**CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE
DES LEUCTRIDAE
[Plecoptera]**

par C. BERTHÉLEMY.

Dans cette note sont présentées des données sur l'anatomie, les modalités de l'accouplement, la systématique, l'habitat et la répartition de quelques espèces de Leuctridae des Pyrénées et du Bassin Aquitain.

1. — GENRE *PACHYLEUCTRA*.

1.1. — Description du mâle de *Pachyleuctra bertrandi* AUBERT, 1952.

Deux mâles de *Pachyleuctra* furent capturés par M. DÉCAMPS, le 22^e juillet 1966, près du déversoir d'un des Lacs de Camporeils (Pyrénées-Orientales), vers 2 200 m. Cette localité est très proche de celle où M. BERTRAND avait capturé, en 1949, les femelles de *Pachyleuctra* décrites par AUBERT sous le nom de *Pachyleuctra bertrandi*. L'un des deux mâles récoltés par M. DÉCAMPS est une *P. benlochi* (NAVÁS, 1917)¹ typique. L'appartenance à *P. bertrandi* de l'autre individu, qui diffère du premier par plusieurs caractères, paraît certaine.

Le mâle de *P. bertrandi* mesure 8 mm. Les ailes sont de même longueur que l'abdomen. La coloration ne présente pas de particularités notables : les sclérites sont brun foncé, les callosités de la tête et du thorax noires.

Les caractères sexuels de *P. bertrandi* sont proches de ceux de *P. benlochi*. Les tergites 5, 7, 8 et 9 portent chacun une paire d'appendices sclérifiés insérés sur la marge antérieure. La vésicule ventrale du sternite 9 est nettement pédonculée et insérée près du bord antérieur (fig. 1). Les paraproctes sont absents ou totalement soudés à la base des lobes du specillum. Ceux-ci sont de même dimension que ceux de *P. benlochi* et soudés l'un à l'autre à la base, le long du plan sagittal.

1. L'orthographe est « *benlochi* », comme l'a écrit DESPAX [1951], et non « *benlocchi* » [AUBERT 1948, 1952 a, b, c, 1957 a, 1963 b, BERTRAND et AUBERT 1952, 1955, BERTHÉLEMY 1964, 1966].

Les mâles des deux espèces se distinguent par la forme des appendices tergaux du segment 5, ainsi que par celle du tergite 10 et du specillum.

Chez *P. benllochi*, les appendices du tergite 5 sont semblables à ceux des tergites 7, 8 et 9 : leur extrémité est conique et libre. Chez *P. bertrandi*, ces appendices sont plus longs, aplatis et accolés à la surface du tergite sur toute leur longueur (fig. 3 et 4).

Le tergite 10 de *P. bertrandi* n'est pas prolongé par un écusson pentagonal et son bord postérieur est sinueux. Les deux lobes du specillum de *P. benllochi*, enfin, présentent une forte courbure basale, suivie d'une courbure plus faible à concavité antérieure (cf. DESPAX 1930 b, 1951). Chez *P. bertrandi*, seule est présente la courbure basale. La partie distale des lobes du specillum est subrectiligne.

Ces deux derniers points seront illustrés ultérieurement par des figures lorsque de nouveaux mâles de cette espèce auront été capturés. L'extrémité de l'abdomen de l'exemplaire unique a en effet été sectionnée accidentellement et perdue en cours d'examen.

1.2. — Affinités du genre *Pachyleuctra*.

RICKER [1943] a noté que l'interprétation de la structure de l'appareil copulateur des *Pachyleuctra* par DESPAX [1930 a, b] différerait de celle que donnent NEEDHAM et CLAASSEN pour le genre *Paraleuctra*. D'après DESPAX, ce sont les deux lobes du specillum (« titillateurs » de DESPAX), et non les styles des paraproctes, qui forment l'appareil copulateur. L'homologie proposée par DESPAX est confirmée par l'observation suivante : sectionné près de la base, chaque lobe du specillum des *Leuctra* montre un fin conduit interne sclérifié, accolé à la face médiane. Un même conduit, qui représente la partie distale des canaux éjaculateurs, occupe une position identique à l'intérieur de chaque moitié de l'organe copulateur des *Pachyleuctra*.

Les caractères des *Tyrrhenoleuctra*, *Pachyleuctra* et *Leuctra* ont été comparés par CONSIGLIO [1956]. Les précisions suivantes peuvent être apportées au tableau présenté par cet auteur :

— la nervation alaire des *Pachyleuctra* est identique à celle des *Leuctra*; le secteur du radius de l'aile postérieure est bien développé (des précisions sur la nervation des *Tyrrhenoleuctra* sont fournies par AUBERT [1963 a]);

— l'épiprocte du mâle est réduit à un court lobe membraneux, recouvert par un prolongement du tergite 10, plutôt que totalement absent;

— chez la larve, seuls les segments abdominaux 1 à 4 présentent une séparation membraneuse entre tergites et sternites.

FIG. 1 : Extrémité de l'abdomen du mâle de *Pachyleuctra bertrandi*, vue ventrale; P. : portion pleurale du segment 10; L. : lobe latéral de l'appareil copulateur; S. : specillum. FIG. 2 : Portion de l'appareil génital femelle de *Pachyleuctra benllochi*, vue ventrale; C. : partie proximale de la cavité génitale; Ov. : oviducte gauche sectionné; O. : œuf engagé dans l'oviducte droit et vu par transparence; Sp. : spermathèque. FIG. 3 : Tergites 5 à 7 du mâle de *Pachyleuctra bertrandi*, vue dorsale. FIG. 4 : d°, vue de trois quarts. FIG. 5 : Sclérites prothoraciques ventraux de *Tyrrhenoleuctra* sp.; B. : basisternum; E. : prolongement ventral de l'épisternum; P. : presternum. FIG. 6 : d°, *Leuctra fusca*. FIG. 7 : d°, *Pachyleuctra benllochi*.

Deux autres caractères non utilisés par CONSIGLIO doivent être pris en considération pour préciser les relations phylétiques des Leuctridae européens : la structure sternale thoracique et la forme de la spermathèque.

Prosternum. — Comme chez les *Leuctra*, le prosternum des *Pachyleuctra* présente un sclérite unique entre le sclérite cervical ventral et le furcasternum (fig. 6 et 7). Ce sclérite est plus étroit chez les *Pachyleuctra* que chez les *Leuctra* : le rapport de la largeur à la longueur varie de 0,5 à 0,8 chez les *Pachyleuctra* et de 1,1 à 1,5 chez les *Leuctra*. Chez *Tyrrhenoleuctra* sp.¹, comme chez les *Rhopalopsola* [KAWAI 1967], les *Zealeuctra* [RICKER 1952] et certains genres de Capniidae [HANSON 1946], un presternum est séparé du basisternum par une ligne en V (fig. 5). La disposition des sclérites étant la même chez les larves et les imagos, le « presternum » de la larve de *Leuctra* figurée par HYNES (1941, p. 465-466), correspond en fait au sclérite cervical d'HANSON [1946], et non au presternum.

Les prolongements ventraux des episterna (= latéro-sternites d'HYNES 1941) sont assez courts chez les *Pachyleuctra* comme chez les *Leuctra*. Chez *Tyrrhenoleuctra* sp., ils forment chacun une pointe allongée qui s'intercale entre le basisternum et les trochantins (fig. 5, E.).

Spermathèque. — La spermathèque des *Pachyleuctra* est allongée longitudinalement et non transversalement comme celle des *Leuctra* (fig. 2). Elle ne présente pas d'armature sclérifiée. L'unique femelle de *Tyrrhenoleuctra* en ma possession ayant été conservée à sec, il ne m'a pas été possible d'en étudier la spermathèque. Aucune trace de sclérification interne au niveau correspondant de l'abdomen, toutefois, n'a été observée après ramollissement et éclaircissement de cet exemplaire.

L'ensemble des caractères précités m'amène à modifier le schéma phylétique proposé par RAUŠER (1962, p. 366-367) pour les Leuctridae européens : les *Pachyleuctra* et *Leuctra* possèdent une souche commune, distincte de celle des *Tyrrhenoleuctra* (fig. 18). L'isolement des *Tyrrhenoleuctra* a suivi de peu la séparation de la souche des Leuctridae de celle des Capniidae. Les *Tyrrhenoleuctra* possèdent encore des caractères plésiomorphes qui ont été conservés chez certains Capniidae : séparation des tergites et sternites de la larve sur un nombre élevé de segments abdominaux, présence d'un presternum et d'un basisternum distincts, épiprocte du mâle bien

1. La structure prosternale des *Tyrrhenoleuctra* a été étudiée sur un exemplaire femelle capturé près de Tabarka (Tunisie) en avril 1966 par M. HANOTHIAUX.

développé, formation sclérifiée impaire sur les segments génitaux de la femelle, unissant les sternites 7 et 8. L'origine de certains genres de Leuctridae américains et asiatiques, comme les *Paraleuctra*, *Despaxia* et *Moselya*, peut être à peu près contemporaine de celle des *Tyrrhenoleuctra*, ou même postérieure.

La souche commune aux *Pachyleuctra* et *Leuctra* a ensuite acquis les caractères apomorphes suivants, avant la séparation des deux genres : division des seuls segments abdominaux 1 à 4 en tergites et sternites, chez la larve, présence d'appendices tergaux et réduction de l'épiprocte, chez le mâle, présence de lobes génitaux sur le sternite 8, chez la femelle, et, enfin, soudure du presternum et du basisternum en une pièce unique.

L'évolution ultérieure des *Pachyleuctra* a été marquée par l'amincissement des cerques, la fusion des deux hémisternites 10 le long de la ligne médiane et, chez le mâle, par la réduction très poussée de l'épiprocte et des parties latérales des paraproctes, en corrélation avec le développement du specillum.

Les deux espèces de *Pachyleuctra* sont proches l'une de l'autre. Les différences relevées sont du même ordre que celles qui permettent de distinguer la plupart des espèces de *Leuctra* appartenant à un même groupe. Il est probable que la séparation de ces deux espèces est très postérieure à celle des genres *Pachyleuctra* et *Leuctra*. La forme de la plaque sous-génitale de la femelle de *P. bertrandi*, la différenciation des appendices du tergite 5 du mâle, qui s'oppose à la disposition homonome de *P. benllochi*, et la courbure moins régulière des lobes du specillum peuvent être considérées comme des caractères plus évolués que ceux de *P. benllochi*. Ce fait s'accorde avec l'hypothèse selon laquelle l'isolement d'une population restreinte accélère la différenciation par rapport à la souche originale.

La petite population de *Pachyleuctra* désignée par DESPAX [1930 a, b, 1951] sous le nom de « *Pachyleuctra ribauti* » montre comment a pu apparaître *P. bertrandi*. Mais, comme je l'ai indiqué précédemment [BERTHÉLEMY 1966], rien ne permet de supposer que « *P. ribauti* » soit déjà isolée au point de vue reproductif de *P. benllochi* et qu'il faille lui attribuer le rang d'espèce.

2. — HABITAT ET MORPHOLOGIE DE *LEUCTRA* MAJOR BRINCK, 1949.

2.1. — Capture de larves de *Leuctra major* en milieu interstitiel hyporhéique profond.

Dès sa découverte, la larve de *Leuctra major* a posé un problème écologique : son aspect grêle contraste avec celui des organismes rhéophiles et s'accorde mal avec la capture des imagos près de

torrents et de ruisseaux à cours rapide [KÜHTREIBER 1934]. AUBERT [1959] remarqua en outre que la larve se rencontrait beaucoup moins souvent que l'adulte et, dans un travail précédent [BERTHÉLEMY 1966], j'ai rapproché les deux faits et émis l'hypothèse d'une localisation particulière de cette larve dans les cours d'eau.

La question vient d'être résolue grâce à des prélèvements de faune interstitielle profonde effectués par M. BOU. La méthode utilisée permet d'étudier la faune vivant à un mètre de profondeur environ, à l'intérieur même des sédiments [BOU et ROUCH 1967]. Cette méthode se montre très efficace pour la récolte de la faune aquatique hypogée [GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ 1967].

Les insectes capturés par ce procédé près du Tarn, à Albi et à Courris, en avril, juin et août 1967 m'ont été communiqués par M. BOU. Les larves de *Leuctra major* en forment la plus grande partie (83 individus sur 102). Les autres exemplaires sont des larves d'Éphéméroptères (*Habrophlebia lauta* ETN., *Choroterpes picteti* ETN., *Ecdyonurus* sp.), de Plécoptères (*Chloroperla torrentium* PICTET), de Trichoptères (*Polycentropus* sp.) et de Coléoptères (*Gyrinus* sp., *Limnius intermedius* FAIRM., *Esolus parallelepipedus* MÜLL., *Stenelmis* sp.), ainsi que des imagos de Coléoptères (*Stenelmis canaliculata* GYLL.). À la différence de *Leuctra major*, toutes ces autres espèces ne sont représentées que par quelques individus.

Des captures de larves de Plécoptères et, en particulier, de *Leuctra* dans le milieu interstitiel hyporhéique ont déjà été signalées à plusieurs reprises [ANGELIER 1953, HUSMANN 1956, 1962, RUTTNER-KOLISKO 1961, SCHWOERBEL 1961, 1964, 1965, 1967, PICARD 1962]. Mais il s'agit presque toujours de larvules, sans détermination spécifique. Si les jeunes larves de Plécoptères, comme celles des Éphéméroptères Baetidae et Leptophlebiidae, constituent un élément très fréquent de la faune interstitielle, *L. major* est, à ma connaissance, le seul Plécoptère dont une grande partie de la vie larvaire se déroule dans ce milieu. Les individus capturés en août mesurent jusqu'à 16 mm, antennes et cerques non compris.

Remarque. — *Leuctra geniculata*¹, considérée comme psammophile par ANGELIER [1953], est une espèce fouisseuse. Les larves de grande taille s'enfoncent le long des galets en déplaçant les particules plus fines par des mouvements latéraux de la partie antérieure du corps. Ni *L. geniculata*, ni, d'ailleurs, les larves d'*Ephemera* ou de divers Gomphidae et Cordulegasteridae, ne sont des formes interstitielles. Bien que la même

1. ILLIES [1966] a créé pour *L. geniculata* le genre monotypique *Euleuctra*. Rien ne permet à l'heure actuelle d'affirmer que *L. geniculata* se soit isolée plus précocement que d'autres espèces comme *L. braueri* ou *L. hispanica*. Alors que le genre *Leuctra* AUCT., incluant *L. geniculata*, est monophylétique, le genre *Leuctra*, sensu ILLIES 1966, peut fort bien être paraphylétique. Le Dr C. CONSIGLIO est parvenu indépendamment à la même conclusion (comm. verb.).

espèce puisse se comporter différemment selon la taille des particules du substrat, en pénétrant dans des interstices préexistants ou en déplaçant des grains de faibles dimensions, les adaptations morphologiques des organismes interstitiels (« mesopsammon » de REMANE) sont bien distinctes de celles des organismes fouisseurs (« endopsammon »).

FIG. 8 : Larve au dernier stade de *Leuctra geniculata*. FIG. 9 : d°, *L. fusca*.
FIG. 10 : d°, *L. major*. Seules les soies dressées apparaissant sur les contours des trois larves ont été figurées.

2.2. — Morphologie de la larve.

La découverte de l'habitat de la larve de *L. major* par M. Bou m'a amené à en préciser les caractères morphologiques.

Comme l'ont indiqué KÜHTREIBER [1934] et AUBERT [1959], cette larve diffère de celle des autres *Leuctra* par l'allongement du corps, les faibles dimensions des pattes et la réduction de la pilosité. Sa pigmentation est en outre très peu marquée.

La larve de *L. major* est comparée ci-dessous à celle de *L. fusca*, nouvelle espèce type du genre [BRINCK et ILLIES 1965]. *L. fusca* possède bien une morphologie « moyenne » au sein de l'ensemble des *Leuctra*.

Allongement du corps. — Le rapport de la largeur à la longueur du disque du pronotum est de 0,80 chez *L. major* et de 0,75 chez *L. fusca*. Le rapport de la largeur à la longueur des sternites abdominaux, mesurée entre les limites des membranes articulaires, est, pour le segment 3, de 0,75 chez *L. major* et de 0,54 chez *L. fusca*; pour le segment 8, il est de 1 chez *L. major* et de 0,62 chez *L. fusca*.

Dimension des pattes. — Les pattes sont courtes et minces chez *L. major*. Le fémur postérieur ne dépasse pas le troisième segment abdominal en arrière, alors que, chez les autres espèces, il atteint le bord du cinquième segment [AUBERT 1959]. Le rapport de la longueur totale du fémur et du tibia postérieur à la largeur du pronotum est de 2,8 chez *L. major* et de 3,4 chez *L. fusca*. Le rapport de la largeur à la longueur du fémur postérieur est de 0,25 chez *L. major* et de 0,35 chez *L. fusca*. Le rapport de la largeur à la longueur du tibia postérieur est de 0,10 chez *L. major* et de 0,15 chez *L. fusca*.

Ces données sur quelques proportions, basées sur des larves âgées, devront être complétées par une étude comparée du développement de *L. major* et d'autres *Leuctra*. L'examen de quelques jeunes larves a déjà montré que les caractéristiques précédentes apparaissaient précocement lors du développement.

Pilosité. — *L. major* est caractérisée par le faible nombre de ses soies épineuses. Quelques unes s'observent sur le labre, les pièces buccales, les tempes, les pattes, les paraproctes, le bord postérieur du dixième segment abdominal et les cerques. Les tergites et sternites thoraciques et abdominaux autres que le tergite abdominal 10 sont dépourvus aussi bien de soies dressées que des soies de revêtement présentes chez les autres *Leuctra*. Seuls persistent de longs poils fins et souples (fig. 13).

Les sclérites portent par contre de nombreuses formations circulaires. D'après leur aspect en coupe optique (fig. 14), ces formations correspondent à des sensilles campaniformes. Chez les autres

Leuctra, des formations semblables existent sur les sclérites où la pilosité est réduite (thorax, tergites et sternites abdominaux antérieurs). Il y a substitution d'un type de sensille à un autre. Cette substitution, limitée chez la plupart des *Leuctra*, s'étend à presque tout le corps chez *L. major*.

La microsculpture des téguments, écailleuse chez *L. fusca*, présente un relief moindre chez *L. major* et forme un simple réseau polygonal irrégulier. A faible grossissement, cette différence se traduit par un aspect plus lisse et plus brillant de la cuticule, aspect particulièrement net pour les exuvies.

Pigmentation. — La teinte générale est difficile à apprécier sur du matériel fixé. Celle des exuvies, qui correspond à la pigmentation cuticulaire et au degré de sclérification, se conserve beaucoup mieux. Les exuvies de *L. major* sont nettement plus claires que celles des autres *Leuctra*.

2.3. — Relations entre la morphologie de la larve et celle de l'adulte.

Les principales caractéristiques de la larve ont un sort différent lors de la mue imaginale.

L'allongement du corps est encore sensible chez l'adulte et a été noté par tous les auteurs.

Les pattes, minces et courtes chez la larve, retrouvent par contre chez l'adulte une longueur et un aspect comparable à ceux qu'elles ont chez les autres *Leuctra*. Le rapport de la longueur totale du fémur et du tibia postérieur à la largeur du pronotum est de 5 à 5,5 chez *L. major* et de 4,8 à 5,2 chez *L. fusca*.

La pilosité, enfin, est beaucoup plus longue et plus abondante chez l'imago de *L. major* que chez ceux de *L. fusca* et de toutes les autres *Leuctra* pyrénéennes. Autrement dit, les cellules trichogènes compensent leur activité réduite lors de la vie larvaire par une sécrétion très abondante dans la période précédant la mue imaginale.

Une même relation inverse entre le développement de la pilosité de la larve et de l'adulte s'observe chez d'autres *Leuctra*. *Leuctra leptogaster* AUBERT, 1949 a une pilosité intermédiaire entre celles de *L. fusca* et de *L. major*, aussi bien chez la larve que chez l'imago. L'imago de *L. geniculata*, dont la larve est la plus velue des *Leuctra* pyrénéennes, possède des soies courtes et peu nombreuses. Les figures 11 à 17 montrent nettement la relation inverse qui lie le développement de la pilosité de la larve et de l'imago d'une même espèce.

Le fait précédent est à rapprocher d'une hypothèse ancienne selon laquelle la mue des Arthropodes constituerait un phénomène

FIG. 11 : Angle antérieur gauche du pronotum de la larve de *Leuctra geniculata*. FIG. 12 : d°, *L. fusca*. FIG. 13 : d°, *L. major*. FIG. 14 : Coupe optique des formations circulaires du tégument de la larve de *L. major* (grossissement supérieur à celui des figures 11 à 13).

15

16

200 μ

17

FIG. 15 : Angle antérieur gauche du pronotum de l'imago de *Leuctra geniculata*.
 FIG. 16 : d°, *L. fusca*. FIG. 17 : d°, *L. major*.

d'excrétion. Cette hypothèse n'est plus rappelée dans les ouvrages récents que pour être réfutée par une observation de WIGGLESWORTH : les couches internes de la cuticule sont dissoutes lors de la mue et les substances ainsi récupérées sont utilisées lors de la sécrétion de la nouvelle cuticule. Or une telle observation n'est nullement en contradiction avec l'existence de déchets dans la partie de la cuticule rejetée lors des mues, en particulier dans les phanères.

Un des points de l'adaptation de la larve de *L. major* à la vie en milieu interstitiel apparaît ainsi comme une inhibition partielle du fonctionnement des cellules trichogènes pendant la période larvaire. Cette inhibition conduit à la formation de sensilles campaniformes à la place des sensilles trichoïdes. D'après LEES (1942, cité par WIGGLESWORTH 1953), certains mutants de *Drosophila melanogaster* présentent toute une série de formations intermédiaires entre les sensilles campaniformes et les soies.

Cette inhibition est levée lors de la mue imaginale et compensée par une sécrétion abondante. A l'état adulte, la présence d'une pilosité plus ou moins dense semble être un caractère indifférent à la survie de l'animal et les imagos de *L. major* vivent sur les rives des cours d'eau en compagnie de nombreux autres Plécoptères moins velus.

2.4. — Phylogénie et adaptation.

En l'absence de fossile, il est impossible de connaître la date à laquelle la souche de *L. major* s'est séparée des autres *Leuctra*. En reconstituant au moins partiellement la phylogénie du genre, on peut toutefois tenter de préciser son âge relatif, c'est-à-dire de rechercher s'il s'agit ou non d'une lignée précocement isolée.

Les relations phylogéniques probables de *L. major* sont indiquées sur la figure 19. Les principaux arguments sur lesquels est fondé ce schéma sont les suivants :

L. major et *L. leptogaster* ne diffèrent que par la largeur des appendices tergaux du mâle et des lobes de la plaque génitale de la femelle. Leur affinité étroite a été reconnue par AUBERT [1949] et CONSIGLIO [1964].

L. castillana AUBERT, 1952 et *L. lamellosa* DESPAX, 1929 possèdent en commun avec *L. major* et *L. leptogaster* un épiprocte à hampe mince et allongée, des styles des paraproctes en lames aplaties et incurvées et, chez les femelles, une zone centrale peu sclérifiée entre les deux lobes de la plaque génitale.

Chez *L. aurita* NAVÁS, 1919 et *L. pseudocylindrica* DESPAX, 1929, comme chez les espèces précédentes, le huitième tergite abdominal du mâle ne porte pas de sclérifications centrales ni latérales et l'armature sclérifiée de la spermathèque de la femelle présente des

18

19

FIG. 18 : Relations phylétiques probables des genres de Leuctridae européens.
FIG. 19 : Relations phylétiques probables de *Leuctra major* au sein du genre *Leuctra*.

bras longitudinaux minces. Ces espèces, avec quelques formes non pyrénéennes comme *L. carinthiaca* sensu MOSELY [cf. BERTHÉLEMY 1965] et *L. cingulata* KEMPNY, 1899 forment le sous-groupe *aurita* [BERTHÉLEMY 1966]. Ce sous-groupe est un des éléments du groupe *fusca* défini par AUBERT [1954, 1957 b].

Les groupes *fusca*, *inermis* et *hippopus* constituent un ensemble caractérisé par la pilosité réduite des larves. Le groupe *nigra* diffère des précédents sur ce point, mais possède comme eux une armature sclérifiée à la spermathèque. Quelques *Leuctra* primitives, comme *L. braueri*, en sont dépourvues et se sont isolées les premières, avant l'apparition de ce caractère.

On peut donc établir au moins sept points de divergence depuis l'origine du genre *Leuctra* jusqu'à la séparation de *L. major* et de *L. leptogaster*. Ces sept points sont les suivants :

- 1° divergence d'espèces primitives comme *L. braueri*,
- 2° du groupe *nigra*,
- 3° des groupes *hippopus* et *inermis*, qui ont sans doute une origine commune,
- 4° du sous-groupe *fusca*,
- 5° de la souche de *L. pseudocylindrica* et *L. aurita*,
- 6° de celle de *L. castillana* et *L. lamellosa*,
- 7° de *L. leptogaster*.

Il s'agit là d'un nombre minimal : seules ont été retenues les *Leuctra* dont je possédais des exemplaires. Lorsque la phylogénie du genre sera mieux connue s'ajouteront sans doute plusieurs divergences, au niveau des *Leuctra* primitives en particulier. Quoiqu'il en soit, *L. major* appartient à un ensemble en pleine expansion : le groupe *fusca* renferme à lui seul une trentaine d'espèces.

L'isolement de *L. major* est donc un fait récent, comparé au rythme général des spéciations chez les *Leuctra*. On peut retracer comme suit les principales étapes de l'acquisition des structures qui permettent à la larve de *L. major* de vivre en milieu interstitiel.

L'allongement du corps est déjà un caractère commun aux Leuctridae et Capniidae, par rapport aux autres Filippalia. La première manifestation de ce caractère doit remonter à la souche commune aux deux familles. Cet allongement augmente ensuite lorsqu'on passe des *Pachyleuctra* et *Leuctra* primitives, plus trapues, aux *Leuctra* des groupes *fusca*, *inermis* et *hippopus*. Au sein du groupe *fusca*, il s'accroît avec *L. leptogaster* et est maximal chez *L. major*.

La réduction de la pilosité est principalement marquée dans les lignées de *L. fusca*, de *L. inermis* et de *L. hippopus*. Dans le groupe *fusca*, les larves du sous-groupe *aurita* (*L. lamellosa* et *L. aurita*) ont des soies de revêtement moins nombreuses que celles de *L. fusca*. Mais une telle réduction devra être vérifiée chez un plus grand nombre d'espèces des deux sous-groupes. Comme précédemment, le phénomène devient bien marqué chez *L. leptogaster* et surtout *L. major*.

Une diminution de la pigmentation cuticulaire, enfin, s'observe dans la même série *L. fusca*, *L. castillana* (ou *L. aurita*), *L. leptogaster*, *L. major*.

2.5. — Conclusions.

L. major présente la plupart des caractères morphologiques propres aux animaux interstitiels [cf. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE 1960]. Sa pénétration dans ce milieu constitue l'« aventure » [DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, *ibid.*] de l'une des lignées d'un groupe en expansion. Elle a été précédée de l'acquisition graduelle d'une partie des caractères adaptatifs dans un milieu voisin, celui des fissures et des intervalles entre les pierres du fond des cours d'eau.

La découverte de l'habitat de la larve de *L. major* par M. BOU permet d'expliquer certaines anomalies de la distribution de cette espèce. MOULINS [1965] souligne que *L. major*, très abondante dans la Bourgogne calcaire, manque dans le Morvan. Il est probable que les produits de décomposition des roches cristallines de cette

dernière région obturent les interstices entre les graviers des nappes parafluviales.

Dans les Pyrénées, enfin, j'ai montré qu'il était presque toujours possible de différencier les espèces d'un même genre de Plécoptères par leur position d'amont en aval le long des cours d'eau ou par leur période de vol [BERTHÉLEMY 1966]. Les *Leuctra* automnales du groupe *fusca* constituaient une des principales exceptions à cette règle générale. La pénétration plus ou moins profonde en milieu interstitiel constitue un nouveau type de différenciation écologique et explique cette exception. Des prélèvements systématiques montreront si la série morphologique *L. fusca* — *L. castillana* (ou *L. lamellosa*) — *L. leptogaster* — *L. major* correspond bien à une sériation écologique, avec un mode de vie de plus en plus lié au milieu interstitiel profond.

3. — ROLE DES PARAPROCTES DE *LEUCTRA* LORS DE L'ACCOUPLEMENT.

Des Plécoptères accouplés ont été fréquemment observés dans la nature. Mais les animaux se séparent presque toujours lors de la capture et l'observation au laboratoire des détails de la copulation est alors impossible.

Quelques *Leuctra hippopus* et *L. fusca* appariées ont pu être mises dans l'alcool sans que l'organe copulateur du mâle ne se dégage de la cavité génitale de la femelle. Dans tous les cas, l'examen à fort grossissement a montré que seuls les deux lobes du specillum sont introduits dans le gonopore de la femelle, contrairement à l'hypothèse de BRINCK [1956]. Les styles des paraproctes restent à l'extérieur et s'appuient sur le bord interne des lobes de la plaque génitale de la femelle. Les styles sont très écartés chez *L. hippopus*, beaucoup moins chez *L. fusca* (fig. 20).

Au moins chez les deux espèces citées, les styles des paraproctes ne servent donc pas à guider le specillum, comme le suggérait leur position au repos. Cette observation amène également à modifier l'interprétation du rôle de la musculature proposée par BRINCK [1956] : les muscles protracteurs exercent leur action sur les paraproctes seuls, en les écartant et en les attirant vers le haut, et non sur l'ensemble des paraproctes et du specillum.

Enfin, chez les *Leuctra* dont les mâles ont les styles des paraproctes réduits ou nuls, comme *L. alosi*, *L. hexacantha*, *L. albida* et *L. meridionalis*, les femelles ont des lobes de la plaque génitale également très peu développés. Bien que la proposition réciproque ne soit pas toujours vraie, on peut voir là une confirmation indirecte de l'existence de rapports entre ces deux organes du mâle et de la femelle, lors de l'accouplement.

FIG. 20 : Extrémités abdominales de mâle et de femelle de *Leuctra fusca* in copula, vue de trois quarts. FIG. 21 : d°, vue latérale; S. : styles des paraproctes. FIG. 22 : Armature sclérifiée de la spermatèque de *Leuctra maroccana*, vue ventrale. FIG. 23 : d°, vue latérale. FIG. 24 : d°, vue de trois quarts. FIG. 25 : d°, vue dorsale. FIG. 26 : Armature sclérifiée de la spermatèque de *Leuctra inermis*, vue dorsale légèrement oblique; D. : denticulation correspondant à la partie antérieure des bras ventraux.

4. — *LEUCTRA MAROCCANA* AUBERT, 1956, ESPÈCE NOUVELLE POUR LA FRANCE; DISCUSSION DE SES AFFINITÉS.

Leuctra maroccana, décrite par AUBERT du Haut-Atlas [AUBERT 1956] puis retrouvée dans le Rif [AUBERT 1960] et dans la Péninsule Ibérique [AUBERT 1963 b], a été capturée par M. THIBAUT, de décembre à mars, dans le ruisseau de Lissuraga, près du Massif de la Rhune (Basses-Pyrénées).

AUBERT [1967 b] considéra d'abord cette espèce comme une *Leuctra inermis* isolée. Dans un travail ultérieur [AUBERT 1963 b], il la cita comme une espèce du groupe *inermis*. Une telle attribution enlève toute homogénéité à ce groupe.

Le mâle diffère des espèces du groupe *inermis* par l'absence de sclérification au centre du tergite 6, par la présence de deux taches distinctes, à bords nets, sur le tergite 9 et d'une profonde échan-

crure au bord antérieur du tergite 10, au niveau de l'insertion des cerques. La hampe de l'épiprocte est mince et allongée. Les lobes du specillum sont plus sclérifiés que chez les autres *Leuctra*. Leur courbure les fait dépasser les styles des paraproctes vers l'arrière. Ils présentent à la base deux expansions latérales externes. Les styles des paraproctes portent une forte pilosité dressée. De la base des styles partent deux digitations internes qui se rejoignent dans le plan sagittal, entre l'extrémité de l'abdomen et les lobes du specillum. La partie basale des paraproctes, située au-dessous du point de départ des styles, se replie vers la face ventrale et ne possède pas de lobes latéraux distincts comme chez les espèces du groupe *inermis*.

L'absence de lobes latéraux à la plaque génitale de la femelle est peut-être en relation avec la forme particulière des lobes du specillum du mâle. La sclérification en T du sternite 9 et l'absence de tache médiane sur les tergites 2 à 7 éloignent la femelle de *L. maroccana* de celles du groupe *inermis*. Le cadre chitineux de la spermathèque est également d'un type différent, assez primitif (fig. 22 à 25). Les parties antérieures et postérieures des bras longitudinaux ventraux sont longues et subégales. Chez les *Leuctra* du groupe *inermis*, la partie antérieure de ces bras est réduite et forme une simple denticulation (fig. 26). Enfin M. ZWICK a bien voulu attirer mon attention sur la présence d'un réceptacle séminal accessoire chez les *Leuctra* du groupe *inermis*. J'ai vérifié la présence d'un tel organe chez *L. alosi* et *L. kempnyi*. *L. maroccana*, par contre, en est dépourvue.

L. maroccana ne possède donc en commun avec les espèces du groupe *inermis* que l'absence d'appendices tergaux, comme l'avait reconnu AUBERT [1957 b, p. 290]. Le nombre des tergites abdominaux qui présentent une zone centrale membraneuse varie selon les espèces inermes considérées. Ce nombre correspond sans doute à celui des tergites qui possédaient des appendices chez les espèces souches : tergite 8 seul chez *L. sesvenna* AUBERT, 1953, qui dérive du groupe *hippopus*, tergites 7 et 8 pour le groupe *inermis*, qui s'insère entre le groupe *fusca* et le groupe *hippopus*, tergites 6, 7 et 8 pour *L. wilmae* ILLIES, 1954, *L. festai* AUBERT, 1954 et *L. maroccana*. L'origine, commune ou non, de ces trois espèces semble assez lointaine, peut-être contemporaine de la séparation entre les groupes *nigra* et *fusca*. L'étude des larves devrait apporter des éléments nouveaux sur leurs affinités.

Remarque. — Si *L. maroccana* ne peut être rattachée au groupe *inermis*, il est possible que ce groupe soit représenté en Amérique par *L. baddecka* RICKER, 1965. Cette hypothèse, basée sur la seule description de la morphologie externe de la femelle, est toute provisoire.

FIG. 27 : Extrémité de l'abdomen du mâle de *Leuctra kempnyi*, exemplaire du Lissuraga, vue dorsale. FIG. 28 : d°, exemplaire de la vallée du Lez. FIG. 29 : Specillum et paraproctes de *L. kempnyi*, exemplaire du Lissuraga, vue ventrale. FIG. 30 : d°, exemplaire de la vallée du Lez. FIG. 31 : Extrémité de l'abdomen de la femelle de *L. kempnyi*, exemplaire du Lissuraga, vue ventrale. FIG. 32 : d°, exemplaire de la vallée du Lez.

5. — VARIATIONS MORPHOLOGIQUES INTRASPECI- FIQUES CHEZ *LEUCTRA KEMPNYI* MOSELY, 1932.

Leuctra kempnyi fut redécrite par AUBERT [1957 b] dans son étude d'ensemble des *Leuctra* inermes. Les exemplaires décrits et figurés semblent provenir de la partie centrale ou orientale des Pyrénées, d'après les listes de captures publiées en 1952 [BERTRAND et AUBERT 1952, AUBERT 1952 a].

Les mâles de *L. kempnyi* des localités de la vallée du Lez (département de l'Ariège) et de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées) citées

dans un travail précédent [BERTHÉLEMY 1966] sont conformes à la description d'AUBERT [1957 b] (fig. 28 et 30 et, in AUBERT, fig. 42 et 43). Chez quelques individus, le tergite 7 porte toutefois une tache centrale pigmentée. Chez les femelles, les lobules internes des lobes de la plaque génitale sont plus développés (fig. 32 et, in AUBERT, fig. 46).

Par contre, les mâles capturés par M. THIBAUT dans le Lissuraga, près du Massif de la Rhune (Basses-Pyrénées), diffèrent de ceux des populations précédentes par plusieurs points. Les bords pigmentés des tergites 7 et 8 sont plus rectilignes, la tache médiane du tergite 9 ne présente pas d'échancrure antérieure (fig. 27), les styles des paraproctes montrent un rétrécissement plus brusque (fig. 29) et les cerques sont beaucoup moins allongés et moins sclérifiés. Chez les femelles, les lobules internes des lobes de la plaque génitale sont très peu développés (fig. 31).

D'après les photographies de MOSELY [1932], les types de *L. kempnyi* sont intermédiaires entre les individus provenant des Pyrénées centrales et ceux du Lissuraga, tout en semblant plus proches de ces derniers. La localité typique, Eaux-Bonnes, dans les Basses-Pyrénées, est située entre la vallée d'Aure et le Lissuraga.

Les différences citées ci-dessus sont du même ordre que celles qui permettent de distinguer *L. flavomaculata* et *L. alosi*, par exemple. Les localités de captures le long de la chaîne pyrénéenne sont encore trop éloignées les unes des autres pour que l'on puisse savoir si les variations morphologiques sont progressives, ou s'il existe une zone de discontinuité qui permettra de fragmenter *L. kempnyi* en deux ou plusieurs sous-espèces. Quoiqu'il en soit, de telles différences morphologiques entre des populations qui ne sont séparées par aucun obstacle important sont exceptionnelles chez les Plécoptères.

6. — DONNÉES FAUNISTIQUES.

Les données suivantes complètent la répartition par départements des Plécoptères pyrénéens qui figure dans mon travail de 1966. Elles confirment l'homogénéité du peuplement de la chaîne. Seules les Basses-Pyrénées, avec *Leuctra maroccana* et, peut-être, *L. espanoli* AUBERT, 1956, qui a été capturée près de Roncevaux, semblent posséder quelques espèces propres.

Leuctra geniculata STEPHENS, 1835 : Aude.

L. rauscheri AUBERT, 1957 : Pyrénées-Orientales.

L. albida, KEMPNY, 1899 : Hautes-Pyrénées.

L. castillana AUBERT, 1956 : Basses-Pyrénées.

L. pseudocylindrica DESPAX, 1929 : Hautes-Pyrénées.

L. fusca (LINNÉ, 1758) : Aude.

Remerciements. — Je prie MM. BOU, DÉCAMPS, HANNOTHIAUX, THIBAUT et THOMAS d'accepter mes plus vifs remerciements pour le matériel qu'ils ont bien voulu me communiquer.

RÉSUMÉ

1.1. — Le mâle de *Pachyleuctra bertrandi* diffère de celui de *P. benlochii* par la forme du specillum, du dixième tergite abdominal et des appendices tergaux du cinquième segment abdominal.

1.2. — La séparation des genres *Pachyleuctra* et *Leuctra* est postérieure à l'isolement du genre *Tyrrhenoleuctra*.

2.1. — Des larves âgées de *Leuctra major* ont été capturées en milieu interstitiel hyporhéique profond.

2.2. — La larve de *L. major* est allongée et possède des pattes peu développées. Sa pilosité et sa pigmentation sont réduites par rapport à celles des autres *Leuctra*.

2.3. — Chez l'imago, l'allongement du corps est encore net, les pattes sont de dimensions normales, la pilosité, par contre, est beaucoup plus développée que chez les autres *Leuctra*. L'activité réduite des cellules trichogènes lors des mues larvaires est compensée par une sécrétion plus abondante lors de la mue marginale.

2.4. — L'étude des relations phylogéniques de *L. major* permet de retracer les étapes de l'acquisition des adaptations morphologiques de la larve à la vie en milieu interstitiel.

3. — Les styles des paraproctes de *L. fusca* et *L. hippopus* ne pénètrent pas dans la cavité génitale de la femelle lors de l'accouplement.

4. — *Leuctra maroccana*, espèce nouvelle pour la France, ne peut être rangée dans le groupe *inermis*.

5. — Les populations de *Leuctra kempnyi*, endémique pyrénéenne, présentent d'est en ouest de fortes variations morphologiques.

NOTES ON LEUCTRIDAE

[PLECOPTERA].

1.1. — The male of *Pachyleuctra bertrandi* differs from that of *P. benlochii* in the shape of the specillum, the tenth abdominal tergum and the tergal processus on the fifth abdominal segment.

1.2. — The separation of the genera *Leuctra* and *Pachyleuctra* occurred after the isolation of the genus *Tyrrhenoleuctra*.

2.1. — Old nymphs of *Leuctra major* were captured in the interstitial hyporheic biotope.

2.2. — The nymph of *L. major* is long and worm-like with short, slender legs and with fewer hairs and pigmentation than the other nymphs of the genus.

2.3. — The adult of *L. major* is elongate and the legs are normal but it has many more and stronger hairs than other *Leuctra*. The inhibition of the trichogen cells during the nymphal life is compensated for by greater secretion during the last instar.

2.4. — The study of the phylogenetic relations of *L. major* shows several steps in the acquisition of the morphological adaptations to the interstitial biotope.

3. — The styles of the paraprocts of *Leuctra fusca* and *L. hippopus* do not penetrate the female genital cavity during copulation.

4. — *Leuctra maroccana*, a new species for the French fauna, does not belong to the *inermis*-group.

5. — The populations of the endemic *Leuctra kempnyi* show important morphological variations within the Pyrenees.

ZUR KENNTNIS DER LEUCTRIDAE

(PLECOPTERA)

1.1. — Das Männchen von *Pachyleuctra bertrandi* unterscheidet sich von *P. bellochi* durch die Form des Specillums, des Tergit X und der Fortsätze des Tergit V.

1.2. — Die Trennung der Gattungen *Pachyleuctra* und *Leuctra* fand später als die Abtrennung der Gattung *Tyrrhenoleuctra* statt.

2.1. — Erwachsene Larven von *Leuctra major* wurden im tiefen hyporheischen Interstitial aufgefunden.

2.2. — Die Larve von *L. major* ist langgestreckt und besitzt gering entwickelte Beine. Ihr Haarwuchs und ihre Färbung sind weniger ausgeprägt im Vergleich zu den anderen *Leuctra*.

2.3. — Beim Imago, ist der Körper noch langgestreckt, die Beine haben normale Dimensionen, die Haare dagegen sind viel stärker entwickelt als bei den anderen *Leuctra*-Arten. Die verminderte Tätigkeit der Trichogen-Zellen während des Wachstums wird durch eine grössere Absonderung während der Imaginalhäutung ausgeglichen.

2.4. — Eine Untersuchung der Phylogenetischen Beziehungen von *L. major* machte es möglich die Stadien nachzuzeichnen, bei denen die morphologischen Anpassungen der Larve an das Leben im Interstitial erreicht wurden.

3. — Die Paraprocten-Styli von *L. fusca* und *L. hippopus* dringen nicht in die Vagina bei der Kopulation ein.

4. — *Leuctra maroccana*, für Frankreich eine neue Art, kann nicht in die *inermis*-Gruppe eingeordnet werden.

5. — *Leuctra kempnyi*, die endemisch in den Pyrenäen ist, weist vom Osten bis Westen starke morphologische Variationen auf.

TRAVAUX CITÉS

ANGELIER (E.). 1953. — Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Archs. Zool. exp. gén.*, 90 : 37-161.

AUBERT (J.). 1948. — Plécoptères décrits par le R.P.L. NAVAS S. J. 1. Note sur quelques types du Musée de Barcelone. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 21 : 180-184.

- AUBERT (J.). 1949. — Plécoptères helvétiques. Notes morphologiques et systématiques. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **22** : 217-236.
- AUBERT (J.). 1952 a. — Plécoptères pyrénéens. Notes sur le genre *Pachyleuctra* DESPAX et description de quelques larves nouvelles. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **57** : 121-126.
- AUBERT (J.). 1952 b. — Plécoptères décrits par le R. P. L. NAVAS S. J. 2. Note sur quelques types des Muséums de Barcelone et de Paris. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **25** : 239-241.
- AUBERT (J.). 1952 c. — Plécoptères décrits par le R. P. L. NAVAS S. J. 3. Les espèces de la Péninsule Ibérique. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **25** : 242-250.
- AUBERT (J.). 1954. — Contribution à l'étude du genre *Leuctra* STEPHENS et description de quelques espèces nouvelles de ce genre. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **27** : 124-136.
- AUBERT (J.). 1956. — Contribution à l'étude des Plécoptères d'Afrique du Nord. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **29** : 419-436.
- AUBERT (J.). 1957 a. — Les Plécoptères du Musée de Barcelone. *Trab. Mus. Zool., Barcelona, N. Ser. Zool.*, **2** : 1-6.
- AUBERT (J.). 1957 b. — Les *Leuctra* du groupe *inermis* KEMPNY et quelques espèces inermes isolées (Plécoptères Leuctridae). *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **30** : 285-312.
- AUBERT (J.). 1959. — Plecoptera. *Insecta helvetica Fauna*, **1** : 140 p., Lausanne.
- AUBERT (J.). 1960. — Contribution à l'étude des Plécoptères du Maroc. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **33** : 213-222.
- AUBERT (J.). 1963 a. — Les Plécoptères des cours d'eau temporaires de la Péninsule Ibérique. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **35** (1962) : 301-315.
- AUBERT (J.). 1963 b. — Les Plécoptères de la Péninsule Ibérique. *Eos, Madrid*, **39** : 23-107.
- BERTHÉLEMY (C.). 1964. — La zonation des Plécoptères et des Coléoptères dans les cours d'eau des Pyrénées. *Gewäss. Abwäss.*, **34/35** (*Verh. 3. Int. Symp. Plecopteren*) : 77-79.
- BERTHÉLEMY (C.). 1965. — Note faunistique sur les Plécoptères du Massif Central. *Annls Limnol.*, **1** : 221-237.
- BERTHÉLEMY (C.). 1966. — Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (*Hydraena* et *Elminthidae*) des Pyrénées. *Annls Limnol.*, **2** : 227-458.
- BERTRAND (H.) et AUBERT (J.). 1952. — Récoltes de Plécoptères dans les Pyrénées. *Annls Soc. ent. Fr.*, **121** : 93-106.
- BERTRAND (H.) et AUBERT (J.). 1955. — Récoltes de Plécoptères dans les Pyrénées (note complémentaire). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **60** : 146-149.
- BOU (C.) et ROUCH (R.). 1967. — Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **265** (D) : 369-370.
- BRINCK (P.). 1956. — Reproductive system and mating in Plecoptera. *Opusc. ent.*, **21** : 57-128.
- BRINCK (P.) et ILLIES (J.). 1965. — *Leuctra* STEPHENS, 1835 (Insecta, Plecoptera) : proposed designation of a Type-species under the plenary powers Z. N. (S.) 1671, *Bull. zool. Nomencl.*, **22** (2) : 108-109.
- CONSIGLIO (C.). 1956. — Note sul genera *Strobiella* KLAPALEK (Plecoptera). *Mem. Soc. ent. ital.*, **35** : 81-91.
- CONSIGLIO (C.). 1964. — Importance du « groupe d'espèces » chez la systématique des Plécoptères. *Gewäss. Abwäss.*, **34/35** (*Verh. 3. Int. Symp. Plecopteren*) : 72-75.

- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (C.). 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Activ. Sc. Ind.*, **1280** : 744 p., Paris.
- DESPAX (R.). 1930 a. — Description sommaire d'un sous-genre nouveau et de deux espèces nouvelles du genre *Leuctra* STEPH. (Plecoptera). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **1929** (19) : 298-301.
- DESPAX (R.). 1930 b. — Plécoptères pyrénéens III. Étude des espèces du genre *Leuctra* appartenant au sous-genre *Pachyleuctra* DESP. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **59** : 139-151.
- DESPAX (R.). 1951. — Plécoptères. *Faune de France*, **55** : 280 p., Paris.
- GOURBAULT (N.) et LESCHER-MOUTOUÉ (F.). 1967. — Sur la faune hypogée peuplant le sous-écoulement d'une rivière de moyenne altitude. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **265** (D) : 1813-1816.
- HANSON (J. F.). 1946. — Comparative morphology and taxonomy of the Capniidae (Plecoptera). *Amer. Midl. Natural.*, **35** : 193-249.
- HUSMANN (S.). 1956. — Untersuchungen über die Grundwasserfauna zwischen Harz und Weser. *Arch. Hydrobiol.*, **52** : 1-184.
- HUSMANN (S.). 1962. — Ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über den Archianneliden *Troglochaetus beranecki* DELACHAUX; Mitteilung über Neufunde aus den Grundwasserströmen von Donau, Ybbs, Ötz, Izar, Lahn, Ruhr, Niederrhein und Unterweser. *Zool. Anz.*, **168** : 312-325.
- HYNES (H. B. N.). 1941. — The taxonomy and ecology of the nymphs of British Plecoptera with notes on the adults and eggs. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **91** : 459-557.
- ILLIES (J.). 1966. — Katalog der rezenten Plecoptera. *Das Tierreich*, **82** : xxx + 632 p., Berlin.
- KAWAI (T.). 1967. — Fauna Japonica. Plecoptera (Insecta). 211 p., Tokyo.
- KÜHTREIBER (J.). 1934. — Die Plecopterenfauna Nordtirols. *Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck*, **43/44** : I-VIII + 1-219 + 6 pl. + 1 carte.
- LEES (A. D.). 1942. — Homology of the campaniform organs on the wing of *Drosophila melanogaster*. *Nature (London)*, **150** : 375.
- MOSELY (M. E.). 1932. — A revision of the European species of the genus *Leuctra* (Plecoptera). *Ann. Mag. nat. Hist.*, **10** : 1-41 + 5 pl.
- MOULINS (M.). 1965. — Contribution à l'étude des Plécoptères de Bourgogne. *Trav. Lab. Zool. Stn aquic. Grimaldi Dijon*, **65** : 32 p.
- PICARD (J. Y.). 1962. — Contribution à la connaissance de la faune psammique de Lorraine. *Vie Milieu*, **13** : 471-505.
- RAUŠER (J.). 1962. — Zur Verbreitungsgeschichte einer Insekten-dauergruppe (Plecoptera) in Europa. *Pr. brn. Zákł. Čsl. Akad. Věd*, **34** : 281-384 + 1 pl.
- RICKER (W. E.). 1943. — Stoneflies of Southwestern British Columbia. *Indiana Univ. Publ. Sci. Ser.*, **12** : 1-145.
- RICKER (W. E.). 1952. — Systematic studies in Plecoptera. *Indiana Univ. Publ. Sci. Ser.*, **18** : 1-200.
- RUTTNER-KOLISKO (A.). 1961. — Biotop und Biozönose des Sandufers einiger österreichischer Flüsse. *Verh. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, **14** : 362-368.
- SCHWOERBEL (J.). 1961. — Über die Lebensbedingungen und die Besiedlung des hyporheischen Lebensraumes. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **25** : 182-214.
- SCHWOERBEL (J.). 1964. — Die Bedeutung des Hyporheals für bentische Lebensgemeinschaft der Fließgewässer. *Verh. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, **15** : 215-226.

- SCHWOERBEL (J.). 1965. — Bemerkungen über die interstitielle hypohyporheische Fauna einiger Bäche der südlichen Vogesen. *Vie Milieu*, **16** (1-C) : 475-485.
- SCHWOERBEL (J.). 1967. — Das hyporheische Interstitial als Grenzbiotop zwischen oberirdischem und subterranean Ökosystem und seine Bedeutung für die Primär-Evolution von Kleinsthöhlenbewohnern. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **33** : 1-62 + 6 pl.
- WIGGLESWORTH (V. B.). 1953. — The Principles of Insect Physiology. 546 p., London, New York.

(Laboratoire de Zoologie - Biologie Animale,
Faculté des Sciences,
8, rue de Rome, Tunis)