

ÉPHÉMÉROPTÈRES, PLÉCOPTÈRES ET TRICHOPTÈRES DE LA TOURBIÈRE DU CACHOT (1969-2004)

ALEXIS REDING & JEAN-PAUL G. REDING

Petit-Berne 2; 2035 Corcelles; Suisse.

Mots-clés: Tourbière du Cachot, Éphéméroptères, Plécoptères, Trichoptères.

Key-words: Peat bog of Le Cachot, Mayflies, Stoneflies, Caddisflies.

Résumé

Cette étude propose l'inventaire de la faune actuelle des Éphéméroptères, Plécoptères et Trichoptères de la tourbière du Cachot, ainsi qu'une description du biotope et du cycle de vie des différentes espèces. Les modifications faunistiques constatées depuis 1969 sont interprétées en fonction des changements physiques subis par la tourbière durant la même époque. Première mention du Trichoptère *Limnephilus elegans* Curtis, 1834 pour la Suisse.

Summary

This article offers a survey of the invertebrate fauna of the mayflies, stoneflies and caddisflies of the peat bog Le Cachot, as well as a description of the life cycles and aquatic environments of the observed species. The faunistic changes noted since 1969 are shown to be linked to the physical changes the peat bog has undergone during this same period. *Limnephilus elegans* Curtis, 1834 is reported from Switzerland for the first time.

1. INTRODUCTION

En dépit de sa taille restreinte (7 ha), l'écosystème aquatique de la tourbière du Cachot recèle néanmoins un grand nombre de biotopes distincts : grandes mares acides et profondes (mare Pochon; creuses de l'encoche Marguet); mares en voie d'atterrissement (mare du fossé Pochon), gouilles du haut-marais intact, gouilles dont le fond est tapissé de feuilles mortes, creuses de pied de mur, failles remplies d'eau, canaux de drainage, ruisselets pérennes, suintants et temporaires, zones marécageuses (MATTHEY, 1998; 2000; 2001).

Le nombre d'espèces de Trichoptères, Plécoptères et Éphéméroptères pouvant accomplir leur cycle dans l'écosystème très exigu que représente une tourbière est limité. En comparaison avec d'autres milieux, les tourbières imposent un lot de contraintes supplémentaires aux insectes aquatiques:

- eaux acides et oligotrophes;
- variations de température extrêmes, allant du gel à des réchauffements considérables en plein été (jusqu'à 30°);

- anoxie estivale et hivernale (NAGELL & FAGERSTRÖM, 1978);
- assèchement périodique du biotope;
- résistance au froid (LEONCINI, 2004);
- adaptation à la vie dans le milieu hyporhéique.

Notre but a été de dresser la liste actuelle des espèces d'Ephéméroptères, Trichoptères et Plécoptères présents dans une tourbière bien étudiée au cours des trente dernières années (MATTHEY & BORCARD, 1996) et de décrire sommairement le biotope et le cycle de vie des espèces présentes. Dans un deuxième temps, nous avons juxtaposé ce tableau des captures récentes aux résultats de 1969 (MATTHEY, 1971) et de 1983 (BASSET, 1985) et tenté de mettre en rapport les modifications faunistiques intervenues au cours des 30 dernières années avec les changements physiques de la tourbière relevés par MATTHEY (1998; 2000; 2001).

2. MÉTHODE

De 1999 à 2004, nous avons procédé à un échantillonnage méthodique des larves et des adultes, dans tous les biotopes aquatiques de la tourbière, et à toutes les saisons. Les larves ont été capturées à la pincette et au filet troubleau, les adultes au moyen de la technique du battage («parapluie japo-

nais») et de pièges lumineux à lumière noire et superactinique, placés à l'intérieur de la tourbière, à même le sol. L'échantillonnage des larves doit être considéré comme strictement qualitatif, à cause du risque de défaunation et de destruction du biotope. Tout le matériel, soit près de 2000 spécimens, a été déterminé à l'espèce. Les captures sont conservées en alcool à 94% et se trouvent dans la collection personnelle des auteurs, excepté un lot d'une cinquantaine de spécimens déposés au Musée de Lausanne pour les besoins de la constitution de la liste rouge des Trichoptères de Suisse. Un échantillon des données a été transmis au Centre suisse de cartographie de la faune (CSCF).

3. RÉSULTATS

3.1. Ephéméroptères

L'ordre des Ephéméroptères n'est représenté que par une seule espèce : *Cloeon dipterum*. Nous ne l'avons répertoriée qu'à deux reprises, et uniquement sous forme de femelles adultes en activité de ponte, alors que cette espèce était fréquente, il y a trente ans, dans la mare du fossé Pochon, la mare Pochon et les creuses de l'encoche Marguet (MATTHEY, 1971). Comme nous n'avons pas trouvé de larves de *C. dipterum*, cette

Famille	Liste des espèces	1969	1983	2004	Statut 2004
Ephéméroptères					
Baetidae	<i>Cloeon dipterum</i> (Linné, 1761)	P		R	M
Baetidae	<i>Baetis bioculatus</i> (Linné, 1758)	P			-
(Leptophlebiidae	<i>Leptophlebia vespertina</i> (Linné, 1758)				EP)

Tableau 1 : Ephéméroptères

P = présent (capturé 5 fois ou plus) ; **Ps** = présence supposée ; **T** = touriste
A = abondant (capturé 10 fois ou plus) ; **TA** = très abondant (capturé 20 fois ou plus) ;
R = rare (capturé deux à trois fois) ; **TR** = très rare (capturé une seule fois) ;
EA = espèce accidentelle ; **EP** = espèce potentielle ; **M** = menacé, en voie de disparition ;
 - = sans statut ; (...) = espèce présente à la Vraconnaz, mais pas au Cachot.

espèce doit être considérée comme disparue de la tourbière du Cachot. Il s'agit pourtant d'une espèce bien adaptée à la vie dans les mares de pâturage pérennes du Jura au-delà de 1000 m, comme par exemple dans les mares de la Chaux d'Amin (REDARD, 1985, et nos propres captures) et dans d'autres tourbières jurassiennes (Vraconnaz). Dans les pays nordiques, de même, *C. dipterum* est une espèce très fréquente dans les petites mares et étangs (NAGELL & FAGERSTRÖM, 1978) gelés durant de longs mois (NAGELL, 1981). Les biotopes desquels cette espèce a été signalée en abondance dans les années 1960 (MATTHEY, 1971) ont changé : la mare Pochon s'est acidifiée (pH 4), et les arbres qui ont poussé sur son pourtour l'ont transformée en une « creuse forestière isolée et ombragée » (MATTHEY, 2001 : 98), alors qu'elle était ouverte et ensoleillée auparavant. Les creuses C.11 et C.20 de l'encoche Marguet (MATTHEY, 2000 : 66, figure 1) ont été partiellement comblées, et des arbres se sont installés autour d'elles, les éloignant toujours plus du type « mare de pâturage ». Or les mares d'altitude jurassiennes abritant *C. dipterum* sont toutes ouvertes et ensoleillées, et surtout beaucoup moins acides, jusqu'à pH 6.3 seulement.

Quant à la deuxième espèce sur la liste des Éphéméroptères, à savoir *Baetis bioculatus*, nous n'avons pas réussi à confirmer les captures de Matthey des années 1960. D'une part, nous n'avons pas trouvé d'Éphéméroptères en-dehors de *Cloeon dipterum*, de l'autre, nous n'avons pas réussi à identifier avec certitude l'espèce signalée, car *B. bio-*

culatus a été mis en synonymie avec *B. fus-catus* (Linné, 1758) depuis, une espèce que l'on ne trouve pas dans les tourbières.

L'espèce toundrogène *Leptophlebia ves-pertina* (Linné, 1767), régulièrement signalée des tourbières, fait défaut au Cachot. Présente à la mouille de la Vraconnaz, elle est même abondante dans les tourbières de la vallée de Joux (données CSCF, captures d'André Wagner). En Allemagne, *L. vesper-tina* a recolonisé des tourbières jadis exploi-tées, mais régénérées (KIEL & MATZKE, 2002). Cette espèce supporte des eaux très acides (jusqu'à pH 3.5), mais ne peuple que des plans d'eau ouverts et de grande taille, ou des complexes de gouilles à sphaignes communicantes. Elle est de plus parfaitement adaptée à l'anoxie hivernale (BRITAIN & NAGELL, 1981).

3.2 Plécoptères

N. cinerea est commun et largement répandu en milieu tourbeux (REZBANYAI-RESER, 1985). *N. dubitans* a été signalé pour la première fois dans le Jura suisse de la tourbière du Cachot (LUBINI & REDING, 1999). Très rare en Suisse, cette espèce figure également sur les listes rouges des pays de l'Europe du Nord. La distribution boréo-alpine de *N. dubitans* (Europe du Nord et occurrences isolées autour des Alpes et dans le Jura) montre clairement qu'il s'agit d'une relictte arctique typique, limitée, en Suisse, aux tourbières jurassiennes et préalpines.

Famille	Liste des espèces	1969	1983	2004	Statut
Plécoptères					
Nemouridae	<i>Nemoura cinerea</i> (Retzius, 1783)	P	P	P	TA
Nemouridae	<i>Nemoura dubitans</i> (Morton, 1894)	Ps	Ps	P	M

Tableau 2: Plécoptères.

Nemoura dubitans vole dès la mi-avril, alors que *N. cinerea* ne vole généralement pas avant la mi-mai, et, surtout, possède une période de vol bien plus étendue, jusqu'en août, alors que *N. dubitans* ne vole pas au-delà de la fin du mois de mai. La ponte a lieu dans les creuses de l'encoche Marguet, ou dans les gouilles formées par les occlusions du drain sur la lande Pochon (B.1 – B.9; MATTHEY, 2001: 96, fig. 2) ou encore dans la mare du fossé Pochon. Les jeunes larves des deux espèces migrent ensuite dans le sous-écoulement et la nappe d'eau profonde de la tourbière. Dès la fonte des neiges, au premier printemps, les *Nemoura* reviennent en surface par les ruisselets du fossé Pochon, de la lande Pochon, et de l'encoche Marguet au prix d'une spectaculaire dérive larvaire, qui commence directement aux sources, plus précisément aux exurgences des ruisselets (fig. 1, pl. 6). En été et en hiver, ces plans d'eau sont asséchés.

Une grande partie des larves dérivant depuis les exurgences sont de couleur blanchâtre, présentant un phénomène de décoloration qui rappelle celui dont sont affectés les organismes stygobiontes. La plupart de ces ruisselets se trouvent à la périphérie de la tourbière, excepté la petite exurgence qui se trouve sur la lande Pochon, à l'ouest du drain et non loin de la mare Pochon, et qui tombe à sec assez rapidement (fig. 1, pl. 1).

En suivant la circulation des eaux, qui s'infiltrant et resurgissent, les deux espèces de *Nemoura* installées dans la tourbière ont résolu à leur manière les trois défis majeurs que la vie dans les tourbières lance aux insectes aquatiques: résister à l'assèchement, au gel et aux températures trop élevées. La nourriture – feuilles mortes et bois en décomposition – ne manque pas dans le sous-écoulement, puisque le milieu est entièrement organique.

Les *Nemoura* sont rarement signalés de biotopes qui s'assèchent (WILLIAMS, 1997: 112). Ils ne sont pourtant pas les seuls à occuper l'espace hyporhéique au Cachot. Les larves de Trichoptères présents dans la

petite exurgence de la lande Pochon (pl. 1) doivent obligatoirement passer par le sous-écoulement. Les carottages effectués dans ce secteur de la tourbière par BORCARD (1988) lors de son étude des Oribates ont d'ailleurs révélé la présence de larves de Trichoptères à 13 cm de profondeur.

3.3 Trichoptères

Nous avons capturé 25 espèces, soit sous forme de larves, soit sous forme d'adultes, soit les deux (tab. 3).

Quelques remarques, d'abord, sur les cinq espèces accidentelles. Les Hydropsychidés, grands migrants, sont toujours attirés en masse dans les pièges lumineux; les deux espèces capturées viennent vraisemblablement depuis le Doubs. *Hydropsyche instabilis* et *H. siltalai* figurent également sur la liste des Trichoptères capturés par Malicky au moyen d'un piège lumineux placé au sommet (!) du Chasseral (MALICKY, 1993). *Potamophylax cingulatus alpinus* et *Rhyacophila vulgaris* sont des espèces typiques des petits cours d'eau. On les trouve dans de nombreux ruisseaux d'altitude dans le Jura, comme par exemple dans le ruisseau des Cambudes à Trémalmont ou le ruisseau de la Combe Girard, pour ne citer que les plus proches de la tourbière du Cachot. *Anabolia nervosa*, fréquente, se trouve dans le lac des Taillères et dans le Bied des Ponts.

Les deux familles les mieux représentées sont les Phryganéidés et les Limnephilidés. Les Limnephilidés, en particulier *Limnephilus*, *Glyphotaelius*, *Micropterna* et *Stenophylax* ont développé une stratégie inédite pour survivre à l'assèchement estival de leurs habitats aquatiques: la diapause imaginale, qui dure de deux à trois mois. Lors de leur éclosion, qui a lieu à la fin du printemps, les adultes sont encore immatures. Ils quittent alors le lieu de leur éclosion et cherchent une cachette dans un endroit frais et humide (forêts, grottes, marais), dont ils ne sortent qu'en automne, pour s'accoupler, lorsque leurs biotopes sont à nouveau en

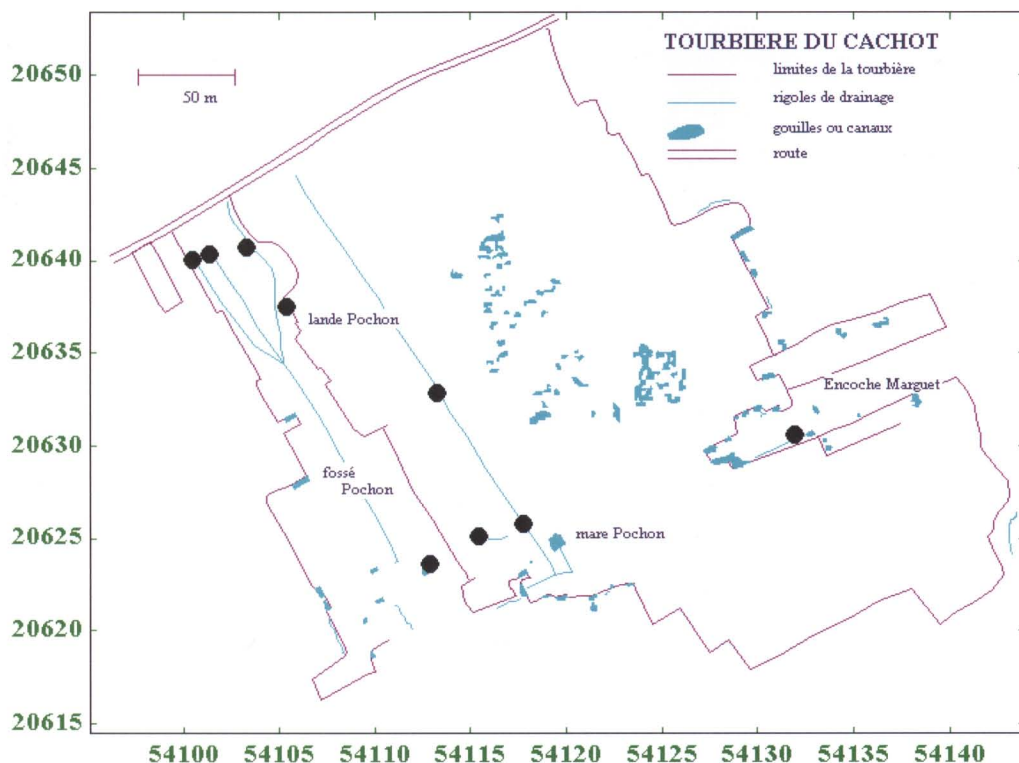


Figure 1: Dérive (marquée par des points noirs) des larves de *Nemoura cinerea* et *N. dubitans*. Dans le fossé Pochon, la dérive se poursuit jusque dans la mare. A noter surtout la présence de larves dans la petite exsurgence sur la lande Pochon (voir aussi pl. 1).

eau. Durant cette période, les ovaires de la femelle se développent, et le mâle atteint sa maturité sexuelle (fig. 2).

La plupart des adultes des Trichoptères Limnephilidés ne quittent même pas la tourbière, car elle leur offre un abri suffisant durant la saison chaude et sèche. Dans la tourbière du Cachot, les adultes se réfugient entre les aiguilles des rameaux de pins (MATTHEY, 1971) ou près des cimes de pins à crochet (BASSET, 1985) et passent ainsi la période d'assèchement de leur biotope aquatique sous forme d'adulte ailé. Tous les Trichoptères Limnephilidés observés à la tourbière du Cachot, excepté *Rhadicoleptus alpestris*, appliquent cette stratégie de la diapause, dont le mécanisme est déclenché par la photopériode (DENIS, 1978).

Limnephilus rhombicus, *L. lunatus*, *L. ignavus*, *L. auricula* et *L. extricatus* sont des espèces assez communes et largement répandues en Suisse (SIEGENTHALER, 1991). Leurs larves vivent dans la mare du fossé Pochon et dans les zones à courant faible du ruisseau du fossé Pochon. Ce sont surtout des espèces pionnières, sans cesse à la recherche de nouveaux biotopes. Leurs adultes sont régulièrement pris dans les pièges lumineux un peu partout. Elles n'ont cependant pas réussi à occuper les gouilles du haut-marais intact, ni même les creuses. Au Cachot, ces espèces plutôt communes sont donc limitées à la partie abaissée de la tourbière. Leurs effectifs sont d'ailleurs sujets à des variations assez importantes d'une

Famille	Liste des espèces	1969	1983	2004	Statut 2004
Trichoptères					
Hydropsychidae	<i>Hydropsyche instabilis</i> (Curtis, 1834)			T	EA
Hydropsychidae	<i>Hydropsyche siltalai</i> (Döhler, 1963)			T	EA
Limnephilidae	<i>Anabolia nervosa</i> (Curtis, 1834)			T	EA
Limnephilidae	<i>Glyphotaelius pellucidus</i> (Retzius, 1783)			P	P
Limnephilidae	<i>Limnephilus auricula</i> (Curtis, 1834)	Ps	P	P	A
Limnephilidae	<i>Limnephilus coenosus</i> (Curtis, 1834)	P	P	P	A
(Limnephilidae)	<i>Limnephilus elegans</i> Curtis, 1834				EP)
Limnephilidae	<i>Limnephilus extricatus</i> (McLachlan, 1865)			P	R
Limnephilidae	<i>Limnephilus griseus</i> (Linné, 1758)	Ps	P	P	P
Limnephilidae	<i>Limnephilus ignavus</i> (McLachlan, 1865)			P	R
Limnephilidae	<i>Limnephilus italicus</i> (McLachlan, 1884)			T	EP
Limnephilidae	<i>Limnephilus lunatus</i> (Curtis, 1834)	P	Ps	P	P
Limnephilidae	<i>Limnephilus rhombicus</i> (Linné, 1758)	P	Ps	P	P
Limnephilidae	<i>Limnephilus sparsus</i> (Curtis, 1834)		P	P	TA
Limnephilidae	<i>Limnephilus stigma</i> (Curtis, 1834)			P	A
Limnephilidae	<i>Micropterna sequax</i> (McLachlan, 1875)			P	R
Limnephilidae	<i>Micropterna testacea</i> (Gmelin, 1789)			P	R
Limnephilidae	<i>Potamophylax cingulatus alpinus</i> Tobias, 1994 (TOBIAS, 1994)			T	EA
Limnephilidae	<i>Rhadicoleptus alpestris</i> (Kolenati, 1848)	Ps	P	P	P
Limnephilidae	<i>Stenophylax permistus</i> (McLachlan, 1895)			P	P
Phryganeidae	<i>Agrypnia varia</i> (Fabricius, 1793)			P	TR
Phryganeidae	<i>Hagenella clathrata</i> (Kolenati, 1848)	P	Ps	P	TR
Phryganeidae	<i>Oligotricha striata</i> (Linné, 1758)	P	P	P	A
Phryganeidae	<i>Trichostegia minor</i> (Curtis, 1834)			P	P
Polycentropodidae	<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)			T	EP
Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila vulgaris</i> (Pictet, 1834)			T	EA

Tableau 3: Trichoptères

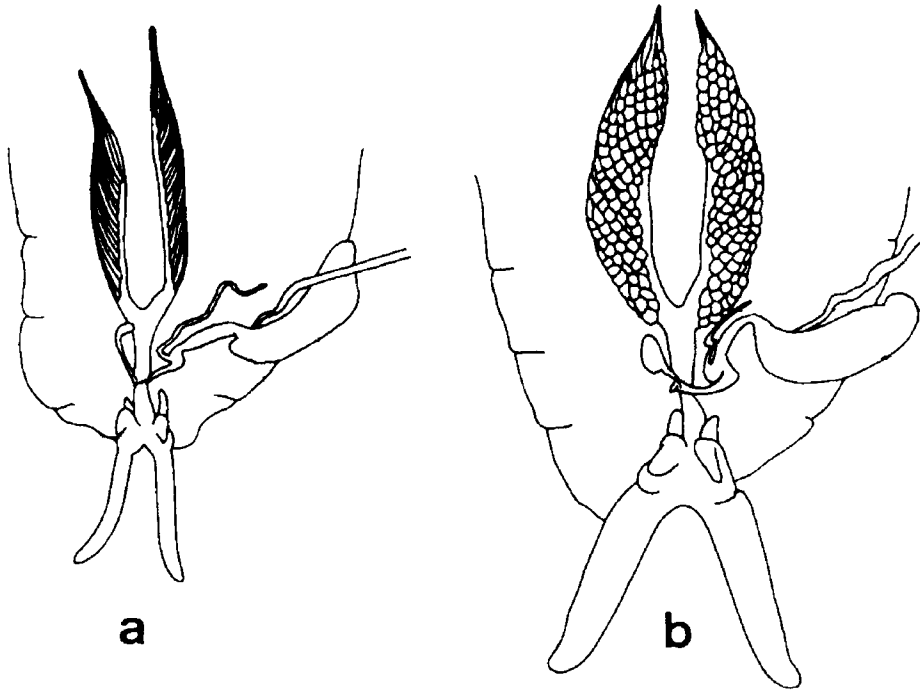


Figure 2: Stades de l'évolution des gonades de l'adulte femelle de *Limnephilus lunatus*;
 a : fraîchement éclosé ; b : à la fin de la diapause en automne (d'après WICHARD, 1988 : 49).

année à l'autre (FLORIN, 1980). *L. auricula* en est l'espèce la plus remarquable. Régulièrement signalée des tourbières (données CSCF), elle est également une excellente indicatrice des eaux temporaires (WILLIAMS, 1997), contrairement aux autres espèces qui vivent indifféremment dans des biotopes pérennes ou temporaires.

Les biotopes typiques de *Glyptotaelius pellucidus* sont les petites mares ou cours d'eau forestiers acides (comme par exemple la flache du Merdasson; SCHNEGG, 1984) remplis de feuilles mortes entières en décomposition. Son fourreau est d'ailleurs très aplati, composé de deux couches de feuilles mortes, ce qui constitue un excellent camouflage pour la larve (WARINGER & GRAF, 1997: 19). Les larves de *G. pellucidus* cultivent le cours supérieur des trois ruisselets du fossé Pochon, bien tapissé de feuilles mortes, et se déplacent graduelle-

ment vers le bas, au fur et à mesure de leur croissance et de l'assèchement du biotope, une stratégie régulièrement adaptée par les Limnéphilidés vivant dans des eaux temporaires (FEY, 1984). La femelle accroche ses œufs à la végétation (DENIS, 1978; CRICHTON, 1987), et même aux branches d'arbres surplombant le biotope aquatique. *G. pellucidus* semble être une espèce nouvellement installée, profitant du fait que les ruisseaux du fossé Pochon sont en train de se transformer en cours d'eau forestiers au fur et à mesure du boisement de ce biotope.

Limnephilus stigma est également une espèce très répandue. Elle occupe des mares et étangs de préférence profonds, mais à niveau d'eau instable et sujet à de fréquents changements, pouvant aller jusqu'à l'assèchement estival. La forme de l'étui est d'ailleurs conçue de manière hydrodynamique, à la manière d'un flotteur (WALLACE

et al., 2003: 179), afin de mieux suivre les variations du niveau de l'eau, car les larves de cette espèce se tiennent toujours près de la surface, raclant les algues sur les macrophytes. Le biotope typique de *L. stigma* au Cachot est la mare temporaire (pl. 2) formée par la perte du petit ruisseaulet qui s'écoule de l'encoche Marguet (MATTHEY, 2000 : 66, fig. 1). *L. stigma* semble être une espèce nouvellement implantée dans la tourbière.

Limnephilus coenosus est une espèce rare, tyrophophile à tyrophobionte, grâce à son extraordinaire résistance aux eaux acides, son adaptation au gel, aux températures élevées, à l'anoxie et à l'assèchement du biotope (MATTHEY, 1971). Elle habite de préférence les gouilles ombragées, sans végétation aquatique, peu profondes, acides à très acides (pH 5 à pH 3.2), tombant à sec durant l'été et tapissées de feuilles mortes ou d'aiguilles de conifères (pl. 3). En hiver, les larves restent actives sous la couche de glace qui recouvre généralement leur gouille. Dans le Jura, on ne la trouve que dans les tourbières (données CSCF). Dans les années 1960, *L. coenosus* peuplait presque toutes les gouilles du haut-marais intact (MATTHEY, 1971). En 2004, l'espèce s'y est considérablement raréfiée. Cependant, elle a trouvé des biotopes de substitution dans les creuses en voie de comblement, dans le drain de la lande Pochon, et même dans le fossé Pochon, et elle y forme des cohortes très importantes.

Limnephilus griseus est strictement limitée aux gouilles acides très peu profondes du haut-marais intact (pl. 4). Comme les autres *Limnephilus*, cette espèce est adaptée à la vie hivernale sous la glace, supporte l'anoxie ainsi que les eaux très acides et également, bien entendu, l'assèchement estival de son biotope. *L. griseus* se développe par températures très basses, comprises entre 2° et 15° (GÍSLASON, 1993), même si le fourreau est pris dans la glace. *L. griseus* est en voie de disparition en Suisse (SIEGENTHA-

LER, 1991). Dans le Jura, elle n'est connue que des hauts-marais intacts du Cachot et de Praz-Rodet, dans la vallée de Joux (données CSCF). *L. griseus* n'a pas été signalée en 1971, mais elle a été capturée dans les pièges lumineux de 1983 (BASSET, 1985). L'espèce est assez discrète, car ses larves ne chassent guère en surface durant la journée, et leur présence dans les gouilles peut passer totalement inaperçue.

Limnephilus sparsus, enfin, est l'espèce de loin la plus répandue dans la tourbière du Cachot, du moins en ce qui concerne le nombre d'adultes capturés au piège lumineux : 537 sur 736 au total, soit 73%, en très nette augmentation par rapport aux inventaires antérieurs. Les larves de cette espèce, par contre, bien caractéristiques, sont assez rares dans nos échantillonnages. Nous les avons trouvées en très petit nombre dans les ruisselets et les exurgences peu profonds (1-2 cm) fortement envahis par la végétation (pl. 1-2), ce qui semble être également leur biotope préférentiel (WALLACE *et al.*, 2003: 200). *L. sparsus* pourrait profiter de la prolifération de la végétation aquatique dans le fossé Pochon qui laisse subsister une foule de microhabitats végétaux dont il est un spécialiste. La mare du fossé Pochon, qui a déjà perdu le 80% de sa surface en une quarantaine d'années, est en train de se combler (MATTHEY, 2001: pl. II). Comme le plus grand nombre de nos captures d'adultes de *L. sparsus* a été effectué dans le fossé Pochon en août, il y a une grande probabilité que ces spécimens fraîchement éclos viennent effectivement de ce biotope. Un échantillonnage dans le centre du fossé Pochon, pour confirmer cette hypothèse, n'a pas été entrepris, car jugé trop dangereux.

Stenophylax permistus, ainsi que les deux espèces de *Micropterna*, *M. sequax* et *M. testacea*, sont des espèces cavernicoles. Les adultes passent leur diapause imaginale à l'intérieur des grottes, alors que les larves se développent dans les ruisselets servant d'exutoire aux eaux des grottes (BOUVET,



Planche 1: Exsurgence sur la lande Pochon. Ruisselet temporaire abritant des larves de *Nemoura*, *Rhadicoleptus alpestris* et *Limnephilus sparsus*.



Planche 2: Mare formée par la perte du ruisselet qui traverse l'encoche Marguet. La mare abrite *Limnephilus stigma*; le ruisselet, *L. sparsus* et *Nemoura* au printemps.

1976, 1978; MALICKY & WINKLER, 1974). Dans la tourbière du Cachot, ces trois espèces sont localisées au ruisseau du fossé Pochon; elles sont abondantes également à la Vraconnaz et signalées du haut-marais de Balmoos, dans le canton de Lucerne (FLORIN, 1980). Toutes sont signalées des grottes du Jura neuchâtelois (STRINATI, 1966; grotte et exurgence de la Sourde, à Môtiers, dans le Val-de-Travers). Au Cachot et à la Vraconnaz, ces espèces ne font donc que reproduire une stratégie analogue, la tourbière remplaçant la grotte. Ces trois espèces n'ont pas été signalées lors des inventaires précédents et semblent profiter du boisement progressif de la tourbière.

Rhadicoleptus alpestris, enfin, est le seul Limnephilidé de la tourbière du Cachot à ne pas observer de diapause imaginale (HILEY, 1978). En effet, nous n'avons jamais capturé cette espèce en automne. Son temps de vol précède celui de tous les autres Limnephilidés, et s'étend de la mi-mai au début du mois de juillet. La femelle pond donc assez tôt, et il faut admettre une diapause au niveau de l'œuf ou de la larvule. Comme les larves de cette espèce sont limitées au drain principal de la lande Pochon, il est probable qu'elles se réfugient dans le sous-écoulement durant l'été et l'hiver, pour reprendre leur développement dès le premier printemps, en revenant à la surface par les exurgences (pl. 1), comme les *Nemoura*. *R. alpestris* est une espèce nettement tyrophile; dans le Jura, elle est uniquement signalée des tourbières (données du CSCF). Ses larves occupent les ruisselets très peu profonds fortement envahis par la végétation.

Avec quatre genres sur les six présents en Suisse, la famille des Phryganéidés est également bien représentée dans la tourbière du Cachot. Les Phryganéidés occupent le même type d'habitat que les Limnephilidés, à savoir les gouilles et les mares temporaires, acides, gelées en hiver et à sec en été. Afin d'éviter la dessiccation estivale, les

Phryganéidés n'ont pas recours, comme les Limnephilidés, à la diapause imaginale, mais à plusieurs stratégies différentes : la diapause de l'œuf, le repli des larves dans les profondeurs et l'alternance du biotope.

Trichostegia minor applique la stratégie de la diapause de l'œuf. Les œufs sont accrochés à la végétation au-dessus du biotope aquatique desséché et éclosent dès que l'eau de la gouille submerge entièrement la masse gélatineuse qui les entoure, ce qui a lieu généralement après les grandes pluies d'automne. L'épaisse couche protectrice qui entoure les œufs leur permet de rester hors de l'eau durant plusieurs mois, résistant non seulement à la chaleur, mais également au gel. Dans la tourbière du Cachot, *T. minor* ne cultive que quelques creuses de pied de mur en voie de comblement, richement dotées en végétation aquatique; les deux exemples les plus typiques sont la creuse C.63, sur la bordure ouest (MATTHEY, 2001 : 96, figure 2) et la creuse C.04, au sud de l'encoche Marguet (MATTHEY, 2000: 70, figure 3b). Des larves isolées ont été trouvées dans les gouilles du drain de la lande Pochon (B.1 – B.9; MATTHEY, 2001: 96, fig. 2) et dans la mare du fossé Pochon. La larve de *T. minor* est extrêmement résistante au froid et au gel (VAN DER HOEK & CUPPEN, 1989), et semble être la seule à pouvoir occuper les creuses très inhospitalières sur le bord de la tourbière. Cette espèce n'a pas été signalée lors des inventaires antérieurs; il est donc tout à fait probable que son installation dans la tourbière ait bénéficiée du comblement des creuses sur le pourtour de la tourbière.

Oligotricha striata est le Phryganéidé le plus commun. Cette espèce peuple de préférence les mares froides, acides, ombragées et profondes, comme la mare Pochon et les creuses de l'encoche Marguet, mais on la trouve également dans quelques gouilles temporaires du haut-marais intact. Une telle stratégie de ponte alternée dans des biotopes pérennes et temporaires est connue également d'autres espèces (WILLIAMS, 1997). *O. striata* s'est raréfié dans la mare du fossé



Planche 3: Gouille (C.51) peu profonde et acide (pH 4.5), tombant rapidement à sec, habitat préférentiel des larves du Trichoptère *Limnephilus coenosus*.



Planche 4: Gouille du haut-marais intact abritant *Limnephilus griseus*.

Pochon, par rapport à 1971, mais est abondante dans les creuses de l'encoche Marguet et dans la mare Pochon.

Hagenella clathrata est sans conteste l'espèce la plus rare de la tourbière du Cachot. Nous ne l'avons capturée qu'à une seule reprise, sous forme de larve, en décembre, dans une des gouilles du centre, déjà prise par la glace (pl. 5). Les premières larves se trouvent enterrées, à 15 cm de profondeur, dans la croûte meuble du fond, décrite par MATTHEY (1971: 402-4). Elles s'y trouvent en compagnie du Coléoptère *Crenitis punctatostrata* (Letzner, 1840), fréquent (MATTHEY, 1971: 439). Nous n'avons jamais pu observer d'adulte de *H. clathrata* au Cachot. L'espèce semble y être en forte régression, et menacée de disparition à moyen terme. *H. clathrata* se trouve sur la liste rouge de tous les pays européens, et elle a disparu de presque toutes les stations durant les 30 dernières années. Dans la mouille de la Vraconnaz, *H. clathrata* est encore plus fréquente. L'espèce s'y trouve dans les vastes zones marécageuses très ouvertes de la partie ouest. L'assèchement progressif de la tourbière du Cachot semble être la principale cause de sa raréfaction.

Agrypnia varia n'a été capturé qu'une seule fois, au piège lumineux, dans le haut-marais intact. C'est une espèce assez courante, régulièrement signalée des marais. C'est la première fois qu'elle est capturée dans la tourbière du Cachot. Son biotope exact dans la tourbière nous est cependant inconnu.

A trois autres taxons, nous avons attribué le statut d'espèce potentielle, car il n'est pas sûr qu'ils puissent accomplir leur cycle complet dans la tourbière. *Plectrocnemia conspersa* a été capturé, à deux reprises, dans le ruisseau du fossé Pochon, sous forme de larve uniquement. Les adultes ne peuvent pas se reproduire dans la tourbière, puisque les ruisseaux tombent à sec en été. Rien n'interdit, cependant, une colonisation larvaire régulière depuis un autre ruisseau tout proche.

Le biotope préféré de *Limnephilus italicus* sont les mares de pâturage en altitude tombant à sec en juin et gelées en hiver, comme celles de la Chaux d'Amin (REDARD, 1984; 1985). Les adultes de *L. italicus* quittent leur biotope afin de trouver des endroits frais et humides, comme par exemple la tourbière du Cachot, pour la diapause imaginaire estivale. Dans la tourbière du Cachot, *L. italicus* pourrait un jour accomplir son cycle dans l'une ou l'autre des mares à la périphérie de la tourbière, notamment dans celle formée par la perte du ruisseau de l'encoche Marguet (pl. 2).

Une troisième espèce, *Limnephilus elegans*, doit également être incluse dans la faune trichoptérologique tyrophobionte des hautes vallées jurassiennes. En 2001, nous pensions avoir capturé *L. elegans* pour la première fois en Suisse, dans la mouille de la Vraconnaz, lorsqu'un examen de la collection de Willy Matthey nous révéla que cette espèce était présente jadis également dans le Jura neuchâtelois. En effet, nous avons trouvé dans cette collection un exemplaire non déterminé de *L. elegans*, capturé en 1968 dans le Marais rouge de la Vallée des Ponts, dans un biotope qui n'existe plus à l'heure actuelle. *L. elegans* est une espèce tyrophobionte typique (TOBIAS & TOBIAS, 1981: 374) que l'on trouve souvent en compagnie de *Hagenella clathrata* (BOILLLOT, 1978; WALLACE & WIGGINS, 1978, et nos propres captures à la mouille de la Vraconnaz).

4. DISCUSSION

Malgré la perte d'un fort pourcentage (57%) de ses surfaces aquatiques (MATTHEY, 1998), le haut-marais intact a su garder sa faune typique: *Hagenella clathrata*, *Limnephilus griseus*, *Limnephilus coenosus*. On peut y ajouter *Nemoura dubitans*, *Oligotricha striata*, *Trichostegia minor*, *Rhadicoleptus alpestris* et *Limnephilus sparsus* si on tient compte également des biotopes aquatiques périphériques en contact avec les eaux du haut-marais.



Planche 5: Gouille du haut-marais intact, en hiver ; habitat de *Hagenella clathrata*.



Planche 6: Exsurgence (source) du deuxième ruisseau au bord du fossé Pochon avec *Caltha palustris*.

Hagenella clathrata et *Limnephilus griseus* sont les espèces les plus précieuses, car elles peuplent uniquement les gouilles du haut-marais. Alors même que *L. griseus* peut s'adapter à des biotopes aquatiques fort divers, comme par exemple les creux sur des surfaces rocheuses (GÍSLASON, 1993), on ne trouve cette espèce que dans quelques gouilles typiques (pl. 4) du haut-marais. Le sort d'*H. clathrata* dans la tourbière du Cachot semble lié à la présence de gouilles à sphaignes, car sa larve doit pouvoir s'enterrer assez profondément dans le substrat meuble pour échapper aux rigueurs de l'hiver et aux canicules de l'été, ainsi qu'à l'assèchement.

L'objectif à atteindre pour maintenir *Limnephilus griseus* est d'enrayer la perte progressive des surfaces aquatiques sur le haut-marais. Pour garder *Hagenella clathrata*, fortement menacé au Cachot, il faut en plus empêcher l'installation d'une forêt trop dense. *H. clathrata* prospère mieux dans des biotopes humides seulement clairsemés d'arbres, comme la mouille de la Vraconnaz.

Les autres espèces, par contre, ont plutôt cherché des biotopes de substitution et occupent maintenant, souvent en cohortes très importantes, les nouvelles niches écologiques créées par l'atterrissement progressif de la tourbière. Les creuses de pied de mur en voie de comblement sont bien colonisées par *Limnephilus coenosus* et *Trichostegia minor*. Cette stratégie leur permet d'éviter la concurrence avec les espèces restées dans les gouilles du haut-marais, devenues trop exiguës. Il arrive ainsi, paradoxalement, que des espèces rares dans le haut-marais, comme *Limnephilus sparsus* ou *L. coenosus*, sont beaucoup plus fréquentes dans l'écotone qui leur sert de biotope de substitution que dans leur biotope typique.

Trichostegia minor, une espèce qui n'a pas été signalée lors des inventaires antérieurs, est sur le point d'être écartée du haut-marais. Les deux stations dans lesquelles on la trouve encore en abondance, à

savoir les creuses de pied de mur fortement envahies par la végétation, sont en voie de comblement (MATTHEY, 2001 : 95). Ses biotopes de substitution que sont la mare du fossé Pochon et les gouilles sur le drain de la lande Pochon ne peuvent guère assurer la survie de l'espèce au Cachot à plus long terme.

La raréfaction de *Nemoura dubitans* doit également être attribuée au rétrécissement des surfaces aquatiques du haut-marais intact (MATTHEY, 1998), qui conditionne, à son tour, un écoulement hyporhéique acide de moindre intensité, réduisant du coup également le biotope aquatique souterrain pourtant indispensable aux *Nemoura*. De plus, l'absence de corridors de passage entre les gouilles du haut-marais intact, d'où MATTHEY (1971: 429), signalait encore des adultes de *Nemoura* et le ruisselet de l'encoche Marguet (pl. 2), qui sert d'exutoire aux larves (WOJTAS, 1963), rend plus difficile la dispersion des adultes.

Les causes de la régression de *N. dubitans* dans le fossé Pochon sont probablement dues au fait que les eaux de ruissellement des champs environnants se mélangent à celles de la tourbière ombrogène (VAUCHER-VON BALLMOOS, 1997: 38). Les ruisselets évacuant les eaux profondes d'une tourbière traversent généralement des champs de *Carex* (comme le ruisselet de l'encoche Marguet), alors que ceux évacuant les eaux superficielles sont toujours marqués par une traînée de *Caltha palustris*, comme les ruisselets du fossé Pochon (pl. 6). Il nous semble donc que la pénétration des eaux de ruissellement des champs cultivés dans la nappe souterraine de la tourbière (MATTHEY, 2001: pl. 1) est la cause principale de la raréfaction de *N. dubitans*, qui est une espèce polluosensible. *N. dubitans* se profile ainsi, du moins dans les tourbières jurassiennes, comme une vraie espèce tyrphobionte, mais qui reste dépendante, pour sa survie, de la bonne circulation des eaux acides entre le haut-marais et ses exutoires périphériques.

La situation de *Limnephilus coenosus*, malgré des effectifs importants, est inquiétante. En effet, cette espèce ne prolifère pas dans son biotope normal, les gouilles ombragées du haut-marais intact, mais uniquement dans les biotopes de substitution, les creuses de pied de mur en voie de comblement à la périphérie de la tourbière. Or ces creuses, peu profondes et ombragées, sont vouées à la disparition à moyen terme. Il apparaît ainsi que *L. coenosus* est une espèce indicatrice très importante pour les tourbières, non pas pour indiquer le degré de pollution du milieu, mais plutôt pour en signaler le stade d'évolution. La prolifération de *L. coenosus* présage la disparition imminente des milieux aquatiques d'une tourbière. La progression de la forêt accélère le comblement des gouilles par les feuilles mortes et les aiguilles de sapin, menant à une forte acidification de l'eau (pl. 3). Cette évolution favorise *L. coenosus*, qui se nourrit de feuilles mortes, utilise les aiguilles de sapin pour son fourreau, et supporte assez bien les eaux acides et l'assèchement. L'espèce forme des populations très denses sur quelques décimètres carrés, et élimine toute concurrence. Une fois cet état atteint, aucun autre Trichoptère ne cultivera plus la gouille, et *L. coenosus* se maintiendra jusqu'au comblement total. En effet, dans des tourbières très fermées, comme par exemple celle appelée «Le Marais» (coordonnées 540.370/206.000; feuille n° 1143, Le Locle), *L. coenosus* est la seule et dernière espèce de Trichoptère dans les rares gouilles qui subsistent sur un ancien drain. A la Vraconnaz, milieu encore très ouvert et peu acide, nous n'avons trouvé que deux spécimens de *L. coenosus*. L'éclaircissement de la tourbière du Cachot effectué à la fin de l'année 2004 devrait enrayer la progression de *L. coenosus*. D'une part, le fond des gouilles recevra moins de feuilles mortes et d'aiguilles de conifères; de l'autre, la disparition des arbres dégagera sans doute des réserves d'eau supplémentaires, nécessaires au maintien des espèces rares. A plus

long terme, seul le haut-marais intact peut assurer leur survie.

Dans l'occupation du terrain, on peut noter un très net clivage entre les espèces occupant le haut-marais intact et celles, principalement des Limnephilidés, occupant le fossé Pochon. La mare du fossé Pochon, alimentée de plus en plus par des eaux fortement chargées en substances nutritives, est progressivement envahie par un épais tapis de végétation qui pose par endroits une couche hermétique entre les eaux de surface peu profondes et le fond de la mare (MATTHEY, 2001: pl. II). Cette évolution profite probablement au Trichoptère *Limnephilus sparsus*, spécialiste des microhabitats, qui pullule dans de telles conditions, mais qui disparaîtra de la mare après son atterrissage complet. L'espèce devrait se maintenir, par contre, mais en beaucoup plus petit nombre, dans les ruisselets du haut-marais.

Il est vrai que, même dans cet état instable, le fossé Pochon contribue à assurer une certaine diversité des espèces, surtout au niveau des Trichoptères, où nous comptons pas moins de 13 espèces : *Limnephilus rhombicus*, *L. lunatus*, *L. ignavus*, *L. auricula*, *L. extricatus*, *L. sparsus*, *Glyphotaelius pellucidus*, *Micropterna sequax*, *M. testacea*, *Stenophylax permistus*, *Plectrocnemia conspersa*, ainsi que *Oligotricha striata* et *Trichostegia minor*. Hormis les deux dernières, aucune des espèces présentes dans le fossé Pochon n'est strictement inféodée aux tourbières; ce sont plutôt des espèces communes, qui y trouvent des niches opportunes, et souvent très temporaires, car le fossé Pochon est un biotope en pleine mutation. *L. extricatus* et *L. ignavus* n'ont pas été signalés lors des inventaires précédents (tab. 3). Comme il s'agit d'espèces habituées à la vie dans les biotopes envahis par la végétation (WALLACE *et al.*, 2003), leur conquête du fossé Pochon pourrait être récente. D'autre part, le marais abaissé sert également de milieu de substitution à des espèces comme *Oligotricha striata* et *Trichostegia minor*. La mare du fossé Pochon, dans son état actuel fait donc figure d'écotone

(VAUCHER-VON BALLMOOS, 1997; RAMADE, 1998) pour la faune trichoptérologique. La biodiversité établie dans l'écotone ne constitue pourtant pas un assemblage d'espèces stable. L'atterrissement progressif de la mare du fossé Pochon élimine en premier lieu toutes les espèces ayant besoin de grandes surfaces d'eau libre pour accomplir leur cycle. Ainsi, des espèces comme *Limnephilus rhombicus*, *L. stigma* et *Oligotricha striata* s'y raréfient. L'Ephéméroptère *Cloeon dipterum* a déjà disparu de la mare du fossé Pochon. *Limnephilus sparsus* y trouve des conditions optimales, mais ne tardera pas à disparaître, une fois que la végétation aura pris le dessus.

L'évolution de la faune aquatique des Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères reflète assez fidèlement l'évolution physique de la tourbière. La nature éminemment pionnière des espèces de ces trois ordres leur permet des ajustements quasi instantanés aux conditions changeantes.

Les nouveaux biotopes sont rapidement occupés, soit par les espèces résidentes, soit par les espèces migratrices venant, souvent, de milieux semblables. La connaissance de la liste faunistique complète de ces trois ordres dans la tourbière fournit des outils de gestion précieux pour la détection et l'anticipation de problèmes au niveau de la circulation des eaux et de l'altération des biotopes aquatiques.

5. REMERCIEMENTS

Nos remerciements vont surtout au professeur Willy Matthey, qui nous a accompagné sur le terrain et qui nous a introduit dans les arcanes de la vie dans les tourbières. Le Centre suisse de cartographie de la faune (CSCF) nous a fourni des données précieuses sur la répartition et le temps de vol de certaines espèces en Suisse.

6. BIBLIOGRAPHIE

- BASSET, Y. 1985. LES PEUPLIEMENTS D'ARTHROPODES SUR *Pinus mugo* Turra dans les tourbières du Haut-Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 108: 63-76.
- BOILLOT, F. 1978. Contribution à l'étude des déplacements des Trichoptères adultes principalement des espèces vivant en milieu aquatique temporaire. *Th. Sci. Lyon*.
- BORCARD, D. 1988. Les Acariens Oribates des sphaignes de quelques tourbières du Haut-Jura suisse. *Thèse de doctorat. Faculté des Sciences. Université de Neuchâtel*. 2 vol., 261, XV, 170 pp.
- BOUVET, Y. 1976. Ecologie et reproduction chez les Trichoptères cavernicoles du groupe de *Stenophylax*. *Proc. 1st int. Symp. Trich.* (H. MALICKY, ed.) *Dr. W. Junk, The Hague*, pp. 105-109.
- BOUVET, Y. 1978. Adaptations physiologiques et comportementales des *Stenophylax* (Limnephilidae) aux eaux temporaires. *Proc. 2nd int. Symp. Trich.* (M. I. CRICHTON, ed.) *Dr. W. Junk, The Hague*, pp. 117-119.
- BRITAIN, J. E. & NAGELL, B. 1981. Overwintering at low oxygen concentrations in the mayfly *Leptophlebia vespertina*. *Oikos* 36 : 45-50.
- CRICHTON, M. I. 1987. A study of egg masses of *Glyptotaelius pellucidus* (Retzius), (Trichoptera: Limnephilidae). *Proc. 5th int. Symp. Trich.* (M. BOURNAUD ET H. TACHET, eds) *Dr. W. Junk, The Hague*, pp. 165-169.
- DENIS, C. 1978. Larval and imaginal diapauses in Limnephilidae. *Proc. 2nd int. Symp. Trich.* (M. I. CRICHTON, ed.) *Dr. W. Junk, The Hague*, pp. 109-115.

- FEY, J. M. 1984. The downstream movement of trichoptera larvae (Trichoptera: *Stenophylax permistus* MCL.) in a temporary brook as a strategy of survival. *Proc. 4th int. Symp. Trich.* (J. C. MORSE, ed.) *Dr. W. Junk, The Hague*, pp. 137-142.
- FLORIN, J. 1980. Die Insektenfauna des Hochmoores Balmoos bei Hasle, Kanton Luzern. IV. Trichoptera (Köcherfliegen). *Entomol. Ber. Luzern* 3: 86-93.
- GÍSLASON, G. M. 1993. The life cycle of *Limnephilus griseus* (L.) (Trichoptera, Limnephilidae) in temporary rock pools in northern England. *Proc. 7th int. Symp. Trich.* (C. OTTO, ed.), *Dr. W. Junk, The Hague*, pp. 171-181.
- HILEY, P. D. 1978. Some aspects of the life histories of Limnephilidae (Trichoptera) related to the distribution of their larvae. *Proc. 2nd int. Symp. Trich.* (M. I. CRICHTON, ed.) *Dr. W. Junk, The Hague*, pp. 297-301.
- KIEL, E. & MATZKE, D. 2002. Vergleichende Untersuchungen zur Entwicklung von *Leptophlebia vespertina* (L., 1767) (Ephemeroptera, Leptophlebiidae) in Hochmoorregenerationsflächen. *Telma* 32: 127-139.
- LEONCINI, V. 2004. Survival strategies of freshwater insects in cold environments. *J. Limnol.* 63(Suppl. 1): 45-55.
- LUBINI, V. & REDING, J.-P. G. 1999. Découverte de *Nemoura dubitans* MORTON, 1894 (Insecta : Plecoptera) dans le Jura suisse. *Bulletin romand d'Entomologie (BRE)* 17 : 121-126.
- MALICKY, H. 1993. Zur Insektenfauna vom Chasseral, 1500-1600 m, Berner Jura. 5. Trichoptera (Köcherfliegen). *Entomol. Ber. Luzern* 29: 69-72.
- MALICKY, H. & WINKLER, G. 1974. Untersuchungen zur Höhlenmigration von *Micropterna nycterobia* (Trichoptera, Limnephilidae). *Oecologia* 15: 375-382.
- MATTHEY, W. 1971. Ecologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura. *Rev. suisse Zool.* 78 : 367-536.
- MATTHEY, W. 1998. Evolution des points d'eau dans la tourbière du Cachot, 1: morphologie et végétation des gouilles. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 121 : 111-125.
- MATTHEY, W. 2000. Evolution des points d'eau dans la tourbière du Cachot, 2: les creuses de pied de mur. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 123 : 65-79.
- MATTHEY, W. 2001. Evolution des points d'eau dans la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois), 3 : les creuses des parties ouest et sud. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 124 : 93-106.
- MATTHEY, W. & BORCARD, D. 1996. La vie animale dans les tourbières jurassiennes. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 119 : 3-18.
- NAGELL, B. 1981. Overwintering strategy of two closely related forms of *Cloeon (dipterum?)* (Ephemeroptera) from Sweden and England. *Freshwater Biology* 11 : 237-244.
- NAGELL, B. & FAGERSTRÖM, T. 1978. Adaptations and resistance to anoxia in *Cloeon dipterum* (Ephemeroptera) and *Nemoura cinerea* (Plecoptera). *Oikos* 30 : 95-99.

- RAMADE, F. 1998. Dictionnaire encyclopédique des sciences de l'eau : biogéochimie et écologie des eaux continentales et littorales. *Ediscience internationale, Paris*.
- REDARD, O. 1984. Etude écofaunistique des points d'eau de la région neuchâteloise. Les mares de pâturage de la Chaux-d'Amin. I. Description des milieux. La végétation. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 107 : 95-110.
- REDARD, O. 1985. Etude écofaunistique des points d'eau de la région neuchâteloise. Les mares de pâturage de la Chaux-d'Amin. II. La faune. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 108 : 87-101.
- REZBANYAI-RESER, L. 1985. Die Insektenfauna des Hochmoores Balmoos bei Hasle, Kanton Luzern. XXIII. Plecoptera (Steinfliegen). *Entomol. Ber. Luzern* 14 : 112.
- SCHNEGG, F. 1984. Etude écofaunistique des points d'eau de la région neuchâteloise. Les étangs forestiers de l'étage submontagnard. I Présentation des milieux. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 107 : 81-94.
- SIEGENTHALER, C. 1991. Les Trichoptères de Suisse occidentale (Insecta, Trichoptera). *Th. Sci. Lausanne*. 200 pp.
- STRINATI, P. 1966. Faune cavernicole de la Suisse. *Ann. Spéléol.* 21: 5-268, 357-571.
- TOBIAS, W. 1994. Systematische Differenzierung innerhalb der *Potamophylax cingulatus*-Gruppe (Insecta: Trichoptera: Limnephilidae). *Senckenbergiana biologica* 74 (1-2) : 91-102.
- TOBIAS, D. & TOBIAS, W. 1981. Trichoptera germanica, vol. 1, Imagines. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 49 : 1-671.
- VAN DER HOEK, W. F. & CUPPEN, J. G. M. 1989. Life cycle and growth of *Trichostegia minor* (Curtis) in temporary woodland pools (Trichoptera: Phryganeidae). *Hydrobiol. Bull.* 23 : 161-8.
- VAUCHER-VON BALLMOOS, C. 1997. Etude de six zones de transition entre tourbières acides et zones agricoles dans le Haut-Jura suisse : faune des Empidoidea (Insecta, Diptera) et autres Diptères à larves édaphiques – Flore. *Thèse de doctorat. Faculté des Sciences. Université de Neuchâtel*.
- WALLACE, I. D., WALLACE, B. & PHILIPSON, G. N. 2003. Case bearing caddis larvae of Britain and Ireland. *Ambleside, Freshwater biological association*. 259 pp. (Scientific publication No 61)
- WALLACE, I. D. & WIGGINS, G. B. 1978. Observations on the larva and pupa of the caddisfly genus *Hagenella* (Trichoptera: Phryganeidae). *Proc. 2nd int. Symp. Trich.* (M. I. CRICHTON, ed.) Dr. W. Junk, The Hague, pp. 207-214.
- WARINGER, J. & GRAF, W. 1997. Atlas der Österreichischen Köcherfliegenlarven unter Einschluss der angrenzenden Gebiete. *Facultas-Universitätsverlag, Wien*.
- WICHARD, W. 1988. Die Köcherfliegen. *Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt*.
- WILLIAMS, D. D. 1997. Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems* 7: 105-17
- WOJTAS, F. 1963. Beschreibung der bisher unbekanntten Plecopterenlarve von *Nemoura dubitans* Morton 1894 (Plecoptera). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 35 : 284-7.