

Recherche autoécologique sur les Heptageniidae (Ephemeroptera, Insecta)¹DANIEL HEFTI², IVAN TOMKA³, ANDREAS ZURWERRA²² Département d'Entomologie, Institut de Zoologie, Pérolles, CH-1700 Fribourg³ Institut de Chimie, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich

Autoecological research on the Heptageniidae (Ephemeroptera, Insecta) – The study of more than a hundred streams from Switzerland and Europe with their different longitudinal levels (hypocrenal to epipotamal) permitted the catching of 33 species of Heptageniidae. Every water course was analysed directly in the field to conserve the initial properties of the samplings. The measures effected can be divided into 4 classes: general state of the water, physico-chemical analysis, faunistical analysis and geological analysis.

On the basis of the abiotical factors it was possible to demonstrate a longitudinal distribution of the species of Heptageniidae in question. It was also possible to quantify the specific ecological niche for every genus of the family on the basis of the following geomorphological factors: the size of the substratum and the local speed of the stream.

Notre pays possède un vaste réseau hydrologique, riche et diversifié, dont le rôle et la valeur écologique demeure inestimable. Néanmoins, l'étude des biotopes d'eau courante constitue encore un domaine peu exploité et peu connu. Les problèmes posés par la pollution ont, peu à peu, amené les hydrobiologistes à étudier les communautés faunistiques des eaux courantes et ils ont pris conscience de l'importance fondamentale de ces organismes en tant qu'indicateurs (ZELINKA & MARVAN, 1961; BRAASCH & JACOB, 1976).

Ainsi, comme dans toute démarche écologique, la lutte pour l'environnement et l'intégrité du patrimoine naturel ne peuvent se concevoir sans l'acquisition préalable de connaissances précises quant aux relations qui existent entre des organismes vivants et leur milieu. Le but de ce travail est double: d'une part, il tente d'expliquer la distribution longitudinale des espèces appartenant à la famille des Heptageniidae sur la base de certains paramètres abiotiques; il tente, d'autre part, de spécifier les microhabitats de chaque genre à l'intérieur du même biotope.

MATERIEL ET METHODE

Les Ephéméroptères de la famille des Heptageniidae représentent une part importante de la biomasse benthique de nos cours d'eau (ZELINKA, 1969, 1977). De part leur importance numérique, ils constituent un potentiel trophique non négligeable; de plus, leur sensibilité aux modifications de l'environnement en fait de bons indicateurs de pollution (WOODIWISS, 1964; VERNAUX & TUFFERY, 1967). Le caractère de sténother-

¹ Ce travail a pu être réalisé grâce à l'appui du Fonds national suisse pour la recherche scientifique (no 3.676-0.80).

mie froide et de rhéophilie stricte des nymphes d'Heptageniidae les limite essentiellement à l'intérieur de cours d'eau froids à faciès lotique de rhithral, dont les caractéristi-

Table 1: Liste des espèces d'Heptageniidae capturées.

Genre	Groupe	Espèce
<i>Epeorus</i>		<i>alpicola</i> (EATON, 1871) <i>sylvicola</i> (PICTET, 1865) <i>yougoslavicus</i> (SAMAL, 1935)
<i>Rhithrogena</i> ¹	<i>alpestris</i>	<i>alpestris</i> EATON, 1885 <i>diaphana</i> NAVAS, 1917
	<i>semicolorata</i>	<i>braaschi</i> JACOB, 1974 <i>degrangei</i> SOWA, 1969 <i>ferruginea</i> NAVAS, 1905 <i>iridina</i> (KOLENATI, 1860) <i>loyolaea</i> NAVAS, 1922 <i>semicolorata</i> (CURTIS, 1834)
	<i>dorieri</i>	<i>hercynia</i> LANDA, 1970 <i>hybrida</i> EATON, 1885 <i>nivata</i> (EATON, 1871)
<i>Ecdyonurus</i>	<i>venosus</i>	<i>angelieri</i> THOMAS, 1968 <i>aurantiacus</i> (BURMEISTER, 1839) <i>dispar</i> (CURTIS, 1834) <i>forcipula</i> (PICTET, 1843-45) <i>insignis</i> (EATON, 1870) <i>macani</i> THOMAS & SOWA, 1970 <i>ruffii</i> GRANDI, 1953 <i>starmachi</i> SOWA, 1971 <i>torrentis</i> KIMMINS, 1942
	<i>helveticus</i>	<i>carpathicus</i> SOWA, 1973 <i>helveticus</i> (EATON, 1883) <i>krueperi</i> (STEIN, 1863) <i>picteti</i> (MEYER-DÜR, 1864) <i>zelleri</i> ² EATON, 1885
	<i>lateralis</i> ³	<i>gridellii</i> (GRANDI, 1953) <i>lateralis</i> (CURTIS, 1834) <i>ozrensis</i> (TANASLJEVIC, 1975) <i>quadrilineatus</i> (LANDA, 1960)
<i>Heptagenia</i>		<i>sulphurea</i> (MÜLLER, 1776)

¹ La division du genre est conforme à celle présentée par JACOB (1974) se basant essentiellement sur les caractéristiques morphologiques des imagines. Notons qu'un nouveau système de classification fut proposé par SOWA pour le genre *Rhithrogena* lors du IV. Congrès International d'Ephéméroptérologie de Bechyne (Tchécoslovaquie), en 1983 (SOWA, 1984).

² Espèce dont le statut systématique demeure obscur (ZURWERRA *et al.*, 1985).

³ L'appartenance systématique du groupe au genre *Ecdyonurus* semble peu probable, selon nos propres investigations électrophorétiques portant sur la migration de certaines isoenzymes (résultats non encore publiés).

ques principales sont les suivantes:

- Mouvement de turbulence continu.
- Concentration d'O₂ élevée, équivalente à la valeur de saturation.
- Faible productivité.

Parmi les 75 espèces répertoriées en Europe par ILLIES (1978), 33 représentants de la famille furent étudiés dans le cadre de ce travail. Le table 1 dresse un inventaire complet des divisions systématiques concernant les espèces considérées.

Plus d'une centaine de cours d'eau à étage longitudinal variable (hypocrenal à épipotamal) furent systématiquement prospectés. Tous appartiennent au Palearctis. Ils correspondent aux régions n° 3, 4, 5, 6, 8, 9, 11 et 13 définies par la «Limnofauna Europaea» (ILLIES, 1978). Les figures 1 et 2 nous présentent une vue générale de l'ensemble des lieux prospectés en Suisse et en Europe, l'essentiel des analyses ayant été effectuées dans notre pays.

L'ensemble des facteurs abiotiques pris en considération dans ce travail peut être scindé en deux sous-unités:

Facteurs abiotiques géomorphologiques

Il s'agit d'un ensemble de paramètres dont le conditionnement s'exerce de manière directe sur la communauté faunistique. Ces variables représentent le milieu «brut» au sein duquel évolue le cours d'eau. Elles comprennent:

- Géologie du lieu de prospection. Toutes les informations s'y rapportant sont tirées de l'«Atlas de la Suisse» (IMHOFF, 1965-1978).



Fig. 1: Lieux de propection en Suisse, répartis conformément à la carte de zoogéographie (IMHOFF, 1965-1978).

- | | | | |
|---|-----------------------------|---|---|
| ▲ | Jura. | ◇ | Vallée lacustre et à régime de foehn du nord des Alpes. |
| ▲ | Valais, zone de vallées. | ■ | Grisons, zone de montagnes. |
| ● | Partie centrale du Plateau. | * | Engadine, zone de montagnes. |
| ★ | Nord des Alpes. | ○ | Engadine, zone de vallées. |
| □ | Bassin lémanique. | ▲ | Zone de montagnes du sud des Alpes. |



Fig. 2: Lieux de prospection en Europe.

- | | | | | | |
|---|-----------|---|---------|---|-------------|
| * | Allemagne | ▼ | Grèce | ★ | Italie |
| ☆ | France | ■ | Hongrie | ● | Yougoslavie |

- Dimension du substrat, relevée selon une technique inspirée des fondateurs du projet MAPOS (PERRET, 1977).
- Vitesse du courant. Moyenne arithmétique calculée à partir de trois mesures à 5 cm de la surface. Appareil: anémomètre mécanique (Ø 1,5 cm) Mini Water I.
- Zonation longitudinale, définie conformément à ILLIES (1954, 1961) et à ILLIES & BOTOSANEANU (1963).
- Altitude, relevée sur les cartes.

Facteurs édaphiques

Ils regroupent un ensemble de propriétés physico-chimiques spécifiques de chaque cours d'eau. Nous nous sommes limités à l'étude de quelques uns:

- Température, mesurée en plein courant (Appareil: WTW LF 91).
- Conductivité électrolytique à 20°C (C.E.₂₀), mesurée en plein courant (Appareil: WTW LF 91).
- pH, mesuré en plein courant (Appareil: WTW pH 90, électrode de type E 50).
- Alcalinité (ALC.), par titration sous contrôle pH métrique selon HÖLL (1979) (Appareil: burette à piston Methrom E 485).
- Dureté totale (D. T.), par titration complexométrique selon SCHWOERBEL (1980) (Appareil: burette à piston Methrom E 485).
- Concentration totale de carbone inorganique dissout (CIT), calculée à l'aide de tables de conversion (SCHWOERBEL, 1980).

Remarque: Toutes les analyses physico-chimiques furent effectuées directement sur le terrain, de manière à ne pas modifier la composition chimique des échantillons prélevés.

Enfin, chaque cours d'eau a fait l'objet d'une analyse faunistique des nymphes (récoltées, puis élevées en laboratoire pour la détermination) et des imagines d'Heptageniidae rencontrés.

RESULTATS

Variations des paramètres mesurés

Il n'a pas été possible, pour des raisons de méthodologie évidentes, de considérer pour chaque cours d'eau une moyenne établie à long terme. Les valeurs physico-chimiques enregistrées correspondent donc bien souvent à l'état ponctuel de la rivière le jour même de l'investigation.

Néanmoins, il nous est apparu indispensable, dans le cadre d'expériences préliminaires, de mettre en lumière l'évolution des paramètres abiotiques considérés, en fonction de l'écoulement du cours d'eau et en fonction du temps (à court et à long terme).

Variations en fonction de l'écoulement du courant

L'évolution longitudinale des paramètres édaphiques nous démontre que le pH constitue toujours le facteur le plus constant. Sa valeur augmente légèrement au fur et à mesure de l'écoulement puis tend à se stabiliser vers une valeur d'équilibre. Les variations de la C.E.₂₀, de la D.T. et de la CIT sont solidaires, c'est à dire qu'une modification notable de l'un de ces éléments se répercute sur les autres (traduisant ainsi un état complexe d'interdépendance).

Fluctuations journalières

Pour cette expérience, notre choix s'est porté sur un cours d'eau typique de metarhithral (La Gérine, 618 m, 578.900/180.050). Une série de mesures effectuées à intervalles réguliers pendant 24 heures, nous démontrent que seule la température présente un net caractère sinusoidal, en fonction du temps. Tous les autres paramètres ne manifestent aucune variation significative de leurs valeurs, tant que le niveau de l'eau demeure constant. Contrairement aux étendues d'eau stagnante qui peuvent présenter d'importantes fluctuations de leur valeur du pH (PHILIP, 1927; WHITNEY, 1942), toutes les mesures enregistrées ici traduisent une relative stabilité dans l'évolution de ce facteur abiotique (amplitude maxima: 0,28). L'absence de grandes quantités de plantes ou de phytoplancton (BUTCHER *et al.*, 1937; WHITNEY, 1942), ainsi que la saturation en bicarbonates des systèmes d'eau courante (RUTTNER, 1962) peuvent expliquer la relative stabilité des valeurs enregistrées.

Variations à long terme

Des analyses régulières à long terme mettent en évidence d'importantes variations dans l'évolution des facteurs abiotiques considérés. A l'exception de la température (qui présente ses propres singularités) et du pH (relativement constant), tous les autres paramètres physico-chimiques (ALC, D.T. et C.E.₂₀) semblent inversement corrélés avec le niveau d'eau (h) de la rivière et, dans une moindre mesure, avec la température (T). La table 2 nous présente un résumé statistique des corrélations obtenues par l'intermédiaire d'un calcul de régression linéaire.

Table 2: Corrélations obtenues pour les différents facteurs abiotiques mesurés (La Gérine, 618 m, 578.900/180.050). h = niveau d'eau, T = température de l'eau, autres abréviations cf. chapitre «Matériel et méthode».

Eté:	ALC.	D.T.	C.E.	pH	T	h
Niveau de l'eau Corrélation:	0,89	0,82	0,96	0,11	-0,40	1
Température Corrélation:	0,68	0,66	0,49	-0,34	1	-0,40
Ampl. max.	1,55	0,95	145	0,40	10	28,5
Automne:						
Niveau de l'eau Corrélation:	0,75	0,80	0,74	0,42	-0,18	1
Température Corrélation:	0,39	0,30	0,39	0,19	1	-0,18
Ampl. max.	1,40	0,80	130	0,15	8,50	13,5

Conclusions

Les résultats des expériences préliminaires semblent indiquer que l'ensemble des facteurs édaphiques pris en considération dans le cadre de ce travail (à l'exception du pH et de la température), soit avant tout régularisé par le niveau de l'eau. Ce dernier exerce des effets de dilution considérables (MACAN, 1974) qui détermine en grande partie la composition chimique globale du cours d'eau.

Distribution longitudinale des espèces

Analyse unifactorielle

Dans le but d'extraire des facteurs limitatifs responsables de la répartition des Heptageniidae, une mise en relation individuelle, espèce par espèce, s'avère nécessaire. Afin de pouvoir comparer les multiples interactions existant entre chaque espèce et un facteur abiotique, les tableaux 3 et 4 présentent une synthèse statistique de l'ensemble des résultats obtenus pour chaque paramètre.

Altitude

L'analyse du tableau 3a nous permet d'entrevoir l'existence de 3 catégories d'Heptageniidae:

- Une catégorie de haute altitude ($M-\sigma \geq 1000$ m), constituée des espèces *Epeorus alpicola*, *Rhithrogena alpestris*, *R. loyolaea* et *R. nivata*.
- Une catégorie de basse altitude ($M+\sigma \leq 1000$ m) qui comprend *Epeorus sylvicola*, *E. yougoslavicus*, 3 représentants d'*Ecdyonurus* du groupe helveticus (*E. carpathicus*, *E. krueperi*, *E. zelleri*), la totalité des espèces d'*Ecdyonurus* du groupe venosus et du groupe lateralis, ainsi que *Rhithrogena diaphana*, la plupart des *Rhithrogena* du groupe semicolorata (sauf *R. loyolaea*), *R. hercynia* et *Heptagenia sulphurea*.

Table 3: Inventaire statistique présentant la distribution des espèces d'Heptageniidae étudiées en fonction de l'altitude, de la température et du pH.

M = moyenne, σ = écart-type, n = nombre de localités considérées.

Espèces	a) Altitude			b) Température			c) pH		
	M	σ	n	M	σ	n	M	σ	n
<i>Epeorus alpicola</i>	1250	260	17	7,4	2,5	17	8,06	0,4	17
<i>E. sylvicola</i>	750	240	26	9,4	1,8	26	8,11	0,6	26
<i>E. yougoslavicus</i>	770	295	7	10,9	2,1	7	8,01	0,4	7
<i>Ecdyonurus carpathicus</i>	400	–	1	9,6	–	1	8,00	–	1
<i>E. helveticus</i>	1160	440	23	9,2	3,8	23	8,03	0,5	23
<i>E. krueperi</i>	330	–	1	15,0	–	1	7,94	–	1
<i>E. picteti</i>	1130	335	22	8,2	3,5	22	8,02	0,4	22
<i>E. zelleri</i>	650	–	1	7,5	–	1	8,20	–	1
<i>E. angelieri</i>	645	30	2	21,5	0,5	2	8,10	0,03	2
<i>E. aurantiacus</i>	725	205	4	14,0	1,8	4	8,13	0,04	4
<i>E. dispar</i>	640	50	5	11,0	5,8	5	8,35	0,06	5
<i>E. forcipula</i>	776	268	41	10,3	3,7	41	8,22	0,3	41
<i>E. insignis</i>	430	–	1	14,5	–	1	8,35	–	1
<i>E. macani</i>	590	160	7	15,3	3,5	7	8,25	0,1	7
<i>E. ruffii</i>	890	–	1	15,9	–	1	8,35	–	1
<i>E. starmachi</i>	555	–	1	13,3	–	1	7,73	–	1
<i>E. torrentis</i>	621	110	4	14,1	4,9	4	8,44	0,05	4
<i>E. gridellii</i>	600	–	1	9,0	–	1	8,11	–	1
<i>E. lateralis</i>	776	173	6	10,8	5,8	6	8,38	0,34	6
<i>E. ozrensis</i>	380	–	1	7,9	–	1	7,05	–	1
<i>E. quadrilineatus</i>	410	–	1	13,6	–	1	8,06	–	1
<i>Rhithrogena alpestris</i>	1400	430	11	8,7	1,9	11	7,98	0,6	11
<i>R. diaphana</i>	710	132	5	12,7	4,8	5	8,47	0,3	5
<i>R. braaschi</i>	440	230	2	13,1	2,0	2	7,95	0,05	2
<i>R. degrassi</i>	689	63	2	7,8	0,9	2	7,86	0,4	2
<i>R. ferruginea</i>	773	150	3	10,2	1,6	3	8,36	0,5	3
<i>R. iridina</i>	699	174	6	11,9	3,7	6	8,07	0,3	6
<i>R. loyolaea</i>	1718	286	14	8,3	2,6	14	7,27	0,6	13
<i>R. semicolorata</i>	640	115	17	9,8	2,5	17	8,45	0,3	17
<i>R. hercynia</i>	626	–	1	6,9	–	1	8,24	–	1
<i>R. hybrida</i>	984	162	8	10,6	3,5	8	8,24	0,1	8
<i>R. nivata</i>	1907	202	6	11,3	2,1	6	7,30	0,1	3
<i>Heptagenia sulphurea</i>	490	105	4	12,4	2,4	4	8,58	0,3	4

– Une dernière catégorie d'espèces à répartition nettement supérieure et inférieure à 1000 m, est représentée par *Ecdyonurus helveticus*, *E. picteti* et *Rhithrogena hybrida*.

Cette distribution altitudinale correspond, dans ses grandes lignes, à celle effectuée par SOWA (1975 a et b) dans les Carpates et à celle d'IKONOMOV (1960) en Macédoine, mais il faut mentionner que ces auteurs n'ont pas pris en considération la valeur de l'écart-type.

Température

Le tableau 3b illustre le caractère de sténothermie froide propre aux Heptageniidae, puisque relativement peu d'espèces ont une moyenne supérieure à 15°C. La famille peut se diviser en plusieurs catégories d'organismes (en considérant toujours la valeur de l'écart-type):

Table 4: Inventaire statistique présentant la distribution des espèces d'Heptageniidae étudiées en fonction de l'alcalinité (mVal/l), de la conductivité électrolytique ($\mu\text{S}/\text{cm}$) et des vitesses locales (m/s).

M = moyenne, σ = écart-type, n = nombre de localités considérées.

Espèces	a) Alcalinité			b) C.E. (20°C)			c) Vitesses locales		
	M	σ	n	M	σ	n	M	σ	n
<i>Epeorus alpicola</i>	1,77	0,99	17	197	131	17	1,40	0,30	17
<i>E. sylvicola</i>	3,14	1,38	19	349	147	16	1,09	0,25	16
<i>E. yougoslavicus</i>	2,33	-	1	244	6	3	1,10	0,28	6
<i>Ecdyonurus carpathicus</i>	-	-	-	-	-	-	0,11	-	1
<i>E. helveticus</i>	2,07	1,08	22	214	120	23	0,20	0,17	31
<i>E. krueperi</i>	4,06	-	1	-	-	-	1,50	-	1
<i>E. picteti</i>	2,16	0,95	18	205	103	21	0,20	0,19	26
<i>E. zelleri</i>	2,54	-	1	223	-	1	0,10	-	1
<i>E. angelieri</i>	-	-	-	410	144	2	0,15	0,10	7
<i>E. aurantiacus</i>	4,23	-	1	366	118	4	0,15	0,10	6
<i>E. dispar</i>	4,26	0,65	5	456	86	5	0,16	0,15	9
<i>E. forcipula</i>	3,35	1,20	39	359	125	41	0,15	0,14	48
<i>E. insignis</i>	4,85	-	1	440	-	1	0,16	0,11	8
<i>E. macani</i>	3,95	1,10	5	358	92	5	0,15	0,06	9
<i>E. ruffii</i>	3,25	-	1	246	-	1	0,10	-	1
<i>E. starmachi</i>	-	-	-	364	-	1	0,15	0,05	5
<i>E. torrentis</i>	4,67	0,38	4	423	39	4	0,18	0,10	7
<i>E. gridellii</i>	5,60	-	1	523	-	1	0,17	0,19	11
<i>E. lateralis</i>	3,47	1,09	6	400	120	6	0,17	0,12	8
<i>E. ozrensis</i>	-	-	-	-	-	-	0,15	0,12	5
<i>E. quadrilineatus</i>	6,55	-	1	614	-	1	0,40	0,10	7
<i>Rhithrogena alpestris</i>	1,91	1,10	9	215	127	11	1,00	0,37	23
<i>R. diaphana</i>	3,76	0,84	4	400	88	5	0,60	0,05	5
<i>R. braaschi</i>	2,83	0,62	2	-	-	-	-	-	-
<i>R. degrangei</i>	1,68	0,68	2	217	38	2	0,80	0,18	6
<i>R. ferruginea</i>	2,93	0,21	2	323	98	3	0,70	0,10	4
<i>R. iridina</i>	2,60	0,80	6	238	52	6	0,80	0,40	13
<i>R. loyolaea</i>	0,61	0,39	14	85	50	14	0,35	0,30	18
<i>R. semicolorata</i>	3,90	0,70	16	393	83	17	0,60	0,29	19
<i>R. hercynia</i>	2,37	-	1	255	-	1	0,85	0,17	8
<i>R. hybrida</i>	2,65	0,53	7	266	100	8	0,96	0,29	9
<i>R. nivata</i>	0,41	0,21	6	69	45	6	0,96	0,30	12
<i>Heptagenia sulphurea</i>	2,82	0,33	2	340	51	4	0,51	0,19	11

- Une catégorie d'espèces composée d'*Ecdyonurus krueperi*, *E. insignis*, *E. ruffii*, *E. starmachi*, *E. angelieri* et *E. quadrilineatus* qui semblent se confiner dans des régions à température relativement clémente ($M-\sigma \geq 13^\circ\text{C}$).
- Un ensemble d'espèces qui présente un spectre de répartition thermique $\leq 13^\circ\text{C}$, comprenant tout le genre *Epeorus*, la plupart des *Ecdyonurus* du groupe *helveticus*, *E. gridellii*, *E. ozrensis* ainsi qu'une grande part des *Rhithrogena*, sauf *R. diaphana*, *R. braaschi*, *R. iridina* et *R. hybrida*.
- Enfin quelques espèces, soit à plus vaste répartition thermique (*E. torrentis*, *E. dispar*, *E. lateralis* et *Rhithrogena diaphana*), soit à répartition limitée mais situées aussi bien au-dessus qu'au-dessous de la valeur fixée de 13°C (*Ecdyonurus forcipula*, *E. macani*, *E. aurantiacus*, *Rhithrogena braaschi*, *R. hybrida*, *R. iridina* et *Heptagenia sulphurea*).

Ces résultats confirment ceux de PLESKOT (1951), à savoir la préférence de cours d'eau froids pour certaines espèces (*Ecdyonurus helveticus*, *Rhithrogena alpestris* par exemple). Néanmoins, ils ne mettent pas en évidence une préférence de *R. semicolorata*.

ta pour des cours d'eau à température relativement élevée et ceci malgré sa distribution altitudinale assez basse. De même, dans le cas de *R. nivata*: malgré une répartition limitée en altitude, les valeurs de la température demeurent relativement hautes (contrairement aux autres représentants alpins).

pH

L'observation attentive du tableau 3c met également en évidence un clivage au sein de la famille. Malgré la relative homogénéité des valeurs enregistrées, il est possible de localiser les espèces de basse altitude, à pH largement alcalin ($M-\sigma \gtrsim 8$): *Ecdyonurus carpathicus*, *E. zelleri*, la presque totalité des *Ecdyonurus* du groupe venosus et du groupe lateralis (sauf *E. forcipula*, *E. starmachi* et *E. ozrensis*), *Rhithrogena diaphana*, *R. semicolorata*, *R. hercynia*, *Heptagenia sulphurea* ou des espèces plus altitudinales mais liées à des cours d'eau bien alcalins comme *Rhithrogena hybrida*.

A l'opposé, un certain nombre d'espèces, typiquement alpines, caractérisent des biotopes de haute altitude à pH peu alcalin ($M+\sigma \lesssim 8$), voir acide: *Rhithrogena loyolae* et *R. nivata*. Bien que de distribution altitudinale identique à d'autres représentants alpins, ces deux espèces disposent de valeurs du pH bien plus faibles. Ce fait nous indique, en accord avec les valeurs de l'alcalinité, qu'elles paraissent se limiter essentiellement aux régions cristallines de la Suisse, comme les Alpes grisonnes, les Alpes uranaises et une partie des Alpes valaisannes (ZURWERRA & TOMKA, 1984).

Toutes les autres espèces constituent des organismes de haute ou de basse altitude qui présentent un éventail variable de leur valeur du pH (supérieure et inférieure à 8) et qui illustrent bien la nature bicarbonatée de nos cours d'eau.

Notons, par contre, les faibles valeurs enregistrées pour *Ecdyonurus krueperi* (capturée en Grèce), *E. starmachi* (Hongrie), *E. ozrensis* et *Rhithrogena braaschi* (Yougoslavie), quatre espèces de basse altitude qui traduisent l'existence d'un substrat géologique différent de celui de notre pays.

Etant donné la faiblesse des écarts, les Heptageniidae font preuve d'une sensibilité marquée à l'acidification de leur environnement, conformément à la littérature concernant les Ephéméroptères (JEWELL, 1922; BELL & NEBECKER, 1969; BELL, 1971; HARMANEN, 1980).

Alcalinité

Comme l'a démontré TUCKER (1958), ce facteur détermine en grande partie le comportement du pH. L'analyse du tableau 4a nous permet de distinguer les espèces colonisant presque exclusivement des biotopes de faible alcalinité ($M+\sigma \lesssim 3,20$ mVal/l): *Epeorus alpicola*, *E. yougoslavicus*, *Ecdyonurus helveticus*, *E. picteti*, *E. zelleri*, *Rhithrogena alpestris*, *R. ferruginea*, *R. degrangei*, *R. loyolae*, *R. hercynia*, *R. hybrida* et *R. nivata* ainsi que *Heptagenia sulphurea*. Il est intéressant de constater que toutes ces espèces (de faible alcalinité) ne se trouvent pas toujours présentes en haute altitude. Ainsi *Epeorus yougoslavicus*, *Ecdyonurus zelleri*, *Rhithrogena degrangei*, *R. hercynia*, *R. ferruginea* et surtout *Heptagenia sulphurea*. Ce fait peut s'expliquer par la nature géologique du bassin de drainage (substrat peu calcaire ou cristallin de basse altitude) ou par des effets de «dilution», dus à l'importance de l'écoulement (dans le cas de *Heptagenia sulphurea*).

Les cours d'eau de faible débit et de valeur de l'alcalinité inférieure à 1 mVal/l constituent des systèmes peu stables (étant donné les faibles potentialités de tampon-

nage) qui subissent déjà des variations de leur valeur du pH à la suite de fortes précipitations. Etant donné la sensibilité des Heptageniidae aux modifications du pH (cf. p. 95), les répercussions écologiques de pluies acides sur de tels biotopes prendraient une ampleur catastrophique.

La plupart des espèces de basse altitude disposent, en général, d'une valeur de l'alcalinité supérieure à 3,20 mVal/l. Cette catégorie d'Heptageniidae comprend les espèces suivantes: *Ecdyonurus krueperi*, *Ecdyonurus* du groupe *venosus* et du groupe *lateralis* (sauf *E. forcipula*, *E. macani*, *E. lateralis*) et *Rhithrogena semicolorata*.

Une dernière catégorie d'espèces possèdent des valeurs de l'alcalinité situées au-dessus et au-dessous de 3,20 mVal/l; toutes font partie de cours d'eau de basse altitude (*Epeorus sylvicola*, *Ecdyonurus forcipula*, *E. macani*, *E. lateralis*, *Rhithrogena diaphana*, *R. braaschi* et *R. iridina*) mais possèdent toutes une moyenne supérieure à 3 mVal/l (sauf *R. braaschi* et *R. iridina*).

Conductivité électrolytique à 20°C (C.E.₂₀)

Sur la base de ce critère, il est également possible de segmenter la famille des Heptageniidae (table 4b):

- Une première catégorie comprend des espèces à faible contenu ionique ($M+\sigma \leq 350 \mu\text{S/cm}$) qui correspondent, soit à des représentants de haute altitude (*Epeorus alpicola*, *Rhithrogena alpestris*, *R. loyolaea* et *R. nivata*), soit à des espèces de basse altitude ou de plus vaste distribution altitudinale, qui n'occupent néanmoins que des biotopes à faible contenu ionique, caractérisant des eaux pures (*Epeorus yougoslavicus*, *Ecdyonurus* du groupe *helveticus*, *E. ruffii*, *Rhithrogena degrangei*, *R. iridina*, *R. hercynia* ainsi que *R. hybrida*).
- Une deuxième catégorie d'espèces, évoluant au sein de cours d'eau enrichis en ions, occupent essentiellement des régions de basse altitude.
Notons la position intermédiaire d'*Heptagenia sulphurea* et de *Rhithrogena ferruginea*.

Zonation longitudinale

Toutes les espèces étudiées occupent le même étage longitudinal (épi-metarhithral) à l'exception d'*Heptagenia sulphurea*, qui semble se confiner presque exclusivement au niveau de l'hyporhithral et de l'épipotamal. Ceci confirme le caractère de sténothermie froide propre aux Heptageniidae, à l'exception d'*Heptagenia sulphurea*, plus fluvial, que certains auteurs (MACAN, 1974) ont même trouvé à proximité de lacs.

Conclusions

La répartition des espèces d'Heptageniidae en fonction des critères physico-chimiques et de l'altitude traduit un réseau d'interactions complexes entre l'occurrence d'une espèce et ses caractéristiques abiotiques enregistrées. Il semble néanmoins se dégager 3 principales catégories d'organismes:

- Un ensemble d'espèces typiquement alpines (haute altitude), caractéristiques de biotopes froids à pH peu alcalin ou acide, de faible teneur ionique et de faible alcalinité (*Epeorus alpicola*, *Rhithrogena alpestris*, *R. loyolaea* et *R. nivata*).
- Une catégorie d'espèces à plus vaste distribution altitudinale ou de basse altitude, mais qui demeurent limitées à l'intérieur de cours d'eau dont les propriétés physico-chimiques les rapprochent des espèces alpines. La presque totalité des *Ecdyonurus*

du groupe *helveticus* (manque d'information concernant *E. krueperi* et *E. carpathicus*), *Epeorus yougoslavicus*, *Rhithrogena degrangei*, *R. iridina*, *R. hercynia*, *R. hybrida* constituent les représentants les plus typiques de cette catégorie d'Heptageniidae.

– Enfin, un dernier groupe, constitué par des espèces de basse altitude vivant à l'intérieur de cours d'eau à plus fort contenu ionique mais dont la température peut être très variable: *Epeorus sylvicola*, la plupart des *Eclyonurus* du groupe *venosus* et du groupe *lateralis*, *Rhithrogena diaphana*, *R. semicolorata* et *Heptagenia sulphurea*.

La difficulté de dégager une vision globale dans la distribution des Heptageniidae en fonction de paramètres individuels nous contraint à adopter un nouveau type d'analyse par la combinaison de 2 facteurs abiotiques.

Analyse multifactorielle

Dureté totale et conductivité électrolytique

La mise en relation des paramètres D.T. et C.E.₂₀ démontre l'existence d'une étroite corrélation dans l'évolution des deux facteurs. L'accroissement linéaire de la figure 3 exprime le fait que l'ensemble des ions en solution se trouvent complexés avec le calcium dissout; ce qui traduit le relatif état de propreté des lieux prospectés. Seuls les points situés très au-dessous de la droite de régression caractérisent des cours d'eau enrichis en ions, non liés avec du calcium. Une analyse plus approfondie nous révèle que ces endroits font tous partie du Plateau Suisse et appartiennent sans exception à des zones agricoles de basse altitude.

Afin d'expliquer l'origine de cet excès ionique, il s'avère nécessaire de comparer chacun de ces points avec des cours d'eau de même contenu en calcium, mais de C.E.₂₀ sensiblement différente.

Considérons les trois points FR.6, FR.3, FR.23 de la figure 3 par rapport à la position de quelques points de référence:

	C.E. ₂₀	D.T.	CIT	Altitude
FR.6 (Sarine)	603	2,83	56,50	595
FR.24 (Gotteron)	506	3,08	63,16	570
FR.29 (La Neirigue)	479	2,80	62,80	652

La comparaison de ces 3 cours d'eau de même altitude et de même D.T. nous démontre que l'excès ionique enregistré en FR.6 ne peut s'expliquer par le contenu en carbone inorganique total du cours d'eau, puisque cette valeur est inférieure à celle des deux autres biotopes.

	C.E. ₂₀	D.T.	CIT	Altitude
FR.3 (Nesslerabach)	533	2,30	49,00	666
FR.23 (Gérine)	504	2,27	49,00	630
FR.17 (Broye)	390	2,30	51,00	695
FR.18 (Broye)	382	2,21	50,50	705

Ce deuxième exemple illustre à nouveau la constatation précédente: dans un cours d'eau «propre» (FR.17, FR.18), une augmentation de la valeur de la D.T. s'accompagne toujours d'une élévation correspondante de la CIT, puisque le calcium se combine avec les bicarbonates et les carbonates du système. Dans le cas de FR.3 et de

FR.23, la valeur de la CIT est trop basse pour expliquer l'augmentation anormale de la C.E.₂₀.

Comme une production endogène massive de ions peut difficilement s'expliquer dans ce cas (étant donné la faible productivité des cours d'eau de rhithral), les valeurs ioniques excessives enregistrées ne peuvent s'expliquer que par un apport d'origine exogène. La nature chimique exacte de ces composés échappe à ce travail puisqu'aucune analyse spécifique n'a été entreprise. Néanmoins, le contexte géographique peut laisser supposer à un engraissement agricole.

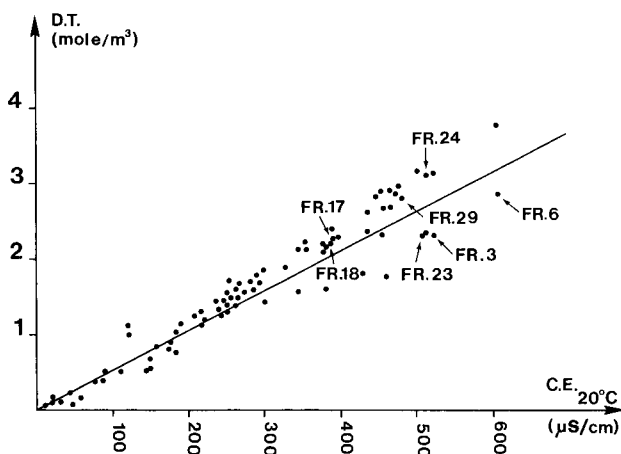


Fig. 3: Linéarité dans l'évolution de la C.E.₂₀ et de la D.T.

Dureté totale et altitude

Au fur et à mesure de son écoulement, un cours d'eau se charge de calcium, par la solubilisation des minéraux constitutifs du bassin de drainage. L'allure des figures 4a, b et c représente ainsi l'évolution naturelle de la D.T. en fonction de l'altitude, au sein d'une infrastructure géologique déterminée. Les graphiques illustrent de manière significative la géologie de la Suisse qui détermine en grande partie le contenu en calcium des cours d'eau. La partie inférieure droite des figures représente des cours d'eau d'altitude, démunis en ions, circulant dans des massifs cristallins ou peu calcaires, alors que la partie supérieure gauche des figures caractérise des cours d'eau plus «durs», évoluant au sein de régions calcaires. La relative linéarité des graphiques traduit l'homogénéité de la structure géologique (pour référence, la figure 4d nous présente la carte de la D.T. de la Suisse).

Si nous représentons la position de chaque groupe d'insectes en fonction des 2 axes des figures 4, il apparaît clairement des différences quant à leur localisation au sein du graphique:

L'étude du genre *Epeorus* (fig. 4a) démontre clairement l'existence d'une scission nette dans la distribution des espèces: d'une part *E. alpicola* qui paraît limitée à l'intérieur de zones de haute altitude, démunies de calcium; d'autre part, *E. sylvicola* qui semble localisée dans des cours d'eau plus «durs» de basse altitude. La position intermédiaire d'*E. yougoslavicus* ne peut nous renseigner de manière significative sur sa position de transition pour 2 raisons essentielles: la faiblesse numérique de l'échantillonnage, cette espèce fut capturée en Italie et en Yougoslavie, deux pays qui disposent d'une géologie différente de la Suisse.

Notons l'importance capitale du facteur altitudinal dans la distribution du genre (limite de transition environ 1000 m).

La distribution du genre *Ecdyonurus* (fig. 4b) est également très illustrative. Le caractère discriminatif des deux paramètres dégage trois zones distinctes:

- Un nuage composé presque exclusivement de deux représentants d'*Ecdyonurus* du groupe helveticus (*E. helveticus* et *E. picteti*).
- Un nuage comprenant l'ensemble des espèces d'*Ecdyonurus* du groupe venosus et du groupe lateralis, qui correspond aux régions de basse altitude.
- Enfin une zone de «contact», relativement étroite, où paraissent coexister les 3 groupes.

La distribution des *Ecdyonurus* du groupe helveticus présente néanmoins quelques singularités: contrairement à *Epeorus alpicola*, les espèces présentent un vaste spectre de répartition altitudinal. De nombreux représentants furent trouvés en basse altitude, mais presque toujours (3 exceptions) avec une faible valeur de la D.T. ($< 2 \text{ mole/m}^3$). Un axe tracé horizontalement et coupant l'ordonnée au point 2 détermine la limite supérieure de la répartition du groupe.

A l'opposé, *E. forcipula* se retrouve à toute valeur de la D.T. et ne semble subir aucune influence de la part du calcium.

Le genre *Rhithrogena* (fig. 4c) présente également une répartition caractéristique de ses espèces. Contrairement au genre *Ecdyonurus*, la distribution des espèces ne fait pas apparaître de zones de contact entre les différents groupes constitutifs mais délimite plus nettement l'existence de plusieurs catégories:

- Des espèces typiquement alpines à très faible contenu de calcium (*R. loyolae*, et *R. nivata*) qui se localisent très spécifiquement en haute altitude.
- Une espèce alpine à plus vaste distribution (*R. alpestris*).
- Enfin, une dernière catégorie d'organismes de basse altitude et de teneur en calcium plus élevée, constituée pour l'essentiel des *Rhithrogena* du groupe semicolorata (sauf *R. loyolaea*), de *R. diaphana*, *R. hercynia* et de *R. hybrida* (notons la distribution remarquable de cette dernière espèce, qui paraît peu sensible au contenu en calcium, mais qui se trouve comprise à l'intérieur d'une marge altitudinale relativement étroite).

Le genre *Heptagenia* (fig. 4b) peut difficilement être analysé en fonction de ces critères, étant donnée la faible représentation numérique de l'échantillonnage. Néanmoins, les quelques endroits de captures confirment les travaux de MACAN (1974), en indiquant une préférence de localisation dans des eaux calcaires, mais de D.T. $< 2 \text{ mole/m}^3$.

Ainsi, contrairement aux travaux de ILLIES (1952) sur les Ephéméroptères, la D.T. d'un cours d'eau paraît avoir une influence notable dans la zonation longitudinale des Heptageniidae et semble constituer un élément discriminatif important quant à leur distribution.

La table 5 nous indique l'occurrence de chaque espèce en fonction de la D.T. mesurée.

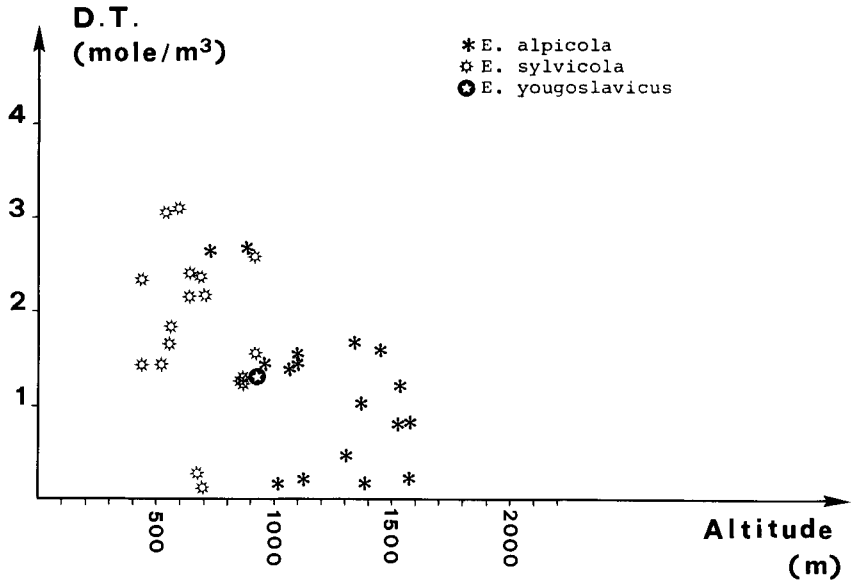


Fig. 4a: Distribution du genre *Epeorus* en fonction de la dureté totale et de l'altitude.

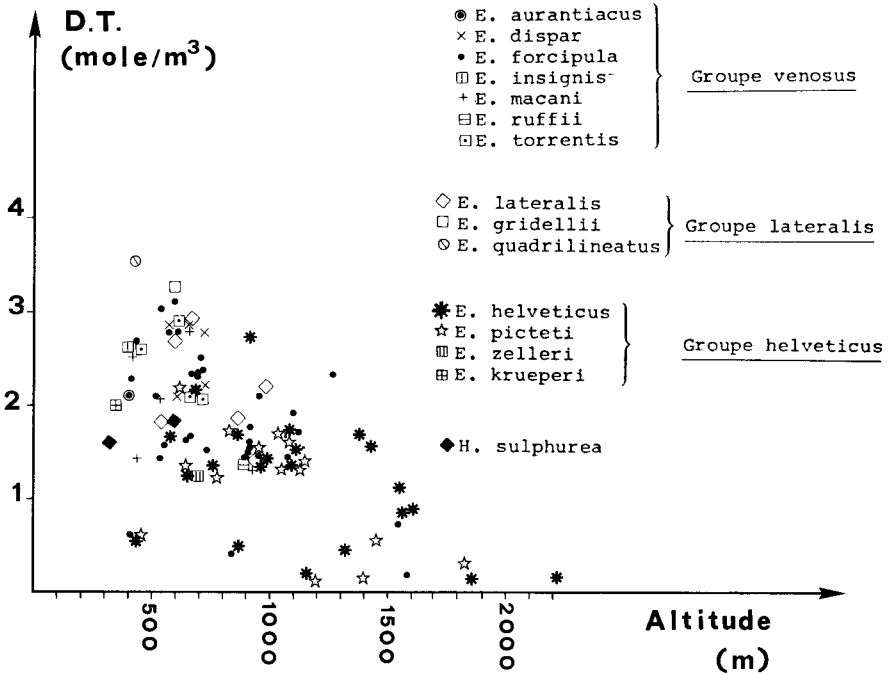


Fig. 4b: Distribution du genre *Ecdyonurus* et d'*Heptagenia sulphurea* en fonction de la dureté totale et de l'altitude.

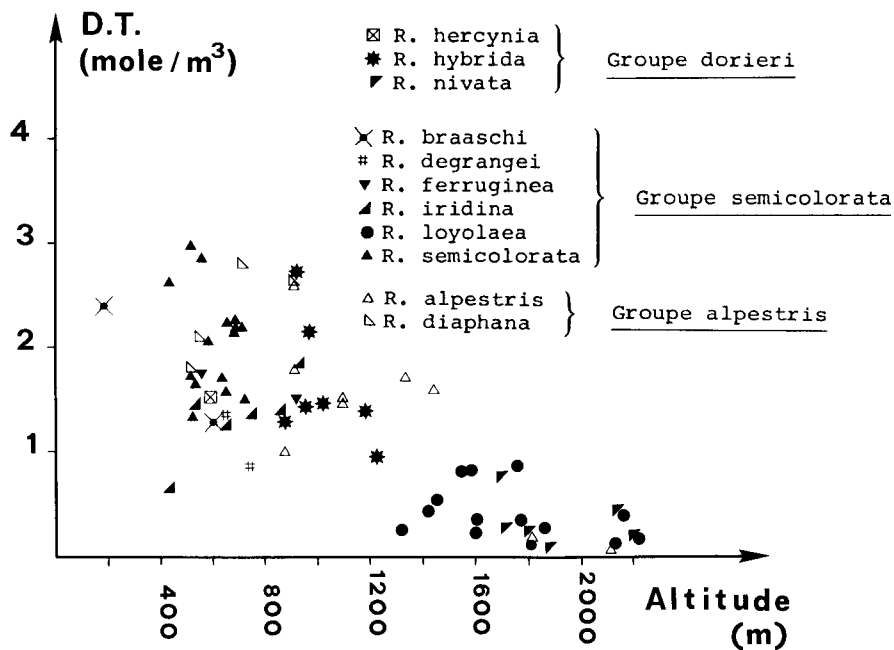


Fig. 4c: Distribution du genre *Rithrogena* en fonction de la dureté totale et de l'altitude.

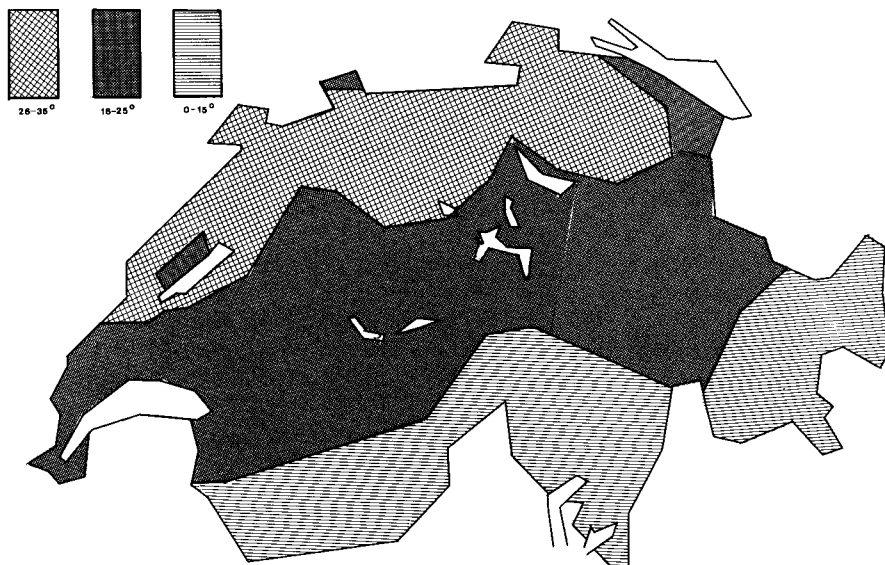


Fig. 4d: Carte indiquant approximativement les 3 principales régions de la D.T. des eaux suisses. 1 mole/m³ = 1 mmole/l = 10°.

Table 5: Occurrence des espèces de la famille des Heptageniidae en fonction de la valeur de la dureté totale.

D. T. < 2 mole/m ³	2 < D. T. < 2	D. T. > 2 mole/m ³
<i>Epeorus alpicola</i> (sauf 2 points)	<i>Epeorus sylvicola</i>	
<i>E. yougoslavicus</i>		
<i>Ecdyonurus helveticus</i> (sauf 2 points)	<i>Ecdyonurus forcipula</i>	<i>Ecdyonurus insignis</i>
<i>E. picteti</i> (sauf 1 point)	<i>E. macani</i>	<i>E. torrentis</i>
<i>E. zelleri</i>	<i>E. lateralis</i>	<i>E. dispar</i>
<i>E. ruffii</i>		<i>E. aurantiacus</i>
<i>Heptagenia sulphurea</i>		<i>E. gridellii</i>
<i>Rhithrogena alpestris</i> (sauf 1 point)	<i>Rhithrogena semicolorata</i>	<i>Rhithrogena diaphana</i> (sauf 1 point)
<i>R. loyolaea</i>	<i>R. hybrida</i>	
<i>R. iridina</i>	<i>R. braaschi</i>	
<i>R. degrangei</i>		
<i>R. nivata</i>		
<i>R. ferruginea</i>		
<i>R. hercynia</i>		

Carbone inorganique et altitude

Les figures 5a, b et c démontrent que la concentration totale de carbone inorganique dissout (CIT) tend à augmenter avec une diminution de l'altitude, c'est à dire avec l'écoulement du cours d'eau. Ce fait s'explique par l'augmentation progressive de l'alcalinité et de la dureté totale (ce qui confirme l'hypothèse émise sous à la p. 97). Le positionnement de chaque espèce au sein des graphiques 5a, b et c révèle un clivage évident dans leur répartition, conforme à celui observé précédemment. Il permet à nouveau de définir l'association de trois catégories d'Heptageniidae

- Espèces de haute altitude qui se trouvent dans des eaux de faible contenu en carbone inorganique: *Epeorus alpicola*, *Rhithrogena alpestris* et *R. loyolaea* (très typique).
- Espèces de basse altitude colonisant des cours d'eau stabilisés par une accumulation de carbone inorganique, représentées par *Epeorus sylvicola*, la presque totalité d'*Ecdyonurus* du groupe *venosus* et du groupe *lateralis*, *Rhithrogena semicolorata*, *R. diaphana* et *R. ferruginea*.
- Des espèces «polyvalentes» qui présentent par conséquent une répartition altitudinale plus élargie mais qui demeurent liées à des eaux de faible ou moyenne CIT (*Ecdyonurus helveticus*, *E. picteti*).

Remarque

- Notons la position intermédiaire de *Rhithrogena hybrida*.
- Aucun représentant du genre *Ecdyonurus* ne semble être obligatoirement lié à des cours d'eau de haute altitude.

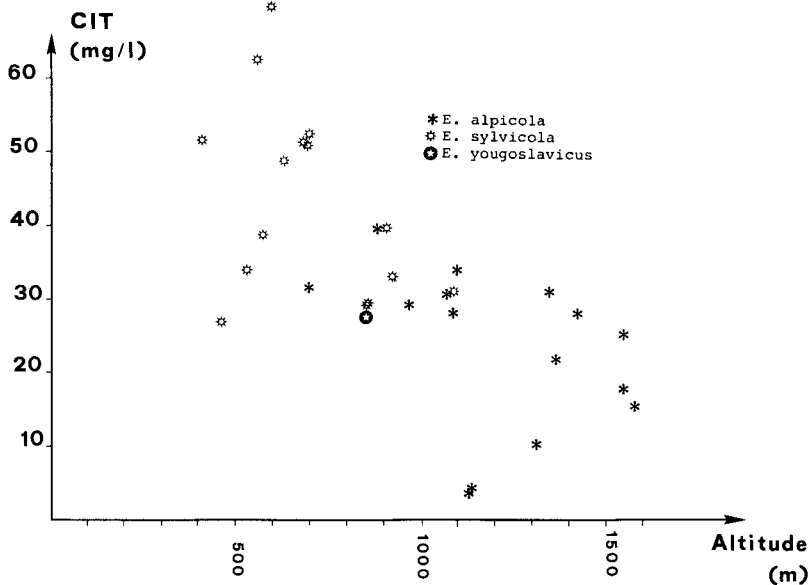


Fig. 5a: Distribution du genre *Epeorus* en fonction de la concentration totale de carbone inorganique dissout et de l'altitude.

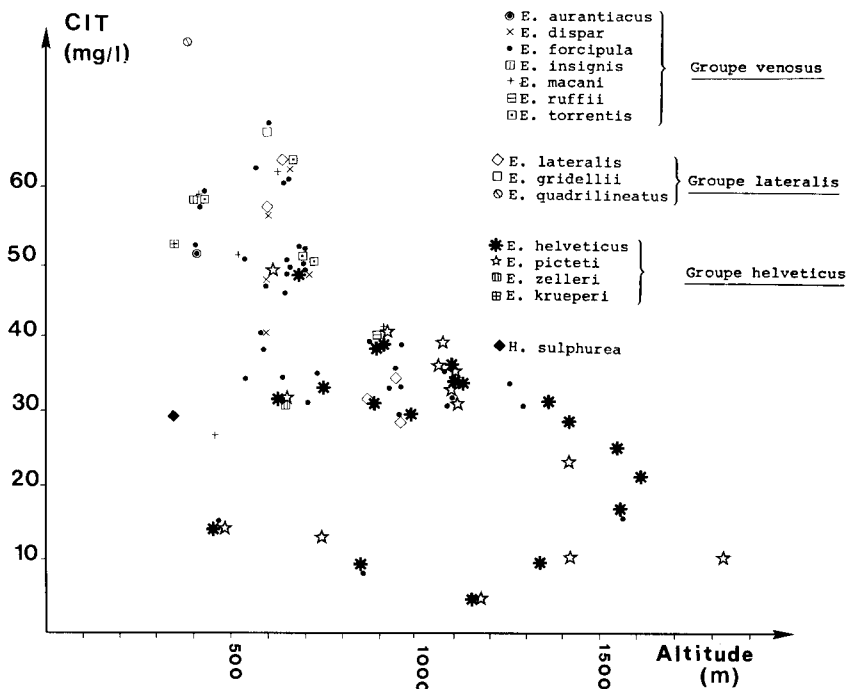


Fig. 5b: Distribution du genre *Ecdyonurus* et d'*Heptagenia sulphurea* en fonction de la concentration totale de carbone inorganique dissout et de l'altitude.

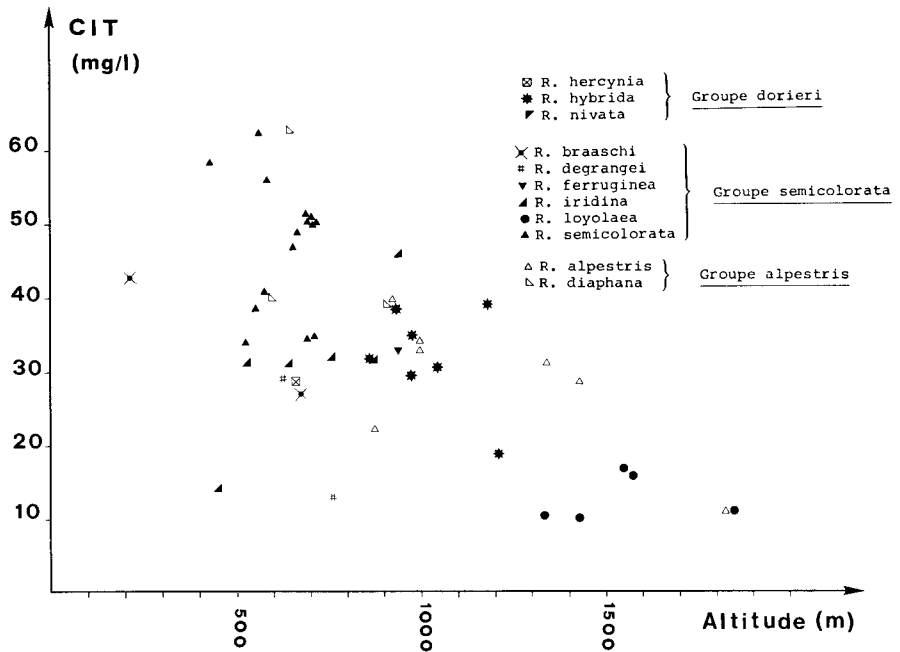


Fig. 5c: Distribution du genre *Rhithrogena* en fonction de la concentration totale de carbone inorganique dissout et de l'altitude.

Dureté totale et carbone inorganique total

Conformément à TUCKER (1958) et à ZELINKA (1973), les figures 6a, b et c illustrent la relation très étroite existant entre ces 2 facteurs abiotiques. La position de chaque groupe d'Heptageniidae à l'intérieur des graphes met en évidence une «succession d'espèces» qui correspond en fait à une distribution longitudinale (puisque D.T. et CIT sont toutes deux proportionnelles à l'altitude).

Dans la partie supérieure droite des graphes apparaissent les cours d'eau de basse altitude, à haute teneur en carbone inorganique et en calcium alors que dans la partie inférieure gauche se trouvent les biotopes de faible teneur ionique. La distribution des espèces traduit également la structure géologique considérée (massifs cristallins dans la partie inférieure gauche et régions calcaires dans la partie supérieure droite).

Cette répartition longitudinale s'applique essentiellement aux Alpes et au Plateau Suisse; elle souligne l'importance capitale du facteur altitudinal qui transforme progressivement la composition chimique du cours d'eau et qui, de fait, modifie la structure faunistique de l'écosystème.

Le genre *Epeorus* (fig. 6a) présente une nette zonation dans la répartition de ses trois espèces. La partie inférieure gauche du graphique n'est occupée que par *E. alpicola*, qui colonise des biotopes d'altitude. Après une zone de contact, où se trouvent regroupées les trois espèces, *E. sylvicola* apparaît seule dans la partie supérieure droite.

Les espèces du genre *Ecdyonurus* se répartissent également de manière linéaire en fonction des deux paramètres (fig. 6b). Elles se succèdent de manière cohérente, conformément à leur distribution altitudinale. La partie inférieure gauche du graphe

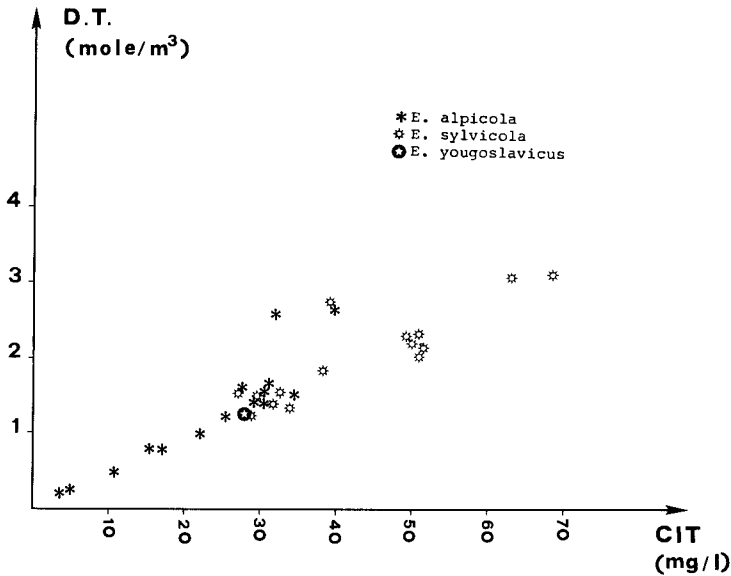


Fig. 6a: Distribution du genre *Epeorus* en fonction de la dureté totale et de la concentration de carbone inorgan-
 que dissout.

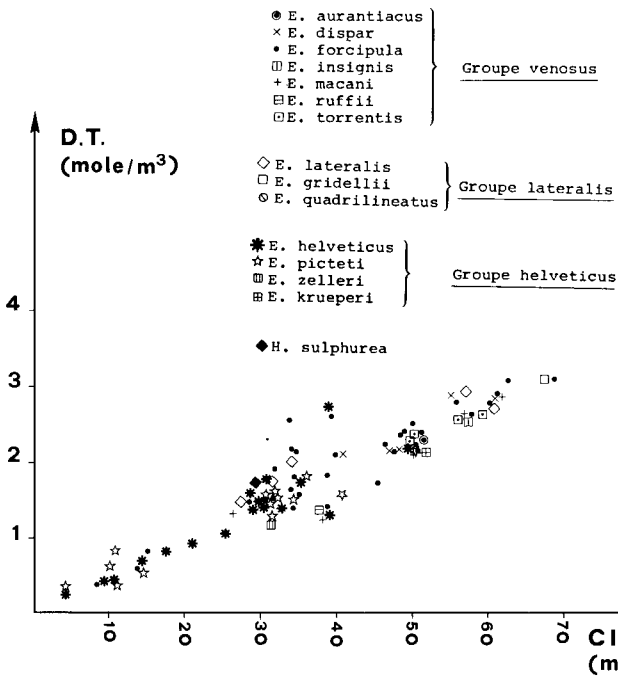


Fig. 6b: Distribution du genre *Ecdyonurus* et d' *Heptagenia sulphurea* en fonction de la dureté totale et de la
 concentration totale de carbone inorganique dissout.

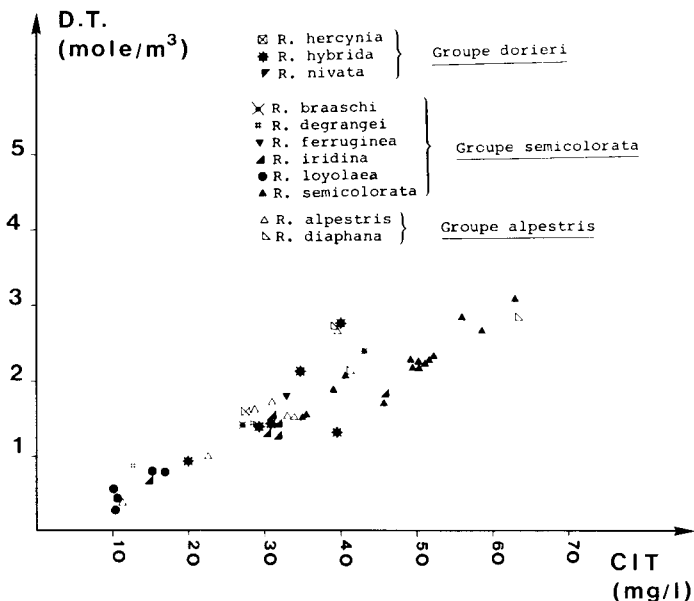


Fig. 6c: Distribution du genre *Rhithrogena* en fonction de la dureté totale et de la concentration totale de carbone inorganique dissout.

ne contient que des espèces de faible teneur en calcium et en carbone inorganique (*E. helveticus*, *E. picteti*, une partie des *E. forcipula*). Une zone de contact très dense se dessine au milieu du graphe, puis, vers la droite apparaît l'essentiel des espèces de basse altitude de cours d'eau plus «durs», enrichis en carbone inorganique.

Le genre *Rhithrogena* présente une zonation assez nette dans la répartition de ses espèces. Les représentants de haute altitude sont bien individualisés dans la partie inférieure gauche du graphe (*R. loyolaea*), en opposition aux espèces typiques de basse altitude (*R. semicolorata*, *R. diaphana*). D'autres semblent délimiter une zone de transition (*R. hybrida*, *R. alpestris*, *R. iridina*) assurant ainsi une certaine continuité longitudinale. Notons les positions de *R. degrangei* et de *R. hercynia* qui, malgré leurs distributions altitudinales occupent des biotopes peu riches en calcium et en carbone inorganique (cf. p. 95).

Heptagenia sulphurea (fig. 6b) peut difficilement être analysée en fonction d'un seul point de référence.

Conclusions

La mise en relation des paramètres abiotiques physico-chimiques mesurés et des espèces rencontrées sous ces conditions traduit un clivage au sein de la famille des Heptageniidae en trois principales catégories:

- D'une part, un ensemble d'espèces confinées en haute altitude à l'intérieur de cours d'eau de faible teneur ionique, de faible concentration en calcium et en bicarbonate, à pH peu alcalin voir même acide.
- D'autre part, des espèces de basse altitude occupant des zones plus inférieures du cours d'eau, enrichies en bicarbonates et présentant une plus grande stabilité chimique interne.

– Et finalement des espèces à répartition altitudinale variable mais dont le conditionnement écologique les rapproche de la première catégorie d'Heptageniidae.

Néanmoins, il demeure difficile de cerner les véritables facteurs limitatifs, responsables de la distribution longitudinale des espèces, puisque certaines d'entre elles semblent dépendre plus de l'altitude, d'autres plus de la D.T. et d'autres enfin de la combinaison de plusieurs facteurs. Il ne faut pas non plus exclure la possibilité que d'autres paramètres abiotiques (intensité de la prédation) jouent un rôle dans la zonation longitudinale.

Quoiqu'il en soit, les paramètres étudiés constituent tout de même le reflet caractéristique du cours d'eau étudié et ils peuvent, à ce titre, être considérés comme de bons critères discriminatifs quant à la potentielle nature systématique des organismes constitutifs de l'écosystème.

Répartition des espèces au sein du même biotope

Vitesses locales

La table 4c apparaît très discriminative. Contrairement aux analyses précédentes (physico-chimiques et altitude) le critère abiotique choisi nous révèle une nouvelle classification des espèces, en fonction du comportement de chacune à l'intérieur du même biotope. Il se dégage 2 grandes catégories d'Heptageniidae:

- Le genre *Epeorus*, le genre *Rhithrogena* (sauf *R. loyolaea*) et *Heptagenia sulphurea* (dans une certaine mesure) à moeurs exclusivement rhéophiles.
- La totalité du genre *Ecdyonurus* et *Rhithrogena loyolaea*, qui se localisent dans des endroits à courant plus atténué.

Remarque: La valeur élevée enregistrée pour *Ecdyonurus krueperi* ne peut être considérée comme représentative étant donné l'unique mesure considérée.

Ceci nous indique qu'en plus des facteurs limitatifs responsables de la distribution longitudinale des Heptageniidae, il doit exister d'autres critères sélectifs qui permettent une seconde discrimination, à l'intérieur du même biotope.

Vitesses locales et substrat

L'analyse de la table 4c nous a révélé l'existence d'un facteur discriminatif permettant la spécification des niches écologiques de chaque type d'organisme. Les dimensions des particules constitutives du substrat sur lequel chaque individu fut collecté représentent une deuxième composante discriminative, permettant de mieux cerner les micro-habitats de chaque genre.

La figure 7 représente, en abscisse, la vitesse locale du courant mesurée là où l'individu fut trouvé (à la surface du substrat) et, en ordonnée, le diamètre maximum de ce dernier. Bien que de nature qualitative, le mode de mesure du substrat démontre clairement l'importance considérable de ce paramètre (HYNES, 1970), quant à la répartition des différents genres d'Heptageniidae.

Remarque: Toutes les mesures concernent l'habitat des nymphes et non pas celui des individus en phase larvaire. Chez certains genres, en effet, les larves effectuent un mouvement de migration centrifuge depuis le milieu du cours d'eau.

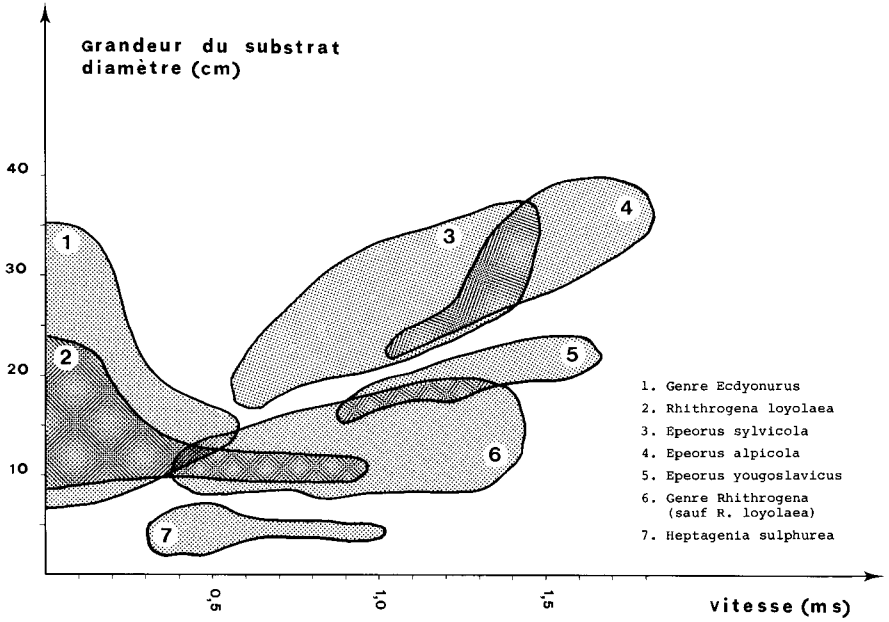


Fig. 7: Position des Heptageniidae en fonction de deux paramètres géomorphologiques: vitesse locale du courant et diamètre maximum des particules constitutives du substrat.

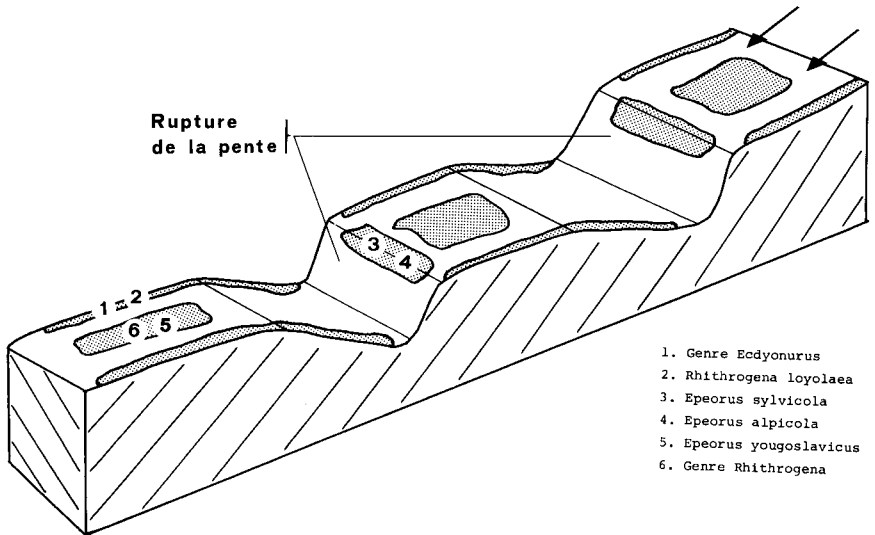


Fig. 8: Coupe longitudinale d'un cours d'eau nous démontrant la distribution spatiale des Heptageniidae à l'intérieur du même biotope.

La combinaison des deux facteurs de la fig. 7 ainsi que la distribution spatiale des genres à l'intérieur du même biotope (fig. 8), met clairement en évidence leurs différentes niches écologiques:

Les nymphes du genre *Ecdyonurus* se limitent aux endroits de faible turbulence sur des éléments rocheux relativement grossiers et inhomogènes, caractéristiques des abords du cours d'eau. Aucune discrimination n'apparaît entre *Ecdyonurus* du groupe *helveticus* et *Ecdyonurus* du groupe *venosus*, toutes les espèces présentant le même type d'habitat. Les représentants d'*Ecdyonurus* du groupe *lateralis* semblent généralement localisés très au bord du courant, à l'abri de toute turbulence (BAYARD & VERRIER, 1950; VERRIER, 1951) et aux endroits à tendance ombragée (MACAN, 1961). Il est intéressant de constater que l'habitat spécifique du genre *Ecdyonurus* s'accompagne d'adaptations physiologiques remarquables: ainsi, la mobilité des feuillets branchiaux trachéens qui permet à l'animal une auto-ventilation afin de palier à la faiblesse du courant (AMBÜHL, 1959).

Si la position des genres *Rhithrogena* et *Epeorus* semble identique en fonction du critère vitesse uniquement, l'usage du deuxième facteur fait apparaître une nette distinction des 2 genres quant à leurs habitats respectifs.

Le genre *Epeorus* semble présenter le comportement rhéophile le plus marqué. Il colonise des roches à vaste diamètre, exposés aux courants les plus intenses (0,6 à 1,8 m/s).

Notons le léger décalage du «nuage» représentant la localisation d'*Epeorus alpicola*, espèce alpine vivant au sein de torrents très turbulents.

Le genre *Rhithrogena* semble lié à un substrat plus fin et plus homogène. Les individus sont généralement positionnés au milieu du cours d'eau, en plein courant (environ 1 m/s), là où la rivière présente une surélévation du fond avec formation typique de «bancs de galets» (fig. 8). Seul *Rhithrogena loyolaea* s'individualise des autres espèces. La singularité de son comportement (qui correspond partiellement à celui du genre *Ecdyonurus*) s'explique peut-être par son habitat spécifique (torrents de montagne très accidentés) ou encore par sa morphologie particulière (nymphes très apparantées aux *Ecdyonurus*).

Le genre *Heptagenia*, exclusivement représenté par *H. sulphurea* dans le cadre de ce travail, se distingue nettement des autres genres par le fait que son habitat se limite à des cours d'eau à débit considérable, qui caractérisent souvent des zones d'hyporhithral ou d'épipotamal. *H. sulphurea* constitue le plus «fluvial» des Heptageniidae.

CONCLUSIONS GENERALES

Ce travail a permis de mettre en évidence l'existence de certains paramètres abiotiques responsables de la distribution des Heptageniidae en Suisse et dans quelques pays d'Europe. Une analyse plus approfondie a révélé une double répartition des espèces: l'une au sein du même biotope, déterminée avant tout par des facteurs locaux de nature géomorphologique (grandeur des particules constitutives du substrat et vitesse du courant); l'autre, caractérisée par des paramètres physico-chimiques et par l'altitude, a tenté d'expliquer la zonation longitudinale des espèces.

Ce travail démontre que, malgré leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques à peu près communes, les Heptageniidae ne constituent pas une unité écologique. Il est possible de segmenter la famille en plusieurs catégories d'organismes, chacune obéissant à des conditionnements écologiques très spécifiques. Ce fait souligne la complexité structurelle des communautés benthiques d'eaux courantes et leurs

rapports avec les facteurs abiotiques environnants. Il révèle enfin l'importance capitale du statut de l'espèce dans toute recherche écologique.

L'attention tout particulière portée à l'étude de ce type d'organisme débouche sur de nombreuses applications, ce qui justifie une étude plus approfondie de la biologie et de l'écologie des Ephéméroptères dans le cadre d'une approche globale de nos cours d'eau.

RESUME

L'étude de plus d'une centaine de cours d'eau de Suisse et d'Europe à étage longitudinal variable (de l'eucrenal à l'épipotamal) nous a permis de capturer 33 espèces d'Heptageniidae. Chaque cours d'eau fut analysé directement sur le terrain afin de conserver les propriétés initiales des échantillons. Les mesures effectuées comportaient quatre types d'analyse: état général du cours d'eau, mesures physico-chimiques, analyse faunistique, analyse géologique.

Sur la base des facteurs abiotiques pris en considération, il a été possible de mettre en évidence une distribution longitudinale des espèces capturées. De plus, il a été possible de spécifier quantitativement les niches écologiques occupées par les 4 genres de la famille des Heptageniidae, en fonction de 2 facteurs abiotiques: la vitesse du courant, mesurée localement, et la grandeur maxima des particules constitutives du substrat.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements les plus sincères vont au Prof. G. LAMPEL, pour sa collaboration et ses appréciations critiques, à Mlle M. METZLER pour la détermination des *Rhithrogena*, à Mme D. JANKE, pour la préparation des spécimens ainsi qu'à M. H. GACHOUD pour son aide graphique.

Nous remercions également à remercier le laboratoire dirigé par le Dr. E. SZABO de l'EAWAG (Dübendorf) qui nous a aimablement introduit aux méthodes d'analyses chimiques et nous a aidé dans l'analyse des résultats.

BIBLIOGRAPHIE

- AMBÜHL, H. 1959. *Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor*. Schweiz. Z. Hydrol. 21: 135-261.
- BAYARD, A. & VERRIER, M. L. 1950. *Note sur Ecdyonurus lateralis CURTIS et la morphologie comparée des Ecdyonuridae (Ephemeroptères)*. Bull. Soc. Zool. France 75: 84-90.
- BELL, H. L. 1971. *Effect of low pH on the survival and emergence of aquatic insects*. Water Research 5: 313-319.
- BELL, H. L. & NEBECKER, A. V. 1969. *Preliminary studies on the tolerance of aquatic insects to low pH*. J. Kansas Entomol. Soc. 42: 230-236.
- BRAASCH, D. & JACOB, U. 1976. *Die Verwendung von Ephemeropteren der DDR als Indikatoren für die Wassergüte*. Entomol. Nachr. (Dresden) 20: 101-111.
- BUTCHER, R. W., LONGWELL, J. & PENTELow, F. T. K. 1937. *Survey of the River Tees. III. The non-tidal reaches - chemical and biological*. Tech. Pap. Wat. Pollut. Res. Lond. n° 6.
- HARMANEN, M. 1980. *Der Einfluss saurer Gewässer auf den Bestand der Ephemeren- und Plecopterenfauna*. Gewässer und Abwässer 66/67: 130-136.
- HÖLL, K. 1979. *Wasser*. Walter De Gruyter. Berlin - New York.
- HYNES, H. B. N. 1970. *The ecology of running waters*. Liverpool University Press.
- IKONOMOV, P. 1960. *Die Verbreitung der Ephemeroptera in Mazedonien*. Musei Macedonici Naturalium 7: 39-74.
- ILLIES, J. 1952. *Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach in Lipper Bergland*. Arch. Hydrobiol. 46: 424-612.
- ILLIES, J. 1954. *Die Besiedlung der Fulda (insb. des Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung*. Ber. limnol. Flusstn. Freudenthal 5: 53-69.

- ILLIES, J. 1961. *Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer*. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 46: 205–213.
- ILLIES, J. & BOTOSANEANU, L. 1963. *Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérée surtout du point de vue faunistique*. Mitt. Internat. Ver. theor. angew. Limnol. 12: 1–57.
- ILLIES, J. 1978. *Limnofauna Europaea*. Gustav Fischer, Stuttgart – New York – Amsterdam.
- IMHOF, E. 1965/1978. *Atlas de la Suisse publié à la demande du Conseil Fédéral Suisse*. Edition du service topographique, Wabern, Bern.
- JACOB, U. 1974. *Rhithrogena braaschi n. sp., eine neue Heptageniidae aus Bulgarien (Insecta, Ephemeroptera)*. Entomol. Nachr. (Dresden) 18: 167–173.
- JEWELL, M. E. 1922. *The fauna of an acid stream*. Ecology 3: 22–28.
- MACAN, T. T. 1961. *The occurrence of Heptagenia lateralis (Ephemeroptera) in streams in the English Lake District*. Wetter und Leben 12: 231–234.
- MACAN, T. T. 1974. *Freshwater ecology*. Longman, London.
- PERRET, P. 1977. *Zustand der Schweizerischen Fließgewässer in den Jahren 1974/1975*. MAPOS Projekt. Eidgenössisches Amt für Umweltschutz. Eidg. Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz.
- PHILIP, C. B. 1927. *Diurnal fluctuations in the H-ion activity of a Minnesota Lake*. Ecology 8: 73.
- PLESKOT, G. 1951. *Wassertemperatur und Leben im Bach*. Wetter und Leben 3: 129–143.
- RUTTNER, F. 1962. *Grundriss der Limnologie*. Walter de Gruyter, Berlin – New York.
- SCHWOERBEL, J. 1980. *Methoden der Hydrobiologie, Süßwasserbiologie*. Gustav Fischer, Stuttgart – New York.
- SOWA, R. 1975a. *Ecology and biogeography of mayflies (Ephemeroptera) of running waters in the Polish part of the Carpathians. 1. Distribution and quantitative analysis*. Acta Hydrobiol. 17: 223–297.
- SOWA, R. 1975b. *Ecology and biogeography of mayflies (Ephemeroptera) of running waters in the Polish part of the Carpathians. 2. Life cycles*. Acta Hydrobiol. 17: 319–353.
- SOWA, R. 1984. *Contribution à la connaissance des espèces de Rhithrogena EATON (Ephemeroptera, Heptageniidae) avec le rapport particulier aux espèces des Alpes et des Carpates*. Proc. IVth Int. Conf. Ephemeroptera, Bechyně (ČSSR) 1983, pp. 37–52.
- TUCKER, D. W. 1958. *The distribution of some freshwater invertebrates in ponds, in relation to annual fluctuations in the chemical composition of the water*. J. animal ecology 27: 105–123.
- VERNAUX, J. & TUFFERY, G. 1967. *Une méthode zoologique pratique de détermination biologique des eaux courantes. Indices biotiques*. Ann. sci. Univ. Besançon 3: 79–90.
- VERRIER, M. L. 1951. *Sur la répartition géographique d'Ecdyonurus lateralis CURTIS (Ephemeroptère)*. Vie et Milieu 2: 406–408.
- WHITNEY, R. J. 1942. *Diurnal fluctuations of oxygen and pH in two small ponds and a stream*. J. Exp. Biol. 19: 92–99.
- WOODIWISS, F. S. 1964. *The biological system of stream classification used by the trend river board*. Chemistry and Industry 14: 443–447.
- ZELINKA, M. & MARVAN, P. 1961. *Zur Präzisierung der biologischen Klassifikation der Reinheit fließender Gewässer*. Arch. Hydrobiol. 57: 389–407.
- ZELINKA, M. 1969. *Die Eintagsfliegen (Ephemeroptera) in Forellenbächen der Beskiden I. Abundanz und Biomasse*. Fac. Scient. Natur. Univers. Purkynianae Brunensis Biol. 25: 157–167.
- ZELINKA, M. 1973. *Die Eintagsfliegen in Forellenbächen der Beskiden. II. Produktion*. Hydrobiologica 42: 13–19.
- ZELINKA, M. 1977. *The production of Ephemeroptera in running waters*. Hydrobiologica 56: 121–125.
- ZURWERRA, A. & TOMKA, I. 1984. *Beitrag zur Kenntnis der Eintagsfliegenfauna der Schweiz (Insecta, Ephemeroptera)*. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. 73: 132–146.
- ZURWERRA, A., TOMKA, I. & HEFTI, D. 1985. *Enzyme electrophoretic studies on the genetic relationships between the taxa of the Ecdyonurus helveticus group (In preparation)*.

(reçu le 10 décembre 1984)