

Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft =
Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss
Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 54 (1981)

Heft: 1-2

Artikel: Le cycle vital d'*Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Dipt., Tabanidae)

Autor: Auroi, Charles

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-401982>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 15.03.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Le cycle vital d'*Hybomitra bimaculata* (Macquart) (Dipt., Tabanidae) 1. L'oviposition et les œufs¹

CHARLES AUROI

Institut de Zoologie, Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel

The life cycle of Hybomitra bimaculata (MACQUART) (Dipt., Tabanidae) 1. Oviposition and eggs - The life cycle of *H. bimaculata* was studied in the peat bog of Le Cachot (altitude 1050 m, valley of La Brévine, Swiss Jura). During oviposition, which takes 30-60 minutes, *H. bimaculata* deposits 300-500 eggs on the underside of an inclined vegetative support. 90% of the egg masses are normally found 22 to 39 cm above water level. At the 27 oviposition sites under observation during 4 years, a mean of 0.35 egg masses/m²/year were deposited. Generally oviposition occurs in July. Under natural conditions the embryonic development lasts 10 days at a mean temperature of 16.4°C and 13 days at 13.2°C. According to the year 0-15% of the egg masses were parasitized by *Telenomus angustatus* THS. and *T. oophagus* MAYR.

Bien que *Hybomitra bimaculata* (MACQUART) soit une espèce commune dans les milieux humides et qu'elle possède une répartition géographique couvrant toute la zone paléarctique, sa biologie et son écologie sont mal connues. Dans le cadre d'une étude générale sur l'écologie des Tabanides d'une tourbière du Haut-Jura, nous avons concentré nos recherches sur cette espèce, ce qui nous a permis de préciser les détails de son cycle vital dans un milieu bien défini.

Dans la présente publication, nous commencerons l'étude de ce cycle en considérant les facteurs qui jouent un rôle dans l'oviposition et dans la maturation des œufs d'*H. bimaculata*.

LE MILIEU PROSPECTE

Nos recherches ont été effectuées dans la tourbière du Cachot et dans les prairies qui la jouxtent. Cette tourbière est située dans la vallée de la Brévine, à une altitude de 1050 m. Elle mesure environ 400 m de longueur, 300 m de largeur et se trouve surélevée de 2 à 5 m par rapport aux prairies à foin voisines. Elle est couverte en partie par une forêt de pin, discontinue en son centre où s'étend un tapis de Sphaignes. Celui-ci est creusé de dépressions peu profondes, les «gouilles», pleines d'eau tant que les précipitations ne font pas défaut. La périphérie de la tourbière porte les marques des anciennes exploitations de tourbe de chauffage: «murs» de tourbe nue hauts de 2 à 3 m, au pied desquels se trouvent souvent des «canaux» contenant de l'eau en permanence. Entre la tourbière et les prairies fauchées, il existe généralement une zone très humide, pouvant atteindre 20 m de largeur, non exploitée par les agriculteurs (fig. 1).

Le climat de la vallée de la Brévine est caractérisé par des précipitations abondantes et par une température annuelle basse, inférieure à celle que l'on

¹ Travail réalisé dans le cadre d'une thèse, avec l'appui du Fonds national suisse de la Recherche scientifique (crédit no 3.032.73)

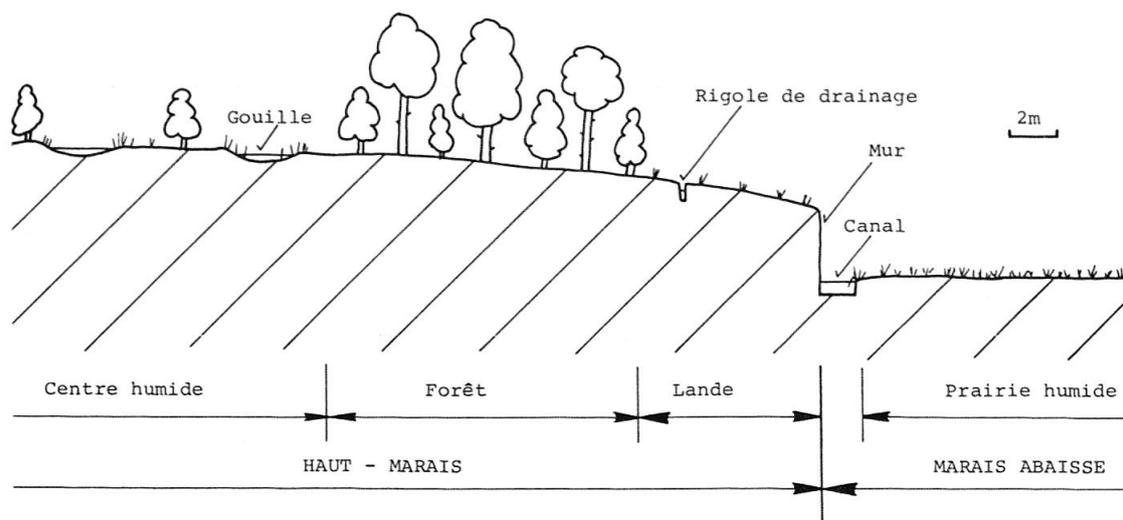


Fig. 1: Coupe schématique à travers la tourbière du Cachot.

pouvait attendre à cette altitude. Pendant les mois de juin et juillet, où l'oviposition d'*H. bimaculata* a lieu, la température de l'air descend parfois au-dessous de 0°C et monte souvent au-dessus de 25°C. L'amplitude de la variation quotidienne dépasse régulièrement 20°C.

Des renseignements plus complets sur la végétation, la faune entomologique et le climat de la tourbière sont donnés par MATTHEY (1964, 1971) et AUROI (1975). Une étude faunistique des Tabanides du Cachot a été publiée par AUROI (1978).

METHODE

Dans une première phase, nous avons prospecté l'ensemble de nos terrains d'étude en notant sur une carte la position de chaque ponte de Tabanide. Ceci nous a permis de définir les zones où les pontes étaient les plus fréquentes. Cette donnée acquise, nous avons choisi un ensemble de stations jugées favorables qui ont été ensuite prospectées systématiquement, de 1973 à 1977, alors que des investigations moins régulières étaient poursuivies dans l'ensemble de la tourbière et des terrains voisins.

Nos prospections ont été menées de la manière suivante:

- Pendant la période de ponte (juin-août), nous avons visité les stations choisies tous les 2 ou 3 jours.
- Dans chaque station, nous avons marqué chaque nouvelle ponte et noté ses caractéristiques: nature du support, hauteur de la ponte au-dessus de l'eau, densité de la végétation, trace de parasitisme, caractères spéciaux.
- A chaque visite, nous avons non seulement recherché les nouvelles pontes, mais encore contrôlé l'état des pontes déjà marquées et noté le moment de leur éclosion.

Ainsi, nous avons acquis des données comparatives, d'année en année, sur l'abondance et la distribution des pontes. Au cours de ces recherches, nous avons pu observer quelques femelles en train de pondre et les capturer ensuite pour les

identifier avec certitude. Ceci nous a permis de reconnaître les caractères de la ponte d'*H. bimaculata*, seule espèce considérée dans la présente publication. En nous référant à ces caractères, nous avons constaté qu'environ le 95% des quelques 500 pontes que nous avons répertoriées étaient déposées par *H. bimaculata*. Nos identifications ont été confirmées par la capture des imagos à l'éclosion, à proximité immédiate des lieux de ponte. Sur les 90 individus capturés, 67 appartenaient à l'espèce *Hybomitra bimaculata*, 3 à des *Hybomitra* d'autres espèces et, enfin, 20 aux genres *Tabanus* et *Haematopota* dont les pontes peuvent être distinguées de celles du genre *Hybomitra*.

RESULTATS ET DISCUSSION

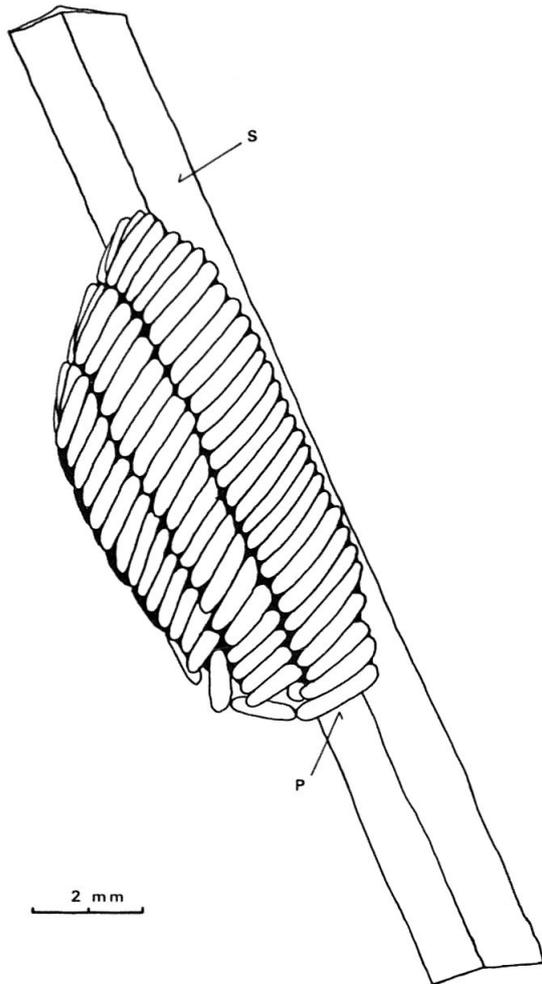
Comportement de ponte chez Hybomitra bimaculata

A huit reprises, en 1976, nous avons assisté au déroulement complet ou partiel de l'oviposition d'*H. bimaculata*. L'ensemble de nos observations peut se résumer comme suit:

Tout d'abord, la femelle vole au-dessus d'une surface d'eau, puis s'approche des rives et se pose sur un support, une tige ou une feuille oblique, «l'inspecte» en se déplaçant très peu, se suspend par ses pattes à la face inférieure, et continue son inspection. Si la feuille «ne convient pas», la femelle gagne une autre feuille et recommence son inspection. Selon les cas, la recherche d'un support adéquat a duré de quelques dizaines de secondes à quelques minutes. Ensuite, sans que le support définitivement choisi possède apparemment des caractéristiques particulières, la femelle se met à pondre. Elle est alors suspendue par les pattes à la face inférieure du support, le corps parallèle à celui-ci, et faisant donc un angle variable avec l'horizontale. Sans raisons visibles, la tête peut être dirigée vers la base ou vers le sommet du support. Dès ce moment, elle est peu craintive et se laisse approcher.

Les œufs sont déposés un à un, toutes les 5 à 10 secondes. Ils sont blancs, allongés, mesurant 2,1 à 2,4 mm de longueur et 0,4 à 0,5 mm de diamètre. Pour chaque œuf, la femelle replie son abdomen jusqu'à ce que les derniers segments de celui-ci fassent un angle obtus avec la surface du support, et expulse l'œuf dont l'extrémité vient se coller à la surface du support. Les premiers œufs, instables sur leur pointe, sont déposés sans ordre. Les œufs suivants sont appuyés contre les premiers par la femelle qui, pendant l'expulsion, fait un mouvement vers l'arrière avec son abdomen. Les œufs s'alignent alors régulièrement sur toute la largeur du support. Ils sont serrés les uns contre les autres, collés latéralement à leurs voisins et, par une de leur pointe, au support avec lequel ils forment un angle d'environ 90°. Dès qu'une certaine surface est recouverte d'une couche d'œufs, la femelle dépose sur celle-ci une seconde couche puis, finalement, une troisième. Les œufs de la deuxième couche sont légèrement inclinés, leur extrémité fixée étant plus proche de la femelle que leur extrémité libre. En effet, la ponte étant devenue plus haute, la femelle ne peut plus relever suffisamment son abdomen dirigé vers le support pour poser les œufs perpendiculairement à celui-ci. Elle se contente alors de poser l'extrémité de l'œuf qui commence à être expulsé, puis elle pousse son abdomen vers l'arrière, ce qui fait basculer l'œuf selon un angle qui augmente avec la distance jusqu'au support. Ainsi, les œufs de la troisième couche ont l'inclinaison la plus accentuée. La femelle continue sa ponte en prolongeant

Fig. 2: Ponte de *Hybomitra bimaculata*
(S: support, P: premiers œufs pondus).



simultanément chacune des couches. On a l'impression qu'avec l'extrémité de son abdomen, elle palpe le contour des œufs déjà déposés, puis qu'elle ajoute les suivants exactement dans les espaces libres. Ceci a pour conséquence de donner à la ponte terminée une forme extérieure très régulière (fig. 2).

La femelle interrompt de temps en temps son travail pour faire vibrer ses ailes sans se déplacer. De temps en temps également, son abdomen se contracte spasmodiquement, comme pour produire un déplacement interne des œufs.

La ponte dure au total de 30 à 60 minutes. Elle se termine sans autres signes préliminaires que la diminution de la fréquence de ponte. La femelle s'envole aussitôt. Les œufs, qui sont blancs au moment de la ponte, noircissent peu à peu et sont tout à fait noir brillant une à deux heures après avoir été pondus.

Un renseignement sur les stimuli qui agissent sur la femelle en train de pondre et déterminent la forme de la ponte est donné par l'expérience suivante: on laisse une femelle commencer sa ponte puis, lorsqu'on estime que la moitié des œufs sont pondus, on fait subir à l'axe de support, qui est une tige polygonale, une rotation d'environ 60°, de sorte que la ponte commencée ne se trouve plus exactement au-dessous du support. La femelle continue sa ponte sans qu'une discontinuité apparaisse, mais peu à peu les œufs sont à nouveau placés exactement au-dessous du support, et la ponte terminée est plus ou moins hélicoïdale.

Tabl. 1: Nombre d'œufs dans deux pontes de *Hybomitra bimaculata*.

Nombre d'œufs:					Dimensions:		
	Total	Couche 1	Couche 2	Couche 3	Long. mm	Larg. mm	Haut. mm
Ponte A	491	236	186	69	12	4	5
Ponte B	355	208	123	24	14	3	4

Le support de A était une tige d'*Eriophorum vaginatum*, celui de B une tige de *Carex canescens*.

Nous interprétons cela comme indiquant que la femelle tend à pondre ses œufs verticalement, au-dessous d'un support, mais qu'elle tend également à les appliquer le plus exactement possible aux œufs déjà pondus.

En nous référant à huit observations de femelles en train de pondre, et à huit autres pontes que nous avons trouvées avant qu'elles ne soient complètement noircies, nous constatons que les pontes ont lieu entre 10 h et 16 h 30, par des températures de l'air comprises entre 18 et 26 °C.

La forme générale des pontes de *H. bimaculata* est donnée par la fig. 2. La largeur de la ponte est variable, correspondant à celle du support. La longueur de la ponte dépend du nombre total d'œufs (tabl. 1).

Caractéristique des lieux de ponte

De l'examen d'environ 500 pontes, nous pouvons tirer les constatations suivantes:

a) Dans 90,3% des cas, une surface d'eau libre était présente immédiatement au-dessous de la ponte. Dans les autres cas, on trouvait de l'eau à moins de 50 cm. En 1976, année très sèche, nous avons trouvé des pontes au-dessus de tourbe humide, formant le fond de gouilles ou de canaux asséchés. La même année, nous avons observé des pontes déposées au-dessus de surfaces d'eau en grande partie cachées par une couche dense de feuilles mortes et sèches.

Pour essayer de déterminer quels stimuli permettaient aux femelles de *H. bimaculata* de reconnaître la présence d'eau, nous avons comparé la proportion de rayonnement solaire réfléchi par les surfaces d'eau avec celle que réfléchit la végétation des rives. Au-dessus de l'eau ou de la tourbe humide, 2 à 9% du rayonnement incident est réfléchi. Au-dessus de la végétation des rives, cette proportion atteint 14 à 23% (mesures effectuées à 40 cm de hauteur, entre 11 h et 12 h, avec un appareil sensible aux longueurs d'onde comprises entre 30 et 600 nm). La présence de pontes au-dessus d'eau cachée par des herbes sèches suggère que le rayonnement n'est pas le seul facteur détecté par les taons. Il est possible que l'augmentation de l'humidité de l'air produite par l'évaporation au-dessus d'une surface d'eau soit perçue. Toutefois, nos mesures n'ont pas permis de mettre en évidence cette augmentation.

b) Les pontes sont déposées sur la végétation qui se trouve au-dessus d'une surface d'eau. Au Cachot, le 63,6% du total des pontes se trouvait sur des

feuilles de *Carex rostrata*, le 15,8% sur des tiges de *Carex canescens*, le 5% sur des feuilles de cette même espèce, le 4,5% sur *Eriophorum vaginatum*, le 1,5% sur *Carex lasiocarpa* et, enfin, le 9,7% sur diverses autres espèces végétales.

Quelques pontes ont été trouvées sur des supports particuliers, par exemple une branche sèche de *Betula pubescens* ou une racine sortant d'un mur de tourbe, au-dessus de l'eau.

Du fait que les supports les plus fréquents correspondent aux végétaux les plus abondants à proximité des surfaces d'eau, nous pensons qu'ils ne sont pas choisis en fonction de l'espèce à laquelle ils appartiennent, mais plutôt en fonction de leur position et de leurs caractéristiques mécaniques, grandeur et rigidité surtout.

- c) Le 13,5% du total des pontes était déposé sur des supports verticaux, le 60,4% sur des supports peu inclinés (90-45° par rapport à l'horizontale), le 26,1% sur des supports très inclinés (45-0°).

Nous ignorons si nos chiffres révèlent un choix réel ou s'ils découlent simplement de l'inclinaison la plus fréquente des supports naturels.

- d) La hauteur moyenne au-dessus de la surface de l'eau à laquelle les pontes sont déposées varie selon la nature ou, plus exactement, selon la grandeur du support utilisé. En effet, si l'on considère trois types de support dont la grandeur moyenne est décroissante, feuilles de *C. rostrata*, tige de *C. canescens*, feuilles de *C. canescens*, on constate que la hauteur moyenne de ponte sur chacun de ces trois supports prend également des valeurs décroissantes (tabl. 2). Pour vérifier si la hauteur de ponte est réellement choisie par rapport à la hauteur maximale de la végétation présente, nous avons calculé le coefficient de corrélation entre la hauteur de chaque ponte et la hauteur totale moyenne des supports disponibles (= hauteur moyenne de la végétation) dans une surface d'environ 1 m² entourant la ponte (tabl. 3). La valeur élevée des coefficients de corrélation obtenus montre que cette hypothèse est vraisemblable.

Tabl. 2: Hauteur des pontes au-dessus de l'eau

Support:		1973	1974	1976
<u>C. rostrata</u> , feuille	h	36,3 cm	34,8 cm	38,9 cm
	Sh	12,7 cm	17,6 cm	12,6 cm
	n	58	69	158
<u>C. canescens</u> , tige	h	~ 15,0 cm	30,8 cm	33,3 cm
	Sh	- cm	14,3 cm	10,0 cm
	n	10	20	42
<u>C. canescens</u> , feuille	h	22,5 cm	24,7 cm	22,8 cm
	Sh	3,5 cm	9,9 cm	5,4 cm
	n	2	6	14

h: hauteur moyenne au-dessus de l'eau à laquelle sont déposées des pontes.

Sh: écart-type de «h».

n: nombre de pontes considérées.

Tabl. 3: Corrélation entre la hauteur des pontes et la hauteur totale des supports disponibles (1976).

Support	<i>C. rostrata</i>	<i>C. canescens</i> (tige)
Hauteur moyenne des pontes	41,7 cm	37,1 cm
Ecart-type	13,2 cm	9,1 cm
Hauteur totale moyenne des supports disponibles	58,8 cm	45,4 cm
Ecart-type	14,8 cm	8,4 cm
Coefficient de corrélation	0,77	0,67
Nombre de pontes observées	64	25

Pour déterminer quel rapport existe entre la hauteur de ponte «Hp» et la hauteur des supports disponibles «Hd», nous avons calculé l'équation de la droite de régression qui met en relation ces deux hauteurs. Pour *C. rostrata*, nous obtenons $H_p = 1,1 H_d - 26,1$; pour *C. canescens* $H_p = 1,6 H_d - 36,0$. Ces deux équations montrent que la hauteur de ponte n'est pas une fraction constante de la hauteur disponible mais que plus celle-ci est grande, plus la hauteur de ponte est proportionnellement élevée. Donc, lorsque la végétation est haute, les pontes se trouvent plus proches du sommet des plantes que lorsque la végétation est basse. Des observations de terrain montrent que la végétation la plus haute est généralement la plus dense. On peut supposer que les femelles recherchent, pour pondre, certaines conditions d'éclairage, de rayonnement ou encore une certaine abondance d'obstacles proches dans leur champ de vision. Ces conditions seraient réunies à une hauteur d'autant plus proche du sommet de la végétation que celle-ci est dense, ce qui expliquerait nos observations.

CREWE & WILLIAMS (1961) qui ont étudié, au Cameroun, les conditions de ponte de diverses espèces de Tabanides indiquent que, sur la végétation, les pontes sont déposées de préférence entre 30 et 60 cm de hauteur, ce qui correspondrait à la hauteur maximale à laquelle on trouve des surfaces inclinées. Cette conclusion ne paraît pas applicable aux cas que nous avons observés.

Tabl. 4: Relation entre la densité de la végétation et la proportion de pontes déposées.

	Classes			
	1 plantes isolées	2 densité faible	3 densité moyenne	4 densité forte
Distance entre les supports au niveau des pontes	20 cm	10-20 cm	5-10 cm	< 5 cm
Proportion de pontes déposées	6,4%	82,2%	11,4%	-

e) Nous avons défini quatre classes arbitraires de densité de la végétation dans les lieux de ponte, puis calculé la proportion du total des pontes que l'on trouve dans chacune des classes (tabl. 4). En considérant 202 pontes observées en 1973 et 1974, nous constatons que les lieux de ponte où la densité de la végétation est faible paraissent être préférés.

Nos observations montrent clairement que les pontes de *H. bimaculata* ne sont pas déposées au hasard sur les supports disponibles, mais les facteurs qui déterminent le choix du lieu de ponte sont apparemment multiples et interdépendants, de sorte qu'il est difficile de les étudier individuellement. On doit noter que les caractéristiques les plus constantes des lieux de ponte sont également celles qui sont nécessaires à la survie des œufs et des jeunes larves:

Les lieux de ponte sont des surfaces d'eau sur lesquelles tombent les jeunes larves dès leur éclosion, leur évitant une dessiccation à laquelle elles sont très sensibles.

Les supports de ponte sont ni trop souples, ni trop fins, de préférence inclinés. La résistance mécanique du support évite à la ponte de tomber à l'eau lors des orages et l'inclinaison favorise l'éclosion et la chute immédiate de la jeune larve dans l'eau. Autour des supports, la densité de la végétation est faible, de sorte que la ponte est protégée du rayonnement solaire direct tout en profitant de l'élévation de température qu'il produit.

Au Cachot, les stations susceptibles d'être des lieux de ponte sont les gouilles du haut marais, les rigoles de drainage, les canaux périphériques résultant de l'exploitation de la tourbe. Les gouilles sont trop souvent asséchées en été et les rigoles généralement trop étroites et trop profondes pour être des lieux de ponte adéquats. Ce sont donc les canaux qui représentent les stations les plus favorables et où, effectivement, est déposée la grande majorité des pontes.

Evolution des stations de ponte

Les canaux, stations de ponte les plus utilisées, résultent de l'exploitation artisanale de la tourbe. Ce mode d'exploitation est responsable de leur forme actuelle et de la structure de leurs rives. A l'origine, un canal est une fosse très régulière, longue de 4 à 5 m, large de 1,5 m et profonde de 1 m environ, adossée à la tourbière, au pied d'un mur de tourbe de 2 à 3 m de hauteur. Généralement, deux de ses côtés seulement constituent des rives au niveau du bas marais. Elles sont d'abord formées de tourbe nue, celle que le tourbier rejette au cours de l'extraction, en particulier la tourbe friable de surface. Ensuite, le canal subit des transformations progressives caractérisées par les étapes suivantes:

- Stade 1: Le canal vient d'être creusé. Ses rives sont formées de tourbe nue, sans végétation. L'absence de supports le rend impropre à être un lieu de ponte pour les Tabanides (fig. 3a).
- Stade 2: La tourbe de la rive, proche de l'eau, commence à être colonisée par quelques touffes de *Carex canescens*, d'*Eriophorum vaginatum* et par des Graminées. Il existe maintenant quelques supports isolés, et des pontes peuvent être déposées (fig. 3b).
- Stade 3: La rive, constituée de tourbe friable, rejetée lors du creusement du canal, s'affaisse un peu. Elle est envahie complètement par *C. canescens* surtout, mais aussi par les espèces existant au stade 2. La végétation forme une ceinture dense à proximité de l'eau, elle s'étend aussi

en arrière des rives, mais avec une densité beaucoup plus faible. Le canal est maintenant un lieu de ponte adéquat. Nous avons appelé «stations rives» les lieux de ponte dans lesquels seules les rives comportent des supports de ponte (fig. 3c).

Stade 4: L'affaissement de la rive continue et entraîne un comblement partiel du canal. Dans la zone peu profonde créée par l'affaissement, *Carex rostrata* s'installe. Grâce à cette espèce, qui pousse directement dans l'eau, le canal devient un lieu de ponte très favorable («station rives») (fig. 3d).

Stade 5: Le comblement du canal se poursuit. Dès que sa profondeur devient suffisamment faible, *C. rostrata* l'envahit complètement. C'est maintenant une «station surface», c'est-à-dire une station dans laquelle les supports de ponte occupent toute la surface d'eau. Tant que la prairie de *C. rostrata* est peu dense, le canal reste un lieu de ponte favorable. Il le devient de moins en moins lorsque la densité de la végétation augmente (fig. 3e).

Stade 6: Le comblement par la tourbe et les débris de végétaux qui tombent des rives se poursuit inéluctablement, et aboutit à la disparition du canal, qui n'est alors plus un lieu de ponte.

Parfois, les rhizomes entrelacés de *C. rostrata* retiennent à la surface des feuilles sèches et autres restes végétaux qui tombent dans l'eau du canal. Il se forme une couche qui peut masquer complètement la surface d'eau. Ainsi, avant son comblement complet, le canal est devenu impropre à servir de lieu de ponte (fig. 3f).

Les observations du Prof. W. MATTHEY (comm. pers.) permettent d'estimer qu'un canal passe du stade 1 au stade 3 en 15 ans environ, et du stade 3 au stade 4 en 10 ans environ. Personnellement, nous avons observé le passage du stade 4 au stade 5 en 3 ans.

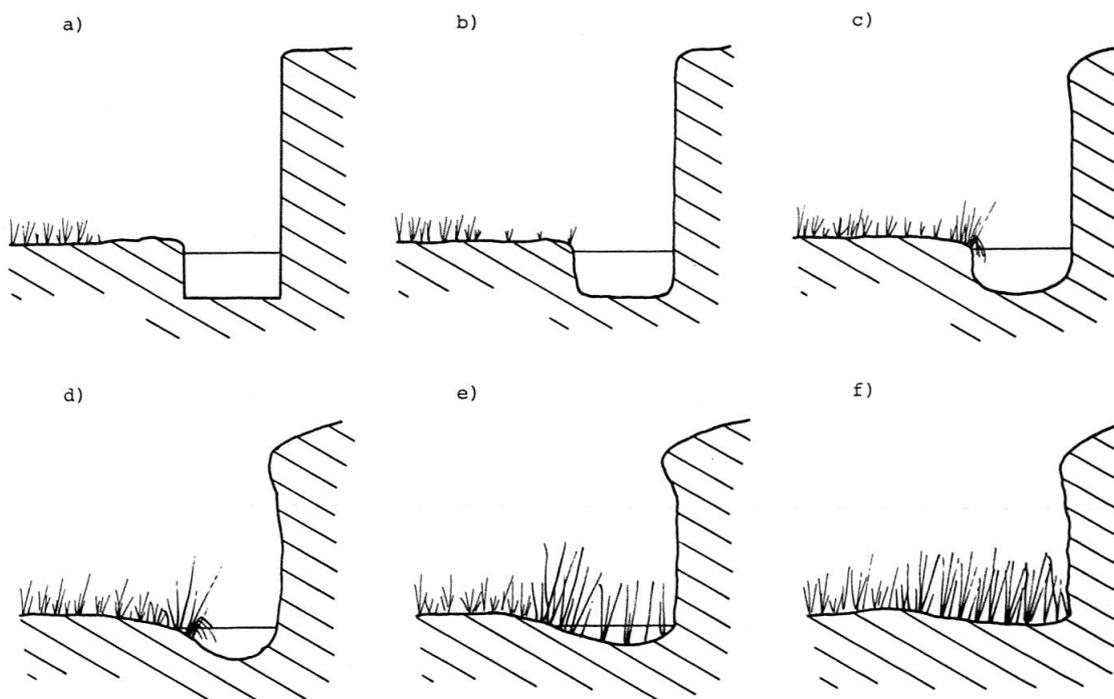


Fig. 3: Transformations successives d'un canal (explications dans le texte).

Comparaison des stations de ponte

Nous avons comparé les «stations rives» et les «stations surface» pour examiner si l'un ou l'autre type est plus favorable à la ponte des Tabanides. Nos observations ont porté sur 9 «stations rives» et 18 «stations surface». Trois dimensions de référence, communes aux deux types de stations, ont été choisies:

- 1) La surface totale, c'est-à-dire la surface d'eau libre de la station. C'est en fait la surface de ponte réelle des stations «surface».
- 2) La «surface des rives». Dans les stations «rives», la surface propre à recevoir des pontes correspond à la surface d'eau au-dessus de laquelle se trouve la végétation. Cette surface, large de 20 cm environ, suit le contour de la rive.
- 3) La longueur des rives. Nous n'avons considéré ici que les rives portant une végétation et non les murs de tourbe nus bordant les canaux.

Tabl. 5: Comparaison des stations «rives» et des stations «surface».

Stations considérées	Référence	Nombre de pontes
Stations "rives"	Surface totale	0,25 pontes/m ² /an
Stations "surface"	"	0,47 "
Ensemble des stations	"	0,35 "
Stations "rives"	Surface des rives	2,50 "
Stations "surface"	"	1,95 "
Ensemble des stations	"	2,12 "
Stations "rives"	Longueur des rives	0,39 pontes /m/an
Stations "surface"	"	0,50 "
Ensemble des stations	"	0,42 "

Les nombres moyens de ponte par unité de référence sont indiqués dans le tabl. 5. On constate qu'il n'y a pas de différences marquées entre les stations «rives» et les stations «surface». Ainsi, le nombre de pontes déposées en moyenne par année dans un canal ne change pas lorsque ce dernier évolue du stade 4 («rives») au stade 5 («surface»). Notre comparaison ne s'applique qu'à des stations favorables à la ponte, ce qui exclut les stations aux stades 2 et 6.

Le nombre de pontes par mètre de longueur de rive est intéressant, car les larves issues des pontes doivent, tôt ou tard, gagner la berge de la station de ponte, la nymphose et l'éclosion des imagos ayant lieu sur un sol nettement émergé, généralement à moins de 2 m de la rive. Le nombre de pontes par mètre de rive permet d'estimer la population initiale de larves qui alimente chaque m² de surface d'éclosion. Puisque nous avons, en moyenne, 0,42 ponte par mètre de rive et que chaque ponte contient environ 400 œufs, nous aurons par m² de surface d'éclosion, environ 84 jeunes larves. Connaissant la production annuelle d'adultes par m², nous pourrions estimer la mortalité pendant la vie larvaire.

Phénologie et abondance des pontes

Les données concernant l'abondance des pontes ont été recueillies dans 27 stations représentant une surface totale d'environ 120 m² et prospectées de 1973 à 1977.

Pour définir la période pendant laquelle les pontes sont déposées, nous avons porté, dans la figure 4 le nombre cumulé de pontes trouvées au cours de la saison et exprimé en % du nombre total. Ce graphe indique à chaque date la proportion des pontes déjà déposées. Il montre également que les pontes sont déposées, pour la plupart, pendant le mois de juillet. L'année 1976 fait exception: elle est caractérisée par des mois de mai et juin très chauds et secs, ce qui a entraîné une période d'oviposition précoce, située en juin.

Le nombre de pontes observé chaque année est variable (tabl. 6) et dépend surtout de l'abondance annuelle de la population. Les causes probables de variation de cette abondance seront analysées dans une publication ultérieure.

Tabl. 6: Comparaison des nombres annuels de ponte.

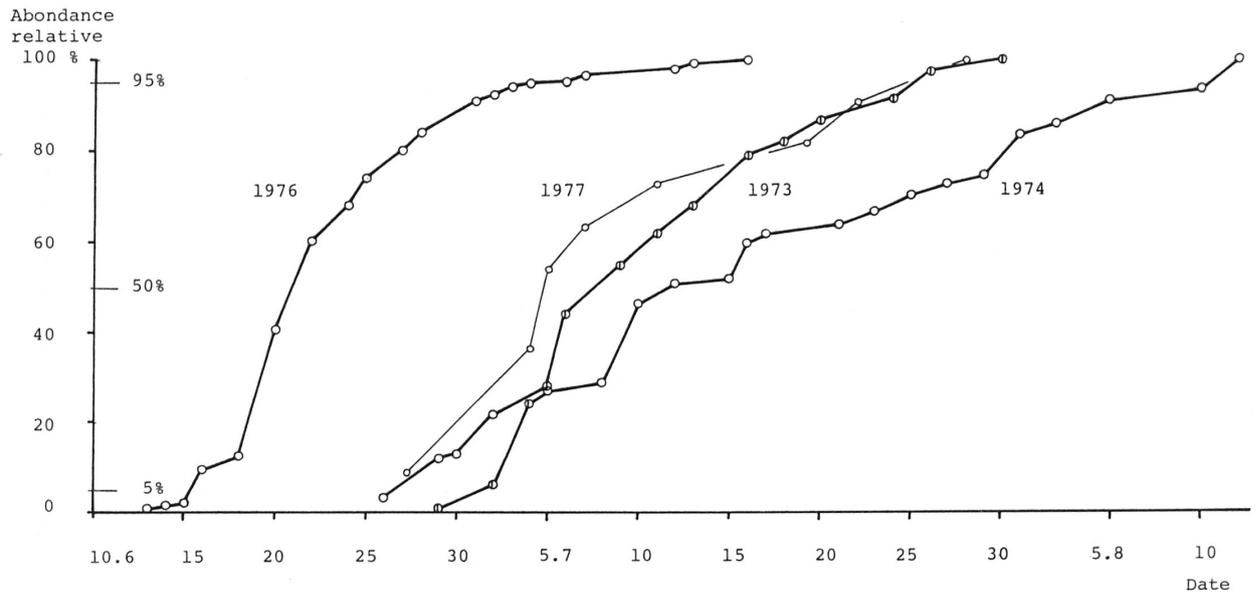
Année	1973	1974	1975	1976	1977
Nombre de pontes	82	92	4	236	11

*Durée d'incubation des pontes d'*Hybomitra bimaculata**

Nous avons obtenu une première estimation de la durée d'incubation en calculant le temps moyen qui s'écoule entre la découverte d'une ponte et le début de l'éclosion. Cette méthode est peu précise car les pontes n'ont pas été forcément découvertes immédiatement après leur dépôt et elles n'ont pas été examinées chaque jour. Pour limiter quelque peu les erreurs, nous avons admis que les durées d'incubation inférieures à 7 jours résultaient d'une découverte tardive de la ponte et nous n'en avons pas tenu compte dans nos calculs (tabl. 7). En 1976, on constate une durée d'incubation inférieure aux valeurs observées en 1973 et 1974. Ceci n'est pas surprenant car, en 1976, pendant la période d'oviposition, la température a été particulièrement élevée.

Tabl. 7: Durée moyenne d'incubation.

Année	1973	1974	1976
Durée moyenne d'incubation (jours)	12,4	12,2	9,6
Ecart-type	2,3	3,0	1,8
Nombre d'observations	37	77	138

Fig. 4: Pontes de *Hybomitra bimaculata* dans la tourbière du Cachot. Abondances relatives cumulées.

Tabl. 8: Durée d'incubation et température moyenne.

Ponte	Date de ponte	Date d'éclosion	Durée d'incubation (jours)	Température moyenne (°C)
A	11.6	24.6	13	13,3 / 13,4 *
B	12.6	24.6	12	
C	22.6	30.6	8	
D	24.6	3.7	9	16,4
E	25.6	5.7	10	
F	27.6	6.7	9	
G	27.6	8.7	11	16,1
H	27.6	7.7	10	14,9
I	2.7	14.7	12	
Moyenne			10,4	

* Température mesurée à l'intérieur de la ponte.

Pour préciser encore la durée d'incubation, et surtout pour déterminer sa valeur en fonction de la température, nous avons, en 1976, surveillé avec un soin particulier l'éclosion de 9 pontes pour lesquelles nous connaissions la date exacte à laquelle elles avaient été déposées. A quelques cm de quatre d'entre elles, nous avons installé des thermomètres électriques afin d'enregistrer, heure par heure, la température de l'air pendant toute la durée d'incubation. Nous avons même installé un thermomètre électrique miniature (diamètre 0,7 mm) à l'intérieur d'une ponte afin de vérifier si, en raison de sa couleur noire, la ponte absorbait le rayonnement et s'échauffait plus que l'air ambiant (tabl. 8).

Les températures de l'air étaient très variables au cours d'un cycle quotidien et les valeurs extrêmes dans l'ensemble de nos mesures étaient -4 et +33 °C. Pour donner une image du régime thermique auquel était soumise chaque ponte, nous avons calculé les fréquences avec lesquelles les températures horaires mesurées étaient distribuées (tabl. 9). On remarquera qu'à l'intérieur de la ponte on mesure la même valeur moyenne de température que dans l'air environnant. Toutefois, la distribution de fréquence montre que, dans la ponte, les classes extrêmes ont des valeurs plus élevées que dans l'air, ce qui est une conséquence de sa couleur foncée et de l'effet du rayonnement.

Les durées d'incubation que nous avons observées sont difficilement comparables avec les données de la littérature, qui sont toujours des valeurs obtenues en laboratoire, à des températures constantes. A titre indicatif, nous pouvons citer CAMERON (1930) qui donne une durée d'incubation de 10 jours à une température de 16 °C pour les œufs de *Haematopota pluvialis* L., WYNIGER (1953) qui observe 9 jours d'incubation à 18 °C, 5 jours à 23 °C et 4 jours à 28 °C pour des œufs de *T. bromius* L., ROBERTS (1980) donne également les durées d'incubation à différentes températures de plusieurs espèces américaines.

Tabl. 9: Distribution de fréquence des températures horaires de l'air pendant l'incubation.

Classes de température	Fréquence (nombre d'heures)					
	Ponte:	A	A*	E	G	I
- 5 à - 0,1°C		14 h	25 h			
0 à 4,9		68	65	13 h	8 h	4 h
5 à 9,9		42	27	40	59	59
10 à 14,9		30	32	45	66	88
15 à 19,9		53	37	40	41	67
20 à 24,9		52	43	64	30	50
25 à 29,9		50	48	37	45	22
30 à 34,9			8		11	
T. moyenne		13,3	13,4	16,4	16,1	14,9°C
Durée d'incubation		13	13	10	11	12 j.

* Température mesurée à l'intérieur de la ponte.

Les auteurs cités ont généralement fait incuber les œufs étudiés dans un milieu où l'humidité relative était élevée, supérieure à 80%, et WYNIGER (1953) indique qu'une humidité relative constante, inférieure à 70%, empêche le développement des œufs de *T. bromius*. Au Cachot, nous observons bien, pour certains jours, une humidité relative moyenne diurne (de 7 h à 19 h) inférieure à 50%. Chaque nuit, toutefois, l'humidité relative remonte à 100% en produisant une rosée importante, ce qui permet probablement aux œufs de récupérer l'eau qu'ils ont perdue pendant le jour.

Les parasites des œufs de Tabanides

Le parasitisme des œufs de Tabanides par les Hyménoptères est connu depuis longtemps. Ce sont les genres *Telenomus* (*Phanurus*) (Proct., *Scelionidae*) et *Trichogramma* (Chalc., *Trichogrammatidae*) qui sont le plus fréquemment cités.

SURCOUF (1924) signale l'action de *Telenomus tabanivorus* ASHMEAD et de *T. benefactor* CRAWFORD, sans indiquer l'importance de ce parasitisme. PARMAN (1928) expérimente l'introduction du parasite *Telenomus emersoni* GIRAULT au Texas, où il n'existe pas. Cette introduction produit une réduction marquée de la population de *Tabanus hyalinipennis* HINE. BOUVIER (1945) signale qu'en Suisse, le nombre d'œufs détruits par les Hyménoptères parasites est peu important. Dans une étude effectuée en Alabama, DUKES & HAYS (1971) indiquent l'importance du parasitisme des œufs de Tabanides. Au cours d'une saison, ils trouvent que le 14% des masses d'œufs est parasité. La proportion d'œufs attaqués par masse varie de 0 à 53%. Le parasite principal est *T. tabanivorus*.

Tabl. 10: Proportion de pontes parasitées.

Année	1973	1974	1975	1976	1977
Nombre de pontes observées	82	92	4	236	11
Nombre de pontes parasitées	13	12	0	0	0
Proportion de pontes parasitées	15,9%	13,0%	0	0	0

KONONOVA (1973) montre qu'en Ukraine les œufs de *Tabanus sp.* et d'*Hybomitra sp.* sont parasités par *Telenomus angustatus* THs. seulement, alors que les œufs de *Chrysops sp.* et d'*Haematopota sp.* sont parasités par *Trichogramma sp.* seulement. En mai, le 45% des œufs est parasité. Ensuite, cette proportion varie entre 50 et 64%. La proportion d'œufs parasités est généralement plus grande pour les pontes ne comportant que deux couches d'œufs. Lorsqu'il existe un nombre de couches plus élevé, seules les deux couches supérieures et les œufs périphériques sont, habituellement, parasités, car la tarière du parasite n'atteint pas les œufs centraux. Les taux de parasitisme anormalement élevés qui sont rencontrés parfois indiquent que les œufs ont été parasités pendant l'oviposition du Tabanide.

Au Cachot, nous n'avons pas étudié de manière intensive le parasitisme. Pour obtenir tout de même une estimation de son importance, nous avons examiné soigneusement, sur le terrain, chaque ponte de Tabanides en cherchant, sur les œufs, les ouvertures circulaires qui prouvent l'éclosion d'un parasite (fig. 5 et tabl. 10). Cet examen a été répété à intervalles réguliers et poursuivi, après l'éclosion des larves de Tabanides, pour ne pas omettre les éclosions tardives de parasites. Quelques parasites ont été capturés à l'éclosion sur le terrain. Nous en avons

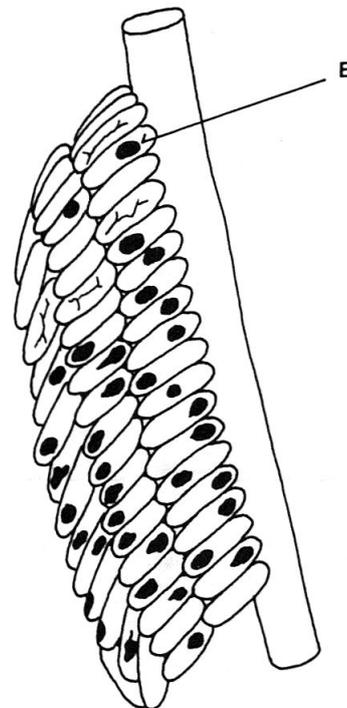


Fig. 5: Ponte de *Hybomitra bimaculata* portant des traces de parasitisme par *Telenomus sp.* (E: ouverture produite par l'éclosion d'un parasite).

également obtenus à partir de pontes incubées en laboratoire. Ceci nous a permis d'observer des éclosions, des accouplements et des pontes. Tous les parasites que nous avons capturés provenaient de *H. bimaculata*. Il s'agissait de *T. angustatus* (= *tabani* MAYR) et *T. oophagus* MAYR.

L'absence de parasitisme dans nos observations de 1975 et 1977 n'a pas grande signification, vu le faible nombre de pontes. En 1976, elle est par contre surprenante. Il faut signaler qu'en 1976, le 95% des pontes ont été déposées avant le 5 juillet et qu'en 1973 et 1974, c'est seulement à partir du mois d'août que se sont produites les éclosions de parasites. Dans les quelques cas où nous avons observé ces dernières, elles se sont produites 19 à 20 jours après que l'œuf de l'hôte ait été pondu. Cela signifie que les parasites accomplissent leur développement complet, de l'œuf à l'adulte, en moins d'un mois et que les premiers adultes de la saison pondent leurs œufs environ 1 mois avant que l'on constate les éclosions massives. Si, en 1976, les parasites sont apparus à la même époque qu'en 1973 et 1974, ils n'ont pu parasiter qu'une faible proportion des pontes, ce qui expliquerait notre résultat.

L'examen des parasites en train de pondre, en captivité, nous a permis de réitérer les observations de KONONOVA (1973): La courte tarière des femelles leur permet de parasiter uniquement les œufs externes de la ponte de Tabanides. Ainsi, on peut admettre que la proportion d'œufs parasités par ponte ne dépasse pas 50%. Ceci correspond bien aux résultats des auteurs que nous avons cités.

De ces considérations, il résulte que, au Cachot, pendant la durée de notre étude, la proportion totale d'œufs parasités n'a pas dépassé 8%, puisque la proportion maximale de pontes parasitées était 15,9%. Nous pouvons en conclure que, dans le milieu que nous avons étudié, le parasitisme des œufs ne produit pas une réduction significative de la population de Tabanides.

Remarque finale

Au Cachot, comme dans la plupart des tourbières jurassiennes, les stations de ponte utilisées actuellement pour *H. bimaculata* résultent généralement d'une intervention humaine et l'évolution naturelle du milieu les fait progressivement disparaître. Paradoxalement, la mise sous protection d'une tourbière et l'arrêt de l'exploitation de tourbe réduisent très sévèrement la surface des lieux de ponte. Par un aménagement de la zone protégée, on pourrait garantir la persistance de surfaces d'eau. Toutefois, la sauvegarde d'un Tabanide n'est sans doute pas un bon argument pour justifier cet aménagement!

REMERCIEMENTS

Nous remercions sincèrement le Dr F. BIN, de Perugia, qui a bien voulu identifier les hyménoptères parasites des pontes d'*H. bimaculata*.

BIBLIOGRAPHIE

- AUROI, CH. 1975. *Etude comparative de quelques associations végétales dans la tourbière du Cachot: caractères microclimatiques et phénologie*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 98: 125-148.
- AUROI, CH. 1978. *Les Tabanides (Diptères) de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois). 1. systématique et méthodes de capture*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 101: 27-44.

- BOUVIER, G. 1945. *Les tabanides de la Suisse*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 19: 409-466.
- CAMERON, A. E. 1930. *Oviposition of Haematopota pluvialis Linné*. Nature 126: 601-602.
- CREWE, W. & WILLIAMS, P. 1961. *The bionomics of the Tabanid fauna of streams in the rain-forest of the southern Cameroons. I. - Oviposition*. Ann. trop. Med. Parasit. 55: 363-378.
- DUKES, J. C. & HAYS, K. L. 1971. *Seasonal Distribution and Parasitism of Eggs of Tabanidae in Alabama*. J. Econ. Ent. 64: 886-889.
- KONONOVA, S. V. 1973. *(Contribution to the study of the Telenomus Hal. [Hym. Scelionidae] parasitic on Tabanidae [Dipt.] in the Donets valley, Ukraine, URSS.)* Vest. Zool. 2: 87-89 (En russe).
- MATTHEY, W. 1964. *Observations écologiques dans la tourbière du Cachot*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 87: 103-135.
- MATTHEY, W. 1971. *Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura*. Revue suisse Zool. 78: 367-536.
- PARMAN, D. C. 1928. *Experimental dissemination of the Tabanid egg parasite Phanurus emersoni Girault (Scelionidae) and biological notes on the species*. U.S. Dept. Agr. Cir. 18, 6 pp.
- ROBERTS, R. H. 1980. *The effects of temperature on the duration of oogenesis and embryonic development in Tabanidae (Diptera)*. J. Med. Entomol. 17: 8-14.
- SURCOUF, J. M. R. 1924. *Les Tabanides de France et des pays limitrophes*. Encyclopédie entomologique V. Lechevalier, ed. Paris, 261 pp.
- WYNGER, R. 1953. *Beiträge zur Ökologie, Biologie und Zucht einiger europäischer Tabaniden*. Acta trop. 10: 310-347.

(reçu le 23 janvier 1981)