

LA DÉRIVE ESTIVALE DES INVERTÉBRÉS AQUATIQUES ET TERRESTRES DANS UN RUISSEAU DU MASSIF-CENTRAL : LA COUZE PAVIN

A. NEVEU et M. ÉCHAUBARD*

Laboratoire d'Écologie des Invertébrés,
Station d'Hydrobiologie, I. N. R. A.,
B. P. 79, 64200 Biarritz

* Laboratoire de Zoologie,
Biologie et Écologie animale, I. N. A.,
16, rue Claude Bernard,
75005 Paris

RÉSUMÉ

Cette étude porte sur la dérive des invertébrés dans un ruisseau de montagne (la Couze Pavin) au mois de juin de 3 années consécutives : 1972, 1973 et 1974.

Pour la période étudiée, la dérive en organismes aériens représente 32 à 50 p. 100 des organismes dérivants, la faune terrestre étant relativement constante et proche de 25 p. 100.

Les Diptères représentent de 37 à 75,7 p. 100 des individus de la dérive d'origine aquatique, mais seulement 12,6 à 27 p. 100 de la biomasse ; les Trichoptères ne représentent que 1,5 à 9,5 p. 100 en nombre, mais 24,7 à 43,7 p. 100 en biomasse.

Les Diptères représentent en nombre de 25,8 à 55,2 p. 100 de la dérive de surface et 35,7 à 42,2 p. 100 de la biomasse.

La dérive est nocturne chez les larves d'Éphéméroptères (*Baetis*, *Ephemerella*), de Plécoptères (*Nemouridae*), de Diptères *Simuliidae*. Elle est diurne chez les Trichoptères *Limnephilidae* (*Stenophyllax*). Elle est bimodale, diurne et nocturne chez les Coléoptères *Elminthidae* (*Elmis*), les Diptères *Chironomidae*, les Hydracariens.

La pleine lune semble avoir un effet dépressif très net sur l'intensité de la dérive en larves aquatiques.

Les crues même faibles provoquent des perturbations sur les rythmes.

Les lacs déversent une importante quantité de zooplancton dans le ruisseau. La dérive des Copépodes est nocturne en rapport avec les migrations verticales au niveau des lacs.

La dérive des adultes d'Éphéméroptères, Trichoptères, Plécoptères, est diurne. Celle des organismes terrestres est très variable suivant les conditions météorologiques.

Le ruisseau débite une quantité substantielle d'organismes en dérive : de 0,5 à 1,4 kg/24 h (poids frais).

Les truites semblent se nourrir autant sur la faune aquatique que sur la dérive de surface.

Mots-clés : *dérive, eau douce, invertébrés.*

I. — INTRODUCTION

La dérive des invertébrés dans les eaux courantes est un phénomène très complexe si l'on en juge par le développement des travaux sur ce sujet ces dernières années. De nombreux paramètres interfèrent : lumière, température, densité de population, stade de développement, vitesse du courant, etc. L'action de chacun de ces facteurs et leurs interactions sont encore mal connues, il est donc nécessaire de diversifier ce genre d'étude dans des systèmes rhéophiles les plus variés.

Après un travail à basse altitude dans l'Ouest des Pyrénées (NEVEU, 1974), cette nouvelle étude porte sur un ruisseau d'altitude (1 000 m) du Massif Central. Il a été possible de comparer des échantillons de 3 années consécutives 1972, 1973, 1974, prélevés à la même époque, entre le 21 et le 28 juin, à la même station, mais dans des conditions climatiques différentes.

Cette dérive peut se subdiviser en deux grands ensembles d'organismes : d'une part ceux d'origine benthique, surtout à l'état de larves, d'autre part ceux d'origine aérienne principalement à l'état d'imagos. La dérive de pleine eau peut être considérée comme étant constituée d'organismes aquatiques d'origine endogène. La dérive de surface est représentée par des adultes aériens à larves aquatiques mais aussi par des Arthropodes terrestres, on peut la qualifier d'exogène. Cette dernière a une grande importance quant à la nourriture estivale des Salmonides et n'a été que rarement étudiée (METZ, 1974).

II. — MÉTHODES D'ÉTUDE

Les échantillons ont été récoltés dans la Couze Pavin juste en amont de Besse-en-Chandesse. La Couze, à cet endroit, est large de 4 à 5 m, avec une profondeur de 0,20 à 0,30 m ; elle court au milieu de prairies naturelles.

Le courant est assez fort, entre 0,50 et 0,80 m/s. Le fond est constitué par des pierres d'origine volcanique (basaltes), les zones sableuses sont restreintes. Les herbiers à *Ranunculus* sp. sont très nombreux dans les zones à courant modéré, ce qui provoque un piégeage de nombreux débris organiques provenant de la décomposition de la litière prairiale. Ces débris ont une fâcheuse tendance à colmater le filet et à dériver en grand nombre à la moindre crue. Cette dérive semble par ailleurs plus importante la nuit, en rapport avec l'activité des animaux, comme le signale GALLEP (1974) aux États-Unis.

Un seul filet a été utilisé (Type Waters), coulissant sur deux tiges de fer verticales. La largeur du filet est de 0,33 m et l'ouverture des mailles de 0,25 mm, afin de récolter les jeunes stades larvaires et une partie du zooplancton. Ce filet est placé sur le fond du ruisseau, immergé seulement aux deux tiers de sa hauteur pour récolter les arthropodes dérivant en surface.

Compte tenu de la vitesse de colmatage par les débris organiques et pour éviter les tourbillons provoquant la perte d'organismes, il n'est pas possible de laisser le filet travailler plus de 15 minutes. La cadence de l'échantillonnage a donc été d'un échantillon de 15 mn au début de chaque heure d'horloge, et ceci durant 24 h chaque année. Ces difficultés peuvent expliquer les résultats hétérogènes obtenus par DORGELO et LAIR (1973) sur ce ruisseau au cours d'une étude succincte effectuée avec des filets de 0,5 mm restant en place 2 heures.

Pour chaque échantillon il a été noté : la température de l'eau, la luminosité, la hauteur d'eau et la vitesse du courant à l'entrée du filet, plus rarement l'oxygène dissous. La faune a été fixée au formol 5 p. 100 pour éviter toute décomposition susceptible d'être favorisée par l'abondance des débris (200 à 300 cm³ pour 15 mn).

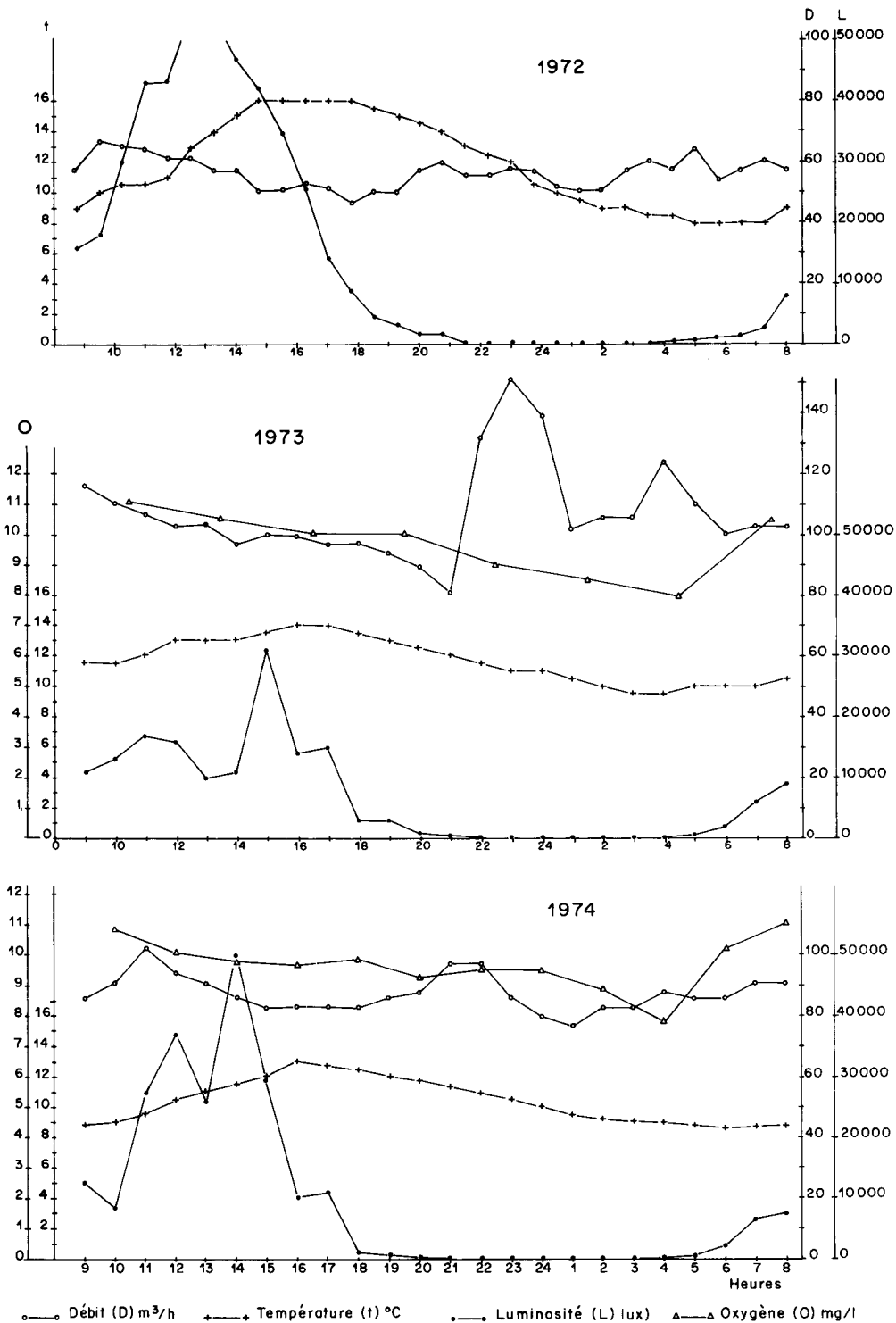


FIG. 1. - Fluctuations des composantes physico-chimiques au cours des études de dérive de juin 1972, 1973, 1974

FIG. 1. - Fluctuations of physico-chemical components during drift studies in June 1972, 1973, 1974

III. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

I. — Conditions physico-chimiques

Du 21 au 22 juin 1972, le ciel était complètement dégagé avec un fort ensoleillement dépassant 50 000 lux entre 12 h et 14 h (fig. 1). Le coucher du soleil a eu lieu à 21 h 30 (c'est-à-dire 0 lux au lux mètre), mais la pleine lune a duré jusqu'à 1 h 30, le lever du jour fut effectif à 4 h 15. Les oscillations thermiques de l'eau ont été fortes, avec un maximum à 16°C entre 15 h et 18 h et un minimum à 8°C entre 5 h et 7 h. Le débit échantillonné par le filet est resté sensiblement stable.

Du 27 au 28 juin 1973 le ciel était nuageux avec de fortes fluctuations de la luminosité et un faible niveau général. La nuit fut totale entre 21 h 15 et 4 h 15. La température de l'eau oscille moins qu'en 1972 avec un maximum à 14°C entre 16 h et 17 h, un minimum à 9,5°C entre 3 h et 4 h. De petites pluies tombées sur le cours amont provoquent 2 crues entre 22 h et 24 h, puis entre 3 h et 5 h, elles peuvent expliquer un minimum thermique plus élevé qu'en 1972. La quantité d'oxygène dissous varie peu, le minimum a lieu juste avant le lever du jour et la reprise de la photosynthèse.

Du 26 au 27 juin 1974, le ciel était nuageux avec de fortes variations de la luminosité et des pluies intermittentes. La nuit fut complète à partir de 21 h 15 jusqu'à 4 h 15, mais entrecoupée de nombreux éclairs entre 1 h 30 et 2 h. Les chutes de pluies régulières entre 19 h et 22 h provoquent une légère crue, il en est de même des orages à partir de 1 h 30. La température n'a pas dépassé 13°C à 16 h et est descendue à 8,5°C à 6 h. Les variations de l'oxygène dissous sont semblables à celles de 1973 avec le même minimum à 8 mg/l et le même maximum à 11 mg/litre.

2. — Composition faunistique de la dérive

Sans tenir compte des Copépodes, les organismes aquatiques représentent plus de la moitié du nombre total d'organismes capturés (tabl. 1). Si la faune terrestre reste constante dans la composition de la dérive, soit le quart du total, les adultes

TABLEAU I

Importance relative de la dérive en organismes aquatiques par rapport à la dérive en organismes aériens et terrestres (en p. 100 de la dérive globale)

Comparative importance of aquatic organisms drift with regard to the drift of terrestrial and aerial organisms (in p. 100 of total drift)

	Nombre			Biomasse	
	1972	1973	1974	1973	1974
Faune aquatique	58,8	50	67,7	42,4	67,3
Faune aérienne et terrestre	41,2	50	32,3	57,6	32,7
dont {					
- Faune terrestre	24,6	28,9	26,6	32	24,6
- Adultes aériens d'origine aquatique	16,4	21,1	5,7	25,6	8,1

aériens de larves aquatiques sont beaucoup plus variables. Leur densité dépend essentiellement du niveau d'évolution des populations larvaires et des conditions météorologiques du moment. Ainsi en 1974 de mauvaises conditions réduisent les émergences et par conséquent la dérive de surface. En 1972, malgré de bonnes conditions, la faune en adultes d'insectes aquatiques ne représente que 16,4 p. 100 du total, le développement des populations larvaires étant très en retard du fait d'un hiver prolongé et tardif. Ces adultes d'insectes peuvent être très abondants à certaines époques et représenter jusqu'à 85 p. 100 de la dérive de surface (METZ, 1974).

L'analyse plus précise de la composition de la dérive en organismes aquatiques montre que les Diptères sont les plus nombreux avec les Éphéméroptères et les Coléoptères (tabl. 2). Par contre, la répartition en biomasse place les Trichoptères en tête avec les Éphéméroptères. Les variations annuelles sont importantes dans le cas des Diptères, puisqu'en 1972 ce groupe représentait 75,7 p. 100 de la faune aquatique et seulement 37 p. 100 en 1974, ceci en relation avec la diminution régulière des *Chironomidae* associés aux *Ranunculus* sp., dont les herbiers sont en régression dans cette zone. Ce phénomène se retrouve chez les *Nemouridae* répartis dans le même habitat. Par contre, l'accélération du courant, consécutive à cette réduction, semble favoriser la dérive des *Elminthidae*, des Éphéméroptères et des Hydracariens.

Les Planaires, Gordiacées, Annélides et Mollusques sont très rares dans la dérive.

Les Copépodes qui dérivent des lacs (Pavin, Super-Besse) peuvent être très abondants, puisqu'en 1973 ils représentaient 94,6 p. 100 en nombre et 18,3 p. 100 en biomasse de la dérive totale. En 1972, ils sont passés inaperçus et en 1974 ils ne représentent que 9,4 p. 100 du total (en nombre).

En ce qui concerne la taille des animaux, les *Baetidae* étaient plus grands en 1974 qu'en 1973, il en est de même des *Limnephilidae*; les émergences étant plus en retard, les derniers stades larvaires sont plus nombreux. Pour les *Chironomidae* c'est l'inverse, par retard de croissance sur la deuxième génération larvaire.

La composition de la dérive en organismes aériens est beaucoup plus sous la dépendance des facteurs climatiques du moment. En 1972, 59,8 p. 100 des organismes étaient d'origine terrestre contre 57,6 p. 100 en 1973 et 83,3 p. 100 en 1974. La répartition pondérale est différente puisque, si les organismes terrestres représentent 55,5 p. 100 de la dérive de surface en 1973, ils en représentent 75 p. 100 en 1974. Lorsque les conditions climatiques sont favorables (beau temps), la faune aérienne d'origine aquatique est aussi nombreuse que celle d'origine terrestre. Si le temps est pluvieux et la température de l'eau plus basse, les émergences sont freinées et la faune terrestre devient proportionnellement plus abondante.

Les Diptères restent le groupe le plus important (tabl. 3). Les Homoptères (pucerons) peuvent être très abondants en corrélation avec les coups de vent ou la pluie (1972, 1974). Les Coléoptères jamais très nombreux sont souvent assez gros (*Phyllopertha horticola*) et augmentent rapidement la biomasse (1973).

Les autres groupes sont d'importance sensiblement équivalente; l'abondance des Acariens (Oribates) en 1974 est en rapport avec le lessivage et le ruissellement dus aux pluies.

TABLEAU 2

Composition faunistique de la dérive en organismes benthiques de la Couze Pavin en juin 1972, 1973, 1974

(* Les Copépodes, trop nombreux, ne sont pas inclus dans ce tableau)

Faunistic composition of benthic drift in the Couze Pavin stream in June 1972, 1973, 1974

(* Copepoda, too numerous, do not appear in this table)

Groupes systématiques	Pourcentages en nombre			Pourcentages en biomasse	
	1972	1973	1974	1973	1974
<i>Faune aquatique</i>	100	100	100	100	100
Planaires			0,1		0,8
Gordiaces			0,2		7,9
Annélides					
Hirudinées	0,1	0,1	0,2	2,2	11,4
Mollusques					
<i>Ancylidae</i>		0,2		1	
Arachnides					
Hydracariens	0,6	11,2	12,9	1,7	2,2
Crustacés					
Ostracodes			0,1		
Copépodes		*	13,1	*	0,7
Amphipodes	0,2	1,2	1,5	2,8	4,5
Insectes					
Éphéméroptères	10,4	14	15,1	11,9	25,1
<i>Baetidae</i>	8,4	10,2	10,2	7,8	20,1
<i>Ephemellidae</i>	2	3,4	4,9	3,6	5
<i>Ecdyonuridae</i>		0,4		0,5	
Plécoptères	5,7	2,5	2	5,7	4,5
<i>Nemouridae</i>	5,7	2,5	1,7	5,7	3,9
<i>Leuctridae</i>			0,2		0,4
<i>Perlodidae</i>			0,1		0,2
Coléoptères	2,9	11,9	16	3,6	5,3
<i>Dytiscidae</i>	0,3	0,4	0,1	0,2	
<i>Hydraenidae</i>		0,5	0,1	0,1	
(<i>Ptiliidae</i>)		0,4	0,7	0,1	0,2
<i>Hydrophilidae</i>			0,1		
<i>Elminthidae</i>	2,6	10,6	15	3,2	5
Trichoptères	4,2	9,5	1,5	43,7	24,7
<i>Rhyacophilidae</i>			0,1		0,7
<i>Limnephilidae</i>	4,2	9,5	1,4	43,7	24
Diptères	75,7	49,1	37	27	12,6
<i>Dixidae</i>		0,2	0,8		0,4
<i>Simuliidae</i>	12,7	19,4	11,4	8,9	6,4
<i>Ceratopogonidae</i>	0,1		0,3		0,1
<i>Chironomidae</i>	62,3	29,1	23,8	17,7	5,3
<i>Tipulidae</i>		0,2	0,1	0,3	0,1
<i>Blepharoceridae</i>	0,2				
<i>Psychodidae</i>	0,1	0,3	0,3	0,1	0,1
<i>Tabanidae</i>	0,05				
<i>Empididae</i>			0,1		0,1
<i>Ephydriidae</i>			0,1		0,1

TABLEAU 3

*Composition faunistique de la dérive aérienne et terrestre de la Couze Pavin
en juin 1972, 1973, 1974*

*Faunistic composition of aerial and terrestrial drift in the Couze Pavin stream
in June 1972, 1973, 1974*

	Pourcentages en nombre			Pourcentages en biomasse	
	1972	1973	1974	1973	1974
<i>Faune aérienne et terrestre</i>	100	100	100	100	100
Mollusques					
<i>Helicidae</i>		0,1		1,3	
Arachnides	0,3	4,9	19,8	0,6	4,3
Araignées	0,3	0,1	0,5	0,1	1,1
Acariens		4,8	19,3	0,5	3,2
Crustacés					
Oniscoïdes			0,4		0,9
Myriapodes			0,7		1,1
Insectes					
Collemboles	1,3	6,1	8,1	0,7	3,4
Éphéméroptères					
<i>Baetidae</i>		1,6	2,1	3,6	10,2
Plécoptères	3,1	1,4	0,1	7,3	0,6
<i>Nemouridae</i>	3,1	1,2	0,1	2,5	0,6
<i>Leuctridae</i>		0,1		0,3	
<i>Perlidae</i>		0,1		4,5	
Orthoptères	0,1				
Dermaptères		0,2		0,5	
Coléoptères	5,6	7,8	2,7	22,6	17,0
<i>Staphylinidae</i>		1,1	0,4	1,3	0,9
<i>Scarabaeidae</i>		3,1	0,3	17,2	1,8
Divers		3,6	2,0	4,1	15,3
Planipennes			0,3		0,6
Trichoptères					
<i>Limnephilidae</i>	9,8	4,1	1,0	13,8	4,0
Lépidoptères		0,1	0,1	0,6	1,1
Diptères	31,9	55,2	25,8	42,2	35,7
<i>Simuliidae</i>		1,0		0,6	
<i>Ceratopogonidae</i>		0,8	1,6	0,4	3,4
<i>Chironomidae</i>		32,1	10,9	18,0	4,5
<i>Psychodidae</i>		1,4	1,1	0,8	2,3
<i>Empididae</i>		12,4	6,2	13,9	13,0
Divers		7,5	6,0	8,5	12,5
Hyménoptères	4,3	9,1	5,3	2,0	4,4
Psocoptères		0,6		0,3	
Thysanoptères	0,4	1,4	2,6	0,3	0,2
Hétéroptères	0,2	4,2	2,0	2,4	6,8
Homoptères	43,0	3,2	29,0	1,8	9,7

3. — *Fluctuations journalières de la dérive*

L'analyse des fluctuations journalières globales de la densité (par m^3) de la dérive montre des oscillations interannuelles importantes (fig. 2).

En 1972, la densité en organismes dérivants présente une augmentation toutes les 4 à 5 heures. Pendant la phase lumineuse, ces fluctuations sont dues surtout à la faune aérienne et la nuit à la faune aquatique.

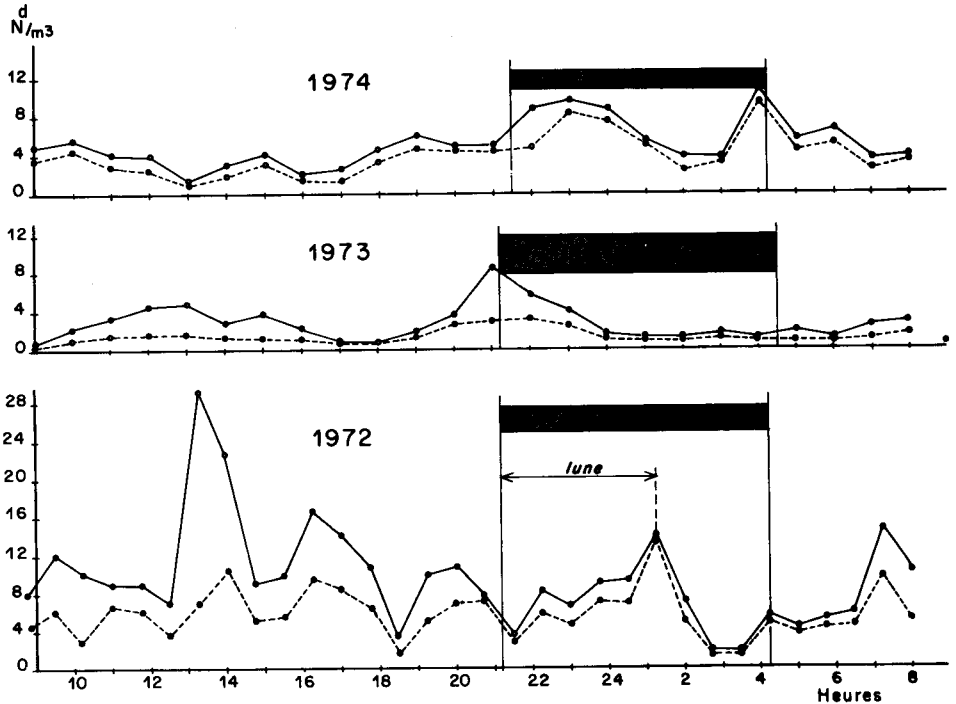


FIG. 2. — *Fluctuations journalières de la dérive globale (trait continu) et de la dérive en organismes benthiques (trait discontinu) en juin 1972, 1973, 1974*

FIG. 2. — *Daily fluctuations of total drift (unbroken line) and benthic organisms drift (broken line) in June 1972, 1973, 1974*

En 1973, les fluctuations plus faibles, mais plus régulières, présentent un maximum au plus fort de la luminosité et un autre au coucher du soleil.

En 1974, la faune aérienne est réduite, la faune aquatique présente deux maximums nocturnes.

Si la faune aérienne est moins dense en 1973 et 1974, la faune aquatique l'est en 1973 seulement.

Une étude du comportement des différents groupes est nécessaire pour mieux comprendre ces fluctuations.

A. *Dérive des organismes aquatiques.*

Beaucoup de groupes sont peu abondants et ne peuvent être étudiés, seuls les plus représentatifs permettent une analyse sur 24 heures.

a) *Insectes.*— *Éphéméroptères.*

Les larves les plus nombreuses appartiennent aux genres *Baetis* sp. et *Ephemera* sp. Les autres genres : *Ecdyonurus* sp., *Rhitrogena* sp. sont rares.

La dérive des *Baetis* sp. présentent des fluctuations de densité bien particulières (fig. 3). En 1972, le pic de densité de 22 h est très faible, il est beaucoup plus intense à 1 h, c'est-à-dire au moment du coucher lunaire. En fin de nuit, un léger pic apparaît

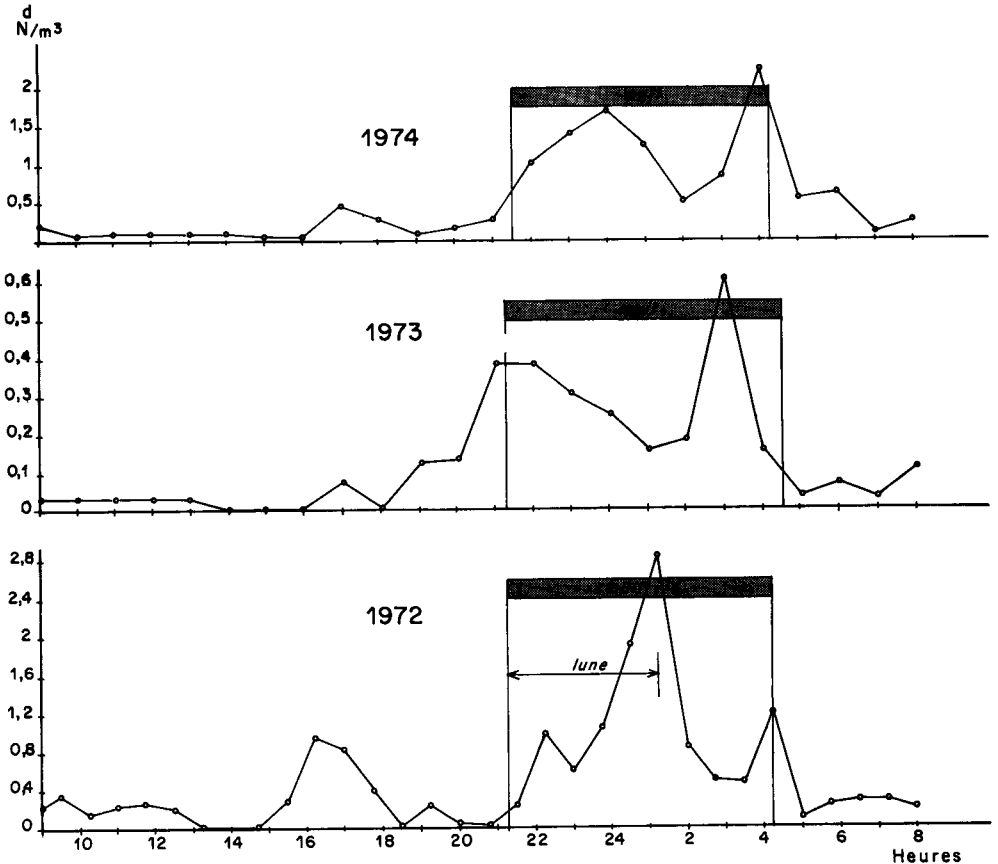


FIG. 3. — Fluctuations journalières de la dérive des larves de *Baetis* sp. en juin 1972, 1973, 1974

FIG. 3. — Daily fluctuations of drift of *Baetis* sp. larvae in June 1972, 1973, 1974

à 4 h. En 1973, le premier pic a lieu au crépuscule (21 h), mais semble tronqué par la crue de 22 h à 24 h ; le pic suivant est très net à 3 h, soit 5 h après. En 1974, le premier pic ne se produit qu'à 24 h, c'est-à-dire après la crue de 21-22 h ; le pic suivant a lieu à 4 h, soit 4 h après. De jour, la dérive est très faible.

L'éclairage de la pleine lune provoque donc une forte dépression de la dérive, qui se déclenche avec intensité dès que la lune disparaît, mais le décalage introduit dans le rythme ne permet guère le développement d'un autre pic. Les crues provoquent aussi des décalages (1974), mais surtout un étalement de la dérive (1973). Les résultats de 1973 sont proches de ceux récoltés par ailleurs (ELLIOTT, MINSHALL, 1968 ; WATERS, 1969 ; MÜLLER, 1970).

Si les densités larvaires sont comparables en 1972 et 1974, elles sont plus faibles en 1973 ; en rapport avec l'état de développement des larves, il y a proportionnellement moins de derniers stades.

La dérive des *Ephemerella ignita* n'est analysable qu'en 1974 (fig. 4). Cette espèce présente le même type de dérive que les *Baetis* sp., mais avec des variations de densité plus faibles.

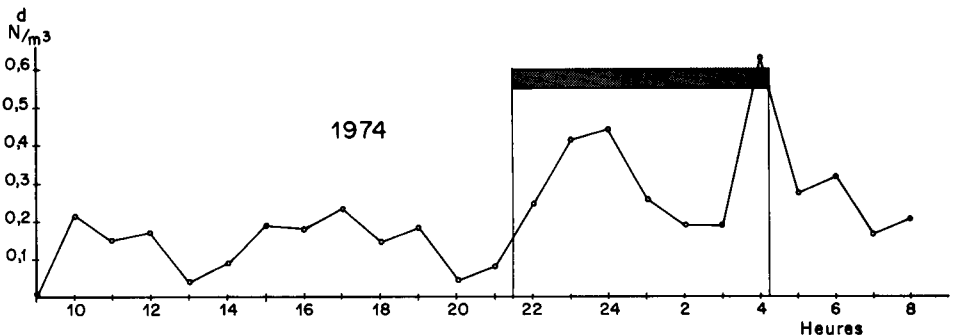


FIG. 4. — Fluctuations journalières de la dérive des larves d'*Ephemerella ignita* en juin 1974

FIG. 4. — Daily fluctuations of drift of larvae *Ephemerella ignita* in June 1974

— Plécoptères.

Seule la famille des *Nemouridae* est bien représentée en 1972 et 1974 (fig. 5).

En 1972, la dérive est intense dans l'après-midi, constituée par des derniers stades proches de la mue imaginale. La densité diminue en fin de journée, pour augmenter après le coucher du soleil et surtout après la disparition de la lune. Après 2 h, il y a une dépression prolongée. Cette dérive nocturne présente proportionnellement moins de larves au dernier stade. En 1974, la dérive est nocturne (larves plus jeunes) avec un pic très étalé après le coucher du soleil et un pic secondaire en fin de nuit.

Cette dérive nocturne est en accord avec les résultats de différents auteurs (ELLIOTT, MINSHALL, 1968 ; WATERS, 1969 ; MÜLLER, 1970 ; ELLIOTT, CORLETT, 1972).

— Coléoptères.

Seule la famille des *Elminthidae* avec le genre *Elmis* sp. est suffisamment abondante en 1974 pour une étude, les adultes étant très rares sont comptés avec les larves (fig. 6).

La densité est élevée entre 22-23 h suivie d'une forte dépression, il y a à nouveau une dérive intense au lever du jour et durant la matinée.

Seule une dérive nocturne est signalée par ELLIOTT (1967), BRUSVEN (1970), ELLIOTT et CORLETT (1972), chez les *Elminthidae*.

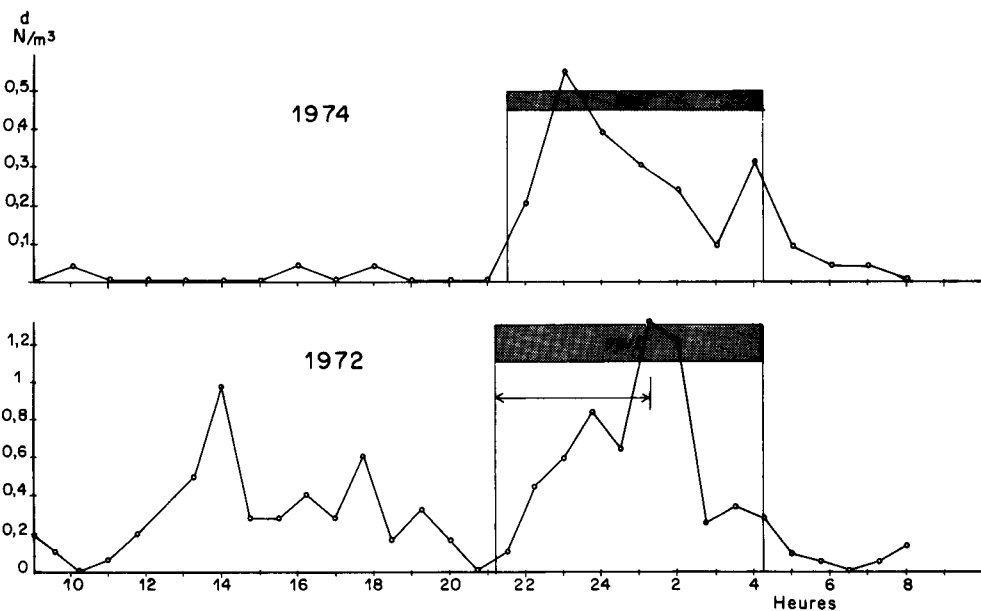


FIG. 5. — Fluctuations journalières de la dérive des larves de Nemouridae (Pléocoptères) en juin 1972 et 1974

FIG. 5. — Daily fluctuations of drift of larvae Nemouridae (Plecoptera) in June 1972 and 1974

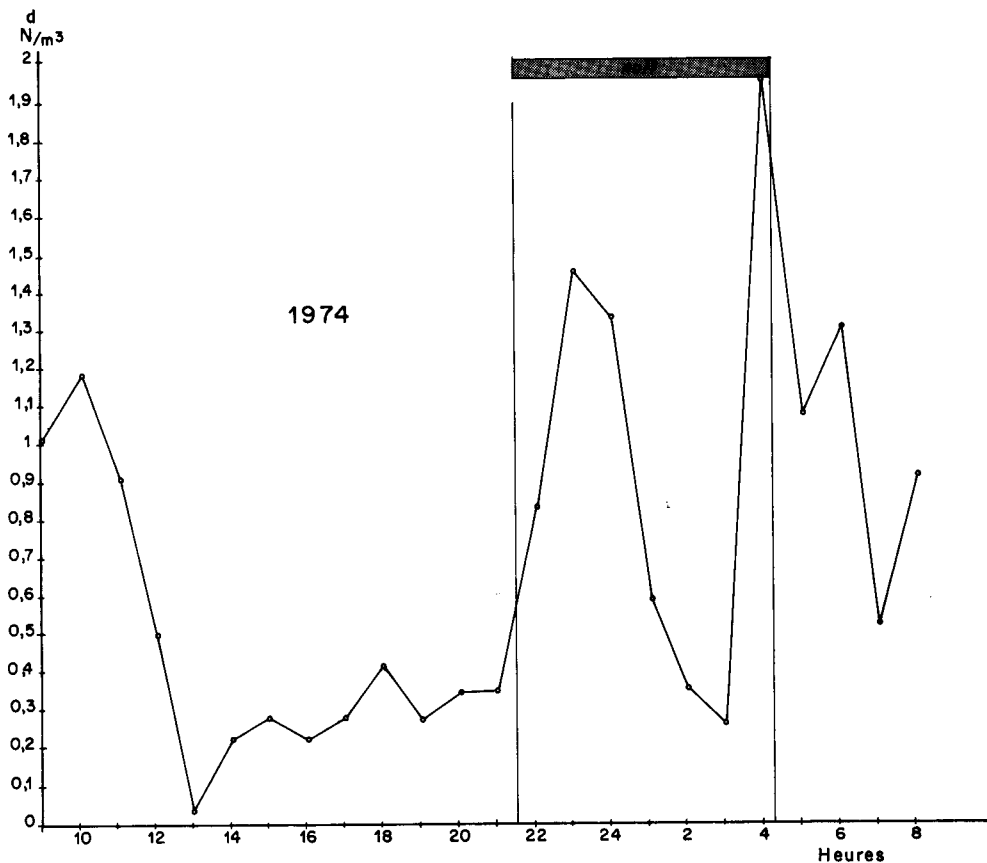


FIG. 6. — Fluctuations journalières de la dérive des Elminthidae (Coléoptères) en juin 1974

FIG. 6. — Daily fluctuations of drift of Elminthidae (Coleoptera) in June 1974

— *Trichoptères.*

La dérive de 1974 est trop faible pour être représentée (fig. 7). Seule la famille des *Limnephilidae* est présente avec le genre *Stenophyllax* sp.

En 1972, les larves dérivantes sont rares le matin, mais abondantes entre 14 h et 17 h, c'est-à-dire au maximum de la température de l'eau. La dérive nocturne est déprimée par l'éclairage lunaire, il n'y a pas de pic secondaire.

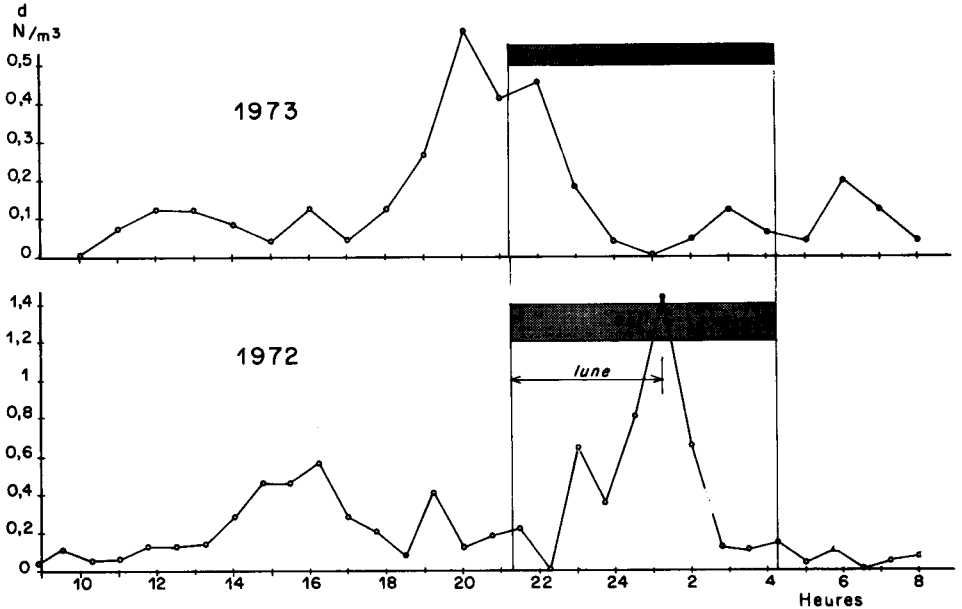


FIG. 7. — Fluctuations journalières de la dérive des larves de *Limnephilidae* (Trichoptères) en juin 1972 et 1973

FIG. 7. — Daily fluctuations of drift of larvae *Limnephilidae* (Trichoptera) in June 1972 and 1973

En 1973, les larves sont moins nombreuses, la densité est stable dans la matinée, elle augmente à partir de 19 h et reste à un niveau élevé jusqu'à 22 h. Ce pic crépusculaire est en accord avec ANDERSON (1967), mais les résultats obtenus sur ces insectes sont variables suivant les auteurs.

ELLIOTT (1967), ELLIOTT et CORLETT (1972) signalent une dérive nocturne, alors que WATERS (1968), BISHOP et HYNES (1969 a) trouvent une dérive diurne. En fait, le stade de développement joue un rôle, les petites larves dérivent surtout le jour et les grosses la nuit proportionnellement à leur importance relative dans le benthos (ANDERSON, 1967). La température influe sur l'amplitude de la dérive et les maximums de densité peuvent être diurnes ou nocturnes (WATERS, 1969 ; WOJTLIK, WATERS, 1970). L'activité trophique peut avoir une influence dans la mesure où elle est nocturne, au moment du maximum de la dérive en particules organiques (GALLEP, 1974).

— Diptères.

La dérive des larves de *Chironomidae* est toujours dense, mais irrégulière (fig. 8). Elle est rarement cyclique, certainement parce que le nombre d'espèces est grand, chacune ayant son propre cycle. Il est possible de noter quelques tendances, comme la baisse de densité en fin de nuit. Si cette réduction débute à 24 h en 1973 et 1974, elle est décalée en 1972 par la lumière lunaire. Il y a une dérive plus intense au maximum de lumière puis une dépression entre 16 h et 19 h, suivie d'une augmentation de densité au crépuscule en accord avec de précédents résultats (NEVEU, 1974), STEINE (1972) trouve une dérive nettement nocturne dans un ruisseau de Norvège.

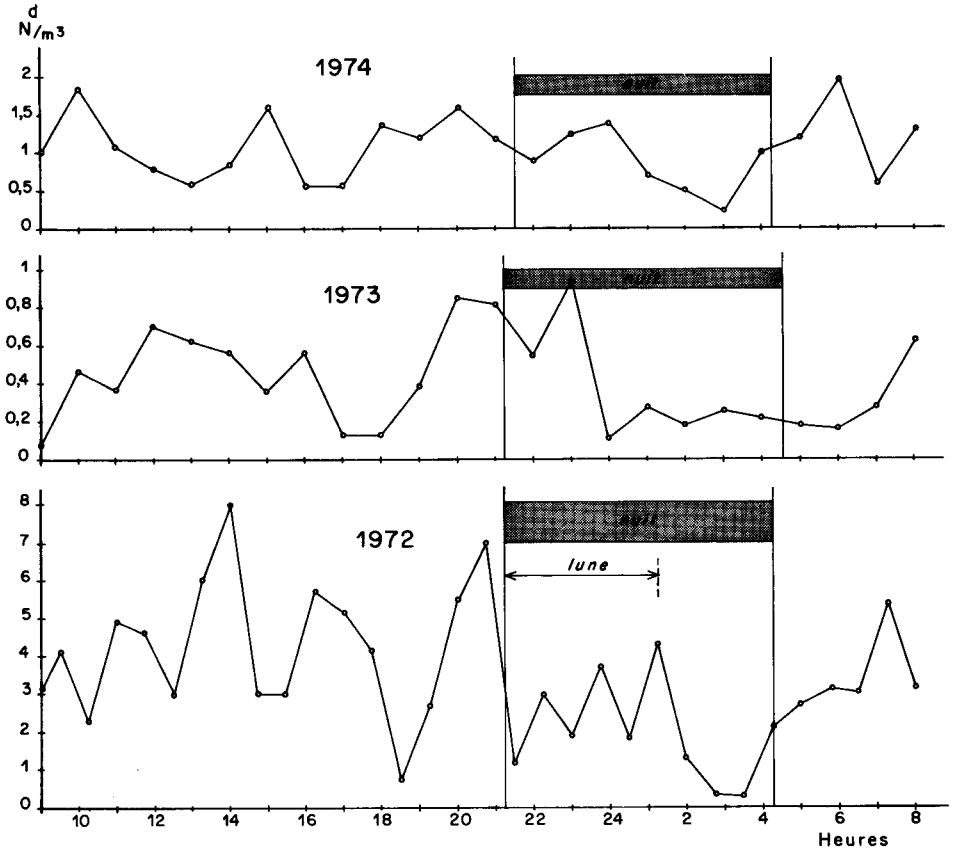


FIG. 8. — Fluctuations journalières de la dérive des larves de *Chironomidae* (Diptères) en juin 1972, 1973, 1974

FIG. 8. — Daily fluctuations of drift of larvae *Chironomidae* (Diptera) in June 1972, 1973, 1974

Les *Simuliidae* sont représentées par les larves de *Simulium monticola*. Les fluctuations journalières sont nettes, la dérive est surtout nocturne (fig. 9). Ces larves sont très sensibles aux fluctuations du courant pour des raisons essentiellement trophiques, une crue au début de la nuit peut inhiber la dérive (NEVEU, 1974). Au contraire, une diminution de débit peut l'augmenter (MINSHALL, WINGER, 1968). Dans le cas de la Couze en 1973 le pic du début de la nuit est tronqué par la crue de 22-24 h,

puis la densité reste faible, le débit se maintenant à niveau plus élevé. En 1974, la crue de 21-22 h bloque le pic crépusculaire qui ne commence qu'à 23 h lorsque les eaux baissent, un 2^e pic apparaît en fin de nuit conformément aux résultats obtenus dans les Pyrénées sur le Lissuraga (NEVEU, 1974).

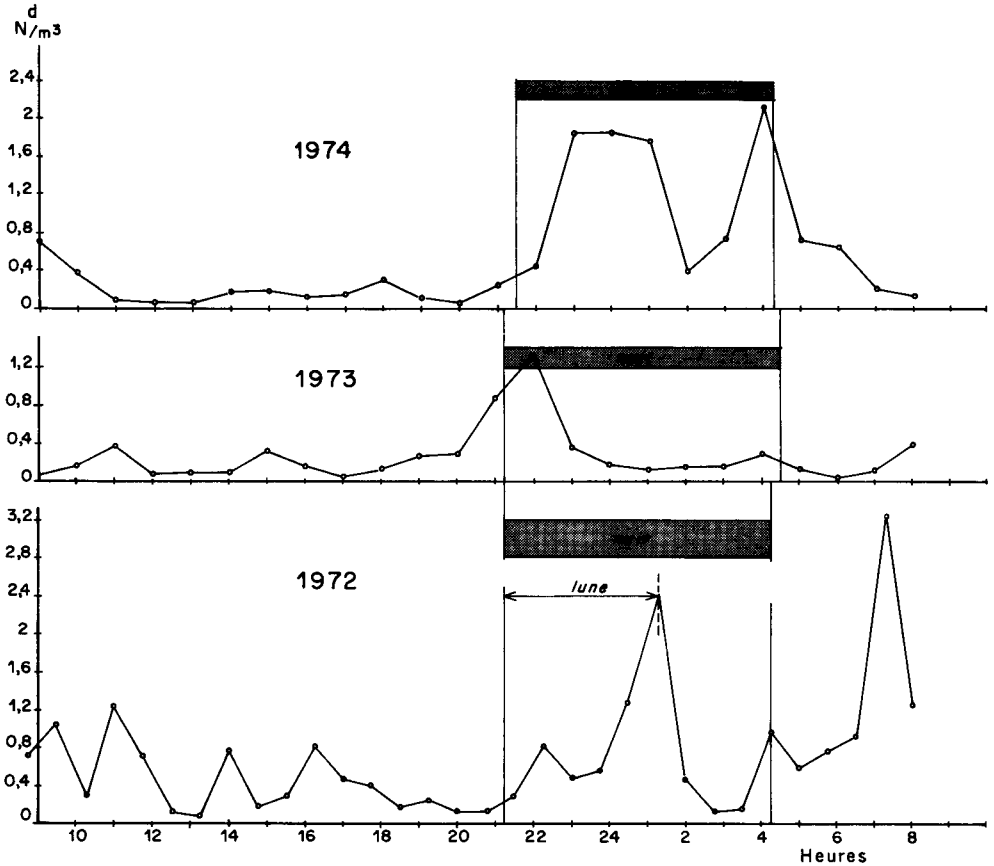


FIG. 9. — Fluctuations journalières de la dérive des larves de Simuliidae (Diptères) en juin 1972, 1973, 1974

FIG. 9. — Daily fluctuations of drift of larvae Simuliidae (Diptera) in June 1972, 1973, 1974

La situation de 1972 est plus complexe. Après un pic crépusculaire faible, inhibé par la lune, le coucher de celle-ci provoque un pic intense. Le pic de fin de nuit n'a guère le temps d'apparaître. Mais une dérive intense dont l'explication reste difficile a lieu dans la matinée. Certes CLIFFORD (1972 a) signale une dérive matinale pour les jeunes stades, MULLER-HAECKEL et MULLER (1970) une dérive matinale en relation avec celle des Diatomées. Mais comparativement aux autres années et au Lissuraga, cette dérive matinale dans la Couze doit plutôt être accidentelle, provoquée par des perturbations dans les zones d'herbiers à *Ranunculus* sur lesquelles les larves se fixent préférentiellement (passage de poissons, de rats, ...).

Les larves des autres familles (*Dixidae*, *Ceratopogonidae*, *Psychodidae*, etc.) sont trop rares pour une quelconque étude. Cependant, il est possible de remarquer que

les larves de *Dixidae* ont été récoltées en 1974 entre 19 h et 21 h, puis entre 1 h et 6 h, c'est-à-dire au moment des chutes de pluie qui lessivent les pierres où se trouvent les larves (WATERS, 1962). Par contre, une forte crue peut bloquer cette dérive (NEVEU, 1974).

b) Crustacés.

Parmi les Amphipodes quelques *Gammarus pulex* ont été capturés, mais toujours à faible densité.

Par contre, une quantité appréciable de zooplancton fut récoltée, surtout des Ostracodes, des Cladocères et des Copépodes. Seul ce dernier groupe a été étudié en 1973 à cause de la grande abondance des *Acanthodiptomus denticornis* WIER., si caractéristiques par leur couleur et leurs antennes. Ces animaux ne peuvent provenir que des lacs Pavin et/ou de Super-Besse où ils ont été signalés.

Cette dérive des Copépodes présente des variations très particulières (fig. 10). Tout au long de la phase diurne, et ce jusqu'à 23 h, la densité est très faible, malgré la crue au début de la nuit. Leur densité n'augmente qu'à 24 h, progressivement, jusqu'à un maximum à 5 h (lever du jour). Leur densité est ainsi multipliée par 250 à 300.

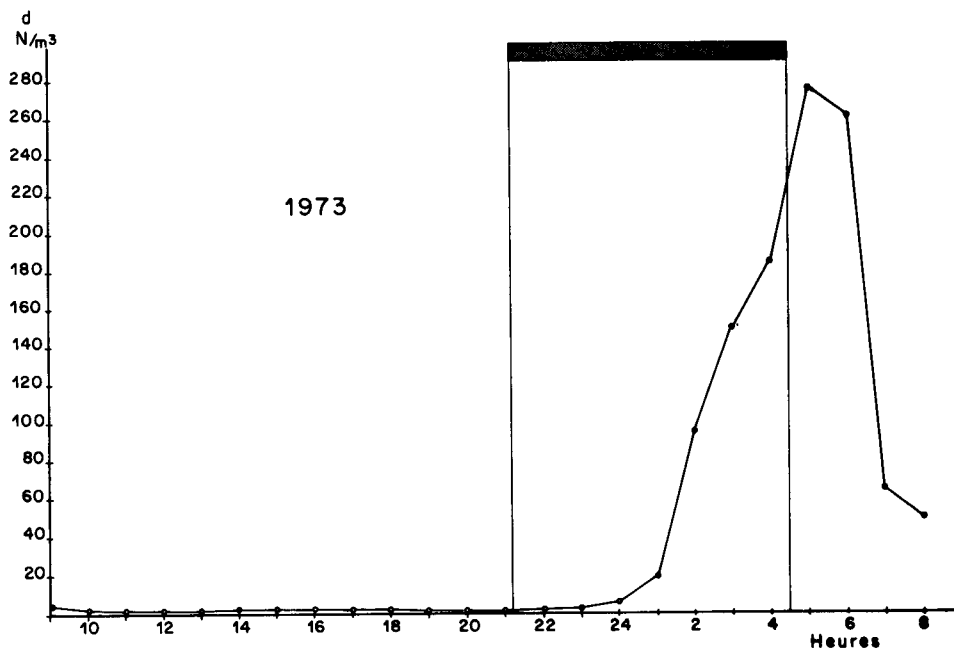


FIG. 10. — Fluctuations journalières de la dérive des Copépodes en juin 1973

FIG. 10. — Daily fluctuations of drift of Copepoda in June 1973

Il est connu qu'en eau stagnante le zooplancton présente des migrations verticales journalières avec une montée vers la surface pendant la phase sombre. Cette ascension s'étale en général sur 2 à 3 h, c'est ce qui a été trouvé par FLIK, HALLE-GAEFF, LINGEMAN (1973) sur le lac Pavin. D'après le graphique de ces auteurs, la migration vers la surface se stabilise entre 23 et 24 h (en juin) et plus de 50 p. 100 de la

biomasse peut se trouver dans les 2 premiers mètres de la surface. Le zooplancton peut alors être aspiré par le déversoir du lac et entraîné dans la Couze.

Ceci explique le décalage nocturne de cette dérive. On peut faire l'hypothèse suivante : lorsque le pic est à son maximum (5 h), il correspond rétrospectivement à la montée maximum dans les lacs qui ne peut être que nocturne, donc au plus tôt à 21 h (0 lux). De proche en proche on peut suivre la montée, le point précédant la dérive (4 h) doit correspondre à la luminosité 1 h plus tôt, c'est-à-dire 20 h, etc. Il est possible de tracer la figure 11 sur laquelle on a placé d'une part la densité des Copépodes dérivants, d'autre part la luminosité supposée être celle régnant au moment de la sortie des lacs, ceci en coordonnées logarithmiques. Il est possible de tracer la courbe 1 dont les 3 premiers points sont alignés, mais celui de 2 h et *a fortiori* celui de 1 h sortent de la droite. On peut penser que cette déviation est due à l'arrivée de la dérive du lac de Super-Besse qui se trouve en amont à une distance double de celle du Pavin (8 km au lieu de 4,1 km). Dans ce cas, la courbe 2 correspond à l'arrivée des Copépodes du lac Pavin. Le fait que l'on puisse aligner 3 points consécutifs indique que la montée des Copépodes vers la surface des lacs se fait en 3 heures. La courbe 1 présente une pente plus forte que la courbe 2 certainement parce que la Couze est issue du lac de Super-Besse par l'intermédiaire d'un siphon central qui aspire brusquement les Copépodes et en pleine eau, alors que l'exutoire du Pavin est latéral et peu profond. Le temps mis pour parcourir la distance entre la sortie des lacs et la station d'étude correspond bien à la vitesse moyenne du courant dans la Couze (0,40-0,50 m/s).

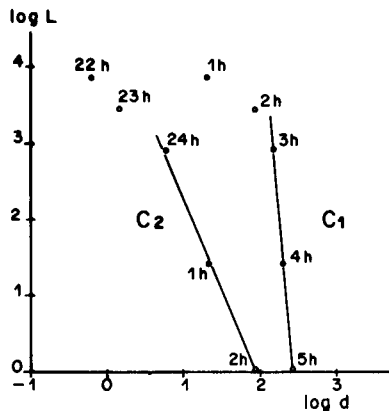


FIG. 11. — Relation entre la densité des Copépodes en dérive au niveau de Besse-en-Chandesse ($\log d$, d en N/m^3) et la luminosité ($\log L$, L en lux) au moment de leur sortie des lacs de Super-Besse (C_1) et Pavin (C_2)

FIG. 11. — Relationship between the density of drifting Copepoda on a level with Besse-en-Chandesse ($\log d$, d in N/m^3) and the luminosity ($\log L$, L in lux) when they leave the lakes of Super-Besse (C_1) and Pavin (C_2)

Lorsque le jour se lève (à 5 h 15, il y a 110 lux), la dérive est encore forte, elle baisse entre 6 h et 7 h. On pourrait s'attendre à une chute plus lente, mais la lumière doit provoquer une descente des Copépodes dans les substrats de la Couze. L'on trouve ceux-ci sous les pierres, dans les amas de débris végétaux, ils alimentent une légère dérive entre 9 h et 23 h, de l'ordre de 1 copépode/mètre cube.

En 1974, les eaux basses, le fonctionnement intermittent de l'émissaire du Pavin n'ont pas permis une étude de cette dérive qui n'a pas dépassé 2 copépodes/m³.

Cet apport d'invertébrés planctoniques issus de lacs n'est donc pas négligeable. Certains auteurs ont signalé ce phénomène, soit la nuit (CLIFFORD, 1972 a, 1972 b), soit plutôt le jour (ELLIOTT, CORLETT, 1972) en rapport souvent avec des variations de débit (crues). Les densités maximales observées sont proches de celles de la Couze, soit 200 à 300 copépodes/mètre cube.

c) *Hydracariens*.

Ces animaux ont été capturés surtout en 1973 et 1974 (fig. 12).

En 1973, la dérive est surtout diurne avec un léger pic au crépuscule et un nocturne qui pourrait être provoqué par la crue. En 1974, la dérive est essentiellement crépusculaire.

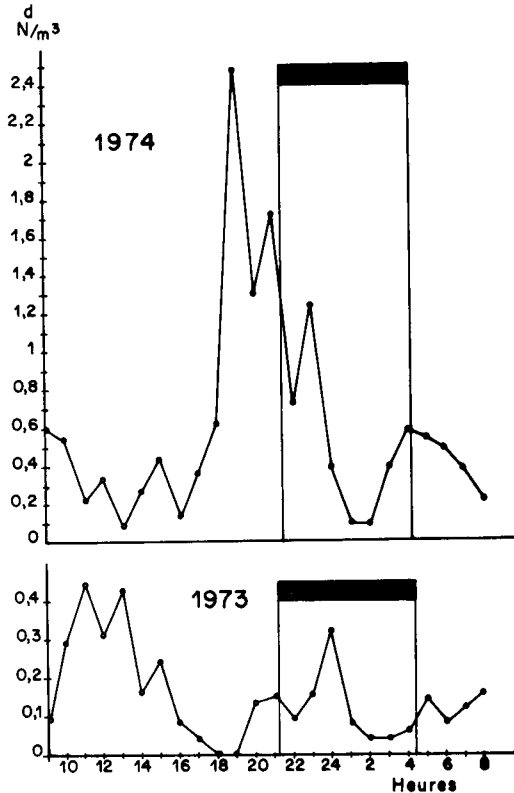


FIG. 12. — Fluctuations journalières de la dérive des *Hydracariens* en juin 1973 et 1974

FIG. 12. — Daily fluctuations of *Hydracariens* drift in June 1973 and 1974

Ces différences s'expliquent par la composition spécifique conformément aux résultats de SCHMIDT (1969) en Allemagne. Cet auteur trouve des espèces dont l'activité est unimodale et diurne (*Sperchon setiger*), nocturne (*Lebertia glabra*), d'autres bimodale avec un pic au coucher du soleil et un au lever (*Lebertia salebrosa*). Cette activité serait en rapport avec la ponte, il y a beaucoup plus de femelles dans la dérive. ELLIOTT et MINSHALL (1968) trouvent un rythme bimodal avec un pic dans l'après-midi et le matin.

B. Dérive des organismes aériens.

a) Adultes d'insectes à larves aquatiques.

Ces insectes peuvent se noyer surtout au moment de leur émergence et de la ponte.

Les Éphéméroptères sont représentés par des *Baetis* sp. aussi bien en 1973 qu'en 1974 (fig. 13). La dérive des subimagos et des imagos est nettement diurne en accord avec ELLIOTT et MINSHALL (1968), THOMAS (1970), HUMPESCH (1971), ELLIOTT et CORLETT (1972), METZ (1974). Elle est plus précoce en 1973 qu'en 1974, l'eau étant plus chaude ; elle semble débiter au-dessus de 12°C et s'arrêter lorsque la température chute, ceci correspond aussi au maximum de luminosité.

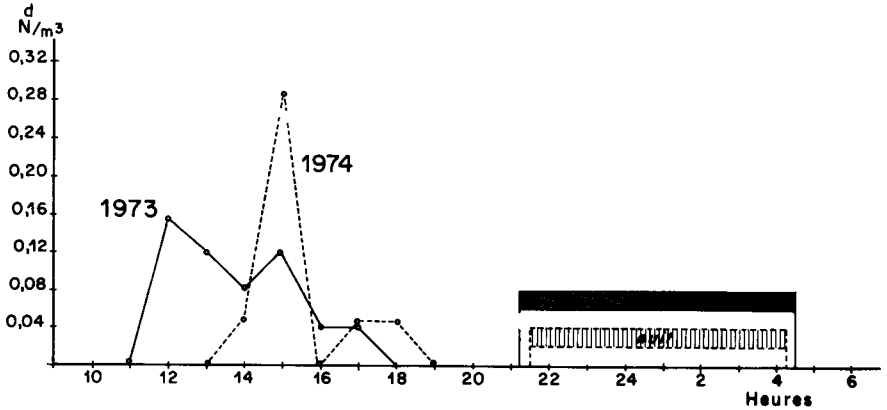


FIG. 13. — Fluctuations journalières de la dérive des subimagos et imagos de *Baetis* sp. en juin 1973 et 1974

FIG. 13. — Daily fluctuations of drift of *Baetis* sp. subimagos and imagos in June 1973 and 1974

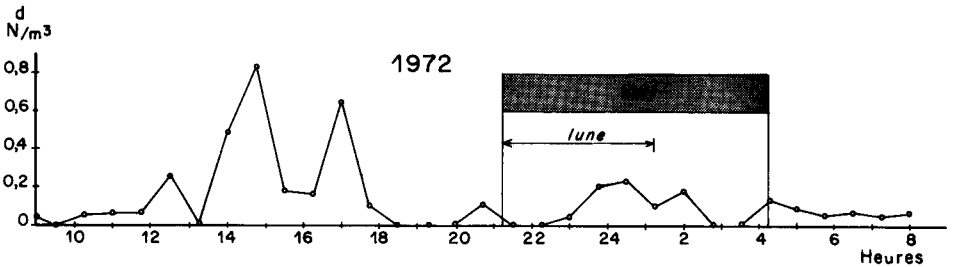


FIG. 14. — Fluctuations journalières de la dérive des imagos de *Protonemura* sp. (Plecoptères) en juin 1972

FIG. 14. — Daily fluctuations of drift of *Protonemura* sp. (Plecoptera) imagos in June 1972

Les Plécoptères adultes ne furent abondants qu'en 1972 (fig. 14). La dérive est diurne, entre 14 h et 17 h, avec de rares éclosions nocturnes. En général, les émergences de Plécoptères sont signalées comme étant nocturnes (WATERS, 1969 ; THOMAS, 1970 ; ELLIOTT, CORLETT, 1972). En fait, ces adultes étaient presque tous des *Protonemura praecox*, ELLIOTT et MINSHALL (1968) considèrent que le genre *Protonemura* sort autant le jour que la nuit et THOMAS (1969) trouve des *Nemoura cinerea* de jour.

Les Trichoptères *Limnephilidae* ont été récoltés en 1972 et 1973 (fig. 15). Les éclosions sont diurnes au maximum de la lumière, cela est très net en 1972, le reste

du temps les sorties sont rares. ELLIOTT et CORLETT (1972) trouvent des émergences nocturnes, mais BISHOP et HYNES (1969 a) et THOMAS (1970) trouvent des imagos en dérive aussi bien le jour que la nuit, ceci en fonction des espèces.

Les *Chironomidae* adultes ne présentent pas de rythme. En 1972 la plupart ont été capturés de jour, il en est de même en 1973 avec cependant un pic crépusculaire comme sur le *Lissuraga* (NEVEU, 1974). En 1974, les éclosions ont été régulières sur 24 h et peu denses.

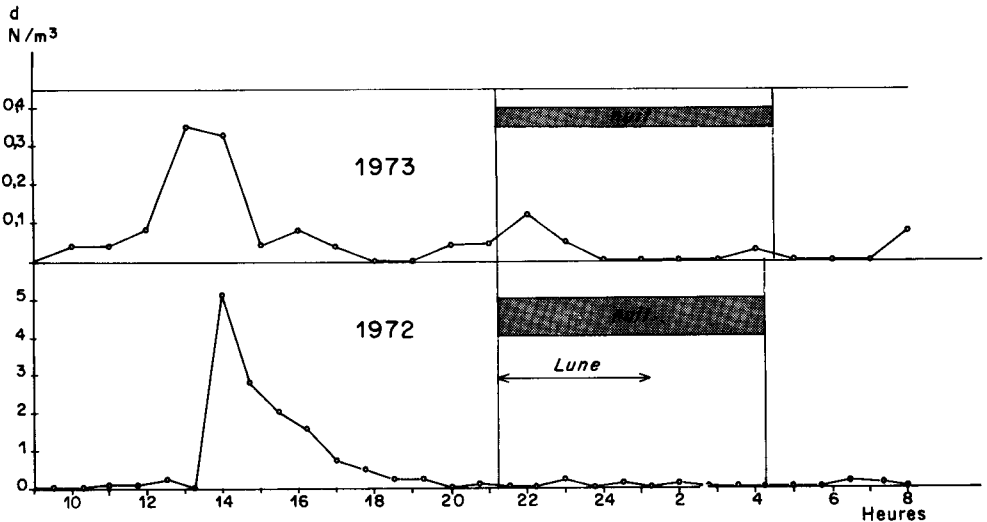


FIG. 15. — Fluctuations journalières de la dérive des imagos de Trichoptères en juin 1972 et 1973

FIG. 15. — Daily fluctuations of drift of Trichoptera imagos in June 1972 and 1973

b) *Arthropodes d'origine terrestre.*

Le résultat le plus marquant est celui concernant la dérive des Acariens terricoles (Oribates) en 1974 (fig. 16). Ces animaux que l'on trouve normalement en faible

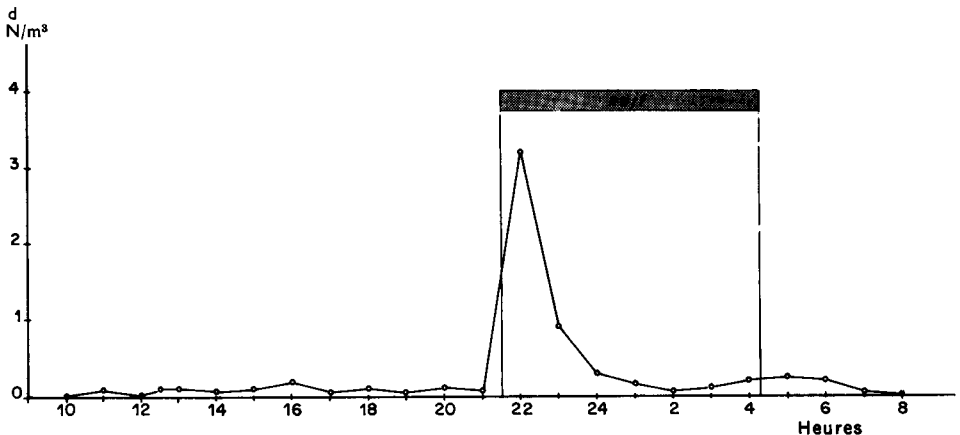


FIG. 16. — Fluctuations journalières de la dérive des Acariens en juin 1974

FIG. 16. — Daily fluctuations of Acariens drift in June 1974

quantité dans la dérive présentent une augmentation de densité importante à 22 h, au moment de la crue et du ruissellement des eaux pluviales qui les entraînent dans la Couze.

De nombreux insectes d'origine terrestre ont été capturés sans rythme particulier. La plupart étant actifs de jour se retrouvent noyés pendant cette période. C'est en particulier le cas des Diptères (*Sciaridae*, *Empididae*, *Muscidae*, etc.), des Homoptères (Pucerons). Il en est de même des Coléoptères (*Staphylinidae*, *Curculionidae*, *Coccinellidae*, *Phyllopertha horticola*, etc.), des Hyménoptères (Fourmis), mais avec cependant une dérive notable pour la première moitié de la nuit.

Les fluctuations de la densité de ces groupes dépendent surtout des conditions météorologiques (pluie, vent, température) et sont complexes à étudier.

4. — *Les rapports de la dérive avec le benthos en place*

Chaque année des échantillons de faune benthique ont été récoltés au filet de Surber à mailles de 0,25 mm, juste en amont de l'étude de la dérive, dans les zones lotiques (cailloux, graviers) et dans les zones lenticques (sables, vases). Il est possible de comparer cette faune (tabl. 4) avec celle se trouvant dans la dérive (tabl. 2).

Les Diptères sont proportionnellement plus abondants dans la dérive que dans le benthos, particulièrement les *Simuliidae*. Ils sont aussi plus diversifiés dans la dérive, mais ceci est une question d'impact de l'échantillonnage benthique, car la dérive a l'avantage d'homogénéiser toute la faune amont.

Les Trichoptères très abondants dans le benthos le sont beaucoup moins dans la dérive, mais leur diminution progressive de 1972 à 1974 se retrouve dans le benthos.

Les Éphéméroptères sont au contraire de plus en plus abondants de 1972 à 1974, tant par le développement des *Baetis* sp. que par celui d'*Ephemerella ignita*, mais cela ne se retrouve pas dans la dérive.

Les Coléoptères sont aussi abondants dans la dérive que dans le benthos.

Les Plécoptères sont rares dans les échantillons benthiques, car la grande majorité des larves se trouve dans les herbiers à Renoncules.

Les résultats quantitatifs peuvent être résumés (tabl. 5). La densité journalière moyenne est variable suivant les années pour un débit du ruisseau relativement constant, chaque m³ d'eau transporte de 3 à 9 invertébrés.

Si l'on rapporte ces densités à celles du benthos et en admettant que 1 m³ recouvre environ 4 m² du fond, alors à chaque instant la dérive en organismes aquatiques ne représente en nombre que 0,02 à 0,08 p. 100 des stocks en place : ceci montre bien que la dérive reste une sorte d'accident pour les animaux se déplaçant sur le fond, le nombre d'accidents étant proportionnel à l'intensité de la circulation, c'est-à-dire à l'activité motrice des animaux. En biomasse, le très faible pourcentage en 1974 s'explique par l'abondance des Trichoptères.

Ces résultats sont du même ordre que ceux obtenus par ELLIOTT (1965, 1967), BISHOP et HYNES (1969 a).

Lorsque la densité du benthos augmente, celle de la dérive augmente très vite. Ainsi lorsque l'on passe de 1 475 invertébrés/m² (moyenne lenticque + lotique) en 1972 à 1 915 en 1973 (soit + 30 p. 100) ou à 2 035 en 1974 (+ 38 p. 100), la densité de la dérive est multipliée par 4. Par contre, REISEN et PRINS (1972) considèrent que

TABLEAU 4

Composition faunistique du benthos en amont de la zone d'étude de la dérive en juin 1972, 1973, 1974

(L = facies lotique, l = facies lentique)

Faunistic composition of benthos above the study area of drift in June 1972, 1973, 1974

(L = lotic facies, l = lentic facies)

Groupes systématiques	Pourcentages en nombre						Pourcentage en biomasse					
	1972		1973		1974		1972		1973		1974	
	L	l	L	l	L	l	L	l	L	l	L	l
Planaires		1,9						1,5				
Annélides												
Oligochètes												
<i>Tubificidae</i>		5,2	21,9	54,6		22,0		8,6	2,6	9,0		3,0
Hirudinéés												
<i>Erpobdellidae</i>		0,4	0,8		0,8	3,9		3,1	9,3		1,3	11,6
Mollusques												
Gastéropodes												
<i>Ancylidae</i>	10,3		0,4				7,8		0,2			
Arachnides												
Hydracariens			2,0		5,6	0,4			0,1		0,4	0,1
Crustacés												
Amphipodes		0,4			0,8	1,1		0,6			2,5	1,1
Insectes												
Éphéméroptères	6,9	15,4	18,7	4,6	73,0	18,9	10,6	19,9	14,5	5,3	52,4	5,6
<i>Potamanthidae</i>						0,4						0,2
<i>Ecdyonuridae</i>	6,0		0,8		5,5	5,3	9,9		0,8		11,5	3,2
<i>Baetidae</i>	0,9	2,7	3,2		27,8	3,9	0,7	9,5	1,8		31,1	1,5
<i>Ephemereidae</i>		12,7	14,7	4,6	39,7	9,3		10,4	11,9	5,3	9,8	0,7
Plécoptères	0,9	0,7				0,7	0,2	0,5				1,0
<i>Nemouridae</i>						0,7						1,0
<i>Perlodidae</i>	0,9	0,7					0,2	0,5				
Coléoptères		5,6	19,6	13,6	6,3	10,7		1,8	4,7	7,9	1,8	0,6
<i>Dytiscidae</i>				2,3						2,3		
<i>Hydraenidae</i>		3,4	0,8					1,1	0,5			
<i>Elminthidae</i>		2,2	18,8	11,3	6,3	10,7		0,7	4,2	5,6	1,8	0,6
Trichoptères	62,1	4,9	22,3	11,3	2,4	18,5	73,8	15,9	66,1	75,2	29,5	75,8
<i>Hydropsychidae</i>	2,6						6,3					
<i>Rhyacophilidae</i>	25,0		16,3				15,2		38,2			
<i>Limnephilidae</i>	34,5	4,5	6,0	11,3	2,4	18,5	52,5	14,7	27,9	75,2	29,5	75,8
<i>Sericostomatidae</i>		0,4						1,2				
Diptères	19,8	65,5	14,3	15,9	11,1	23,8	7,6	48,1	2,5	2,6	12,1	1,3
<i>Simuliidae</i>			3,2		1,6				1,1		0,3	
<i>Ceratopogonidae</i>			1,6						0,6			
<i>Chironomidae</i>	18,9	65,5	9,5	15,9	8,7	23,8	7,3	48,1	0,8	2,6	0,9	1,3
<i>Rhagionidae</i>	0,9				0,8		0,3				10,9	

TABLEAU 5

Les relations quantitatives entre les organismes en dérive et les organismes du benthos en juin 1972, 1973, 1974 (sans les Copépodes en 1973)

Quantitative relationships between drifting organisms and benthic organisms in June 1972, 1973, 1974 (without Copepoda in 1973)

	Nombre			Biomasse en g	
	1972	1973	1974	1973	1974
Invertébrés capturés dans le filet en 24 h :					
– Invertébrés aquatiques	7 698	3 516	9 556	23	17
– Invertébrés aériens	5 397	3 516	2 721	34,3	6,5
– Invertébrés totaux	13 095	7 032	12 277	54,3	23,5
Débit d'eau dans le filet (m ³ /24 h)	1 407	2 505	2 104		
Débit total du ruisseau (m ³ /24 h)	50 900	55 620	48 380		
Dérive totale dans le ruisseau en 24 h :					
– Invertébrés aquatiques	278 423	78 055	219 788	511,5	391,8
– Invertébrés aériens	194 947	78 055	62 583	695,3	149,8
– Invertébrés totaux	473 370	156 110	282 371	1 206,8	541,6
Densité journalière moyenne de la dérive pour 1 m ³ :					
– Invertébrés aquatiques	5,47	1,40	4,55	9,2 10 ⁻³	8,1 10 ⁻³
– Invertébrés aériens	3,83	1,40	1,29	12,5 10 ⁻³	3 10 ⁻³
– Invertébrés totaux	9,30	2,80	5,84	21,7 10 ⁻³	11,1 10 ⁻³
Densité moyenne du benthos pour 1 m ² .	1 915	1 475	2 035	12	23,4
Rapport entre le benthos et la dérive en invertébrés aquatiques (%)	0,08	0,02	0,07	0,02	0,008

la densité du benthos a peu d'influence sur la dérive, celle-ci étant surtout en corrélation avec les activités de nymphose ou d'émergence.

Cette augmentation de biomasse se traduit aussi par une diversification de la faune. En effet, si l'on emploie la formule de Shannon au niveau des familles : $D = - \sum p \log_2 p$ (D étant la diversité et p la proportion de chacune des familles), l'on constate une augmentation de la diversité de la dérive (D) en rapport avec celle du benthos lotique et lentique (D') (fig. 17).

La dérive, malgré sa faible densité moyenne instantanée, mais grâce à sa permanence dans le temps, permet le passage en un point d'une quantité importante d'organismes. Ainsi en 1973, cette quantité est de 1,2 kg/24 h de matière vivante pour toute la largeur de la Couze et de 0,54 kg/24 h seulement en 1974.

Il faut remarquer qu'à la faible densité benthique de 1973 correspond une faiblesse numérique de la dérive aquatique. La biomasse est cependant plus forte que celle de 1974 : les organismes aquatiques de 1973 pèsent en moyenne 6,5 mg contre 1,8 mg en 1974. La forte biomasse de la dérive de surface en 1973 provient surtout de l'abondance du petit hanneton *Phyllopertha horticola*.

En 1973, il faut ajouter 271 g/24 h de Copépodes avec une densité journalière moyenne de 48,7 copépodes/mètre cube.

Si la dérive provenait uniquement de la zone immédiatement en amont du filet, cela provoquerait un dépeuplement. En supposant que celui-ci soit total, la surface hypothétique concernée serait de 94 m² en 1972, de 54 m² en 1973 et de 108 m² en 1974, soit pour une largeur de 6 m un secteur amont variant de 9 à 18 m de longueur, mais en fait, la dérive provient d'une zone plus vaste et le dépeuplement n'est pas visible. Chaque animal progresse par une succession de dérives à courte distance, mais au cours du développement des distances appréciables peuvent être franchies (ELLIOTT, 1971 ; McLAY, 1970). Par ailleurs, il y a souvent une partie des organismes qui remontent vers l'amont en progressant sur le fond (BISHOP, HYNES, 1969 b ; ELLIOTT, 1971).

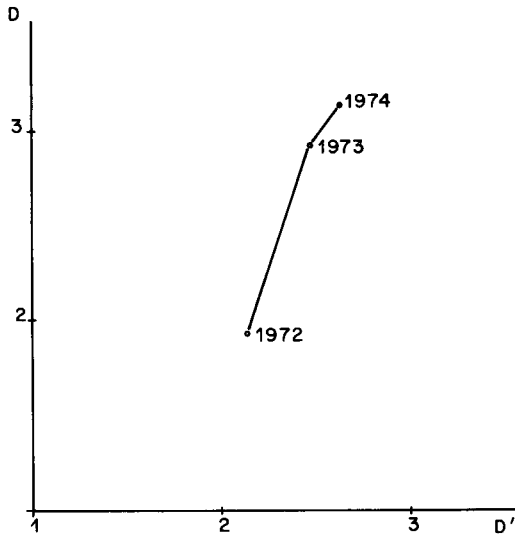


FIG. 17. — Relation entre la diversité de la dérive (D) et la diversité moyenne du benthos (D') de 1972 à 1974

FIG. 17. — Relationship between the drift variety (D) and the mean variety of benthos (D') from 1972 to 1974

IV. — CONCLUSION

Cette étude nous a montré la multiplicité des facteurs réglant la dérive. La lumière reste le facteur principal en ce qui concerne les rythmes journaliers. Mais même en se plaçant dans les mêmes conditions de nycthémère, l'aspect des rythmes peut être très différent en fonction de l'état du développement larvaire, des conditions météorologiques instantanées, etc.

La lumière lunaire a un rôle nettement dépressif lorsqu'elle est intense (pleine lune), ce qui montre que le seuil de sensibilité des animaux est peu élevé. Ce phénomène a déjà été signalé par ANDERSON (1966), BISHOP et HYNES (1969 a).

Les variations de débit provoquent des décalages dans les rythmes d'activité.

Les conditions climatiques du moment influent beaucoup sur l'intensité de la dérive de surface. Dans la Couze, la plupart des émergences d'adultes à larves aqua-

tiques sont diurnes et dépendent de la température de l'eau. Les organismes sont abondants dans la journée en rapport avec leur activité de vol. Les pluies peuvent entraîner certains d'entre eux (Acariens).

Les lacs déversent une quantité importante de plancton dans le ruisseau et augmentent l'énergie disponible dans ce système rhéophile.

Les différents taxa ne dérivent pas proportionnellement à leur densité benthique, cela dépend de leur adaptation au courant (Trichoptères) mais aussi des rythmes d'activité et de leur intensité. Il semblerait que les organismes polyvoltins, à productivité annuelle très élevée par rapport à leur densité moyenne instantanée, soient ceux qui dérivent le plus, en rapport avec des dépenses métaboliques plus élevées (croissance rapide, activités trophiques intenses).

La dérive représente une nourriture disponible pour le poisson non seulement en larves aquatiques accessibles, mais aussi en invertébrés exogènes abondants en période estivale. Ainsi une analyse sommaire à partir d'un petit échantillon de 13 truites (*Salmo fario*) capturées en amont du filet de dérive montre que 56 p. 100 (en poids) de la nourriture sont constitués par des organismes aquatiques (Trichoptères, Éphéméroptères) et 44 p. 100 par des aériens, dont 65 p. 100 sont d'origine terrestre (*Empididae*, Coléoptères, etc.). MERZ (1974) trouve près de 94 p. 100 du contenu stomacal constitué par des adultes de larves aquatiques.

Reçu pour publication en janvier 1975.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. le Professeur de Puytorac pour son accueil à la Station Biologique de Besse-en-Chandesse. Cette étude a pu être réalisée grâce à la collaboration des élèves de l'Institut national agronomique au cours de trois séjours de 1972 à 1974.

SUMMARY

THE DRIFT OF AQUATIC AND TERRESTRIAL INVERTEBRATES IN A STREAM OF MASSIF CENTRAL — THE COUZE PAVIN

In the Couze Pavin the summer surface drift represents 32 to 50 p. 100 of drifting organisms, the terrestrial fauna being relatively constant and near 25 p. 100.

Diptera represent 37 to 75.7 p. 100 of the individuals from aquatic drift but only 12.6 to 27 p. 100 of the biomass; Trichoptera represent only 1.5 to 9.5 p. 100 in number but 24.7 to 43.7 p. 100 in biomass.

In number Diptera represent from 25.8 to 55.2 p. 100 of the surface drift and 35.7 to 42.2 p. 100 of the biomass.

The drift is nocturnal as far as Ephemeroptera larvae (*Baetis*, *Ephemera*), Plecoptera (*Nemouridae*), Diptera *Simuliidae* are concerned. It is diurnal for Trichoptera *Limnephilidae* (*Stenophyllax*). It is bimodal, diurnal and nocturnal for Coleoptera *Elminthidae* (*Elmis*), Diptera *Chironomidae*, Hydracarians.

Full moon has a very clear depressive effect on drift intensity for aquatic larvae.

Swelling of waters, however small, has a disturbing effect on the rhythms.

Lakes pour a relatively fair amount of zooplankton in the stream and the drift of Copepoda is nocturnal in relation to the vertical migrations at the level of lakes.

The drift of adults for Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera, is diurnal. As far as terrestrial organisms are concerned, the drift varies a lot according to meteorological conditions.

The stream yields a large quantity of drifting organisms : from 0.5 to 1.4 kg/24 hr (fresh weight).

Trout feed as much on aquatic fauna as on surface drift.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON N. H., 1966. Depressant effect of moonlight on activity of aquatic insects. *Nature, Lond.*, **209**, 319-320.
- ANDERSON N. H., 1967. Biology and downstream drift of some Oregon Trichoptera. *Can. Ent.*, **99**, 507-521.
- BISHOP J. E., HYNES H. B. N., 1969 a. Downstream drift of the invertebrate fauna in a stream ecosystem. *Arch. Hydrobiol.*, **66**, 56-90.
- BISHOP J. E., HYNES H. B. N., 1969 b. Upstream movements of the benthic invertebrates in the Speed River, Ontario. *J. Fish. Res. Bd, Canada*, **26** (2), 279-298.
- BRUSVEN M. A., 1970. Drift periodicity of some riffle beetles (Coleoptera : Elmidae). *J. Kans. Ent. Soc.*, **43** (4), 364-371.
- CLIFFORD H. F., 1972 a. Drift of invertebrates in an intermittent stream draining marshy terrains of West Central Alberta. *Can. J. Zool.*, **50** (7), 985-991.
- CLIFFORD H. F., 1972 b. A year's study of the drifting organisms in a brown-water stream of Alberta, Canada. *Can. J. Zool.*, **50**, 975-983.
- DORGELO J., LAIR N., 1973. Downstream drift in two brooks of Auvergne. Preliminary observations. *Ann. St. Biol., Besse-en-Chandesse*, **8**, 103-117.
- ELLIOTT J.-M., 1965. Invertebrate drift in a mountain stream of Norway. *Norsk ent. Tidsskr.*, **13**, 1-2, 97-99.
- ELLIOTT J.-M., 1967. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. *Arch. Hydrobiol.*, **63** (2), 202-237.
- ELLIOTT J.-M., 1971. The distances travelled by drifting invertebrates in a Lake District stream. *Ecologia*, **6** (3), 191-220.
- ELLIOTT J.-M., CORLETT J., 1972. The ecology of Morecambe Bay. IV. Invertebrate drift into and from the river Keven. *J. appl. Ecol.*, **9** (1), 195-205.
- ELLIOTT J.-M., MINSHALL G. W., 1968. The invertebrate drift in the River Duddon, English lake district. *Oikos*, **19**, 39-52.
- FLIK B. J. G., HALLEGAEFF G. M., LINGEMAN R., 1973. Limnological notes on Lac Pavin (Auvergne, France). *Ann. St. Biol., Besse-en-Chandesse*, **8**, 119-146.
- GALLEP G., 1974. Diel periodicity in the behaviour of the caddisfly, *Brachycentrus americanus* (BANKS). *Freshwat. Biol.*, **4** (2), 193-204.
- HUMPESCH U., 1971. Zur Faktorenanalyse des Schlüpfrythmus der Flugstadien von *Baetis alpinus* PICT. (*Baetidae*, *Ephemeroptera*). *Oecologia*, **7** (4), 328-341.
- MCLAY C., 1970. A theory concerning the distance travelled by animals entering the drift of a stream. *J. Fish. Res. Bd, Canada*, **27** (2), 359-370.
- METZ J.-P., 1974. Die Invertebratendrift an der Oberfläche eines Voralpenflusses und ihre selektive Ausnutzung durch die Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri*). *Oecologia*, **14** (3), 247-267.
- MINSHALL G. W., WINGER P. V., 1968. The effect of reduction in stream flow on invertebrate drift. *Ecology*, **49** (3), 580-582.
- MÜLLER K., 1970. Die Drift von Insektenlarven in Nord- und Mitteleuropa. *Ost. Fisch.*, **23**, 5-6, 111-117.
- MÜLLER-HAECKEL A., MÜLLER K., 1970. Chronobiologie in Fließgewässern. *Ost. Fisch.*, **23**, 5-6, 90-96.
- NEVEU A., 1974. La dérive des stades aquatiques de quelques familles de Diptères torrenticoles. *Ann. Hydrobiol.*, **5** (1), 15-42.
- REISEN W. K., PRINS R., 1972. Some ecological relationships of the invertebrate drift in Praters Creek, Pickens County, South Carolina. *Ecology*, **53** (5), 876-884.
- SCHMIDT H. W., 1969. Tages- und jahresperiodische Driftaktivität der Wassermilben (*Hydrachnellae*, *Acari*). *Oecologia*, **3** (2), 240-248.
- STEINE I., 1972. The number and size of drifting nymphs of *Ephemeroptera*, *Chironomidae*, and *Simuliidae* by day and night in River Stranda, Western Norway. *Norsk ent. Tidsskr.*, **19** (2), 127-131.
- THOMAS E., 1969. Zur Tagesperiodik des Schlüpfens von Ephemeropteren und Plecopteren. *Oecologia*, **3** (2), 230-239.
- THOMAS E., 1970. Die Oberflächendrift im Kaltisjokk. *Ost. Fisch.*, **23**, 5-6, 101-111.

- WATERS T. F., 1962. Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. *Ecology*, **43** (2), 316-320.
- WATERS T. F., 1968. Diurnal periodicity in the drift of a day active stream invertebrate. *Ecology*, **49** (1), 152-153.
- WATERS T. F., 1969. Diel patterns of aquatic invertebrate drift in streams of Northern Utah. *Utah Acad. Proceed.*, **46** (2), 109-130.
- WOJTALIK T. A., WATERS T. F., 1970. Some effects of heated water on the drift of two species of stream invertebrates. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **99** (4), 782-788.
-