

ÉCOLOGIE D'UN RUISSEAU A TRUITES DES PYRÉNÉES-ATLANTIQUES, LE LISSURAGA

II. — LES FLUCTUATIONS THERMIQUES DE L'EAU ;
RÉPERCUSSION SUR LES PÉRIODES DE SORTIE ET LA TAILLE
DE QUELQUES ÉPHÉMÉROPTÈRES, PLÉCOPTÈRES ET TRICHOPTÈRES

M. THIBAUT

avec la collaboration technique de J.-C. VIGNES et B. ELHORGA

Station d'Hydrobiologie, I. N. R. A.,
64 - Biarritz

RÉSUMÉ

1. L'eau d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga, possède une température élevée ; la température moyenne hebdomadaire n'a jamais été inférieure à 5°C et a été supérieure à 15°C pendant 10 à 23 semaines selon l'année et la localité de mesure, de 1965 à 1969. La température moyenne hebdomadaire de l'eau suit la température moyenne hebdomadaire de l'air : ces deux valeurs sont assez proches l'une de l'autre puisque l'écart entre elles est inférieur ou égal à 2°C pendant plus de la moitié de l'année.

2. Les températures de l'eau du Lissuraga et de sept autres cours d'eau à truites, la plupart situés en Gande-Bretagne, sont comparées. Le Lissuraga est le plus chaud. Cette élévation de température peut être due, d'une part à la latitude plus au sud, d'autre part à la proximité de l'océan Atlantique. La température de l'eau du Lissuraga présente les fluctuations thermiques quotidiennes les plus faibles ; elles sont inférieures à 2°C pendant la moitié de l'année environ.

3. Les stades ailés de six espèces printanières et estivales d'insectes aquatiques du ruisseau français sortent avec une précocité variant de un à trois mois par rapport à un cours d'eau anglais où ces espèces ont été étudiées (*Ephemera ignita* (PODA), *Baetis muticus* LINNÉ, *Leuctra hippopus* KEMPNY, *Chloroperla torrentium* (PICTET), *Agapetus fuscipes* CURTIS et *Silo nigricornis* (PICTET)). Cette précocité s'accompagne d'un allongement important de la durée de la période de sortie chez les Ephéméroptères et les Trichoptères. La seule espèce automnale, *Leuctra fusca* LINNÉ, présente au contraire un retard de deux mois dans la période de sortie. La durée de cette période de sortie n'est alors pas modifiée.

4. Le rôle de la température sur la précocité et l'allongement de la période de sortie des espèces printanières et estivales ainsi que sur le retard observé chez l'espèce automnale et sur la taille des larves d'Ephéméroptères est discuté.

I. — INTRODUCTION

L'étude d'un cycle animal dans la nature, qu'il soit pluriannuel, annuel ou étalé sur quelques mois, nécessite l'enregistrement continu des facteurs du milieu. C'est pourquoi différentes caractéristiques de l'eau d'un ruisseau à truites des Pyrénées ont été enregistrées sans interruption pendant trois ans (physico-chimie de l'eau), quatre ans (niveau de l'eau) ou cinq ans (température) dans le cadre de l'étude de la faune d'invertébrés benthiques de ce ruisseau. Les données concernant ces différentes caractéristiques ont déjà été présentées (THIBAUT, 1971) et comparées à celles obtenues dans d'autres cours d'eau à truites cités à titre comparatif.

La plupart des ruisseaux possèdent une longueur inférieure à 15 kilomètres. Les caractéristiques du lit (pente, largeur et constitution du fond) sont très semblables. Les différences marquantes semblent dues à la fois à l'alcalinité totale et à la température de l'eau. Deux ruisseaux seulement (Valley creek (WATERS, 1966) et Morgan's creek (MINSHALL, 1968)) peuvent être considérés comme riches en calcium; leur alcalinité totale varie de 2 à 5 méq./l environ alors que pour les autres cours d'eau elle oscille le plus souvent aux environs de 1 méq./l et peut même être nettement plus faible. La température est en fait le seul facteur qui oppose nettement le Lissuraga et ces autres cours d'eau; ceci se traduit dans le Lissuraga par une température moyenne hebdomadaire qui n'a jamais été inférieure à 4,9°C de 1965 à 1969 et qui a été supérieure à 15°C pendant 10 à 23 semaines pendant ces années; dans les autres ruisseaux où la température a été relevée régulièrement, les durées sont respectivement de 11 à 13 semaines (température inférieure à 4,9°C) et de 0 à 11 semaines (température supérieure à 15°C) (MACAN, 1958; MAITLAND, 1964).

Il existe relativement peu de résultats sur l'enregistrement continu de la température des eaux courantes, la plupart des relevés sont irréguliers et peu nombreux; ils sont effectués à un moment quelconque du jour, soit sans périodicité plusieurs fois par an (IDE, 1935; PLESKOT, 1951), soit tous les mois au moment des récoltes de faune (HYNES, 1961; SOWA, 1965; ELLIOTT, 1967). Un certain nombre de valeurs provenant de mesures hebdomadaires ou quotidiennes sont toutefois disponibles (MACAN, 1958; EDINGTON, 1966; MAITLAND, 1964; MINSHALL, 1968). Récemment, CRISP et LE CREN (1970) comparent la température de l'eau de trois ruisseaux du nord-est de l'Angleterre, à l'aide d'enregistrements hebdomadaires réalisés pendant trois années consécutives pour l'un d'entre eux. Enfin, quelques mesures sont réalisées toutes les heures sur un cycle de 24 h (KAMLER, 1965).

Nombreux sont les travaux qui concernent l'influence de la température sur la distribution des insectes d'eau courante (IDE, 1935; PLESKOT, 1951; MACAN, 1958 et 1960 *b*; KAMLER, 1965) et plus particulièrement des Éphéméroptères et des Plécoptères. Le nombre d'espèces d'Éphéméroptères augmente en descendant vers l'aval d'un cours d'eau, cela en liaison avec des fluctuations thermiques de l'eau de plus en plus importantes (IDE et KAMLER); c'est l'inverse pour les Plécoptères (KAMLER). On sait également que la température joue un rôle sur les rythmes d'activité des Éphéméroptères subimagos et adultes (PINET, 1967), sur la durée de la vie subimaginale (LYMAN, 1944 et THOMAS, 1969), sur la durée des périodes de sortie des subimagos (MACAN, 1960 *a*). Mais on sait beaucoup moins de choses concernant

l'action de ce facteur vis-à-vis du développement embryonnaire et du développement larvaire des insectes aquatiques ; la température agit sur leur vitesse de développement, directement ou indirectement, de façon isolée ou en liaison avec d'autres facteurs tels que la lumière et la nourriture.

La température du Lissuraga a été enregistrée quotidiennement de 1965 à 1969 inclus. Nous allons d'abord examiner les fluctuations thermiques saisonnières et quotidiennes de la température de l'eau, puis comparer cette dernière avec la température de l'air relevée dans un village situé à une dizaine de kilomètres du ruisseau (THIBAUT, 1971). Après avoir comparé la température de l'eau du Lissuraga avec celles de sept cours d'eau dont six sont européens (ces derniers sont tous situés dans les Iles britanniques), nous discuterons le rôle de la température, d'une part sur les périodes de sortie des stades ailés (subimagos et adultes) de sept espèces d'insectes aquatiques, d'autre part sur les tailles de certains de ces insectes.

II. — CARACTÉRISTIQUES THERMIQUES DU LISSURAGA

Au cours de ce chapitre nous allons suivre tout d'abord l'évolution saisonnière de la température de l'eau au cours de quatre années d'enregistrement à deux localités de mesure, la localité 1 et la localité 4 (respectivement les localités amont et aval de récoltes des invertébrés). Nous comparerons ensuite la température de l'eau avec la température de l'air, d'une part à l'aide des températures moyennes hebdomadaires et d'autre part à l'aide de deux exemples de températures minimales et maximales quotidiennes (un exemple pris en période hivernale et l'autre en période estivale d'une durée de 20 jours chacun). Nous considérerons alors le rythme quotidien de la température de l'eau. Enfin les températures à chacune des quatre localités d'échantillonnage de la faune benthique seront examinées.

La température de l'eau a été mesurée à l'aide d'un thermomètre à mercure, une fois par jour en 1965 ; 2 thermomètres à minima et à maxima ont été mis en place, aux localités 1 et 4 du ruisseau à partir de février 1966 et aux localités 2 et 3 à partir d'août 1967 ; un thermomètre enregistreur est installé à la localité 3 depuis avril 1968.

A. — RÉSULTATS

1. — *Évolution saisonnière de la température de l'eau*

Quatre périodes saisonnières peuvent être reconnues en observant l'évolution des températures moyennes hebdomadaires de l'eau du ruisseau (tabl. 1). La durée de chacune d'elle varie avec les années et la localité de mesure. Une période ne sera considérée comme commencée que dans la mesure où la température moyenne hebdomadaire de deux semaines consécutives est située dans le même intervalle de température ; la limite entre deux périodes est parfois difficile à établir (surtout au moment du passage d'une période à l'autre), par suite des oscillations entre les deux ; ceci est plus particulièrement sensible au cours des mois de novembre à mars.

Période hivernale.

Pendant cette période qui dure de un mois et demi à près de trois mois selon l'année et la localité, la température moyenne hebdomadaire est comprise entre 5 et 9,9°C. En 1969, le mois de février a été plus froid qu'au cours des années précédentes et la température moyenne a été très proche de 5°C, allongeant ainsi la durée passée dans

TABLEAU I
*Évolution saisonnière de la température de l'eau du Lissuraga :
 nombre de semaines où la température moyenne hebdomadaire
 est comprise dans un intervalle de valeur donnée (intervalle de 5°C)*

	1965		1966		1967		1968		1969	
	Loc. 1	Loc. 4	Loc. 1	Loc. 4	Loc. 1	Loc. 4	Loc. 1	Loc. 4	Loc. 1	Loc. 4
Période hivernale 5 à 9,9°C	11 (1-1 et 24-12)		6 (1-1)	6 (1-1)	11 (1-1 et 3-12)	10 (1-1 et 3-12)	15 (1-1 et 2-12)	7 (22-1, 5-3 et 2-12)	16 (1-1 et 18-11)	13 (1-1 et 18-11)
Période printanière 10 à 14,9°C	12 (12-3)		16 (5-2)	14 (5-2)	17 (19-2)	16 (19-2)	15 (19-3)	18 (1-1, 5-2 et 19-3)	16 (5-3)	16 (5-3)
Période estivale 15 à 19,9°C	15 (11-6)		19 (28-5)	23 (21-5)	13 (18-6)	18 (18-6)	13 (25-6)	17 (11-6)	10 (2-7)	15 (25-6)
Période automnale 14,9 à 10°C	14 (3-9)		11 (8-10)	9 (29-10)	11 (3-9)	8 (29-10)	9 (1-10)	10 (15-10)	10 (17-9)	8 (15-10)

La localité 1 est située à 1 200 m de la source (localité amont) et la localité 4 est nettement plus en aval, à 3 800 m de la précédente.
 Entre parenthèses, le début de la semaine à partir de laquelle la température minimale de la période considérée est atteinte, puis suivie pendant au moins deux semaines consécutives.

cette période hivernale. Cette dernière s'échelonne approximativement des mois de décembre à mars.

Période printanière.

Cette période est pour nous celle où la température moyenne hebdomadaire s'élève de 10 à 14,9°C. Selon les années, cette dernière température est atteinte à partir du mois de mai (21 mai à la localité 4 ; 28 mai à la localité 1) en 1966 ou seulement à partir du mois de juin et même à partir du début juillet au cours des 4 autres années (tabl. 1).

La durée de la période printanière est fonction de la durée de la période hivernale et de la température de l'air du mois d'avril. Si, au cours de ce dernier mois, la température de l'air est en cours de réchauffement continu, la période printanière sera courte; si, par contre, la température de l'air présente des périodes froides alternant avec des périodes de réchauffement, la période printanière sera plus longue. Elle s'échelonne des mois de février à mai ou juin.

Période estivale.

La température moyenne hebdomadaire se maintient au-dessus de 15°C pendant cette période estivale. Cette dernière est plus longue en 1966 (plus de 4 mois) qu'en 1965, 1967 et 1968 (environ 3 mois) et plus courte en 1969. Elle recouvre pratiquement la saison d'été, pendant les mois de juin à septembre.

Période automnale.

La température moyenne hebdomadaire décroît de 14,9 à 10°C pendant cette période qui a une durée généralement plus courte que celle de la période printanière (sauf en 1965). Elle s'étend depuis le mois d'octobre jusqu'au mois de décembre, soit pendant deux à trois mois environ.

D'une façon générale, les périodes printanière et automnale (c'est-à-dire lorsque la température est comprise entre 10 et 14,9°C) semblent les plus stables, sur le Lissuraga, d'une année à l'autre. Lorsque les mesures sont effectuées à l'aide des thermomètres à minima et à maxima, la première période varie de 14 à 18 semaines et la seconde de 8 à 11 semaines selon la localité et l'année. Par contre, les écarts sont plus importants au cours des 2 autres périodes : 6 à 16 semaines lors de la période hivernale (5 à 9,9°C) et 10 à 23 semaines hors de la période estivale (15 à 19,9°C). On peut dire que plus le temps passé en période hivernale est long et plus la période estivale sera courte et inversement.

2. — *Comparaison entre la température de l'air et la température de l'eau*

L'étude comparative de la température de l'air (Saint-Pée-sur-Nivelle) et de la température de l'eau du Lissuraga (localité 1) est faite, d'une part en utilisant les températures moyennes hebdomadaires calculées, d'autre part en prenant deux exemples de variations des températures minimales et maximales quotidiennes. Les thermomètres à minima et maxima n'ayant été mis en place dans le Lissuraga qu'à partir de 1966, la comparaison est effectuée de 1966 à 1969 (fig. 1).

a. *Températures moyennes hebdomadaires.*

Les températures moyennes hebdomadaires de l'air et de l'eau sont assez proches l'une de l'autre (fig. 1); l'écart entre ces 2 moyennes est inférieur ou égal à 2°C pendant

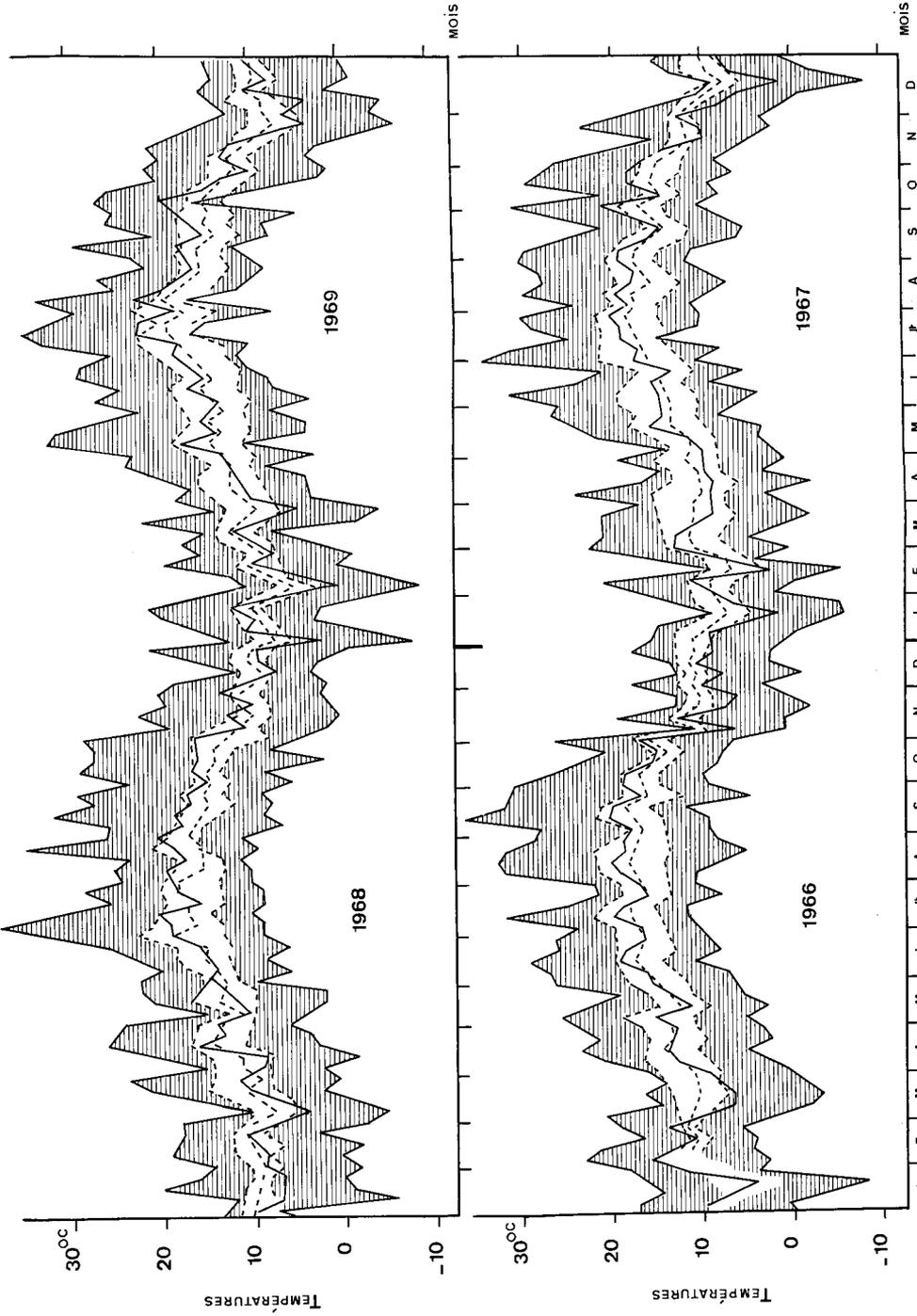


FIG. 1. — *Températures hebdomadaires de l'air à Saint-Pée-sur-Nivelle et de l'eau du Lissuraga* (minimales, maximales et moyennes calculées de 1966 à 1969)
 ———— Température de l'air - - - - - Température de l'eau
 En hachures horizontales intervalles entre les températures minimales et maximales des deux milieux

25 semaines (sur 47 semaines de mesure en 1966), puis pendant 29, 32 et 27 semaines (sur 52 semaines de mesure en 1967, 1968 et 1969).

L'écart maximal atteint 4,8; 6,2; 5,1 et 5,4°C pendant la période hivernale; il est plus faible pendant la période estivale et atteint 3,4; 5,0; 3,9 et 4,9°C de 1966 à 1969 respectivement.

L'observation de ces températures moyennes permet de distinguer deux périodes; d'une part la première, relativement stable, où la température moyenne hebdomadaire de l'air est supérieure à la température correspondante de l'eau et d'autre part la seconde, plus instable, où les températures moyennes se recourent fréquemment. Pendant cette dernière période, la température moyenne hebdomadaire de l'eau est souvent supérieure à celle de l'air (fig. 1); elle recouvre la fin de la période automnale, la période hivernale et le début de la période printanière; c'est la plus courte. La première période, plus longue, recouvre la période estivale et le reste des périodes printanière et automnale.

b. Températures minimales et maximales quotidiennes

1°) Période hivernale

Exemple choisi : période du 5 au 25 décembre 1967 (fig. 2 a).

Pendant la plus grande partie de cette période, les températures minimales et maximales de l'air sont basses; après avoir chuté rapidement, elles remontent assez

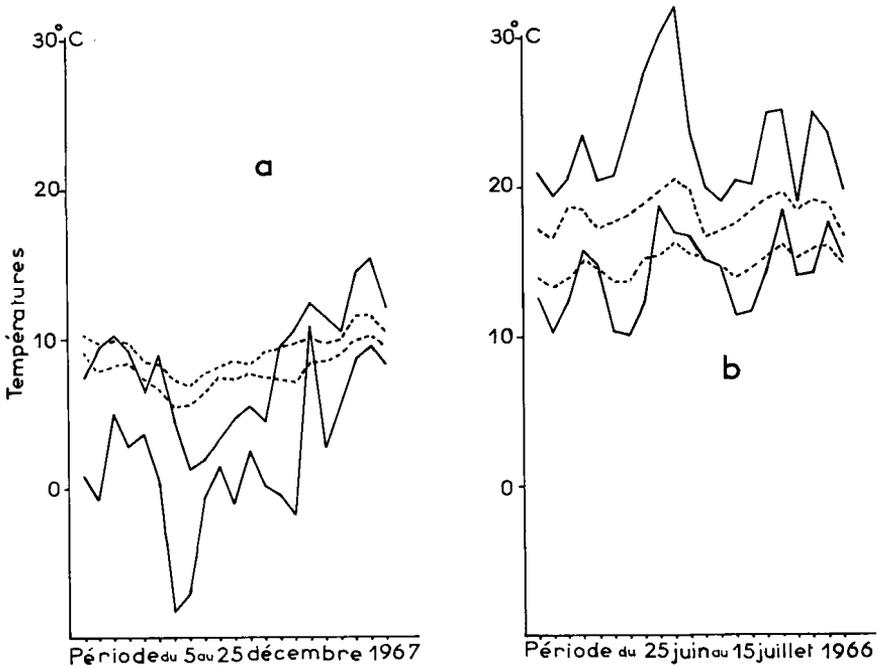


FIG. 2. — Exemples de variations quotidiennes des températures minimales et maximales de l'air et de l'eau mesurées respectivement à Saint-Pée-sur-Nivelle et à la localité amont du Lissuraga

a) période hivernale
— température de l'air

b) période estivale
- - - - - température de l'eau

brusquement à partir du 13 décembre. Les variations thermiques sont importantes. Il n'en est pas de même pour la température de l'eau qui présente des fluctuations très atténuées avec des amplitudes faibles ne dépassant qu'une seule fois 2° Celsius.

2°) Période estivale

Exemple choisi : période du 25 juin au 25 juillet 1966 (fig. 2 b)

Les fluctuations thermiques de l'eau suivent celles de l'air avec une inertie moins grande que pendant la période précédente. L'amplitude entre les températures minimales et maximales de l'eau est plus importante que précédemment et atteint 5° Celsius.

Les figures 1 et 2 montrent que la température de l'eau suit assez rapidement la température de l'air ; les fluctuations de la température de l'eau sont plus tamponnées au moment du refroidissement de l'air que lors de son réchauffement. Les températures moyennes hebdomadaires de l'air et de l'eau du Lissuraga sont dans l'ensemble proches l'une de l'autre.

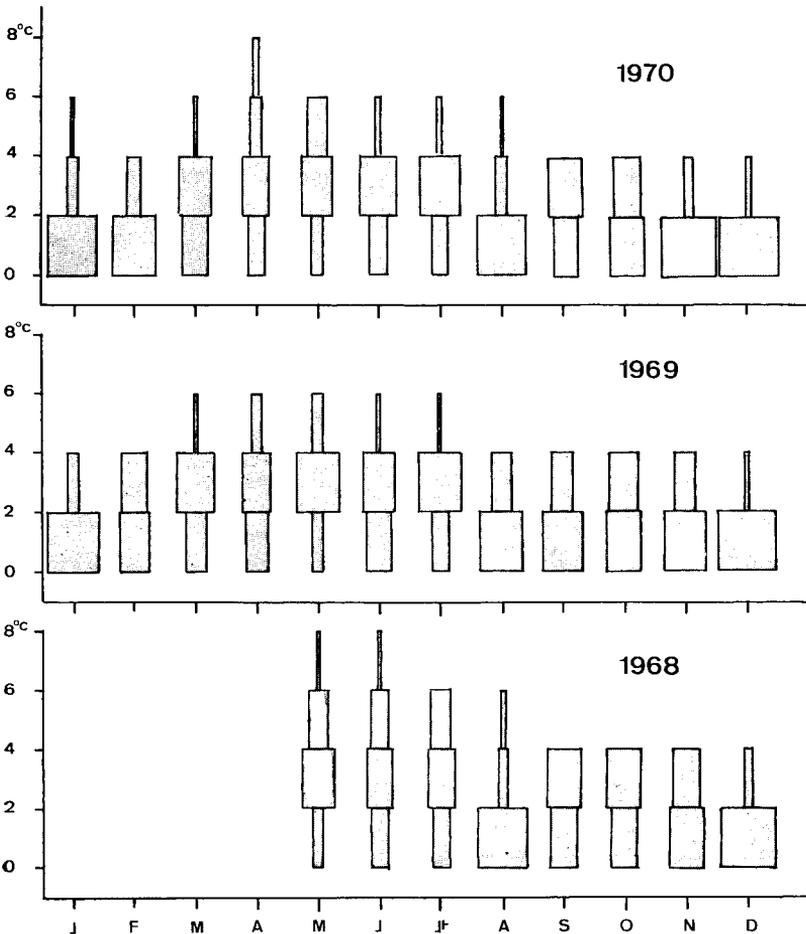


FIG. 3. — Répartition mensuelle des écarts quotidiens de la température de l'eau du Lissuraga recueillis à l'aide d'un thermographe enregistreur

3. — *Rythme quotidien de la température de l'eau*

Afin de suivre le rythme quotidien de la température de l'eau nous utilisons les données recueillies à l'aide du thermographe enregistreur mis en fonctionnement à la localité 3 à partir de la mi-avril 1968. De plus, à l'aide des enregistrements réalisés en 1969 et en 1970, il est possible de suivre ce rythme sur plus de 2 ans.

Nous allons envisager d'abord les écarts quotidiens de température entre les minimums et les maximums enregistrés, et ensuite les durées de réchauffement et de refroidissement de l'eau.

D'une façon générale, la température de l'eau du Lissuraga paraît relativement stable ; les écarts quotidiens sont inférieurs à 2°C pendant la moitié de l'année environ (181 et 194 j) ; la majorité d'entre eux est comprise d'août à février inclus (fig. 3). La majorité des écarts est comprise entre 2 et 4°C au cours des mois de mars à juillet pendant une durée très longue également : 140 à 158 j par an. Les fluctuations quotidiennes de la température ne dépassent qu'exceptionnellement 6°C (fig. 3), le maximum enregistré est de l'ordre de 7°C. Les fluctuations sont les plus importantes au cours des mois d'avril et de mai, en période printanière, lors du réchauffement de l'eau.

Le réchauffement de l'eau du Lissuraga a lieu essentiellement lors des journées ensoleillées. Les conditions climatiques du Pays basque (THIBAUT, 1971) entraînent des fluctuations thermiques relativement importantes à partir du mois de mars ; la montée thermique est plus brève que la descente, surtout au début de cette période (minimum entre 8 et 10 h et maximum entre 14 et 16 h : fig. 4 A et B). La durée du réchauffement augmente progressivement ensuite, corrélativement avec l'allongement de la durée du jour. Les durées de réchauffement et de refroidissement de l'eau deviennent presque équilibrées au cours de la période estivale, lorsque la température moyenne hebdomadaire est supérieure à 15°C (minimum vers 6 h et maximum vers 16-18 h : fig. 4 C).

Puis, le reste de l'année, les fluctuations quotidiennes sont plus faibles, même si l'ensoleillement est important (fig. 4 D). La période de réchauffement se raccourcit et devient semblable à celle observée en mars : minimum vers 10 h et maximum vers 16 h. En périodes automnale et hivernale, si le ciel est dégagé, les fluctuations thermiques peuvent être fortement aplanies par l'apparition du vent du sud (THIBAUT, 1971). La température peut alors rester près du maximum. Dans l'exemple choisi (fig. 4 E), ce vent chaud et sec s'est levé dans la nuit du 26 au 27 novembre et a provoqué une montée brusque de la température de l'air (19°C vers minuit) et a ainsi arrêté la diminution de la température de l'eau qui était amorcée. L'action du vent du sud a cessé en fin de semaine et les variations thermiques quotidiennes ont aussitôt réapparu (fig. 4 E).

La diminution de l'amplitude thermique quotidienne remarquée en été (fig. 4 F) est probablement le résultat du réchauffement progressif du sol, de l'ombre efficace des arbres des rives et de la présence fréquente de nuages. La faiblesse de l'amplitude thermique observée en hiver (fig. 4 G) semble due essentiellement à la forme de la vallée : les rayons du soleil n'atteignent le ruisseau que pendant deux à trois heures par jour alors que les arbres n'ont pas de feuilles.

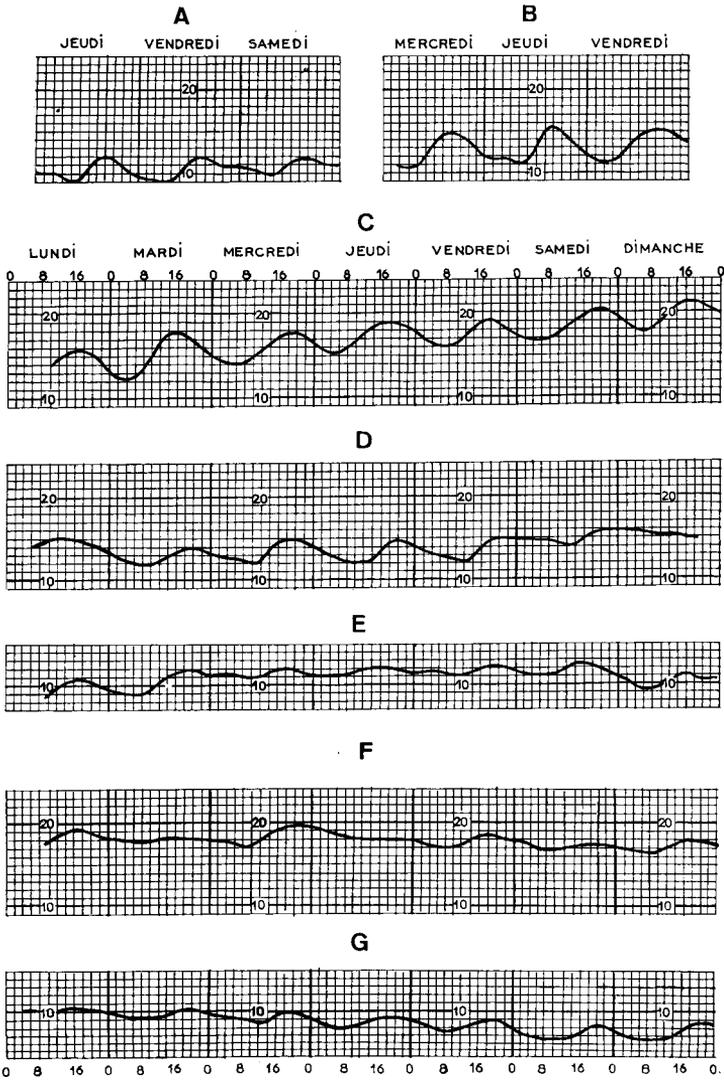


FIG. 4. — Rythme quotidien de la température de l'eau du Lissuraga à différents moments de l'année (explication dans le texte)

- A période du 21 au 23 mars 1969
- B période du 17 au 19 avril 1968
- C semaine du 24 au 30 juin 1969
- D semaine du 30 septembre au 6 octobre 1968
- E semaine du 25 novembre au 1^{er} décembre 1968
- F semaine du 12 au 17 août 1969
- G semaine du 17 janvier au 2 février 1969

4. — *Comparaison des températures de l'eau aux quatre localités du Lissuraga*

Les quatre localités où la température de l'eau est enregistrée quotidiennement sont les mêmes que les localités d'échantillonnage de la faune benthique (THIBAUT, 1971) ; ces localités sont composées principalement de zones d'eau courante où les quatre thermomètres à minima et à maxima sont immergés. Il n'y a pas de stratification thermique verticale, la hauteur d'eau étant faible (10 cm environ). Une stratification thermique horizontale pourrait se produire entre les zones de courants et les calmes mais elle ne serait que très faible et de l'ordre de grandeur de l'erreur de mesure (KAMLER, 1965). Le calendrier de mesure est le suivant : localités 1 et 4 (amont et aval) de 1966 à 1969 et localités 2 et 3 à partir d'août 1967.

Globalement les trois localités amont du Lissuraga sont comparables au point de vue température. Leur eau est plus froide que celle de la localité aval pendant la majeure partie de l'année. Nous allons étudier cette différence en prenant comme exemple les températures de l'eau des localités 1 et 4 car des thermomètres à minima et à maxima y ont été immergés dès 1966. Comparons tout d'abord les températures de l'eau des trois localités amont.

Les légères différences notées entre elles sont saisonnières ; l'eau des localités 2 et 3 est la plus froide lorsqu'elles sont ombragées, c'est-à-dire au cours des mois de mai à septembre inclus. Les températures minimales de l'eau de la localité 2 sont plus élevées qu'aux deux autres localités au cours des mois d'octobre à janvier. Ceci peut s'expliquer par le fait que cette localité de mesure est située juste en aval du confluent avec le Gomendia qui coule dans une direction nord-sud ; il est donc exposé au réchauffement direct du soleil pendant la période considérée. Pendant cette même période, les températures de l'eau des localités 1 et 3 sont très voisines.

La représentation graphique des températures minimales et maximales hebdomadaires enregistrées aux localités 1 et 4 du Lissuraga permet d'observer que leurs fluctuations thermiques sont comparables (fig. 5).

Toutefois les amplitudes thermiques sont un peu plus accentuées en aval qu'en amont ; on peut remarquer également que l'eau de la localité 4 est en général plus chaude que celle de la localité 1 (amont). La température de 20°C est dépassée au cours de 5, 3, 5 et 4 semaines à la localité amont et de 7, 8, 6 et 6 semaines à la localité aval de 1966 à 1969 respectivement. La température maximale de 22°C a été atteinte en 1966 et 1967 à la localité aval ; elle est de 23°C en 1968 et 22,8°C en 1969. L'eau de la localité aval est plus froide que l'eau de la localité amont seulement à de courtes périodes de l'année, correspondant toujours à des refroidissements brutaux de l'air. Ceci peut s'expliquer par le fait que l'eau de la localité amont, plus proche de la source, s'est moins refroidie au contact de l'air.

Les températures minimales et maximales de la localité 4 sont la plupart du temps plus élevées que les températures correspondantes de la localité 1 (fig. 5), plus particulièrement au cours des mois de mars à octobre ; elles sont proches l'une de l'autre aux deux localités, à certains moments de la période de basses températures, de novembre à mars. Les différences entre les minima paraissent plus faibles que celles observées entre les maxima, sauf en 1968 (fig. 5).

5. — *Conclusions*

On remarque une relative stabilité dans les variations annuelles et saisonnières de la température de l'eau du Lissuraga. Toutefois, les résultats de 1965 ne sont pas tout

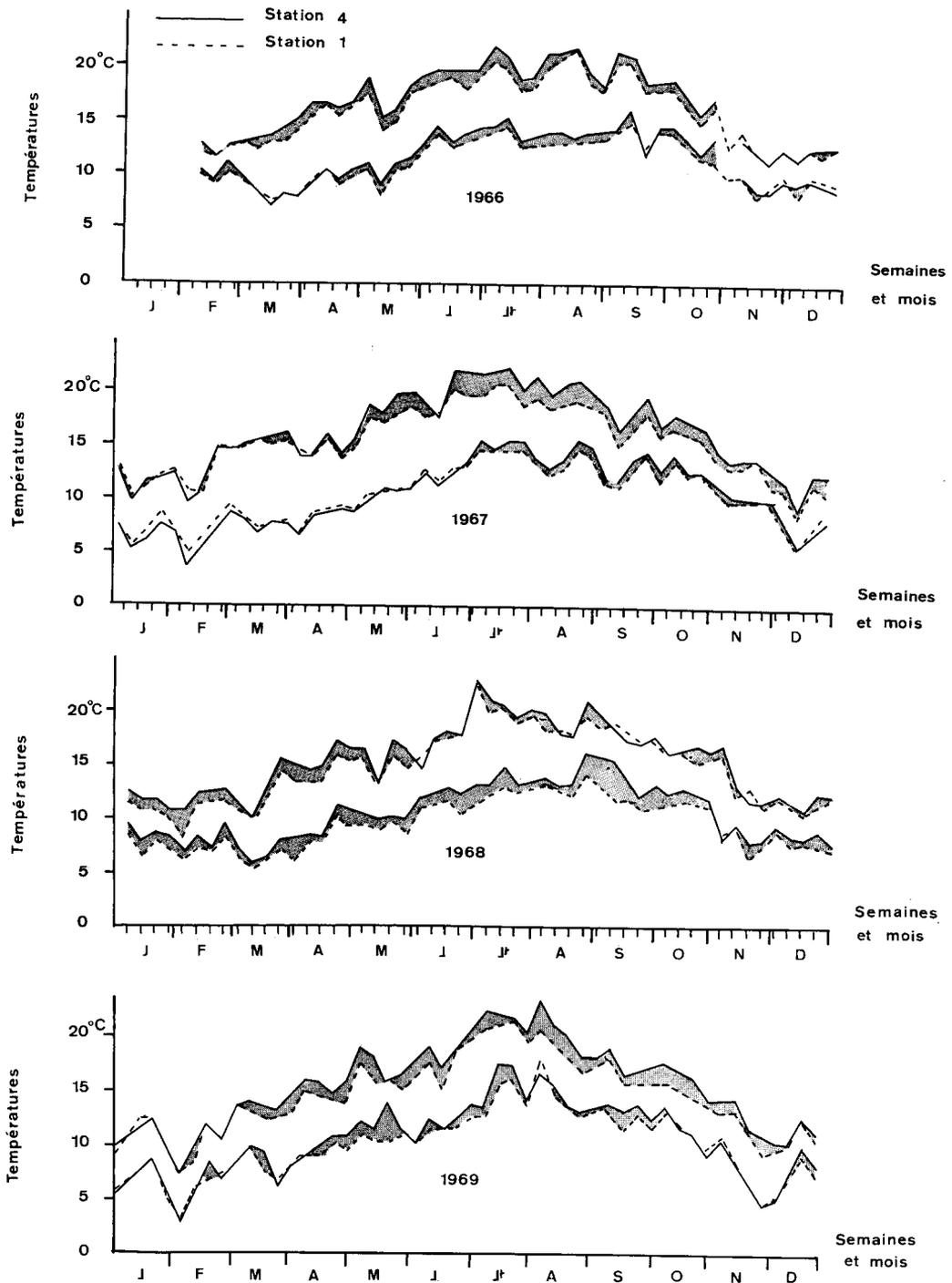


FIG. 5. — Comparaison des températures minimales et maximales hebdomadaires de l'eau du Lissuraga aux deux localités de mesure amont et aval (1 et 4) de 1966 à 1969

— localité aval
 - - - localité amont

En gris, le surplus de température de la localité aval par rapport à la localité amont

à fait comparables à ceux des années suivantes ; cela peut s'expliquer en partie par la méthode de mesure utilisée cette année-là. On observe aussi, peut-être plus aisément que pour la température de l'air enregistrée à Saint-Pée-sur Nivelle (THIBAUT, 1971), que 1966 a été une année plus chaude comparativement aux trois années suivantes (tabl. 1).

Les températures moyennes hebdomadaires de l'air et de l'eau de la localité amont du Lissuraga sont assez proches l'une de l'autre ; la température de l'air est toutefois le plus souvent supérieure à celle de l'eau. Nous avons vu aussi que la température de l'eau de la station aval est plus élevée en général que celle des trois stations amont. On peut remarquer que la température moyenne hebdomadaire de la localité 4 est encore plus proche de la température moyenne de l'air puisque de 1966 à 1969 l'écart est inférieur ou égal à 2°C pendant 35, 36, 33 et 37 semaines au lieu de 25, 29, 32 et 27 semaines à la localité amont. Toutefois les différences observées entre les quatre localités de mesure sont relativement faibles, mais, en fait, toutes sont pratiquement situées dans le même environnement (en particulier arbres sur les deux rives tout le long du ruisseau).

Le fait que la température moyenne hebdomadaire de l'air ne soit presque jamais inférieure à la température moyenne hebdomadaire de l'eau du Lissuraga se comprend aisément puisque ce ruisseau est situé dans une région à température clémente toute l'année.

Dans une région où les conditions climatiques sont comparables à celles régnant à proximité du Lissuraga, les températures moyennes hebdomadaires de l'air peuvent permettre d'envisager avec une assez bonne approximation, au moins dans un premier temps, les valeurs de températures de l'eau d'un ruisseau. De même, il est possible, pendant de courtes périodes de temps, d'utiliser les mesures des températures de l'air lors d'un arrêt momentané du thermographe enregistreur ou des thermomètres à minima et à maxima par suite de leur disparition (crue ou destruction).

La température moyenne hebdomadaire est une valeur qui permet des comparaisons faciles et donne une information ni trop générale (comme la température moyenne mensuelle) ni trop précise (comme les valeurs minimales et maximales quotidiennes) ; elle peut être complétée par la valeur de l'amplitude thermique hebdomadaire. Les données peuvent être exprimées également en degrés-jours et en pourcentage d'heures passées dans différents intervalles de température choisis de façon arbitraire (5 en 5°C par exemple). En fonction des résultats présentés par les auteurs, nous utiliserons l'une ou l'autre de ces méthodes.

B. — DISCUSSION

1. — *Évolution saisonnière de la température de l'eau*

MACAN (1958) avait déjà signalé quatre périodes saisonnières dans les fluctuations thermiques de Ford Wood Beck, ruisseau du district des lacs en Angleterre : l'eau est froide au cours de l'hiver, elle se réchauffe au printemps et se refroidit en automne. L'été (juillet-août) est la saison où la température de l'eau est la plus élevée. La différence réside essentiellement dans le fait que pour une même période saisonnière, la température de l'eau des deux ruisseaux présente un décalage de 5°C ; ainsi dans le Lissuraga, la température de l'eau en période hivernale varie de 5 à 9,9°C alors que dans le Ford Wood Beck elle varie de 0 à 4,9° Celsius.

2. — *Comparaison entre la température de l'air
et la température de l'eau*

Comme pour le Lissuraga, les températures de l'air et de l'eau de Ford Wood Beck sont assez proches l'une de l'autre (MACAN, 1958). MAITLAND (1966) remarque que la température de l'eau de la partie moyenne de la rivière Endrick en Écosse (peu profonde, courant rapide) suit beaucoup plus rapidement la température de l'air que dans la partie aval où le courant est lent et la rivière profonde. De même SMITH (1968) signale que l'eau d'une rivière suit de moins en moins les fluctuations quotidiennes de la température de l'air ambiant au fur et à mesure de l'éloignement de la source. Ceci avait déjà été observé par ECKEL (cité par SMITH, 1968) dans les rivières des Alpes autrichiennes.

A l'inverse, pour KAMLER (1965), la température des petits ruisseaux des Tatras en Pologne est dans une grande mesure indépendante des conditions météorologiques (0,20 à 3 m de large). Le climat étant beaucoup plus continental en Pologne, il est possible que les fluctuations thermiques de l'eau dépendent plus des températures du sol que des températures de l'air, plus particulièrement en période hivernale. EDINGTON (1966) a signalé que l'apport de chaleur venant du sol doit représenter une partie importante dans le budget calorifique d'un ruisseau.

PLESKOT (1951) et KAMLER (1965) remarquent trois périodes dans les ruisseaux autrichiens et ceux des Tatras en Pologne : une période où la température de l'air est inférieure à la température de l'eau (hiver), une période où la température de l'eau est inférieure à la température de l'air (été) et une période de transition (printemps et automne). La longue durée de l'hiver dans ces régions explique la présence de la première période.

Ceci nous montre la grande importance des conditions climatiques locales sur l'évolution des caractéristiques thermiques des eaux courantes. Récemment, GRAY et EDINGTON (1969) ont signalé l'accroissement important de la température estivale d'un petit ruisseau après l'abattage des arbres qui ombrageaient la vallée ; ceci s'est traduit par le dépassement fréquent de la température de 15°C au cours de la période de mai à août, et par l'obtention d'une température maximale de 21,5°C, soit un accroissement de 6,5° (par rapport à la température maximale de 15°C enregistrée auparavant.)

3. — *Rythme quotidien de la température de l'eau*

La répartition saisonnière des fluctuations thermiques quotidiennes est approximativement la même entre les différents cours d'eau étudiés ; elles sont importantes surtout au cours de la période printanière, lors du réchauffement de l'eau dans ce type de cours d'eau : de mars à la seconde semaine de juillet dans deux ruisseaux situés dans le Northumberland en Angleterre (EDINGTON, 1966) ; mi-mars à fin juin pour Ford Wood Beck (MACAN, 1958) ; mars à août sur le Lissuraga et mars-avril à septembre-octobre dans trois ruisseaux du nord-est de l'Angleterre (CRISP et LE CREN, 1970). Le reste de l'année, les fluctuations thermiques sont faibles ainsi que l'ont remarqué tous ces auteurs et dans les deux derniers cas, où nous disposons de données, sont pratiquement toujours inférieures à 4° Celsius.

Le réchauffement de l'eau du Lissuraga a lieu essentiellement lors des journées ensoleillées, ce qui corrobore les résultats de CRISP et LE CREN (1970). MACAN (1958)

a signalé, par contre, que les températures les plus élevées étaient enregistrées les jours où le soleil brillait après la pluie.

Les amplitudes quotidiennes les plus fortes sont enregistrées en avril et mai sur le Lissuraga et en mai et juin sur les trois ruisseaux étudiés par CRISP et LE CREN (1970). Sur le Lissuraga, l'écart quotidien maximal est de 7°C environ, très voisin de celui de Ford Wood Beck : 6,8°C (MACAN, 1958). Par contre, sur les trois ruisseaux de CRISP et LE CREN (1970), les écarts supérieurs à 6°C sont assez fréquents (de mai, parfois avril, à août, ou quelquefois septembre) et les maximums sont souvent supérieurs à 12°C dans deux ruisseaux sur les trois et supérieurs à 10°C dans le troisième.

Les vitesses de changement de température les plus importantes coïncident avec les écarts quotidiens les plus grands, ainsi que l'ont remarqué CRISP et LE CREN (1970). Elles sont peu importantes sur le Lissuraga car elles se produisent surtout lorsque les écarts quotidiens sont supérieurs à 4°C, autrement dit de deux à cinq semaines par an. La vitesse de montée est plus élevée que la vitesse de descente ; les maximums de la première sont de l'ordre de 1°C/h en mars et mai et légèrement supérieurs en avril (1,25°C/h). La vitesse maximale de descente est de l'ordre de 0,5°C/heure. Ces valeurs sont plus faibles que celles obtenues par CRISP et LE CREN ; ceci paraît logique, les écarts quotidiens signalés par ces auteurs étant beaucoup plus élevés que sur le Lissuraga.

4. — *Comparaison de la température de l'eau entre différentes localités de mesure*

Des variations thermiques assez importantes sont en général enregistrées le long de petits cours d'eau (MACAN, 1958 ; EDINGTON, 1966) à la différence de ce que nous avons observé sur le Lissuraga. Ce type de cours d'eau est, au point de vue thermique, très sensible à l'environnement immédiat. En suivant la température de Ford Wood Beck et d'un de ses affluents (Outgate Beck) MACAN remarque que l'eau se refroidit au cours de son passage dans des canaux souterrains. Dans un autre ruisseau qui se jette dans le lac de Windermere (Belle Grange Beck), MACAN enregistre dans sa partie amont ensoleillée coulant dans une prairie, une température de 21,6°C puis dans sa partie aval après passage sous un tunnel d'arbres une température de 14°C. Cette différence, très sensible les journées ensoleillées, s'estompe lors des journées pluvieuses. Pour MACAN, ce refroidissement serait dû en grande partie à l'évaporation.

Les faibles différences enregistrées entre les températures de l'eau des différentes localités du Lissuraga, malgré leur éloignement (3 000 m entre l'amont et l'aval) sont vraisemblablement dues à l'environnement homogène de ce ruisseau. Les rayons du soleil n'atteignent presque jamais directement le ruisseau ; il est trop bas à l'horizon pendant l'hiver et le début du printemps et, au cours de la seconde moitié du mois d'avril, les feuilles apparaissent aux arbres, formant une voûte presque impénétrable aux rayons du soleil. L'élargissement de la vallée en aval, augmentant la durée de la présence du soleil, permet de comprendre pourquoi la température de l'eau y est légèrement plus élevée qu'en amont.

Les fluctuations thermiques de l'eau du Lissuraga sont plus importantes en aval que près de la source comme l'avait signalé MACAN pour Ford Wood Beck. Cet auteur avait aussi observé que les différences entre les maximums étaient plus fortes entre l'amont et l'aval de son ruisseau que les différences entre les minimums ; il en est de même sur le Lissuraga.

5. — *Étude comparative de l'eau de différents cours d'eau*

Il n'est pas possible de comparer de façon précise la plupart des mesures concernant la température de l'eau de différents cours d'eau à truites ; elles sont effectuées trop irrégulièrement et comme le climat local dans lequel est situé le ruisseau n'est pas précisé, elles sont rarement utilisables. Cependant, un certain nombre de résultats existent, la presque totalité provenant de cours d'eau des Iles britanniques. Nous allons d'abord comparer cinq cours d'eau, dont le Lissuraga, avec l'aide des températures moyennes hebdomadaires ; nous comparerons ensuite le Lissuraga avec deux autres cours d'eau du district des Lacs en Grande-Bretagne au moyen des valeurs calculées suivantes : degrés-jours et heures (en pourcentage) passées dans différents intervalles de température (5 en 5 °C), exprimés par mois et par année.

a. *Comparaison des températures moyennes hebdomadaires de cinq cours d'eau*

Parmi ces cinq cours d'eau, trois sont situés en Grande-Bretagne (Ford Wood Beck : MACAN, 1958 ; Debdon Outflow : EDINGTON, 1966 et la rivière Endrick : MAITLAND, 1966), un en Amérique du Nord (Gorge Creek : HARTLAND ROWE, 1964) et le dernier en France (le Lissuraga).

La température de l'eau n'a été enregistrée que pendant une année dans deux ruisseaux (EDINGTON, 1966 ; MAITLAND, 1966) ; dans aucun cas les mesures ne sont

TABLEAU 2

Comparaison des températures observées dans quatre ruisseaux : en Grande-Bretagne (trois) et en France (un) : nombre de semaines où la température moyenne hebdomadaire d'un cours d'eau est comprise dans un intervalle de valeur donnée (intervalle de 5°C)

Situation géographique	Angleterre : District des Lacs			Écosse	Angleterre	France : Pays basque				
	Nombre de semaines									
Temp. (°C)										
0 à 4,9	12	13	11	14	13	0	0	0	0	0
5 à 9,9	19	19	18	14	14	11*	6*	11	15	16
10 à 14,9	20	15	24	13	20	26	27	28	24	26
15 à 19,9	1	5	0	11	5	15	19	13	13	10
Année des mesures	1951	1955	1956	1960	1961	1965	1966	1967	1968	1969
Nom du cours d'eau	Ford Wood Beck			River Endrick	Debdon Outflow	Lissuraga (partie amont : localité 1)				
Auteurs	MACAN			MAITLAND	EDINGTON	THIBAUT				
Latitude N.	54 à 55°			56°	55° 20'	43° 17'				
Altitude	environ 60 m			35 m	90 m	175 m				

* Aucune mesure n'a été prise pendant les cinq premières semaines de l'année qui ont néanmoins été mises dans l'intervalle 5-9,9°C en fonction des températures de l'air relevées à Saint-Pée-sur-Nivelle.

effectuées la même année. Malgré ces imprécisions, on peut remarquer que la température moyenne hebdomadaire de l'eau du Lissuraga est plus élevée que celles des trois autres ruisseaux anglais assez semblables entre eux (tabl. 2). Cela est surtout apparent si on examine les températures inférieures à 5°C et celles supérieures à 15°C. Le nombre de semaines où la température moyenne est inférieure à 5°C est nul pour le Lissuraga et varie de 11 à 14 en Grande-Bretagne ; à l'inverse, le nombre de semaines où la température moyenne est supérieure à 15°C varie de 10 à 19 pour le Lissuraga (15 à 23 si on considère la localité aval) et de 0 à 11 pour les 3 ruisseaux anglais. Par contre, la différence est moins importante lorsqu'on examine les températures comprises entre 5 et 14,9°C ; le nombre de semaines où la température moyenne hebdomadaire de l'eau est comprise entre ces deux valeurs varie de 33 à 42 pour le Lissuraga (29 à 37 si on considère la localité aval et de 27 à 42 en Grande-Bretagne).

La différence entre ces températures ne peut provenir de l'altitude car les localités de mesure sont situées à des endroits peu élevés et comparables : 35 à 175 m. Il n'en est pas de même pour un ruisseau d'Amérique du Nord étudié par HARTLAND-ROWE (1964) où la température moyenne hebdomadaire ne dépasse jamais 15°C et reste comprise entre 0,1 et 5°C pendant 39 semaines. Ce ruisseau, Gorge Creek, coule à 1 800 m d'altitude. La latitude, par contre, est différente ; les 3 ruisseaux de Grande-Bretagne sont tous situés à environ 55° de latitude Nord ; le Lissuraga coule plus au sud, à 43° de latitude Nord.

b. Comparaison des sommes thermiques et des heures passées dans chaque intervalle de température.

Trois ruisseaux vont être présentés : Black Brows Beck, King's Well Beck du nord-ouest de l'Angleterre (CRISP et LE CREN, 1970) et le Lissuraga.

Le nombre annuel de degrés-jours au-dessus de 0°C est supérieur sur le Lissuraga par rapport aux deux cours d'eau anglais (tabl. 3) ; il en est de même pour les degrés-jours au-dessus de 5, 10 et 15°C. Ces valeurs calculées pour le Lissuraga en 1968 et

TABLEAU 3

Somme des températures annuelles en degrés-jours au-dessus de quatre valeurs de base à l'aide de mesures réalisées sur le Lissuraga et dans deux cours d'eau anglais avec des thermographes enregistreurs

Degrés-jours	Lissuraga		Black Brows Beck (2)			King's Well Beck (2)
	1968 (1)	1969	1959	1960	1961	1960
Au-dessus de 0°C ..	4 470	4 189	3 628	3 411	3 414	3 267
Au-dessus de 5°C ..	2 640	2 640	2 089	1 657	1 659	1 478
Au-dessus de 10°C .	988	1 054	718	515	480	331
Au-dessus de 15°C .	145	175	66	18	10	17

(1) Les enregistrements de janvier à avril sont ceux de 1970.

(2) D'après CRISP et LE CREN (1970) ; valeurs arrondies.

1969 sont supérieures d'environ 14 à 90 p. 100 à celles obtenues dans le ruisseau le plus chaud (Black Brows Beck en 1959 et 1960). Au fur et à mesure que l'intervalle augmente de 5°C, l'écart grandit entre les deux ruisseaux : 14 à 24 p. 100 de 0 à 5°C, 24 à 37 p. 100 de 5 à 10°C, 28 à 59 p. 100 de 10 à 15°C et 55 à 90 p. 100 au-dessus de 15° Celsius.

Mais, ainsi que CRISP et LE CREN l'ont souligné, il peut être intéressant de connaître le temps, exprimé en pourcentage, passé dans différents intervalles de température. Ceci est d'autant plus important que les fluctuations thermiques quotidiennes sont élevées. On remarque que la différence entre le Lissuraga et les deux ruisseaux anglais est due essentiellement à deux faits : le temps (en pourcentage annuel) passé entre 0 et 4,9°C est plus faible dans le Lissuraga alors qu'il est plus élevé entre 15 et 19,9°C (tabl. 4). Les pourcentages des autres intervalles de température sont plus proches ; les valeurs sont moins différentes au-dessus de 20°C (tabl. 4) qu'entre 5 et 14,9°C où le temps passé dans cet intervalle de température est légèrement plus faible pour le Lissuraga que pour les 2 ruisseaux anglais (72,5 et 68,4 p. 100 contre 75,4 et 85,8 p. 100).

TABLEAU 4

Pourcentage du temps total annuel où la température de l'eau est comprise dans un intervalle donné de température (5 en 5°C) sur le Lissuraga et dans deux ruisseaux anglais

Intervalles de température (°C)	Ruisseaux et années de mesure			
	Lissuraga		Black Brows Beck *	King's Well Beck *
	1968	1969	1960	1960
0 à 4,9	0,1	2,6	16,6	9
5 à 9,9	32,9	31,0	37,7	56,8
10 à 14,9	39,8	31,4	37,7	29,0
15 à 19,9	26,8	28,3	7,7	4,7
20 à 24,9	0,4	0,7	0,3	0,5

* CRISP et LE CREN (1970).

Ces résultats corroborent ceux exprimés précédemment avec les températures moyennes hebdomadaires. Mais les animaux peuplant les cours d'eau, dont les invertébrés, peuvent être sensibles, non seulement à de telles différences dans la répartition des heures passées à une température plutôt qu'à une autre, mais également à la répartition mensuelle (fig. 6). Ceci peut être important à la fois pour les insectes polyvoltins à courte vie larvaire et pour les insectes univoltins.

Conclusion

L'étude comparative de la température de l'eau de plusieurs ruisseaux et plus particulièrement de ceux du nord-est de l'Angleterre avec le Lissuraga permet de supposer que la différence de latitude et la proximité de l'Océan Atlantique peuvent

expliquer les différences observées. Dans le Lissuraga, le pourcentage des heures où la température est comprise entre 5 et 9,9°C est important de décembre à mars ; dès avril plus de la moitié de la température est passée de 10 à 14,9°C. Elle est comprise presque uniquement de 15 à 19,9°C au cours des mois de juillet à septembre. Cette différence dans les températures, non seulement dans la quantité annuelle que subit le ruisseau exprimée en degrés-jours, mais aussi dans la répartition mensuelle (pourcentages d'heures passées à telle ou telle température) et quotidienne (fluctuations faibles en général), a-t-elle des répercussions biologiques, et si oui quelles sont-elles? C'est ce que nous allons aborder au cours du chapitre suivant.

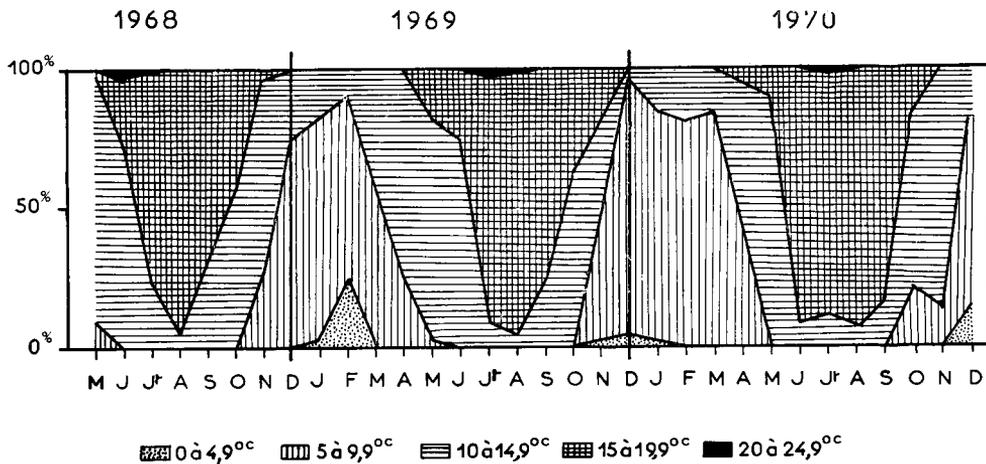


Fig. 6. — Répartition mensuelle des heures (exprimées en pourcentage) où la température de l'eau du Lissuraga est dans un intervalle donné (5 en 5°C)

III. — CONSÉQUENCES DES CARACTÉRISTIQUES THERMIQUES DU LISSURAGA

I. — Influence de la température de l'eau sur les périodes de sortie des subimagos et des adultes de sept espèces d'insectes aquatiques

De nombreuses observations ont déjà été effectuées concernant l'action de la température sur les insectes aquatiques : IDE (1935) a remarqué que les sorties des subimagos s'effectuent de plus en plus tôt au fur et à mesure que l'on descend vers l'aval d'un cours d'eau du sud-est du Canada ; pour cet auteur ceci est lié au fait que l'amplitude des variations de température est croissante vers l'aval. PLESKOT (1951) signale que *Habroleptoides modesta* (HAGEN), *Ecdyonurus venosus* (FABRICIUS) sortent plus tôt dans les ruisseaux autrichiens plus chauds. Mais en fait le rôle biologique de la température reste encore à montrer dans les conditions naturelles ; ce rôle peut s'exercer sur les développements embryonnaire et larvaire par exemple. On peut mettre en évidence l'action de la température sur le développement larvaire en observant les dates de sorties des subimagos et des adultes d'insectes aquatiques dans les populations naturelles.

La possibilité nous est offerte d'examiner les captures réalisées dans un ruisseau

du district des Lacs, Ford Wood Beck (GLEDHILL, 1960), et dans le Lissuraga ; les fluctuations thermiques et les températures moyennes hebdomadaires de ces deux cours d'eau sont très différentes et ont été décrites précédemment. Les insectes sont capturés lors de leur sortie de l'eau à la fin de leur développement larvaire, soit au stade subimaginal, soit au stade adulte. Ces captures ont été réalisées à l'aide de pièges au cours de trois années consécutives (1957 à 1959) sur Ford Wood Beck et sur le Lissuraga (1966 à 1968).

Les docteurs MACAN et GLEDHILL ont eu l'amabilité de me communiquer les résultats concernant les captures de subimagos et d'adultes par piégeage sur Ford Wood Beck. J'ai utilisé les résultats de 1957, 1958 et 1959 afin d'avoir trois années consécutives à comparer avec les trois années de captures du Lissuraga en tenant compte que les chiffres de l'une d'entre elles (1958) ont été publiés par GLEDHILL (1960). Les températures moyennes hebdomadaires représentées à la partie inférieure du graphique sont celles de 1954, 1955 et 1956 pour Ford Wood Beck et correspondent aux trois années de piégeage pour le Lissuraga.

Deux pièges ont été utilisés par GLEDHILL et six dans le Lissuraga ; quatre pièges à surface de capture triangulaire (MUNDIE, 1956) et deux pièges à surface de capture carrée (MUNDIE, 1964). Ces 6 pièges sont répartis de la manière suivante : 2 pièges à surface de capture triangulaire et un à surface de capture carrée sont laissés en permanence à la localité aval (localité 4) ; les 3 autres pièges sont installés ensemble à une des trois localités amont et déplacés chaque année (localité 1 en 1966, 3 en 1967 et 2 en 1968). Il n'est pas question ici d'examiner les captures d'un point de vue quantitatif d'un ruisseau à un autre ; il s'agit de comparer la date de la première capture et la durée des périodes de captures (durée de la période de sortie) et, le cas échéant, le moment où s'effectuent les captures maximales. Les pièges sont visités chaque jour en 1966 et deux fois par semaine à partir de l'année suivante sur le Lissuraga.

Afin de faciliter la comparaison entre les deux cours d'eau, sept espèces ont été choisies, répondant aux critères suivants : il fallait qu'elles soient communes aux deux ruisseaux, abondantes et si possible qu'il y ait parmi elles des représentants des trois principaux ordres d'insectes aquatiques : il s'agit d'*Ephemerella ignita* et de *Baetis muticus* (Éphéméroptères), de *Leuctra hippopus*, *L. fusca* et de *Chloroperla torrentium* (Plécoptères), d'*Agapetus fuscipes* et de *Silo nigricornis* (Trichoptères).

Les nombres de subimagos et d'adultes pris chaque année sur le Lissuraga varient de façon importante surtout entre 1966 et chacune des 2 années suivantes (tabl. 5). Ces variations me semblent être plus fonction de l'emplacement du piège que des fluctuations annuelles de populations ; il est important, plus particulièrement pour les Plécoptères, que sous chaque piège, se trouve une pierre émergée. Vingt adultes de *Leuctra hippopus* avaient été pris à l'aide d'un seul piège en 1965, alors qu'en 1966, 7 seulement sont capturés avec les 6 pièges. Le fait qu'il s'agit bien d'un artefact dû au piégeage est confirmé par la récolte des larves au filet de Surber ; un plus grand nombre de larves a été récolté en 1966 par rapport à 1965. Les chiffres obtenus sur Ford Wood Beck présentent eux aussi des variations annuelles, parfois très importantes, surtout chez *Baetis muticus*.

La plupart des espèces présentent des fluctuations de populations d'une localité à une autre. Ceci est particulièrement net pour *L. fusca*, espèce présente essentiellement en aval du Lissuraga (localité 4) et en petit nombre à la localité 3 ; or les 6 pièges étaient installés à ces 2 localités en 1967, ce qui permet d'expliquer l'importance des captures cette année-là. D'une façon générale, le nombre maximal d'insectes a été pris en 1967 sur le Lissuraga. Deux espèces, *Baetis muticus* et *Chloroperla torrentium* sont capturées en nombre croissant de 1966 à 1968, sans qu'il soit possible d'expliquer cette augmentation (tabl. 5). La capture en nombre trop restreint des sept espèces ne permet d'étudier ni les différences existant entre les dates de captures

TABLEAU 5

Comparaison du nombre d'individus et des périodes de sortie de 7 espèces d'insectes aquatiques capturés à l'aide de pièges disposés sur le Lissuraga (6 pièges de MUNDIE de 1966 à 1968 et sur Ford Wood Beck (District des Lacs en Angleterre)
(1 piège de MUNDIE plus un autre piège) de 1957 à 1959

	Lissuraga			Ford Wood Beck		
	1966	1967	1968	1957	1958	1959
<i>Baetis muticus</i>	31 (2 mars-23 oct.)	52 (19 févr.-14 nov.)	77 (25 févr.-14 nov.)	256 (6 mai-29 sept.)	11 (12 mai-14 juill.)	13 (13 août-4 oct.)
<i>Ephemerella ignita</i>	13 (9 avril-4 oct.)	22 (12 avril-30 juill.)	13 (23 avril-25 oct.)	14 (8 juill.-18 août)	24 (7 juill.-9 août)	24 (22 juin-13 août)
<i>Leuctra hippobus</i>	7 (13 mars-22 mai) 20* (14 mars-6 avril)	54 (22 févr.-16 avril)	23 (14 févr.-5 avril)	13 (14 avril-27 mai)	12 (14 avril-1er juin)	13 (12 avril-3 mai)
<i>Leuctra fusca</i>	4 (20 oct.-24 nov.)	31 (4 oct.-3 déc.)	8 (2 oct.-25 nov.)	105 (12 juill.-19 oct.)	13 (29 juill.-16 août)	53 (26 juill.-18 oct.)
<i>Chloropeta torrentium</i>	9 (8 avril-25 juin)	41 (16 avril-23 juill.)	93 (23 avril-5 août)	49 (5 mai-8 juill.)	39 (23 mai-29 juill.)	62 (18 mai-4 juill.)
<i>Agapetus fuscipes</i>	11 (16 mars-6 nov.)	18 (8 mars-29 juin)	41 (11 févr.-20 sept.)	54 (16 mai-10 oct.)	123 (27 mai-16 août)	119 (10 mai-4 oct.)
<i>Silo nigricornis</i>	9 (9 mars-17 oct.)	10 (16 avril-1er oct.)	4 (23 avril-16 sept.)	0	3 (7-21 juillet)	0

* Captures de 1965 réalisées à l'aide d'un seul piège triangulaire de MUNDIE utilisées avec celles de 1966 dans la figure 7.

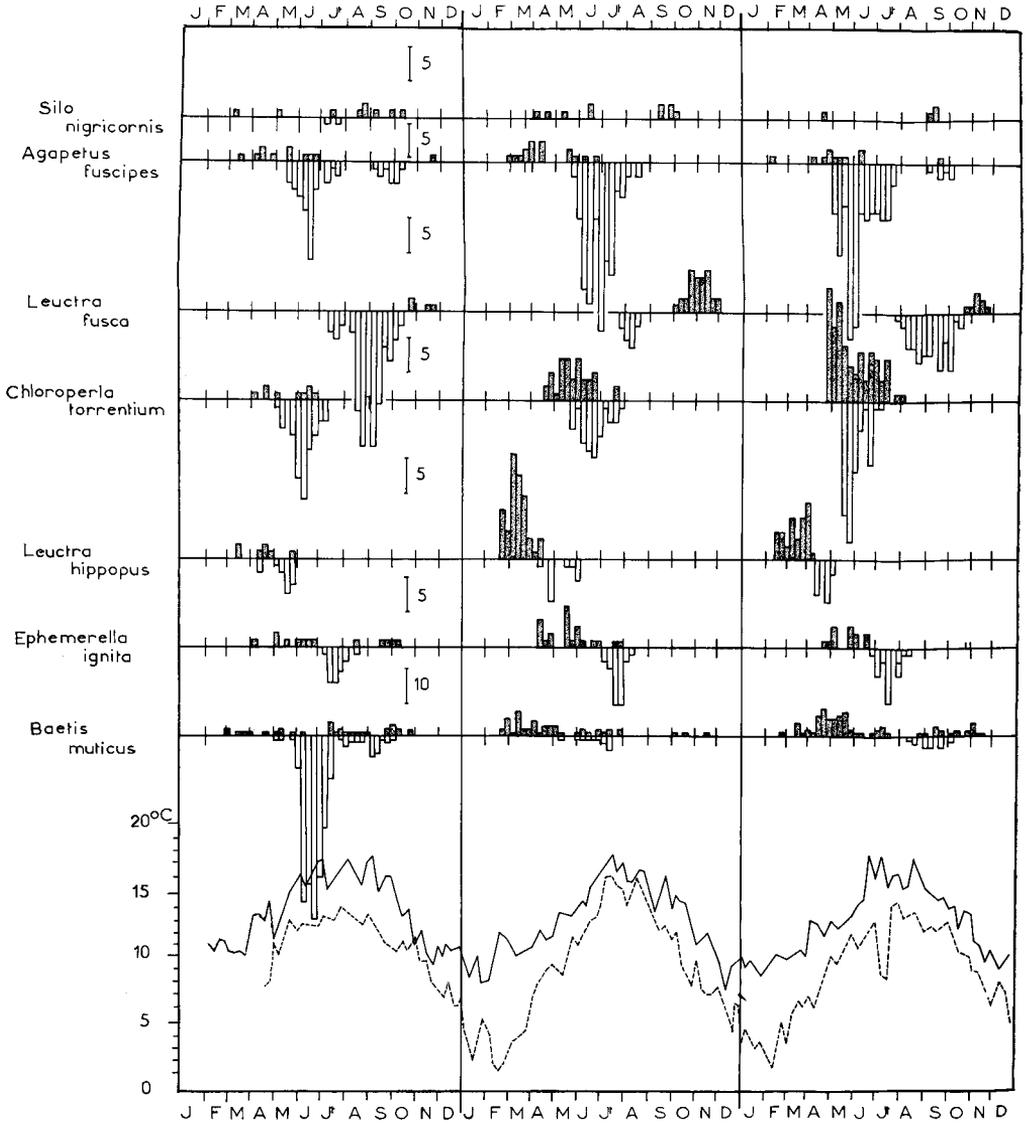


FIG. 7. — Répartition saisonnière des captures hebdomadaires par piégeage des subimagos et des adultes de sept espèces d'insectes aquatiques du Lissuraga (1966 à 1968) et de Ford Wood Beck (1957 à 1959)

Histogrammes sombres : captures du Lissuraga

Histogrammes clairs : capture de Ford Wood Beck

En bas, courbes correspondantes des températures moyennes hebdomadaires de l'eau des deux ruisseaux

Ford Wood Beck ----- 1954 à 1956

Lissuraga ————— 1966 à 1968

entre les localités amont et la localité aval, ni celles pouvant exister d'une année à l'autre sur le Lissuraga.

MACAN (1964), en comparant les captures réalisées à l'aide de trois types de pièges dans Ford Wood Beck avec les captures de la faune benthique au filet, a montré que les captures ne donnaient pas une image fidèle de l'abondance relative des espèces d'un ruisseau.

Par contre, il est possible de comparer les dates de sortie entre le Lissuraga et Ford Wood Beck. Deux cas se présentent : les premières sorties de la plupart des espèces sont plus précoces sur le Lissuraga (fig. 7), les premières sorties sont plus tardives sur le Lissuraga pour une seule espèce.

Cette précocité varie de un à trois mois pour six espèces. Elle est la plus faible chez deux Plécoptères (un mois chez *C. torrentium*, un à deux mois chez *L. hippopus*). Elle est la plus longue chez les Éphéméroptères et les Trichoptères ; pour les premiers elle atteint deux mois chez *B. muticus* et trois mois chez *E. ignita*. En ce qui concerne les Trichoptères la précocité est de deux mois pour *A. fuscipes* et atteint environ quatre mois chez *S. nigricornis*. Il faut toutefois remarquer que, si chez les Éphéméroptères et les Plécoptères les captures hebdomadaires sont pratiquement continues, par contre, un petit nombre d'individus est récolté chez les Trichoptères, parfois un tous les deux mois (*S. nigricornis* surtout).

Chez les Éphéméroptères et les Trichoptères (avec la réserve formulée ci-dessus) du Lissuraga cette précocité s'accompagne d'un allongement important de la période de sortie des insectes ; les dernières captures sont plus tardives que dans Ford Wood Beck : Ainsi *B. muticus* et *E. ignita* sont capturés respectivement quatre et deux mois plus tard qu'en Angleterre (l'absence de récolte automnale d'*E. ignita* en 1967 est un artefact) ; la durée de la période de sortie de ces deux espèces atteint respectivement dix et sept mois environ. Chez les Trichoptères présentés ici, leur petit nombre nuit à une bonne exploitation des données ; toutefois chez *A. fuscipes* les premières sorties sont relativement groupées de mars à juin ; puis en deux années (1966 et 1968) une capture est observée en fin d'année (octobre et novembre) ; il en est de même pour Ford Wood Beck en 1957 et 1959. Ceci est confirmé par le récent travail de MACAN et MAUDSLEY (1968) ; ces auteurs signalent que dans ce ruisseau, après le travail de MACKERETH (1960), une petite sortie d'*A. fuscipes* a lieu en automne ; cette seconde sortie est, selon eux, le produit d'une rapide génération d'été. Elle est plus proche de la première sur Ford Wood Beck que sur le Lissuraga. Récemment GLEDHILL (communication personnelle) m'a communiqué les résultats des captures d'adultes d'*A. fuscipes* réalisés par piégeage dans trois ruisseaux du sud de l'Angleterre. Les récoltes ont lieu de fin avril à fin octobre en 1969 et de mi-mars à fin décembre en 1970 ; cette dernière année, une capture isolée est à signaler au cours de la première quinzaine de janvier. La différence importante entre ces résultats et ceux obtenus dans Ford Wood Beck et le Lissuraga réside dans le fait que la période de sortie des adultes est continue dans le sud de l'Angleterre et dure neuf mois et demi, sans interruption estivale.

Ce résultat est vraisemblablement dû, au moins en partie, à la température. En effet, les températures maximales d'un des ruisseaux étudiés par GLEDHILL (Millum Head stream) varient de 8,8°C (en février) à 15,5°C (fin août, début septembre) et les températures minimales sont comprises entre 5°C (février) et 12,4°C (fin juillet). Ces températures relativement basses en été permettent aux développements

larvaire et nymphal de se poursuivre toute l'année ; dans Ford Wood Beck et surtout dans le Lissuraga, l'interruption estivale doit être due à la température trop élevée mais la photopériode joue alors peut-être un rôle.

La sortie paraît aussi scindée en deux chez *S. nigricornis*. On observe dans le Lissuraga des captures « printanières » jusqu'en juillet puis des captures « automnales » d'août à octobre soit avec un retard de quatre mois sur Ford Wood Beck.

La durée des périodes de sortie des Plécoptères printaniers sont très comparables sur les deux ruisseaux.

Leuctra fusca est la seule espèce automnale du lot ; elle présente, à l'inverse des espèces précédemment étudiées une sortie retardée d'environ deux mois dans le Lissuraga par rapport à Ford Wood Beck. La durée de la période de sortie semble plus longue dans Ford Wood Beck que dans le Lissuraga.

2. — Influence de la température sur la taille des insectes

MACAN (1957) remarque que la croissance des larves d'Éphéméroptères se poursuit même en hiver et qu'une grande taille est peut-être associée à une basse température. Dans Ford Wood Beck, les larves de *Rhithrogena semicolorata* (CURTIS) ne dépassent pas 12 mm ; parmi les larves du dernier stade de cette espèce récoltées en mai 1950, 15 p. 100 seulement ont une taille supérieure à 10 mm et 72 p. 100 ont une longueur comprise entre 8 à 10 mm. De plus, MACAN signale que sur 15 larves comprises entre 11 et 12 mm récoltées au cours de 3 années de prélèvements, 11 proviennent des affluents plus froids. Dans Wayoh stream, étudié par HARKER (1952), plus froid que Ford Wood Beck, les larves de cette espèce atteignent 14 mm. Dans le Lissuraga, ruisseau plus chaud que Ford Wood Beck, les larves au dernier stade de *R. semicolorata* y sont plus petites et atteignent de 6 à 9,9 millimètres.

Il est connu également que les tailles des larves au dernier stade ou des adultes des espèces polyvoltines diminuent au cours de l'été, augmentent en automne et atteignent leur maximum à la fin de l'hiver (MACAN, 1957 ; PLESKOT, 1961). Cette diminution de taille s'observe également chez les espèces univoltines. Les larves au dernier stade d'*Epeorus pleuralis* (BANKS) (MINSHALL, 1967) varient de 5 à 13 mm ; les plus grandes sont récoltées en février-mars et les plus petites en mai-juin.

SCHWARZ (1970) fait remarquer que les larves de *Perlodes microcephala* (PICTET) (Plécoptères) de la Fulda sont 30 p. 100 plus grandes que les larves de la même espèce récoltées dans Walla Brook dans le sud de l'Angleterre ; or ce dernier cours d'eau a une température hivernale plus élevée que celle de la Fulda. La taille des adultes de certains Plécoptères univoltins diminue au cours de la période de sortie comme chez certains Éphéméroptères ; KHOO (1964) signale que la taille des adultes de *Capnia bifrons* (NEWMAN) diminue de février à mai, de 6 à 4,7 mm chez les mâles et de 9 à 7,1 mm chez les femelles. SCHWARZ montre le même phénomène chez les adultes de *Perlodes microcephala* (24 à 21 mm chez les femelles et 18 à 16,5 mm chez les mâles, d'avril à mai) et de *Diura bicaudata* LINNÉ (20 à 18 mm chez les femelles et 15,5 à 14,5 chez les mâles, d'avril à juin).

Les larves au dernier stade de *Baetis rhodani* PICTET sont aussi les plus grandes à la fin de l'hiver et au début du printemps dans le Lissuraga (6 à 9,9 mm de janvier à avril). Elles atteignent 5 à 7,5 mm de mai à septembre et 5,5 à 7,9 mm d'octobre à décembre. Ces larves sont aussi plus petites que celles trouvées dans Ford Wood

Beck et Wayoh Stream qui mesurent jusqu'à 12 mm. Les tailles les plus petites des larves d'Éphéméroptères au dernier stade, se rencontrent en général en août, au moment où la température de l'eau est la plus élevée.

On ne sait pour l'instant si le nombre de stades pour arriver à la fin de la vie larvaire est différent, selon qu'il s'agit des petites larves d'été ou des grandes larves de la fin de l'hiver. A cette diminution de taille des animaux d'été chez les espèces polyvoltines, s'ajoute une diminution du nombre d'œufs pondus, donc de la fécondité. Ceci est très important à considérer lors de l'étude de la productivité chez cet ordre d'insectes. Il n'est pas exclu que cette diminution de la taille des animaux soit en partie compensée par une diminution de la taille des œufs comme cela se produit chez la *Drosophile* (DAVID et CLAVEL, 1967).

Il est possible que les différences existant entre les larves du *Lissuraga* et celles de la même espèce, mais nordiques, soient génétiques ; c'est ce qui se passe chez la *Drosophile* où les souches nordiques sont génétiquement plus grosses que les méridionales (DAVID, communication personnelle). Cet auteur (DAVID et CLAVEL, 1967) a montré expérimentalement chez cet insecte qu'il y a des températures permettant d'obtenir des valeurs maximales du poids et du nombre d'ovarioles.

Bien que, comme le dit DAVID, les températures utilisées pour la *Drosophile* soient des températures constantes qui ne se rencontrent jamais dans la nature, il n'est pas interdit de penser que la température semble le facteur prédominant, en ce qui concerne les changements de taille des insectes aquatiques. Mais il n'agit peut-être pas seul et une action de l'alimentation en particulier n'est pas à écarter.

3. — Discussion

Il me semble important de préciser dès maintenant que les observations de différents auteurs sur les dates de captures concernent surtout des animaux prêts à pondre alors que les captures par piégeage font état de subimagos et de jeunes adultes ; pour l'instant on connaît très mal les durées nécessaires à la maturation sexuelle dans les conditions naturelles. De plus, en ce qui concerne le piégeage, un nombre relativement faible de captures est réalisé à l'aide de cette méthode chez les Éphéméroptères, Plécoptères et Trichoptères du *Lissuraga*, à la différence des Diptères dont certains sont comptés par milliers (NEVEU, communication personnelle). Ce petit nombre doit inciter à la prudence dans l'interprétation ; c'est ainsi que les différences qu'on peut observer (fig. 7) dans les captures du *Lissuraga* (nombres plus faibles de *Leuctra fusca* et de *Chloroperla torrentium* en 1966, pas de sortie automnale pour *Agapetus fuscipes* et *Ephemerella ignita* en automne 1967, sortie décalée d'un mois chez *Leuctra hippopus* et raccourcie d'un mois environ chez *C. torrentium* en 1966) sont vraisemblablement dues, au moins en partie, à la mauvaise efficacité du piégeage.

On s'aperçoit malgré tout, en examinant les captures réalisées dans le *Lissuraga* et dans Ford Wood Beck, que les insectes printaniers du *Lissuraga* réagissent à une température plus élevée de l'eau où se développent les larves, par une sortie plus précoce des stades ailés. Il peut y avoir corrélativement un allongement important de la période de sortie (Éphéméroptères et Trichoptères) ou non (Plécoptères). Par contre, l'insecte automnal en cause ici (*Leuctra fusca*) présente ses premières sorties plus tardives sur le *Lissuraga* alors que la température de l'eau est plus élevée.

a. *Cas des espèces printanières.*

BRINCK (1949) a déjà observé en Suède, chez les Plécoptères printaniers, une précocité dans la période de vol en liaison avec la latitude. Ceci est à rapprocher du fait que l'on sait depuis longtemps que la période d'apparition des Plécoptères printaniers est d'autant plus tardive que l'altitude est plus élevée (LE ROI cité par BERTHELEMY, 1966). MACAN (1960 a) remarque que la température n'est pas sans influence sur le début de la période de sortie des subimagos de *Rhithrogena semicolorata*. Mais il s'agit pour cet auteur probablement d'un facteur parmi un complexe de facteurs. La fin de la sortie des subimagos est limitée chez cet Éphéméroptère par une température moyenne de l'air supérieure ou égale à 16°C pendant 2 semaines. GLEDHILL (1960), en comparant les captures d'insectes dans Ford Wood Beck et dans Whelpside Ghyll, ruisseau encore plus froid, remarque que dans ce dernier les dates de sorties sont plus tardives et les durées de sorties sont plus longues pour quelques espèces de Plécoptères. Pour cet auteur, bien que la température puisse influencer considérablement la sortie, il suppose que si une espèce sort approximativement au même moment chaque année, quelque autre facteur contrôle cette sortie. Les changements de vitesse de croissance observée par HARKER (1952) chez *Ecdyonurus torrentis* KIMMINS suggèrent pour cet auteur une corrélation entre la croissance et la température au printemps ; mais il lui semble que d'autres facteurs contrôlent la croissance en automne.

SCHWARZ (1967) montre que la croissance des larves d'*Isoperla goertzi* ILLIES (Plécoptère) s'effectue en hiver à des températures de l'ordre de 5°C ; les larves de cette espèce sont plus petites à l'entrée de l'hiver si l'automne a été chaud ; la croissance des larves continue si la température de l'eau se maintient aux environs de 5°C (hiver 63-64) ; elle est très ralentie si cette température descend jusqu'à 1°C (hiver 62-63). Il en résulte que les larves de l'hiver plus doux atteignent leur dernier stade un à deux mois plus tôt que celles qui ont subi un hiver plus froid. On peut comprendre à partir de cet exemple que les larves des espèces hivernales et printanières du *Lissuraga* sortent plus tôt que dans d'autres régions d'Europe situées plus au nord ; la température moyenne hebdomadaire n'étant jamais inférieure à 5°C permet le déroulement de la croissance larvaire de ces espèces. Si la période de froid est très longue, elle peut limiter les espèces dont la croissance hivernale est intense ; ainsi KAMLER (1965) observe que les formes du début du printemps sont absentes dans les petits ruisseaux des Tatras en Pologne.

La précocité des sorties des espèces printanières du *Lissuraga* varie de un à trois mois par rapport à Ford Wood Beck. Mais tous les ans, la même précocité des insectes du *Lissuraga* peut être observée ; autrement dit, si la température accélère le développement au cours des derniers stades en période hivernale, elle ne joue pas, à d'autres moments de la vie larvaire, dans le sens d'une accélération, puisque la durée du développement reste la même.

b. *Cas des espèces automnales.*

Les espèces automnales, à la différence des espèces printanières qui possèdent des dates de sortie très variables d'une région à une autre, semblent présenter, sauf pour le *Lissuraga*, des périodes de vol indépendantes de la latitude (BRINCK, 1949) ;

BERTHELEMY (1966) et DECAMPS (1967) font la même remarque que BRINCK pour les Plécoptères et Trichoptères automnaux des Pyrénées.

BRINCK signale que les larves de *Leuctra fusca* ne montrent pas d'accroissement de taille en été ; la croissance ne reprend que lorsque les eaux deviennent plus froides, en automne. LILLEHAMMER (1966) note que les larves de *L. fusca* sont prêtes à sortir en juillet-août dans l'ouest de la Norvège.

Avant d'envisager le ou les facteurs provoquant cette stabilité (ou ce retard dans le cas du Lissuraga) dans les sorties des adultes de *L. fusca*, il me semble important de présenter le cas des espèces hivernales de Plécoptères.

KHOO (1964) étudie le cycle de développement du Plécoptère *Capnia bifrons* ; les adultes sont présents de février à mai ; les œufs pondus éclosent tout de suite ; la croissance des larves s'arrête de juin à août. *Capnioneura mitis* DESPAX, espèce de la même famille, présente un cycle analogue dans le Lissuraga : vol des adultes de décembre à mars, récolte des jeunes larves de 0,5 à 1,9 mm dans les prélèvements de février à mai, puis à partir du mois d'octobre ; elles sont absentes dans les échantillons des mois de juin à septembre. Récemment HARPER et HYNES (1970) signalent que les larves de certains Plécoptères *Taeniopterygidae* et *Capniidae* du nord-est du Canada s'enfoncent dans le substrat souvent à grande profondeur pendant les mois d'été. Pour ces auteurs, cette adaptation permet à ces espèces de coloniser des ruisseaux qui atteignent des températures élevées ou qui s'assèchent pendant l'été.

La photopériode semble le facteur le plus important. KHOO a mis en évidence la présence d'une diapause larvaire facultative chez les larves de *C. bifrons* au quatrième stade ; ces larves soumises à une température estivale de 14,5°C mais à une photopériode hivernale se développent aussitôt.

Une diapause estivale, facultative également, a été mise en évidence chez des adultes de Trichoptères du genre *Limnophilus* dont les larves vivent dans les mares temporaires (NOVAK et SEHNAL, 1963 et 1965). En Tchécoslovaquie, à basse altitude les insectes deviennent adultes à partir du mois de mai ; la ponte s'effectue en automne (fin août-octobre). Le développement ovarien semble inhibé par les longues photopériodes estivales ; si dès leur sortie les adultes sont soumis à des photopériodes de 12 h, la maturation des gonades s'effectue avec 1 ou 2 mois d'avance. La photopériode n'est certainement pas le seul facteur en cause car, à 1 350 m d'altitude, les mêmes espèces sortent à la fin du mois de juin et les pontes s'effectuent alors 1 mois plus tard. L'achèvement de la diapause est probablement influencé aussi par la température (NOVAK et SEHNAL, 1963).

Le retard de sortie des adultes de *Leuctra fusca* dans le Lissuraga par rapport aux autres cours d'eau pourrait être dû à la fois à la photopériode et à la température. La température estivale du Lissuraga serait donc au-dessus d'un seuil sous lequel la croissance larvaire pourrait reprendre dans d'autres cours d'eau ; dans ces derniers, les larves de *L. fusca* au dernier stade sont récoltées en juillet-août. Pour KAMLER (1965), les hautes températures estivales ne gênent pas les animaux car ils passent cette période en état de résistance à la température.

c. Essai de classification.

En fonction des quelques exemples présentés ci-dessus, il semble qu'on puisse faire une distinction entre deux groupes d'espèces d'insectes aquatiques des eaux

courantes à Salmonidés ; les espèces polyvoltines d'une part et les espèces univoltines et semivoltines d'autre part.

— Certaines espèces peuvent effectuer leur croissance à tout moment de l'année, ce sont les espèces polyvoltines. Elles sont représentées chez les Éphéméroptères essentiellement par le genre *Baetis*. Les insectes polyvoltins présentent une périodicité peu nette, dépendant surtout de la température, puisque les sorties de subimagos ont lieu presque tous les mois de l'année si la température est assez élevée (*B. muticus* sur le Lissuraga). Un rythme saisonnier se retrouve dans la variation quantitative de la population et dans la taille des animaux.

— Certaines espèces effectuent leur croissance lorsque la température de l'eau est basse (les plus nombreuses dans ce type d'eaux courantes), d'autres lorsque la température est élevée. Le premier groupe d'espèces comprend les espèces printanières, automnales et hivernales et le second les espèces estivales. Ces dernières semblent avoir une croissance ralentie ou bloquée lorsque la température de l'eau est basse. L'arrêt de la croissance semble se produire en été pour le premier groupe d'espèces sous l'action combinée de la température et de la photopériode. On peut supposer, compte tenu des exemples étudiés, que l'action de la photopériode pour la reprise du développement larvaire ne s'effectue que si la température est en-dessous d'un certain seuil ; sinon le blocage du développement se poursuit (cas de *L. fusca* sur le Lissuraga).

Une différence importante se manifeste lors de la comparaison du développement des insectes d'eau froide (eaux courantes à Salmonidés) et des insectes d'eau chaude (étangs par exemple).

En été, la plupart des insectes des eaux courantes à Salmonidés résistent aux températures élevées en ralentissant ou en interrompant leur croissance alors que, par exemple, les larves d'un Odonate estival (*Lestes eurinus* SAV) vivant en étang demandent des températures de plus en plus élevées pour achever leur croissance (LUTZ, 1968). Cet auteur a mis en évidence une action combinée de la température et de la photopériode ; ainsi les larves de *L. eurinus* se développent aussi rapidement à 30°C, et sous 11 h d'éclairement quotidien qu'à 20°C et 14 h d'éclairement. L'action combinée température-photopériode est compliquée par les réponses variables dues à la maturation des larves dans la nature pendant les mois d'hiver.

En hiver c'est souvent l'inverse qui se produit puisque nous avons vu que les températures basses (entre 5 et 10°C) et les courtes photopériodes de cette saison permettent à la croissance larvaire de s'effectuer chez les espèces des eaux courantes à Salmonidés. Au contraire, une diapause facultative se présente chez les larves au dernier stade des espèces printanières (CORBET, 1958) des Odonates d'étangs et d'eaux courantes à Cyprinidés.

On peut conclure, en accord avec MINSHALL (1967), que les cycles de développement sont influencés par la température mais que d'autres facteurs, variant de façon saisonnière, tels que la photopériode, peuvent être aussi impliqués. Il semble que le développement larvaire de la plupart des insectes des eaux courantes à Salmonidés se produise surtout au cours de l'hiver et du printemps.

Le rôle de la température et de la photopériode sur le développement larvaire des insectes aquatiques est admis ; mais l'action d'autres facteurs, tels que l'alimentation n'est pas à éliminer ; THORUP (1963) observe que les animaux vivant dans

les mousses et les feuilles mortes ont toujours une génération par an. Pour lui la production primaire peut influencer le mode de croissance des différentes espèces ; pour cela, il est nécessaire de démontrer la connection entre le mode de croissance et les différents environnements.

IV. — CONCLUSION

La température de l'eau d'un ruisseau à truites des Pyrénées a été suivie pendant cinq ans à l'aide de mesures quotidiennes. Ces mesures sont converties en températures moyennes hebdomadaires, en degrés-jours et en heures passées dans différents intervalles de température, afin de faciliter les comparaisons, d'une part avec la température de l'air, d'autre part avec la température d'autres cours d'eau à truites.

Dans la région (bordure Océan Atlantique et 43° latitude Nord) où est situé le Lissuraga, le climat est caractérisé par une pluviosité abondante et une température clémente toute l'année. La température moyenne hebdomadaire de l'air est pratiquement toujours supérieure à la température moyenne hebdomadaire de l'eau ; ces deux valeurs sont relativement proches l'une de l'autre et la température de l'eau suit étroitement celle de l'air.

La température de l'eau de différents cours d'eau à truites, la presque totalité d'entre eux étant situés en Grande-Bretagne, est mesurée à l'aide, soit de thermomètres à maxima et à minima, soit de thermographes enregistreurs. On remarque que la température de l'eau du Lissuraga est la plus élevée et qu'elle semble être la plus stable. L'eau du Lissuraga a annuellement environ 20 p. 100 de degrés-jours de plus et les écarts quotidiens entre les minimums et les maximums y sont beaucoup plus faibles (inférieurs à 20°C pendant la moitié de l'année).

Il nous paraît utile de considérer non seulement la somme annuelle des degrés-jours, mais également la répartition dans le temps des heures passées dans différents intervalles de température. Ainsi la température élevée du Lissuraga paraît agir seule ou de façon prédominante en fin de développement larvaire des espèces printanières ou estivales considérées. Il en résulte des sorties de subimagos et d'adultes d'insectes aquatiques plus précoces sur le Lissuraga de un à trois mois par rapport à un cours d'eau anglais (Ford Wood Beck). Cette précocité est accompagnée ou non par un allongement de la période de sortie. Par contre, chez un insecte automnal (*Leuctra fusca*), les premières sorties sont plus tardives d'environ deux mois.

Il est possible qu'au printemps, en particulier au cours des mois de mars à mai, les fluctuations de température aient un rôle non négligeable ; c'est à ce moment qu'elles sont les plus importantes et les plus fréquentes sur le Lissuraga. Simultanément, on remarque que les sorties des stades ailés sont alors les plus abondantes pour l'ensemble des trois ordres d'insectes dont sept espèces ont été étudiées dans cet article. Différents auteurs ont montré l'importance des variations de température sur la croissance des animaux : « l'action stimulante des variations de température, au moins dans les régions tempérées, peut être retenue comme un principe écologique fondamental, principe qu'il faut d'autant moins négliger que l'on a presque toujours eu tendance à poursuivre les études de laboratoire à température constante » (VIBERT et LAGLER, 1961). Dès le mois d'août dans le Lissuraga les fluctuations thermiques

quotidiennes deviennent faibles et sont le plus souvent inférieures à 20°C (20 à 25 jours par mois).

Si la température semble être le facteur prépondérant qui agit sur les premières sorties d'insectes printaniers, des auteurs ont montré l'action primordiale de la photopériode dans la régulation des sorties des insectes automnaux et hivernaux. L'exemple de *Leuctra fusca* montre que la photopériode doit agir, vraisemblablement, en liaison avec la température.

L'alimentation d'origine végétale, qui est la plus importante dans ce type de cours d'eau, qu'il s'agisse des végétaux autochtones (algues filamenteuses et Diatomées essentiellement) ou allochtones (feuilles mortes), présente une périodicité liée au cycle de la végétation dépendant des deux facteurs précédents, température et éclaircissement ; elle peut jouer un rôle non négligeable, en plus des deux autres, dans la croissance des insectes aquatiques.

La température de l'eau du Lissuraga agit non seulement sur les cycles de développement des différentes espèces mais également sur la taille des individus ; c'est ainsi que chez les Éphéméroptères, les larves au dernier stade de *Rhithrogena semicolorata* et de *Baetis rhodani* sont beaucoup plus petites que celles des mêmes espèces dans deux ruisseaux anglais. Les tailles maximales des deux espèces sont de 9,9 mm dans le Lissuraga et 14 et 12 mm respectivement dans Wayoh Stream (HARKER, 1952) et Ford Wood Beck (MACAN, 1957).

Les exemples présentés ci-dessus proviennent d'observations effectuées sur les populations naturelles. Mais comme le fait remarquer BERTHELEMY (1966), seule l'étude détaillée des cycles de développement permettra de préciser la cause de cette opposition entre les insectes aquatiques printaniers et automnaux et aussi de ces réponses différentes à des augmentations de température. Des travaux expérimentaux réalisés à la fois au laboratoire et sur le terrain devront être menés à bien pour compléter ces observations.

Il sera également intéressant de savoir comment agit cette température élevée du Lissuraga sur la population de truites de ce ruisseau. Récemment CRISP et LE CREN (1970) ont montré, dans l'étude comparative de la température de trois ruisseaux anglais, que plus la température est élevée et plus la consommation (calculée) annuelle en oxygène par gramme de truite est importante. Or, ainsi que nous l'avons vu, le plus chaud de ces ruisseaux a un régime thermique nettement inférieur à celui du Lissuraga. Il est vraisemblable que, même en dehors d'une adaptation quelle qu'elle soit de la truite vis-à-vis d'autres facteurs de l'environnement, l'action d'une telle température doit être importante dans le métabolisme des truites du Lissuraga. La consommation en oxygène des truites du Lissuraga doit être plus élevée que celle des poissons du district des Lacs.

Le rôle de la température semble être très important également pour les insectes des cours d'eau à Salmonidés. EDINGTON (communication personnelle) a observé en Grande-Bretagne que *Diplectrona felix* MCLACHLAN (Trichoptère) était une espèce trouvée uniquement dans les cours d'eau froids dont la température estivale ne dépassait pas 15°C. Si cette dernière est supérieure à 15°C, *D. felix* est remplacée par deux autres espèces de Trichoptères (*Hydropsyche instabilis* (CURTIS) et *H. fulvipes* CURTIS). Or ces trois espèces montrent les mêmes résultats dans des tests de tolérance à la température ; la température létale est de 28°C pour les trois. Par

contre, EDINGTON met en évidence des différences dans le métabolisme de *D. felix* et *H. fulvipes* à différentes températures. *H. fulvipes* est capable de garder son métabolisme constant sur une étendue de température supérieure à celle de *D. felix* et ceci semble être une adaptation aux températures élevées. Il est possible, pour les espèces d'eau froide, qu'une dépense d'énergie trop élevée pour la respiration dans les ruisseaux trop chauds retarde la croissance de ces espèces provoquant leur élimination.

La truite se reproduit plus tard dans le Lissuraga que dans les ruisseaux du nord-est de l'Angleterre. La période de fraie semble commencer après une crue importante et une diminution de la température sur le Lissuraga (DE BARBUAT, 1970). Ceci a lieu en général au début du mois de décembre. Le maximum de pontes est déposé peu après et en un mois, la plupart des truites semblent avoir pondu.

La température élevée semble provoquer pour cette espèce, *Salmo trutta fario* L., un retard dans le début de la période de ponte (qu'il est peut-être possible de comparer à la sortie retardée de *L. fusca*) ainsi qu'une diminution de longueur de cette période. Les éclosions s'effectuent environ deux mois après la ponte dans le Lissuraga. Compte tenu de la durée du développement embryonnaire et de la température du Lissuraga, la plupart des éclosions devraient être moins étalées dans le temps que celles signalées par CRISP et LE CREN (1970). Ceci ne doit pas être sans conséquence dans l'équilibre des populations de ce poisson.

La température peut également avoir une action sur la croissance des truites ; dans le Lissuraga, cette action peut être soit directe (sur la digestion par exemple), soit indirecte par suite de l'absence ou de la présence en nombre limité de larves d'insectes de grande taille destinées à servir de proies, en particulier pendant les mois d'été. En effet, pendant cette période, une bonne partie de la faune entomologique sera à l'état d'adultes, d'œufs, de jeunes larves ou de larves âgées mais de petite taille, donc peu disponibles pour le poisson.

Reçu pour publication en juin 1971.

REMERCIEMENTS

Il m'est agréable de remercier les docteurs EDINGTON, MACAN et MAITLAND qui ont eu l'amabilité de me communiquer leurs résultats relatifs à la température de l'eau des cours d'eau qu'ils ont étudiés. MM. BERTHELEMY et DECAMPS de Toulouse ont bien voulu vérifier les déterminations de mes spécimens de Plécoptères et de Trichoptères ; je leur adresse mes plus vifs remerciements.

M^{me} RICOU et MM. CAUSSANEL, DURAND, MACAN et MISSONNIER ont relu cet article et attiré mon attention sur certains points ; je leur en suis sincèrement reconnaissant.

Enfin les docteurs MACAN et GLEDHILL m'ont permis d'utiliser leurs résultats de captures par piégeage réalisées sur Ford Wood Beck pendant de nombreuses années, facilitant ainsi la comparaison entre leur ruisseau et le Lissuraga ; le docteur EDINGTON m'a communiqué les résultats de ses récentes expériences. Par leur aide précieuse ils m'ont permis d'améliorer cet article. M^{me} I. MULLER-LIEBENAU a bien voulu revoir la traduction du résumé allemand, je l'en remercie vivement.

SUMMARY

ECOLOGY OF A TROUT STREAM IN THE PYRÉNÉES-ATLANTIQUES, THE LISSURAGA

II. — THERMAL VARIATIONS OF WATER ; EFFECT ON EMERGENCE PERIODS AND SIZE OF SOME EPHEMEROPTERA, PLECOPTERA AND TRICHOPTERA

1. The water of a trout stream in the Pyrénées, the Lissuraga, has a high temperature ; the weekly mean temperature is never under 5°C and is above 15°C during 10 to 23 weeks,

according to the year and the locality considered. The weekly mean temperature of water varies accordingly to that of air ; these two values are rather close to each other, since the difference between them is inferior or equal to 2°C during more than half of the year.

2. The water temperatures of the Lissuraga and of seven other trout streams, most of them in Great Britain, are compared. The Lissuraga is the warmest. This difference may be the fact of the proximity of the Atlantique, and also of the more southern latitude of the Lissuraga. The water temperature of the Lissuraga shows the lowest daily fluctuations ; these fluctuations are inferior to 2°C during about half the year.

3. The wing stages of six spring and summer species of aquatic insects in the French stream emerge with one to three months precocity, with regard to an English stream where these species have been studied (*Ephemerella ignita*, *Baetis muticus*, *Leuctra hippopus*, *Chloroperla torrentium*, *Agapetus fuscipes* and *Silo nigricornis*). With this precocity comes along an extension of the emergence period with Ephemeroptera and Trichoptera. The only autumn species, *Leuctra fusca*, shows a delay of two months in the emergence period. The length of this emergence period is not then modified.

4. The part of temperature on the precocity and extension of the emergence period of spring and summer species, as well as on the delay observed in the autumn species and on the size of Ephemeroptera larvae, is discussed.

ZUSAMMENFASSUNG

OKOLOGIE EINES FORELLENBACHES DER PYRANÄEN, DIE LISSURAGA.

II. — THERMISCHE SCHWANKUNGEN DES WASSERS

UND IHRE WIRKUNGEN AUF DIE SCHLÜPFPERIODE

UND DIE GRÖSSE EINIGER EPHEMEROPTEREN, PLÉCOPTEREN UND TRICOPTEREN.

1. Das Wasser des Forellenbaches Lissuraga besitzt eine erhöhte Temperatur. Die wöchentliche Durchschnittstemperatur sinkt niemals unter 5°C und liegt 10 bis 23 Wochen hindurch je nach Jahr und Messtelle über 15°C. Die wöchentliche Durchschnittstemperatur des Wassers folgt der wöchentlichen Durchschnittstemperatur der Luft. Die beiden Werte liegen ziemlich nahe beieinander, da der Unterschied nur 2°C oder weniger beträgt, und zwar länger als die Hälfte des Jahres hindurch.

2. Die Wassertemperaturen der Lissuraga und sieben weiterer Forellenbäche, wovon die Mehrzahl in Grossbritannien fließen, werden verglichen. Die Lissuraga ist der wärmste diese Bäche. Die erhöhte Temperatur kann einerseits von ihrer südlichen Lage, andererseits von der Nähe des atlantischen Ozeans herrühren. Die Wassertemperatur der Lissuraga zeigt die geringsten täglichen Schwankungen. Sie liegen unter etwa während der Hälfte des Jahres unter 2°C.

3. Die geflügelten Stadien von sechs Frühlings- und Sommerarten der Wasserinsekten schlüpfen in dem französischen Bach einen bis drei Monate früher im Vergleich zu den Insekten die in den englischen Wasserläufen beobachtet wurden (*Ephemerella ignita*, *Baetis muticus*, *Leuctra hippopus*, *Chloroperla torrentium*, *Agapetus fuscipes* und *Silo nigricornis*). Dieses frühe Schlüpfen ist bei den Ephemeropteren und der Trichopteren mit einer deutlichen Verlängerung der Schlüpfperiode verbunden. Die einzige Herbstart, *Leuctra fusca*, zeigt im Gegensatz dazu eine Verzögerung von 2 Monaten in der Schlüpfperiode. Die Länge dieser Schlüpfperiode ist jedoch unverändert.

4. Über die Rolle, die die Wassertemperatur bei der Vorverlegung und Verlängerung der Schlüpfperiode der Frühlings- und Sommerarten einerseits, und der bei der Herbstart beobachteten Verzögerung sowie der Grösse der Ephemeropteren Larven andererseits, spielt, wird noch diskutiert.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARBUAT G. (de), 1970. *Données sur la reproduction de la truite dans un ruisseau des Pyrénées, le Lissuraga*. Rapport Dipl. Ét. approfondies, Fac. Sci. Univ. Montpellier, 51 p.
- BERTHÉLÉMY C., 1966. Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (*Hydraena* et *Elminthidae*) des Pyrénées. *Ann. Limnol.* 2, 2, 227-458.

- BRINCK P., 1949. Studies on Swedish stoneflies (Plecoptera). *Opusc. ent. suppl.*, **11**, 250 p.
- CORBET P. S., 1958. Temperature in relation to seasonal development of British Dragonflies (Odonata). *Proc. Xth. Int. Congr. Ent.* Montréal, 1956, **2**, 755-757.
- CRISP D. T., LE CREN E. D., 1970. The temperature of three different small streams in Northwest England. *Hydrobiologia*, **35**, 2, 305-323.
- DAVID J., CLAVEL M.-F., 1967. Influence de la température subie au cours du développement sur divers caractères biométriques des adultes de *Drosophila melanogaster* MEIGEN. *J. Insect. Physiol.*, **13**, 717-729.
- DECAMPS H., 1967. Introduction à l'étude écologique des Trichoptères des Pyrénées. *Ann. Limnol.*, **3**, 1, 101-176.
- ECKEL O., 1953. Cité par SMITH (1968).
- EDINGTON J.-M., 1966. Some observations on stream temperature. *Oikos*, **15**, 2, 265-273.
- ELLIOTT J.-M., 1967. The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. *J. Anim. Ecol.*, **36**, 2, 343-362.
- GLEDHILL T., 1960. The Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera caught by emergence traps in two streams during 1958. *Hydrobiologia*, **15**, 1/2, 179-188.
- GRAY J. R. A., EDINGTON J. M., 1969. Effect of woodland clearance on stream temperature. *J. Fish. Res. Bd Canada*, **26**, 2, 399-403.
- HARKER J., 1952. A study of the life cycles and growth rates of four species of mayflies. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.*, Ser. A, **27**, 77-85.
- HARPER P. P., HYNES H. B. N., 1970. Diapause in the nymphs of Canadian winter stoneflies. *Ecology*, **51**, 5, 925-927.
- HARTLAND-ROWE R., 1964. Factors influencing the life histories of some stream insects in Alberta. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **15**, 2, 917-925.
- HYNES H. B. N., 1961. The invertebrate fauna of Welsh mountain stream. *Arch. Hydrobiol.*, **57**, 3, 344-388.
- IDE F. P., 1935. The effect of temperature on the distribution of the mayfly fauna of a stream. *Publ. Ont. Fish. Res. Lab.*, **50**, 1-76.
- KAMLER E., 1965. Thermal conditions in mountain waters and their influence on the distribution of Plecoptera and Ephemeroptera larvae. *Ekol. pol.*, **13**, 20, 377-414.
- KHOO S. G., 1964. Studies on the biology of *Capnia bifrons* (NEWMAN) and notes on the diapause in the nymphs of this species. *Gewäss. Abwäss.*, **34**, 35, 23-30.
- LE ROI O., 1913. Cité par BERTHELEMY (1966).
- LILLEHAMMER A., 1966. Bottom fauna investigations in a Norwegian river. The influence of ecological factors. *Nytt. Mag. Zool.*, **13**, 10-29.
- LUTZ P. E., 1968. Effects of temperature and photoperiod on larval development in *Lestes eurinus* (Odonata : Lestidae). *Ecology*, **48**, 4, 637-644.
- LYMAN F. E., 1944. Effect of temperature on the emergence of mayfly imagoes from the subimago stage. *Ent. News*, **45**, 113-115.
- MACAN T. T., 1957. The life histories and migrations of the Ephemeroptera in a stony stream. *Trans. Soc. Br. Ent.*, **12**, 129-156.
- MACAN T. T., 1958. The temperature of a small stony stream. *Hydrobiologia*, **12**, 89-106.
- MACAN T. T., 1960 a. The effect of temperature on *Rhithrogena semicolorata* (Ephem.). *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **45**, 2, 197-201.
- MACAN T. T., 1960 b. The occurrence of *Heptagenia lateralis* (Ephem.) in streams in the lake district. *Wett. Leben.*, **12**, 9/10, 231-234.
- MACAN T. T., 1964. Emergence traps and the investigation of stream faunas. *Riv. Idrobiol.*, **3**, 1, 75-91.
- MACAN T. T., MAUDSLEY R., 1968. The insects of the stony substratum of Windermere. *Trans. Soc. Brit. Ent.*, **18**, 1, 1-18.
- MACKERETH J. C., 1960. Notes on the Trichoptera of a stony stream. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.*, Ser. A, **35**, 1/3, 17-23.
- MAITLAND P. S., 1964. Quantitative studies on the invertebrate fauna of sandy and stony substrates in the river Endrick, Scotland. *Proc. R. Soc. Edinb.*, **68**, 277-301.
- MAITLAND P. S., 1966. *Studies on Loch Lomond. II. The fauna of the river Endrick*, 1 vol., 194 p., Blackie and Son Ltd., Glasgow.
- MINSHALL G. W., 1968. Community dynamics of the benthic fauna in a woodland springbrook. *Hydrobiologia*, **32**, 3/4, 305-339.
- MINSHALL J. N., 1967. Life history and ecology of *Epeorus Pleuralis* (BANKS) (Ephemeroptera : heptageniidae). *Am. Midl. Nat.*, **78**, 2, 369-388.
- MUNDIE J. H., 1956. Emergence traps for aquatic insects. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **7**, 1-13.
- MUNDIE J. H., 1964. A sampler for catching emerging insects and drifting materials in streams. *Limnol. Oceanogr.*, **9**, 3, 456-459.

- NOVAK K., SEHNAL F., 1963. The development cycle of some species of the genus *Limephilus* (Trichoptera). *Cas. Csl. Spol. ent.*, **60**, 1/2, 68-80.
- NOVAK K., SEHNAL F., 1965. Imaginal diapause bei den periodischen Gewässern lebenden Trichopteren. *Proc. XIIIth Int. Congr. Ent.*, London, 1964, 434.
- PINET J. M., 1967. Observations sur le vol crépusculaire d'*Oligoneuriella rhenana* Imhoff (Ephem. *Oligoneuriidae*); importance de la température et de la luminosité lors de l'émergence. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **72**, 5/6, 143-156.
- PLESKOT G., 1951. Wassertemperatur und leben im Bach. *Wett. Leben.*, **3**, 129-143.
- PLESKOT G., 1961. Die Periodizität der Ephemeropteren fauna einiger Österreichischer Fließgewässer. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **14**, 1, 410-416.
- SCHWARZ P., 1967. Untersuchungen zum Besiedlungskreislauf von *Isoperla goertzi* (Insecta Plecoptera). *Arch. Hydrobiol.*, **64**, 1, 75-87.
- SCHWARZ P., 1970. Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Setipalpia*-Arten (Plecoptera). *Arch. Hydrobiol.*, **67**, 1, 103-140 et **67**, 2, 141-172.
- SMITH K., 1968. Some thermal characteristics of two rivers in the Pennine area of Northern England. *J. Hydrol.*, **6**, 4, 405-416.
- SOWA R., 1965. Ecological characteristics of the bottom fauna of the Wielka Puszca stream. *Acta hydrobiol.*, **7**, suppl. 1, 61-92.
- THIBAUT M., 1971. Écologie d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga, 1. Étude critique du milieu.
- THOMAS E., 1969. Zur Tagesperiodik des Schlüpfens von Ephemeropteren und Plecopteren. *Oecologia*, **3**, 2, 230-239.
- THORUP J., 1963. Growth and life cycle of invertebrates from Danish springs. *Hydrobiologia*, **22**, 1/2, 55-84.
- VIBERT R., LAGLER K., 1961. *Pêches continentales — Biologie et aménagement*, 1 vol., 720 p., Dunod, Paris.
- WATERS T. F., 1966. Production rate, population density and drift of a stream invertebrate. *Ecology*, **47**, 4, 595-604.