

Etude hydrobiologique de la Vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques). I. Répartition et écologie des Ephéméroptères.

G. Vinçon¹
A.G.B. Thomas²

Mots clés : Ephemeroptera, écologie, Pyrénées-Atlantiques analyse factorielle des correspondances, classification ascendante hiérarchique, paramètres du milieu, groupements d'espèces.

29 stations lotiques ont été prospectées en Vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques) entre 450 et 2 150 m d'altitude et 30 espèces d'Ephéméroptères récoltées. Deux analyses factorielles des correspondances — dont l'une tenant compte des paramètres du milieu — ainsi qu'une classification ascendante hiérarchique ont été effectuées. Les 5 groupements d'espèces mis en évidence correspondent : I aux ruisseaux très froids de haute altitude, II aux torrents de moyenne montagne et aux ruisseaux de haute altitude à températures estivales élevées, III a aux rivières de piémont, III b aux ruisseaux assez lents et à forte teneur en calcium, III c aux ruisseaux à faible courant et à fond vaseux riche en macrophytes.

Le régime thermique et la vitesse du courant apparaissent nettement comme les principaux facteurs de répartition en montagne. L'altitude, la surface du bassin-versant, le numéro d'ordre du cours d'eau, le régime hydraulique et les caractéristiques physico-chimiques jouent aussi un rôle important. Les préférences écologiques des principales espèces sont discutées.

A hydrobiological study of the Ossau Valley (Atlantic Pyrenees). I. Distribution and ecology of Ephemeroptera.

Keywords : Ephemeroptera, ecology, Atlantic Pyrenees, factorial analyses, ascending hierarchic classification, environmental parameters, groups of species.

29 running-water stations were surveyed in the Ossau valley (Atlantic Pyrenees) between altitudes of 450 m and 2 150 m, and 30 species of Ephemeroptera were recorded. The data were analysed using two factorial analyses, one of which included the environmental parameters, and an ascending hierarchic classification. These analyses divided the species into five groups : I. from very cold streams at high altitude ; II. from mountain streams at mean altitude, and streams at high altitude but with high summer temperatures ; IIIa. from rivers of the piedmont region (lower region of mountains) ; IIIb. from fairly slow-flowing rivers with a high level of calcium ; IIIc. from very slow-flowing rivers with a muddy bottom rich in macrophytes.

The thermal regime and current speed were the chief factors affecting distribution in the mountains. Altitude, catchment area, stream order, hydrological regime and physical-chemical characteristics also played an important role. The ecological preferences of the principal species are discussed.

La connaissance de la répartition et de l'écologie des Ephéméroptères des Pyrénées est encore très fragmentaire, en particulier sur le versant Nord.

La présente étude faunistique de la vallée d'Ossau a permis de recenser 30 espèces d'Ephéméroptères entre 450 et 2 150 m. Ce travail axé sur l'étude de données faunistiques semi-quantitatives, se fixe

pour objet de préciser la distribution spatiale et l'écologie des espèces dominantes du peuplement.

Les seules données antérieures dont nous disposons sur les Ephéméroptères de cette vallée sont celles, sommaires et de déterminations douteuses, de Bertrand et Verrier (1949).

1. Les stations et leurs paramètres

Les 29 stations prospectées (27 en vallée d'Ossau et 2 dans la haute vallée du Rio Gallego sur le

1. 15, rue E. Calvat, 38000 Grenoble, France.
2. Laboratoire d'Hydrobiologie, UA 695 du C.N.R.S., Université P. Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France.

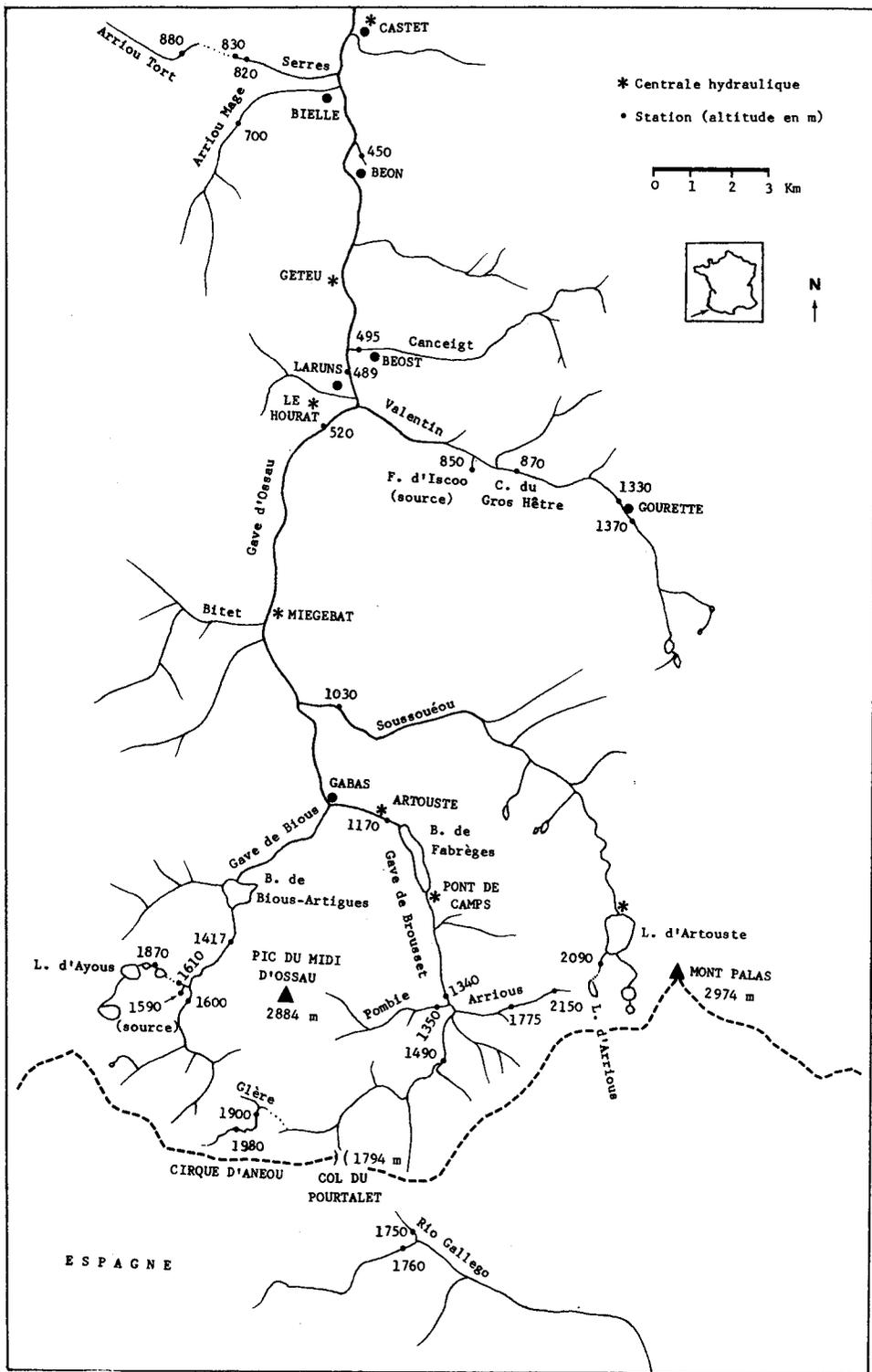


Fig. 1: Réseau hydrographique du Gave d'Ossau. Stations de récoltes et principaux aménagements hydro-électriques.

Tableau I : Récapitulatif des caractéristiques des stations étudiées dans la vallée d'Ossau et la haute vallée du Rio Gallego. Les codes utilisés sont expliqués dans le tableau II.

Stations, altitude (m), et n° de code	Altitude de la source (m)	T° max. (° C)	Régime des eaux	Surface bassin-versant (Km ²)	Numéro d'ordre	Vitesse la plus représentative	Pente (%)	Conductivité (µS / cm)	Alcalinité (meq / l)
Ar. 2150 (5)	2230	4,5	N	0,3	1	M	30	76	0,46
D.Ar. 2090 (16)	2250	5	N	0,2	1	L	3	76	0,54
A.G. 1980 (3)	2080	15	NT	1,1	1	TR	15	52	0,26
A.G. 1900 (4)	2080	16	NT	1,7	1	M	5	95	0,68
D.Ay. 1870 (11)	2070	14	NT	1,8	2	TR	25	54	0,36
Ar. 1775 (6)	2230	9	N	2	2	R	10	84	0,61
A.R.G. 1760 (2)	1900	15	NT	0,8	1	R	10	75	0,53
R.G. 1750 (1)	1800	15	NT	0,3	1	M	5	172	1,19
A.Bi. 1610 (12)	1650	16	NT	2	1	TR	30	55	0,38
Bi. 1600 (13)	2100	10	NT	12	3	TR	20	124	0,98
S.A.Bi. 1590 (14)	1590	6,5	S	0,2	0	M	20	184	1,40
Br. 1490 (7)	2080	14	NT	17	3	TR	10	163	1,21
Bi. 1417 (15)	2100	11	NT	18	3	TR	15	107	0,88
V. 1370 (18)	2280	12	NT	7	3	TR	10	82	0,88
P. 1350 (9)	2000	12	NT	6	2	TR	20	73	0,50
Br. 1340 (8)	2230	13	NT	22	3	R	5	139	1,00
V. 1330 (19)	2280	12	NT	9	3	TR	10	168	1,30
Br. 1170 (10)	2230	13,5	NT	61	3	R	8	156	1,20
S. 1030 (17)	2320	13	NT	52	3	TR	15	90	0,60
A.T. 880 (23)	950	20	PN	9	1	L	1	283	2,48
V. 870 (20)	2280	13	NT	16	3	R	5	195	1,47
S.I. 850 (21)	850	8	S	0,3	0	R	30	218	1,86
Se. 830 (24)	950	16	PN	9	1	L	2	402	3,68
Se. 820 (25)	950	17,5	PN	9,5	1	M	10	351	3,36
A.M. 700 (22)	1650	12	NT	15	2	TR	15	219	1,86
O. 520 (27)	2320	15	NT	220	4	R	3	201	1,63
C. 495 (26)	1650	15	NT	22	3	R	8	287	1,94
O. 489 (28)	2320	15	NT	280	4	R	1	190	1,63
R.N.B. 450 (29)	500	9	S	0,2	0	L	2	228	1,96

versant espagnol : fig. 1) ont été décrites dans un précédent travail (Vinçon 1987). Le tableau I résume leurs principales caractéristiques.

Angelier & al. (1985) ont montré que cinq paramètres seulement — l'altitude de la station, l'altitude de la source située la plus en amont sur le même cours d'eau, la pente à la station, la surface du bassin-versant et le régime des eaux — suffisent pour rendre compte de façon fiable de la distribution spatiale des Hydracariens dans les cours d'eau des Pyrénées centrales. A ce complexe stationnel, nous avons rajouté cinq autres paramètres précisant l'environnement à la station : la conductivité,

l'alcalinité et la température maximale de l'eau, le numéro d'ordre du cours d'eau et la vitesse du courant.

Ces dix descripteurs du milieu rendent compte, de façon directe ou indirecte, des quatre principaux facteurs de répartition des espèces en milieu lotique montagnard : le régime thermique, le débit, la vitesse du courant et la physico-chimie.

Subdivisés en 47 classes (Tableau II), ces dix paramètres ont été traités dans une analyse factorielle des correspondances avec les autres données (stations et espèces).

Voici les abréviations utilisées pour la désignation des stations (r. = ruisseau ; t. = torrent ; riv. = rivière).

Ar. = r. d'Arrious ; D.Ar. = r. déversoir du lac d'Arrious ; A.G. = r. affluent de la Glère ; D.Ay. = t. déversoir du lac d'Ayous ; A.R.G. = r. affluent du Rio Gallego ; R.G. = Rio Gallego ; A.Bi. = r. affluent de Bious ; Bi. = t. de Bious ; S.A.Bi. = source affluent de Bious ; Br. = t. de Brousset ; V. = t. du Valentin ; P. = r. de Pombie ; S. = t. du Sous-souéou ; A.T. = r. d'Arriou Tort ; S.I. = source d'Iscoo ; Se. = r. de Serres ; A.M. = r. d'Arriou Mage ; O. = riv. d'Ossau ; C. = t. du Canceigt et R.N.B. = r. au nord de Béon.

2. Les espèces

Sur un total de 30 espèces, 29 ont été recensées dans le réseau du Gave d'Ossau, entre 450 et 2 150 m, et 15 dans la haute vallée du Rio Gallego, à 1 750 et 1 760 m. Ce sont :

Famille des BAETIDAE

genre *Baetis* Leach, 1815

1. *B. alpinus* Pictet, 1843
= *B. carpatica* Morton, 1910
= *B. dorieri* Degrange, 1957
 2. *B. catharus* Thomas, 1986
 3. *B. groupe fuscatus* (Linné, 1761)
 4. *B. gemellus* Eaton, 1885
 5. *B. melanonyx* Pictet, 1843
 6. *B. muticus* (Linné, 1758)
= *B. pumilus* (Burmeister, 1839)
 7. *B. rhodani* Pictet, 1843
 8. *B. sinaicus* Bogoescu, 1931
 9. *B. vernus* Curtis, 1834
 10. *B. sp. A* (groupe *lutheri* Müller-Liebenau, 1967)
- genre *Centroptilum* Eaton, 1869
11. *C. luteolum* (Müller, 1776)
 12. *C. groupe pennulatum* Eaton, 1870

Famille des HEPTAGENIDAE

genre *Epeorus* Eaton, 1881

13. *E. torrentium* Eaton, 1885
- genre *Rhithrogena* Eaton, 1881
14. *Rh. groupe hercynia* Landa, 1970

Tableau II : Classes des paramètres utilisées pour le codage.

Altitude (m)	Altitude de la source (m)	T° max. (° C)	Régime des eaux	Bassin-versant (Km 2)
A1 < 700	As0 source elle même	T1 < 5	R0 source (S)	B1 0-1
A2 700-1100	As1 < 1500	T2 5-8	R1 nival (N)	B2 1-4
A3 1100-1500	As2 1500-1900	T3 8-11	R2 nival de transition (NT)	B3 4-16
A4 1500-1900	As3 1900-2200	T4 11-14	R3 pluvio-nival (PN)	B4 16-64
A5 > 1900	As4 > 2200	T5 14-17		B5 > 64
T6 > 17				
Numéro d'ordre	Vitesse du courant	Pente (%)	Conductivité (µS / cm)	Alcalinité (meq / l)
NO crénal	V1 lente (L)	F1 < 2	C1 < 70	Ac1 < 0,5
N1 1	V2 moyenne (M)	P2 2-5	C2 70-140	Ac2 0,5-1
N2 2	V3 rapide (R)	P3 5-10	C3 140-280	Ac3 1-2
N3 3	V4 très rapide (TR)	P4 10-20	C4 > 280	Ac4 2-4
N4 4		P5 > 20		

15. *Rh. kimminsi* Thomas, 1970
 16. *Rh. loyolaea* Navás, 1922
 17. *Rh. semicolorata* (Curtis, 1834), *sensu* Sowa (1970)
 18. *Rh. strenua* Thomas, 1982
 genre *Ecdyonurus* Eaton, 1868
 19. *E. angelieri* Thomas, 1968
 20. *E. forcipula* (Pictet, 1843), *sensu* Thomas (1968 a)
 21. *E. venosus* (Fabricius, 1775), *sensu* Thomas (1968 a)
 genre *Electrogena* Zurwerra et Tomka, 1985
 22. *E. groupe lateralis* (Curtis, 1834)

Famille des EPHEMERELLIDAE
 genre *Ephemerella* Walsh, 1862
 23. *E. ignita* (Poda, 1861)
 24. *E. major* Klapálek, 1905

Famille des CAENIDAE
 genre *Caenis* Stephens, 1835
 25. *C. beskidensis* Sowa, 1973

Famille des LEPTOPHLEBIIDAE
 genre *Paraleptophlebia* Lestage, 1917
 26. *P. submarginata* (Stephens, 1835)
 genre *Habrophlebia* Eaton, 1881
 27. *H. lauta* Eaton, 1884
 genre *Habroleptoides* Schoenemund, 1928
 28. *H. berthelemyi* (Thomas, 1968)
 29. *H. confusa* Sartori et Jacob, 1986
 = *H. modesta sensu auct.*

Famille des EPHEMERIDAE
 genre *Ephemer* Linné, 1746
 30. *E. danica* Müller, 1764

A ces 30 espèces¹, nous avons ajouté deux autres taxons représentés à l'état larvaire : *Ecdyonurus* sp. et *Epeorus* sp. En effet, les larves des espèces pyrénéennes appartenant à ces deux genres ne sont pas identifiables de façon très satisfaisante dans l'état actuel de nos connaissances.

Lorsqu'elles sont mentionnées, les déterminations spécifiques (*Ecdyonurus angelieri*, *Ecd. forcipula*, *Ecd. venosus* et *Epeorus torrentium*) ont été réalisées à partir des imagos capturées, ce, dans quelques stations seulement ; aussi la connaissance de leur répartition dans le réseau du Gave d'Ossau est-elle encore assez fragmentaire.

Répartition et abondance des espèces sont indiquées dans le tableau III.

3. Les groupements d'Ephéméroptères et les relations espèces-paramètres des milieux

Pour décrire la structure du peuplement en Ephéméroptères de la vallée d'Ossau, nous avons procédé

1. Sur les 30 espèces de cette liste, 5 au moins n'ont pu être nommées avec certitude et feront l'objet de travaux taxonomiques ultérieurs.

Tableau III : Répartition des Ephéméroptères dans les vallées d'Ossau et du haut Rio Gallego. Les codes des espèces sont ceux utilisés dans les deux A.F.C. (fig. 2, 3, 4 et 5). Les totaux ne tiennent pas compte des taxons génériques *Epeorus* et *Ecdyonurus* lorsque des espèces de ces genres ont été identifiées (imagos) dans la station.

Classes d'abondance 1 = 1 individu 2 = 2 à 4 individus 3 = 5 à 30 individus 4 = 30 à 100 individus 5 = + de 100 individus	Ar. 2150 (5)	D.Ar. 2090 (16)	A.G. 1980 (3)	A.G. 1900 (4)	D.Ay. 1870 (11)	Ar. 1775 (6)	A.R.G. 1760 (2)	R.G. 1750 (1)	A.Bi. 1610 (12)	Bi. 1600 (13)	S.A.Bi. 1590 (14)	Br. 1490 (7)	Bi. 1417 (15)	V. 1370 (18)	P. 1350 (9)	Br. 1340 (8)	V. 1330 (19)	Br. 1170 (10)	S. 1030 (17)	A.T. 880 (23)	V. 870 (20)	S.I. 850 (21)	Se. 830 (24)	Se. 820 (25)	A.M. 700 (22)	O. 520 (27)	C. 495 (26)	O. 489 (28)	R.N.B. 450 (29)		
	<i>Baetis alpinus</i> (BALP)	1	3	5	5	4	5	5	5	4	5	3	5	5	5	5	5	5	4	4	5	5	3	4	4	3	5	3	5	3	5
<i>Baetis muticus</i> (BMUT)			4	3	5		3	3	5	3	1	5	4	3	2	4		3	4	4	3		5	5	4	4	2	3			
<i>Baetis melanonyx</i> (BMEL)			3	2			5	3	2						2	3				3	3				4	3	2	3			
<i>Baetis gr. fuscatus</i> (BFUS)			3	3			2	1	2	2		2	1			2			1	4				3	3	1					
<i>Baetis gemellus</i> (BGEM)				2	1	3	2	2		3		4	3	2	4	3	4		2			3	4		1	2	2	3	1	5	
<i>Baetis rhodani</i> (BRHO)				2	3		3	3	2	3		3	3	1		4		3	3	5	4		5	5	4	5	4	4	3		
<i>Baetis catharus</i> (BCAT)					3							3		3	2	1	3			2		3	3			2	3	3	2		
<i>Baetis vernus</i> (BVER)							3																								
<i>Baetis sp. A</i> (BSPA)																							3	5							
<i>Baetis sinaicus</i> (BSIN)																										1		1			
<i>Centroptilum luteolum</i> (CLUT)																				4										1	
<i>Centr. gr. pennulatum</i> (CPEN)																				1											
<i>Ecdyonurus forcipula</i> (EFOR)		2	3	3		2				2		3		3																	
<i>Ecdyonurus angelieri</i> (EANG)							3	3														3		3	2	3					
<i>Ecdyonurus venosus</i> (EVEN)																					2						3		3		
<i>Ecdyonurus</i> (larves) (ECDY)	2	4	4	2	3	4	3	2	3		4	3	4	3	4	2	3	4	2	3	4	3	4	3	4	4	4	3	4	4	4
<i>Electrogena gr. lateralis</i> (ELAT)		3	4			3	4													2											
<i>Epeorus torrentium</i> (ETOR)					3				3																						
<i>Epeorus</i> (larves) (EPEO)					5	2	4	3		3	3	2		3		3		2	4	2	2		1		4	5	4	3			
<i>Rhithrogena loyolaea</i> (RLOY)	2	3			4				1				3	2	1	1															
<i>Rhithr. strenua</i> (RSTR)		1			4				1				4	4	3																
<i>Rhithr. gr. hercynia</i> (RHER)		3	3		3	4	3		4		4	3	4	3	4	3			1		3				3	4	3	3			
<i>Rhithr. semicolorata</i> (RSEM)		1	3	2	2	4	3	2	4		4	3	3	2	4	2				3	2	3		2	2	4	4	3	3	4	
<i>Rhithr. kiminski</i> (RKIM)															1																
<i>Ephemerella ignita</i> (EIGN)								1	3			2	2				1		2	3	4		4	4	4	5	5	5	5	5	
<i>Ephemerella major</i> (EMAJ)																					3		2	1				1			
<i>Caenis beskidensis</i> (CBES)							3	3							1								3	1	1	4	3	1			
<i>Habroleptoides berthelemyi</i> (HBER)			5	5	5		5	5	3	2		3	2	3	2	4			5	2						3		2			
<i>Habroleptoides confusa</i> (HCON)																				2			5	5			1				
<i>Habrophlebia lauta</i> (HLAU)																				5			5	4							
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> (PSUB)																				3				1							4
<i>Ephemera danica</i> (EDAN)																							3	3	2						
Totaux	2	4	9	11	9	7	13	14	9	12	2	12	11	12	11	16	8	8	12	13	12	4	14	15	13	14	14	13	9		

à deux analyses factorielles des correspondances (A.F.C.).

La première a traité globalement trois ensembles de données : les 29 stations, les 32 taxons et les dix paramètres subdivisés en 47 classes.

Pour chaque station, l'abondance des espèces dans les prélèvements a été cotée selon cinq niveaux (correspondant aux récoltes cumulées) :

- 1 = 1 seul individu : espèce très rare
- 2 = 2 à 4 individus : espèce rare
- 3 = 5 à 30 individus : espèce assez abondante
- 4 = 30 à 100 individus : espèce abondante
- 5 = plus de 100 individus : espèce très abondante.

La deuxième analyse a porté seulement sur deux ensembles de données : les 29 stations et les 32 taxons.

3.1. Analyse factorielle des correspondances : paramètres-stations-espèces

Les quatre premiers axes rendent compte de 52 % de l'inertie totale du nuage des points.

Signification des principaux axes

Dans la figure 2, les différentes valeurs des principaux paramètres sont reliées pour faciliter l'interprétation des axes. Les espèces et les stations ne sont pas figurées pour alléger la représentation graphique ; elles le sont sur la figure 3.

- L'axe I (19 % de l'inertie totale) paraît essentiellement déterminé par la température de l'eau et, à un moindre degré, par un ensemble de paramètres qui varient régulièrement de l'amont vers l'aval : la vitesse du courant, le régime des eaux, l'altitude de la source.

- Sur l'axe II (13 %) se projettent dans un ordre croissant : les numéros d'ordre des cours d'eau et aussi - avec une très faible inversion entre B2 et B3 - les surfaces des bassins-versants.

- L'axe III (11,5 %) n'a pas été représenté car il apporte peu de renseignements par rapport à la seconde A.F.C., avec surtout un fort isolement du crénel.

Il est intéressant de noter qu'aucun des axes I à VI ne rend compte de façon satisfaisante de l'altitude en elle-même.

3.2. Analyse factorielle des correspondances : stations-espèces

Les quatre premiers axes rendent compte de 61 % de l'inertie totale du nuage des points : 24,5 % pour le premier et respectivement 16, 11 et 10 % pour les trois suivants.

Plusieurs groupes de stations apparaissent assez bien délimités sur les deux représentations graphiques (plans des axes I et II : fig. 4 et I et III : fig. 5). Ils représentent différents types de biotopes.

a) Groupes de stations

Les groupes les mieux individualisés sont indépendants des paramètres mesurés par l'opérateur (non inclus dans cette analyse) ; ils n'en sont donc que plus fiables pour traduire l'affinité des espèces vis-à-vis des milieux qu'elles colonisent.

Pour chaque groupe seront précisés successivement : les stations qu'il rassemble, les systèmes d'axes sur lesquels il apparaît le mieux et les caractéristiques du biotope qu'il représente.

Groupe 1

- stations 5, 16 et 6 ;
- bien individualisé sur les plans des axes I-II et I-III (fig. 4 et 5) ;
- ruisseaux froids à très froids (T° max. de 5 à 9° C), en haute altitude (>1 700 m).

Leurs sources sont situées au-dessus de 2 200 m et leur régime des eaux est de type nival. Ce biotope correspond au « sommerkalten Bach » des auteurs allemands (Brehm & Ruttner 1926).

Groupe 2

- stations 13, 18, 9 et 19 ;
- bien délimité sur le plan des axes I-II (fig. 4) où il est séparé du groupe 3 par le groupe 5 ;
- torrents froids (T° max. $\leq 12^{\circ}$ C), en moyenne montagne (1 300-1 600 m). Ils sont issus de sources situées en haute altitude (2 000 à plus de 2 200 m) et ont un régime des eaux de type nival de transition.

Groupe 3

Moins homogène, il rassemble un plus grand nombre de stations (16) et peut être scindé en trois sous-ensembles (a, b et c) contigus sur le plan des axes I-II (fig. 4), mais nettement séparés le long de l'axe III (fig. 5).

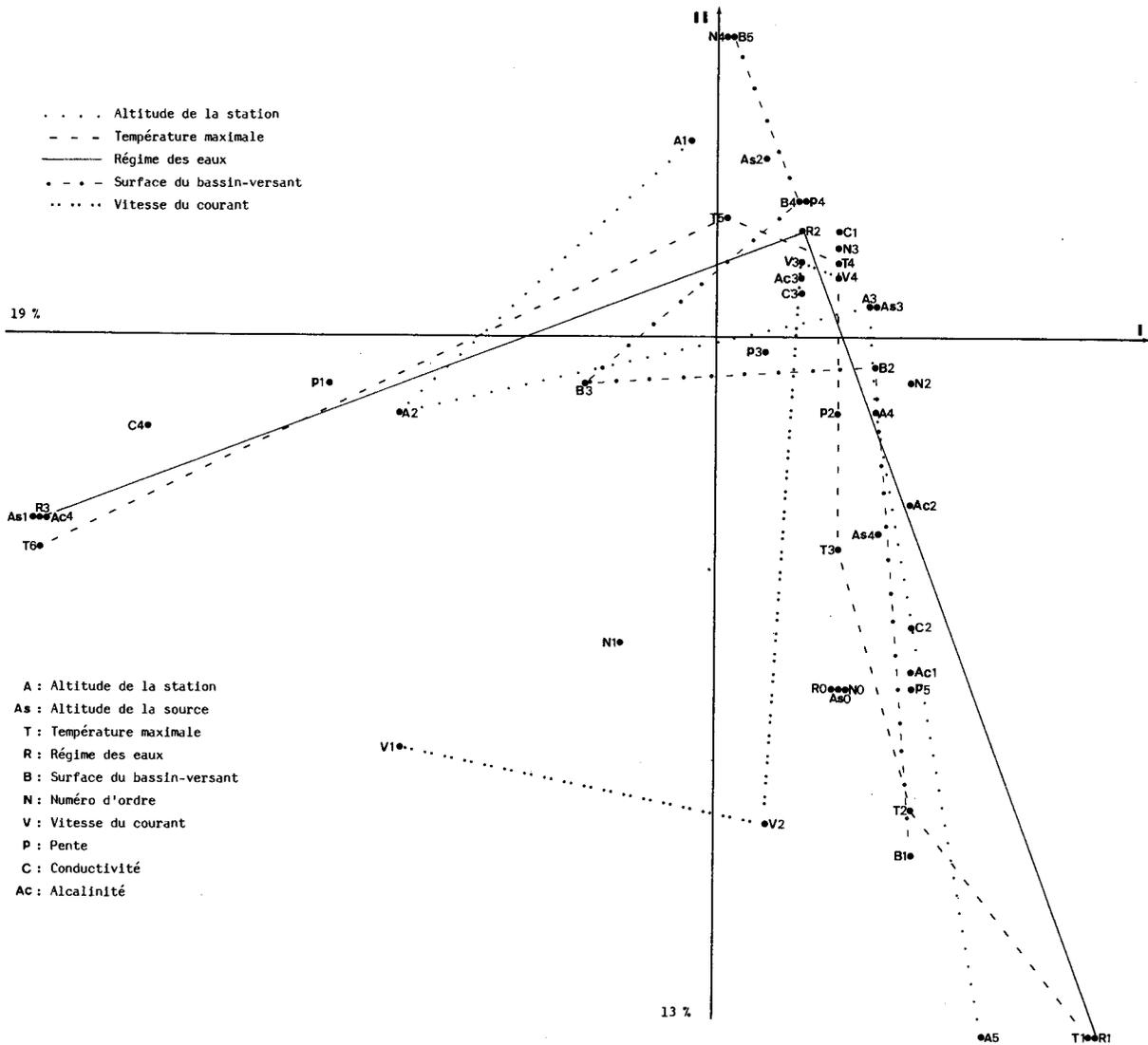


Fig. 2 : Première analyse factorielle des correspondances (A.F.C.) paramètre-stations-espèces. 1^{re} partie : évolution de quelques paramètres importants dans le plan des axes I et II (les espèces et les stations sont représentées sur la fig. 3. Pour le codage, voir le tableau II).

Sous-groupe 3a

- stations 1, 2, 3 et 4 ;
 - ruisseaux de haute altitude (>1 700 m) à températures estivales plutôt élevées, atteignant facilement 15-16° C. Leurs sources sont situées entre 1 800 et 2 100 m et leur régime des eaux est de type nival de transition. Ce biotope correspond au « sommerwarmer Bach » (Brehm & Ruttner *op. cit.*).

Sous-groupe 3b

- stations 11, 12, 7, 15, 8, 10, 17, 20, 22 et 26 ;
 - torrents de moyenne montagne (jusqu'à 1 500 m) et déversoirs de lacs de haute altitude (stations 11 et 12) ; températures estivales moyennes à assez élevées (11 à 16° C, mais le plus souvent 13 à 16° C) et régime nival de transition.

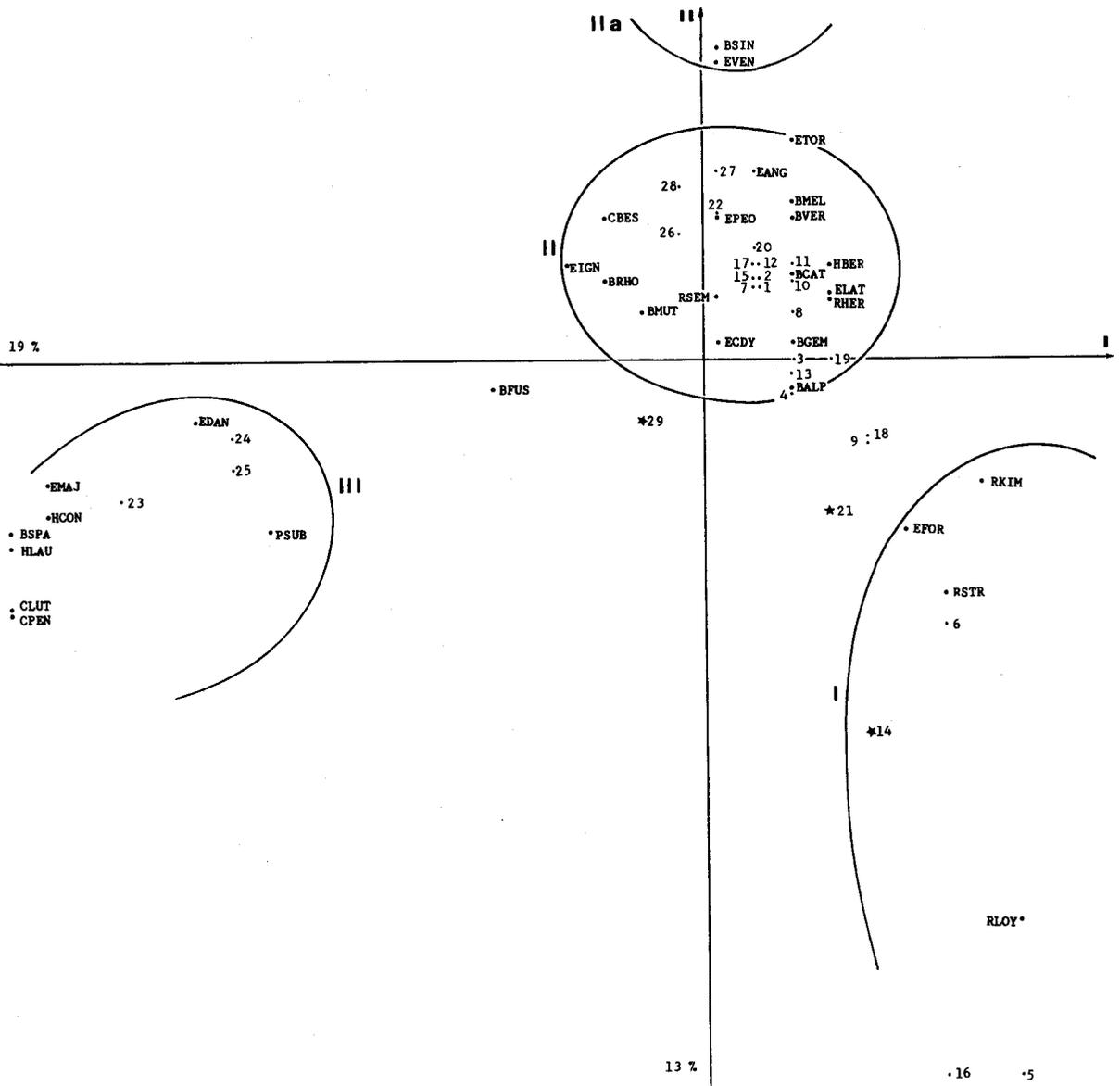


Fig. 3 : Première A.F.C. : paramètres-stations-espèces. 2^e partie : groupements d'espèces dans le plan des axes I et II (les valeurs des paramètres sont représentées sur la fig. 2. Pour le codage des stations, voir le tableau I et pour celui des espèces, le tableau III).

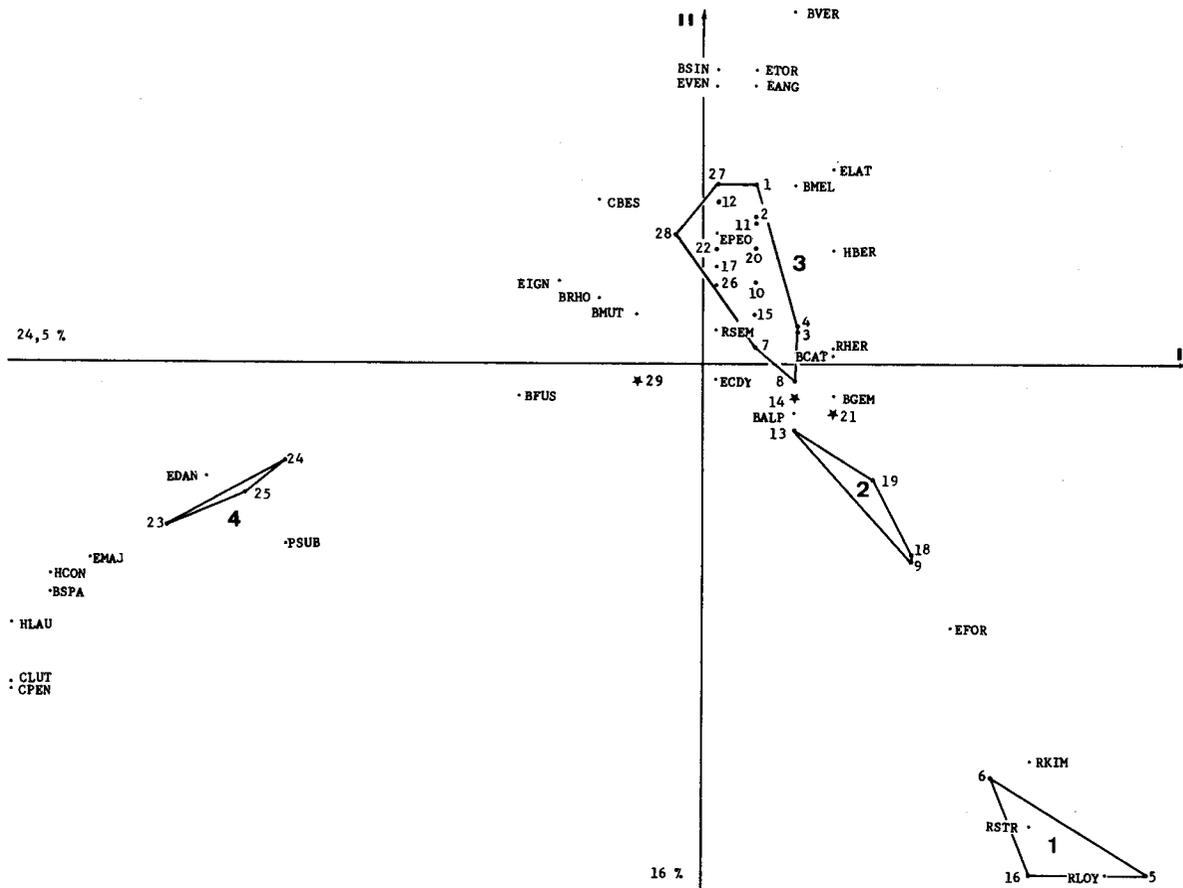


Fig. 4 : Deuxième A.F.C. : stations-espèces. Plan des axes I et II : les groupes de stations.

Sous-groupe 3c

- stations 27 et 28 ;
- rivières de piémont (500 m), bassin-versant et débit importants, régime nival de transition.

Groupe 4

- stations 23, 24 et 25 ;
- bien individualisé sur les plans des axes I-II et I-III (fig. 4 et 5) ;
- ruisseaux de moyenne montagne (800-900 m) à températures estivales assez élevées pour l'altitude (16 à 20° C) et régime pluvio-nival.

Sur les plans des axes I-II (fig. 5) et I-IV (ce dernier non représenté), ce groupe se subdivise en deux sous-ensembles :

Sous-groupe 4a

- stations 24 et 25, milieu calcaire (encroûtant).

Sous-groupe 4b

- station 23, milieu très lent à fond vaseux, riche en macrophytes aquatiques.

Groupe 5 (crénal)

- stations 14, 21 et 29 ;
- intercalé sur le plan des axes I-II (fig. 4) entre les groupes 2 et 3. Il apparaît aussi nettement individualisé sur le plan des axes I-III de l'analyse paramètres-stations-espèces (non représenté).

Dans les diverses figures, les trois stations du crénal sont signalées par une étoile.

Ces différents groupes et leurs subdivisions présentent un net gradient thermique croissant du 1^e

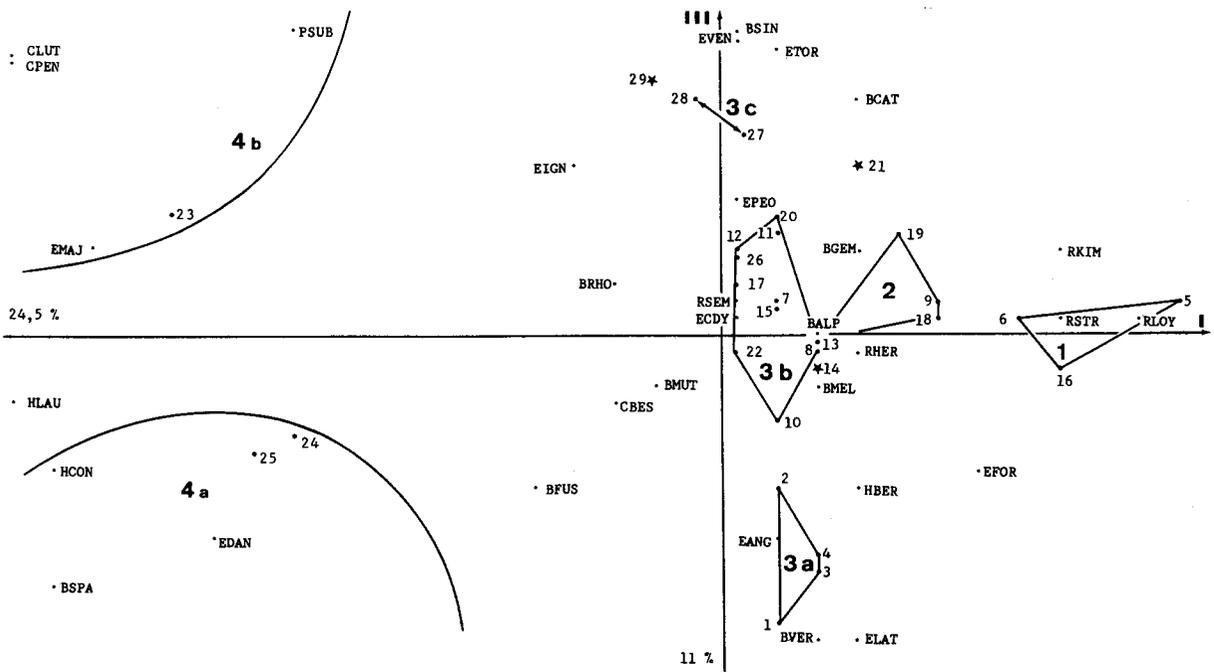


Fig. 5 : Deuxième A.F.C. stations-espèces. Plan des axes I et III : les groupes de stations.

au 4^e ; le 5^e (crénal) se distingue par des températures stables et basses toute l'année.

b) Signification des principaux axes

- Comme dans l'analyse paramètres-stations-espèces, l'axe I (24,5 % de l'inertie totale) est déterminé essentiellement par le régime thermique du cours d'eau selon un gradient de température croissant de la droite vers la gauche.

La vitesse du courant contribue également à la définition de cet axe : les faciès les plus lents sont situés à gauche et les plus rapides à droite.

- L'axe II (16 %) paraît représenter un facteur de spécialisation. Il permet d'opposer des stations de montagne aux caractéristiques moyennes (températures modérées, régime nival de transition) situées au-dessus du point d'intersection des axes, à des stations aux caractéristiques extrêmes : milieux froids de haute altitude à régime nival (groupe 1) et ruisseaux de moyenne montagne à températures estivales élevées et à régime pluvio-nival (groupe 4).

Il oppose ainsi des espèces sténopes (sténothermes d'eau froide proches du groupe 1, ou

thermophiles, proches du groupe 4) à des espèces plus eurytopes rassemblées au-dessus du point d'intersection des axes.

Remarquons que les trois stations du crénal (aux paramètres écologiques particulièrement stables) se projettent sur cet axe près de l'origine, de même que le taxon générique *Ecdyonurus* sp., apparaissant fort peu typé car plurispécifique et par conséquent à large valence écologique.

- L'axe III (11 %) traduit essentiellement le facteur débit, avec la succession : ruisseaux de haute altitude à pente faible à modérée (3a), torrents de moyenne montagne (3b) et rivières de piémont (3c).

- Sur le plan des axes I-IV (non représenté), les sous-groupes 4a et 4b sont encore plus individualisés que sur l'axe III.

3.3. Les groupements d'espèces déduits des deux A.F.C.

Sur les figures 3 à 5, et en particulier la fig. 3, peuvent être reconnus plusieurs groupements d'espèces correspondant à des biotopes différents. Sur

cette dernière figure, les espèces eurytopes se trouvent regroupées près du point d'intersection des axes. Pour définir chaque groupement, nous ferons donc une distinction entre les espèces « fondamentales » d'un biotope et les espèces « accessoires », plus eurytopes, pouvant appartenir aussi à d'autres groupements.

a) Groupement I sténotherme d'eau froide à *Rhithrogena loyolaea*

Espèces fondamentales Espèces accessoires

<i>Rhithrogena loyolaea</i>	<i>Rhithrogena kimminsi</i>
<i>Rhithrogena strenua</i>	<i>Ecdyonurus forcipula</i>
	<i>Baetis alpinus</i>

Ce groupement d'espèces correspond au groupe de stations n° 1 de la 2^e A.F.C. (stations-espèces), relatif aux ruisseaux froids de haute altitude.

Il est caractérisé par les espèces sténothermes d'eau froide du genre *Rhithrogena* (*Rh. loyolaea* et *Rh. strenua*).

Rh. kimminsi, proche de ce groupement, en particulier sur le plan I-II (fig. 4), a néanmoins été considérée comme accessoire par sécurité, compte tenu de sa relative rareté.

Ecdyonurus forcipula vit dans quelques cours d'eau de haute altitude avec des températures estivales assez élevées (stations 3 et 4). Sur l'axe I elle apparaît ainsi plus eurytherme que *Rh. loyolaea* et *Rh. strenua*. De plus, dans l'analyse stations-espèces, elle est située en position intermédiaire entre les groupes 1 et 2 (fig. 4) et les groupes 1 et 3 (fig. 5), aussi l'avons-nous considérée seulement comme accessoire.

Baetis alpinus, bien que constante dans ce groupement, n'en est pas caractéristique à cause de sa grande valence écologique. En effet, si Sowa (1975) et Thomas (1975) ont montré que les deux espèces les plus alticoles, en Pologne et sur le versant Nord des Pyrénées, sont *B. alpinus* et *Rh. loyolaea*, la première peut être très abondante en basse altitude : Sukop (1973) signale d'importantes populations de *B. alpinus* dans un cours d'eau karstique de Moravie à 315 et 265 m d'altitude. On peut seulement affirmer que l'espèce présente une fourchette thermique préférentielle relativement basse (5 à 13° C selon Belfiore 1983).

Rh. loyolaea est au contraire beaucoup plus spécialisée (Tableau IV). Les observations d'Humpesch & Elliott (1980) en donnent une explication : ces auteurs ont montré que les valeurs maximales du

pourcentage d'éclosion des œufs étaient obtenues entre 1,9 et 5,2° C seulement, avec peu d'éclosions au-delà de 10° C.

Le groupement I est lié sur les axes I-II (fig. 2 et 3) aux paramètres : altitude supérieure à 1 500 m (A4 et A5), températures estivales inférieures à 10° C mais le plus souvent nettement moins (T1, T2 et T3), sources supérieures à 2 200 m (As4), régime nival à nival de transition (R1 et R2) et forte pente (P5).

Remarque : pour l'instant, compte tenu du petit nombre de stations étudiées, nous sommes incapables de caractériser les torrents froids de moyenne altitude de la vallée d'Ossau (groupe de stations n° 2) par un groupement d'espèces exclusif. Ces cours d'eau abritent en effet à la fois les espèces sténothermes du groupement 1 (en particulier *Rh. kimminsi*) et des espèces plus eurythermes mais préférant des eaux assez froides (*B. gemellus*, *Rh. gr. hercynia*).

Souvent eurytopes et moins diversifiés que les espèces d'Hydracariens, de Trichoptères ou de Plécoptères, les Éphéméroptères représentent sans doute un ordre moins favorable que les précédents pour la description des communautés typiques d'habitats assez voisins.

b) Groupement II intermédiaire à *Habroleptoides berthelemyi*

Espèces fondamentales Espèces accessoires

<i>Baetis catharus</i>	<i>Baetis alpinus</i>
<i>Baetis gemellus</i>	<i>Baetis muticus</i>
<i>Baetis melanonyx</i>	<i>Baetis rhodani</i>
<i>Rhithrogena gr. hercynia</i>	<i>Epeorus torrentium</i>
<i>Habroleptoides berthelemyi</i>	<i>Rhithrogena semicolorata</i>
	<i>Ecdyonurus angelieri</i>
	<i>Electrogena gr. lateralis</i> (3a)
	<i>Ephemerella ignita</i> (3b)

Il correspond aux groupes de stations 3a et 3b (fig. 4), c'est-à-dire aux ruisseaux de haute montagne à températures estivales relativement élevées et aux torrents de moyenne montagne.

Ce groupement reste encore mal défini surtout pour deux raisons : certaines espèces, identifiées seulement sur imagos (*Ecd. angelieri*, *Ep. torrentium*¹), sont situées de façon relativement peu précise sur les différentes représentations ; en effet, les chasses d'Ephémères sont toujours très aléatoires et, en conséquence, les listes de stations

1. *Ep. sylvicola* n'a pas été identifiée (sur adultes ♂) mais sa présence en vallée d'Ossau reste possible.

Tableau IV : Préférences écologiques des Ephéméroptères recensés dans les vallées d'Ossau et du haut Rio Gallego (vitesse du courant : TR = très rapide, R = rapide, M = moyenne, L = lente. + = espèce fréquente ou abondante, • = espèce rare. * nombre d'individus moyen dans les stations où l'espèce est présente ; ** non compris les sources car elles représentent un milieu particulier).

	Δ altitude (m)	Δ T° max. (° C) **	Δ vitesse du courant **				Δ alcalinité (meq / l)	Δ surface du bassin-versant (Km 2)	Δ numéro d'ordre	Présence dans les 3 sources	Abondance moyenne *	Coefficient de fréquence %
			TR	R	M	L						
B. alpinus	450-2150	4,5-17,5	+	+	+	.	0,3-3,7	0,2-280	0-4	3	118	97
B. muticus	500-2000	10-20	+	+	+	+	0,3-3,7	0,2-280	0-4	1	62	76
B. melanonyx	500-2000	12-16	+	+	+		0,3-1,9	0,3-280	1-4	0	18	45
B. gr. fuscatus	500-2000	10-20	+	+	+	+	0,3-3,7	0,3-220	1-4	0	10	45
B. gemellus	450-1900	9-16	+	+	+		0,4-3,4	0,2-280	0-4	2	17	72
B. rhodani	450-1900	10-20	+	+	+	+	0,4-3,7	0,2-280	0-4	1	40	72
B. catharus	450-1900	12-15	+	+			0,4-2	0,2-280	0-4	2	7	45
B. vernus	1750	15				.	1,2	0,3	1	0	9	3
B. sp. A	800-850	16-17,5		+	+		3,4-3,7	9-9,5	1	0	61	7
B. sinaicus	500	15				.	1,6	220-280	4	0	1	7
C. luteolum	450-900	20				+	2-2,5	0,2-9	0-1	1	21	7
C. gr. pennulatum	880	20				.	2,5	9	1	0	1	3
Ec. forcipula	1300-2100	5-16	+	+	+	.	0,3-1,3	0,2-17	1-3	0		
Ec. angelieri	700-1750	12-17,5	+	+	+	.	0,5-3,7	0,3-16	1-3	0		
Ec. venosus	500-900	13-15	.	.			1,5-1,6	16-280	3-4	0		
El. gr. lateralis	1150-2000	13,5-16	.	+	+		0,3-1,2	0,3-61	1-3	0	26	17
Ep. torrentium	500-1900	14-16	+	+			0,4-1,6	1,8-220	1-4	0		
Rh. loyolaea	1350-2150	4,5-13	+	+	.	.	0,5-1,3	0,2-22	1-3	0	11	28
Rh. strenua	1350-2100	5-13	+	+	.		0,5-1	0,2-22	1-3	0	31	21
Rh. gr. hercynia	500-2000	9-16	+	+	+		0,3-1,9	0,3-280	1-4	0	24	62
Rh. semicolorata	450-2000	9-20	+	+	+	.	0,3-3,7	0,2-280	0-4	1	19	83
Rh. kimminsi	1350	13				.	1	22	3	0	1	3
E. ignita	450-1750	12-20	+	+	+	+	0,4-3,7	0,2-280	0-4	1	46	52
E. major	500-900	15-20	.	.	+		1,6-3,7	9-280	1-4	0	4	14
Cn. beskidensis	500-1750	12-17,5	.	+	+	+	0,5-3,7	0,3-280	1-4	0	12	31
Ha. berthelemyi	500-2000	10-16	+	+	+		0,3-1,9	0,3-61	1-3	0	58	55
Ha. confusa	500-900	15-20	.	+	+		1,9-3,7	9-22	1-3	0	94	14
Habroph. lauta	800-900	16-20		+	+		2,5-3,7	9-9,5	1	0	101	10
P. submarginata	450-900	17,5-20		.	+		2-3,4	0,2-9,5	0-1	1	31	10
Eph. danica	700-850	12-17,5	.	+	+		1,9-3,7	9-15	1-2	0	8	10

incomplètes pour les genres *Ecdyonurus* et *Epeorus*. En outre, la présence d'espèces eurytopes (*B. alpinus*, *Rh. semicolorata*...) à proximité du point d'intersection des axes rend plus difficile la distinction entre espèces fondamentales et accessoires.

En fait, ce peuplement est de type intermédiaire, avec des espèces pour la plupart à large valence écologique.

Le groupement II est lié (fig. 2 et 3) aux paramètres : altitude inférieure à 1 500 m (A1 et A3), températures estivales comprises entre 11 et 17° C (T4 et T5), sources situées entre 1 500 et 2 200 m (As2 et As3), régime nival de transition (R2), pente de 5 à 20 % (P3 et P4) et vitesse du courant moyenne à très rapide (V2, V3 et V4).

c) Sous-groupe IIa de piémont à *Ecdyonurus venosus*

Espèces fondamentales	Espèces accessoires
<i>Baetis sinicus</i>	<i>Baetis alpinus</i>
<i>Ecdyonurus venosus</i>	<i>Baetis catharus</i>
	<i>Baetis melanonyx</i>
	<i>Baetis rhodani</i>
	<i>Epeorus torrentium</i>
	<i>Rhithrogena gr. hercynia</i>
	<i>Rhithrogena semicolorata</i>
	<i>Ecdyonurus angelieri</i>
	<i>Ephemerella ignita</i>
	<i>Caenis beskidensis</i>

Un groupement d'espèces — que nous avons désigné IIa — paraît être le prolongement du précédent en basse altitude (groupe de stations 3c : fig. 5). En raison du petit nombre de nos stations situées en piémont, nous préférons le considérer pour l'instant comme une subdivision du précédent. Il possède d'ailleurs plusieurs espèces en commun avec le groupement II, tandis qu'*H. berthelemyi* disparaît.

Ecd. venosus est difficile à séparer de ce que nous considérons encore comme son espèce jumelle : *Ecd. forcipula* (voir Thomas 1968a). Nous pensons toujours que les deux formes sont distinctes, avec remontée en haute altitude de la seule *forcipula* (jusqu'à 2 300 m dans les Pyrénées centrales : Thomas 1970). *Ecd. venosus* serait beaucoup moins alticole et cantonnée au piémont, tout comme *Ecd. dispar* (non trouvée en vallée d'Ossau). A l'appui de ce concept, citons les travaux de Macan (1957 et 1962) selon lesquels *Ecd. venosus* apparaît dans les grandes rivières à fond pierreux alors qu'elle est absente en amont.

B. sinicus est, selon Belfiore (1983), une composante typique du rhithron et vit sur substrat pierreux. En fait, il s'agit certainement d'une espèce de piémont pouvant s'accommoder de forts débits. Ainsi, Kamler (1965) la cite des grands cours d'eau de piémont entre 500 et 650 m, dans les Beskides, et Sowa (1975) des rivières moyennes et grandes des Carpates. Selon Krno (1978), elle n'excède pas 800 m en Tchécoslovaquie.

Le sous-groupement IIa, situé en position extrême sur l'axe II (fig. 2), est en particulier lié aux paramètres : altitude inférieure à 700 m (A1), températures estivales comprises entre 14 et 17° C (T5), régime nival de transition (R2), surface du bassin-versant comprise entre 70 et 280 km² (B5) et numéro d'ordre du cours d'eau égal à 4 (N4).

d) Groupement III thermophile à *Habrophlebia lauta*

Nettement séparé des autres (fig. 3 et 4), il colonise les ruisseaux de moyenne montagne à températures estivales élevées et pente modérée à très faible (groupe de stations 4).

Il se subdivise en deux sous-ensembles le long des axes III (fig. 5) et IV (non représenté).

Sous-groupement IIIa à *Habroleptoides confusa*

Espèces fondamentales	Espèces accessoires
<i>Baetis sp. A</i>	<i>Baetis alpinus</i>
<i>Habroleptoides confusa</i>	<i>Baetis gr. fuscatus</i>
<i>Habrophlebia lauta</i>	<i>Baetis muticus</i>
<i>Ephemerella danica</i>	<i>Baetis rhodani</i>
	<i>Rhithrogena semicolorata</i>
	<i>Ecdyonurus angelieri</i>
	<i>Ephemerella ignita</i>
	<i>Ephemerella major</i>
	<i>Caenis beskidensis</i>

Il caractérise les ruisseaux de la vallée d'Ossau à températures estivales relativement élevées et à fortes teneurs en calcium (sous-groupe de stations 4a).

Il rassemble trois espèces qui se développent en grande abondance dans le ruisseau encroûtant de Serres à 820 et 830 m et qui sont très peu fréquentes dans le reste du réseau hydrographique étudié : *Baetis sp. A* (gr. *lutheri*), *Habroleptoides confusa* et *Habrophlebia lauta*.

H. lauta et *E. danica* ont déjà été signalées dans des cours d'eau calcaires (Illies 1952, Guillouzie 1965, Thomas 1970).

Le sous-groupement IIIa est lié aux caractéristiques : altitude entre 700 et 1 100 m (A2) ; températures supérieures à 17° C (T6), régime pluvio-nival (R3), vitesse lente (V1), conductivité supérieure à 280 μ s/cm (C4) et alcalinité comprise entre 2 et 4 meq/l (Ac4).

Sous-groupement IIIb à *Paraleptophlebia submarginata*

Espèces fondamentales	Espèces accessoires
<i>Centroptilum luteolum</i>	<i>Baetis</i> gr. <i>fuscatus</i>
<i>Centroptilum</i> gr. <i>pennulatum</i>	<i>Baetis muticus</i>
<i>Ephemerella major</i>	<i>Baetis rhodani</i>
<i>Habrophlebia lauta</i>	<i>Ephemerella ignita</i>
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>	

Il caractérise les faciès à courant lent, à fond envasé et riche en macrophytes aquatiques (sous-groupe de stations 4b).

Il rassemble des espèces lénitophiles et phytophiles : *Centroptilum luteolum* et *C. gr. pennulatum* (Macan 1979, Maitland 1980) ; *Paraleptophlebia submarginata* (Macan 1952, Belfiore 1983), ainsi que des espèces beaucoup plus eurytopes comme *E. ignita* ou *B. rhodani*.

H. lauta, située entre les groupes de stations 4a et 4b (fig. 5) peut être considérée comme caractéristique des deux sous-groupements IIIa et IIIb à la fois : elle se développe en abondance dans les deux biotopes correspondants et n'a pas été rencontrée ailleurs en vallée d'Ossau

Le sous-groupement IIIb est lié (fig. 2 et 3) aux paramètres : altitude entre 700 et 1 100 m (A2), températures estivales supérieures à 17° C (T6), régime pluvio-nival (R3), pente inférieure à 2 % (P1) et faible vitesse du courant (V1).

Conclusion

Les cinq groupements et sous-groupements d'espèces que nous venons de définir correspondent à cinq types de biotopes montagnards : ruisseaux froids à très froids de haute montagne (I), torrents de moyenne montagne (II), rivières de piémont (IIa), ruisseaux lents et calcaires encroûtants (IIIa) et ruisseaux de moyenne altitude à fond envasé et riche en macrophytes aquatiques (IIIb).

Il existe toutefois deux cas particuliers importants :

- les torrents froids de moyenne montagne abritent, eux, une riche communauté mixte

composée d'une part, d'espèces sténothermes d'eau froide appartenant au groupement I et d'autre part, d'espèces plus eurythermes du groupement II ;

- quant aux ruisseaux de haute altitude à températures estivales élevées, ils renferment en majorité des espèces du groupement II, c'est-à-dire des formes qui vivent généralement à plus basse altitude. Décamps (1967) a remarqué un phénomène analogue en haute vallée d'Aure. Ainsi, certaines espèces de Trichoptères qui vivent habituellement dans les cours d'eau de basse ou moyenne altitude se développent-elles au-dessus de 2 000 m dans des vallons bien abrités et exposés à un fort ensoleillement : Estibère, Port Bielh, Aumar...

Les limites du groupement II restent ainsi, de loin, les moins bien définies. Nous espérons pouvoir les préciser ultérieurement sur d'autres vallées des Pyrénées, avec un nombre de stations bien supérieur.

Enfin, soulignons qu'il n'existe pas, dans nos récoltes, d'Ephéméroptères crénobiontes. Tout au plus, quelques espèces peuvent-elles se montrer crénophiles d'eau froide : *B. alpinus*, *B. catharus* et *B. gemellus* — et seule la première tolère des températures très basses tout au long de l'année.

3.4. Classification ascendante hiérarchique des espèces

Cette classification des Ephéméroptères (fig. 6), réalisée sur le tableau des données de la 2^e A.F.C. (logiciel ADDAD), permet de connaître à quel niveau sont reliées les espèces fréquemment associées. Elle permet aussi de traduire l'isolement de certains groupements d'espèces qui se rattachent aux autres à des niveaux de liaison très faibles.

Voici les principaux ensembles qui apparaissent :

Le premier nœud sépare très nettement les peuplements torrenticoles (sténothermes d'eau froide ou plus eurythermes), des peuplements d'eau calme, thermophiles. L'inertie de ce nœud est de 18 % du total.

a) Peuplement sténotherme d'eau froide et rhéophile de haute montagne

Ce premier ensemble est nettement individualisé puisqu'il se rattache à l'ensemble le plus proche à un niveau de liaison inférieur à 40 % ; l'inertie du

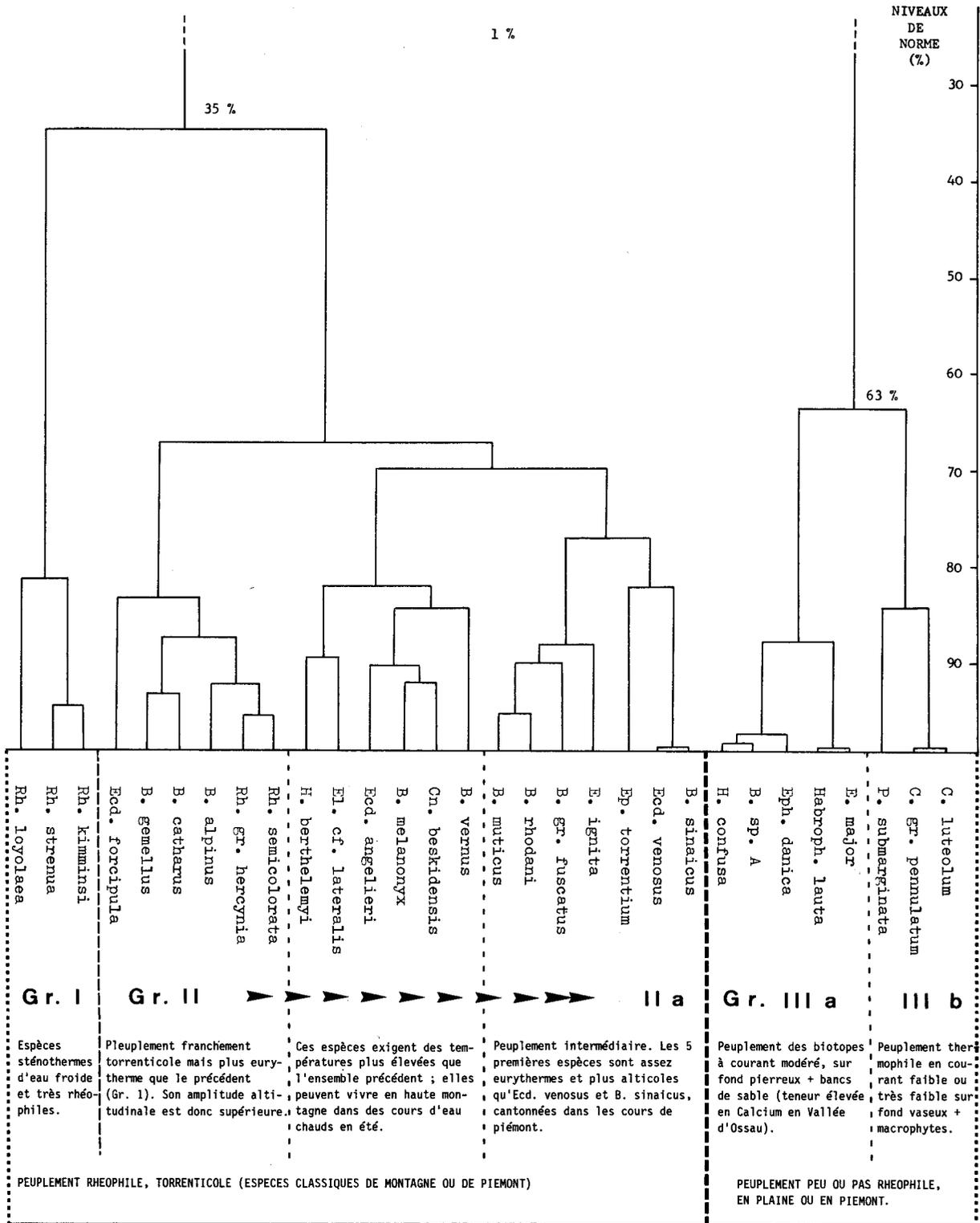


Fig. 6 : Classification ascendante hiérarchique des espèces sur le tableau des données de la 2^e A.F.C.

nœud est de 12,4 %. Il correspond au groupement I à *Rhithrogena loyolaea* (fig 3 à 5). *Ecdyonurus forcipula* n'y apparaît pas, sans doute parce qu'il s'agit d'une espèce alticole un peu plus eurytherme (Tableau IV).

b) *Peuplement rhéophile des torrents de moyenne montagne et des rivières de piémont*

Ce second ensemble, relativement isolé puisque rattaché au précédent à un niveau de liaison inférieur à 40 %, rassemble les espèces des groupements II et IIa de l'A.F.C. (fig. 3), caractéristiques des torrents de moyenne montagne et des rivières de piémont.

Il se subdivise lui-même en trois principaux sous-ensembles (% d'inertie des nœuds compris entre 6,7 et 5,8) qui se raccordent à des niveaux de liaison supérieurs à 60 % :

- le premier comprend des espèces alticoles dont le développement peut s'accommoder de températures maximales relativement basses : *Ecd. forcipula*, *Baetis gemellus*, *B. catharus*, *B. alpinus*, *Rhithrogena* gr. *hercynia* et *Rh. semicolorata*. Ces espèces rhéophiles sont cependant moins sténothermes que les trois *Rhithrogena* de l'ensemble précédent ;
- les deux sous-ensembles suivants regroupent des espèces encore plus thermophiles. Certaines peuvent se montrer franchement alticoles lorsque les températures estivales sont élevées (en particulier *Habroleptoides berthelemyi* et *Electrogena* gr. *lateralis*), mais la plupart sont surtout fréquentes et abondantes en moyenne altitude. A l'extrême, *Ecd. venosus* et *B. sinicus*, fortement corrélées, caractérisent plus particulièrement les rivières de piémont (groupement IIa).

c) *Peuplement thermophile et lénitophile de piémont-moyenne montagne*

Ce dernier ensemble, qui correspond au groupement III de l'A.F.C. (fig. 3), se rattache aux autres à un niveau de liaison très faible (1 %), ce qui souligne son isolement. Il est lui-même scindé en deux sous-ensembles ; le premier (IIIa) : milieu encroûtant en courant modéré et le second (IIIb) : faciès lent à très lent avec fond vaseux.

Conclusion

Cette hiérarchisation confirme les résultats des deux A.C.F.

Les principaux groupements d'espèces (I, II-IIa et IIIa-IIIb) apparaissent nettement isolés ; ce sont les paramètres : température, altitude et vitesse du courant qui expliquent le mieux leur isolement. Ces trois groupements correspondent également à trois types de régime des eaux : groupement I : régime nival à nival de transition, groupement II-IIa : régime nival de transition, groupement IIIa-IIIb : régime pluvio-nival.

Les autres paramètres (surface du bassin-versant, numéro d'ordre du cours d'eau, alcalinité et conductivité) expliquent, quant à eux, les subdivisions à l'intérieur de ces principaux ensembles :

- la surface du bassin-versant et le numéro d'ordre du cours d'eau, principalement corrélés à l'altitude (voir la première A.F.C., fig. 2), ont permis de scinder assez distinctement le groupement II-IIa en torrents de moyenne montagne (II) et rivières de piémont (IIa) ;
- les données physico-chimiques (alcalinité et conductivité), lorsqu'elles prennent des valeurs très élevées pour des eaux de montagne, comme c'est le cas dans le ruisseau de Serres à 820 et 830 m, contribuent aussi à déterminer un peuplement particulier (sous-groupe IIIa).

4. Préférences écologiques des espèces

A l'appui des représentations graphiques, les tableaux IV et V permettent quelques commentaires sur l'écologie des principales espèces.

Genre *Baetis*

B. alpinus confirme sa très large valence écologique. Elle peut vivre dans des torrents, issus de névés, dont la température ne dépasse jamais 3-4° C en été (plus de 2 600 m d'altitude : Thomas 1975). Dans ces conditions extrêmes, seule présente, elle surpasse *Rhithrogena loyolaea* et est l'espèce d'Ephéméroptères la plus cryophile de la faune française. Sa tolérance vis-à-vis de la conductivité est, elle aussi, considérable pour une espèce montagnarde, puisque nous avons enregistré au minimum 31 $\mu\text{s}/\text{cm}$ à 2 560 m, en vallée d'Aure, et au maximum 402 $\mu\text{s}/\text{cm}$ à 830 m, en vallée d'Ossau. Dans nos relevés, elle est à la fois l'espèce la plus abondante et la plus fréquente.

B. gemellus est une espèce assez peu connue. Nous l'avons récoltée avec une fréquence équivalente à celle de son espèce jumelle, *B. rhodani*, mais en

Tableau V : Classement des principales espèces (coefficient de fréquence supérieur à 20 % et aisément identifiables sur larves), selon la moyenne des températures maximales atteintes par les cours d'eau (colonne de gauche). Altitudes moyennes correspondantes à droite. σ = écart type ; \bar{m} = moyenne.

	n st.	T°C (\bar{m})	σ	alt. (\bar{m})	σ
Rh. loyolaea	7	9,4	3,4	1668	347
Rh. strenua	6	10,2	2,9	1588	301
B. alpinus	28	12,4	3,4	1307	523
B. catharus	13	12,7	2,2	1035	461
B. gemellus	21	12,9	2,5	1206	496
Rh. gr. hercynia	18	13,2	2,0	1287	494
H. berthelemyi	16	13,5	1,8	1427	420
Rh. semicolorata	24	13,7	2,6	1234	503
B. muticus	22	13,8	2,8	1288	458
B. rhodani	21	14,0	2,5	1160	491
B. melanonyx	13	14,2	1,4	1215	561
E. ignita	15	14,2	2,7	979	438
B. gr. fuscatus	13	14,7	2,6	1332	472
C. beskidensis	9	14,8	1,6	967	518

moindre abondance. *B. gemellus* est nettement plus sténotherme d'eau froide que *B. rhodani* comme on peut le voir en projection sur l'axe I des deux A.F.C. ; ces deux espèces présentent toutefois 17 stations en commun (68 %).

B. rhodani, très répandue, a semble-t-il des exigences thermiques assez voisines de celles de *B. muticus*, seconde espèce en vallée d'Ossau par la fréquence et l'abondance. Elles colonisent toutes deux 19 stations communes (79 %) et peuvent éventuellement se développer en haute altitude, mais seulement dans des biotopes chauds en été, tout comme *Habroleptoides berthelemyi*.

B. catharus, espèce récemment décrite (1986), est assez fréquente (45 % des stations) mais relativement peu abondante. Sa répartition en vallée d'Ossau (13 stations) est recouverte à 100 % par celle de *B. alpinus*. Il en est de même dans d'autres vallées et c'est sans doute la raison pour laquelle cette espèce (paracerque court et coloration banale) a été

confondue si longtemps avec *B. alpinus*. Elle vit surtout en moyenne altitude dans des eaux fraîches sous couvert d'arbres feuillus.

Voici, par ordre décroissant, les pourcentages de stations qu'elle possède en commun avec les principales espèces de *Baetis* (à coeff. de fréquence > 20 %) :

- *gemellus* : 54,5
- *alpinus* : 46,4
- *rhodani* : 41,7
- *melanonyx* : 38,9
- *muticus* : 37,5
- gr. *fuscatus* : 18,2

L'affinité la plus grande est vis-à-vis de *B. gemellus*, et l'on constate que les projections des deux espèces sur l'axe I des deux A.F.C. sont pratiquement superposées.

B. melanonyx, dont l'écologie est assez mal connue, apparaît elle aussi plus thermophile et occupe une position intermédiaire parmi les espèces du genre *Baetis*. Mais cela devra être confirmé.

Genre *Epeorus*

Les présentes observations confirment qu'*E. torrentium* (*terra typica* : les Pyrénées françaises) est beaucoup plus fréquente - et sans doute plus abondante - qu'*E. sylvicola* dans les Pyrénées et les Prépyrénées (Berthélemy & Thomas 1967).

E. torrentium a été rencontrée entre 520 et 1 870 m. En haute altitude, elle est relativement rare sauf dans deux déversoirs de lacs à courant très rapide et à température relativement élevée : le déversoir du lac d'Ayous à 1 870 m et l'affluent du torrent de Bioux à 1 610 m.

Genre *Rhithrogena*

Les tableaux IV et V montrent, eux aussi, que *Rh. loyolaea* et *Rh. strenua* sont bien les deux espèces d'Ephéméroptères les plus strictement alticoles du réseau hydrographique étudié.

Genre *Ephemerella*

E. ignita est très fréquente et abondante dans les cours d'eau de piémont (450-1 000 m). Elle est beaucoup plus rare en haute montagne mais peut tout de même se développer en faible abondance dans des déversoirs de lacs comme l'affluent de Bioux à 1 610 m ou des ruisseaux chauds en été comme le Rio Gallego à 1 750 m.

E. major, nettement moins abondante et moins fréquente, présente une affinité pour les milieux les plus chauds (groupement IIIb), où elle cohabite avec *E. ignita*, plus eurytherme ; nous ne l'avons jamais rencontrée au-dessus de 900 m.

Genre *Caenis*

Notre citation de *C. beskidensis*, décrite des Carpates polonaises (300-600 m) par Sowa (1973), est la première pour les faunes de France et d'Espagne (Thomas, Prévot et Vinçon 1986). Cette espèce a été rencontrée assez fréquemment dans les cours d'eau de piémont entre 450 et 850 m (groupements II et III) et se développe même à 1 750 m dans le Rio Gallego et son affluent (T° max. relevée = 15° C le 28/07/85).

Genre *Habroleptoides*

Notre travail confirme les observations de Thomas (1968b) selon lesquelles *H. berthelemyi* est beaucoup plus alticole et rhéophile qu'*H. confusa* (*H. modesta sensu auct.*).

Comme remarqué précédemment (Thomas *op. cit.*), la cohabitation des deux espèces est rare (5 % des stations à *Habroleptoides*). Malgré le décalage de leur période de vol, elles se font sans doute une très forte concurrence qui limite *H. confusa* au-dessous de 900 m d'altitude. Dans les Alpes, cette dernière ne paraît pas rencontrer une telle concurrence de la part d'*H. auberti* car elle se montre nettement rhéophile et relativement alticole (M. Sartori 1986) ; elle dépasse 1 300 m en Pologne et atteint même 1 400 m dans les monts Tatras (Kownacki 1980).

Genre *Habrophlebia*

H. lauta a déjà été signalée en basse altitude, des Prépyrénées (le Volp à 280 m : Guillouzic 1965) et des Pyrénées-Atlantiques (le Lissuraga entre 75 et 175 m : Thibault 1971). Nous l'avons rencontrée en abondance dans le ruisseau lent d'Arriou Tort (groupement IIIb) et dans le ruisseau assez lent et calcaire de Serres à 820 et 830 m (groupement IIIa). La présence d'*H. lauta* à une telle altitude va dans le sens des observations de Landa (1957) en Tchécoslovaquie, selon lesquelles cette espèce se montre un peu plus alticole et rhéophile qu'*H. fusca* - absente en vallée d'Ossau - mais surtout plus eurytope vis-à-vis du substratum et de la vitesse du courant.

Genre *Ephemera*

E. danica est l'espèce européenne de ce genre la plus fréquente et, semble-t-il, la plus adaptée aux fonds pierreux (Macan 1979, Verneaux 1972, Whelan 1980). Sowa (1975) l'a observée jusqu'à 900 m dans le massif de Babia Gora, ce qui correspond à nos propres captures en vallée d'Ossau. Cette espèce peut se montrer modérément rhéophile malgré son mode de vie fouisseur et est capable de coloniser des ruisseaux relativement froids (st. 22).

5. Conclusion générale

Cette étude avait pour but de préciser l'écologie de 30 espèces d'Ephéméroptères recensées dans le réseau hydrographique du Gave d'Ossau. Nos observations sont souvent différentes de celles de Puig (1980), ne serait-ce qu'en raison de l'exposition de cette vallée vers le Nord.

Deux analyses factorielles des correspondances ont mis en évidence les relations espèces-paramètres des milieux et ont permis de distinguer cinq groupements d'espèces caractéristiques de cinq biotopes lotiques montagnards : I ruisseaux très froids de haute altitude, II torrents de moyenne montagne et de piémont et ruisseaux de haute altitude à températures estivales relativement élevées, IIa rivières de piémont, IIIa ruisseaux assez lents et à forte teneur en calcium et IIIb ruisseaux à faible courant et à fond vaseux.

Les limites exactes des groupements II et IIa sont encore difficiles à préciser. A l'avenir, il sera peut-être nécessaire de scinder le groupement II en deux sous-groupes pour séparer les torrents de moyenne montagne-piémont et les ruisseaux de haute altitude à températures estivales élevées. Le peuplement en Ephéméroptères de ces deux biotopes présente cependant de grandes similitudes.

Pour mettre en évidence les préférences écologiques des espèces, nous avons étudié plus particulièrement l'influence des facteurs du milieu sur la distribution spatiale des Ephémères. Le régime thermique et la vitesse du courant apparaissent nettement comme les principaux facteurs de répartition en montagne ; l'altitude, la surface du bassin-versant, le numéro d'ordre du cours d'eau, le régime hydraulique et les caractéristiques physico-chimiques jouent aussi un rôle important.

Les espèces qui restent les moins bien connues sont celles qui appartiennent aux genres *Ecdyonurus* et *Epeorus* car leurs larves sont difficilement identifiables dans l'état actuel de nos connaissances. Ces espèces devront faire l'objet d'études taxonomiques ultérieures pour mieux connaître leur écologie. Des élevages seront probablement nécessaires pour obtenir du matériel à l'état imaginal, et ce, d'un grand nombre de stations.

Remerciements

C'est pour nous un plaisir de remercier M. J. Lauga (Toulouse) pour son aide apportée lors du traitement mathématique des données.

Travaux cités

- Angelier (E.), Angelier (M.L.) & Lauga (J.) 1985. Recherches sur l'écologie des Hydracariens (Hydrachnellae, Acari) dans les eaux courantes. *Annls Limnol.*, 21 (1) : 25-64.
- Belfiore (C.) 1983. Efemeroteri (Ephemeroptera). In : *Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane*. n° 24. Verona. 113 p.
- Berthélemy (C.) & Thomas (A.) 1967. Note taxonomique sur *Epeorus torrentium* Eaton, 1881 et *E. assimilis* Eaton, 1885 (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Annls Limnol.*, 3 (1) : 65-74.
- Bertrand (H.) & Verrier (M.L.) 1949. Contribution à la biogéographie des Éphéméroptères des Pyrénées. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 83 (1) : 1-24.
- Brehm (V.) & Ruttner (F.) 1926. Die Biozönosen des Lunzer Gewässers. *Internat. Rev. ges. Hydrobiol.*, 16 : 330-392.
- Décamps (H.) 1967. Ecologie des Trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 3 (3) : 399-577.
- Guillouzic (M.) 1965. Cycles de développement de quelques Éphéméroptères du Volp. *Diplôme d'études supérieures*. Univ. Toulouse, 34 p.
- Humpesch (U.H.) & Elliott (J.M.) 1980. Effect of temperature on the hatching time of eggs of three *Rhithrogena* spp. (Ephemeroptera) from austrian streams and an english stream and river. *J. Anim. Ecol.*, 49 : 643-661.
- Illies (J.) 1952. Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. *Arch. Hydrobiol.*, 46 : 424-612.
- Kamler (E.) 1965. Thermal conditions in mountain waters and their influence on the distribution of Plecoptera and Ephemeroptera larvae. *Ekol. pol.* (ser. A) 13 (n° 20) : 377-414.
- Kownacki (A.) 1980. Taxocenes of Ephemeroptera in unpolluted and polluted streams of the Tatra mountains. In : *Advances in Ephemeroptera Biology*, J.F. Flannagan & K.E. Marshall eds., Plenum, New-York : pp 405-418.
- Krno (I.) 1978. O vskyte nových druhov podeniek (Ephemeroptera) na slovensku. *Biologia*, 33 (2) : 153-155.
- Landa (V.) 1957. Príspevek k rozsireni systematicke, vyvoji a ekologie druhu *Habrophlebia fusca* (Curt.) a *Habrophlebia lauta* McLachl. (Ephemeroptera). *Cas. csl. Spol. ent.*, 54 (2) : 148-156.
- Macan (T.T.) 1952. Taxonomy of the nymphs of the british species of Leptophlebiidae (Ephem.). *Hydrobiologia*, 4 (4) : 363-376.
- Macan (T.T.) 1957. The Ephemeroptera of a stony stream. *J. Anim. Ecol.*, 26 : 317-342.
- Macan (T.T.) 1962. Ecology of aquatic insects. *A. Rev. Ent.*, 7 : 261-288.
- Macan (T.T.) 1979. A key to the nymphs of British Ephemeroptera. *F.B.A. scient. publ.* n° 20. 3^e edition. 80 p.
- Maitland (P.S.) 1980. The habitats of british Ephemeroptera. In : *Advances in Ephemeroptera Biology*, J.F. Flannagan & K.E. Marshall eds., Plenum, New-York : 123-139.
- Puig (M.A.) 1980. Contribucio a l'estudi de l'ecologia comparada dels Plecopters i Efemeroteris d'Andorra. *Butll. Inst. cat. Hist. nat.*, 45 (sec. Zool.), 3 : 77-87.
- Sartori (M.) 1986. Révision taxonomique du genre *Habroleptoides* Schönemund, 1929 (Ephemeroptera, Leptophlebiidae) III. — Description de *H. annae* nov. sp. et de *H. thomasi* nov. sp. et synthèse finale des stades ailés. *Revue suisse Zool.*, 93 (4) : 919-949.
- Sowa (R.) 1973. Taxonomie et écologie de *Caenis beskidensis* sp. n., des Carpates polonaises (Ephemeroptera, Caenidae). *Bull. pol. Sci.* (ser. Sci. biol.), 21 (5) : 351-355.
- Sowa (R.) 1975. Ecology and biogeography of mayflies (Ephemeroptera) of running waters in the Polish part of the Carpathians. 1. Distribution and quantitative analysis. *Acta Hydrobiol.*, 17 (3) : 223-297.
- Sukop (I.) 1973. Annual cycle of mayflies (Ephemeroptera) in a karstic stream. *Acta ent. bohemoslov.*, 70 (2) : 81-85.
- Thibault (M.) 1971. Le développement des Éphéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Annls Limnol.*, 7 (1) : 53-120.
- Thomas (A.) 1968a. Sur la taxonomie de quelques espèces d'*Ecdyonurus* du Sud-Ouest de la France (Ephemeroptera). *Annls Limnol.*, 4 (1) : 51-71.
- Thomas (A.) 1968b. *Habrophlebia* (*Habroleptoides*) *berthelemyi*, n. sp. des Pyrénées (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). *Annls Limnol.*, 4 (2) : 219-224.
- Thomas (A.) 1970. Taxonomie et répartition des Éphéméroptères et de quelques Diptères aquatiques (Tipuloidea et Psychodidae) des Pyrénées. *Thèse de spécialité*, Univ. Toulouse. 105 p + XX pl.
- Thomas (A.G.B.) 1975. Éphéméroptères du Sud-Ouest de la France. I. Migrations d'imagos à haute altitude. *Annls Limnol.*, 11 (1) : 47-66.
- Thomas (A.G.B.), Prévot (R.) & Vinçon (G.) 1986. Deux Éphéméroptères nouveaux pour la faune de France : *Baetis pentaplebo-* des Ujhelyi, 1966 (Baetidae) et *Caenis beskidensis* Sowa, 1973 (Caenidae). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 122 : 179.
- Verneaux (J.) 1972. Faune dulçaquicole de Franche-Comté. Le Bassin du Doubs (Massif du Jura). Quatrième partie : les Éphéméroptères. *Annls scient. Univ. Besançon*, 3^e sér., 8 : 3-14.
- Vinçon (G.) 1987. Comparaison de la faune benthique des vallées d'Aure et d'Ossau, en vue de l'élaboration d'une méthodologie de surveillance des cours d'eau de montagne. *Thèse Docteur-Ingénieur*, Univ. Toulouse, n° 960, 381 p.
- Vinçon (G.) Etude hydrobiologique de la vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques). II. Le milieu et la structure du peuplement. *Annls Limnol.*, à paraître.
- Whelan (K.F.) 1980. Some aspects of the biology of *Ephemera danica* Müll. (Ephemeridae : Ephemeroptera) in irish waters. In : *Advances in Ephemeroptera Biology*, J.F. Flannagan & K.E. Marshall eds., Plenum, New-York : 187-199.