

ENCYCLOPAEDIA BIOSPEOLOGICA

TOME I

Christian Juberthie et Vasile Decu

éditeurs

1994

Société de Biospéologie

Moulis (C.N.R.S.) - Bucarest (ACADEMIE ROUMAINE)

DIPTERA

par

Loïc MATILE*

I - GENERALITES

Les Diptères sont des insectes holométaboles caractérisés par la présence d'une seule paire d'ailes, mésothoraciques, et d'une paire de balanciers, métathoraciques. Les pièces buccales sont du type piqueur ou lécheur-suceur. Le prothorax et le métathorax sont réduits par rapport au mésothorax, énormément développé. Les tarses possèdent cinq articles. Ces trois derniers caractères permettront de reconnaître les formes aptères.

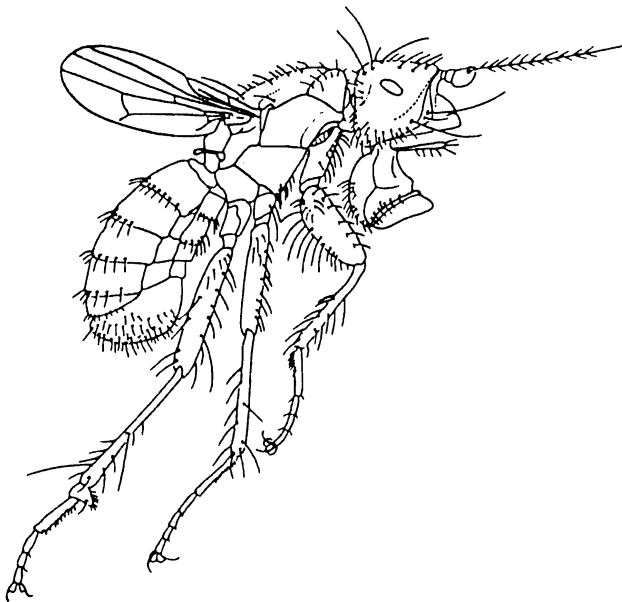


Fig. 1 - *Crumomyia absoloni* (Bezzi, 1916) (Redessiné).

Les larves sont dépourvues de pattes thoraciques articulées ; elles sont eucéphales, hémicéphales ou acéphales (asticots). Elles peuvent se distinguer des autres larves apodes d'insectes par leur corps allongé, helminthoïde, et leurs déplacements actifs et dirigés.

Les Diptères ont longtemps été divisés en deux sous-ordres, Nématocères et Brachycères. Chez les Nématocères, les antennes sont généralement aussi longues ou plus longues que la tête et le thorax réunis ; le flagelle est composé d'au moins quatre flagellomères librement articulés ; les palpes maxillaires sont le plus souvent longs et formés d'au moins trois articles. Les Brachycères ont les antennes plus courtes, le flagelle est composé d'un seul flagellomère, parfois divisé en segments fixes, soudés les uns aux autres ; les palpes maxillaires, courts, n'ont pas plus de deux articles.

Une classification plus moderne prend en compte le mode d'ouverture de l'enveloppe nymphale, en T sur le tégument même de la nymphe chez les Orthorrhaphes, en demi-cercle sur le puparium (dernière exuvie larvaire enveloppant la nymphe) chez les Cyclorrhaphes. Ceci amène à distinguer trois sous-ordres, les Nématocères (Orthorrhaphes), les Brachycères

Orthorrhaphes et les Brachycères Cyclorrhaphes.

Les recherches systématiques récentes montrent que ni l'une ni l'autre de ces classifications ne reflète la phylogénie de l'ordre, et les phylogénéticiens y reconnaissent maintenant une longue série d'infra-ordres (cf. McALPINE et WOOD, 1989).

Les Diptères ont colonisé le monde entier, des régions subarctiques aux régions subantarctiques ; ils sont particulièrement diversifiés dans les régions tropicales. Cent mille espèces environ ont été décrites, mais ce nombre doit sans doute être multiplié par quatre ou cinq, si les estimations récentes portant à six millions, voire trente, le nombre d'espèces d'insectes habitant les forêts tropicales sont justifiées.

Sur cette quantité, guère plus d'une centaine d'espèces de Diptères peuvent être considérées comme se rencontrant régulièrement dans le domaine souterrain des régions tempérées, grottes, carrières souterraines, galeries de mines, etc. Pour autant qu'on la connaisse, la faune cavernicole tropicale des grottes karstiques ou latéritiques, et des tubes de lave semble encore moins diversifiée en Diptères. Par le nombre considérable des individus, principalement troglloxènes et trogllophiles de l'association pariétale et guanophages, les Diptères cavernicoles représentent néanmoins l'une des composantes majeures de la biomasse des Invertébrés cavernicoles. Dans les régions aphotiques des grottes tempérées, ils assurent presque à eux seuls le recyclage de la matière organique. Ils occupent donc un rôle fondamental dans la biocénose cavernicole terrestre.

Un article général sur les Diptères cavernicoles a été publié par MATILE en 1970 ; il n'existe aucune mise au point plus récente mais on trouvera des généralités sur les Diptères cavernicoles paléarctiques dans HUTSON (1978) et dans l'introduction de PAPP (1982), ainsi que des éléments sur l'écologie des Diptères des grottes d'Europe moyenne (Allemagne méridionale) dans le travail de PLACHTER et PLACHTER (1988). Depuis la mise au point de MATILE, d'importantes découvertes ont eu lieu en biospéologie : l'existence d'une faune terrestre troglobie et troglophile dans les tubes de lave, notamment au Japon (UENO, 1971) et aux

* Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire naturelle, 45 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Hawaï ainsi que dans plusieurs autres régions tropicales (cf. HOWARTH, 1972, 1973, 1982 et références in HOWARTH, 1983), dans le milieu mésocavernicole, et notamment dans des mines coupant des roches non karstiques variées au Japon (UENO, 1977), et enfin dans le Milieu Souterrain Superficiel, également peuplé de troglobies et de troglaphiles, d'abord en zone non karstique (JUBERTHIE *et al.*, 1980a, 1980b), puis en zone karstique (JUBERTHIE *et al.*, 1981), et enfin en milieu volcanique (OROMI *et al.*, 1986). La découverte de nombreux troglobies terrestres en milieu tropical, ou hors du système karstique, représente, comme l'ont souligné HOWARTH (1983) et JUBERTHIE (1984), une véritable révolution dans notre compréhension de la biospéologie. Malheureusement, les Diptères fréquentant ces milieux nouvellement découverts sont encore en tout début d'étude (voir pour la région paléarctique HERNANDEZ, 1991 ; GERS, 1992). Des découvertes parallèles ont été effectuées en ce qui concerne le milieu aquatique (cf. HOWARTH, 1983), mais celui-ci ne concerne les Diptères que de manière anecdotique (troglaxènes des entrées et stades larvaires de certains hématophages cavernicoles tropicaux).

En 1970, il était proposé de classer, par commodité, les Diptères cavernicoles en six catégories écologiques : troglobies, zoophages, guanophages, troglaphiles, subtroglyphiles et troglaxènes. Il est évident qu'il existe des intermédiaires entre ces catégories, et l'on suivra donc ici la classification traditionnelle en troglobies, troglaphiles et troglaxènes. La présente mise au point développe les espèces présumées troglobies, mais ne reprend pour les troglaphiles et les troglaxènes que quelques exemples de la précédente ; un certain nombre de données publiées depuis y ont cependant été ajoutées, mais qui n'ont pas la prétention de représenter autre chose qu'une sélection. La combinaison des deux articles devrait cependant offrir au lecteur une vue d'ensemble raisonnable des Diptères cavernicoles actuellement connus. HOWARTH (1980) procède à d'intéressantes comparaisons bioclimatiques entre grottes tempérées et grottes tropicales ; cet article ne concerne pas particulièrement les Diptères, mais démontre la nécessité d'envisager séparément, comme on l'a fait ici, les grottes soumises à ces deux climats.

II - LES DIPTERES TROGLOBIES

SEGUY, en 1963, ne reconnaissait comme Diptère véritablement troglobie que *Mormotomyia hirsuta* Austen (Mormotomyiidae), et classait dans les troglaphiles, un certain nombre de Phoridae, Sphaeroceridae et Heleomyzidae qu'il qualifiait de "pseudotroglobies", rien ne prouvant qu'ils étaient incapables de se développer dans le milieu épigé. VANDEL (1964), n'ayant pas connaissance du travail de SEGUY, reconnaît lui aussi *M. hirsuta* comme troglobie, et y ajoute *Speomyia absoloni* Bezzi (Sphaeroceridae ; actuellement *Crumomyia*) et *Allopnixia patrizii* Freeman (Sciaridae). En 1970, MATILE ne considérait plus comme troglobie que ce Sciaridae, renvoyant *S. absoloni* aux troglaphiles et *M. hirsuta* aux guanobies. Vingt ans plus tard, cette position ne paraît pas satisfaisante, et nous reconnaitrons 22 espèces de Diptères présumés troglobies, pour les raisons exposées ci-dessous.

Un troglobie est un cavernicole obligatoire, qui ne pourrait survivre ailleurs que dans le milieu hypogé. En l'absence de démonstration expérimentale de ce fait, un certain nombre de critères permettent de déterminer la nature troglobie d'un biote cavernicole (cf. notamment RUFFO, 1960 ; GINET et DECOU, 1977), et plusieurs Diptères satisfont, en tout ou en partie, aux critères de troglobiose actuellement reconnus.

Le premier, que GINET et DECOU nomment "critère de la négation", ici **critère chorologique**, exige que le troglobie soit strictement inféodé au domaine des grottes et fentes karstiques, à l'exclusion d'habitats similaires tels que les terriers ou les couches profondes de l'humus. PAPP (1982) limite même le troglobie à une seule grotte, ou à un seul système karstique, ce qui paraît exagéré au vu des cartes de répartitions discontinues de nombreux troglobies avérés. Le critère chorologique est incertain pour beaucoup d'Invertébrés, et notamment les Diptères, en raison des connaissances fort incomplètes que nous avons des faunes pholéophiles et même épigées, ainsi que de la révélation récente de l'existence de certains troglobies dans le domaine mésocavernicole, y compris dans le Milieu Souterrain Superficiel non calcaire. Quelques Diptères, on le verra plus loin, satisfont cependant au critère chorologique de GINET et DECOU et même à celui, plus restreint, de PAPP.

Le **critère historique** est fondé sur l'ancienneté phylétique du candidat troglobie, et les notions d'âge pré-Pléistocène et de lignées isolées sont généralement avancées à ce propos. Il ne doit pas exister, en dehors des grottes, d'espèces étroitement apparentées à la lignée cavernicole, ou alors elles doivent être géographiquement très distantes ; ce concept correspond à celui de paléotroglobie de JEANNEL (1926). En ce qui concerne les Diptères, ceux que nous observons dans le milieu cavernicole sont à quelques exceptions près étroitement apparentés à des taxa épigés ou pholéophiles voisins ; dans l'état actuel des connaissances, les Diptères troglobies appartiennent presque tous, en ce qui concerne ce critère, aux néotroglobies.

Le **critère morphologique** porte sur le degré d'évolution régressive du candidat troglobie ; habitus, perte de la fonction du vol, réduction des yeux et des ailes, dépigmentation, etc. Pour les biospéologues en général, plus cette régression est prononcée, plus le biote se rapproche des paléotroglobies. VANDEL (1964) note cependant qu'aucun critère morphologique ne peut être tenu comme strictement cavernicole ; certaines manifestations (dépigmentation, anophthalmie) sont seulement **statistiquement** plus fréquentes chez les cavernicoles. On sait en effet que certains Diptères troglaphiles et pholéophiles présentent un faciès et des caractères physiologiques troglobiomorphes (voir PLACHTER et PAPP, 1976, au sujet de certains

Sphaeroceridae qui habitent aussi les terriers) ; de nombreux Diptères épigés (humicoles orophiles, formes marines et polaires) montrent des régressions beaucoup plus prononcées que les formes cavernicoles.

Le critère écologique fait appel au degré de constance des facteurs d'environnement exigé par l'espèce en cause : phototropisme négatif, sténothermie basse, voire cryophilie, hygrophilie. Comme on l'a dit à propos du critère morphologique, bien des trogllobies, des pholéophiles, voire des Diptères de la litière, répondent comme les trogllobies au critère écologique.

Le critère physiologique exige, selon GINET et DECOU, des expérimentations en laboratoire. Il porte notamment sur l'allongement du cycle et le ralentissement du métabolisme. Nous ne disposons de données de ce type que pour un très petit nombre de Diptères cavernicoles.

Le tableau 1 présente une liste des 22 espèces ou sous-espèces répondant plus ou moins complètement à ces différents critères, et que l'on peut donc présumer trogllobies dans l'état actuel, peu satisfaisant, des connaissances.

Tabl. 1 - Liste des Diptères présumés trogllobies, répartition et spécialisation trophique. Afr. = afrotropical ; Austr. = australasien ; Néarc. = néarctique ; Or. = oriental ; Pal. = paléarctique.

Taxa	Répartition	Spécialisation trophique
Sciaridae		
<i>Allopyxia patrizii</i> Freeman	Pal. : Italie	saprophytophage (larve)
<i>Corynoptera ofenkaulis</i> Lengersdorf	Pal. : Europe	saprophytophage (larve)
Culicidae		
<i>Anopheles hamoni</i> Adam	Afr. : Congo	guanophage (larve) hématophage (imago)
Psychodidae		
<i>Phlebotomus asperulus</i> Quate et Fairchild	Or. : Malaisie	hématophage (imago)
<i>Phlebotomus erebicolus</i> Quate	Or. : Philippines	hématophage (imago)
<i>Phlebotomus gigas</i> Parrot et Schwetz	Afr. : W et Centre	guanophage (larve) hématophage (imago)
<i>Phlebotomus pholetor</i> Quate et Fairchild	Or. : Bornéo, Philippines	hématophage (imago)
<i>Phlebotomus sejunctus</i> Quate	Or. : Philippines	hématophage (imago)
<i>Phlebotomus stellae</i> Quate	Or. : Philippines	hématophage (imago)
<i>Phlebotomus tubifer</i> Lewis et Lane	Or. : Inde	hématophage (imago)
<i>Phlebotomus wellingsae</i> Lewis et Dyce	Austr. : Queensland	hématophage (imago)
<i>Sergentomyia mirabilis</i> Parrot et Wanson	Afr. : E et Centre	guanophage (larve) hématophage (imago)
<i>Chinius junlianensis</i> Leng	Pal. : Sichuan, Ghizou	hématophage (imago)
Cypselosomatidae		
<i>Cypselosoma australe</i> McAlpine	Austr. : NSW	guanophage (larve)
Mormotomyiidae		
<i>Mormotomyia hirsuta</i> Austen	Afr. : Kenya	guanophage (larve)
Sphaeroceridae		
<i>Crumomyia absoloni</i> (Bezzi)	Pal. : Yougoslavie	polysaprophage ? (larve)
<i>Crumomyia glacialis gallica</i> Meigen	Pal. : France	polysaprophage ? (larve)
<i>Crumomyia hungarica</i> Duda	Pal. : Roumanie	polysaprophage ? (larve)
<i>Crumomyia parentela cavernicola</i> Papp et Rohacek	Pal. : France	polysaprophage ? (larve)
<i>Crumomyia p. parentela</i> Séguy	Pal. : ex-Yougoslavie	polysaprophage ? (larve)
<i>Spelobia tenebrarum</i> Aldrich	Néarc. : E Amér.	guanophage (larve)
Heleomyzidae		
<i>Scoliocentra troglodytes</i> Loew	Pal. : ex-Yougoslavie	non connue

II. 1 - Les trogllobies des grottes tempérées

En Europe, les deux Sciaridae *Allopyxia patrizii* Freeman (une grotte d'Italie) et *Corynoptera ofenkaulis* Lengersdorf (plusieurs grottes européennes), cinq Sphaeroceridae du genre *Crumomyia* Macquart (plusieurs grottes d'ex-Yougoslavie, une de Roumanie, une de France) et l'Heleomyzidae *Scoliocentra (Gymnomus) troglodytes* Loew (trois grottes d'ex-Yougoslavie ; SEGUY, 1950) n'ont jamais été rencontrés hors du domaine cavernicole et répondent, mais plus ou moins complètement, au critère morphologique. En Amérique du Nord, il semble que seul le Sphaeroceridae *Spelobia tenebrarum* (Aldrich) puisse être considéré comme troglobie.

Allopyxia patrizii (fig. 2) a été découvert en 1952 dans la partie la plus profonde d'une grotte des environs de Rome, par tamisage d'un amas de feuilles pourries, stérilisées, utilisées comme appât. Le mâle, de petite taille

(0,9 mm), est brachyptère, mais pourvu d'ocelles et de balanciers ; son thorax est normal. La femelle, beaucoup plus grande (2,5 mm), est aptère et physogastre ; ocelles et balanciers ont disparu, le thorax est réduit, il n'y a plus de scutellum. L'abdomen, énormément distendu, dépasse le triple de la longueur du reste du corps. Dans les deux sexes, le tégument est dépigmenté et les yeux sont réduits à 8 ommatidies chez le mâle, à 4 seulement chez la femelle ; le pont oculaire caractéristique des Sciaridae a donc disparu. La larve est inconnue mais, vu les conditions de capture des imagos, on peut la supposer saprophytophage. On ne connaît pas de formes voisines étroitement apparentées à *Allopnixia*, mais nos connaissances sur la phylogénie générique des Sciaridae ne peuvent même pas, à l'heure actuelle, être qualifiées de rudimentaires. Il faut noter aussi que l'aptérisme et la microphthalmie existent chez de nombreuses espèces humicoles et pholéophiles de cette famille, qui est de plus particulièrement mal connue sur le plan faunistique ; il n'est donc pas encore possible de savoir si *Allopnixia* répond aussi au critère historique de troglobiose. Pour VANDEL (1964), son origine serait humicole et l'espèce était déjà aptère avant de gagner le domaine souterrain.

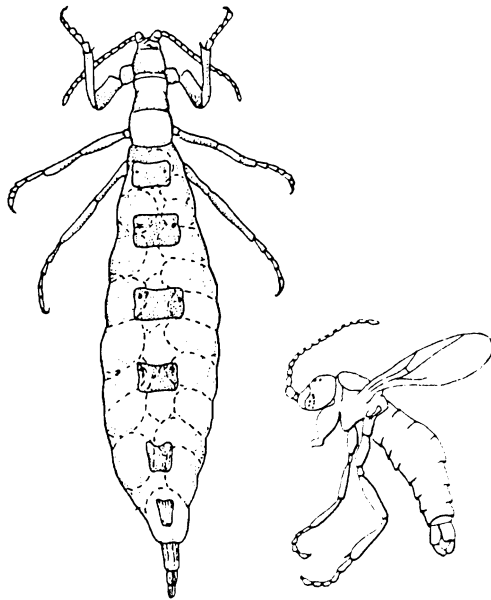


Fig. 2 - *Allopnixia patrizii* Freeman, mâle (à droite ; 0,9 mm) et femelle ; 2,5 mm. (D'après P. Freeman, 1956, modifié).

Corynoptera ofenkaulis Lengersdorf, connu de plusieurs grottes d'Europe (France, Allemagne, Roumanie), ne se distingue guère des Sciaridae épigés que par son habitus plus gracile, avec des pattes et des antennes un peu plus longues que dans le reste du groupe ; les larves sont régulièrement associées au bois pourri. Il existe 70 espèces paléarctiques de ce genre, dont de nombreuses pholéophiles et plusieurs cavernicoles ; le statut de troglobie accordé ici à *C. ofenkaulis* sur la seule base du critère chorologique est tout provisoire.

Trois espèces de Sphaeroceridae européens cavernicoles ont été autrefois classées dans le genre *Speomya* Bezzi ; *S. absoloni* Bezzi (trois grottes d'ex-Yougoslavie), *S. hungarica* Duda (une grotte actuellement située en Roumanie) et *S. parentela* Séguy (une grotte d'ex-Yougoslavie), la première étant considérée par VANDEL (1964) comme un véritable troglobie (cet auteur n'a pas eu connaissance des deux autres espèces). Ce genre, après avoir été réduit au rang de sous-genre de *Copromyza*, est actuellement tenu comme synonyme de *Crumomyia* Macquart, les cavernicoles cités plus haut appartenant à une lignée monophylétique comprenant aussi des espèces épigées (NORRBOM et KIM, 1985). Ces trois espèces sont caractérisées par leur brachyptérisme ; les yeux sont fortement réduits et l'arista très allongée ; leur habitus, surtout celui de *C. absoloni* (fig.1), est donc troglobiomorphe ; plus sûrement que *Corynoptera ofenkaulis*, elles peuvent donc être tenues comme troglobies. PAPP et ROHACEK (1983) ont décrit en outre deux sous-espèces françaises cavernicoles, *Crumomyia glacialis gallica* et *C. parentela cavernicola*. Ces deux taxa sont également troglobiomorphes et sont considérés par leurs auteurs, avec *C. parentela parentela*, comme de véritables troglobies, pour cette raison comme pour l'isolement de leurs populations. Chacune des sous-espèces est naturellement étroitement apparentée à une forme épigée, en l'occurrence *C. glacialis glacialis* Meigen et *C. parentela alpicola* Rohacek, toutes deux de haute montagne. *C. glacialis* et *C. absoloni* appartiennent à la même lignée, le groupe *notabilis*, et sont étroitement apparentées à un groupe de trois espèces épigées européennes ; les affinités de *C. hungarica* et *C. absoloni* ne peuvent être définitivement établies (NORRBOM et KIM, 1985).

Le genre *Crumomyia* comprend cependant d'autres formes cavernicoles, troglaphiles, des pholéophiles et au moins une espèce terricole microphthalmie (PAPP, 1979 ; NORRBOM et KIM, 1985) ; certaines espèces normalement ailées sont parfois brachyptères et, par ailleurs, NORRBOM et KIM doutent de l'utilité de reconnaître chaque population cavernicole comme sous-espèce distincte, ainsi que l'ont fait PAPP et ROHACEK. Les larves de tous ces taxa demeurent inconnues (elles sont probablement polysaprophages), et le statut de troglobie accordé ici à ces cinq taxa, qui répondent partiellement aux critères morphologique et chorologique, demeure lui aussi provisoire.

Le Sphaeroceridae *Spelobia tenebrarum* Aldrich, connu de nombreuses grottes de l'est nord-américain, est considéré comme un véritable troglobie (MARSHALL et PECK, 1985a, b). L'espèce est microphthalmie, l'arista antennaire est allongée ; bien que les ailes soient normales, les muscles alaires sont atrophiés et les imagos sautent plutôt qu'ils ne volent. La larve est polysaprophage. L'espèce-soeur de *S. tenebrarum*, *S. semioculata* Richards, est pholéophile au nord, cavernicole au sud, et MARSHALL et PECK assignent à l'espèce ancestrale de ce couple un âge minimum pré-wisconsinien.

D'après sa description, l'Heleomyzidae *Scoliocentra (Gymnomus) troglodytes* Loew, cité de trois grottes de l'ex-Yougoslavie (SEGUY, 1950), ne se distingue que par ses yeux réduits, un caractère qui existe aussi chez d'autres Heleomyzidae troglaphiles et pholéophiles. L'espèce aurait perdu la fonction du vol ; les premiers stades sont inconnus, mais sont probablement guanophages comme les autres *Scoliocentra* cavernicoles. Le sous-genre *Gymnomus* comprend cinq espèces paléarctiques. L'une, *S. caesia* Meigen est répandue dans toute l'Europe, y

compris dans de nombreuses grottes, où elle fait partie de l'association pariétale ; elle ne se reproduit pas dans les grottes, mais les quelques citations de larves semblent indiquer un régime nécrophage. *S. mariei* Séguy n'est

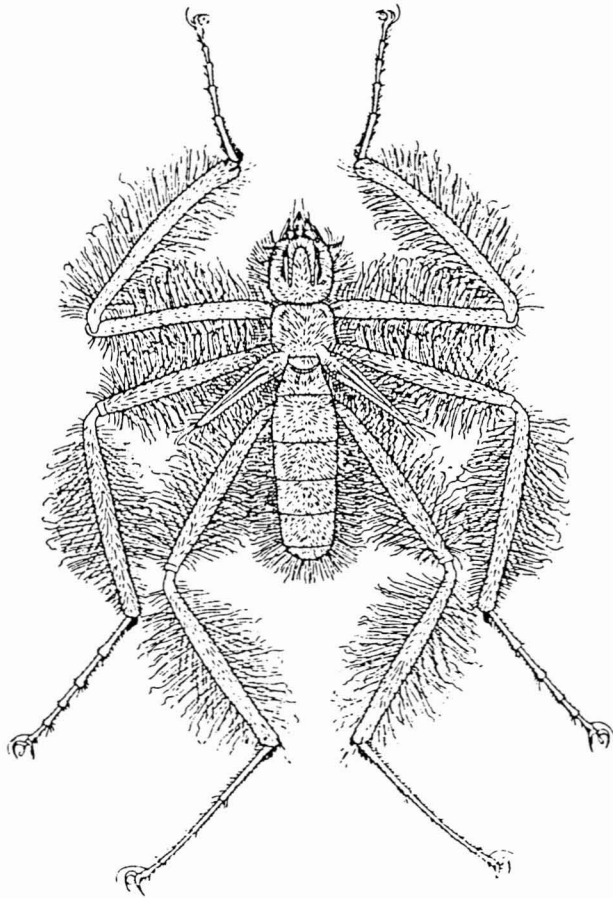


Fig. 3 - *Mormotomyia hirsuta* Austen, mâle (D'après E. E. Austen, 1936).

sèdent pas de caractères troglobiomorphes, ce qui semble indiquer qu'ils n'ont pas été isolés depuis longtemps dans le milieu souterrain. L'espèce-soeur de *C. australe*, *C. disneyi* McAlpine, vit dans la pluviosylve sommitale du Mont Gower, à Lord Howe Island ; d'après McALPINE (1978), l'ancêtre commun des deux espèces remonte bien avant la fin du Tertiaire.

II. 2 - Les troglobies des grottes tropicales

Ces Diptères comprennent des guanophages et des zoophages.

1 - Diptères guanophages. *Mormotomyia hirsuta* Austen (fig. 3), unique représentant de la famille afrotropicale des Mormotomyiidae (Sphaeroceroidea), se développe dans le guano de Chauves-souris. Il s'agit d'un grand Diptère, atteignant près de 25 mm pattes comprises. Les yeux sont réduits, les ocelles absents, les pattes très longues, les ailes réduites à deux moignons lancéolés, les balanciers absents, et l'habitus de cette mouche est typiquement celui d'un troglobie, physogastrie exceptée. La pilosité épaisse et dressée qui recouvre le corps lui donne l'aspect d'une araignée, ce qui explique le nom que lui a donné AUSTEN ("la terrible mouche hirsute"). Toutefois, ce Diptère extraordinaire n'est toujours connu que de sa localité-type, une crevasse verticale du Kenya, que l'on ne peut considérer comme une véritable grotte. Larves et adultes vivent par centaines sur du guano de chauves-souris ; les larves s'en nourrissent, la pupaison a lieu sur des pierres voisines, la puppe étant curieusement dressée verticalement, fixée par deux processus anaux spinuleux. Seul le fond de cette crevasse étant accessible, VAN SOMEREN n'a pu capturer les chauves-souris à l'origine du guano où vivaient les *Mormotomyia*, et émet deux hypothèses au sujet du régime des imagos ; ils pourraient absorber les sécrétions cutanées des chauves-souris, ou bien les exudations du guano. On ne peut ici que penser à la découverte relativement récente de la famille des Mystacinobiidae en Nouvelle-Zélande (HOLLOWAY, 1976), famille également connue par une seule espèce, *Mystacinobia zelandica* Holloway. Ces Diptères sont aptères, microphthalmes et physogastres ; leurs larves et leurs imagos vivent dans le guano accumulé au fond des arbres

connu de d'une localité épigée des Alpes françaises, de même que *S. ventricosa* Becker du Tibet oriental. *S. spectabilis* Loew semble avoir été souvent confondu avec *S. caesia* ; cité de plusieurs grottes européennes, il ne l'est plus que des deux localités-types de Loew (l'une dans l'ex-Yougoslavie, l'autre en France) et de Hongrie par GORODKOV (1984) ; les autres citations sont à contrôler par l'examen des échantillons. Seuls le critère chorologique et la perte de la fonction du vol permettent d'attribuer *S. troglodytes* aux troglobies ; la larve est peut-être nécrophage comme celle de *S. caesia*.

Nous sommes donc avec les espèces mentionnées ci-dessus en présence de Diptères limités à un certain nombre de grottes, à l'exclusion de tout autre habitat similaire, et présentant des caractères clinaux de régression évolutive. Il n'est sans doute pas abusif de les classer dans les troglobies, tout en gardant à l'esprit que leurs relations phylogénétiques sont pour la plupart d'entre elles encore à établir, et que nos connaissances sur la chorologie des Diptères cryptiques tels que les humicoles ou les pholéophiles sont tellement limitées que leur découverte en dehors du domaine cavernicole n'est pas à exclure.

A part le Phlébotome hématophage à affinités tropicales mentionné plus loin, le seul Diptère australien que l'on puisse considérer comme troglobie appartient à la petite famille des Cypselosomatidae, oriento-australasienne. *Cypselosoma australe* McAlpine n'est connu que d'une grotte et d'un puits de mine de Nouvelle-Galles du Sud. Les larves se nourrissent du guano de *Miniopterus schreibersi* Kuhl, à l'obscurité totale ; les imagos courent et s'accouplent à la surface du tas de guano. Cependant, d'après la description originale (McALPINE, 1966), ils ne pos-

creux par des colonies de Chauves-souris (*Mystacina tuberculata*), et les adultes (et même des larves) sont phorétiques sur ces Chauves-souris, ce qui serait en faveur de la première hypothèse de VAN SOMEREN.

On peut se demander si les *Mormotomyia* n'occupent pas en Afrique la niche des *Mystacinobia* en Nouvelle-Zélande. Ils ne sont placés ici dans les troglobies qu'avec hésitation, et seulement en raison de leur isolement géographique et phylogénétique ; le groupe-frère des Mormotomyiidae est probablement représenté par la famille des Heleomyzidae (GRIFFITHS, 1972 ; McALPINE, 1989).

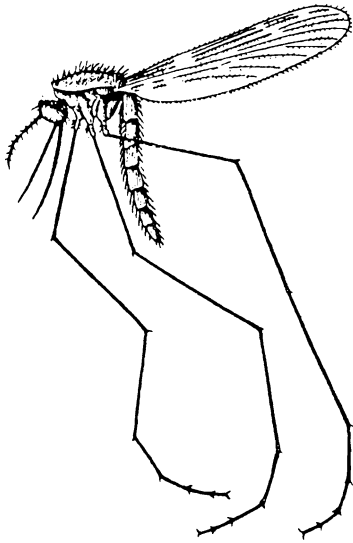


Fig. 4 - *Anopheles faini* Leleup
(D'après Leleup, 1956, modifié).

2 - Diptères zoophages. Les Diptères zoophages comprennent principalement des hématophages et des ectoparasites. Certains hématophages des grottes tropicales peuvent être considérés comme de véritables troglobies ; comme les autres, ils dépendent en définitive d'apports exogènes qui ne diffèrent que par leur nature particulière. Ils appartiennent aux Culicidae Anophelinae et aux Psychodidae Phlebotominae.

Les représentants africains de ces zoophages sont inféodés aux Chauves-souris et aux Athérures (Porc-épic des forêts) ; leurs larves sont guanobies. *Anopheles hamoni* Adam n'est connu que de trois grottes du Congo, appartenant au même massif, mais ne forme de colonie importante que dans celle de Meya-Nzouari. La larve, aquatique, est incolore ; elle vit dans les gours et les flaques chargées en guano, où elle se nourrit de celui qui flotte en surface. Les imagos ne vivent qu'à l'obscurité totale et ne peuvent survivre si l'humidité relative tombe au-dessous de 96 %. Lors de la saison sèche, ils se réfugient au plus profond de la grotte, qu'ils réoccupent au fur et à mesure que les gîtes larvaires se remplissent. Comme les larves, ils sont dépigmentés ; les pattes sont plus longues que dans le reste du genre, mais les yeux sont normaux. Le cycle gonotrophique de la femelle et celui du développement pré-imaginal sont allongés (ADAM, 1962, 1965) et le caractère de troglobie attribué à l'espèce par son auteur ne paraît pas contestable.

Il en va de même pour les Phlébotomes cavernicoles afrotropicaux, *Phlebotomus gigas* Parrot et Schwetz et *Sergentomyia mirabilis* Parrot et Wanson ; les deux espèces montrent une réduction du nombre normal d'oeufs, le développement est très lent. En outre, les yeux sont réduits chez *P. gigas*. Les larves de *P. gigas* sont erratiques, et se déplacent sur le sol rocheux ou pulvérulent ; celles de *S. mirabilis*, au contraire, vivent enfoncées au sein d'un riche milieu guano-terreux (VATTIER-BERNARD, 1971). *P. gigas* est signalé de nombreuses grottes du bloc forestier guinéo-congolais, tandis que *S. mirabilis* n'est connu que d'Afrique centrale (Congo, Zaïre, Tanzanie).

Il existe également des Phlébotomes cavernicoles, appartenant au sous-genre *Idiophlebotomus*, dans la région orientale (LEWIS et LANE, 1976 ; LEWIS, 1978) et au Queensland (LEWIS et DYCE, 1983). Le sous-genre est caractérisé entre autres par l'allongement de certains flagellomères antennaires, ce que LEWIS et LANE considèrent comme une adaptation probable au milieu cavernicole. La plupart des espèces orientales ne sont connues que de grottes ; ce sont *P. asperulus* Quate et Fairchild (Malaisie, Batu Caves), *P. erebicolus* Quate, *sejunctus* Quate et *stellae* Quate (Philippines), *P. pholetor* Quate et Fairchild (Bornéo, Gomantong Caves, et Philippines) et *P. tubifer* Lewis et Lane (Inde). Certaines espèces du sous-genre sont cependant épigées, et ses représentants cavernicoles ne peuvent être considérés que comme, au plus, des néotroglobies. L'espèce australienne, *P. wellingsae* Lewis et Dyce, connue de trois grottes du Queensland, est dépigmentée, ses antennes et ses pattes sont allongées et ses sensilles palpaes très développées ; cependant, les yeux sont normaux. Tous ces *Idiophlebotomus* se nourrissent vraisemblablement aux dépens des Chauves-souris ; les stades larvaires sont inconnus.

Tous ces Culicides et Phlébotomes tropicaux, plus ou moins troglobiomorphes, possèdent de proches parents épigés, et représentent donc des néotroglobies.

III - LES DIPTERES TROGLOPHILES

Les Diptères troglaphiles sont capables de se reproduire dans le domaine souterrain, mais ils sont connus de milieux voisins ; on les retrouve généralement dans des cavités souterraines artificielles (carières, caves, galeries de mines, etc.) et dans les terriers des petits mammifères. En milieu tempéré, ils peuvent quitter le milieu souterrain en hiver, et coloniser ainsi de nouvelles cavités (PAPP, 1982) ; sous les tropiques, il est bien probable qu'ils sortent la nuit. Ils comptent des guanophages, des saprophages et des microphages, ainsi que des prédateurs et des ectoparasites.

Ces derniers sont représentés sous terre par des Pupipares appartenant aux familles des Nycteribiidae, aptères, (fig. 5) et des Streblidae, ailés pour la plupart (et géographiquement limités aux isothermes hivernaux + 10°C), qui vivent aux dépens des Chauves-souris. Les seuls stades non liés à l'hôte des Nycteribiidae sont les femelles gravides, qui vont déposer leur larve mûre sur les parois et les voûtes, et les individus fraîchement éclos, en quête d'hôte ; les phases libres des Streblidae semblent plus longues, et il n'est pas rare de trouver des imagos

errants. Les stades libres des Pupipares peuvent se dérouler aussi bien dans les grottes que dans le milieu épigé ; on peut à la rigueur les tenir comme trogliphiles réguliers, puisqu'ils peuvent se reproduire sous terre, mais la plupart des auteurs les considèrent comme appartenant à une catégorie écologique distincte, ni trogliphile, ni trogloméne.

Les véritables Diptères trogliphiles sont des polysaprophages, des guanophages ou des prédateurs, exceptionnellement des microphages.

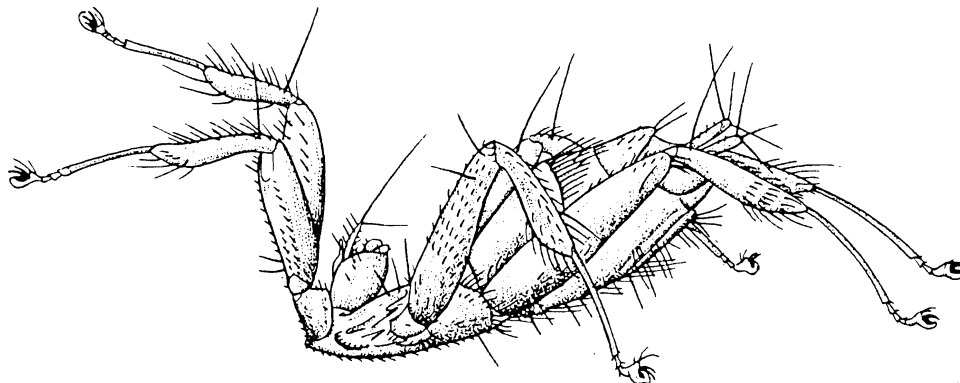


Fig. 5 - *Nycteribia biarticulata* Herman (D'après Theodor, 1967, modifié).

III. 1 - Les trogliphiles des grottes tempérées

Ces Diptères appartiennent principalement aux Sciaridae, aux Trichoceridae, aux Phoridae, aux Sphaeroceridae et aux Heleomyzidae. La plupart sont plus ou moins étroitement liés au guano, mais les espèces en question ne sont pas strictement guanophages ; elles peuvent aussi se rencontrer sur les petits cadavres, les débris végétaux en décomposition, etc. Il existe encore, chez les Mycetophiloidea, des prédateurs de la famille des Keroplatidae et des Mycetophilidae microphages du genre *Speolepta*.

Le Sciaridae *Bradysia forficulata* Bezzi est très commun dans les grottes européennes, où il fréquente surtout les zones obscures, à proximité de matières organiques diverses, en particulier le bois en voie de décomposition, où vivent les larves. L'espèce, dont la biologie a été étudiée par PLACHTER (1983), est adaptée aux basses températures, les imagos et les larves ont un phototropisme strictement négatif ; ces dernières sont capables d'utiliser quantité de nourritures différentes. Selon PLACHTER, l'espèce serait considérée comme troglobie, au moins en Europe centrale. Elle a cependant été citée de plusieurs cavités artificielles et au moins une fois hors du milieu souterrain, en l'occurrence dans un nid de guêpes (cf. LERUTH, 1939).

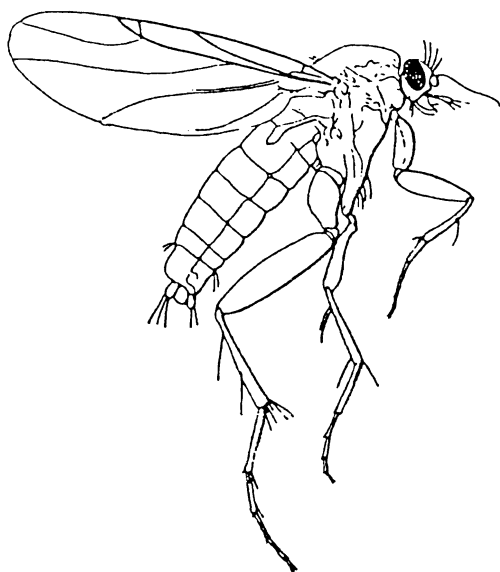


Fig. 6 - *Triphleba aptina* (Schiner) (D'après E. Séguy, 1950).

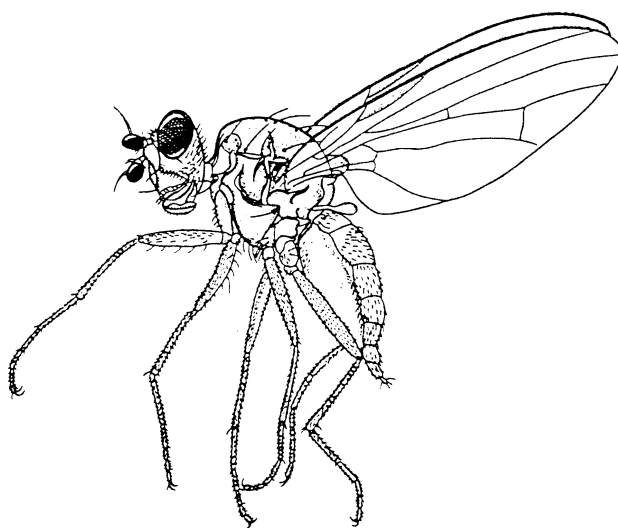


Fig. 7 - *Thelida atricornis* Meigen (Dessin de M. Georgescu).

Trichocera maculipennis (Meigen) est un Trichoceridae souvent commun à tous les stades dans les grottes à guano de l'Europe occidentale, mais la larve utilise toute matière organique disponible. L'espèce est répandue aussi dans le milieu épigé, particulièrement en Europe du Nord ; comme la précédente, elle est adaptée

au froid (PLACHTER, 1983) et a été découverte (larves et imagos) dans une grotte glacée de l'ex-Yougoslavie située à 2450 m d'altitude (NOVAK et KUSTOR, 1983). Les essaims de mâles par lesquels les *Trichocera* se font remarquer en hiver à l'extérieur ne se forment plus en milieu obscur, à haute hygrométrie et basse température ; les larves sont strictement photonégatives. *T. regelationis* L., moins fréquent sous terre, montre sensiblement les mêmes caractères et d'après PLACHTER ces deux espèces sont préadaptées à la vie cavernicole.

En Europe, le Phoridae *Triphleba aptina* Schiner (fig. 6) fréquente les cavités naturelles et artificielles ; cette espèce, dont les imagos normalement ailés ont perdu la fonction du vol, pond surtout dans le guano, mais aussi dans les débris organiques les plus divers. Présente de l'entrée aux zones obscures, elle joue un rôle dans le transport d'énergie vers la biocénose profonde (BOUVET *et al.*, 1972 ; TURQUIN, 1981). *Triphleba antricola* Schmitz est également signalé des grottes, où les larves se développent dans le guano. *Triphleba hyalinata* Meigen a été occasionnellement signalé des cavernes d'Europe du Nord (cf. LERUTH, 1939 sous le nom de *T. perenniformis* Schmitz) ; il vient d'être reconnu comme l'espèce dominante du Milieu Souterrain Superficiel des Pyrénées Ariégeoises (GERS, 1992). En Amérique du Nord, *Megaselia cavernicola* Brues, est largement répandu dans les grottes de l'est, mais se retrouve aussi dans le milieu épigé (BORGMEIER, 1965 ; PECK et LEWIS, 1977) ; au moins dans certaines grottes, cette espèce est liée au "guano" de grillons du genre *Hadenocercus* (PECK, 1976).

Les Heleomyzidae troglaphiles comprennent notamment, en Europe, la "Mouche du guano", *Thelida atricornis* Meigen (fig. 7). L'espèce, signalée de nombreuses grottes d'Europe, ainsi que d'Algérie, pond surtout dans le guano, mais aussi dans d'autres excréments de Mammifères, dans de petits cadavres, ou même dans les débris végétaux ; l'imago est fortement photophile (cf. LERUTH, 1939). *Scolioecentra villosa* Meigen est très répandu dans les grottes européennes, où sa larve est guanophage, et sans doute occasionnellement créophage.

Dans certaines régions des Etats-Unis, notamment dans le système de la Mammoth Cave, *Scolioecentra defessa* Osten Sacken, comme *Megaselia cavernicola*, est inféodé au "guano" de grillons cavernicoles du genre *Hadenocercus* (BARR, 1967, 1968). L'espèce habite régulièrement les cavernes septentrionales de l'est des Etats-Unis (BUSACCA, 1975 ; PECK et LEWIS, 1977) mais rien n'est connu, en ce qui concerne ces localités, du milieu dans lequel se développent les larves, ni même si elles sont bien cavernicoles, et PECK et LEWIS classent *S. defessa* dans les troglaxènes, tout comme l'espèce voisine, *S. sackeni* Garrett.

Les imagos de certains Sphaeroceridae troglaphiles sont troglobiomorphes : les yeux sont réduits, la fonction du vol est perdue (ils sont parfois brachyptères) ; psychrophiles et sténohygres (mais pas forcément sténothermes), leur phototropisme est fortement négatif (PAPP et PLACHTER, 1976). *Terrilimosina racovitzai* Bezzi est une espèce polysaprophage ayant perdu la fonction du vol ; l'imago est microphthalmale et les antennes sont allongées. Elle est connue de nombreuses grottes d'Europe et a été signalée récemment de certaines grottes d'Amérique du nord-est (MARSHALL, 1985 ; MARSHALL et PECK, 1985b) ; cette espèce fréquente aussi, occasionnellement, les caves et les terriers. Dans le sud-est de l'Amérique du Nord, elle est remplacée par le troglobie *Spelobia tenebrarum* (voir plus haut) ; l'espèce-soeur de *S. tenebrarum*, *S. semioculata* Richards, normalement pholéophile, est troglaphile dans tout le sud de son aire de répartition. Il existe encore deux Sphaeroceridae européens troglaphiles, *Herniosina bequaerti* Villeneuve et *Spelobia czizeki* Duda ; comme chez les espèces précédentes, les yeux sont réduits, les antennes allongées, la fonction du vol est perdue, le phototropisme est fortement négatif ; les larves sont polysaprophages (ROHACEK, 1982).

Les Diptères troglaphiles des régions tempérées non liés au guano sont surtout représentés par des Keroplatidae des genres *Arachnocampa* (région australasienne), *Macrocera* (région holarctique) et "*Neoplasyra*" (région néarctique). Le plus célèbre est *Arachnocampa luminosa* Skuse, le "Ver-luisant de Nouvelle-Zélande". *Arachnocampa luminosa* (fig. 8 et 9) habite les grottes, les tunnels et autres cavités artificielles, mais se rencontre aussi le long des berges des ruisseaux ; la larve a même été signalée tissant sa toile sous les frondes des fougères arborescentes. Il ne s'agit donc pas d'un cavernicole obligatoire. La larve émet une belle lumière bleu-verdâtre grâce à un appareil lumineux formé par les tubes de Malpighi modifiés, auquel s'adjoint un réflecteur trachéen. Les nymphes et les imagos sont également luminescents, mais plus faiblement. Les larves, prédatrices, dévorent principalement de petits moucheron, *Anatopynia debilis* Hutton, de la famille des Chironomidae qui, attirés par la lumière, se prennent dans des filaments-pêcheurs pouvant atteindre jusqu'à 50 cm de long. Les grottes de Waitomo renferment une très grande population d'*A. luminosa* et, à ce titre, sont l'une des principales attractions touristiques de la Nouvelle-Zélande. L'écologie du "Ver-luisant" à Waitomo a fait l'objet d'une étude détaillée de PUGSLEY (1984), à la suite d'une baisse consi-

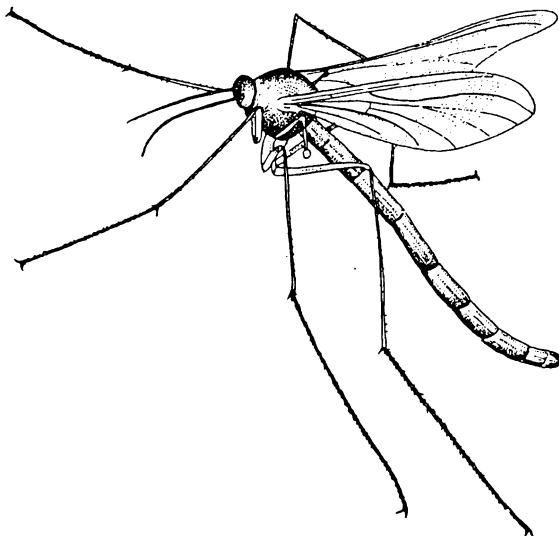


Fig. 8 - *Arachnocampa luminosa* (Skuse), imago (D'après un dessin de F. Rodriguez ; in Matile, 1970).

dérable de la population constatée en 1975. Celle-ci semble avoir été principalement causée par l'ouverture d'une entrée supérieure, transformant la grotte en un tunnel à vent. La fermeture de cette porte a rétabli la situation. MATILE (1990) résume ce que l'on sait de la biologie et de la biogéographie des quatre espèces du genre : *A. luminosa* (Skuse), Nouvelle-Zélande ; *A. tasmaniensis* Ferguson, Tasmanie (et non Tasmanie et Australie : MATILE, 1970) ; *A. richardsae* Harrison, New South Wales ; *A. flava* Harrison, Queensland (il s'agit donc pour ce dernier d'un troglophile à affinités tropicales ; le peu que l'on sait de sa biologie ne diffère pas de celle d'*A. luminosa*).

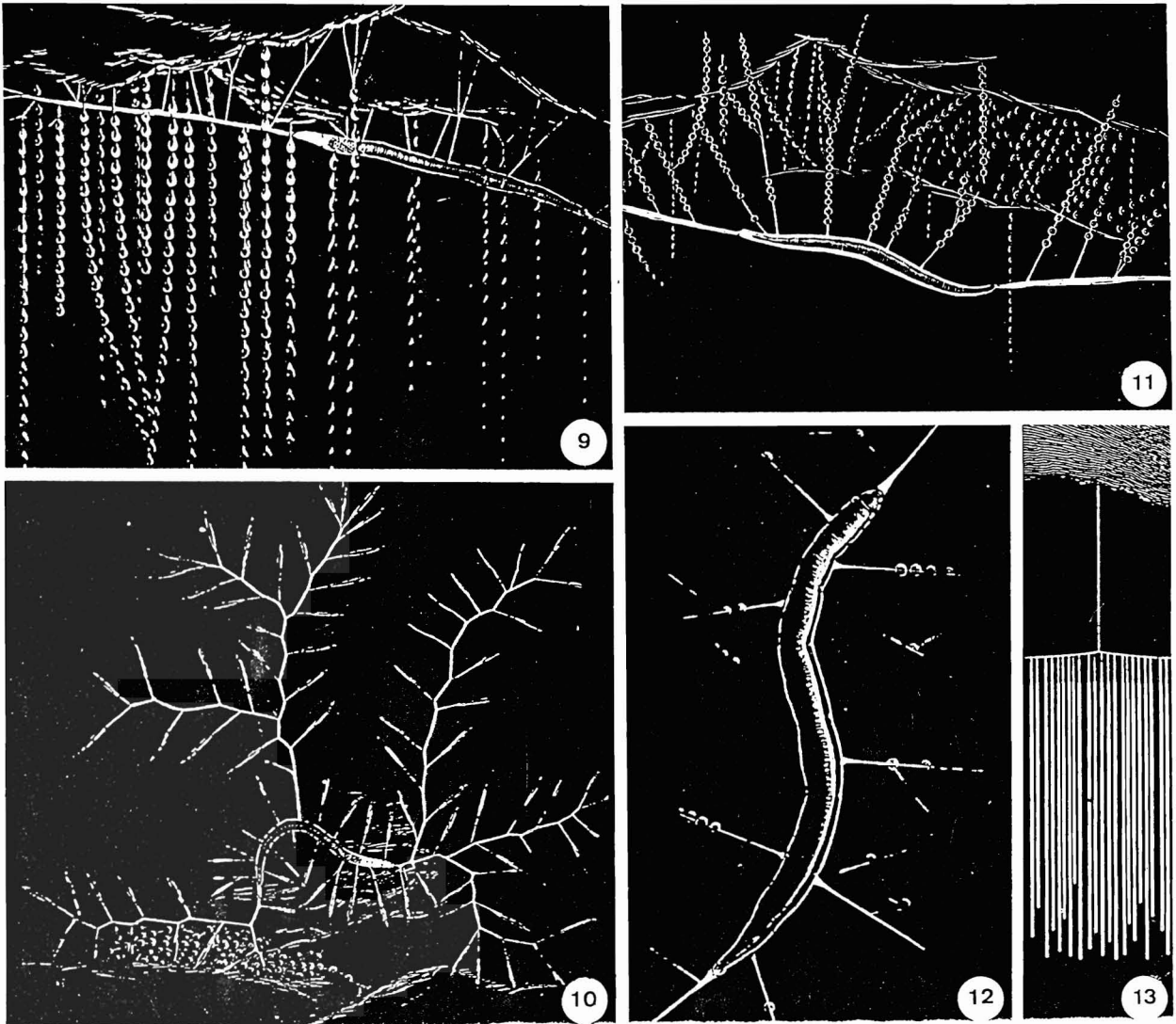


Fig. 9 à 13 - Larves et toiles larvaires de Mycetophiloidea troglophiles. 9 = *Arachnocampa luminosa* (Skuse) (D'après Matile, 1990) ; 10 = *Neoplatyura fultoni* Fisher (D'après Fulton, 1941, modifié) ; 11 = *Macrocera fasciata* Meigen (D'après Matile, 1990) ; 12 = *Speolepta leptogaster* (Winnertz) (D'après Matile, 1970) ; 13 = *Neoditomyia* sp. du Guatemala (D'après Cook, 1913).

"*Neoplatyura*" *fultoni* (Fisher) habite le sud des Etats-Unis, soit en milieu boisé, soit dans les grottes ; l'espèce n'est sans doute pas à sa place dans le genre *Neoplatyura*. La larve est lumineuse, mais l'organe lumineux est tout différent de celui d'*A. luminosa* (fig. 9). Il est formé de "corps noirs", cellules géantes accrochées à des fibres musculaires (BASSOT, 1981). La toile est également particulière, bien distincte de celle des "vers-luisants". L'espèce a été trouvée dans des grottes du Tennessee (BARR, 1949a, b, 1951 ; LAFFOON, 1965).

Deux espèces de *Macrocera* sont régulièrement troglophiles dans la région holarctique, l'une en Europe, *M. fasciata* Meigen, l'autre en Amérique du Nord, *M. nobilis* Johnson. Toutes deux sont cavernicoles dans le sud de leur aire de répartition, et sylvicole dans le nord mais, à l'état imaginal, *M. fasciata* se rencontre très fréquemment dans les milieux boisés d'Europe moyenne et méridionale. Les deux espèces tissent une toile de chasse (fig. 11) et sont prédatrices, mais PECK et RUSSEL (1976) ont démontré que la larve I de *M. nobilis* se nourrissait de toute matière organique à sa portée, et notamment de guano, jusqu'à l'achèvement de sa première toile. La toile des

larves de *M. nobilis* peut atteindre plus d'un mètre de long, par l'intégration de toiles anciennes ; ce phénomène n'a pas été observé chez l'espèce paléarctique. Les larves des deux espèces se reconnaissent notamment, sur le vivant, à leurs corps gras d'un jaune vif.

Contrairement aux Keroplatidae mentionnés plus haut, la larve du Mycetophilidae *Speolepta leptogaster* (Winnertz) est microphage et se nourrit aux dépens de l'association hygropétrique des parois. L'espèce est commune dans les grottes européennes, ainsi que dans les cavités artificielles, mines, carrières, voire dans les caves des maisons et les souterrains des châteaux. Les captures épigées sont rares et limitées aux régions septentrionales ; la signalisation la plus récente est celle de deux imagos à Londres, en avril, à la sortie d'une cave abritant une nombreuse population de l'espèce, population qui a été suivie pendant six ans (LAURENCE, 1989). La larve tisse une toile ténue et irrégulière sur les parois et dans les anfractuosités, principalement en zone de pénombre (fig. 12). La nymphe se rencontre sur les parois, accrochée par quelques fils ; les imagos s'accouplent dans le milieu souterrain. La colonisation de cavités artificielles récentes dans le sud de l'Europe indique cependant que les femelles en sortent parfois pour pondre ; il n'est pas exclu que les *S. leptogaster* méridionaux puissent se rencontrer pendant la saison froide, ou la nuit, en milieu épigé, ou encore que l'espèce fréquente le Milieu Souterrain Superficiel. Il existe une autre espèce, non décrite à ce jour, dans l'est de l'Amérique du Nord ; rien n'est connu de sa biologie, mais il est probable qu'elle n'est pas différente de celle de *S. leptogaster*.

Les larves de *Speolepta* et celles de *Macrocera* sont souvent confondues par les biospéologues amateurs, voire professionnels. *Speolepta* se distingue par sa translucidité (le corps gras n'est pas coloré en jaune) et sa toile rudimentaire, ainsi que par la forme de la capsule céphalique et la présence d'une paire de stigmates antérieurs distincts.

III. 2 - Les trogliphiles des grottes tropicales

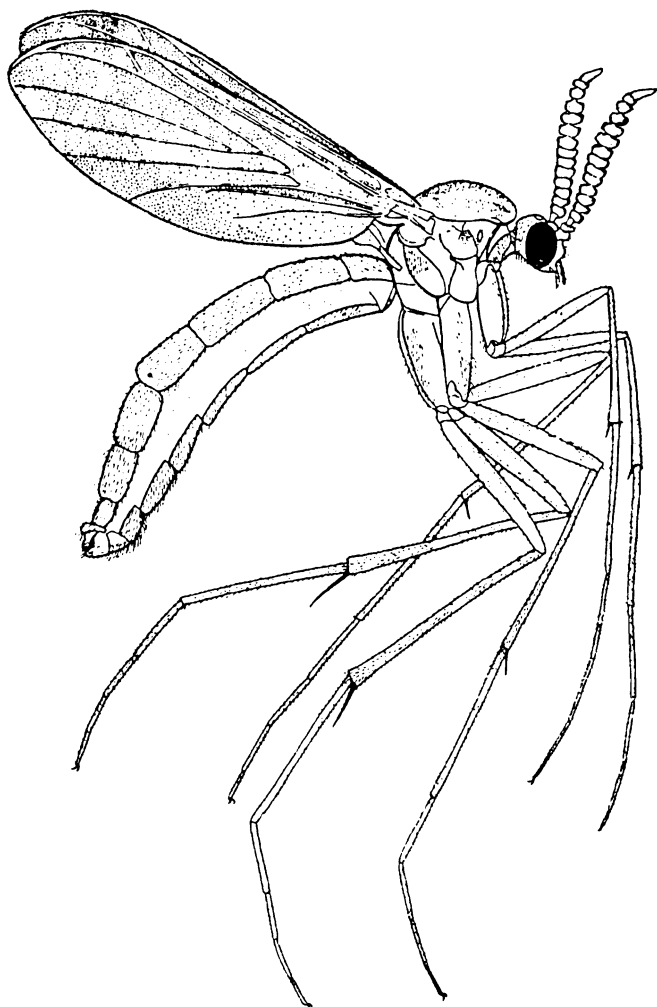


Fig. 14 - *Neoditomyia trogliphila* Matile, mâle, de la Cueva La Pluma (Cuba) (Dessin de L. Matile et M. Georgescu).

Peu connus, les Diptères guanophages tropicaux appartiennent aux Psychodidae, aux Chironomidae, aux Culicidae et aux Ceratopogonidae chez les Nématocères, aux Stratiomyidae, aux Phoridae, aux Milichiidae, aux Drosophilidae, aux Sphaeroceridae et aux Muscidae chez les Brachycères. Plusieurs de ces Diptères pourraient en fait être considérés comme des troglobies-guanobies au sens de DECOU (1986).

Chez les Culicidae, une espèce d'*Uranotaenia* et 7 espèces d'*Anopheles* ont été signalées dans les grottes de l'Afrique intertropicale. Les imagos de ces moustiques sont inféodés à l'Athérure (*Atherurus africanus* Gray) ou aux Chauves-souris, et leurs larves connues vivent dans les collections d'eau contenant du guano. Ces espèces, et surtout *Anopheles caroni* Adam, montrent un phénomène de dysharmonie gonotrophique, quoique moins prononcé que chez le troglobie *A. hamoni*. Toutes ces espèces peuvent se retrouver, larves et adultes, dans des biotopes obscurs du milieu épigé (voir ADAM, 1965, et discussion in MATILE, 1970).

Des Ceratopogonidae guanophages habitent les grottes du Congo et du Gabon. Parmi ceux-ci, *Dasyhelea adami* Vattier habite par milliers la grotte de Meya-Nzouari, au Congo. Les larves vivent dans une solution homogène de guano liquide et migrent vers le guano sec pour s'y nymphoser ; les adultes, fortement photophiles, et qui semblent ne pas se nourrir, se tiennent à proximité, sur les parois. L'espèce est considérée avec restriction par VATTIER et ADAM (1966) comme un troglobie vrai, mais trois spécimens ont été trouvés en dehors de la grotte, et ces auteurs n'excluent pas qu'elle puisse vivre en milieu épigé. Elle est

donc classée ici provisoirement parmi les trogliphiles, d'autant qu'elle ne montre aucun signe de troglobiomorphose. Il en va de même de la *Drosophila* guanobie récemment décrite de plusieurs grottes brésiliennes, *Drosophila eleonorae*, étroitement alliée à l'espèce cosmopolite *D. repleta* Wollaston (TOSI *et al.*, 1990).

Les prédateurs trogliphiles des grottes tropicales sont représentés par plusieurs Keroplatidae du genre *Neoditomyia* en région néotropicale, et d'un genre encore non identifié d'Asie du Sud-Est (BOUTIN, 1971 ; DEHARVENG et LECLERC, 1989).

Les *Neoditomyia* comprennent une demi-douzaine d'espèces épigées et cavernicoles des Antilles, d'Amérique centrale et du Sud (MATILE, 1977, 1982). Le comportement des représentants épigés du genre a été étudié par STÜRME (1973) et JACKSON (1974). Les cavernicoles sont *N. trogliphila* Matile, de Cuba, *N. spinosa* Matile, d'une grotte et de plusieurs localités épi-gées de la Dominique, et deux espèces non décrites, respectivement de la Jamaïque et du Brésil. Comme celles d'*Arachnocampa*, les larves de ce genre tissent des toiles à fils pendants, et l'espèce de "Therevidae", signalée par COOK (1913) d'une grotte du Guatemala (fig. 13), et aussi par PEARSE (1938) d'une grotte du Yucatan, appartient certainement à *Neoditomyia* (MATILE, 1970) ; MATILE (1982) a discuté de la phy-logénie et de la biogéographie du genre, et noté que chaque couple-frère était formé d'une espèce épigée et d'une espèce cavernicole. DECOU (1983) a donné des informations, recueillies de première main, sur les toiles de *N. trogliphila* ; elles sont légèrement différentes de celles des deux espèces épigées décrites par STÜRME. Les proies favorites de l'espèce sont des Sciaridae. Les Keroplatidae épigés de Cuba étant strictement inconnus, il est impossible de savoir si *N. trogliphila* est actuellement isolé dans le domaine souterrain de cette île.

La photographie de la toile tissée par une larve de Nématocère signalée par BOUTIN (1971) d'une grotte de Thaïlande ne laisse aucun doute sur son attribution aux Keroplatidae ; cette toile ressemble, régularité en moins, à celle des *Neoditomyia*. Si les larves examinées d'autres grottes de Thaïlande se rapportent à la même espèce, il s'agit d'un membre de la tribu des *Orfeliini* ; faute d'imagos, il n'est pas possible d'en dire plus. *Forcipomyia pholeter* Wirth et Howarth (Ceratopogonidae) vit dans les tubes de lave à Hawaii. La larve se développe dans les boues fines ou vases ("slimes") des parois, formées de colloïdes organiques et minéraux déposés par percolation (WIRTH et HOWARTH, 1982). Les imagos, de couleur plus claire que dans le reste du groupe, se réunissent en essaims dans la zone d'entrée, mais se rencontrent aussi en zone totalement obscure, où ils font preuve de phototropie positive. Bien que cette espèce n'ait pas encore été découverte en milieu épigé, ses auteurs la classent parmi les trogliphiles plutôt que dans les troglobies. Une espèce de Psychodidae, *Telmatoscopus albipunctatus* (Williston), a été récoltée d'une grotte de Cuba (Cueva de los Majaes). Ses larves vivent dans le guano pâte (BOTOSANEANU et VAILLANT, 1970) ; cependant, il s'agit d'une espèce cosmotropicale connue de très nombreuses localités épigées.

IV - LES DIPTERES TROGLOXENES

Nous n'envisagerons ici que les troglaxènes réguliers (subtrogliphiles) des régions tempérées, ceux des régions tropicales étant encore trop mal connus. Cette catégorie est représentée par quelques espèces de Limoniidae et de Dixidae estivants, dont *Limonia nubeculosa* Meigen et *Dixa martinii* Peus se rencontrent souvent en nombre énorme en Europe occidentale, de Mycetophilidae estivants ou hivernants, de Culicidae hivernants, notamment les femelles de *Culex pipiens* L. dans la région holarctique et d'*Anopheles punctipennis* Say en Amérique du Nord. *Limonia nubeculosa* a également été signalé de grottes d'Amérique du Nord, mais il s'agit d'une sous-espèce distincte (*L. nubeculosa sciophila* Osten-Sacken), ou plus vraisemblablement d'une bonne espèce (ALEXANDER, 1965). Toutes ces espèces font partie de l'association pariétale. Les populations hivernantes sont pour la plupart représentées par des femelles, les estivants sont mixtes. Certains estivants au moins ne s'abritent sous terre que pendant le jour ; c'est le cas de plusieurs espèces de Mycetophilidae ; *Dixa martinii* est probablement dans le même cas (PEUS in MATILE, 1970).

Heleomyza captiosa Gorodkov est l'un des membres les plus communs de l'association pariétale d'Europe moyenne et méridionale, et la fréquente toute l'année ; en Europe du Nord, elle est remplacée par *H. serrata* L. (épigée), et en Amérique du Nord par *H. brachypterna* Loew (épigée et cavernicole), surtout abondant sous terre en hiver (BUSACCA, 1975). Les larves d'*Heleomyza* sont saprophages, coprophages ou créophages ; celles d'*H. captiosa* ne semblent avoir été trouvées qu'une seule fois en milieu cavernicole, dans des excréments humains (DODELIN, 1975).

De nombreux autres Diptères troglaxènes peuplent les grottes tempérées, le plus souvent sans dépasser la zone de pénombre. Ils fréquentent surtout les parois et les voûtes, les accumulations de débris végétaux, les excréments divers, les collections d'eau encore éclairées. Ce sont principalement des Limoniidae, des Trichoceridae, des Psychodidae, des Sciaridae, des Bolitophilidae et des Mycetophilidae (fig. 15), pour les Nématocères, des Phoridae, des Heleomyzidae et des Sphaeroceridae pour les Brachycères.

Les Tipulidae holarctiques de deux genres étroitement alliés, *Chionea* et *Niphadobata* (fig. 16), ont attiré depuis longtemps l'attention des biospéologues en raison de leur aptérisme, de leur cryophilie et de leur rareté ; en fait, les captures de ces Diptères dans les grottes sont beaucoup plus rares que celles effectuées dans le milieu épigé, en particulier sur la neige, et jusqu'à des altitudes de 3500 m en Amérique du Nord (BYERS, 1960) et de 3000 m en Europe (STRINATI et AELLEN, 1967). On a également rencontré les imagos dans des fissures de

rochers et de troncs, dans des terriers de petits Mammifères et même dans des nids de guêpes abandonnés. Fortement cryophiles, leur maximum d'activité se situe vers 0°C.

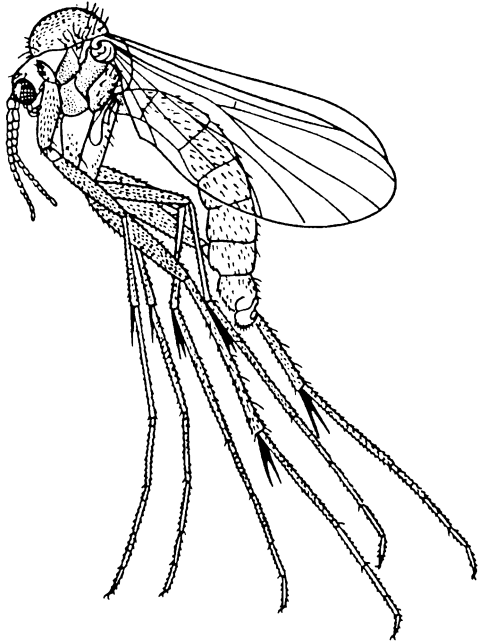


Fig. 15 - *Tarnania fenestralis* (Meigen) (Dessin de M. Georgescu).

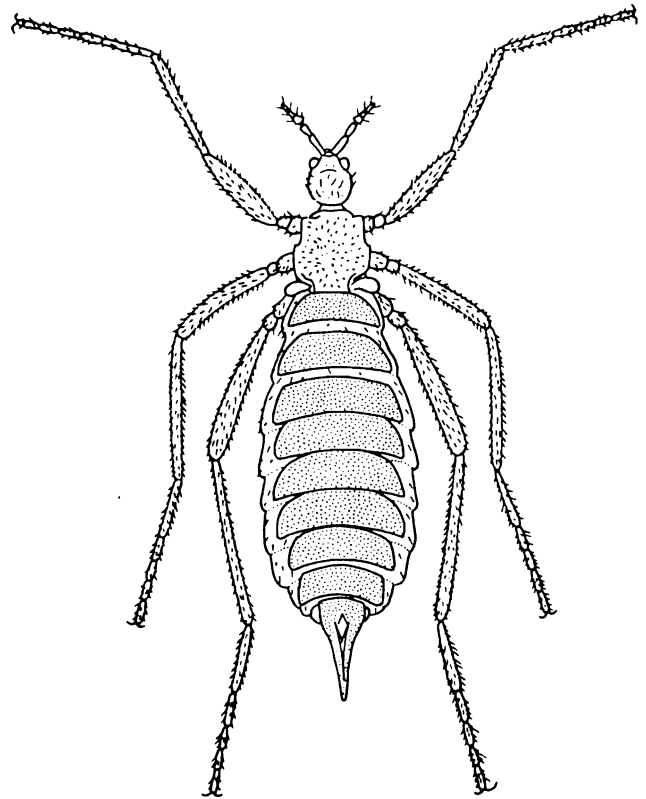


Fig. 16 - *Niphadobata catalonica* Bourne (Redessiné d'après Bellés, 1987).

Ces Tipulides ont été signalés à plusieurs reprises de grottes d'altitude diverse, en Europe et en Amérique du Nord. La population de *Niphadobata alpina* Bezzi suivie dans une grotte froide (maximum estival 7, 5°C) du Jura par TURQUIN apparaît en septembre et disparaît en mars, avec un maximum de décembre-janvier. Pour cet auteur, les stations cavernicoles de basse altitude des *Chionea* s. l. correspondent à des refuges pour ces insectes fondamentalement cryophiles, qu'elle classe dans les troglaphiles (TURQUIN, 1973). En fait, d'après BOURNE (1979), le nombre de stations de basse altitude reconnues ne cesse de croître, et l'apparente rareté des *Niphadobata* serait surtout due à la faible activité des entomologistes sur le terrain en hiver ; pour BOURNE, les refuges méridionaux seraient autant les forêts fraîches et humides que les grottes. Notons aussi que ces insectes fréquentent surtout les entrées, et que leurs larves n'ont jamais été découvertes dans les grottes (on les donnait comme saprophages, mais BYERS (1960) a avancé des arguments morphologiques convaincants en faveur d'un mode de vie prédateur). Dans l'attente de renseignements sur leurs premiers stades, ils sont considérés ici comme des troglaxènes.



Fig. 17 - *Cataliptus peyerimhoffi* Bezzi, mâle (à gauche) et femelle (à droite) (D'après Bezzi, 1916).

Le Chironomidae *Cataliptus peyerimhoffi* Bezzi (fig. 17), subaptère et privé de balanciers, se rapproche sans doute du cas des *Chionea*. Il vit dans les grottes à neige ("tesserefts") du Djurdjura, en Algérie, et à proximité, vers 2000 m d'altitude, dans les fentes de rocher (BEZZI, 1916) ; la larve demeure inconnue à ce jour. PLACHTER et PLACHTER (1988) ont calculé que les Diptères représentaient 72 % des macro-invertébrés de l'association pariétale dans les grottes d'Allemagne méridionale. Il n'est pas douteux que les troglaxènes réguliers appartenant à cet ordre jouent un rôle important dans l'ensemble de la biocénose cavernicole tempérée, notamment *Culex pipiens* et *Limonia nubeculosa*, avec *Triphleba aptina* en Europe moyenne (BOUVET *et al.*, 1972 ; LOPEZ et MARCOU, 1981).

Comme JEFFERSON (1983) l'a souligné, il est remarquable que la composition générique de l'association pariétale soit pratiquement la même dans toute la région holarctique ; ce fait n'est pas neutre et montre que la faune diptérienne de l'association pariétale ne doit rien au hasard.

V - CONCLUSIONS

Les problèmes de classification des cavernicoles obligatoires proviennent en grande partie d'un glissement du concept écologique de troglobie à celui, évolutionniste, de "troglobiomorphe", et aussi de la réalisation que les grottes ne sont pas isolées, mais reliées à d'autres habitats souterrains pour former un seul système fonctionnel (RACOVITZA, 1980 ; JUBERTHIE, 1983 ; BARR et HOLSINGER, 1985).

Le concept traditionnel de paléotroglobie terrestre, résumé par exemple par VANDEL (1964) ou BARR (1968), concernait des formes relictives, aptères ou subaptères, descendants d'espèces orophiles et humicoles qui peuplaient les grandes forêts des chaînes montagneuses de l'hémisphère nord durant la première moitié du Tertiaire. Ce concept est actuellement fort discuté, notamment en raison d'une meilleure connaissance des relations phylogénétiques des troglobies avec les épigés.

A ce propos, DEELEMAN-REINHOLD (1981) a souligné que la "primitivité" des araignées édaphiques et troglobies par rapport aux formes épigées était loin d'être démontrée, et que l'on avait surestimé l'isolement phylétique des troglobies faute d'une bonne connaissance des faunes épigées et de la phylogénie. Pour cet auteur, c'est aux facteurs physiques de l'environnement souterrain et au climat qu'il faut attribuer l'abondance des formes anophthalmes relevée en ex-Yougoslavie, alors qu'elles sont rares dans les régions karstiques voisines. La découverte d'espèces troglobies dans les tubes de laves d'Hawaii conduit à penser que si les conditions appropriées sont présentes, des formes troglobies peuvent apparaître dans presque toutes les familles d'araignées.

Toujours dans l'optique traditionnelle, les néotroglobies, eux, sont des relictives glaciaires, originaires soit de lignées nivicoles relativement basse, soit de lignées hygrophiles planitiaires. La spéciation de ces troglobies se serait produite au cours des alternances glaciaires-interglaciaires, et ils seraient donc datés du Pléistocène. Il semble à l'heure actuelle que l'influence de ces alternances ait été largement surestimée. BUCKLAND et COOPE (1991) et COOPE (1991) remarquent que tous les fossiles d'insectes remontant à peu près au dernier million d'années paraissent morphologiquement semblables à des espèces existantes, dont la répartition actuelle est par ailleurs largement éloignée des localités fossiles ; il s'agit surtout de Coléoptères, dont COOPE a même pu extraire les édéages pour contrôler ses identifications. Selon ces auteurs, les extinctions massives ne se sont produites qu'au tout premier bouleversement pléistocène, il y a environ 2,1 millions d'années. Les survivants, au cours des alternances glaciaires/interglaciaires suivantes, auraient surtout réagi par la migration vers de nouvelles aires géographiques.

En ce qui concerne les Diptères, MATILE (1970) voyait la source des troglobies et des troglaphiles dans une minorité d'espèces préadaptées occupant le domaine souterrain comme une "place vide". Cette opinion est sans doute à nuancer en ce sens que, comme le montre le tableau de la spécialisation trophique des troglobies lorsqu'elle est connue (Tabl. 1), la pénétration de cet ordre semble surtout liée, en milieu tropical, à l'existence de guano pour les larves, et de Vertébrés à piquer pour les imagos ; en milieu tempéré, de matières végétales en décomposition pour les larves, les adultes ne se nourrissant vraisemblablement pas. Par rapport à d'autres ordres d'Arthropodes, et particulièrement aux Coléoptères, le nombre de Diptères troglobies est singulièrement limité, tandis qu'ils ne montrent pas ces foules d'espèces apparentées, étroitement limitées à un système karstique (critère de PAPP). Il est donc probable que les Diptères troglobies n'ont pas la même histoire que les Coléoptères troglobies.

Dans l'hémisphère nord, ces formes n'apparaissent que dans trois familles, Sciaridae, Sphaeroceridae et Heleomyzidae, qui comptent par ailleurs de nombreux représentants humicoles, orophiles, pholéophiles ou troglaphiles. En région tropicale, au contraire, la troglobiose n'apparaît que chez quelques espèces à imagos hématophages, Culicidae et Psychodidae, qui renferment elles aussi des pholéophiles et des troglaphiles. Dans le cas de ces biotes encore inconnus hors du domaine souterrain, mais qui ont tous de proches parents non géographiquement éloignés dans le domaine épigé, ils peuvent être tenus dans l'état actuel des connaissances comme des néotroglobies, des troglobies "in statu nascendi" (DE LATTIN, 1939). Il n'en demeure pas moins que des cas tels que, par exemple, ceux des *Spelobia* néarctiques et des *Speolepta* holarctiques, sont la démonstration que les glaciations ont également joué un rôle dans la formation de la faune diptérienne troglobie et troglaphile. Les causes de l'envahissement du milieu souterrain par ces cavernicoles ne sont pas forcément les mêmes pour tous (on a également signalé plus haut la remarquable homogénéité de l'association pariétale des cavités souterraines de la région holarctique, naturelles et artificielles, qui reste à expliquer).

Le seul Diptère troglobie à ne pas avoir de proche parent dans le milieu épigé est *Mormotomyia hirsuta* ; son statut de paléotroglobie ne pourra être confirmé que par des connaissances plus détaillées sur sa biologie, et en particulier sur la nature de ses relations avec les Chauves-souris.

La lecture des discussions récentes sur les parentés phylétiques des cavernicoles, à quelques ordres qu'ils appartiennent, démontre à l'évidence combien peu d'entre elles sont fondées sur une analyse phylogénétique rigoureuse des formes souterraines et épigées. La plupart reposent sur une acception pure et simple de la classification traditionnelle, sur une appréciation intuitive de la ressemblance générale, sur des genres, des tribus, dont la monophylie n'est pas établie ; PECK a cependant proposé dès 1981, pour l'étude des cavernicoles, le programme de recherches suivant : "we should proceed from alpha taxonomy of troglobites, to examining the phylogeny and distributional patterns of the troglobites and their non-troglobitic ancestors, and then to hypothesizing the processes that have produced the taxa and the patterns". Si ce programme était suivi, bien des dilemmes écologiques et biogéographiques seraient résolus.

Les recherches sur les Diptères cavernicoles ont jusqu'ici été menées sous un aspect principalement écologique, et c'est sans doute parce que le volet phylogénétique et biogéographique préconisé par PECK n'a été qu'effleuré que subsistent encore tant d'incertitudes sur le véritable statut des Diptères présumées troglobies.

BIBLIOGRAPHIE

- 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, p. 153-165.
- ADAM, J. P. - 1965 - Les Culicidae cavernicoles du Congo et de l'Afrique intertropicale. **Ann. Spéléol.**, 20, 3, p. 409-423.
- ALEXANDER, C. P. - 1965 - Family Tipulidae, p. 16-90. In: *A catalog of the Diptera of America north of Mexico*, Stone A., Sabrosky C. W., Wirth W. W., Foote R. H. and J. R. Coulson, Eds. U.S. Dep. Agric. Handb., 276, IV + 1696 pp.
- BARR, T. C. - 1949a - Luminous worms found in Tennessee cave. **N. S. S. Newsl.**, 7, 8, p. 6.
- BARR, T. C. - 1949b - Further developments of the cave "glow-worm". **N. S. S. Newsl.**, 7, 10, p. 3.
- BARR, T. C. - 1951 - Tennessee luminous fungus gnat larvae found in Bunkum Cave. **N. S. S. Newsl.**, 9, 10, p. 3.
- BARR, T. C. - 1967 - Ecological studies in the Mammoth Cave System of Kentucky I: The Biota. **Int. J. Speleol.**, 3, p. 147-204, pl. 37-64.
- BARR, T. C. - 1968 - Cave Ecology and the Evolution of Troglobites. **Evol. Biol.**, 2, p. 35-102.
- BARR, T. C. et J. R. HOLSINGER - 1985 - Speciation in cave faunas. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 165, p. 313-337.
- BASSOT, J. M. - 1978 - Les corps noirs, cellules géantes du Diptère mycétophilide lumineux *Platyura fultoni* et leur sécrétion mitochondriale. **C. R. Acad. Sci. Paris**, sér. D, 286, p. 623-626.
- BEZZI, M. - 1916 - Sur un genre nouveau de Diptères subaptères des cavités souterraines du Djurdjura. **Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.**, 7, 4, p. 90-99.
- BORGMEIER, T. - 1965 - Revision of the North American Phorid Flies, Part III. The species of the genus *Megaselia*, subgenus *Megaselia* (Diptera Phoridae). **Studia Entomol.**, 8, p. 1-60.
- BOTOSANEANU, L. et F. VAILLANT - 1970 - Trois Diptères Psychodidae nouveaux de Cuba. **Trav. Lab. Hydrobiol.**, Grenoble, 61, p. 173-183.
- BOUTIN, C. - 1971 - Observations biospéologiques en Asie du sud-est. **Ann. Fac. Sci. Phnom Penh**, 4, p. 168-186.
- BOURNE, J. D. - 1979 - Description de trois nouvelles espèces du genre *Niphadobata* (Diptera : Tipulidae), avec quelques remarques biogéographiques. **Rev. Suisse Zool.**, 86, 1, p. 233-249.
- BOUVET, Y., TURQUIN, J. M. et E. MICHALON - 1972 - Etude des biocénoses du tunnel artificiel de Drom (Ain). **Ann. Spéléol.**, 27, 3, p. 563-574.
- BUSACCA, J. - 1975 - Distribution and Biology of *Amoebaleria defessa* (Osten Sacken) and *Heleomyza brachypterna* (Loew) (Diptera : Heleomyzidae) in an Indiana Cave. **N. S. S. Bull.**, 37, p. 5-8.
- BUCKLAND, P. C. et G. R. COOPE - 1991 - A *Bibliography and Literature Review of Quaternary Entomology*. Sheffield, Collis Publ., 85 pp.
- BYERS, G. W. - 1960 - Biology and classification of *Chionea* (Dipt.: Tipulidae). **Act. XIth Int. Congr. Entomol.**, Wien, 1, p. 188-191.
- COOK, O. F. - 1913 - Webspinning fly-larvae in Guatemalan caves. **J. Washing. Acad. Sci.**, 3, p. 190-193.
- COOPE, R. - 1991 - The study of the "nearly-fossil". **Antenna**, 15, 4, p. 158-163.
- DECOU, V. - 1973 - Quelques remarques sur la présence des Diptères Mycétophilides dans les grottes d'Olténie (Roumanie). In: *Livre Cinquantenaire Inst. Spéol. "Emile Racovitza"*, Bucarest, p. 353-367.
- DECOU, V. - 1983 - Sur la bionomie de certaines espèces d'animaux terrestres qui peuplent les grottes de Cuba. **Résult. Expéd. Biospéol. cubano-roumaines à Cuba**, 4, p. 9-17.
- DECOU, V. - 1986 - Some considerations on the bat guano synusia. **Trav. Inst. Spéol. "Emile Racovitza"**, 25, p. 41-51.
- DEELEMANN-REINHOLD, C. L. - 1981 - Remarks on Origin and Distribution of troglobitic Spiders. **Proc. 8th Int. Congr. Speleol.**, Bowling

- Green, p. 506-507.
- DEHARVENG, L. et P. LECLERC - 1989 - Recherches sur les faunes cavernicoles d'Asie du Sud-Est. *Mém. Biospéol.*, 16, p. 91-110.
- DODELIN, C. - 1975 - Biospéléologie. *La Calbonde*, Rouen Université Club, 5, p. 9.
- FULTON, B. B. - 1939 - Lochetic luminous dipterous larvae. *J. Elisha Mitchell Scient. Soc.*, 53, p. 289-293.
- FULTON, B. B. - 1941 - A Luminous Fly Larva With Spider Traits (Diptera, Mycetophilidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 34, 2, p. 289-302.
- GERS, C. - 1992 - *Ecologie et Biologie des Arthropodes terrestres du Milieu Souterrain Superficiel, fonctionnement et écologie évolutive*. Thèse Univ. Toulouse, 319 pp.
- GINET, R. et V. DECOU - 1977 - *Initiation à la biologie et à l'écologie souterraines*. Delarge, Ed., Paris, 345 pp.
- GORODKOV, K. B. - 1984 - Family Heleomyzidae. *In: Catalogue of Palaearctic Diptera, Soos A. and L. Papp. Eds.*, 10, p. 15-45.
- GRIFFITHS, G. C. D. - 1972 - The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special reference to the male postabdomen. *Series Entomol.*, 8, p. 1-340.
- HARRISSON, R. A. - 1961 - Notes on the taxonomy of the New Zealand glow-worm, *Arachnocampa luminosa* (Skuse) (Dipt.: Mycetophilidae). *Trans. R. Soc. N. Z. Zool.*, 1, p. 197-201.
- HERNANDEZ, A. L. M. - 1991 - *El medio subterráneo superficial en las Islas Canarias: caracterización y consideraciones sobre su fauna*. Thèse Univ. La Laguna, Tenerife.
- HOLLOWAY, B. A. - 1976 - A new bat-fly family from New Zealand (Diptera: Mystacinobiidae). *N. Z. J. Zool.*, 3, p. 279-301.
- HOWARTH, F. G. - 1972 - Cavernicoles in lava tubes on the island of Hawaii. *Science*, 175, p. 325-326.
- HOWARTH, F. G. - 1973 - The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes. I. Introduction. *Pacif. Insects*, 15, p. 139-151.
- HOWARTH, F. G. - 1980 - The zoogeography of specialized cave animals: a bioclimatic model. *Evolution*, 34, 2, p. 394-406.
- HOWARTH, F. G. - 1982 - Bioclimatic and Geologic Factors Governing the Evolution and Distribution of Hawaiian Cave Insects. *Entomol. Gen.*, 8, 1, p. 17-26.
- HOWARTH, F. G. - 1983 - Ecology of cave Arthropods. *Ann. Rev. Entomol.*, 28, p. 365-389.
- HUTSON, A. M. - 1978 - Caves. *In: A Dipterist's Handbook*, Stubbs A. and P. Chandler Eds. *Amateur Entomol.*, 15, p. 134-137.
- JACKSON, J. F. - 1974 - Goldschmidt's Dilemma Resolved: Notes on the larval Behavior of a New Neotropical Web-spinning Mycetophilid (Diptera). *Amer. Midl. Nat.*, 92, 1, p. 240-245.
- JEANNEL, R. - 1926 - *Faune cavernicole de la France avec une étude sur les conditions d'existence dans le domaine souterrain*. *Encycl. Entomol.*, 7, p. 1-344.
- JEFFERSON, G. T. - 1983 - The threshold fauna, a neglected area of British cave biology. *Stud. Speleol.*, 4, p. 53-58.
- JUBERTHIE, C. - 1983 - Le Milieu Souterrain : étendue et composition. *Mém. Biospéol.*, 10, p. 17-65.
- JUBERTHIE, C. - 1984 - La colonisation du milieu souterrain ; théories et modèles, relations avec la spéciation et l'évolution souterraine. *Mém. Biospéol.*, 11, p. 65-102.
- JUBERTHIE, C., DELAY, B. et M. BOUILLON - 1980a - Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone non calcaire. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 290, p. 49-52.
- JUBERTHIE, C., DELAY, B. et M. BOUILLON - 1980b - Extension du milieu souterrain en zone non calcaire : description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. *Mém. Biospéol.*, 7, p. 19-52.
- JUBERTHIE, C., DELAY, B. et M. BOUILLON - 1981 - Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone calcaire. *Mém. Biospéol.*, 8, p. 77-93.
- LAFFOON, J. - 1965 - Family Mycetophilidae (Fungivoridae). *In: A catalog of the Diptera of America North of Mexico*, Stone et al., Eds. *Agric. Handb.*, 276, p. 196-229.
- LATTIN, G. De - 1939 - Ueber die Evolution der Höhlentiercharaktere. *Stadt Berlin Ges. Naturf. Fr. Berlin*, p. 11-41.
- LAURENCE, B. R. - 1989 - The ecology of a cave-dwelling fly, *Speolepta leptogaster* Winn. (Dipt., Mycetophilidae) in Central London. *Entomol. Mon. Mag.*, 125, p. 89-93.
- LENG, Y. J. - 1987 - A preliminary survey of phlebotomine sandflies in limestone caves of Sichuan and Guizhou Provinces, south-west China, and description and discussion of a primitive new genus *Chinius*. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 81, 3, p. 311-317.
- LERUTH, R. - 1939 - La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. *Mém. Mus. R. Hist. Nat.*, 87, p. 1-506.
- LEWIS, D. J. - 1978 - The phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae) of the Oriental Region. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Entomol., Ser.*, 37, 6, p. 217-343.
- LEWIS, D. J. et A. L. DYCE - 1983 - Phlebotomine sandflies (Diptera: Psychodidae) from caves in Queensland, Australia. *J. Aust. Entomol. Soc.*, 22, p. 223-231.
- LEWIS, D. J. et R. P. LANE - 1976 - A taxonomic review of *Phlebotomus* (*Idiophlebotomus*) (Psychodidae). *Syst. Entomol.*, 1, p. 53-60.
- LOPEZ, A. et F. MARCOU - 1981 - L'association pariétale des cavités de la Montagne Noire (Hérault). *Mém. Biospéol.*, 8, p. 17-25.
- McALPINE, D. K. - 1966 - Description and biology of an Australian species of Cypselosomatidae (Dip-

- tera), with a discussion of family relationships. *Austr. J. Zool.*, 14, p. 673-685.
- McALPINE, D. K. - 1978 - A new species of Cypselosomatidae from Lord Howe Island (Diptera, Micropezoidea). *Austr. Entomol. Mag.*, 5, 4, p. 61-64.
- McALPINE, J. F. - 1989 - Phylogeny and classification of the Muscomorpha. In: *McAlpine J. F. and D. M. Wood, Coord. - Manual of Nearctic Diptera*, vol. 3. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph n° 32, p. 1397-1520.
- McALPINE, J. F., et D. M. WOOD (Coord.) - 1989 - *Manual of Nearctic Diptera*, vol. 3. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph n° 32, VI + p. 1333-1581.
- MARSHALL, S. A. - 1985 - The genera *Xenolimosina* and *Terrilimosina* (Diptera: Sphaeroceridae: Limosiinae) in North America. *Proc. Entomol. Soc. Washing.*, 87, 4, p. 759-769.
- MARSHALL, S. A. et S. B. PECK - 1985a - The origin and relationships of *Spelobia tenebrarum* (Aldrich), a troglobitic, eastern North American, Sphaeroceridae fly. *Can. Entomol.*, 117, p. 1013-1015.
- MARSHALL, S. A. et S. B. PECK - 1985b - Distribution of cave-dwelling Sphaeroceridae of eastern North America. *Proc. Entomol. Soc. Ont.*, 115, 1984, 1985, p. 37-41.
- MATILE, L. - 1970 - Les Diptères cavernicoles. *Ann. Spéléol.*, 25, 1, p. 179-222.
- MATILE, L. - 1977 - Un Keroplatinae cavernicole nouveau de Cuba (Diptera, Mycetophilidae). In: *Résult. Expéd. Biospéol. cubano-roum. à Cuba*. Acad. Rep. Soc. Roum., Bucarest, 2, p. 369-371.
- MATILE, L. - 1982 - Systématique, phylogénie et biogéographie des Diptères Keroplatidae des Petites Antilles et de Trinidad. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, 4ème sér., 4, A, 1-2, p. 189-235.
- MATILE, L. - 1990 - Recherches sur la systématique et l'évolution des Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea). *Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, sér. A., Zool., 148, p. 1-682.
- NORRBOM, A. L. et K. C. KIM - 1985 - Systematics of *Crumomyia* Macquart and *Alloborborus* Duda (Diptera: Sphaeroceridae). *Syst. Entomol.*, 10, p. 167-225.
- NOVAK, T. et V. KUSTOR - 1983 - On the ecology of an alpine ice cave. *Mém. Biospéol.*, 10, p. 117-125.
- OROMI, P., MEDINA, A. L. et M. L. TEJEDOR - 1986 - On the existence of a superficial Underground compartment in the Canary Islands. *Proc. 9th Congr. Int. Speleol.*, Barcelona, 2, p. 147-151.
- PAPP, L. - 1979 - On apterous and reduced-winged forms of the families Drosophilidae, Ephydriidae and Sphaeroceridae (Diptera). *Act. Zool. Acad. Scient. Hung.*, 25, 3-4, p. 357-374.
- PAPP, L. - 1982 - Cavernicolous Diptera of the Geneva Museum. *Rev. Suisse Zool.*, 89, 1, p. 7-22.
- PAPP, L. et H. PLACHTER - 1976 - On Cave-Dwelling Sphaeroceridae from Hungary and Germany (Diptera). *Ann. Hist. nat. Mus. nat. Hungar.*, 68, p. 195-207.
- PAPP, L. et J. ROHACEK - 1983 - Two new cavernicolous taxa of the subgenus *Copromyza* (*Cru-momyia*) (Diptera, Sphaeroceridae). *Rev. Suis-se Zool.*, 90, 3, p. 751-760.
- PEARSE, A. S. - 1938 - Fauna of the Caves of Yucatan. *Carnegie Inst. Publ.*, 491, 301 pp.
- PECK, S. B. - 1976 - The Effect of Cave Entrances on the Distribution of Cave-Inhabiting Terrestrial Arthropods. *Int. J. Speleol.*, 8, p. 309-321.
- PECK, S. B. - 1981 - Introduction to the Symposium on the Review and Synthesis of the Evolution and Zoogeography of North American Terrestrial Cave Faunas. *Proc. 8th Int. Congr. Spe-leol.*, Bowling Green, p. 506-507.
- PECK, S. B. et J. J. LEWIS - 1977 - Zoogeography and Evolution of the Subterranean Invertebrate Faunas of Illinois and Southeastern Missouri. *Bull. N. S. S.*, 40, p. 39-63.
- PECK, S. B. et D. R. RUSSEL - 1976 - Life history of the fungus gnat *Macrocera nobilis* in American caves (Diptera: Mycetophilidae). *Can. Entomol.*, 108, p. 1235-1241.
- PLACHTER, H. - 1983 - Cave-dwelling fauna in Central Europe: adaptation to environment, especially low temperatures (Diptera, Nematocera: Trichoceridae and Sciaridae). *Oecologia*, Berlin, 58, p. 367-372.
- PLACHTER, H. et J. PLACHTER - 1988 - Ökologische Studien zur terrestrischen Höhlenfauna Süddeutschlands. *Zoologica*, 47, 1, 139, p. 1-67.
- PUGSLEY, C. W. - 1984 - Ecology of the New Zealand Glowworm, *Arachnocampa luminosa* (Diptera: Keroplatidae) in the Glowworm Cave, Waitomo. *J. R. Soc. N. Z.*, 14, 4, p. 387-407.
- RACOVITZA, G. - 1980 - Etude écologique sur les Coléoptères Bathysciinae cavernicoles. *Mém. Biospéol.*, 6, p. 1-199.
- ROHACEK, J. - 1982 - A monograph and reclassification of the previous genus *Limosina* Macquart (Diptera, Sphaeroceridae) of Europe, Part I. *Beitr. Entomol.*, Berlin, 32, 2, p. 195-282.
- RUFFO, S. - 1960 - Su alcuni problemi relativi allo studio degli insetti cavernicoli. *Atti Acad. naz. ital. Entomol.*, 8, p. 269-281.
- SEGUY, E. - 1950 - La Biologie des Diptères. *Encycl. Entomol.*, sér. A, 26, p. 1-609.
- SEGUY, E. - 1963 - Diptères hypogés recueillis par M. Paul A. Rémy en Yougoslavie. *Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, Sér. A, Zool., 18, 3, p. 187-229.
- STRINATI, P. et V. AELLEN - 1967 - Faune actuelle de deux grottes suisses de haute altitude.

- Ras. *Speleol. Ital.*, 19, 1/2, p. 84-87.
- STÜRM, H. - 1973 - Fanggespinste und Verhalten der Larven von *Neoditomyia andina* und *N. columbiana* Lane (Diptera, Mycetophilidae). *Zool. Anz.*, 191, 1/2, p. 61-86.
- TOSI, D., MARTINS, M., VILELA, C. R. et M. A. Q. R. PEREIRA - 1990 - On a new cave-dwelling species of bat-guano-breeding *Drosophila* closely related to *D. repleta* Wollaston (Diptera, Drosophilidae). *Rev. Brasil. Genet.*, 13, 1, p. 19-31.
- TURQUIN, M.-J. - 1973 - La colonisation de quelques grottes du Jura par *Niphadobata alpina* Bezzi (Dipt. Tipulidae). *Int. J. Spéléol.*, 5, p. 21-29.
- TURQUIN, M.-J. - 1981 - La biocénose terrestre cavernicole : apport énergétique pour la communauté aquatique souterraine. *Mém. Biospéol.*, 8, p. 9-16.
- UENO, S. I. - 1971 - The fauna of the lava caves around Mt. Fuji-san. Introduction and historical notes. *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 14, p. 201-218, pl. 1-4.
- UENO, S. I. - 1977 - The biospeological importance of non-calcareous caves. *Proc. 7th Int. Speleol. Congr.*, Sheffield, 1977, p. 407-408.
- VANDEL, A. - 1964 - *Biospéologie. La Biologie des Animaux cavernicoles*. Paris, Gauthier-Villars, 619 pp.
- VATTIER, G. et J. P. ADAM - 1966 - Les Ceratopogonidae (Diptera) des grottes de la République du Congo (Brazzaville). *Ann. Spéléol.*, 21, 3, p. 711-773.
- VATTIER-BERNARD, G. - 1971 - Notes sur la biologie de deux espèces de Phlébotomes cavernicoles africains. *Bull. Soc. Ecol.*, 2, 4, p. 293-301.
- WIRTH, W. W. et F. G. HOWARTH - 1982 - The "*Forcipomyia ingrami*" Complex in Hawaii (Diptera: Ceratopogonidae). *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.*, 24, 1, p. 127-151.