

**Première citation d'une espèce de Sphaeroceridae
dans un biotope d'eau douce naturel :
Limosina (Terrilimosina) schmitzi Duda, 1918
[Diptera, Brachycera, Cyclorrhapha]**

par Éric TABACCHI * & Alain THOMAS **

* Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, F – 31062 Toulouse cedex 9, France

** 5 rue du Vallon, F – 31320 Vieille-Toulouse, France

Mots clés : larves, pupes, adultes, galets, étang, pièges tubulaires, profondeur, nappe phréatique, frange capillaire.

Des larves, pupes et adultes de *Limosina (Terrilimosina) schmitzi* ont été prélevés par des pièges tubulaires implantés dans le substratum de galets d'un étang alimenté par la nappe phréatique et creusé dans les alluvions de l'Adour. 20 tubes – ouverts pour une colonisation latérale et avec 5 niveaux superposés chacun – ont été enfoncés jusqu'à une profondeur de 0,80 m, par séries de 4 (ou transects) de la berge vers le large. Les pièges ont été relevés une fois par mois sur une période d'un an, les prélèvements étant exactement répétés dans l'espace. Des Sphaeroceridae ont été collectés, seulement d'octobre à janvier, pendant la phase de subsidence du niveau de l'eau : 876 individus dans 121 compartiments sur 400 and totalisant 41 % des Diptères (26 familles). Les adultes colonisent davantage le substratum profond que les larves et les pupes. Dans les transects, larves et nymphes colonisent préférentiellement la berge plutôt que le large, ce qui n'est pas le cas des adultes. 65,8 % des adultes ont été capturés (tous encore vivants) dans l'eau de la nappe phréatique ou dans la frange capillaire, contre seulement 17,3 % pour les larves et 21,8 % pour les pupes.

First record of an holarctic Sphaeroceridae species in a freshwater natural biotope: *Limosina (Terrilimosina) schmitzi* Duda, 1918 [Diptera, Brachycera, Cyclorrhapha]

Keywords: larvae, pupae, adults, pebbles, pond, tubular pipes, depth, water table, capillary fringe.

Larvae, pupae and adults of *Limosina (Terrilimosina) schmitzi* were sampled by tubular pipes driven in the pebbly substratum of a pond, phreatic water-fed and excavated in the alluvium of the Adour river. 20 tubes – opened for lateral colonization and with 5 level superpots each – were buried as far as 0.80 m, as sets of four (or transects) from the bank to the offing. The traps were removed once a month, over a one year period, the samples being exactly replicated in space. Sphaeroceridae were collected between October and January only, during the subsidence of the water level: 876 individuals occurring in 121 compartments out of 400 and amounting 41 % of total Diptera (26 families). Adults colonized deep substratum more than larvae and pupae did. In transects, larvae and pupae clearly colonized banks rather than offing, whereas adults did not. 65.8 % of adults were captured (all of them alive) in the water table or in the capillary fringe, in comparison with larvae (17.3 %) and pupae (21.8 %).

1. Introduction : Sphaeroceridae et milieux d'eaux douces

Lors de l'étude de la biologie et de l'écologie des communautés d'invertébrés dans un étang creusé dans les alluvions de l'Adour, à proximité immédiate de ce cours d'eau par l'un de nous (E. T.), il a été constaté la présence tout à fait inhabituelle, et en effectifs relativement élevés, de larves, pupes et adultes de Diptères Sphaeroceridae. Voici ces résultats, présentés au 38e Meeting annuel de la North American Benthological Society, Blacksburg, Virginie, USA (1990) mais restés non publiés.

La famille des Sphaeroceridae (synonymes : Cypselidae et Borboridae) compte environ un millier d'espèces décrites de toutes les régions du monde (SMITH 1989). Il s'agit de Brachycères Cyclorhaphes relativement proches des Drosophilidae et des Ephydridae, ces derniers plus connus des hydrobiologistes.

1.1. Rareté des mentions de présence de cette famille dans les manuels d'hydrobiologie

Les Sphaeroceridae sont totalement absents – pas même simplement cités ! – de la plupart des grands ouvrages, pourtant très documentés, traitant des faunes aquatiques d'eau douce. Ainsi de la *Limnofauna Europaea* (1978), J. ILLIES (ed.), de la *Stygofauna Mundi* (1986), L. BOTOSANEANU (ed.), de l'Introduction aux insectes aquatiques d'Amérique du Nord (MERRITT ET AL. 2008), ou des ouvrages sur l'écologie des insectes aquatiques de WARD (1992), ou encore des invertébrés d'eau douce de TACHET et al (2000). Seul à notre connaissance, le remarquable manuel de MCCAFFERTY (1981), générateur de vocations, mentionne cette famille en bordure de cours d'eau, sur des surfaces saturées, sur des plages marines humides, les adultes de quelques espèces pouvant être communs le long des rives boueuses. Il est précisé en outre dans ce travail que quelques espèces se développent dans la matière organique d'environnements aquatiques marginaux en décomposition.

1.2. Essai d'estimation sommaire de l'importance relative des Sphaeroceridae adultes dans l'environnement immédiat des cours d'eau

THOMAS (1968) a effectué plus de 100 chasses d'adultes d'une heure au filet entomologique dans l'environnement immédiat (moins de 5 m de distance de l'eau) d'une cinquantaine de ruisseaux et rivières : des environs de Toulouse vers 150 m d'altitude, des Prépyrénées et des Pyrénées jusqu'à 2400 m, récoltant près de 14000 Diptères Nématocères et Brachycères. Il a été constaté dans ce matériel que les Sphaeroceridae arrivaient au 3^e rang des familles de Diptères en nombres d'individus, après les Nématocères Chironomidae et Limoniidae, et au premier rang des Brachycères avec une forte majorité d'individus pour le genre « *Leptocera* sensu lato » (sous-famille des Leptocerinae) : 93 %, selon la classification simplifiée de SÉGUY (1934) qui a beaucoup évolué depuis, en particulier après les travaux de ROHÁČEK (1982-1983). Aussi élémentaire que puisse apparaître l'étude de THOMAS (op. cit.) menée sur un an, elle va bien dans le sens de l'avis d'OLDROYD (1964), repris par MARSHALL (1985a) : les discrets Sphaeroceridae sont les plus « inconspicuously successful » des mouches.

1.3. Quelques aspects classiques de l'écologie et de la biologie des Sphaeroceridae

Les larves sont généralement saprophages et se développent (SMITH 1989) dans des milieux très riches en matières organiques : fumiers divers, excréments, boues, litières de forêt, champignons, rebuts de légumes en putréfaction, algues marines, grottes, nids d'oiseaux, de mammifères et d'insectes, charognes ; plus spécialisés, les escargots (DEEMING & KNUTSON 1966) et très vraisemblablement le guano de chauve-souris dans certaines grottes (JEANNEL 1926). Les larves de Sphaeroceridae filtrent probablement et concentrent les microorganismes du milieu environnant en décomposition (MARSHALL 1982). En effet, le plancher de leur pharynx est équipé de stries longitudinales similaires à celles dont il a été montré qu'elles servent de filtres bactériens chez d'autres Cyclorhaphes (DOWDING 1967). Les adultes vivent au contact des nombreux habitats ou microhabitats précités, souvent en présence de l'homme qui intervient dans la répartition mondiale de beaucoup d'espèces par ses divers modes de transport à longue distance depuis des siècles.

Selon RICHARDS (1930) presque toutes les espèces de Sphaeroceridae présentent une large valence écologique et peuvent occuper divers habitats, parfois curieusement très différents. Ainsi voici deux exemples parmi d'autres, donnés par SMITH (1989) :

– *Leptocera coenosa*, qui vit sur les excréments humains et dans les fosses d'aisance, a aussi été élevée à partir de nids de guêpes ! ;

– *Kimosina empirica* (Hutton) qui vit dans les réservoirs septiques a aussi été élevée à partir de cadavres de lapins, d'un phoque et aussi observée émergeant d'un cadavre humain.

Un exemple extrême est fourni (NICOLI et al 1962) par l'attraction de l'espèce *Leptocera (Coproica) ferruginata* par les vapeurs d'ammoniac du procédé de reproduction diazo d'une imprimerie et leur imprégnation des vêtements de son personnel ; il a été présumé que ces mouches provenaient d'un zoo voisin. Cette même espèce (terra typica : la Suède) a été récoltée en Angleterre sur de l'herbe en putréfaction par GODDARD (1938) et, en abondance, par TENORIO (1968) sur du fumier de bovin et du purin de laiterie à... Hawaii ! Cela explique probablement pourquoi les adultes de certaines espèces, attirées par des vapeurs de NH₃, se retrouvent dans des terriers de rongeurs, de blaireaux et sur divers types de cadavres en décomposition (PITKIN 1987). La valence écologique de plusieurs espèces de Sphaeroceridae apparaît ainsi très grande, surprenante même.

Mais on pourra objecter que des captures fugitives d'adultes très mobiles se nourrissant sur un substrat déterminé n'impliquent pas avec certitude que les larves et les pupes se sont développées dans ce même substrat. FERRAR (1987) déplore le peu d'observations de larves par rapport aux adultes lors de nombreuses citations de milieux. Et la diversité des communautés de Sphaeroceridae dans un milieu donné peut être considérablement réduite selon que la liste d'espèces est établie sur les adultes posés superficiellement sur le substrat ou sur les larves observées in situ (LAURENCE 1955).

1.4. Citations de Sphaeroceridae en milieux aquatiques ou subaquatiques

Des espèces de Sphaeroceridae ont été signalées par RICHARDS (1930) – certaines en forts effectifs – sur des algues marines supralittorales en décomposition (tout particulièrement *L. zosteriae*, mais aussi plus occasionnellement *L. brachystoma*, *L. fuscipennis* et dans une moindre mesure *L. vagans*, *L. silvatica*, *L. heteroneura*, *L. luteilabris* et *Sphaerocera pusilla*. Les communautés

d'insectes dominées par les Sphaeroceridae sont responsables de la dégradation rapide des algues marines brunes en bord de mer, contribuant ainsi largement à la chaîne alimentaire (MARSHALL 1979). Les pupes sont observées sur toute l'épaisseur des dépôts d'algues, depuis les couches supérieures jusqu'au substratum du rivage. Les adultes ne paraissent guère s'éloigner de ces accumulations végétales, bien qu'EGGLISHAW (1961) ait observé des vols migratoires de *L. zosteræ*, en forts effectifs.

Selon RICHARDS (1930) qui a effectué des captures d'imagos en bordure des eaux douces sensu lato – depuis les simples flaques jusqu'aux rives des rivières et des lacs – l'espèce la plus commune est *L. humida*. Cet auteur cite la récolte de nombreux adultes tout juste émergés, se trouvant encore sur la face inférieure d'une pierre, dans un petit ruisseau. Il considère la larve comme « probablement souvent réellement aquatique », quoique capable de vivre aussi dans une boue moins hydratée. D'autres espèces typiques d'habitats du bord de l'eau sont *L. lutosa*, *L. palustris*, *L. limosa* et *L. fuscipennis*, les trois premières trouvées dans la boue draguée d'un canal, se raréfiant et disparaissant au fur et à mesure du dessèchement de ce substrat.

MOON (1956) a observé, lui aussi, des adultes de *L. lutosa* sur le film d'eau superficiel de la boue liquide d'un cours d'eau calcaire à l'étiage, en phase d'assèchement mais encore soutenu par la nappe phréatique, en compagnie de trois espèces prédatrices, deux Dolichopodidae et *Lispe tentaculata* (Anthomyidae), holarctique franchement aquatique (HENNIG 1978). Ce microhabitat superficiel est riche en nourriture à la fois pour les adultes et les larves de Sphaeroceridae.

L. bromeliarum a été élevée dans l'eau retenue par les feuilles de bromeliaceae (Mexique) et d'*Heliconia* (Costa Rica) (RICHARDS 1930).

WILLIAMS & HYNES (1976 & 1977) signalent, dans leur étude des cours d'eau temporaires, des larves de trois espèces du genre *Leptocera* comme spécialisées dans le sol humide, les bords humides de cours d'eau ou faisant partie de la faune terrestre temporaire d'été sur un lit à sec. Ils pensent aussi qu'elles peuvent être attirées par la matière organique végétale ou animale en décomposition dans les flaques d'eau résiduelles.

Enfin, variante extrême de milieux aquatiques colonisés par de très grands effectifs larvaires et adultes pouvant devenir des nuisances, les dispositifs d'épuration, fosses septiques, bassins de décantation etc : par exemple *L. coenosa* signalée dans des réservoirs septiques scolaires par FREDDEEN & TAYLOR (1964) et *L. fuscipennis* dans une boue d'épuration par MIHARA et al. (1983a & b). Cependant, quoique les Sphaeroceridae comptent parmi les plus abondants et les plus ubiquités des insectes, ils apparaissent finalement d'une faible importance médicale ou agricole (MARSHALL & RICHARDS 1987).

2. Le milieu étudié

L'étang considéré, situé dans la banlieue de la ville de Tarbes, est à 300 m d'altitude et a une superficie de 2000 m². Il a été creusé vers 1960 dans les alluvions à forte porosité de l'Adour, épais de 30 m, à 200 m de distance de cette rivière. Sa profondeur maximale atteint en un point 5 m.

2.1. Granulométrie du substratum

La granulométrie du fond de l'étang a été déterminée sur des échantillons de substratum de 150 kg (Tab. 1). La classe modale est nettement représentée par les galets de 10 à 20 cm. Si l'on

prend aussi en considération les deux classes adjacentes (soit, en tout, des éléments de 5 à 40 cm) la valeur de 60 % du total est largement dépassée. Cela se traduit (Fig. 1) par la présence de nombreux interstices volumineux – en grande partie non colmatés – permettant le développement d'espèces particulières, comme par exemple l'éphémère *Thraulius bellus* (TABACCHI et al. 1993).



Figure 1. Substratum typique du fond de l'étang.
Figure 1. Typical substratum of the pond bottom.

Substratum du fond de l'étang	
Classes de taille (mm)	Pourcentage du substrat
< 0,2	4,27 ± 2,14
0,2 à 0,5	4,18 ± 1,08
0,5 à 1	3,09 ± 0,91
1 à 2	1,92 ± 0,82
2 à 5	2,09 ± 0,54
5 à 10	2,89 ± 2,07
10 à 25	5,94 ± 1,77
25 à 50	8,36 ± 1,36
50 à 100	19,44 ± 2,50
100 à 200	30,36 ± 7,94
200 à 400	13,64 ± 1,82
> 400	3,52 ± 2,58

Tableau 1. Granulométrie du substratum de l'étang.
Table 1. Granulometry of the pond substratum.

2.2. Paramètres physicochimiques majeurs de l'eau de la nappe phréatique comparativement à la surface de l'étang

Le Tableau 2 regroupe les paramètres physicochimiques de l'eau les plus discriminants de l'écosystème constitué par cet étang. Il oppose l'eau phréatique à une profondeur de 1,05 m et l'eau de l'étang en surface. Il confirme la plus grande stabilité thermique de l'eau de la nappe phréatique. Doivent aussi être mentionnés : les nitrites, très toxiques – qui disparaissent en raison du brassage causé par le débit de la nappe et par le marnage –, un fort abaissement des phosphates et de l'oxygène dissous (obscurité), enfin une hausse importante de la teneur en silice.

3. Matériel et méthodes

3.1. Le système de pièges implantés

Nous avons utilisé un piège spécialisé pour la récolte de la faune interstitielle des rivières alluviales (Figs 2 & 3). Ce piège est tubulaire, composé de trois tuyaux en PVC concentriques, emboîtés, d'un mètre de long. Le tube externe (A) est uniformément perforé (diamètre des perforations : 20 mm) sur toute sa surface. Il est implanté à demeure dans le substratum.

Paramètres discriminants	Étang (en surface)	Nappe phréatique (- 1,05 m)
PO ₄ (µg/L)	9,54 ± 8,93	2,31 ± 1,38
NO ₂ (mg/L)	14,88 ± 10,85	0,00
NO ₃ (mg/L)	5,16 ± 1,05	8,62 ± 0,85
SiO ₃ (mg/L)	20,71 ± 17,71	48,96 ± 52,40
% saturation O ₂	75 - 111	50 - 71
T° moyenne (°C)	5,8 - 24,2	11,8 - 17,8
T° amplitude journalière (°C)	0,5 - 6,5	0,2 - 0,5

Tableau 2. Moyennes et écarts-types des principaux paramètres physicochimiques discriminants entre l'étang (en surface) et la nappe phréatique (à 1,05 m de profondeur). Les écart-types correspondent à des mesures bimensuelles de décembre 1987 à janvier 1989.

Table 2. Average ± SD values of the main discriminant physicochemical characteristics between pond (surface) and water table (at 1.05 m depth). Standard deviations refer to measurements made twice a month from December 1987 to January 1989.

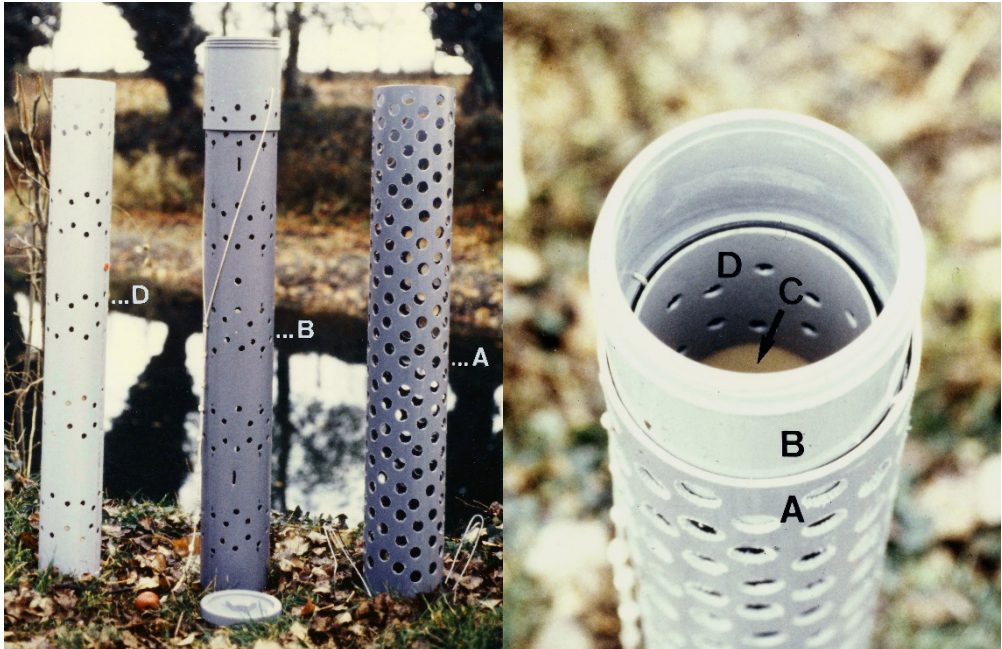


Figure 2 (à gauche). Tube externe (A) implanté à demeure dans le substratum. Tube intermédiaire (B) et tube interne (D) relevés tous les mois.

Figure 3 (à droite). Sommet du piège avec les trois tubes concentriques et la première cloison transversale C.

Figure 2 (on left). External cylinder (A) permanently set up in the substratum. Middle cylinder (B) and inner cylinder (D): monthly lifting.

Figure 3 (on right). Upper part of the trap showing the three concentric cylinders and the first bulkhead C.

Les deux tubes, intermédiaire B et interne D, possèdent des perforations plus petites (13 mm) en vis-à-vis, exactement superposées. Le rôle du tube B est d'assurer, en couissant lors du relevage, l'étanchéité du tube D (qui contient le substratum récupéré provenant du tube externe A lors de sa pose). 5 cloisons horizontales C délimitent cinq compartiments de 20 cm de hauteur et d'une capacité de 2,86 L, superposés dans chaque piège. Pour plus de détails sur le dessin et la réalisation de ce piège, ainsi que son fonctionnement, consulter TABACCHI (1990).

20 pièges ont été relevés chaque mois pendant toute la durée de l'étude qui s'est étendue sur un cycle annuel : 5 transects de 4 pièges chacun (Fig. 4), soit un total de 100 compartiments.

Longueur des 5 transects de 4 pièges (en m) : 4,59 ; 5,18 ; 3,87 ; 12,16 ; 2,98.

Amplitude verticale de ces mêmes transects (en m) : 1,59 ; 1,67 ; 1,54 ; 1,36 ; 1,53.



Figure. 4. Les quatre pièges d'une même série (transect) in situ. Les deux bouteilles vides au premier plan sont des flotteurs qui permettent de repérer la position individuelle des pièges par hautes eaux.

Figure. 4. The four traps of a same series (transect) in situ. The two empty bottles in the foreground are floats to locate flooded traps at high water.

3.2. Submersion/émersion des pièges

Le Tableau 3 indique le taux de submersion mensuel (en %) des pièges sur un cycle annuel :

a) moyennes par compartiments (N1 à N5 selon la profondeur) ;

b) par piège (du large P1 vers la berge P4).

La submersion est évidemment de plus en plus forte du compartiment supérieur N1 vers N5 le plus profond ; elle est de plus en plus faible de P1 (vers le large et la profondeur) à P4 (vers la berge).

La dernière ligne du tableau 3 indique le niveau mensuel de la nappe phréatique, exprimé en pourcentage de son amplitude totale (marnage de 1,67 m cette année là).

SUBMERSION (%) DES COMPARTIMENTS	J	<u>Montée des eaux</u>					<u>Phase de subsidence</u>						
		F	M	A	M	Jn	Jt	A	S	O	N	D	J
N1 (haut)	0	100	97,3	100	100	100	100	100	77,9	39	17,3	0	0
N2	2	100	100	100	100	100	100	100	97,3	74,4	36,1	9,6	0
N3	17	100	100	100	100	100	100	100	100	90,8	66	23	5,3
N4	35,5	100	100	100	100	100	100	100	100	100	94,1	50,6	19,9
N5 (bas)	65,1	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	84,4	40,3
SUBMERSION (%) DES PIÈGES													
P1 (→ large)	53	100	100	100	100	100	100	100	100	100	88,4	63,5	36,2
P2	27	100	100	100	100	100	100	100	98,8	90,3	67,4	37,5	13,7
P3	10,8	100	100	100	100	100	100	100	93,4	72,9	49,8	19,9	2,4
P4 (→ berge)	4,9	100	98,3	100	100	100	100	100	87,9	67	42,1	13,2	0
NIVEAU de la NAPPE PHRÉATIQUE (%)	8,8	91,4	74,9	87,3	97,1	84,1	100	80,3	60,5	46,7	32,9	15,1	0

Tableau 3. Taux de submersion mensuel (%) de l'ensemble des pièges sur un an, et niveau de la nappe phréatique (en % de l'amplitude totale).

Table 3. Monthly submersion rate (%) of the sampling set over a year, and water table level (as % of the total amplitude).

4. Résultats

4.1. Diversité des Diptères récoltés par les pièges et importance quantitative des Sphaeroceridae

La grande diversité des Diptères présents dans le substratum de l'étang apparaît dans le Tableau 4 où sont précisées les trois phases larves, nymphes et adultes : en tout 26 familles (11 de Nématocères et 15 de Brachycères). D'emblée se remarque le grand nombre relatif de Sphaeroceridae, – ce aux trois phases –, en seconde position après les Chironomidae (15,1 % du total des Diptères ; et même plus de 40 % sur les seuls quatre mois de leur récolte). Ce nombre est bien supérieur aux effectifs des familles, pourtant en majorité aquatiques, des Psychodidae et des Ceratopogonidae.

Familles	Total	Larves	Nymphes	Adultes
Trichoceridae	35	12	5	18
Tipulidae	36	32	2	2
Limoniidae	3	3	—	—
Sciaridae	340	338	1	1
Cecidomyiidae	7	6	—	1
Scatopsidae	5	—	—	5
Culicidae	50	33	14	3
Chironomidae	3587	3460	63	64
Ceratopogonidae	280	142	138	—
Ptychopteridae	1	1	—	—
Psychodidae	327	315	10	2
Σ NÉMATOCÈRES	4671	4342	233	96
Stratiomyidae	13	9	—	4
Empididae	13	8	—	5
Dolichopodidae	4	—	—	4
Lonchopteridae	3	—	—	3
Phoridae	61	—	47	14
Syrphidae	39	36	—	3
Drosophilidae	3	1	—	2
Sphaeroceridae	876	388	330	158
Ephydriidae	67	14	7	46
Chloropidae	7	—	—	7
Scatophagidae	2	—	—	2
Tetanoceridae	3	—	—	3
Muscidae	17	—	13	4
Calliphoridae	5	—	4	1
Tachinidae	1	—	—	1
Σ BRACHYCÈRES	1114	456	401	257
TOTAL DIPTÈRES	5785	4798	634	353

Tableau 4. Totalité des Diptères (larves, nymphes et adultes) capturés pendant un an par les pièges in situ dans l'étang (100 compartiments).

Table 4. Total material of Diptera (larvae, nymphs and adults) captured by the sampling set in the pond (100 compartments) during a year.

Les Sphaeroceridae sont curieusement beaucoup plus abondants ici que la famille voisine des Ephydriidae, dont plusieurs dizaines d'espèces sont connues comme mineuses de végétaux aquatiques.

La détermination spécifique des adultes a été effectuée d'après le travail et les excellentes figures 167 à 176 de ROHÁČEK (1982), pp. 273-274. Notre matériel appartient à l'espèce *Limosina (Terrilimosina) schmitzi* Duda, 1918.

4.2. Période de récolte de *L. (T.) schmitzi* dans les pièges

Larves, pupes et adultes de *L. (T.) schmitzi* n'ont été collectés (Tableau 5) que pendant la baisse ininterrompue (été et automne) du niveau de l'eau : absolument aucun spécimen n'a été récolté en

période de hautes eaux ou même simplement pendant toute la phase ascendante de la nappe phréatique. Or, du début juillet 1988 à la fin janvier 1989, toute la période de subsidence de la nappe (Fig. 5) a été continue et très régulière, mensuellement de l'ordre de 15 à 20 % du marnage total.

Phases du développement	Matériel total de <i>L. (T.) schmitzi</i> récolté			
	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier
Larves	49	280	44	15
Pupes	63	252	11	4
Adultes	1	21	80	56

Tableau 5. Matériel total de *L. (T.) schmitzi* (larves, pupes et adultes) pendant les quatre mois de récolte de l'espèce (période de subsidence). Aucun autre individu n'a été récolté sur tout le reste de l'année.

Table 5. Total material of *L. (T.) schmitzi* (larvae, pupae and adults) collected during the four months of subsidence period. No other individuals were sampled all the year round.

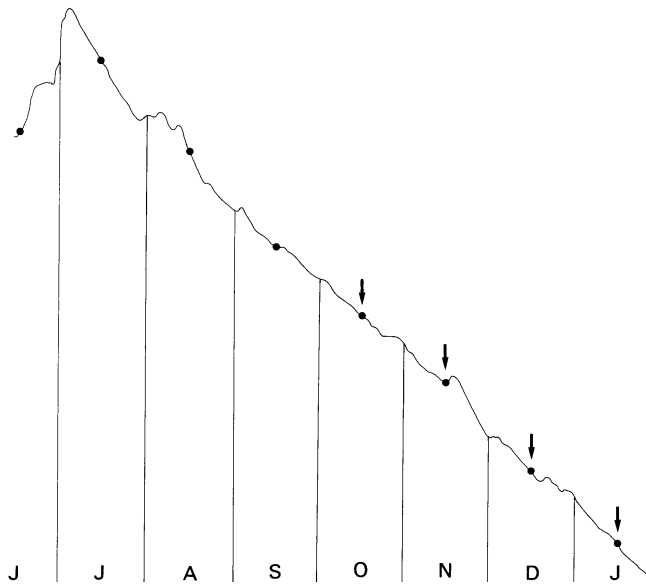


Figure 5. Subsidence ininterrompue du niveau de la nappe phréatique depuis le début juillet jusqu'à la fin janvier (amplitude totale entre janvier 1988 et janvier 1989 : 1,67 m).

Les flèches indiquent des captures de *L. (T.) schmitzi*.

Figure 5. Uninterrupted subsidence of the water table level from early July to the end of January (total range between January 1988 and January 1989: 1.67 m).

Arrows correspond to captures of *L. (T.) schmitzi*.

L'abondance maximale des larves se situe clairement en novembre, mais celle des nymphes aussi, ce qui est révélateur d'une croissance larvaire très rapide. Les Sphaeroceridae sont des Cyclorrhaphes ; ils ne possèdent que trois stades larvaires (FERRAR 1987), ce qui contribue à la brièveté de leur cycle de développement.

L'abondance maximale des adultes est observée en décembre – alors que les pupes ont déjà presque disparu (ce qui traduit une pupaison très rapide elle aussi) – avec des effectifs imaginaires

encore importants en janvier ; les trois phases de la population disparaissent totalement dès février, au début de la remontée de la nappe phréatique.

Au vu des effectifs récoltés, la mortalité paraît a priori très faible lors du passage de la phase larvaire à la phase nymphale ; au contraire, elle pourrait être élevée au passage de la phase nymphale à la phase adulte. La longévité des adultes paraît pouvoir excéder celles des larves et des pupes cumulées.

4.3. Enfouissement des larves, pupes et adultes de *L. (T.) schmitzi* dans le substratum

Larves et pupes se raréfient rapidement (et de manière très similaire) avec la profondeur dans le substratum (Tab. 6). Il n'en est pas de même pour les adultes, aussi nombreux dans le compartiment le plus profond des pièges (de – 60 à – 80 cm) que près de la surface (de 0 à – 20 cm). Près de 90 % de ces adultes migrant en profondeur sont des femelles qui trouvent des conditions plus stables – température et milieu liquide en particulier – pour l'oviposition. Un adulte sur trois excède 60 cm de profondeur dans le substratum contre environ 1 % seulement pour les larves et les pupes. Les adultes, issus de pupes (qui sont préférées d'une faible profondeur) en novembre, ne colonisent le substratum profond qu'en décembre, avec une fin de cohorte encore importante en janvier (Tab. 7).

Profondeur dans le substratum (cm)	Matériel total de <i>L. (T.) schmitzi</i> récolté		
	Larves	Pupes	Adultes
0 - 20	338	278	55
20 - 40	33	32	20
40 - 60	13	15	30
60 - 80	4	5	53
	(= 1,0% du total)	(= 1,5% du total)	(= 33,5% du total)

Tableau 6. Matériel total de *L. (T.) schmitzi* (larves, pupes et adultes), récolté en fonction de la profondeur dans le substratum.

Table 6. Total material of *L. (T.) schmitzi* (larvae, pupae and adults), collected in terms of depth in the substratum.

Profondeur dans le substratum (cm)	Nombres d'adultes de <i>L. (T.) schmitzi</i>			
	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier
0 - 20	1	20	24	10
20 - 40	0	1	15	4
40 - 60	0	0	14	16
60 - 80	0	0	27	26

Tableau 7. Répartition des adultes de *L. (T.) schmitzi* pendant les quatre mois de récolte de l'espèce, en fonction de la profondeur dans le substratum.

Table 7. Distribution of the adults of *L. (T.) schmitzi*, collected for four months, in terms of depth in the substratum.

4.4. Colonisation des pièges selon leur éloignement de la berge

Elle apparaît sur le Tableau 8 qui regroupe les récoltes cumulées aux cinq transects, sur la base des pièges implantés du large (P 1) vers la berge (P 4). Larves et pupes se trouvent préférentiellement vers la berge, ce qui n'est pas le cas des adultes. Ces derniers présentent une répartition latérale bien plus homogène : un quart des adultes (contre pratiquement 0 % des larves et des

pupes) colonise les 5 pièges P 1, les plus éloignés de la berge, les plus profonds et par conséquent ceux immergés le plus longtemps durant le cycle hydrologique.

Phases du développement	Matériel total de <i>L. (T.) schmitzi</i> récolté			
	Σ P 1 (large)	Σ P 2	Σ P 3	Σ P 4 (berge)
Larves	1	93	48	246
Pupes	0	76	75	179
Adultes	39	50	32	37

Tableau 8. Répartition des larves, pupes et adultes de *L. (T.) schmitzi* dans les 5 transects, en fonction de l'éloignement des pièges, du large (P 1) vers la berge (P 4).

Table 8. Distribution of larvae, pupae and adults of *L. (T.) schmitzi* in the 5 transects, in terms of distance from the offing (P 1) to the bank (P 4).

4.5. Effectifs des larves, pupes et adultes de *L. (T.) schmitzi* dans le substratum, exprimés en fonction du niveau de la nappe phréatique

La frange capillaire

Les berges d'un ruisseau ou d'une rivière sont saturées au contact direct de l'eau, dans la zone de battement, mais leur teneur en eau diminue très rapidement en s'éloignant de l'eau libre. De même, le substratum interstitiel de l'étang considéré présente, immédiatement au dessus du niveau phréatique, une zone d'imbibition des sédiments par contact avec la nappe : cette zone très humide constitue la frange capillaire. Sa hauteur pratique est voisine de 20 cm lors de la phase de subsidence (elle est moindre lors de la phase ascendante de la nappe phréatique). L'eau remonte ainsi par capillarité sur la paroi des éléments grossiers (galets) et imbibe les éléments fins (sables). La frange capillaire constitue donc un biotope particulier (Tab. 9), saturé en humidité et en conséquence colonisé en particulier par des Diptères à respiration aérienne, dont les stigmates sont protégés de la pénétration d'eau par des soies hydrofuges plus ou moins développées. Il s'agit souvent de familles essentiellement « terrestres », dont certaines espèces s'adaptent au contact de l'eau.

Quelques remarques peuvent être formulées :

- la classe modale des larves (202 en 9 compartiments) correspond à des individus capturés entre 0 et 10 cm seulement au-dessus de la frange capillaire.
- la classe modale des pupes (148 en 10 compartiments) a été relevée entre 10 et 30 cm au dessus de la frange capillaire ; la pupaison paraît se dérouler à une profondeur moyenne plus faible que la phase larvaire, ce qui est logique car l'immobilité des pupes les expose davantage aux montées accidentelles du niveau de la nappe phréatique.
- 104 adultes (65,8 % du total) ont été capturés dans l'eau ou dans la frange capillaire – très probablement en rapport avec l'oviposition – à opposer à 17,3 % des larves et 21,8 % des pupes.
- MARSHALL (1985b) mentionne d'ailleurs la présence d'un abdomen terminal long et rétractile chez les femelles du sous-genre *Terrilimosina*, ce qui favorise la précision et l'efficacité de l'oviposition, lors de l'implantation des œufs sur un biofilm, en milieux très humides ou superficiellement aqueux, en particulier dans la frange capillaire.
- au moment du relevage des pièges et de la fixation de notre matériel, tous les adultes sans exception étaient encore vivants, clairs (émergés récemment de la pupa) ou foncés (plus âgés), ce qui confirme bien qu'il ne s'agit pas d'une situation de submersion accidentelle.

	Profondeur / niveau nappe phréatique	Larves (compartiments)	Pupes (compartiments)	Adultes (compartiments)	État du substratum
...120					
100	100 à 120 cm	10 (4)	1 (1)	1 (1)	INTERSTICES ÉMERGÉS
70	70 à 100 cm	30 (3)	2 (2)	4 (3)	
50	50 à 70 cm	9 (4)	4 (3)	7 (7)	
30	30 à 50 cm	70 (10)	148 (10)	17 (12)	
20	20 à 30 cm	202 (9)	103 (7)	25 (9)	
10	10 à 20 cm	12 (6)	27 (4)	46 (13)	Frange capillaire
0	0 à 10 cm	37 (8)	36 (6)	17 (8)	Frange capillaire
	Niveau nappe phréatique				
-10	0 à -10 cm	4 (2)	5 (3)	37 (9)	INTERSTICES IMMERGÉS
-20	-10 à -20 cm	5 (3)		4 (1)	
-30	-20 à -30 cm	2 (2)			
...-65	-30 à -65 cm	7 (4)	4 (1)		
	Total	388 (55)	330 (37)	158 (63)	

Tableau 9. Effectifs des larves, pupes et adultes de *T. schmitzi* localisés par rapport à la hauteur d'eau dans le substratum ; entre parenthèses les nombres de compartiments correspondants.
Niveau de la nappe phréatique mesuré quotidiennement.

Table 9. Numbers of larvae, pupae and adults of *L. (T.) schmitzi* located with regard to the water level in the substratum; in brackets the numbers of corresponding compartments.
Level of the water table measured every day.

- les abondants microchètes (voir par exemple DUDA (1938, p. 9, figs 5-11) et MARSHALL & RICHARDS (1987 p. 993, fig. 93.1 et p. 998, figs 25-26)) favorisent la présence et la persistance d'une pellicule d'air sur le corps de l'adulte – y compris les stigmates – quand il s'immerge.

- au-delà de la stabilité thermique, le substratum de l'étang assure une humidité que l'adulte, très mobile¹ et peu mouillable peut « réguler » selon la profondeur – en s'enfonçant ou au contraire en remontant vers la surface.

- le nombre de compartiments colonisés est en rapport avec la capacité de déplacement des individus : seulement 37 compartiments pour les pupes semi-rigides, immobiles, 55 pour les larves et 63 (malgré le nombre d'individus beaucoup plus faible) pour les adultes, bien plus mobiles.

¹Tout comme les Ephydriidae et les Drosophilidae, les Sphaeroceridae sont de médiocres voiliers, en raison d'une ou deux fractures de la nervure costale située(s) près de la base de l'aile. Ce sont en revanche des marcheurs rapides et très actifs. Selon HACKMAN (1969) il était déjà connu mondialement il y a 50 ans 120 espèces de Sphaeroceridae à ailes réduites, brachyptères ou même aptères.

5. Discussion

Peu connue, *L. (T.) schmitzi* n'avait pas été considérée comme aquatique ou même subaquatique jusqu'ici. Le présent travail est le premier à avoir mis en évidence, pendant quatre mois sur douze, des rapports étroits de cette espèce avec un cycle hydrologique particulier, spécialisé en raison de la nature du substratum, et évoluant considérablement sous l'action de la nappe phréatique.

En fait, ROHACEK (1983) classe *L. (T.) schmitzi* dans les terricoles, à régime probablement phytosaprophage. MARSHALL (1985b) indique que cette espèce est répandue sur toute la région holarctique et est récoltée communément en association avec la végétation en putréfaction dans les zones boisées.

L. (T.) schmitzi a même été signalée dans des microhabitats encore plus différents d'un substratum d'étang. Ainsi, RICHARDS (1930) en a identifié des adultes à l'entrée de terriers de lapins (attraction par NH_3 ?) et de trous de souris, mais une erreur d'attribution de niche écologique reste possible en se basant sur la seule présence instantanée de moucheron très actifs sur un substrat donné, en l'absence de minutieux élevages in situ. PITKIN (1987), dans son manuel de détermination des Sphaeroceridae britanniques, reprend les citations de Richards en y ajoutant l'entrée d'un terrier de blaireau, un cadavre de faisan, des herbes fauchées et des pièges lumineux, mais la somme de tout ce matériel d'origine fort hétérogène reste très modeste : seulement 10 mâles et 9 femelles...

En fait, trois travaux concernant des milieux aqueux (le premier ci-dessous) ou très humides (les deux autres) permettent, par comparaison, d'envisager une première interprétation du cycle vital de *L. (T.) schmitzi* dans le substratum de l'étang.

Tout d'abord, les observations de FREDEEN & TAYLOR (1964) sur l'espèce *coenosa* (Rondani, 1880) dans des réservoirs septiques, milieu extrême certes, mais indubitablement aquatique :

- l'incubation des œufs requiert 2 jours à environ 22 °C et la période larvaire 7-13 jours (jusqu'à 63 jours dans des conditions défavorables, comme la surpopulation). À maturité les larves, blanches, nagent hors du liquide et se nymphosent au contact de l'air, en brunissant. Contrairement à la respiration branchiale, les ouvertures stigmatiques protégées permettent une immersion des larves dans des liquides très toxiques (NH_3). La pupaison dure en général 7-8 jours, parfois jusqu'à 11 jours à 22 °C.

- sur substrat humide, les adultes mâles survivent entre 4 et 32 jours et les femelles entre 4 et 79 jours ; ils sont très sensibles à la déshydratation. L'accouplement sur le substrat est plus fréquent qu'en vol, à la lumière du jour ou – point très important ici – à l'obscurité totale. 3 femelles ayant vécu 55, 70 et 79 jours au laboratoire ont pondu des œufs fertiles respectivement jusqu'aux 47°, 47° et 40° jours après l'accouplement.

Ensuite, l'étude d'EGGLISHAW (1961) sur le cycle de développement en élevage de *L. zosteræ* sur *Fucus*. À la température ambiante du laboratoire, l'éclosion des œufs s'est produite au bout de 6-8 jours, les trois stades larvaires durant respectivement 6-9 jours, 5-8 jours et 13-15 jours, enfin la nymphose 26-29 jours. Les adultes ont survécu jusqu'à 11 semaines en maintenant une forte hygrométrie, mais quelques jours seulement dans des flacons à sec. Les femelles s'accouplant peu après l'émergence, parfois encore de couleur blanchâtre, ont pondu 12 jours plus tard. À l'éclosion, les jeunes larves recherchent un film liquide ou les petites poches d'eau ménagées entre les algues et la paroi des récipients, seuls leurs spiracles postérieurs restant au contact de l'air. En cas de

submersion pendant quelques minutes, les soies des spiracles postérieurs forment un cône qui retient une bulle d'air. Le comportement et le microhabitat du second stade larvaire sont identiques à ceux du premier. Le troisième stade larvaire n'est pas aussi tributaire d'un environnement très humide. Il se déplace davantage et plus vite ; son activité apparaît à la dégradation de la biomasse de *Ficus*. Point important : les pupes recouvertes d'un mince film d'eau n'ont pas produit d'adultes et en conséquence il paraît vital pour cette espèce que les larves se nymphosent dans des zones qui ne peuvent être envahies durablement par l'eau.

Une troisième référence concerne l'espèce *pedestris*, dont des adultes ont été collectés (GUBÉ 1939) sur les rives d'un canal en compagnie de Talitres (Amphipodes), aussi parmi des détritiques d'inondation, et encore en grand nombre en janvier sous des paquets d'algues rejetés par la mer et en cours de décomposition. Pour des élevages en milieu humide, cet auteur a récolté des adultes « toujours au voisinage de l'eau : sur les rivages maritimes, sur le bord des rivières, des lacs et des étangs ». GUBÉ (op. cit.) a observé que le cycle vital de cette espèce était bouclé en 19 jours dans un élevage à 18°C, de la ponte à l'éclosion de l'imago, dont 10 jours pour la pupaison. Durée de vie moyenne des adultes : 45 jours, mais certains individus ont pu excéder quatre mois. La ponte se prolonge pendant toute la vie de la femelle.

Ces trois travaux mettent en évidence un développement larvaire et une phase nymphale très brefs, pouvant être bouclés en deux mois, voire en un seul. En contraste, s'ils peuvent se soustraire à la déshydratation, les adultes de Sphaeroceridae présentent une longévité inattendue, favorisée par un riche régime alimentaire, à base de protéines en décomposition. Pour les trois espèces *coenosa*, *zosteræ* et *pedestris*, la durée de la vie imaginale peut excéder deux mois, et une situation voisine chez *schmitzi* autoriserait par exemple une oviposition en plusieurs temps, et/ou d'importantes migrations des imagos dans le substratum.

6. Conclusion

La durée des trois cycles vitaux décrits par FREDEEN & TAYLOR (1964), EGGLESHAW (1961) et GUBÉ (1939) est très compatible avec la période de quatre mois pendant laquelle le matériel de *L. (T.) schmitzi* a été récolté. Ensuite, l'absence totale de l'espèce pendant huit mois de prélèvements fait penser à une diapause : l'oviposition a lieu au moment des plus basses eaux (décembre-janvier) ; ensuite le cycle paraît bloqué, vraisemblablement à l'état d'œufs, pendant toute la période des hautes eaux et même pendant les premiers mois de subsidence, adaptation d'une espèce d'origine terrestre – respirant par un système trachéen ouvert –, à un milieu aquatique très particulier.

7. Annexe : quelques structures des larves et pupes de *L. (T.) schmitzi* au microscope électronique à balayage

On peut retenir comme caractéristique de *L. (T.) schmitzi* la combinaison de caractères suivante :

- chez la larve : a) crochets buccaux (Figs 6 & 7) encore plus fortement dentés que chez *L. atomus*, cas pourtant rare (cf. FERRAR 1987, figs 81.49) ; b) stigmates prothoraciques développés, ramifiés en une massive couronne de 6 digitations courtes et épaisses (Figs 8 & 9), terminées chacune par une petite ouverture en fente, dont nous n'avons pas trouvé d'équivalent dans la bibliographie.

- chez la pupe : a) cornes prothoraciques (Fig. 10) rectilignes, longues et divergentes, espacées d'environ leur longueur et ramifiées (cf Group 1 et *L. crassimana* in GODDARD 1938, cf Group V in OKELY 1974) ; b) tubercules stigmatiques postérieurs (Fig. 11) avec de longs pinceaux de soies ramifiées hydrofuges.

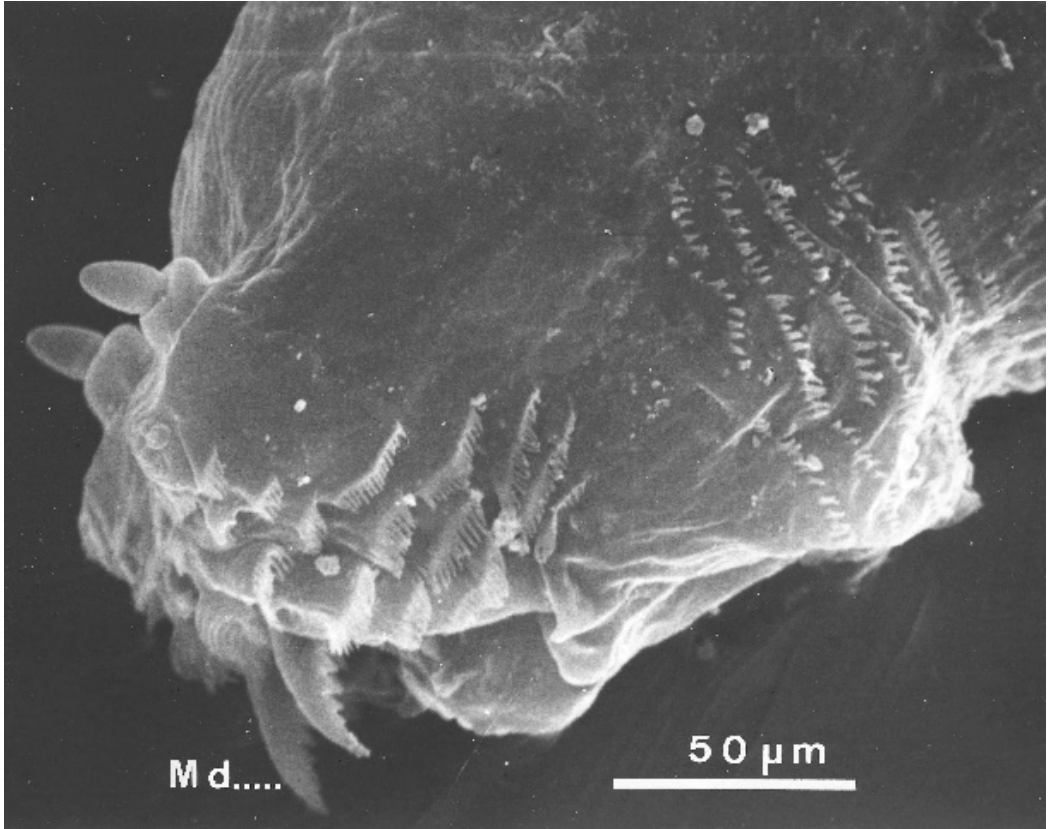


Figure 6. Vue latérale gauche de la tête de la larve de *L. (T.) schmitzi* : dorsalement les antennes ; ventralement les crochets buccaux (Md).

Figure 6. Left lateral view of the head of *L. (T.) schmitzi* larva: antennae dorsally; mouthhooks (Md) ventrally.

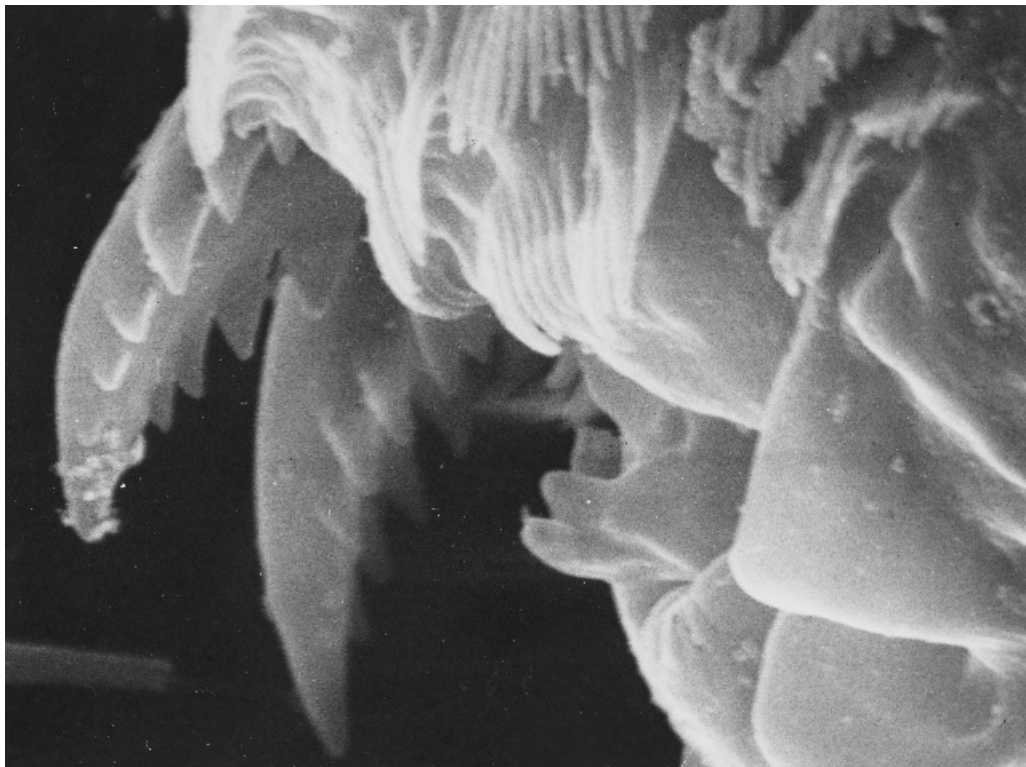
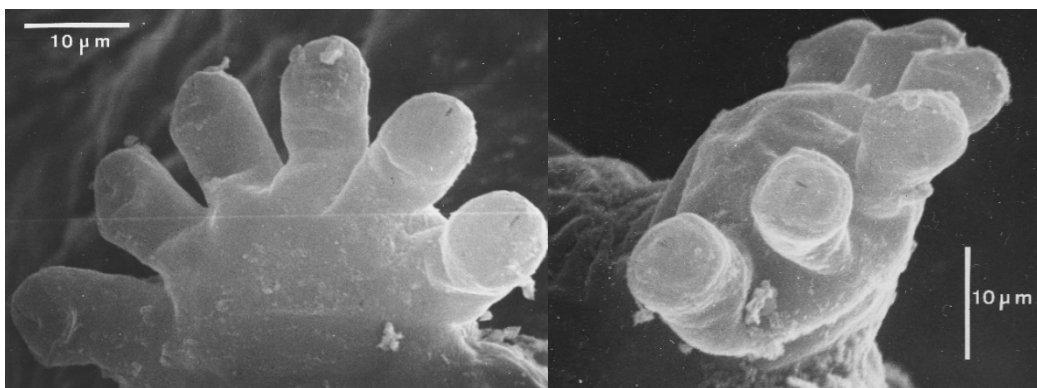


Figure 7. Crochets buccaux fortement dentés de larve de *L. (T.) schmitzi*, vue latéro-postérieure.
Figure 7. Mouthhooks highly indented of *L. (T.) schmitzi* larva in latero-posterior view.



Figures 8 et 9. Stigmates prothoraciques de la larve de *L. (T.) schmitzi*, à six ramifications portant chacune une ouverture en fente.
Figures 8 and 9. Anterior spiracular processes of *L. (T.) schmitzi* larva, with six branches bearing a slit shaped aperture.

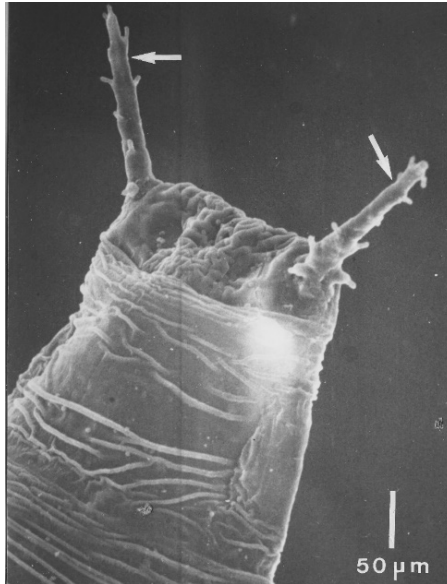


Figure 10. Cornes des stigmates antérieurs de la pupe de *L. (T.) schmitzi*.

Figure 10. Horns of anterior spiracular process of *L. (T.) schmitzi* pupa.

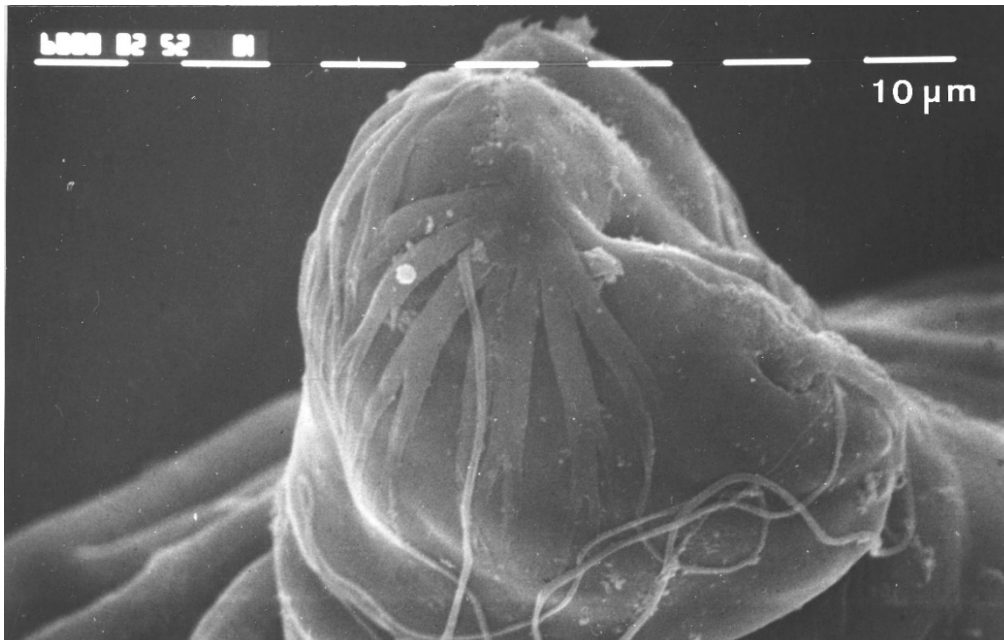


Figure 11. Tubercule stigmatique postérieur de la pupe de *L. (T.) schmitzi* avec ses pinces de soies ramifiées hydrofuges (plaqués par la métallisation).

Figure 11. Posterior spiracular process of *L. (T.) schmitzi* pupa with its branched hydrophobic hairs (laid on integument by metal coating).

Travaux cités

- BOTOSANEANU, L. (ed.). 1986. *Stygofauna Mundi. A faunistic, distributional and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters, including the marine interstitial*. Leiden: E.J. Brill/W. Blackhuys, 1740 pp.
- DEEMING, J.C. & L.V. KNUTSON. 1966. Ecological notes on some Sphaeroceridae reared from snails, and a description of the puparium of *Copromyza (Apterina) pedestris* Meigen. *Proceedings of the entomological Society of Washington*, **68**: 108-112.
- DOWDING, V.M. 1967. The function and ecological significance of the pharyngeal ridges occurring in the larvae of some cyclorrhaphous Diptera. *Parasitology*, **57**: 371-388.
- DUDA, O. 1938. 57. Sphaeroceridae (= Cypselidae). Pp 1-182 + 6 pl. in E. Lindner (ed.) *Die Fliegen der palaearktischen Region*, Lieferung **121**, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Erwin Nägele), Stuttgart.
- EGGLISHAW, H.J. 1961. Mass migrational flights of *Coelopa frigida* (Fabr.) and *Coelopa pilipes* Haliday (Diptera, Coelopidae) and *Thoracochaeta zosteræ* (Hal.) (Diptera, Sphaeroceridae). *Entomologist*, **94**: 12-18.
- FERRAR, P. 1987. 81. Family Sphaeroceridae (= Borboridae, Cypselidae) in P. Ferrar: *A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha*, Entomograph, vol. **8**, L. Lyneborg (ed.), (Part 1: text) pp 345-349, (part 2: figures) pp 833-838.
- FREDEEN, F.J.H. & M.E. TAYLOR. 1964. Borborids (Diptera: Sphaeroceridae) infesting sewage disposal tanks, with notes on the life cycle, behaviour, and control of *Leptocera (Leptocera) coenosa* (Rondani). *Canadian Entomologist*, **96**: 801-808.
- GODDARD, W. H. 1938. The description of the puparia of fourteen British species of Sphaeroceridae (Borboridae, Diptera). *Transactions of the Society for British Entomology*, **5** (6): 235-258.
- GUIBÉ, J. 1939. Contribution à l'étude d'une espèce : *Apterina pedestris* Meigen (Diptère). *Suppléments au Bulletin biologique de France et de Belgique*, Suppl. XXVI : 1-112 + 3 pl.
- HACKMAN, W. 1969. A review of the zoogeography and classification of the Sphaeroceridae (Borboridae, Diptera). *Notulae entomologicae*, **49**: 193-210.
- HENNIG, W. 1978. Muscidae. Pp 490-491 in *Limnofauna Europaea*, J. Illies (ed.), 2nd edition. Gustav Fischer, Stuttgart.
- ILLIES, J. (ed.). 1978. *Limnofauna Europaea*. 2nd edition, 532 pp. Gustav Fisher, Stuttgart.
- JEANNEL, R. 1926. *Faune cavernicole de la France avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain*. Encyclopédie entomologique, vol. **7**, pp 1-334 + 15 pl. Lechevalier (éd.), Paris.
- LAURENCE, B.R. 1955. The ecology of some British Sphaeroceridae (Borboridae, Diptera). *Journal of animal Ecology*, **24** (1): 187-199.
- MARSHALL, S.A. 1979. A study of the wrack Diptera community at St. Andrews, New Brunswick. M. Sc. Thesis, Carleton University, Ottawa, Ontario.
- MARSHALL, S.A. 1982. A revision of the nearctic *Leptocera (Thoracochaeta* Duda) (Diptera: Sphaeroceridae). *Canadian Entomologist*, **114**: 63-78.
- MARSHALL, S.A. 1985a. A revision of the genus *Spelobia* Spuler (Diptera: Sphaeroceridae) in North America and Mexico. *Transactions of the American Entomological Society*, **111**: 1-101.
- MARSHALL, S.A. 1985b. The genera *Xenolimosina* and *Terrilimosina* (Diptera: Sphaeroceridae: Limosiniinae) in North America. *Proceedings of the entomological Society of Washington*, **87** (4): 759-769.
- MARSHALL, S.A. & O.W. RICHARDS. 1987. Chap. 93. Sphaeroceridae. Pp 993-1006. In J.F. McAlpine, B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth, D.M. Wood (coords). *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. **2**. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 28. 1332 pp.
- MCCAFFERTY, W.P. 1981. *Aquatic entomology*. 448 pp. Jones & Bartlett publ. Boston.
- MERRITT, R.W., K.W. CUMMINS & M.B. BERG. 2008. *An introduction to the aquatic insects of North America*. 4th edition, 1158 pp. Kendall Hunt (ed.), Dubuque.

- MIHARA, M.H., H. KURAHASHI, S. KONDO & S. KAWAHARA. 1983a. A house frequenting case of *Leptocera fuscipennis* (Haliday) (Diptera: Sphaeroceridae). I. Morphology and bionomics. *Japanese Journal of sanitary Zoology*, **34**: 7-12.
- MIHARA, M.H., H. KURAHASHI, S. KONDO & S. KAWAHARA. 1983b. A house frequenting case of *Leptocera fuscipennis* (Haliday) (Diptera: Sphaeroceridae). II. Mass breeding and migration. *Japanese Journal of sanitary Zoology*, **34**: 13-20.
- MOON, H.P. 1956. Observations on a small portion of a drying chalk stream. *Proceedings of the zoological Society of London*, **126** (2): 327-333.
- NICOLI, R.-M., M. QUILICI, P.-F. BATTAGLINI & A. BONELLI. 1962. Note d'entomologie médicale : de curieux accidents et le cypsélide *Leptocera ferruginata* Stenhammar (Dipt. Brachycera). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **67** : 53-55.
- OKELY, E.F. 1974. Description of the puparia of twenty-three British species of Sphaeroceridae (Diptera, Acalyptratae). *Transactions of the Royal entomological Society of London*, **126** (1): 41-56.
- OLDROYD, H. 1964. *The natural history of flies*. 324 pp, Weidenfeld & Nicholson, London.
- PITKIN, B.R. 1987. Lesser dung flies. Diptera: Sphaeroceridae. *Handbooks for the identification of British insects*, vol. **10**, part 5e: 1-175.
- RICHARDS, O.W. 1930. The british species of Sphaeroceridae (Borboridae, Diptera). *Proceedings of the zoological Society of London*, 1930: 261-345.
- ROHÁČEK, J. 1982-83. A monograph and reclassification of the previous genus *Limosina* Macquart (Diptera, Sphaeroceridae) of Europe. Part 1, *Beiträge zur Entomologie*, **32** : 195-282 ; Part 2, *ibid.*, **33** : 3-195.
- SÉGUY, E. 1934. 28. Diptères (Brachycères) (Muscidae Acalyptratae et Scatophagidae). 832 pp + 27 pl. In : *Faune de France*, Lechevalier (éd.), Paris.
- SMITH, K.G.V. 1989. An introduction to the immature stages of British flies Diptera larvae, with notes on eggs, puparia and pupae. *Handbooks for the identification of British Insects*, vol. **10**, part 14: 280 pp.
- TABACCHI, E. 1990. A sampler for interstitial fauna in alluvial rivers. *Regulated rivers: research and management*, **5** : 177-182.
- TABACCHI, E., H. DÉCAMPS & A. THOMAS. 1993. Substrate interstices as a habitat for larval *Thraulius bellus* (Ephemeroptera) in a temporary floodplain pond. *Freshwater Biology*, **29**: 429-439.
- TACHET, H., P. RICHOUX, M. BOURNAUD & P. USSEGLIO-POLATERA. 2000. Invertébrés d'eau douce. Systématique, biologie, écologie. CNRS (éd.), 589 pp.
- TENORIO, J.A. 1968. Taxonomic and biological studies of Hawaiian Sphaeroceridae (Diptera). *Proceedings, Hawaiian entomological Society*, **20** (1): 169-212.
- THOMAS, A. 1968. Sur l'importance des Diptères dans l'environnement de quelques cours d'eau des Pyrénées. *Annales de Limnologie*, **5** (1) : 61-71.
- WARD, J.V. 1992. *Aquatic insect ecology*. 1. Biology and habitat. 438 pp. John Wiley & sons, New York.
- WILLIAMS, D.D. & H.B.N. HYNES. 1976. The ecology of temporary streams. I. The faunas of two Canadian streams. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **61** (6) : 761-787.
- WILLIAMS, D.D. & H.B.N. HYNES. 1977. The ecology of temporary streams. II. General remarks on temporary streams. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **62** (1) : 53-61.

Site consulté

OPIE-BENTHOS: <http://www.opie-benthos.fr>.