

**MICRORÉPARTITION DE QUELQUES ESPÈCES  
D'INVERTÉBRÉS BENTHIQUES  
DANS DES RUISSEAUX DES PYRÉNÉES CENTRALES**

par P. LAVANDIER<sup>1</sup> et J. DUMAS<sup>1</sup>.

**Introduction.**

La répartition des invertébrés aquatiques a fait l'objet de très nombreux travaux. Quelques ouvrages de synthèse [MACAN 1961, 1962, 1963; CUMMINS 1964; HYNES 1970] en ont clarifié les grandes lignes. Trois sortes de facteurs de répartition peuvent être envisagées :

- facteurs d'ordre historique, biogéographique;
- facteurs « externes » qui correspondent aux conditions de milieu;
- facteurs « internes » propres à chaque espèce ou relatifs à l'ensemble d'une population.

Si on excepte les facteurs « internes », en tous points d'une station donnée les facteurs responsables de la distribution sont réduits à la vitesse du courant, à la profondeur et au substrat, puisque les conditions climatiques générales sont identiques. Les différentes valeurs prises par ces composantes déterminent des habitats disposés irrégulièrement, en mosaïque et peuplés de façon variée. L'étude de ces habitats a inspiré de nombreux travaux et plusieurs classifications des eaux courantes par mosaïque de biotopes, ensemble synthétisé par ILLIES et BOTOSANEANU [1963]. Dans notre travail nous essayons d'estimer dans quelques biotopes l'influence du courant et de divers substrats. A l'exemple d'ULFSTRAND [1967] et par une méthode mathématique voisine nous nous sommes attachés à différencier les composantes du milieu, puis à les classer selon le rôle plus ou moins important qu'ils jouent dans la distribution de la faune.

1. Université Paul Sabatier, Laboratoire d'Hydrobiologie, 118, route de Narbonne. 31-Toulouse 04.

### I. — Le milieu.

Trois petits ruisseaux situés à 732 m d'altitude dans les Pyrénées centrales sont étudiés. Ils coulent sur les alluvions de la Neste d'Aure où ils se jettent après un cours de 500 à 800 m. Leurs largeurs ne dépassent pas 4 mètres. Leurs sources, alimentées par une nappe phréatique, maintiennent un débit régulier durant l'année.

1) Les caractéristiques physico-chimiques : elles sont remarquables par leur stabilité (tableau I). Les températures sont relativement constantes (minimum 8,5° C en février; maximum 13° C en août et septembre). L'amplitude thermique journalière ne dépasse pas 1° C.

TABLEAU I. — Caractères physico-chimiques. Valeurs extrêmes enregistrées du 2-2-68 au 5-2-69.

Température	8,5° C-13° C
Résistivité ohm/cm <sup>2</sup> /cm	4 300
pH	6,8-7,1
O <sub>2</sub> % de saturation	75-85 %
Dureté totale mg/l CO <sub>3</sub> Ca	120-130
Dureté calcique mg/ CO <sub>3</sub> Ca	100-125
Alcalinité mg/l CO <sub>3</sub> Ca	105-115

2) Les différents biotopes : 14 biotopes ont été choisis parmi les quatre types de substrats dominants : la vase, les mousses (*Fontinalis antipyretica*, *Cinclidotus aquaticus*), le cresson, les galets.

### II. — Échantillonnage. Matériel récolté.

Neuf séries de prélèvements furent régulièrement effectuées de février 1968 à janvier 1969 (tableau II).

Afin de réaliser des échantillons aussi comparables que possible les prélèvements sont faits sur des surfaces équivalentes. Si ce procédé ne soulève pas a priori de difficultés pour comparer la densité du peuplement de deux substrats de même nature il n'en est pas de même quand on étend les recherches à divers substrats. Nous nous sommes donc attachés dans ce cas à n'explorer que les zones de végétation rase, ou encore des zones où seule la partie basale des végétaux était immergée.

Après les différents calculs, les valeurs voisines sont considérées comme équivalentes de façon à diminuer le risque d'erreur dans l'interprétation.

### III. — Utilisation des données.

1) LES FACTEURS CONSIDÉRÉS : les biotopes se caractérisent (tableau III) par :

— la nature du substrat : cresson (Cr), mousses (M), galets (G), vase (V);

— la présence ou l'absence de courant ( $C+ \geq 10$  cm/s et  $C^{\circ} \leq 5$  cm/s).

Le courant et le substrat sont liés dans le cas de la vase et des galets.

2) MÉTHODE D'ANALYSE : il s'agit de déterminer l'influence de chaque composante sur la distribution des espèces considérées. Deux tests sont employés successivement :

— *Méthode du  $\chi^2$*  :

Appliquée au facteur courant, elle permet de déterminer immédiatement le rôle favorable ou défavorable qu'il a sur les espèces étudiées; appliquée aux différents substrats, elle dégage l'influence diverse qu'ils peuvent prendre sur la répartition de la faune, mais elle ne permet pas de préciser quels sont les substrats favorables ou défavorables. Un calcul supplémentaire s'impose dans ce cas.

— *Méthode de l'écart réduit* :

Pour un substrat donné et l'espèce considérée, nous comparons la proportion observée  $q1$  :

$$\frac{\text{fréquence observée}}{\text{total des individus de l'espèce}} = \frac{fi}{n}$$

à la proportion théorique  $q2$  :

$$\frac{\text{fréquence théorique}}{\text{total des individus de l'espèce}} = \frac{Fi}{n}$$

$q1 - q2 = d$  (différence des proportions).

Les limites de confiance à 95 % de  $q2$  sont égales à la différence maximale qu'il peut y avoir entre  $q1$  et  $q2$ .

$$d = \pm a sq2 \quad (1)$$

où  $a = \text{écart-réduit} = 1,96$  pour les limites considérées;  $Sq2 = \text{écart-type attaché à la proportion théorique } q2$  est égal à :

$$\sqrt{\frac{p2 \cdot q2}{n}} \quad \text{où } p2 = 1 - q2$$

TABLEAU II. — Matériel récolté dans les 14 biotopes étudiés de février 1968 à janvier 1969. \* Pour les Coléoptères : (1) larves; (i) imagos.

Espèces	Biotopes													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Bythinella reyniesi</i>			3			6	1					423	4	1
<i>Lymnaea peregra</i>	1	1	18	57	54	233	371	240	715	293	6	135	48	644
<i>Ancylus fluviatilis</i>	57	2			1			1	3					
<i>Pisidium casertanum</i>					8		3		8					
<i>Pisidium personatum</i>				3	11									5
<i>Gammarus anisochirus</i>	42	95	12	355		6120	71	13	23	238	3050			
<i>Baetis spp.</i>	202	494	178	423		87	81		453	482		833	270	
<i>Centroptilum luteolum</i>	4	35	88	46	88	46	636	182	794	111		1	75	313
<i>Ecdyonurus angeleri</i>	12								59	242	27		46	
<i>Rhithrogena gr. semicolorata</i>														
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>	20	121	168	36	6	57	17	17	15	100	149	54	50	41
<i>Ephemera ignita</i>	34	90	24	306	1	726	108	2	49	49	15	1107	50	15
<i>Protonemura beatensis</i>	1	99	2	138		39			11	35	58	24	4	
<i>Amphinemura sulcipectus</i>		5				516	93	7	1	278	48	936	18	39
<i>Nemurella picteti</i>	85	2542	4490	135	68	1535	1258	92	711	774	17	3151	123	522
<i>Leuctra hippopus</i>	14	17	9		87	87	49	18	2	105	17	383	195	23
<i>Leuctra fusca</i>	60	147	22	9		168	33	100	64	309	7	138	33	20
<i>Isoptera sp.</i>	1	2	6			81	3		15	4	46	5		
<i>Chloroperla torrentium</i>	33	2	6			101	72	18	13	66	12	34	3	
<i>Rhyacophila denticulata</i>	14	30	10	57	1	175	54	13	1	25	11	123	17	1
<i>Agapetus fuscipes</i>	13	1	1					1	1	1	48	7	153	
<i>Plectrocnemia laetabilis</i>	7	48	56		4	33	24	1	2	37	1	126	43	6
<i>Ptilocolepus granulatus</i>		2		15		411	60	1				114		
<i>Oxyethira falcata</i>							16						1	
<i>Platambus maculatus</i> (l)		1	37		20	9	36	31	29	11	1	3	3	11
<i>Brychius elevatus</i> (l)	7	5	2	1			1			2				
<i>Haliphus lineatocollis</i> (l)		4	1		19	3	17		1	1	1	14	3	43
<i>Elmis aenea</i> (l)	44	222	62	102	9	780	73	11	4	11	12	178	5	2
<i>Linnius perrisi</i> (l)	5	3	2		2	10		3	3	1	46			
<i>Platambus maculatus</i> (i)			10						6					
<i>Brychius elevatus</i> (i)	5	6	1										3	5
<i>Haliphus lineatocollis</i> (i)	3	1	2			3	5		32	1		41	2	
<i>Elmis aenea</i> (i)	3	1	3	13		54								
<i>Linnius perrisi</i> (i)	4										4			

Il est facile de voir (formule (1) ) que l'écart-réduit « a » varie dans le même sens que la différence  $d$ .

L'écart-réduit, d'après les données est donc :

$$a = \frac{q1 - q2}{\sqrt{\frac{p2 \cdot q2}{n}}} \quad (2) \quad \left( = \frac{d}{sq2} \right)$$

qui sous une forme simplifiée devient :

$$a = \frac{fi - Fi}{\frac{Fi(1 - Fi)}{n}} \quad (3)$$

$a$  est testé à l'aide d'une table de la loi normale réduite;

si  $a \geq 1,96$  la différence est significative pour le seuil choisi et le substrat considéré comme « favorable »;

si  $a \leq -1,96$  la différence est encore significative, le substrat est alors « défavorable »;

si  $1,96 > a > -1,96$  la différence n'est pas significative : il y a indifférence de l'espèce pour le substrat considéré.

Nous pouvons dès lors définir trois types de substrats : « favorables ou préférentiels » « indifférents » « défavorables ou évités ». A l'intérieur de chacun de ces types, les composantes (mousse, cresson, vase, galets) sont classées à partir de leurs différences pondérées des fréquences (différences entre les fréquences observées et les fréquences théoriques ramenées à un nombre identique de prélèvements pour chaque substrat).

— *Exemple de calcul* : larves d'*Elmis aenea* (Müller) :

tableau IV.

\* Ce tableau indique : les composantes (désignées par leur lettre initiale), le nombre de prélèvements effectués dans tous les milieux possédant la composante considérée, les fréquences observées, les fréquences théoriques, la différence entre les fréquences, les écarts-réduits, les différences pondérées des fréquences (calculées en ramenant à 9 le nombre des prélèvements réalisés sur chaque substrat).

\* Le  $\chi^2$  calculé pour le courant est hautement significatif. Ce facteur influence favorablement la répartition de cette espèce à l'état larvaire.

\* Le calcul du  $\chi^2$  appliqué aux substrats indique d'une manière globale que la nature du support détermine la répartition des animaux.



L'écart-réduit nous donne la possibilité de déterminer des groupes de substrats « préférentiels », « indifférents », « évités » au sein desquels l'utilisation des différences pondérées des fréquences permet le classement des composantes.

*Remarque.* — Quand les divers substrats présentent des différences pondérées des fréquences de valeur voisine ils sont considérés comme jouant le même rôle dans la répartition et placés entre parenthèses dans les tableaux de résultats. Dans ces tableaux figurent aussi les symboles :  $\chi^2. + = \chi^2$ , significatif au seuil 5 % de probabilité;  $\chi^2. ++$  hautement significatif, au seuil de 1 % de probabilité.

Les conclusions de cette analyse sont reportées dans le tableau X concernant les Coléoptères.

TABLEAU IV. — Exemple : *Elmis aenea* (larves).

Caractéristiques	C <sup>+</sup>	C <sup>o</sup>	Total	Cr	M	G	V	Total
Nombre de prélèvements	63	63	126	36	36	27	27	26
Fréquence observée (fi)	1252	263	1515	299	1133	61	22	1515
Fréquence théorique (Fi)	757,5	757,5	1515	432,8	432,8	324,6	324,6	= 1515
Différence entre les fréquences	494,5	494,5		—133,8	+700,2	—263,6	—302,6	= 0
Ecart-réduit a				— 7,55	+ 39,55	— 16,57	— 19,03	
Différence pondérée des fréquences				— 33,45	175	— 87,8	—100	

#### IV. — Facteurs influençant la microrépartition de quelques espèces.

##### 1) MOLLUSQUES : tableau V.

*Bythinella reyniesi* (Dupuy) et *Ancylus fluviatilis* (Müller), espèces d'eau courante, sont présentes respectivement dans les mousses et les galets, seuls substrats bien peuplés. *Pisidium casertanum* (Poli), *P. personatum* (Malm) et *Lymnaea peregra* (Müller) sont des espèces d'eau calme ou stagnante, les deux premières vivant essentiellement sur fond de vase. *Lymnaea peregra* colonise tous les substrats sauf les galets. La division de la population de limnées en trois groupes de taille met en évidence une migration des jeunes individus (< 4 mm) dont la répartition (dans la vase, le cresson et les mousses) correspond à celle des pontes. Par la suite le substrat de mousse est évité par la majorité de l'apopulation plus âgée.

## 2) CRUSTACÉS : tableau VI.

Mousses et galets sont les substrats préférentiels de *Gammarus anisochirus* Ruffo, espèce de courant.

## 3) ÉPHÉMÉROPTÈRES : tableau VII.

*Baetis* spp. peuple tous les substrats. *Ephemerella ignita* (Poda) est inféodée aux mousses, *Paraleptophlebia submarginata* (Stephens) colonise la base des cressons et les galets surtout quand ceux-ci retiennent feuilles et brindilles, *Ecdyonurus angelieri* THOMAS et *Rhithrogena gr. semicolorata* sont des formes pétricoles. Le cresson est l'habitat de prédilection pour *Centroptilum luteolum* (Müller), seule espèce « d'eau calme ».

## 4) PLÉCOPTÈRES : tableau VIII.

Toutes les espèces vivent en eau courante (C+) et colonisent la végétation.

Trois groupes d'importance inégale se distinguent :

— les espèces à forte tendance muscicole, pouvant se rencontrer accessoirement sur d'autres substrats : *Protonemura beatensis* Despax, *Amphinemura sulcicollis sulcicollis* (Stephens), *Leuctra hippopus* Kempny, *Isoperla* sp.

— les espèces abondantes dans le cresson à un degré moindre dans les mousses : *Nemurella picteti* Klapalek, *Leuctra fusca fusca* (Linné).

— une espèce qui peuple mousses et galets : *Chloroperla torrentium* (Pictet).

## 5) TRICHOPTÈRES : tableau IX.

Pour la plupart les mousses constituent le biotope privilégié :

— en eau courante : *Rhyacophila denticulata* Mac Lachlan, *Plectrocnemia laetabilis* Mac Lachlan, *Ptilocolepus granulatus* (Pictet).

— en eau calme : *Oxyethira falcata* Morton.

*Remarque.* — Si tous les stades de *Rhyacophila denticulata* se rencontrent dans les mousses seules les larves âgées sont présentes dans les galets qui constituent même l'habitat préférentiel des nymphes.

Une espèce, *Agapetus fuscipes* Curtis, est inféodée aux fonds de galets.

## 6) COLÉOPTÈRES : tableau X.

Tous les substrats soumis ou non à un courant sont colonisés par les coléoptères. La comparaison de l'habitat des larves et des adultes des cinq espèces étudiées ne montre pas de changement notable vis-à-vis du facteur courant. Par contre si *Elmis aenea* se cantonne sur un seul substrat les adultes d'*Haliplus lineatocollis*

TABLEAU V. — Mollusques : influence des composants du milieu sur la répartition.

	COURANT				SUBSTRATS.			
	$\chi^2$	Fav.	Indiff.	Défav.	$\chi^2$	Préf.	Indiff.	Evités
<i>Lymnaea peregra</i>	+	C°		C+	+	V-Cr	M	G
— Total population	+	C°		C+	+	Cr-V-M		G
— Population 0 — 3,9 mm	+	C°		C+	+	V	Cr	M-G
— Population 4 — 7,9 mm	+	C°		C+	+	V-Cr		M-G
— population 8 mm et +	+	C+		C°	+	M		G (Cr-V)
<i>Bythinella reyniesi</i>	+	C°		C°	+	G		(V-Cr-M)
<i>Ancylus fluitatilis</i>	+	C+		C+	+	V		M (G-Cr)
<i>Pistidium casertanum</i>	+	C°		C+	+	V		M (Cr-G)
<i>Pistidium personatum</i>	+	C°		C+	+	V		M (Cr-G)

TABLEAU VI. — Crustacés : influence des composantes du milieu sur la répartition.

	COURANT				SUBSTRATS			
	$\chi^2$	Fav.	Indiff.	Défav.	$\chi^2$	Préf.	Indif.	Evités
<i>Gammarus anisochetris</i>	++	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	++	M-G		Cr-V

TABLEAU VII. — Epheméroptères : influence des composantes du milieu sur la répartition.

	COURANT				SUBSTRATS			
	$\chi^2$	Fav.	Indif.	Défav.	$\chi^2$	Préf.	Indif.	Evités
<i>Baetis</i> spp.	++	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	++	M-G-Cr		V
<i>Centroptilum luteolum</i>	++	C <sup>o</sup>		C <sup>+</sup>	++	Cr-V-M		G
<i>Ecdyonurus angelieri</i>	++	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	++	G	Cr	(M-V)
<i>Rhithrogena</i>								
gr. <i>semicolorata</i>	++	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	++	G		(Cr-M-V)
<i>Paraleptophlebia</i>								
<i>submarginata</i>	++	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	++	Cr-G		M-V
<i>Ephemerella ignita</i>	++	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	++	M		Cr-G-V

TABLEAU VIII. — Plécoptères : influence des composantes du milieu sur la répartition.

	COURANT						SUBSTRATS		
	$\chi^2$	Fav.	Indif.	Défav.	$\chi^2$	Préf.	Indif.	Évités	
<i>Protonemura beatensis</i>	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	M	Cr	G-V	
<i>Amphinemura sulcipectus</i>	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	M		Cr-G-V	
<i>Nemurella picteti</i>	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	Cr-M		V-G	
<i>Leuctra hippopus</i>	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	M		(G-Cr) V	
<i>Leuctra fusca</i>	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	Cr-M		(V-G)	
<i>Isoperla sp.</i>	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	M		(G-Cr) V	
<i>Chloroperla torrentium</i>	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	M-G		(V-Cr)	

TABLEAU IX. — Trichoptères : influence des facteurs du milieu sur la répartition.

	COURANT						SUBSTRATS		
	$\chi^2$	Fav.	Indif.	Défav.	$\chi^2$	Préf.	Indif.	Évités	
<i>Rhyacophila denticulata</i>									
— Total population	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	M	G	Cr-V	
— Stades I, II, III	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	M		G-Cr-V	
— Stades IV, V	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	M-G		(Cr-V)	
— Stade nymphal	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	G		(Cr-V)	
<i>Agapetus fuscipes</i>	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	G		(M-Cr-V)	
<i>Plectrocnemia laetabilis</i>	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	M-Cr		G-V	
<i>Ptilocolopus granulatus</i>	+	C <sup>+</sup>		C <sup>o</sup>	+	M		(G-V-Cr)	
<i>Oxyethira falcata</i>	+	C <sup>o</sup>		C <sup>+</sup>	+	M		(Cr-G-V)	

TABLEAU X. — Coléoptères : influence des facteurs du milieu sur la répartition. (l) larves; (i) imagos.

	COURANT				SUBSTRATS			
	$\chi^2$	Fav.	Indif.	Défav.	$\chi^2$	Préf.	Indif.	Evités
<i>Platambus maculatus</i> (l)	++	C°		C+	+	Cr	M-V	G
<i>Brychius elevatus</i> (l)	+	C+		C°	+	G	(Cr-M)	V
<i>Haltius lineatocollis</i> (l)	++	C°		C+	+	V	M	G-Cr
<i>Elmis aenea</i> (l)	++	C+		C°	+	M		Cr (G-V)
<i>Limnius perrisi</i> (l)	++	C+		C°	+	G	(M-V) G	
<i>Platambus maculatus</i> (i)	++	C°		C+	+	Cr		(M-G-V)
<i>Brychius elevatus</i> (i)	+	C+		C°	+	G-Cr		(M-V)
<i>Haltius lineatocollis</i> (i)	++		C+ C°	C°	+	M-Cr		(G-V)
<i>Elmis aenea</i> (i)	++	C+		C°	+	M		(Cr-G) V
<i>Limnius perrisi</i> (i)	++	C+		C°	+	G		(Cr-V-M)

Marsham colonisent de préférence mousses et cressons alors que leurs larves abondent dans la vase, les autres espèces, *Platambus maculatus* Linné, *Brychius elevatus* Panzer, *Limnius perrisi perrisi* Dufour paraissent se « spécialiser » en devenant adultes. En effet, les imagos peuplent moins de substrats que leurs larves.

### Discussion

Les biotopes étudiés ne diffèrent que par la nature de leur substrat soumis ou non au courant. Les composantes physico-chimiques varient peu au cours de l'année. A une époque donnée elles sont semblables dans les différents biotopes.

1) Les rapports entre le courant, le substrat, la nourriture et les invertébrés du benthos ont fait l'objet de nombreux travaux [cf. HYNES 1970]. Nous avons envisagé l'influence du courant d'après le critère présence-absence. Lorsque le courant était présent, aucune distinction n'a été faite entre les différentes valeurs ces dernières étant d'ailleurs voisines. Dans les conditions de faibles vitesses enregistrées dans les biotopes étudiés nos observations concordent avec celles de la littérature. La majeure partie des espèces dominantes abonde dans les zones exposées au courant. C'est le cas de *Gammarus anisochirus*, *Bythinella reyniesi*, *Ancylus fluviatilis*, de la plupart des éphémères et plécoptères, des trichoptères, des larves et imagos de *Brychius elevatus*, *Elmis aenea* et *Limnius perrisi*.

2) Le substrat agit directement en tant que socle ou en délimitant des microhabitats mais aussi indirectement puisqu'il peut constituer la source de nourriture ou encore le support des aliments (algues, bactéries, champignons...) ingérés par les invertébrés. L'étude du régime alimentaire de certaines espèces peut permettre d'établir des relations entre les habitudes nutritives et la microdistribution des espèces [SCOTT 1958, CHAPMAN and DEMORY 1963, EGGLESHAW 1964].

— Les mollusques gastéropodes utilisent le substrat comme source de nourriture ou support : ils broutent alors la couverture algale qui se développe sur les galets ou dans la végétation. C'est ici le cas d'*Ancylus*, *Bythinella*, *Lymnaea*. Les pisidiiums (lamelli-branches) qui vivent dans les premiers centimètres de vase filtrent les particules microscopiques.

— Les éphémères sont considérées comme herbivores : *Rhithrogena* et *Ecdyonurus* raclent le périphyton de même que les Baetidae qui utilisent aussi bien les détritius, *Centroptilum* paraissant être plus détritivore que *Baetis* spp. *Ephemerella* est connue

comme omnivore et *Paraleptophlebia* aurait un régime différent la nuit (algues) et le jour (détritiques accumulés sous les cailloux) dû à son phototactisme négatif [CHAPMAN et DEMORY 1963].

— Les Filialpia, *Protonemura*, *Amphinemura*, *Nemurella*, *Leuctra* ont une nourriture essentiellement végétale à l'inverse d'*Iso-perla* (Selipalpia) [BRINCK 1949].

— Les trichoptères : pour SCOTT [1958] la répartition et la densité des larves est fonction de la quantité de nourriture disponible sur le fond. Les espèces récoltées sont soit carnivores (*Rhyacophila*, *Plectrocnemia*) soit détritiques à herbivores (*Oxyethira*, *Ptilocolepus*, *Agapetus*, ce dernier typiquement racleur de substrat).

Vue sous l'angle nutritionnel la microdistribution enregistrée correspond aux habitudes alimentaires généralement admises pour les espèces étudiées. En fait cette répartition n'est facilement explicable que dans le cas des espèces à mode de nutrition particulier (filtreurs, racleurs de substrats...). Pour les autres (détritiques-herbivores, omnivores, carnivores) les relations nourriture-habitat sont beaucoup plus délicates à mettre en évidence.

Les mousses, par leur nature, la multiplicité de micromilieus, de caches qu'elles offrent, par leur couverture algale ou les détritiques qu'elles peuvent retenir, semblent réunir les conditions optimales de vie pour nombre d'espèces.

3) Dans la rivière Dean, SCOTT [1958] a montré que deux espèces de trichoptères, *Glossosoma boltini* Curtis et *Silo pallipes* Fabricius recherchent des courants plus rapides avant la nymphose. De même nous avons vu que quelques espèces (*Lymnaea peregra*, *Rhyacophila denticulata*, *Platambus maculatus*, *Brychius elevatus*, *Haliphus lineatocollis*, *Elmis aenea*, *Limnius perrisi*) pouvaient changer d'habitat au cours de leur cycle biologique. Pour ZAHAR [1951] la répartition des Simulies dépend du lieu de ponte par la femelle les jeunes pouvant migrer après l'éclosion. Il semble que la même chose soit enregistrée pour les jeunes limnées qui colonisent par la suite divers biotopes. Le mode d'échantillonnage ne nous a pas permis d'observer des migrations d'éphémères ou de plécoptères vers les berges au moment de leur émergence, [HARKER 1953, LILLEHAMMER 1966]. De toutes façons dans les ruisseaux étudiés, étroits, peu profonds, à courant modéré, au lit encombré de blocs et de végétation de telles migrations n'ont pas un caractère obligatoire.

4) La réunion des couples de facteurs favorables (courant-substrat) permet de définir dans le milieu étudié l'habitat préférentiel des diverses espèces puis des biocénoses types pour les différents biotopes :

— vase en courant nul : *Pisidium casertanum*, *Pisidium personatum*, *Haliplus lineatocollis* (larves) ;

— galets en courant : *Ancylus fluviatilis*, *Ecdyonurus angelieri*, *Rhithrogena* groupe *semi-colorata*, *Agapetus fuscipes*, *Brychius elevatus* (larves), *Limnius perrisi* (larves et imagos) ;

— cresson en courant : *Paraleptophlebia submarginata*, *Leuctra fusca*, *Nemurella picteti* ;

— cresson sans courant : *Centroptilum luteolum*, *Platambus maculatus* (larves et imagos) ;

— mousses en courant : *Bythinella reyniesi*, *Gammarus anisochirus*, *Baetis* spp., *Ephemerella ignita*, *Protonemura beatensis*, *Amphinemura sulcicollis*, *Leuctra hippopus*, *Isoperla* sp., *Chloroperla torrentium*, *Rhyacophila denticulata*, *Plectrocnemia laetabilis*, *Ptilocolepus granulatus*, *Elmis aenea* (larves et imagos) ;

— mousses sans courant : *Oxyethira falcata*.

5) Dans la nature les biocénoses ne sont pas réduites à de telles « espèces types ». De même, dans une répartition en mosaïque de biotopes, les habitats voisins ne sont pas isolés ; ils possèdent des espèces communes, l'abondance de chacune d'elles étant maximale au sein du biotope qui présente le plus de facteurs favorables à son développement. Entre deux biotopes il existe une zone de transition, plus ou moins importante selon la configuration du ruisseau, peuplée par des espèces appartenant aux deux biotopes. A la limite chaque biotope peut être considéré comme intermédiaire entre deux autres. Dans la pratique seule une série d'échantillonnages dans les biotopes voisins pourra donner une image précise de la structure de la communauté animale.

## RÉSUMÉ

L'influence des composantes du milieu sur la répartition de quelques espèces est étudiée dans trois petits ruisseaux des Pyrénées centrales.

1. — Pour chaque espèce, trois groupes de substrats — « préférentiels », « indifférents » ou « évités » — sont déterminés par un calcul d'écart-réduit. Un classement est établi à l'intérieur de chaque groupe.

2. — Le rôle du courant est précisé par un calcul de  $\chi^2$ .

3. — Le courant est favorable au maintien et au développement de la majorité des espèces étudiées.

4. — Les mousses constituent le substrat le plus largement et le plus diversement peuplé.

5. — Plusieurs espèces changent de substrat au cours de leur cycle biologique.

### MICRODISTRIBUTION OF BENTHIC INVERTEBRATES IN STREAMS OF THE CENTRAL PYRENEES

The influence of various factors of the habitat on the distribution of some species was studied in three small streams of the Central Pyrenees.

1. — For each species three groups of substrates — preferred, indifferent or avoided — were determined. In each group the various substrates are listed by order of preference.
2. — The role of the current was studied by means of a  $\chi^2$  test.
3. — Most of the species considered lived and developed well in the current.
4. — Of all the substrates mosses supported the largest and most diversified associations.
5. — Many species moved from one substrate to another during their life-cycle.

### DAS VERBREITUNGSRASTER VON BENTHISCHEN WIRBELLOSEN IN BÄCHEN DER ZENTRALPYRENÄEN

In drei kleinen Bächen der Zentralpyrenäen wurde die Bedeutung der Milieuofferte für Verbreitung einiger Arten untersucht.

1. — Für jede Art werden mit Hilfe eines rechnerischen Ausschlußverfahrens drei Gruppen von Substraten : « bevorzugte », « gleichgültige » und « verschiedene » bestimmt.
2. — Die Bedeutung der Strömung wurde durch  $\chi^2$  — Berechnungen dargestellt.
3. — Die Strömung begünstigt das Vorkommen und die Entwicklung der meisten untersuchten Arten.
4. — Die Moose sind das am dichtesten und am vielfältigsten besiedelte Substrat.
5. — Viele Arten wechseln im Laufe ihres Lebenszyklus des Substrat.

### TRAVAUX CITÉS

- BONNET (L.). 1964. — Le peuplement thécamoebien des sols. *Revue Ecol. Biol. Sol*, 1 (2) : 123-408.
- BRINCK (P.). 1949. — Studies on swedish stoneflies (Plecoptera). *Opusc. Ent. Suppl.* 11 : 1-250. Lund.
- CHAPMAN (D.W.) and DEMORY (R.L.). 1963. — Seasonal changes in the food ingested by aquatic insect larvae and nymphs in two Oregon streams. *Ecology*, 44 : 140-146.
- CUMMINS (K.W.). 1964. — A review of stream ecology with special emphasis on organism-substrate relationships. *Spec. Publ. Pymatuning Lab.Fld. Biol.*, 4 : 2-51.
- EGGLISHAW (H.J.). 1964. — The distributional relationship between the bottom fauna and plant detritus in streams. *J. Animal Ecology*, 33 : 463-476.

- HARKER (J.E.). 1953. — An investigation of the distribution of the may fly fauna of a Lancashire stream. *J. Animal Ecology*, **22** : 1-13.
- HYNES (H.B.N.). 1970. — The ecology of running waters. Liverpool university Press.
- HYNES (H.B.N.). 1970. — The ecology of stream insects. *Animal review of entomology*. Vol. **15** : 25-42.
- ILLIES (J.) and BOTOSANEANU (L.). 1963. — Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.* R., 57 pp.
- LILLEHAMMER (A.). 1966. — Bottom fauna investigations in a Norwegian river. The influence of ecological factors. *Nytt. Mag. Zool.*, **13** : 10-29. Oslo.
- MACAN (T.T.). 1961. — A review of running water studies. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **14** : 587-602.
- MACAN (T.T.). 1962. — Ecology of aquatic insects. *Annual review of entomology*. Vol. **7** : 261-288.
- MACAN (T.T.). 1963. — Freshwater ecology. Longmans, London.
- SCOTT (B.). 1958. — Ecological studies on the trichoptera of the river Dean, Cheshire. *Arch. Hydrobiol.*, **54** : 340-392.
- ULFSTRAND (S.). 1967. — Microdistribution of bentic species (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera : Simuliidae) in Lapland streams. *Oikos*, **18** : 293-310.
- ZAHAR (A.R.). 1951. — The ecology and distribution of black-flies (simuliidae) in south-east scotland. *J. Animal Ecology*, **20**.