

LES DIFFÉRENTES ÉTAPES DE LA PERTE DE L'APTITUDE AU VOL CHEZ LES TIPULIDÉS ET LES LIMONIDÉS (DIPTERA, NEMATOCERA) VIVANT SOUS CLIMAT FROID

par Jacques BRUNHES

Université de Clermont-Ferrand, Les Cézeaux, B.P. 45 — 63170 AUBIÈRE

et Christophe DUFOUR

Musée d'Histoire Naturelle, Terreaux 14 — CH. 2000 NEUCHATEL

MOTS-CLÉS : Aptérisme, climats froids, facteurs écologiques, sélection naturelle, modifications morphologiques et anatomiques

KEY-WORDS : Apterism, cold climates, ecological factors, natural selection, morphological and anatomical changes

RÉSUMÉ

Une étude des Limonidés et des Tipulidés des hautes régions du Massif central français nous a permis de déceler 13 espèces qui présentent à des degrés divers une perte de l'aptitude au vol.

Cette perte de l'aptitude au vol affecte, dans 9 cas sur 13, les seules femelles ; dans les 4 autres cas mâles et femelles ont une capacité de vol réduite ou nulle.

À l'exception de *Pedicia rivosa mannhemsi* toutes ces espèces apparaissent au printemps, en automne et en hiver.

L'analyse des pressions sélectives qui ont pu conduire à la perte de l'aptitude au vol fait apparaître le rôle du vent et du froid sur des insectes mauvais voliers, dont les femelles sont autogènes, à une période où la prédation est faible. L'étroite spécificité de certains biotopes de développement larvaire doit aussi favoriser la perte de l'aptitude au vol d'insectes vivant dans des régions ventées.

Les modifications morphologiques liées à cette perte de l'aptitude au vol concernent essentiellement la taille des ailes, la morphologie du thorax et l'adaptation des pattes à la marche. La régression de la taille des ailes est un phénomène progressif qui débute très près des ailes normales et qui atteint l'aptérisme complet. Chez les femelles incapables au vol les pattes peuvent être deux fois plus courtes que celles des mâles ; elles sont d'autre part plus épaisses.

Dans la cavité thoracique les muscles striés du vol peuvent être partiellement ou entièrement régressés. Les muscles tubulaires latéraux qui ne régressent que très partiellement permettent le maintien des ailes sur l'abdomen et peuvent aussi les animer de mouvements lents. Chez les espèces aptères (*Niphadobata*) les muscles tubulaires latéraux régressent presque complètement ; la cavité thoracique est alors largement occupée par la musculature tubulaire de la marche.

Les oeufs mûrs peuvent temporairement remonter de l'abdomen distendu dans la cavité thoracique vide ; ce phénomène a été observé chez 4 espèces. Chez *Phylidorea platyptera* les ovaires occupent durablement la cavité thoracique.

La perte de l'aptitude au vol apparaît ainsi comme un phénomène très progressif, plus fréquent qu'il était admis et qui affecte essentiellement les femelles. Elle semble débiter par une atrophie progressive des muscles striés du vol, se poursuit par une régression progressive des ailes et un renforcement des pattes. Si la pression sélective en faveur d'une telle perte de l'aptitude au vol est très forte elle affecte alors le mâle et la femelle.

SUMMARY

The different steps in the loss of flying aptitude in Tipulids and Limoniids (Diptera, Nematocera) living under cold climate

A study of Limoniidae and Tipulidae carried out in the elevated regions of the French Massif central enabled the discover of 13 species showing various degrees of inability to fly.

In 9 cases out of 13, the loss of ability to fly concerns only females ; in the 4 remaining males and females are either partly or totally unable to fly.

Except for *Pedicia rivosa mannhemsi*, all species occur in Spring, Autumn or Winter.

The study of selective pressures which may lead to the loss of flight stresses the effects of cold and windy climate on poor flying insects, the females of which are autogenous at a time of the year where rate of predation is low. The high specificity of some larval habitats may also favour the loss of ability to fly for species living in windy regions.

Morphological changes bound to inability to fly concern mainly the length of wings, shape of thorax and adaptation of the legs to walking. Reduction of wing length which is progressive ranges according to the species from a wing very close to normal to its total absence.

In non-flying females, legs can be half as long as in the males, and much stronger. In the thorax, indirect flight muscles may be partly or totally lacking. The only slightly reduced lateral direct muscles permit holding the wings over the abdomen, and produce slow beating movements.

In wingless species (*Niphadobata*) even the lateral direct muscles are nearly totally reduced, whilst thorax is then largely occupied by the walk muscles.

In four species ripe eggs may enter for a time the empty thorax while the abdomen is distended ; in *Phylidorea platyptera*, the ovaries occupy regularly the thoracic cavity.

Loss of ability to fly appears to be a mostly progressive phenomenon, more frequent than usually estimated, and mainly concerning females. It appears to begin by an atrophy of the flight muscles, followed by the reduction of length of wing and strengthening of the legs. When the selective pressure against flying is very strong, both sexes may be concerned.

- 1 AVRIL 1985

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 17.236 ex 1

Cote : B

Chez les insectes ptérygotes et tout particulièrement chez les Diptères la perte de l'aptitude au vol est un phénomène relativement fréquent qui affecte des espèces dont le mode de vie ne nécessite pas de déplacements aériens (parasitisme permanent ou prolongé, vie troglobie ou hypogée, commensalisme d'insectes sociaux, etc...), ou encore des espèces capables de survivre sous des climats extrêmes qui rendent les déplacements aériens particulièrement difficiles ou risqués (climats froids, vents permanents et forts). Ce phénomène peut également s'observer chez des espèces soumises à des pressions sélectives bien précises. HEMMINGSEN (1956) a ainsi montré que les femelles de Tipulidés qui introduisent leur abdomen dans le sable pour déposer leurs oeufs aussi profondément que possible présentent fréquemment une régression des ailes.

HACKMAN (1964) a effectué, chez l'ensemble des Diptères, une révision particulièrement complète de ces différents cas d'aptérisme et de brachyptérisme.

Plus récemment DUFOUR et BRUHNES (sous presse) ont recensé les Tipulidés de la Région Paléarctique occidentale qui présentent à des degrés divers une perte de l'aptitude au vol. En conclusion ces auteurs proposent une analyse des différentes pressions sélectives susceptibles de conduire à une inaptitude au vol.

Notre propos sera d'étudier ici l'apparition de la perte de l'aptitude au vol chez deux familles de Diptères Nématocères (Tipulidés et Limonidés) vivant dans une région montagnaise d'Europe occidentale (Massif central français), et d'en évaluer la fréquence.

Nous essaierons ensuite de mettre en évidence les principales pressions sélectives qui peuvent y conduire et de préciser les différentes modifications anatomiques et morphologiques qui jalonnent la perte progressive de l'appareil du vol.

I — MÉTHODES ET TECHNIQUES

Les précédentes études concernant la perte de l'aptitude au vol chez les Diptères se sont fondées, pour l'essentiel, sur l'examen morphologique des ailes. Un insecte est alors reconnu inapte au vol si ses ailes sont jugées trop courtes ou mal formées pour assurer le vol.

Par ailleurs, quelques éthologistes ont pu observer que sur le terrain certains insectes ne volaient pas alors qu'ils étaient pourvus d'ailes normalement formées. En l'absence d'études de laboratoire plus approfondies, il était alors impossible de dépasser la présomption et de conclure à une réelle perte de l'aptitude au vol.

Après avoir nous aussi constaté que certaines espèces pourvues d'ailes de taille et de morphologie normale étaient parfaitement inaptées au vol, nous avons fondé notre étude à la fois sur des observations de terrain et sur une étude histologique de la musculature du vol.

La recherche sur le terrain des insectes ayant perdu l'aptitude au vol s'effectue à l'aide d'un filet fauchoir à main. Les insectes récoltés sont invités à s'échapper vers le haut du filet laissé largement ouvert.

Tous les individus qui se révèlent incapables de quitter le filet en volant sont rapportés au laboratoire pour y subir un test complémentaire. Cette technique de capture active nous a aussi permis de préciser la période d'émergence et de dater la disparition de chaque espèce.

Si les récoltes au filet ne permettent de capturer que des mâles d'une espèce, les recherches sont alors intensifiées, l'expérience ayant en effet montré que les chances de découvrir des femelles inaptées au vol sont alors considérables.

A ces techniques sur le terrain, nous avons associé la mise en observation au laboratoire de blocs de tourbe ou de terre prélevés en montagne. Cette dernière technique de récolte nous a permis d'obtenir entre autres une femelle inapte au vol qui était restée introuvable lors des récoltes au filet.

Au laboratoire nous avons placé les insectes récoltés dans une enceinte close située dans une pièce dont la température de l'air était de 20°C. Nous avons ainsi pu séparer les insectes inaptés au vol lorsque la température est comprise entre 5 et 12°C mais qui peuvent voler à 20°C de ceux qui ont réellement perdu l'aptitude au vol et cela quelle que soit la température.

Ces dernières espèces ont été fixées au DUBOSQ-BRASIL et incluses dans la résine (EPON) en vue d'une étude histologique du thorax*.

II — TIPULIDÉS ET LIMONIDÉS DU MASSIF CENTRAL INAPTES AU VOL : HISTORIQUE

En ce qui concerne les Tipulidés du Massif central, l'examen morphologique classique ne permet de reconnaître que 2 espèces inaptées au vol parmi les 39 espèces actuellement recensées. Chez ces 2 espèces une régression très importante des ailes ne laisse aucun doute sur leur inaptitude au vol. Il s'agit de *Tipula g. gimmerthali* LACKSCHEWITZ (rapport ailes/abdomen = 0,20) et *Tipula p. pagana* MEIGEN (rapport ailes/abdomen = 0,45).

D'autre part, parmi les 86 espèces de Limonidés récoltées à ce jour dans les hautes régions du Massif central 3 présentent une nette régression des ailes et avaient donc été reconnues inaptées au vol. Il s'agit de *Pedicia rivosa manheimnsi* LINDNER, *Limnophila platyptera* MACQUART, et *Niphadobata lutescens* LUNDSTRÖM.

Chez *Pedicia r. rivosa* L. mâle et femelle possèdent des ailes normalement développées qui atteignent ou dépassent l'extrémité abdominale. Cependant, LINDNER (1966) devait découvrir dans la Forêt Noire allemande une population de *Pedicia rivosa* dont les femelles étaient toutes brachyptères (rapport ailes/abdomen = 0,5) et qui étaient donc inaptées au vol. Cette population homogène devait recevoir le nom de *Pedicia rivosa manheimnsi* LINDNER. Nous avons retrouvé cette sous-espèce dans les hautes régions du Massif central où elle est à la fois abondante et, semble-t-il, la seule sous-espèce présente (cf. Planche 1).

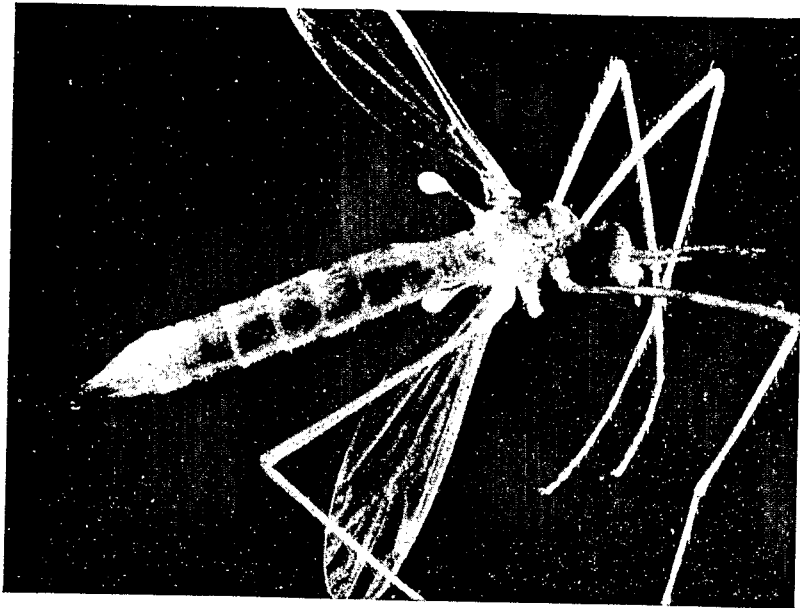
Le mâle de *Limnophila platyptera* a été décrit en 1826 par MACQUART mais il a fallu attendre 1969 pour que MARTINOVSKY et STARY, découvrent et décrivent la femelle de cette espèce. Les femelles de *L. platyptera* sont restées si longtemps inconnues parce qu'elles sont de petite taille mais aussi parce que leur brachyptérisme prononcé (rapport ailes/abdomen = 0,15) ne leur permet pas de sortir de la strate herbacée ou muscinale où elles se déplacent. Dans le Massif central cette espèce est très abondante en mai et juin.

Enfin, nous noterons la présence dans le Massif central de 2 espèces appartenant au genre *Niphadobata* : *Niphadobata lutescens* (LUNDSTR.) et *N. arverna* n. sp. (en préparation). Comme toutes les espèces appartenant au genre *Niphadobata* la nouvelle espèce récoltée dans la chaîne des Dômes est totalement dépourvue d'ailes (cf. Planche 1).

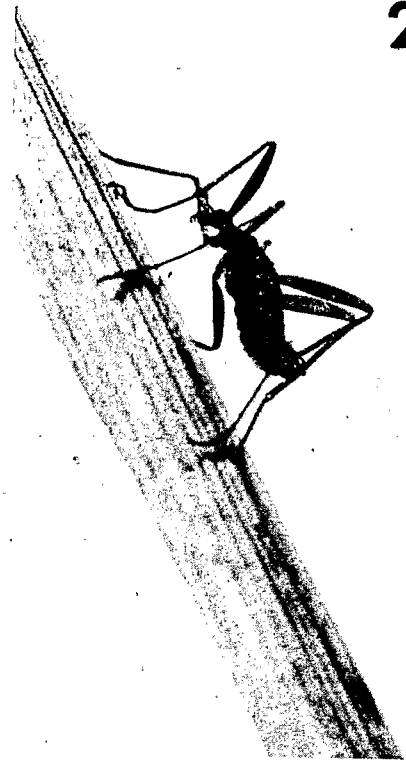
III — RÉSULTATS

3.1. Inventaire des espèces ayant perdu l'aptitude au vol

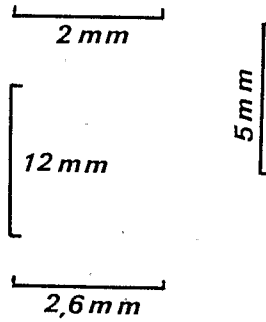
* L'étude historique a été effectuée avec la collaboration technique de Mme Y. MARAND et Mme GUILLAUME.



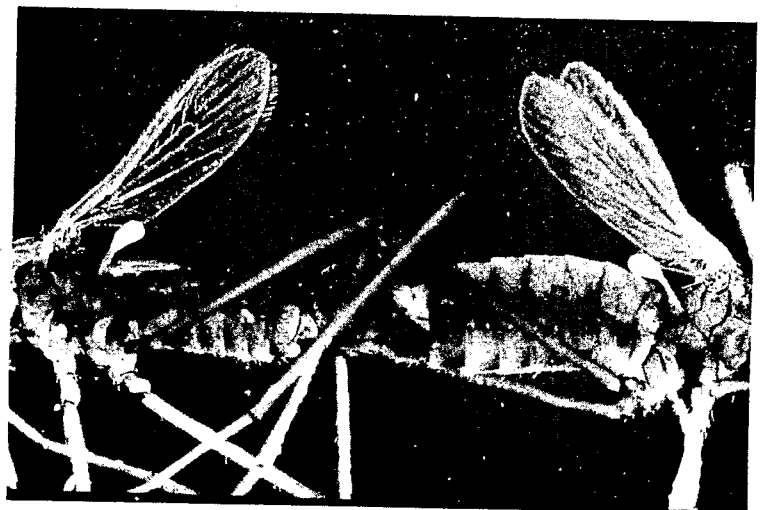
1



2



3



4

PL. I. — Limonidés ayant perdu l'aptitude au vol. 1 - *Phylidorea heterogina* ♀, ailes normales; 2 — *Niphalobata arverna* ♂; aptérisme complet, balanciers bien développés; 3 — *Pedicia rivosa manheimi*; ♀ brachyptères; 4 - Couple de *Molophilus ater*; léger brachyptérisme.

TABLEAU I

Limoniidés et Tipulidés du Massif central français ayant perdu partiellement ou totalement l'aptitude au vol
 (* espèces dont l'aptitude au vol avait déjà été signalée ;
 ★ aptitude au vol ; ● régression partielle de l'aptitude au vol ;
 ○ inaptitude au vol)

	♂	♀
<i>Limoniidae</i>		
* <i>Niphadobata lutescens</i> (LUNDSTROM)	○	○
<i>Niphadobata arverna</i> BRUHNES (en préparation)	○	○
<i>Ormosia (Rhypholophus)</i> <i>phryganoptera</i> KOLENATI	○	○
<i>Molophilus ater</i> MEIGEN	○	○
<i>Erioconopa diuturna</i> (WALKER)	★	●
* <i>Limnophila platyptera</i> (MACQUART)	★	○
<i>Phylidorea heterogina</i> BERGROTH	★	○
* <i>Pedicia rivosa mannheimsi</i> LINDNER	★	○
<i>Tipulidae</i>		
* <i>Tipula (Sav.) g. gimmerthali</i> <i>LACKSCHEWITZ</i>	★	○
<i>Tipula (Sav.) subnodicornis</i> <i>ZETTERSTEDT</i>	★	○
* <i>Tipula (Sav.) p. pagana</i> (MEIGEN)	★	○
<i>Tipula (Platy.) melanoceros</i> SCHUMMEL	★	●
<i>Tipula (Platy.) l. luteipennis</i> MEIGEN	★	○

Nos résultats reportés sur le tableau I font apparaître qu'aux 5 espèces dont l'inaptitude au vol avait été, (ou pouvait être) reconnue après le seul examen des ailes viennent s'ajouter 7 autres espèces qui, possédant des ailes normales ou subnormales ne pouvaient être soupçonnées de totale inaptitude au vol. Ce sont donc actuellement pour les seules montagnes d'Auvergne 13 espèces dont l'inaptitude au vol a été reconnue.

Ce tableau permet aussi de souligner une nouvelle fois que les femelles perdent plus fréquemment que les mâles leur aptitude au vol. Chez 9 espèces sur 13 en effet, seule la femelle a perdu l'aptitude au vol alors que le mâle n'apparaît jamais seul inapte au vol. Chez 4 espèces mâles et femelles sont dans l'impossibilité de voler.

En ce qui concerne *Ormosia (Rhypholophus)* nous avons récolté deux mâles inaptés au vol dans le massif du Sancy ; leurs ailes sont de taille normale mais l'examen histologique a confirmé les observations de terrain en nous révélant une très forte régression des muscles indirects du vol. Les femelles de cette espèce demeurent encore inconnues.

Chez les femelles d'*Erioconopa diuturna* et de *T. melanoceros* la perte de l'aptitude au vol n'est que partielle. La musculature réduite de ces 2 Diptères permet à la femelle de *T. melanoceros* de voler après avoir déposé sa ponte et à celle d'*E. diuturna* de sautiller ou de se laisser tomber en agitant les ailes.

Le caractère progressif de la perte de l'aptitude au vol est discuté ci-dessous (3.4 et 3.5).

3.2. Perte de l'aptitude au vol et période d'apparition des imagos

L'ensemble de nos résultats rassemblés dans le tableau 2 et la figure 1 montre que les espèces inaptés au vol apparaissent pour l'essentiel au début et à la fin de la période de pleine activité des écosystèmes montagnards.

Ce phénomène est bien mis en relief par l'évolution annuelle des pourcentages des Limoniidae inaptés au vol par rapport aux espèces présentes au cours des différents mois. On constate en effet que les rares espèces hivernales sont toutes inaptés au vol.

Parmi les premières espèces qui apparaissent après la fonte des neiges, 50 % en avril puis 27,2 % en mai sont dans l'impossibilité de voler.

Cette proportion va progressivement décroître, passant à 8,9 % en juin (4/45) puis à 4,6 % en juillet (2/42).

Avec l'arrivée de l'automne et des premiers froids le pourcentage des espèces inaptés au vol va croître à nouveau, passant de 6,2 % en août à 15 % en septembre, 12,5 % en octobre et 28,5 % en novembre.

On remarque également qu'une seule des espèces dont la femelle est inapte au vol (*Pedicia r. mannheimsi*) apparaît pendant la période estivale (juin à début septembre). Il est d'ailleurs à noter que les femelles de *P. rivosa* sont les plus grosses connues chez les Limoniidae de la région paléarctique ! Les 12 autres espèces sont soit printanières soit automnales ou hivernales. Aucune de ces espèces n'est présente à la fois au printemps et en automne.

3.3. Discussion

Chez les insectes, la perte de l'aptitude au vol constitue une réponse adaptative à des pressions sélectives très variées aux premiers rangs desquelles nous citerons le parasitisme permanent, le commensalisme dans les sociétés d'insectes, la vie troglobie ou endogée, etc... (HACKMAN, 1964).

Des facteurs climatiques tels que le froid et le vent peuvent également exercer une pression sélective dans le sens d'une réduction de la capacité du vol. De très nombreux auteurs ont en effet souligné la forte proportion d'insectes brachyptères ou aptères que l'on rencontre dans les zones climatiques froides telles que les biomes toundra et taïga, en altitude entre la zone des neiges permanentes et celle de la forêt ainsi que dans les îles de l'Océan austral (HEMMINGSSEN, 1956 ; HEMMINGSSEN et NIELSEN, 1965 ; BYERS, 1969 ; DUFOUR et BRUHNES, sous presse ; MANI et GIDDINGS, 1980 ; SEGUY, 1965).

MANI et GIDDINGS notent que dans l'Himalaya «nearly 50 % of the total nival insects so far known in the region are apterous and the frequency rises to about 60 % at elevation above 4.000 m. The majority of the remaining species, which have more or less developed wings, rarely fly». Il est hautement probable que si un examen histologique des insectes ne volant pas avait pu être pratiqué, ils auraient été reconnus inaptés au vol et la proportion des insectes himalayens ayant perdu l'aptitude au vol aurait atteint 70 ou 80 %.

Action du froid

Dans les régions relativement méridionales comme le Massif central (45° de latitude nord) et peu élevées (altitude comprise entre 1.000 et 1.700 m), les conditions climatiques qui prévalent dans les biomes froids n'apparaissent qu'en altitude, au début ou à la fin de l'hiver. Elles sont cependant

suffisamment sélectives pour que dans ces régions on puisse encore mettre en évidence une forte proportion d'inaptitude au vol au printemps et en automne (cf. fig. 1).

Cette influence du froid et éventuellement du manque d'oxygène ne semble pas s'exercer directement sur le phénotype comme l'hypothèse en a plusieurs fois été avancée. L'élevage en laboratoire de plusieurs espèces reconnues inaptées au vol (*Pedicia rivosa mannheimsi*, *Phylidorea heterogina*, *Molophilus ater*) nous a en effet permis d'obtenir à 400 m d'altitude et à une température moyenne de 19°C des imagos en tous points identiques à ceux que nous avons récoltés sur le terrain (cf. Planche 1).

Plusieurs auteurs ont d'autre part souligné que les basses températures ne semblaient pas affecter de façon identique les mâles et les femelles d'une même espèce, ce qui pouvait contribuer à mettre en doute l'influence de la pression sélective de la température sur la perte de l'aptitude au vol (HACKMAN, 1964).

Dans le Massif central nous avons pu nous aussi constater que chez 9 des 13 espèces recensées les mâles volent tout à fait normalement alors que les femelles sont inaptées au vol. Nous ne pensons cependant pas que cette observation puisse laisser planer un doute sur la valeur sélective du froid vis-à-vis des mutants inaptées au vol.

TABLEAU 2
Période d'apparition des Limonidés et Tipulidés ayant perdu l'aptitude au vol

ESPÈCES	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
LIMONIDÉS												
<i>Niphadobata lutescens</i>	-----											
<i>Niphadobata arverna</i>	-----											
<i>Ormosia (Rhypholophus) phryganoptera</i>					-----							
<i>Limnophila platyptera</i>				-----								
<i>Molophilus ater</i>					-----							
<i>Phylidorea heterogina</i>								-----				
<i>Erioconopa diuturna</i>									-----			
<i>Pedicia r. mannheimsi</i>						-----						
Nombre d'espèces inaptées au vol	2	1	0	1	3	4	2	2	3	1	2	2
% d'espèces inaptées par rapport aux espèces présentes	100	100	0	50	27,2	8,9	4,6	6,2	15	12,5	28,5	100
TIPULIDÉS												
<i>Tipula subnodicornis</i>					-----							
<i>Tipula luteipennis</i>									-----			
<i>Tipula melanoceros</i>									-----			
<i>Tipula pagana</i>										-----		
<i>Tipula gimmerthali</i>										-----		
NOMBRE TOTAL D'ESPÈCES INAPTÉES	2	1	0	1	4	5	2	2	7	4	2	2

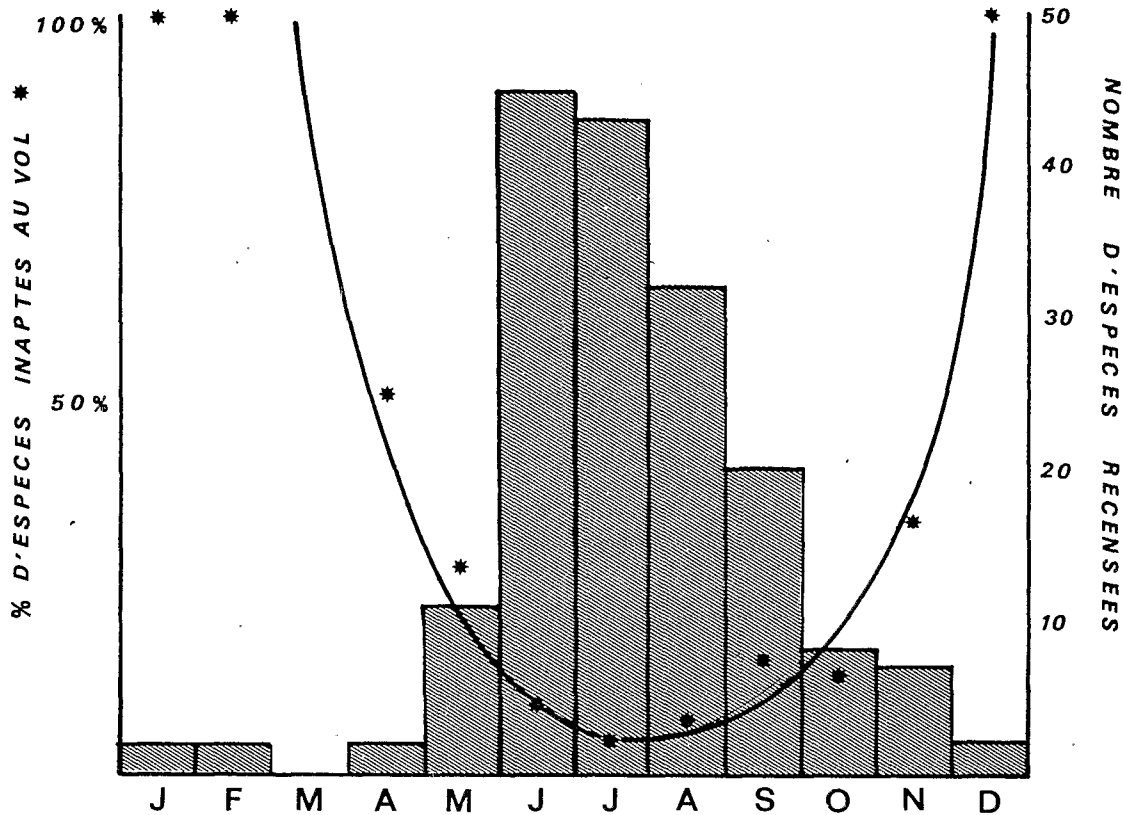


FIG. 1. — Évolution comparée au cours d'un cycle saisonnier du nombre des Limonidés recensés (histogramme) et du pourcentage des espèces inaptes au vol (courbe).

En effet, en montrant qu'un échauffement préalable des muscles du vol est nécessaire au vol et que cet échauffement doit être plus fort chez les insectes pesants PRINGLE (1974), ELDER (1975) et MAY (1981) ont apporté un élément décisif à ce dossier.

Chez les insectes dont la température thoracique a pu être mesurée pendant le vol (Lépidoptères, Coléoptères), il est apparu que celle-ci était comprise entre 35 et 40°C. Un pareil échauffement nécessite une activité musculaire qui devra être d'autant plus importante que la température de l'air sera plus basse et que l'insecte sera plus lourd.

Si l'on considère maintenant que mâles et femelles d'une même espèce possèdent le même appareil de vol (ailes de taille identique) mais que l'abdomen des femelles, distendu par une ponte comprenant de 100 à 350 gros oeufs, est plus de 4 fois plus lourd que celui des mâles, on comprend mieux pourquoi les basses températures constituent un handicap beaucoup plus important pour les femelles que pour les mâles. Si le handicap est plus grand la pression sélective exercée sur les femelles sera également plus importante ce qui nous semble de nature à rendre compte de la forte proportion de femelles inaptes au vol.

Cette action sélective du froid semble d'autre part affecter plus particulièrement les insectes mauvais voliers tels que les Orthoptères (95 % d'aptérisme ou de «non volant» dans l'Himalaya) des Dermaptères (100 % d'inaptes au vol) les Carabidae (90 % d'inaptes au vol) (MANI et GIDDINGS, 1980).

Si les Tipulidés et les Limonidés figurent parmi les familles

de Diptères non parasites présentant l'un des plus forts taux d'inaptes au vol, nous pensons que cela est fortement imputable à la lourdeur de leur corps.

Action du vent

L'influence des vents violents associés à des exigences très précises quant au lieu de développement larvaire renforce probablement la pression sélective due au froid.

Cette action sélective du vent vis-à-vis des Diptères présentant le caractère «inaptitude au vol» a été de nombreuses fois signalée en ce qui concerne la faune des plages (BRAUNS, 1959) ou celle des îles et des caps battus par les vents (ZIMMERMAN, 1948 ; HEMMINGSEN, 1956 ; DUFOUR et BRUHNES, sous-presse).

Dans les zones montagneuses le risque d'être emporté par le vent peut être extrêmement grave pour les femelles dont les oeufs ne se développent que s'ils sont déposés dans des biotopes bien précis et peu représentés tels que : zones sablonneuses exposées au sud ; tourbières dispersées en montagnes comme le sont les îles d'un archipel, etc...

Dans de telles conditions une mutation réduisant la taille des ailes, leur prise au vent, et par conséquent les risques d'être emporté pendant le vol ou d'être arraché de la strate herbacée ou de la zone sablonneuse favorable constitue un caractère hautement avantageux qui s'imposera rapidement à l'ensemble du pool génétique.

C'est une telle expérience que L'HÉRITIER (1937) a réa-

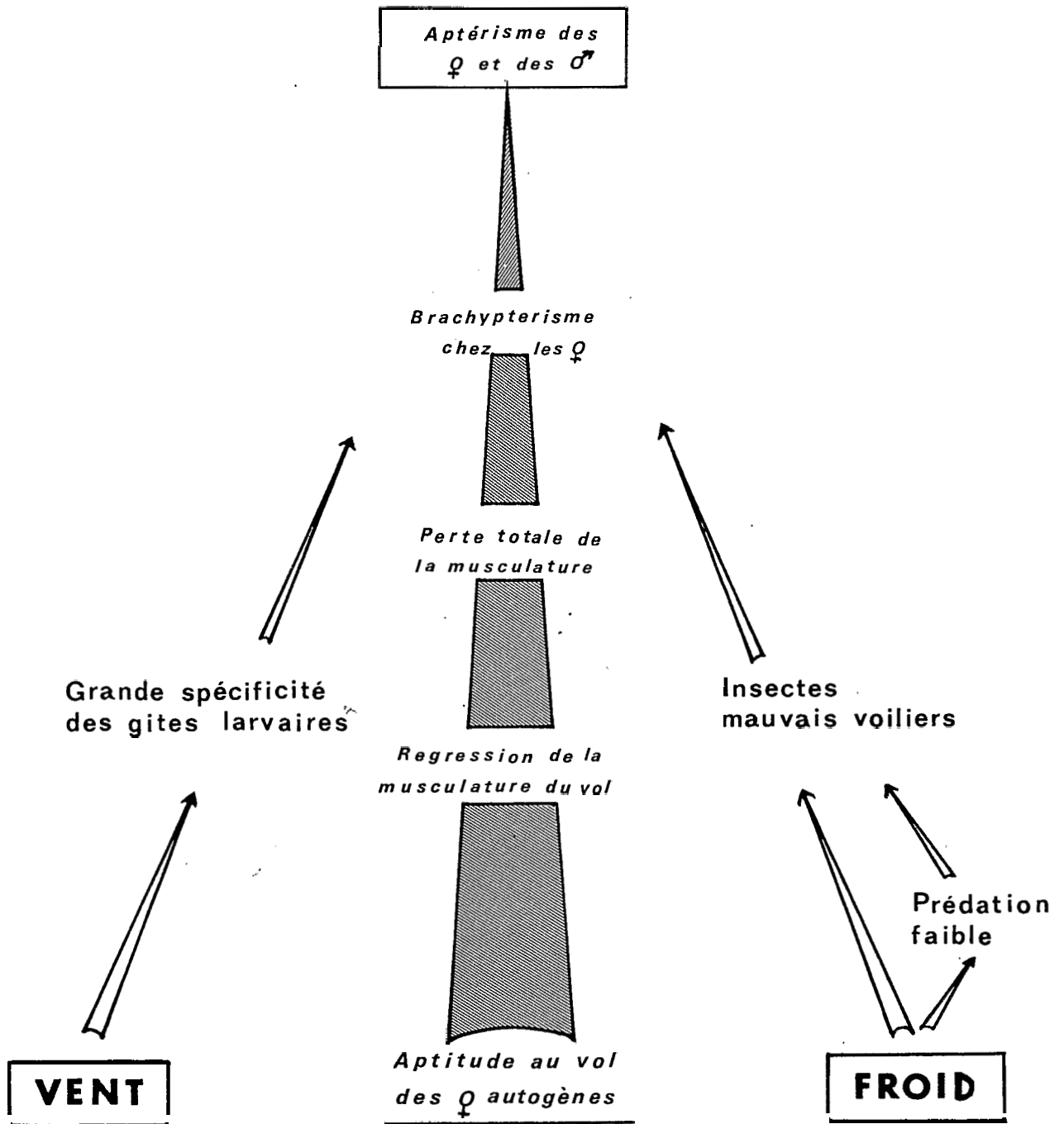


FIG. 2 — Les différentes étapes de la perte de l'aptitude au vol chez les Limonidés et Tipulidés soumis à la pression sélective du vent et du froid.

lisé en abandonnant sur la terrasse d'une maison une cuvette contenant un milieu nutritif et un mélange de *Drosophiles* aptères et normalement ailées. Au bout de quelques générations il ne restait dans la cuvette que des *Drosophiles* aptères ; les *Drosophiles* ailées avaient été emportées par le vent ou s'étaient dispersées activement au risque fort probable de ne pas retrouver un milieu favorable pour déposer leurs pontes.

C'est un phénomène analogue de sélection naturelle que nous pensons avoir observé dans les petites tourbières du Massif central. Dans ces biotopes froids et largement ouverts les femelles de *Tipula gimmerthali* et *Phylidorea heterogina* apparaissent avec les premières gelées et parfois les premières neiges d'automne.

Elles se hissent alors le long des herbes et émettent des phéromones qui permettent aux mâles normalement aptes au vol de les rejoindre. Immobilisées, elle sont souvent difficiles à localiser pour l'entomologiste mais les visites que leur font les mâles se déplaçant face au vent nous ont souvent permis de déceler leur présence. Quelques heures seulement après avoir été fécondées, et sans prendre le risque de s'envoler et d'être emportées loin de la tourbière, elles redescendent alors le long de leur support et déposent leur ponte dans le biotope le plus favorable à leur développement : celui dont elles sont elles-mêmes issues.

Ces lourdes femelles aptères ne pourraient résister à une prédation forte par les araignées et les fourmis en particulier. La sélection de l'inaptitude au vol est donc d'autant moins contrariée que cette prédation est faible en automne et au printemps.

Ainsi les mâles, plus légers et qui volent plus facilement aux basses températures, localisent les femelles, se déplacent et les fécondent. Si d'aventures, certains d'entre eux sont emportés par le vent ce sera sans conséquences graves pour l'espèce. S'ils peuvent atteindre une autre tourbière, ils pourront alors participer à la panmixie de l'espèce.

Si les conditions climatiques sont plus rigoureuses encore

que celles qui prévalent en automne et au printemps, la perte de l'aptitude au vol peut alors affecter les deux sexes : c'est notamment le cas des *Niphadobata* et des *Chionea* qui n'apparaissent qu'en hiver et dont les deux sexes sont totalement aptères. Dans de telles conditions la panmixie est beaucoup plus difficile à réaliser et l'espèce a tendance à se morceler en autant d'espèces que de populations isolées ; c'est ce que l'on voit apparaître d'autant plus clairement en Europe que le genre *Niphadobata* est plus étudié.

3.4. Perte de l'aptitude au vol et modifications morphologiques

La reconnaissance d'une inaptitude au vol chez les Diptères repose essentiellement sur l'étude morphologique de l'appareil du vol et notamment sur celle de la taille des ailes.

Cependant, un examen plus approfondi devait permettre à quelques auteurs de déceler des modifications morphologiques mineures ou induites telles que : réduction des haltères, modification de la morphologie du thorax et des pattes.

Morphologie des ailes

Dans sa révision concernant la perte des ailes chez les Diptères HACKMAN (1964) propose d'utiliser le terme de **brachyptères** pour désigner des insectes aux ailes nettement réduites, ne permettant pas le vol mais sur lesquelles les nervures radiales sont encore distinctes ; le terme de **microptère** étant réservé aux espèces ne présentant que de très petits appendices de forme variable aux nervures généralement indistinctes. Lorsque les ailes ne sont plus représentées que par de petites écailles, HACKMAN propose que soit alors employé le terme d'**aptère** ; les ailes très étroites mais de longueur presque normale et dont les nervures antérieures sont bien marquées seront dites **sténoptères**.

Tableau 3

Rapport entre la longueur des ailes (en mm) et la longueur de l'abdomen chez les espèces ayant perdu l'aptitude au vol

ESPÈCES	♂			♀		
	Longueur de l'aile (n)	Longueur de l'abdomen	Rapport aile/abdomen	Longueur de l'aile (n)	Longueur de l'abdomen	Rapport aile/abdomen
<i>Niphadobata lutescens</i>	—	4,75 (2)		—	5 (1)	
<i>Niphadobata arverna</i>	—	5,2 (2)		—	5,4 (1)	
<i>Limnophila platyptera</i>	8,12 (10)	5,13	1,58	1,58 (2)	7,3	0,15
<i>Tipula gimmerthali</i>	12,25 (10)	7,17	1,7	1,9 (10)	9,2	0,20
<i>Tipula pagana</i>	11,07 (7)	7,2	1,53	3,5 (3)	7,8	0,45
<i>Pedicia r. mannheimsi</i>	22 (10)	9,1	1,15	10,8 (10)	20,7	0,57
<i>Molophilus ater</i>	1,84 (10)	1,97	0,93	1,8 (10)	2,5	0,71
<i>Phylidorea heterogina</i>	10,4 (10)	7,9	1,3	7 (6)	8	0,87
<i>Tipula subnodicornis</i>	13,5 (10)	8,3	1,62	10,1 (10)	10,3	0,98
<i>Tipula luteipennis</i>	14,1 (5)	9,6	1,47	12 (4)	11,97	1,0
<i>Tipula melanoceros</i>	13,2 (10)	8,6	1,52	12,6 (10)	11,8	1,06
<i>Erioconopa diurtina</i>	4,8 (10)	3,7	1,3	4,7 (10)	4,1	1,16

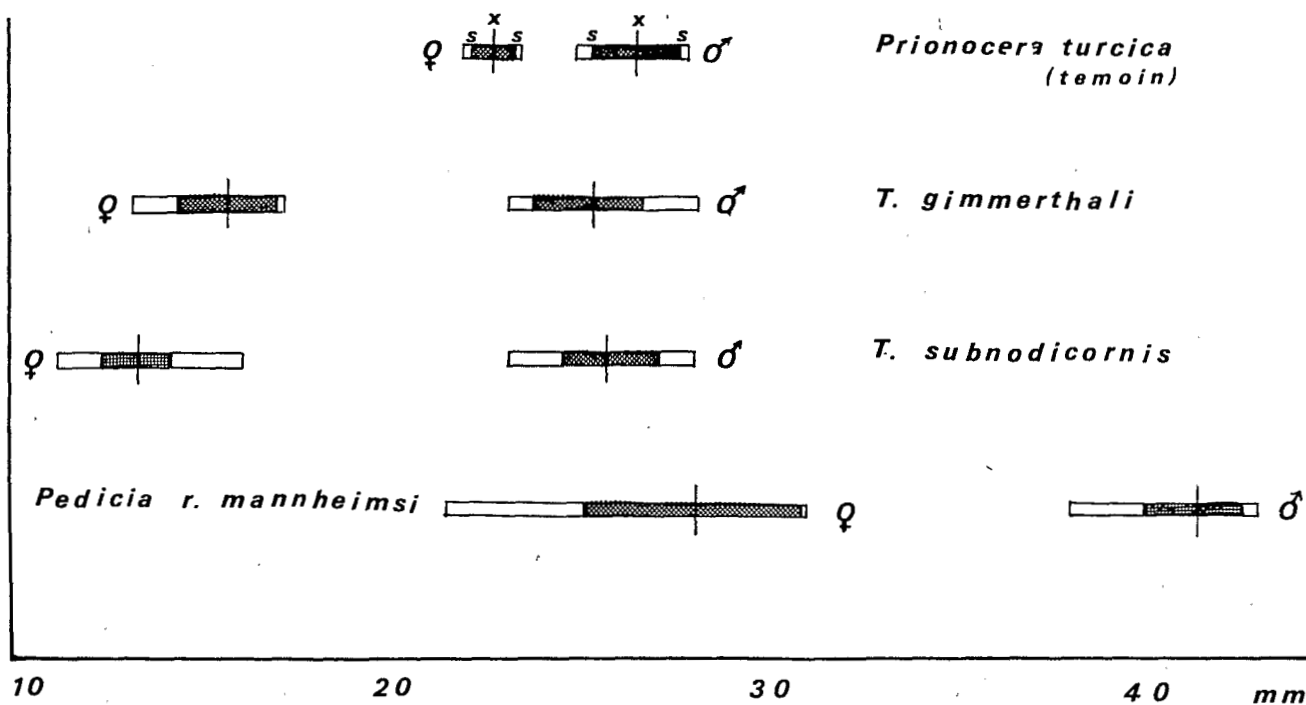


FIG. 3 — Réduction de la taille des pattes chez les femelles inaptes au vol (*T. gimmerthali*; *T. subnodicornis*, *Pedicia r. mannheimsi*) par rapport aux mâles de ces trois espèces et aux imagos d'une espèce apte au vol (*P. turcica*) (Mensuration de la patte prothoracique).

Les résultats reportés sur le tableau III et ceux concernant plus particulièrement *T. gimmerthali* (DUFOR et BRUNHES, sous presse) montrent en effet que la réduction de la taille des ailes exprimée dans le rapport ailes/abdomen est un phénomène extrêmement progressif probablement soumis à une commande génétique complexe et qui ne laisse apparaître ni étapes, ni seuils.

Cette observation est si vraie que la distinction entre aile de «taille normale permettant le vol» et aile «nettement régressée brachyptères, ne permettant pas le vol» s'avère tout-à-fait impossible.

Lorsque le rapport ailes/abdomen est inférieur à 0,60 il ne fait aucun doute que les ailes sont suffisamment régressées pour que le vol soit impossible ; cela est notamment le cas pour *L. platyptera*, *T. gimmerthali*, *T. pagana* et *Pedicia r. mannheimsi*.

En ce qui concerne *Molophilus ater* nous nous trouvons dans une zone intermédiaire où la distinction est si peu nette que certains auteurs (EDWARDS, 1939) parlent de tendance à la réduction alaire mais sans toutefois affirmer (ou soupçonner) que le vol était impossible alors que d'autres auteurs (HACKMAN, 1964) signalent que le mâle seul était brachyptère. Mais peut-être existe-t-il comme cela a été signalé chez d'autres Diptères par SEGUY (1965) et DUFOR et BRUNHES (sous presse) diverses populations dont les ailes sont de tailles différentes ce qui expliquerait la diversité de ces affirmations ?

Si le rapport ailes/abdomen atteint ou dépasse 0,80, l'examen des ailes, dont les proportions et la nervation sont par ailleurs tout à fait normales, ne permet plus de déceler d'inaptitude au vol. Chez les femelles de *Tipula subnodicornis* et de *T. luteipennis* les ailes sont le plus souvent aussi longues que l'abdomen et il faut les comparer à celles des mâles pour soupçonner qu'il existe bien chez elles un début de brachyptérisme. En pratique cette brachyptérie est si légère qu'elle

n'avait jamais permis de déceler l'inaptitude au vol des femelles.

Si la brachyptérie est donc un phénomène bien réel, il convient de souligner qu'elle peut débiter très discrètement et qu'elle doit être dissociée de l'aptitude au vol car il est peu probable que la très légère brachyptérie des femelles de *T. luteipennis* puisse être à l'origine de leur perte d'aptitude au vol.

Notre deuxième remarque concerne la difficile distinction entre brachyptérisme et microptérisme. La commande génétique apparaît en effet si nuancée que le passage entre brachyptérisme et aptérisme laisse à notre avis bien peu de place pour cette étape intermédiaire distincte que serait le microptérisme.

En conclusion, nous soulignerons que la régression des ailes apparaît comme un phénomène progressif qui débute à l'aile sub-normale et qui atteint l'aptérisme complet. Cela apparaît aussi bien si l'on considère différentes espèces (cf. ci-dessus) que si l'on analyse des espèces possédant à la fois les formes ailées et brachyptères (DUFOR et BRUNHES, sous presse). Nous noterons également que si l'examen de la morphologie alaire permet souvent de déceler une perte de l'aptitude au vol, il est de nombreux cas où ce seul examen se révèle inopérant. Le brachyptérisme peut débiter de façon si discrète qu'il ne nous semble pas forcément à l'origine de la perte de l'aptitude au vol.

Le thorax, les haltères et les pattes

Après la réduction parfois spectaculaire de la taille des ailes, ce sont les modifications du thorax, des haltères et plus rarement des pattes, qui ont attiré l'attention des entomologistes.

Au niveau du thorax la perte de l'aptitude au vol est très

généralement associée à un développement faible du mésothorax qui renferme habituellement les muscles striés moteurs des ailes. Chez la plupart des Diptères ce mésothorax est donc beaucoup plus développé que le pro ou le métathorax.

Chez les Diptères inaptes au vol la régression ou la disparition de la musculature striée est parfois associée à un bombement moins prononcé du mésonotum (SCHMITZ, 1951 ; RICHARD, 1957-1960). Ce phénomène est nettement perceptible chez les *Niphadobata* et les *Chionea* ; il est encore bien marqué chez *Molophilus ater* mais il est si discret chez la plupart des *Tipulidae* qu'une dissection du thorax est toujours nécessaire pour confirmer que la musculature du vol est bien absente chez les espèces dont le mésonotum semble aplati.

BITSCH (1955) a par contre très clairement montré que chez *Niphadobata lutescens*, cette réduction du mésothorax est associée à l'absence de méron et à la disparition de nombreuses sutures tergaux et pleurales.

De nombreux auteurs ont d'autre part souligné que la réduction des ailes mésothoraciques est souvent associée, chez les Brachycères en particulier, à celle des haltères qui représentent sur le métathorax les vestiges d'une deuxième paire d'ailes (BRAUNS, 1938, 1939-1951 ; RICHARD, 1957).

Chez les Nématocères par contre la réduction des haltères et des ailes ne semble pas liée. Les haltères peuvent en effet rester bien développées alors que les ailes sont très réduites ; c'est ce que l'on observe chez le mâle brachyptère du Bibionide *Penthetria holosericea*, chez le Scatopside aptère *Tripomorpha paludicola* (LINDNER, 1949), chez les Sciarides *Corynoptera alpina* (MOHRIG *et al.*, 1978), *Bradysia pseudocampestris*, *Platysciara falcata* (MOHRIG, 1978). Il en est de même chez les *Niphadobata* et les *Chionea* qui possèdent de longues haltères alors que les ailes mésothoraciques sont à peine perceptibles à l'œil nu.

Il n'en est cependant pas toujours ainsi et des haltères très régressées, parfois même absentes, peuvent être associées à des ailes réduites ou absentes. De tels faits ont été notamment rapportés par MOHRIG et MAMAIEV chez les *Sciaridae* et les *Cecidomyiidae*, par DUFOUR et BRUHNES *op. cit.* en ce qui concerne les *Tipules* et par MATILE (1975) chez les *Keroplastidae*.

Ces observations très différentes contribuent à souligner l'indépendance des commandes génétiques présidant à la disparition de l'un ou de l'autre organe.

Au cours de notre étude la comparaison des haltères mâles et femelles des 9 Nématocères chez lesquels la femelle seule a perdu l'aptitude au vol ne nous a pas permis de déceler de différences morphologiques nettes. Chez les Limonidés et les Tipulidés que nous avons étudiés une régression des ailes ou de l'aptitude au vol en général n'est donc pas associée à une régression analogue des haltères. Au contraire, chez le genre aptère *Niphadobata*, comme chez le genre *Chionea* les haltères apparaissent particulièrement bien développées (cf. Planches I et III).

La réduction de la taille des pattes chez les femelles inaptes au vol est par contre spectaculaire. L'étude comparée des pattes prothoraciques de *Pedicia r. mannheimsi*, *T. subnodicornis* et *T. gimmerthali* (cf. fig. 3) nous a en effet montré que les pattes femelles pouvaient être près de deux fois plus courtes que celles des mâles aptes au vol. Ainsi, la taille moyenne de la patte prothoracique du mâle de *T. subnodicornis* est de 25,7 mm alors qu'elle n'est que de 13,1 chez la femelle. Chez toutes les espèces inaptes au vol on peut observer une réduction de la taille des pattes même si la régression n'est pas toujours aussi spectaculaire que celle observée chez *T. subnodicornis*. Tout se passe comme si la perte de l'aptitude

au vol avait renforcé la tendance générale qu'ont les femelles du genre *Tipula* à posséder des pattes plus courtes et plus épaisses que celles des mâles (cf. fig. 3).

De plus chez les espèces parfaitement réadaptées à la marche comme le sont les *Chionea* et les *Niphadobata* les coxae apparaissent remarquablement développées et ne sont plus pendantes sous le thorax mais orientées latéralement (BITSCH, 1955).

Si de telles réductions de taille et de telles modifications morphologiques sont nécessaires pour retrouver une aptitude à la marche, on peut se demander quel est le rôle des pattes démesurées des mâles. S'agit-il essentiellement de stabilisateurs pendant le vol, d'organes d'accrochage à l'atterrissage ? Ce ne sont assurément plus des appendices de la marche !

Perte de l'aptitude au vol et modifications anatomiques

L'étude de la cavité thoracique d'Empididés inaptes au vol mais pourtant normalement ailés (*Chersodromia hirta* WALK.) a permis à MERCIER (1924) de montrer que cette inaptitude au vol était due à une importante régression des muscles du vol. Une atrophie analogue des muscles alaires a pu être observée chez le Sphaerocérider brachyptère (*Copromysa (Apterina) pedestris* MEIG.) et chez les Hippoboscidae sténoptères (*Crataerina pallida* Latreille) ou aptères (*Melophagus ovinus* L. (CUENOT et MERCIER, 1922)). Chez une femelle appartenant au genre *Chionea* sp. BYERS (1969) devait observer par ailleurs une régression complète des muscles du vol, du développement de la musculature des pattes et une remontée jusque dans la cavité thoracique de 2 ou 3 gros oeufs prêts à être pondus.

Une importante régression des muscles indirects du vol a d'autre part été signalée par KACKMAN (1964) chez un Tipulide brachyptère (*T. gimmerthali*).

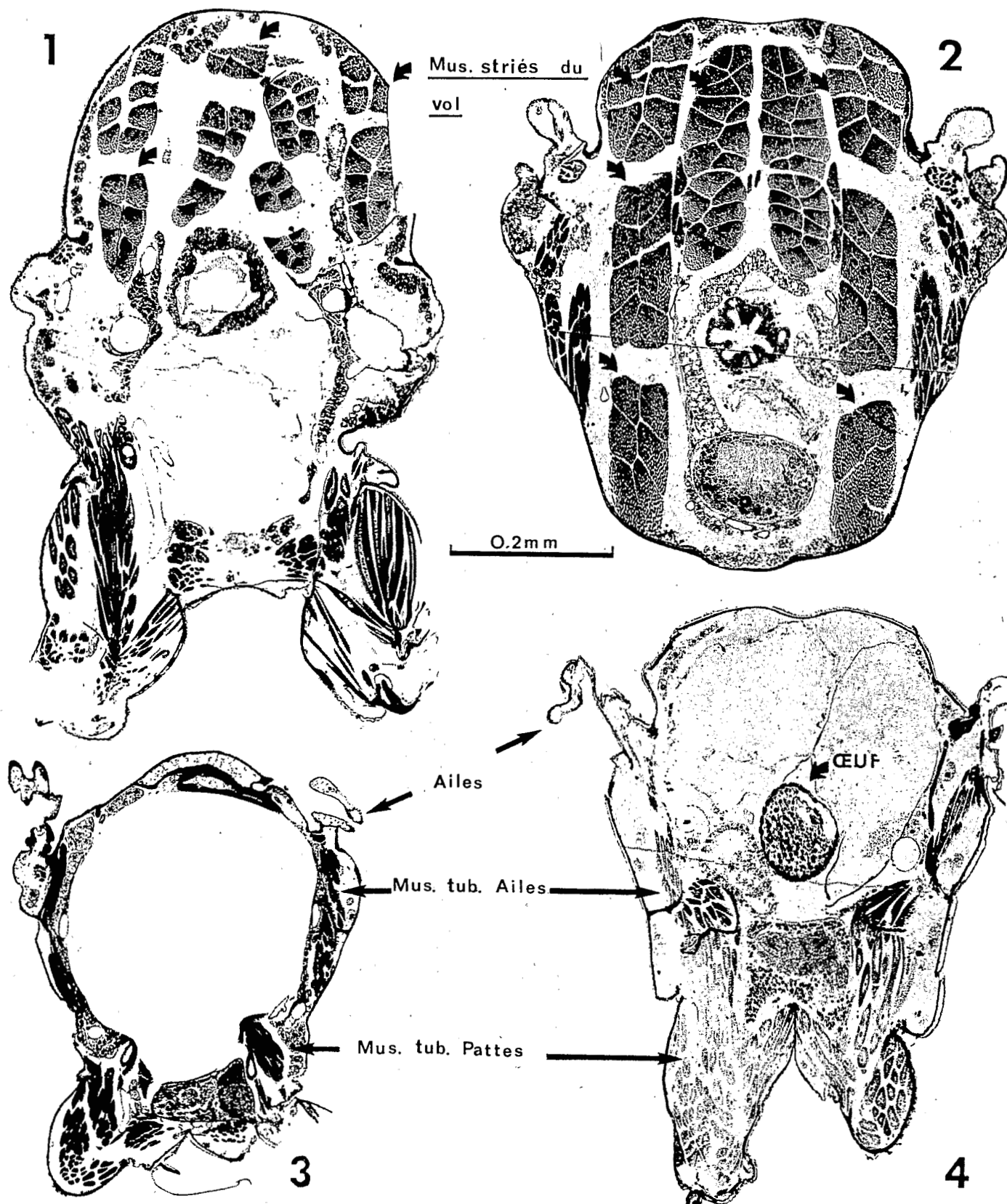
Enfin, cette régression de la musculature du vol peut n'affecter qu'une phase de la vie de imagos. C'est ainsi que les Diptères parasites présentant une phase libre et une phase ectoparasite perdent non seulement leurs ailes mais aussi leurs muscles alaires après avoir atteint leur hôte. C'est le cas notamment de certains Hippoboscidae tels que *Lipoptena cervi* (CUENOT et MERCIER, 1922).

Les coupes histologiques transversales effectuées dans le thorax des différentes espèces reconnues inaptes au vol nous ont montré que la régression des muscles alaires était, comme la régression de la taille des ailes, un phénomène éminemment progressif et nuancé.

Il est certain que cette régression est difficile à mettre en évidence lorsqu'elle n'affecte qu'une petite fraction des muscles striés du vol et il est probable que de nombreux cas de régressions musculaires peu marquées n'ont pu être décelés. Cependant, chez les femelles de *T. melanoceros* et *Eriocnopa diuturna* (cf. tableau IV et planche 2) la régression de la musculature alaire est suffisamment marquée pour être aisément décelable.

Chez la femelle de *T. melanoceros* les muscles dorsaux-ventraux sont peu régressés mais les muscles longitudinaux ont perdu les deux tiers de leurs fibres. Sur les tourbières bombées où nous avons observé les imagos, les femelles se sont montrées incapables de voler depuis leur éclosion jusqu'au dépôt de leur énorme ponte (plus de 300 oeufs). Leur musculature régressée ne leur permet pas d'arracher à la strate herbacée leur abdomen distendu par les oeufs mûrs. Après la ponte on peut fréquemment observer des femelles en vol, le plus souvent emportées par les vents de septembre.

Chez les femelles d'*Eriocnopa diuturna* (*Eriopterinae*) la



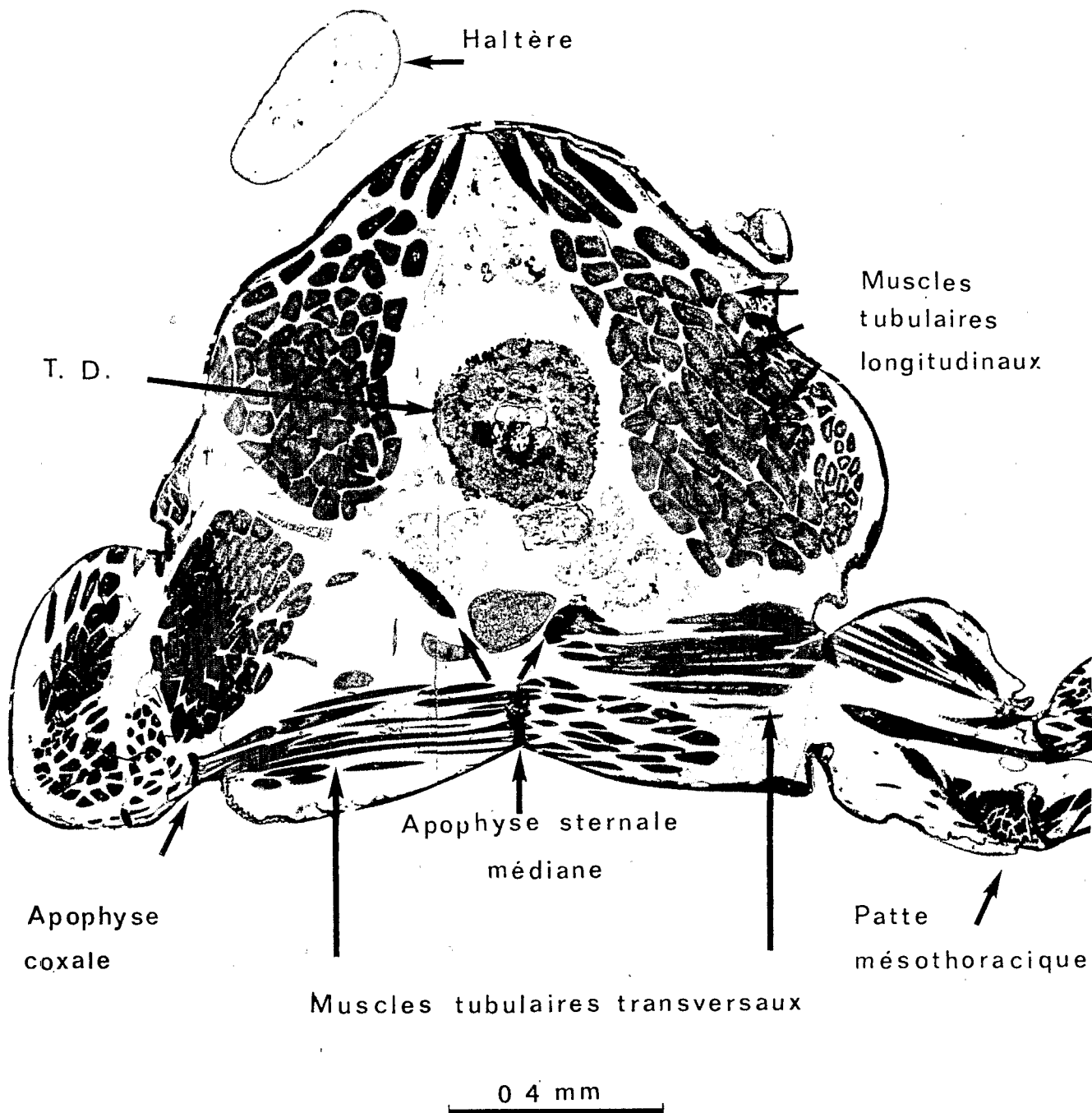
PL. 2. — Coupes histologiques du thorax. 1 - *Eriocnopa diuturna* ♀ (musculature striée du vol réduite, la cavité thoracique se creuse); 2 - *E. diuturna* ♂ (musculature striée normalement développée); 3 - *Molophilus ater* ♂ (absence complète des muscles); 4 - *Phylidorea heterogina* ♀ (absence des muscles du vol mais présence d'un oeuf mûr dans la cavité thoracique). Muscles tubulaires = Mus. tub.; Muscles striés en faisceaux = Mus. striés.

musculature est régressée de façon plus homogène et les muscles longitudinaux sont aussi atteints que les muscles dorsaux-ventraux (cf. planche 2).

Cette espèce est très fréquente en octobre, dans les tourbières bombées du Massif central. Mâles et femelles grimpent le long des Carex et Molinies et s'y accouplent ; capturés, ils essaient de fuir en marchant mais ils ne peuvent qu'agiter leurs ailes et se laisser tomber en voletant. Les mouvements

du vol sont encore possibles mais les déplacements actifs et volontaires, en vol, sont impossibles. Ceci est particulièrement net chez les femelles ; les mâles peuvent voler si le temps est particulièrement clément.

Chez *T. melanoceros* et *Eriocnopa diuturna* la régression de la taille des ailes est très faible (cf. tableau III). Nous sommes probablement là en présence des premières manifestations de la perte de l'aptitude au vol.



PL. 3. — Coupe histologique transversale du mésothorax de *Niphadobata arverna*, Brunhes. Noter l'absence totale des muscles en faisceaux et l'occupation de la cavité thoracique par les muscles tubulaires de la marche.

TABLEAU 4

Relations entre la taille relative des ailes (rapport aile/abdomen) et l'occupation de la cavité thoracique des Limoniidés et Tipulidés aptes au vol

ESPÈCES	Rapport aile/abdomen	Occupation de la cavité thoracique
<i>Erioconopa diuturna</i>	1,16	Muscles réduits
<i>Tipula melanoceros</i>	1,06	M. réduits — oeufs mûrs
<i>Tipula luteipennis</i>	1,0	Cavité vide — oeufs mûrs
<i>Tipula subnodicornis</i>	0,98	Cavité vide
<i>Phylidorea heterogina</i>	0,87	Cavité vide — oeufs mûrs
<i>Molophilus ater</i>	0,71	Cavité vide
<i>Pedicia r. mannheimsi</i>	0,57	Cavité vide
<i>Tipula pagana</i>	0,45	Cavité vide
<i>Tipula gimmerthali</i>	0,20	Cavité vide — oeufs mûrs
<i>Limnophila platyptera</i>	0,15	Ovaires dans la cavité
<i>Niphadobata arverna</i>	—	Muscles de la marche
<i>Niphadobata lutescens</i>	—	Muscles de la marche

Chez les onze autres espèces, même si les ailes sont de taille subnormale (*T. luteipennis*, *T. subnodicornis*, *Phylidorea heterogina*) la musculature striée du vol est totalement absente. Chez neuf espèces, car il convient d'écarter les *Niphadobata* chez lesquels les ailes sont absentes, il ne reste pour animer les ailes que les muscles tubulaires latéraux. Ces muscles permettent le maintien des ailes dans l'axe du corps ainsi que leurs déplacements lents mais aucun mouvement rapide ne peut être commandé par ce type de muscle. Les ailes sont donc maintenues ou remises en place sur l'abdomen mais ne peuvent servir au vol.

La disparition des muscles striés du vol laisse une cavité thoracique spectaculairement vide (cf. Planches 2 et 3). Cet espace vide sera fréquemment occupé, mais de façon temporaire, par des oeufs murs qui, comprimés dans un abdomen distendu, ont tendance à remonter dans la cavité thoracique. Nous avons observé chez *T. melanoceros*, *T. luteipennis*, *T. gimmerthali* et *Phylidorea heterogina* de telles remontées d'oeufs mûrs jusque dans le métathorax.

Nous pensons que cette remontée des oeufs dans le thorax ne se produit qu'avant la ponte lorsque la tension est maximale dans l'abdomen. Il est probable que nous aurions pu observer ce phénomène chez d'autres espèces si nous avions pu multiplier les études histologiques de femelles gravides.

L'occupation de la cavité thoracique par les ovaires n'est cependant pas toujours aussi brève. Chez *Phylidorea platyptera* nous avons en effet observé que grâce à une très large communication entre le thorax et l'abdomen de nombreux ovarioles ainsi que des ovocytes à différents stades de développement pouvaient occuper durablement la cavité thoracique.

BYERS (1961-1969) a signalé que chez une femelle de *Chionea* sp. quelques oeufs mûrs pouvaient occuper la cavité thoracique laissée libre par la régression des muscles du vol.

Chez les *Niphadobata* cette remontée des ovaires ou des oeufs mûrs dans le thorax nous semble bien improbable car la cavité thoracique est très largement occupée par un développement considérable des muscles tubulaires de la marche (cf. Planche 3). Ces muscles sont orientés selon deux axes préférentiels : des muscles transversaux qui s'insèrent d'une part sur les apophyses sternales médianes et d'autre part sur les apophyses coxales ou trochantériennes ; d'autres muscles verticaux s'insèrent d'une part sur la paroi du méso — et du métanotum et d'autre part sur le tégument de la base des pattes. Un aussi important développement de la musculature des pattes chez des insectes qui se déplacent à « pas comptés » sur la neige laisse à penser que cette profusion de muscles compense la lenteur des réactions biochimiques et le peu d'efficacité de muscles travaillant à des températures voisines de 0°C.

BIBLIOGRAPHIE

- BITSCH (J.), 1955. — Le Genre *Chionea* (Diptera Tipulidae). Ecologie systématique et morphologie. *Trav. Lab. Zool. Sin. Acquis. Grimaldi, Dijon*, 11, p. 1-26.
- BRAUNS (A.), 1959. — Autobiologische Untersuchungen über die thalassicolen Zweiflügler (Diptera) im Schleswig-Holsteinischer Bereich der Nord und Ostsee. *Archiv. f. Hydrobiol.*, 55, p. 453-494.
- BRUNHES (J.), 1983. — La perte de l'aptitude au vol chez les Limoniidae et les Tipulidae de hautes régions du Massif central : note préliminaire. *Act. Colloque Gabas (France)*.
- BRUNHES (J.). — Un Limoniidae aptère nouveau du Massif central français : *Niphadobata arverna* n. sp. (Diptera Nematocera). *Bull. Soc. Ent. France* (en cours).
- BYERS (G.W.), 1961. — Biology and classification of *Chionea* (Diptera : Tipulidae). *Act. XI Int. Congr. Entomol. Wien 1960*, 1, p. 188-191.
- BYERS (G.W.), 1969. — Evolution of wing reduction in crane flies (Diptera : Tipulidae). *Evolution*, 23, (2), p. 346-354.
- GUENOT (L.) et MERCIER (L.), 1922. — La perte de la faculté du vol chez les Diptères parasites. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 175, p. 433-436.
- DUFOUR (Ch.) et BRUNHES (J.), 1984. — Les Tipulidae brachyptères de la région paléarctique occidentale avec la description des ♀ holoptères de *Tipula* (*Savtshenkia*) *gimmerthali* LACK-SCHEWITZ et *Tipula* (*Platytipula*) *luteipennis agilis* ssp. n. (Diptera, Tipulidae) (sous presse).
- EDLER (H.Y.), 1975. — Muscle structure. In *Insect muscle* (USHER-WOOL, ed.). *Academic Press, New York*.
- EDWARDS (F.W.), 1939. — British short-palped craneflies. Taxonomy of adults. *Trans. Soc. Brit. Ent.*, 5, p. 1-168.
- HACKMAN (W.), 1964. — On reduction and loss of wings in Diptera *Nonulae Entomologicae*, 44, p. 73-93.
- HEMINGSEN (A.M.), 1956. — Deep-boring ovipository instincts of some crane-fly species (Tipulidae) of the subgenera *Vestiplex* Bezzi and *Oreomyza* Pok. and some associated phenomena. — *Vidensk. Medd. Dansk. Naturh. Foren.*, 118, p. 243-315.
- HEMINGSEN (A.M.) et NIELSEN (J.), 1965. — Population differences in wing length as a function of total body length in the boreo-alpines subspecies *Tipula* (*Vestiplex*) *excisa excisa* Schummel. *Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren.*, 128, p. 151-168.
- KOANA (T.) et HOTTA (Y.), 1978. — Isolation and characterization of flightless mutants in *Drosophila melanogaster*. *J. Embryol. exp. Morph.*, 45, p. 123-143.
- L'HÉRITIER (P.), NEEFS (Y.) et TEISSIER (G.), 1937. — Aptérisme des insectes et sélection naturelle. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 203, p. 907-909.

- LINDNER (E.), 1949. — Die Fliegen der Palaearktischen Region. Stuttgart. I, p. 1-422.
- LINDNER (E.), 1966. — *Pedicia rivosa* L. ♀ im Schwarzwald brachypter (*Pedicia rivosa mannheimsi*, n. ssp. (Limoniidae, Diptera). *Stuttgarter Beitr. Z. Naturk.*, 149, p. 1-7.
- MARTINOVSKI (J.) et STARY, 1969. — The discovery of brachypterous females of *Limnophila platyptera* (MACQUART) with notes on the classification of this species. *Acta Ent. Bohemosl.*, 66, p. 381-386.
- MANI (M.S.) et GIDDINGS (L.E.), 1980. — Ecology of highlands. *Monographiae biologicae, The Hague*, 40, p. 1-249.
- MATILE (L.), 1975. — Un nouveau cas de brachyptérisme chez les Diptères Mycetophilidae : la femelle de *Macrocera crozetensis* Colless. *Bull. Soc. Ent. France*, 80, (1-2), p. 2-6.
- MAY (M.L.), 1981. — Wingstroke frequency of Dragonflies (Odonata : Anisoptera) in relation of temperature and body size. *J. Com. Phys.*, 144, (2), p. 229-240.
- MERCIER (L.), 1920. — Variations dans le nombre des fibres des muscles vibrateurs longitudinaux chez *Chersodromia hirta* Walk. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 171, p. 933-936.
- MERCIER (L.), 1924. — L'atrophie des muscles du vol après la chute des ailes chez *Lipoptena cervi* L., *C.R. Acad. Sci. Paris.*, 178, p. 591-594.
- MOHRIG (W.), 1967. — Zwei neue brachyptere Arten der Gattung *Aprionus* KIEFFER (Diptera, Lestremiinae) *Dtsch. Ent. Z.*, 14, p. 453-459.
- MOHRIG (W.), 1969. — Zur Kenntnis flügelreduzierter Dipteren der Bodenstreu. — I. Beitrag. *Wiss. Zeitsch. Univ. Greifswald*, 18 p. 53-59.
- MOHRIG (W.), 1970. — Neue flügelreduzierte Dipteren der Familien *Sciaridae* und *Cecidomyiidae*. *Dtsch. Ent. Z.*, 17, p. 315-336.
- MOHRIG (W.), 1975. — Zur Kenntnis flügelreduzierter Dipteren der Bodenstreu. VII. Beitrag : Gattung *Hesperinus* (Diptera, Hesperinidae). *Zool. Anz.*, 194, p. 339-344.
- MOHRIG (W.), 1978. — Zur Kenntnis flügelreduzierter Dipteren der Bodenstreu. IX. Beitrag : Gattungen *Corynoptera*, *Bradysia* und *Platosciara* (Sciaridae). *Zool. Anz.*, 201, p. 424-432.
- MOHRIG (W.), SCHUSTER (R.) et THALER (K.), 1978. — Flügelreduzierte Trauermücken (Fam. *Sciaridae*, *Diptera*) der Bodenstreu aus Österreich *Carinthia II*, 88, p. 393-402.
- PRINGLE (J.W.S.), 1974. — Locomotion : Flight, in : *The physiology of insecta*, 2 nd., 3, (M. ROKSTEIN, ed.). Academic Press, New-York.
- RICHARDS (O.W.), 1954. — Two new wingless species of Diptera, *Sphaeroceridae* from Ethiopia. *J. Linn. Soc. Zool.*, 47, p. 387-391.
- RICHARDS (O.W.), 1957. — On apterous and brachypterous *Sphaeroceridae* from Mt. Elgon in the collection of the Musée Royal du Congo Belge, Tervuren (Diptera). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 55, p. 374-388.
- SAVTSHENKO (E.N.), 1955. — Two new species of crane-flies (Diptera, *Tipulidae*) with brachypterous males. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 34, p. 287-297.
- SCHMITZ (H.), 1951. — Myrmekophile und termitophile «Phoriden» (Diptera) von Patrizi und F. meneghetti in Africa gesammelt. *Bull. Inst. Ent. Univ. Bologna* 18, p. 128-166.
- SEGUY (E.), 1965. — Morphologie du *Listriomastax pitovea* End. (Insecte Diptère Coclöpide). *Bull. Mus. Hist. nat.*, 37, p. 139-144.
- ZIMMERMAN (E.C.), 1948. — Insectes of Hawaii. I. Introduction, Honolulu, 206 pp.