

Diptères torrenticoles peu connus : XIII.
La larve d'*Ibisia vaillanti* Thomas, 1982 et son écologie
comparativement à *I. marginata* (Fabricius, 1781)
[Diptera, Brachycera Orthorrhapha, Athericidae]

par Alain THOMAS & Leslie FAGGIANO

Évolution et Diversité Biologique, UMR CNRS 5174, Université Paul Sabatier,
Bâtiment 4R3b2, 118 route de Narbonne, F - 31062 Toulouse Cedex 9, France

Des vues (microscope électronique à balayage) de structures tégumentaires discriminantes entre deux espèces d'*Ibisia* sont présentées : *I. marginata*, à très vaste répartition européenne, et *I. vaillanti*, occidentale méridionale, présente dans le SW de la France, l'Espagne et le Portugal. Dans les rivières du versant Nord des Pyrénées, *I. vaillanti* remplace vers l'aval *I. marginata*. Les distributions des valeurs d'altitude et de température maximale de l'eau aux stations colonisées sont significativement différentes pour les deux espèces (tests de Wilcoxon: $p < 0.05$). Une clé de détermination des larves au dernier stade des quatre espèces d'Athericidae des faunes française et ibérique est proposée en français et en anglais.

Poorly known torrential Diptera: XIII. The larva of *Ibisia vaillanti* Thomas, 1982 and its ecology in comparison with *I. marginata* (Fabricius, 1781) [Diptera, Brachycera Orthorrhapha, Athericidae]

SEM micrographs of integument structures discriminating *Ibisia marginata*, largely quoted in Europe, from *I. vaillanti*, recorded in SW France, Spain and Portugal, are presented. In rivers of the northern slope of Pyrenean mountains, *I. vaillanti* replaces *I. marginata* downstream. Distributions of both values of elevation a.s.l. and maximal water temperature in stations hosting these two species are significantly different (Wilcoxon tests: $p < 0.05$). A key to Athericidae species for last-instar larvae of French and Iberian faunas is provided in French and in English.

1. Introduction

On trouvera une présentation assez récente des Athericidae Nord européens, résumant nos connaissances sur leur biologie et leur écologie dans THOMAS (1997), ainsi qu'une double introduction situant cette famille dans la classification des Diptères, aux phases adultes dans (ANDERSSON 1997) et larvaire (SMITH 1997).

De description relativement récente, *Ibisia vaillanti* a été longtemps confondue en Europe occidentale méridionale avec *I. marginata*. Ainsi en va-t-il du matériel étudié par THOMAS (1976 et 1981) et très probablement aussi par NEVEU (1976 et 1977).

Si la morphologie des genitalia mâles permet une séparation aisée des deux espèces françaises d'*Ibisia* (THOMAS 1982), il n'en est pas de même pour les larves qui apparaissent très similaires.

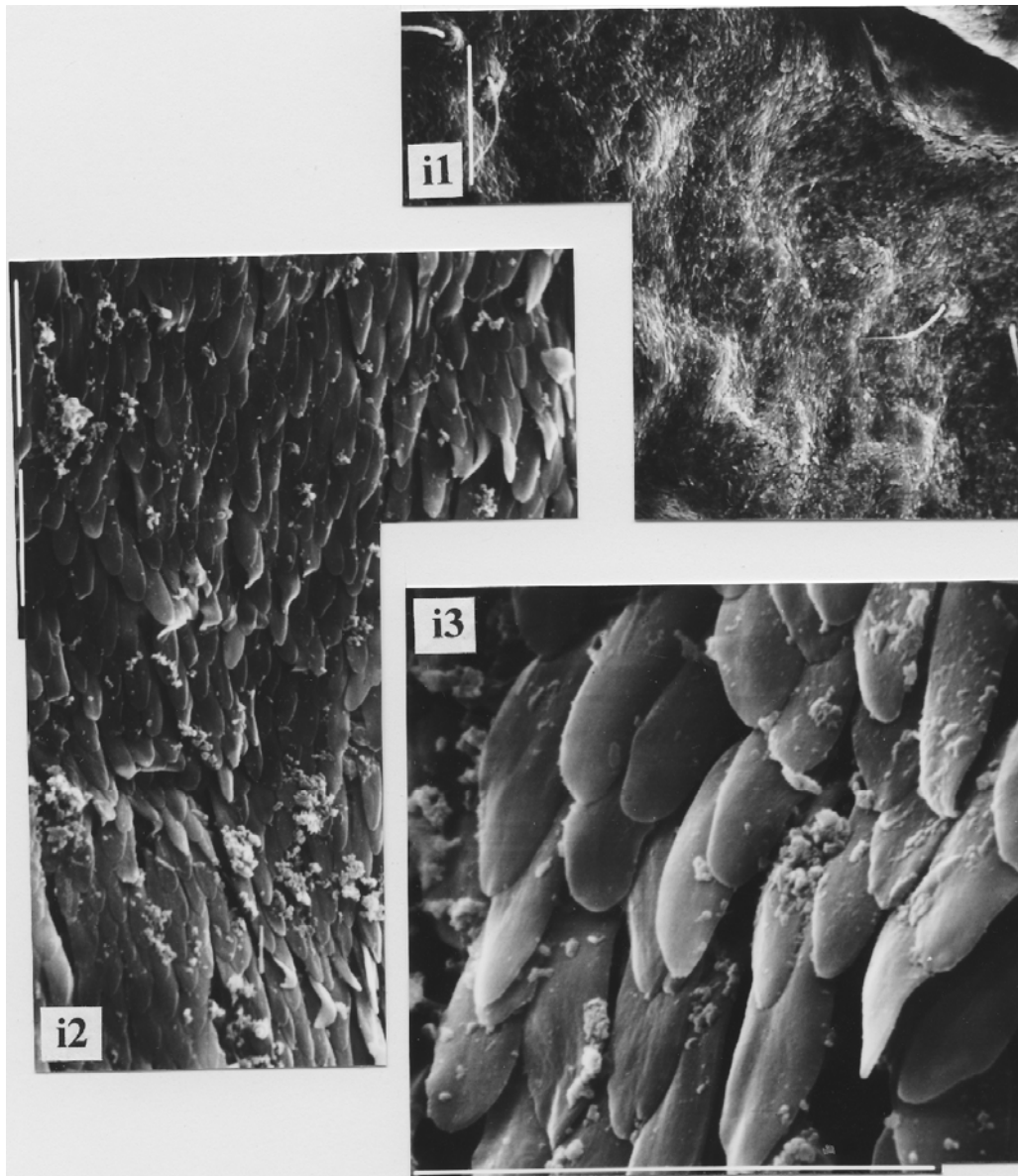


Figure 1. Tégument dorso-abdominal d'une larve au dernier stade d'*Atherix ibis* (i1, i2 et i3) : vues au microscope électronique à balayage (MEB), même orientation.

Échelles : i1 = 100 μm (grandissement : 200 X) ; i2 = 10 μm (2000 X) ; i3 = 10 μm (7000 X).

Figure 1. Dorso-abdominal integument of a last-instar larva of *Atherix ibis* (i1, i2 and i3): scanning electron microscopy (SEM) micrographs, same orientation.

Scale bars: i1 = 100 μm (magnification: 200 X) ; i2 = 10 μm (2000 X) ; i3 = 10 μm (7000 X).

Généralités sur les larves d'Athericidae

Les larves d'Athericidae possèdent une région antérieure effilée, conique, rétractile, en rapport avec leur mode de prédation, de type perforant suceur. Les segments abdominaux 1 à 7 portent une paire de pseudopodes très contractiles ; le segment 8 est, lui, pourvu ou dépourvu de pseudopodes selon les genres. L'abdomen porte des prolongements trachéens plus ou moins longs, à partir du segment 2 ou du segment 6. Comparativement aux autres Brachycères Orthorrhaphes rencontrés en milieux aquatiques (en particulier les Rhagionidae, Tabanidae et Empididae Hemerodromiinae), le corps est extrêmement contractile.

Cette très grande souplesse et d'extraordinaires possibilités de déformation permettent en effet l'encastrement des individus dans les interstices du substratum pierreux, ce qui induit une biologie et une écologie très particulières, reposant entre autres paramètres sur la stabilité du fond (THOMAS 1976, 1981). L'ensemble du revêtement protecteur demeure cependant très résistant, et il est rarissime d'observer une quelconque trace de blessure sur un individu.

2. Morphologie comparée des larves d'*I. marginata* et d'*I. vaillanti*

La longueur maximale de la larve d'*I. vaillanti* en extension excède rarement 18 à 18,5 mm, contre un maximum d'environ 20 mm pour *I. marginata*.

La couleur d'ensemble de la larve d'*I. marginata* est toujours très claire, blanchâtre ; chez *I. vaillanti* elle est en général chair, parfois légèrement grisâtre, en raison d'un léger dépôt superficiel de sédiments très fins, plus fréquent et plus marqué en raison d'une plus grande rugosité du tégument et d'une moindre rhéophilie de cette espèce.

2.1. Ornementation tégumentaire

À la loupe binoculaire (grandissement maximum de 50 à 80 X en pratique), le revêtement paraît à peu près lisse chez *Atherix ibis* (Fig. 1, i1) et au contraire plus ou moins nettement rugueux, épineux même, chez les deux espèces françaises du genre *Ibisia* (Fig. 2).

À fort grandissement (de l'ordre de 2000 X et au delà) au microscope électronique à balayage (MEB), le corps d'*A. ibis* apparaît en fait recouvert par un grand nombre de très petites écailles (dont la largeur est de l'ordre de 2 µm au dernier stade larvaire) aplaties, dirigées de l'avant vers l'arrière, et étroitement auto-recouvrantes (Fig. 1, i2 et i3). L'aspect évoque certaines broignes primitives des hommes d'armes du haut Moyen Âge, constituées par de nombreuses petites plaques se chevauchant.

Entre les deux espèces françaises d'*Ibisia*, la différence de taille de ces petites épines tégumentaires est considérable (elles sont en moyenne de 3 à 4 fois plus longues et plus épaisses chez *I. vaillanti* que chez *I. marginata*: Fig. 2 et 3), ce qui permet facilement l'identification spécifique à la loupe binoculaire, surtout si l'on a eu la possibilité d'examiner comparativement les deux cas. On observe un maximum de densité et de développement de ces aspérités dorsalement, sur le thorax et l'abdomen, les zones les plus favorables se trouvant en particulier entre les prolongements trachéens parasagittaux et immédiatement en arrière de ces derniers (Fig. 3, m2 et v). Chez *I. marginata*, les épines paraissent souvent regroupées par trois à l'insertion (Fig. 3, m1),

alors qu'à la base des prolongements trachéens elles sont serrées et sensiblement plus longues (Fig. 3, m3) mais sans augmentation nette de diamètre.

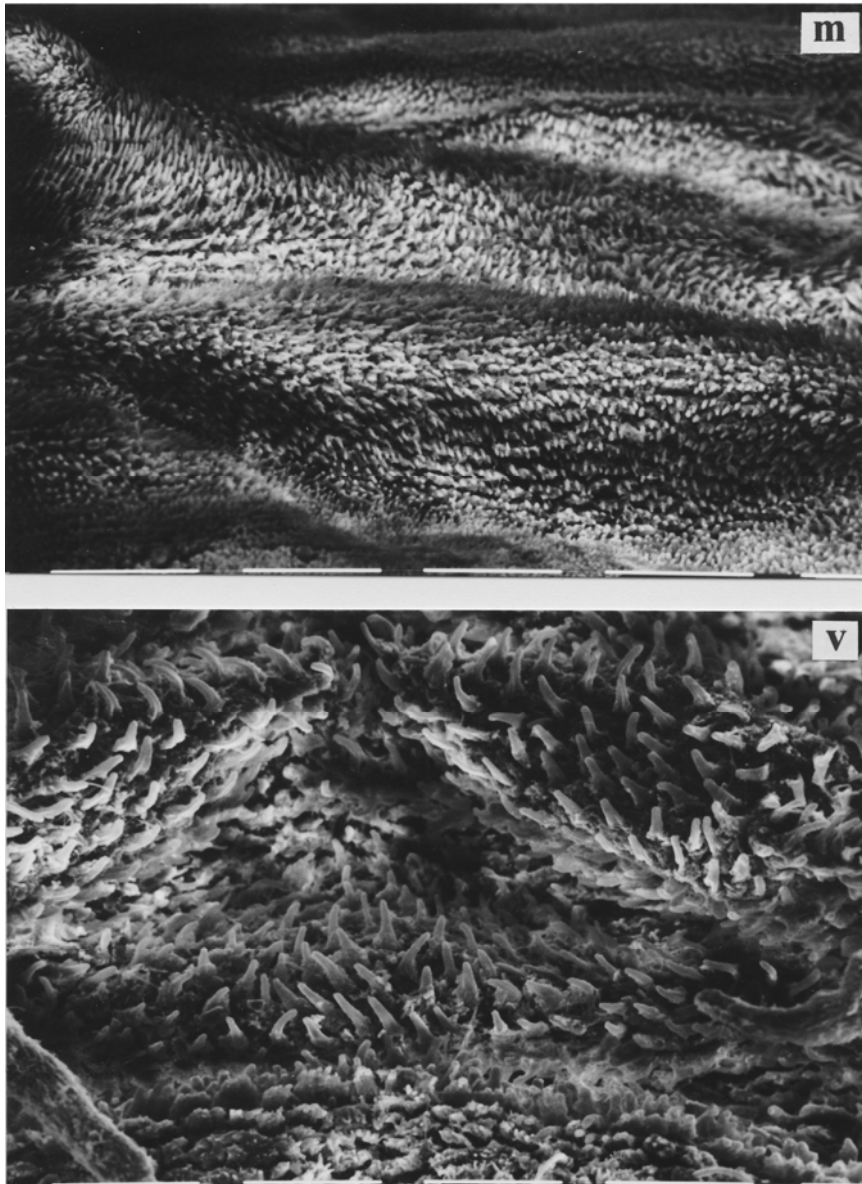


Figure 2. Tégument dorso-abdominal de larves au dernier stade d'*Ibisia marginata* (m) et d'*I. vaillanti* (v): vues au MEB. Échelle = 100 μ m (grandissement: 200 X).

Figure 2. Dorso-abdominal integument of last-instar larvae of *Ibisia marginata* (m) and *I. vaillanti* (v): SEM micrographs. Scale bar = 100 μ m (magnification: 200 X).

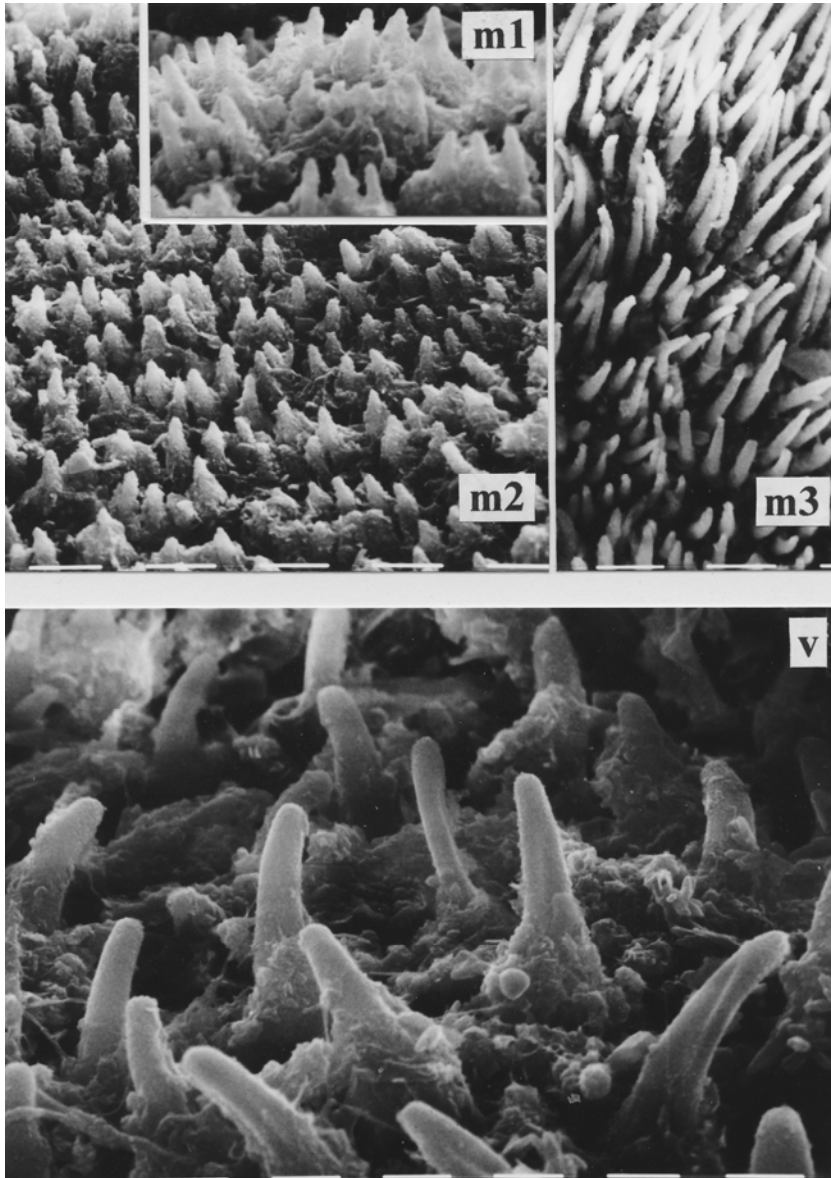


Figure 3. Tégument dorso-abdominal de larves au dernier stade d'*Ibisia marginata* (m1, m2 et m3: voir texte) et d'*I. vaillanti* (v): vues au MEB. Échelle = 10 μm (grandissement: 1000 X).

Figure 3. Dorsal-abdominal integument of last-instar larvae of *Ibisia marginata* (m1, m2 and m3: see text) and *I. vaillanti* (4v), SEM micrographs. Scale bar = 10 μm (magnification: 1000 X).

2.2. Clé de détermination des larves au dernier stade des espèces d'Athericidae des faunes française et ibérique:

1. Segments abdominaux 6-8 avec des prolongements trachéens très longs, environ de la moitié de la longueur du corps; segment 8 sans pseudopode (THOMAS 1974, Fig. 52); tégument couvert de fines soies sinueuses (GAGNEUR & THOMAS 1985, Photos 5 et 6).....*Atrichops crassipes* (Meigen, 1820)
 - Segments abdominaux 2-8 avec des prolongements trachéens (ainsi que sur le segment 1 chez quelques individus très âgés) plus courts que la largeur du corps; segment 8 avec un fort pseudopode (THOMAS 1974, Fig. 34 et 44); tégument couvert de minuscules écailles (MEB) ou de petites épines.....2
2. Pseudopodes avec une rangée apicale de crochets plus petits que ceux des rangs proximal et médian (THOMAS op. cit., Fig. 38); à faible grossissement (stéréomicroscope), tégument apparaissant pratiquement lisse et dépourvu de particules de sédiment (présente publication: Fig. 1, i1)*Atherix ibis* (Fabricius, 1798)
 - Pseudopodes avec une rangée apicale de crochets plus grands que ceux des rangs proximal et médian (THOMAS op. cit., Fig. 47); à faible grossissement (stéréomicroscope), tégument apparaissant rugueux et fréquemment couvert de particules de sédiment ou de concrétions calcaires (présente publication: Fig. 2, m et v)3 (*Ibis* spp.)
3. Epines du tégument dorsal mesurant moins de 3 µm de diamètre et de 10 µm de longueur [à l'exception de la base des prolongements trachéens] (présente publication: Fig. 3, m1 et m2).....*Ibis* *marginata* (Fabricius, 1781)
 - Epines du tégument dorsal mesurant de 8 à 10 µm de diamètre et environ 30 µm de longueur (présente publication: Fig. 3, v).....*Ibis* *vaillanti* Thomas, 1982

Key to Athericidae species for last-instar larvae of French and Iberian faunas:

1. Abdominal segments 6-8 with tracheal projections very long, about half as long as body; segment 8 without proleg (THOMAS 1974, Fig. 52); integument covered with fine sinuous hairs (GAGNEUR & THOMAS 1985, Photos 5 and 6)..... *Atrichops crassipes* (Meigen, 1820)
 - Abdominal segments 2-8 with tracheal projections (also in segment 1 in some older individuals) shorter than body width; segment 8 with one conspicuous proleg (Thomas 1974, Fig. 34 and 44); integument covered with minute scales (SEM) or small spines.....2
2. Prolegs with apical row of hooked claws smaller than those in proximal and middle rows (THOMAS op. cit., Fig. 38); at low magnification (stereomicroscope), body integument appearing smooth and clean (present paper: Fig. 1, i1).....*Atherix ibis* (Fabricius, 1798)
 - Prolegs with apical row of hooked claws larger than those in proximal and middle rows (Thomas op. cit., Fig. 47); at low magnification (stereomicroscope), body integument appearing rugose and frequently covered with particles or chalk concretions (present paper: Fig. 2, m and v).....3 (*Ibis* spp.)
3. Spines of dorsal integument below 3 µm in diameter and 10 µm in length [with the exception of tracheal projection bases] (present paper: Fig. 3, m1 and m2).....*Ibis* *marginata* (Fabricius, 1781)
 - Spines of dorsal integument 8 to 10 µm in diameter and about 30 µm in length (present paper: Fig. 3, v).....*Ibis* *vaillanti* Thomas, 1982

3. Répartition géographique d'*I. vaillanti*

3.1. Matériel examiné

15 imagos mâles (= m), 12 imagos femelles (= f) et 313 larves (= l).

Sauf spécification (Bryophytes), les larves ont été capturées sur fonds de pierres en milieu lotique.

Lorsqu'aucune précision n'est apportée, il s'agit d'A. Thomas leg. et coll.

Dans la liste ci-dessous, les stations de récolte sont suivies de leur altitude et de la température maximale pratiquée atteinte par l'eau, chaque fois que nous avons disposé d'un nombre suffisant de mesures effectuées l'été en fin de journée particulièrement chaude, ou lorsque que nous avons pu implanter un thermomètre enregistreur à maxima-minima dans le cours d'eau.

FRANCE

Département des Hautes-Pyrénées

Le ruisseau (R.) de Badet, affluent du Gers à 320 m, 1-VII-2004: 6 l.

Le R. de Lôo, près de Sauveterre de Comminges, 450 m, 30-III-1967: 2 l.

Le Nistos à Bonrepayre, 470 m (16°C), 2-II-1966: 5 l ; 29-VII-1966: 1 f ; 8-VIII-1968: 1 m ; 10-IV-1973: 3 l.

Département du Gers

La Save à Lisle-Jourdain, 150 m (22°C), 2-VII-2004: 3 l.

Département de l'Ariège

Le Baup à 520 m (18°C), 20-I-1967: 2 l ; à 410 m (21°C), 20-I-1967: 4 l (dont 1 dans des Bryophytes) et 24-II-1967: 3 l (C. Berthélemy leg.).

Le R. de Perri à 410 m, 24-II-1967: 1 l (C. Berthélemy leg.).

L'Arize en aval du Mas d'Azil, 285 m (19°C), 2-VI-1972: 3 l et 26-VI-1982: 2 l.

Le Volp en amont de sa perte, 460 m, 10-II-1976: 2 l.

Le Volp au premier pont amont, 430 m (21°C), 24-IX-1959: 1 l (C. Berthélemy leg.) ; 6-II-1976: 6 l.

Le Volp en amont de Mérigon, 310 m (21,5°C), 6-II-1976: 5 l.

Le Volp en amont et en aval de Sainte-Croix, 305-280 m (21,5°C), 16-XII-1955: 2 l, 25-IX-1959: 1 l, 15-IX-1962: 1 l, 26-VI-1972: 2 l (C. Berthélemy leg.) ; 6-II-1976: 16 l.

Département de la Haute-Garonne

La Save dans ses gorges, à Montmaurin 370 m, 28-II-2004: 2 l et 17-III-2005: 2 l.

La Boussègue à 440 m (16°C), 15-III-1975: 2 l (Bryophytes bordants).

Le Volp au Plan, 250 m (22,5°C), 8-II-1976: 6 l.

Le Volp au Pont du Luquet, 240 m (23°C), 23-I-1957: 1 l, 30-X-1959: 1 l et 17-VIII-1962: 1 l (C. Berthélemy leg.) ; 6-II-1976: 38 l.

La Louge à Lavernose, 200 m (22°C), 18-VII-1972: 1 m (*Locus typicus*), et à Saint-Hilaire, 190 m (22°C), 28-VIII-1967: 1 f (obtenue par élevage) et son exuvie nymphale.

Le Touch près de Lamasquère, 185 m (22°C), 25-II-2004: 1 l.

L'Ariège à Lacroix-Falgarde, 150 m (25°C), V-1968: 1 l (Vergely leg.).

La Garonne en amont de Toulouse, à Roquettes, 150 m (24°C), 24-X-1979: 3 l, et à Portet, 140 m (25°C), 10-VIII-1967: 1 f (obtenue par élevage) et son exuvie nymphale.

Le R. de Réganel, 165 m, 26°C, V-1967: 1 l.

Le R. de Cassagnol, 160 m, 25°C, V-1967: 2 l.

Département de l'Aude

L'Aude à Couiza, 220 m (21,5°C), 13-IV-1991: 1 l.

Le Sals en aval du château d'Arques, 300 m, 4-VII-1990: 2 m, 2 f.

Le Tenten en aval de Villespy, 160 m (19°C), 31-V-1976: 5 l.

Département des Pyrénées-Orientales

Le R. de Thuir d'Evol, à 850 m, 12-VII-1975: 2 m, 1 l.

La Massane à 770 m, 21-VI-1984: 1 l et à 250 m, 28-VII-1984: 4 l (J. Moubayed-Breil leg.).

Département du Tarn

Le Laudot à 480 m (20°C):

- adultes (obtenus par élevage): VI-1972: 1 m ; VII-VIII-1974: 2 f.

- larves: 118, capturées aux dates suivantes: 18-III-1972: 10 l ; 7-IV-1972: 3 l ; 9-VI-1972: 11 l (dont 5 dans les Bryophytes bordants) ; 20-VI-1972: 7 l (Bryophytes) ; 24-VI-1972: 13 (dont 7 dans les Bryophytes bordants) ; 19-X-1973: 19 l ; 13-XII-1973: 6 l ; 1-III-1974: 12 l (dont 8 dans des dépôts de feuilles) ; 26-IV-1974: 5 l ; 11-VI-1974: 14 l ; 16-VII-1974: 10 l ; 2-IX-1974: 7 l ; 24-X-1974: 1 l.

Département de la Lozère

Le Lot en amont du Bleymard, 1085 m (16°C), 2-XII-1971: 6 l ; 6-XII-72: 1 l ; 10-III-1973: 1 l ; 16-V-1973: 1 l ; 6-VII-1973: 2 l ; 11-X-1973: 2 l ; 31-X-1973: 1 l.

Le Lot à Tournel, 950 m (16°C), 10-III-1973 : 1 l et 25-VII-1973 : 1 f ; à Mende, 720 m (18°C), 10-III-1973 : 1 l

La Truyère au Pont des Estrets, 930 m (19°C), 10-III-1973 : 1 l (macrophytes bordants) ; 1-XI-1973 : 2 l ; 28-VI-1974 : 1 m, 2 l.

Le Gardon de Sainte-Croix, 550 m, V-1977 : 17 l.

Département de l'Aveyron

Le Lot à Saint-Geniez, 425 m (21°C), 16-V-1973: 1 l ; à Saint-Côme, 345 m (22°C), 10-VII-1973: 1 m, 1 f.

Le Dourdou à Villecomtal, 320 m, 10-III-1973: 1 l et à Grand Vabre, 220 m, 10-III-1973: 1 l.

ESPAGNE

1) Galice (E. Martinez-Ansemil leg. et comm.pers.)

Le rio Tambre à Gosende, 320 m (16,2°C), 10-VIII-1979: 1 f.

Le Tambre à Ponte Carreira, 280 m (17,2°C), 21-VII-1979: 2 m, 1 f ; 11-IX-1979: 1 f.

Le Tambre en amont de Sigüeiro, 230 m (18°C), 21-VII-1979: 1 m et 10-VIII-1979: 1 m.

2) Picos de Europa (M. Sartori leg.).

L'affluent du rio Esta, en aval de Punto del Ponton, 11-VI-1985: 1 l.

PORTUGAL

(L.S. Whytton da Terra leg.)

Le Rio Sabor à França, 8-VII-1985: 2 m.

Le Rio Beça à Torneiro, 21-III-1984: 8 l.

Le Rio Tamega à Fraviz, 22-III-1984: 2 l.

3.2. Discussion

I. vaillanti est répandue dans le Sud du Massif Central, commune en Lozère et en Aveyron. Elle est présente sur le versant Est du Massif Central, en Ardèche (Marcols, 730 m, F. Vaillant leg.), mais par contre il ne semble pas qu'au-delà elle franchisse la vallée du Rhône : le matériel des départements de l'Isère et du Var que j'ai examiné (F. Vaillant leg.) appartient uniquement à *I. marginata*.

I. vaillanti correspond sans doute aussi, au moins en grande partie, aux citations ibériques anciennes d'« *Atherix marginata* » qui devront toutes être vérifiées (STROBL 1906, SÉGUY 1934,

reprise par CARLES-TOLRA 2002), car établies à une époque où il n'était pas encore tenu compte de la morphologie des genitalia mâles chez les Diptères Brachycères Orthorrhaphes. Ceci dit, il est tout à fait logique que des torrents espagnols du versant Sud des Pyrénées, trop froids pour *I. vaillanti*, abritent *I. marginata* (Andorre : CARLES-TOLRÁ 2001).

À l'inverse, il apparaît très possible que des cours d'eau très chauds et temporaires de l'extrême Sud de l'Espagne soient colonisés par *Ibisia maroccana* (Séguy, 1930), espèce redécouverte par THOMAS et al. (1995) dans le Nord du Maroc, et dont l'actuel statut d' « endémique Nord-Africain » doit être vérifié.

4. Écologie comparée des larves d'*I. marginata* et d'*I. vaillanti*

Les données sur la répartition géographique d'*I. marginata* sont issues des tableaux I de THOMAS (1976) et 13 de THOMAS (1981), desquels ont été retirées toutes les citations correspondant à *I. vaillanti* présentées ci-dessus au chapitre 2. Par contre, le travail récent de THOMAS (2004) sur la Vallée d'Aure (département des Hautes-Pyrénées), largement postérieur à la description d'*I. vaillanti*, n'a concerné qu'*I. marginata*.

Les jeux de données des deux espèces ne présentant pas une distribution normale, des tests non-paramétriques leur ont été appliqués. Ainsi, deux tests de Wilcoxon ont-ils été réalisés avec l'option « supérieure à » en ce qui concerne l'altitude et « inférieure à » pour la température.

4.1. Altitude

Hypothèse nulle (H0): les deux espèces cohabitent dans la même amplitude altitudinale (ou bien il n'existe pas de différence significative de distribution de ces deux espèces en fonction de l'altitude).

Hypothèse alternative: *Ibisia marginata* colonise des sites où l'altitude est significativement plus importante qu'*Ibisia vaillanti*.

Altitude (m)	Médiane	Écart-type SD	Minimum	Maximum	Moyenne	Valeur de p
<i>I. marginata</i>	860	262,11	440	1530	899	5,802e-13
<i>I. vaillanti</i>	310	236,58	140	1085	395	

Résultat : pour un risque d'erreur de 5%, H0 est rejetée. *I. marginata* se trouve donc préférentiellement dans des sites d'altitude plus élevée qu'*I. vaillanti*.

4.2. Température maximale de l'eau

Hypothèse nulle : les deux espèces vivent dans des sites de température maximale similaire (ou bien il n'existe pas de différence significative de distribution de ces deux espèces en fonction de la température maximale de l'eau).

Hypothèse alternative : *Ibisia vaillanti* colonise des sites où la température maximale de l'eau est significativement plus élevée qu'*I. marginata*.

T. maxi (°C)	Médiane	Écart-type SD	Minimum	Maximum	Moyenne	Valeur de p
<i>I. marginata</i>	14	1,71	11	18	14,4	2,034e-13
<i>I. vaillanti</i>	21,3	2,97	16	26	20,6	

Résultat : pour un risque d'erreur de 5%, H0 est rejetée. *I. vaillanti* se trouve donc préférentiellement dans des sites où l'eau atteint une température maximale plus élevée qu'*I. marginata*.

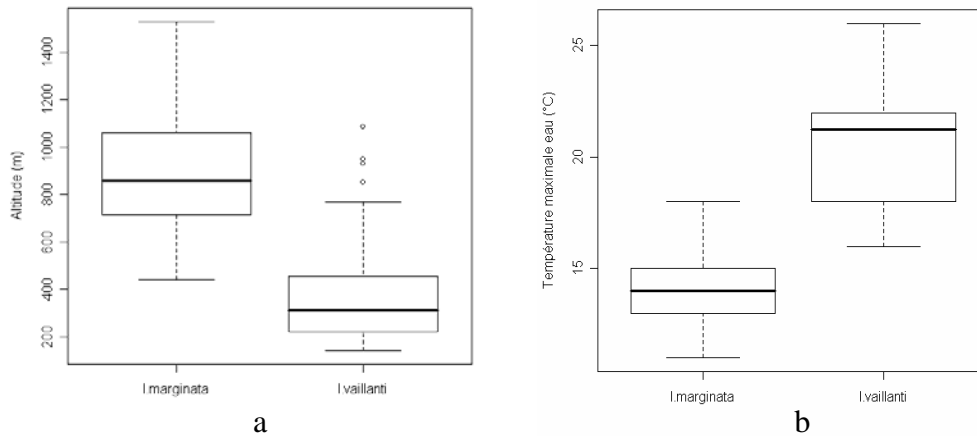


Figure 4. Distribution des valeurs d'altitude (a) et de température maximale de l'eau (b) en fonction des espèces (les cercles représentent des valeurs extrêmes, >1,5 X SD).

Figure 4. Distribution of the values of elevation (a) and maximal water temperature (b) in function of species (circles correspond to extreme values, >1.5 X SD).

En fait, selon une constatation classique en autoécologie montagnarde, les deux espèces se différencient plus nettement par leurs préférences thermiques que par l'altitude elle-même. En effet *I. vaillanti* peut, sous des conditions thermiques favorables (insolation en particulier), remonter en altitude jusque vers 1000 à 1100 m (versant Sud du Massif Central). Sur le versant Nord des Pyrénées Centrales, nettement plus froid, les deux espèces peuvent même parfois cohabiter en piémont, en limite inférieure d'aire de *marginata* et en limite supérieure de *vaillanti*. Ainsi, par exemple, dans :

- le Nistos à 470 m (st 64 in THOMAS 1976), température maximale de l'eau en été de 16°C (limite thermique inférieure pour *I. vaillanti*): la majorité des larves récoltées sur de nombreux prélèvements appartient à l'espèce *marginata* (80 individus contre 5 *vaillanti*). La station d'étude située en amont sur un affluent, à 710 m (R. de la Sarranet, st 63a, temp. maxi. 13°C) n'est plus colonisée que par *marginata*, avec la même classe d'abondance qu'à 470 m.

- le Baup à 520 m (st 81 in THOMAS 1976), temp. maxi. 18°C (limite thermique supérieure pour *I. marginata*). Or à 410 m, le même ruisseau, plus chaud (temp. maxi. 21°C), n'héberge plus que *vaillanti*.

Cette cohabitation des deux espèces n'est aucunement surprenante d'un point de vue comportemental, car les larves d'Athericidae se montrent extrêmement tolérantes vis-à-vis de leurs congénères (THOMAS 1975 et 1976) surtout si l'on tient compte qu'il s'agit de prédateurs stricts.

4.3. Substrats colonisés

Tout comme *Atherix*, le genre *Ibisia* est essentiellement pétricole mais *I. vaillanti* peut se montrer muscicole, tout particulièrement sur le R. de Laudot à 480 m, déversoir de lac à débit régulé par des vannes, où le fond pierreux stabilisé depuis très longtemps abrite une pullulation spectaculaire d'*Atherix ibis* (THOMAS et al 1979, THOMAS 1981). Dans ces conditions, probablement en raison de la concurrence des larves d'*A. ibis*, beaucoup plus grosses, plus de 95% de la population d'*I. vaillanti* a été prélevée dans les Bryophytes aquatiques bordants et non sur le fond de pierres, au cours d'un cycle de prélèvements d'un an.

Dans les torrents pyrénéens froids, la présence de Bryophytes bordants permet aux larves d'*A. ibis* et d'*I. marginata* de coloniser localement des pentes supérieures à celles où ces espèces peuvent survivre sur substratum pierreux: les larves n'y risquent pas l'écrasement par vibration ou déplacement des pierres. Les Bryophytes aquatiques implantés sur les rochers sont surtout abondants dans les cours d'eau très ombragés, donc étroits, et à crues modérées (arrachement réduit). Il s'agit par suite le plus souvent de cours d'eau à *I. marginata*.

4.4. Régression d'*I. vaillanti* dans la Garonne et ses affluents en région toulousaine.

Par sa distribution en basse altitude, *I. vaillanti* est très fortement exposée aux déversements de produits phytosanitaires dans les régions agricoles. L'espèce était présente dans le cours principal et les petits affluents de la Garonne en amont immédiat de Toulouse entre 1967 et 1979 (voir matériel examiné). Or il semble qu'elle en ait disparu depuis plus d'une décennie (KHATORI 1989 ; SOUBAYA 1995), contrairement à *Atherix ibis* dont les densités de population paraissent en hausse actuellement dans ce fleuve en aval immédiat de l'agglomération toulousaine, donc après la longue traversée de la ville. D'autre part, la remontée récente d'*A. ibis* de l'aval vers l'amont d'une petite rivière affluent de la Garonne (THOMAS 1985) confirme l'expansion actuelle de cette espèce robuste en région agricole, dans le bassin-versant moyen de ce fleuve.

Remerciements

Nous remercions vivement, pour nous avoir confié l'étude de leur matériel, MM les Drs : F. Vaillant (Montbonnot, France), E. Martinez-Ansemil (Orense, Espagne), L.S. Whytton da Terra (Vila do Conde, Portugal), J. Moubayed-Breil (Montpellier, France) et M. Sartori (Lausanne, Suisse).

Travaux cités

- ANDERSSON, H. 1997. Diptera, introduction to adults. Pp 67-78 in Anders Nilsson (ed.) *Aquatic Insects of North Europe*, Volume 2. Apollo books, Stenstrup.
- CARLES-TOLRÁ, M. 2001. Nuevos datos sobre dípteros iberobaleares (Diptera : Orthorrhapha y Cyclorhapha). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **25** (1-2) : 53-95.
- CARLES-TOLRÁ, M. 2002. Athericidae, in M. Carles-Tolrá, M. & M. C.-T. Hjorth-Andersen : *Catálogo de los Díptera de España, Portugal y Andorra (Insecta)*. Monografías S.E.E., vol. **8** : 323 pp. Zaragoza.

- GAGNEUR, J. & A.G.B. THOMAS. 1985. Athericidae d'Afrique du Nord. III. La larve d'*Atrichops numidicus* Thomas & Gagneur, 1981 et son écologie (Diptera, Brachycera). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, **121** : 125-129.
- KHATORI, M. 1989. *Suivi spatio-temporel de l'impact de deux violentes pollutions organiques sur le macrobenthos lotique : par une laiterie-fromagerie du Cantal sur l'Arcueil et par l'agglomération toulousaine sur la Garonne*. Thèse de Spécialité, Université Paul Sabatier, Toulouse : 169 pp.
- NEVEU, A. 1976. Écologie des larves d'Athericidae (Diptera, Brachycera) dans un ruisseau des Pyrénées-Atlantiques. I. Structure et dynamique des populations. *Annales d'Hydrobiologie*, **7** (2) : 73-90.
- NEVEU, A. 1977. Écologie des larves d'Athericidae (Diptera, Brachycera) dans un ruisseau des Pyrénées-Atlantiques. II. Production. Comparaison de différentes méthodes de calcul. *Annales d'Hydrobiologie*, **8** (1) : 45-66.
- SÉGUY, E. 1934. Diptères d'Espagne. Étude systématique basée principalement sur les collections formées par le R. P. Longin Navás, S. J. *Memorias de la Academia de Ciencias Exactas, Fisico-Químicas y Naturales de Zaragoza*, Memoria **3a** : 1-54.
- SMITH, K.G.V. 1997. Diptera, introduction to immature stages. Pp 79-92 in Anders Nilsson (ed.) *Aquatic Insects of North Europe*, Volume **2**. Apollo books, Stenstrup.
- SOUBAYA, T. 1995. *Evolution à long terme des communautés de macroinvertébrés lotiques de la Garonne dans les environs de Toulouse*. Diplôme d'Études Approfondies d'Écologie des Systèmes Aquatiques Continentaux, Université de Toulouse, 60 pp + XXVII.
- STROBL, G. 1906. Spanische Dipteren. II Beitrag. *Memorias de la Real Sociedad española de Historia natural*, **3** (5) : 272-423.
- THOMAS, A.G.B. 1974. Diptères torrenticoles peu connus. I. Les Athericidae (larves et imagos) du Sud de la France (Brachycera, Orthorrhapha). *Annales de Limnologie*, **10** (1) : 55-84.
- THOMAS, A.G.B. 1975. Diptères torrenticoles peu connus. III. Les Athericidae (larves et imagos) du Sud de la France (Brachycera, Orthorrhapha). *Annales de Limnologie*, **11** (2) : 169-188.
- THOMAS, A.G.B. 1976. Diptères torrenticoles peu connus. IV. Les Athericidae (écologie et biologie) du Sud de la France (Brachycera, Orthorrhapha). *Annales de Limnologie*, **12** (2) : 175-211.
- THOMAS, A. 1981. *Travaux sur la taxonomie, la biologie et l'écologie d'insectes torrenticoles du Sud-Ouest de la France (Ephéméroptères et Diptères : Dixidae, Cecidomyiidae, Rhagionidae et Athericidae), avec quelques exemples de perturbations par l'homme*. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Paul Sabatier, Toulouse (Sciences), n° **988**, 330 pp.
- THOMAS, A.G.B. 1982. Diptères torrenticoles peu connus. VIII. Les Athericidae (*Ibisia vaillanti* n. sp.) du Sud de la France (Brachycera, Orthorrhapha). *Annales de Limnologie*, **18** (1) : 81-86.
- THOMAS, A.G.B. 1985. Diptères torrenticoles peu connus. IX. Les Athericidae du Sud de la France (Exemple d'expansion récente dans un cours d'eau soumis à des pollutions organiques rurales) (Brachycera, Orthorrhapha). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, **121** : 39-43.
- THOMAS, A.G.B. 1997. Rhagionidae and Athericidae, snipe-flies. Pp 311-320 in Anders Nilsson (ed.) *Aquatic Insects of North Europe*, Volume **2**. Apollo books, Stenstrup.
- THOMAS, A. 2004. Diptères torrenticoles peu connus: XII. Relations compétitives des Athericidae avec les autres macroinvertébrés prédateurs lotiques du Sud-Ouest de la France (Brachycera, Orthorrhapha). *Ephemera*, 2003, **5** (1) : 23-46.
- THOMAS, A., J. GAGNEUR & M. DAKKI. 1995. West palearctic Athericidae : the genus *Ibisia* Rondani, 1856. I. Rediscovery of *I. maroccana* (Séguy, 1930) at the locus typicus, and its ecology (Diptera, Brachycera : Orthorrhapha). *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.), **31** (1) : 63-69.
- THOMAS, A.G.B., N. GIANI & N. THOMAS. 1979. Actions humaines sur la faune benthique torrenticole dans le Sud-Ouest de la France. I. La Rigole de la Montagne Noire. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, **115** (1/2) : 30-52.