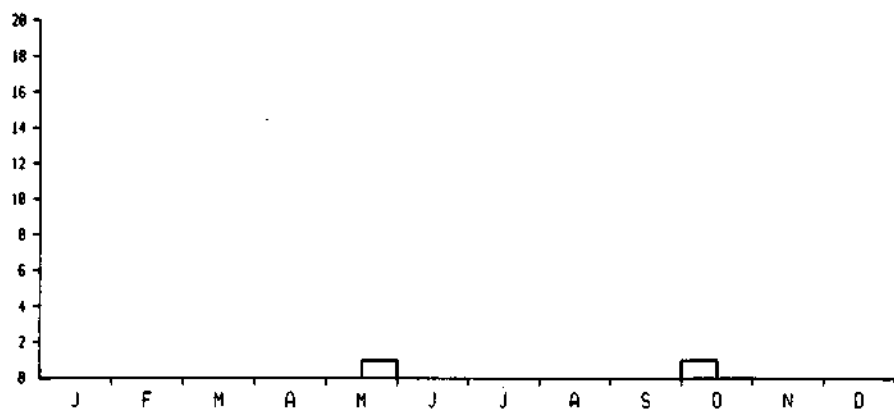


33. *Tipula (Savtshenkia) breviantennata* Lackschewitz, 1933

+



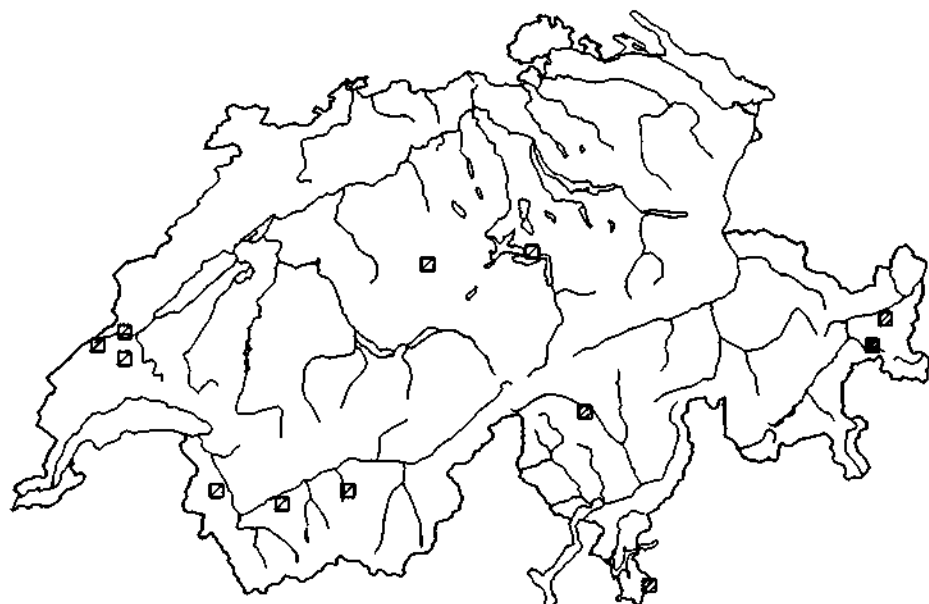
+



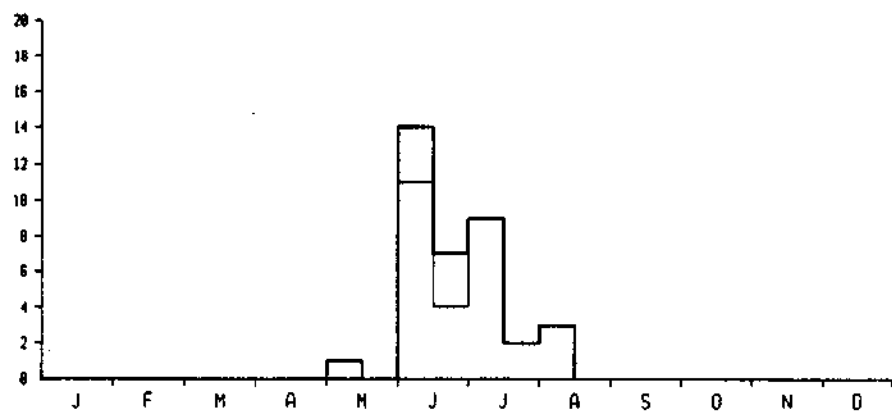
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
Nind 2	Rd/9	RF																	
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																	
N occur 2		TH																	
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7									
R ind/occur 1.00		E				PR				P									

34. *Tipula* (*Savtshenkia*) *cheethami* Edwards, 1924

+



+



Nind 36 R d/g 0.20 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
		•	•	•	•	•				•		•			•		•	

 N occur 20 TH

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
				•	•	•	•	•	•	•	•		•					

 R ind/occur 1.80 E

1	2	3	4
■	■	■	■

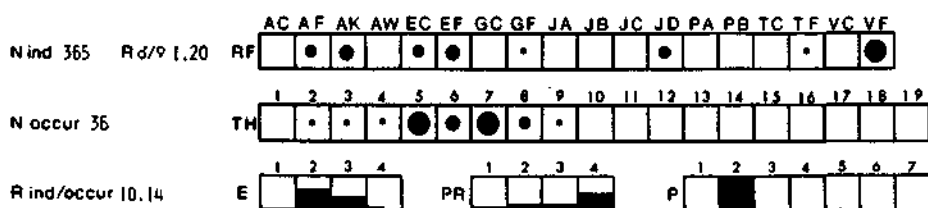
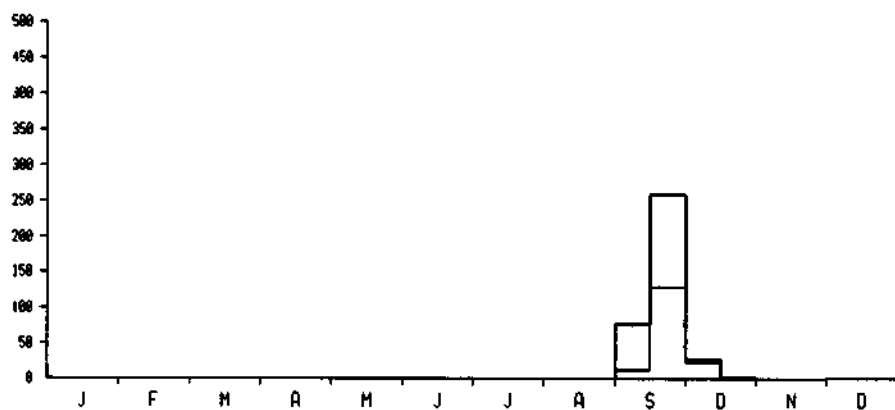
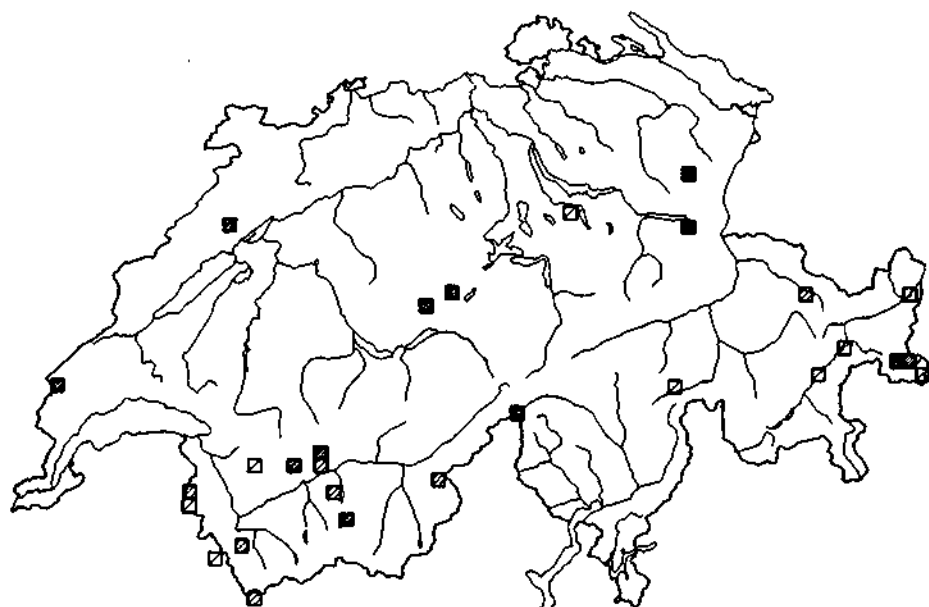
 PR

1	2	3	4
■	■	■	■

 P

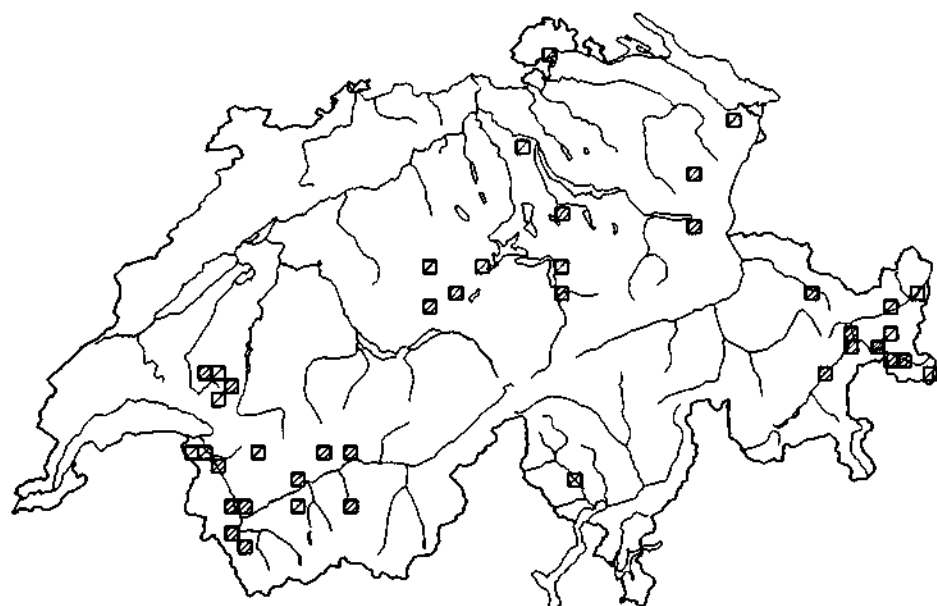
1	2	3	4	5	6	7
■	■	■	■	■	■	■

36. *Tipula* (*Savtshenkia*) *gimmerthali* Lackschewitz, 1925

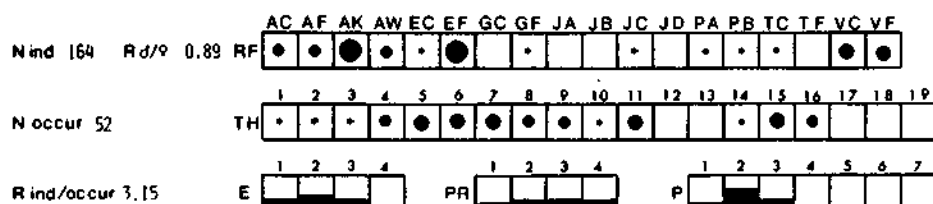
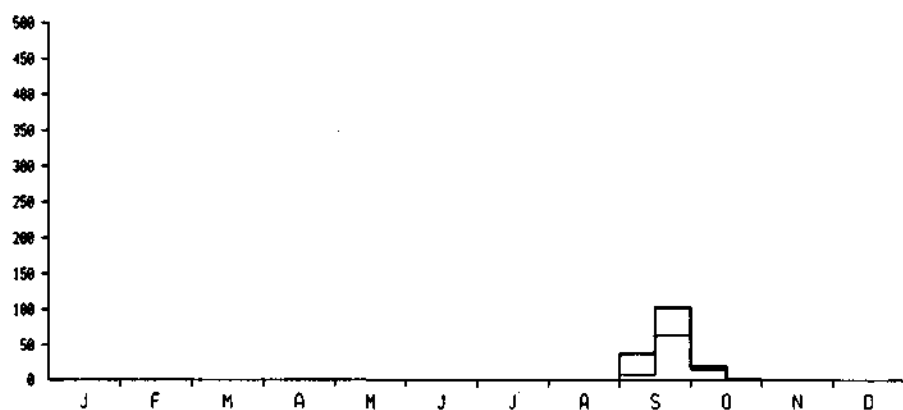


41. *Tipula (Savtshenkia) limbata* Zetterstedt, 1838

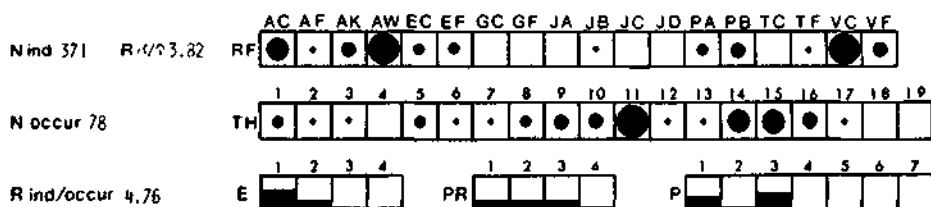
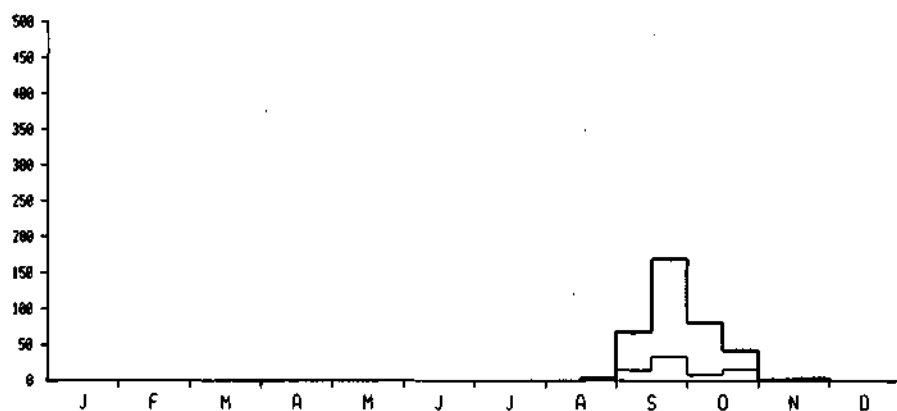
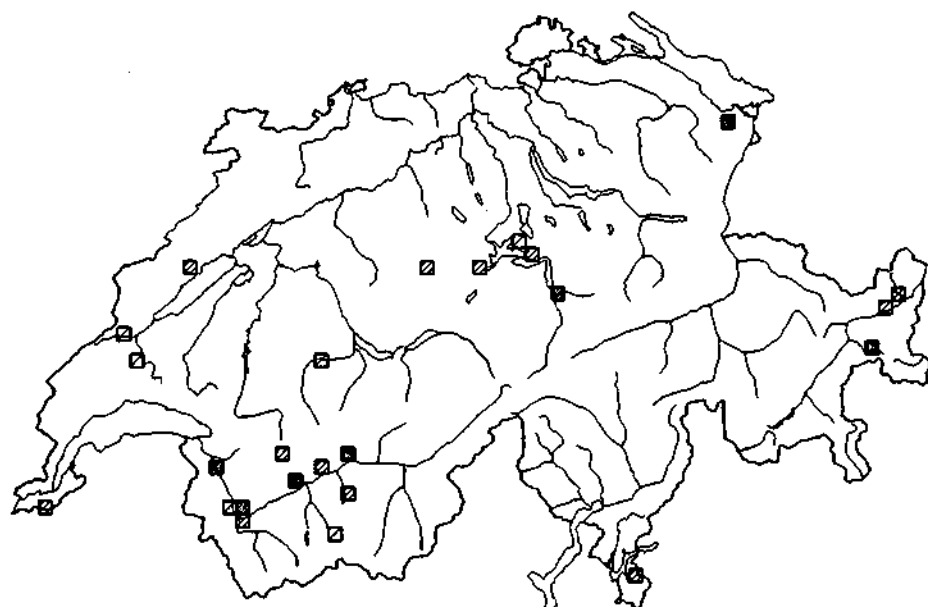
+



+

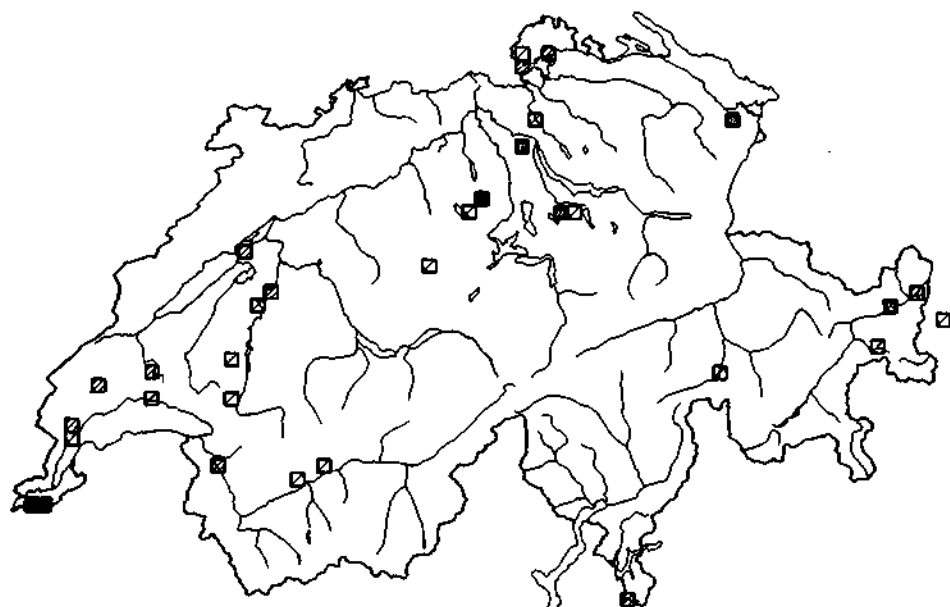


42. *Tipula (Savtshenkia) nielsenii* Mannheims & Theowald, 1959

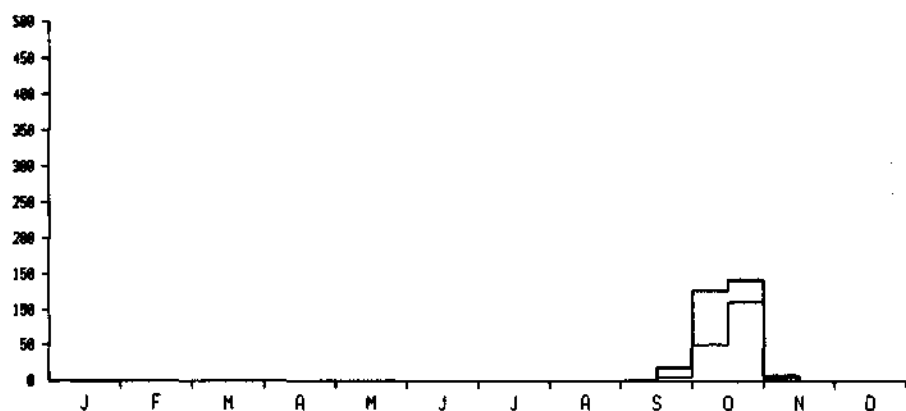


43. *Tipula* (*Savtshenkia*) *obsoleta* Meigen, 1818

+



+



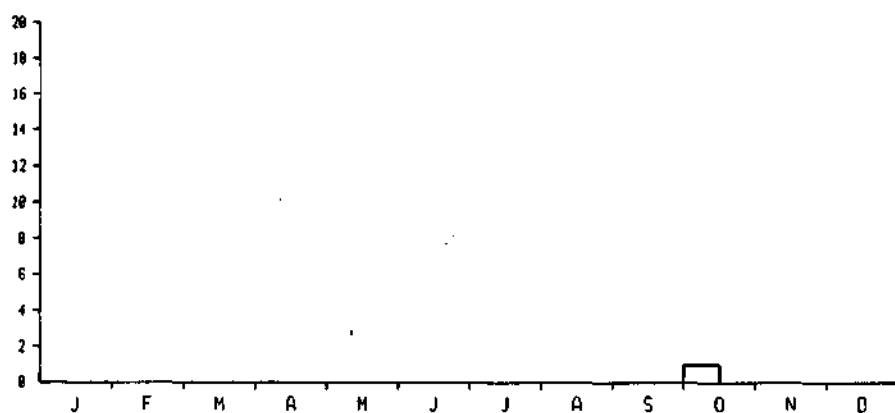
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																					
N ind	300	Rd/9	0,72	RF	●	•	●		●	•		•		●	●		●	●	•			•	•
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																					
N occur	60	TH				•	•		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●				
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7													
R ind/occur	5,00	E	■	■	■	■																	
		PR				PR				P													

45. *Tipula* (*Savtshenkia*) *pechlaneri* Mannheims & Theowald, 1959

+

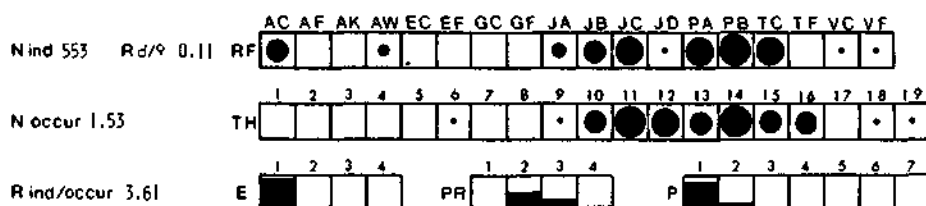
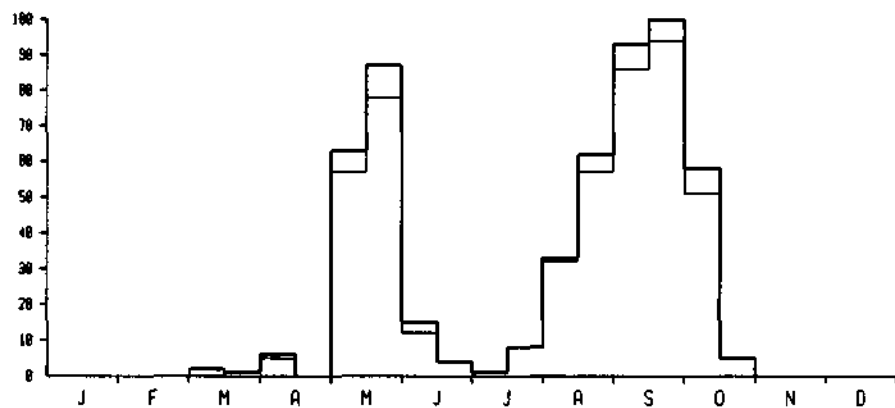
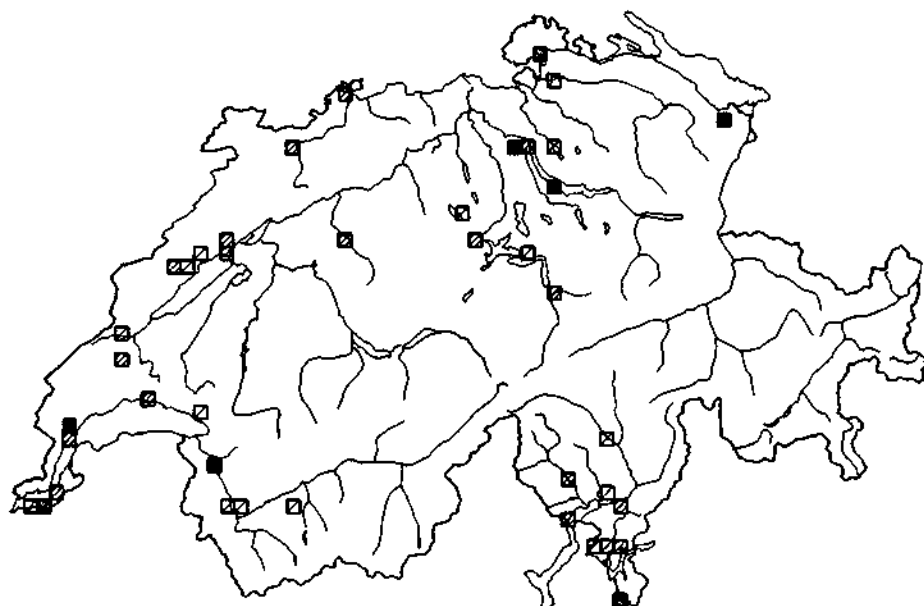


+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																			
Nind	1	R ♂/♀	RF																		
			1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur	1		TH																		
R ind/occur		1.00	E				PR				P										
			1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										

46. *Tipula* (*Savtshenkia*) *rufina* Meigen, 1818



N ind 553

Rd/9 0.

RF

N occur 1,53

R ind/occur 3.61

AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF

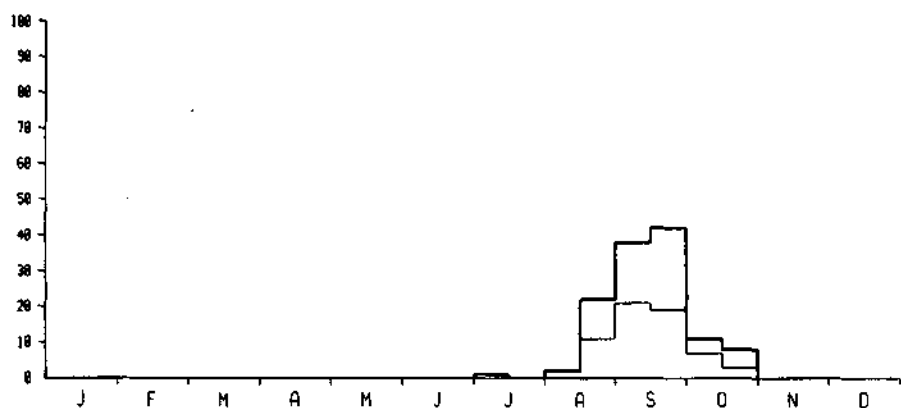
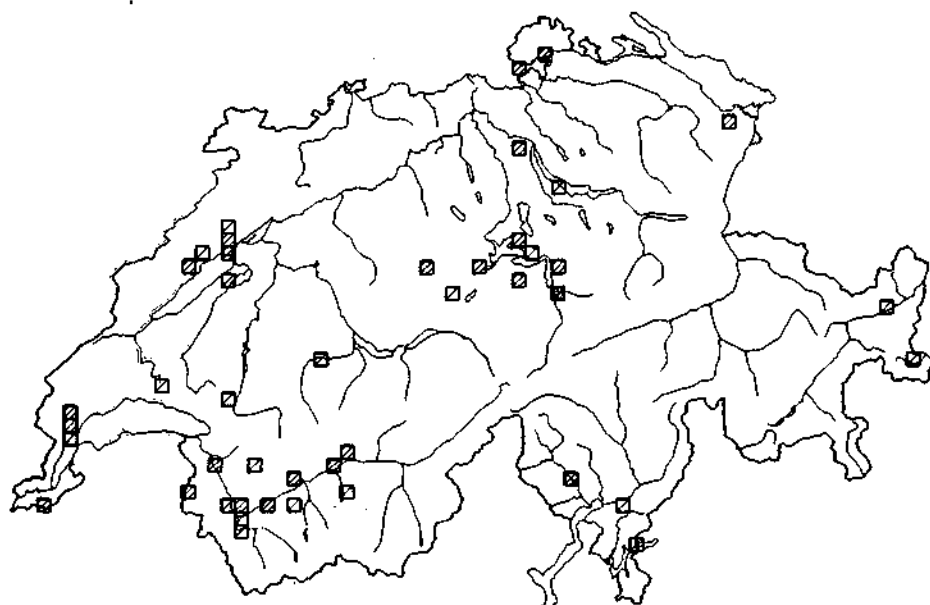
TH

E

PA

P

47. *Tipula* (*Savtshenkia*) *serrullifera* Alexander, 1942



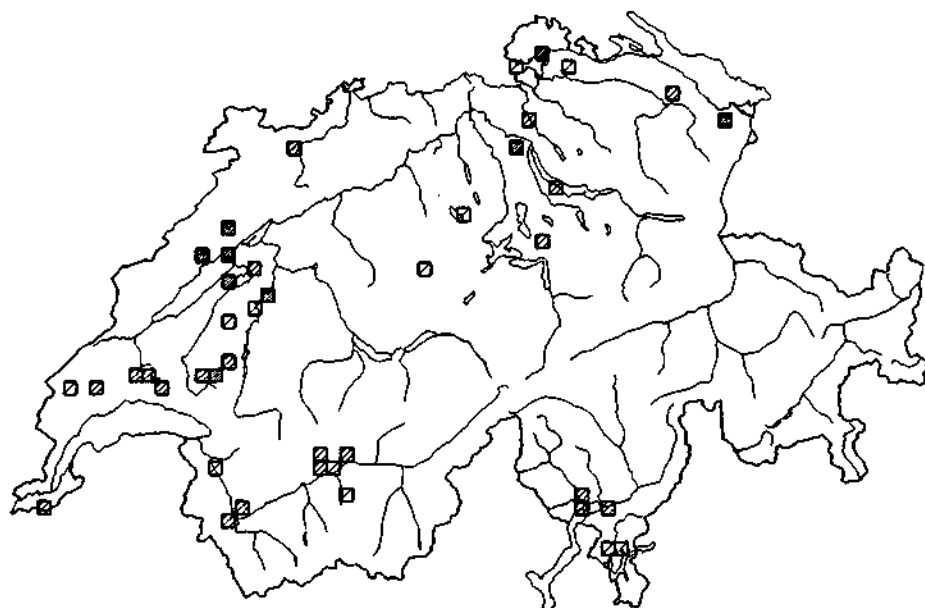
Nind 134 Rd/o 0.94 RF 

N occur 83 TH 

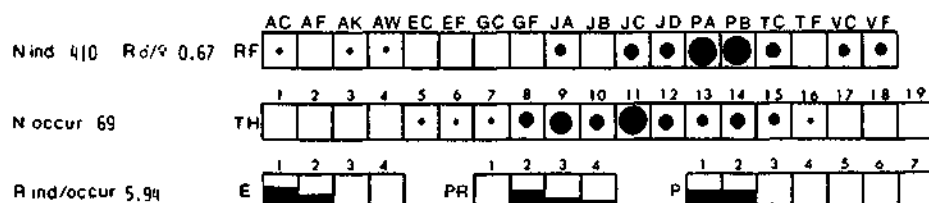
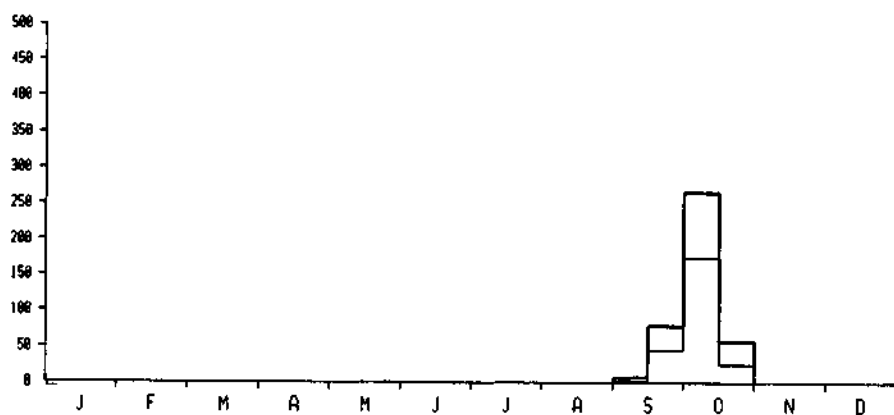
R ind/occur 1.61 E 
 PR 
 P 

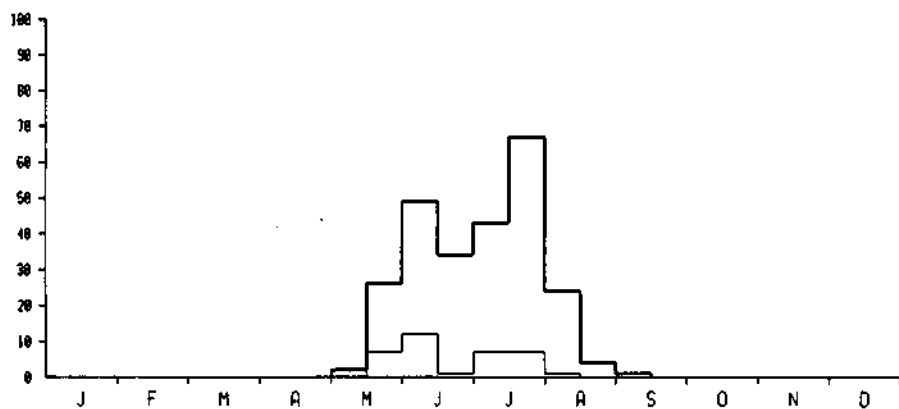
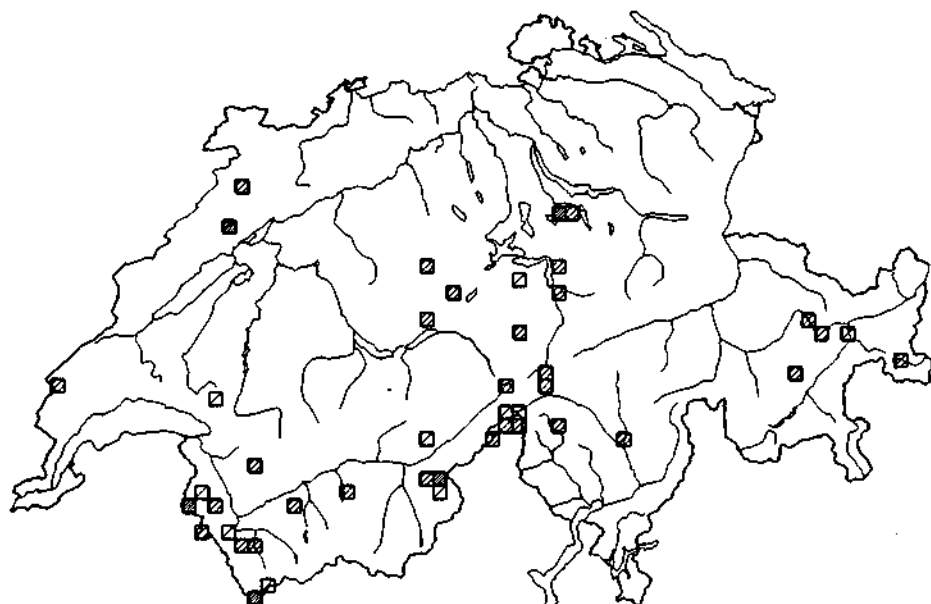
48. *Tipula* (*Savtshenkia*) *signata* Staeger, 1840

+



+



49. *Tipula* (*Savtshenkia*) *subnodicornis* Zetterstedt, 1838

N ind 255 R d/9 5.89 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
		●	●	●		●		●				●				●		●

 N occur 65 TH

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
●	●	●	●	●	●	●	●	●		●								

 R ind/occur 3.92 E

1	2	3	4

 PR

1	2	3	4

 P

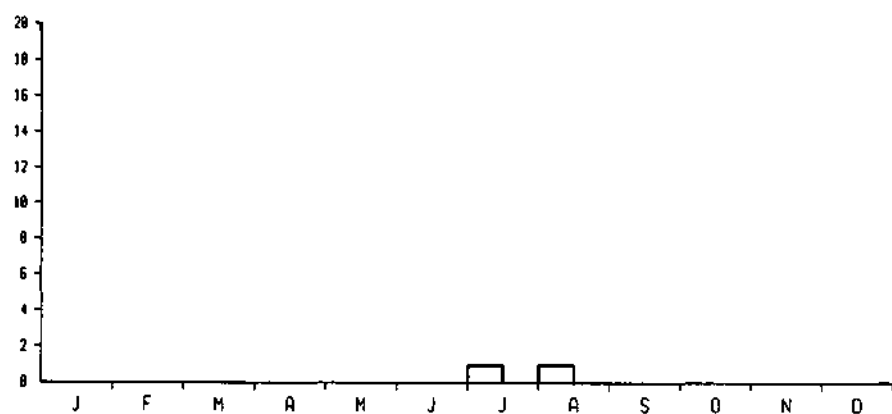
1	2	3	4	5	6	7

52. *Tipula* (*Savtshenkia*) *tulipa* Dufour, 1983

+

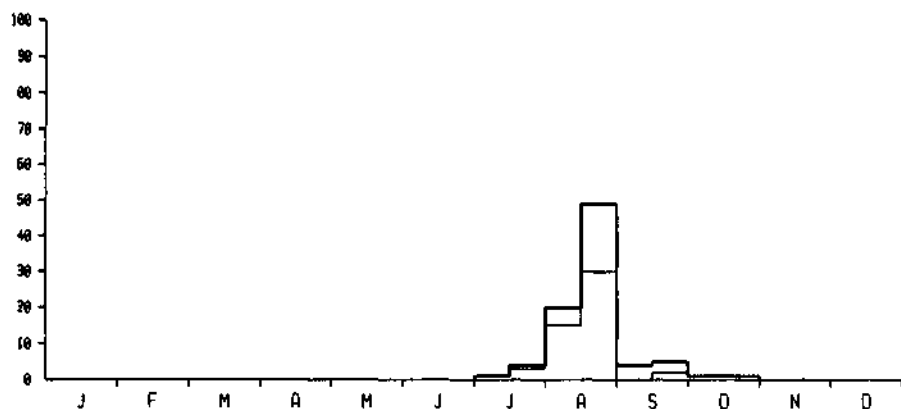
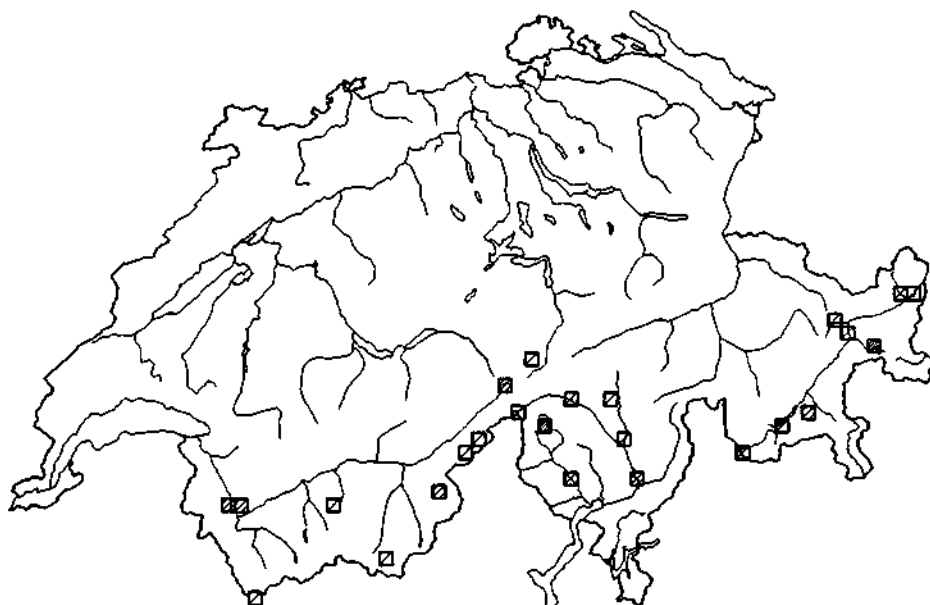


+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																
Nind 2	Rd/9	RF																
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																
N occur 2		TH																
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7								
R ind/occur 1.00		E				PR				P								

53. *Tipula* (*Mediotipula*) *mikiana* Bergroth, 1888



Nind 86 Rd/p 0.59 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
			.		.	●									●	●	●	●

N occur 32 TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
	●	●	●	●	●		●		●				●		●	●			

R ind/occur 2.69 E PR P

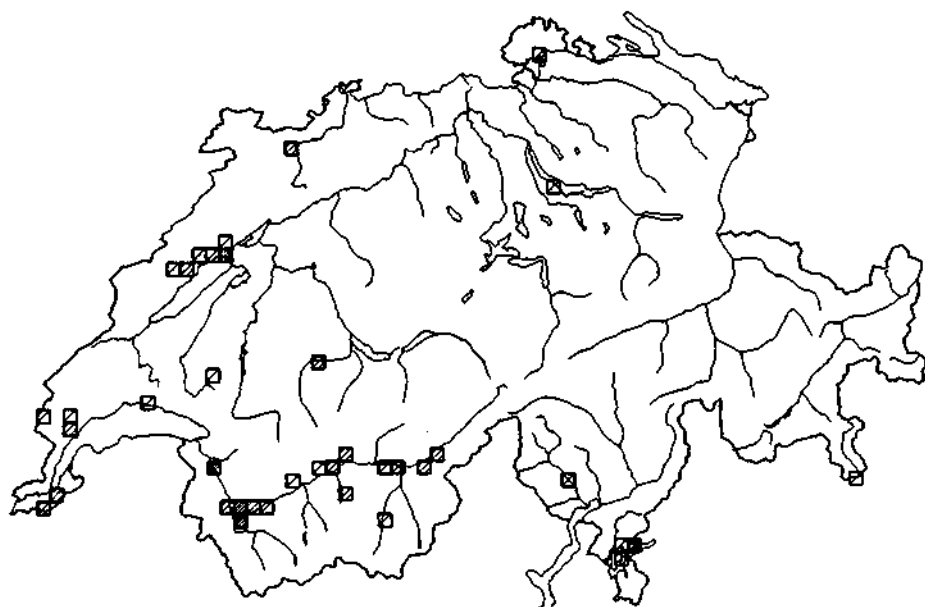
	1	2	3	4
E			■	

	1	2	3	4
PR	■			■

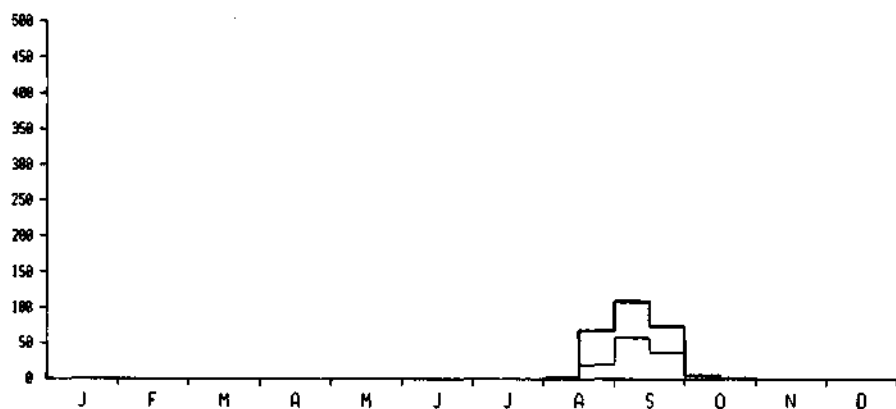
	1	2	3	4	5	6	7
P	■	■	■				

54. *Tipula (Mediotipula) sarajevensis* Strobl, 1900

+



+



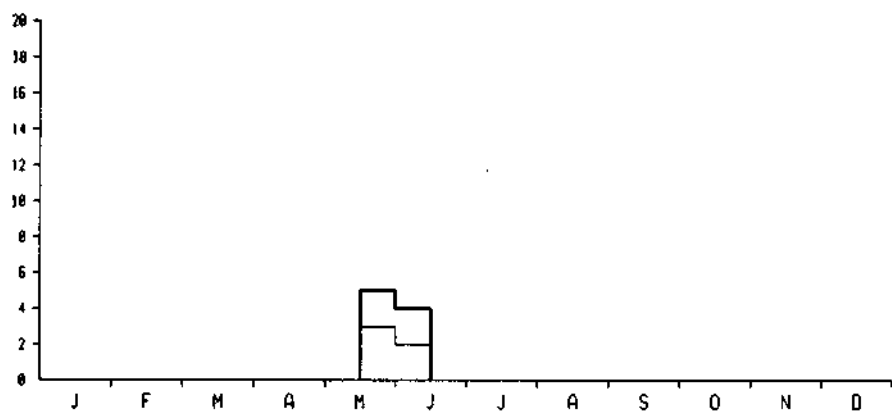
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																								
N ind	271	Rd/q	1.19	RF	●	•							•	●	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
				1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																						
N occur	77	TH							•	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7																
R ind/occur	3.52	E	■	■	■	■					PR	■	■	■	■											
										P																

56. *Tipula* (*Mediotipula*) *stigmatella* Schummel, 1833

+



+



Nind 11 Rnd/O 0.83 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
		*								*					*			

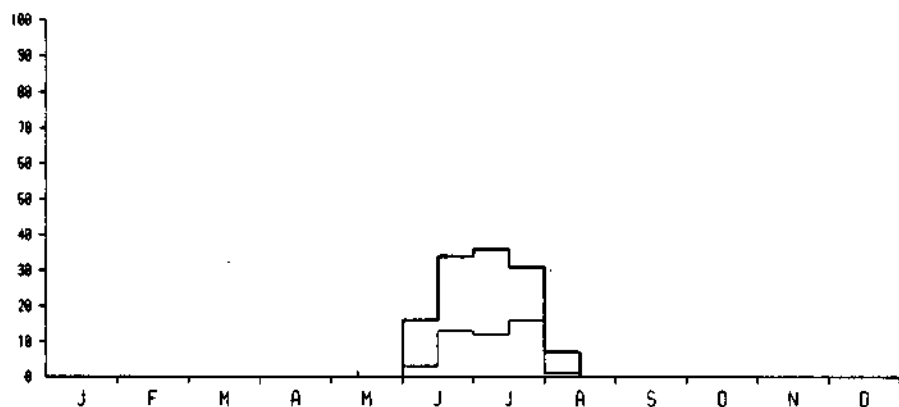
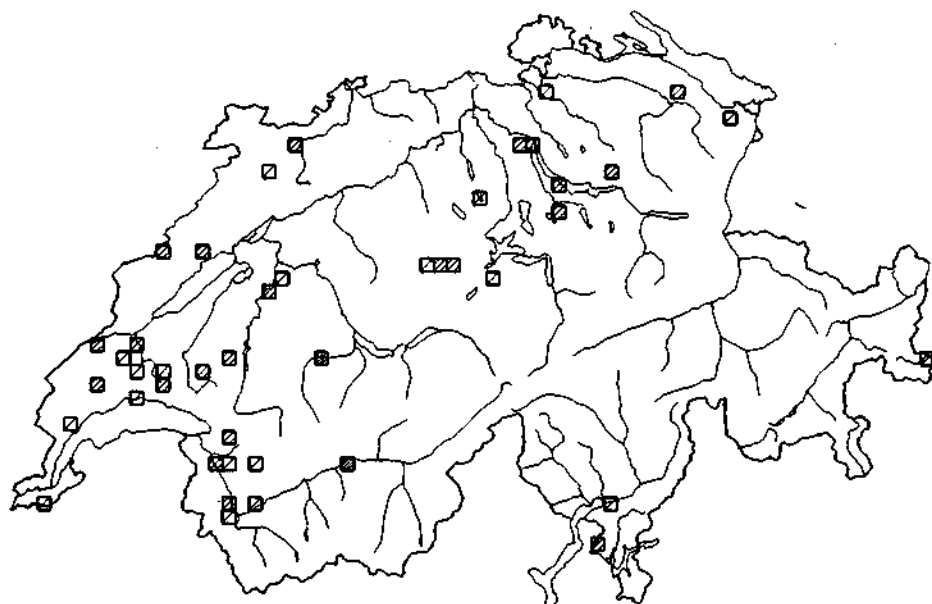
N occur 3 TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
									*	*						*			

Rind/occur 3.67 E PR P

	1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	5	6	7
E						PR					P						

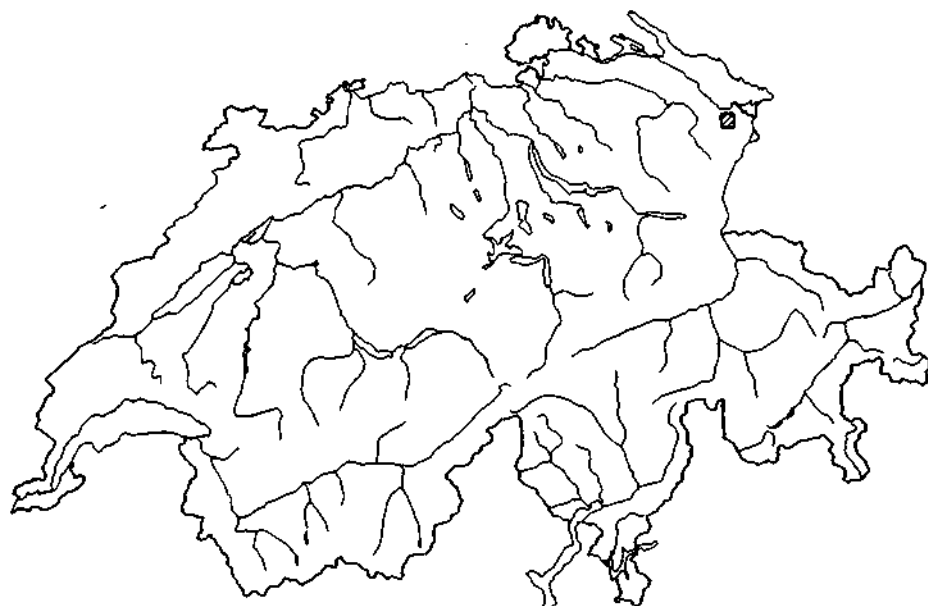
57. *Tipula* (*Beringotipula*) *unca* Wiedemann, 1817



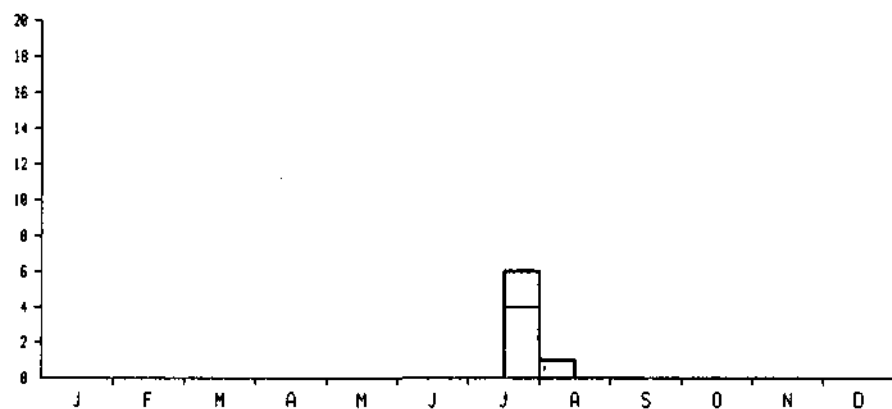
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																				
N ind	142	R d/p	1.84	RF	●	●	●	●	●				●	●		●	●	●	●		●	
				1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur	62	TH					●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●			
				1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur	2.29	E		■	■	■	■					PR	■	■	■	■						
												P										

58. *Tipula (Pterelachisus) apicispina* Alexander, 1933

+

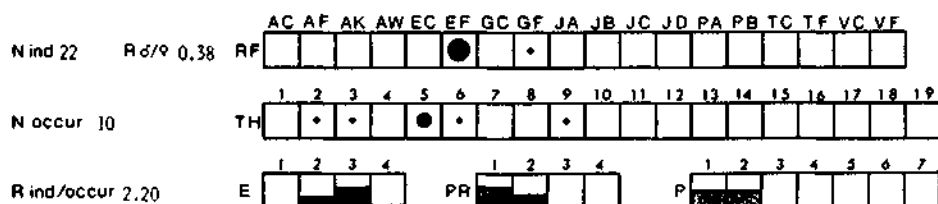
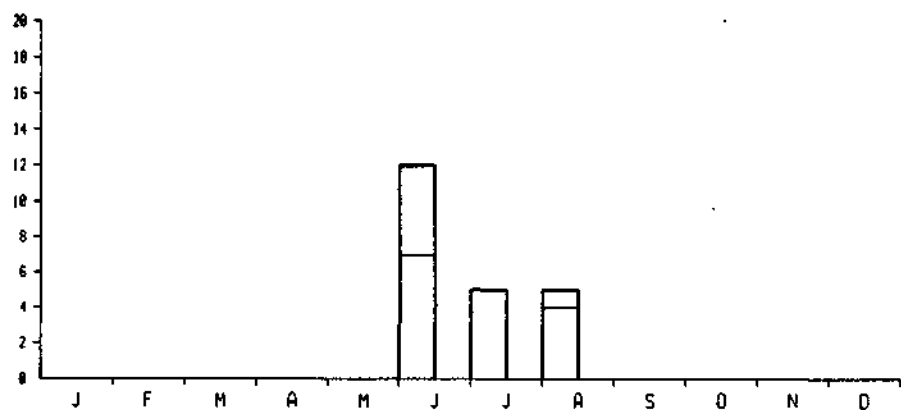


+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																											
N ind 7	R c/p 0.75	RF																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																											

59. *Tipula* (*Pterelachisus*) *austriaca* (Pokorný, 1887)

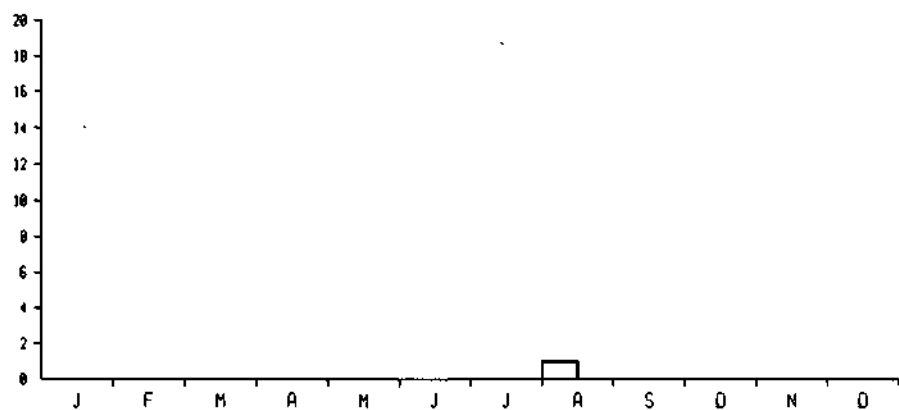
[illegible]

61. *Tipula (Pterelachisus) bilobata* Pokorný, 1887

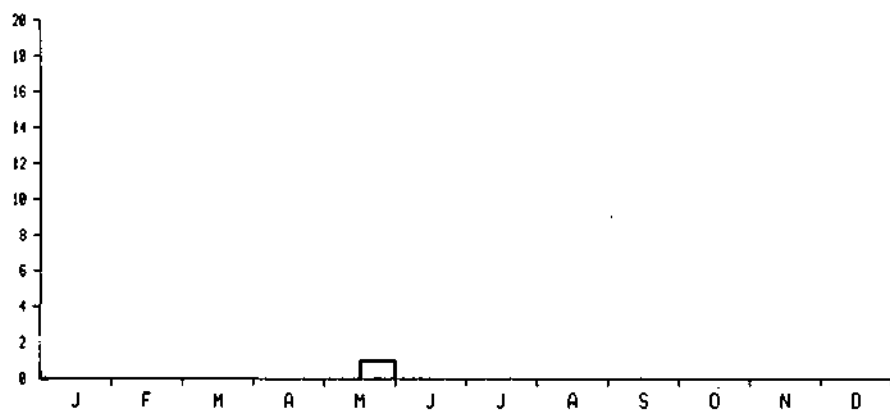
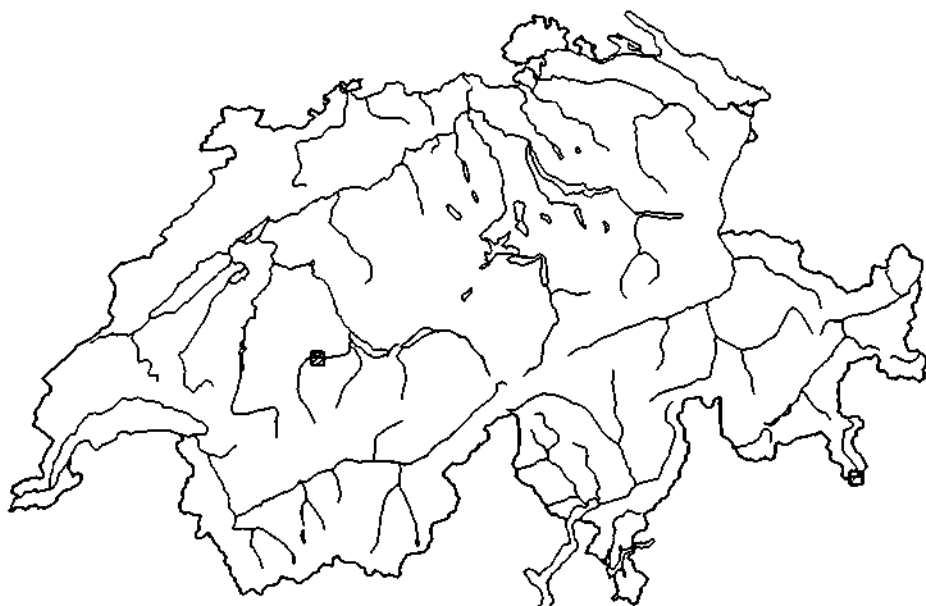
+



+



		AC AF AK AWE C EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																		
Nind	R d/2	RF																		
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
No occur		TH																		
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur ,00		E				PR				P										

62. *Tipula* (*Pterelachisus*) *cinereocincta* Lundström, 1907

Nind 4 Rd/q 0.33 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
		•													•			

 N occur 2 TH

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
								•				•						

 R ind/occur 2.00 E

1	2	3	4

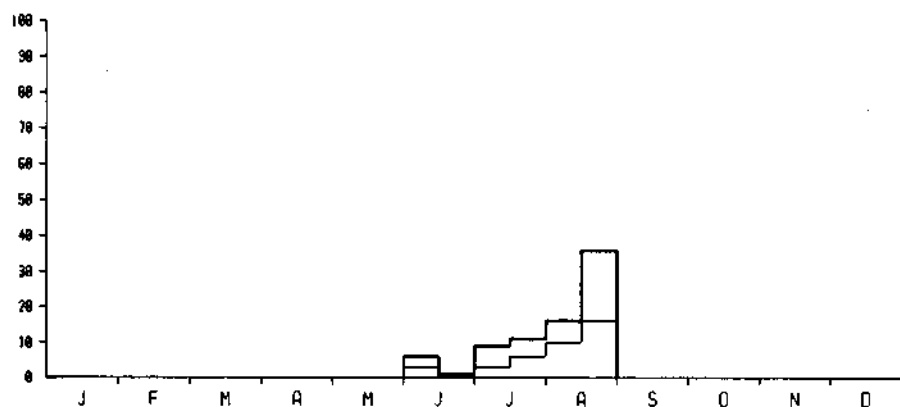
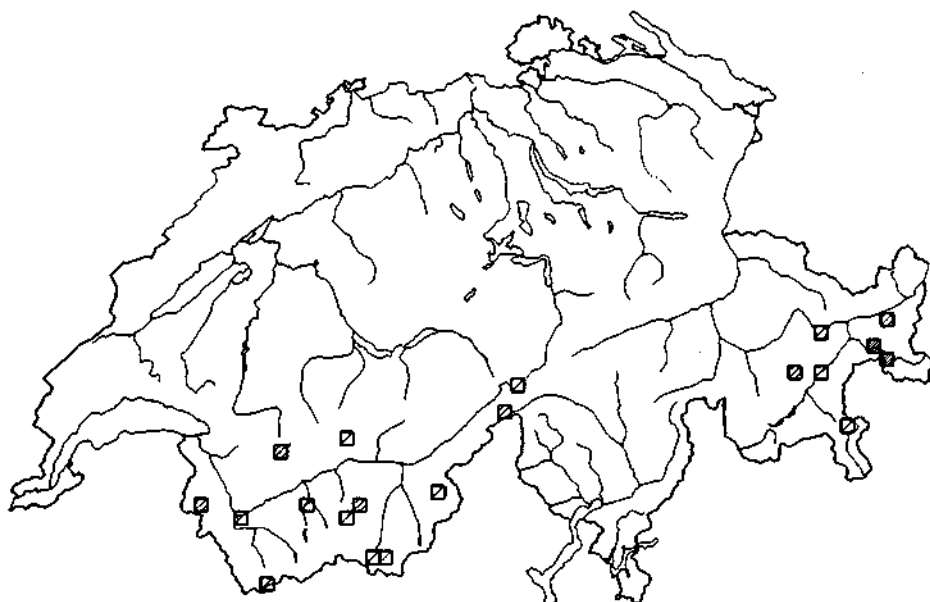
 PR

1	2	3	4

 P

1	2	3	4	5	6	7

+



Nind 80 R_c/P 1.05 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
		*				●		*								●	*	●

N occur 30

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
TH	●	●	*	*	●	*	*		*								*		

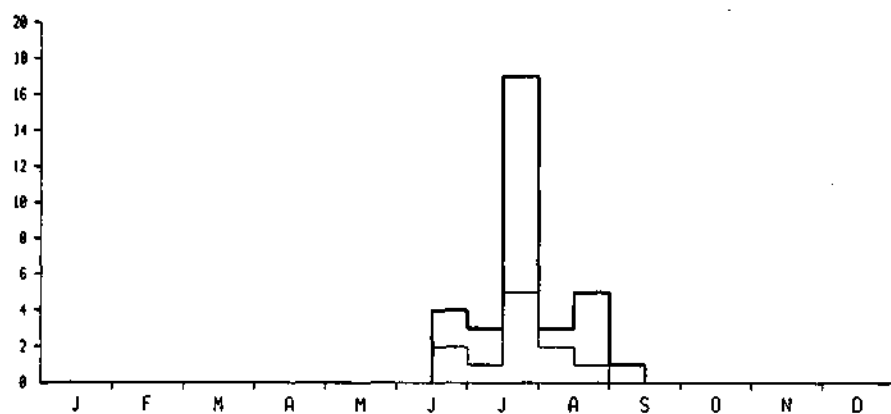
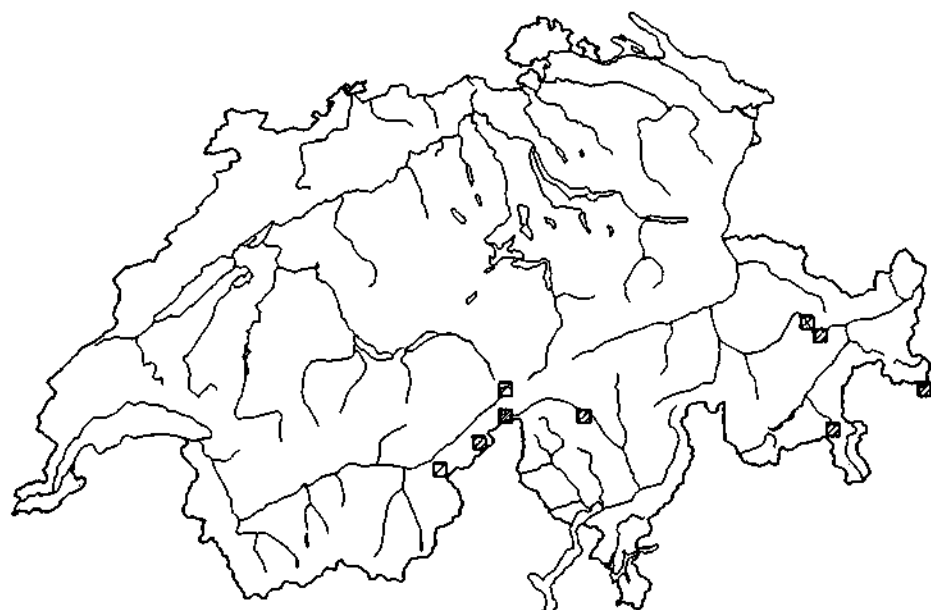
Rind/occur 2.67

	1	2	3	4
E				■

	1	2	3	4
PR				■

	1	2	3	4	5	6	7
P	■	■					

64. *Tlpula* (*Pterelachisus*) *irregularis* (Pokorný, 1887)



N ind 33 Rd/9 2.00 RF

						*		•								*	*		•
--	--	--	--	--	--	---	--	---	--	--	--	--	--	--	--	---	---	--	---

 N occur 14 TH

•	•	*	*					*			*								
---	---	---	---	--	--	--	--	---	--	--	---	--	--	--	--	--	--	--	--

 R ind/occur 2.36 E

--	--	--	--

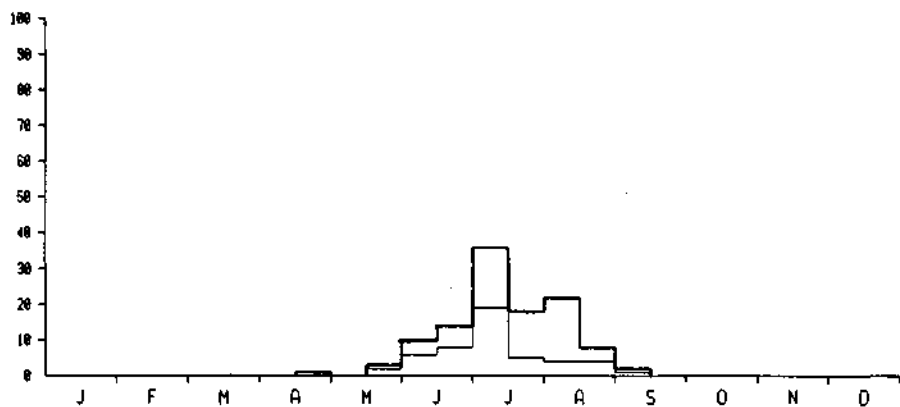
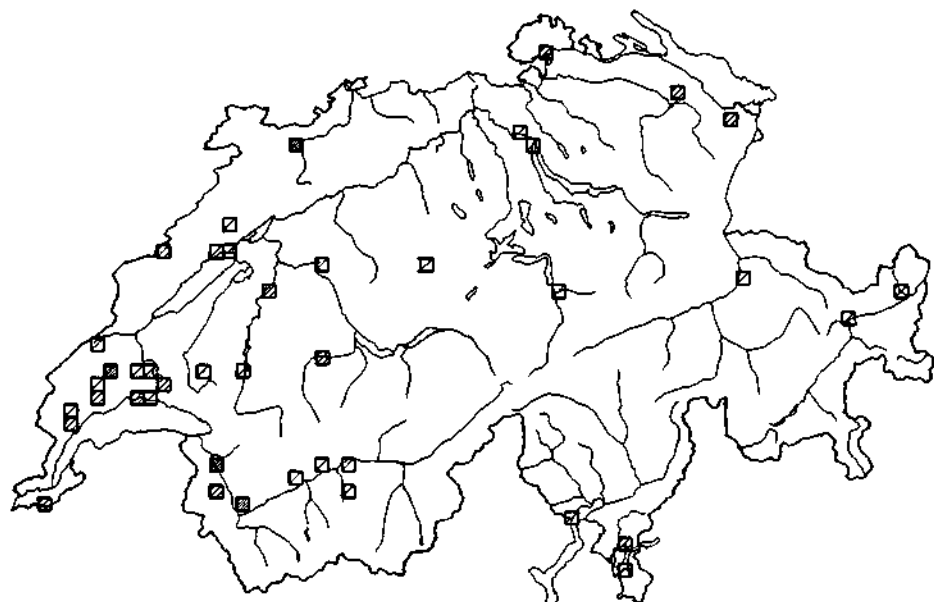
 PR

--	--	--	--

 P

--	--	--	--	--	--	--

65. *Tipula* (*Pterelachlus*) *irrorata* Macquart, 1826



N ind 125 R d/9 1.16 RF

N occur 71 TH

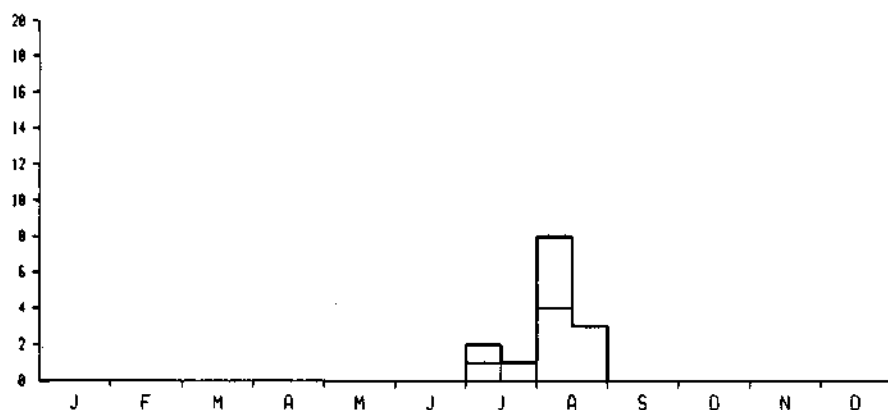
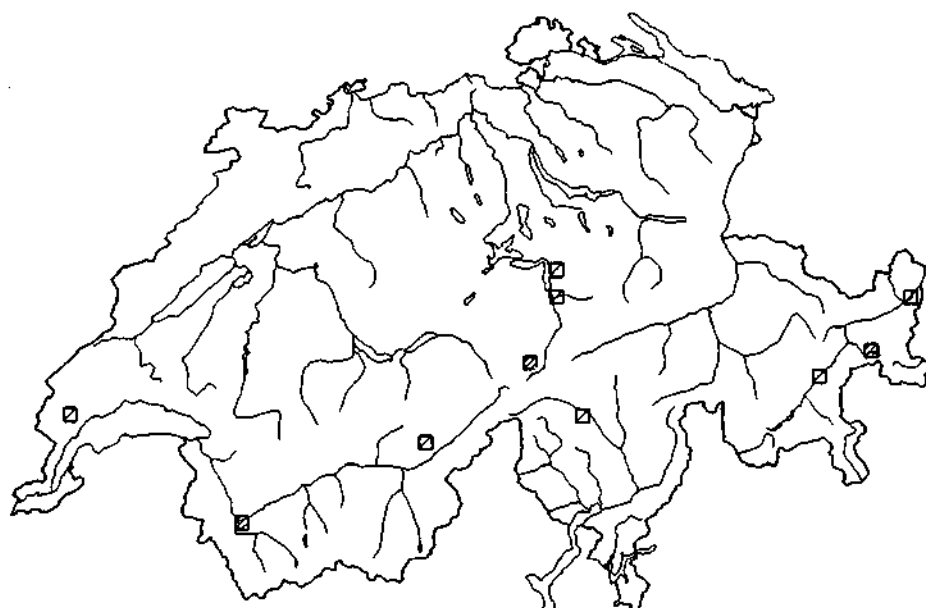
R ind/occur 1.76 E
 PR
 P

N ind 125 R d/9 1.16 RF

N occur 71 TH

R ind/occur 1.76 E
 PR
 P

66. *Tlpula* (*Pterelachisus*) *lurldorostris* Schummel, 1833



Nind 15 R d/g 0.67 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
			*	*	*	*				*					*		*	*

N occur 11 TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
		*		*	*		*		*	*	*						*		

R ind/occur 1.36 E PR P

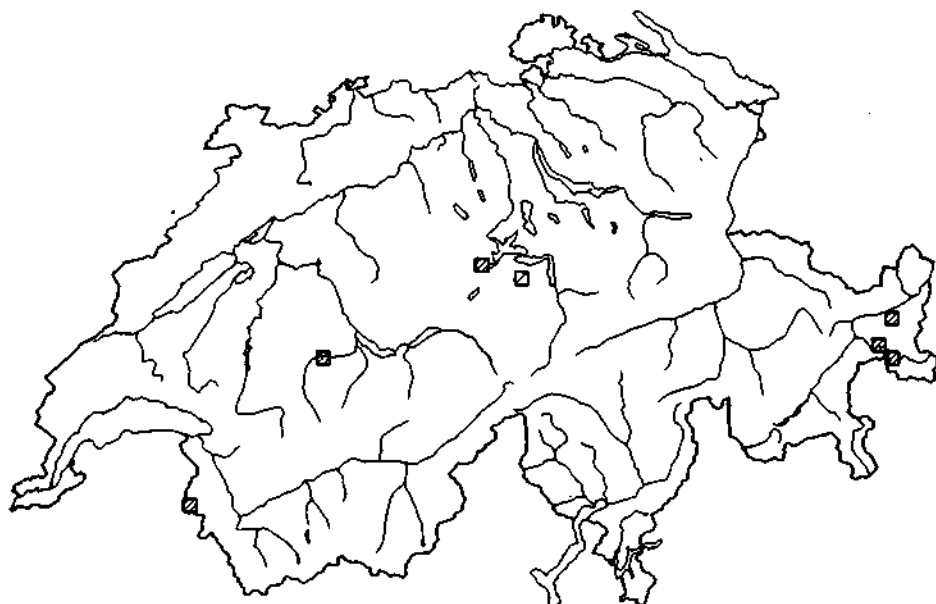
	1	2	3	4
E				

	1	2	3	4
PR				

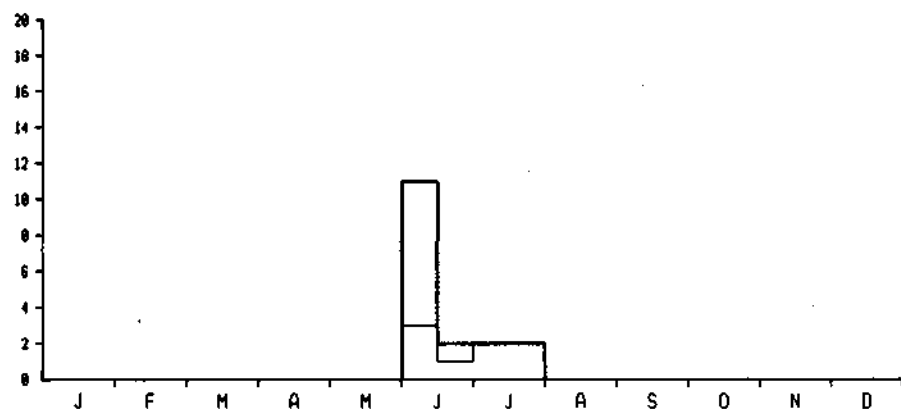
	1	2	3	4	5	6	7
P							

67. *Tipula (Pterelachlus) mayerduerli* Egger, 1863

+

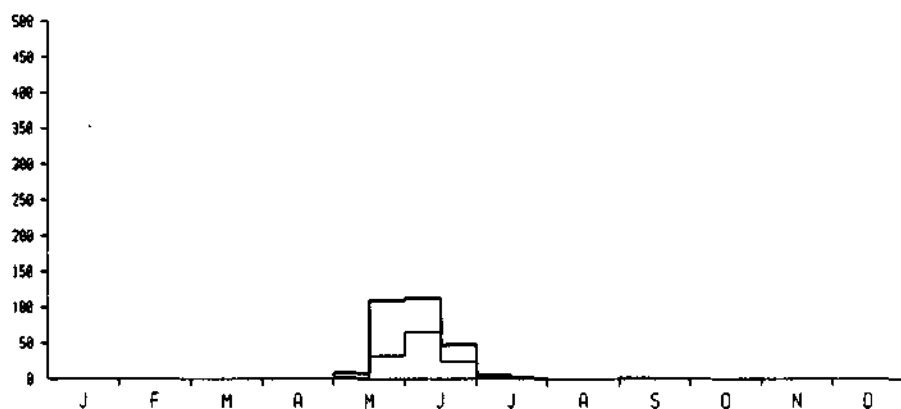
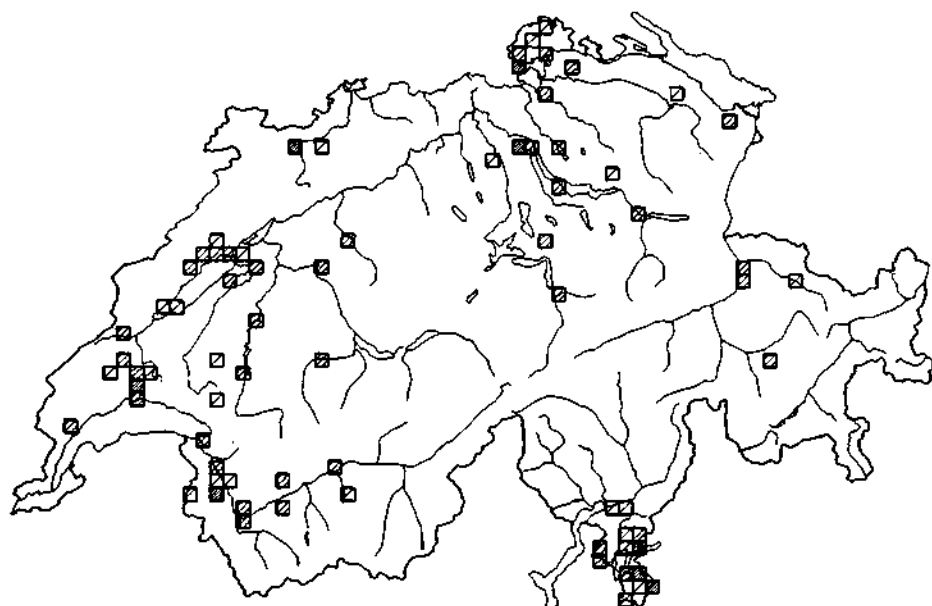


+



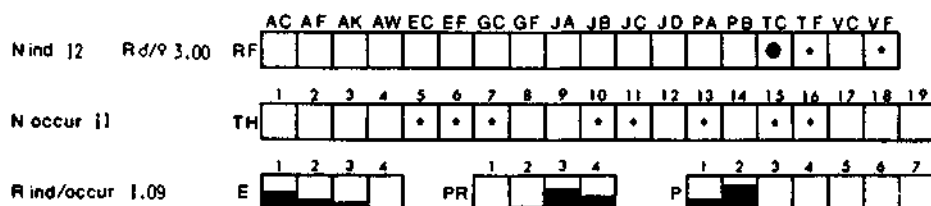
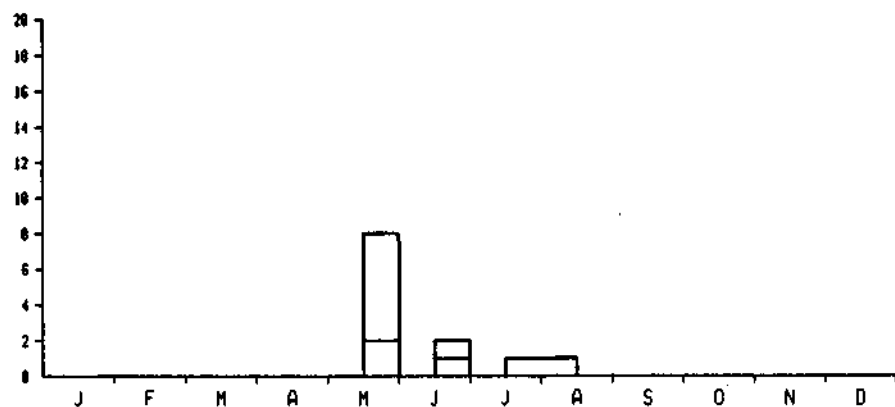
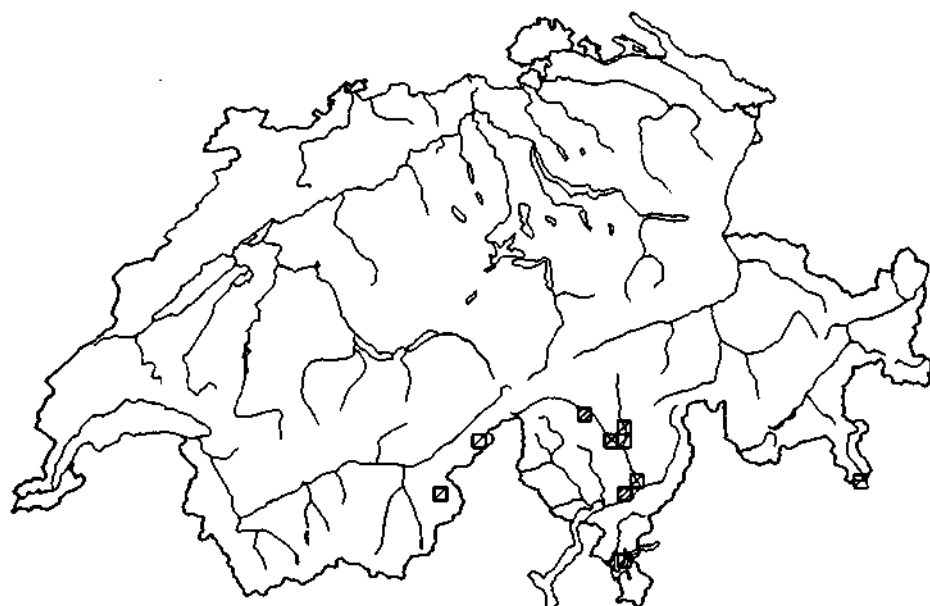
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																					
Nind 21	Rd/9 0.91	RF		•	•			•															
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																					
N occur 10		TH	•		•		•		•														
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7													
R ind/occur 2.10		E								PR							P						

69. *Tipula (Pterelachisus) pabullna* Meigen, 1818



				AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																								
N ind	295	R d/9	1.20	RF	●	●		●			●	•	●	●	●	•	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
				1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																								
N occur	125			TH					•		●	•	●	●	●	●	●	●	●	●	•	●	•					
				1 2 3 4 1 2 3 4 1 2 3 4 5 6 7																								
R ind/occur	2.36			E	■	■	■	■					PR	■	■	■	■											
				1 2 3 4 1 2 3 4 1 2 3 4 5 6 7																								

70. *Tipula* (*Pterelachisus*) *padana* Dufour, 1981



Nind 12 Rd/9 3.00

RR

N occur 11

TH

Find/occur 1.09

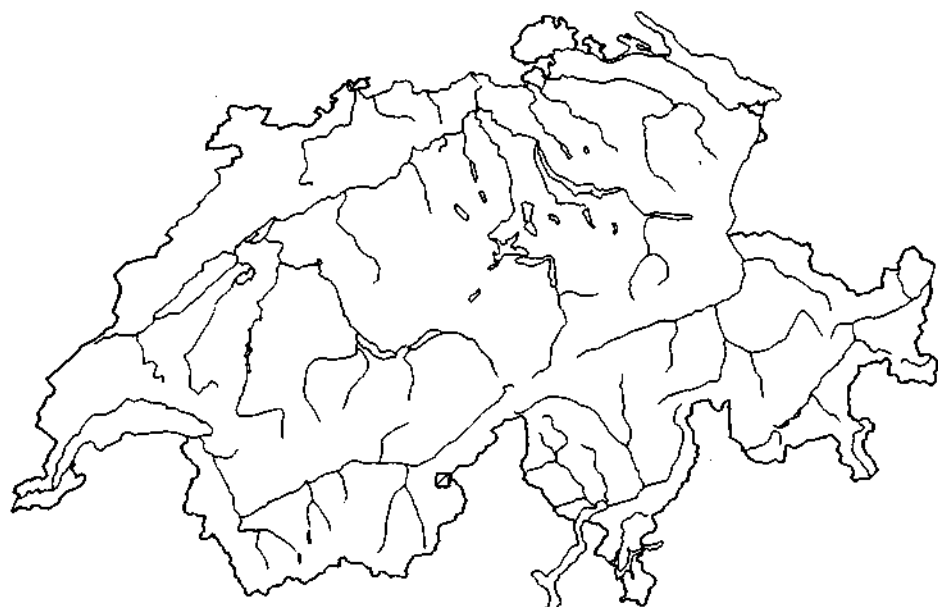
E

PF

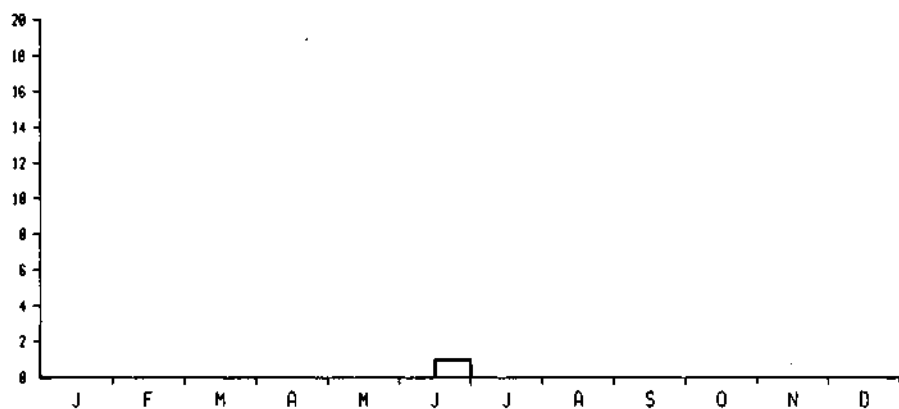
Pl

75. *Tipula (Pterelachisus) sauteri* Dufour, 1982

+



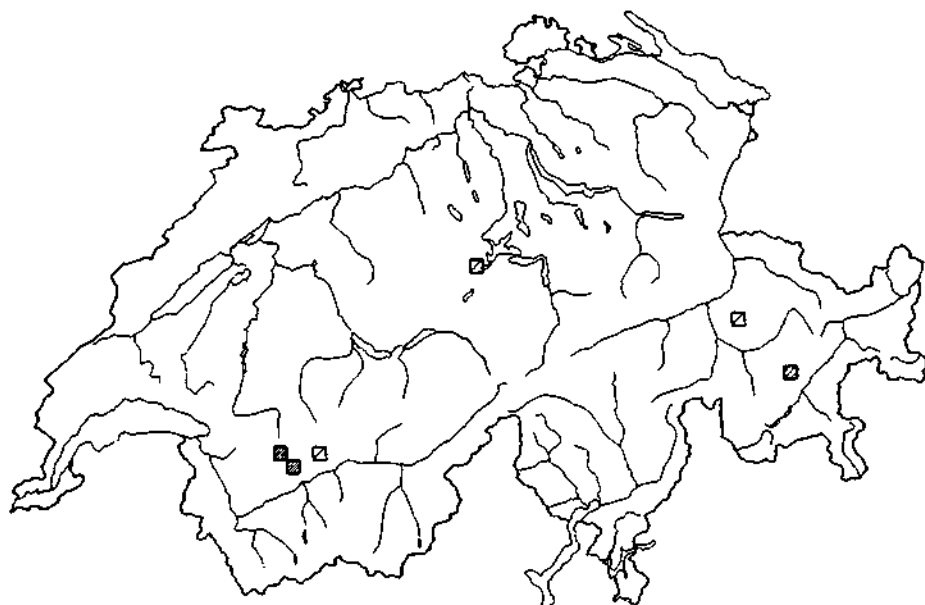
+



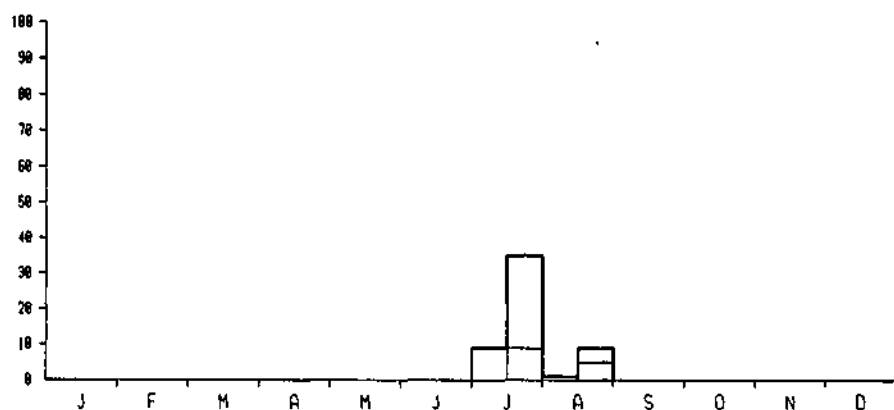
																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					</
--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----

76. *Tipula (Pterelachisus) subglacialis* Theowald, 1980

+

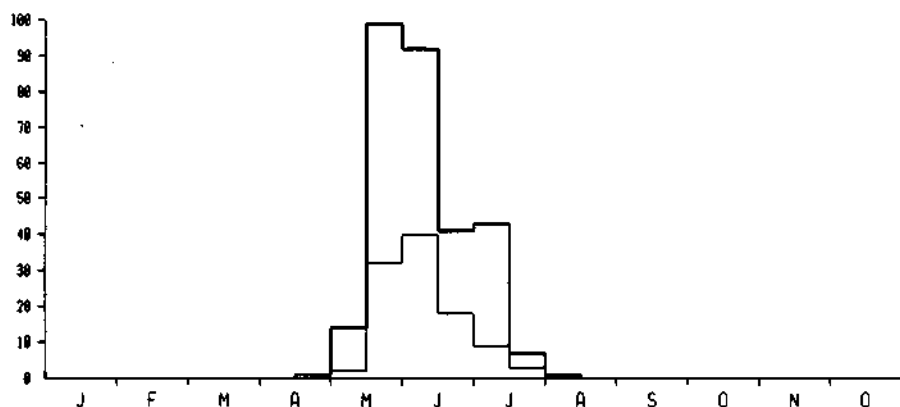
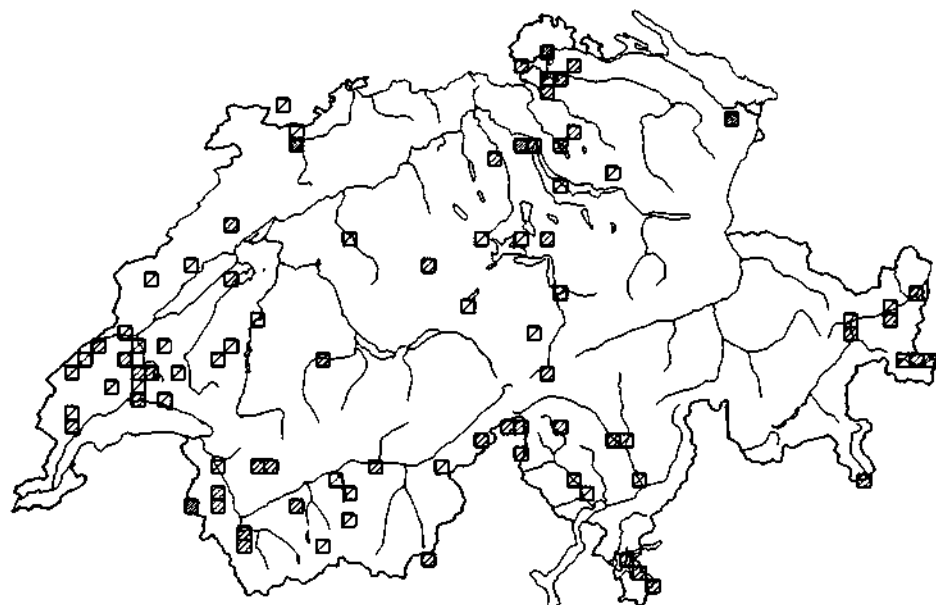


+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																		
Nind	55	Rd/9	2.93	RF			•						•							•
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur	7	TH		•	•				•		•									
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur	7.86	E								PR							P			

77. *Tipula* (*Pterelachisus*) *submarmorata* Schummel, 1833



Nind 305 R d/q 1.85 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
	•	●	●	•	•	•			•	•	•	•	●	●	●	•	•	●

N occur 130 TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
			●	•	•	●	•	●	●	●	●	●	●	•	•	•			

R ind/occur 2.35

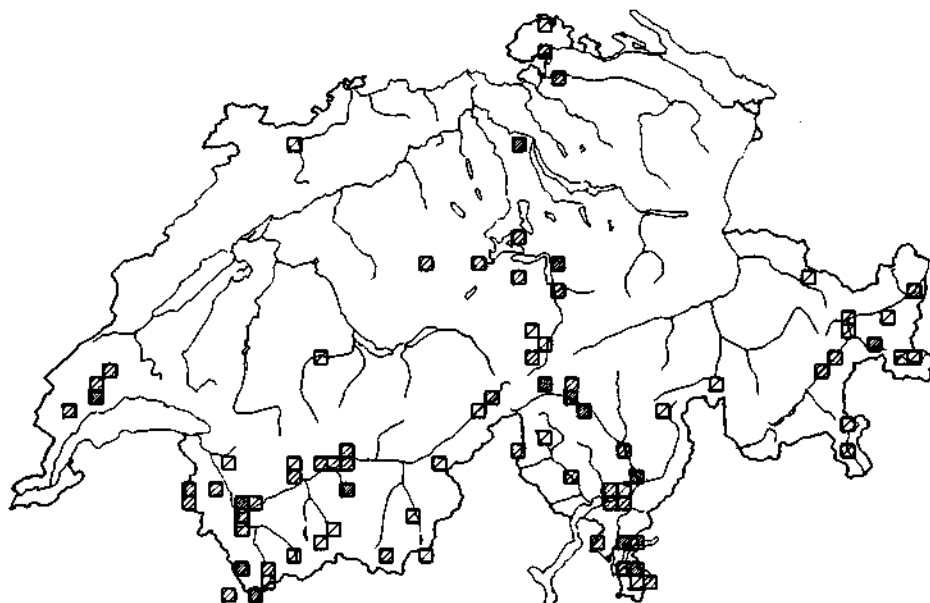
	1	2	3	4
E		■	■	

	1	2	3	4
PR		■	■	

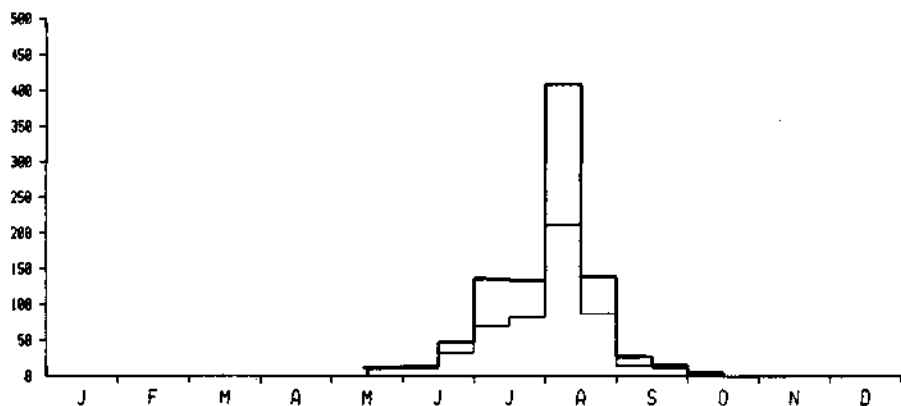
	1	2	3	4	5	6	7
P		■	■				

79. *Tipula (Pterelachisus) truncorum* Melgen, 1830

+



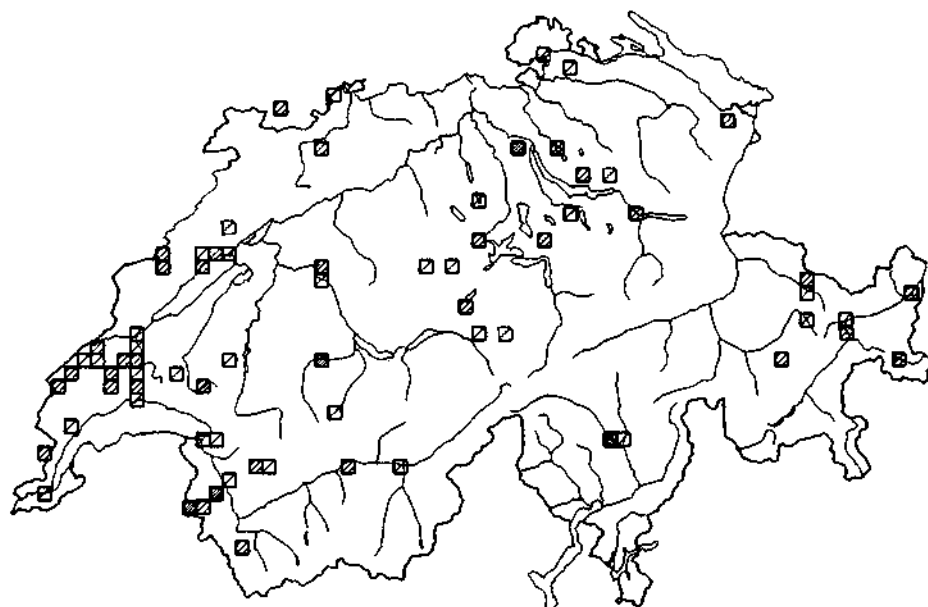
+



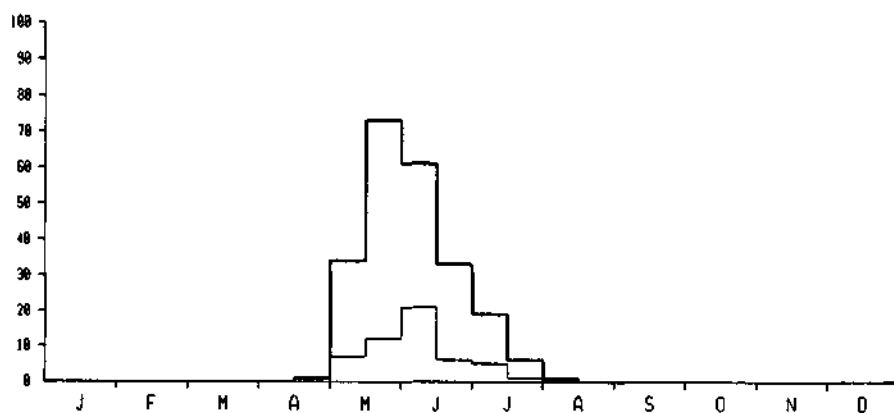
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																					
Nind	944	Rd/?	0.76	RF																			
					1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur	182	TH																					
					1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
Rind/occur.	5.19	E		PR		P																	

80. *Tipula (Ptereiachisus) varipennis* Meigen, 1818

+



+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																
N ind	262	Rd/o	3,52	RF	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																
N occur	110	TH		●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7								
R ind/occur	2,38	E	■	■	■	■	PR	■	■	■	■	P	■	■	■	■		

81. *Tipula (Pterelachisus) winthemi* Lackschewitz, 1932

+



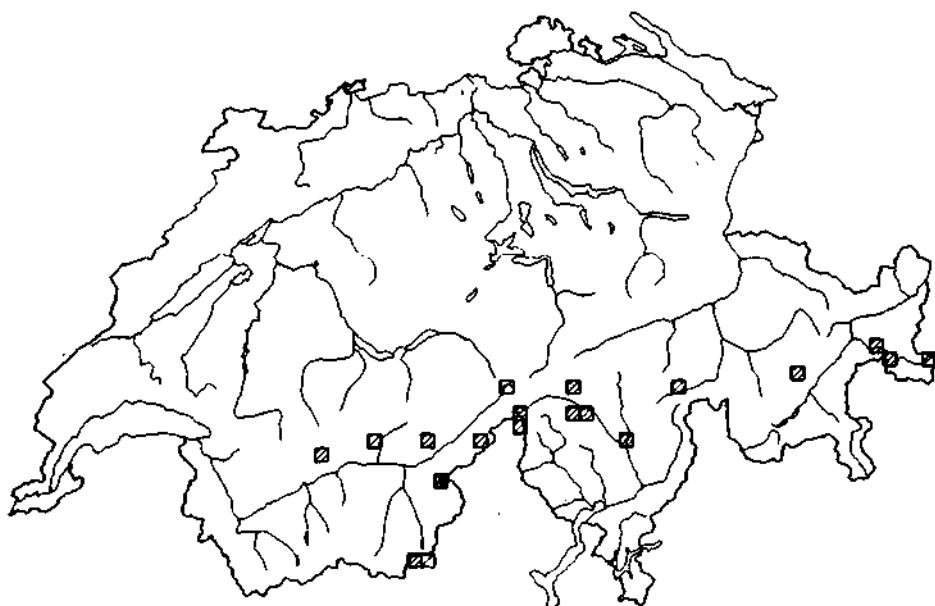
+

Phénologie inconnue

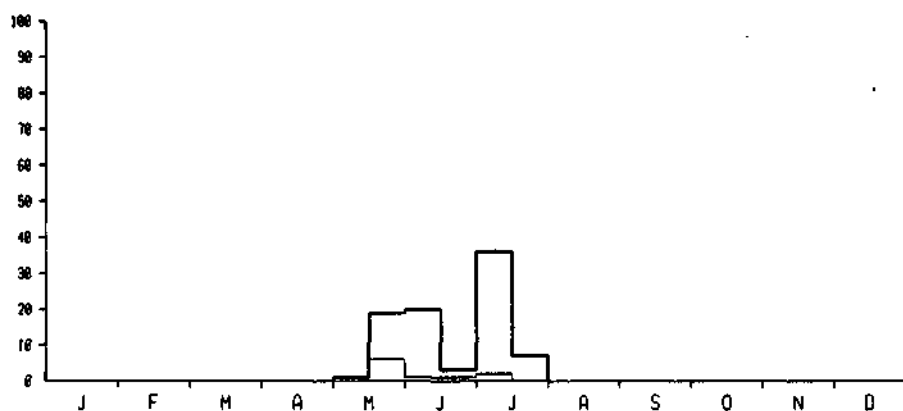
		AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	YC	TF	VC	VF
N ind 6	R d/s	RF		*												*			
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
N occur 2		TH								*			*						
			1	2	3	4				1	2	3	4			1	2	3	4
R ind/occur 3.00		E								PR						P			

83. *Tipula (Vestiplex) clisalpina* Riedel, 1913

+



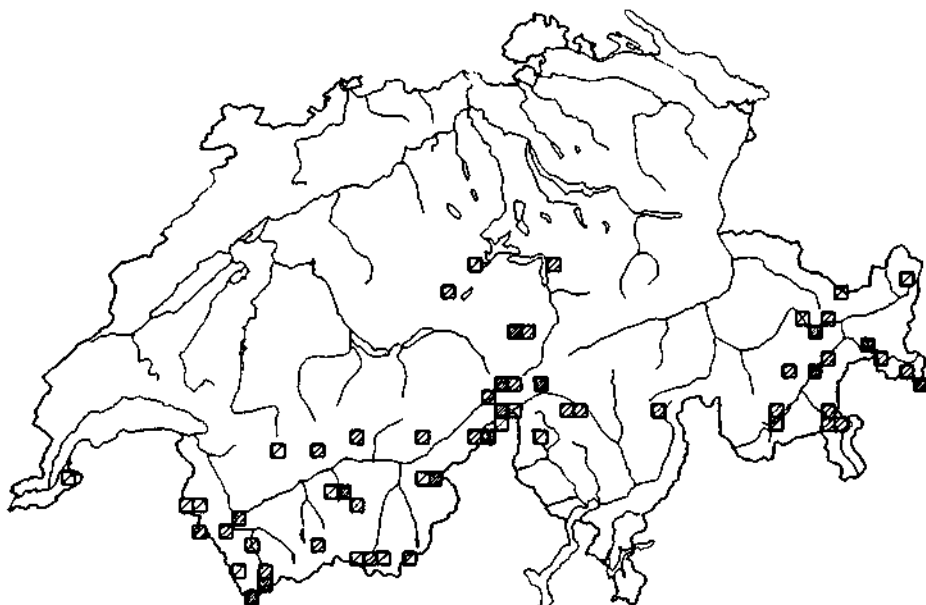
+



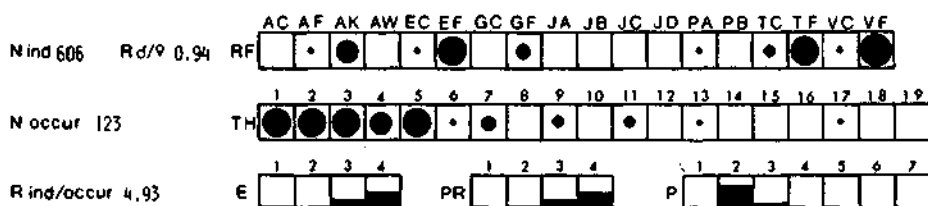
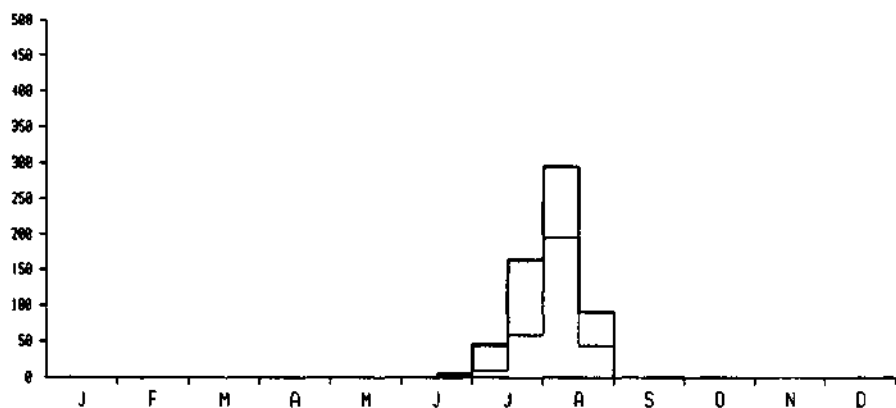
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																			
N ind	98	R d/9	4.76	RF																	
				1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																	
N occur	28	TH																			
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7											
R ind/occur	3.50	E				PR				P											

84. *Tipuia (Vestiplex) excisa* Schummei, 1833

+

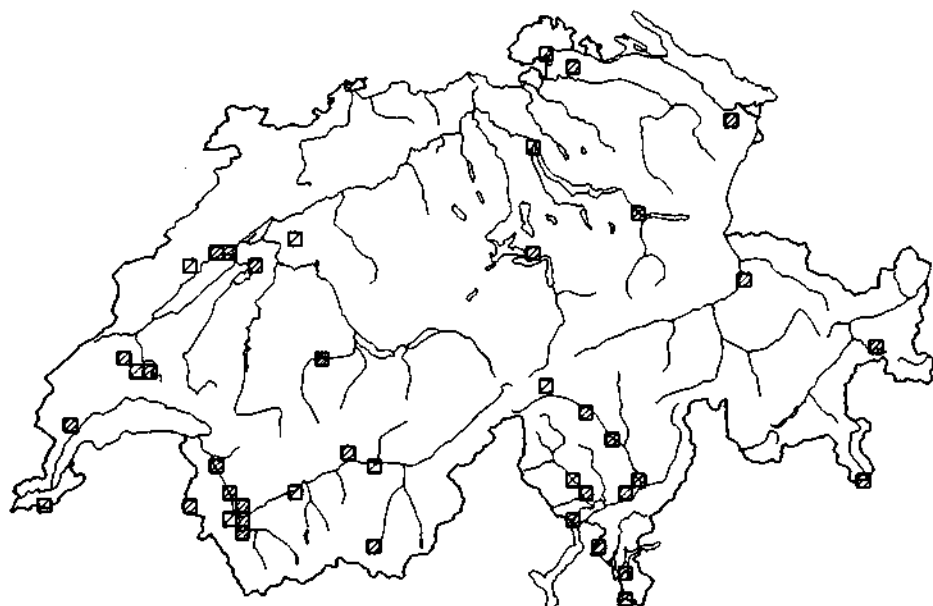


+

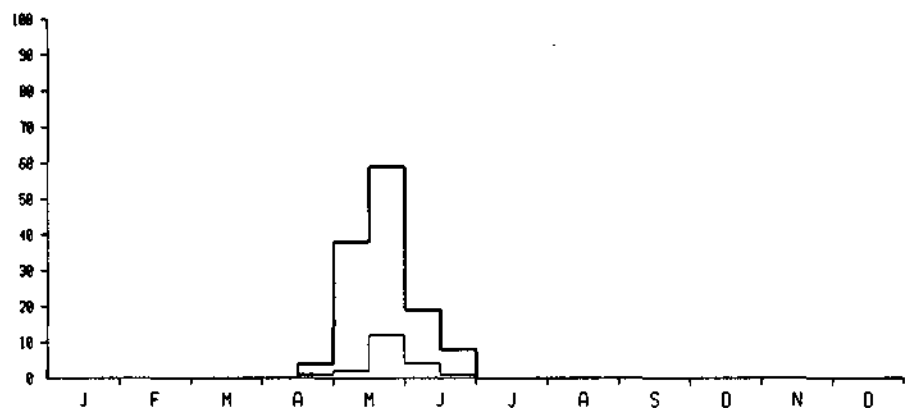


85. *Tipula (Vestiplex) hortorum* L., 1758

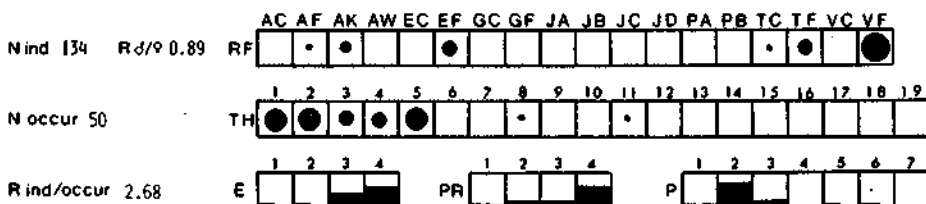
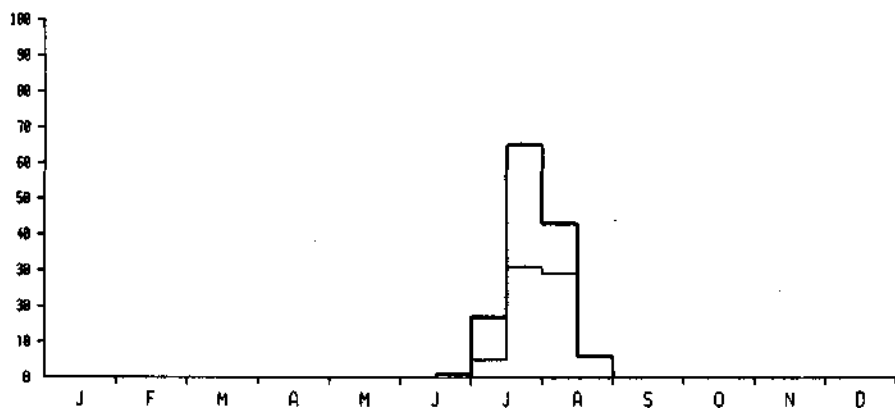
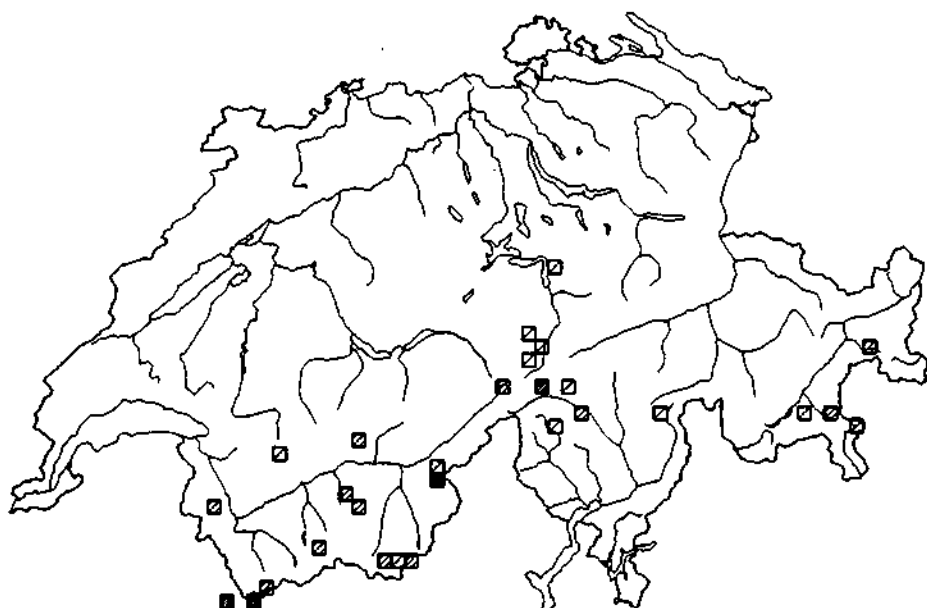
+



+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
N ind 142	Rd/p 4,46	RF	●	●		●		●	●			●	●	●	●	●	●	●	
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																	
N occur 70	TH			●		●	●	●		●	●	●	●	●	●	●	●	●	
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7									
A ind/occur 2,03	E	■	■	■	■	PR	■	■	■	■	P	■	■	■	■	■	■		

86. *Tipula* (*Vestiplex*) *montana* Curtis, 1834

N ind 134

R²/Q 0.89

RE

N occur 50

R ind/occur 2.68

AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF

[illegible]

<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>7</u>	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>10</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	<u>13</u>	<u>14</u>	<u>15</u>	<u>16</u>	<u>17</u>	<u>18</u>	<u>19</u>
----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------

TH																		
----	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

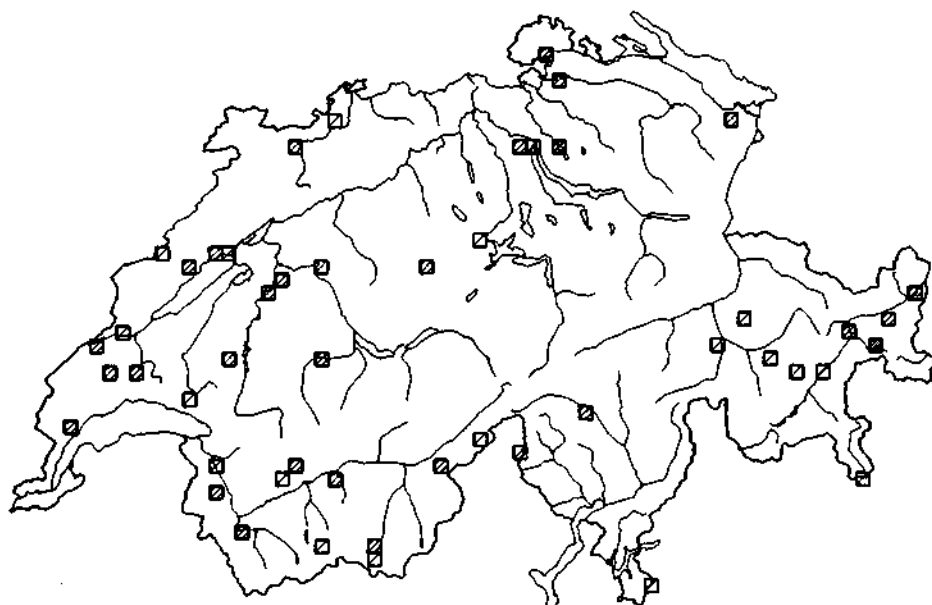
1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7						
---------	--	--	--	---------	--	--	--	---------------	--	--	--	--	--	--

1 2 3 4

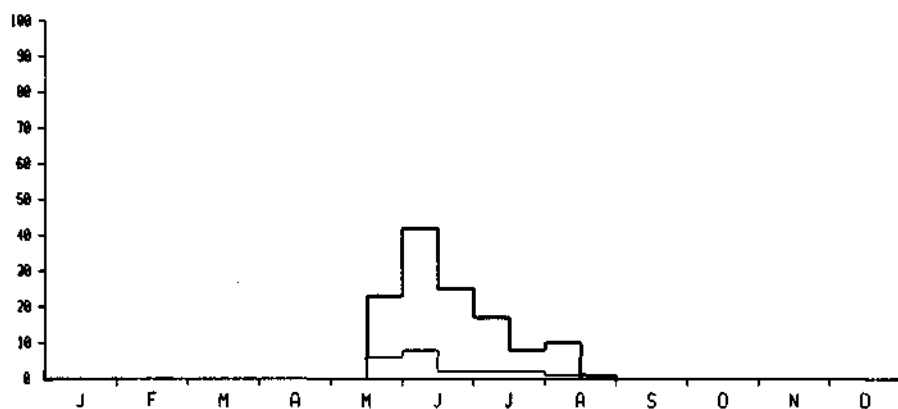
1 2 3 4 5 6 7

87. *Tipula (Vestiplex) nubeculosa* Melgen, 1804

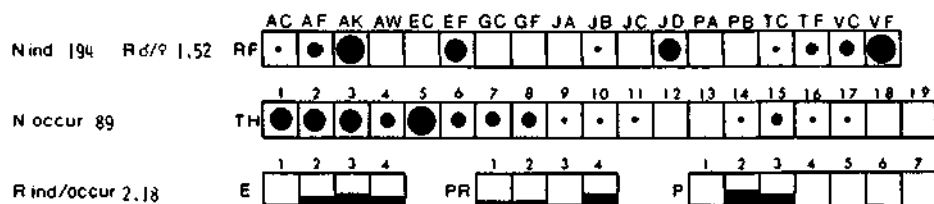
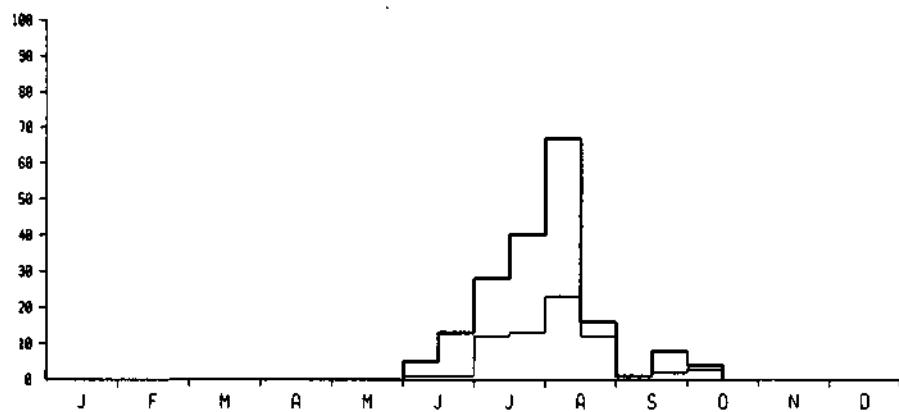
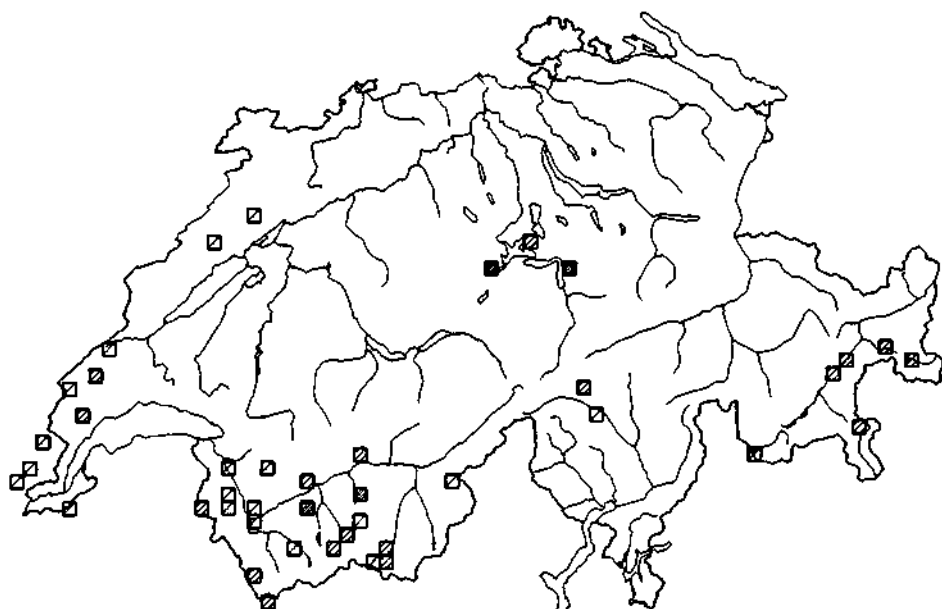
+



+

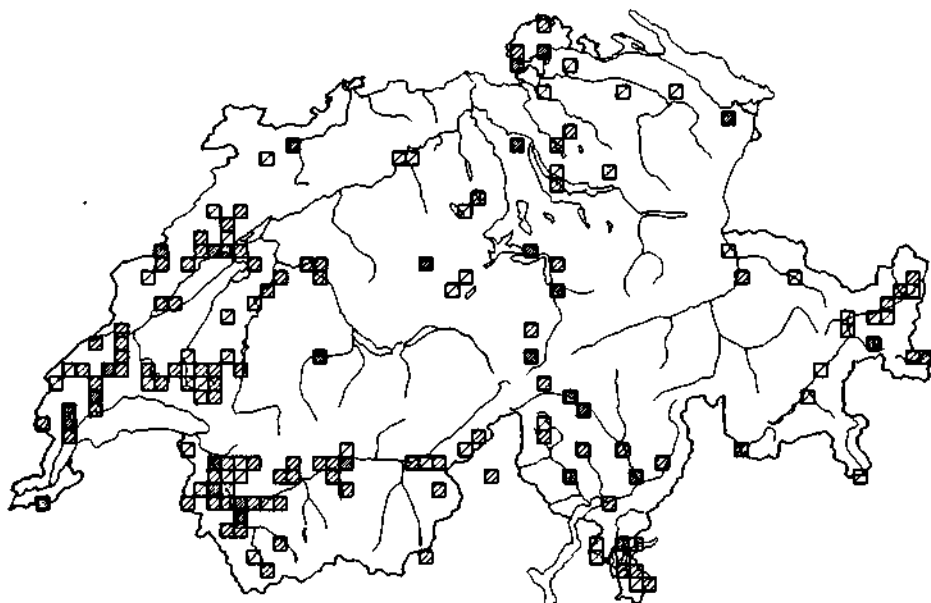


	AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																		
Nind 136	RF																		
	• •																		
N occur 71	TH																		
	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
Rind/occur 1.92	E				PR				P										
	1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
	■ ■ ■ ■				■ ■ ■ ■				■ ■ ■ ■ ■ ■ ■										

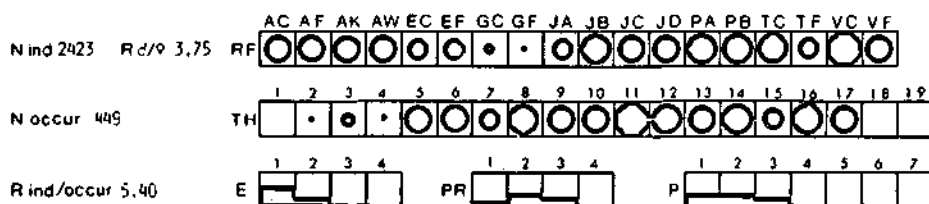
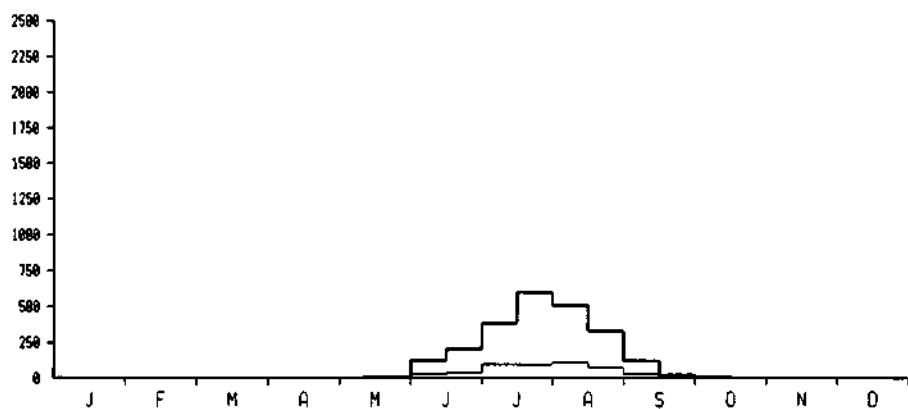
88. *Tlpula* (*Vestiplex*) *pallidicosta* Pierre, 1924

89. *Tipuia (Vestiplex) scripta* Meigen, 1830

+

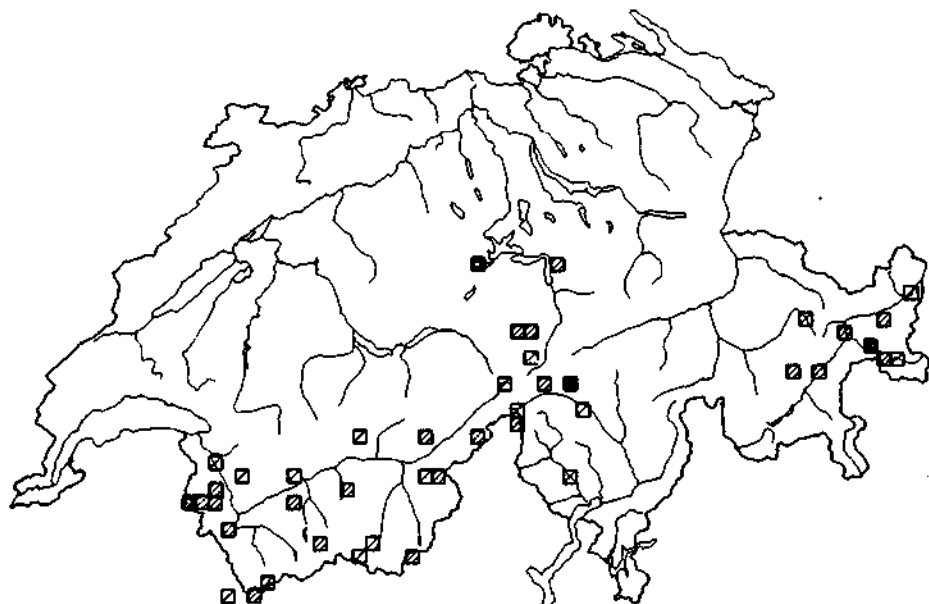


+

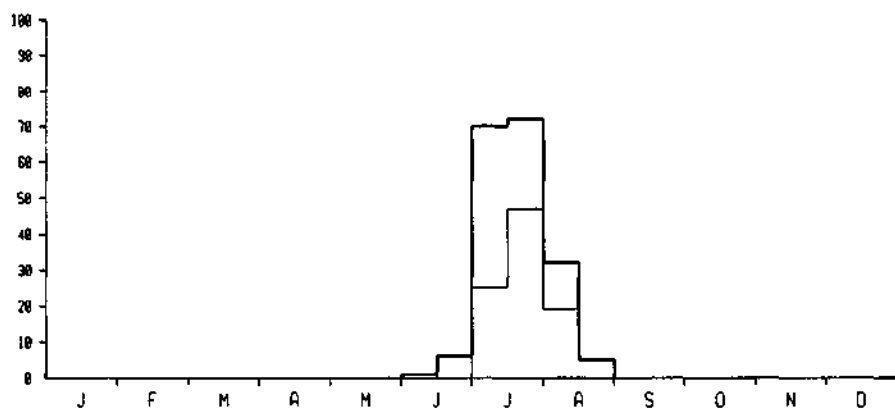


90. *Tipula* (*Vestiplex*) *strobiliana* Mannheims, 1966

+



+



Nind 188 Rd/g 0.90 RF

•	•	•			•	•		•									•	•	•	•
---	---	---	--	--	---	---	--	---	--	--	--	--	--	--	--	--	---	---	---	---

 N occur 76 TH

•	•	•	•	•	•	•	•	•									•	•		
---	---	---	---	---	---	---	---	---	--	--	--	--	--	--	--	--	---	---	--	--

 R ind/occur 2.47 E

		•	•
--	--	---	---

 PR

		•	•
--	--	---	---

 P

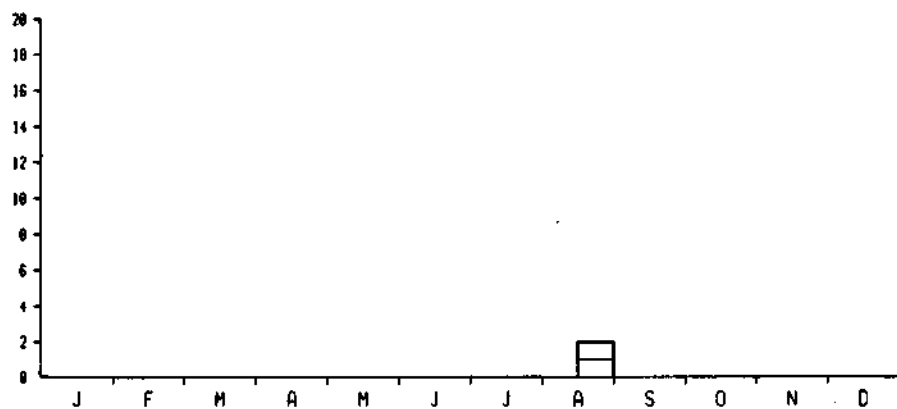
•	•	•	•				
---	---	---	---	--	--	--	--

91. *Tipula (Lunatipula) adusta* Savtshenko, 1954

+



+



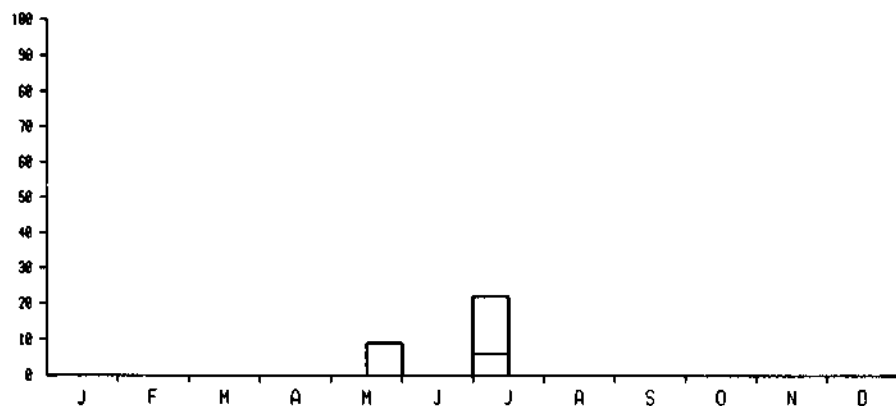
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					
Nind 2	Rd/9 1.00	RF																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					

92. *Tipula* (*Lunatipula*) *affinis* Schummei, 1833

+



+



Nind 31 Rd/9 4,17 RF

--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

 •

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

 N occur 3 TH

--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

 R ind/occur 10,33 E

1	2	3	4

 PR

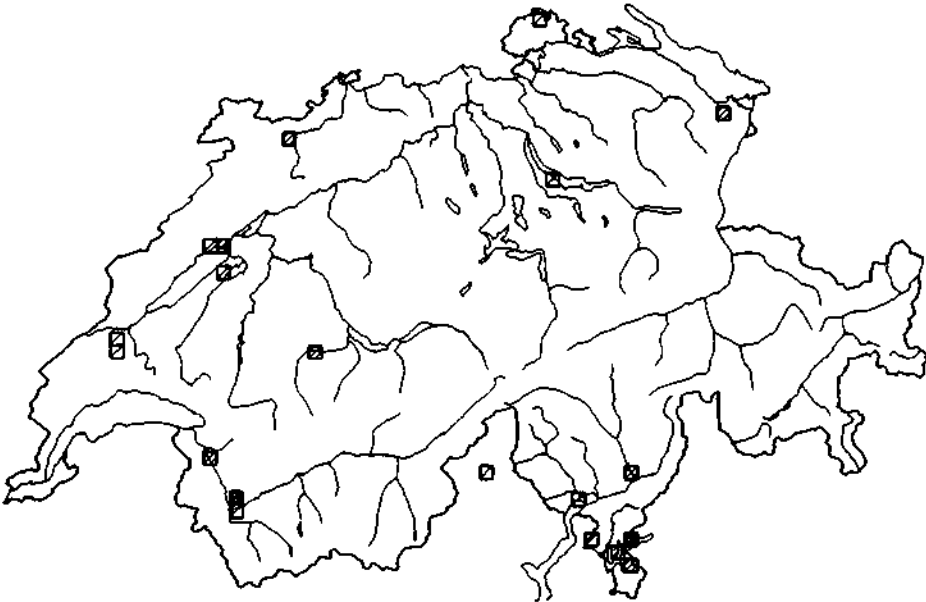
1	2	3	4

 P

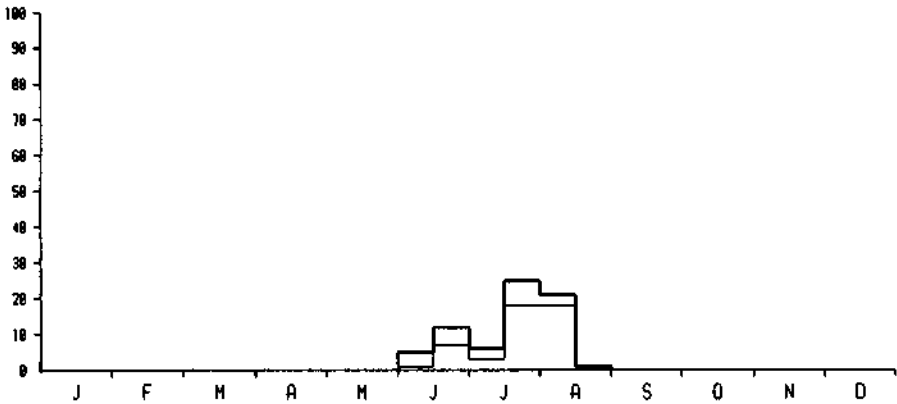
1	2	3	4	5	6	7

93. *Tipula* (*Lunatipula*) *alpina* Loew, 1873

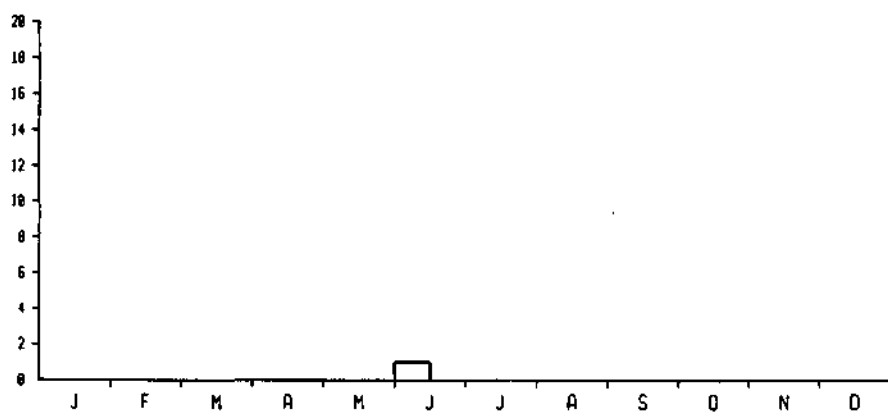
+



+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																		
N ind	72	Rd/9	0.44	RF	•	•							•	•	•		•	•	•	
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur	35	TH								•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur	2.06	E	•	•	•	•				PR	•	•	•	•			P	•	•	•

94. *Tipuia* (*Lunatipula*) *bezzii* Mannheims & Theowald, 1959

Nind I Rδ/R RF

N occur I TH

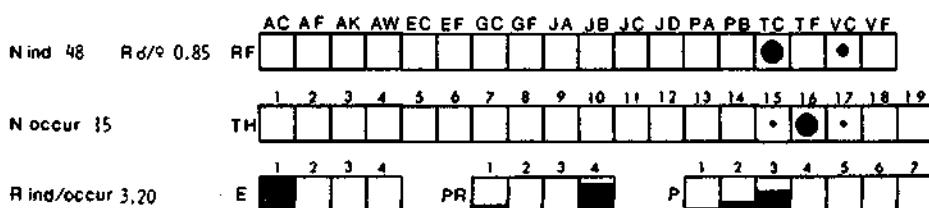
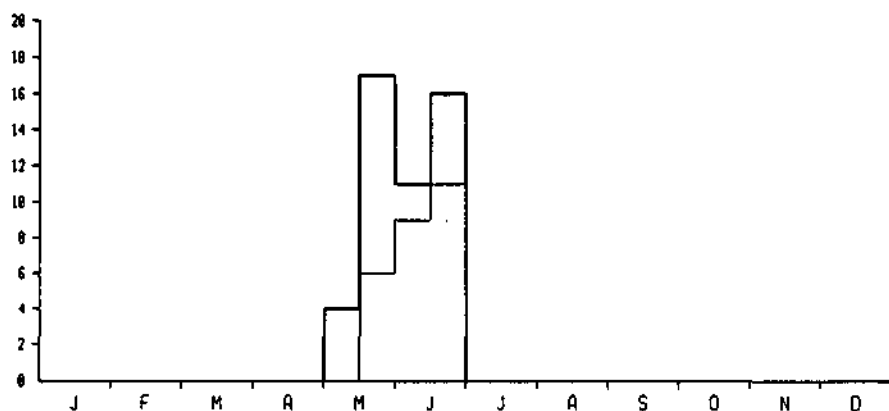
R ind/occur 1.00 E PR P

98. *Tipula (Lunatipula) falcata* Riedel, 1913

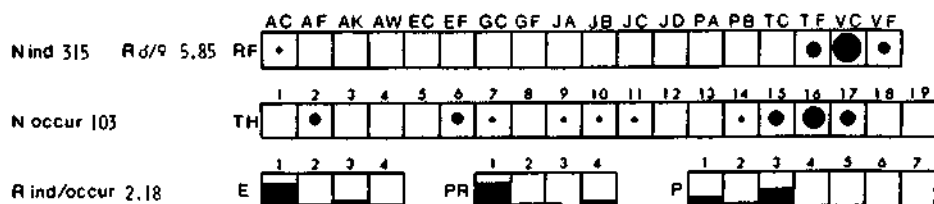
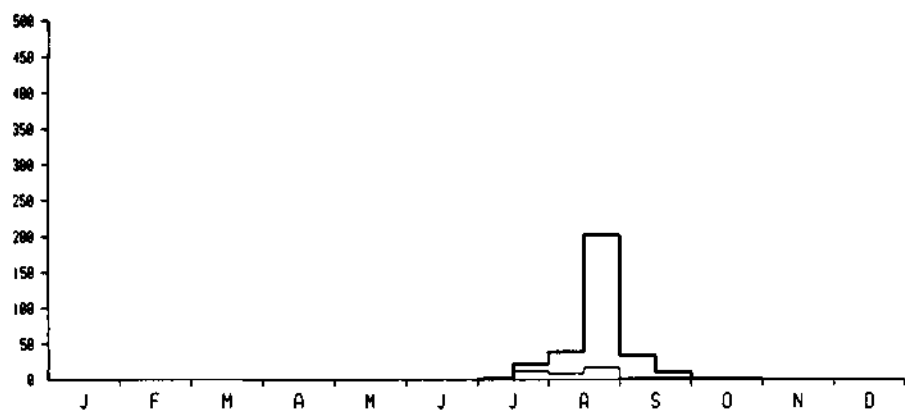
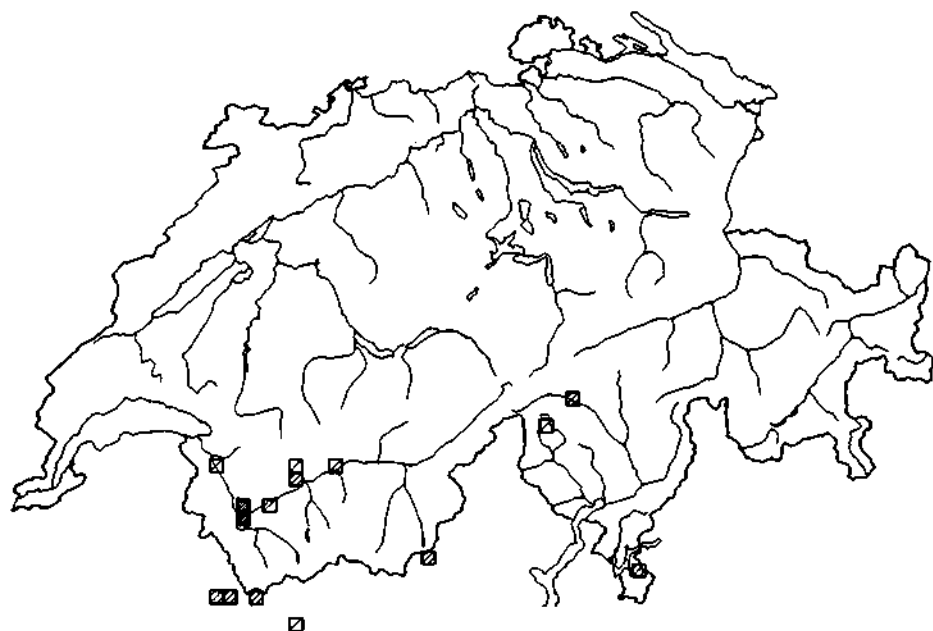
+



+



99. *Tipula* (*Lunatipula*) *fascingulata* Mannheims, 1966



Nind 315

A 6/9 5.85

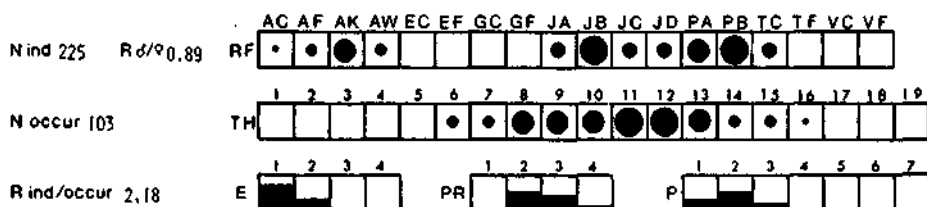
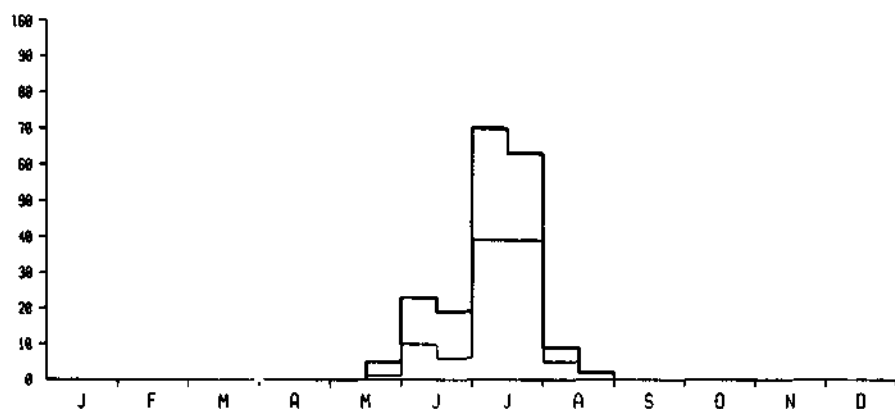
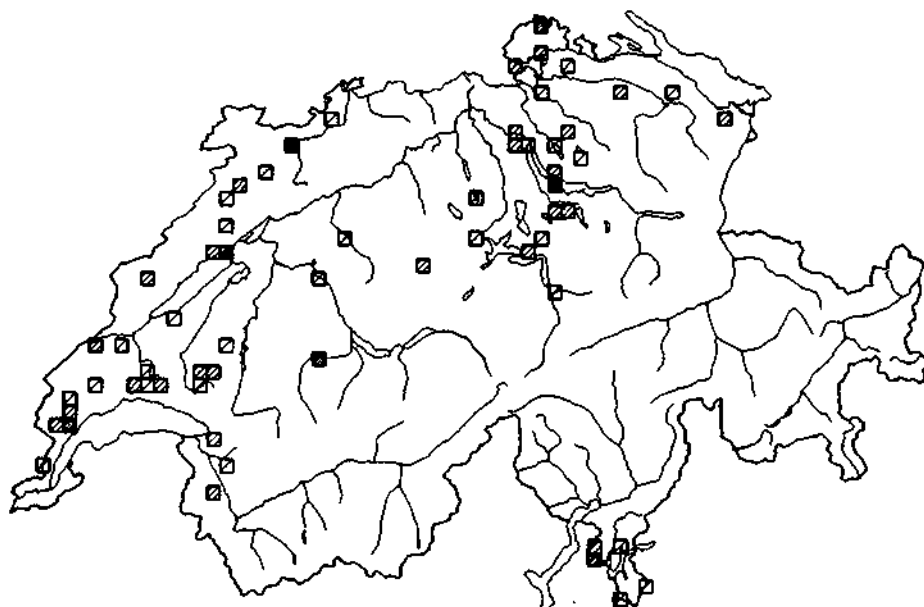
RF

N occur 103

A ind/occur 2.18

AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF

[illegible][illegible][illegible][illegible]

100. *Tipula* (*Lunatipula*) *fascipennis* Meigen, 1818

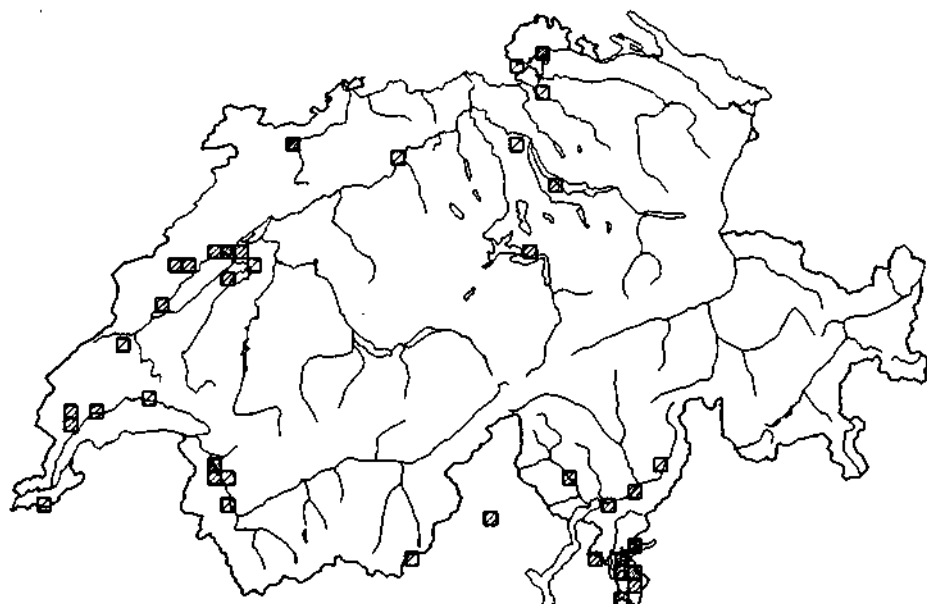
N ind 225 R d/q 0.89

N occur 103

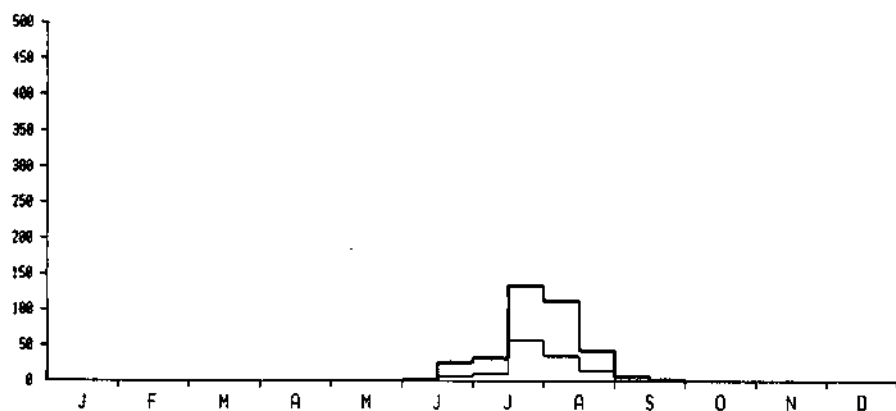
R ind/occur 2, 18

102. *Tipula (Lunatipula) helvola* Loew, 1873

+

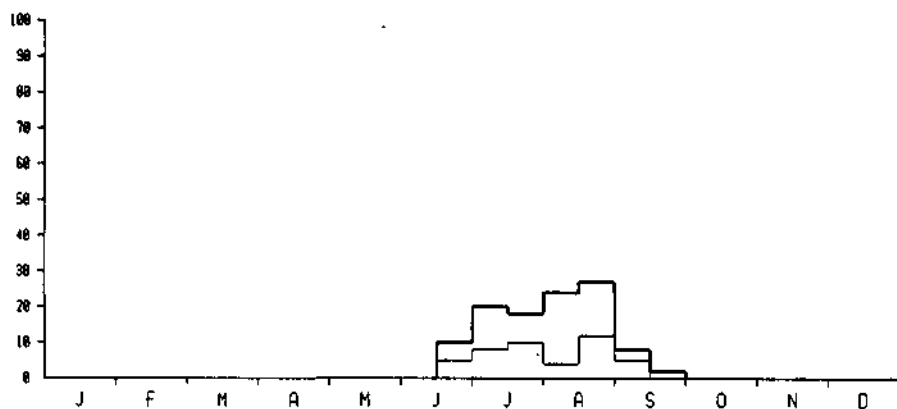
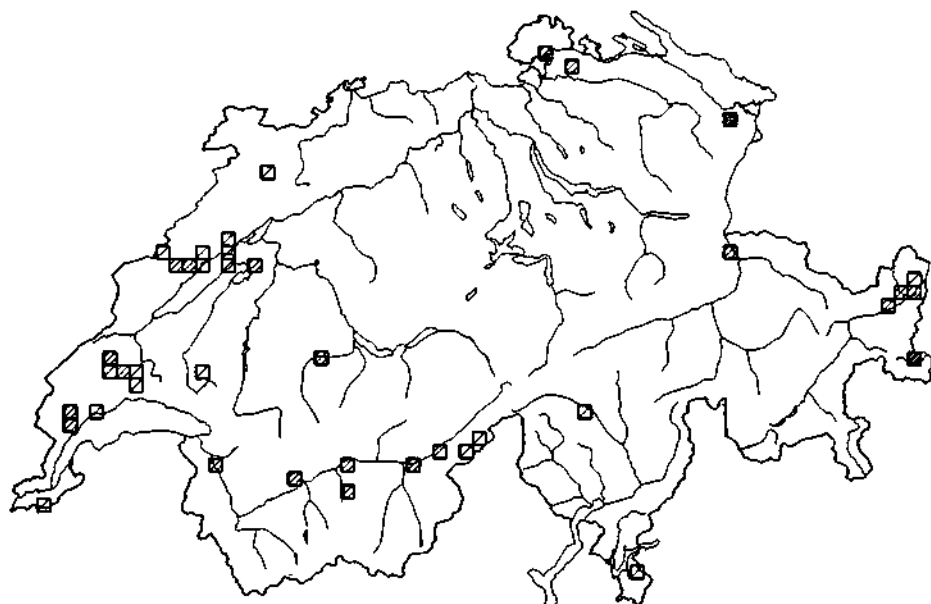


+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																							
N ind 360	R d/p 1.93	RF	●			•						●	●	•	●	•	●	•	•						
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19				
N occur 75		TH									•	•	●	●	•	●	•	●							
			1 2 3 4								1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur 4.74		E	■	■	■	■	PR				■	■	■	■	P				■	■	■	■	■	■	

103. *Tipula* (*Lunatipula*) *laetabilis* Zetterstedt, 1838



Nind 120 R d/g 1.45 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
	●	•			●	•	•		•	●	•	•	●	•	•		•	•

N occur 60 TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
						•	•	•	●	●	●	•	•	●		•			

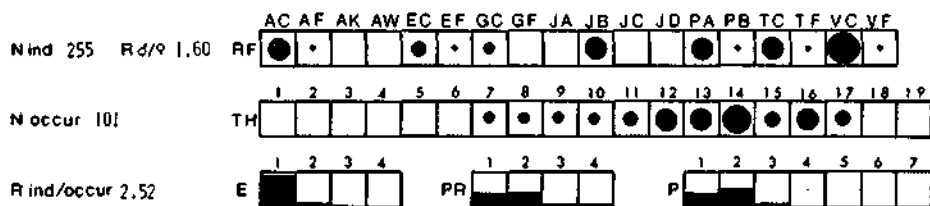
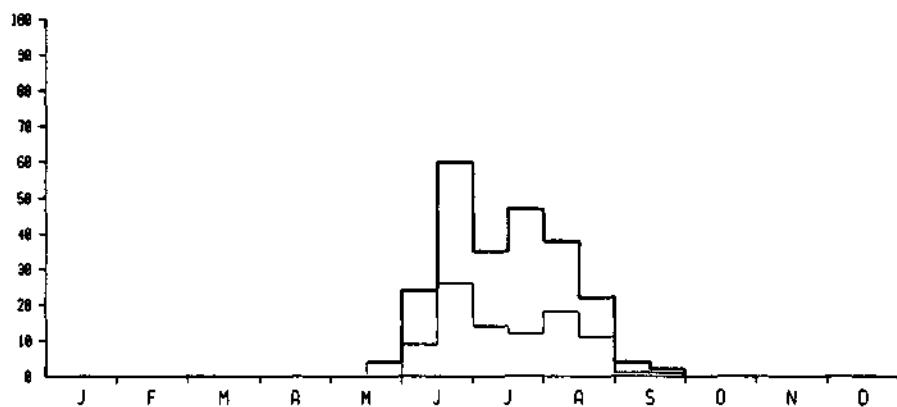
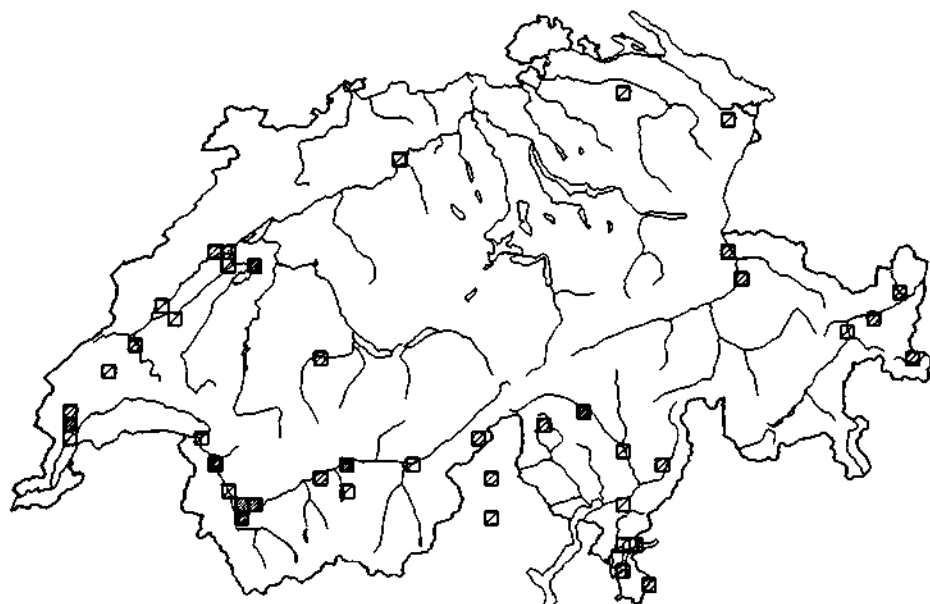
R ind/occur 2.00 E PR P

	1	2	3	4
E	■	■		

	1	2	3	4
PR	■	■	■	

	1	2	3	4	5	6	7
P	■	■					

105. *Tipula* (*Lunatipula*) *livida* Van der Wulp, 1858

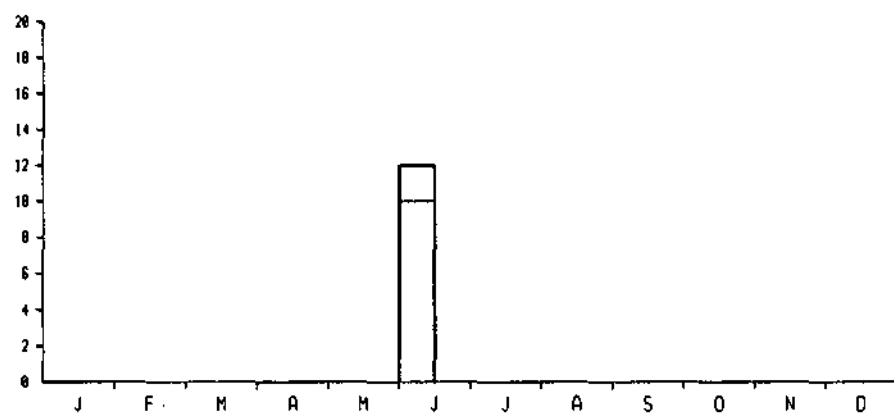


106. *Tipula (Lunatipula) longidens* Strobl, 1909

+



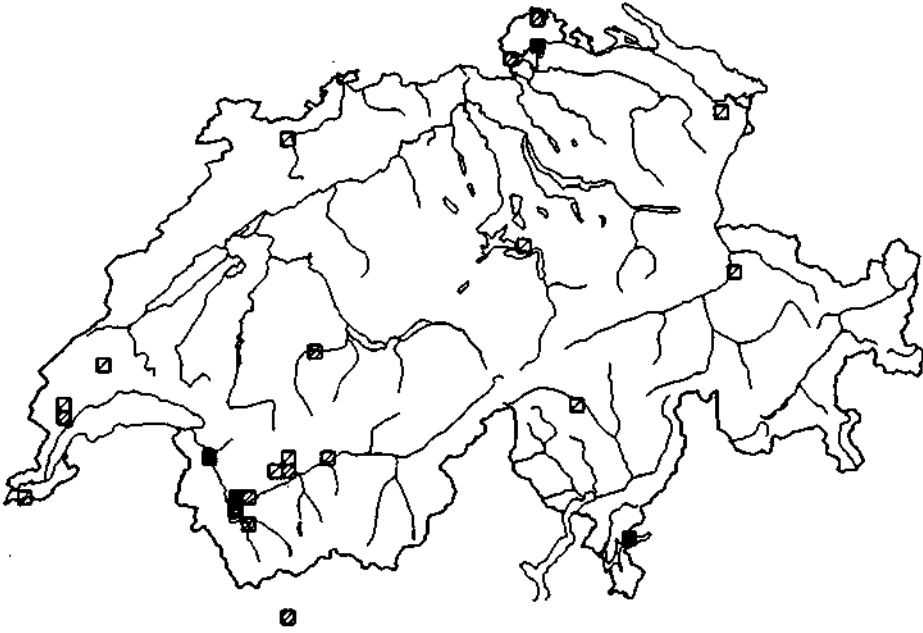
+



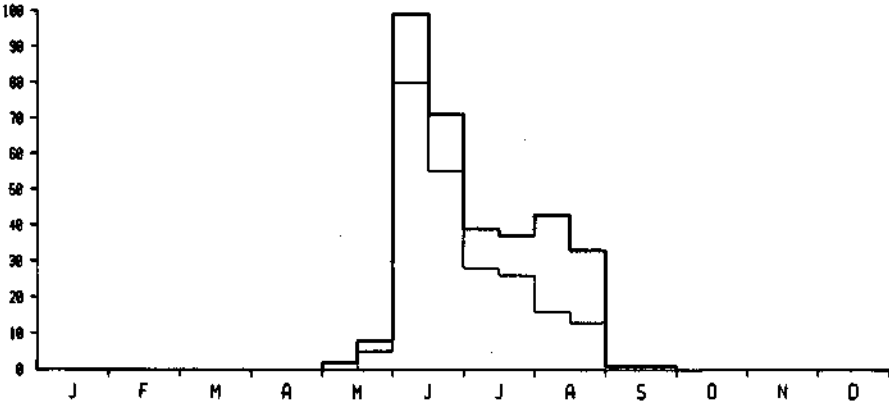
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
N ind 2	Rd/9 0.20	RF																	
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																	
N occur 6		TH																	
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7									
R ind/occur 2.00		E				PR				P									

108. *Tipula (Lunatipula) magnicauda* Strobl, 1894

+



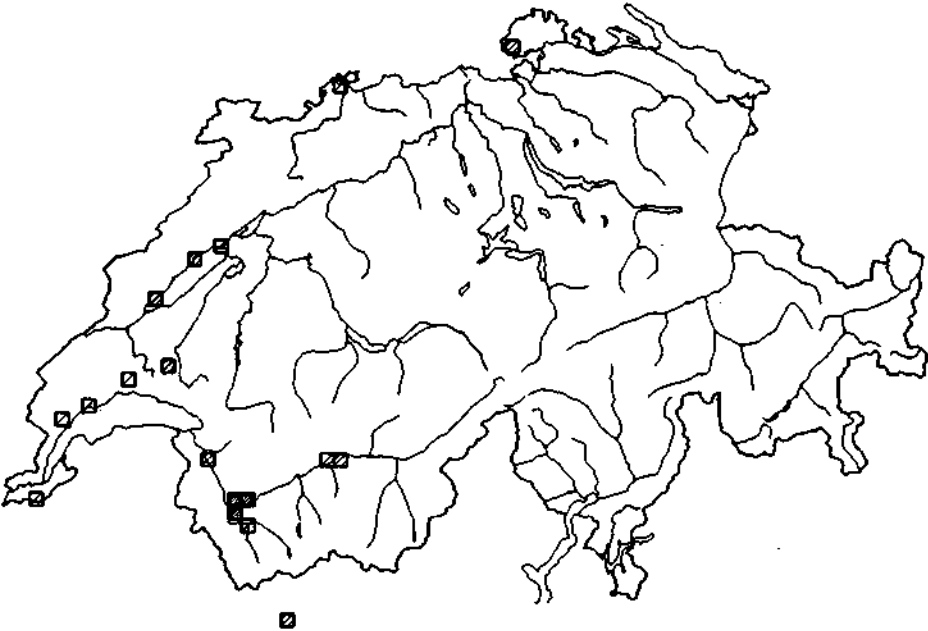
+



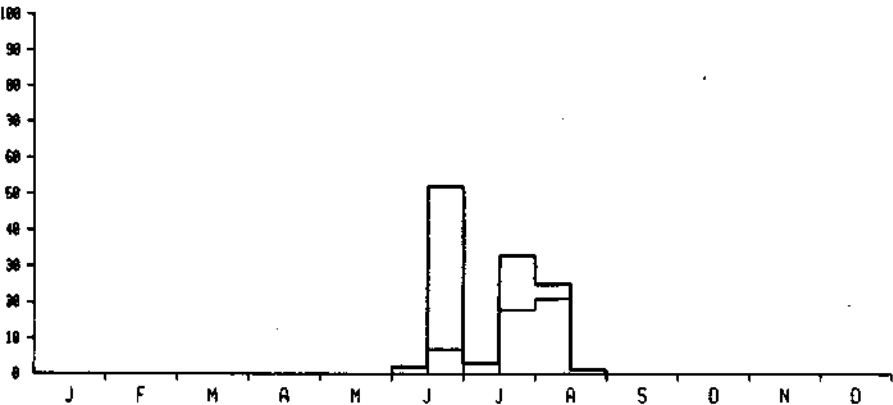
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
Nind 342	Rd/9 0.48	RF																	
		TH																	
		E				PR				P									

109. *Tlpula* (*Lunatlpula*) *pellostigma* Schumme1, 1833

+



+



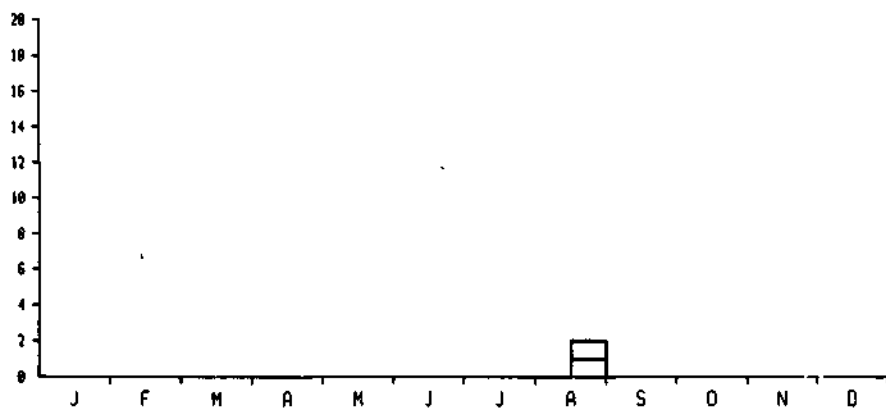
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																		
Nind 120	Rd/9 1.50	RF	●							●	●	●		●				●		
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur 33		TH								●	●	●	●	●	●	●	●			
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur 3.64		E	■	■	■	■				PR	■	■	■	■			P	■	■	

110. *Tipula (Lunatipula) pilicauda* Pierre, 1921

+



+



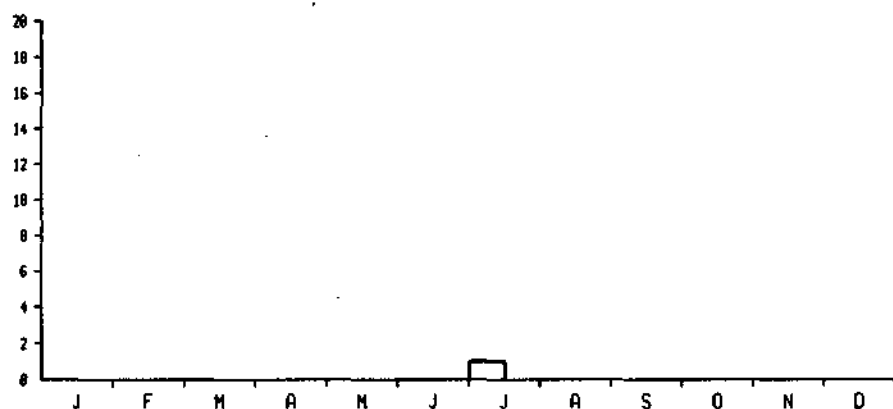
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					
N ind	2	R d/9 1.00	RF																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																				

112. *Tipuia (Lunatipuia) truncata* Loew, 1873

+



+



Nind 1 Rd/9

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
RF											*							

N occur 1

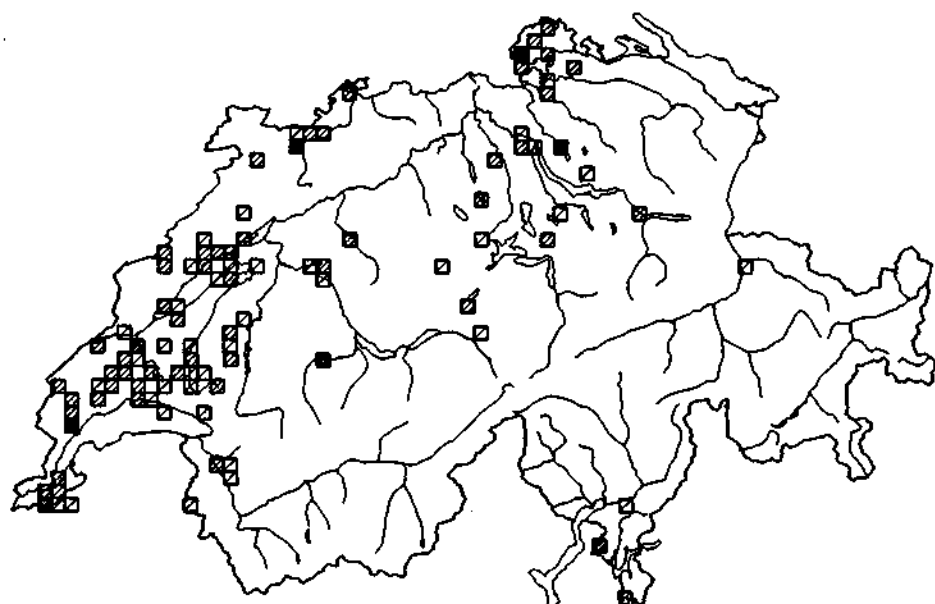
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
TH														*					

R ind/occur 1.00

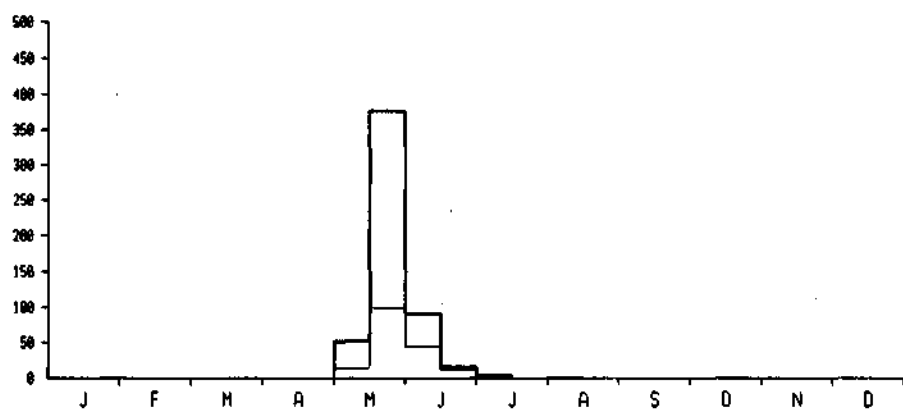
	1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	5	6	7
E						PR					P						

113. *Tipula (Lunatipula) vernalis* Melgen, 1804

+



+



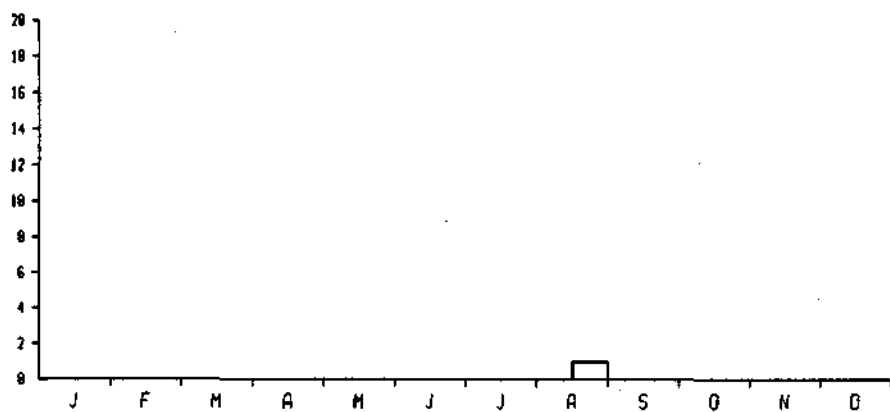
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																		
Nind 577	Rd/g 1.99	RF	●	•	•	•				•		●	●	●	●	●	●	•		
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur 144		TH			•			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur 4.01		E	■	■	■	■					PR	■	■	■	■					

114. *Tipula (Lunatipula) xyrophora* Theischinger, 1977a

+



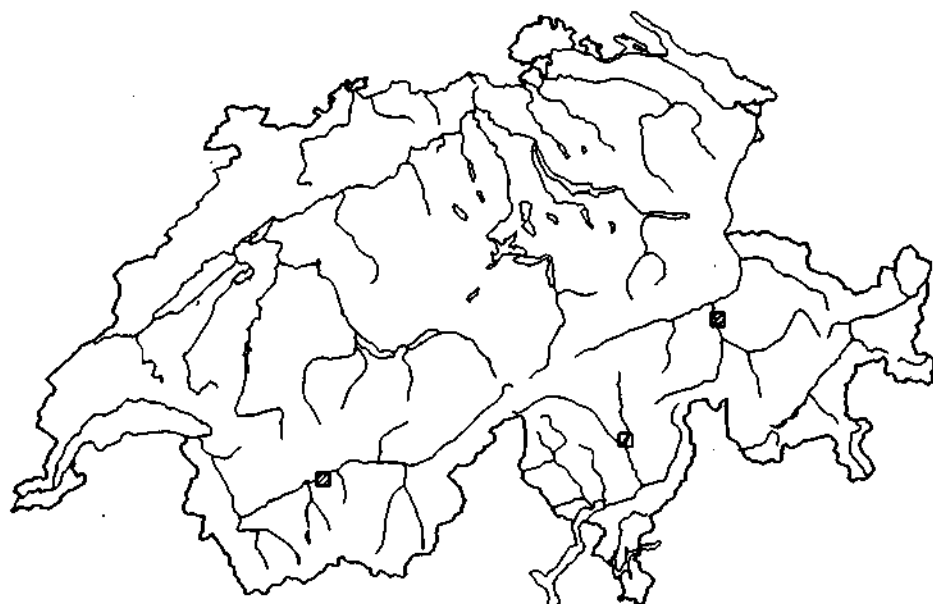
+



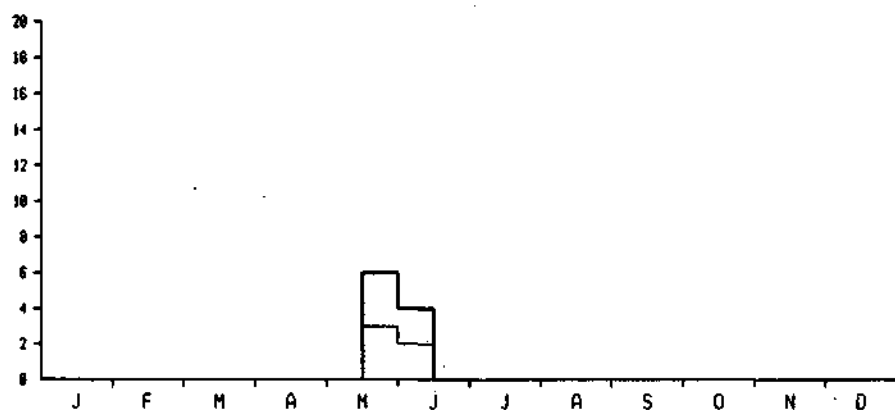
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																						
Nind)	Rd/R	RF																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																						</

115. *Tipula (Lindnerina) bistilata* Lundström, 1907

+



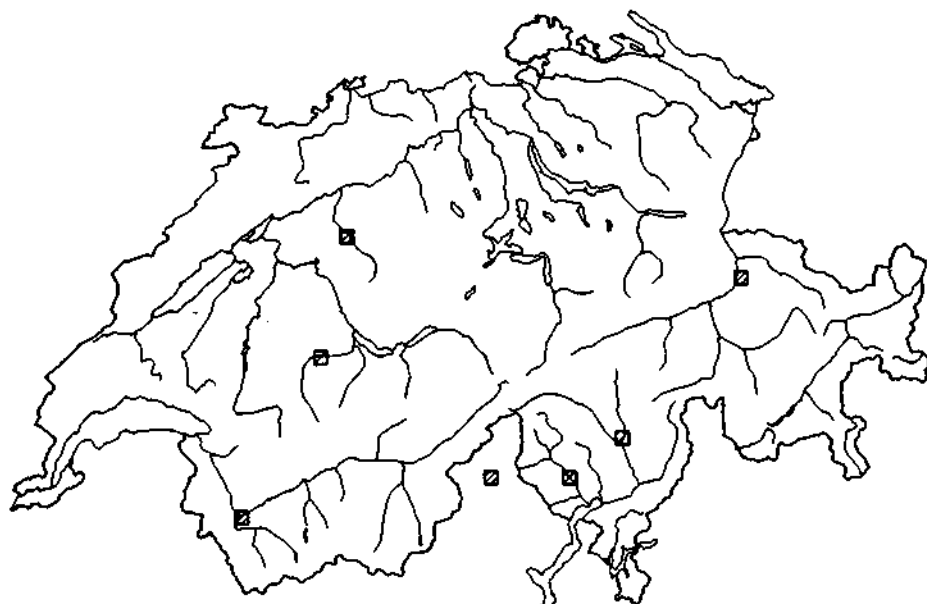
+



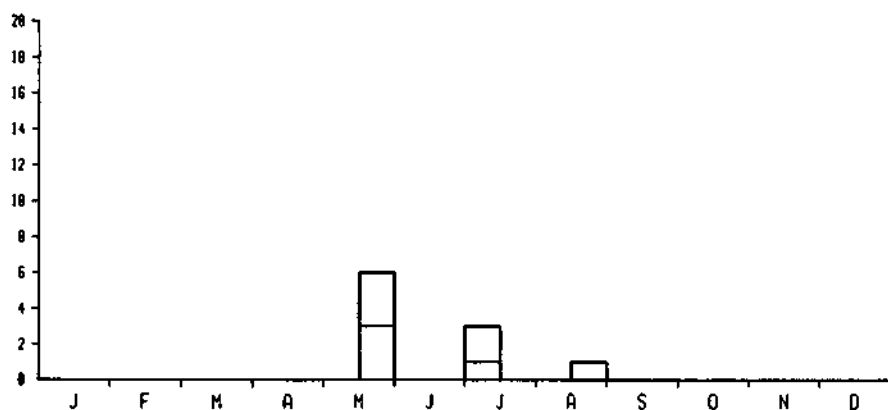
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TE VC VF																	
N ind 10	Rd/9 1.00	RF																	
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
N occur 3		TH																	
			1	2	3	4					1	2	3	4					
R ind/occur 3.33		E									PR								
			1	2	3	4						1	2	3	4	5	6	7	

116. *Tipula (Odonatisca) nodicornis* Meigen, 1818

+



+



Nind 12

Rd/9 1.48

RF

AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
	*					*							*	*		*	

N occur 9

TH

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
								*		*	*		*	*	*			

R ind/occur 1.33

E

1	2	3	4

PR

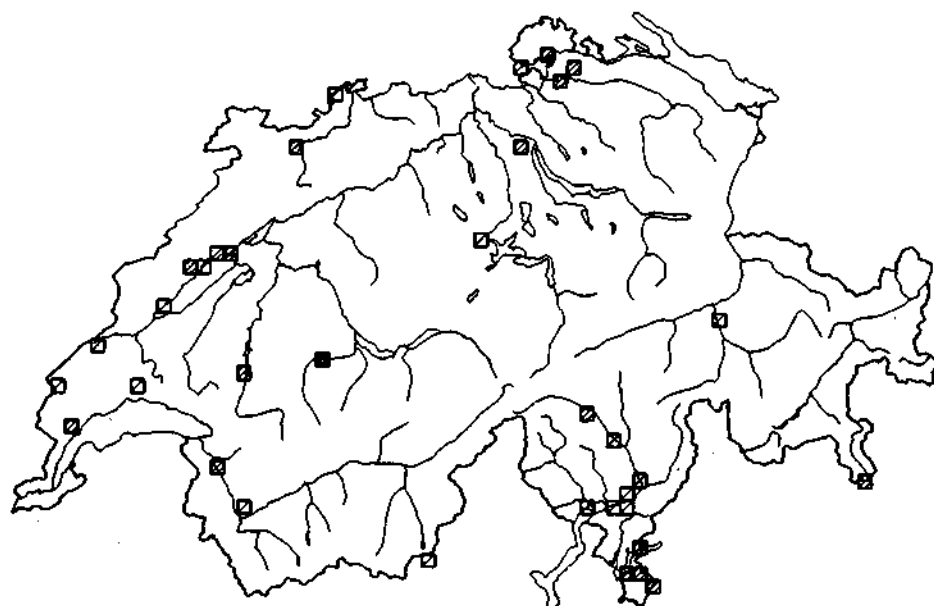
1	2	3	4

P

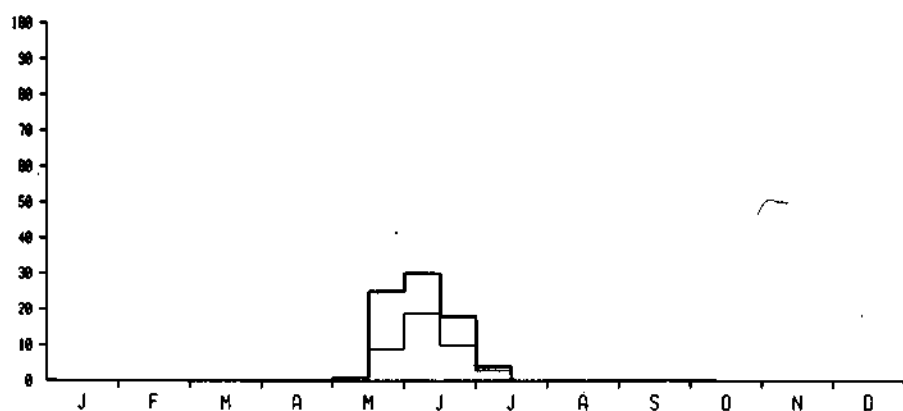
1	2	3	4	5	6	7

117. *Tipula (Oendrotipula) flavolineata* Melgen, 1804

+



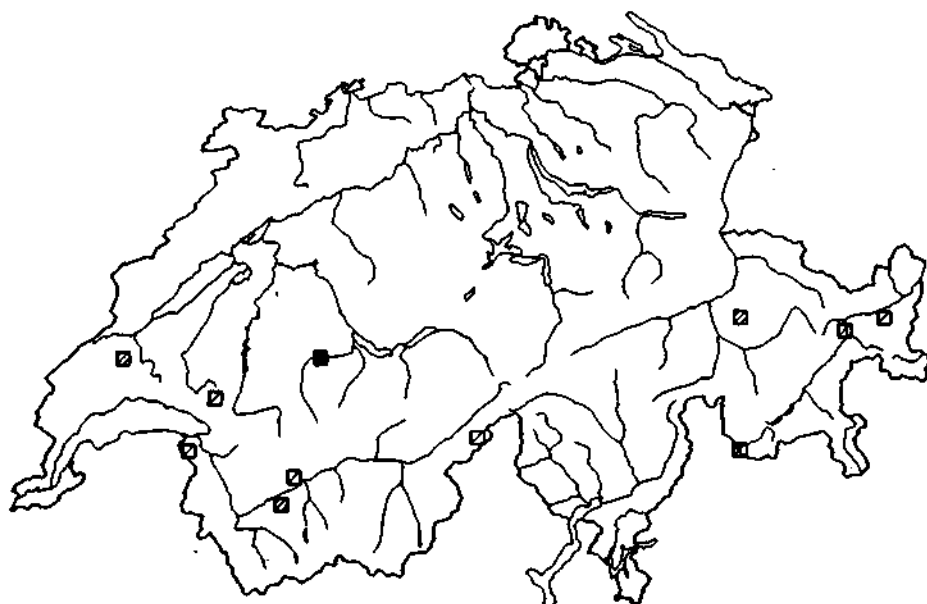
+



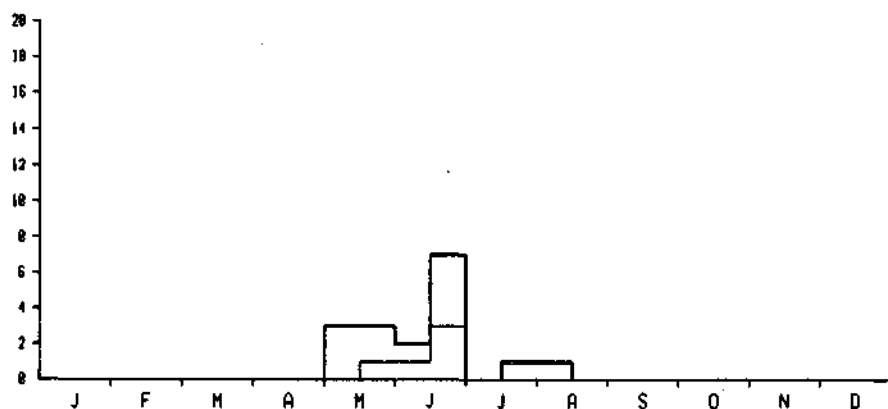
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
Nind 89	Rd/9 0.85	RF	•	•					•		•	•	•	•	•	•	•	•	•
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																	
N occur 54		TH						•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7									
R ind/occur 1.65		E	■	■	■	■	PR	■	■	■	■	P	■	■	■	■	■	■	■

118. *Tipula (Emodotipula) saginata* Bergroth, 1891

+



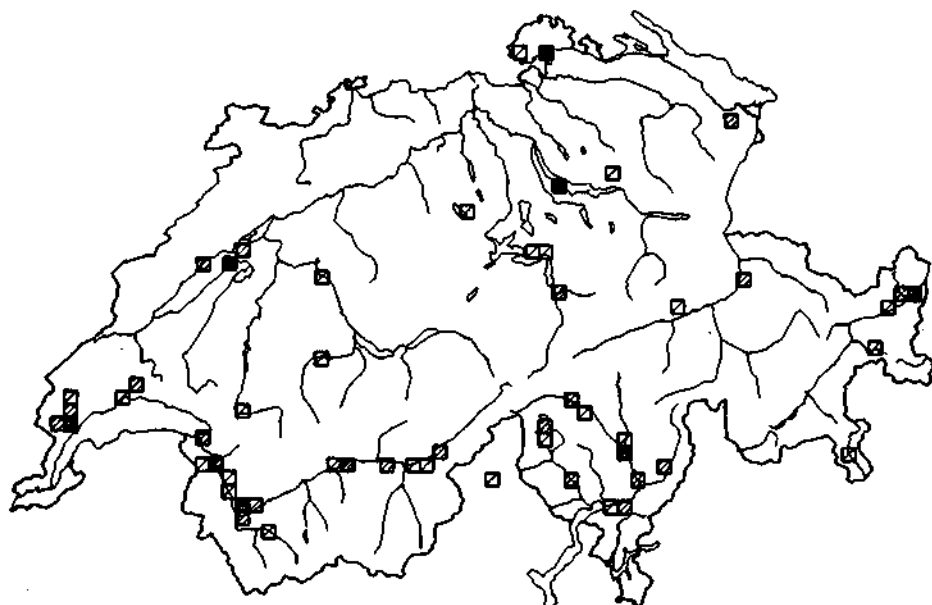
+



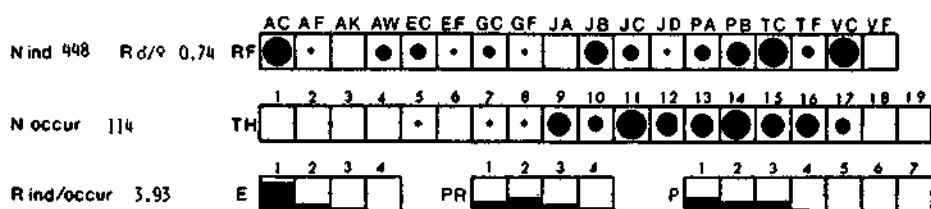
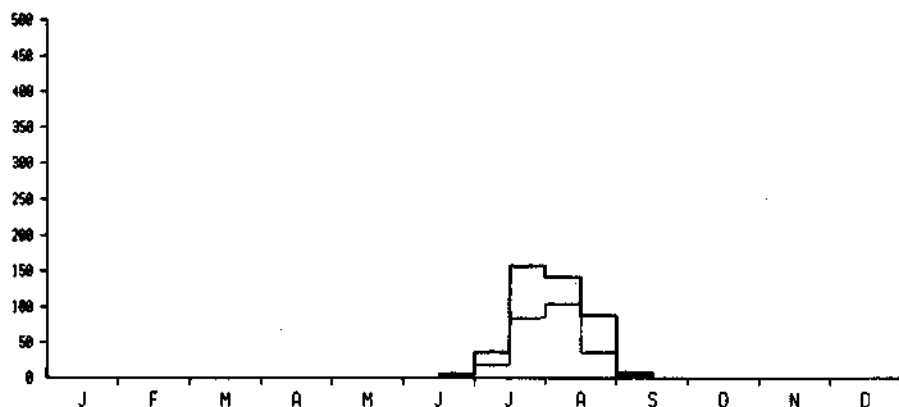
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																					
Nind	35	Rd/v	0.67	RF		•					•					•			•	•	•		
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																					
N occur	12	TH					•	•	•	•				•		•							
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7													
Rind/occur	2.92	E								PR							P						

119. *Nephrotoma aculeata* (Loew, 1871)

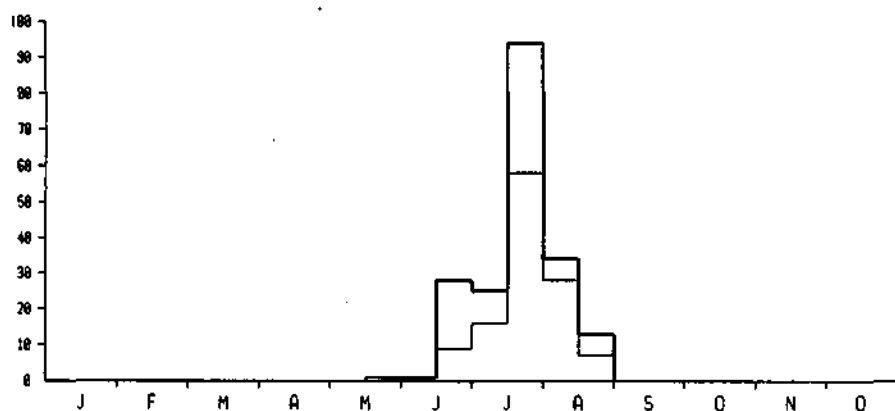
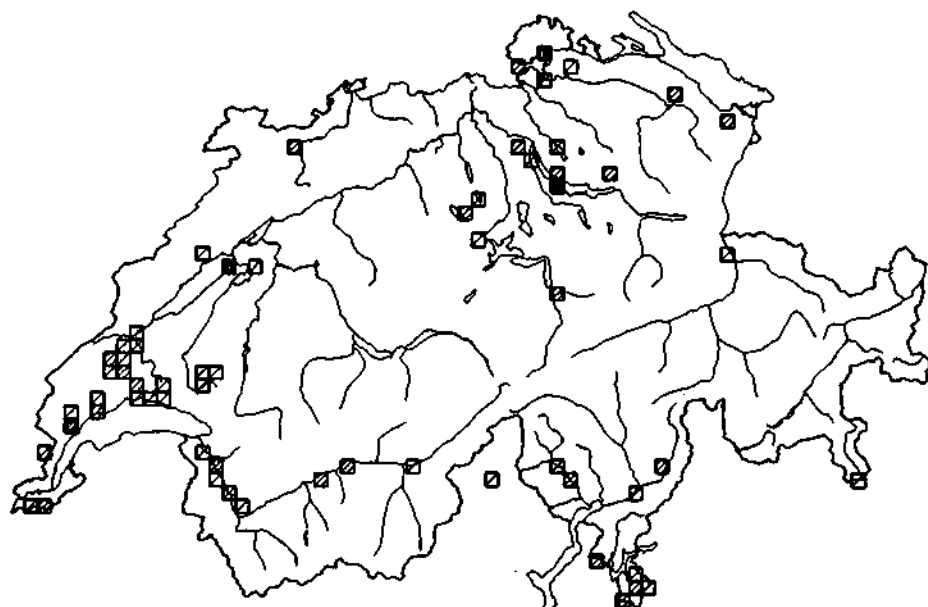
+



+



120. *Nephrotoma analls* (Schummel, 1833)



Nind 203 R d/9 0.61 RF

AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
●			●		●			●	●	●	●	●	●	●	●	●	

 N occur 104 TH

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
							●	●	●	●	●	●	●	●	●			

 R ind/occur 1.95

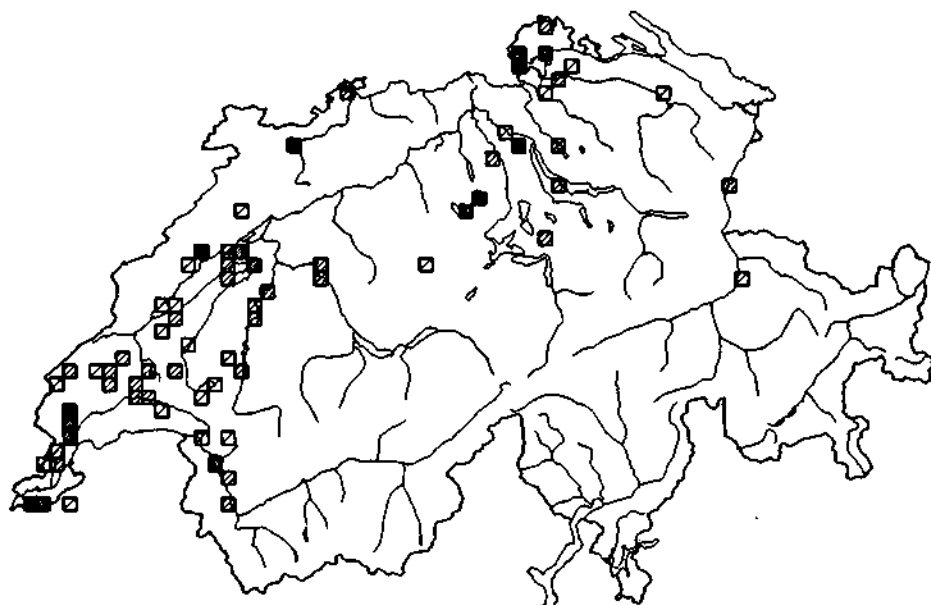
1	2	3	4
●	●		

1	2	3	4
●	●	●	

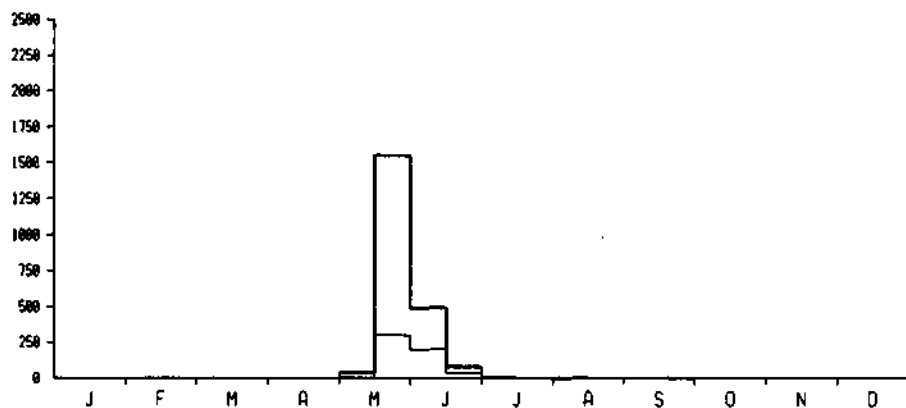
1	2	3	4	5	6	7
●	●	●	●			

121. *Nephrotoma a. appendiculata* (Pierre, 1919)

+



+



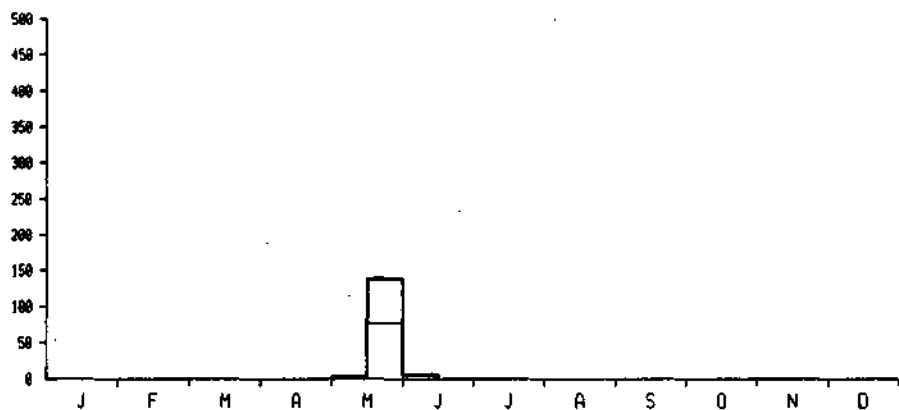
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																				
N ind	2230	R d/9	2.77	RF	●	•	•	•				•		●	●	●	●	●	●	•		
				1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur	154	TH				•		•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•			
				1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur	14.48	E		■	■	■	■					PR	■	■	■	■						
												P										

122. *Nephrotoma a. pertenua* Oosterbroek, 1978

+



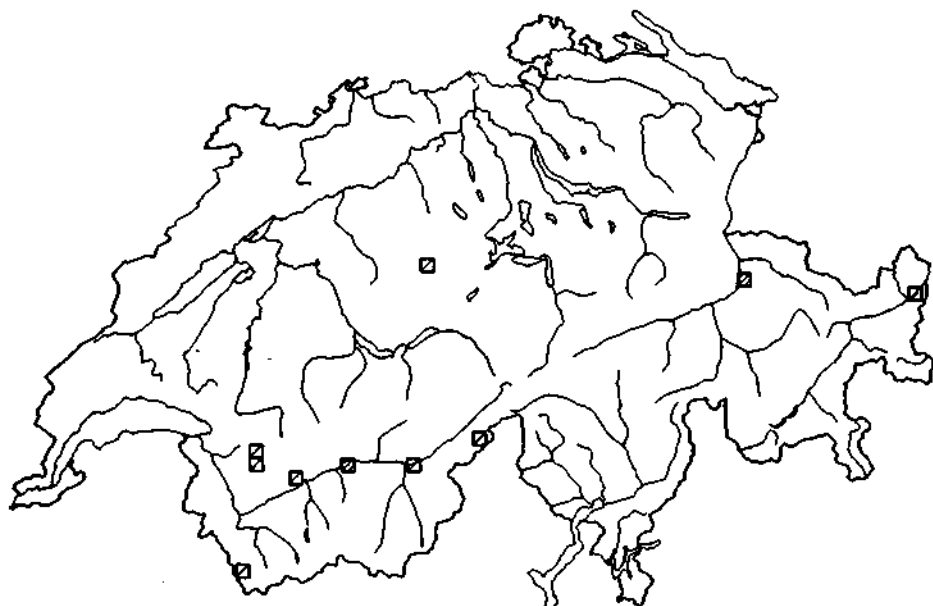
+



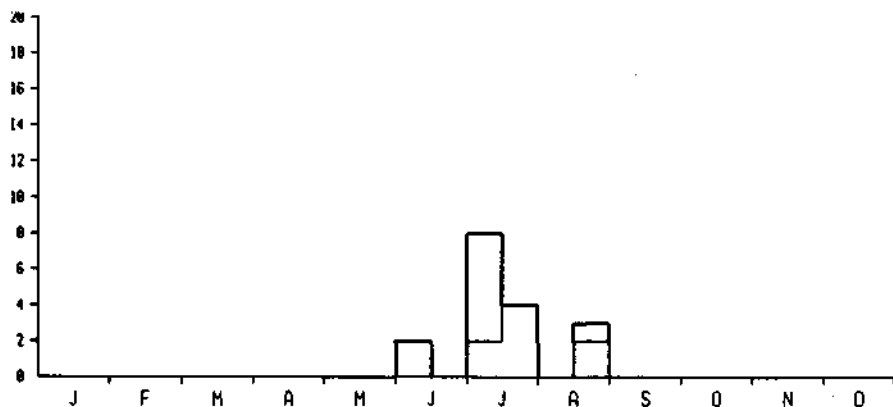
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
Nind [48	Rd/9 0.83	RF																	
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
N occur 21		TH																	
			1	2	3	4					1	2	3	4				1	2
R ind/occur 7.05		E									PR								P

123. *Nephrotoma austriaca* (Mannheims & Theowald, 1959)

+



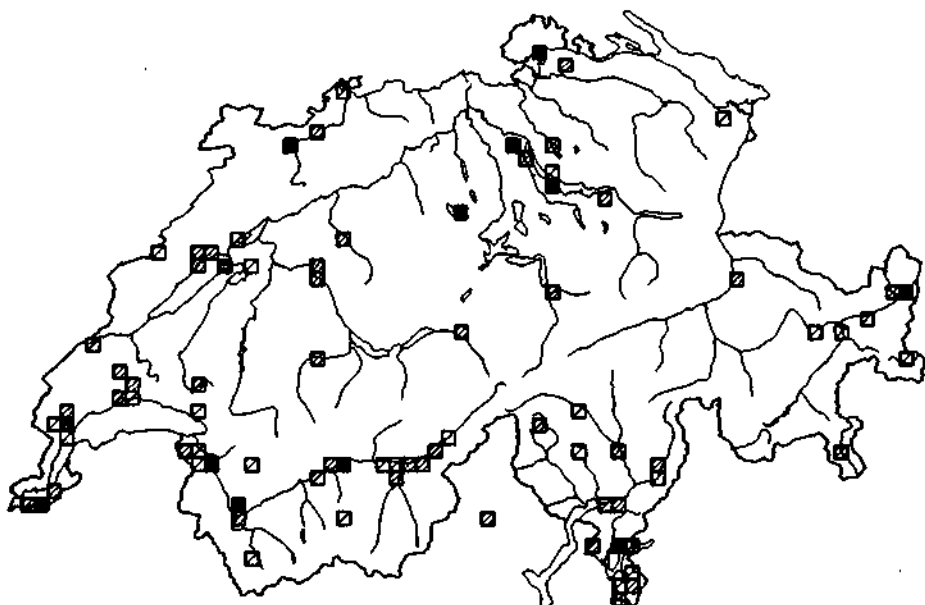
+



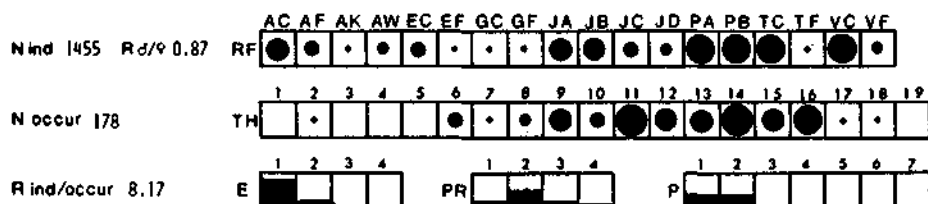
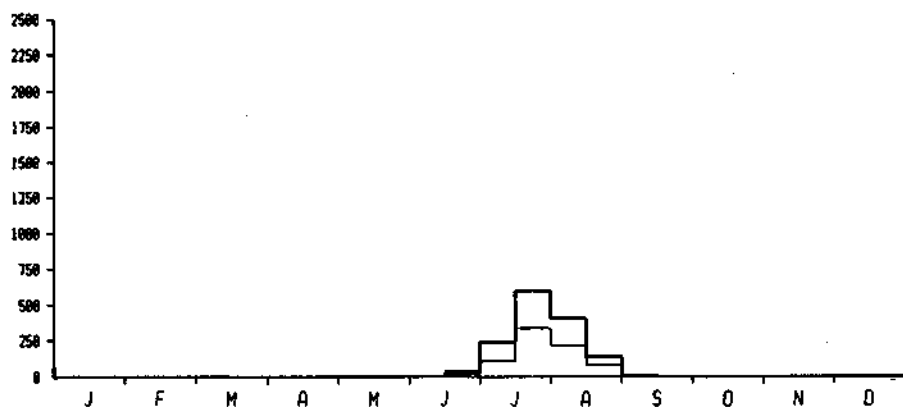
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
Nind 17	Rd/9 0.70	RF		•	•		•		•									•	•
			1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																
N occur 12		TH			•			•	•	•		•	•		•	•			
			1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7								
R ind/occur 1.42		E					PR					P							

124. *Nephrotoma cornicina* (L., 1758)

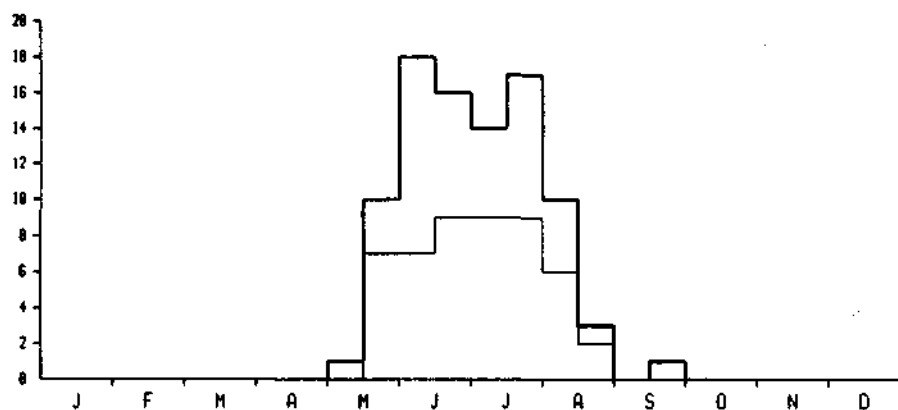
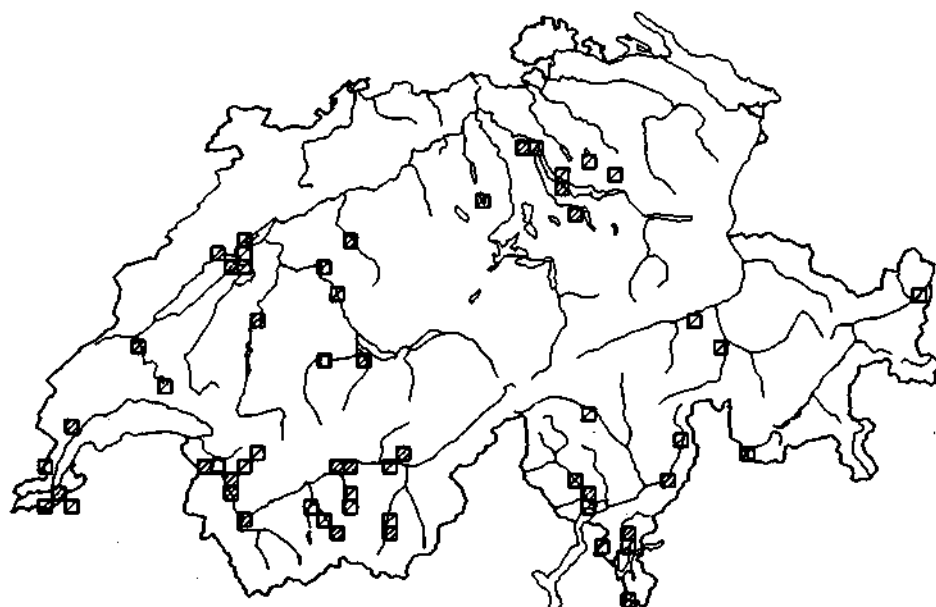
+



+



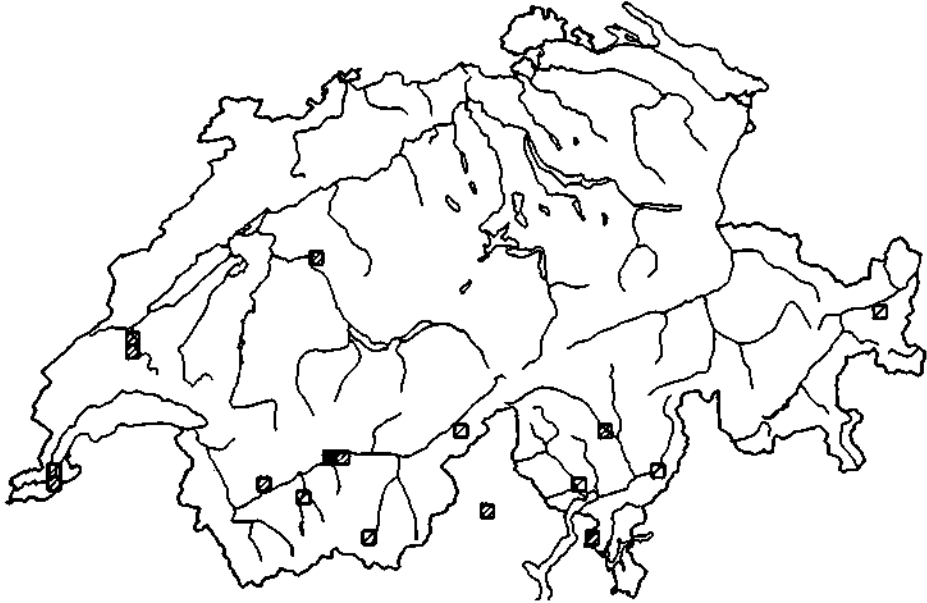
125. *Nephrotoma crocata* (L., 1758)



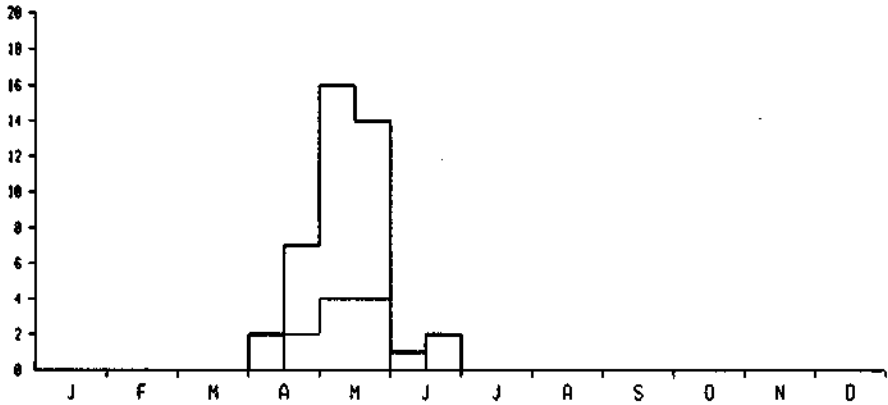
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																		
Nind	126	Rd/9	0.59	RF	○	●	•		•			•		•	○	○	○	•	○	○
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur	83	TH							•	•	○	•	○	○	○	○	○	•	•	
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur	1.52	E								PR							P			

126. *Nephrotoma croceiventris lindneri* (Mannheims, 1951)

+

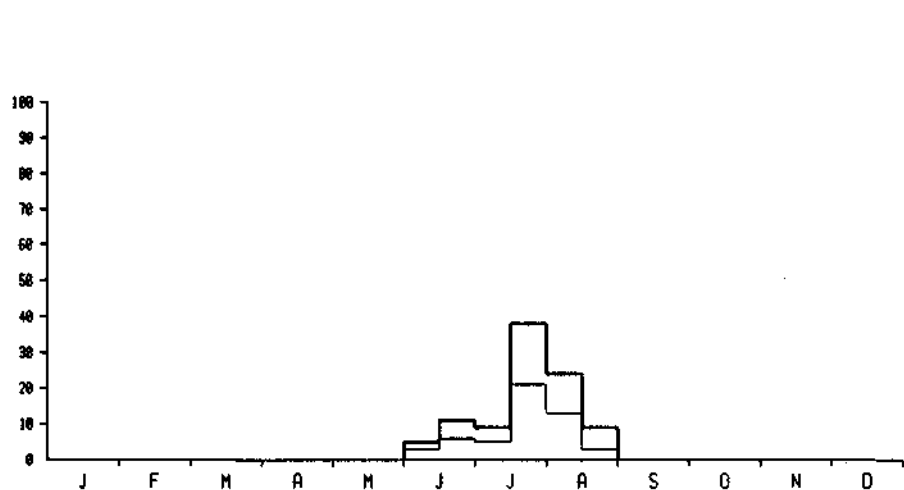
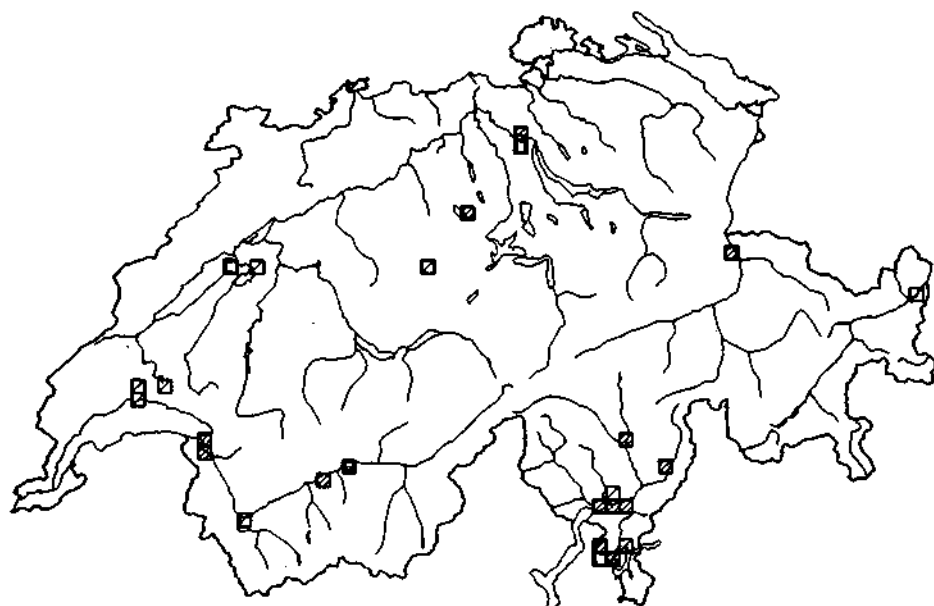


+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																		
N ind 45	Rd/o 2.2]	RF																		
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
N occur 28		TH																		
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7										
R ind/occur 1.6]		E								PR							P			

+



Nind 130 R d/g | 17 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
	•		•		•		•						•	•	•		•	

N occur 4| TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
								•	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•

R ind/occur 3, 17 E PR P

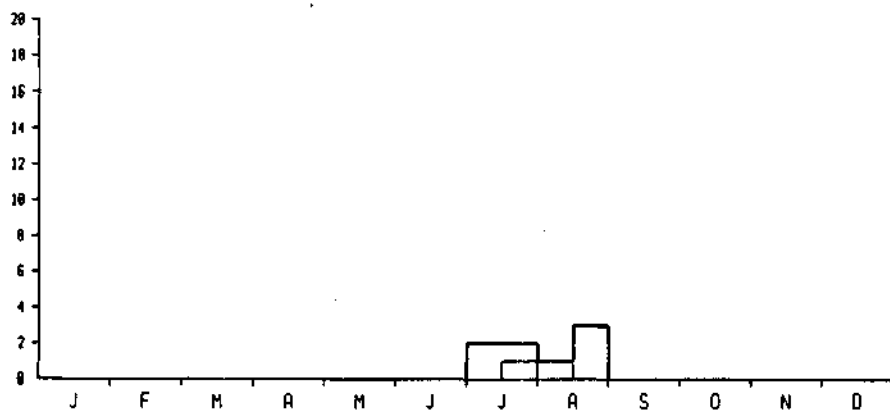
	1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	5	6	7
E	•	•				PR					P	•	•				

128. *Nephrotoma euchroma* (Mik, 1874)

+

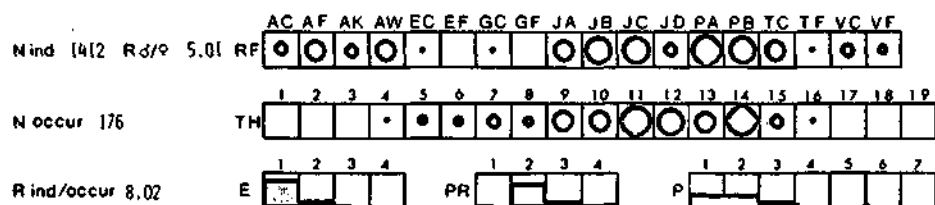
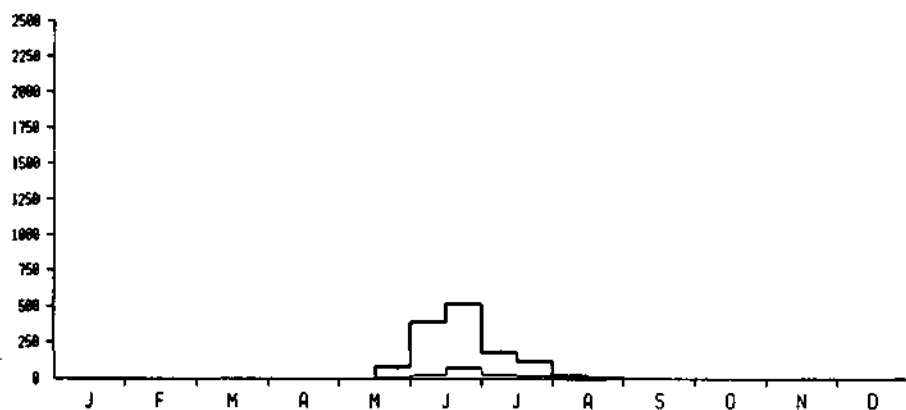
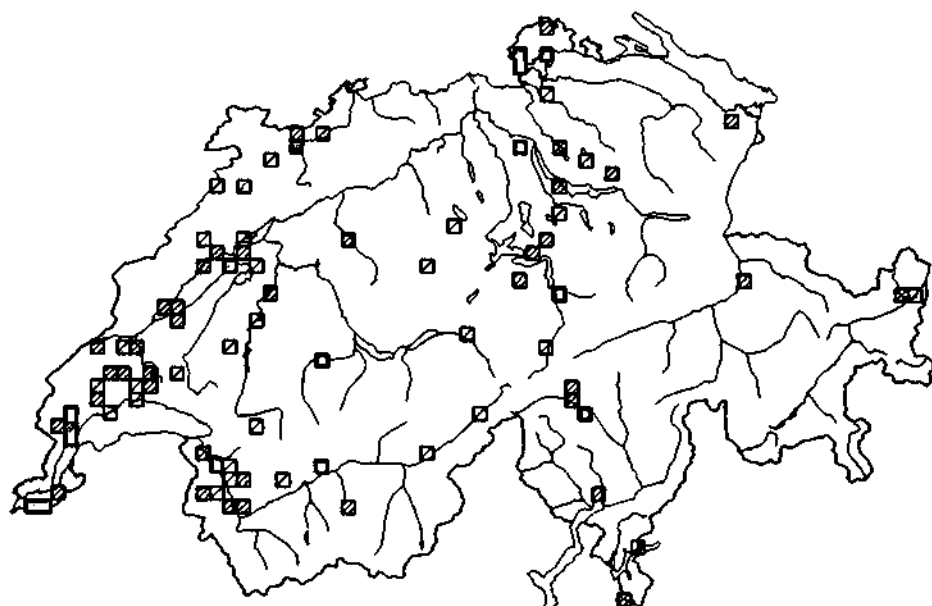


+



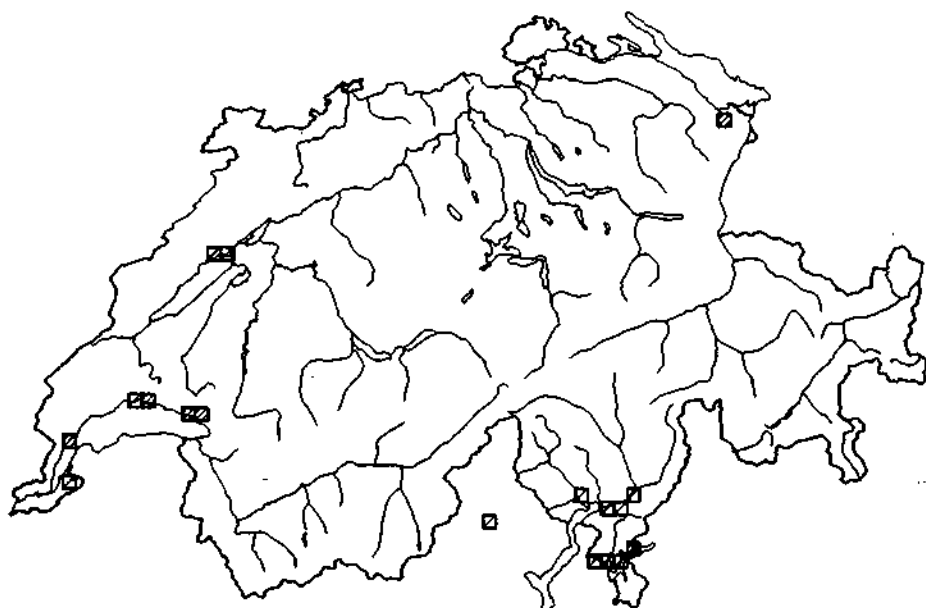
		AC AF AK AWE C EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
N ind	8	Rd/9	1.00	RF															
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																	
N occur	6	TH																	
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7									
R ind/occur	1.33	E					PR					P							

129. *Nephrotoma flavescens* (L., 1758)

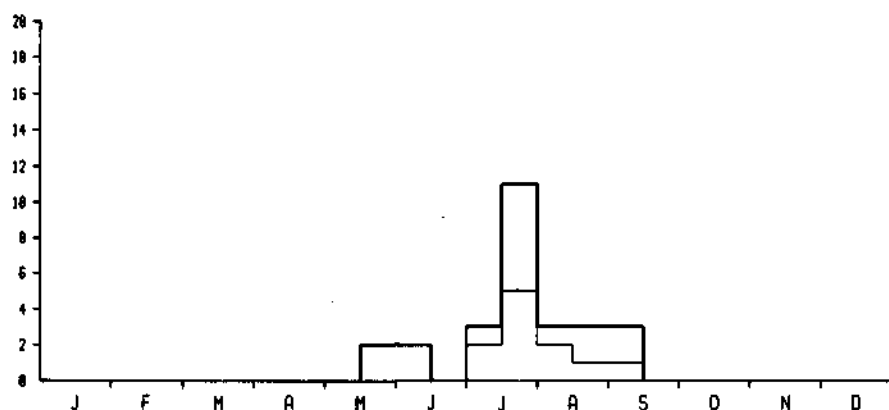


130. *Nephrotoma flavipalpis* (Meigen, 1830)

+



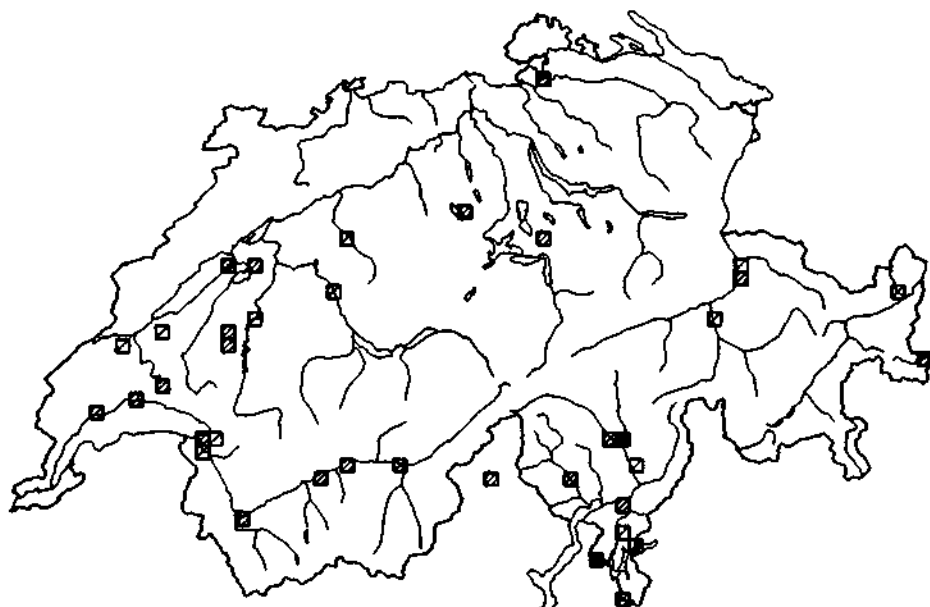
+



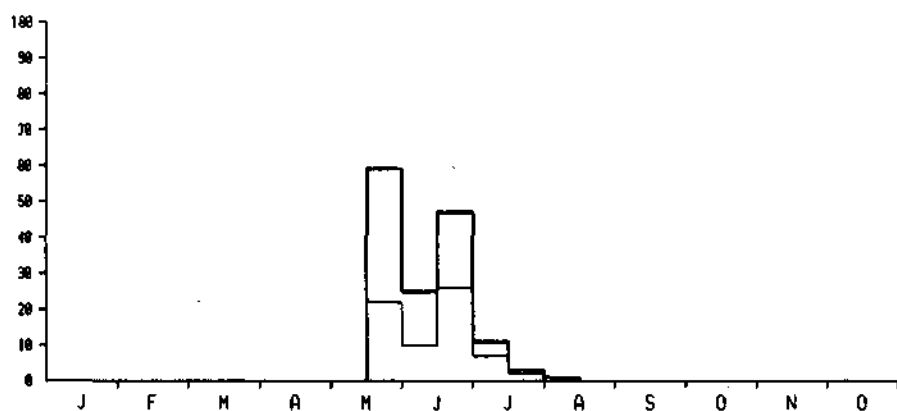
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
Nind 30	Rd/9 0.76	RF	•									•			•	•			
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																	
N occur 20		TH									•	•	•	•	•	•	•		
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7									
R ind/occur 1.50		E	•				PR	•	•	•	•	P	•	•	•	•			

134. *Nephrotoma lunulicornis* (Schummel, 1833)

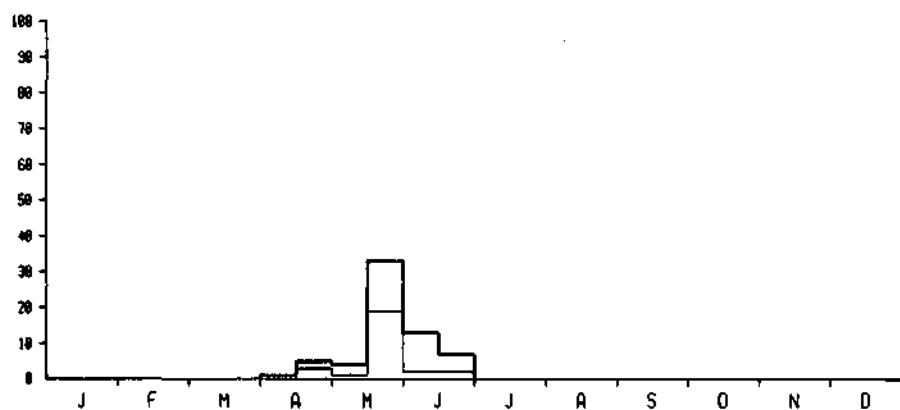
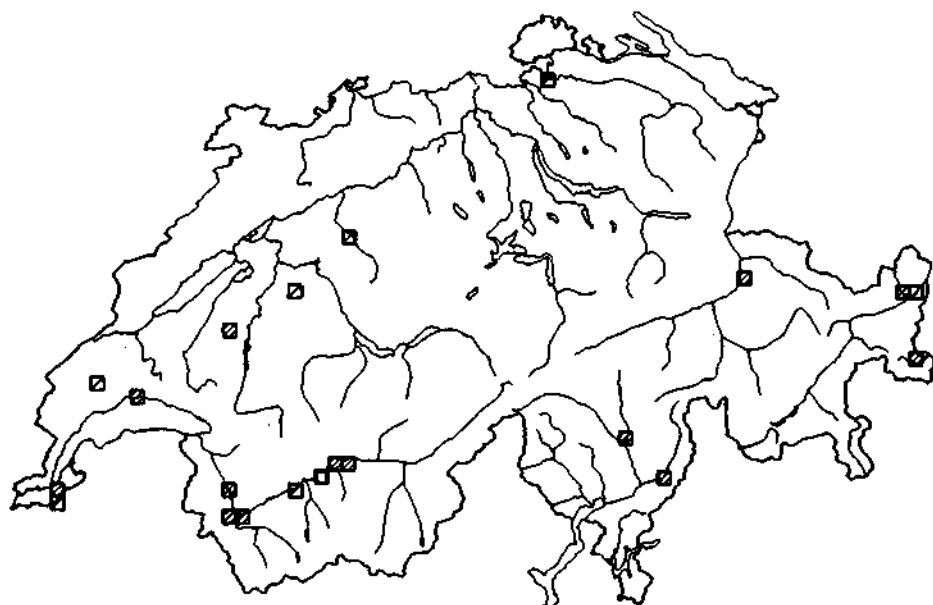
+



+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																				
Nind	149	R d/9	1.22	RF	●				●	●				●			●	●	●		●	
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																				
N occur	54	TH								●	●	●	●	●	●	●	●	●	●			
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7												
R ind/occur	2.76	E	●	●	●	●	PR	●	●	●	●	P	●	●	●	●	●	●	●			

135. *Nephrotoma pratensis* (L., 1758)

Nind 72 Rd/9 1.25 RF

AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
•					•	•						•	•			•	

 N occur 27 TH

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
							•	•	•	•	•	•	•	•	•			

 R ind/occur 2.67 E

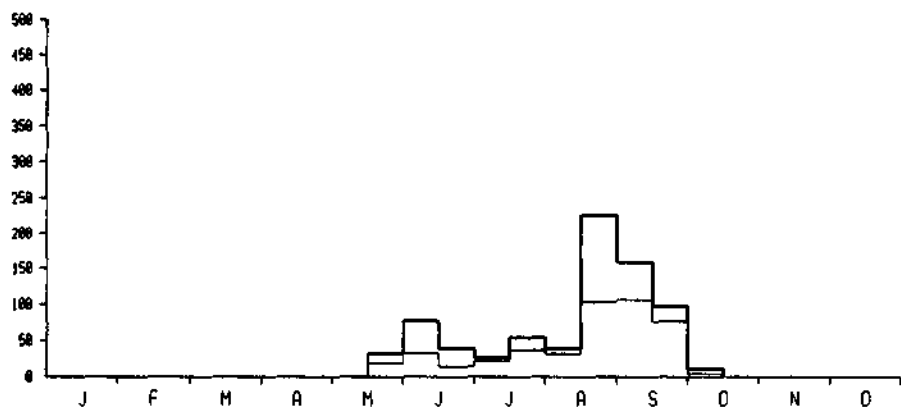
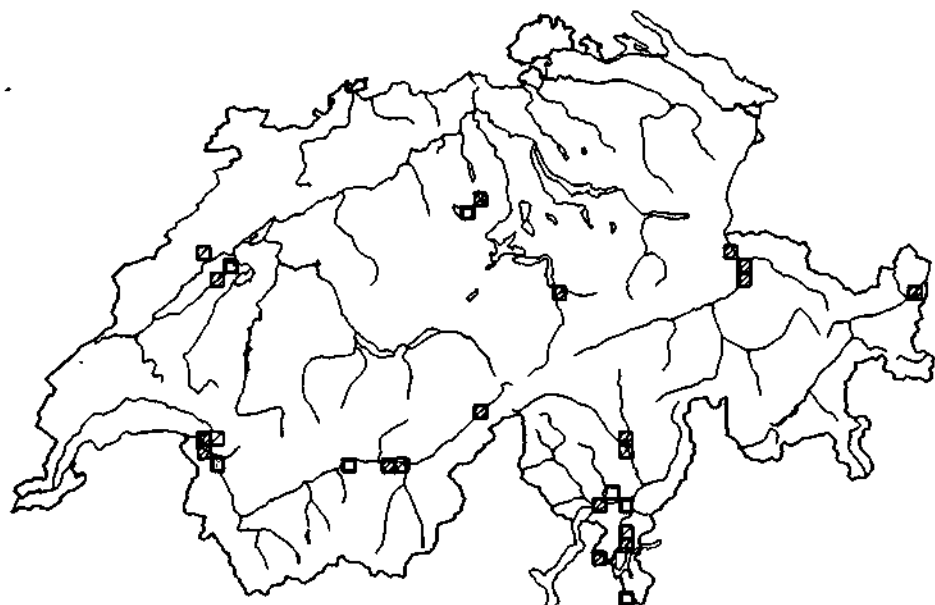
1	2	3	4
•	•		

 PR

1	2	3	4
•	•		

 P

1	2	3	4	5	6	7

137. *Nephrotoma quadristriata* (Schummel, 1833)

Nind 757 Rd/q 0.71 RF 

N occur 118 TH 

R ind/occur 6.42 E PR P 

AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF

Nind 757 Rd/9 0.71 RF

N occur 118 TH

R ind/occur 6.42 E

1	2	3	4
---	---	---	---

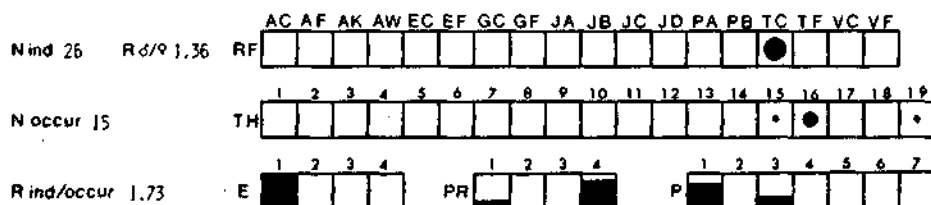
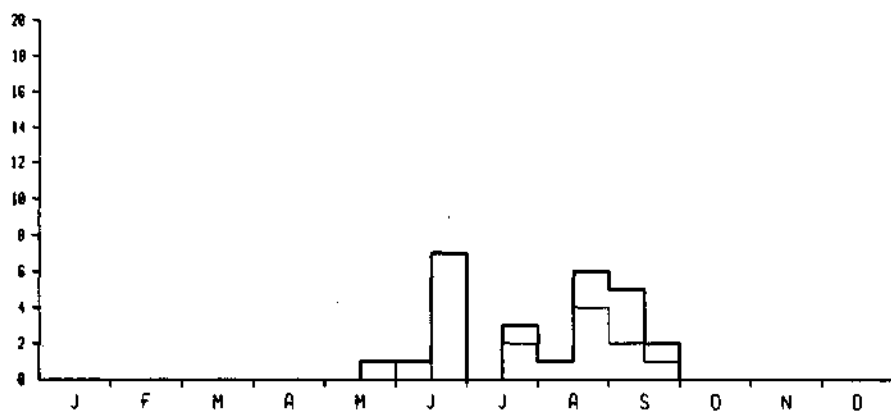
 PR

1	2	3	4
---	---	---	---

 P

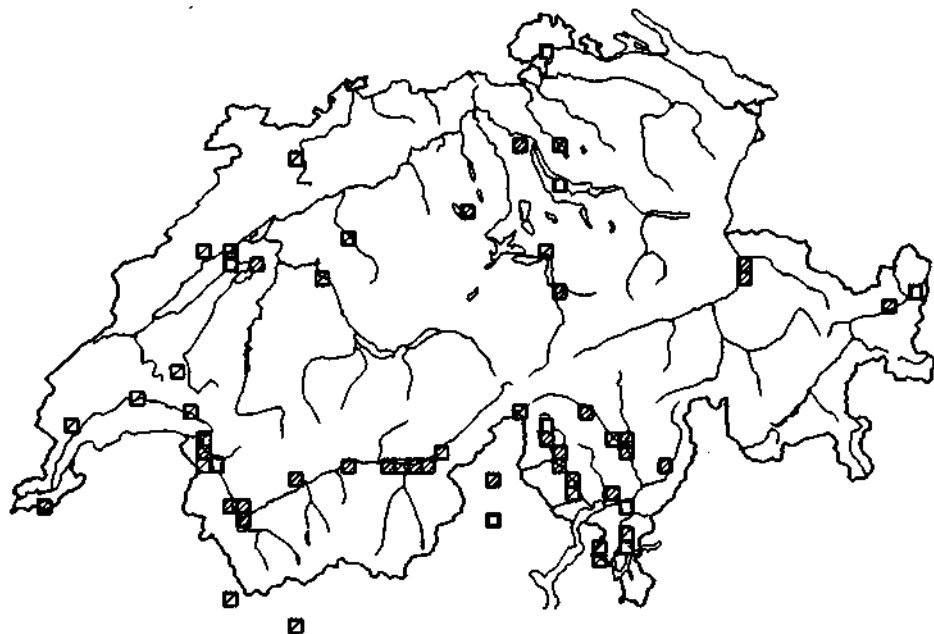
1	2	3	4	5	6	7	8
---	---	---	---	---	---	---	---

138. *Nephrotoma scalaris* (Meigen, 1818)

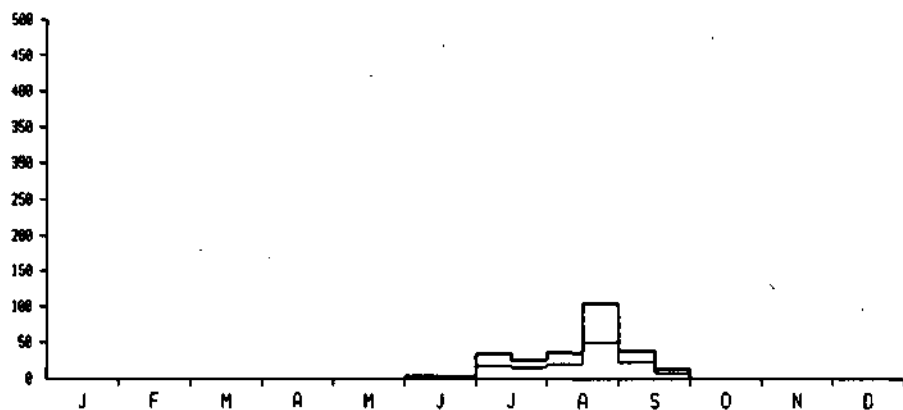


139. *Nephrotoma scurra* (Meigen, 1818)

+



+



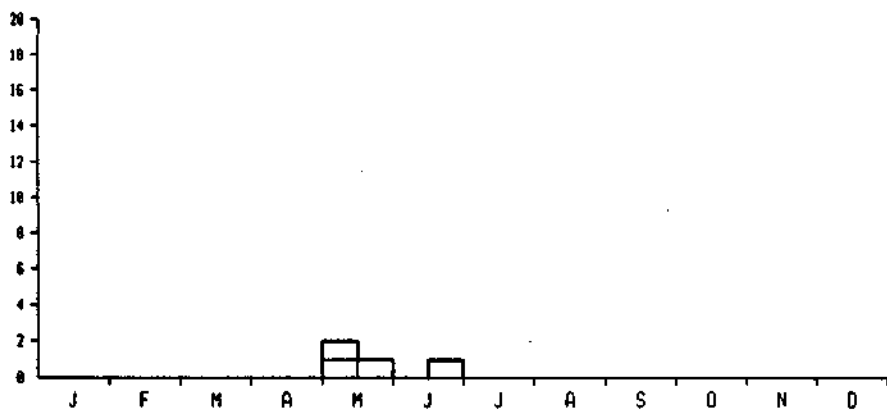
N ind 276	R d/° 0.86	RF	AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																		
			1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
			TH																		
N occur 118		TH																			
			1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																		
R ind/occur 2.34		E					PR					P									
			1 2 3 4					1 2 3 4					1 2 3 4 5 6 7								

140. *Nephrotoma submaculosa* Edwards, 1928

+



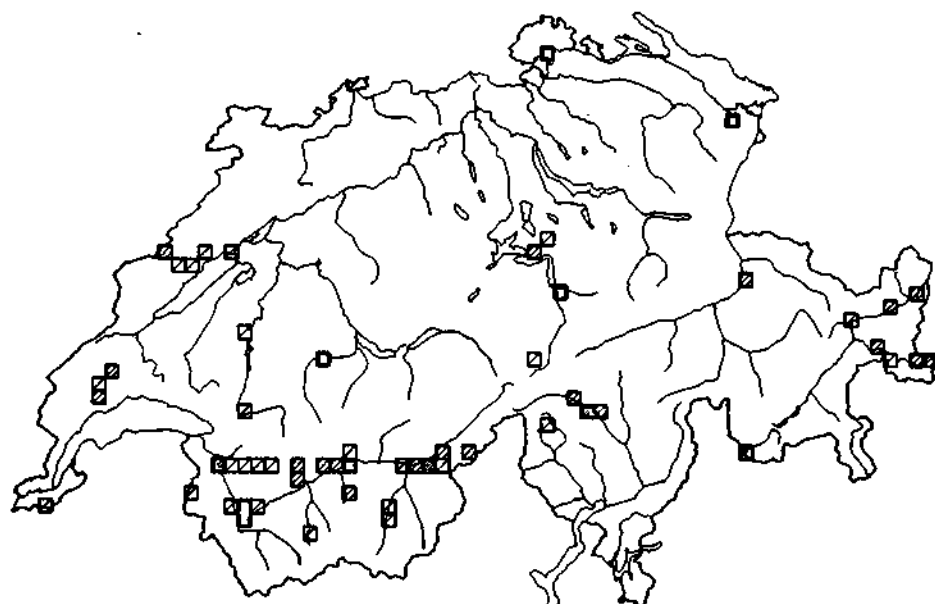
+



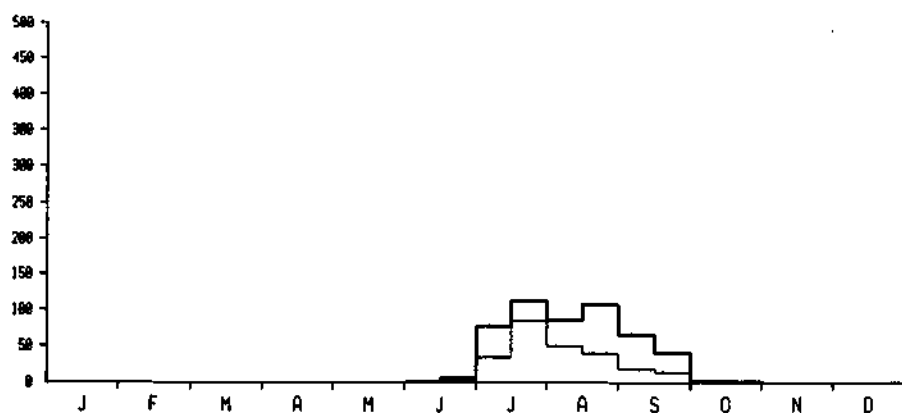
		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																							
N ind 5	R d/p 0.67	RF	•															•							
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19				
N occur 4		TH																•	•						
			1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7														
R ind/occur 1.25		E					PR								P										

141. *Nephrotoma tenuipes* (Riedel, 1910)

+



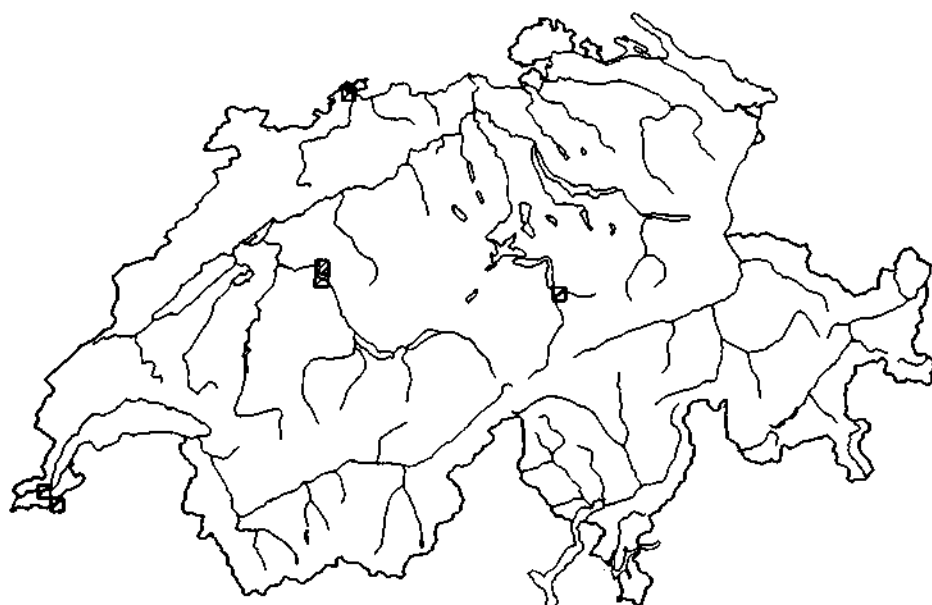
+



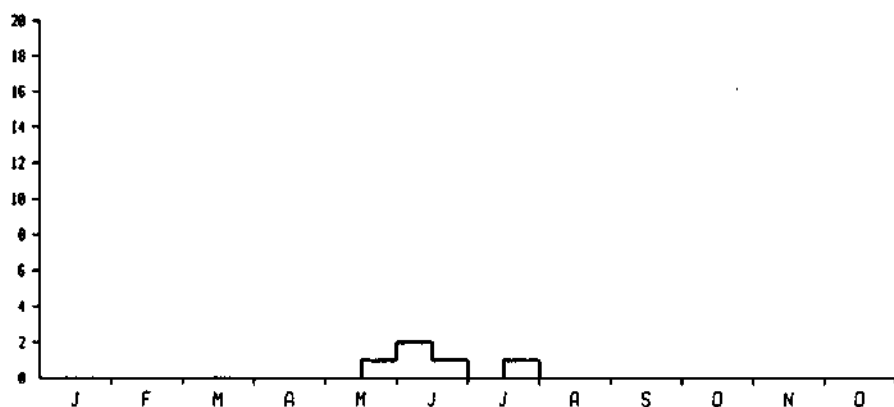
N ind 514		R d/p 1.05		RF		AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF	
						●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
N occur 148				TH		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
						1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
R ind/occur 3.47				E		1	2	3	4	PR		1	2	3	4	P		1	2	3	4	5	6	7
						1	2	3	4			1	2	3	4			1	2	3	4	5	6	7

143. *Ctenophora festiva* Meigen, 1804

+



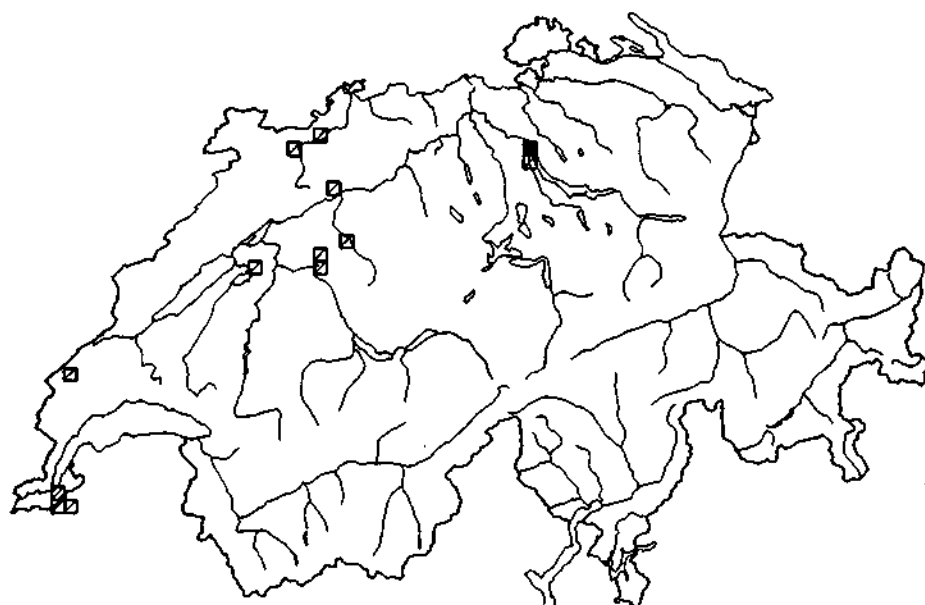
+



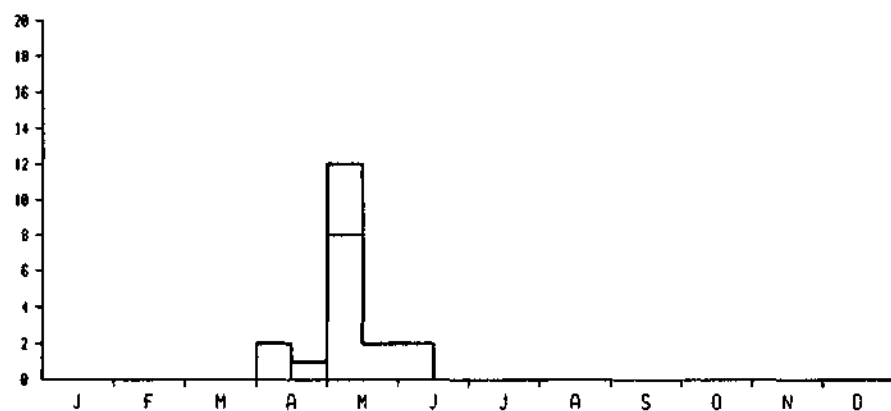
		AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF	
Nind 7	Rd/9	RF																		
						•					•			•	•	•				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
N occur 7		TH																		
									•			•			•					
		1	2	3	4					1	2	3	4							
R ind/occur 1.00		E								PR										
		■	■	■	■					■	■	■	■							
		1	2	3	4	5	6	7					1	2	3	4	5	6	7	
		■	■	■	■								■	■	■	■	■	■	■	

144. *Ctenophora flaveolata* (Fabricius, 1794)

+

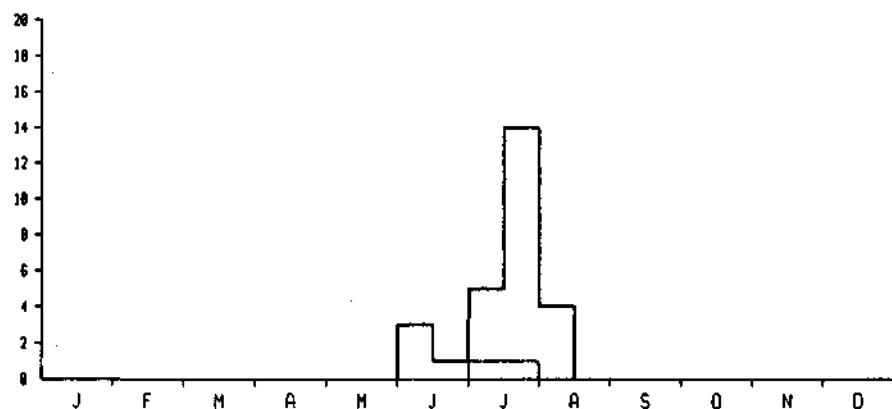
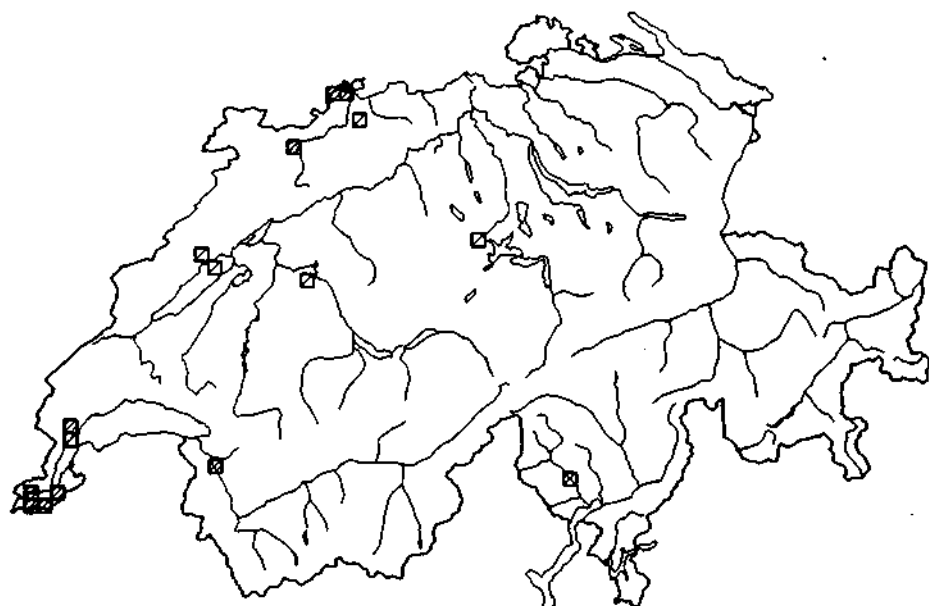


+



		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																	
N ind	33	R d/9	0,74	RF															
		1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19																	
N occur	25	TH																	
		1 2 3 4				1 2 3 4				1 2 3 4 5 6 7									
R ind/occur	1,32	E																	

146. *Ctenophora ornata* Meigen, 1818



Nind 31 Rd/g 6.75 RF

	AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
	●								●	●			●	•	•			

N occur 27 TH

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
										•	●	•	●	●	•				

R ind/occur 1.15 E PR P

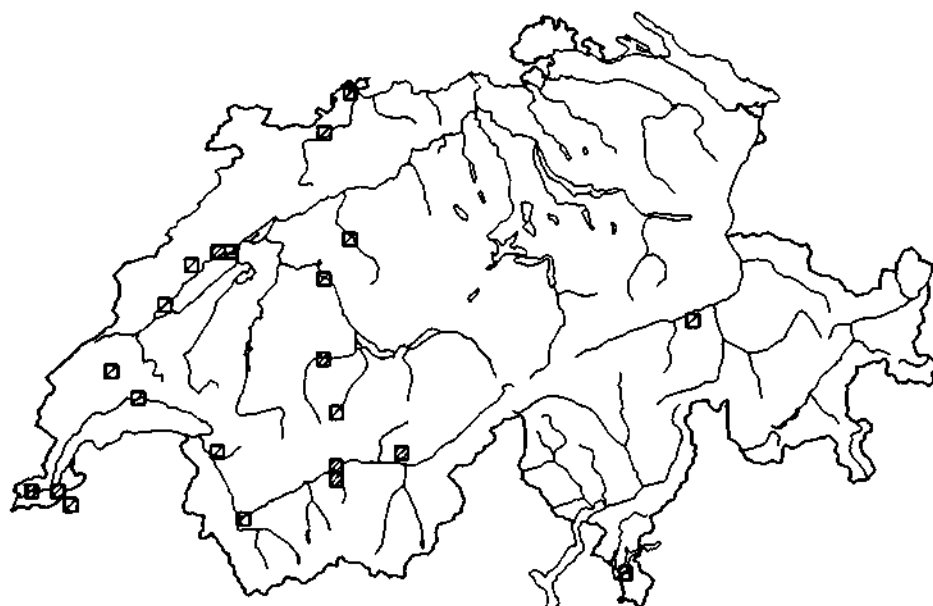
	1	2	3	4
E	■			

	1	2	3	4
PR	■	■		

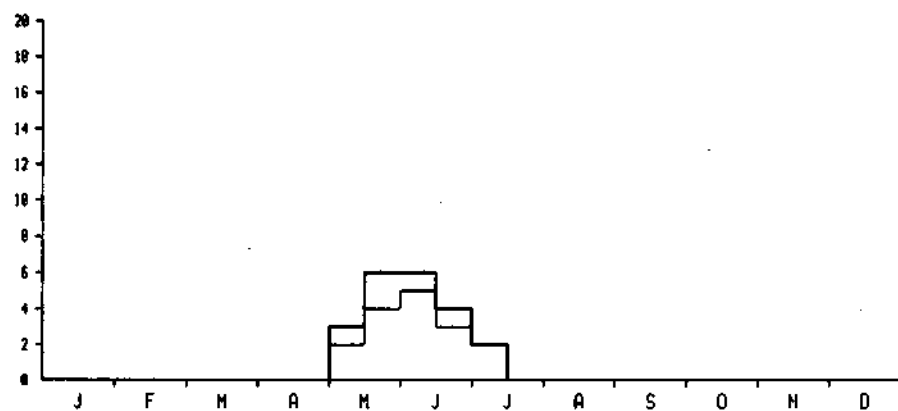
	1	2	3	4	5	6	7
P	■	■	■				

147. *Ctenophora pectinicornis* (L., 1758)

+



+

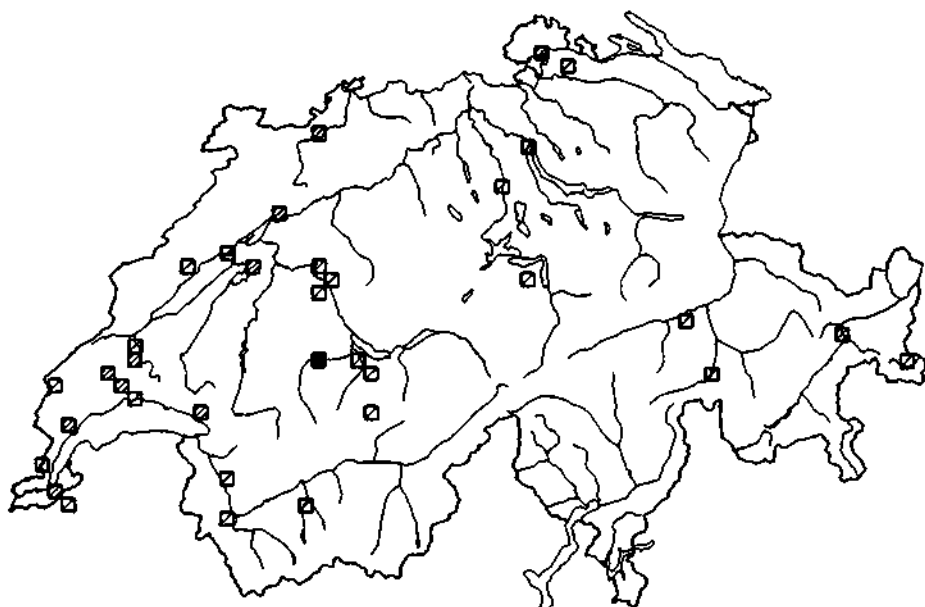


		AC AF AK AW EC EF GC GF JA JB JC JD PA PB TC TF VC VF																			
Nind 29	Rd/9 0.26	RF	•	•						•	•	•			•	•	•		•		
		TH																			
N occur 26			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
									•		•	•	•	•	•	•	•	•			
		E																			
			1	2	3	4															
			•	•	•	•															
		PR																			
			1	2	3	4															
			•	•	•	•															
		P																			
			1	2	3	4	5	6	7												
			•	•	•	•	•	•	•												

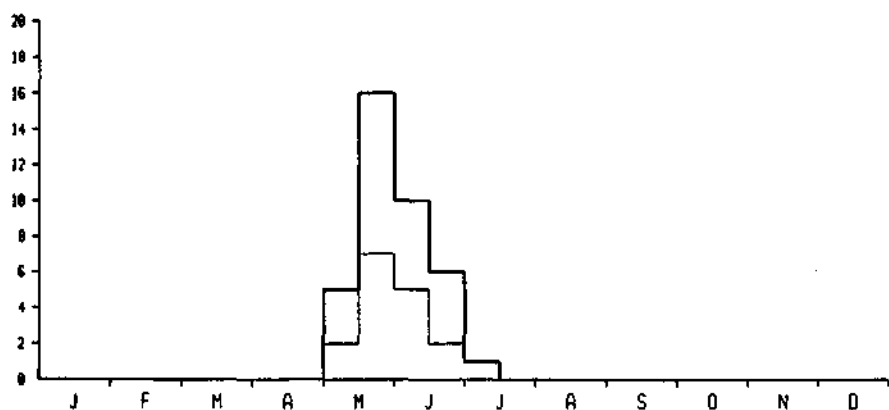
R ind/occur 1.12

148. *Tanyptera atrata* (L., 1758)

+



+



N ind 67 Rd/9 0.91 RF

AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF
•	•	•		•			•	•	•	•	•	•	•			•	

 N occur 44 TH

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
				•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•				

 R ind/occur 1.52 E

1	2	3	4
•	•	•	

 PR

1	2	3	4
•	•	•	

 P

1	2	3	4	5	6	7
•	•	•	•			

149. *Tanyptera nigricornis* (Meigen, 1818)

+



+

Phénologie inconnue

		AC	AF	AK	AW	EC	EF	GC	GF	JA	JB	JC	JD	PA	PB	TC	TF	VC	VF									
N ind]	R d/o	RF																										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19								
N occur]		TH																										
		1	2	3	4					1	2	3	4						1	2	3	4	5	6	7			
R ind/occur [.00		E								PR								P										
		1	2	3	4					1				2	3	4						1	2	3	4	5	6	7

Titre paru:

1. C. Dufour & Y. Gonseth. Contribution à la méthode informatique en faunistique.

Documenta faunistica helvetiae (Doc. faun. helv.)

Editeur: Centre suisse de cartographie de la faune (CSCF)

Ordres d'envoi permanents et commandes: Musée d'histoire naturelle, Terreaux 14,
CH-2000 Neuchâtel. Tél. 038 25 68 72

Collaboration scientifique et technique: Département de calcul du centre
universitaire informatique de Neuchâtel

Un nouveau piège lumineux pour la capture des Tipulidae et autres Diptères Nématocères: une tente «Malaise» lumineuse¹

CHRISTOPHE DUFOUR

Musée Zoologique, Place Riponne, CH-1005 Lausanne

Institut de Zoologie de l'Université, Rue Emile Argand 11, CH-2000 Neuchâtel

A new light trap for catching Tipulidae and other Diptera Nematocera: a «Malaise» light trap - The new trap combines a modified «Malaise» trap structure and a light system. List of materials, plans, technical characteristics, functioning and first efficiency tests are described. The new trap catches *Tipulidae* (s. str.) better than 2 other traps commonly used: the «Rothamstead» light trap (WILLIAMS, 1939) and TAYLOR's suction trap (DOBSON, 1974). Diurnal («Malaise» trap effect) and nocturnal catches (light trap effect) together provide an interesting material for faunistical and ecological studies.

La capture des Tipules (*Tipulidae* sensu MANNHEIMS, 1951) par des systèmes automatiques est difficile. Jusqu'ici deux appareils ont été utilisés: le piège lumineux de Rothamstead (ROBERTSON, 1939) et le piège aspirateur de TAYLOR (SERVICE, 1973; DOBSON, 1974). Ces deux appareils sont encombrants, nécessitent une installation fixe et leur efficacité pour la capture des Tipules est assez faible.

Notre nouveau piège, d'un transport facile, consiste en une combinaison de pièges lumineux et d'interception. Sa structure dirige et concentre les insectes vers un collecteur, facilitant la pénétration des Tipules.

De jour, le piège n'est pas attractif, et comme une trappe «Malaise» normale capture surtout des Diptères Brachycères, des Hyménoptères et des Lépidoptères Rhopalocères.

De nuit, la lampe attire principalement des Lépidoptères nocturnes, des Trichoptères, des Névroptères, des Hyménoptères et des Diptères Nématocères de diverses familles.

DESCRIPTION DU PIÈGE

Le piège peut être qualifié de tente «Malaise» lumineuse. Il est composé de 3 parties: la tente, le collecteur et le système lumineux (fig. 1).

La tente en voile de térylène est formée de trois pans subtriangulaires de 2 m de base et de 2 m de haut, placés à 120° les uns des autres. Le tiers supérieur de la tente est couvert par un toit également formé de pans subtriangulaires. Le toit et les pans verticaux sont fixés à leur sommet sur une roue horizontale, portée par un mât, et servant de base au collecteur.

Le collecteur est constitué d'un cylindre en plastique de 30 cm de diamètre, soudé sur un entonnoir de même taille. L'entonnoir est scié, laissant une sortie de 12 cm de diamètre. Un couvercle ferme la partie supérieure du collecteur. Rempli d'un liquide conservateur (alcool 75%), le dispositif forme une piscine en anneau où se noient les insectes.

¹Ce travail fait partie de la thèse de doctorat de l'auteur, consacrée aux *Tipulidae* de Suisse.

Le système lumineux comprend une ampoule à vapeur de mercure 80 W, fixée au mât à 1,6 m au-dessus du sol. L'alimentation électrique se fait soit par un générateur autonome, soit par le réseau 220 V. Un transformateur (self) est nécessaire entre la source de courant et l'ampoule. Pour une installation fixe, il est avantageux de disposer d'une horloge enclencheuse.

MATERIEL NECESSAIRE A LA CONSTRUCTION DU PIEGE

Piège d'interception

- Voile en térylène avec 6,5 mailles/cm. Rouleau de 2 m de large: 5,5 m.
- Ruban de coton fort de 4 cm de large: 20 m.
- Fil très résistant.
- 1 plaque de bois croisé rigide pour le découpage de la roue, diam. externe 36 cm.
- 1 mât de 1,85 m (pointe terminale pour fixation de la roue non comprise).
- 1 plaque d'aluminium 1 mm format 9 x 12 pour le support basal du mât.

Collecteur

- 1 cylindre de P. V. C. ou un bidon en plastique diam. 30 cm (fig. 6, 7).
- 1 entonnoir plastique diam. 30 cm.

Fixations

- Cordelette nylon pour les haubans: 17 m.
- 10 pitons pour la fixation des haubans et du collecteur.
- 9 piquets de fixation («sardines») longueur 30 cm, pour les 6 haubans et les 3 pans verticaux.

Système lumineux

- 1 douille de fixation pour l'ampoule (fig. 8).
- 1 pièce d'aluminium en équerre pour la fixation de la douille; format 3 x 3 x 10 cm (fig. 8).
- 1 ampoule à vapeur de mercure 80 W (par exemple Philips HPL 80 W ou Mazda MAF 80 W RV).
- 1 transformateur (self): par exemple Knobel Type A2923.
- Câble électrique et prises selon les besoins.
- Eventuellement 1 horloge enclencheuse: SAIA type B 220/380 ou autre modèle équivalent.

Coût total approximatif sans horloge enclencheuse ni câble électrique, et avec un collecteur tiré d'un bidon récupéré (prix de soudure inclus): 230-260 FRF.

L'équipement d'un atelier d'amateur est suffisant pour la construction; une machine à coudre est nécessaire.

La tente

Découper les 3 pans verticaux A selon la fig. 2 et placer le ruban de renforcement en pinçant le voile sur les côtés bc et dc. En c former une boucle solide pour le passage du piquet de fixation. Découper les 3 pans B du toit selon la fig. 3 et renforcer le côté ef avec le ruban.

Superposer les 3 pans A et les coudre solidement selon ab. Coudre le toit (pans B) sur les pans verticaux A comme illustré à la fig. 1.

Préparer la roue à 3 rayons (fig. 4). Au centre percer un trou adapté au sommet du mât. Pour l'attachage des haubans, placer sur le bord externe de la roue 3 pitons dans l'axe des rayons, et sur le bord interne de la roue 3 pitons entre les rayons. Les 3 premiers haubans seront tendus dans les plans des pans verticaux, les 3 derniers passeront sous le toit dont ils soutiendront les pans. 4 pitons sur la face supérieure de la roue serviront à maintenir le collecteur en pinçant le bord de l'entonnoir.

Agrafer le côté ad des pans verticaux sur les rayons de la roue et le bord supérieur du toit sur son bord interne.

En b, un support basal du mât accueillera le mât et maintiendra les pans A bien tendus. Découper le support basal S dans la plaque d'aluminium selon la fig. 5. Après perçage des bords T et U pour le passage des rivets, redresser à la perpendiculaire du plan de S, les bords T, U, V et W. Riveter la boîte ainsi obtenue sur la bordure de 2 pans A en b.

Après fixation au sol des côtés ab des pans A placés à 120° les uns des autres, introduire le mât dans la roue et dresser la tente pour le contrôle de la bonne tension du voile et le réglage de la longueur des haubans.

Le collecteur

Le collecteur en plastique peut être fabriqué selon le plan (fig. 7) par un atelier spécialisé. Cependant il est possible d'en construire un à peu de frais à partir d'un gros bidon (fig. 6) communément utilisé pour la vente de savon liquide ou d'autres produits, et d'un entonnoir de grande taille.

Scier l'entonnoir pour laisser une sortie de 12 cm de diamètre. Scier le bidon dans sa partie supérieure, afin qu'il s'adapte à la base de l'entonnoir (fig. 6).

Scier la base du bidon à environ 10 cm du fond pour en tirer le couvercle (fig. 6).

Faire souder le cylindre sur l'entonnoir pour obtenir un joint étanche (fig. 7).

Le diamètre du couvercle est trop petit pour qu'il s'adapte directement au cylindre. Pour l'augmenter: préparer 2 demi-disques de bois de 29 cm de diamètre en les forant pour permettre le passage des griffes de la presse d'un établi; les fixer en contact médian sur chacun des 2 mors de la presse et les couvrir du couvercle; écarter l'étau et laisser sous tension une nuit.

Le système lumineux

La douille est fixée au mât par l'intermédiaire d'une pièce en aluminium en équerre (fig. 8) à une hauteur telle que le centre de l'ampoule soit à 1,6 m au-dessus du sol ou 25 cm du bas de la roue.

²Toutes cotes mesurées en cm.

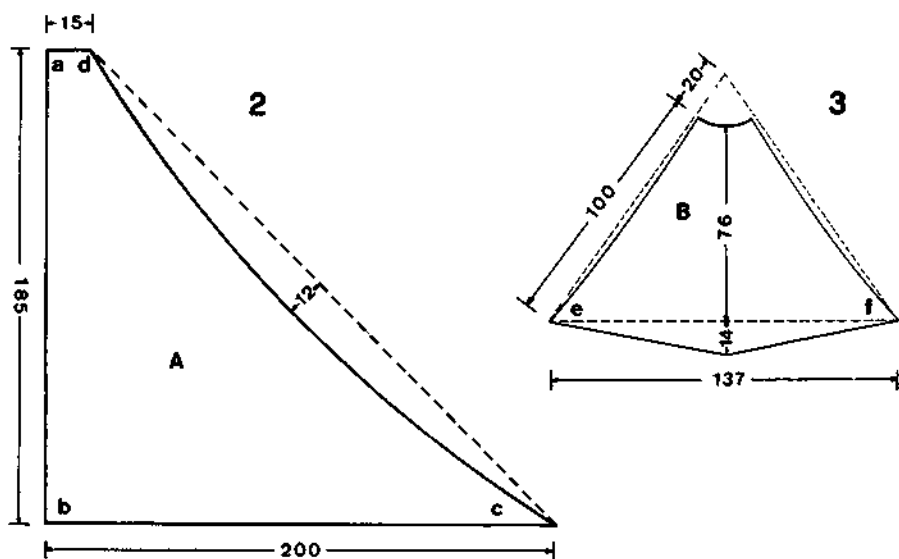
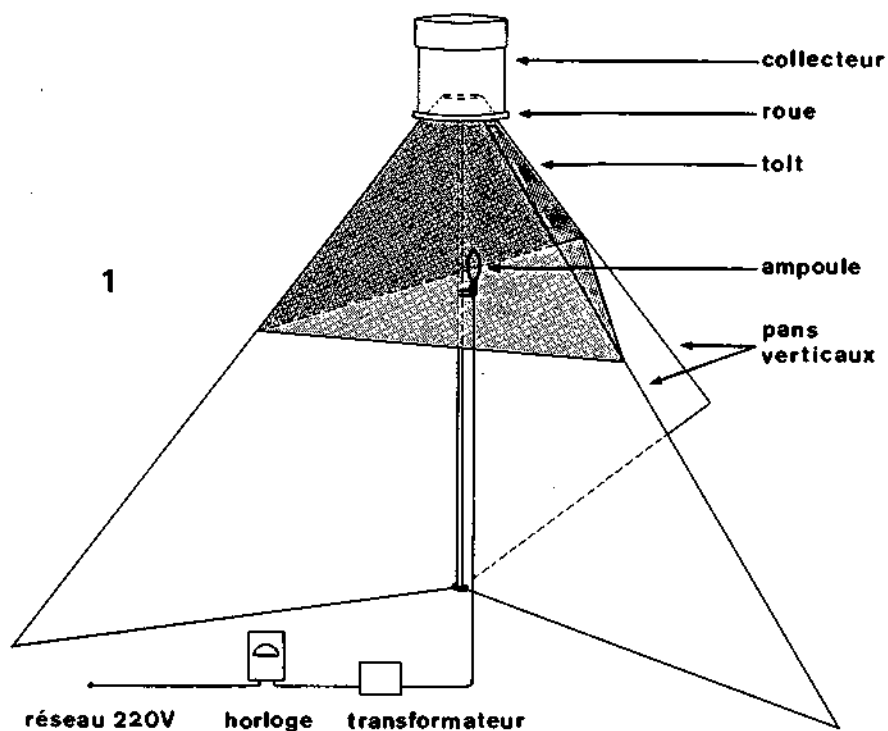


Fig. 1-3: Dessin schématique de la tente «Malaise» lumineuse, les haubans n'étant pas figurés (1); plan des pans verticaux A (2); plan des pans B du toit (3).

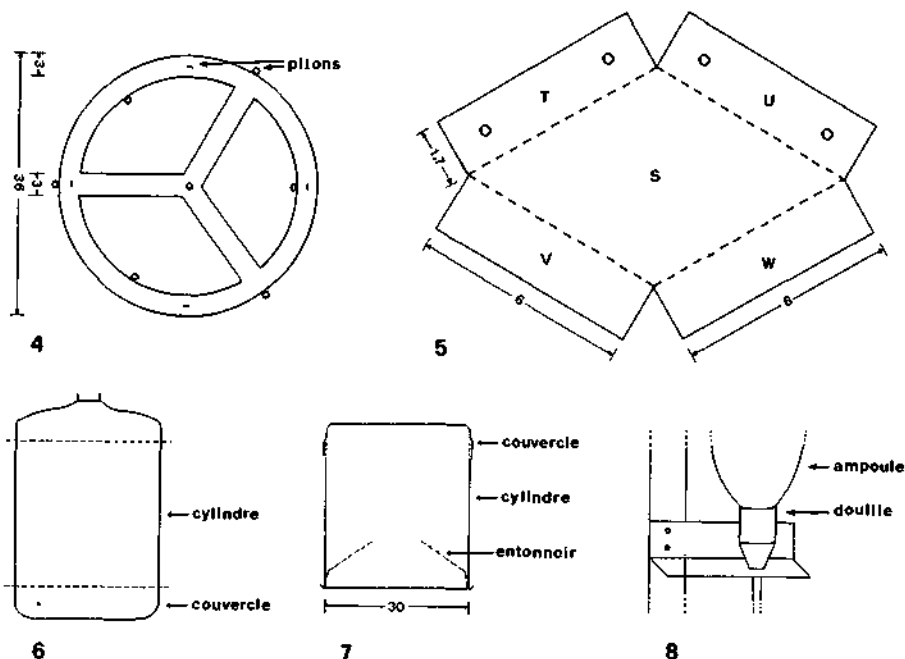


Fig.4-8: Plan de la roue (4); plan du support basal du mât S (5); découpage du bidon (6); plan du collecteur (7); fixation de la douille au mât (8).

Le piège (self) sera placé indifféremment au pied du piège ou près de la source de courant. Dans le cas d'une installation fixe, on placera l'horloge et le transformateur à la source de courant, pour les protéger des intempéries et pour éviter de laisser sur le terrain un câble électrique en permanence sous tension. Le transformateur sera toujours placé dans une boîte de protection.

Utilisation pratique

Le piège lui-même est assez léger (environ 3 kg), mais l'ensemble du matériel nécessaire à son fonctionnement (générateur autonome, câble électrique, transformateur, alcool, etc.) nécessite un véhicule pour son transport. Le volume plié est au contraire assez faible.

Le piège s'est montré d'une bonne résistance aux intempéries et à de violents orages. Le système électrique peu protégé n'a pas souffert. Peu de pannes sont survenues pour 7 pièges qui ont fonctionné un total de 38 mois en 1979. En fin de saison toutefois, quelques attaches en coton se sont rompues, ayant pourri au contact du sol. Une matière imputrescible serait donc recommandée pour ces boucles.

Lors d'excursions, l'installation du piège pour une seule nuit, avec alimentation par un générateur de courant est rapide (15 min). Dans le cas d'une installation fixe, il ne faut pas plus de 10 min pour desservir le piège. Le collecteur doit être vidé tous les 3-4 jours au moins en été, mais seulement une fois par semaine en début et fin de saison. En choisissant un emplacement ombragé et abrité du vent, on réduira l'évaporation de l'alcool.

La structure du piège satisfait à deux exigences principales: premièrement elle favorise la capture des *Tipulidae*, généralement peu capturés avec les pièges habituels; secondement elle réduit la pénétration des Lépidoptères et des Trichoptères. Les pans verticaux visent au premier but. Ils interceptent les Tipules au ras du sol et les concentrent vers le mât. SERVICE (1973) et DOBSON (1974) ont prouvé à l'aide d'un piège aspirateur (suction trap de TAYLOR) que l'abondance et la diversité des Tipules diminuait rapidement avec la hauteur au-dessus du sol. Retenues par le barrage de voile, les Tipules ont tendance à s'élever en vol contre la surface verticale. Elles pénètrent sous le toit, passent l'entonnoir et atteignent le collecteur. Le toit a pour effet de retenir sur sa face externe bon nombre de Lépidoptères et de Trichoptères, qui se dirigent directement vers la source lumineuse, et qui semblent maîtriser moins bien que les Tipules le vol vertical. L'entonnoir jouant le rôle d'un système anti-retour, les insectes se noient rapidement dans l'alcool.

EFFICACITE DU PIEGE POUR LA CAPTURE DES TIPULES: RESULTATS PRELIMINAIRES

Nous mentionnerons ici l'abondance des Tipules capturées lors de 3 essais du piège.

- Entre le 15.8. et le 26.9.1978, en divers points de Suisse romande, 378 Tipules ont été capturées en 16 nuits; la moyenne étant de 23,6 par nuit. Ce résultat élevé correspond toutefois à une période de l'année particulièrement favorable.

En 1979, des piégeages durant toute la saison de vol des Tipules ont été effectués.

- Dans la campagne genevoise, à la Croix-de-Rozon, un piège placé du début de mai jusqu'au début de novembre a pris 1570 Tipules, soit 8,7 par nuit. Le milieu était dégagé, comprenant des cultures maraîchères, des pelouses, et une haie bordant un ruisseau.

- Dans le Jura, à Delémont (Commonwealth Institute for biological control), durant la même période, un piège placé dans un jardin en lisière de forêt a capturé près de 3000 Tipules, soit une moyenne de plus de 16 par nuit.

Ces résultats peuvent être comparés à ceux d'expériences analogues en Grande-Bretagne.

- Le piège lumineux de Rothamstead (WILLIAMS, 1939; ROBERTSON, 1939) a pris de 1933 à 1936, en environ 730 nuits de capture 3394 Tipules, avec une moyenne de 4,65 par nuit. Le piège était placé dans un agro-écosystème avec des champs cultivés, des pâturages, des rideaux d'arbres et un verger.

La structure du piège lumineux de Rothamstead (voir LEWIS & TAYLOR, 1967) consiste essentiellement en un entonnoir surmonté d'une ampoule; l'arrivée des insectes étant latérale.

- Le piège aspirateur de TAYLOR (SOUTHWOOD, 1966) utilisé par DOBSON (1974) à Ardmore en Ecosse, dans un milieu varié avec une forêt de feuillus sur des sols secs et marécageux, a capturé en 231 jours 1508 Tipules au niveau du sol, alors qu'un autre piège placé à 1,20 m de hauteur pendant la même période en prenait 680. Les moyennes sont respectivement de 6,5 et de 2,9 Tipules par nuit.



Fig. 9-10: Aspect du piège la nuit (9); Piège de jour (10).

Le piège de TAYLOR comprend un ventilateur puissant, aspirant l'air et les insectes dans un cône. Les flancs du cône sont formés par une grille qui laisse échapper l'air, tandis que les insectes s'accumulent au fond du piège.

En conclusion, bien que seul le test simultané et au même endroit des divers systèmes puisse donner un résultat indiscutable, le nouveau piège montre la meilleure efficacité.

Les spectres des captures des Tipules et des autres insectes seront étudiés ultérieurement. Nous noterons cependant déjà la grande abondance des autres Diptères Nématocères, et en particulier celle des *Limoniidae*, *Cylindrotomidae*, *Chironomidae* et *Cecydomyiidae*.

Rappelons que les captures diurnes sont analogues à celles d'une trappe «Malaise» normale.

REMERCIEMENTS

Tous nos remerciements vont à M. C. RUEDI et Mlle C. CORTHÉSY, dont l'habileté et l'ingéniosité ont permis la construction des pièges; au Dr. K. CARL à Delémont, à M. H. CLAVENNA à la Croix-de-Rozon et au Dr. CL. BESUCHET à Genève qui les ont fait fonctionner; au Prof. J. AUBERT qui nous a donné les moyens d'entreprendre cette étude, et au Prof. W. MATTHEY qui a corrigé le manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- DOBSON, R.M. 1974. *Observations on the spatial distribution of flying Tipulinae (Diptera: Tipulidae) in Scotland*. J. Anim. Ecol. 43: 513-519.
- LEWIS, T. & TAYLOR, L. R. 1967. *Introduction to experimental ecology*. Academic Press, London, 401 pp.
- MANNHEIMS, B. 1951. *Tipulidae. A: Westpalearktische Arten*. Fliegen palaearkt. Reg. 167: 1-64.
- ROBERTSON, A. G. 1939. *The nocturnal activity of crane-flies (Tipulinae) as indicated by captures in a light trap at Rothamstead*. J. Anim. Ecol. 8: 300-322.
- SERVICE, M. W. 1973. *Spatial and temporal distributions of aerial populations of woodland tipulids (Diptera)*. J. Anim. Ecol. 42: 295-303.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1966. *Ecological methods*. Methuen & Co, London, 391 pp.
- WILLIAMS, C. B. 1939. *An analysis of four years captures of insects in a light trap. Part 1. General survey: sex proportion; phenology; and time of flight*. Trans. R. Ent. Soc. Lond. 89: 79-131.

(reçu le 17 mars 1980)

***Tipula (Pterelachisus) sauteri* sp. n. from Valais in Huguenin's collection (Diptera, Tipulidae)**

CHRISTOPHE DUFOUR

Musée d'histoire naturelle, Pass. Max Meuron 10, CH-2000 Neuchâtel
Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel

Tipula (Pterelachisus) sauteri sp. n. from Valais is described after a single ♂ deposited in the HUGUENIN collection (a part of the Entomological Collection of the Swiss Federal Institute of Technology, Zürich). The new species which belongs to the *bertei* group of *Pterelachisus* is compared to the other mountain species *Tipula (Pt.) bilobata* POKORNY, *Tipula (Pt.) mayerduerri* EGGER and *Tipula (Pt.) dolomitensis* THEOWALD which it resembles most.

HUGUENIN (1888) was first to publish a list of Swiss tipulids, completed by a key to genera and species. The rather detailed descriptions of the species based only on external characters but not mentioning genitalia, do not enable a secure recognition of the species described by HUGUENIN. Secondly his collection deposited in the Eidgenössische Technische Hochschule in Zürich and carefully revised by Prof. W. SAUTER (1975) was found in a state of great confusion, up to 7 rather unsimilar species being placed under the same name. Though the mixing up probably occurred after HUGUENIN's publication (1888) faunistical data mentioned are not reliable and will not be considered in our new study of the Swiss Tipulidae (the author's doctorate). However, all preserved and labeled specimens from the HUGUENIN collection have been revised and will be included on our catalogue. Among this material which still contains a few undetermined females, one male of particular interest was found. The external characters as well as the genitalia of this unique specimen are clear enough to permit the description of *Tipula (Pterelachisus) sauteri* sp. n.

Tipula (Pterelachisus) sauteri sp. n.

TYPE MATERIAL Holotype ♂: Simplon (CH-Valais), 23.6.1893, HUGUENIN leg. (Entomological Collection of the ETH, Eidgenössische Technische Hochschule, Zürich).

DESCRIPTION ♂. Body length: 19 mm; wing length: 19 mm. Head grey; nasus distinct; palpi and rostrum grey; long grey 13 segmented antennae; first flagellar segment 1.5 as long as scape and nearly as long as segments 4 and 5 together (Fig. 1e), total length of antenna 6.6 mm; eyes small, widely separated below (space 4 times as wide as scape).

Thorax grey with 4 dark praescutal stripes, the median reaching the front of the praescutum; a few fine hairs on sternopleurites; wing grey with 2 darker marks over stigma and base of rs, and 3 large hyaline marks: from cu to the apex of a2, in cell M, and after stigma from anterior wing margin to beyond discal cell; neala (squama) without bristles; the only remaining detached leg is brown, with the distal part of the femora slightly darkened; tarsi are missing.

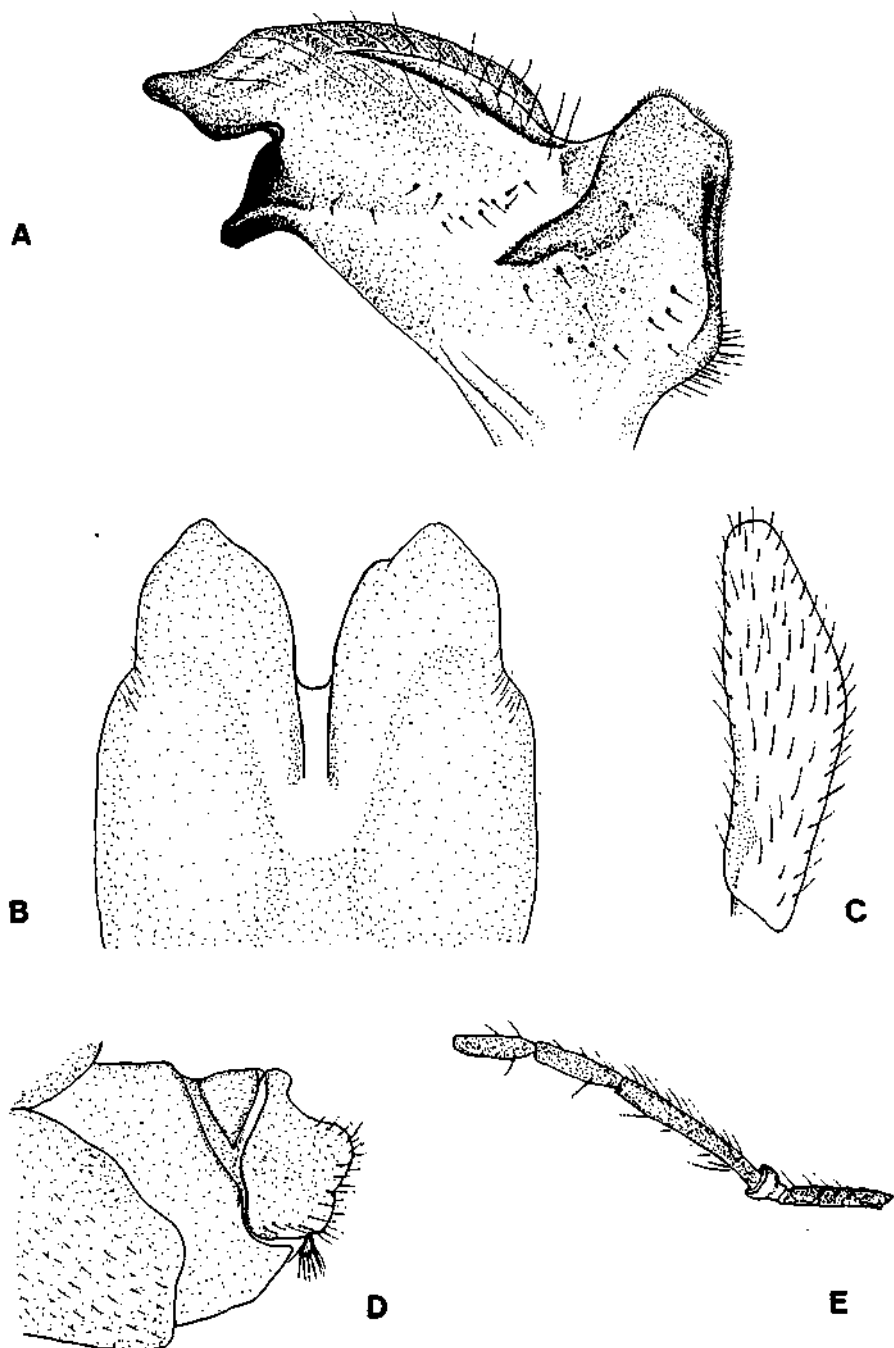


Fig. 1: *Tipula (Pterelachisus) sauteri* sp. n., a, id outside; b, tergite 9; c, od outside; d, sternite 9 with small rounded appendage; e, antennal segments 1-5.

Abdomen dusty grey, with sides of tergites paler; hypopygium: 9th tergite elongate with a deep median incision (Fig. 1b); od long unsclerotized (Fig. 1c); id with divergent apical projections and a differentiated hind crest (Fig. 1a); sternite 9 with 2 small rounded appendages facing downwards (Fig. 1d). Female and biotope unknown.

ETYMOLOGY. This species is dedicated to Prof. W. SAUTER from Zürich who first revised the HUGUENIN collection and noticed this interesting specimen which he attributed then with some doubt to *Tipula* (Pt.) *bilobata* POKORNY.

DISCUSSION. *Tipula* (Pt.) *sauteri* sp. n. must be placed in the *bertei* group of *Pterelachisus* (THEOWALD, 1980), because of its very long antennae with reduced 13th segment, and the structure of tergite 9. *Tipula sauteri* resembles closely *Tipula* (Pt.) *bilobata* POKORNY with which it shares distinctly marked wings, an interrupted r 1 + 2 vein, and very long antennae.

However, both species can be differentiated by the structure of the id, and a slightly more open incision of tergite 9 in *T. sauteri* sp. n. The id of *Tipula* (Pt.) *dolomitensis* THEOWALD though not as differentiated, resembles that of *sauteri* but *dolomitensis* has completely unmarked wings, and a distinctly interrupted r 1 + 2 vein. Finally *Tipula* (Pt.) *mayerduerii* EGGER can be distinguished by the following characters: faintly marked wings; structure of id, and short antennae. But in both species the first flagellar segment is about twice as long as the second and the third together.

Nothing can be said about the ecology of *sauteri* sp. n. as HUGUENIN's locality «Simplon» can refer to anywhere between Brig in Valais and Gondo on the Italian border on the southern slopes of the Alps, including all intermediate alpine vegetation. All my personal research was vain, but the mountain species of the *bertei* group can be very difficult to catch: *T. mayerduerii* EGGER is frequent only on fine limestone steep bare slopes with moving soil and little vegetation (a habitat that one would hardly think favourable to Tipulids); only a single male of *T. bilobata* POKORNY was caught until now in Switzerland, though this species, known from the Austrian Alps and from the south of Mont-Blanc, should be more frequent in between. Finally *T. dolomitensis* is very scarce too as only type-series containing 2♂ and 1♀ is known until now.

RÉSUMÉ

Tipula (*Pterelachisus*) *sauteri* sp. n. du Valais (Suisse) est décrit d'après un seul exemplaire ♂ déposé dans la collection HUGUENIN à l'EPF Zurich. La nouvelle espèce qui appartient au groupe *bertei* du sous-genre *Pterelachisus* est comparée aux autres espèces alpines *Tipula* (Pt.) *bilobata* POKORNY, *Tipula* (Pt.) *mayerduerii* EGGER et *Tipula* (Pt.) *dolomitensis* THEOWALD auxquelles elle est la plus apparentée.

REFERENCES

- HUGUENIN, G. 1888. *Diptera, B. Tipulinae* Schiner. Fauna insectorum Helvetiae. Schaffhausen, pp. 10-32.
SAUTER, W. 1975. *Revision der Tipula-Arten der Sammlung Prof. Dr. G. Huguenin*. Assemblée annuelle de la SES. Bull. soc. ent. suisse 48: 205-206.
THEOWALD, BR. 1980. *Tipulidae (Westpalaearktische Arten)*. Fliegen pal. Reg. 15: 437-538.

(reçu le 29 avril 1982)

Tipula (*Savtshenkia*) *tulipa* sp. n. from xerothermic valleys of the Swiss Alps (Diptera: Tipulidae)

CHRISTOPHE DUFOUR

Musée d'histoire naturelle de Neuchâtel, Passage Max-Meuron 10, CH-2000 Neuchâtel

Tipula (*Savtshenkia*) *tulipa* sp. n. is described from the Swiss regions Engadine and Valais, both under continental climatical conditions. *T. (S.) tulipa* sp. n. is compared with the species of the *griseus* group of *Savtshenkia*. *T. (S.) villeneuvei* STROBL which was considered as subspecies of *T. (S.) gorizensis* STROBL by THEOWALD (1978), and later subspecies of *T. (S.) griseus* ZETTERSTEDT (THEOWALD & OOSTERBROEK, 1981) is given species rank.

The first known specimen of *Tipula* (*Savtshenkia*) *tulipa* sp. n. was caught in the beginning of August 1979 on a very hot locality in Val S-Charl (Engadine), at the foot of a limestone cliff in an open *Pinus sylvestris* forest of the *Erico-Pinion*. Though the specimen immediately seemed interesting, no other could be caught in the region in spite of intensive research. A second specimen was taken in beginning of July 1980 by a light trap positioned in a very warm and sunny locality of Central Valais, by M. HAEBLER (Station fédérale de recherche agronomique de Changins) to whom I am most grateful for this valuable collecting. Both specimens being perfectly identical, it was then possible to describe the new species of which the female remains to be discovered. M. THEOWALD VAN LEEUWEN must also be thanked for his advice and for making loan material of *T. (S.) villeneuvei* available. This publication is part of the author's doctorate at the University of Neuchâtel.

Tipula (*Savtshenkia*) *tulipa* sp. n. fig: 1 a-e, 5 a

Type material. Holotype ♂: Vuisse (CH-Valais), 518 m, Swiss coordinates 590/120, 3.-9.8.1980, light-trap, HAEBLER leg. (Musée d'histoire naturelle, Neuchâtel, alcohol); paratype: 1 ♂, Clemgia Schlucht, Val S-Charl, 1580 m, Swiss coordinates 818/181, 6.7.1979, sweep net, C. DUFOUR leg. (Zoological Museum Amsterdam).

Description ♂. Body length: 13 mm; wing length: 13.5 mm. Head grey; nasus distinct; palpi and rostrum dark grey; 13 cylindrical antennal segments; scape and pedicel light brown; flagellum black; first flagellar segment as long as scape; total length of antenna 4.5 mm; eyes small, widely separated below (space 3 times wider than scape).

Thorax grey bearing 4 dark praescutal stripes, the medium fainter towards front of praescutum and distinctly separated by the grey colour of thorax, the lateral totally dark; wings light grey with a few hyaline marks in cell M, Cu and at both ends of the dark stigma; neala (squama) without bristles; hairs on sternopleu-

rites distinct; coxae grey; trochanter light brown; femora yellow, darkened only on their apical tenth; tibiae and tarsi brown; tibial spurs 1, 2, 2; claws with a secondary tooth.

Abdomen mostly light brown, segments 7-9 darker; hypopygium: posterior extension of 9th tergite as in fig. 1 e; posterior margin of sternite 8 not differentiated; sternite 9 with a brush of strong hairs near base of outer distylus (od; fig. 1 d); od slightly sclerotized on proximal part of hind ridge (fig. 1 a); inner distylus (id) elongated anteriorly (fig. 1 b, 1 c); appendages of the adminiculum well developed and extended upwards (fig. 5 a). Female unknown.

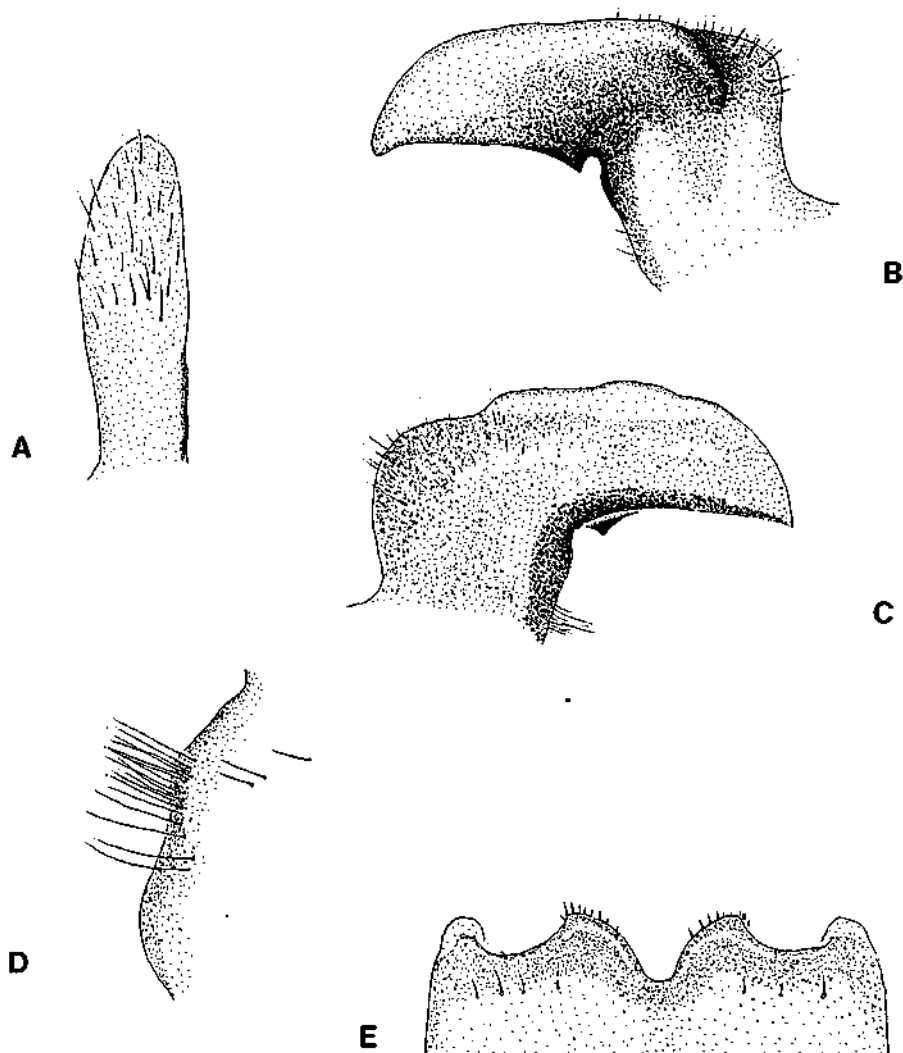


Fig. 1: *Tipula (Savtshenkia) tulipa* sp. n.; A, od outside; B, id outside; C, id inner side; D, brush of hairs on sternite 9 near base of od; E, posterior extension of tergite 9.

Biotope: *Tipula tulipa* sp.n. was collected only twice in both regions of Switzerland that are under a continental climate: Central Valais and Engadine. Rainfall is low in both localities (Vuisse: less than 80 cm; Val S-Charl: less than 100 cm at an altitude of 1580 m). The natural surrounding vegetation is mainly very dry *Pinus sylvestris* forest, on rocky ground well exposed to the sun. In Vuisse large vineyard and a gravelly riverbank covered by the bush *Hyppophaë rhamnoides* complete the biotope.

Etymology: anagram of *Tipula*, in honour of the tipulid workers THEOWALD VAN LEEUWEN and PIOTR OOSTERBROEK from Amsterdam.

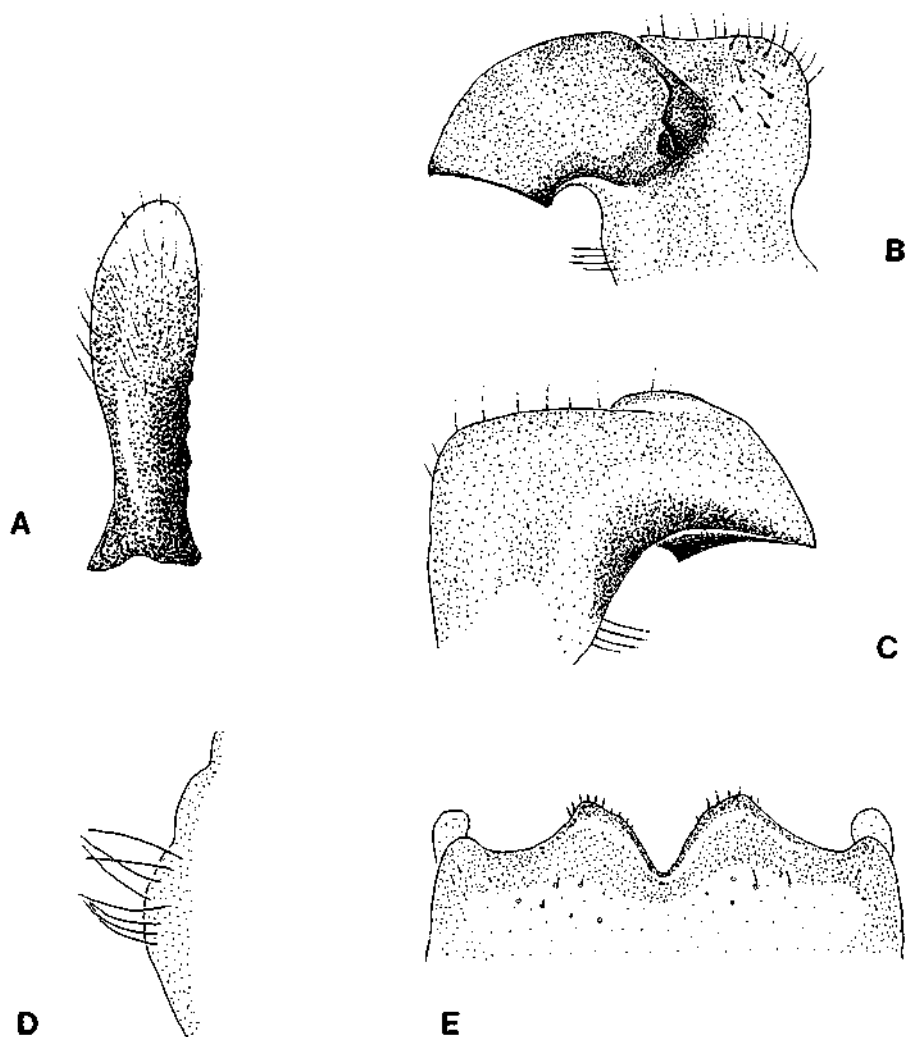


Fig. 2: *Tipula (Savtshenkia) gorziensis* STROBL; A, od outside; B, id outside; C, id inner side; D, brush of hairs on sternite 9 near base of od; E, posterior extension of tergite 9.

DISCUSSION

Tipula (*Savt.*) *tulipa* sp. n. is best placed in the *griseus* group of *Savtshenkia* which with *griseus* ZETT., *gorizensis* STROBL and *villeneuvei* STROBL now counts four taxa. However, the definition of the group should not mention the lack of a secondary tooth on the claws, as this character is present in *tulipa*.

To enable a comparison between the very similar species of the *griseus* group and help their recognition, the genitalia of ♂♂ have been reillustrated and main characters which are numbered, listed in short diagnosis.

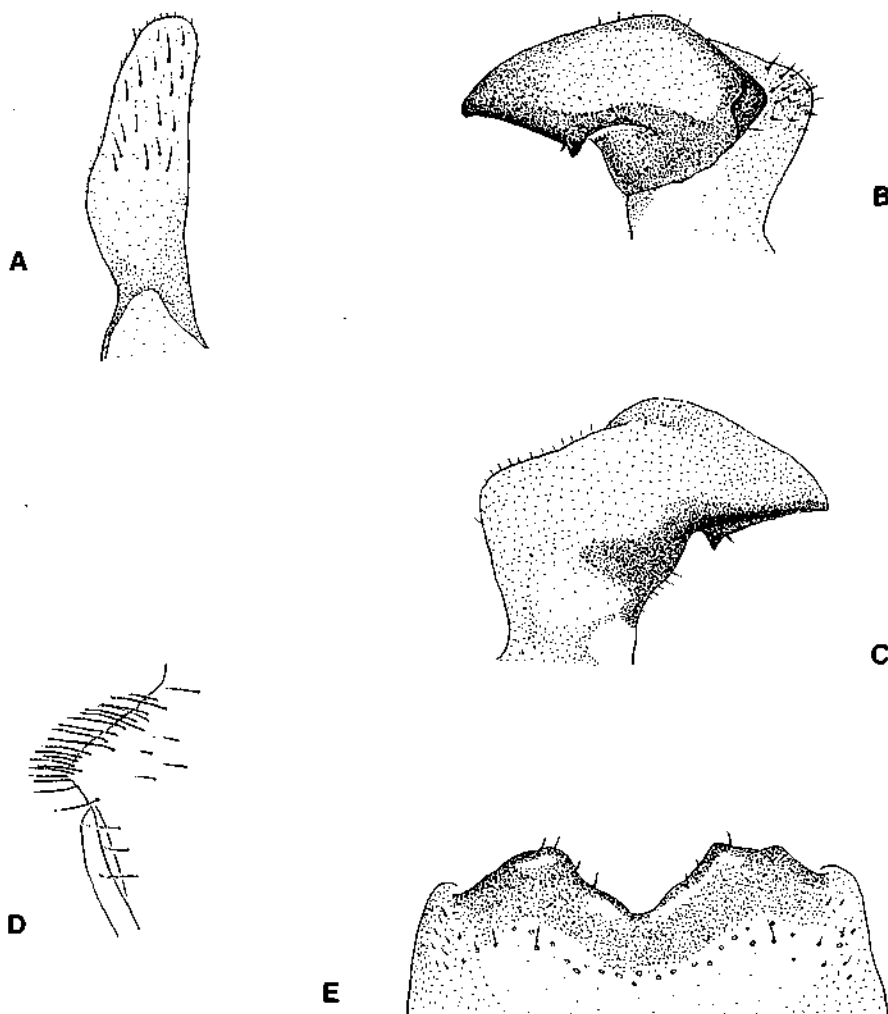


Fig. 3: *Tipula* (*Savtshenkia*) *villeneuvei* STROBL; A, od outside; B, id outside; C, id inner side; D, brush of hairs on sternite 9 near base of od; E, posterior extension of tergite 9.

Tipula (Savt.) tulipa sp. n.

Antennae: medium length (1) (4.5 mm, segment 3 = scape), scape light brown (2), flagellar segments cylindrical (3). **Eyes** separated below by 3 x width of scape (4). **Thorax:** medium praescutal stripes separated (5), fainter on front of praescutum (6), lateral stripes not lightened (7), some hairs on sternopleurites (8), wings spotted (9), femora yellow (10), a secondary tooth on claw (11). **Abdomen:** brown (12). **Genitalia** ♂ as in fig. 1 and 5a: a brush on sternite 9 near base of od (13), appendages of adminiculum distinct (14); ♀: unknown. **Ecology:** xerothermic habitat. **Distribution:** Alps, internal valleys.

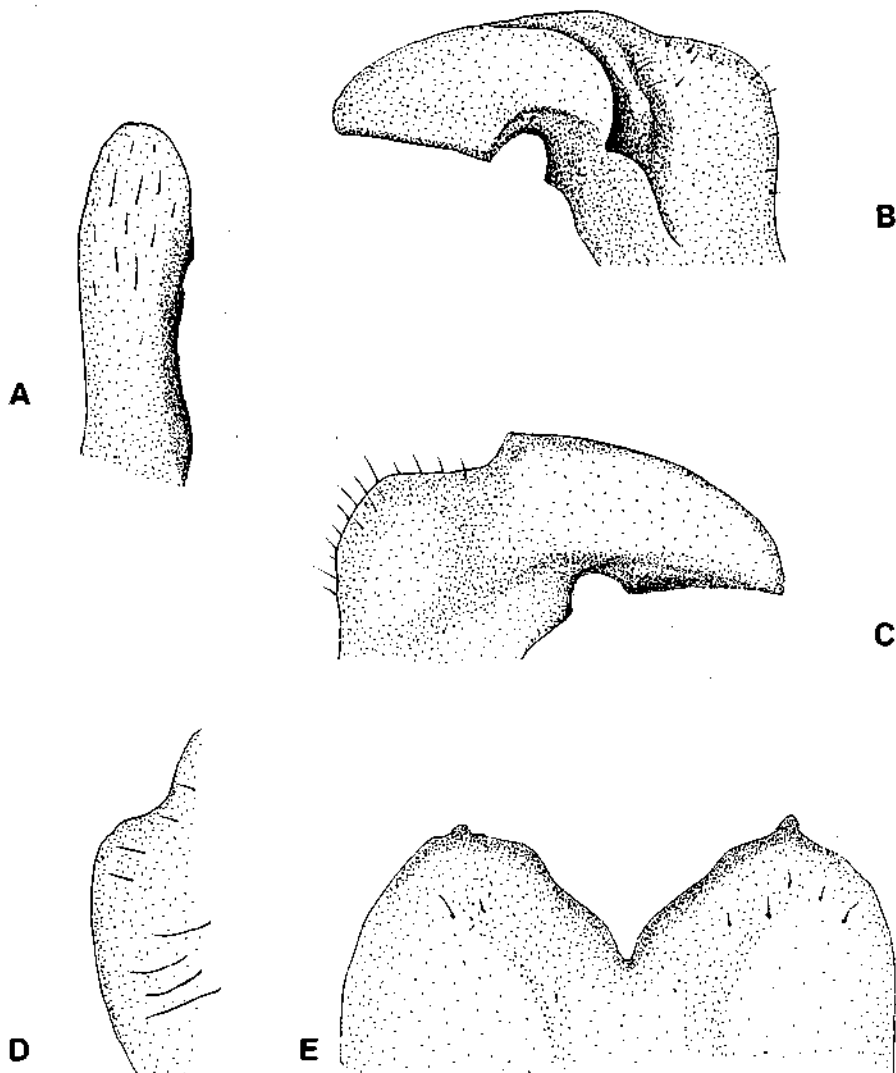


Fig. 4: *Tipula (Savt.) tulipa* sp. n.; A, od outside; B, id outside; C, id inner side; D, side view of sternite 9; E, posterior extension of tergite 9.

Tipula (Savt.) gorziensis STROBL

Antennae: short (1) (3 mm; segment 3 shorter than scape), scape black (2), flagellar segments cylindrical (3). **Eyes** separated below by 2.5 x width of scape (4). **Thorax:** medium praescutal stripes separated (5) and reaching front of praescutum (6), lateral stripes lightened in their middle (7), no hairs on sternopleurite (8), wings faintly spotted (9), femora brown (10), no secondary tooth on claw (11). **Abdomen:** grey (12). **Genitalia** ♂ as in fig. 2 and 5 c: a brush on sternite 9 near base of od (13), appendages of adminiculum distinct (14); ♀ hypovalvae of normal length (15), 9th sternum short (16). **Ecology:** alpine, wet, mossy habitat. **Distribution:** Alps, Carpathians.

Tipula (Savt.) villeneuvei STROBL

Identical to *gorziensis* for characters 1, 2, 3, 4, 5, 7, 11, 13, 14, 15, 16. Can be separated by: medium praescutal stripes fainter on front of praescutum (6), some hairs on sternopleurites (8), spotted wings (9), femora yellow (10), abdomen brown (12). **Genitalia** ♂ as in fig. 3 and 5 b. **Ecology:** xerothermic habitat. **Distribution:** Spain.

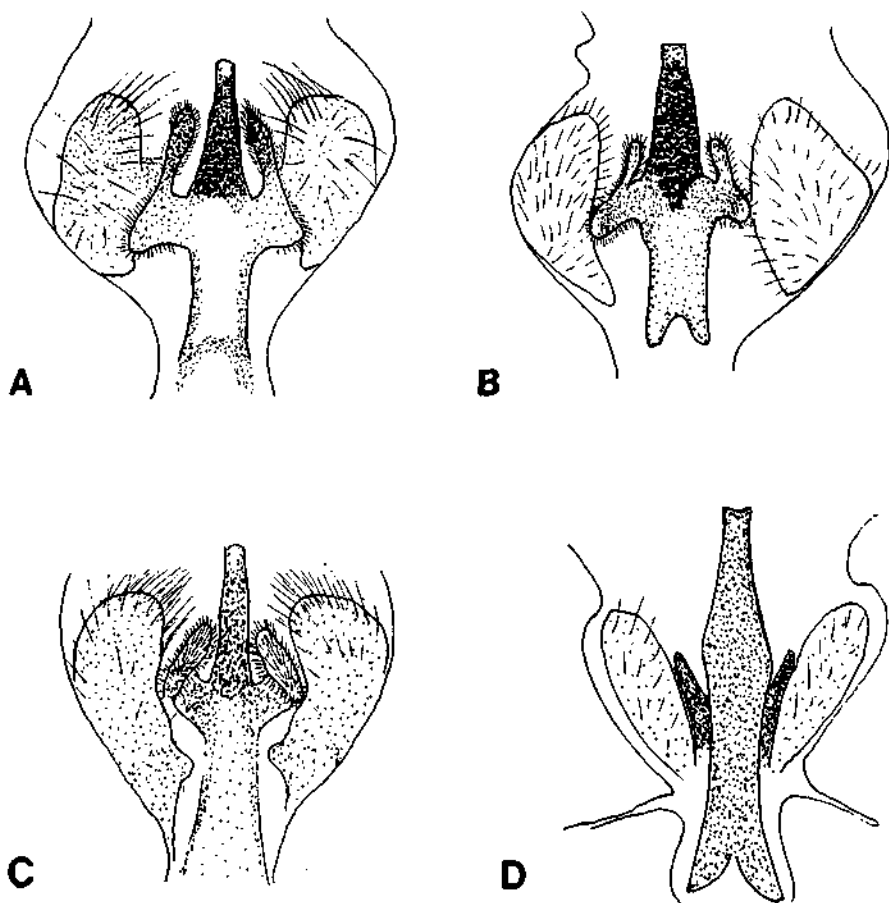


Fig. 5: Appendages of the adminiculum. A, *Tipula (S.) tulipa* sp. n.; B, *Tipula (S.) villeneuvei* STROBL; C, *Tipula (S.) gorziensis* STROBL; D, *Tipula (S.) grisescens* ZETT.

Tipula (Savt.) grisescens ZETT.

Antennae: long (1) (6.5 mm; segment 3 twice as long as scape), scape black (2), flagellar segments nodulous proximally (3). *Eyes* separated below by 4 x width of scape (4). *Thorax*: medium praescutal stripes mostly fused (5) and reaching front of praescutum (6), lateral praescutal stripes not lightened (7), some hairs on sternopleurites (8), wings faintly spotted (9), femora brown (10), no secondary tooth on claw (11). *Abdomen*: grey (12). *Genitalia* ♂ as in fig. 4 and 5 d: no brush on sternite 9 (13), appendages of adminiculum reduced (14); ♀ hypovalvae slightly shortened (15), 9th sternum long (16). *Ecology*: alpine and subalpine wet and mossy habitats. *Distribution*: eurasian.

When considering all characters listed above, it appears that *goriziensis* and *villeneuvei* are most similar, except for colour pattern and slight differences in structure of the genitalia. However, body colour could be related to the habitat conditions of the species: xerothermic for *villeneuvei*; wet and alpine for *goriziensis*.

T. (S.) villeneuvei and *T. (S.) tulipa* show similar colour patterns (habitats of both species are much alike), but can be easily separated by many external characters on antennae, eyes and claws. Finally *T. (S.) grisescens* can be separated from *villeneuvei* and *tulipa* by colour pattern as well as by most other characters listed; from *goriziensis*, which also is a grey mountain species, by size of eyes, antennae, extension of praescutal stripes and genitalia.

T. (S.) villeneuvei was considered a subspecies of *goriziensis* by THEOWALD (1978) on the base of similarity of the male hypopygium; later THEOWALD & OOSTERBROEK (1981) have placed it as a subspecies of *grisescens*, referring to the structure of the cerci and to zoogeographical considerations.

According to the characters listed in this study, the first view seems the most appropriate. However, both taxa show clear discriminating structures on the outer distylus (od) and on the appendages of the adminiculum, which justify giving *villeneuvei* species rank, and avoid stating yet any relationships between the species. To establish a correct phylogeny of the *grisescens* group and check its homogeneity, it will be necessary to study many more characters of the hypopygium and take in account also the species of the *subnodicornis* and of the *convexifrons* groups as defined by THEOWALD (1973).

RÉSUMÉ

Tipula (Savishenkia) tulipa sp. n., tipule nouvelle des vallées xérotiques des Alpes suisses (Diptera, Tipulidae). - *Tipula (Savishenkia) tulipa* sp. n. est décrite d'après deux mâles capturés en Engadine et au Valais, dans des régions soumises à un climat continental. *T. (S.) tulipa* est comparée aux espèces du groupe *grisescens* de SAVTSHENKIA. *T. (S.) villeneuvei* STROBL qui a été considérée comme sous-espèce de *T. (S.) goriziensis* STROBL par THEOWALD (1978), puis comme sous-espèce de *grisescens* ZETTERSTEDT par THEOWALD et OOSTERBROEK, 1981, est placée au rang d'espèce.

REFERENCES

- THEOWALD, BR. 1973. *Tipulidae (Westpalaearktische Arten)*. - *Fliegen pal. Reg.* 15: 321-404.
THEOWALD, BR. 1978. *Tipulidae (Westpalaearktische Arten)*. - *Fliegen pal. Reg.* 15: 405-436.
THEOWALD, BR. & OOSTERBROEK, P. 1981. *Zur Zoogeographie der Westpalaearktischen Tipuliden. II Die Tipuliden der Iberischen Halbinsel*. - *Beaufortia* 31: 31-50.

(reçu le 4 mai, 1983)

Tipula (*Savtshenkia*) *gimmerthali mattheyi* ssp. n. from the French Pyrenees

BR. THEOWALD¹ and C. DUFOUR²

¹ Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Plantage Middenlaan 64, Amsterdam

² Musée d'histoire naturelle, Pass. Max Meuron 10, CH-2000 Neuchâtel

Tipula (*Savtshenkia*) *gimmerthali mattheyi* ssp. n. is described for the first time after an unique specimen deposited in the Musée Zoologique de Lausanne. The female remains unknown.

The specimen which is described here was caught in October 1950 by M. F. SCHMID, and is deposited in the Musée Zoologique de Lausanne.

Tipula (*Savtshenkia*) *gimmerthali mattheyi* ssp. n. (fig. 1-5)

Material: holotypus ♂ from France (Haute Garonne), Hospice de France, 8.10.1950, F. SCHMID leg.

Description ♂: head grey with a fine median line; antennae dark, pedicel lightened, flagellar segments cylindrical; the antennae are shorter than in *g. gimmerthali* LACKSCHEWITZ; only the first flagellar segment is lengthened (1.15 as long as scape; 1.5 as long as flagellar segments 2-4). In *g. gimmerthali* the first flagellar segment is 1.0 to 1.25 as long as scape and 1.1 to 1.3 as long as flagellar segments 2-4; nasus distinct; eyes widely separated below (space four times as wide as scape). Thorax grey with four praescutal stripes, the middle ones nearly fused reach front of praescutum; wing length 13 mm; wing membrane hyaline with dark stigma only; legs brown; femora lightened proximally; tibial spines 1:2:2; claws without a secondary tooth.

Abdomen grey showing discriminating characters with *g. gimmerthali* and *g. pteromaculata* (THEOWALD *et al.*, 1982) in structure of hypopygium only: od less differentiated, without a basal projection, only slightly sclerotized on the basal part of hind margin. Hind margin of tergite 9 with two small projections each bearing only two small apical spines. Id as in the other subspecies but with only few hairs directed forward on base of anterior margin; sternite 8 undifferentiated; opening of sternite 9 as in *g. gimmerthali*.

Female: unknown (short winged ?)

Etymology: this subspecies is dedicated to Prof. WILLY MATTHEY from Neuchâtel who introduced the junior author to entomology and ecology.

Systematical remarks: except for the lack of a sclerotized appendage on base of od, *Tipula* (*Savt.*) *gimmerthali mattheyi* ssp. n. corresponds perfectly to the definition of the *gimmerthali* group of *Savtshenkia* as defined by THEOWALD, 1973. Other taxa belonging to this group include *T. (S.) pechlaneri* MANNHEIMS & THEOWALD known from the Alps and Iran; *T. (S.) g. gimmerthali* LACKSCHEWITZ which has a very wide distribution including northern Europe, the Alps and

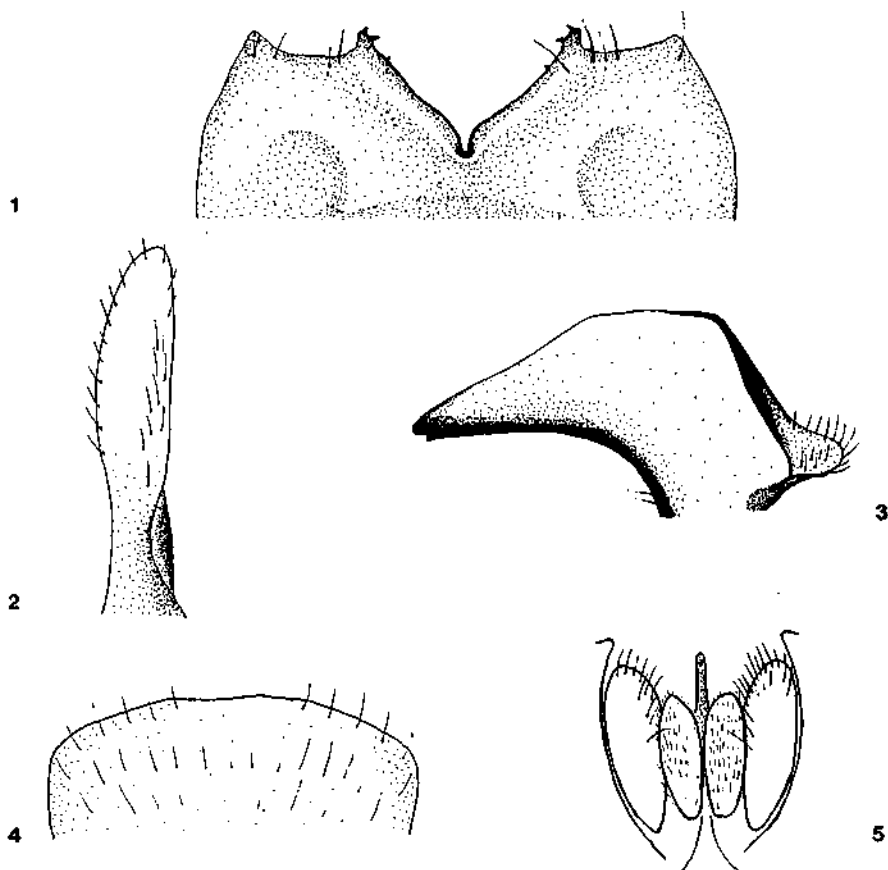


Fig. 1-5: *Tipula (Savishenkia) gimmerthali mattheyi* ssp. n., holotypus 1, tergite 9, dorsal view 2, left od outside 3, left id outside 4, sternite 8, ventral view 5, opening of sternite 9.

Caucasus, and was recently found by Prof. J. BRUNHES in the Massif Central. The nominal subspecies was recently shown to be replaced in Corsica by *T. (S.) gimmerthali pteromaculata* THEOWALD *et al.*, and now is in the Pyrenees by *T. (S.) g. mattheyi* ssp. n.

RÉSUMÉ

Tipula (Savishenkia) gimmerthali mattheyi ssp. n. des Pyrénées françaises, Haute-Garonne (Diptera, Tipulidae) - *Tipula (Savishenkia) gimmerthali mattheyi* ssp. n. est décrite pour la première fois sur la base d'un unique individu mâle déposé au Musée Zoologique de Lausanne. La femelle est inconnue.

REFERENCES

- THEOWALD, BR. 1973. *Tipulidae (Westpalaearktische Arten)*. - *Fliegen pal. Reg.* 15: 321-404.
THEOWALD, BR., DUFOUR, C. & OOSTERBROEK, P. 1982. *The zoogeography of the western Palearctic Tipulidae (Diptera). Part IV: the Tipulidae of Corsica and Sardinia with a note on Dolichozepe fuscipes* BERGROTH.

(reçu le 4 mai 1983)

Tipula (Vestiplex) carolae sp. n., a high alpine species of the *excisa* group (Diptera, Tipulidae)

C. DUFOUR

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

Tipula (Vestiplex) carolae sp. n. which belongs to the *excisa* group is described after a large material from high alpine habitats in Switzerland, Italy and Austria. The new species resembles most *Tipula (Vestiplex) montana* CURTIS from which it can be separated only uneasily by genitalia characters. Colour patterns and biometrical measurements of antennae and L. wing/L. abdomen ratio provide reliable means of discrimination.

Unlike *Tipula (V.) strobiliana* MANNHEIMS, mainly subalpine, or *Tipula (V.) excisa* SCHUMMEL and *Tipula (V.) montana* CURTIS which are most common in the lower alpine meadows, *Tipula (V.) carolae* sp. n. inhabits only steep slopes at high alpine level, where vegetation becomes discontinuous and much rock crops out.

In 1953, MANNHEIMS still considered *Tipula (Vestiplex) excisa* SCHUMMEL as a most variable but unique species. Since then, detailed studies based on large series of specimens have enabled to recognize 8 taxa belonging to 3 species (ERHAN & THEOWALD, 1961; THEOWALD & MANNHEIMS, 1962; THEOWALD, 1968):

Tipula (V.) e. excisa SCHUMMEL 1833: N. Eurasia, Alps, Balkans

Tipula (V.) e. carpathica ERHAN & THEOWALD 1961: Carpathians

Tipula (V.) montana montana CURTIS 1834: Alps, SW Balkans, Pyrenees, Great Britain

Tipula (V.) montana excisoides ALEXANDER 1833: Northern Palaearctic East of Jenissei; Kamtschatka

Tipula (V.) montana verbenae MANNHEIMS & THEOWALD 1959: Northern Palaearctic West of Jenissei

Tipula (V.) s. strobiliana MANNHEIMS 1966: Alps

Tipula (V.) s. hemiptera MANNHEIMS 1959: Carpathians

Tipula (V.) s. pyrenaei THEOWALD 1968: Pyrenees

During the many alpine excursions made necessary to prepare a Swiss Tipulidae fauna (the author's doctorate at the University of Neuchâtel) a clear vertical distribution of the alpine species listed above was noted. *Tipula (V.) s. strobiliana* MANNHEIMS is mainly restricted to the subalpine level and seldom occurs higher than the forest limit if the latter has not been lowered artificially by human activity or avalanche. *Tipula (V.) m. montana* CURTIS and *e. excisa* SCHUMMEL are typical alpine species, most abundant from tree limit up to the highest continuous meadows. At the higher alpine level, vegetation becomes patchy, bare rock becoming more frequent. In this inhospitable habitat, where the collector begins to abandon hope for a good discovery, a slightly smaller *montana* looking Tipulid was caught, the females of which normally winged were very discrete and only seen walking on the ground. The specimens looked slightly more reddish than *montana*, and collected in sufficient numbers and numerous localities, could

be recognized as belonging to a new species. *Tipula (Vestiplex) carolae* sp. n. is dedicated to my wife Carole for whom the study of Tipulidae might not always have been a great improvement of life.

Tipula (Vestiplex) carolae sp. n. fig. 1a, 2a

Type material: Holotype ♂: Furka, Blau Berg, 2500 m, (CH, Valais), Swiss coordinates 675/258, 4.8.1980, sweep-net, Dufour leg. Musée d'histoire naturelle de Neuchâtel (MHNN). Paratypes: 2♂, Albula (CH-GR), 7.7.1979, Dufour leg. (MHNN); 2♀, Arolla (CH-VS), 9.7.1979, Siegenthaler leg. Musée Zoologique de Lausanne (MZL), alcohol; 1♀, Bourg-St-Pierre, 2100 m (CH-VS), 25.7.1977, Dufour leg. (MHNN); 1♂ 1♀, Bretolet Col de (CH-VS), 5.7.1977, Dufour leg. (MHNN); 8♂, Chercrouit Col (Courmayeur, I.), 25.7.1962, (Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum) Amsterdam (ZMA)); 4♂, Chercrouit Col (Courmayeur, I.), 29.7.1962, (ZMA); 1♂, Duan Pass (CH-GR), 3.7.1950, Sutter leg. (ZMA); 1♂, Flüela, 2400 m (CH-GR), 21.8.1978, Dufour leg. (MHNN); 1♂, Flüela, 2500-2700 m (CH-GR), 21.8.1978, Dufour leg. (MHNN); 5♂, Furka, 2450 m (CH-VS), 4.8.1980, Dufour leg. (MHNN); 1♂, Furka (route de la) (CH-VS), 4.8.1980, Dufour leg. (MHNN); 3♂, Furka, Blau Berg, 2500 m (CH-VS), 16.8.1978, Dufour leg. (MHNN); 26♂ 9♀, Furka, Blau Berg, 2500 m (CH-VS), 4.8.1980, Dufour leg. (MHNN); 2♀, Gotthard Hospiz (CH-TI), 23.7.1953 (ZMA); 1♂, Grand-St-Bernard (CH-VS), 23.7.1948, Schmid (MZL); 1♂, Grand-St-Bernard (CH-VS), 5.9.1978, Dufour leg. (MHNN); 1♂, Grand-St-Bernard (CH-VS), 30.7.1980, Dufour leg. (MHNN); 2♀, Leuk, 2350 m (CH-VS), 4.8.1980, Ruedi leg. (MHNN); 3♂ 1♀, Leuk, 2400 m (CH-VS), 4.8.1980, Ruedi leg. (MHNN); 6♂, Nufenen, Pt. 2339 (CH-TI), 16.7.1979, Dufour leg. (MHNN); 13♂ 3♀, Nufenen, Pt. 2428 (CH-VS), 16.7.1979, Dufour leg. (MHNN); 4♂, Nufenen, Pt. 2428 (CH-VS), 29.7.1979, Ruedi leg. (MHNN); 1♂, Rechy val, 2100-2400 m (CH-VS), 25.9.1980, Dufour leg. (MHNN); 1♂, Rifelalp (CH-VS), 28.7.1980, Rezbanyai, Natur-Museum Luzern (NML); 3♂ 2♀, St Luc, Forcletta, 2600-2700 m (CH-VS), 3.8.1980, Dufour leg. (MHNN); 1♂, St Luc, Forcletta, 2876 m (CH-VS), 3.8.1980, Dufour leg. (MHNN); 4♂ 1♀, St Luc, Hotel Weiss-horn (CH-VS), 3.8.1980, Dufour leg. (MHNN); 9♂ 1♀, St Luc, Lac du Tounot (CH-VS), 3.8.1980, Dufour leg. (MHNN); 2♂, St Luc, Montagne de Tounot (CH-VS), 2.8.1980, Dufour leg. (MHNN); 1♂, Susten, 2300 m (CH-BE), 5.8.1980, Dufour leg. (MHNN); 1♀, Umbrail (I), 7.7.1968 (ZMA); 1♂, Umbrail (I), 19.8.1978, Dufour leg. (MHNN).

Other material: 1♂, Gemmi (CH-VS), 5.7.1887, Huguenin, Eidgenössische Technische Hochschule Zürich (ETHZ); 3♂, Zermatt, Schwarze (CH-VS), 9.8.1933, Keiser, Naturhistorisches Museum Basel (NHMB); 1♂, Zermatt, Stafelalp (CH-VS), 24.6.1959, Keiser (NHMB); 1♀, Zuoz (CH-GR), 17.7.1975, Sauter (ETHZ); 1♀, Zuoz (CH-GR), 17.7.1975, Sauter (ETHZ); 1♂, Hintersee, 1300 m (Austria), 11.8.1956, G. Verbene (ZMA); 1♂, Vent, Martin-Busch-Hütte, 2300-2500 m (Austria), 30.7.1967, Ötztal. ent. exp. Zool. Mus. (ZMA); 1♂, Vent, 1900-2550 m (Austria), 30.7.1967, idem (ZMA).

Description

Body length ♂: 12-14 mm, ♀: 17-20 mm. Wing length ♂: 13-17 mm; ♀: 13-16 mm. Male: head grey; nasus most variable, distinct or lacking; palpi and rostrum dark grey; 13 antennal segments; scape, pedicel and flagellum black; first

flagellar segment distinctly longer than flagellar segment 2 or 3; antennal segments 4–13 with basal nodes; eyes separated below by 3–4 times width of scape. Thorax grey, bearing four grey praescutal stripes limited by a brown margin; the central stripes are fused (not separated by lighter ground colour of thorax); lateral stripes limited on outer margin by a distinct brown line only on posterior half, merging in grey colour of thorax near front of praescutum; wings grey with numerous hyaline markings; neala (squama) without bristles; coxa grey, femora and tibiae darkened apically; tibial spurs 1, 2, 2. Abdomen orange-brown; tergite 1 grey; end of abdomen (segments 6–9) progressively darker with dark lateral stripes on tergites 2–5. Hypopygium: tergite 9 bearing 2 short rounded spines on either side of the dark largely sclerotized cupule-like shiny surface (Fig. 1a). The female is similar to male in general appearance; antennae not nodulous; wings shorter no reaching end of abdomen; abdomen brownish not distinctly darkened apically; cerci with rounded slightly serrate tip (Fig. 2a); hypovalvae rather narrow.

Distribution: Austrian, Swiss and Italian Alps.

Ecology: high alpine, mostly above 2300 m up to 2876 m.

Ethology: males fly actively and conspicuously while females which have only very slightly reduced wings and normal flight muscles, were mainly seen walking. However 2 ♀♀ were caught in a light trap indicating that they are not totally unable to fly.

DISCUSSION

Tipula (V.) carolae sp. n. males can be separated from *excisa* by totally black antennae and rounded lateral spines of tergite 9 (needlelike in *excisa*); females by slender base of hypovalvae which are like in *montana* (see THEOWALD & MANNHEIMS, 1962; Fig. 20); tips of cerci are somewhat serrate, though not as deeply as in

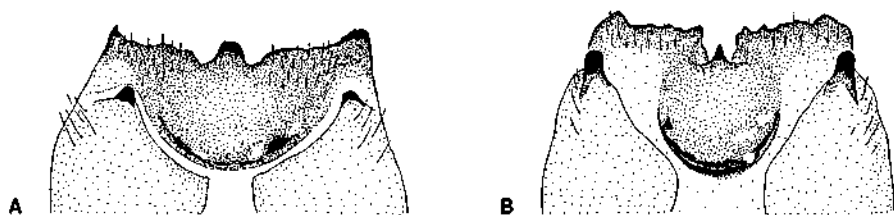


Fig. 1: Tergite 9 of ♂, dorsal view. A, *Tipula (V.) carolae* sp. n.; B, *Tipula (V.) montana* CURTIS.

excisa. The dark grey *T. (V.) strobiliana* will be separated easily by body colour pattern, only faintly spotted wings and very broad base of hypovalvae of ♀♀. *T. (V.) carolae* and *montana* being extremely similar, a secure determination will need using many characters in parallel:

1. *Genitalia*. Rounded sclerotized surface of tergite 9 of ♂ wide, extending near base of lateral spines and to hind margin of tergite in *carolae* (Fig. 1a); smaller and leaving an unsclerotized area near base of spines in *montana* (Fig. 1b). Tip of cerci slightly serrate in *carolae* ♀ (Fig. 2a); not serrate in *montana* (Fig. 2b).

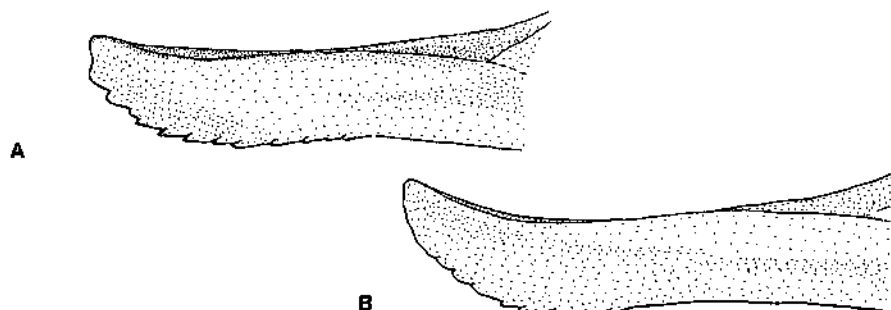


Fig. 2: Cerci of ♀, outside. A, *Tipula (V.) carolae* sp. n.; B, *Tipula (V.) montana* CURTIS.

2. *Colour pattern.* Antennae: scape, pedicel, flagellum all black in *carolae* ♂ and ♀; scape, pedicel yellow; first flagellar segment dark or lightened in *montana* ♂; segments 1-3 most variable in ♀ *montana*, but only very rarely all dark together. Thorax: medium praescutal stripes always fused in *carolae* sp. n., their outer margin merging into grey ground colour of thorax near front of praescutum. Medium praescutal stripes mostly separated by lighter ground colour of thorax (rarely fused) and with outer margin distinct in *montana*. Abdomen: general colour reddish brown; tergite 1 grey in *carolae*; yellowish brown including tergite 1 in *montana*.

3. *Biometrical measurements.* Table 1 provides measurements of length of antennal segments 3-5, wing and abdomen; secondly two discriminating ratios: $R\ 3/4 + 5$ = antennal segment 3/antennal segments 4 + 5. $R\ w/a$ = length of wing/length of abdomen.

♂♂ of *carolae* are best separated by antennal ratio: the observed $R\ 3/4 + 5$ is <0.57 in *montana*; >0.62 in *carolae*. Statistical calculation indicates that $R\ 3/4 + 5$ should also exceed 0.59 in less than 0.25% of *montana* specimens, whilst it should be inferior to 0.61 in less than 0.25% in *carolae*. Being a larger species than *carolae*, *montana* shows larger antennal segments 3-5, longer abdomen and larger wings. In spite of some overlap, table 1 will help finding observed discriminating measurements.

♀♀ again are best separated by antennal ratios of the first flagellar segments: observed $R\ 3/4 + 5$ is <0.82 in *montana*; >0.85 in *carolae*. Statistically $R\ 3/4 + 5$ should be inferior to 0.85 in less than 1.25% *carolae*, whilst it should exceed 0.82 in less than 1.25% *montana*.

Abdomen lengths are almost identical in both species, but wing lengths show only very little overlap. Finally the wing/abdomen ratios enable a good discrimination: ≤ 1.04 in *carolae*; ≥ 1.03 in *montana*. Furthermore $R\ w/a$ should statistically be with a 95% security higher than 1.05 in *montana* and lower than 1.05 in *carolae*.

The ecology of *T. (V.) carolae*, characterized by extremely cold and steep alpine habitat suggests that the species might have stood the glacial period inside the Alps. Furthermore *carolae* might not have been able to extend its range out of the alpine region during the ice times, as other boreo-alpine species probably did, the surrounding tundra building possibly for *carolae* an ecological barrier.

Table 1: Comparison of lengths of antennal segments 3-5 and wing/abdomen ratio in *Tipula (Vestiplex) carolae* sp. n. and *Tipula (Vestiplex) montana* CURTIS (mean and SD with range in paranthese; measurements in mm).

	<u>Tipula(V.)carolae</u> sp.n.	<u>Tipula(V.)montana</u> <u>Curtis</u>
	♂♂	♂♂
Antennal segments 3+4+5	1,54 ± 0,12 (1,2 - 1,85) N = 104	2,05 ± 0,18 (1,7 - 2,44) N = 43
Antennal segments 3/4+5	0,74 ± 0,05 (0,62 - 0,84) N = 104	0,50 ± 0,03 (0,45 - 0,57) N = 43
L. wing	14,8 ± 0,97 (13 - 17) N = 109	17,5 ± 1 (15,5 - 20) N = 43
L. abdomen	9 ± 0,85 (6 - 10,5) N = 107	10,7 ± 0,74 (9 - 12) N = 43
L.wing / L. abdomen	1,64 ± 0,13 (1,4 - 2,17) N = 107	1,64 ± 0,11 (1,4 - 1,8) N = 43
	♀♀	♀♀
Antennal segments 3+4+5	0,85 ± 0,05 (0,75 - 0,96) N = 25	0,89 ± 0,09 (0,77 - 1,05) N = 32
Antennal segments 3/4+5	0,97 ± 0,06 (0,85 - 1,06) N = 25	0,72 ± 0,05 (0,64 - 0,82) N = 32
L. wing	15 ± 0,83 (13 - 16) N = 26	17,9 ± 1,2 (15 - 21) N = 33
L. abdomen	15 ± 0,98 (12,5 - 17) N = 26	15,7 ± 1,13 (13 - 18) N = 33
L. wing / L. abdomen	1 ± 0,04 (0,87 - 1,04) N = 26	1,14 ± 0,07 (1,03 - 1,29) N = 33

RÉSUMÉ

Tipula (Vestiplex) carolae sp. n., espèce nouvelle du groupe *excisa* de l'étage alpin supérieur (Diptera, Tipulidae) - *Tipula (Vestiplex) carolae* sp. n., qui appartient au groupe *excisa*, est décrite de Suisse, d'Italie et d'Autriche où elle fréquente l'étage alpin supérieur. Elle ressemble le plus à *Tipula (Vestiplex) montana* CURTIS dont elle peut n'être que difficilement séparée par l'observation des genitalia; de manière certaine, au contraire, par des caractères de coloration et des mesures biométriques sur les antennes et les rapports aile/abdomen. Contrairement à *Tipula (V.) sibiriana* MANNHEIMS qui fré-

quente principalement l'étage subalpin, et *Tipula (V.) excisa* SCHUMMEL ou *T. (V.) montana* CURTIS de l'étage alpin inférieur, *T. (V.) carolae* sp. n. habite des pentes raides de l'étage alpin supérieur qui se caractérisent par une végétation discontinue mêlée d'affleurements rocheux.

REFERENCES

- ERHAN, E. & THEOWALD, BR. 1961. *Tipulidae of Roumania (Dipt., Nematocera)*. Ent. Ber. Amsterdam 21: 245-252.
- MANNHEIMS, B. & THEOWALD, BR. 1951-1980. *Tipulidae. A: West-palaearktischen Arten. Fliegen palaearkt. Reg. 15: 1-538.*
- THEOWALD, BR. & MANNHEIMS, B. 1962. *Die Arten der Tipula (Vestiplex) excisa-Gruppe in der Paläarktis (Diptera, Tipulidae)*. Bonn. zool. Beitr. 13: 360-402.
- THEOWALD, BR. 1968. *Die Tipula excisa-Gruppe in den Pyrenäen (Diptera)*. Beaufortia 15: 191-194.

(reçu le 16 octobre 1983)

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

CHRISTOPHE DUFOUR¹ & JACQUES BRUNHES²

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Distribution en Europe et en Suisse

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

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

Variabilité générale des longueurs alaires

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

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

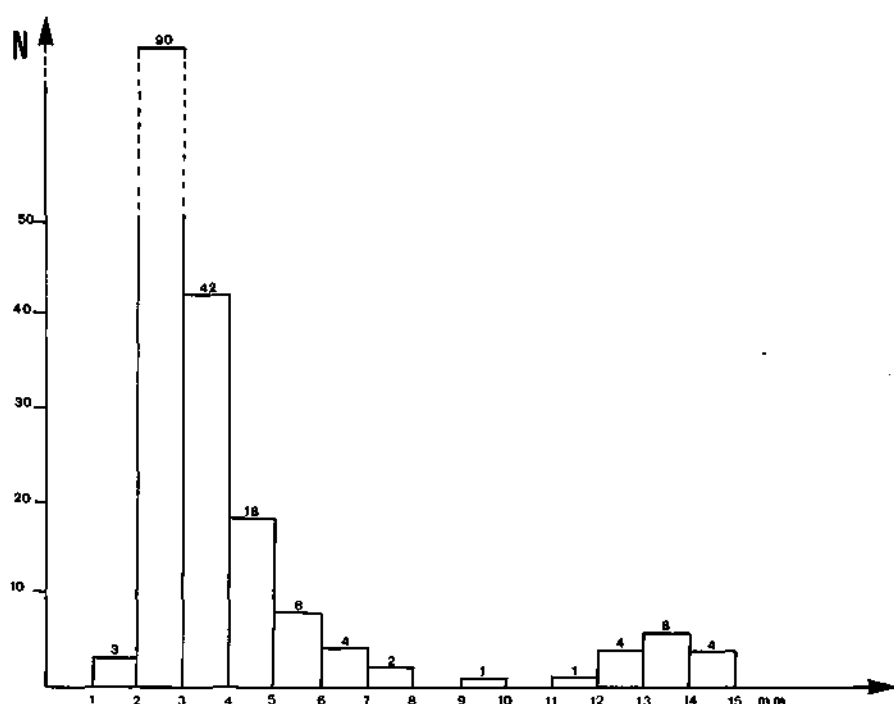


Fig. 1: Variabilité générale des longueurs alaires des ♀♀ de *Tipula (Savt.) gimmerthali* LACKSHEWITZ en Suisse et dans les régions voisines (Massif Central français, Haut-Adige).

Variabilité régionale et distribution des formes alaires

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

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

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

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

1. Sionplon Col VS	n=2	$\bar{x}=14$
2. Crane VS	n=2	$\bar{x}=13,75$
3. All'Acqua II	n=1	$\bar{x}=13$
4. A. Cruine II	n=4	$\bar{x}=12,9$
5. Er de Lens VS	n=6	$\bar{x}=12,66$
6. Senalech VS	n=1	$\bar{x}=9$
7. Moiry VS	n=11	$\bar{x}=5,64$
8. Merano I.	n=10	$\bar{x}=4,75$
9. St Rémy I.	n=2	$\bar{x}=4,75$
10. Techjerv GR	n=1	$\bar{x}=4,5$
11. Ste Maria GR	n=3	$\bar{x}=4,03$
12. Ovos Laret GR	n=2	$\bar{x}=3,55$
13. Col Montets F.	n=1	$\bar{x}=3,5$
14. Flum GR	n=44	$\bar{x}=3,3$
15. Sörenberg LU	n=5	$\bar{x}=3$
16. Col de la Croix VO	n=1	$\bar{x}=3$
17. Vallée de Joux VO	n=10	$\bar{x}=2,86$
18. Schwendl-Kaltbad OW	n=6	$\bar{x}=2,53$
19. Val d'Illier VS	n=1	$\bar{x}=2,5$
20. Sântla Pease Höhe AI	n=7	$\bar{x}=2,43$
21. St Imier BE	n=11	$\bar{x}=2,4$
22. Sântla Schwäga AI	n=46	$\bar{x}=2,35$
23. Meself Central F.	n=6	$\bar{x}=2,32$

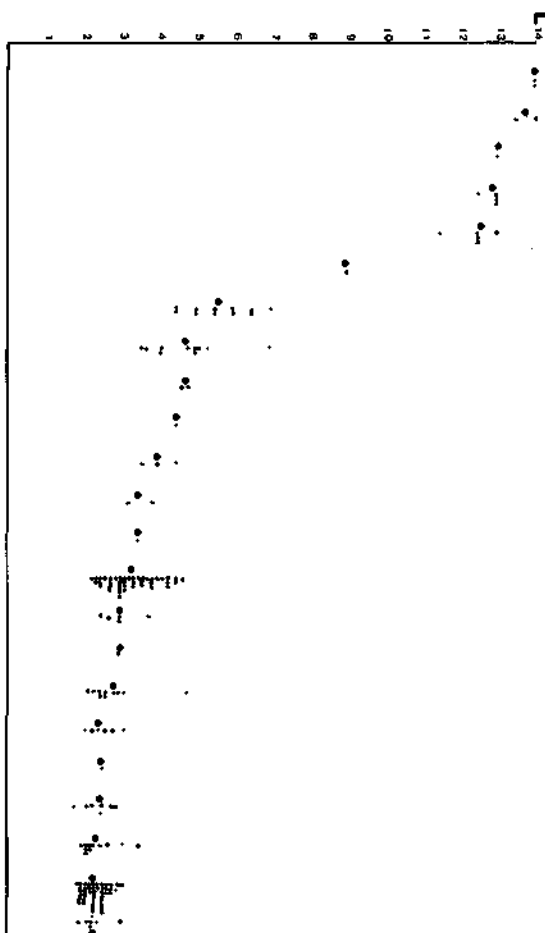


Fig. 2: Variabilité locale des longueurs alaires des ♀♀ de *Tipula (Savt.) gimmerthali* LACKSCHWITZ de 23 populations de Suisse et des régions voisines (Massif Central ?)

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

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

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

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

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

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

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

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

Origine de la variabilité alaire et statut taxonomique

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

Tipula (Sav.) gimmerthali Lackschewitz, 1925

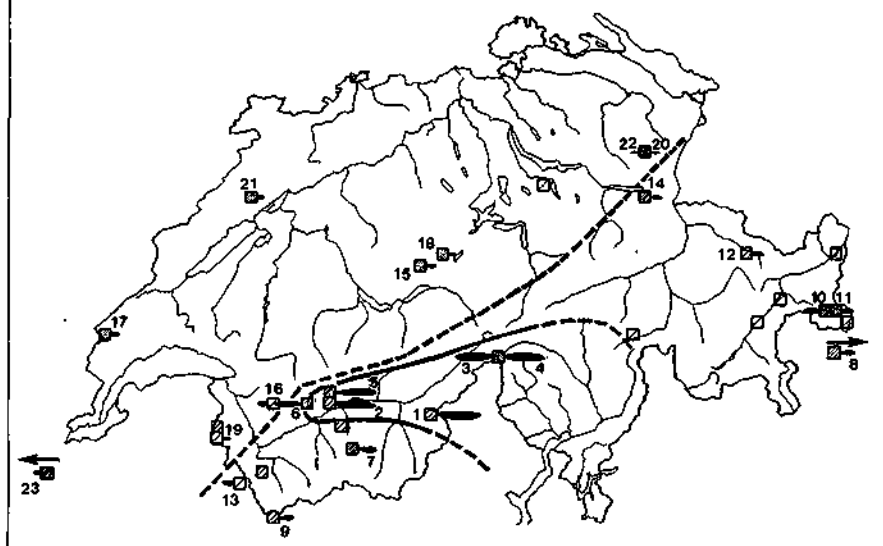


Fig. 3: Distribution de *Tipula (Savt.) gimmerthali* LACKSCHÉWITZ en Suisse laissant apparaître 3 zones distinctes.

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

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

3. Zone de transition; ailes intermédiaires (3 mm $< L$. < 9 mm)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Tipula (Platytipula) luteipennis agilis ssp. n.

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

- Paratypes: 1 ♀, Arcegno (CH-TI), 18.X.1980, tente «Malaise» lumineuse, C. Dufour leg., MHNN; 2 ♂, 10.-16.IX.1979, idem holotype; 44 ♂, 14 ♀, 17.-23.IX.1979, idem holotype; 31 ♂, 15 ♀ 27.IX.1979, idem holotype; 38 ♂, 19 ♀, idem holotype; 5 ♂, 12 ♀, 8.-14.X.1979, idem holotype; 3 ♂, 4 ♀, 15.-21.X.1979, idem holotype; 1 ♀, Vezia (CH-TI), 15.-21.X.1979, idem holotype; 1 ♂, F-Corse, St Pierre de Venaco, 9 km S Corte, 730 m, Quercus Castanea forest, light trap; C. Dufour, J. O. Henriksson, P. Oosterbroek leg., 14.-29.X.1981, MHNN; 2 ♂, Maiella, Campo di Giove (Aq.) 500 m, Lago Ticino, 28.VIII.1976, Osella leg., Coll. Mus. Civ. St. Nat. Verona; 1 ♂, Abruzzi, M. Sirente (Aq.), Rovere, 1350 m, I.IX.1976, idem.
- Autre matériel: 1 ♂, Gordevio (CH-TI), 11.-20.IX.1980, piège lumineux «type Changins», Rezbanyai leg., Natur-Museum Luzern; 1 ♂ idem, 21.-30.IX.1980, idem; 1 ♀, idem, 1.-10.X.1980; 4 ♂, Lago d'Origlio (CH-TI), 19.X.1979, filet fauchoir, C. Dufour leg., Musée zoologique Lausanne; 7 ♂, 11 ♀, Stabio (CH-TI), 20.X.1979, filet fauchoir, C. Dufour leg., Musée zoologique Lausanne.

Description du ♂ : Fig. 6

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

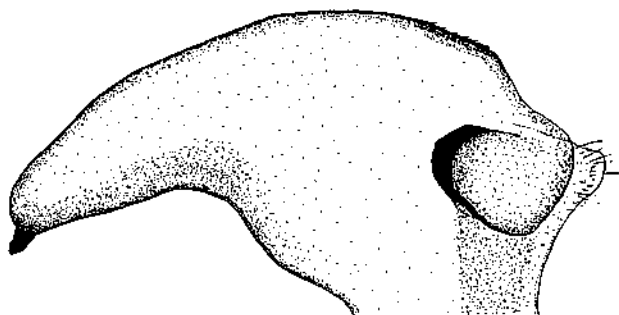


Fig. 6: Dististyle interne (id) de *Tipula (Platytipula) luteipennis agilis* ssp. n.

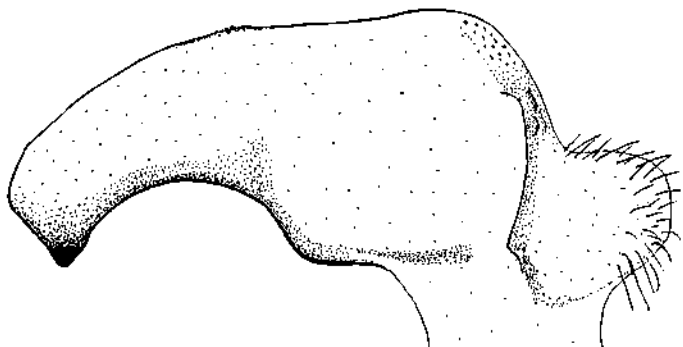


Fig. 7: Dististyle interne (id) de *Tipula (Platytipula) luteipennis luteipennis* MEIGEN

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

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

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

Distribution:

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

LES TIPULIDAE BRACHYPTÈRES DE LA RÉGION PALÉARCTIQUE OCCIDENTALE

Importance numérique et répartition des espèces

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

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

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

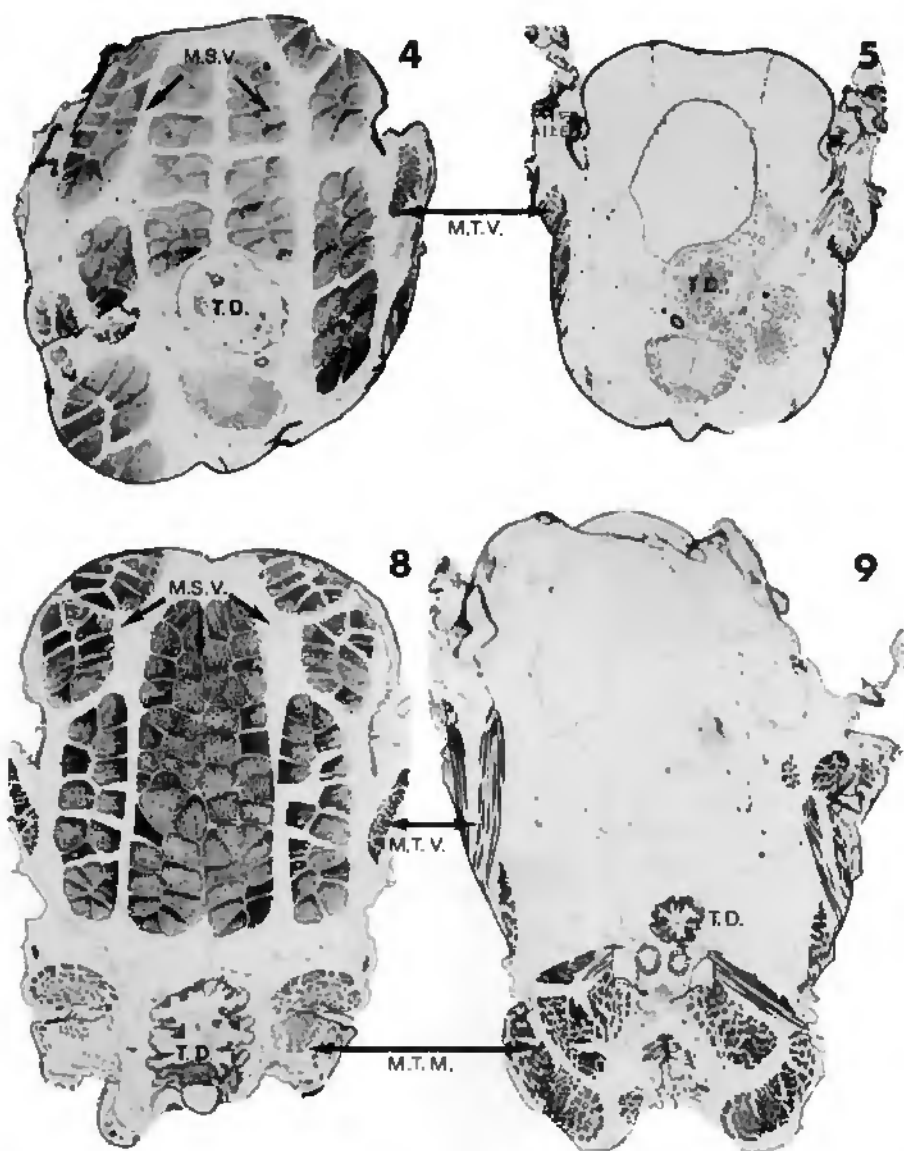


Fig. 4, 5, 8, 9: Coupes transversales du thorax de 2 espèces de Tipulides (M. T. V. = muscles tubulaires du vol; M. T. M. = muscles tubulaires de la marche; M. S. V. = muscles striés du vol; T. D. = tube digestif).

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

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

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

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

Tab. 2:

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

Prédispositions au brachyptérisme

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

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

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

Par contre, chez les ♂♂, la recherche active des ♀♀ implique le maintien de l'aptitude au vol.

Analyse comparative du brachyptérisme chez les Tipulidae

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

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

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

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

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

Pressions sélectives favorisant le brachyptérisme

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

A. Facteurs climatiques

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

* - Degré de brachyptérisme:

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

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

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

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

B. Oviposition profonde

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

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

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

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

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

Pressions sélectives favorisant le maintien des ailes

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

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

Adaptations secondaires, distributions, variabilité et ancienneté du brachyptérisme

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

RÉSUMÉ

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

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

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

BIBLIOGRAPHIE

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

(reçu le 5 octobre 1983)

BULLETIN
DE LA
SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE DE FRANCE

EXTRAIT

Les méthodes mises en œuvre par la Diptérologie helvétique

par Christophe DUFOUR, Willy GEIGER & Jean-Paul HAENNI (1)

HISTORIQUE.

« Sie wissen noch besser als ich, wie schlecht es bis dahin um die Geschichte der schweizerischen Insekten gestanden, und wie oft Sie mit mir gewünscht haben, bald, aufs wenigste nur ein Verzeichnis derselben, im Druck zu sehen ».

J.S. Wytmann 1775.

« Vous savez encore mieux que moi combien mauvaise est notre connaissance actuelle de l'histoire des Insectes de la Suisse, et combien souvent vous avez souhaité avec moi en voir bientôt paraître ne serait-ce qu'un répertoire ». Cette phrase d'une lettre ouverte de Wytmann [in] Keiser (1947) est rapportée par ce dernier auteur en introduction à son étude sur les Diptères du Parc national suisse. Keiser fit alors remarquer que si les mots de Wytmann avaient perdu de leur actualité pour la plupart des Ordres d'Insectes, ils s'appliquaient encore parfaitement aux Diptères. Aujourd'hui, plus de deux siècles après Wytmann, et 35 ans après Keiser, ce constat reste encore valable pour une bonne part des Diptères de notre pays : la liste des espèces suisses, souhaitée par Wytmann, reste encore à faire, et si une série de travaux récents ont permis d'étendre considérablement notre connaissance de quelques familles, de nombreuses autres demeurent insuffisamment connues, voire presque totalement inexplorées.

Le travail déjà cité de Keiser contient un historique détaillé des recherches diptérologiques en Suisse jusqu'en 1947. Nous tirons de cet ouvrage les faits marquants jusqu'à cette date, et nous y renvoyons le lecteur pour des informations plus complètes et pour les références des travaux cités pour cette période, qui, dans le but d'alléger la bibliographie, ne sont pas répétées ici.

Depuis Füsslin (1775), qui publia un premier répertoire de 102 espèces de notre pays, jusque vers la fin du siècle passé, une série de listes, le plus souvent régionales, parurent. La plupart se contentent d'énumérer des espèces et sont généralement dépourvues d'indications biologiques, écologiques ou faunistiques et s'attachent surtout, voire exclusivement, aux Orthorrhaphes, Aschizes et Calyptères. Les plus intéressantes sont celles de Heer & Blumer (1846) pour le canton de Glaris, de Am Stein (1857), de Killias (1862), de von Heyden (1868) et de Becker (1887, 1889) pour les Grisons et particulièrement l'Engadine, de Dietrich (1871, 1872) pour Zurich et (1871) le Valais, de Tournier (1889) pour Genève et de Wegelin (1892, 1896) pour les cantons de Saint-Gall et d'Appenzell.

Entre-temps, diverses tentatives avaient été faites en vue de la réalisation d'une faune de Suisse, idée lancée par Imhoff (1828). Bremi (1846, 1850) fut le premier à s'attaquer aux Diptères ; selon Meyer-Dür (1862) sa collection comprenait plus de 1 800 espèces indigènes déterminées. Ces efforts se concrétisèrent par la publication de la série des « *Fauna Insectorum Helvetiae* » dont 2 fascicules concer-

(1) Ce travail fait partie des thèses de doctorat des trois auteurs.

nant les Diptères parurent, sur les Tipulidae (Huguenin 1888) et les Stratiomyidae, Tabanidae, Bombyliidae et Asilidae (Schoch 1890). Ce dernier auteur avait également fourni (1889) une liste des Brachycères Orthorrhaphes. Malheureusement, l'entreprise s'arrêta là et la recherche diptérologique marqua le pas pendant près d'un demi-siècle dans notre pays.

Si nous en venons maintenant aux travaux modernes, force nous est de constater que bien peu de familles, à notre connaissance, ont fait ou font l'objet de recherches.

Parmi les Nématocères, ce sont les Limoniidae, traités par Deshusses (1935) dans la région genevoise et Bangerter (1939, 1943, 1946, 1948) dans la région bernoise puis par Geiger (1980, 1981 et 1982, faune de Suisse en préparation) et également Bourne (1981), (formes aptères du genre *Chionea*) ; les Tipulidae par Dufour (1980 a, b, 1981 a, b, faune de Suisse en préparation) ; les Psychodidae, objets d'une contribution de Sara (1957), les Phlebotominae du Tessin étant actuellement étudiés par Knechtli & Jenni ; les Bibionidae et les Scatopsidae par Haenni (1981 et 1982, faune de Suisse en préparation) ; les Thaumaleidae par Schmid (1951) et les Culicidae par Briegel (1973) et Raboud (1980) pour le Valais.

Pour les Brachycères Orthorrhaphes, la région du Parc national a été étudiée par Keiser (1947) alors que les Tabanidae ont été revus par Bouvier (1945) puis Leclercq (1966) et font l'objet de recherches d'Auroi (1978) dans le Nord-Ouest de la Suisse.

Parmi les Aschizes, les Syrphidae sont étudiés principalement par Goeldlin (1974) ainsi que par Aubert *et al.* (1976) particulièrement en Suisse romande, et par Dethier & Goeldlin (1981) au Parc national suisse.

Les Acalyptères paraissent particulièrement mal connus puisque, à notre connaissance, seuls les Drosophilidae ont fait l'objet de recherches approfondies de la part de Burla (1951) et de Bächli (1972-1975).

En ce qui concerne les Calyptères, nous pouvons mentionner les contributions de Ringdahl (1957) pour les Alpes et de Cuny (1978) sur les Muscidae et Calliphoridae du Jura oriental.

Parmi les Pupipares, les Nycteribiidae et les Streblidae ont été revus par Aellen (1955), et un catalogue est en préparation (Büttiker).

Enfin, la faune cavernicole a fait l'objet d'une contribution de Matile (1962).

Signalons cependant que cette liste ne prétend pas être exhaustive, en particulier du fait que de nombreuses données concernant notre pays se trouvent dispersées dans la littérature entomologique tant nationale qu'étrangère, mais qu'à ce jour elles n'ont jamais été rassemblées. Dans la plus récente tentative de faire le point sur la faune entomologique helvétique, Sauter (1974) se voit contraint de reprendre les chiffres avancés auparavant par J. de Beaumont (1947), à savoir environ 2 000 espèces de Diptères répertoriées sur les quelques 9 000 que cet auteur s'attend à voir trouver dans notre pays.

Les collections des Musées suisses sont généralement pauvres en Diptères, cependant des récoltes récentes massives qui attendent encore en bonne partie d'être travaillées devraient permettre de faire progresser considérablement nos connaissances faunistiques : parmi elles, nous pouvons citer celles de Keiser (Musée de Bâle) puis de Dethier au Parc national, d'Aubert (Musée de Lausanne) à Bretolet (Alpes valaisannes) et au Bois de Chênes (Vaud), de Rezbanyai (Musée

de Lucerne) en Suisse centrale, de Matthey (Université de Neuchâtel) dans les tourbières du Jura neuchâtelois, et enfin de Dufour & Geiger dans l'ensemble de notre pays (Musée de Neuchâtel).

INTRODUCTION.

L'étude faunistique à l'échelle d'un pays de groupes très étudiés, comme les Lépidoptères par exemple, peut se baser sur une bibliographie très abondante et sur les nombreuses données de chercheurs et d'amateurs avertis. Dans ce cas, une image assez précise peut être établie assez vite. Les Diptères sont par contre nettement moins étudiés : le matériel de musée peut fournir beaucoup d'indications, mais il ne donne pas une image complète du pays étudié. Il ne donne pratiquement aucun renseignement sur leur écologie. Nous avons donc cherché une méthode permettant d'avoir une image plus complète de la faune, du nombre d'espèces, de leur répartition et de leurs milieux préférentiels. Il s'agissait en outre de mettre au point une technique permettant d'obtenir tous ces résultats dans un délai relativement bref de 3-4 saisons. La méthode que nous exposons ici est donc une méthode de terrain, découlant de toutes les réflexions ci-dessus. Nous l'avons élaborée dans le cadre d'une recherche sur les Tipules et les Limoniides de Suisse, qui serviront d'exemple pour l'illustrer dans cet article.

INTRODUCTION AUX RÉGIONS CLIMATIQUES DE SUISSE.

La Suisse est un pays présentant pour l'entomologiste un grand intérêt, car il est extrêmement diversifié et se trouve à un carrefour faunistique : la Suisse est en effet ouverte au Sud-Ouest par la vallée du Rhône, au Nord par la vallée du Rhin et le plateau, à l'Est par la vallée de l'Inn, au Sud vers le bassin du Pô. Cette situation a été décrite avec enthousiasme par Christ en 1883 : « Située sur la limite de l'Europe centrale et de l'Europe méridionale, la Suisse est une contrée à part qui présente sur un très petit espace les contrastes les plus saisissants et en même temps les beautés les plus harmonieuses. On chercherait en vain ailleurs, sur un territoire aussi restreint, une pareille abondance de phénomènes de tout genre. A l'exception de la mer et des steppes, toutes les formes de paysage possibles ont leur place dans le court segment de la chaîne alpine qui s'étend du Mont-Blanc au massif de l'Ortler. La nature montagnaise y déploie toute sa richesse et toute sa majesté et l'on y trouve le soleil ardent des régions du Sud-Ouest aussi bien que la nature plus froide et plus sévère des contrées du Nord. Des vallées traversent la montagne dans toutes les directions. Dans les plus larges, la végétation des régions chaudes et basses monte jusqu'à proximité immédiate des glaciers ; dans d'autres, il règne toute la fraîcheur délicieuse des hautes vallées alpines. Au pied des chaînes secondaires s'étend un plateau élevé et couvert de collines, véritable parc aux aspects les plus riants et les plus variés, et plus favorisé qu'aucune autre partie des immenses plaines qui bordent les deux versants de la chaîne. Au pied des Alpes s'étalent des lacs qui donnent au paysage un caractère à la fois riant et sublime. Au versant Sud de la chaîne, cette zone des lacs apparaît plus belle encore, car ici les pentes des grands sommets descendent en lignes plus harmonieuses jusqu'à ces magnifiques bassins aux bords desquels la nature du Midi s'étale dans toute son exubérance, surpassant même à bien des égards celle de l'Italie proprement dite ».

Les différentes régions climatiques et géographiques de Suisse sont caractérisées dans le tableau 1.

TABLEAU 1. — Régions climatiques de Suisse et éléments floristiques.

	T. moyenne janvier	T. moyenne juillet	Précipitations annuelles	Climat	Eléments floristiques dominants
Plateau	0 à 2°	15 - 18°	100 - 120 mm	Europe centrale	Europe centrale
Jura	-5 à -8°	10 - 15°	160 - 240 mm	montagnard + influence atlantique	Europe centrale + atlantique
Pied du Jura	> 0°	18 - 21°	100 - 120 mm	subméditerranéen	subméditerranéen
Préalpes	-5 à -2°	10 - 15°	120 - 160 mm	haute montagne	alpin, boréal, arctique
Alpes	< -10°	0 - 5°	200 - 240 mm	haute montagne	alpin, boréal, arctique
Vallées internes	-5 à 0°	15 - 18°	60 - 80 mm	continental	subméditerranéen, pontique
Tessin (plaine)	-2 à 0°	18 - 21°	200 - 240 mm	insubrien	insubrien, subméditerranéen

CHOIX DES BIOTOPES.

Afin de faire une étude exhaustive, il était nécessaire de récolter dans tous les types de milieux, et ceci dans chaque région climatique. Comme les conditions locales peuvent être très variables, il fallait établir un réseau d'échantillons relativement dense. Plusieurs précautions ont été prises afin de choisir les points les plus représentatifs de chaque secteur.

Nous sommes partis de l'hypothèse que les milieux banalisés (agroécosystèmes, forêts de résineux artificielles) et les milieux très répandus (hêtraies de l'étage montagnard du Jura) ont une faune qui se retrouve aussi en marge des milieux extrêmes (prairies et forêts sèches, tourbières, forêts marécageuses, etc.) qui en plus contiennent une faune spécialisée. Plusieurs récoltes-témoin nous ont confirmé cette hypothèse. Nous avons donc pu concentrer nos efforts dans les secteurs ayant le plus de milieux intéressants, essentiellement dans le Jura, les Alpes, les Préalpes, le Tessin et les vallées sèches.

Quatre méthodes de recherche des milieux intéressants ont été appliquées :

a) Cartes 25.000 et 50.000 du service topographique fédéral. Ces cartes, très précises et constamment mises à jour, permettent de se faire une bonne idée de la morphologie d'une région. Les milieux humides sont particulièrement aisés à repérer.

b) Expérience des connaisseurs des différentes régions. Un long travail de relations nous a permis de contacter plusieurs personnes connaissant bien une ou plusieurs régions. Leur avis a été extrêmement précieux et nous a évité une perte de temps considérable.

c) Excursions préliminaires de sondage. Un certain nombre d'excursions en début de saison nous a permis de prendre contact avec les différents secteurs.

d) Les données bibliographiques et les localités indiquées dans le matériel des musées nous ont aussi été utiles pour cet aspect de la recherche.

MOYENS D'INVESTIGATION.

Tente « Malaise » lumineuse.

L'essentiel des captures de Tipulidae et de Limoniidae a été réalisé au moyen de la tente « Malaise » lumineuse (Dufour 1980 a). Ce piège combine l'effet d'interception de la tente « Malaise » et l'effet attractif des pièges lumineux. De nuit la structure particulière du piège (fig. 1) et le collecteur accessible seulement par

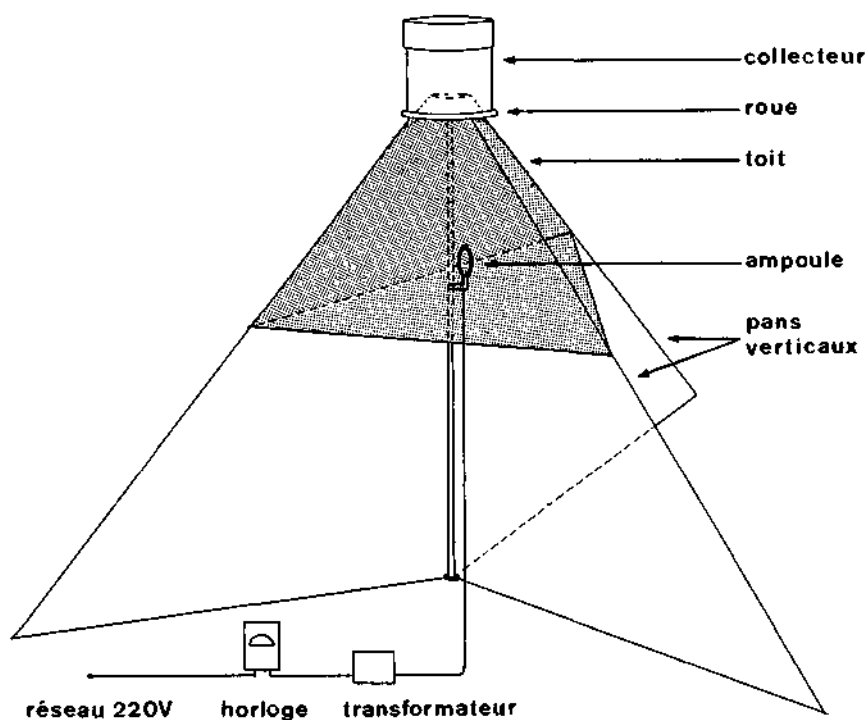


Fig. 1, dessin schématique de la tente "Malaise" lumineuse.

un vol vertical favorisent la pénétration des Diptères Nématocères et limite le nombre des Papillons. De jour, le fonctionnement est voisin de celui de la tente « Malaise » classique, caractérisée par la capture d'un nombre très élevé de Brachycères, en plus des Nématocères. Arrivés dans le collecteur contenant de l'alcool 70 %, les Insectes se noient rapidement et restent ainsi dans un bon état de conservation.

L'utilisation de la tente « Malaise » lumineuse comporte un certain nombre d'avantages et d'inconvénients. Lors d'excursions, l'encombrement assez important lié au piège (générateur, câble électrique, alcool de réserve) nécessite un véhicule. Par contre, c'est pour une installation durable (d'une semaine à une saison entière) que ce piège est le plus utile. En effet, une fois placé, son entretien est minime.

La résistance aux intempéries est bonne et le collecteur ne doit être vidé qu'une ou deux fois par semaine, l'alcool conservant le matériel récolté. Enfin, l'éclairage est commandé par une minuterie qui allume et éteint la lampe automatiquement.

L'identification du matériel en alcool est défavorable pour certains groupes systématiques (Lépidoptères) ou pour l'utilisation de certains caractères de coloration ou de pruinosité fréquemment mentionnés dans les tables de détermination. Par contre, le matériel restant souple, l'observation des genitalia est grandement facilitée.

La consommation d'alcool est assez élevée (40-50 l pour une saison entière), mais peut être considérablement réduite si le piège est placé à l'ombre. Enfin, la grande efficacité du piège est généralement favorable, mais peut entraîner des prises si abondantes qu'elles nécessitent un important travail de tri.

La chasse à vue.

Pour la capture des Tipulidae et des Limoniidae, c'est un filet fauchoir de 50 cm de diamètre avec une poche résistante en voile de Térylène (6,5 mailles/cm) et un anneau en acier très solide, qui s'est montré le plus utile.

En effet, un tel filet permet de frapper fortement la végétation herbacée et les buissons, pour saisir les espèces les plus rapides.

La chasse à vue a été effectuée à raison d'une demi-heure à 1 heure par localité, et fut la seule méthode utilisée dans les milieux escarpés ou difficiles d'accès (marais, haute montagne).

Méthodes additionnelles.

Des tentes « Malaise » habituelles (Townes 1972) installées dans des écosystèmes spécialisés lors de recherches locales ont fourni un matériel d'appoint fort intéressant : mentionnons les captures de W. Matthey, à la tourbière jurassienne du Cachot (Haenni & Matthey, en préparation) et celles de Dethier dans les pelouses alpines sur sol calcaire du Parc national suisse à 2 500 m d'altitude (pour les Syrphidae voir Dethier & Goeldlin 1981).

Le piège lumineux « type Changins » (Baggiolini & Stahl 1965) utilisé par les Lépidoptéristes (J. Aubert, Musée zoologique de Lausanne ; M. Hächler, Station fédérale de recherche agronomique de Changins ; L. Rezbanyai, Naturmuseum Luzern) ou par Cl. Siegenthaler (Lausanne) pour la capture des Trichoptères, a fourni un matériel fort intéressant. Destiné principalement à la capture des Lépidoptères nocturnes, le piège « type Changins » récolte un nombre important de Diptères (Nématocères surtout) dont la préparation à sec est rebutante pour le non-diptériste qui n'en conserve généralement qu'une infime partie. Pour éviter ce gaspillage, nous avons suggéré à ces chercheurs de mettre en alcool ce matériel restant, dont l'étiquetage ne sera effectué qu'au fur et à mesure de son exploitation par les divers spécialistes. Si le matériel est frais, il peut être sans autre préparation plongé dans l'alcool ; s'il est déjà sec, il faut par contre le réhumidifier préalablement afin d'éviter qu'il ne reste cassant.

D'autres pièges, tels le « Barber » ou les assiettes colorées (récoltes de Dethier, ou de Delarze dans les steppes valaisannes), ont fourni un petit matériel complémentaire intéressant, mais dont l'état de conservation était parfois peu satisfaisant.

PÉRIODES D'INVESTIGATION.

Le temps disponible pour mener à bien notre étude (3-4 saisons) nous a imposé la recherche d'une efficacité maximale. Le calendrier de nos campagnes se présente ainsi :

- 1978. Suisse romande.
- 1979. Tessin et Suisse romande.
- 1980. Suisse alémanique et Suisse romande.
- 1981. Toute la Suisse, cas particuliers.

L'intérêt des pièges fixes (tente « Malaise » lumineuse) est de donner une image aussi complète que possible de la faune d'un milieu. Il s'agit donc de les placer tôt au début de la saison et de les enlever le plus tard possible. En moyenne, ils ont fonctionné de fin avril/début mai jusqu'à mi-fin octobre. En 1979, nous avions 4 pièges au Tessin et 3 en Suisse romande ; en 1980, 5 pièges en Suisse alémanique, 2 en Suisse romande.

Le bon fonctionnement des pièges fixes dépend de la mise au point de certains paramètres :

— choix d'un milieu intéressant, à proximité d'une prise de courant électrique ; la situation idéale est une maison isolée dont le propriétaire accepte de se charger de la surveillance et de l'entretien du piège pour une modeste rétribution ;

— préparation soignée de tout le matériel nécessaire, afin de réduire le travail du préposé au piège.

Les campagnes complémentaires de capture (fauchage le jour, piégeage lumineux la nuit) nous ont permis d'obtenir un matériel qualitativement intéressant quoique non exhaustif.

Les meilleures stations ont été visitées plusieurs fois pendant l'année, au printemps, en été et en automne. Une campagne complémentaire durait en moyenne 5 jours ; leur fréquence était d'au moins une par mois pour chaque région faunistique.

TRAITEMENT DU MATÉRIEL.

Tri.

Le matériel récolté au filet-fauchoir est directement déterminable. Par contre, celui provenant des pièges lumineux nécessite un tri considérable.

On sépare d'abord les Ordres ou les groupes de familles. C'est à ce stade que les Tipules sont sorties. Les Limoniides, nettement plus petits, sont laissés avec les autres Nématocères. Ce n'est qu'après un deuxième tri plus fin qu'ils sont prêts pour la détermination. Comme la récolte peut être abondante (plusieurs milliers de Limoniides par semaine), nous avons choisi de ne trier que les mâles, beaucoup de femelles en alcool étant d'ailleurs indéterminables.

Le reste du matériel récolté constitue une réserve de renseignements précieux sur la faune suisse des Insectes attirés par la lumière. Il est donc soigneusement étiqueté et entreposé au Musée de Neuchâtel.

Détermination et traitement bibliographique.

Les Tipulidae sont mieux étudiés que les Limoniidae, et il existe des clés complètes pour la faune paléarctique ouest. Pour les Limoniidae les renseignements sont par contre très dispersés. Nous avons donc été amenés à une étude bibliographique de la famille pour la zone paléarctique ouest, portant sur environ 800 publications de 1900 à 1980, qui ont été exploitées de la façon suivante: chaque espèce mentionnée a été fichée avec les renseignements fournis par l'auteur (synonymie, publication où l'espèce a été citée, écologie larvaire, description de la larve, écologie de l'adulte, distribution) (fig. 2).

Espèce: *Limonia flavipes* (Fabricius, 1781)

Terra typica:

Synonymie: *L. vaillantii* Thomas, 1968 Ann.Limnol. 4 (2): 226 Fig 1-7, aile, hypopygium

N^{os} publications où l'esp. est citée: 235, 238, 472

Ecologie larvaire: humicole, saprophage (613), semi-aquatique (667), woodland mud (473), humus soil (442), Quellregion in Schlamm (612), krenophil, aquatisch (112), la larve n'est pas fongicole: (685), soil (106)

Description de la larve:

Ecologie de l'adulte: haies, ravins humides (614), old forest (413), Waldränder (439), photophilous (444)

Distribution: A AL B BG CH CS CY D DDR DK E ELR F GB GR H I IS L M N
NL P R S SE TR YU PL NET CET SET TC KZ SMA WS ES FE ASIA
NORTH AFRICA AZORES MADEIRA CANARY IS;

Fig. 2, fiche utilisée pour le traitement de la bibliographie.

Ordinateur.

L'utilisation de l'ordinateur pour l'exploitation des données s'est imposée en raison des divers avantages qu'elle offrait: la possibilité d'analyser des données très nombreuses (plus de 8 000 occurrences pour les Tipulidae, plus de 5 000 pour les Limoniidae), l'économie d'un important travail de secrétariat pour l'édition d'un catalogue, l'exploitation multiple et optimale d'une donnée introduite une seule fois, et la grande fiabilité des résultats basés sur des nombres importants. Pratiquement, ce sont 4 fichiers (tab. II) distincts qui ont été créés, le travail de l'ordinateur consistant à les lier et à sélectionner l'information.

Un tel système permet d'obtenir rapidement une multitude d'informations allant du catalogue des captures pour une région, ou une localité, à la liste des espèces présentes dans une région climatique, géographique, faunistique, ou des totaux d'individus capturés selon certains critères (par type de piège, par un certain collectionneur, etc.). Les combinaisons possibles sont trop nombreuses pour être détaillées ici.

TABLEAU II. — Tableau analytique des quatre fichiers mis en relation par l'ordinateur pour l'exploitation des données faunistiques.

Fichier des lieux	Fichier des captures	Fichier des espèces	Fichier des legs
code du lieu	numéro d'occurrence	numéro de l'espèce	numéro du legs
pays	numéro d'espèce	nom de l'espèce	nom du legs
canton	nombre de ♂♂		
nom de la localité	nombre de ♀♀		
coordonnées	jour		
altitude	mois		
niveau thermique	année		
précipitations	écart (date imprécise)		
foehn	code du lieu		
région faunistique	piège		
éclage de végétation	legs		
	collection		

RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES.

Limoniidae/Limoniinae.

152 espèces sont connues pour l'Europe ; 74 ont été retrouvées en Suisse (dont 2 nouvelles). Le nombre des espèces signalées avant notre étude est de 42 ; toutes ont été retrouvées. Pour savoir si beaucoup d'espèces potentielles en Suisse manquent encore, il faudra attendre la fin du traitement de la bibliographie.

Tipulidae.

L'analyse des captures de Tipulidae, plus avancée, fournit un test des méthodes exposées précédemment.

Le tableau III compare l'importance du matériel présent dans les principales collections avant notre nouvelle campagne de capture, à l'ensemble du matériel étudié. Les nombres d'espèces et d'individus présents dans chaque collection sont précisés, de même que ceux obtenus pour la combinaison de ces collections.

Il ressort du tableau III que toutes les collections sont plus ou moins incomplètes ; la plus riche, celle du Musée de Zurich, ne possédant que 64 % des espèces de la faune suisse. Par contre, combinées, les collections anciennes auraient permis de découvrir 124 espèces (84 % de la faune). L'importance quantitative de ces collections est nettement plus faible, leur totalité représentant moins de 10 % du total des individus capturés.

TABLEAU III. — Tipulidae présents dans les principales collections avant la nouvelle campagne de capture, comparés au total des Tipulidae étudiés.

Collection	Amsterdam	Bâle	Berne	Genève	Lausanne	Neuchâtel (Matthey)	Zürich (ETH)	Total combiné	Total
N. espèces	40	82	37	41	73	28	95	124	148
N. individus	864	569	123	161	482	115	913	3227	33042

La comparaison du nombre des espèces prises avant et dès 1977 (tab. IV) démontre que si la nouvelle campagne de capture s'est montrée nettement plus efficace que la première, elle n'aurait à elle seule fourni que 95 % des espèces con-

nues à ce jour. Pour connaître la diversité d'une faune, il est donc essentiel de ne négliger ni les révisions de collections anciennes, ni la mise sur pied de nouvelles récoltes.

TABLEAU IV. — Comparaison du nombre des espèces prises avant et dès 1977.

	avant 1977	dès 1977	total
N. espèces capturées	124 (84 %)	141 (95 %)	148
N. espèces non capturées	24 (16 %)	7 (5 %)	—

D'autre part, d'un point de vue quantitatif, ce sont bien les nouvelles captures qui s'avèrent les plus précieuses : leur nombre, 10 fois plus élevé que celui des anciennes, et leur précision plus grande permettent de déterminer divers paramètres de l'écologie des espèces : distribution, phénologie, habitat préférentiel, etc.

La comparaison des captures par les 4 pièges principaux (filet fauchoir + piège non spécifié, tente « Malaise » de Townes, tente « Malaise » lumineuse et piège lumineux « type Changins ») doit être appréciée avec prudence en raison de l'effort de capture inégal avec ces diverses techniques (tab. V). Il ressort cependant nettement que la chasse à vue au moyen du filet fauchoir assure la meilleure diversité, malgré des captures peu abondantes. Ceci s'explique, premièrement par la sélection opérée par le collectionneur sur le terrain déjà, et, d'autre part, par la diversité des milieux atteignables avec ce piège peu encombrant. Les espèces capturées uniquement au moyen du filet fauchoir (ou au moyen d'un piège non spécifié, mais probablement le fauchoir) suffisent à prouver la valeur des excursions sur le terrain.

Malgré le faible nombre des localités où ils ont été placés, les pièges lumineux « type Changins » et tente « Malaise » lumineuse, ont permis de capturer respectivement 68 et 70 % des espèces de la faune suisse et 80 % pour leurs résultats combinés. D'autre part, 8 espèces capturées uniquement au moyen de pièges lumineux indiquent que dans certains cas cette technique peut être supérieure à la chasse à vue.

Enfin si les nombres des espèces prises avec les deux types de pièges sont voisins, le nombre des individus provenant du piège « type Changins » ne représente que 36 % des captures effectuées avec la tente « Malaise » lumineuse, ceci malgré la plus large utilisation du premier piège. Ainsi est confirmée l'efficacité de la tente « Malaise » lumineuse qui sera étudiée plus en détail ultérieurement.

TABLEAU V. — Comparaison des captures de Tipulidae au moyen des 4 types de pièges principaux.

	Filet fauchoir	Filet fauchoir ou piège non spécifié	Tente "Malaise" Townes	Piège lumineux "Type Changins"	Tente "Malaise" lumineuse	pièges lumineux combinés
espèces prises	125 (84%)	140 (95%)	20 (13,5%)	100 (68%)	104 (70%)	119 (80%)
espèces absentes	23	8	128	48	44	29
espèces exclusives	5	27	0	3	2	8
% de la capture totale	19,5%	30%	0,3%	18,4%	51,1%	69,5%

En conclusion, c'est avant tout la complémentarité des collections anciennes et nouvelles et celle des divers moyens de capture qu'il faut retenir de ces résultats préliminaires.

REFERENCES

- AHLLEN (V.), 1955. — Etude d'une collection de Nycteribiidae et de Streblidae (Diptera Pupipara) de la région paléarctique occidentale, particulièrement de la Suisse (*Bull. Soc. neuch. Sci. nat.*, 78 : 81-104).
- AUBERT (J.), AUBERT (J.-J.) & GOELDIN (P.), 1976. — Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes) (*Bull. Soc. ent. Suisse*, 49 : 115-142).
- AUROI (C.), 1978. — Les Tabanides (Diptères) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). I. Systématique et méthodes de capture (*Bull. Soc. neuch. Sci. nat.*, 101 : 27-44).
- BÄCHLI (G.), 1972 a. — Faunistische und ökologische Untersuchungen an Drosophiliden-Arten (Diptera) der Schweiz. I. Fangort Zürich (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 45 : 49-53).
- 1972 b. — Idem. II. Fangort Arcegno TI (*idem*, 45 : 55-59).
- 1972 c. — Idem. III. Fangort Aigle VD (*idem*, 45 : 255-259).
- 1973. — Idem. IV. Fangort Klöntal GL (*idem*, 46 : 195-198).
- 1974 a. — Idem. V. Fangort Veyrier GE und Schaffhausen (*idem*, 47 : 29-32).
- 1974 b. — Idem. VI. Fangort Würenlingen AG (*idem*, 47 : 261-264).
- 1975 a. — Idem. VII. Fangort Mariastein SO und Biel BE (*idem*, 48 : 377-381).
- 1975 b. — Idem. VIII. Fangort Seelisberg UR (*idem*, 48 : 383-386).
- BAGGIOLINI (M.) & STAHL (J.), 1965. — Description d'un modèle de piège lumineux pour la capture d'insectes (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 37 : 181-190).
- BANGERTER (H.), 1939. — Die Eriopterini des Sensetales bei Flamatt-Neuenegg (*Mitt. Schw. Ent. Ges.*, 17 : 482-487).
- 1943. — Die Eriopterini des Sensetales bei Flamatt-Neuenegg II. Teil (*Mitt. Schw. Ent. Ges.*, 19 : 20-22).
- 1946. — Weitere Limoniinae aus dem Gebiet der Sense (*Mitt. Schw. Ent. Ges.*, 20 : 189-196).
- 1948. — Neue Diptera Nematocera (*Mitt. Schw. Ent. Ges.*, 21 : 185-192).
- BEAUMONT (J. DE), 1947. — Recensement des insectes de la Suisse (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 20 : 269-277).
- BOURNE (J.-D.), 1981. — Notes sur les Diptères aptères du genre *Niphadobata* en Suisse et données biométriques sur une population (*Bull. romand Ent.*, 1 : 45-52).
- BOUVIER (G.), 1945. — Les Tabanidés de la Suisse (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 19 : 409-466).
- BRIEGEL (H.), 1973. — Zur Verbreitung der Culicidae (Diptera, Nematocera) in der Schweiz (*Rev. Suisse. Zool.*, 80 : 447-472).
- BURLA (H.), 1951. — Systematik, Verbreitung und Oekologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz (*Rev. Suisse. Zool.*, 58 : 23-175).
- BÜTTIKER (W.), en préparation. — Diptera Pupipara, [in] *Insecta helvetica*.
- CHRIST (H.), 1883. — La flore de la Suisse et ses origines, 572 p., Georg, Bâle-Genève-Lyon.
- CUNY (R.), 1978. — Muscidae und Calliphoridae (Insecta : Diptera) der Lägern (Schweiz : Jura) (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 51 : 377-394).
- DESHUSSES (J.), 1935. — Notes diptérologiques : 3. Limoniidae du canton de Genève et de la Haute-Savoie. (*Mitt. Schw. Ent. Ges.*, 16 : 367-369).
- DETHIER (M.) & GOELDIN DE TIEFENAU (P.), 1981. — Les Syrphidae des pelouses alpines au Parc national suisse (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 54 : 65-77).

- DUFOUR (C.), 1980 a. — Un nouveau piège lumineux pour la capture des Tipulidae et autres Diptères Nématocères : une tente "Malaise" lumineuse (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 53 : 313-320).
- 1980 b. — Die Insektenfauna des Hochmoores Balmoos bei Hasle, Kanton Luzern. VII. Diptera 1 : Tipulidae (Schnaken) (*Ent. Ber.*, Luzern, 4 : 15-17).
- 1981 a. — Zur Insektenfauna des Siedereiteiches bei Hochdorf, Kanton Luzern. IV. Diptera 1 : Tipulidae (Schnaken) (*Ent. Ber.*, Luzern, 5 : 71-72).
- 1981 b. — *Tipula (Pterelachisus) padana* sp. n. from southern Switzerland (Ticino, Valais) and northern Italy (Diptera : Tipulidae) (*Ent. Ber.*, Amst., 41 : 125-128).
- GEIGER (W.), 1980. — Die Insektenfauna des Hochmoores Balmoos bei Hasle, Kanton Luzern. VII. Diptera 2 : Limoniidae/Limoniinae (Stelzsnaken) (*Ent. Ber.*, Luzern, 4 : 18-19).
- 1981. — Zur Insektenfauna des Siedereiteiches bei Hochdorf, Kanton Luzern. V. Diptera 2 : Limoniidae/Limoniinae (Stelzsnaken) (*Ent. Ber.*, Luzern, 5 : 73).
- 1982. — Zur Insektenfauna der Umgebung der Vogelwarte Sempach, Kanton Luzern. VIII. Diptera 1 : Limoniidae/Limoniinae (Stelzsnaken) (*Ent. Ber.*, Luzern, 7 : 80).
- GOELDIN DE TIEFENAU (P.), 1974. — Contribution à l'étude systématique et écologique des Syrphidae (Dipt.) de la Suisse occidentale (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 47 : 151-252).
- HAENNI (J.-P.), 1981. — Contribution à la connaissance de la faune des Scatopsidae (Diptera) de Suisse. I. Le genre *Apiloscatopse* Cook (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 54 : 257-267).
- 1982. — Révision des espèces européennes du groupe de *Dilophus febrilis* (L.), avec description d'une espèce nouvelle (Diptera, Bibionidae) (*Rev. Suisse. Zool.*, 89 : 337-354).
- HAENNI (J.-P.) & MATTHEY (W.), en préparation. — Utilisation d'un piège d'interception (tente Malaise) pour l'étude entomologique d'une tourbière du Haut-Jura.
- KEISER (F.), 1947. — Die Fliegen des Schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung. Pars I : Brachycera Orthorhapha (*Résultats des recherches scientifiques entreprises au Parc national suisse*, Bd II (N.F.), 18 : 198 p. Lüdlin AG, Liestal).
- LECLERCO, M., 1966. — Tabanidae de Suisse (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 38 : 241-246).
- MATILE (L.), 1962. — Contribution à l'étude de la faune cavernicole de la Suisse. Diptères (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 35 : 121-130).
- RABOUD (G.), 1980. — Les espèces culicidiennes (Dipt. Culicidae) de la réserve de Pouta Fontana (Valais Central) : étude écologique et démoustication (*Bull. Soc. Ent. Suisse*, 53 : 11-125).
- RINGDAHL (O.), 1957. — Fliegenfunde aus den Alpen (*Ent. Tidskr.*, Stockholm, 78 : 115-134).
- SARA (M.), 1957. — Contributo alla conoscenza dei Psicodidi della Svizzera (Dipt.) (*Ann. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, 9 : 1-9).
- SAUTER (W.), 1974. — Der Stand der faunistischen Erforschung der Schweiz (*Fol. Ent. Hung.*, 27, Suppl. : 265-274).
- SCHMID (F.), 1951. — Notes sur quelques Thaumaleides suisses et espagnols (Diptera, Nematocera) (*Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, 27 : 40).
- TOWNES (H.), 1972. — A light-weight Malaise Trap (*Ent. News*, 83 : 239-247).

***Tipula (Pterelachisus) padana* sp. n. from southern Switzerland (Ticino, Valais) and northern Italy (Diptera: Tipulidae)**

by

CHRISTOPHE DUFOUR

Université de Neuchâtel et Musée Zoologique de Lausanne

ABSTRACT. — *Tipula (Pterelachisus) padana* sp.n. is described from southern Switzerland (Ticino, Valais) and northern Italy. *T. padana* sp.n. is very similar to *T. (Pt.) austriaca* Pokorný, 1887 (♂ and ♀ illustrated) with which it was confused until now. However, both species show distinct morphological features, distributions and ecological requirements. Their probably separate glacial refugia are discussed.

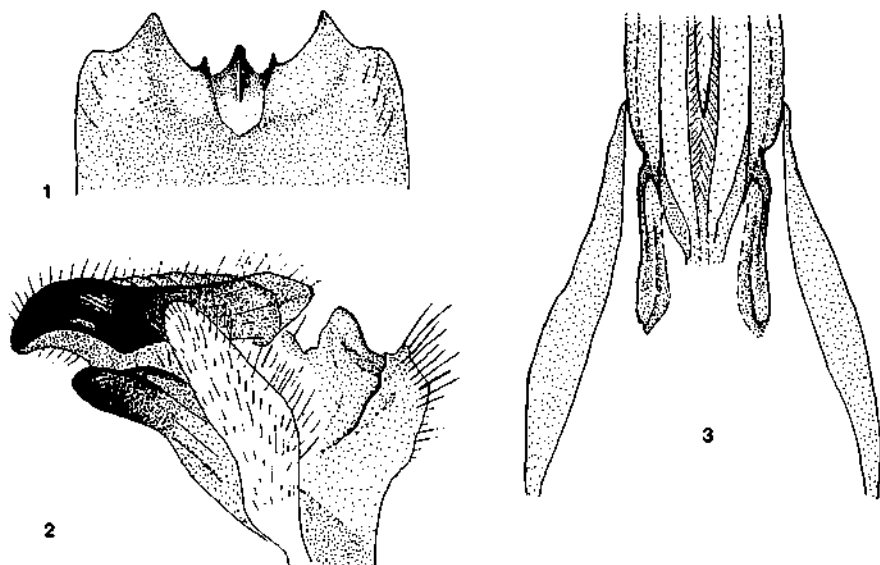
While collecting tipulids in order to prepare a Swiss Tipulidae fauna (doctorate work), my attention was drawn by the heterogeneous biotopes and colour patterns of specimens identified as *Tipula (Pterelachisus) austriaca* Pokorný which occurred in Ticino (Italian speaking part of Switzerland) and in the Rhaetian Alps (eastern Switzerland). Close studies of the genital structures revealed distinct differences between two forms which permit us to describe a new species viz. *Tipula (Pterelachisus) padana* sp.n. named after the river Po around which basin the type-series was collected.

Theowald (1980) recorded *T. austriaca* among others from northern Italy. A new study of all Italian specimens known until now showed that they all belong to the new species and not to *austriaca*. The material studied is deposited in the following institutions: Museum Alexander Koenig, Bonn (MAK); Naturhistorisches Museum Basel (NMB); Musée Zoologique de Lausanne (MZL); Musée d'Histoire Naturelle de la Ville de Neuchâtel (MHNVN) and Zoologisch Museum Amsterdam (ZMA). I am most grateful to Dr. H. Ulrich (Bonn) and Dr. C. Baroni Urbani (Basel) who made loan material available. I am pleased to thank Dr. Theowald van Leeuwen (Amsterdam) for his precious advice and my friends W. Geiger and P. Galland for their help with the collecting and the botanical descriptions.

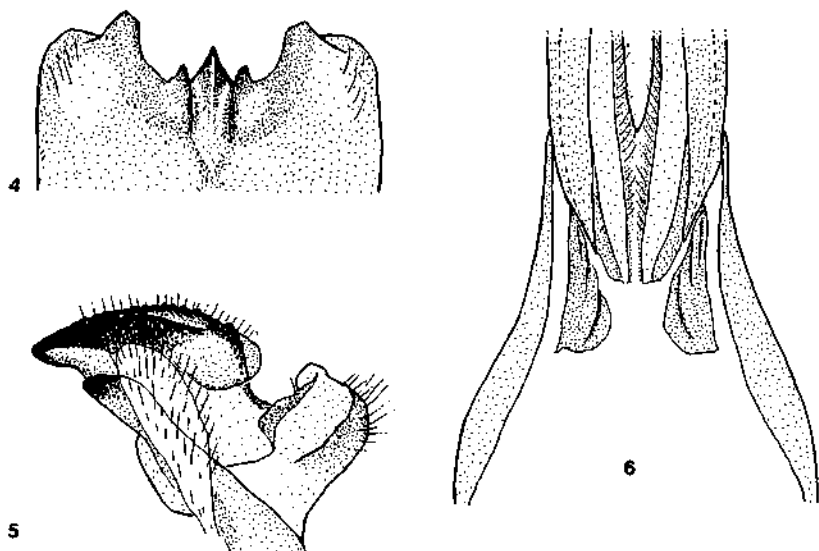
Tipula (Pterelachisus) padana sp.n. figs: 1-3

Type-material. Holotype ♂: Bodio, Bidre (CH-Ticino), 1000 m, Swiss coordinates 714/138, 20.V.1980, C. Dufour leg. (MZL). Paratypes: 1 ♂, same data as holotype but: 16.V.1980, C. Dufour (ZMA); 1 ♂, Bodio, Bidre, Tenciareu (CH-TI), 1000-1500 m, 17.V.1980, C. Dufour (MHNVN); 2 ♂♂, Monte Carasso, San Bernardo (CH-TI), 550 m, 26.V.1979, C. Dufour (MHNVN); 1 ♂, Preonzo (CH-TI), 270 m, 25.V.1979, C. Dufour (MZL); 1 ♂, Dongio (CH-TI), 600 m, 24.VI.1979, W. Geiger (MHNVN); 1 ♀, Mairengo (CH-TI), 900 m, 28.V-3.VI.1979, "Malaise" light trap, C. Dufour/W. Geiger (MHNVN); 1 ♀, do., 18-24.VI.1979, (ZMA); 1 ♂, San Salvatore (CH-TI), 19.V.1955, F. Keiser (NMB); 1 ♂ Binn (CH-Valais), 1900-2000 m, 5.VIII.1980, C. Ruedi (MHNVN); 1 ♂, Simplon-Dorf (CH-VS), 1600 m, 16.VII.1978, C. Dufour (MHNVN); 1 ♂, Foppiano, Tosatal (Italy), 900 m, 16.VII.1953, Gross; 7 ♂♂, 1 ♀, Abetone (Italy), 1450-1900 m, 17.VI.1960, J. Niethammer; 1 ♂, 1 ♀, do., 1700 m, 23.VI.1960; 2 ♂♂, Cimone (Italy), 1600 m, 18.VI.1960, J. Niethammer; 5 ♂♂, 1 ♀, do., 19.VI.1960; 4 ♂♂, Alpe tre Potenze (Italy), 1800 m, 22.VI.1960, J. Niethammer (all MAK).

Description. Body length ♂: 13 mm, ♀: 17 mm; wing length: 15-16 mm. Male: head grey; nasus distinct; palpi and rostrum dark grey; 13 antennal segments; scape and flagellum dark grey, pedicel lighter and brownish; flagellar segments with small basal nodes; eyes small, widely separated below (space 3-4 times wider than scape). Thorax grey bearing 3 brown praescutal stripes; the central one is lightened anteriorly except for a thin medium line (trifurca); wings light brown with few hyaline marks and dark stigma; neala (squama) without bris-



Figs. 1-3. *Tipula (Pterelachisus) padana* sp.n., 1, posterior extension of tergite 9; 2, id, outside; 3, hypovalvae dorsal view.



Figs. 4-6. *Tipula (Pterelachisus) austriaca* Pokorny, 4, posterior extension of tergite 9; 5, id, outside; 6, hypovalvae dorsal view.

ties. Femora light brown, darkened apically; tibiae and tarsi dark brown; tibial spurs 1,2,2; claws with a small secondary tooth. Abdomen grey with a row of lateral brown marks on tergites 2-5; side margin of tergites light grey. Hypopygium: posterior extension of 9th tergite as in fig. 1; posterior part of the 8th sternite with long thin hairs; top part of id (fig. 2) flat or con-

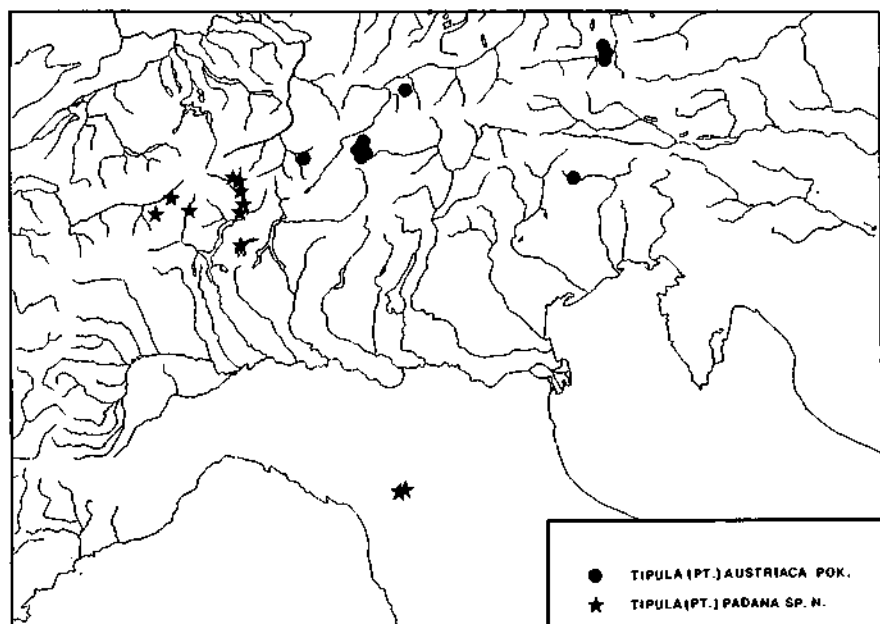


Fig. 7. Distributions of *Tipula padana* sp.n. and *Tipula austriaca* Pokorny.

cave, posterior part with distinctive crests and projections; inner side of id smooth or striate, without a honeycomb structure. The female is similar to the male in general appearance; inner ridges of basal part of hypoalvae as in fig. 3; claws lacking a secondary tooth.

Biotope. Mainly deciduous forests (*Fagus*, *Castanea*) in mountainous regions under mild and wet climatic conditions; subalpine in Valais.

Discussion. *Tipula padana* sp.n. is very similar to *T. austriaca*. Mannheims identified the specimens in his collection (MAK) from the northern Apennines as *austriaca* (Theowald, 1980). They all belong to *padana* and are included in the type series. The following criterions permit to discriminate both species:

1. *T. austriaca* ♂ has 14, rarely 15 antennal segments, ♀ ♀ have 13 or 14. *T. padana* ♂ and ♀ all have 13 antennal segments. The pedicel is black in *austriaca*, brownish, and lighter than scape and flagellum, in *padana*.

2. General colour of *austriaca* is blue-grey, and the abdomen is uniformly grey on the lateral parts of the tergites. *T. padana* is a brownish-grey species and its abdomen bears a distinct row of lateral brown marks on the tergites 2-5, separated from the side margin by a light-grey border.

3. The hypopygium shows discriminating structures on the top, inner and hind parts of the id (*padana*: fig. 2; *austriaca*: fig. 5). Slight differences can also be found in the structure of the inner ridge of the basal part of the hypoalvae as seen from above (*padana*: fig. 3; *austriaca*: fig. 6).

The biotopes of both species are quite different in Switzerland. *T. austriaca* is strictly bound to *Pinus* forests: *Pinus sylvestris* L. in the Erico-Pinion (*Ericeto-Pinetum sylvestris*, Br.-Bl. 39) near Filisur, or *Pinus mugo* Turra in the *Mugeito-Ericetum* (Br.-Bl. 39) and the *Mugeito-Rhodoretum hirsuti* (Br.-Bl. 39) near the Swiss National Park in Engadine; see Br.-Bl., 1949. *T. austriaca* was found at elevations ranging from 1100 m (near Filisur) to 2300 m on the slopes of the Munt Buffalora near the Ofenpass (Engadine) in a *Mugeito-Rhodoretum hir-*

suti with the procumbent form of *Pinus mugo* (grex *prostrata*). These *Pinus* forests are bound to a continental climate with large diurnal and seasonal temperature variation, and little rainfall (50-120 cm per year at 2000 m).

T. padana was found in Ticino on the southern slopes of the Alps at low altitudes (270-1000 m) in deciduous forests of *Castanea* and *Fagus*. The climate of this region named "insubrian" is characterized by heavy rainfall (180-200 cm at the lowest altitudes), warm summers and mild winters. In Valais, both subalpine localities reflect extreme ecological and geographical conditions.

The distributions of both species (fig. 7) show no overlap. *T. padana* inhabits mainly the drainage-basin of the Po: Ticino and the cisalpine part of Valais (Switzerland), Piemonte and Appennino Tosco-Emiliano (Italy). It has entered the drainage-basin of the Rhône (Binn, Valais), but apparently without spreading further down in this continental valley.

T. austriaca has a more eastern distribution: Rhaetian Alps (Switzerland), Nord Tirol, Kärnten and Steiermark (Austria). Theowald (1980) records the species from the south and north Carpathians. *T. austriaca* is not yet known from Italy, though it can be expected in the Dolomites and the Carnic Alps. The present distributions can be interpreted historically by separate glacial refugia. *T. padana* apparently spent the (last?) glacial period in the Italian peninsula, whereas *austriaca* could have found refuge in the mountains surrounding the Hungarian plain. In a more ecological view both distributions can be interpreted as due to different biotope requirements (deciduous forest in "insubrian" climate for *padana*, continental pine forests in mountainous regions for *austriaca*. However, these two views are not contradictory.

REFERENCES

- Braun-Blanquet, J., 1949. Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätens (V). — *Vegetatio* 2: 214-237.
- Theowald, Br. 1980. Tipulidae (Westpalaearktische Arten). — *Fliegen pal. Reg.* 15: 437-538.
- Musée d'Histoire Naturelle de la Ville de Neuchâtel, Passage Max Meuron 10, 2000 Neuchâtel.

Liste des publications.

Dufour C. 1980. Un nouveau piège lumineux pour la capture des Tipulidae et des autres Diptères Nématocères: une tente "Malaise" lumineuse. Bull.Soc.ent.suisse 53:313-320.

Dufour C. 1981. *Tipula* (*Pterelachisus*) *padana* sp.n. from southern Switzerland (Ticino,Valais) and northern Italy (Diptera,Tipulidae).Ent.Ber.Amst. 41:125-128

Dufour C. 1982. *Tipula* (*Pterelachisus*) *sauteri* sp.n. from Valais in Huguenin's collection (Diptera,Tipulidae).Bull.Soc.ent.Suisse 55:313-315.

Dufour C., Geiger W. et Haenni J.-P. 1983. Les méthodes mises en oeuvre par la Diptérologie helvétique. Bull.Soc.ent.France 88:98-109

Dufour C. 1983. *Tipula* (*Savtshenkia*) *gimmerthali mattheyi* ssp.n. from the French Pyrenees. Bull.Soc.ent.suisse 56:283-284.

Dufour C. 1983. *Tipula* (*Savtshenkia*) *tulipa* sp.n. from the xerothermic valleys of the Swiss Alps (Diptera,Tipulidae). Bull.Soc.ent.Suisse 56:275-281.

Dufour,C. 1984. *Tipula* (*Vestiplex*) *carolae* sp.n., a high alpine species of the excisa group (Diptera,Tipulidae). Bull.Soc.ent.suisse 57:79-84.

Dufour C. et Brunhes J. 1984. Les Tipulidae brachyptères de la région paléarctique occidentale avec les descriptions des ♂♂ holoptères de *Tipula* (*Savtshenkia*) *gimmerthali* Lackschewitz et de *Tipula* (*Platytipula*) *luteipennis agilis* ssp.n. (Diptera,Tipulidae). Bull.Soc.ent.suisse 57:133-151.

Dufour C. 1986. Les Tipulidae de Suisse (Diptera,Nematocera). Doc.faun. helv. 2:1-340.