

40^e année

N^o 7

Septembre 1971

Abonnement 18 F

Le numéro 2,50 F

BULLETIN MENSUEL

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDEE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937

des SOCIÉTÉS BOTANIQUE DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
REUNIES

et de leurs GROUPES REGIONAUX : ROANNE, VALENCE, etc

Siège social et Secrétariat général : 33, rue Bossuet, Lyon (6^e)

La partie administrative se trouve au centre de ce Bulletin.

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES SUR LES TRICHOPTERES CAVERNICOLES

par Michel BOURNAUD^{1*}.

I — LE PROBLÈME DES TRICHOPTÈRES CAVERNICOLES

La présence parfois abondante d'imagos de Trichoptères dans les cavités souterraines est bien connue des spéléologues, mais elle continue de poser une double énigme aux biologistes : comment ces animaux parviennent-ils à pénétrer dans les grottes et quelle est la signification biologique de ce séjour dans le domaine souterrain. Ce problème a été récemment posé également par BOUVET et GINET (1969). BOUVET se consacre désormais à son étude.

Les Trichoptères sont très nombreux au niveau des entrées des grottes (à condition cependant que la lumière du jour y soit très atténuée ou absente), mais il n'est pas rare de rencontrer quelques individus à grande profondeur : on peut citer les observations faites dans le gouffre du Caladaire (Basses-Alpes) par GINET (1955) et dans la grotte du Tassare, en Italie (MORETTI et GIANOTTI, 1956), où des Trichoptères furent capturés respectivement à — 166 mètres et jusqu'à 178 mètres de l'entrée.

De nombreux auteurs ont soulevé ce problème ; quelques-uns ont fourni des renseignements quantitatifs sur les espèces rencontrées, mais très peu ont analysé les conditions de vie de ces espèces. Pour JEANNEL (1926), les grottes constituent un piège où les Trichoptères sont attirés et meurent. Pour MORETTI et GIANOTTI (1956), seul le facteur humidité serait responsable d'un afflux de ces « troglodites réguliers » (PAVAN, 1944) dans la zone s'étendant entre 22 et 45 mètres de l'entrée, les facteurs éclairage et température ne jouant qu'un rôle secondaire. Or cette conclusion repose seulement sur 10 mesures d'humidité, échelonnées sur 2 ans et effectuées en des points différents de la grotte du Tassare. Seule l'expérience pourra donner des renseignements sur l'importance relative des différents facteurs de milieu.

Plus récemment, en 1962, BITSCH et FROCHOT ont fait d'intéressantes remarques biologiques sur les déplacements et la vie des Trichoptères adultes. Ces « troglodites réguliers » appartiennent tous aux 3 genres *Stenophylax*, *Micropterna* et *Mesophylax* (f. *Limnephilidae*, tribu des *Stenophylacini* Schm., SCHMID 1957). Si les larves de certaines espèces peuvent se rendre à proximité des grottes où affluent les adultes (cas de *Micropterna nycterobia* (McL.) près de la grotte du Crochet), ceux-ci auront parfois à parcourir quelques dizaines de kilomètres avant d'atteindre l'entrée de la grotte (cas de *Stenophylax permistus* McL. en Côte-d'Or). Les mêmes auteurs confirment les données de la littérature sur la prédominance des ♂ à l'intérieur des grottes. Enfin, contrairement aux observations de MORETTI et GIANOTTI (1956), ils ont constaté un développement sexuel peu avancé chez des ♀ en copulation.

Signalons enfin les bilans biogéographiques de MORETTI et GIANOTTI

1. Section de Biologie animale et Zoologie, Faculté des Sciences, Lyon.

* Cet article, accepté en janvier 1969, par l'« International Journal of Speleology », n'a pu paraître par suite de la disparition de cette revue.

(1960) pour l'Italie, de BOTOSANEANU (1966) pour la Roumanie et de BOUVET et *al.* (1969) pour la France.

Nous avons déjà posé précédemment (BOURNAUD et *al.*, 1961) la question du sort de *Micropterna testacea* (Gmel.) entre le moment de l'éclosion des imagos (mai) et l'apparition des premières larvules dans le ruisseau (janvier). Il existait deux possibilités : ou bien une deuxième génération estivale donne des ♀ ♀ qui pondent à l'entrée de l'hiver, ou bien ce sont les ♀ ♀ métamorphosées en mai qui attendent l'entrée de l'hiver pour effectuer leur ponte. Le mode de vie des imagos et en particulier leur longévité nous étaient alors totalement inconnus.

Les données précédentes, soit bibliographiques soit personnelles, représentent tout ce que l'on connaît sur la biologie de ce groupe de Trichoptères. La période de vie estivale des imagos dans les grottes apparaît complémentaire de la période de vie des larves dans le ruisseau. Cela suggère évidemment l'hypothèse d'une véritable migration ruisseau-grotte-ruisseau, migration qui nécessiterait un vol de retour des ♀ ♀ de la grotte au ruisseau, afin d'y déposer leur ponte. Nous nous bornerons ici à présenter des données sur la biologie des imagos et sur les conditions de milieu nécessaires à leur survie. En effet, les problèmes plus compliqués du déterminisme de la pénétration sous terre et de la réalité d'un vol de ponte des ♀ ♀ depuis la grotte jusqu'au ruisseau ne pourront être abordés que lorsque nous connaîtrons suffisamment bien les conditions de vie et la biologie des imagos. Nous avons utilisé ici la population importante qui peuple la grotte du Crochet (Jura méridional) pour donner un exemple de mode de vie de ces imagos, sachant bien d'ailleurs que ce mode de vie n'est pas forcément obligatoire pour l'espèce. En effet les larves de *M. testacea*, par exemple, se rencontrent communément dans les Monts du Lyonnais (BOURNAUD et *al.*, 1961), région où les grottes sont absentes. Les conditions de milieu considérées comme indispensables pour la vie des adultes devront donc être recherchées dans des microbiotopes susceptibles de les héberger, autres que les cavités souterraines classiques. Nous avons donc tenté de déterminer, au moyen d'élevages au laboratoire (imagos et larves) et de comparaisons avec les conditions rencontrées dans d'autres grottes (notamment en Chartreuse), les limites de température, d'humidité et de luminosité compatibles avec un développement normal de ces insectes.

Les observations ont porté principalement sur *Micropterna nycteroxia* (McL.) 1875, *Micropterna testacea* (Gmel.) 1788 et *Stenophylax permistus* McL 1895.

II — LA GROTTTE DU CROCHET. DONNÉES SUR LE BIOTOPE

La grotte du Crochet est située à Torcieu (Ain), près d'Ambérieu-en-Bugey, à 440 m d'altitude (coordonnées Lambert : 838,0 — 106,1, entrée pointée sur la carte IGN 1/20 000 St-Rambert n° 5). Elle s'ouvre en direction sud-ouest, au flanc d'une falaise calcaire, sur une vire, au niveau d'une diaclase verticale (50 mètres plus haut, se situe la grotte sèche de l'Evêque, qui est dépourvue de Trichoptères). Les abords de l'entrée sont frais, entourés de bois ; le soleil n'arrive que l'après-midi et à travers les arbres ; le vent y est très fréquent. A chacune de nos visites un courant d'air froid sortait par l'ouverture de la cavité.

L'entrée est basse (fig. 1). Un couloir de 60 à 80 cm de hauteur, rectiligne pendant une vingtaine de mètres, amorce un tournant à droite au niveau d'une petite salle de 1,20 m de hauteur. Sur la gauche un éboulis de grosses pierres barre en partie l'entrée de deux petites salles de 1,20 × 3,00 m (plafond : 1,50 à 1,80 m) creusées au niveau de diaclases dont la plus grande traverse le couloir principal (fig. 2). C'est à ce niveau de grande concentration pour les Trichoptères que s'effectuaient nos récoltes. Les parois des deux petites salles (n^{os} 1 et 2) et de la grande diaclase traversant le couloir principal représentaient notre aire de récolte, toujours la même à chaque visite, soit environ 30 m². Le couloir principal se prolonge encore sur plusieurs centaines de mètres vers la partie active de la grotte ; les Trichoptères y sont beaucoup moins abondants. Le plancher des deux petites salles est recouvert d'argile sèche. Ailleurs, ce sont de petites pierres mêlées à de l'argile tassée, car le couloir principal est très fréquenté par les spéléologues. Les parois sont relativement lisses et propres.



Fig. 1. — Entrée de la grotte du Crochet.

Lors de certaines visites, la condensation était abondante dans la grande diaclase ; elle l'était toujours nettement moins dans les salles 1 et 2. Les mesures du *degré hygrométrique* effectuées de mars à juillet 1964 en différents points de la zone prospectée (fig. 2), à l'aide d'un psychromètre Richard, variaient de 94 à 100 % (humidité relative), les salles 1 et 2 étant les moins humides.

La température à l'intérieur de la grotte n'a jamais atteint, en 1964, plus de 10,4°C. Elle était relevée en 5 points de l'aire étudiée (fig. 2a). La figure 3 donne, pour chaque visite, les 5 températures relevées. L'amplitude maximale des variations au cours de la période de séjour des Trichoptères (30 avril au 24 septembre) n'est que de 2,2°C. Mais si

l'on considère un point précis — le point a par exemple, situé dans la grande diaclase, au-dessus du couloir principal (fig. 2a) — on voit que la température n'a pas varié de plus de 1,1°C en 5 mois 1/2.

La zone de prélèvement (voir fig. 2) étant située après un tournant du couloir d'entrée, l'obscurité y est donc à peu près totale.

Pendant la journée, au moment de nos visites, un courant d'air arrivait toujours par l'entrée du couloir principal (CP), débouchant dans l'antichambre (A). Il épargnait la zone délimitée pour notre étude.

En résumé, les conditions d'humidité, de température et d'éclaire-

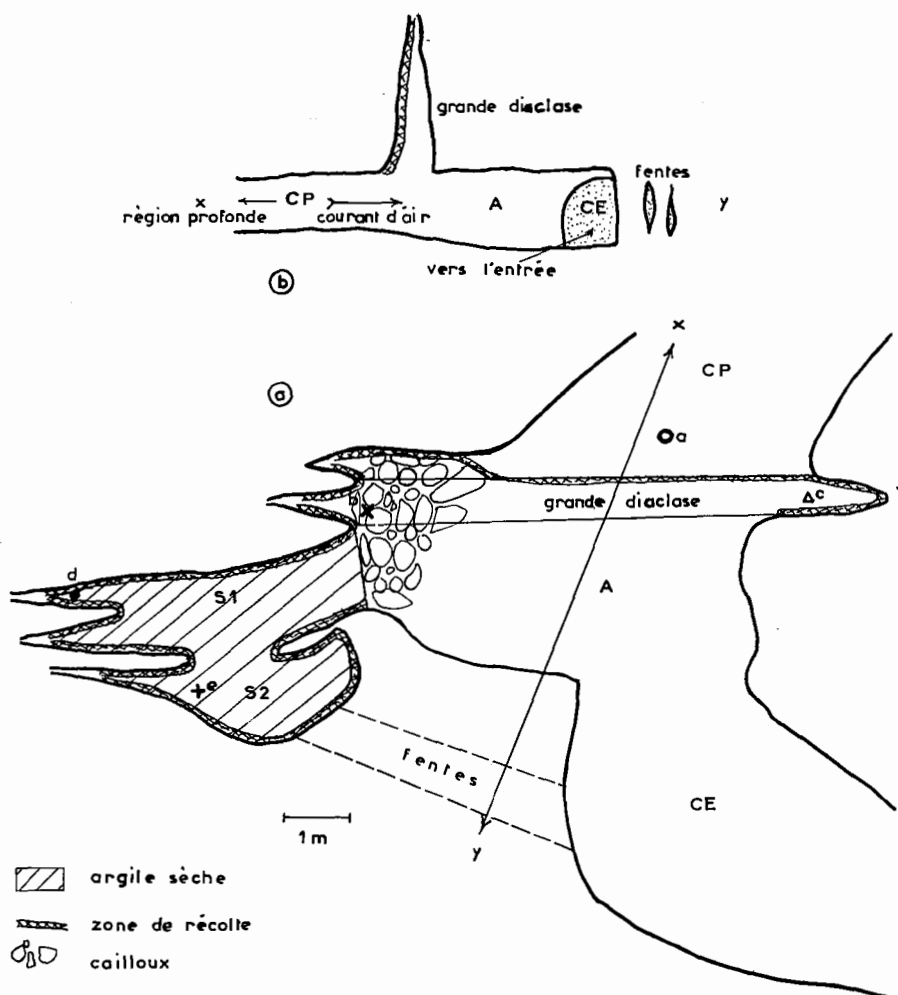


Fig. 2a. — Plan schématique de la zone d'étude des Trichoptères dans la grotte du Crochet. CE : couloir d'entrée ; CP : couloir principal ; A : antichambre ; S₁ S₂ : salles 1 ou 2 ; °, +, x, Δ, o : emplacement des mesures de température et d'humidité (a, b, c, d et e) ; xy : emplacement de la coupe de la figure 2b.

Fig. 2b. — Coupe verticale suivant xy.

ment correspondant, par leur nature et leur constance, aux conditions d'un véritable milieu cavernicole.

III — ELEVAGE DES IMAGOS DE TRICHOPTÈRES

Résoudre le problème de l'élevage des imagos revient à faire un pas important vers la connaissance du mode de vie de ces insectes. C'est ce que nous avons tenté pour quelques espèces communes, en nous inspirant des méthodes utilisées par NOVAK et SEHNAL (1963). Les adultes de Trichoptères étaient placés dans des aquariums de verre, de dimensions variées ($30 \times 20 \times 20$ par exemple), à fond recouvert d'une couche de sable fin (1-2 cm), fermés par une plaque de verre (ce dernier point est important pour le maintien de l'humidité). Un grillage plastique tendu sur un cadre et muni d'un accroc au centre permettait, une fois la plaque de verre enlevée, de passer la main à l'intérieur de la cage sans que les insectes s'échappent. Le sable doit être maintenu

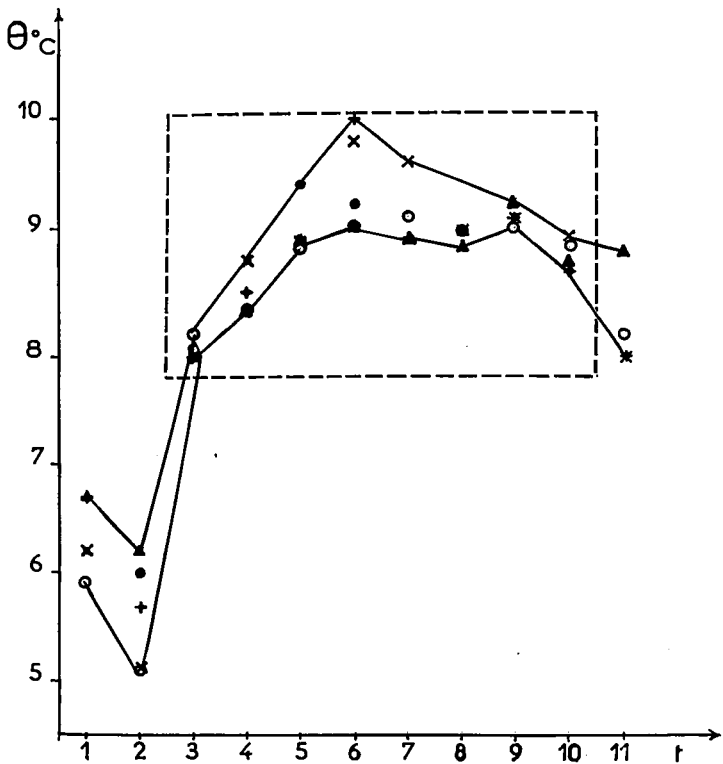


Fig. 3. — Températures (θ) relevées en 1964 dans la grotte du Crochet, en 5 points de la zone de récolte des Trichoptères. t : date de la visite (cf. tabl. I). Pour la localisation des points, voir le plan de la figure 2. $\circ$ point a : entrée du couloir principal ; x point b, Δ point c : 2 extrémités de la grande diacase ; $\circ$ point d : salle 1 ; $+$ point e : salle 2.

Les lignes pointillées encadrent la période de séjour de *M. nycterobia* dans la grotte et montrent l'amplitude maximale des variations de température pendant cette période : $2,4^{\circ}\text{C}$.

Les 2 lignes en trait plein enveloppent l'ensemble des températures relevées.

très humide par un arrosage, 2 ou 3 fois par semaine, si l'on veut saturer l'atmosphère, sans que pour autant aucune goutte ou flaque d'eau ne subsiste, car les Phryganes s'y collent facilement les ailes et demeurent prisonniers. Un liquide de boisson est éventuellement placé dans un tube fermé d'un coton qui joue le rôle de mèche. Cela semble facultatif : il suffit que les Trichoptères puissent boire de l'eau pure, en léchant les gouttes sur les parois ou le sable du fond, ce que nous avons effectivement observé. Si les autres conditions sont bonnes, ces insectes vivent ainsi tout le temps de leur développement normal, soit plusieurs mois.

Des flacons Erlenmeyer, fermés par un coton, ont également été utilisés, sans grand succès, soit parce que l'humidité n'y était pas suffisante, soit parce qu'ils étaient trop petits. Par contre, dans les aquariums, la surpopulation ne semble avoir aucun effet. Les Phryganes s'y tiennent immobiles, côte à côte, et s'y accouplent de la même façon que sur les parois des grottes.

Chaque individu peut être marqué sur les ailes au moyen de taches de vernis de différentes couleurs, de manière à permettre de suivre son comportement individuel.

Enfin, les récipients d'élevage sont placés en enceinte réfrigérée à température constante, à l'obscurité ou à la lumière suivant le cas. Nous verrons plus loin les conditions de milieu qui semblent les plus favorables.

Nous avons utilisé pour ces élevages soit des imagos prélevés directement dans la grotte du Crochet (1963), soit des imagos obtenus dans des élevages de larves ou nymphes prélevées dans le ruisseau.

IV — ETUDE BIOLOGIQUE

Nous avons indiqué ailleurs (BOURNAUD, 1968) quelles étaient les espèces de Trichoptères rencontrées dans la grotte du Crochet, ainsi que leur calendrier et l'évolution saisonnière de la population. Deux sont largement dominantes : *Micropterna nycterobia* (McL), avec 827 individus capturés en 1963 et 1 249 en 1964, puis *Stenophylax permistus* McL, avec 368 en 1963 et 221 en 1964. Les observations dans la grotte du Crochet porteront essentiellement sur ces 2 espèces.

4 récoltes ont été effectuées en 1963, non standardisées, c'est-à-dire sur la même surface de paroi comme l'année suivante. En 1964, la grotte a été visitée toutes les 3 semaines à partir du 19 mars et jusqu'à disparition des Trichoptères (dernière visite le 14 octobre). Tous les insectes présents sur la surface délimitée plus haut (fig. 2) étaient récoltés, déterminés, dénombrés par sexe, marqués et relâchés en fin de visite dans la zone étudiée (sauf quelques ♀ ♀ conservées pour l'examen de leur état de maturité ovarienne). Les résultats des marquages seront analysés ailleurs.

1° SEX-RATIO, COPULATION, MATURATION OVARIENNE.

Le détail de la composition des captures de *M. nycterobia* et *St. permistus* est donné sur le tableau I, avec la répartition des sexes et le nombre de ♀ ♀ trouvées en copulation au moment du prélèvement.

a) Sex-ratio (tableau II).

M. nycterobia.

Dans la grotte, les ♂ ♂ sont plus nombreux que les ♀ ♀, comme le

TABLEAU I. — Composition des captures de *M. nycterobia* et *St. permistus* dans la grotte du Crochet.

	1963					1964									
	22/6	18/7	24/8	3/10	Total	30/4	21/5	11/6	1/7	21/7	12/8	3/9	24/9	14/10	Total
<i>M. nycterobia</i>															
♂	131	173	137	77	518			65	307	240	96	77	29	1	815
♀	60	90	98	61	309			28	161	136	58	40	11		434
♀ copulant	47	82	81	58	268			12	118	84	16	22	8	0	260
Total	91	263	235	138	827			93	468	376	154	117	40	1	1 249
<i>St. permistus</i>															
♂	175	16	13		204	3	28	44	6	4	10	6		1	102
♀	125	26	10	3	164	4	43	34	13	6	9	6	4		119
♀ copulant	21	1	0	0	22	0	9	10	7	2	0	0	0	0	28
Total	300	42	23	3	368	7	71	78	19	10	19	12	4	1	221

TABLEAU II. — Proportion de ♀ ♀ chez *M. nycterobia*, *M. testacea* et *St. permistus* de différentes origines.

Origine	<i>M. nycterobia</i> :		<i>M. testacea</i> :		<i>St. permistus</i> :	
	Total	% ♀	Total	% ♀	Total	% ♀
Grotte du Crochet 1963	832	37,3	12	—	300	54,6
Grotte du Crochet 1964	1 249	34,7	1	—	221	53,8
(1963-1964) Grottes de Chartreuse (BOURNAUD 1969) ...	368	39,8	137	41,7	44	—
Grottes françaises (BOUVET <i>et al.</i> 1969)	405	39,5	233	29,6	453	47,0
Grottes roumaines (BOTOSANEANU 1966)	435	39,5	161	41,6	536	40,6
Elevages au laboratoire	84	34,5	1 357	37,0		

signalent déjà RRSCH et FROCHOT (1962). Pour 1963, il y avait 37,3 % de ♀♀ et la moyenne pour la saison 1964 (fig. 4) est de 34,7 % de ♀♀. La figure 4 montre que le pourcentage de ♀♀ ne varie guère tout au long de la saison, en tous cas pas significativement. Donc ♂♂ et ♀♀ arrivent, séjournent et disparaissent ensemble dans la grotte.

Des proportions analogues se retrouvent dans les grottes du Massif de Grande-Chartreuse (BOURNAUD 1969) où il y avait 39,8 % de ♀♀ lors de visites effectuées en 1963 et 1964. Les données de la littérature indiquent 39,5 % pour la France seule (BOUVER et al., 1969) et 39,5 % aussi pour la Roumanie (BOTOSEANU, 1966). Enfin quelques élevages ont fourni, à l'envol des imagos, 34,5 % de ♀♀. On voit que toutes ces proportions sont remarquablement semblables.

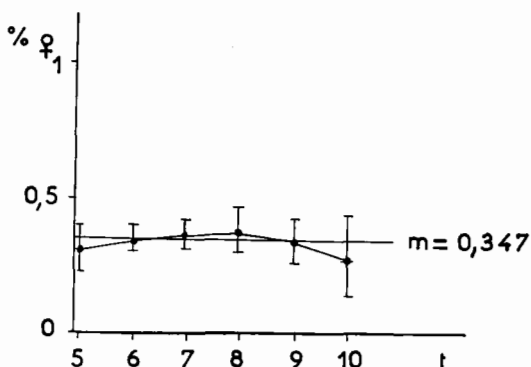


Fig. 4. — Pourcentage de ♀♀ dans les captures de *M. nycterobia* dans la grotte du Crochet (1964). t = date de la visite (cf. tabl. I) ; m = moyenne.

M. testacea.

La proportion des ♀♀ (29,6 à 41,7 %) est encore très proche de celle trouvée pour *M. nycterobia*, comme le montrent les chiffres du tableau II. Ces deux espèces, déjà voisines au point de vue morphologique, sont très semblables au point de vue écologie (les larves sont souvent mêlées dans le même biotope) et au point de vue biologie (cycle), comme nous le verrons par la suite.

Il est significatif que les élevages importants de larves et nymphes directement prélevées dans les ruisseaux donnent des proportions semblables. Cela exclut une mortalité plus grande des ♀♀ adultes, à quelque moment de la saison ou de leur vie, puisque la sex-ratio de *M. nycterobia* demeure identique dans la grotte de juin à septembre. Cela exclut également un comportement différent des ♂♂ et des ♀♀ vis-à-vis du milieu cavernicole (attirance ou répulsion plus grande à un moment donné de l'un ou de l'autre). Le milieu souterrain n'est donc pas à l'origine de cette prédominance de ♂♂.

Le moment du cycle où apparaît cette proportion des sexes est inconnu.

St. permistus.

La sex-ratio est beaucoup plus variable dans les différents prélève-

ments où tantôt les ♂♂, tantôt les ♀♀ sont en net excès ou encore sont en nombres équivalents. Nous n'avons pas élevé de larves ou nymphes. Il est difficile de conclure à une prédominance d'un sexe ou de l'autre chez cette espèce, qui se sépare ainsi des *Micropterna* précédents. Peut-être est-ce une différence biologique entre les deux genres : prédominance des ♂♂ chez les *Micropterna* et sex-ratio voisin de 1/2 chez les *Stenophylax* (tableau III).

TABLEAU III. — Pourcentage de ♀♀ dans les récoltes cavernicoles des 2 genres *Micropterna* et *Stenophylax* (d'après BOUVET et al. 1969 pour la France et BOTOSANEANU pour la Roumanie).

<i>Micropterna</i>		<i>Stenophylax</i>	
<i>nycterobia</i>	34,7 à 39,5 (tabl. II)	<i>permistus</i>	40,6 à 54,6 (tabl. II)
<i>testacea</i>	29,6 à 41,6	<i>vibex speluncarum</i> ...	56,5 (sur 350) Roumanie.
<i>fissa</i>	26,7 (sur 280) France.		
<i>sequax</i>	36,1 (sur 249) Roumanie.		

b) *Copulations* (fig. 5, tabl. I).

Dans la grotte du Crochet, la proportion des ♀♀ de *M. nycterobia* en copulation reste voisine de 60 % en 1964, sauf le 12 août où elle est tombée à 30 % (fig. 5). Elle était plus forte en 1963 (70 à 95 %). 2 élevages au laboratoire (à 3°C, en humidité saturante, à l'obscurité ou non), de juillet à octobre inclus, ont montré de rares copulations en juillet et août (1 ♀ sur 10 dans chaque élevage) peut-être à cause de la perturbation due à l'élevage ; puis en septembre et octobre environ la moitié des ♀♀ étaient accouplées. L'accouplement durait fort longtemps, plusieurs jours, voire plusieurs semaines, pour les mêmes individus.

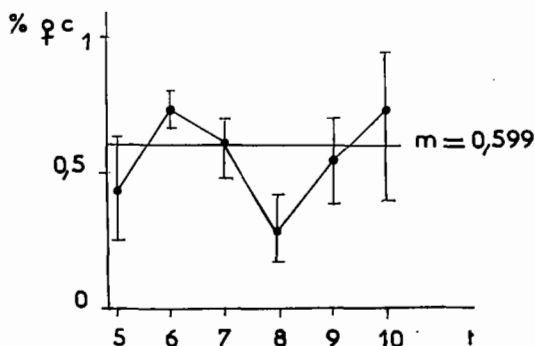


Fig. 5. — Pourcentage de ♀♀ de *M. nycterobia* en copulation (♀ c) dans la grotte du Crochet (1964). t = date de la visite (cf. tabl. I) ; m = moyenne.

40^e année

N^o 7

Septembre 1971

Abonnement 18 F

Le numéro 2,50 F

BULLETIN MENSUEL

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDEE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937

des SOCIÉTÉS BOTANIQUE DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
REUNIES

et de leurs GROUPES REGIONAUX : ROANNE, VALENCE, etc

Siège social et Secrétariat général : 33, rue Bossuet, Lyon (6^e)

La partie administrative se trouve au centre de ce Bulletin.

Pour *St. permistus*, dans la grotte du Crochet, la proportion des ♀ ♀ accouplées est beaucoup plus faible : 16,8 % le 22-VI-63 et 23,5 % pour l'ensemble des captures de 1964. Il est à noter qu'aucune copulation n'a lieu à partir d'août (mais le nombre d'individus concerné est faible : tabl. I).

Remarquons que toutes les espèces de Trichoptères cavernicoles se rencontrent communément en copulation sur les parois des grottes.

c) *Maturation des ovaires.*

De façon voisine de celle de NOVAK et SEHNAL (1963) nous avons défini 4 degrés de développement des ovaires, suivant le volume qu'occupe l'ovule dans son follicule.

A : Aucune maturation ; ovule = 1/4 du volume folliculaire.

B : Début de maturation ; ovule = 1/2 du volume folliculaire.

C : Maturation nette ; ovule = 3/4 du volume folliculaire ; le follicule lui-même est en saillie nette dans l'ovariole.

D : Maturation complète ; l'ovule occupe pratiquement tout le volume folliculaire.

Pour *M. nycterobia* 3 à 7 ovules mûrissent dans chacune des 130 ovarioles environ d'un ovaire. L'état de maturation de quelques ♀ ♀ était examiné lors de chaque visite à la grotte du Crochet. Des ♀ ♀ provenant d'élevages de larves ont également été examinées. Il ressort de cet ensemble que, de la même façon que pour les différentes espèces de *Limnephilus* étudiées par NOVAK et SEHNAL (1963), aucune ♀ de *M. nycterobia* n'arrive à maturité complète avant début septembre. En 1963, 17 ♀ ♀ de la grotte du Crochet, examinées le 10 octobre, se répartissaient ainsi : 10 D, 4 C et 3 B. La maturation est donc très échelonnée et progressive. Certaines ♀ ♀ sont déjà au stade D en juillet et d'autres encore au stade B en octobre.

Les quelques ♀ ♀ de *St. permistus* montrent que la maturation complète n'a pas lieu non plus avant septembre (mais 2 ♀ ♀ avaient déjà des ovaires développés aux 2/3 le 21 juillet. Il en est de même pour les ♀ ♀ de *M. testacea*.

Ce retard du développement ovarien amène à considérer la période du séjour cavernicole comme une période de *diapause estivale*, ce qui va nous aider à résoudre le problème du cycle biologique posé au début de ce travail.

2° CYCLE BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIE.

a) *Ponte. Cycle biologique.*

Dans la grotte du Crochet, l'arrivée de *M. nycterobia* (tabl. I) se fait en juin et le maximum de population a lieu en juillet. Il apparaît donc que les imagos pénètrent sous terre sitôt après leur envol, étant donné que les sorties d'adultes ont lieu en juin dans notre région (dates extrêmes observées : 22 mai et 7 juillet). D'autre part la disparition en octobre correspond d'après ce que nous venons de voir à la maturation des ♀ ♀. Ce calendrier est conforme à ce qui se passe en Europe (BOUVET et al., 1969).

Si nous n'avons pas de données directes sur la ponte de *N. nycterobia* dans le ruisseau, nous pouvons donner quelques renseignements sur les pontes de ♀ ♀ vivant dans la grotte du Crochet. Les 61 ♀ ♀ (dont 58 en copulation) et les 77 ♂ ♂ récoltés dans la grotte le 3 octo-

bre 1963, furent mis en élevage au laboratoire, en atmosphère saturée, à 12°C et à la lumière du jour. Les ovaires étaient en pleine maturité. Une des ♀ ♀ se trouvait déjà dans la grotte le 22 juin et 2 autres le 28 juillet (marquages). Le 19 octobre, 24 de ces ♀ ♀ avaient déposé leur ponte sur le fond du bac d'élevage, entre un coton humide et le sable. Dans les quelques jours qui suivirent, tous les individus, *aussi bien ♂ que ♀* mouraient. Le 7 novembre des larvules se déplacent à l'intérieur des pontes placées dans l'eau à 15°C (et aussi dans 3 pontes demeurées hors de l'eau en atmosphère humide). Des pontes hors de l'eau ont été observées également par DÉCAMP (1976b) dans la nature, dans les mares temporaires d'altitude (*Limnephilus bipunctatus*). Il est intéressant de voir que leur développement n'est pas entravé, mais seulement ralenti, si la ponte demeure à l'air, les larvules ayant atteint ainsi le stade 2.

Le calendrier de développement est ensuite le suivant : tableau IV.

TABLEAU IV. — Calendrier du développement
des larves de *M. nycterobia* issues de pontes effectuées le 19-X-63.

Stade	Période
Larves stade 1	7 — 28-XI
» » 2	12-XI — 9-XII
» » 3	21-XI — 28-XII
» » 4	26-XI — 7-I
» » 5	19-XII — 2-IV
Nymphes	24-I — 2-IV
Imagos	18-III — 25-IV

La vitesse de développement des larves a été accélérée par la température élevée de l'élevage (15°C), supérieure à la température des ruisseaux en hiver (inférieure à 7°C). Les larvules du stade 2 apparaissent en décembre dans les ruisseaux ; la ponte en octobre est donc tout à fait plausible dans la nature.

Ainsi des ♀ ♀ ayant passé l'été dans la grotte du Crochet sont capables de pondre des œufs féconds à une date compatible avec le calendrier du cycle biologique de l'espèce. Ceci ne démontre évidemment pas que les grottes sont les uniques lieux d'estivation de ces animaux. Mais le cycle biologique de l'espèce est fermé et il y a bien une seule génération par an.

b) Conditions de vie des imagos.

Dans la grotte du Crochet, les Trichoptères demeurent sur les surfaces à peu près lisses ou dans les fissures, bougeant peu, ne se nourrissant pas, sinon en léchant l'humidité des parois. Lorsqu'ils sont capturés, ils rejettent par l'anus un liquide incolore (à la Balme Colon, en Chartreuse, celui-ci était coloré en verdâtre, BOURNAUD, 1968).

Beaucoup meurent, car on retrouve un très grand nombre d'ailes isolées, accumulées sur de l'argile sèche en des endroits bien localisés des salles 1 et 2, souvent sous des pierres plates. On ne trouve prati-

quement jamais de cadavres entiers. Corrélativement, des piégeages ont révélé la présence de Mulots — *Apodemus sylvaticus* L. — (2 captures le 3-VII-64). D'autre part, la présence des Araignées est constante sur la surface étudiée (9 à 24) : toutefois nous n'avons jamais observé qu'elles capturent des Trichoptères. Enfin les derniers prédateurs possibles seraient les Opilions, mais leur activité serait limitée au début et à la fin de saison, puisque après avoir été abondants en mars et avril ils se réduisent à 4 individus le 30-IV-64, puis disparaissent complètement jusqu'au 14-X-64 où 196 individus sont dénombrés. En fait la période d'absence des Opilions correspond à la période de présence des Trichoptères. Toutefois, le 30-IV-64, nous avons pu observer 2 Opilions occupés à dévorer, sur le sol, un des premiers *St. permistus* arrivés. Il semble donc que l'essentiel de la mortalité soit dû à la prédation des Mulots. Nous n'avons en effet jamais vu de Chauve-Souris dans la grotte ; d'ailleurs celles-ci n'iraient guère enfouir les ailes de leurs proies sous les pierres.

Nous avons vu que les températures subies par les Trichoptères au Crochet variaient de 8 à 10,4°C. Dans les grottes de Chartreuse les températures relevées de juillet à octobre varient de 1 à 6°C (BOURNAUD, 1969).

Au Crochet l'atmosphère était saturée d'humidité (94 à 100 %). Il semble qu'une faible condensation (non un ruissellement) sur les parois soit favorable à la présence des Trichoptères dans les grottes. La grotte de l'Evêque, 50 mètres au-dessus de celle du Crochet, avec une entrée de même orientation, ne laisse voir aucune humidité sur les parois et, bien que ses conditions de températures et d'humidité soient voisines de celles du Crochet, on n'y rencontre aucun Trichoptère.

Ces insectes ne commencent à apparaître qu'au niveau de l'obscurité à peu près complète ; ils ne cherchent guère à s'enfoncer loin de l'entrée. Le couloir principal de la grotte du Crochet ne contient que quelques individus de moins en moins nombreux à mesure que l'on s'enfonce dans la partie active, même si l'on cherche dans les anfractuosités ou fissures abritées du courant d'air. En effet au niveau de la Grande Diaclase (fig. 2), la paroi face au courant d'air sortant par le couloir principal (CP) est à peu près dépourvue de Trichoptères, alors que la paroi opposée est toujours peuplée.

Nous avons complété ces observations par des expériences en élevage, de manière à rechercher, parmi les facteurs de milieux précédents, quelles sont les conditions indispensables à la vie des imagos. Les essais ont été effectués surtout sur *M. testacea* (on a déjà insisté sur la similitude écologique et biologique de *M. testacea* et *M. nycterobia*). Les élevages sont poursuivis, à partir du moment de la mue imaginale, dans différentes conditions de température, d'humidité et d'éclairement (obscurité ou rythme nyctéméral normal) : tableau V. Nous n'avons pas observé de différences de longévité dues aux conditions d'éclairement ; par contre la longévité semble moins grande lorsque l'atmosphère n'est pas saturée d'humidité (atmosphère du laboratoire), mais ceci seulement à 3°C. Les ♀ ♀ n'ont réussi à pondre (à la période normale de ponte dans la nature : en décembre et janvier) que dans l'élevage à 3°C et en atmosphère saturée, après 190 à 200 jours de vie imaginale.

Cela rejoint les données biospéléologiques fournies pour *M. testacea* : cette espèce se rencontre plus communément dans les grottes d'altitude à températures basses inférieures à 5-6°C (BOURNAUD 1968, et quelques données bibliographiques : DESPAX 1935, GINET 1961, AELLEN et STRINATI 1962). *M. nycterobia* se rencontre peut-être plus habituellement dans des grottes moins froides.

Ainsi une température basse semble être, après l'humidité saturante, une condition indispensable au déroulement normal du cycle biologique.

TABLEAU V.

Temps maximal de survie (en jours) de *M. testacea* en élevage, dans différentes conditions de température, humidité et éclaircissement, à partir du moment de la mue imaginale.

H = atmosphère saturée d'humidité.

h = atmosphère non saturée (air sec du laboratoire).

Température	Obscurité	Rythme nycthémeral normal	
3°C	(H) 175-200 (ponte)		
	(h) 108-139		
11°C	(H et h) 42-162		
13°C	(H) 30- 54	(H et h)	22-44
16°C	(H) 13- 32	(H et h)	13-45
23°C	(h) 28	(H et h)	8-19

3° Conclusions.

Le cycle biologique décrit ici et les exigences écologiques des imagos nous permettent de considérer le séjour cavernicole de ces Trichoptères comme une période de diapause. En effet, d'après DANILEVSKII (1961), la diapause est « un repos physiologique pendant une période de retard ou d'arrêt complet de la croissance et des processus de formation, alternant avec une période de développement actif ». Elle est caractérisée d'abord par une indépendance partielle aux facteurs extérieurs et une baisse brusque du métabolisme, ensuite par diverses modifications facultatives, telles que l'accumulation de réserves lipidiques dans les tissus (observée ici nettement chez les ♀ ♀ disséquées), une nutrition et des mouvements faibles ou nuls. Ces caractéristiques étaient observables chez *M. nycterobia*. Une diapause imaginale est d'ailleurs connue chez des Lépidoptères, *Vanessa io* et *Gonopteryx rhamni* (DANILEVSKII 1961). La préparation physiologique nécessaire à cette diapause est à rechercher probablement au niveau du stade larvaire. On peut émettre l'hypothèse que les basses températures exigées pendant l'été sont indispensables pour la « réactivation », c'est-à-dire pour la mise en route de processus physiologiques nécessaires à la reprise de l'activité, en particulier ici le développement sexuel. En tout cas, il est difficile d'invoquer ici le raccourcissement de la longueur des jours, comme le font NOVAK et SEHNAL (1963) pour les Trichoptères épigés, du genre *Limnephilus*.

Signalons que l'état physiologique après un long séjour dans la

grotte ou dans des conditions de milieu comparables (à rapprocher, l'estivation de *St. vibex* et *M. nycterobia* sous des éboulis, DECAMPS et MAGNE 1966), correspond à celui de ♀ prêtes à pondre¹.

V — RÉSUMÉ

Au cours de prélèvements standards réguliers dans la grotte du Crochet (Torcieu, Ain), d'observations dans des grottes de Chartreuse et d'élevages d'imagos au laboratoire, nous avons cherché à préciser les conditions de vie des Trichoptères cavernicoles entre la mue imaginale et la ponte. Les observations ont porté sur *Micropterna nycterobia* (McL.), *Micropterna testacea* (Gmel.) et *Stenophylax permistus* McL.

La *sex-ratio* de 4 espèces de *Micropterna* de provenances variées, et surtout de jeunes imagos d'élevages, se traduit par 26,7 à 41,7 % de ♀ ♀ (tabl. II et III). Pour les espèces de *Stenophylax*, cette proportion semble plus variable, mais voisine de 50 %.

60 à 95 % des ♀ ♀ de *M. nycterobia* sont en copulation dans la grotte (fig. 5) ; environ 20 % pour *St. permistus*.

Si tôt après leur envol, les imagos arrivent dans la grotte ; la *maturation ovarienne* s'y opère très lentement pendant l'été. Des pontes issues de ♀ ♀ de *M. nycterobia* ont fourni des larves élevées au laboratoire jusqu'à leur métamorphose (tabl. IV). La vie dans la grotte permet donc une ponte féconde à une date normale, après une période estivale de *diapause imaginale*.

Les conditions de vie dans la grotte sont précisées. Les Mulots — *Apodemus sylvaticus* L. — exercent une forte prédation. Les facteurs indispensables à la vie des imagos semblent être avant tout la basse température et ensuite l'humidité saturante (tabl. V).

VI — SUMMARY

The author investigated the biology and the ecology of cave Trichoptera during the period which extends from imaginal moult to oviposition, in standard sampling in the cave of Crochet (Torcieu, Ain), observations in the Chartreuse region and rearing of imagines in the laboratory. The species *Micropterna nycterobia* (McL.), *Micropterna testacea* (Gmel.) and *Stenophylax permistus* McL. were concerned.

The *sex-ratio* in four species of *Micropterna* of different origins and especially in imagines newly emerged denotes 26,7-41,7 % ♀ (tables II and III). The *Stenophylax* species seem to give a proportion of ♀ which is more variable (near 50 %).

60-95 % of ♀ of *M. nycterobia* were found copulating in the cave (fig. 5), ca 20 % in *St. permistus*.

As soon as they emerge from the streams, the imagines go into the cave. The *maturation of the ovaries* proceeds very slowly during the summer. *Egg masses* were obtained in the laboratory from ♀ of *M. nycterobia* reared until metamorphoses (table IV). The life in the cave therefore allows egg laying at a normal date after an *imaginal diapause* in summer.

1. Il reste à démontrer que les ♀ ♀ qui passent l'été dans le milieu particulier constitué par les grottes, ressortent effectivement pour aller pondre dans le ruisseau. Puisque le voyage ruisseau-grotte est obligatoirement effectué une fois, un déplacement inverse n'apparaît pas à priori comme impossible. Ce point fait l'objet de recherches en cours.

The cave environment is described. Wood mouse — *Apodemus sylvaticus* L. — acts as predator. The factors which seem vital for the imagos are above all *low temperature*, and next, saturating humidity (table V).

VI — RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AELLEN (V.), STRINATI (P.), 1962. — Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de Suisse. *Rev. suisse Zool.*, 69, pp. 25-66.
- BERLAND (L.), MOSELY (M.E.), 1936. — Catalogue des Trichoptères de France I. *Ann. Soc. ent. France*, 105, pp. 111-144.
- BITSCH (J.), 1960. — Trichoptères cavernicoles de Côte-d'Or. *Trav. Lab. Zool. St. aqu. Grimaldi*, 35, pp. 35-40.
- BITSCH (J.), FROCHOT (B.), 1962. — Données récentes sur les Trichoptères cavernicoles. *Spelunca, Mém.*, n° 2, pp. 64-70.
- BOTOSANEANU (L.), 1959. — Recherches sur les Trichoptères cavernicoles, principalement sur ceux des collections « Biospeologica ». *Arch. Zool. exp., Notes Rev.*, 97, pp. 32-50.
- BOTOSANEANU (L.), 1961. — Matériaux pour servir à la connaissance des Trichoptères d'Europe orientale et centrale. *Folia limnol. Hungarica*, 14, pp. 11-91.
- BOTOSANEANU (L.), 1966. — Genurile *Stenophylax* KoL. si *Micropterna* Stein (Trichoptera) in România. Prezentare cu caracter statistic. *Lucr. Inst. Speol. « Emil Racovita »*, 5, pp. 99-114.
- BOURNAUD (M.), CASOLI-MEIN (M.T.), COLLARDEAU (C.), 1961. — Observations sur la biologie de *Micropterna testacea* (Gmel) (Trichoptera, Limnophilidae). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 30, pp. 44-47.
- BOURNAUD (M.), BOUVET (Y.), 1969. — Récoltes de Trichoptères dans les grottes de Chartreuse et dans la grotte du Crochet (Jura méridional). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 38 (5), pp. 139-147.
- BOUVET (Y.), GINET (R.), 1969. — Données biologiques et biogéographiques sur le « groupe de *Stenophylax* » cavernicoles en France (Insectes Trichoptères). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 38 (10), pp. 334-349.
- DANILEVSKII (A.S.), 1961. — Photoperiodism and seasonal development of Insects. Edinburgh and London, 283 p., paru 1965.
- DECAMPS (H.), 1962. — Note sur quelques espèces de Trichoptères troglodytes. *Ann. Spéol.*, 17, pp. 577-583.
- DECAMPS (H.), 1967a. — Introduction à l'étude des Trichoptères des Pyrénées. *Annls. Limnol.*, 3, n° 1, pp. 101-176.
- DECAMPS (H.), 1967b. — Ecologie des Trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Annls. Limnol.*, 3, n° 3, pp. 399-577.
- DECAMPS (H.), MAGNE (J.), 1966. — Contribution à l'étude de *Micropterna fissa* McL et des Trichoptères cavernicoles (*Stenophylax*, *Micropterna*, *Mesophylax*). *Annls Limnol.*, 2, n° 3, pp. 527-535.
- DESPAX (R.), 1935. — Trichoptères balkaniques récoltés par Rémy dans les grottes de l'ancien Sandjak de Novi-Bazar (Yougoslavie). *Bull. Soc. ent. France*, 17, pp. 246-248.
- DESPAX (R.), 1938. — Nouvelles stations pyrénéennes de Trichoptères cavernicoles. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 72, pp. 95-96.
- DESPAX (R.), 1950. — Notes biopécologiques 32, Trichoptera de Transylvanie. *Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg.*, 26, 8 p.
- GIANOTTI (F.S.), 1958. — Tricoteri cavernicoli dell' Italia meridionale. *Studia speleologica*, 3, pp. 61-72.
- GINET (R.), 1955. — Faune du gouffre du Caladaire (Basses-Alpes). *Notes bio-spéol.*, 10, pp. 133-144.
- GINET (R.), 1961. — Faune cavernicole du Jura méridional et des chaînes subalpines dauphinoises. *Ann. Spéol.*, 16, pp. 303-325.
- GUEORGUIEV (V.), BERON (P.), 1962. — Essai sur la faune cavernicole de la Bulgarie. Aperçu succinct sur les régions karstiques et les grottes en Bulgarie. *Ann. Spéol.*, 17, pp. 357-441.
- JEANNEL (R.), 1926. — Faune cavernicole de France. *Encyclopédie entomol.*, A, 7, 334 p.
- MORETTI (G.P.), 1937. — Studi sui Tricoteri. V. Tricoteri cavernicoli. *Boll. Zool. agrar. bachic. Univ. Milano*, 7, pp. 229-239.

- MORETTI (G.P.), 1940. — Studi sui Tricotteri XII. *Boll. Zool. agrar. bachic. Univ. Milano*, 10, pp. 1-8.
- MORETTI (G.P.), GIANOTTI (F.S.), 1956. — La distributione e l'awicendamento stagionale dei tricotteri nella « Grotta delle Tassare ». *Atti 7. Congr. Naz. Spel. Mem.*, 3, pp. 263-296.
- MORETTI (G.P.), GIANOTTI (F.S.), 1960. — Aggiornamento e raggnagli sui tricotteri cavernicoli italiani. *Acad. naz. ital. Ent.*, 8, pp. 284-306.
- MORETTI (G.P.), VIGANO (A.), 1960. — Fisionomia di una raccolta tricotterologica compiuta in Toscana. *Acad. naz. ital. Ent.*, 8, pp. 254-261.
- MOTAS (C.), DECOU (V.), BURGHELE (A.), 1967. — Sur l'association pariétale des grottes d'Olténie (Roumanie). *Ann. Spéléol.*, 22, n° 3, pp. 475-522.
- MURGOCI (A.), MARGOCI (S.), 1955. — Trichoptere troglaxene din R. P. R. *Bull. Stint. sect. stint. biol., Acad. R. P. Romine*, 7, pp. 395-407.
- NAVAS (L.), 1932. — Insectos de Francia interesantes. *Bol. Soc. ent. Esp.*, 15, pp. 91-100.
- NOVAK (K.), SEHNAL (F.), 1963. — The development cycle of some species of the genus *Limnophilus Trichoptera*. *Cas. Ceskol. Spol. entomol.*, 60, pp. 68-80.
- PAVAN (N.), 1944. — Appunti di Biospeleologica : I. Considerazioni sui concetti di troglobio, troglifilo, troglösseno. *Le grotte d'Italia*, S. 2, 5, pp. 35-41.
- SCHMID (F.), 1957. — Les genres *Stenophylax* Kol., *Micropterna* St. et *Mesophylax* McL. (Trichoptères Limnophilides). *Trab. Museo Zool., N. S. Zool.*, 2, pp. 3-51.
- ULMER (G.), 1920. — Trichopteren und Ephemeropteren aus Hölen. *Deutsch. Ent. Z.*, 4, pp. 303-309.

Présenté à la Section d'Histoire naturelle générale en sa séance du 20 octobre 1970.

NOTES SUR LES LABOULBENIALES

par le D^r J. BALAZUC.

III. RECTIFICATIONS, SYNONYMIES ET MISES AU POINT (suite).

11. — *Symplectromyces vulgaris* (Thaxter, 1900) et *Teratomyces philonthi*, Thaxter, 1900.

S. vulgaris : 282 : 431 (*Teratomyces v.*). 297 : 315, pl. 50, fig. 14-16. 232 : 690. 236 : 12. 76 : 253 (*Teratomyces v.*). 205 : 527. 124 : 80. 247 : 173-174, pl. 8, fig. 12 a, b, c. 17 : 47. 180 : 59, fig. 4. 183 : 60, fig. 4. 184 : 95, pl. 4, fig. 12 et pl. 5, fig. 12. 92 : p. 6 (du t. à p.), fig. 6. 125 : 100. 269 : 131. 37 : 8-10, pl. 5-6. 242 : 151.

T. philonthi : 282 : 432. 297 : 316, pl. 49, fig. 4-5. 300 : 171. 232 : 690. 76 : 253. 205 : 528. 207 : 448. 17 : 47-48. 150 : 483. 183 : 60. 184 : 95-96, pl. 6, fig. 14. 269 : 131. 242 : 151.

Les types de ces deux espèces proviennent selon THAXTER, d'un même exemplaire de « *Philonthus* sp. » (Col. *Staphyl.*) du British Muséum, originaire de Hongrie. *S. vulgaris* a été observé sur des *Quedius* de diverses parties du monde : Europe, Amérique du Nord, Inde. En France, THAXTER l'a signalé sur *Q. (Sauridiu) dubius* Heer de la Savoie ou de l'Isère (« Albertville, Grande Chartreuse, près du Mt Rose » : sic) et nous l'avons personnellement récolté sur *Q. (Ediquus) longicornis* Kr. à Louvres, près de Paris. Il serait assez extraordinaire que cette espèce si fidèlement inféodée aux *Quedius* n'ait été trouvée