

LES DIPTÈRES CAVERNICOLES,

par Loïc MATILE.

Analyse.

L'auteur fait une mise au point des connaissances actuelles sur les Diptères cavernicoles du globe, en fonction de leur écologie. Une bibliographie par matière est donnée (*).

The author reviews what is presently known about the cave-dwelling Diptera of the World, with reference to their ecological grouping. A bibliography by subject is given (*).

*
**

I. Introduction.

Au début de ce siècle, la plupart des auteurs estimaient qu'à l'exception de quelques *Phoridae* et de l'*Heleomyzidae Gymnomus troglodytes*, il n'existait pas de Diptères vraiment cavernicoles. Ce fût Bezzi (1911) qui, dans le premier travail d'ensemble sur ce sujet, souligna la présence très régulière dans le domaine souterrain de certaines familles et de certains genres et considéra quelques espèces comme de véritables troglobies. Ce travail est suivi d'une importante monographie de Schmitz (1913) sur un troglophile, *Speolepta leptogaster* (Winnertz), ainsi que d'une série de mémoires du même auteur sur les *Phoridae*. En 1926, Jeannel reprend les observations précédentes et les complète ; il se trouve en désaccord avec Bezzi et pense qu'en dehors des guanobies, les Diptères des cavernes sont tous plus ou moins accidentels.

En Europe, après Jeannel, ce furent encore Schmitz, puis Lengersdorf et Leruth qui s'intéressèrent particulièrement à ce groupe, notamment dans une série d'articles des « Explorations biospéologiques... ». Leruth fait le point des connaissances dans la « Biologie du Domaine souterrain... » (1939). Comme Jeannel, il ne pense pas qu'il existe de Diptères troglobies mais reconnaît en Belgique 22 trogliphiles vrais dont quelques-uns seulement sont guanobies. Après la mort prématurée du biospéologue belge, les Diptères cavernicoles européens sont surtout étudiés par Collart, puis par Tollet, enfin par

(*) Manuscrit remis en Novembre 1968 ; quelques travaux importants parus depuis cette date sont cités en notes infra-paginales.

87

Matile et Burghel-Decou. Cependant Séguy, dans la Biologie des Diptères (1950), traite des Diptères cavernicoles dans leur ensemble et, en accord avec Jeannel et Leruth, pense que le qualificatif de troglobie appliqué par certains à des *Phoridae*, des *Helcomyzidae* et des *Sphaerooceridae*, est probablement contestable.

Les Diptères des grottes d'Amérique du Nord ont été peu étudiés ; quelques espèces sont citées par Banta (1907) et Barr (1967). La découverte du « Ver-luisant de Nouvelle-Zélande » entraîne toute une série de publications sur cet Insecte remarquable. Les Batu Caves, en Malaisie, font l'objet d'une série de notes et d'un travail récent de MacClure, Boo-Liat et Winn (1967). De très intéressantes découvertes ont été faites dans les grottes de la région éthiopienne avec celle de *Mormotomyia hirsuta* (Austen, 1936 ; van Emden, 1950) et de *Culicidae*, *Psychodidae* et *Ceratopogonidae* plus ou moins inféodés aux Chauves-souris.

En 1963, Séguy reprend la question ; pour lui, « le Diptère anophthalme, dolichopode, aptère, physogastré et carnassier, qui présenterait la plupart des caractères morphologiques et physiologiques des insectes troglobies d'autres groupes que les Diptères, n'a pas encore été trouvé dans les cavernes de la région holarctique ». La plupart des Diptères hypogés sont des « pseudotroglobies » et seul *Mormotomyia hirsuta* représente un véritable type de troglobie.

Enfin Vandel (1964), dans sa monographie sur la faune cavernicole, fait le point de nos connaissances en fonction des données les plus récentes ; ses conclusions diffèrent peu de celles de Séguy. Cependant, les limites du travail de Vandel ne lui permettaient pas de traiter les Diptères de façon autre que schématique. Nous avons pensé qu'il serait utile de reprendre le sujet en le développant ; les données que l'on trouvera plus loin ne sont pas nouvelles mais se trouvent dispersées dans des dizaines de publications, parfois d'accès difficile. Il nous a paru que leur regroupement facilitera la connaissance d'Insectes qui forment une part importante de la biocénose cavernicole. Nous avons nous-même passé de longues heures sous terre à observer et récolter des Diptères, étudié, outre les nôtres, les récoltes de biospéologues de différentes régions ; la tâche nous en a sans doute été plus facile.

Les dernières bibliographies détaillées sur les Diptères cavernicoles datent de 1937 (Wolf) et 1939 (Leruth). Depuis cette date, de nombreux mémoires sont venus ajouter à nos connaissances ; nous avons tenté de les réunir. Il est fréquent que des Diptères soient mentionnés dans des travaux portant sur un tout autre Ordre, dans des descriptions de grottes, des relations de campagnes spéléologiques, etc., ou bien que des espèces cavernicoles soient citées dans des monographies ou des révisions systématiques diptérologiques. L'essor de la littérature entomologique et spéléologique en rend difficile le dépouillement intégral et il est certain que nous avons omis de nombreuses références ; le lecteur voudra bien nous en excuser.

II. — Classification écologique des Diptères cavernicoles.

Vandel (1964) reconnaît dans une grotte six biotopes auxquels correspondent six groupements :

- a) les entrées de grottes et l'association pariétale ;
- b) le milieu endogé et la faune endogée ;
- c) le guano et les guanobies ;
- d) les parois stalagmitées, les fentes et les nappes d'argile hébergeant la faune troglobie terrestre ;
- e) le milieu liquide et les cavernicoles aquatiques ;
- f) le milieu interstitiel et la faune phréatobie.

De ces six biotopes, quatre hébergent des Diptères ; le milieu interstitiel et les parois stalagmitées, fentes et nappes d'argile, dans l'état actuel de nos connaissances, en sont dépourvus (les troglaphiles ou les guanobies que l'on trouve souvent sur les parois stalagmitées, même en obscurité totale, ne font pas partie de ce dernier groupe-ment, au sens de Vandel).

Les Diptères d'origine endogée sont rares dans les grottes et ne dépassent pas souvent la zone d'entrée. Quant aux Diptères aquatiques, on en connaît peu et la plupart sont accidentellement entraînés dans le milieu hypogé ou bien se confinent à la zone de pénombre ; des aquatiques vraiment cavernicoles, comme les larves de certains Moustiques africains, se nourrissent de guano plus ou moins dilué et seraient plus commodément classés dans les guanobies.

Enfin l'association pariétale, comme l'ont fait remarquer Bitsch (1959), Vandel (*op. cit.*) et Motas, Decou et Burghel (1967), est constituée d'éléments d'origine très diverse. En fait, comme l'ont souligné Motas *et auct.*, il apparaît que les parois et les voûtes des grottes et, à un moindre degré, celles des cavités souterraines artificielles, représentent des surfaces le long desquelles se déroulent (horizontalement et verticalement) des gradients d'humidité, de température, de turbulence, d'éclairement, tels qu'animaux exogènes et endogènes peuvent en quelque sorte « choisir » le biotope, le microclimat, qui leur conviennent le mieux. Cette recherche des conditions préférentielles explique les nombreuses variations de la localisation temporelle et spatiale que l'on peut observer chez les membres réguliers de la faune pariétale.

Des six biotopes proposés, dont quatre seulement nous intéressent dans le cadre de cette étude, un seul, le guano, possède un groupement de Diptères homogène. Nous avons donc décidé de ne pas suivre dans notre exposé la classification par biotopes de Vandel.

Schiner (1854) et Racovitza (1907) ont divisé les animaux cavernicoles en troglobies, troglaphiles et troglaxènes, catégories si familières aux biospéologues qu'il est inutile de les définir ici. Cette clas-

sification, qui s'est révélée un peu sommaire, a été complétée par la suite par Jeannel (1926), Leruth (1939), Pavan (1944, 1950) et Ruffo (1960). Motas, Decou et Burghel l'établissent ainsi :

- A. Eucavernicoles — 1) Troglobies.
 2) Troglaphiles (Eutroglophiles).
 B. Subcavernicoles — 1) Subtroglaphiles (Troglaxènes réguliers).
 2) Troglaxènes.
 3) Parasites.
 4) Guanobies.

Si les quatre premières catégories sont relativement faciles à définir, les guanobies et les parasites posent quelques problèmes. Nous remplacerons, comme l'ont fait Leruth (*op. cit.*) et A. et V. Decou (1964) le terme de guanobies par celui de guanophages, comprenant les guanobies et les guanophiles selon qu'il s'agit d'animaux sténophages ou non. Nous emploierons le mot plus large de zoophages au lieu de parasites ; ces derniers, d'ailleurs, forment un ensemble assez hétérogène : beaucoup d'entre eux (Acaréens Ixodoidés, Siphonaptères, Diptères *Culicidae* et *Psychodidae Phlebotominae*) sont plus ou moins étroitement liés, dans leurs stades larvaires, au guano de Chauves-souris. Même, les stades imaginaires de certains (*Ixodidae. Culicidae, Phlebotominae*) ne sont nullement indépendants du milieu souterrain, dans lequel ils évoluent loin de leurs hôtes et auquel ils peuvent être physiologiquement adaptés (nous verrons que des Diptères africains peuvent être qualifiés de parasites-troglobies, cf. Leleup, 1956). Ces restrictions faites, nous suivrons dans notre exposé cette classification qui nous paraît la plus commode.

Précisons encore que nous aurons rarement à faire une distinction entre la faune diptérienne des grottes naturelles, karstiques ou non, et celle des cavités souterraines artificielles (mines, carrières, souterrains, etc...). La majorité des Diptères fréquente en effet indifféremment les unes ou les autres.

III. Les Troglaxènes.

Cette catégorie est constituée par des animaux présents sous terre par accident ou grâce à leur vaste tolérance écologique (Ruffo, 1960) ; relativement indifférents aux conditions de la vie souterraine, ils ne sont retenus dans les cavernes par aucune nécessité physiologique et ne s'y reproduisent qu'exceptionnellement. Dans la littérature biospécologique, ils sont le plus souvent classés sous la rubrique « troglaxènes occasionnels », par opposition aux « troglaxènes réguliers ».

Les Diptères troglaxènes ne dépassent généralement pas la zone de pénombre ; ils fréquentent surtout les parois et les voûtes, les accumulations de débris végétaux des entrées, les excréments divers, les collections d'eau encore éclairées.

Les Diptères lucifuges et hygrophiles qui se réfugient sous la végétation basse, dans les crevasses de rochers, les arbres creux, les caves etc..., trouvent souvent aux entrées des grottes un microclimat qui leur convient ; ils font alors partie de la faune pariétale. Ce sont principalement des Nématocères (*Tipulidae, Limoniidae, Mycetophilidae, Sciariidae, Cecidomyiidae, Chironomidae*) auxquels s'ajoutent des *Dolichopodidae*, des *Empididae*, des *Phoridae* et des *Sphaoceridae*. La plupart du temps, on peut retrouver les mêmes éléments dans la végétation voisine de la grotte, aux endroits abrités et humides.

Beaucoup de ces espèces, que l'on ne peut classer dans les subtroglaphiles, s'abritent cependant ainsi fréquemment sous terre et sont signalés de grottes largement séparées géographiquement. Citons par exemple, chez les *Mycetophilidae, Mycetophila ruficollis* Meigen (= *lineola auct.*) trouvé en Belgique (Leruth, 1939), en Suisse (Matile, 1962) et en France (Beaucourru et Matile, 1963), ou encore *M. ornata* Stephens, connu également de Suisse et de France et retrouvé en Bulgarie (Burghel-Balacesco, 1966). Le *Dolichopodidae, Medetera truncorum* Meigen, fréquente sur les troncs d'arbre, dans les creux de rocher, se rencontre occasionnellement aux entrées des grottes européennes ; il est cité notamment de France (Jeannel, 1926), de Yougoslavie (Bezzi, 1914) et de Belgique (Leruth, 1939). Par contre, en Algérie c'est un élément caractéristique de la faune pariétale, où on le rencontre par milliers (Jeannel et Racovitz, 1908 ; Bezzi, 1911 ; de Peyerimhoff, 1914).

Lorsque les grottes ou les carrières s'ouvrent dans une dépression, ou par un couloir en pente, ou bien par un trou dans le sol, des quantités de débris végétaux s'y accumulent. Ces amas plus ou moins en décomposition sont toujours habités par une riche faune de Diptères saprophages, saproxylophages et muscicoles. Ce sont surtout des *Tipulidae*, des *Limoniidae*, des *Sciariidae*, des *Phoridae* et des *Sphaoceridae*, dont les larves peuvent parfois s'y développer. C'est ainsi que Leruth signale la capture dans un tel milieu de nombreux exemplaires d'éclosion de deux *Limoniidae* du genre *Rhypholophus*, ainsi que de larves de *Sciariidae* ; Lindberg (1955) cite des larves de *Tipulidae* de l'île de Crète. Des guanophages peuvent aussi être attirés de l'intérieur de la cavité et s'y reproduire. Leruth cite *Theilida atricornis* (Meigen) (*Heleomyzidae*), *Leptocera bequaerti* Villeneuve et *L. racovitzai* Bezzi (*Sphaoceridae*), tous trois habituellement inféodés au guano de Chauves-souris. Des humicoles, surtout des *Sciariidae*, fréquentent ces amas végétaux ; Leruth a ainsi pris la Sciariide aptère *Phyxia subterranea* Schmitz. Quant à *Epidapus atomarius* (De Geer), dont le mâle est ailé et la femelle aptère, sa capture est fréquente (Husson, 1936 ; Lengersdorf, 1939 ; Patrizi, 1956 ; Decu-Burghel, 1963).

Les déjections diverses que l'on trouve aux entrées des cavités souterraines attirent des coprophages comme *Scatopse notata* (L.) (*Scatopsidae*), des *Phoridae* et des *Sphaoceridae*, ainsi que la Mou-

che bleue commune, *Calliphora erythrocephala* ; cette dernière peut éventuellement aussi se développer dans des débris végétaux en décomposition (Ginet, 1955 ; Motas *et auct.*, 1967). Ces animaux peuvent accomplir leur cycle dans la cavité mais les imagos la quittent après l'éclosion.

Quand une cavité souterraine s'ouvre par une mare ou une résurgence, des larves de Diptères aquatiques peuvent vivre dans la zone de pénombre. Nous avons observé dans une mare à l'entrée d'une mine abandonnée des larves de *Culiseta (Culicidae)* et dans les premiers mètres du ruisseau boueux qui lui servait de déversoir vers l'intérieur, des nymphes de *Platypeza (Platypezidae)* et de *Psychodidae* (Beaucournu et Matile, 1963). Zavrel (1943) signale des larves et des nymphes de *Culex (Culicidae)*, ainsi que des larves de *Chironomidae* ; Lindberg (1955) des larves d'*Anopheles (Culicidae)*. Zavrel a trouvé des larves de *Chironomidae* sur des parois ruisselantes ; ce biotope est aussi fréquenté, sous terre, par des *Dolichopodidae* (Séguy, 1963). Des *Tipulidae*, des *Culicidae*, des *Psychodidae* et des *Chironomidae* occupent, à certaines époques de l'année, les mares des Batu Caves, en Malaisie (MacClure, Boo-Liat and Winn, 1967) ; la plupart sont des troglodèles, mais certains sont sans doute des troglodèles-guanophiles.

Quelques Diptères endogés se réfugient parfois dans les grottes froides. Les *Chionea* sont des *Limoniidae* aptères des régions boréales de la zone holarctique ; en Europe moyenne, on constate pour ces espèces une « dislocation de l'aire de répartition » et la « localisation résiduelle sur des reliefs montagneux » (Heim de Balsac, 1934). Les captures méridionales de *Chionea* ont été faites principalement sur la neige, mais on signale des captures hivernales dans des nids de Rongeurs, des terriers de Blaireau, des nids de Guêpes ou des souches d'arbre (Bitsch, 1955). Des *Chionea* ont été prises aux entrées de grottes froides des Alpes et des Balkans (de Peyerimhoff, 1906 ; Bezzi, 1911 ; Pierre, 1924 ; Venturi, 1956 (*)), ainsi qu'aux Etats-Unis (Byers, 1960). Venturi fait remarquer que les localités cavernicoles européennes sont limitées à la marge méridionale de l'aire de répartition de ces espèces.

Il faut rapprocher des *Chionea* le *Chironomidae Cataliuptus peyerimhoffi* Bezzi, subaptère et privé de balanciers, découvert par de Peyerimhoff dans des « tesserefts » (grottes à neiges) du Djurdjura (Algérie) et que l'on retrouve à l'air libre, vers 2000 mètres d'altitude, dans les crevasses de rocher ; sa larve est probablement endogée ou nivicole (de Peyerimhoff, *in* Bezzi, 1916).

D'autres biotopes peuvent être habités par des Diptères troglodèles ; il ne saurait être question de les citer tous. Par exemple, Leruth a trouvé des larves de *Sciariidae* dans des détritus d'inondation, des larves, probablement de *Sphaeroceridae*, dans des cham-

pignons qui se développaient sous les lampes d'une grotte aménagée ; la Mouche du fromage (*Piophilta casei* L.) se développe parfois dans les appâts introduits par les biospéologues, etc...

IV. Les Subtroglodèles.

Ce sont des animaux qui, ne se reproduisant pas sous terre, y sont cependant attirés régulièrement pendant une période donnée de l'année, le plus souvent pour hiverner ou estiver. Ils font pour la plupart partie de la faune pariétale, où ils se rassemblent quelquefois en foules immenses. La limite est parfois difficile à tracer entre troglodèles et subtroglodèles ; par exemple *Medetera truncorum* peut être considéré comme troglodèle en Europe et subtroglodèle en Afrique du Nord, où il semble bien qu'elle estive régulièrement sous terre ; mais comme on l'a déjà remarqué pour les Trichoptères, le degré de troglodélie s'accroît souvent du Nord vers le Sud (Botosaneanu, 1959 ; Motas *et auct.*, 1967). C'est ce qui se passe entre autres, pour les troglodèles *Medetera truncorum* et *Chionea*, comme pour le troglodèle *Speolepta leptogaster*.

Les Diptères subtroglodèles ont été étudiés par Motas *et auct.* (*op. cit.*) dans leur travail sur l'association pariétale : ils y distinguent des espèces estivantes, hivernantes et mixtes (c'est-à-dire ayant des générations estivantes et hivernantes). Les remarques de ces auteurs sur les grottes d'Olténie sont aussi valables pour le reste de l'Europe.

L'espèce estivante la plus commune en région paléarctique est *Limonia nubeculosa* Meigen. Habitée des grottes d'avril à octobre, avec un maximum de fréquence en juillet-août, elle fréquente aussi les carrières, les caves, les fentes de rochers etc... En Roumanie, cette espèce apparaît vers la mi-avril et disparaît en octobre ; son apparition est plus précoce dans l'Ouest de la France, où elle a lieu vers la fin mars (Matile, 1959). Nous avons évalué sa densité, dans les cavités de cette région, en juillet-août, à 30 individus par m², et jusqu'à 50/m² dans les endroits préférentiels. Les *Limonia* stationnent principalement à la partie inférieure des parois voisines de l'entrée, emplacement caractérisé (Motas *et auct.*) par le mélange froid et faible des courants d'air endogène et exogène avec prédominance du premier ; dans les grandes grottes, ils se dispersent davantage, mais occupent une place plus haute sur les parois, ce qui s'explique par le fait que la ligne de démarcation des courants d'air est, en été, oblique et ascendante de l'entrée vers le fond. En Olténie, les copulas se produisent en août et septembre ; elles commencent en juillet dans l'Ouest de la France.

Outre *Limonia nubeculosa*, on rencontre sous terre, en Europe, d'autres estivants, principalement des *Mycetophilidae (Exechia)* et quelques *Heleomyzidae (Eccoptomera, Amoebalaria)*. Le *Dixidae Dixia martini* Peus pénètre en foule dans les cavités de l'Ouest de la France, de juin à août ; sa densité peut alors atteindre, ou même

(*) Voir la mise au point de A. Burghel-Balacesco, 1969 (*Ann. Soc. ent. France*, N.S., 5 (4), 983-1000).

dépasser, celle de *Limonia nubeculosa* (Matile, 1961). Il est bien curieux que ce petit Diptère n'ait été signalé qu'une seule fois, d'une grotte de la Montagne Noire (Husson, 1947). Probablement, comme le suggère le Dr Peus (*in litt.*), s'agit-il d'une espèce hygrophile et lucifuge qui ne s'abrite sous terre que durant le jour. Sa présence extrêmement régulière en nombre immense dans les grottes et carrières de l'Ouest de la France est remarquable.

Le Diptère hivernant typique des grottes de la région holartétique est le Moustique commun *Culex pipiens* L. La biologie de cette espèce est suffisamment bien connue pour que nous ne nous y attardions

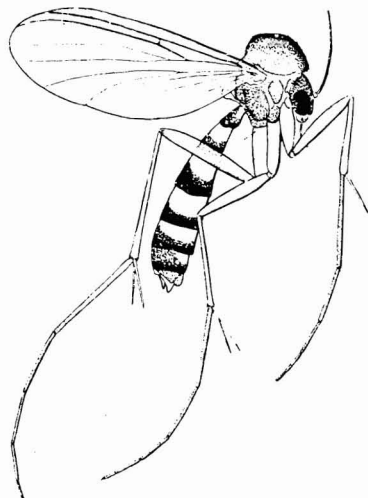


FIG. 1. — *Rymosia fasciata* (Meigen), ♀ (orig.).

pas ici. On sait que la race que l'on rencontre sous terre est la race hétérodynamique et anautogène *Culex pipiens pipiens*. Celle-ci est astreinte, pour pouvoir se reproduire, à une diapause hivernale des femelles (voir Roubaud, 1933 ; Leruth, 1939 ; Tekle, 1960 ; Vandel, 1964). Les femelles en diapause se trouvent en état de repos (asthénobiose), caractérisé par le jeûne total et le grand développement du corps gras abdominal (autotrophie adipogénétique). Celles-ci occupent donc en masse, d'octobre à avril, les grottes, caves, carrières, entrées de mine etc..., se tenant sur les parois, comme l'ont montré Motas *et auct.*, dans la zone de mélange des courants d'air exogène

et endogène. Cependant, on trouve des individus isolés pendant toute l'année ; nous avons capturé quelques mâles en juillet et en novembre (Matile, 1961).

D'autres Moustiques hivernent à l'état adulte en compagnie de *Culex pipiens*, en particulier des *Culiseta*. Citons encore *Culex mimecticus* Noé dans les grottes du Roussillon (Rioux et Arnold, 1955), *C. hortensis* Ficalbi dans celles de l'Ouest de la France (Matile, *op. cit.*), *Uranotania unquiculata* Edwards en Camargue et dans le Bas-Rhône (Mouchet et Rageau, 1966). Des Anophèles hivernants sont connus du Moyen-Orient (Charles, 1960 ; Farid, 1956) et d'Amérique du Nord (Banta, 1907 ; Barr, 1967).

Des *Mycetophilidae* et des *Heleomyzidae* hivernent aussi sous terre ; parmi les premiers, *Rymosia fasciata* (Meigen) (fig. 1) est sans doute le plus commun dans les grottes européennes. D'après Motas *et auct.*, *Heleomyza brachyptera* Loew est l'*Heleomyzidae* hivernant le plus répandu en Olténie. Ces auteurs citent aussi *Chrysomyia albiceps* Wiedemann (*Calliphoridae*) et *Liancalus virens* Scopoli (*Dolichopodidae*). Le *Syrphidae* *Eristalis tenax* (L.) s'abrite souvent en hiver dans les fissures ou sous les pierres.

Les espèces mixtes, à générations hivernantes et estivantes, principalement *Mycetophilidae* et *Heleomyzidae*, se rencontrent toute l'année, mais on note presque toujours chez ces animaux une prédominance estivale ou hivernale. Par exemple des *Mycetophilidae* communs sous terre comme *Messala cinerea* (Meigen) et *M. saundersi* Curtis, *Rymosia fenestralis* (Meigen) et *R. dziedzeckii* Edwards, montrent une nette augmentation en juillet-août. Par contre, *Heleomyza captiosa* (Gorodkov) (*) prédomine en hiver en Olténie et en été dans les autres grottes européennes. Cette espèce, que l'on rencontre souvent en très grand nombre, est caractéristique de la faune pariétale vestibulaire. En Israël, le *Culicidae* *Anopheles sergenti* Theobald est présent toute l'année dans les cavernes, mais avec de grandes fluctuations numériques ; il y a toujours beaucoup plus de mâles que de femelles (Saliternik, 1967).

V. Les Troglaphiles.

Cette catégorie écologique regroupe, dans le sens de Ruffo (1960) des espèces qui montrent une spécificité élective à l'égard du milieu souterrain, pour lequel ils sont plus ou moins spécialisés. Elle correspond à l'ancienne conception des « troglaphiles » moins les guano-phages, les parasites et les animaux dont une ou quelques générations se développent occasionnellement sous terre (en particulier les « troglaphiles des entrées »).

(*) Gorodkov (*Ent. Obozr.*, 11 : 3, 1962) a montré que *Heleomyza serrata* (L.) devait être scindé en deux espèces. Les captures signalées d'Europe centrale et méridionale se rapportent à *H. captiosa*.

Quelques Diptères comme *Aecothea praecox* (Loew), *Gymnomus troglodytes* Loew (*Heleomyzidae*), *Speomyia absoloni* Bezzi et *parentela* Séguy (*Sphaeroceridae*), *Lampsonia cavaticum* Becker (*Empididae*), ne sont connus que de quelques cavités souterraines d'Europe et sont en général considérés comme troglophiles. On ignore tout de leur biologie ; assez curieusement, *Aecothea praecox* est surtout abondant dans les carrières, sa capture dans les grottes naturelles est exceptionnelle. Les carrières souterraines étant beaucoup plus susceptibles que les grottes d'héberger des Mammifères tels que Blaireaux et Lapins, cela nous suggère une origine pholéophile que semble bien confirmer une capture dans un terrier de Lapin en Angleterre (Collin, 1943). Sans doute la plupart de ces espèces, lorsqu'elles seront mieux connues, se révéleront-elles pholéophiles ou guanophages plutôt qu'entroglophiles.

Des *Sciariidae* colonisent parfois du bois pourri amené en zone profonde et s'y établissent alors à demeure. C'est notamment le cas de *Corynoptera ofenkaulis* (Lengersdorf), inconnu en dehors du domaine souterrain, qui habite certaines cavités d'Allemagne occidentale et d'Autriche (Lengersdorf, 1929, 1952 ; Griepenbur, 1934), de France (Husson, 1936 ; Matile, 1960) et de Roumanie (Decu-Burghel, 1963).

En dehors de quelques espèces africaines que nous étudierons au chapitre des parasites, mais que l'on pourrait classer ici, les Diptères typiquement troglophiles sont surtout représentés, dans les limites de nos connaissances actuelles, par quelques *Mycetophilidae* tisseurs de toile, carnassiers ou microphages, dont la biologie mérite que l'on s'y attarde.

Les Diptères des grottes sont en général des animaux discrets qui n'attirent guère l'attention du spéléologue et exigent du naturaliste une recherche attentive. L'un d'entre eux, cependant, est devenu une véritable attraction touristique, cas certainement unique chez les Invertébrés cavernicoles : chaque année, des milliers de visiteurs envahissent la grotte de Waitomo, en Nouvelle-Zélande, qu'illuminent des centaines de milliers de larves phosphorescentes du Mycétophilide *Arachnocampa luminosa* (Skuse).

Cet insecte extraordinaire a fait l'objet de multiples publications en langue anglaise (voir Hudson, 1926, 1950, et Richards, 1960). Cependant, sa biologie n'est pas encore bien connue et des observations récentes comme celles de Richards (*op. cit.*) et de Gatenby (1959, 1960) sont parfois contradictoires. Nous empruntons à Richards la plupart des données qui suivent.

La larve vit au plafond des grottes, où elle tisse un « nid » tubulaire, horizontal, formé d'un mélange de soie et de mucus. Ce nid, dans lequel elle fait preuve d'une extrême mobilité, peut atteindre 10 cm de long (taille maximum de la larve : 4 cm). De cet emplacement, elle laisse pendre de nombreux filaments (jusqu'à 70), régulièrement pourvus de gouttelettes muqueuses, longs de 1 à 50 cm

(fig. 2) ; la sécrétion de ces fils est un phénomène continu, l'animal en accroissant peu à peu la longueur à partir de la base et réparant et nettoyant son réseau après chaque capture.

Dans le segment terminal de l'abdomen, se trouvent quatre points émettant une lumière bleu-verdâtre qui correspondent à l'extrémité élargie des quatre tubes de Malpighi. Il semble bien que la larve puisse contrôler l'émission lumineuse : le bruit, les vibrations, la lumière, le froid, en provoquent l'arrêt.

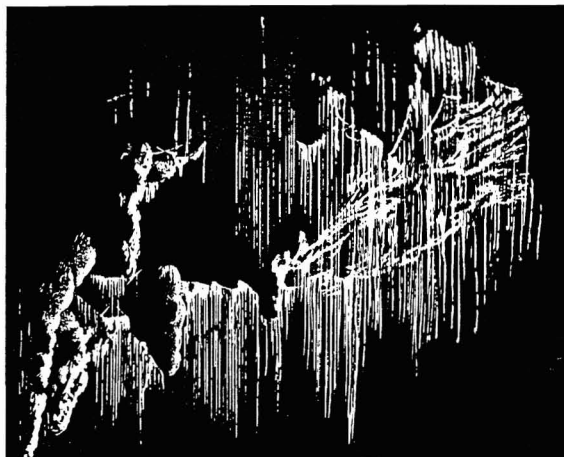


Fig. 2. — Les voûtes de la grotte de Waitomo, illuminées par les larves d'*Arachnocampa luminosa*. (dessin de G. Boea, d'après photo N. Zeal. Nat. Publ. Stud.).

Cette lumière, réfléchié aussi par les gouttelettes muqueuses des fils de capture, attire des moucheron de la famille des *Chironomidae*, en particulier *Anatopynia debilis* (Hutton), qui éclosent par milliers de la boue du sol (*). Ils se prennent dans les filaments et s'engluent dans le mucus. Le mode de capture de la proie est encore controversé. D'après Richards, l'*Arachnocampa*, alerté par les vibrations, hisse sa proie jusqu'à son repaire, probablement en avalant le filament-pêcheur, et la dévore en la saisissant au thorax. D'après Gatenby et Cotton (1960), au contraire, l'animal descend au niveau

(*) Nous possédons peu de données sur ce Chironome ; sans doute faut-il le considérer, lui aussi, comme un troglophile.

de sa capture et s'en nourrit tout en remontant. Le cannibalisme est fréquent chez cette espèce et d'autres proies que les Chironomes sont aussi mangées à l'occasion.

Les nymphes et les adultes (fig. 3) sont également lumineux bien que chez les mâles l'émission soit moins forte et, semble-t-il, moins fréquente que chez les femelles. Les observations de Richards permettent de penser que la luminosité de la femelle joue un rôle dans le rapprochement des sexes. Il existe en Australie (Tasmanie et Nouvelles-Galles du Sud) une forme voisine, de mœurs semblables, *Arachnocampa tasmaniensis* Ferguson.

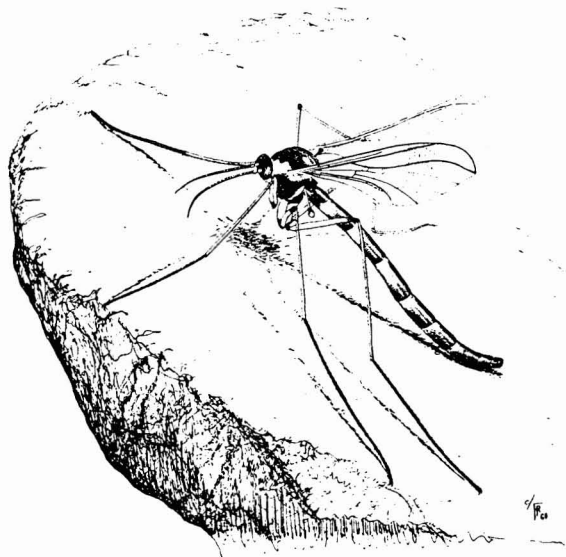


FIG. 3. — *Arachnocampa luminosa* (Skuse), ♂. Dessin de F. Rodriguez, d'après une photographie du New Zealand Government, in H. Oldroyd, *The Natural History of Flies*, 1964, pl. 13.

La structure de l'appareil lumineux a été étudiée par Wheeler et Williams (1915), Gatenby (1959, 1960) et Ganguly (1960). Chez la larve, la partie distale des tubes de Malpighi est élargie, les cellules épithéliales cubiques, la lumière tubulaire petite. Des mitochondries en bâtonnet sont dispersés à la périphérie des cellules. Complétant l'organe lumineux proprement dit, se trouve une couche réfléchissante formée de tissu trachéen hypertrophié, située latéralement et ventra-

lement à l'extrémité du tube de Malpighi. Cette couche est abondamment fournie de trachées qui s'y divisent, tandis que des troncs la traversent pour se rendre à la périphérie des cellules photogènes.

D'après Gatenby (1960), la membrane de celles-ci est profondément creusée de tubules et de replis visibles au microscope électronique ; des terminaisons nerveuses aboutiraient à ce niveau. La larve contrôlerait alors la fermeture des replis de la membrane, réduisant ainsi l'approvisionnement en oxygène des cellules. Ganguly pense que la couche réfléchissante, inversement à ce qui se passe chez les Lucioles, a davantage pour fonction d'assurer une large oxygénation à l'organe lumineux que de jouer un véritable rôle de réflecteur.

On pourrait penser que l'on se trouve là en présence d'un véritable troglobie, si l'on ne rencontrait également les *Arachnocampa* dans les ravins humides, sous les Fougères arborescentes, dans les tunnels artificiels etc... Ce genre n'est d'ailleurs ni le seul lumineux, ni le seul carnivore parmi les *Mycetophilidae*. Plusieurs membres de la sous-famille des *Keroplantinae* (*Macrocera*, *Keroplatus*, *Cerotelion*, *Apemon*, *Platyura*, cf notamment Mansbridge, 1933), à laquelle appartient *Arachnocampa luminosa*, ainsi qu'au moins un *Sciophilinae* [*Neompheria striata* (Meigen), Matile, 1963], sont occasionnellement ou régulièrement prédateurs et tissent des toiles contenant de l'acide oxalique qui intoxique les petits animaux qui s'y prennent. Wahlberg (1848), Skuse (1890), Stammer (1932) et Kato (1953) citent des larves lumineuses de différents *Keroplatus*. Leur luminosité émane du corps gras et ne peut être contrôlée par l'animal ; elle n'est pas due, comme on l'avait pensé, à des bactéries endosymbiotiques (voir Pfeiffer und Stammer, 1930, et Buchner, 1965). Fulton (1939, 1941) a étudié la larve de *Platyura fultoni* Fisher, dont l'appareil photogène est formé de sacs antérieurs et postérieurs bien fournis en troncs trachéens.

Luminosité, régime carnivore et toile-piège ne sont donc nullement des adaptations à la vie souterraine ; elles existent aussi chez des *Mycetophilidae* épigés. La pullulation des *Arachnocampa* dans certaines grottes néo-zélandaises est due à des facteurs éminemment favorables tels que humidité élevée, calme de l'air et hauteur de la voûte (ces deux derniers éléments particulièrement propices au développement des filaments de capture, beaucoup plus courts chez les larves épigées), abondance de proies, relative rareté des prédateurs.

Quelques autres *Mycetophilidae* tisseurs se rencontrent dans le domaine souterrain. En région paléarctique, *Speolepta leptogaster* (Winnertz) est le plus commun ; on le trouve dans les cavités artificielles aussi bien que naturelles et l'adulte a parfois été pris à l'extérieur en Europe du Nord. Les larves tissent une toile ténue, irrégulière, sur les parois et dans les anfractuosités, principalement en zone de pénombre (fig. 4). A la suite de Jeannel, Séguy et Vandel ont classé cette espèce dans les guanobies. Il est possible qu'elle mange occasionnellement du guano, bien qu'aucune observation récente ne soit venue confirmer celle de Jeannel, mais il semble bien qu'elle se

nourrisse le plus souvent aux dépens de l'association hygropétrique (Schmitz, 1913 ; Matile, 1962). Molas *et auct.* (1967) la citent d'ailleurs en particulier « sur les parois couvertes d'une glaire d'algues et de champignons ».

Enslin (1906) a trouvé dans des grottes et des caves des larves de *Macrocera fasciata* Meigen. Nous avons nous-mêmes rencontré fréquemment cette espèce dans les cavités souterraines de l'Ouest de la France (Beaucournu et Matile, 1963 ; Matile, 1963). Ces larves ne sont pas non plus guanobies, mais carnivores ; elles se tiennent à proximité du guano (nous les avons souvent vues sous les pierres délogées des parois et tombées sur le guano) et tissent une grande toile lâche, parsemée de gouttelettes réfringentes, toxiques par l'acide

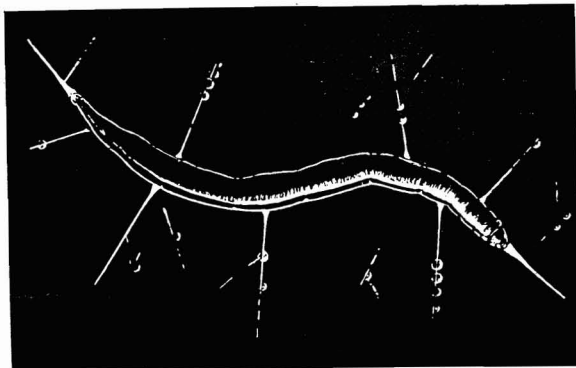


FIG. 4. — *Speolepta leptogaster* (Winnertz), larve (orig.).

oxalique qu'elles contiennent (Mansbridge, 1933). Ces larves se distinguent aisément de celles de *Speolepta* par leur couleur jaune-brillant et la grande taille de leur toile. Elles se nourrissent probablement des Acariens, Collemboles, microdiptères etc... qui pullulent à la surface du guano.

Arachnocampa luminosa et *Macrocera fasciata* appartiennent à la sous-famille des *Keroplantinae*, dont les larves sont apneustiques (*) ; *Speolepta leptogaster* est le seul *Sciophilinae* actuellement connu qui soit propneustique. La respiration cutanée de ces trois troglaphiles, ainsi que leur régime alimentaire, sont très probablement des pré-adaptations à la vie cavernicole.

(*) Sauf celles de *Planarivora insignis* Hickman, parasitoïde de Planaires terrestre (Hickman, 1965, *Papers Proc. R. Soc. Tasmania*, 99).

Cook (1913) signale dans une grotte du Guatemala une larve tisseuse qui se rapporte certainement à un *Mycetophilidae* et construit un curieux réseau, extrêmement régulier, comprenant des filaments-pêcheurs rappelant ceux d'*Arachnocampa luminosa*. Barr (1967) cite, du système des Mammoth Caves (Etats-Unis, Kentucky), des larves de *Mycetophilidae* qui tissent des toiles sous les pierres et sur les parois ; il s'agit peut-être de *Speolepta leptogaster*, dont la présence a déjà été signalée dans des grottes de l'Indiana.

Enfin, d'après Pearse (1938), des larves « troglabies » de *Therevidae* (*Psilocephala* sp.) habitent plusieurs grottes du Yucatan, où elles tissent de fines toiles pendant des voûtes. Ceci correspond si peu à ce que l'on connaît de l'écologie des *Therevidae* qu'il nous semble très probable qu'il s'agisse en réalité de *Mycetophilidae*.

VI. Les Guanophages.

Avec Jeannel, Leruth et Decou A. et V. (1964), nous pouvons distinguer dans cette catégorie les guanobies, strictement infodés au guano de Chauves-souris, et les guanophiles, qui montrent une préférence pour le guano mais se développent également dans d'autres matières animales en décomposition. Les guanobies ne comprennent que quelques espèces ; les guanophiles sont assez souvent des Diptères peu exclusifs qui, dans les grottes, semblent utiliser guano ou autres excréments en fonction de leur importance relative, ou encore parfois de petits cadavres. Quelques espèces sont associées à des Mammifères occasionnellement cavernicoles, tels que Blaireaux et Lapins.

En zone holartique, les Diptères guanobies et guanophiles sont principalement des *Heleomyzidae*, des *Phoridae* et des *Sphaeroceridae*. Chez les *Heleomyzidae* européens, la « Mouche du guano », *Thelida atricornis* (Meigen), est la plus commune. Elle fréquente surtout les amas de guano, où l'on trouve ses larves et ses pupes pendant toute l'année, mais elle se nourrit parfois d'autres matières animales, en particulier de déjections de Blaireau, ainsi que de cadavres et de débris végétaux. L'adulte court à la surface du guano ou se tient à proximité, sur les parois. La morphologie de cette espèce a fait l'objet d'une étude de A. et V. Decu (1961).

Beaucoup d'autres *Heleomyzidae* sont occasionnellement guanophiles (*Heleomyza*, *Eccoptomera*, *Amoebaleria*...) ou coprophages (*Scoliocentra*) et se rencontrent, hors du domaine cavernicole proprement dit, dans les terriers de Mammifères (voir notamment Hackman, 1963 a et b). Skidmore (1966) a trouvé *Scoliocentra villosa* (Meigen), espèce répandue sous terre, se développant dans des cadavres de Rat ou de Grenouille placés à l'entrée de terriers de Lapins ; Leruth la signale, avec *Stratioborborus roserii* Rondani, de déjections de Blaireau. Cette Mouche est donc, elle aussi, pholécophile.

Les *Phoridae* sont communs sous terre et comptent quelques représentants guanobies, notamment *Triphleba aptina* (Schiner) et *T. antricola* Schmitz en Europe, *Megaselia cavernicola* (Brues) en Amérique du Nord. Ces espèces partagent avec quelques *Sphaeroce-ridae*, en particulier *Leptocera racovitzai* (Bezzi), la particularité d'avoir perdu la faculté de voler, bien que possédant des ailes normale-ment développées ; les femelles montrent souvent une physoga-trie prononcée, due à un grand développement du corps gras abdominal. *T. aptina* (fig. 5) et *antricola*, *M. cavernicola*, ne semblent pas avoir été trouvés hors des grottes. *L. racovitzai* est également connu de nids de Taupes et de Guêpes.



FIG. 5. — *Triphleba aptina* (Schiner), ♀. D'après E. Séguy, in *La Biologie des Diptères*, 1950, fig. 144.

D'autres *Phoridae* et *Sphaeroce-ridae* se développent à l'occasion dans le guano ou d'autres excréments, de même que des *Scatopsidae*, des *Sciaridae*, des *Psychodidae*, des *Trichoceridae* et des *Anthomyiidae* (*Fannia*). Citons comme exemple *Trichocera maculipennis* (Meigen), souvent commun à tous les stades dans les grottes à guano d'Europe occidentale, que nous avons très régulièrement observé aussi en association avec le Blaireau et qui, dans la grotte de la Verna (La Pierre-Saint-Martin), se développe parfaitement dans le fromage utilisé comme appât à Coléoptères (*).

(* Voir Cabidoche (M.), 1968 (*Ann. Spéol.*, 23 (3), 667-688).

Bien que leurs premiers stades soient inconnus, nous pensons que l'*Heleomyzidae* *Gymnomomus troglodutes* Loew, dont les yeux sont réduits, le *Sphaeroce-ridae* *Speomyia absoloni* Bezzi, tous deux inconnus dans le milieu épigé, sont probablement guanophages. *S. absoloni* est un Diptère dont les ailes et les yeux sont réduits, les ocelles absentes ou punctiformes, la tête très développée. Séguy (1963) a décrit une espèce voisine, *S. parentela*, dont la femelle est nettement physogastre et qui présente les mêmes caractères que *S. absoloni*, mais moins marqués.

La faune du guano a été étudiée, pour les grottes d'Europe centrale, par A. et V. Decou (1964). Ces auteurs ont montré que l'abon-dance des guanophages changeait en fonction du vieillissement du guano. Les Diptères apparaissent en premier et le nombre de leurs larves peut diminuer de quinze fois, dix jours après le départ de la colonie de Chauves-souris. Les Diptères typiquement guanophages sont ensuite remplacés par des éléments à tendance saprophages, pour les Diptères, larves de *Sciaridae* et de *Sphaeroce-ridae*. Les Diptères du guano possèdent une certaine tolérance à la chaleur et au dessèchement mais leur diminution numérique lors du vieillisse-ment de leur milieu montre à l'évidence qu'ils sont préférentielle-ment liés au guano humide.

En ce qui concerne les grottes tropicales, beaucoup moins bien connues, Edwards (1929) cite des Batu Caves, en Malaisie, un *Chiro-nomidae* et un *Stratiomyiidae*. MacClure et auct. (1967) ont étudié ce dernier, *Sargus metallinus* var. *mactans* Walker. Les adultes dépo-sent leurs œufs par milliers dans le guano lorsqu'il est imbibé d'eau. Les larves s'y nymphosent lorsqu'il se dessèche et les imagos quit-tent la grotte peu après l'éclosion. Dans les grottes des îles Fidji, on connaît deux *Milichiidae* et deux *Muscidae* du guano, principalement composé de débris chitineux, de la Chauve-souris *Emballoneura semicaudata* Peale (Lever, 1964). Pearse (1938) cite des *Stratiomyiidae* et des *Phoridae* guanophages des grottes du Yucatan. Hiernaux et Villiers (1955) ont découvert, dans des cavernes de Guinée, des *Psychodidae* et des *Sphaeroce-ridae* guanophiles.

Adam et Vattier ont étudié des *Ceratopogonidae* guanobies et guanophiles (*Dasyhelea adami* et *D. flava*), ainsi que quelques autres espèces occasionnellement guanophages, de grottes du Congo et du Gabon (Vattier, 1964 ; Vattier et Adam, 1966 a et b). Les larves de *Dasyhelea adami* vivent dans une solution homogène de guano liquide, où elles cohabitent avec celles d'un *Psychodidae*, *Telmatocopus albipunctatus*. Elles migrent vers le guano sec pour s'y nym-phosier. Les adultes se tiennent à proximité, sur les parois rocheuses verticales ; ils présentent un fort phototropisme positif, ce qui a permis aux auteurs d'effectuer des milliers de captures au moyen de pièges lumineux. Beaucoup de *Ceratopogonidae* sont hématophages mais ce ne semble pas être le cas de *D. adami*. Les larves de *Culi-cidae* africains cavernicoles se nourrissent aussi de guano, mais nous parlerons de ces Moustiques au chapitre des parasites.

Enfin, il faut mentionner ici l'extraordinaire *Mormotomyia hirsuta* Austen 1936, unique espèce de la famille des *Mormotomyiidae*,

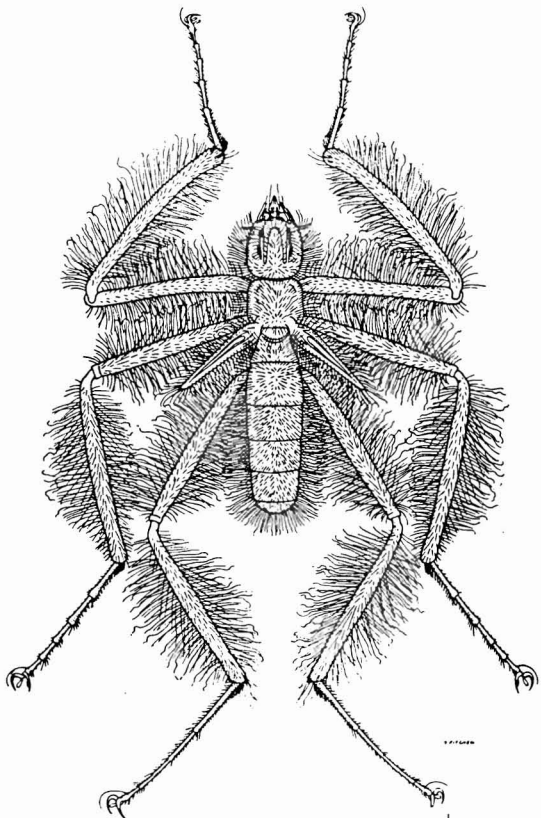


Fig. 6. — *Mormotomyia hirsuta* Austen, ♂. D'après E. E. Austen, *Proc. Zool. Soc. London*, 1936, p. 427.

intermédiaire entre les Acalyptères et les *Scatophagidae*, le seul Diptère qui, d'après Séguy (1963), représente un type de troglobie véritable (fig. 6). Cette mouche possède de très longues pattes, les

ailes sont réduites à deux moignons lancéolés, les balanciers absents, le corps hérissé d'une pilosité épaisse et dressée, ce qui lui donne l'aspect d'une Araignée (d'où le nom que lui a donné Austen : « la terrible Mouche hirsute »...). Elle mesure près de 25 millimètres, pattes comprises. Les yeux composés sont réduits, les ocelles absents. La pilosité de la femelle est moins développée, le corps plus trapu.

On ne connaît qu'une seule localité de cette espèce, à Ukazzi Hill (Kenya) ; il ne s'agit pas en réalité d'une véritable grotte, mais d'une crevasse verticale dans un rocher (« a cave-like cleft »). Van Someren a pu faire des observations sur place, qui sont citées par van Emden (1950) : seul le fond de cette crevasse est accessible ; la partie supérieure est habitée par une colonie de Chauves-souris dont van Someren n'a pu se procurer de spécimen. Lors des abondantes pluies tropicales, une masse de guano est entraîné à la base de la fissure ; c'est dans ces circonstances qu'il a pu observer des centaines de *Mormotomyia* à tous les stades. Les larves mangent le guano, la pupaison a lieu en dehors de celui-ci, sur les pierres avoisinantes ; la puppe est curieusement dressée verticalement, fixée par deux processus spinuleux anaux. Van Emden pense que les adultes pourraient sucer les sécrétions cutanées des Chauves-souris ou l'exsudation du guano.

Les différents exemples que nous avons cités permettent d'attribuer aux Diptères guanobies et guanophiles une série de caractères régressifs : affaiblissement ou perte de la fonction du vol avec éventuellement brachyptérisme, physogastrie des femelles, diminution de la taille des yeux et des ocelles, allongement de l'arista antennaire. Hackman (1963 a, b) a étudié la faune diptérienne des terriers de petits Rongeurs en Finlande. Il montre que bien des Diptères pholéophiles eucènes et tyhocènes présentent aussi tout ou partie de ces caractères ; bien des espèces sont communes aux terriers et aux cavernes. Il nous paraît logique de penser avec Leleup (1956) et Vandel (1964) que, comme dans la plupart des autres Ordres d'Insectes, les Diptères guanobies dérivent de pholéophiles. Les guanophiles réguliers sont encore, ou étaient récemment, des habitants des terriers, à titre soit de coprophages, soit de saprophages, et ont utilisé le guano des cavernes comme une nourriture à laquelle ils étaient physiologiquement préadaptés, de même qu'au milieu cavernicole.

VII. Les Zoophages.

Pour des raisons de commodité, nous groupons sous cette rubrique des animaux qui, pendant tout ou partie de leur existence, vivent exclusivement aux dépens d'une ou de plusieurs autres espèces animales.

Les larves de *Cuterebra* qui provoquent une myiase dans le cou des Rats des cavernes (*Neotoma magister* Baird) dans les Mammoth Caves (Barr, 1967) ne peuvent évidemment en aucune façon être

considérées comme appartenant au domaine cavernicole. Un *Phoridae*, *Megaselia melanocephala* von Roser, pond dans les cocons de l'Araignée troglophile européenne *Meta menardi* Latreille (Decou-Burghelle, 1961). Les larves se nourrissent des œufs de l'Araignée et se métamorphosent dans le cocon même ; les adultes quitteraient la grotte après l'éclosion. N'ayant pu se procurer qu'un matériel restreint, Decou-Burghelle n'est pas certaine qu'il s'agisse d'un prédateur exclusif de l'Araignée. Un *Tachinidae*, *Arctia (Thyrptocera) sp.*, est peut-être parasite du Grillon cavernicole *Arachnomima microphthalmus* Chopard, qui vit en Malaisie dans les Batu Caves (Edwards, 1929).

Les autres Diptères prédateurs cavernicoles connus sont d'une part des *Culicidae* et des *Psychodidae Phlebotominae* hématophages, d'autre part des Pupipares, ectoparasites, appartenant aux *Streblidae* et aux *Nycteribiidae*.

LES CULICIDES ET PHLÉBOTOMES CAVERNICOLES.

En 1945, Liebed découvrait dans la « Grande Grotte » de Thysville (Rép. dém. du Congo) un Anophèle cavernicole, *Anopheles vanhoofi* ; puis Leleup, Mattingly, Villiers, ainsi qu'Adam et plusieurs entomologistes de l'O.R.S.T.O.M. et de l'Institut Pasteur, trouvaient dans des grottes africaines six autres espèces d'*Anopheles* et un *Uranotaenia* inféodés au domaine souterrain. Adam a publié en 1965, dans les *Annales de Spéléologie*, une note faisant le point des connaissances sur la question. Les données qui suivent en sont tirées et nous y renvoyons le lecteur pour plus de détails.

Les gîtes connus de ces Moustiques sont peu nombreux mais leur aire de répartition s'étend du 12° parallèle Nord au 12° parallèle Sud. Leurs larves vivent dans les collections d'eau (flaques, gours, marmites, etc...) contenant du guano dont elles se nourrissent. Celles de la plupart des espèces peuvent supporter au moins un éclairage faible ; celles de *A. smithi rageau* et *A. caroni* peuvent occasionnellement se développer à l'obscurité complète. Les imagos semblent montrer la même tolérance à la lumière, mais deux espèces au moins ne peuvent survivre si l'humidité relative tombe au-dessous de 90 %. Les femelles suçent le sang des Mammifères qui fréquentent leurs gîtes, notamment celui du Porc-épic de forêt (*Atherurus africanus* Gray) et de Chauves-souris diverses ; elles peuvent leur transmettre des Hémosporidies. On rencontre certaines espèces à l'extérieur dans des gîtes obscurs ; celles du « complexe *smithi* » semblent avoir pour hôte préférentiel l'Athérure, dans le terrier duquel on peut les retrouver. Nous sommes donc là en présence de véritables troglophiles, guanobies à l'état larvaire, hématophages à l'état imaginal, et d'origine pholophile.

Anopheles hamoni Adam n'est connu que de la forêt de Bangou (Rép. du Congo), où il forme une colonie importante dans la grotte de Meya-Nzouari et fréquente aussi deux cavernes voisines. Les larves vivent à l'obscurité totale dans les gours, flaques et creux de

rocher, là où des nappes de guano flottant à la surface leur permettent de se nourrir (elles sont absentes des gîtes vaseux ou, au contraire, de ceux qui sont privés de matières organiques). Ces gîtes disparaissent pour la plupart pendant la saison sèche ; selon Adam, il est même vraisemblable que, certaines années, ils soient totale-

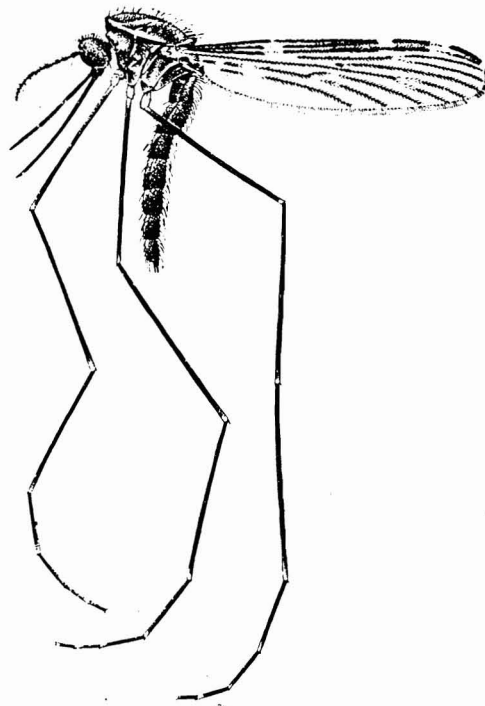


FIG. 7. — *Anopheles faini* Leleup, Anophèle troglophile du Congo. D'après N. Leleup, *Ann. Mus. R. Congo Belge*, 46, 1956, fig. 11.

ment asséchés. A cette saison, les imagos eux-mêmes sont confinés à l'extrémité la plus profonde de la grotte, où subsistent quelques flaques résiduelles. Ils réoccupent la grotte au fur et à mesure que les gîtes larvaires se remplissent, mais Adam ne les a jamais rencontrés qu'à l'obscurité totale. Les larves montrent un net photo-

tropisme négatif ; une expérience (Adam, 1962) prouve de leur part une certaine capacité de résistance au dessèchement des gîtes (celles d'*A. smithi rageani* possèdent la même faculté). Les adultes, qui se tiennent au repos sur la voûte, se gorgent préférentiellement sur *Miniopterus inflatus* Thomas, auquel ils transmettent un *Plasmodium* ; ils piquent toutefois volontiers, en élevage ou spontanément, d'autres Chiroptères, l'Athérure, divers Rongeurs ou l'Homme.

L'imago d'*Anopheles hamoni* est dépigmenté, ce qui lui donne l'aspect caractéristique d'un Moustique dont les écailles, frottées, se sont détachées ; les pattes sont plus allongées que dans le reste du groupe. La larve est également claire, parfois presque translucide. Adam a pu montrer chez cette espèce l'existence d'un phénomène de dysharmonie gonotrophique : alors que chez les autres Anophèles un seul repas de sang, pris dans des conditions favorables, suffit pour permettre la maturation des œufs et la ponte, il en faut quatre pour *A. hamoni*. Le cycle gonotrophique dure donc quinze jours, alors qu'il s'accomplit en deux ou trois jours chez une espèce épigée comme *A. gambiae*. Le cycle de développement des stades préimaginaux est également allongé : il dure 24 jours, pour 11 chez *A. gambiae*. D'autre part les œufs sont plus grands que la moyenne et pondus en nombre plus faible ; ils font preuve d'une résistance remarquable à l'assèchement.

A. hamoni présente donc les caractères suivants : larves et adultes vivant dans l'obscurité totale, inconnus dans le milieu épigé ; aire de répartition très restreinte ; ralentissement sensible des processus vitaux, avec notamment dysharmonie gonotrophique ; résistance à l'assèchement périodique des gîtes larvaires, mais par contre incapacité de survie des imagos si l'humidité relative tombe à moins de 96 % ; larve guanobie, adulte lié préférentiellement à une Chauve-souris ; chez l'imago, tendance à la dépigmentation et à l'allongement des membres. Devant l'ensemble de ces caractères, il ne nous semble pas douteux, dans l'état actuel de nos connaissances, que le qualificatif de troglobie appliqué par Adam à son espèce soit justifié même si, comme le fait remarquer Vandel, les yeux ne sont pas réduits.

Il nous faut revenir ici sur le cas d'un Anophèle troglophile, *A. caroni* : Adam a prouvé qu'il montrait un ralentissement des processus vitaux intermédiaire entre *A. gambiae* et *A. hamoni*, et il peut se développer, à l'occasion, à l'obscurité totale (Adam émet l'hypothèse que certaines pontes donnent naissance à des larves capables de se développer en l'absence de lumière et d'autres pas). Notons cependant que larves et adultes font preuve de phototropisme positif. Les travaux d'Adam (1961) et de Pajot (1964) ont montré que cette espèce est liée à l'Athérure mais qu'en captivité elle peut aussi se nourrir sur des Chauves-souris. Peut-être avons-nous là un exemple de pholophilie colonisant progressivement le milieu cavernicole et en passe de devenir, comme *A. hamoni*, un véritable troglobie.

Nous pouvons rapprocher des Anophèles cavernicoles des Phlébotomes (*Psychodidae*) dont une demi-douzaine d'espèces a été découverte dans diverses grottes africaines (*). Les adultes se nourrissent surtout de sang de Microchiroptères ; *Phlebotomus gigas* Parrot et Schwetz et *Phlebotomus mirabilis* Parrot et Wanson acceptent, en élevage, de piquer aussi la Roussette ainsi que, pour *P. gigas*, un Rat du genre *Praomys*, l'Homme et sans doute l'Athérure (Vattier, 1966). Ces deux espèces, ainsi que *P. crypticola* Abonnenc, sont de teinte testacée ; *P. gigas* présente en outre des yeux réduits, mais le nombre de facettes est variable (Vattier, *in litt.*).

Vattier a pu obtenir d'intéressantes données sur la biologie de *P. gigas* et *mirabilis* et a découvert le gîte larvaire de cette dernière espèce. Tous deux présentent, comme *Anopheles hamoni* et *caroni*, un cycle gonotrophique complexe et un développement très lent. Les larves de *P. mirabilis*, dans la grotte de Meya-Nzouari, vivent dans une terre très sombre, très meuble et riche en matières organiques. Il est probable que les autres espèces accomplissent, elles aussi, la totalité de leur cycle sous terre. Il est permis de penser que, comme chez les Anophèles, ces Phlébotomes comprennent des troglaphiles et des troglobies (en particulier *P. gigas*, *mirabilis* et *crypticola*).

Des Phlébotomes dont les mœurs doivent être semblables (des femelles gorgées ont été prises) sont signalés des Batu Caves, en Malaisie, et des Gomantong Caves, à Bornéo, par Quate et Fairchild (1961).

LES PUPIPARES.

Les Pupipares sont des Diptères ectoparasites dont les larves se développent dans les voies génitales de la femelle jusqu'à leur maturité. Ils comprennent trois familles, *Hippoboscidae*, *Nycteribiidae* et *Streblidae*, dont seules les deux dernières, strictement inféodées aux Chiroptères, nous intéressent ici. Morphologiquement parents des Acalyptères (Hennig, 1941 ; Jobling, 1951), les Pupipares dériveraient, d'après Jobling, de Diptères guanobies qui se seraient progressivement adaptés à la vie parasitaire ; cependant Oldroyd (1964), au contraire, pense qu'ils étaient déjà hématothages avant de commencer à se reproduire sous terre.

Les *Nycteribiidae* sont tous aptères, les pattes sont très longues, munies de fortes griffes, le corps aplati, les yeux ocelliformes ou nuls (fig. 8) ; ils peuvent se déplacer avec une grande rapidité dans la fourrure de la Chauve-souris dont ils sucent le sang. Largement répandus dans le monde, ils colonisent le milieu souterrain en même temps que leurs hôtes.

(*) Ce travail était déjà remis à l'Éditeur lorsqu'a paru l'excellente mise au point sur les Phlébotomes cavernicoles de Vattier-Bernard et Adam (*Ann. Spéol.*, 24 (1), 143-161).

Nous avons vu plus haut que les Moustiques et Phlébotomes des grottes d'Afrique étaient plus ou moins liés au milieu cavernicole, auquel ils présentent des adaptations ; il est justifié de les qualifier de troglolithes, ou même de troglolithes. Ce n'est pas le cas des *Nycteribiidae*, dont les stades libres sont très courts et peuvent tout aussi bien se dérouler dans le milieu épigé ; ainsi *Phthiridium biarticulatum* Hermann, parasite très répandu des Rhinolophes européens, dépose ses pupes aussi bien dans les grottes, fraîches et humides, que dans les greniers, secs et chauds, le pourcentage d'éclosion étant d'ailleurs également faible dans les deux cas (Beaucournu, 1961, 1967). Leurs stades libres comme leurs stades ectoparasites étant relativement indifférents aux conditions du milieu souterrain, il ne nous paraît pas possible de considérer les *Nycteribiidae* (non plus

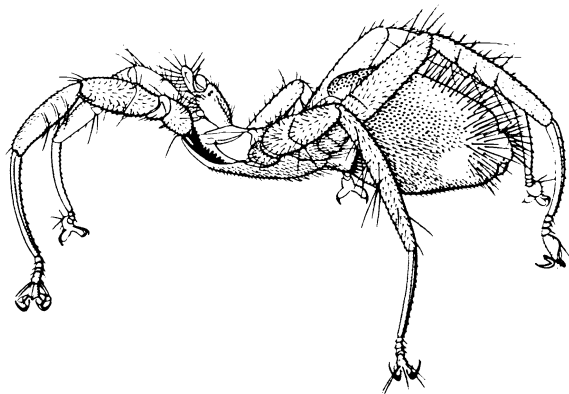


Fig. 8. — Une Nycteribia. D'après H. Oldroyd, in *The Natural History of Flies*, 1694, fig. 37.

que les *Streblidae*) comme de véritables cavernicoles ; ceci nous incline d'ailleurs à chercher, avec Oldroyd, l'origine de ces animaux chez des hématophages épigés plutôt que chez des guanobies hypogés.

A quelques exceptions près, les *Nycteribiidae* font preuve d'une grande spécificité, au moins quant au genre de leur hôte, souvent au niveau de l'espèce. Jeannel (1926) a cependant observé, dans les colonies importantes de Chauves-souris, une sorte de « relâchement du parasitisme » caractérisé par une spécificité atténuée. Le gréganisme plus ou moins prononcé des Chauves-souris influe surtout sur la densité des parasites. C'est ainsi que *Phthiridium biarticulatum* inféodé principalement au genre *Rhinolophus*, est rare, dans l'Ouest

de la France, sur *R. hipposideros* (Bechstein), espèce solitaire ; on le trouve surtout sur *R. ferrumequinum* (Schreiber) et *R. euryale* Blasius, en nombre presque trois fois plus grand sur ce dernier, dont le gréganisme est bien plus marqué (Beaucournu, 1961). Remarquons toutefois qu'il existe parfois des exceptions : Hooper et Hooper (1956) ont trouvé *S. biarticulatum* très commun sur *R. hipposideros* dans les grottes du Devonshire. La densité étant en règle générale augmentée dans les essaims, il en résulte logiquement un abaissement de la spécificité lorsque ces colonies sont mixtes : les *Nycteribiidae*, très nombreux, passent alors indifféremment d'un hôte à l'autre ; ce cas est fréquent, par exemple, avec des colonies mixtes de *Myotis myotis* (Bechstein) et *Miniopterus schreibersi* Natterer (Beaucournu, *in litt.*). Theodor (1967) souligne d'ailleurs le fait que la spécificité est parfois déterminée par des facteurs écologiques plutôt que physiologiques.

Les femelles des *Nycteribiidae* déposent leur larve mûre sur les parois et les voûtes, où elle s'empuie immédiatement. Les seuls stades libres de ces animaux sont donc les femelles gravides et les individus fraîchement éclos, en quête d'hôte ; il semble bien que les mâles ne quittent qu'exceptionnellement celui-ci. Les captures de *Nycteribiidae* errants, surtout sur parois, sont donc rares. Toutefois, il est fréquent que les parasites qui grouillent sur un essaim tombent sur le guano à l'apic de la colonie. Ce fait explique sans doute l'observation de Jeannel (*in Falcoz*, 1923), qui a recueilli de nombreux spécimens des deux sexes de *Penicillidia dufouri* (Westwood) sur deux cadavres momifiés de Chauves-souris reposant sur un tas de guanos.

A l'inverse des *Nycteribiidae*, la plupart des *Streblidae* ont conservé leurs ailes. Leur corps est moins aplati, leurs pattes plus courtes mais également munies de fortes griffes. Les ailes sont repliées longitudinalement lorsque l'insecte se déplace sur le corps de son hôte. Leurs phases libres semblent plus longues et la capture d'images errants n'est pas rare à la voûte des grottes. Cependant, pas plus que les précédents, on ne peut en faire de vrais cavernicoles. D'origine tropicale, les *Streblidae* ne peuvent survivre sur des Chauves-souris astreintes à l'hibernation ; c'est pourquoi ils sont confinés, dans l'Ancien comme dans le Nouveau Monde, entre les limites septentrionales et méridionales de l'isotherme hivernal + 10°C (Jobling, 1951). Comme chez les *Nycteribiidae*, la spécificité parasitaire est atténuée lorsque les Chiroptères sont cavernicoles et grégaires.

Les femelles du genre *Ascodipteron* autotomisent leurs pattes et leurs ailes et s'enkystent littéralement dans leur hôte, où elles prennent l'apparence de petites outres (les mâles conservent leurs ailes). Vandel (1964) fait remarquer qu'en dehors de cette exception, les *Streblidae* représentent un cas où la corrélation entre la régression des yeux et celle des ailes n'est pas respectée.

VIII. Les Trogllobies.

La plupart des auteurs s'accordent pour définir les trogllobies comme des animaux accomplissant obligatoirement tout leur cycle dans les grottes, qu'ils ne quittent jamais, et inconnus dans le domaine épigé (sauf rares exceptions). Ruffo (1960) précise cette définition : ce sont « ...des organismes non seulement liés topographiquement aux cavernes plus ou moins vastes, ou au système de microclases des terrains karstiques, mais aussi aux conditions physiques particulières à ce milieu » ; les trogllobies peuvent parfois se retrouver dans des biotopes épigés, à condition toutefois que les conditions qui y règnent soient identiques à celles du sous-sol karstique.

Ruffo lie donc ici la notion de trogllobie à celle de région karstique. En fait, pour beaucoup, s'est attachée à ce concept la notion de « lignée ancienne », de « fossile vivant », de « rélicte », de sorte que finalement la définition primitive de Schiner, reprise par Racovitza, Jeannel, etc... s'est trouvée plus ou moins abandonnée et le terme de trogllobie s'applique à des groupes restreints d'animaux pour la plupart profondément modifiés morphologiquement et physiologiquement, issus de lignées déjà sénescentes à l'époque où elles se sont réfugiées sous terre.

Jeannel (1959) remarque cependant : « il existe un peu partout, çà-et-là, dans l'hémisphère septentrional, des trogllobies que l'on doit considérer comme « trogllobies récents », c'est-à-dire ayant encore des proches parents dans le domaine épigé ». Le terme de trogllobie, par conséquent, recouvre un ensemble hétérogène au sein duquel on peut distinguer des « paléotrogllobies » et des « néotrogllobies ».

Suivant Jeannel et Vandel, on peut ainsi définir les paléotrogllobies, « rélictés » ou « fossiles vivants », comme des cavernicoles formant des groupes systématiques homogènes en entier confinés sous terre, aboutissement d'une évolution régressive comportant une réduction, puis une perte à peu près totale des facultés d'autorégulation, et géographiquement confinés aux cavernes de l'Europe méridionale, de l'Est des Etats-Unis et du Japon.

Les néotrogllobies, cavernicoles récents, accomplissent aussi tout leur cycle dans le milieu souterrain, aux conditions physiques duquel ils sont liés, mais ils sont généralement réunis aux types épigés par des formes intermédiaires, et sont moins spécialisés physiologiquement que les paléotrogllobies (Vandel).

C'est à cette dernière catégorie qu'appartiennent les quelques Diptères trogllobies. Nous avons vu plus haut que certains *Anopheles* et *Phlebotomus* pourraient en faire partie, ainsi que, si sa physiologie, une fois connue, le confirme, *Mormotomyia hirsuta*. Les caractères particuliers des zoophages et des guanobies les séparent cependant des autres cavernicoles ; dans l'état actuel de nos connaissances

nous avons préféré les traiter à part. Dans ce cas, un seul Diptère peut être considéré comme un néotrogllobie véritable, *Allopnixia patrizii* Freeman (*Sciaridae*), découvert dans une grotte des environs de Rome (Freeman, 1952 ; Patrizi, 1956).

Le dimorphisme sexuel est très marqué chez ce moucheron (fig. 9) : le mâle possède des ailes réduites, à nervation simplifiée ; il a des ocelles et des balanciers, son thorax est normal. Par contre la femelle, beaucoup plus grande (2,5 mm au lieu de 0,9), est aptère et physogastré ; ocelles et balanciers sont absents, le thorax, réduit, est dépourvu de scutellum ; l'abdomen, énormément distendu, est plus de trois fois plus long que le reste du corps.

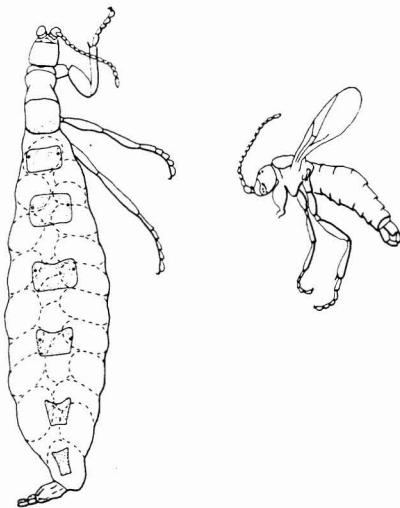


FIG. 9. — *Allopnixia patrizii* Freeman, ♂ et ♀. Modifié d'après P. Freeman, *Boll. Soc. ent. Italia*, 82, 1956.

Le mâle et la femelle sont pratiquement incolores, leurs yeux très réduits, avec des ommatidies dépigmentées (mâle : 8 ommatidies ; femelle : 4 ou 5) ; le pont oculaire typique des *Sciaridae* manque donc chez cette espèce, comme dans le genre voisin *Pnyxia*. Ces Insectes ont été découverts par tamisage, dans la partie la plus profonde de la grotte, d'un amas de feuilles pourries utilisé comme appât (après stérilisation) deux ans auparavant.

On connaît plusieurs *Sciaridae* dont les mâles sont ailés et les femelles aptères ; ce sont des animaux qui vivent le plus souvent

dans l'humus des forêts humides, sous les pierres, dans les nids de Fourmis etc... Cependant, les réductions alaires et oculaires d'*Allopnixia* sont beaucoup plus prononcées que chez ces autres *Sciaridae*. Nous connaissons encore mal cette famille et sa distribution. Le Dr. Sabrosky a présenté récemment au Congrès d'Entomologie de Moscou (août 1968) une communication du Dr Byers, décrivant une famille nouvelle de Nématocères aptères, dont les représentants ont le même habitus qu'*Allopnixia* (*). Cet Insecte venait d'un amas de feuilles mortes, ce qui nous incline à penser que c'est sans doute chez les humicoles qu'il faut chercher l'origine des *Allopnixia*.

IX. Conclusions.

On pourrait s'étonner que les Diptères, qui ont colonisé à peu près tous les milieux terrestres, des mares de pétrole aux termitières, et dont de nombreuses formes sont aptères, physogastres ou microphthalmes (ou tout cela à la fois), ne renferment pratiquement aucun représentant typiquement cavernicole, c'est-à-dire possédant le « faciès cavernicole », la physiologie d'un troglobie vrai.

On sait que les troglobies terrestres sont des représentants de la faune des forêts tropicales d'Europe et d'Amérique du Nord de la première moitié du Tertiaire. Tous les auteurs s'accordent pour voir chez ces animaux « des formes engagées depuis longtemps dans l'évolution régressive qui a débuté bien avant la pénétration dans le monde souterrain ; ... c'est pourquoi elles ont été incapables d'entreprendre de lointaines migrations... Tout au plus l'époque glaciaire a-t-elle hâté la pénétration sous terre des lignées engagées dans l'évolution régressive de type cavernicole » (Vandel, 1964). On a tout lieu de croire que les Diptères étaient en pleine expansion au Tertiaire ; sans doute aucune de leurs lignées n'était encore « préadaptée » au milieu souterrain. Les changements climatiques de cette période auraient alors entraîné leur migration, leur évolution sur place ou leur disparition.

En outre, comme le souligne Vandel, les futurs cavernicoles doivent posséder une certaine préadaptation alimentaire. L'absence de chlorophylle dans le milieu souterrain n'en permet la colonisation que par des polyphages, des mycophages, des saprophages, des guanophages et des limivores, ainsi que des prédateurs lorsque l'abondance des proies le permet. Ceci exclut d'office un grand nombre de familles de Diptères phytophages ou inféodés aux phytophages.

Enfin, beaucoup d'imagos de Diptères sont lucicoles et, pour la plupart, l'air saturé d'humidité n'est pas favorable à leur vie (Séguy, 1950). Ajoutons que, par contre, beaucoup de larves de Diptères ter-

(*) La description de cette famille (*Baeonotidae*) est parue depuis la rédaction de notre travail (Byers, 1969, *Journ. Kansas ent. Soc.*, 42, 366-371) ; les régressions oculaire et thoracique de *Baeonotus* sont encore plus prononcées que chez *Allopnixia*.

ricoles sont adaptées à la vie dans l'obscurité ; c'est ainsi que des larves de *Mycetophilidae* et de *Sciaridae* sont tuées par les rayons ultra-violet du soleil (Brauns, 1954) (*). On ne sera donc par surprise, dans ces conditions, si les familles régulièrement cavernicoles, *Mycetophilidae*, *Sciaridae*, *Phoridae*, *Heleomyzidae* et *Sphaeroceridae*, sont précisément des mycophages, des saprophages, des guanophages ou, plus exceptionnellement (*Arachnocampa*), des carnivores et, par ailleurs, des habitués des milieux épigés sombres et humides. Ils montrent une préadaptation alimentaire, physiologique et écologique à la vie cavernicole.

Les Diptères des grottes tropicales sont beaucoup moins bien connus que ceux de la zone holarctique ; nous ne sommes renseignés que sur quelques guanobies et hématophages. On sait que les conditions d'existence y sont très différentes de celles des pays tempérés : la température, l'humidité, y sont voisines du milieu extérieur ; fréquentées par de très nombreux Mammifères, il n'est pas étonnant qu'elles renferment une grande quantité d'hématophages et de guanobies mais, climatiquement voisines de la forêt, elles se sont montrées peu attractives pour les stenhygrobies de l'humus (Jeannel, 1959). En dehors des aquatiques, elles ne renferment donc pas de troglobies, sauf si l'on classe les hématophages et les guanobies étudiés plus haut dans cette catégorie (**).

Tous ces faits nous permettent de penser que la plus grande partie des Diptères cavernicoles (subtroglaphiles et troglaxènes exclus) a pour origine des pholéophiles coprophages, saprophages ou hématophages, qui sont devenus guanobies ou guanophiles, au moins dans leurs premiers stades. D'autres, en particulier des *Mycetophilidae*, sont des hygrophiles du sol des forêts auxquels les cavités souterraines, naturelles ou artificielles, offrent des conditions d'existence favorables. Il nous semble que la plupart des Diptères troglaphiles et troglobies ont occupé le domaine souterrain non comme un refuge qui leur permettrait de survivre à un bouleversement climatique mais bien, au contraire, comme une « place vide » où une minorité d'espèces préadaptées écologiquement et physiologiquement a eu toute latitude de s'épanouir.

BIBLIOGRAPHIE.

GÉNÉRALITÉS (**).

- BEZZI (M.) — 1911 — Diptères (1^{re} série), suivi d'un Appendice sur les Diptères cavernicoles recueillis par le Dr Absolon dans les Baléares. *Biospeologica* XX. *Arch. Zool. exp. gén.* (5), 8, 1-87.
- JEANNEL (R.) — 1926 — Faune cavernicole de la France avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain. *Encycl. Ent.* VII, Paris, Lechevalier ed., 344 pp.

(*) Terricole Dipterenlarven..., Musterschmidt ed., Göttingen, 1954.

(**) Voir aussi Vattier-Bernard et Adam, 1969, *op. cit.*

(***) Ces travaux ne seront pas cités dans la bibliographie par chapitre.

- JEANNEL (R.) — 1942 — La Genèse des Faunes terrestres. Paris, P.U.F. ed., 513 pp.
- JEANNEL (R.) — 1943 — Les Fossiles vivants des cavernes. Paris, Gallimard ed., 321 pp.
- JEANNEL (R.) — 1959 — Situation géographique et peuplement des cavernes. *Ann. Spéléol.*, 14, 3-4, 333-338.
- JEANNEL (R.) et LELEUP (N.) — 1952 — L'Evolution souterraine dans la région méditerranéenne et sur les montagnes du Kivu. *Notes biosp.*, 7, 7-13.
- LELEUP (N.) — 1956 — La faune cavernicole du Congo Belge et Considérations sur les Coleoptères reliques d'Afrique Intertropicale. *Ann. Mus. r. Congo Belge, Sci. zool.*, 46, 1-170.
- LENGERSDORF (F.) — 1952 — *Von Höhlen und Höhlentieren*. Leipzig.
- LERUTH (R.) — 1939 — La Biologie du Domaine souterrain et la Faune cavernicole de la Belgique. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belgique*, 37, 506 pp.
- OLDROYD (H.) — 1964 — The Natural History of Flies. London, Weidenfeld and Nicolson ed., 324 pp.
- PAVAN (M.) — 1950 — Observations sur les Concepts de Troglobie, Troglophile et Troglène. *Bull. trim. Assoc. spéléol. Est*, Vesoul, 3, 1, 1-4.
- RACOVITZA (E. G.) — 1907 — Essai sur les problèmes biospéologiques. *Biospéologica I. Arch. Zool. exp. gén.* (4), 6, 381-488.
- RUFFO (S.) — 1960 — Su alcuni problemi relativi allo studio degli insetti cavernicoli. *Atti Acad. naz. Ital. Ent.*, 8, 269-281.
- SÉGY (E.) — 1950 — La Biologie des Diptères. *Encycl. Ent. XXVI*, Paris, Lechevalier ed., 609 pp.
- SÉGY (E.) — 1963 — Diptères hypogés recueillis par M. Paul A. Rémy en Yougoslavie. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, N.S. (A), Zool., 18, 3, 187-229.
- STRINATI (P.) — 1966 — Faune cavernicole de la Suisse. Paris, C.N.R.S. ed., 483 pp.
- VANDEL (A.) — 1964 — Biospéologie. La Biologie des Animaux Cavernicoles. Paris, Gauthier-Villars ed., 619 pp.
- WOLF (B.) — 1934-1937 — *Animalium Cavernarum Catalogus*. s Gravenhage, Junk ed., vol. I, 108 pp., vol. II, 616 pp., vol. III, 818 pp.

CLASSIFICATION ÉCOLOGIQUE DES DIPTÈRES CAVERNICOLES (*).

- BITSCH (J.) — 1959 — Un élément important de la faune pariétale des grottes ; les Trichoptères. *Sous le Plancher*, Dijon, 5-6, 9 pp.
- DECOU (A.) et DECOU (V.) — 1964 — Recherches sur la synusie du guano des grottes d'Olténie et du Banat (Roumanie) (Note préliminaire). *Ann. Spéléol.*, 19, 4, 781-797.
- MOTAS (C.), DECOU (V.) et BURGHELE (A.) — 1967 — Sur l'association pariétale des grottes d'Olténie (Roumanie). *Ann. Spéléol.*, 22, 3, 475-522.

TROGLOXÈNES.

- BEAUCOURNU (J. C.) et MATILE (L.) — 1963 — Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. 2. Cavités de la Sarthe, du Maine-et-Loire, de la Loire-Atlantique et du Morbihan. *Ann. Spéléol.*, 18, 3, 343-357.
- BEAUCOURNU (J. C.) et MATILE (L.) — 1963 — d°, 3. Liste des espèces et bibliographie. *Ann. Spéléol.*, 18, 4, 519-531.
- BEZZI (M.) — 1914 — Ditteri cavernicoli dei Balcani raccolti dal Dott. K. Absolon (Brünn) (Secunda contribuzione). *Atti Soc. ital. Sci. nat.*, 53, 207-230.

(*) Voir aussi les références classées dans les « généralités ».

- BEZZI (M.) — 1916 — Sur un genre nouveau de Diptère subaptère des cavités souterraines du Djurdjura. *Bull. Soc. Hist. nat. Afrique du Nord*, 7, 4, 90-99.
- BITSCH (J.) — 1955 — Le genre *Chionea* (Dipt., Tipulidae). Ecologie, Systématique et Morphologie. *Trav. Lab. Zool. Stat. aquicole Grimaldi Fac. Sci. Dijon*, 11, 1-26.
- BURGHELE-BALACESCO (A.) — 1966 — Diptères cavernicoles recueillis en Bulgarie. *Int. Journ. Speleol.*, 2, 303-308.
- BYERS (G. W.) — 1960 — Biology and classification of *Chionea* (Diptera : Tipulidae). *XIII Int. Congr. Ent. Verhandl.*, 1, 188-191.
- GINET (R.) — 1955 — Faune du Gouffre du Caladaïre (Basses-Alpes). *Notes biosp.*, 10, 2, 133-144.
- HEIM DE BALSAC (H.) — 1934 — Un Diptère peu connu de la faune française, *Chionea lutescens* Linds. (Dipt. Tipulidae). Précisions sur sa biologie. *Bull. Soc. ent. France*, 39, 102-105.
- HUNSON (R.) — 1936 — Contribution à l'étude de la faune des cavités souterraines artificielles. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 10 S, 19, 1-30.
- JEANNEL (R.) et RACOVITZA (E. G.) — 1908 — Énumération des grottes visitées, 1906-1907 (deuxième série). *Biospéologica VI. Arch. Zool. exp. gén.* (4), 8, 327-414.
- LENGERSDORF (F.) — 1939 — Etudes biospéologiques XIII. *Campyloneura recondita*, nov. gen. nov. spec. (Diptera Campylomyzidae) de Roumanie. *Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 15, 37, 4 pp.
- LINDBERG (K.) — 1955 — Notes sur des grottes de l'île de Crète. *Fragmenta Balcanica*, Skopje, 1, 19, 165-174.
- MACCLURE (E.), BOO-LIAT (L.) and WINN (S. E.) — 1967 — Fauna of the Dark Cave, Batu Caves, Kuala-Lumpur, Malaysia. *Pacific Insects*, Honolulu, 9, 3, 399-428.
- MATILE (L.) — 1962 — Contribution à l'étude de la faune cavernicole de la Suisse. Diptères. *Bull. Soc. ent. Suisse*, 35, 1-2, 121-130.
- MOTAS (C.), DECOU (V.) et BURGHELE (A.) — 1967 — Sur l'association pariétale des grottes d'Olténie (Roumanie). *Ann. Spéléol.*, 22, 3, 475-522.
- PATRIZI (S.) — 1956 — Notes sur la faune cavernicole du Lazio et de la Sardaigne. *Comm. prem. Congr. intern. Spéléol.* (1953), 3, 183-191.
- PEYERIMHOFF (P. de) — 1914 — in JEANNEL R. et RACOVITZA E. G. : Énumération des grottes visitées, 1911-1913 (cinquième série). *Biospéologica XXXIII. Arch. Zool. exp. gén.*, 53, 528-580.
- PIERRE (C.) — 1924 — Faune de France 8. Diptères : Tipulidae. Paris, Lechevalier ed., 159 pp.
- VENTURI (F.) — 1956 — *Noluae dipterologicae XI*. Di alcune *Chionea* (Limnobiidae) italiane nel quadro delle specie europee. *Mem. Mus. civ. Stor. nat. Verona*, 5 (1955-1956), 93-105.
- ZAVREL (J.) — 1943 — Höhlenbewohnende Chironomidenlarven. *Arch. Hydrobiol.*, Stuttgart, 40, 250-264.

SUBTROGLOPHILES.

- BANTA (A. M.) — 1907 — The Fauna of Mayfield's Cave. *Carnegie Inst. Publ. n° 67*, 114 pp.
- BARR (T. C.) — 1967 — Ecological Studies in the Mammoth Cave System of Kentucky. I. The Biota. *Int. Journ. Speleol.*, 3, 1 + 2, 147-204.
- BOTOSANEANU (L.) — 1959 — Recherches sur les Trichoptères cavernicoles, principalement sur ceux de la collection « Biospéologica ». *Biospéologica LXXVIII. Arch. Zool. exp. gén.*, 97, 32-50.
- CHARLES — 1960 — Rapp. MEI/551/12/OPÉR. 6.
- FARD (M. A.) — 1956 — The implications of *Anopheles sergenti* for malaria eradication programmes East of the Mediterranean. *Bull. O.M.S.*, 15, 821-828.

- HUSSON (R.) — 1947 — Diptères des galeries de mine de France. *Notes biosp.*, 1, 37-52.
- ↓ IVES (J.) — 1964 — Cave migration of certain Insects. *Bull. Nat. speleol. Soc.*, 26, 3, 115-118.
- ✓ MATILE (L.) — 1959 — Diptères I (*Trichoceridae*, *Limnobiidae*, *Tipulidae*, *Mycetophilidae*). in BEAUCOURN J. C. et MATILE L. : Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. *Bull. Soc. Hist. nat. Ouest France*, Nantes, 55, 15-26.
- ✓ MATILE (L.) — 1961 — Diptères II (*Sciariidae*, *Scatopsidae*, *Phrynidae*, *Chironomidae*, *Culicidae*, *Dixidae*). in BEAUCOURN J. C. et MATILE L. : Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. *Bull. Soc. Hist. nat. Ouest France*, 58, 21-27.
- ✓ MATILE (L.) — 1962 — Contribution à l'étude de la faune cavernicole de la Suisse. *Diptères. Bull. Soc. ent. Suisse*, 35, 1-2, 121-130.
- ✓ MOTAS (C.), DECOU (V.) et BURGHELE (A.) — 1967 — Sur l'association pariétale des grottes d'Olténie (Roumanie). *Ann. Spéléol.*, 22, 3, 475-522.
- MOUCHET (J.) et RAGEAU (J.) — 1966 — Observations sur les moustiques de la Camargue et du Bas-Rhône. I. L'hibernation d'*Uranotaenia unguiculata* Edwards, 1913 (*Diptera, Culicidae*). *Bull. Soc. Path. exot.*, 58, 2, 246-250.
- RIUX (J. A.) et ARNOLD (M.) — 1955 — Les Culicides de Camargue (étude systématique et écologique). *La Terre et la Vie*, Paris, 102, 244-286.
- ROUBAUD (E.) — 1933 — Essai synthétique sur la vie du Moustique commun (*Culex pipiens*). L'évolution humaine et les adaptations biologiques du Moustique. *Ann. Sci. nat. zool.*, 10 S, 16, 1-168.
- SALITERNIK (Z.) — 1967 — Field Investigations on the Bionomics of *Anopheles sergenti* Theo. in Israël during the years 1961-1965. *Israel Journ. Ent.*, 2, 145-162.
- TEKLE (A.) — 1960 — The physiology of hibernation and its role in the geographical distribution of populations of the *Culex pipiens* complex. *Ann. Journ. Trop. Med. Hyg.*, 9, 321-330.
- ✓ TOLLET (R.) — 1955 — Etudes biospéologiques XXXVI Révision des *Mycetophilidae* cavernicoles de Transylvanie (*Diptera Nematocera*), recueillis par R. Leruth. *Mém. Soc. R. ent. Belgique*, 27, 443-465.
- ✓ TOLLET (R.) — 1959 — Contribution à l'étude des Diptères cavernicoles des grottes d'Italie et de Suisse et description de deux *Mycetophilidae* nouveaux. *Bull. Ann. Soc. R. ent. Belgique*, 45, 7-8, 205-231.
- ✓ VAILLANT (F.) et BOTOSANEANU (L.) — 1966 — Notes sur les Psychodides (*Diptera*) des grottes. *Lucr. Inst. Speol. « E. Racovitza »*, 5, 91-98.

TROGLOPHILES.

- BARR (T. C.) — 1967 — Ecological Studies in the Mammoth Cave System of Kentucky. I. The Biota. *Int. Journ. Speleol.*, 3, 1 + 2, 147-204.
- BEAUCOURN (J. C.) et MATILE (L.) — 1963 — Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. I. Grottes de la Mayenne. *Ann. Spéléol.*, 18, 1, 117-135.
- BEAUCOURN (J. C.) et MATILE (L.) — 1963 — Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. 2. Cavités de la Sarthe, du Maine-et-Loire, de la Loire-Atlantique et du Morbihan. *Ann. Spéléol.*, 18, 3, 343-357.
- BUCHNER (P.) — 1965 — Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms. New-York, Wiley and Sons ed., 909 pp.
- ✓ CHEETHAM (C. A.) — 1920 — *Polypleta leptogaster* in Yorks, a cave-dwelling Dipterous larva. *Naturalist*, London, 189.
- ✓ COLLIN (J. E.) — 1943 — The British species of *Helomyzidae* (*Diptera*). *Ent. mon. Mag.*, 79, 234-251.
- COOK (O. F.) — 1913 — Web-spinning fly-larvae in Guatemalan caves. *Journ. Washington Acad. Sci.*, 3, 190-193.

- DECU-BURGHELE (A.) — 1963 — Contribuții la studiul dipterelor cavernicole din pesterile R. P. Romine. *Lucr. Inst. Speol. « E. G. Racovitza »*, 1-2 (1962-1963), 475-502.
- EDWARDS (F. W.) — 1924 — A note on the « New-Zealand Glow-worm » (*Diptera, Mycetophilidae*). *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 9, 14, 175-179.
- EDWARDS (F. W.) — 1934 — The New-Zealand Glow-worm. *Proc. Linn. Soc. London*, 146 (1933-1934), 1, 3-10.
- ENSLIN (E.) — 1906 — Die Lebensweise des Larve von *Macrocera fasciata* Mg. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.*, 2, 251-253.
- FERGUSON (E. W.) — 1925 — Description of a new species of *Mycetophilidae* (*Diptera*) with luminous larvae. *Proc. Linn. Soc. New South Wales*, 50, 487-488.
- FULTON (B. B.) — 1939 — Lochetic luminous Dipterous Larvae. *Journ. Elisha Mitchell scient. Soc.*, 55, 2, 289-293.
- FULTON (B. B.) — 1941 — A luminous Fly larva with Spider traits (*Diptera, Mycetophilidae*). *Ann. ent. Soc. America*, 34, 2, 289-302.
- GANGULY (G.) — 1960 — Notes on the Histology and Anatomy of the Larva of *Bolitophila luminosa* of New-Zealand. *Journ. R. Microsc. Soc.*, 79, 137-154.
- GATENBY (J. B.) — 1959 — Notes on the New-Zealand Glow-worm, *Bolitophila* (*Arachnocampa luminosa*). *Trans. R. Soc. New-Zealand*, 87, 3 + 4, 291-314.
- GATENBY (J. B.) — 1960 — The Australasian Mycetophilid Glow-worms. *Trans. R. Soc. New-Zealand*, 88, 3, 577-593.
- GATENBY (J. B.) and COTTON (S.) — 1960 — Snare Building and Pupation in *Bolitophila luminosa*. *Trans. R. Soc. New-Zealand*, 88, 1, 149-156.
- GATENBY (J. B.) and GANGULY (G.) — 1958 — On a Possible Explanation of the Sudden Dousing of the Light by the New-Zealand Glow-worm (*Arachnocampa luminosa*). *Jour. R. Microsc. Soc.*, 76, 146-148.
- GEZE (B.) — 1963 — Observations spéléologiques dans le Pacifique. *Speunca*, mem., 3, 103-114.
- GOLDSCHMIDT (R. B.) — 1948 — Glow-worms and Evolution. *La Revue scientifique*, Paris, 3298, 607-612.
- GRIEPENBURG (W.) — 1934 — Die Berghäuser Höhle bei Schwelm i. W. *Mitt. Höhl. Karstf.*, 33-39.
- HARRISON (R. A.) — 1961 — Notes on the Taxonomy of the New-Zealand Glow-worm, *Arachnocampa luminosa* (Skuse). (*Diptera, Mycetophilidae*). *Trans. R. Soc. New-Zealand*, 89, 1, 197-201.
- HARVEY (E. N.) — 1940 — Living light. Princeton, Princeton Univ. Press.
- HARVEY (E. N.) — 1952 — Bioluminescence. New-York, Academic Press Inc., 649 pp.
- HUDSON (G. V.) — 1926 — « The New-Zealand Glow-worm » *Bolitophila* (*Arachnocampa luminosa*) : summary of observations. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 9, 17, 228-235.
- HUDSON (G. V.) — 1926 — Observations made on the New-Zealand glow-worm (*Arachnocampa luminosa*) during 1926. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 9, 18, 667-670.
- HUDSON (G. V.) — 1928 — The New-Zealand Glow-worm. *Trans. New-Zealand Inst.*, 59, 426-428.
- HUDSON (G. V.) — 1950 — The Natural History of the New-Zealand Glow-worm. *Fragments of New-Zealand Entomology*. Wellington, Ferguson and Osborn ed., 15-37.
- ✓ HUSSON (R.) — 1936 — Contribution à l'étude de la faune des cavités artifielles. *Ann. Sci. nat. zool.*, 10 S, 19, 1-30.
- ✓ HUSSON (R.) — 1947 — Diptères des galeries de mine de France. *Notes biosp.*, 1, 37-52.
- KATO (K.) — 1953 — On the luminous fungus-gnats in Japan. *Sci. Rept. Saitama Univ.*, Urawa, B, 1, 59-63.
- ✓ LENGERSDORF (F.) — 1929 — Beitrag zur Kenntnis der Höhlenfauna Westfalens. *Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl.*, Bonn, 85, 106-108.

- MADWAR (M. B.) — 1937 — Biology and Morphology of the Immature Stages of *Mycetophilidae* (Diptera, Nematocera). *Philos. Trans. R. Soc. London*, ser. B, 227, 541, 1-110.
- MANSBRIDGE (G. H.) — 1933 — On the Biology of some *Ceroplastinae* and *Macrocerinae* (Diptera *Mycetophilidae*) with an appendix on the chemical nature of the web-fluid of *Ceroplastinae* by H. W. BUSTON. *Trans. R. ent. Soc. London*, 81, 1, 75-92.
- MATILE (L.) — 1960 — Diptères cavernicoles de la Côte-d'Or. *Sous le Plancher*, Dijon, 4, 41-48.
- MATILE (L.) — 1962 — Morphologie et Biologie d'un Insecte Diptère cavernicole, *Speolepta leptogaster* Winnertz (*Mycetophilidae*). *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, N. S. (A), Zool., 20, 3, 219-242.
- MATILE (L.) — 1963 — Diptères *Fungivoridae* récoltés à Richelieu (Indre-et-Loire) et aux environs. *Cahiers Nat.*, Bull. N. P., 19, 3, 75-79.
- MAY (B. M.) — 1963 — New-Zealand cave fauna. II. The limestone caves between Port Waikato and Piopio districts. *Trans. R. Soc. New-Zealand*, Zool., 3, 181-204.
- MOTAS (C.), DECOU (V.) et BURGHELE (A.) — 1967 — Sur l'association pariétale des grottes d'Olténie (Roumanie). *Ann. Spéol.*, 22, 3, 475-522.
- PEARSE (A.S.) — 1938 — Fauna of the Caves of Yucatan. *Carnegie Inst. Publ.* n° 491, 301 pp.
- PFEIFFER (H.) und STAMMER (H. J.) — 1930 — Pathogenes Leuchten bei Insekten. *Zeit. Morph. Okol. Tiere*, 20, 136-171.
- RICHARDS (A. M.) — 1959 — The New-Zealand Glow-worm. *New-Zealand Holidays*, Wellington, 14, 12-15.
- RICHARDS (A. M.) — 1960 — Observations on the New-Zealand Glow-worm *Arachnocampa luminosa* (Skuse). *Trans. R. Soc. New-Zealand*, 88, 3, 559-574.
- RICHARDS (A. M.) — 1964 — The New-Zealand glow-worm *Arachnocampa luminosa* (Skuse), (Diptera, *Mycetophilidae*). *Stud. Speleol.*, 1, 1, 38-41.
- RICHARDS (J. H.) — 1958 — Waitomo Caves. Wellington, A. H. and A. W. Reed ed.
- SCHMITZ (H.) — 1913 — Biologisch-anatomisch Untersuchungen an einer Höhlenbewohnenden *Mycetophiliden*larve, *Polytepta leptogaster* Winnertz. *Naturh. Genost. in Limburg Mededd.*, 65-96.
- SKUSE (F. A. A.) — 1890 — Diptera of Australia. *Nematocera* — Supplement II. *Proc. linn. Soc. New South Wales* (ser. 2), 5, 595-640.
- STAMMER (H. J.) — 1932 — Zur Biologie und Anatomie der leuchtenden Pilzmückenlarve von *Ceroplastus testaceus* Dalm. *Zeit. Morph. Okol. Tiere*, 26, 135-146.
- TONNOIR (A. L.) and EDWARDS (F. W.) — 1927 — New-Zealand Fungusgnats (Diptera, *Mycetophilidae*). *Trans. New-Zealand Inst.*, 57, 747-878.
- WAHLBERG (P. F.) — 1848 — Ytterligare bidrag till kännedonnen om Svamp-myggan *Ceroplastus sesioides*. *Kongl. Vetenskap. Akad. Handl.*, 317-327.
- WHEELER (W. M.) and WILLIAMS (F. X.) — 1915 — The luminous Organ of the New-Zealand Glow-worm. *Psyche*, Cambridge (Mass.), 22, 26-43.
- WIGGLESWORTH (V. B.) — 1947 — The Principles of Insect Physiology. London, Methuen and Co. ed., 741 pp.

GUANOPIHAGES.

- AUSTEN (E. E.) — 1936 — A remarkable semi-apterous fly (Diptera) found in a cave in East Africa and representing a new family, genus and species. *Proc. zool. Soc. London*, 425-431.
- BARR (T. C.) — 1967 — Ecological Studies in the Mammoth Cave System of Kentucky. I. The Biota. *Int. Journ. Speleol.*, 3, 1 + 2, 147-204.

- BEAUCOURNU (J. C.) et MATILE (L.) — 1963 — Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. I. Grottes de la Mayenne. *Ann. Spéol.*, 18, 1, 117-135.
- BEAUCOURNU (J. C.) et MATILE (L.) — 1963 — Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. 2. Cavités de la Sarthe, du Maine-et-Loire, de la Loire-Atlantique et du Morbihan. *Ann. Spéol.*, 18, 3, 343-357.
- BEZZI (M.) — 1914 — Ditteri cavernicoli dei Balcani raccolti dal Dott. K. Absolon (Brünn) (Secunda contribuzione). *Atti. Soc. ital. Sci. nat.*, 53, 207-230.
- BEZZI (M.) — 1914 — *Speomyia absoloni* n.g.n.sp. (Dipt.), eine degenerierte Höhlenfliege aus dem herzogowinisch-montenegrinischen Hochgebirge. *Zool. Anz.*, 44, 11, 504-507.
- BURGHELE-BALACESCO (A.) — 1966 — Diptères cavernicoles recueillis en Bulgarie. *Int. Journ. Speleol.*, 2, 303-308.
- DECU (A.) et DECU (V.) — 1961 — Cercetari morfologice la musca ganoului (*Theleia atricornis* Meig., Diptera, *Helomyzidae*). *St. cer. biol. anim.*, 13, 4, 467-484.
- DECOU (A.) et DECOU (V.) — 1964 — Recherches sur la synusie du guano des grottes d'Olténie et du Banat (Roumanie) (Note préliminaire). *Ann. Spéol.*, 19, 4, 781-797.
- DECU-BURGHELE (A.) — 1963 — Contributii la studiul dipterelor cavernicole din pesterile R. P. Romine. *Lucr. Inst. Speleol.* « E. Racovitza », 1-2, 475-494.
- DUDICH (E.) — 1932 — Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle « Baradla » in Ungarn. *Speleol. Monogr.*, 13, 1-246.
- EDWARDS (F. W.) — 1929 — Fauna of the Batu Caves, Selangor. XV. *Diptera*. With addenda by C. DOVER and H. M. PENDLEBURY. *Journ. Feder. Malay St. Mus.*, 14, 376-377.
- EMDEN (F. I. van) — 1950 — *Mormotomyia hirsuta* Austen (Diptera) and its systematic position. *Proc. R. ent. Soc. London* (B), 19, 121-128.
- FRANCISCOLO (M. A.) — 1955 — Fauna cavernicola del Savonese. *Ann. Mus. civ. St. nat. G. Doria*, Genova, 67, 376-377.
- HACKMAN (W.) — 1963a — Studies on the dipterous fauna in burrows of voles (*Microtus*, *Clethrionomys*) in Finland. *Acta Zool. Fenn.*, 102, 1-64.
- HACKMAN (W.) — 1963b — On the dipterous fauna of rodent burrows in Northern Lapland. *Notal. Ent.*, 43, 121-131.
- HARANT (H.) et BAUR (O.) — 1946 — *Lasiohelea wansoni* n. sp., Cératopogonide du Congo Belge. *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, 24, 141-142.
- HIERNAUX (C. R.) et VILLIERS (A.) — 1955 — *Speologica africana*. Etude préliminaire de six cavernes de Guinée. *Bull. I.F.A.N.*, 17, sér. 3, 926-946.
- HUSSON (R.) — 1947 — Diptères des galeries de mine de France. *Notes biosp.*, 1, 37-52.
- LEVER (R. J. A. W.) — 1964 — On the Insect Fauna of Fijian Caves. *Ent. mon. Mag.*, 100, 154.
- MAGCLURE (E.), BOO-LIAT (L.) and WIXX (S. E.) — 1967 — Fauna of the Dark Cave, Batu Caves, Kuala-Lumpur, Malaysia. *Pacific Insects*, Honolulu, 9, 3, 399-408.
- MATILE (L.) — 1960 — Diptères cavernicoles de la Côte-d'Or. *Sous le Plancher*, Dijon, 4, 41-48.
- MATILE (L.) — 1962 — Contribution à l'étude de la faune cavernicole de la Suisse. Diptères. *Bull. Soc. ent. Suisse*, 35, 1-2, 121-130.
- MENOZZI (C.) — 1934 — Alcuni aspetti della vita in relazione all'ambiente nella Grotta di S. Maria Maddalena sul Monte Vellestro (Reggio Emilia). *Atti Congr. Speleol. Triest*, 194-198.
- MOHRIG (W.) — 1965 — Infrasubspezifische Formen von *Triphleba antarctica* Schmitz, 1918 (*Diptera Phoridae*) aus den Naturhöhlen des Harzes. *Deutsch. ent. Zeitschr.*, 12, 4 5, 341-345.

- PEARSE (A. S.) — 1938 — Fauna of the Caves of Yucatan. *Carnegie Inst. Publ.* n° 491, 301 pp.
- SARA (M.) — 1950 a — Su *Psychoda severini severini* Tonn. (Dipt. *Psychodidae*) nuova per l'Italia e sulla sua larva, rinvenute in ambiente cavernicolo. *Ann. Ist. Mus. Univ. Napoli*, 2, 3, 1-4.
- SARA (M.) — 1950 b — Sulla chetotassi e su alcune caratteristiche del tegumento nella larva di *Psychoda severini severini* Tonn. (Dipt. *Psychodidae*). *Ann. Ist. Mus. Univ. Napoli*, 2, 6, 1-9.
- SCHMITZ (H.) — 1909 — Die Insektenfauna der Höhlen von Maastricht und Umgebung. Unter besonderer Berücksichtigung der Dipteren. *Tijdschr. v. Ent.*, 52, 62-95.
- SCHMITZ (H.) — 1919 — Die Phorida-Fauna von Dr Karl Absolon 1908-1918 besuchten Mittel- und südöst-europäischen Höhlen. *Tijdschr. v. Ent.*, 61, 232-241.
- SCHMITZ (H.) — 1929 — Revision der Phoridae nach forschungsgeschichtlichen, nomenklaturischen, biologischen und faunistischen Gesichtspunkten. Berlin und Bonn, 212 pp.
- SCHMITZ (H.) — 1938 — Phoridae, in LINDNER E.: Die Fliegen der palaearktischen Region, Lief 123, 1-192.
- SCHMITZ (H.) — 1940 — Etudes biospéologiques XXIII. Die vermutliche Larve von *Triphleba atricola* Schmitz. *Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 16, 38, 1-4.
- SKIDMORE (P.) — 1966 — The biology of *Scolioctentra villosa* (Mg) (Dipt. *Heleomyzidae*). *Ent. mon. Mag.*, 102, 94-98.
- TOLLET (R.) — 1959 — Contribution à l'étude des Diptères cavernicoles des grottes d'Italie et de Suisse et description de deux *Mycetophilidae* nouveaux. *Bull. Ann. Soc. ent. Belgique*, 95, 205-231.
- VAILLANT (F.) et BOTOSANEANU (L.) — 1966 — Notes sur les Psychodides (Diptera) des grottes. *Lucr. Inst. Speol. « E. Racovitza »*, 5, 91-98.
- VATTIER (G.) — 1964 — *Dasyhelea adami* sp. n. (Diptera, *Ceratopogonidae*). Morphologie et Biologie. *Bull. Soc. Path. exot.*, 57, 5, 1159-1177.
- VATTIER (G.) et ADAM (J. P.) — 1966a — Les *Ceratopogonidae* (Diptera) des grottes de la République du Congo (Brazzaville). *Ann. Spéol.*, 21, 3, 711-773.
- VATTIER (G.) et ADAM (J. P.) — 1966b — Capture de *Ceratopogonidae* dans des grottes de la République gabonaise. *Biol. Gabon.*, 2, 4, 295-309.

ZOOPIHAGES.

- BARR (T. C.) — 1967 — Ecological Studies in the Mammoth Cave System of Kentucky. I. The Biota. *Int. Journ. Speleol.*, 3 : 1 + 2, 147-204.
- DECOU-BURGEHELE (A.) — 1961 — Sur la Biologie de *Megaselia melanocephala* von Roser, Phoride parasite des cocons de *Meta menardi* Latr. *Ann. Fed. spéol. Belgique*, 2, 1, 16-22.
- EDWARDS (F. W.) — 1929 — Fauna of the Batu Caves, Selangor. XV, Diptera. *Jour. Fed. Malay States*, 14, 376-377.

CULICIDES ET PHLÉBOTOMES.

- ABONNENC (E.) — 1954 — Sur un Anophèle cavernicole de la Guinée, *Anopheles cavernicolus* n. sp. *Bull. Mus. Ecole prép. Méd. Pharm. Dakar*, 2, 288-290.
- ABONNENC (E.) — 1956 — *Speologia africana*. Sur un Anophèle cavernicole de la Guinée : *Anopheles cavernicolus* n. sp. (Diptera, *Culicidae*) ; note préliminaire. *Bull. I.F.A.N.*, 18, sér. A, 3, 802-805.
- ABONNENC (E.), ADAM (J. P.) et BAILLY-CHOUMARA (H.) — 1959 — Sur trois Phlébotomes cavernicoles nouveaux de la région éthiopienne, *P. crypticola*, *P. balmicola* et *P. somaliense*. *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, 37, 4, 577-590.

- ABONNENC (E.) et MINTER (D. M.) — 1965 — Tables d'identification bilingues des Phlébotomes de la région éthiopienne. *Cahiers O.R.S.T.O.M., Ent. méd.*, 5, 63 pp.
- ADAM (J. P.) — 1961 — *Anopheles caroni* n. sp., un anophèle (Diptera-Culicidae) nouveau de la République du Congo. *Bull. Soc. Path. exot.*, 54, 714-717.
- ADAM (J. P.) — 1962 — Un Anophèle cavernicole nouveau de la République du Congo (Brazzaville) : *Anopheles (Neomyzomyia) hamoni* n. sp. (Diptera, *Culicidae*). *Bull. Soc. Path. exot.*, 55, 163-165.
- ADAM (J. P.) — 1965 a — Transmission d'hémospores par des anophèles cavernicoles dans les grottes du Congo (Brazzaville). *Bull. Org. mond. Santé*, 32, 598-602.
- ADAM (J. P.) — 1965 b — Les *Culicidae* cavernicoles du Congo et de l'Afrique intertropicale. *Ann. Spéol.*, 20, 3, 409-423.
- ADAM (J. P.) et BAILLY-CHOUMARA (H.) — 1964 — Les *Culicidae* et quelques autres Diptères hématophages de la République de Guinée. *Bull. I.F.A.N.*, 26, sér. A, 3, 900-923.
- ADAM (J. P.), BAILLY-CHOUMARA (H.) et ABONNENC (E.) — 1960 — Notes écologiques sur quelques Phlébotomes cavernicoles de la région éthiopienne. *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, 38, 299-304.
- ADAM (J. P.) et MATTINGLY (P. F.) — 1957 — Note sur la morphologie et la biologie d'*Anopheles (Neomyzomyia) hamoni* n. sp. (Diptera, *Culicidae*). *Bull. Soc. Path. exot.*, 50, 5, 671-675.
- ADAM (J. P.) et VATTIER (G.) — 1964 — Contribution à l'étude biologique d'*Anopheles hamoni* Adam, 1962 (Diptera-Culicidae). *Cahiers O.R.S.T.O.M., Ent. méd.*, 2, 55-71.
- ADAM (J. P.), VATTIER (G.) et PAJOT (F. X.) — 1964 — Dysharmonie gonotrophique chez deux anophèles cavernicoles du Congo (Brazzaville). *Bull. Soc. Path. exot.*, 57, 397-399.
- HAMON (J.), TAUFFLIEB (R.) et MAILLOT (L.) — 1957 — Description d'*Aedes (Aedimorphus) grjebinei* sp. n., accompagnés de quelques données nouvelles sur les moustiques d'A.E.F. *Bull. Soc. Path. exot.*, 50, 692-696.
- KIRK (O. B. E.) and LEWIS (D. J.) — 1951 — The *Phlebotominae* of the Ethiopian Region. *Trans. R. ent. Soc. London*, 102, 383-510.
- LELEUP (N.) — 1950 — Considérations sur l'Éthologie et la dispersion actuelle des Anophèles cavernicoles du Congo Belge. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 43, 353-355.
- LELEUP (N.) — 1952 — Un Anophèle cavernicole nouveau du Kibali-Ituri : *Anopheles faini* n. sp. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 46, 151-158.
- LELEUP (N.) et LIPS (M.) — 1950 — Un Anophèle cavernicole nouveau du Katanga : *Anopheles Rhodaini* n. sp. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 43, 303-308.
- LELEUP (N.) et LIPS (M.) — 1951 — Notes descriptives complémentaires sur *Anopheles Rhodaini*. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 44, 169-172.
- LELEUP (N.) et ZAGHI (A.) — 1960 — A propos de *Anopheles (Myzomyia) faini* Leleup et de *A. faini* subsp. *van thieli* Laarman. *Ann. Soc. belg. Méd. trop.*, 40, 925-931.
- LEWIS (D. J.) and KIRK (R.) — 1954 — Notes on the *Phlebotominae* of the Anglo-Egyptian Sudan. *Ann. trop. Méd. Parasit.*, 48 : 1, 33-45.
- LIPS (M.) — 1960 — Anophèles du Congo. 3. Faune des grottes et des anfractuosités. Références. Recoltes. Répartition et importance médicale actuelle. *Riv. d. Parasit.*, 21, 289-306.
- MATTINGLY (P. F.) — 1954 a — The Past, Present and Future of Mosquito Studies in the Belgian Congo. *Ann. Mus. R. Congo Belge (in-4°)*, Zool. I, Misc. Zool. H. Schouteden, 464-468.
- MATTINGLY (P. F.) — 1954 b — Notes on Ethiopian *Uranotaenia* (Diptera, *Culicidae*) with a description of a new species. *Proc. R. ent. Soc. London* (B), 23, 167-171.

- MATTINGLY (P. F.) and ADAM (J. P.) — 1954 — A new species of Cave-dwelling *Anophelinae* from the French Cameroons. *Ann. trop. Méd. Parasit.*, 48, 55-57.
- MEILLON (B. de) — 1947 — The *Anophelini* of the Ethiopian geographical region. *Publ. South-Afr. Inst. med. Res.*, 49, 272 pp.
- MOUCHEZ (J.), GARIOU (J.) et RIVOLA (E.) — 1957 — Observations sur la biologie d'*Anopheles smithi* var. *rageai* Mattingly et Adam, 1954, vecteur d'un *Plasmodium* de mammifère aux environs de Yaoundé (Sud-Cameroun). *Bull. Soc. Path. exot.*, 50, 157-164.
- PAJOT (F. X.) et ADAM (J. P.) — 1964 — Notes morphologiques sur *Anopheles caroni* Adam, 1961 (*Diptera-Culicidae*). *Bull. Soc. Path. exot.*, 57, 626-637.
- PARROT (L.) et SCHWETZ (J.) — 1937 — Phlébotomes du Congo Belge. VI. Trois espèces et une variété nouvelles. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 29, 221-228.
- PARROT (L.) et WANSON (M.) — 1938 — Phlébotomes du Congo Belge. VIII. Sur le mâle de *Phlebotomus gigas*. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 31, 153-156.
- PARROT (L.) et WANSON (M.) — 1939 — Phlébotomes du Congo Belge. IX. *Phlebotomus (Prophlebotomus) mirabilis* n. sp. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 32, 149-153.
- PARROT (L.) et WANSON (M.) — 1946 — Note sur les Phlébotomes. LIII. Sur *Phlebotomus gigas* et sur *Phlebotomus mirabilis*. *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, 24 : 2, 143-152.
- QUATE (L. W.) and FAIRCHILD (G. B.) — 1961 — *Phlebotomus* sand flies of Malaya and Borneo (*Diptera : Psychodidae*). *Pacific Insects, Honolulu*, 3 : 2-3, 203-222.
- VATTIER (G.) — 1966 a — *Phlebotomus emilii*, espèce nouvelle découverte dans la grotte de Doumboula près de Loudima (Sous-Préfecture de Madingou) au Congo-Brazzaville. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 262, 1640-1641.
- VATTIER (G.) — 1966 b — Contribution à l'étude biologique des Phlébotomes troglodytes des grottes du Congo-Brazzaville. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 262, 1725-1728.
- VATTIER-BERNARD (G.) — Sur deux espèces de Phlébotomes d'une grotte du Congo-Brazzaville. Description de *Phlebotomus (Prophlebotomus) bembai* n. sp. et complément à la description de *P. (P.) emilii* Vattier, 1966. *Cahiers O.R.S.T.O.M., Ent. méd. (sous presse)*.
- VATTIER-BERNARD (G.) et ARONNENC (E.) — 1967 — *Phlebotomus moucheti* (*Diptera Psychodidae*), espèce nouvelle capturée dans les grottes au Cameroun et en République Centrafricaine. *Cahiers O.R.S.T.O.M., Ent. méd.*, 2, 67-70.
- VATTIER (G.) et ADAM (J. P.) — 1962 — Description de la nymphe d'*Ura-noaenia cavernicola* Mattingly, 1954. Notes morphologiques et écologiques sur la larve et l'adulte. *Bull. Soc. Path. exot.*, 55, 911-918.
- WANSON (M.) et LEBIED (B.) — 1945 — Un nouvel Anophèle cavernicole du Congo Belge : *Anopheles (Myzomyia) Vanhoofti* sp. nov. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 39, 119-129.
- WANSON (M.) et LEBIED (B.) — 1946 — L'habitat des Phlébotomes cavernicoles de Thysville (Congo Belge). *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, 24 : 2, 153-156.
- PUPIPARES (*).
- AELLEN (V.) — 1955 — Etude d'une collection de *Nycteribiidae* et de *Streblidae* (*Diptera Pupipara*) de la région paléarctique occidentale, particulièrement de la Suisse. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 73, 81-104.

(* Tenté de rassembler toutes les références aux Pupipares trouvés sous terre reviendrait pratiquement à faire la bibliographie complète des *Nycteribiidae* et des *Streblidae*, ce qui sort du cadre que nous nous sommes fixé. Nous ne citerons donc ici, outre ceux donnés dans le texte, que quelques travaux particulièrement importants du point de vue biologique ou faunistique.

- BEAUCOURNU (J. C.) — 1961 — Ectoparasites des Chiroptères de l'Ouest de la France. 1^{re} partie. *Ixodoïdés, Cimicidés et Nycteribiidés*. *Bull. Soc. scient. Bretagne*, 36, 315-338.
- BEAUCOURNU (J. C.) — 1967 — Contribution à la connaissance de la biologie d'*Ixodes (Eschatocephalus) vespertilionis* Koch 1844 et d'*Ixodes (Pomerantzevella) simplex* Neuman 1906 (*Acarina, Ixodoidea*), parasites des Chiroptères. *Ann. Spéol.*, 22 : 3, 543-580.
- DECU-BURGHIELE (A.) — 1962 — Contributii la cunoastera Nycteribiidelor (*Diptera, Pupipara*) din fauna R. P. Române. *St. cerc. Biol. anim.*, 14 : 2, 225-239.
- FALCOZ (L.) — 1923 — *Pupipara* (Diptères) (1^{re} série). *Biospeologica XLIX. Arch. Zool. exp. gén.*, 61, 521-522.
- GUIMARAES (L. R.) et D'ANDRETTA (M. A. V.) — 1956 — Sinopsis dos *Nycteribiidae* (*Diptera*) do Novo Mundo. *Arg. zool. Soc. Sao Paulo*, 10, 1-184.
- HENNIG (W.) — 1941 — Die Verwandtschaftsbeziehungen der Pupiparen und die Morphologie der Sternalregion des Thorax der Dipteren. *Arch. morph. taxon. Ent. Berlin*, 8, 231-249.
- HOOPER (J. H. D.) and HOOPER (W. M.) — 1956 — Habits and movements of cave-dwelling bats in Devonshire. *Proc. zool. Soc. London*, 127, 1-.
- HURKA (K.) — 1964 — Distribution, bionomy and ecology of the European Bat Flies with special reference to the Czechoslovak Fauna (*Diptera, Nycteribiidae*). *Acta Univ. Carolinae, Biologica*, 3, 167-234.
- JOBLING (B.) — 1949 — Host-parasite relationship between the American *Streblidae* and the bats, with a new key to the American genera and a record of the *Streblidae* from Trinidad. *British West Indies (Diptera). Parasitology*, 39, 315-329.
- JOBLING (B.) — 1951 — A record of the *Streblidae* from the Philippines and other Pacific Islands, including morphology of the abdomen, host-parasite relationship and geographical distribution, and with description of five new species (*Diptera*). *Trans. R. ent. Soc. London*, 102, 211-246.
- JOBLING (B.) — 1954 — *Streblidae* from the Belgian Congo, with a description of a new genus and three new species. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 50, 89-115.
- KESSEL (Q. C.) — 1925 — A synopsis of the *Streblidae* of the World. *New-York ent. Soc. Jour.*, 33, 11-33.
- MAA (T. C.) — 1965 — An interim world list of Batflies (*Diptera : Nycteribiidae* and *Streblidae*). *Journ. med. Ent.*, 1 : 4, 377-384.
- MAA (T. C.) — 1967 — A synopsis of *Diptera pupipara* of Japan. *Pacific Insects, Honolulu*, 9 : 4, 727-760.
- THEODOR (O.) — 1954 a — *Nycteribiidae*. in LINDNER E. : Die Fliegen der Palaearktischen Region, 66a. Stuttgart, 44 pp.
- THEODOR (O.) — 1954 b — *Streblidae*. in LINDNER E. : Die Fliegen der Palaearktischen Region, 66b. Stuttgart, 12 pp.
- THEODOR (O.) — 1957 a — The *Nycteribiidae* of the Ethiopian Region and Madagascar. *Parasitology*, 47, 457-543.
- THEODOR (O.) — 1957 b — Parasitic adaptation and host-parasite specificity in the pupiparous *Diptera*. *First Symp. Host. Specif. Paras. Verlebr.*, Neuchâtel, 50-63.
- THEODOR (O.) — 1967 — An illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of *Nycteribiidae* (*Diptera*) in the British Museum (Natural History). *Trustees British Mus. (N.H.) Publ. n° 655*, 606 pp.
- THEODOR (O.) and MOSCONA (A.) — 1954 — On bat-parasites in Palestine. I. *Nycteribiidae, Streblidae, Hemiptera, Siphonaptera*. *Parasitology*, 44, 157-245.

TROGLOBIES.

- FREEMAN (P.) — 1952 — A new genus and species of *Mycetophilidae* (Diptera) allied to *Phyria* Johannsen from a cave in Italy. *Boll. Soc. ent. Italia*, 82 : 3-4, 20-23.
- PATRIZI (S.) — 1956 — Notes sur la faune cavernicole du Lazio et de la Sardaigne. *Comm. prem. Cong. int. Spéléol.*, Paris, 3, 183-191.

DIVERS (*).

- AELLEN (V.) — 1951 — La faune des grottes aux Fées de Vallorbe. *Stalactite, Org. Soc. suisse Spéléol.*, 1 : 4, 5-11.
- AELLEN (V.) et GIGON (R.) — 1964 — La grotte du Chemin-de-Fer (Jura neuchâtelois). *Bull. Soc. neuchât. Sci. nat.*, 87, 5-29.
- AELLEN (V.) et STRINATI (P.) — 1956 — Matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse. *Rev. suisse Zool.*, 63, 185-202.
- AELLEN (V.) et STRINATI (P.) — 1962 — Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse. *Rev. suisse Zool.*, 69, 25-66.
- ALEXANDER (C. P.) — 1961 — A new cave-inhabiting crane-fly from Malaya (Diptera : Tipulidae). *Pacific Insects*, Honolulu, 3 : 1, 27-29.
- ALTHERR (E.) — 1938 — La faune des mines de Bex avec étude spéciale des Nématodes. *Rev. suisse Zool.*, 45, 567-720.
- ANTONIETTI (A.) — 1961 — Les grottes de la Tourne. *Cavernes, Bull. Spéléo-Club Mont. neuchât.*, 5 : 1, 5-12.
- BAILEY (V.) — 1933 — Cave-life of Kentucky, mainly in the Mammoth Cave region. *Americ. Midl. Natur.*, 14, 385-635.
- BALAZUC (J.) — 1954 — Un Diptère *Mycetophilidae* nouveau pour la faune française. *Bull. Soc. ent. France*, 59, 112.
- BARR (T. C.) — 1967 — Ecological Studies in the Mammoth Cave System of Kentucky. I. The Biota. *Int. Journ. Speleol.*, 3 : 1-2, 147-204.
- BEAUCOURNU (J. C.) et MATILE (L.) — 1963 — Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. 1. Grottes de la Mayenne. *Ann. Spéléol.*, 18 : 1, 117-135.
- BEAUCOURNU (J. C.) et MATILE (L.) — 1963 — Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. 2. Cavités de la Sarthe, du Maine-et-Loire, de la Loire-Atlantique et du Morbihan. *Ann. Spéléol.*, 18 : 3, 343-357.
- BEAUCOURNU (J. C.) et MATILE (L.) — 1963 — Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. 3. Liste des espèces ; bibliographie. *Ann. Spéléol.*, 18 : 4, 519-531.
- BELLARD-PIETRI (E. de) — 1956 — La espeologia en Venezuela. *Comm. prem. Congr. int. Spéléol. Paris 1953*, 3, 223-232.
- BERNASCONI (R.) et BIANCHI (S.) — 1960 — Deuxième note sur quelques nouvelles cavités du Tessin méridional. *Stalactite, Org. Soc. suisse Spéléol.*, 4 : 5, 137-147.
- BIRSTEIN (J. A.) und LOPANCHOV (G. W.) — 1940 — *Biospeologica sovietica I. Erforschungen der Höhlenfauna der USSR in der Jahren 1935-1939*. *Bull. Soc. Natur. Moscou*, 49 : 3-4, 36-38.
- BONNET (P.) — 1951 — Une grotte nouvelle pour la biospéologie, « le Trou du Rantou ». *Bull. Soc. mérid. Spéol. Préhist.*, 1947-1951, 245-251.
- BOU (C.) — 1966 — Faune souterraine du Sud-Ouest du Massif Central. I. Contribution à la connaissance des Invertébrés. *Ann. Spéléol.*, 21 : 3, 689-706.

(*) Cette rubrique comprend les travaux non inclus dans Wolf (1934-1937) et Leruth (1939) ; ont été exclues les références déjà citées dans la bibliographie par chapitre et qui ne concernaient qu'une espèce ou une seule catégorie écologique.

- BURGHELE-BALACESCU (A.) — 1965 — Specii noi de *Mycetophilidae* cavernicole din România. *Lucr. Inst. Speol. « E. Racovitza »*, 4, 303-308.
- BURGHELE-BALACESCU (A.) — 1966 — Diptères cavernicoles recueillis en Bulgarie. *Int. Journ. Speleol.*, 2, 3, 303-308.
- BURGHELE-BALACESCU (A.) — 1966 — Les *Mycetophilidae* (Diptères) cavernicoles de la collection *Biospeologica* (IV-VIII^e séries des « Grottes visitées »). *Int. Journ. Speleol.*, 2, 3, 319-334.
- BURGHELE-BALACESCU (A.) si AVRAM (S.) — 1966 — Pesteri cercetate in Oltenia, intre valea Motrului si valea Tismanei. *Lucr. Inst. Speol. « E. Racovitza »*, 5, 21-41.
- COLLART (A.) — 1940 — Etudes biospéologiques XXII. *Helomyzidae* (Diptera) de Transylvanie. *Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 16, 35, 27 pp.
- COLLART (A.) — 1941 — Etudes biospéologiques XXVI. *Empididae, Dolichopodidae, Syrphidae* (Diptera) de Transylvanie. *Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 17, 6, 12 pp.
- COLLART (A.) — 1942 — Etudes biospéologiques XXX. *Dryomyzidae, Scatophagidae, Anthomyiidae, Tachinidae* (Diptera) de Transylvanie. *Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 17, 63, 11 pp.
- COLLESS (D. H.) — 1962 — *Chetoneura cavernae*, n. gen., n. sp., from Batu Caves, Malaya. *Pacific Insects*, Honolulu, 4, 2, 437-439.
- COLLIN (J. E.) — 1943 — The British species of *Helomyzidae* (Diptera). *Ent. mon. Mag.*, 79, 234-251.
- CONCI (C.) — 1953 — Il Buranco Rampium n° 232 Li. *Rass. Speleol. italiana*, ann. V, 3, 86-88.
- COOREMAN (J.) — 1941 — Etudes biospéologiques XXVIII. Note sur *Myiandros diadematus* Willman, 1937 (Acariens, Sarcopiformes) pseudoparasite des *Helomyzidae* (Diptères) de Transylvanie. *Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 17, 42.
- COTTI (G.) — 1952 — La Grotta del Mago. *Stalactite, Org. Soc. suisse Spéléol.*, 2, 5, 3-4.
- COTTI (G.) — 1957 — Le grotte del Ticino II. Note biologische I. *Boll. Soc. ticin. Sci. nat.*, 52, 7-36.
- COTTI (G.) — 1959 — Le grotte del Ticino II. Note biologiche I. Parte II. *Boll. Soc. ticin. Sci. nat.*, 53, 43-74.
- DECU-BURGHELE (A.) — 1963 — Contributii la studiul dipterolor cavernicole din pesterile R. P. Romine. *Lucr. Inst. Speol. « E. Racovitza »*, 1-2, 475-494.
- EGLIN (W.) — 1949 — Von der Tierwelt der Glitzersteinhöhle Ingelsteinfluh bei Gempfen (Solothurn). *Leben und Umwelt*, Basel, 5, 177-185.
- FRANCISCOLO (M. E.) — 1955 — Fauna cavernicola del Savonese. *Ann. Mus. civ. St. nat. Giacomo Doria, Genova*, 67, 1-223.
- FREEMAN (P.) — 1962 — *Chironomidae* from the Batu Caves, Malaya (Diptera : Nematocera). *Pacific Insects*, Honolulu, 4, 1, 129-131.
- GIGON (R.) et AELLEN (V.) — 1960 — Contribution à la spéléologie du bassin suisse du Doubs. *Stalactite, Org. Soc. suisse Spéléol.*, 4, 4, 79-123.
- GINET (R.) — 1955 — Faune du Gouffre du Caladaire (Basses-Alpes). *Notes biosp.*, 10, 2, 133-144.
- GINET (R.) — 1961 — Faune cavernicole du Jura méridional et des chaînes subalpines dauphinoises. II. Contribution à la connaissance des Invertébrés. *Ann. Spéléol.*, 16, 3, 303-325.
- GLOVER (P. E.), GLOVER (E. C.), TRUMP (E. C.) and WATERIDGE (I. E. D.) — 1964 — The lava caves of Mount Suswa, Kenya, with particular reference to their ecological role. *Stud. Speleol.*, 1, 1, 51-66.
- GOETGHEBUER (M.) — 1939 — Etudes biospéologiques XVI. Deux *Chironomidae* (Diptera) de Roumanie. *Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 15, 56, 2 pp.
- GRIEPENBURG (W.) — 1939 — Die Tierwelt der Höhlen bei Kollenhardt. *Mitt. Höhl. Karstf.*, 17-26.

- GEOURGIEV (V.) et BERON (P.) — 1962 — Essai sur la faune cavernicole de Bulgarie. *Ann. Spéléol.*, 17, 2, 285-356.
- HIERNAUX (C. R.) et VILLIERS (A.) — 1955 — *Speologica africana*. Etude préliminaire de six cavernes de Guinée. *Bull. I.F.A.N.*, 17, sér. A, 3, 926-946.
- HUSSON (R.) — 1947 — Diptères des galeries de mine de France. *Notes biosp.*, 1, 37-52.
- IVES (J. D.) — 1949 — Notes on the cycle of abundance of certain Diptera in a small cave (Abstract). *Journ. Tennessee Acad. Sci.*, Nashville, 24, 171.
- IVES (J. D.) — 1951 — Faunal abundance cycles in a small crepuscular cave. *Journ. Elisha Mitchell scient. Soc.*, Chapel Hills, 67, 259-270.
- JÉQUIER (J. P.) — 1964 — Etude écologique et statistique de la faune terrestre d'une caverne du Jura suisse au cours d'une année d'observation. *Rev. suisse Zool.*, 71, 313-370.
- KEMP (S.) and CHOPRA (B.) — 1924 — The Siju Cave, Garo Hills, Assam. Part I. *Rec. Indian Mus.*, 26, 3-22.
- LENGERSDORF (F.) — 1937 — Beitrag zur Kenntnis von in Höhlen des Karstes gefundenen Dipteren. *Mitt. Höhl. Karstf.*, 4, 139-141.
- LENGERSDORF (F.) — 1938 — Beitrag zur Kenntnis der Höhlenfauna des Hönnetales in Westfalen. *Mitt. Höhl. Karstf.*, 145-147.
- LENGERSDORF (F.) — 1939 — Etudes biospéologiques XIII. *Campyloneura recondi*, nov. gen. nov. spec. (Diptera Campylomyzidae) de Roumanie. *Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 15, 37, 4 pp.
- LENGERSDORF (F.) — 1940 — Kritische Bemerkungen zu zwei Arten von Höhlen Sciariden. *Mitt. Höhl. Karstf.*, 1, 36-38.
- LENGERSDORF (F.) et LERUTH (R.) — 1940 — Etudes biospéologiques XIX. *Sciaridae* (= *Lycoriidae*) et *Mycetophilidae* (= *Fungivoridae*) cavernicoles de Transylvanie (Diptera). *Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 16, 6, 24 pp.
- LERUTH (R.) — 1941 — Etudes biospéologiques XXVII. *Phoridae* cavernicoles de Transylvanie (Diptera). *Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 17, 29, 8 pp.
- LEVER (R. J. A. W.) — 1964 — On the Insect Fauna of Fijian Caves. *Ent. mon. Mag.*, 100, 154.
- LINDBERG (K.) — Notes sur des grottes de l'île de Crète. *Fragmenta Balcanica*, Skopje, 1, 19, 165-174.
- LINDBERG (K.) — 1957 — Notes sur les grottes de la Grèce. *Acta Mus. macedon. Scient. natur.*, 1955-1957 : 3-4, 41-69.
- LOKSA (I.) — 1961 — Ökologisch-faunistische Untersuchungen in der Freiheitshöhle bei Egerszszog. *Acta zool. Acad. Sci. hungar.*, 7, 1-2, 219-230.
- MACCLURE (E.), BOO-LIAT (L.) and WINN (S. E.) — 1967 — Fauna of the dark cave, Batu Caves, Kuala-Lumpur, Malaysia. *Pacific Insects*, Honolulu, 9, 3, 399-408.
- MAGNÉ (J.) — 1963 — Nouvelles données sur la faune cavernicole de l'Agenais. *Spelunca, mem.*, 3, 195-198.
- MATILE (L.) — 1959 — Diptères I (*Trichoceridae*, *Limnobiidae*, *Tipulidae*, *Mycetophilidae*) in BEAUCOURNU J. C. et MATILE L. : Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. *Bull. Soc. Hist. nat. Ouest France*, Nantes, 55, 15-26.
- MATILE (L.) — 1960 — Diptères cavernicoles de la Côte-d'Or. *Sous le Plancher*, Dijon, 4, 41-48.
- MATILE (L.) — 1961 — Diptères II (*Sciaridae*, *Scatopsidae*, *Phrynidæ*, *Chironomidae*, *Culicidae*, *Diridae*) in BEAUCOURNU J. C. et MATILE L. : Contribution à l'inventaire faunistique des cavités souterraines de l'Ouest de la France. *Bull. Soc. Hist. nat. Ouest France*, Nantes, 58, 21-27.
- MATILE (L.) — 1962 — Contribution à l'étude de la faune cavernicole de la Suisse. Diptères. *Bull. Soc. ent. Suisse*, 35, 162, 121-130.

- MATILE (L.) — 1963 — Diptères *Fungivoridae* récoltés à Richelieu (Indre-et-Loire) et aux environs. *Cahiers Naturalistes, Bull. N.P.*, 19, 3, 75-79.
- MATILE (L.) — 1963 — Un nouveau *Mycetophilidae* pour la faune de France (Diptera *Nematocera*). *Rev. fr. Ent.*, 30, 2, 141-143.
- MATILE (L.) — 1967 a — Note sur les *Mycetophilidae* de la région pyrénéenne et description de quatre espèces nouvelles (Dipl. *Nematocera*). *Bull. Soc. ent. France*, 72, 3-4, 121-126.
- MATILE (L.) — 1967 b — Note sur les *Mycetophilidae* de la région pyrénéenne et description de quatre espèces nouvelles (Dipl. *Nematocera*) (suite). *Bull. Soc. ent. France*, 72, 5-6, 208-217.
- MAY (B. M.) — 1963 — New-Zealand cave fauna. II. The limestone caves between Port Waikato and Piopio districts. *Trans. R. Soc. New-Zealand, zool.*, 3, 181-204.
- MOHRIG (W.), BROEN (B. von) et MORITZ (M.) — 1968 — Beiträge zur Arthropodenfauna aus Grosshöhlen des Harzes und des Kyffhäusers. I. Allgemeine Charakteristik der untersuchten Höhlen und Fundortbeschreibung. II. Diptera. *Deutsche Ent. Zeitschr.*, 15, 4-5, 367-387.
- MOTAS (J.), DECOU (V.) et BURGELE (A.) — 1967 — Sur l'association pariétale des grottes d'Olténie (Roumanie). *Ann. Spéléol.*, 22, 3, 475-522.
- MÜHLMAN (H.) — 1942 — Die rezente Metazoenfauna der Harzer Höhlen und Bergwerke. *Zoogeographica*, 4, 187-251.
- NOIR (J.) — 1949 — L'aven du Caladaire. *Rass. Speleol. ital.*, 1, 2-3, 73-75.
- NOIR (J.) et BARONE (R.) — 1950 — L'aven du Caladaire (Basses-Alpes). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 230, 400-402.
- PARENZAN (P.) — 1953 — Esplorazione biologica della grotta di S. Michele. *Rass. Speleol. ital.*, 5, 2, 63-66.
- PAULIAN (R.) et GRJEBINE (A.) — 1953 — Une campagne spéléologique dans la réserve naturelle de Namoroka. *Natur. malgache*, 5, 19-28.
- PAVAN (M.), PAVAN (M.) et SCOSSTIROLI (R.) — 1953 — Il Buco del Corno n° 1004 LO (Lombardia, Italia). *Rass. Speleol. italiana*, 5, 1, 4-27.
- PAX (F.) — 1937 — Beobachtungen über das Tierleben einer istrischen Trockenhöhle. *Mitt. Höhl. Karstf.*, 88-95.
- PAX (F.) — 1938 — Beitrag zur Kenntnis der Höhlenfauna von Leine. *Mitt. Höhl. Karstf.*, 113-121.
- PEARSE (A. S.) — 1938 — Fauna of the Caves of Yucatan. *Carnegie Inst. Publ.* n° 491, 301 pp.
- RÉMY (P.) — 1953 — Description des grottes yougoslaves (Herzégovine, Dalmatie, Cura Gora et ancien Sandzak de Novi Pazar). *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Pays serbe*, Beograd, B, 6-6.
- RICHARDS (O. W.) — 1955 — Species of *Alombus* (Diptera, *Chloropidae*) from the Belgian Congo and adjacent regions. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 52, 36-47.
- RICHARDS (O. W.) — 1962 — A new species of *Leptocera* (Diptera, *Sphaeroceridae*) from caves in Portugal. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (13), 5, 491-495.
- RIEDEL (M. P.) — 1914 — *Nematocera Polyneura*. in : Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale (1911-1912). Résultats scientifiques. *Diptera*, III. Paris, A. Schulz ed., 69-100.
- ROUSSET (A.) — 1957 — Diptères brachycères cavernicoles de Côte-d'Or. *Trav. Lab. Zool. Fac. Sci. Dijon*, 22, 4-9.
- SABROSKY (C. W.) — 1964 — *Milichiidae* and *Chloropidae* (Diptera) from the Batu Caves, Malaya. *Pacific Insects*, Honolulu, 6, 2, 308-311.
- SANFILIPPO (N.) — 1956 — Sintesi della fauna cavernicola ligure. *Comm. prem. Congr. int. Spéléol. Paris 1953*, 3, 151-177.
- SCHMITZ (H.) — 1938 — *Phoridae*. in : LINDNER E., *Die Fliegen der palaearktischen Region*, Stuttgart, Lief 123, 1-192.

- SCOSSIROLI (R.) — 1951 — Dati catastali e notizie faunistiche sulle grotte dell'Alto Sebino Bergamasco. *Bass. Speleol. ital.*, 3, 2, 35-38.
- SÉGUY (E.) — 1934 — Faune de France 28. Diptères (Brachycères) (*Muscidae Acalypterae* et *Scatophagidae*). Paris, Lechevalier *ed.*, 832 pp.
- SÉGUY (E.) — 1940 — Faune de France 36. Diptères Nématocères (*Fungi- voridae*, *Lycoriidae* etc...). Paris, Lechevalier *ed.*, 368 pp.
- SERGEEV (A. F.) i PIONTOVSKAYA (S. P.) — 1950 — O nakhodjenii moskitov v pechtchere bliz Maikopa (On the finding of sandflies in a cave near Maikop). *Ent. Obozr.*, 31, 1-2, 107-108.
- STRINATI (P.) et AELLEN (V.) — 1964 — Deux grottes des Grisons (Val d'Avers). *Cavernes, Bull. Sect. neuchât. Soc. suisse Spéléol.*, 8, 1, 6-8.
- STRINATI (P.) et AELLEN (V.) — 1967 — Faune actuelle de deux grottes suisses de haute altitude. *Rass. Speleol. ital.*, 19, 1-2, 1-4.
- TOLLET (R.) — 1948 — Explorations biologiques des grottes du Portugal. *Mycetophilidae, Diptera. Publ. Inst. zool. Porto*, 35, 217-220.
- TOLLET (R.) — 1955 — Etudes biospéologiques XXXVI. Révision des *Mycetophilidae* cavernicoles de Transylvanie (*Diptera, Nematocera*) recueillis par R. Leruth. *Mém. Soc. R. Ent. Belgique*, 27, 443-465.
- TOLLET (R.) — 1959 — Contribution à l'étude des Diptères cavernicoles des grottes d'Italie et de Suisse et description de deux *Mycetophilidae* nouveaux. *Bull. Ann. Soc. R. Ent. Belgique*, 45, 7-8, 205-231.
- TRIPET (J. P.), AELLEN (V.), GIGON (R.), GUYOT (C.) et PARATTE (A.) — 1963 — Schratzenfluh 1961-62 (suite et fin). *Cavernes, Bull. Sect. neuchât. Soc. suisse Spéléol.*, 7, 2, 28-41.
- VANSCHUYTBOECK (P.) — 1943 — Etudes biospéologiques XXXI. *Sphaeroceridae* (Borboridae) de Transylvanie. *Bull. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, 19, 43, 12 pp.
- VENHUIS (W. G.) — 1940 — Een nieuwe *Anopheles* larve uit Indo-China, *Anopheles alongensis* nov. sp. *Gennesk. Tijds. Ned.-Ind.*, Buitenzorg, 80, 27-43.
- VENTURI (F.) — 1964 — Saggio sui Licoridi (*Diptera*) brachitteri ed atteri europei, con particolare riguardo alle forme sicule. *Atti Accad. Gioenia Sci. nat. in Catania*, ser. VI, 21, 87-114.
- VENTURI (F.) — 1965 — Une nuova specie di Sferoceride (*Dipt. Schizophora*) siciliano, fisogastro e cavernicolo. *Frustr. ent.*, 7, 1, 1-19.
- VENTURI (F.) — 1967 — *Triphleba Lagrecai* : nuova specie die Floride (*Diptera*) cavernicolo di Sicilia. *Boll. sedute Accad. Gioenia Sci. nat. in Catania*, ser. IV, 9, 3, 200-227.

THE CAVERNICOLOUS GRYLLOBLATTODEA OF THE WESTERN UNITED STATES (1),

par J. W. KAMP.

Department of Zoology
University of British Columbia
Vancouver, British Columbia, Canada.

Analyse.

La présence de *Grylloblatta* dans les cavités occidentales d'Amérique du Nord est exposée. La distribution est présentée et les conditions de vie dans les cavités sont résumées. Il est supposé que la plupart des populations datent de la dernière période du Pléistocène, avec peut être quelques unes arrivées à une époque postérieure.

The occurrence of *Grylloblatta* in ice caves in western North America is discussed. The distribution is documented and conditions in the caves is summarized. It is suggested that most populations date from late Pleistocene times, with a few perhaps having arisen in Medithermal times.

**

The primitive apterous orthopteroids belonging to the Grylloblattidae are generally alpine-subalpine hypolithion insects with low temperature and high humidity requirements. Two species groups occur in North America and here are limited to pleistocene glaciated areas. One group of species occurs in the Sierra Nevada-Cascade Ranges of California, Oregon, and Washington, while the other occurs in the Rocky Mountain Cordillera of Montana, Idaho, Wyoming, and Western Canada, (Fig. 1). The habitat in both areas varies from the hypolithion to that of the snow community at the margins and melt crevices of permanent snow fields. In a few cases the insects can be found in the serac and moraines of active glaciers. The hypolithion habitat is under half buried rocks 1-6 feet in diameter on alpine meadows and mountain sides adjacent to melt water runoff.

(1) Field research supported in part by National Science Foundation Grant no. G17991 to J. W. Kamp and National Research Council of Canada Grant A 865 to G. E. Scudder.