UNIVERSITE DU QUEBEC

THESE

PRESENTEE A

L'UNIVERSITE DU QUEBEC A QUEBEC

(INRS-Eau)

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAITRISE

ES SCIENCE-EAU

par

JEAN-YVES CHARETTE

B.SC. BIOLOGIE (ECOLOGIE)

# L'IMPORTANCE DES FACTEURS NATURELS DANS L'UTILISATION DES INVERTEBRES AQUATIQUES COMME BIO-INDICATEURS DE LA QUALITE DE L'EAU

FEVRIER 1979

A Monique.....

## REMERCIEMENTS

Mes plus sincères remerciements au doyen des études avancées, M. Maurice Avery, ainsi qu'au personnel enseignant de l'INRS-Eau, tout spécialement à MM. Armand Rousseau et Marcel Ouellet pour leur constante attention et leurs précieux conseils. Je voudrais aussi témoigner toute ma gratitude aux responsables des bibliothèques: Ministère du Tourisme, Chasse et Pêche du Québec, de l'Université Laval, de l'Université McGill, de l'Université de Montréal, à MM. Gaétan Godbout et Magella Cantin du Service de Documentation de l'INRS-Eau, et tout spécialement au personnel de la Bibliothèque Centrale du Complexe Scientifique pour leur courtoisie et leur efficacité.

# TABLE DES MATIERES


| | PAGE |
|---|---|
| REMERCIEMENTS | i |
| TABLE DES MATIERES | ii |
| LISTE DES TABLEAUX | iv |
| LISTE DES FIGURES | vi |
| I. PREFACE | 1 |
| II. INTRODUCTION | 2 |
| III. LES FACTEURS NATURELS DE CONTROLE | 3 |
| A. La sensibilité des organismes | 4 |
| B. Les facteurs naturels de l'environnement | 5 |
| C. Les facteurs naturels de contrôle | 9 |
| C.1 Les facteurs abiotiques | 10 |
| C.1.1 Le substrat | 10 |
| C.1.2 La vitesse des courants | 14 |
| C.1.3 La température | 21 |
| C.1.4 Les substances dissoutes | 24 |
| C.1.5 Autres facteurs abiotiques | 28 |
| C.2 Les facteurs biotiques | 36 |
| C.2.1 La végétation | 36 |
| C.2.2 Les facteurs nutritifs | 38 |
| C.2.3 Les adaptations morphologiques | 42 |
| C.2.4 Quelques caractéristiques physiologiques | 43 |
| C.2.5 Histoire naturelle et cycle saisonnier | 50 |

C.3 Les facteurs paléoécologiques 54

IV LA METHODE DES INDICATEURS BIOLOGIQUES 60

A. Processus de détermination de la qualité de l'eau 61

A.1 La valeur de l'échantillonnage 61

A.2 Les méthodes d'analyse 65

A.3 L'échelle de référence 66

B. Discussion 67

B.1 Le contexte environnemental 67

B.2 Les restrictions à l'application de la méthode des indicateurs biologiques 68

B.2.1 L'effet du bruit 68

B.2.2 La spécificité des réactions 71

V CONCLUSION 73

VI BIBLIOGRAPHIE 77

LISTE DES ORGANISMES 95

## LISTE DES TABLEAUX


| | | PAGE |
|---|---|---|
| 1. | La distribution des Unionidés, rivière Huron, Michigan | 7 |
| 2. | La composition faunistique des insectes adultes à l'émergence, Parc Algonquin, Ontario | 12 |
| 3. | Le pourcentage moyen des organismes de différents types de fond, dans les rivières du nord-est de l'Angleterre | 15 |
| 4. | La composition faunistique des cascades et des bassins de la Black River, Missouri | 16 |
| 5. | Relation entre la vitesse du courant et la présence de certaines espèces | 20 |
| 6. | Les besoins minimums en oxygène dissous pour différents groupes d'invertébrés aquatiques | 25 |
| 7. | Nombre d'organismes en amont et en aval d'une série de quatre lacs, Montreal River, Saskatchewan | 32 |
| 8. | Nombre et poids des organismes benthiques à deux stations en aval d'un lac sur la rivière Norvijokk, Laponie | 33 |
| 9. | Nombre moyen d'organismes recueillis dans trois rivières de l'Utah | 35 |
| 10. | Composition des organismes sur trois différents types de substrats, rivière Doe Run, Kentucky | 37 |
| 11. | Nombre et poids total des organismes recueillis parmi différentes espèces de plantes aquatiques | 39 |
| 12. | Nombre d'organismes dans dix échantillons provenant de Shelligan Burn, Ecosse | 40 |
| 13. | La consommation d'oxygène de différentes larves d'Ephéméroptères d'Europe | 45 |

14. La répartition des Mollusques extra-marins du Québec 58

15. Comparaison du coefficient de variation de divers indices faunistiques 63

16. Comparaison entre trois méthodes d'échantillonnage 64

## LISTE DES FIGURES


| | | PAGE |
|---|---|---|
| 1. | Diagramme de la présence et de l'abondance des Ephéméroptères du nord-ouest européen | 8 |
| 2. | Pourcentage des spécimens capturés en fonction de la vitesse du courant | 18 |
| 3. | Nombre de spécimens à différentes vitesses de courant | 19 |
| 4. | Le nombre d'espèces de trois ordres d'insectes émergeant à quatre stations dont la température estivale moyenne diffère | 23 |
| 5. | Fréquence d'apparition de six espèces de Planaires en fonction de la teneur en calcium | 29 |
| 6. | L'effet de la vitesse du courant sur la consommation d'oxygène | 48 |
| 7. | La vitesse du courant et les besoins minimums d'oxygène | 49 |
| 8. | Diagramme des fluctuations saisonnières du nombre et de la biomasse des invertébrés | 55 |
| 9. | Carte des cinq régions malacologiques du Québec | 57 |

# I PREFACE

Cette étude, basée essentiellement sur une revue de la littérature, a pour objet l'étude des facteurs environnementaux naturels qui peuvent affecter l'analyse de la qualité de l'eau au moyen des indicateurs biologiques.

Les observations accumulées concernent principalement les invertébrés benthiques et plus particulièrement la faune entomologique aquatique.

Le présent travail démontre que les organismes aquatiques sont sensibles non seulement aux modifications environnementales liées à la pollution, mais aussi à certains facteurs naturels de leur environnement qui rendent d'autant plus complexe l'analyse de la qualité de l'eau au moyen des bio-indicateurs.

## II INTRODUCTION

La composition qualitative et quantitative d'une population aquatique est déterminée par les conditions critiques qui prévalent périodiquement, même de courte durée, aussi bien que par les facteurs environnementaux plus constants ou de plus longue durée. Ainsi, l'arrangement faunistique qui se développe dans une zone donnée, reflète les conditions environnementales qui se sont présentées durant la formation de cette biocénose.

La présence, l'absence, l'abondance relative de certains organismes ou encore des paramètres plus stables comme l'indice de diversité et l'arrangement faunistique, sont aujourd'hui de plus en plus utilisés dans l'évaluation de la qualité de l'eau. Tous ces indices biologiques sont essentiellement des représentations plus ou moins fidèles de la structure ou d'éléments de la structure de la biocénose. Ils sont par conséquent dépendants des conditions environnementales et des événements qui sont intervenus durant la formation de la biocénose.

Toutes les modifications de l'arrangement faunistique ne sont pas d'origine humaine. A cause de la grande diversité des habitats aquatiques, il existe des variations de la diversité et de la composition de la faune benthique. Les conditions environnementales naturelles changent dans le temps, et les organismes sont eux-même soumis à un cycle de vie qui règle leur présence et leur abondance dans le milieu. Certains facteurs naturels agissent sur les variables présence, abondance, diversité, arrangement faunistique, et rendent l'analyse de la qualité de l'eau au moyen des bio-indicateurs extrêmement complexe.

Par une revue de la littérature, nous pouvons identifier certains de ces facteurs et mieux comprendre comment ils agissent sur la faune des invertébrés aquatiques et par conséquent, sur les indices biologiques les plus sensibles. Ces informations aident à mieux cerner les problèmes liés à l'utilisation de la méthode des indicateurs biologiques et suggèrent certaines mesures pratiques pour en améliorer l'efficacité.

# III. LES FACTEURS NATURELS DE CONTROLE

## A. La sensibilité des organismes à des modifications environnementales

La sensibilité des organismes aquatiques à des modifications de leur environnement fut reconnue dès 1908. Kolkwitz et Marsson (1908, 1909) avaient alors démontré qu'à la détérioration de l'eau par des rejets organiques, était associé de nettes modifications dans la composition de la faune et de la flore aquatique.

Richardson (1921, 1928) constata que la détérioration de la rivière Middle Illinois consécutivement aux rejet urbains, se manifestait avec la disparition de plusieurs espèces caractéristiques d'eau claire et dans l'augmentation spectaculaire de la densité de groupes dit tolérants tels les tubifex et les chironomes.

Plus récemment, Gaufin et Tarzwell (1952) concluaient que la composition qualitative et quantitative des populations aquatiques constituait un indice valable dans la délimitation de la pollution d'une rivière, et que d'autre part, l'absence ou une diminution du nombre d'espèces caractéristiques d'eau non contaminée peut aussi être un indice du degré de pollution.

La sensibilité des organismes n'est pas uniquement restreinte aux modifications environnementales occasionnées par la pollution organique. Jones (1958) observa la disparition de plusieurs espèces de la rivière Ystwyth, polluée par des concentrations de 0.2 à 0.7 mg/l de zinc. Surber (1953) ajoute que les matières toxiques telles que le zinc, le cuivre, les phénols etc. entraînent la disparition d'organismes sensibles comme les Ephéméroptères, les Trichoptères, et les Plécoptères, celle des Pélécypodes,

des Gastéropodes, et parfois même celle des Tubificidés, généralement plus tolérants à la pollution.

Des changements dans la faune aquatique furent aussi décelés dans plusieurs autres types de modifications du milieu par l'action humaine. Kreis et Johnson (1968) ont constaté que sur la Lost River en aval de rejets agricoles, les larves de Trichoptères, d'Ephéméroptères et de Coléoptères étaient remplacées par des populations dominantes de Chironomes, Tubificidés et Hirudinés. Proffitt (1971) a observé des modifications faunistiques importantes dans la rivière White, affectée par des rejets thermiques. Enfin, on peut ajouter les études de Powell (1958), de Trotzky et Gregory (1974) qui démontrent que les courants rapides provenant d'un barrage affectent les populations d'insectes immédiatement en aval.

Il semble donc à la lumière des études précédentes, que les invertébrés aquatiques soient sensibles aux modifications de leur environnement dues à la pollution par rejets organiques (domestiques ou agricoles), à la pollution par rejets toxiques (industriels ou miniers), et à des pollutions plus subtiles comme les rejets thermiques et aux opérations de barrages.

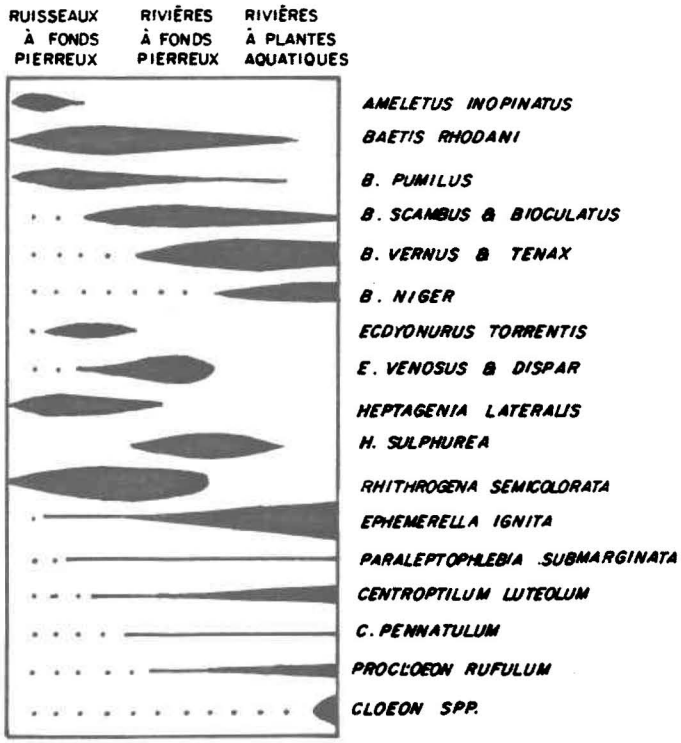
## B. Les facteurs naturels de l'environnement

Toutes les modifications apparentes de la structure et de la composition de la faune aquatique ne sont pas uniquement attribuables à une pollution par l'homme. Schneller (1955) mentionne qu'en régions de forêts denses, la chute des feuilles à l'automne peut ajouter tellement de matière organique à l'habitat aquatique, que les poissons peuvent en être asphyxiés. Huet (1951) a montré que de petits ruisseaux à truites des Ardennes Belges

TABLEAU 1: La distribution des Unionidés, dans les principaux habitats de la rivière Huron, Michigan. C = commun, A = abondant, r = rare (Van der Schalie, 1938).

| | Ruisselets et ruisseaux | | | | Rivières | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Ruisselets | Petits ruisseaux | Grands ruisseaux | Petites rivières | Rivières de dimension moyenne | Grandes rivières | Très grandes rivières |
| *Anodonta grandis* | | | R | R | R | R | R |
| *Lampsilis siliquoidea* | | | R | R | R | R | R |
| *Strophitus rugosus* | | C | C | C | C | R | |
| *Lampsilis ventricosa* | | | | A | C | R | R |
| *Elliptio dilatatus* | | | C | A | A | A | R |
| *Lasmigona compressa* | C | A | C | C | R | | |
| *Anodontoides ferussacianus* | R | A | C | C | | | |
| *Alasmidonta calceolus* | | A | A | R | R | | |
| *Micromya iris* | | R | C | A | A | C | R |
| *Alasmidonta marginata* | | | R | C | C | R | R |
| *Ptychobranchus fasciolare* | | | | A | C | C | R |
| *Lampsilis fasciola* | | | | A | C | C | R |
| *Dysnomia triquetra* | | | | R | C | R | |
| *Ligumia recta latissima* | | | | | R | R | R |
| *Lasmigona costata* | | | | | C | R | R |
| *Cyclonaias tuberculata* | | | | | | A | C |
| *Anodonta imbecillis* | | | | R | | R | C |
| *Lasmigona complanata* | | | | | | | C |
| *Actinonaias carinata* | | | | | | | C |
| *Micromya fabalis* | | | | | | | C |
| *Fusconaia flava* | | | | | | | C |
| *Carunculina parva* | | | | | | | C |

FIGURE 1: Diagramme de la présence et de l'abondance des Ephéméroptères les plus communs du Nord-ouest de l'Europe. La largeur des traits représente l'abondance relative des différentes espèces (Hynes, 1970).



peuvent être affectés par le reboisement du bassin versant en épinettes et en cèdres rouges. La faune des invertébrés diminue alors, et la truite disparaît des ruisseaux de tête dans lesquels elles sont normalement répandues.

Un cours d'eau est très rarement uniforme tout au long de son parcours. La présence de bassins et de cascades, la forme du lit, la nature des fonds, la végétation aquatique, l'apport des tributaires et la végétation riparienne, sont autant d'éléments qui favorisent la richesse et la diversité des habitats. Une des conséquences de cette diversité se retrouve dans la distribution des organismes. On constate (Tableau 1 et Figure 1) qu'il existe une zonation à la fois de la composition faunistique et du nombre d'espèces. Ce phénomène de zonation a été observé par plusieurs auteurs dont: Dodds et Hisaw (1925a, b), Richardson (1921, 1928), Muttkowski (1929), Ludwig (1932), Rioker (1934), Gersbacher (1937), Ide (1940), Sprules (1947), Penak et Van Gerpen (1947), Bick et al. (1953), Noël (1954), Gaufin (1959), Armitage (1958 , 1961), Minckley (1963). De telles observations de milieux non-contaminés suggèrent l'existence de facteurs naturels qui agissent même localement, sur la composition de la faune aquatique. Ces facteurs qui interviennent dans le milieu naturel, peuvent aussi intervenir parallèlement à la pollution et rendre l'analyse de la qualité de l'eau au moyen des indices biologiques extrêmement complexe (Bartsch et Ingram, 1966). Il est donc important d'identifier ces facteurs et de déterminer leurs incidences sur la distribution faunistique.

## C. Les facteurs naturels de contrôle des populations aquatiques

Les facteurs dont nous allons discuter ne sont probablement pas les seuls à intervenir dans le contrôle des populations aquatiques. Ils sont

cependant ceux qui apparaissent dans la littérature le plus fréquemment, et dont la réalité semble incontestable.

Il est assez difficile d'établir des distinctions précises sur l'effet de ces facteurs, puisque tous en agissant individuellement, souvent agissent aussi simultanément sur la faune benthique. Plusieurs sont interdépendants et indissociables les uns des autres.

Pour simplifier notre approche d'un problème aussi complexe, nous avons divisés ces facteurs en trois groupes: les facteurs abiotiques, les facteurs biotiques et les facteurs paléoécologiques.

## C.1 Les facteurs abiotiques

### C.1.1 Le substrat

Selon Hynes (1970), le substrat est un des principaux facteurs de contrôle de la présence des organismes benthiques. Ce dernier a constaté que dans l'ensemble, les substrats durs possèdent des caractéristiques très particulières, et sont colonisés par les organismes les plus spécialisés. Certaines espèces semblent restreintes à des types d'habitats bien définis. Percival et Whitehead (1926) notent que l'espèce américaine *Ephemera danica* se retrouve principalement dans les endroits où la dimension des particules se situe entre 0.05 et 3 mm, alors qu'elle est rare dans des zones où la majorité des dépôts présente une autre granulométrie. Wisely (1962) mentionne que *Coloburiscus humeralis* ne se retrouve que dans les endroits où le lit de la rivière est composé de gravier éparse mais stable, et qu'elle est absente des zones sujettes au lessivage. Keetch et Moran (1966) ont démontré

que la larve Paragomphus préfère les surfaces de sable grossier, le sable fin interférant avec son système respiratoire. Hynes (1941) note que Dinocras se retrouve principalement dans les zones à fond pierreux, tandis que Perla tend à se concentrer dans les zones où les pierres sont instables. Linduska (1942) rapporte que dans le Rattle Creek (Montana), Leptophlebia adoptiva est toujours associé aux grosses pierres, indépendamment de la vitesse des courants. Leonard et Leonard (1962) discutent de plusieurs espèces du genre Ephemerella qui bien qu'elles soient semblables, colonisent chacune un habitat particulier.

La raison de ces préférences reste obscure. Quoiqu'il en soit, il en résulte que la composition faunistique varie en fonction du substrat (Behring, 1924; Percival et Whitehead, 1930; Shelford, 1937; Sprules, 1947; Jones 1949; Shockley, 1949; Marlier, 1951; Albrecht, 1953; O'Connell et Campbell, 1953; Shadin, 1956; Illies, 1958; Einsele, 1960; Sowa, 1961; Winkler, 1963; Kamler, 1966; Thorup, 1966).

Lorsqu'il est question de substrat, il semble que trois variables soient particulièrement importantes. La grosseur et la complexité du substrat, sa nature, et sa stabilité.

### C.1.1a Le substrat: grosseur et complexité

Il semble de façon générale qu'à un substrat grossier et complexe correspond une plus grande diversité de la faune invertébrée. Dans le Tableau 2, par exemple, on peut constater que le sable est un habitat relativement pauvre tant en nombre d'individus qu'en nombre d'espèces. Les substrats plus complexes comme celui des détritus, ou encore les substrats plus grossiers

TABLEAU 2: Pourcentages des insectes émergeant dans les trappes placées au dessus de différents types de substrats, dans des rivières du Parc Algonqui, Ontario (Sprules, 1947).

| | Moellon | Gravier | Sable | Déchets |
|---|---|---|---|---|
| Ephéméroptères | 35.5 | 4.6 | 9.3 | 20.3 |
| Trichoptères | 7.0 | 1.7 | 1.7 | 3.8 |
| Plécoptères | 4.1 | 2.1 | 0.7 | 0 |
| Chironomidés | 38.2 | 67.6 | 83.9 | 74.8 |
| Simulidés | 10.8 | 21.4 | 0.9 | 0 |
| Divers | 4.4 | 2.5 | 3.5 | 1.0 |

comme celui des moellons, s'avèrent nettement plus riches en nombre d'individus et en nombre d'espèces. Dans le cas des substrats pierreux, l'abondance locale de la faune benthique semble essentiellement dépendre de l'espace disponible pour la colonisation. En comparant la faune benthique de quatre types de substrats: trois de pierres enlisées dans du gravier, et un formé de couches superposées de pierres, Sprules (1947) a constaté que la composition faunistique et l'abondance de la faune différait de façon importante d'un substrat à l'autre. Tout en constatant que les variations de la densité des espèces entre les différentes zones de pierres enlisées étaient négligeables, la zone des roches empilées s'avéra cinq à six fois plus densément peuplées que celle des roches enlisées.

C.1.1b Le substrat: sa nature

Un changement dans le type de substrat peut affecter la densité de certaines espèces. Sprules (1941, 1947) a observé le cas où la construction d'un barrage de castor en favorisant le dépôt de limon sablonneux, a affecté de façon importante l'émergence des insectes benthiques; tout particulièrement celle des Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères, tandis qu'une augmentation du nombre de Chironomes était enregistrée. Young (1954) a montré plus spécifiquement que Macronychus se retrouve essentiellement sur des pièces de bois submergées, desquelles il se nourrit. Similairement, Marlier (1954) a pu montrer qu'il existait une nette distinction entre la faune des pierres et celle des morceaux de bois même lorsque ces substrats se trouvent côte-à-côte. Sur les pierres, ce dernier observa une grande variété d'Ephéméroptères, de Trichoptères, de Plécoptères et autres insectes, tandis que sur les pièces de bois il retrouva des larves de Dryopidés mais seulement trois genres d'Ephéméroptères.

C.1.1c Le substrat: sa stabilité

Dans le Tableau 3, se trouvent rassemblées des données de Percival et Whitehead (1929). Contrairement à l'étude de Sprules (1947) précédemment décrite, il semble dans ce cas que le milieu des pierres libres supporte une faune moins considérable que celui des pierres enlisées. Cette apparente contradiction s'explique par l'intervention d'un autre facteur; celui de la stabilité du substrat. Dans le cas présent, le milieu des pierres enlisées était moins soumis à l'effet de lessivage par les crues périodiques, d'où une faune plus abondante.

La stabilité du substrat constitue de pair avec la nature, la grosseur et la complexité des sédiments, une variable importante dans le contrôle de la composition et de l'abondance de la faune invertébrée benthique. L'étude (tableau 4) de O'Connell et Campbell (1953) démontre d'ailleurs que de façon générale, la faune des roches d'eau claire est plus riche que celle des bassins, tant au point de vue du nombre d'espèces que de celui de la biomasse.

C.1.2 La vitesse des courants

Dans les eaux courantes, quelques espèces se trouvent confinées dans des zones calmes, mais la plupart des organismes se retrouvent à des vitesses du courant très variables.

Il existe peu d'études spécialement sur le sujet. Ambühl (1959) a comparé différents échantillons recueillis dans des endroits aussi semblables que possible, mais dont la vitesse des courants (au dessus du fond)

TABLEAU 3: Le pourcentage moyen des organismes de différents types de fonds, dans les rivières du nord-est de l'Angleterre, basé sur quatre-vingt échantillons (Percival et Whitehead, 1929). "+" = moins de 0.1%.

| | Roches libres | Roches enlisées | Petites roches et gravier | *Cladophora* sur roches | Mousses libres | Mousses denses | *Potamogeton* sur roches |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Ephéméroptères** | | | | | | | |
| *Baetis* | 14.62 | 5.23 | 1.90 | 1.60 | 4.60 | 1.74 | 1.90 |
| *Rhithrogena* | 12.04 | - | 7.70 | 0.20 | 0.11 | + | - |
| *Ecdyonurus* | 6.70 | 4.07 | 0.60 | 0.20 | 0.30 | + | - |
| *Ephemerella* | 0.80 | 8.56 | - | 0.40 | 11.36 | 4.82 | 4.50 |
| *Caenis* | 0.48 | - | 1.90 | 1.05 | 1.57 | 0.42 | - |
| **Plecoptères** | | | | | | | |
| *Leuctra* | 1.90 | 1.66 | - | 0.30 | + | + | - |
| *Isoperla* | 1.28 | 0.17 | 0.60 | + | 0.27 | 0.32 | 0.20 |
| *Amphinemura* | 1.41 | 0.17 | - | + | 0.47 | 0.17 | - |
| *Perla* | 0.10 | - | - | - | 0.13 | - | - |
| *Chloroperla* | 0.41 | - | - | - | - | - | - |
| **Trichoptères** | | | | | | | |
| *Polycentropus* | 1.20 | 2.96 | - | 1.15 | + | 0.30 | 1.50 |
| *Hydropsyche* | 0.78 | - | - | 0.80 | 0.20 | 4.50 | 1.60 |
| *Glossosoma* | 2.98 | 3.73 | 3.20 | + | - | - | - |
| *Agapetus* | 20.10 | 20.96 | 18.20 | 2.00 | 0.21 | - | - |
| *Rhyacophila* | 0.74 | 0.13 | - | 1.30 | 0.40 | 0.25 | + |
| *Psychomyia* | 0.46 | 3.48 | 0.60 | 3.20 | - | + | - |
| *Hydroptila* | - | 0.26 | - | 5.40 | 1.74 | 0.19 | - |
| *Ithytrichia* | - | 0.13 | - | 0.13 | - | 0.46 | - |
| *Crunoecia* | 1.05 | 1.00 | 1.30 | 0.16 | 2.32 | 0.10 | - |
| **Coléoptères** | | | | | | | |
| *Elminthidae* | 3.10 | 7.76 | 34.00 | 8.10 | 6.16 | 4.20 | - |
| **Diptères** | | | | | | | |
| *Chironomidae* | 17.00 | 11.43 | 5.20 | 39.80 | 54.00 | 40.90 | 42.00 |
| *Simulium* | 3.03 | - | - | 0.10 | 1.30 | 1.54 | 1.30 |
| **Mollusques** | | | | | | | |
| *Limnaea* | - | 3.76 | 0.60 | 1.60 | 0.34 | 3.00 | 17.30 |
| *Ancylus* | - | 11.06 | 2.60 | 3.20 | 0.97 | - | 0.40 |
| **Oligochaetes** | | | | | | | |
| *Naididae* | 0.80 | 1.50 | 7.70 | 12.20 | 3.57 | 33.00 | - |
| **Arachnides** | | | | | | | |
| *Hydracarina* | 1.92 | 1.56 | 0.66 | 4.30 | 3.30 | 3.00 | 11.00 |
| **Crustacés** | | | | | | | |
| *Gammarus* | 1.30 | - | 0.60 | + | 1.23 | 1.02 | 4.50 |
| **Moyenne totale par mètre carré** | 3.316 | 4.600 | 3.375 | 44.383 | 79.782 | 431.941 | 243.972 |

TABLEAU 4: Le pourcentage moyen de la composition faunistique de cascades et de bassins de la Black River, Missouri (O'Connell et Campbell, 1953). + = moins de 0.1%.

| | Cascade | Bassin |
|---|---|---|
| Baetidae | 32.5 | 23.5 |
| Chironomidae | 13.1 | 39.9 |
| Ceratopogonidae | 2.3 | 3.5 |
| Simuliidae | 1.3 | 0 |
| Parnidae | 16.5 | 13.2 |
| Ecdyonuridae | 12.3 | 3.9 |
| Perlidae | 0.6 | 4.2 |
| Sialidae | 0.5 | 0 |
| Ephemeridae | 0 | 0.6 |
| Libellulidae | 0.1 | 0.3 |
| Aeschnidae | + | 0.3 |
| Hydropsychidae | 9.6 | 0.4 |
| Leptoceridae | 2.4 | 1.9 |
| Psychomyiidae | 2.6 | 1.1 |
| Ancylidae | 0 | 0.2 |
| Acariens | 2.7 | 2.6 |
| Limaeidae | + | + |
| Autres | 9.6 | 4.4 |
| No. d'échantillons | 21 | 33 |
| No. moyen/$m^2$ | 1,003 | 652 |
| Poids sec moyen/$m^2$ | 625 | 348 |

différait. Les vitesses notées variaient de 0 à 150 cm/sec, et la plupart des espèces furent retrouvées dans une gamme étendue de vitesses. Les organismes étaient rares dans les zones à faible courant (2-3 cm/sec). Leur nombre augmentait cependant avec l'accroissement de la vitesse, jusqu'à un maximum dont la vitesse correspondante variait considérablement selon les espèces. Leur nombre diminuait ensuite quand le courant devenait plus rapide. Dans cet-étude, les populations les plus abondantes de Simulium sp. furent retrouvées dans les endroits où la vitesse approximative était 80 cm/sec, Gammarus sp. à 15 cm/sec et Hydropsyche angustipennis à environ 60 cm/sec, tandis que les Ephéméroptères Baetis sp., Ecdyonurus sp. et Ephemerella ignita étaient plus abondantes là ou la vitesse diminuait à environ 15 cm/sec (Figure 2). Scott (1958) a étudié la variation du nombre de larves de différentes espèces de Trichoptères en fonction de la vitesse du courant (Figure 3). Il a constaté que la densité maximale de Stenophylax stellatus correspondait à un gradient de vitesse de 0-10 cm/sec, celle de Rhyacophila dorsalis à environ 80-90 cm/sec, et celle de Hydropsyche fulvipes à environ 40-50 cm/sec. Dans des études expérimentales, Dorier et Vaillant (1954) ont étudiés les vitesses relatives au lessivage de différents organismes et la vitesse maximale où un mouvement à contre courant a pu être constaté (Tableau 5). Les résultats de cette étude montrent que la vitesse critique varie en fonction des organismes et que très probablement, la vitesse des courants contrôle la distribution de certaines espèces. Wu (1931) avait d'ailleurs démontré que les larves de Simulium se retrouvent toujours dans un courant où la vitesse se situe entre 50 et 120 cm/sec, et que la majorité des larves apparaissent aux endroits où la vitesse atteint 80-90 cm/sec.

La raison de cette relation entre l'abondance de certaines espèces et la vitesse des courants demeure obscure, d'autant plus que leur optimum semble varier selon les stades du cycle de vie (Verrier, 1956). L'on comprend

FIGURE 2: Pourcentage des spécimens capturés à différentes vitesses de courant. Les traits larges représentent le pourcentage moyen (Ambühl, 1959).

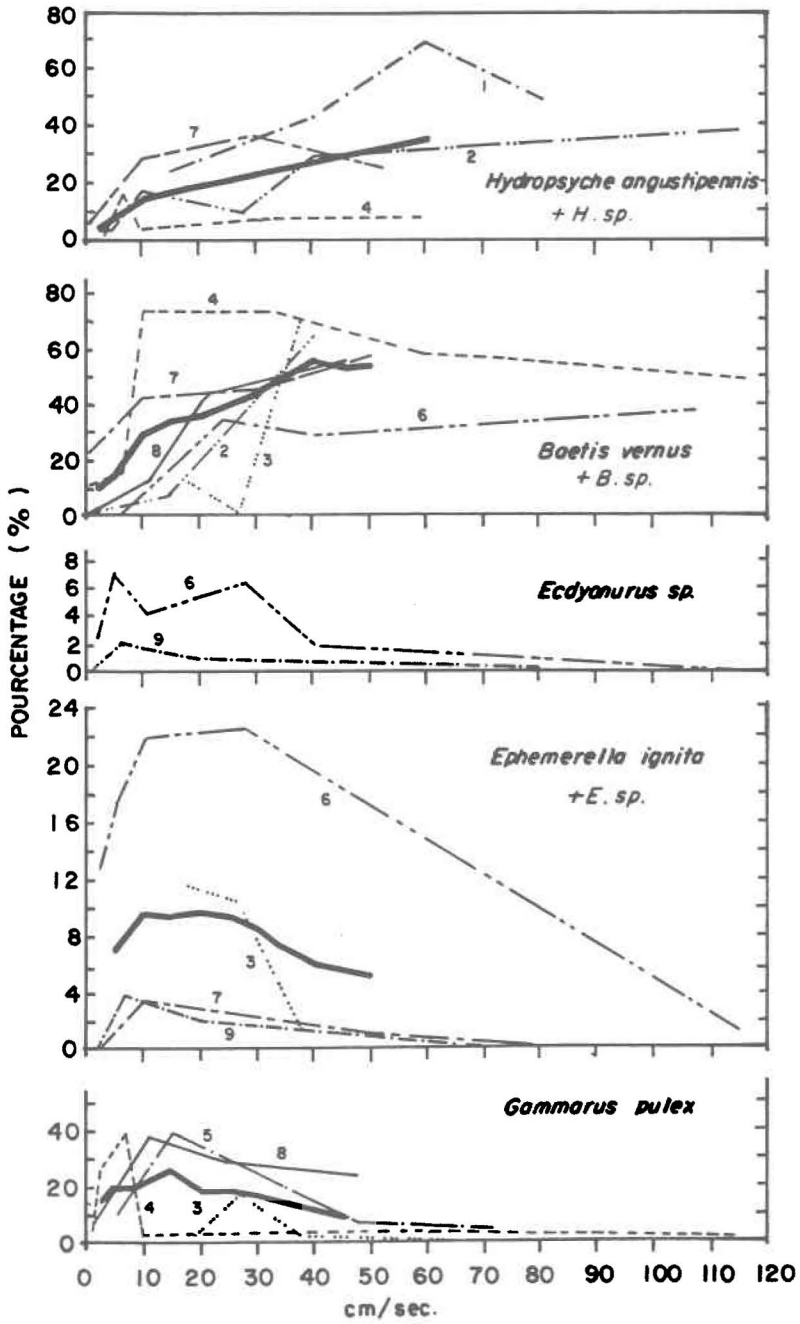


FIGURE 3: Nombre de spécimens capturés par mètre carré, à différentes vitesses de courant (Scott, 1958).

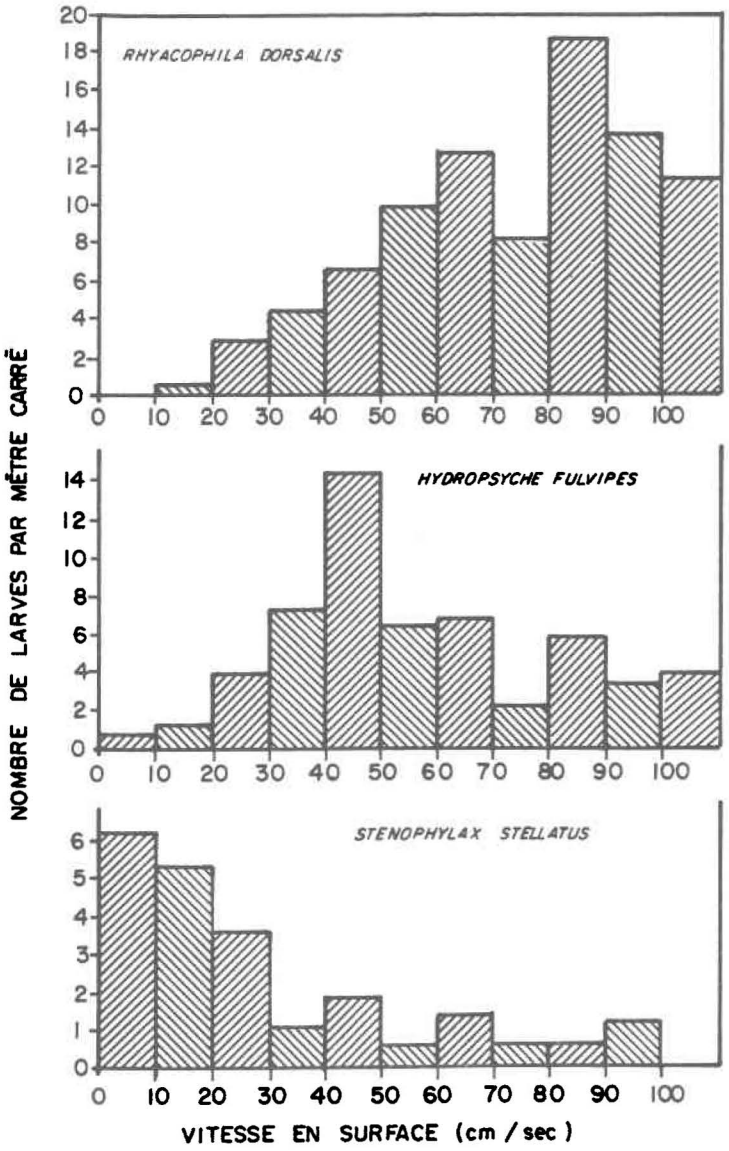


TABLEAU 5: La relation entre la vitesse des courants (cm/sec) et la présence de certaines espèces (Dorier et Vaillant, 1954).

| GROUPE | ESPECES | Vitesse à laquelle les organismes furent trouvés en nature | | Observations expérimentales | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | min. | max. | Vitesse maximale où un déplacement des organismes à contre-courant a été observé | Vitesse correspondant à l'entraînement des organismes |
| Odonates | *Agrion sp.* | | 10 | 54 | 77 |
| Turbellariés | *Polycelis felina* | | 10 | 44 | 99 |
| | *Dendrocoelum lacteum* | | 10 | 37 | 76 |
| Hirudinés | *Glossiphonia complanata* | 10 | 10 | 37 | 240 |
| Turbellariés | *Planaria alpina* | 10 | 14 | 140 | 143 |
| Mollusques | *Limnaea pereger* | 10 | 14 | 117 | 202 |
| | *Ancylus fluviatilis* | 10 | 24 | 109 | 240 |
| Ephéméroptères | *Heptagenia lateralis* | - | 28 | 140 | 188 |
| | *Baetis type gemellus* | 10 | 182 | 187 | 240 |
| | *Epeorus alpicola* | | 222 | >240 | >240 |
| Crustacés | *Gammarus pulex* | 10 | 40 | 44 | 99 |
| Mollusques | *Theoroxus fluviatilis* | 10 | 78 | 109 | 240 |
| Diptères | *Simulium ornatun* | 14 | 114 | 117 | 240 |
| | *Liponeura cinerascens* | | 220 | >240 | >240 |
| Trichoptères | *Rhyacophila sp.* | | 125 | 100 | 200 |

encore mal pourquoi les organismes réagissent à un courant qui n'est pas celui auquel ils sont directement soumis (Macan, 1963). Hynes (1970) croit que cet optimum serait dans une certaine mesure relié aux besoins nutritifs, mais aussi probablement aux préférences des organismes pour un substrat donné. Il a été démontré par exemple que Perlesta choisit devant un éventail de substrat ceux dont la dimension particulaire se situe entre 4 et 16 mm (Lauff et Cummins, 1964), et que Glossosoma ne se retrouve pas dans les eaux dont la vitesse est inférieure à 20 cm/sec, à cause du fait que la présence de petites particules qu'on retrouve dans ces eaux, interfèrent avec sa nutrition (Scott, 1958).

Ces diverses études établissent le fait que beaucoup d'organismes sont associés à des vitesses de courant bien particulières et que par conséquent la vitesse des courants devient un facteur de contrôle de la distribution de ces organismes.

### C.1.3 La température

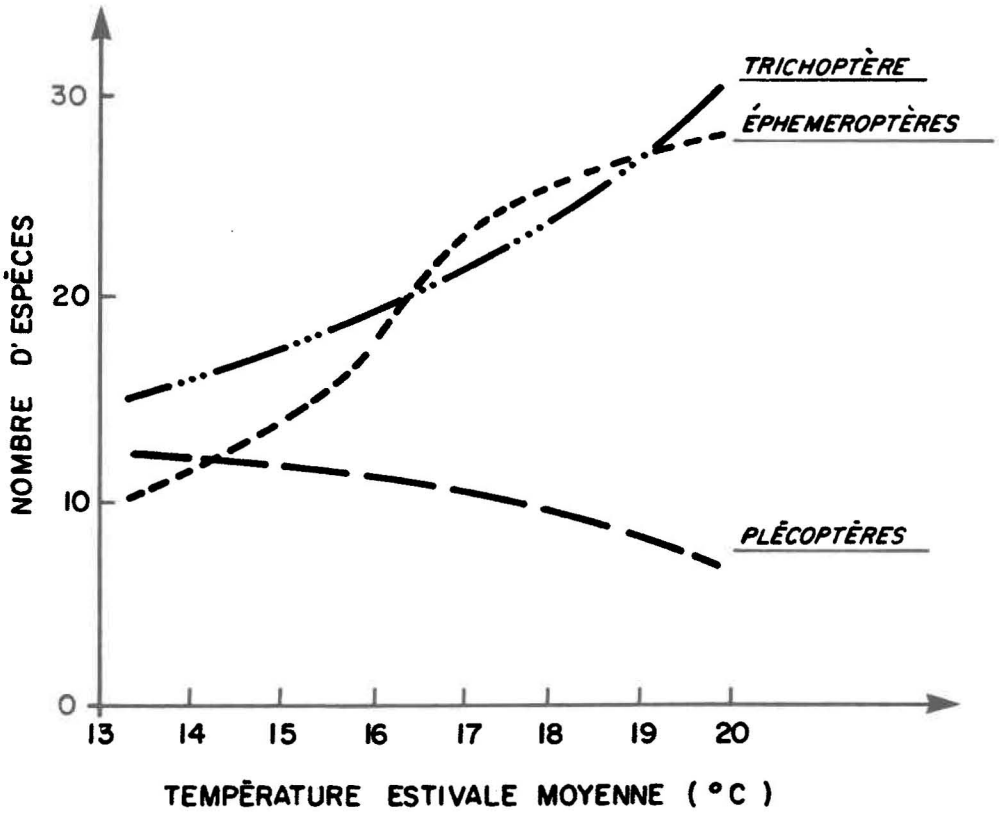
L'importance de la température est particulièrement évidente lorsque localement la température d'un cours d'eau change. Starmühler (1961) a constaté que tous les Plécoptères et Lepas sp. disparaissaient d'une section de la rivière Schwechat située immédiatement en aval des sources chaudes de Baden (Autriche). Dans le Parc National de Yellowstone (Wyoming), l'apport de sources chaudes dans la Firehole River entraine des changements similaires à ceux observés par Starmühler (Armitage, 1961). Thienemann (1912) mentionne dans une de ses études que Crenobia alpina se retrouve seulement dans les rivières où la température n'excède pas 13°C. Il a constaté entre autres que plus en aval, Polycelis felina succède à Crenobia alpina et per-

siste jusqu'à ce que la température atteigne 15-16°C. Elle est alors elle-même remplacée par Dugesia gonocephala. Pomeisl (1961) a observé que la plupart des espèces de Plécoptères d'Autriche sont confinées dans des eaux dont la température en été, n'excède pas 15°C, et que très peu d'espèces se retrouvent dans les eaux où la température excède 25°C. Sprules (1947) et Kamler (1965) ont par ailleurs montré que le rapport Plécoptère/Ephéméroptère tant du point de vue nombre d'insectes que de celui du nombre d'espèces, diminue lorsque la température annuelle augmente (Figure 4).

Cependant, ce schéma de distribution est loin d'être universel. Pour des raisons encore inconnues, plusieurs espèces de Trichoptères semblent plus sténothermique froid dans le nord et l'ouest de l'Europe qu'elles semblent l'être en Roumanie (Botosaneanu, 1960). Par ailleurs, Gaufin (1973) a constaté qu'Isogenus aestivalis de la région de l'Utha est beaucoup plus tolérant à une augmentation de température que les spécimens de la même espèce provenant du Montana. Gaufin associe ce phénomène à une acclimatation aux basses températures, qui rendrait alors les spécimens du Montana plus sensibles à une augmentation de température.

L'importance de la température se fait sentir sur le cycle de vie des organismes et sur leur taux de croissance. Il semble d'ailleurs que cette relation avec la température puisse être plus importante que la tolérance spécifique du moment (Hynes, 1970). Les changements saisonniers semblent contrôler le rythme de vie de plusieurs organismes. Les températures froides de l'hiver peuvent ralentir le taux de croissance. C'est ainsi que plus l'altitude et la latitude est élevée, et plus l'énergence des insectes aquatiques apparaît tardivement (Brinck, 1949; Berthelemy, 1966).

FIGURE 4: Le nombre d'espèces de trois ordres d'insectes, émergeant à quatre sites dont la température estivale moyenne diffère, Parc Algonquin, Ontario (Sprules, 1947).



La température s'avère donc un facteur de contrôle extrêmement important de l'abondance et de la distribution des organismes en agissant sur leur taux de croissance et sur leur cycle de vie.

### C.1.4 Les substances dissoutes

#### C.1.4a L'oxygène

L'oxygène est rarement un facteur écologique important en rivière non-polluée. L'oxygène atteint en effet rarement un niveau critique. Hynes (1970) mentionne cependant qu'un tel phénomène peut se produire dans deux cas précis; une couverture de glace qui persiste durant de longues périodes, dans des conditions bien particulières, et dans le cas d'une chute automnale excessive de feuilles dans le bassin versant d'une rivière à l'étiage.

Dans le cas où une telle désoxygénation peut survenir, la réponse des organismes varie grandement comme on peut le constater dans l'étude de Gaufin (1973) et dépend de certaines particularités physiologiques très spécifiques (Tableau 6). Cette question sera plus longuement discutée ultérieurement (Section III, C.2.4).

#### C.1.4b La salinité

Plusieurs organismes d'eau douce sont incapable de tolérer une grande salinité, et sont très probablement éliminés par les sels (Beadle, 1957). Par contre certains invertébrés, tout spécialement parmi les Oligochètes, les Gastropodes prosobranches, les Crustacés, les Odonates, les Hémiptères, les Coléoptères, les Diptères et les Trichoptères peuvent supporter des salinités

TABLEAU 6: Les besoins minimums moyens en oxygène dissous pour différents groupes d'invertébrés aquatiques. La moyenne est basée sur 50% et plus de survivants, pour la période indiquée (Gaufin, 1973).

| | Espèces du Montana | Survie moyenne (jours) | Espèces de l'Utah | Survie moyenne (jours) |
|---|---|---|---|---|
| Plécoptères | 4.9 mg/l | 62 | 2.8 mg/l | 14 |
| Ephéméroptères | 4.6 mg/l | 30 | 3.3 mg/l | 10 |
| Trichoptères | 4.0 mg/l | 85 | 3.1 mg/l | 48 |
| Diptères | 2.4 mg/l | 40 | 2.2 mg/l | 92 |
| Odonates | - | - | 2.2 mg/l | 39 |
| Amphipodes | 2.8 mg/l | 30 | - | 0 |

assez élevées. Certains Ephéméroptères se retrouvent même dans les eaux saumâtres (Berner et Sloan, 1954).

C.1.4c L'acidité

Les eaux acides sont des eaux plutôt pauvres en calcium à moins qu'il n'y ait intervention humaine ou l'influence d'eaux souterraines (Hynes, 1970). De façon générale, il semble que la faune des eaux acides diffère de celle des eaux oligotrophes à pH neutre. Albrecht (1953) note que Gammarus est absent dans la section d'une rivière où les sources sont nombreuses, alors qu'elle s'avère abondante plus en aval. L'auteur attribue cette particularité au faible pH et aux dépôt d'hydroxyde de fer qu'on y retrouve. De même, les absences de Crenobia alpina des rivières tourbeuses du Pays de Galle, de Centroptiloïdes de certaines rivières Africaines, et celle de quelques espèces de Chironomes des rivières de New Forest (Angleterre), ont été attribuées au faible pH (Carpenter, 1928a, b; Hall, 1951; Agnew, 1962).

La résistance des organismes à un faible pH semble varier énormément d'une espèce à l'autre, Gaufin (1973) a déterminé qu'un pH inférieur à 6.0 affectait les Ephéméroptères étudiés, et qu'un pH de 5.5 éliminait les Plécoptères les plus communs, tandis que de nombreuses espèces de Trichoptères pouvaient tolérer pour une courte période de temps, des pH aussi bas que 4.0. Plusieurs genres d'Odonates peuvent d'ailleurs se retrouver dans des eaux dont le pH est de l'ordre de 4.4 à 4.8 (Wright et Shoup, 1945).

C.1.4d La dureté

Dans le milieu aquatique, le calcium est probablement l'élément dont la concentration est la plus variable. Bien qu'il existe plusieurs anomalies inexpliquées, il est possible de classer très grossièrement les organismes en deux groupes:

1) les organismes dont la présence de calcium semble favorable à toutes ou presques toutes les espèces du groupe;
2) les organismes dont les espèces caractéristiques d'eaux peu alcalines contrastent avec les espèces caractéristiques d'eaux alcalines.

D'après l'étude de Boycott (1936), il semble que les mollusques soient les organismes caractéristiques du premier groupe. En effet, 50% des mollusques étudiés ont rarement été trouvés dans des eaux contenant moins de 20 mg de Ca/l. D'autre part, lorsque la concentration diminue en deça de cette valeur le nombre d'espèces diminue aussi progressivement. Dans ses études sur les Hirudinés, Mann (1955a, b) arrive à des constatations similaires. Après l'étude de 58 milieux aquatiques lacustres, qu'il classe en trois types selon leur teneur en calcium, Mann note que parmi les 8 espèces les plus fréquemment recueillies, toutes sauf Piscicola geometra se retrouvèrent plus fréquemment en eau dure que dans les eaux douces ou intermédiaires. Reynoldson (1958a, b) a démontré que certaines espèces de Planaires

présentent une distribution étroitement reliée à la teneur en calcium du milieu (Figure 5). Harris (1952) a montré chez les insectes du genre Heptagenia que la dureté peut constituer un facteur favorable à leur distribution. Heptagenia sulphurea et H. fuscogrisea abondent sur les plages rocailleuses des régions calcaires d'Irlande, tandis qu'Heptagenia lateralis est la seule espèce qu'on retrouve sur un substrat similaire dans les lacs d'eau très douce. Le comportement de certaines espèces de Cladocères indique que ces organismes seraient plutôt associés au groupe 2. Holopedium gibberum est reconnu comme étant une espèce caractéristique des eaux pauvres en calcium (Thieneman, 1950), et que l'on ne retrouve apparemment pas dans les eaux contenant plus de 20 mg de Ca/l (Hamilton, 1958). Pacaud (1939) mentionne qu'Acantholeberis curvirostris et Streblocerus serricaudatus sont aussi des espèces caractéristiques d'eaux pauvres en calcium tandis que Simocephalus vertulus serait une espèce florissante en eaux dures.

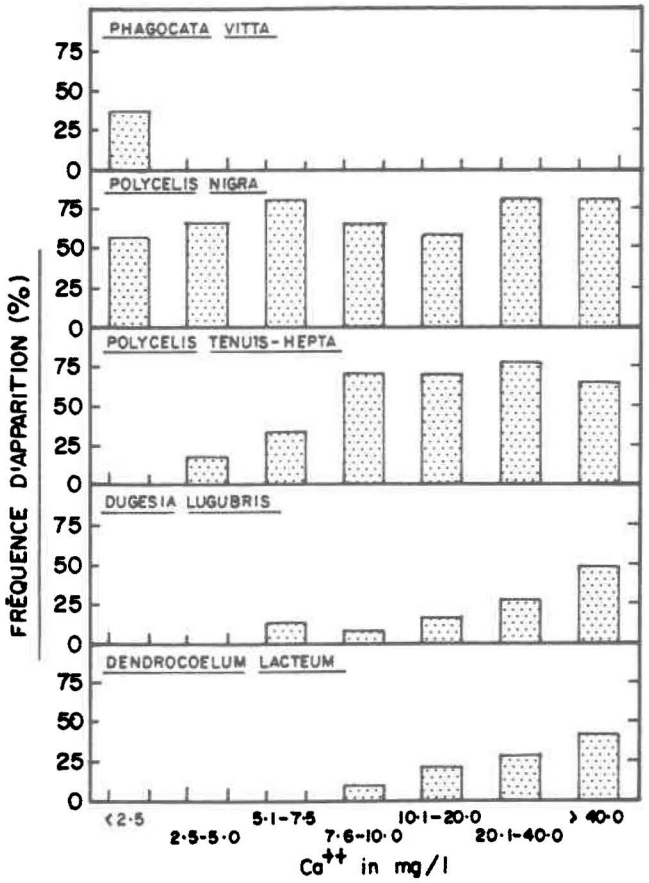
Nous voyons donc qu'en plus de l'oxygène et de la salinité, l'acidité et la dureté peuvent intervenir comme facteurs de contrôle de la présence et de l'abondance de certains invertébrés aquatiques.

### C.1.5 Autres facteurs abiotiques

#### C.1.5a L'ombrage

Quelques études semblent indiquer qu'il existe une relation entre l'ombrage et la distribution de certaines espèces. Thorup (1966), en étudiant la rivière Rold Kilde (E.U.), a trouvé que Baetis rhodani était plus abondante dans les zones à découvert que sous le couvert des arbres. Ceci

FIGURE 5: Fréquence d'apparition de six espèces de Planaires, dans des eaux dont la teneur en calcium diffère (Reynolson, 1958c).



fut aussi observé dans le cas des Trichoptères: Agapetus, Ecclisopteryx, et chez Helodes et Ancylus. Wormaldia par contre se montra plutôt dépendante de l'importance de la couverture végétale. Hughes (1966a, b) démontra que même si plusieurs espèces semblent indifférentes à l'ombrage, les Ephéméroptères Centroptilum sudafricanum, Tricorythus, Afronurus, Adenophlebia et Castanophlebia sont plus abondantes à l'ombre que dans les endroits éclairés, tandis que Baetis harrisoni et Centroptilum excisum sont plus abondantes à découvert. Il en est de même pour Euthraulus et Neoperla ainsi que pour les Trichoptères Cheumatopsyche et Hydropsyche. Sans pouvoir élucider cette question, Hughes y voit l'intervention possible d'autres facteurs tels la croissance des algues, la température ou encore certains moeurs liés à l'ovoposition.

Quoiqu'en soit l'explication, il semble établi qu'il existe une relation entre l'abondance ou la présence de certaines espèces et l'importance du couvert végétal.

### C.1.5b L'effet des lacs et des réservoirs

Nous avons déjà vu que les eaux de source, la végétation riparienne et le type de forêt couvrant le bassin versant pouvaient affecter la distribution des invertébrés aquatiques. De façon analogue, Brehm et Ruttner (1926) ont montré que les lacs et réservoirs peuvent affecter la faune des rivières qui sont situées en aval. Krawany (1930) note par exemple qu'Hydropsyche angustipennis est particulièrement plus abondante à la sortie des lacs. Ceci a pu être démontré dans le cas de plusieurs organismes filtreurs tels Simulidae, Polycentropidae et Hydropsychidae (Müller, 1955). Ce phénomène s'observe aussi dans le cas des réservoirs. Chutter (1963) a trouvé que le barrage

de la Vaal River (Afrique du Sud) avait considérablement favorisé les populations de Cheumatopsyche et d'Amphipsyche situées en aval. Près de Darmstadt (Allemagne), Knöpp (1952) a observé des effets analogues dans la section de rivière située en aval d'un petit bassin. La faune en amont du bassin se composait surtout d'Ephéméroptères tandis qu'en aval, elle était surtout dominée par Hydra, Ephydatia, Plumatella, Spharium, Simulium et Hydropsyche.

L'effet des lacs et des réservoirs est attribuée à l'accroissement de la biomasse planctonique. Cette augmentation de la nourriture disponible favorise les organismes benthiques qui s'en nourissent. Briggs (1948) a observé qu'un barrage sur le Stevens Creek (Californie) avait plus que doublé la densité de la faune située en aval. Müller (1955) a pu observer un phénomène similaire dans les rivières suédoises. Okland (1963) a constaté que la biomasse moyenne en amont du lac Tisleifjord était de 392 organismes/$m^2$, alors qu'elle atteignait plus de 665 organismes/$m^2$ en aval de ce même lac. En Saskatchewan, la rivière Montreal traverse une série de quatre lacs. Cushing (1963) y a observé que la présence des lacs favorisait grandement les Trichoptères campodeiformes (Hydropsyche et Chematopsyche) et les Ephéméroptères Baetis et Tricorythodes (Tableau 7).

Il apparait toutefois que cet effet d'enrichissement de la faune invertébrée ne persiste que sur une distance relativement courte. Müller (1956) note que dans la rivière étudiée, le rapport entre la densité de la faune benthique 6 Km en aval du lac, et la densité de la faune à la sortie du lac n'était plus que de un sur douze. Illies (1956) a montré que l'effet des lacs et réservoirs se faisait sentir non seulement sur la biomasse mais aussi sur la composition faunistique (Tableau 8).

TABLEAU 7: Le nombre d'organismes au pied carré, recueillis avec un échantillonneur Surber, à différentes dates de l'année 1960, en aval et en amont d'une série de quatre lacs sur la Montreal River, Saskatchewan (Cushing, 1963).

| En amont des lacs | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date d'échantillonnage | 17 juin | 27 juin | 11 juillet | 25 juillet | 8 août | 22 août | 3 septembre |
| Trichoptères campodeiformes | 8 | 11 | 2 | 45 | 26 | 126 | 84 |
| Trichoptères eruciformes | 4 | 3 | 4 | 9 | 8 | 46 | 28 |
| Ephéméroptères | 25 | 37 | 50 | 20 | 26 | 75 | 86 |
| Plécoptères | 2 | 0 | 0 | 2 | 1 | 7 | 10 |
| TOTAL | 39 | 51 | 56 | 76 | 61 | 254 | 208 |
| En aval des lacs | | | | | | | |
| Date d'échantillonnage | 26 juin | 30 juin | 10 juillet | 23 juillet | 11 août | 27 août | 5 septembre |
| Trichoptères campodeiformes | 33 | 90 | 28 | 868 | 520 | 3340 | 1060 |
| Trichoptères eruciformes | 20 | 43 | 20 | 11 | 26 | 23 | 57 |
| Ephéméroptères | 23 | 47 | 92 | 144 | 72 | 119 | 67 |
| Plécoptères | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 4 |
| TOTAL | 76 | 180 | 140 | 1023 | 618 | 3484 | 1188 |

TABLEAU 8: Le nombre et le poids des organismes benthiques par mille centimètres carrés, à deux statins en aval d'un lac sur la rivière Norvijokk, Laponie (Illies, 1956).

| | 15 m. en aval du lac | | 215 m. en aval du lac | |
|---|---|---|---|---|
| | no. | mg. | no. | mg. |
| *Hydropsyche sp.* | 27 | 1,265.0 | 16.7 | 751.5 |
| *Polycentropus flacomaculatus* | 2 | 70.0 | - | - |
| *Similium venustum* | 490 | 1,862.0 | 4.2 | 16.0 |
| Nombre total de mangeurs passifs | 519 | 3,197.0 | 20.9 | 767.5 |
| *Rhyacophila septentrionis* | 5.5 | 165.0 | 4.2 | 126.0 |
| *Anthripsodes nigronervosus* | 2 | 11.4 | 4.2 | 23.9 |
| *Stenophylax sp.* | 0.5 | 30.0 | - | - |
| *Heptagenia delecarlica* | 1 | 12.3 | 29.1 | 357.9 |
| *Chitonophora aronii* | 0.5 | 1.7 | - | - |
| *Baetis sp.* | - | - | 45.0 | 153.0 |
| *Chironomides* | 20.5 | 30.8 | 16.7 | 25.1 |
| Nombre total de mangeurs actifs | 30 | 251.2 | 99.2 | 685.9 |
| TOTAL | 549 | 3,448.2 | 120.1 | 1,453.4 |

C.1.5c L'effet des crues et des étiages

Durant des périodes de sécheresse, certaines sections ou même des rivières entières peuvent être asséchées. Plusieurs auteurs (Sprules, 1947; Engelhardt, 1951; Hynes, 1941, 1958, 1961; Kamler, 1966; Larimore et al., 1959) ont observé la disparition de certaines espèces consécutivement à une sécheresse. Il semble évident que les périodes de sécheresse, qu'elles apparaissent régulièrement ou exceptionnellement, exercent une influence considérable sur la faune aquatique locale.

L'influence des crues sur la faune des invertébrés aquatiques est connue depuis plusieurs décades. Moffett (1936) a étudié l'effet d'une averse de pluie abondante qui altéra complètement le lit de la rivière South Willow Creek (E.U.), le 7 août 1934. Le 20 août, il ne restait apparemment plus aucun animal, ce n'est que vers la fin de septembre que les premier signes de récupération apparurent (Tableau 9). Les résultats provenant de South Willow Creek furent comparés à ceux de City Creek (rivière sans crue importante depuis 4 ans) et à ceux de Mill Creek (rivière n'ayant pas connu de crue depuis des années). Même si ces rivière étaient difficilement comparables, les données indiquent clairement que la faune de City Creek et de Mill Creek diffère de la faune en récupération de South Willow Creek. Même si généralement l'effet d'une crue n'est pas toujours aussi drastique que dans le cas de la South Willow Creek, elle est habituellement associée à une diminution de la faune des invertébrés (Mottley et al., 1939; Jones, 1951). Bien que cette diminution puisse être que sectorielle (Allen 1951, 1959) et sélective en fonction de la taille des organismes (Harker, 1953), il semble que dans l'ensemble, les rivières plus fréquemment soumises à des

TABLEAU 9: Le nombre moyen d'organismes au pied carré, recueillis dans trois rivières de l'Utah avec un échantillonneur Surber (Moffett, 1926). "P" = présent.

| Rivière | South Willow Creek | | | City Creek | Mill Creek |
|---|---|---|---|---|---|
| Date | 22-3 Sept. 1934 | 11 Nov. 1934 | 2 Mar. 1935 | 17 & 26 Oct. 1934 | 27 Oct. 1934 |
| Chironomides | 120 | 282 | 158 | 36 | 137 |
| Similiides | 17 | 690 | 433 | 5 | 1 |
| Tipulides | P | 1 | P | 1 | - |
| Ephéméroptères | 8 | 18 | 166 | 172 | 194 |
| Trichoptères | 2 | 10 | 5 | 23 | 1,108 |
| Autres Diptères | 2 | 5 | 4 | 19 | 43 |
| Turbellaria | 2 | 4 | 2 | 45 | 62 |
| Oligochètes | P | 5 | 7 | 4 | 46 |
| Coléoptères | 1 | 3 | 4 | 7 | 8 |
| Nématodes | P | 1 | P | P | 1 |
| Plécoptères | P | 21 | 24 | 69 | 35 |
| Gastropodes | - | - | - | 1 | 37 |
| Pisidium | - | - | - | - | 2 |
| Nombre total/pi$^2$ | 152 | 1,040 | 803 | 382 | 1,673 |
| Poids en gramme/pi$^2$ | 0.356 | 1.742 | 1.97 | 1.14 | 3.44 |
| Nombre d'échantillons | 28 | 14 | 14 | 15 | 10 |

crues présentent une faune moins variée que les autres rivières (Nevin, 1936; Jones 1948; Engelhardt, 1951; Badcock, 1953).

## C.2 Les facteurs biotiques

### C.2.1 La végétation

Percival et Whitehead (1929) ont montré, qu'il y avait davantage d'organismes dans les habitats de mousses, plantes enracinées et algues filamenteuses, qu'il n'y en avait au milieu des pierres. Plus récemment, Minckley (1963) a montré que la végétation avait un effet déterminant sur les zones dénudées (Tableau 10). Les deux stations les plus en amont étaient densément recouvertes de lits de mousses du genre Fissidens, qui abritaient une énorme population d'Asellus bivittatus et de Gammarus minus. Leur abondance était si grande qu'ils débordaient sur les zones dénudées. Plus en aval, où la végétation de Fissidens était rare (station III), les genres Asellus et Gammarus étaient peu abondants. Ephéméroptères et Diptères étaient alors les groupes dominants. Minckley a aussi montré qu'il existait des différences considérables entre les différents types de végétation. Nasturtium, Myriophyllum et Myosotis par exemple contenaient relativement moins d'Asellus, mais par contre beaucoup plus d'Oligochètes. Les mollusques, surtout ceux du genre Goniobasis étaient d'autre part beaucoup plus communs au milieu des plantes supérieures, que dans les mousses. Enfin, toutes les zones de végétation se sont avérées plus colonisées que les zones dénudées du substrat.

Outre l'abondance, il est généralement admis que la communauté des espèces qu'on retrouve parmi les plantes, diffère de celle des zones dénudées

TABLEAU 10: Le pourcentage de la composition et le nombre moyen d'organismes par mètre carré, sur différents types de substrats à trois stations sur la rivière Doe Run, Kentucky. Données calculées à partir des résultats de Minckley par Hynes (1970). "+" = inférieur à 0.5%.

| Station no. | I | | | | II | | | | III | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Milles de la source | 0.1 | | | | 1.9 | | | | 3.1 | | | |
| | Lits de *Fissidens* | Cascades dénudées | Lits de *Nasturtium* | Sable | Lits de *Fissidens* | Cascades dénudées | Lits de *Myrio-phyllum* | Bassins sablonneux et argi-leux | Cascades de traver-tin | Cascades de moel-lon | Lits de *Myosotis* | Bassins sablonneux et argi-leux |
| Turbellaria | 2 | 4 | + | 1 | 5 | 4 | + | + | + | + | + | + |
| Oligochaetes | 1 | 1 | 27 | 5 | 1 | + | 25 | 27 | 1 | 4 | 42 | 40 |
| Isopodes | 68 | 53 | 8 | 33 | 44 | 25 | 28 | 5 | 2 | 4 | 1 | 1 |
| Amphipodes | 24 | 26 | 25 | 12 | 21 | 34 | 21 | 7 | 1 | 2 | 10 | 7 |
| Ephéméroptères | + | + | + | | 2 | 5 | 2 | + | 45 | 70 | 2 | 1 |
| Trichoptères | 2 | 8 | 3 | 10 | 18 | 22 | 1 | + | 13 | 3 | + | + |
| Diptères | 3 | 6 | 24 | 18 | 6 | 4 | 5 | 25 | 36 | 13 | 27 | 30 |
| Gastropodes | + | 1 | 10 | 13 | 2 | + | 17 | 32 | 1 | 1 | 10 | 0 |
| Pelecypodes | + | + | 3 | | + | + | + | 2 | | + | 3 | 2 |
| Nombre moyen d'organismes par mètre carré | 87,600 | 2,700 | 9,000 | 1,860 | 102,000 | 7,550 | 34,700 | 4,640 | 1,530 | 1,540 | 9,960 | 5,830 |

(Albrecht, 1953; Greze, 1953; Hynes, 1961; Kamler, 1962; Angelier et al., 1963; Winkler, 1963). Greze (1953) a montré que des différences significatives existaient non seulement entre les différents types de plantes: Mousses, plantes à feuilles fines ou grossières, mais aussi entre plantes très similaires. L'auteur a observé (Tableau 11) que trois espèces du genre Potamogeton, (P. perfoliatus, P. lucens, et P. pectinatus) supportaient des biomasses faunistiques très différentes. Bien que l'explication soit encore du domaine de la spéculation, Harrod (1964) considère que ces différences sont reliées aux différents degrés de protection offert par chaque espèce de plante. Cette hypothèse n'explique cependant pas les différences qu'on observe dans la composition faunistique.

### C.2.2 Les facteurs nutritifs

Egglishaw (1964) dans l'étude de la rivière Shelligan Burn (Ecosse) a mis en évidence que l'augmentation du nombre d'individus de plusieurs espèces en proportion de la quantité de détritus (Tableau 12). Dans cette étude, Leuctra, Amphinemura, Baetis, Rhithrogena et plusieurs espèces de Chironomes se sont avérés reliés à la quantité de détritus disponibles. Par contre, Chloroperla torrentium et Simulium se sont avérés tout à fait indépendants de la quantité de détritus. Ceci s'explique aisément si l'on considère le fait que C. torrentium est carnivore et que Simulium se nourrit par filtration.

La présence de nourriture n'est cependant pas toujours un facteur favorable. Oliff et King (1964) ont observé que la chute des feuilles à l'automne, bien que favorable aux vers naïdes, entraine une réduction du

TABLEAU 11: Le nombre et, entre parenthèses, le poids (g) des organismes recueillis au milieu de différentes espèces de plantes aquatiques, dans la rivière Angara, Russie (Greze, 1953).

| | Par mètre carré | Par Kg. de poids sec de plante |
|---|---|---|
| Potamogeton perfoliatus | 3,604 (19.93) | 4,004 (23.26) |
| P. lucens | 2,555 (14.02) | 1,277 ( 7.01) |
| P. pectinatus | 57 ( 0.04) | 162 ( 0.12) |
| Limmanthemum nymphaeoides | 392 ( 0.69) | 196 ( 0.34) |
| Myriophyllum verticillatum | 44 ( 0.02) | 44 ( 0.02) |
| Hydrilla verticillata | 293 ( 0.46) | 234 ( 0.35) |

TABLEAU 12: Le nombre d'organismes dans dix échantillons provenant de Shelligan Burn, Perthshire, Ecosse (Egglishaw, 1964).

| Echantillon no. | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Plécoptères | | | | | | | | | | |
| *Leuctra inermis* | 3 | 8 | 11 | 34 | 24 | 34 | 32 | 32 | 47 | 49 |
| *Isoperla grammatica* | 3 | 4 | 6 | 7 | 4 | 10 | 20 | 14 | 6 | 27 |
| *Chloroperla torrentium* | 14 | 10 | 6 | 10 | 11 | 16 | 11 | 15 | 14 | 12 |
| *Amphinemura sulcicollis* | 5 | 3 | 3 | 6 | 11 | 21 | 19 | 11 | 19 | 20 |
| Autres Plécoptères | - | 2 | - | 3 | 2 | 1 | 4 | 9 | 5 | 10 |
| Ephéméroptères | | | | | | | | | | |
| *Baetis spp.* | 19 | 6 | 5 | 22 | 30 | 65 | 48 | 52 | 40 | 51 |
| *Rhithrogena sp.* | 17 | 8 | 11 | 15 | 16 | 14 | 28 | 33 | 40 | 38 |
| *Caenis (?) rivulorum* | 1 | 4 | 1 | 5 | 2 | 3 | 1 | 3 | 3 | 3 |
| Autres Ephéméroptères | - | - | - | 1 | 4 | - | 3 | - | 9 | 11 |
| Trichoptères | | | | | | | | | | |
| *Limnephilidés* | 3 | 3 | 2 | 1 | 2 | 4 | 6 | 2 | 5 | 4 |
| *Hydrophychidés* | 2 | - | - | 3 | - | 2 | 2 | 1 | 1 | 4 |
| *Rhyacophila sp.* | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | 1 | - | 4 | - | - |
| Autres Trichoptères | - | 1 | 1 | - | 3 | - | - | - | 10 | - |
| Coléoptères | | | | | | | | | | |
| *Esolus parallelopipedus* | 3 | 4 | 3 | 3 | 7 | 2 | 16 | 2 | 8 | 3 |
| Autres Coléoptères | - | 2 | 1 | 1 | 2 | 4 | 11 | 4 | 8 | 3 |
| Diptères | | | | | | | | | | |
| *Chironomidés* | 4 | 18 | 11 | 10 | 31 | 39 | 51 | 14 | 73 | 51 |
| Autres Diptères | - | 1 | - | - | 3 | 8 | 5 | - | 3 | 6 |
| Hydracariens | 1 | 2 | - | - | 1 | 4 | 1 | 2 | 2 | 3 |
| Autres Groupes | - | 1 | - | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | - |
| TOTAL | 76 | 78 | 62 | 124 | 157 | 229 | 259 | 200 | 296 | 295 |
| Volume de plantes (ml.) | 1 | 1 | 2 | 2 | 4 | 7 | 7 | 8 | 10 | 12 |

nombre d'Ephéméroptères. Harker (1953) rapporte aussi le cas d'une rivière d'Angleterre où la croissance soudaine de cyanophytes élimina plusieurs espèces d'Ephéméroptères. Sommerman et al (1955) citent un cas où une abondance démesurée de diatomés conduisit à l'élimination de Simulium. Il semble donc qu'en plus de la quantité, la qualité de la nourriture soit aussi un facteur important.

Le comportement des populations d'invertébrés peut parfois paraître aberrant si on ne tient pas compte de la versatilité de leur diète. Albrecht et Bursche (1957) ont constaté dans la rivière Polenz, une réduction du nombre d'algues disponibles. Au même moment cependant, la population des invertébrés augmentait. Cette réponse des invertébrés s'explique simplement par une augmentation du broutage.

L'influence de la nourriture est une question complexe du fait qu'elle peut favoriser ou encore défavoriser les invertébrés aquatiques. Il semble cependant indiscutable, qu'elle constitue un facteur important qui contrôle l'abondance des populations aquatiques et indirectement, la composition faunistique.

### C.2.3 Les adaptations morphologiques et anatomiques

Il est bien connu que les corps fusiformes offrent moins de résistance à l'écoulement des liquides. Selon Bournaud (1963) la forme idéale, est un corps dont la largeur représente 36% de la longueur, et dont la partie postérieure se termine en pointe. Bien qu'on pourrait s'attendre à ce que cette forme soit assez commune dans les eaux courantes, elle s'avère plutôt rare. Les invertébrés qui s'approchent le plus de cette perfection sont les Ephéméroptères du groupe Baetidae, plus particulièrement ceux des genres Baetis et Centroptilum. Ils sont d'ailleurs presque toujours plus abondants que les autres Ephéméroptères, y compris les formes applaties et celles qui disposent de disques à friction (Hynes, 1970). Selon Verrier (1948) ces organismes seraient les mieux adaptés aux eaux rapides.

Il semble toutefois qu'il ne s'agit pas là d'une condition absolument essentielle dans les eaux courantes. Les simulides qui réussissent à s'implanter avec succès dans ce milieu sont pourtant très loin de cette forme idéale. Il existe cependant d'autres particularités qui peuvent favoriser la présence des organismes en eaux rapides. Certains possèdent des ventouses hydrauliques qui leur permettent une grande résistance aux courants. Ainsi, la famille des Blépharocéridés regroupe quelques unes des larves les plus spécialisées du milieu aquatique. On les retrouve essentiellement sur les roches lisses des rapides. Leur corps se caractérise par la présence de six ventouses abdominales qui leurs permettent de se déplacer à contre-courant dans des vitesses aussi élevées que 240 cm/sec (Dorrier et Vaillant, 1954; Hynes, 1970). D'autres organismes possèdent des plaques ou des épines antidérapantes qui les aident à se maintenir dans le courant. C'est le cas de

Psephenus (Hora, 1930), d'Elmis (Beier, 1948), et de quelques Ceratopogonidés et Psychodidés (Hynes, 1970). D'autres espèces possèdent des crochets ou grappins, comme plusieurs larves de Trichoptères et de Corydalidés dont les pseudopodes postérieurs sont dotés de griffes. C'est aussi le cas des Simuliidés et des Deutérophlébiidés qui possèdent des anneaux de crochets qui leurs permettent de résister efficacement à des courants élevés (Hynes, 1970). Kennedy (1958) mentionne que les Deuterophlebiidés peuvent résister à des vitesses de courant supérieures à 250 cm/sec. Certains autres organismes utilisent des sécrétions adhésives ou des fils de soies pour se maintenir. C'est le cas des Rhyacophilidés, Polycentropidés et des Philopotamidés, qui bien que sans fourreau, fixent leur cocon de pupaison à des objets solides à l'aide de soie (Hynes, 1970). Chez d'autres, comme certains Ephéméroptères, les oeufs sont dotés de structures coniques adhésives qui leurs permettent d'adhérer au substrat (Percival et Whitehead, 1928). D'autres organismes enfin, utilisent des grains de sables ou de gravier pour se fabriquer un fourreau qui leurs sert de protecteur et de ballast comme c'est le cas de la plupart des Trichoptères d'eau courante (Hynes, 1970).

Ces adaptations assurent aux organismes qui les possèdent des avantages qui leurs permettent de dominer dans des habitats hostiles à beaucoup d'invertébrés benthiques.

### C.2.4 Quelques caractéristiques physiologiques

#### C.2.4a Le taux respiratoire

En plus de certaines adaptations anatomiques, il existe des particularités physiologiques qui ne sont pas à négliger dans l'explication du

pattern de distribution et de la résistance des espèces à certaines conditions critiques de leur environnement. Certaines études (Fox et al., 1934, 1937; Walshe, 1948) ont démontré par exemple, que les invertébrés d'eau courante consomment plus d'oxygène que leurs espèces similaires d'eau calme (Tableau 13). Il a été démontré de plus, que le taux métabolique pouvait varier chez une même espèce selon l'habitat dans lequel on la retrouvait. Fox et Simmonds (1933) ont démontré que le taux respiratoire de l'espèce européenne Asellus aquaticus était dans les eaux rapides, une fois et demi supérieur à celui des espèces provenant de rivières à faible courant.

Concernant le taux respiratoire, Hynes (1970) distingue deux types de comportement:

1) les organismes de type indépendant; ceux dont le taux respiratoire demeure plus ou moins constant lorsque la quantité d'oxygène diminue, et dont le taux respiratoire ne commence à diminuer qu'à un faible niveau d'oxygène;
2) les organismes de type dépendant; c'est-à-dire ceux dont le taux respiratoire décroit lorsque la concentration en oxygène diminue, et dont le taux respiratoire reste constant seulement lorsque la concentration en oxygène est élevée.

Les organismes des eaux lentes sont généralement de type indépendant, tandis que les organismes de rivières sont plutôt de type dépendant. Il existe toutefois des exceptions à cette règle. Berg (1952) a constaté qu'Ancylus

TABLEAU 13: La consommation d'oxygène (à 10°C), de différentes larves d'Ephéméroptères d'Europe, anesthésiées à l'uréthane (Fox et al., 1934).

| Espèce | Habitat | Consommation d'oxygène (mm. cu./g./hr.) |
|---|---|---|
| Ephemerella ignita | rivière | 950 |
| Caenis sp. | bassin | 290 |
| Ecdyonurus venosus | sous les pierres de rivières à courants rapides | 604 |
| Ephemera danica | enfouie dans le sable de rivières à courants rapides | 370 |
| Ephemera vulgata | enfouie dans les sédiments argileux d'un bassin | 278 |

fluviatilis, une espèce qui habite les rivières ou les lacs aux berges rocheuses réagit comme un organisme de type indépendant. Par ailleurs, Acroloxus lacustris qui est une espèce qu'on retrouve dans les réservoirs ou lacs aux berges protégées, ou encore dans les rivières paresseuses, est de type dépendant.

La plupart des organismes de climat tempéré présentent un mode d'ajustement physiologique à la température, de telle façon, que leur consommation d'oxygène à toute température varie selon les saisons (Berg et al., 1958). Le degré d'ajustement à la température peut aussi varier en fonction de la taille des individus. Les larves de taille moyenne de Perla marginata réussissent à mieux ajuster leur taux métabolique que les individus de très petite ou de très grande taille (Istenic, 1963).

Wautier et Pattée (1955) ont montré qu'outre la quantité d'oxygène et la température, d'autres facteurs peuvent contrôler la consommation d'oxygène. Chez Ephemera danica cette consommation diminue de 65% quand elle se réfugie dans du sable, son milieu naturel. Celle d'Ecdyonurus venosus diminue de 30 à 40% quand elle s'installe sur des pierres plutôt que sur la surface lisse du verre. Ces diminutions sont du même ordre de grandeur que celles que procure l'anesthésie à l'uréthane. Ericksen (1964) a démontré dans une expérience analogue, que le taux respiratoire d'Ephemera simulans diminue au minimum quand la larve peut s'enfoncer dans un substrat d'une granulométrie très spécifique. Par contre, le taux respiratoire de Siphlonurus armatus, qui est une espèce nectonique, ne s'est nullement montré affecté par un changement de substrat. On peut donc s'attendre à ce que les espèces puissent réagir différemment à une diminution de la concentration en oxygène.

Il a été démontré expérimentalement que le courant est aussi un facteur qui affecte la respiration. Ambühl (1959, 1961, 1962), Jaag et Ambühl (1964) ont montré que le taux respiratoire de Rhyacophila, de Baetis et de Rhithrogena est directement relié à la vitesse du courant. Chez les organismes obligatoires d'eau courante, plus la vitesse du courant augmente moins il faut d'oxygène aux organismes pour survivre (Figures 6 et 7). Il existe toutefois certains organismes dont les réactions au courant sont différentes. Ainsi, la concentration minimale nécessaire à Anabolia croit avec l'augmentation du courant tandis que celle d'Ecdyonurus venosus et celle d'Ephemerella semble peu dépendante de la vitesse du courant.

La réaction des invertébrés aquatiques à une diminution d'oxygène varie en fonction des organismes et dépend du taux respiratoire, donc chez plusieurs organismes, des facteurs naturels qui affectent ce taux respiratoire.

C.2.4b Les mouvements respiratoires

La plupart des arthropodes d'eau douce démontrent une activité respiratoire bien définie. A l'aide de mouvements de certains appendices ou par ondulation de leur corps, ils créent une circulation d'eau favorable aux échanges gazeux. Les organismes qui habitent des tubes, comme plusieurs Trichoptères et Chironomes, possèdent une rangée de soies de chaque côté de leur corps et qui fonctionnent comme une sorte de nageoire qui accélère la circulation d'eau (Nielsen, 1942). On peut noter d'ailleurs (Figure 7) qu'en l'absence de leur fourreau, l'efficacité de leur système respiratoire s'en trouve réduite. Chez les Ephéméroptères, le battement des branchies produit un courant respiratoire (Eastham, 1932) qui s'avère significatif

FIGURE 6: **Effet de la** vitesse du courant sur la consommation d'oxygène de quelques organismes d'eau douce, à 18°C dans une eau contenant 8 mg/l d'oxygène (Jaag et Ambühl, 1964).

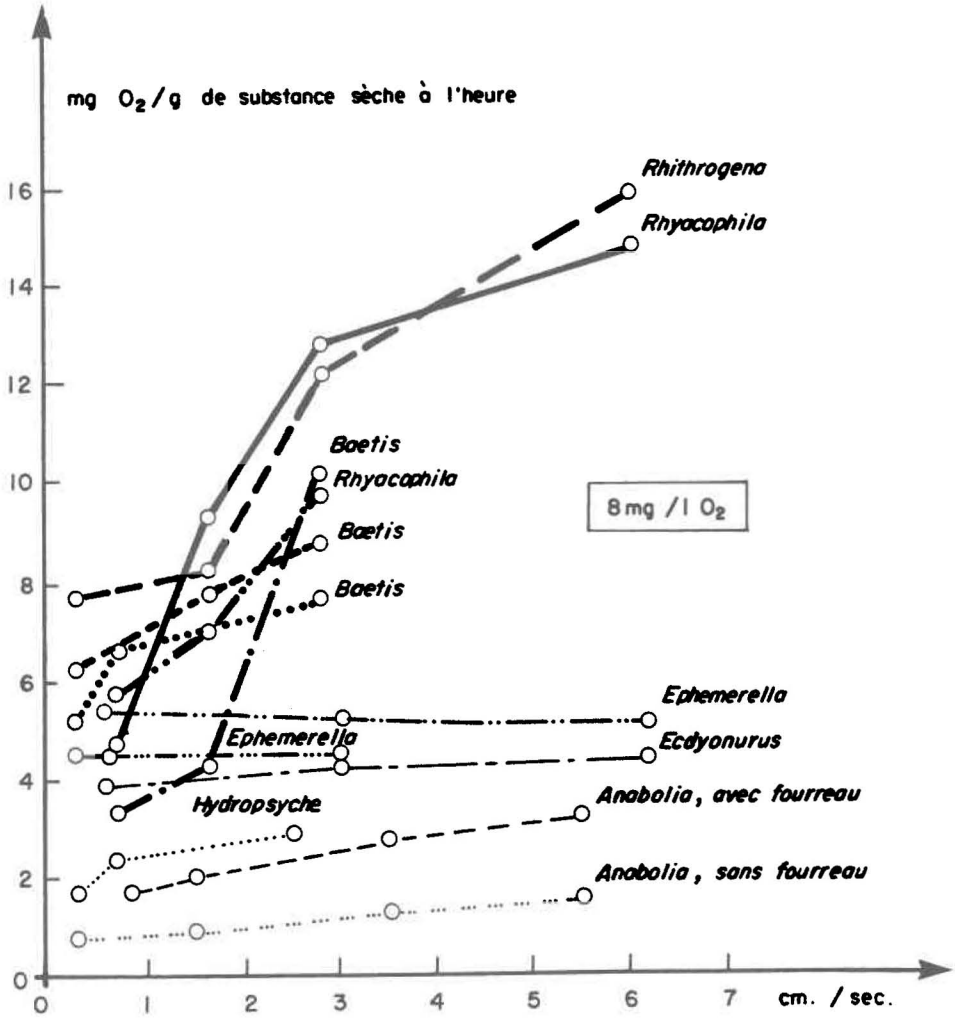
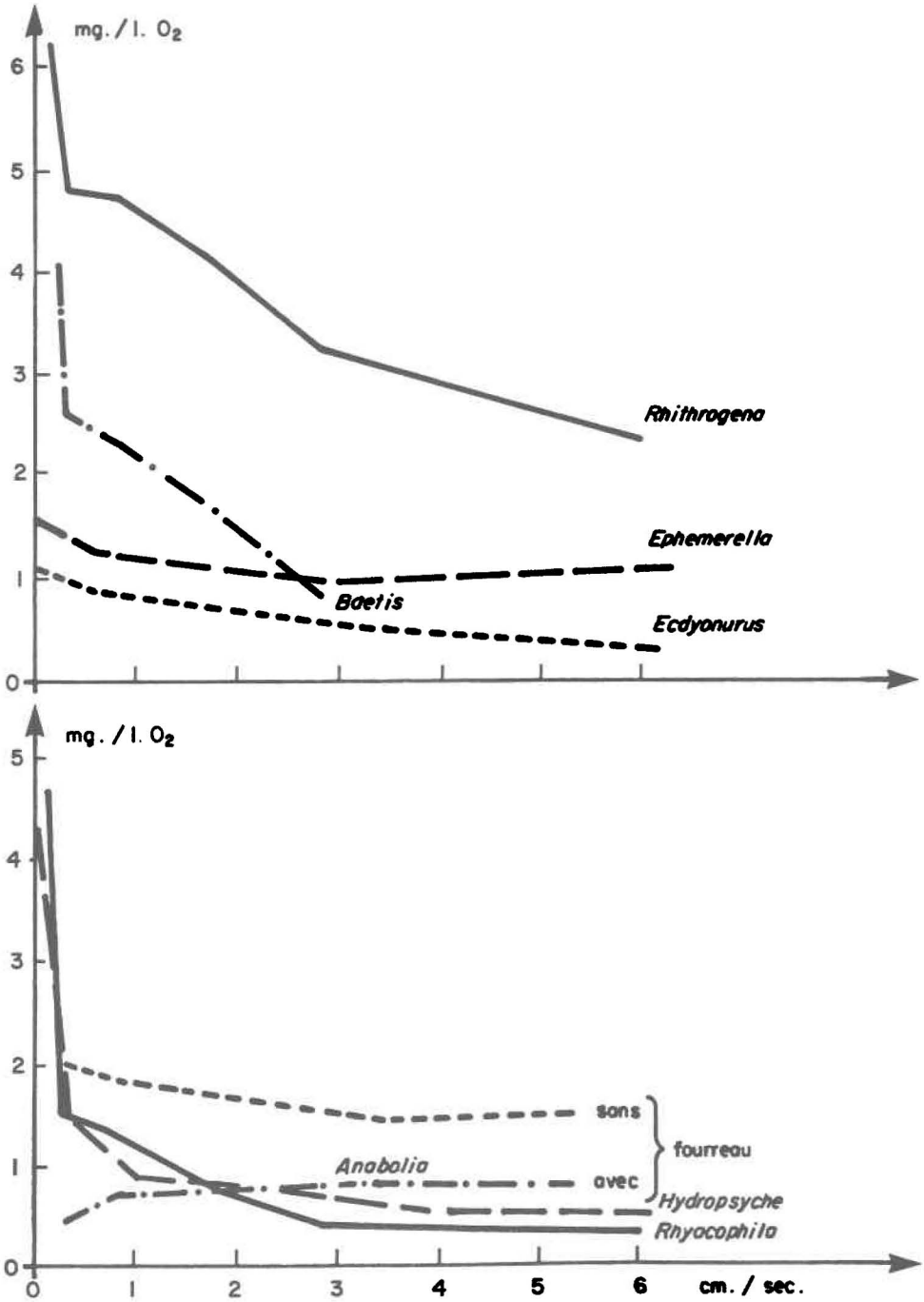


FIGURE 7: La concentration minimale en oxygène nécessaire à la survie des organismes. La concentration est déterminée expérimentalement à différentes vitesses de courant (Jaag et Ambühl, 1964).



dans la résistance de certaines espèces à de faibles concentration d'oxygène. Hexagenia qui possède des branchies plus grandes que celles d'Ephemera peut régler sa comsommation d'oxygène à des valeurs aussi basses que 0.8 mg/l, comparé à 1.2 mg/l pour Ephemera (Eriksen, 1964). Cependant quelques unes des formes les plus adaptées aux eaux courantes ont perdues la facultée de se ventiler ou encore comme chez les Plécoptères, ne l'utilisent qu'en cas de détresse respiratoire (Gaufin et Gaufin, 1961; Knight et Gaufin, 1966).

### C.2.4c Le rapport surface/volume

Chez les organismes à respiration cutanée, le taux des échanges gazeux tend à être proportionnel à la surface plutôt qu'au poids des organismes (Istenic, 1963). Ainsi chez les plus grands individus, cet échange constitue un apport supplémentaire, même si la consommation par unité de masse diminue généralement lorsque la dimension des individus augmente (Knight et Gaufin, 1966). Même si le rapport surface/volume peut diminuer comme c'est le cas chez quelques Plécoptères et Trichoptères, cette diminution peut être compensée par un accroissement du nombre de filaments branchiaux, à mesure que l'animal croit (Hynes, 1941; Nielsen, 1942). Pleskot (1953) a de plus démontré, que cette simple relation s'était avéré un facteur important lors de la disparition sélective d'Habroleptoides suite à un réchauffement des eaux. Il semble d'ailleurs que les organismes plus agés de ce genre soient soumis au double stress d'une augmentation du taux respiratoire et d'une diminution du rapport surface/volume (Hilmy, 1962).

### C.2.5 L'histoire naturelle et le cycle saisonnier

Dans les eaux courantes des régions tempérées, il existe des sé-

quences d'événements bien définis. Plusieurs espèces apparaissent et disparaissent à intervalles réguliers, suivant leur cycle de développement. Plusieurs espèces par exemple, n'ont qu'une génération par an et n'apparaissent dans le milieu qu'à une saison particulière. Ce genre de cycle vital est commun chez plusieurs Ephéméroptères telles: Habroleptoides, Habrophlebia, Ephemeralla, Baetis, Rhithrogena, Heptagenia et Oligoneuriella (Frost, 1942; Harker, 1952; Macan, 1957; Pleskot, 1953, 1958, 1960; Hynes, 1961; Pinet, 1962) et chez Epeorus et Hexagenia (Lyman, 1943; Hartland-Rowe, 1964), de même que chez plusieurs Plécoptères (Frison, 1929; Hynes, 1941, 1962, 1964; Nelson et Scott, 1962). Chez les Trichoptères il existe relativement peu de genres qui soient absents pendant de longues périodes, puisque les jeunes larves de cet ordre apparaissent pendant que les plus agées ou les pupes sont encore présentes dans le milieu. Cependant un cycle annuel est clairement visible si on analyse la distribution de la taille des organismes en fonction du temps (Nielsen, 1942; Hynes, 1961; Cummins, 1964). La plupart des Simuliidés, quelques Blépharocéridés et Deutérophlébiidés n'ont qu'une génération par an. Ainsi Liponeura est absente environ un mois des rivières de montagne à la fin de l'été (Hubault, 1927) tandis que Deuterophlebia inyoensis ne se trouve en quantité dans les rivières californiennes que durant quelques semaines (Kennedy, 1960). Les larves de plusieurs espèces du genre Prosimulium sont aussi absentes durant l'été, apparaissent à l'automne, se développent aux faibles températures de l'hiver et parviennent au stade adulte au printemps (Zahar, 1951; Anderson et Dicke, 1960).

### C.2.5a Diapause et émergence

Fredeen (1959a, b), Fredeen et al. (1951) ont montré chez plusieurs espèces de Simuliidés, que l'éclosion des oeufs pouvait être écourtée

ou retardée selon les conditions du milieu. Simulium articum, S. aureum et S. venestrum par exemple, passent l'hiver sous forme d'oeuf, continuent à se développer à basse température, mais n'éclosent que lorsqu'elles sont exposées à des températures plus chaudes. Plusieurs organismes peuvent cesser de croître, ou ralentissent leur croissance à basse température, tandis que d'autres cessent complètement de croître durant les périodes chaudes. Ainsi, Habroleptoides modesta et Torleya major passent les mois d'été sous leur dernière forme larvaire et ne recommence à croître que lorsque la température diminue (Pleskot, 1958). Par contre, Chitonophora krieghoffi hiverne, et ne recommence à croître que lorsque la température réaugmente de nouveau (Pleskot, 1960, 1961). Le mécanisme contrôlant le cycle saisonnier des organismes, n'est pas uniquement basé sur la température. Chez plusieurs groupes tels les Plécoptères, les Ephéméroptères, les Trichoptères et les Diptères, l'émergence a lieu à peu près toujours à la même température d'année en année (Thorup, 1963). Par contre, chez certaines espèces de Plécoptères, l'émergence aura lieu à peu près toujours à la même période de l'année. Selon Khoo (1964) la photopériode pourrait alors agir comme signal d'émergence.

Le cycle vital est, comme nous l'avons vu, dépendant de la température et probablement aussi de la photopériode. Mais il semble, que le nombre de générations soit aussi fonction des conditions climatiques. Plusieurs espèces de Simulides peuvent présenter plus d'une génération par an selon les latitudes et l'altitude (Grenier, 1949; Zahar, 1951; Sommerman et al., 1955).

Les espèces annuelles peuvent aussi présenter un cycle différent d'un endroit à l'autre. Petr (1961) par exemple, constate que Rhithrogena semicolorata était présente en toute saison dans les rivières du réservoir

Sedlice (Tchécoslovaquie), tandis qu'elle disparait toujours durant une certaine période, à la fin de l'été en Angleterre. Un comportement semblable a été observé chez Apatida muliebris. Dans la rivière Rold Kilde (Jutland du Nord), Apatida émerge de la fin avril au début de mai. Les larves grandissent rapidement durantl'été, pupent et passent l'hiver sous cette forme inactive. Dans un autre ruisseau, le Lille Blaakilde, à 10 Km seulement de la rivière Rold Kilde, on trouve deux espèces d'Apatida qui comme A. muliebris d'Angleterre, émergent du printemps jusqu'à la fin de l'automne et ne présentent pas de diapause hivernale.

C.2.5b Les mouvements d'organismes

Indépendemment du phénomène universel connu sous le nom de dérive ou drift, il existe un autre type de mouvement qu'on a observé chez les Simulides, les Ephéméroptères et les Plécoptères, peu de temps avant la pupaison ou juste avant l'émergence des adultes. On a observé par exemple que certaines larves de Trichoptères se déplacent vers des eaux plus rapides avant la pupaison, et qu'Ecdyonurus se déplace vers les berges, à mesure qu'elle croît. Un comportement analogue s'applique à plusieurs genres d'Ephéméroptères telles: Oligoneuriella, Baetis, Epeorus et Ephemerella, qui se déplacent tous vers le rivage avant l'émergence (Verrier, 1956). Il semble par ailleurs, que plusieurs Ephéméroptères se déplacent vers l'amont, l'aval, ou vers des eaux moins profondes à une certaine période de leur cycle de vie (Rawlinson, 1939; Harker, 1953; Macan, 1957; Leonard et Leonard, 1962).

C.2.5c Les fluctutions saisonnières

L'ensemble des événements périodiques (éclosions, émergences, mi-

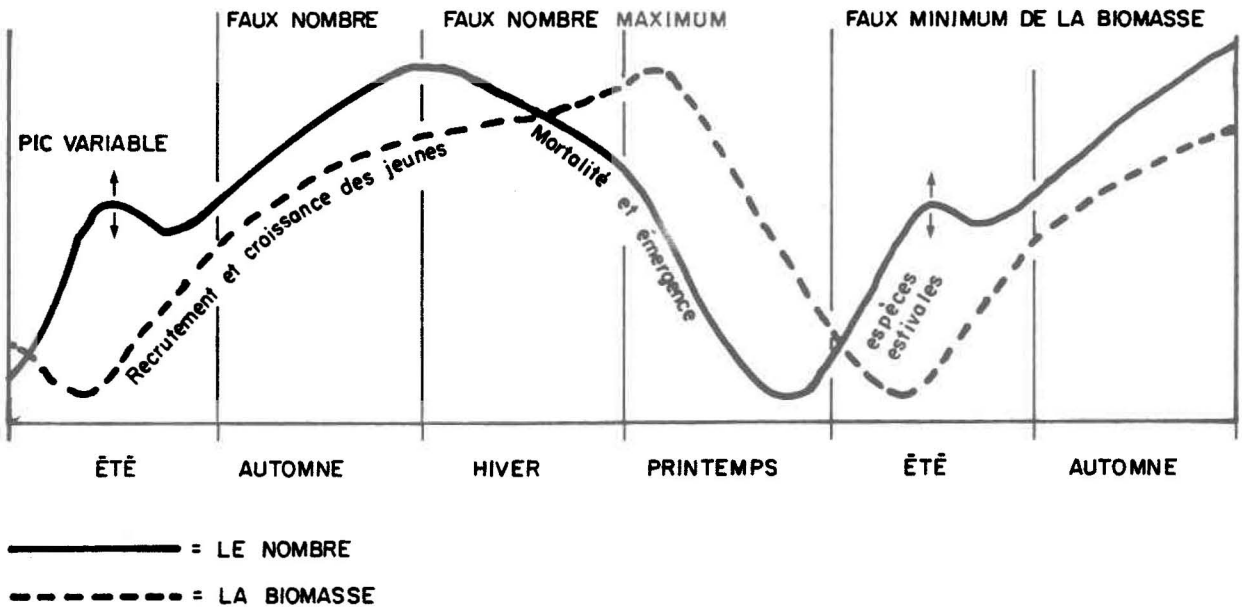
grations etc.) font partie du cycle de vie des organismes. Bien que tous les cycles ne soient pas en phase, il existe sous les latitudes tempérées, un pattern de fluctuation de l'ensemble de la faune des invertébrés (Figure 8). Ainsi au printemps, il y a généralement réduction de la biomasse et du nombre d'organismes dans le milieu aquatique, à cause de l'émergence des espèces hâtives. L'été, la biomasse et le nombre d'organismes augmente dû à l'éclosion et à la croissance des espèces estivales. L'automne correspond habituellement à un accroissement maximum du nombre et de la biomasse, suite à l'éclosion des espèces à croissance hivernale, et à la croissance des espèces permanentes qui sont nés durant l'été. Enfin l'hiver, la prédation et la mortalité naturelle causent une diminution importante du nombre d'organismes mais pas toujours celle de la biomasse, qui peut se maintenir grâce à la croissance des survivants (Hynes, 1970).

## C.3 Les facteurs paléoécologiques

> "Aucun animal ne peut exister naturellement dans une région à laquelle, pour des raisons historiques, il n'a pu accéder, même si des emplacements favorables sont présents".
>
> Jordan (1928)

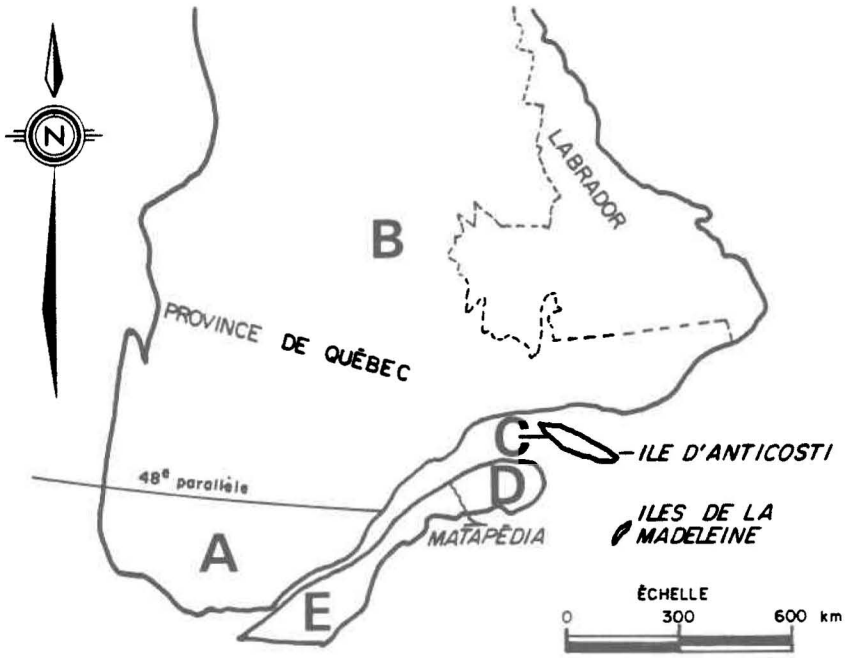
Parmi les espèces cosmopolites, presque toutes sont de petite taille, et à un stade ou l'autre de leur développement, sont tolérants à la dessication. Le vent peut ainsi jouer un rôle dans leur dispersion (Gislen, 1948). Les animaux de taille supérieure sont confinés à une des grandes régions zoogéogaphiques du monde et parfois, ne se répartissent pas dans toutes les régions qui leurs seraient favorables. Macan (1963) suggère que des raisons paléoécologiques pourraient être à la base de ce comportement. Les espèces

FIGURE 8: Diagramme de la fluctuation saisonnière hypothétique du nombre et de la biomasse des invertébrés dans une rivière où les insectes dominent (Hynes, 1970).



caractéristiques du nord et du centre des régions paléo-artiques durent se retirer vers le sud durant la dernière glaciation. Quand les glaces se retirèrent la répartition de ces espèces commença à progresser vers le nord. Toutefois, la remontée vers le nord de certaines de ces espèces fut entravée par des événements critiques. Par exemple, les espèces qui réussirent à atteindre le Rhin pendant que la Tamise était encore un de ses tributaires, n'eurent pas de difficulté à traverser en Angleterre. Mais celles qui y parvinrent plus tard trouvèrent leur chemin coupé par la mer, et quelques unes ne parvinrent jamais à traverser (Thieneman, 1950). C'est ainsi que la faune aquatique se fait plus rare d'est en ouest dans les Iles Britaniques, que le nombre d'espèces présentes en Grande-Bretagne est plus faible que celui des espèces du continent Européen, et que la faune d'Amérique est proportionnellement plus riche que celle de l'Europe (Macan, 1963). Brinkhurst (1965) ajoute que la topographie est un paramètre important dans l'explication de la distribution faunistique post-glaciaire. Selon La Rocque (1969), la glaciation du Pléistocène aurait joué un rôle déterminant dans la distribution actuelle des mollusques d'eau douce du Québec. La progression des glaciers vers le sud, aurait éliminée la faune malacologique des régions atteintes. La recolonisation subséquente se serait alors effectuée à partir des régions épargnées par les glaces. Les organismes purent reconquérir les territoires plus au nord, en empruntant des voies naturelles comme les tributaires du versant sud du St-Laurent, ou encore divers moyens de dissimination comme le vent, les oiseaux migrateurs, les mammifères aquatiques, les reptiles et les amphibiens. Leur progression fut cependant entravée par des barrières naturelles, comme la Mer Champlain qui exista longtemps après le retrait des glaces. Plusieurs espèces réussirent à atteindre le Québec, mais très peu réussirent à occuper tout le territoire qui leur serait favorable (Figure 9, Tableau 14). Ross (1965) a aussi montré que la distribution de plusieurs espèces de Plécoptères

FIGURE 9: Les cinq régions malacologiques du Québec (et du Labrador) adoptées par La Rocque (1969).




A. Territoire compris entre l'Outaouais et le St-Laurent au sud, et le 48e parallèle au nord.

B. Territoire au nord du 48e parallèle et du St-Laurent (Iles Mingan incluses).

C. L'île d'Anticosti.

D. La Gaspésie, limitée à l'ouest par la Matapédia, et les îles de la Madeleine.

E. Territoire au sud du St-Laurent, limité à l'est par la Matapédia.

TABLEAU 14: La répartition des mollusques extra-marins du Québec, exprimée en nombre d'espèces par région géographique (extrait des données de La Rocque, 1969).

| | No. d'espèces par région (Fig. 9) | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | A | B | C | D | E |
| BIVALVIA | | | | | |
| Naiades | 20 | 4 | 2 | 6 | 20 |
| Sphaeriidae | 24 | 7 | 1 | 18 | 24 |
| GASTROPODA | | | | | |
| Pulmonata (aquatique) | 38 | 18 | 12 | 28 | 38 |
| Pulmonata (terrestre) | 62 | 25 | 23 | 49 | 63 |
| PROSOBRANCHIA (aquatique) | 10 | 4 | 1 | 3 | 10 |

et de Trichoptères est reliée à l'histoire physiographique, et aux changements tectoniques et sédimentaires qui eurent lieu durant la dernière partie de la période Cénozoïque.

# IV. LA METHODE DES INDICATEURS BIOLOGIQUES

## A. Le processus de détermination de la qualité de l'eau

La détermination de la qualité de l'eau, qu'il soit question des méthodes chimiques ou biologiques, repose sur trois étapes fondamentales:

1) l'échantillonnage;
2) l'analyse;
3) la comparaison à une échelle de référence.

### A.1 La valeur de l'échantillonnage

Toute tentative de détermination de la qualité de l'eau s'appuie d'abord sur l'échantillonnage. De cet échantillonnage dépend toute la valeur des conclusions de l'étude. Brinkhurst (1966) déclare: "Plusieurs auteurs ont publié des données sur d'apparentes corrélations entre l'abondance des Tubificidés et divers aspects de l'environnement tels que: la composition des sédiments, les matières organiques ou la pollution. Quelques-unes de ces corrélations ont été mises en doute et d'autres devraient être envisagées avec prudence, à moins que des méthodes rigoureuses d'échantillonnage aient été adoptées". Quelques auteurs dont Leonard (1939) ont montré qu'un petit nombre d'échantillons donne une bonne idée de la biomasse totale des organismes, mais que la variance du nombre et du poids des taxa individuels sont toujours proportionnellement plus élevés que celle de la communauté. Il a été suggéré entre autres par Hess et Swartz (1941), que des résultats satisfaisants pourraient être obtenus si un nombre suffisant d'échantillons étaient recueillis, de façon à ramener l'écart-type à 10% de la moyenne du nombre et du poids par unité de surface. Toutefois, des études sur de vastes

échantillons recueillis à un même moment et au même endroit, ont montré que cela était difficilement réalisable. Needham et Usinger (1956) recueillirent dans une section de rivière de 9m x 30m, 100 échantillons (10 échantillons sur 10 transects longitudinaux) à l'aide d'un échantillonneur Surber. Le nombre d'organismes prélevé variait de 2 à 198 (avec une moyenne de 75.7) et leur poids de 0.015 à 2.31 g. L'étude statistique révéla qu'au moins 194 et 73 échantillons auraient dû être prélevé pour que respectivement, la valeur du poids et celle du nombre aient un niveau de confiance de 95%. Ceci représente un nombre fabuleux d'échantillons, si l'on tient compte du fait que le milieu échantillonné était relativement uniforme, Longhurst (1959) a par ailleurs montré (Tableau 15), qu'il existe généralement plus de variation entre les unités d'échantillonnage lorsque l'on compare les indices de production comme la biomasse, le nombre d'espèces et le nombre total d'individus par unité de surface.

La valeur de l'échantillonnage dépend aussi de l'efficacité de la technique d'échantillonnage. Il a déjà été démontré, que différents appareils tendent à sélectionner différents organismes. Macan (1958), en comparant la méthode "des pierres soulevées" à la "technique de la pelle", a remarqué que la méthode "des pierres soulevées" avait tendance à laisser s'échapper les individus de grande taille du genre Baetis mais que les petits organismes comme Rhithrogena et Baetis pumilus étaient plus efficacement capturés. Albrecht (1961) a comparé trois techniques d'échantillonnages; la méthode Schräder, le Surber, et la technique de la pelle. Les résultats apparaissent au tableau 16. Même si dans l'ensemble, le poids des organismes par unité de surface, furent similaires dans les trois cas, l'abondance de plusieurs organismes varia selon la méthode employée. Les Oligochètes par exemple ont tendance à être sous estimés par la méthode Schräder, qui s'avère

TABLEAU 15: Le coefficient de variation ($V = 100\ s/\overline{X}$) des indices faunistiques et celui de chaque espèce, calculé pour trois stations de la Sierra Leone, Afrique de l'Ouest, échantillonnées à l'aide de bennes Veen et Smith (Longhurst, 1959).

| STATIONS | | A | B | C |
|---|---|---|---|---|
| Nombre d'échantillons (N) | | 10 | 20 | 20 |
| Nombre d'espèces par échantillon | $\overline{X}$ | 19.70 | 12.60 | 17.20 |
| | V | 8.93 | 19.83 | 20.43 |
| Nombre d'individus par $m^2$ | $\overline{X}$ | 140.60 | 32.60 | 40.60 |
| | V | 34.42 | 27.85 | 14.60 |
| Biomasse ($g./m^2$) | $\overline{X}$ | 2.71 | 5.16 | 2.01 |
| | V | 29.80 | 39.50 | 42.64 |
| Valeur moyenne de V pour les indices faunistiques | | 24.38 | 29.06 | 25.89 |
| Valeur moyenne de V pour le nombre d'individus/$m^2$ de chaque espèce | | 67.03 | 155.29 | 192.30 |

TABLEAU 16: le nombre et le poids des organismes par 1/10 $m^2$ recueillis dans la rivière Polenz, Allemagne, avec trois différentes méthodes d'échantillonnage (Albrecht, 1961).

| Méthode d'échantillonnage | Méthode des 10-pierres de Schröder | | | Echantillonneur Surber | | | La méthode de la pelle | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Echantillon no. | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
| *Dugesia* | 32 | 15 | 17 | 11 | 5 | 16 | 16 | 32 | 14 |
| *Oligochaetés* | 23 | 105 | 98 | 200 | 278 | 178 | 598 | 148 | 706 |
| *Erpobdella* | 4 | 1 | 8 | – | 7 | 1 | 4 | – | – |
| *Acarians* | – | – | 1 | 3 | 1 | 1 | 2 | 2 | – |
| *Nemoura* | – | 3 | 2 | 2 | 3 | – | – | 6 | – |
| *Perlodidés* | 2 | – | 2 | 5 | 4 | 2 | 4 | – | 2 |
| *Baetis* | 87 | 118 | 132 | 117 | 51 | 62 | 122 | 74 | 74 |
| *Chitonophora* | 98 | 208 | 100 | 465 | 405 | 329 | 318 | 340 | 158 |
| *Hobroleptoides* | – | – | – | – | – | 2 | – | 2 | – |
| *Torleya* | – | – | – | – | – | 2 | – | 2 | – |
| *Ephemera* | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – |
| *Hydropsyche* | 62 | 80 | 69 | 79 | 46 | 36 | 106 | 84 | 42 |
| *Tinodes* | 6 | 6 | 5 | 3 | 2 | 2 | 4 | 2 | 4 |
| *Rhyacophila* | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Sericostomatinés* | – | 1 | – | 8 | 8 | 4 | 10 | 2 | 4 |
| *Silo* | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – |
| *Elmis* | 11 | 13 | 8 | 8 | 5 | 13 | 11 | 24 | 8 |
| *Limnius* | – | – | 2 | 1 | – | 2 | 5 | – | – |
| *Chironomidés* | 490 | 1,839 | 1,076 | 23 | 13 | 7 | 104 | 52 | 8 |
| *Atherix* | – | 6 | 8 | 22 | 13 | 7 | 24 | 20 | 30 |
| *Perixoma, etc.* | – | 6 | – | 1 | – | – | – | – | 2 |
| *Ancylus* | 21 | 31 | 33 | 22 | 20 | 35 | 12 | 38 | 18 |
| Nombre moyen total | 1,604 ± 808 | | | 844 ± 139 | | | 1,096 ± 252 | | |
| Sans les Chironomidés | 469 | | | – | | | – | | |
| Sans les Oligochaetes | – | | | 625 | | | 612 | | |
| Poids moyen (g) | 0.8145 ± 0.243 | | | 1.1040 ± 0.182 | | | 1.5711 ± 0.459 | | |
| Sans les Chironomidés | 0.7624 | | | 1.1035 | | | 1.5662 | | |
| Sans les Oligochaetes | 0.7442 | | | 0.9924 | | | 1.2510 | | |

pourtant plus efficace pour recueillir les Chironomes. En fait, même parmi les organismes dominants (Hydropsyche, Rhyacophila et Ancylus), les méthodes semblent peu comparables.

A cause de la sélectivité des appareils échantillonneurs et de l'hétérogénéité du milieu aquatique, l'échantillonnage constitue une des premières sources potentielles d'erreurs.

## A.2 Les méthodes d'analyse

L'utilisation des indicateurs biologiques repose actuellement sur quatre grands groupes de paramètres biologiques:

1) la présence ou l'absence d'organismes ou de groupes d'organismes;
2) l'abondance relative ou la biomasse;
3) le nombre d'espèces ou la diversité;
4) la composition faunistique ou la structure de la communauté.

Tous ces paramètres sont, comme nous l'avons démontré, sous le contrôle non seulement de l'échantillonnage, mais aussi sous celui d'une multitude de facteurs abiotiques, biotiques, et historiques que nous avons à peine effleurés. Nous avons constaté que la présence ou l'absence d'organismes supposés indicateurs de contamination, pouvait être contrôlée par des événements historiques et par la complexe relation qui existe entre les contraintes environnementales et le potentiel de survie des organismes. Nous

avons vu que ces facteurs pouvaient affecter l'abondance et la diversité, donc la composition faunistique et la structure de la communauté. Nous avons constaté que la structure de la communauté changeait dans le temps et dans l'espace, sans qu'intervienne aucune source de contamination. Par conséquent, l'analyse de la qualité du milieu au moyen des indices biologiques (Présence-absence, diversité, etc.) ne saurait être appliquée sans tenir compte de la valeur de l'échantillonnage et de l'interférence des facteurs naturels (abiotiques et biotiques) et historiques du milieu.

## A.3 L'échelle de référence

Afin de déterminer l'importance ou l'existence d'une source de contamination, ou encore d'évaluer la qualité du milieu, l'on doit disposer d'une échelle de référence. Tout le problème de cette échelle de référence provient du fait qu'en nature, le point de référence est un point flottant; c'est-à-dire que les caractéristiques de ce point, changent dans le temps et dans l'espace. Nous avons vu par exemple, qu'une rivière est généralement constituée de biotopes distincts. Chaque biotope est caractérisé par des conditions physiques, chimiques, ou biologiques qui lui sont propres, et qui changent en fonction des saisons. On peut donc concevoir que les trois échelles de comparaison les plus utilisées, à savoir, la comparaison spatiale (c.à. d. entre différentes stations échantillonnées du même moment), la référence à des normes, et la comparaison temporelle (l'évolution d'une station en fonction du temps), doivent constamment et pour chaque cas particulier se resituer par apport aux dimensions espace et temps.

## B. DISCUSSION

Il ne fait aucun doute que les indicateurs biologiques présentent des avantages sérieux sur les méthodes physico-chimiques conventionnelles. Nous avons montré que les invertébrés aquatiques sont effectivement très sensibles à plusieurs formes de contamination du milieu, mais que par ailleurs, l'utilisation des organismes aquatiques pour déterminer la présence ou le degré de contamination est en fait, un problème beaucoup plus complexe qu'on pouvait le croire antérieurement. Nous avons énuméré quelles sont globalement, les difficultés associées aux trois étapes fondamentales de la détermination de la qualité de l'eau que sont; l'échantillonnage, l'analyse des résultats et la comparaison à une échelle de référence. Tous ces éléments nous permettent de situer la méthode dans son contexte environnemental, d'en déterminer les frontières, et d'apporter certaines suggestions qui pourraient en améliorer la sensibilité.

### B.1 Le contexte environnemental

Les méthodes chimiques de détermination de la qualité de l'eau présentent d'énormes restrictions. Lorsqu'il est question de déterminer l'impact d'un rejet sur le milieu aquatique, les méthodes chimiques doivent déterminer quelle concentration de chacun des produits du rejet se retrouve dans le milieu. Ensuite, ces résultats sont comparés à des normes, qui doivent en principe, être établies de façon à tenir compte de la tolérance des espèces composant la faune aquatique.

Nous avons montré que les besoins en oxygène varient, non seulement en fonction des espèces, mais aussi en fonction des conditions environnemen-

tales dans lesquelles ces organismes sont placés. La température affecte le métabolisme des organismes, et le taux respiratoire de beaucuop d'invertébrés de rivière est lié à la vitesse des courants. Les organismes aquatiques sont par ailleurs associés entre eux par les flux d'énergie et de matière de la chaîne trophique. Il arrive parfois, qu'un changement dans les conditions environnementales entraîne la disparition d'espèces qui expérimentalement s'avèrent tolérantes à de tels changements, tout simplement parce que les organismes dont ils dépendent pour leur nutrition ont été affectés. L'établissement de normes, nous apparaît d'autant plus complexe, que la survie d'une espèce ne dépend pas uniquement de sa tolérance immédiate aux changements environnementaux qui ont lieu, mais de sa tolérance à chacun des stades de son cycle de vie. Cette tolérance varie d'un stade à l'autre, et même de génération en génération. L'exposition aux insecticides, a entraîné la sélection de populations résistantes aux insecticides organiques tels le DDT et les organophosphates. On a observé entre autres que chaque groupe d'insecte possède ses propres mécanismes physiologiques et génétiques de défence, et que ces mécanismes peuvent différer en fonction des populations locales (Ross, 1965b). L'on ignore très souvent de plus, comment le polluant intervient dans l'écosystème. La transformation du mercure métallique (faible toxicité) en méthyl mercure (hautement toxique) par des microorganismes, en est d'ailleurs une démonstration éloquente.

La méthode des indicateurs biologiques présente donc un avantage sérieux, du fait qu'elle mesure directement les effets du rejet sur les populations locales et que de plus, lorsqu'un stade du cycle de vie est affecté, les stades subséquents le sont aussi, parfois même au-delà de la présente génération. Les indicateurs biologiques peuvent donc être un outil précieux dans la détection de rejets intermittents.

## B.2 Les restrictions à l'application des indicateurs biologiques

L'application de la méthode des indicateurs biologiques à la détermination de la qualité de l'eau, est sujette à deux contraintes majeures; l'effet de bruit et la spécificité des réactions.

### B.2.1 L'effet de bruit

Dans l'effet de bruit, nous considérons tous les facteurs qui parallèlement à la contamination du milieu, affectent les indices biologiques dont nous nous servons dans l'analyse de la qualité de l'eau. Nous avons discuté parmi ceux-ci de l'échantillonnage et des composantes environnementales naturelles qui contrôlent la présence et l'abondance des organismes. Ces données permettent de constater que la validité de la méthode des indicateurs se heurte simultanément à deux frontières: l'une temporelle, l'autre spatiale.

#### B.2.1.a La frontière spatiale

Dans l'étude des facteurs historiques, nous avons mentionné les différences importantes qui existent entre la composition faunistique de l'Angleterre et celle de l'Europe, entre la faune européenne et américaine. Au Québec, la faune malacologique semble se distribuer en cinq régions distinctes, et bien que l'inventaire soit encore incomplet, il semble qu'une telle disparité se retrouve aussi dans la faune entomologique (Harper, communication verbale). La présence de lacs et de bassins, la vitesse des courants, le substrat et la végétation sont des facteurs occasionnant des disparités locales importantes. Il existe donc une frontière spatiale au delà

de laquelle l'utilisation des indices biologiques devient hasardeuse. Cette frontière peut se définir comme étant l'aire d'échantillonnage, où l'écart entre les valeurs d'un même indice biologique, à l'intérieur de cette aire est tel, qu'il compromet la validité de la mesure.

L'étude de la valeur des échantillonnages nous montre que même dans une aire restreinte et dans un milieu homogène, la mesure de paramètres biologiques par les méthodes conventionnelles est entaché d'une énorme imprécision. Il est donc clair que cette frontière est extrêmement restreinte et que cette restriction peut être plus ou moins sévère, selon la technique d'échantillonnage et les indices biologiques utilisés.

B.2.1b La frontière temporelle

Les conditions environnementales naturelles qui prévalent à une station particulière, changent en fonction du temps (Section III.C.2.5). Les phénomènes intermittents comme les pluies et les sécheresses, ainsi que les changements climatiques qui ont lieu au cours des saisons modifient les conditions environnementales locales, qui affectent ensuite la structure des communautés. On peut alors déterminer une frontière temporelle, qui peut se définir comme celle où l'écart entre les valeurs d'un même indice biologique, mesuré à un temps donné (période ou intervalle de temps), est tel qu'il compromet la validité de la mesure. Nous possédons peu de données concernant les fluctuations temporelles de la faune des invertébrés. Les informations que nous avons recueillies, semblent indiquer que la frontière temporelle pourrait être particulièrement importante à moyen terme ou à long terme.

Dans des études à long terme, il est évident que des comparaisons de la même station d'échantillonnage ne seraient valables que si l'on compare deux périodes similaires du cycle annuel, et en s'assurant qu'aucun phénomène intermittent (crue, étiage, etc.) d'importance ne soit intervenu.

Il apparaît donc essentiel, que le traitement du problème de la détermination de la qualité de l'eau au moyen des indicateurs biologiques, tienne compte de la contrainte spatio-temporelle et des restrictions qui y sont apposées.

### B.2.2 La spécificité des réactions

Les réactions des organismes diffèrent face à une contamination du milieu. Certains peuvent être favorisés, d'autres indiscutablement défavorisés. Les réactions sont rarement uniformes au niveau de l'ordre, de la famille et même du genre. Pour l'utilisation de certains organismes, une identification jusqu'à l'espèce est apparemment essentielle. Dans une étude basée sur la réaction des organismes, il faut éviter de généraliser. Baetis domine souvent la faune invertébrée des cascades. La présence d'Ephéméroptères dans cet habitat pourrait être par erreur, considérée comme un indice de très bonne qualité de l'eau, alors que Baetis est un genre dont les réactions sont douteuses, et qui, à l'occation, fut même retrouvé dans des zones de pollution moyenne (Gaufin et Tarzwell, 1956).

L'étude de la qualité de l'eau au moyen des organismes indicateurs présente donc certaines restrictions liées à l'effet de bruit, mais aussi certaines contraintes dont celle d'une identification suffisamment précise

pour éliminer le problème des espèces marginales.

# CONCLUSION

La présence de bassins et de cascades, la forme du lit, la nature des fonds, la végétation aquatique, l'apport des tributaires et la végétation riparienne, sont autant d'éléments qui favorisent la richesse et la diversité des habitats. Pour cette raison, il existe une zonation à la fois de la composition faunistique et du nombre d'espèces. La structure de la communauté change en fonction des conditions locales de température, de pH, de dureté, d'éclairage, de précipitation, en fonction de l'abondance de nourriture, de sa nature, en fonction de la vitesse des courants, et du cycle de vie des organismes. La composition faunistique locale est aussi contrôlée par certains facteurs paléo-écologiques qui sont intervenus au cours de l'évolution de la communauté. En conséquence, dans les conditions naturelles, les indices biologiques telles: la présence et l'absence d'organismes, l'abondance relative ou la biomasse, la diversité et la composition faunistique, changent en fonction des saisons et de certains phénomènes intermittents, comme les crues et les étiages. Ces indices varient aussi d'un endroit à l'autre en fonction des conditions environnementales et des événements naturels qui sont intervenus à un moment ou l'autre du cycle de vie des organismes.

L'utilisation des invertébrés aquatiques comme indicateurs de la qualité de l'eau présente une foule de difficultés techniques ou purement biologiques. Leur utilisation est liée à deux contraintes majeures. L'effet de bruit et la spécificité des réactions. L'effet de bruit comprend: les erreurs dûes à l'échantillonnage et aux opérations subséquentes (trie et identification), l'influence des facteurs abiotiques naturels, auxquels s'ajoutent des caractéristiques génétiques, physiologiques et éthologiques, l'effet des écotones etc., qui agissent de pair avec certains facteurs historiques d'importance comme les glaciations et les bouleversements tectoniques.

L'état actuel des connaissances ne nous permet pas de déterminer avec exactitude l'importance de tous ces facteurs. Les données recueillies suggèrent néanmoins que l'utilisation des indicateurs biologiques ne saurait être envisagée que si les principales sources d'erreur sont atténuées. Il serait par conséquent essentiel d'optimiser les techniques d'échantillonnage et d'analyse, et d'employer une échelle de référence qui soit la plus adaptée possible aux conditions locales. A cause de la disparité régionale et plus encore de la disparité géographique, cela suppose que les listes d'organismes, ainsi que les méthodes empiriques de détermination de la qualité de l'eau au moyen des indices biologiques qui proviennent de l'extérieur du Québec, doivent être appliquées avec la plus grande prudence. Les indices biologiques ne devraient être employés que localement, en tenant compte des facteurs abiotiques, biotiques et historiques qui peuvent intervenir dans chaque habitat, et de la sélectivité des techniques d'échantillonnage.

Afin de minimiser les erreurs dûes à l'échantillonnage, il serait souhaitable que des études soient entreprises dans le but d'en améliorer l'efficacité. Dans ce sens, un échantillonnage stratifié en fonction des biotopes, faciliterait énormément l'uniformisation des données, tout en réduisant l'effet de bruit lié aux disparités environnementales locales.

Dans les méthodes d'analyse, il serait recommandable d'utiliser plusieurs indices biologiques plutôt qu'un seul. L'emploie d'indices plus stables comme la diversité ou la composition faunistique, serait préférable à celui des indices pseudo-quantitatifs comme le nombre d'individus ou la biomasse.

Enfin, pour ce qui concerne l'échelle de référence, il semble essentiel de déterminer et de caractériser chacun des habitats échantillonnés, de prendre garde à l'effet des écotones, et de choisir comme base de comparaison des habitats aussi similaires que possibles.

# VI. BIBLIOGRAPHIE

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES


AGNEW, J.D. (1962). "The distritubion of Centroptiloides bifasciata (E.P.) nymphs". Hydrobiologia, 20: 367-372.

ALBRECHT, M.L. (1953). "Die Plane un andere Flämingoäche". Z. Fisch. N.F., 1: 389-476.

ALBRECHT, M.L. (1961). "Ein Vergleich quantitativer Methodez zur Untersuchung der Makrofauna fliessender Gewässer". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 14: 486-490.

ALBRECHT, M.L and E.M. BURSCHE. (1957). "Fischereibiologische Untersuchungen an Fliessgewässer. I. Physiographisch-biologische Studien an der Polenz". Z. Fisch. N.F., 6: 209-240.

ALLEN, K.R. (1951). "The Korokiwi stream. A study of a trout population". Fish. Bull. N.Z., 10: 231 pp.

ALLEN, K.R. (1959). "The distribution of stream bottom fauna". Proc. N.Z. ecol. Scol., 6: 5-8.

AMBÜHL, H. (1959). "Die Beduntung der Strömung als ökologischer Faktor". Schweiz. Z. Hydrol., 21: 133-263.

AMBÜHL, H. (1961). "Die Stromung als physiologischer und okologischer Faktor. Experimentelle Untersuchungen an Bachtieren". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 14: 390-395.

AMBÜHL, H. (1962). "Die Besonderheiten der Wasserströmung in physikalischer, chemischer und biologischer Hinsicht". Schweiz. Z. Hydrol., 24: 367-381.

ANDERSON, J.R. and R.J. DICKE. (1960). "Ecology of the imature stages on some Wisconsin black flies (Simuliidae:Diptera)". Ann. ent. Soc. Am., 53: 386-404.

ANGELIER, E. et al. (1963). "Les Hydracariens du Céret: étude systématique et écologique". Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 98: 459-500.

ARMITAGE, K.B. (1958). "Ecology of riffle insects of the Firehole River, Wyoming". Ecology, 39: 571-580.

ARMITAGE, K.B. (1961). "Distribution of riffle insects of the Firehole River, Wyoming". Hydrobiologia, 17: 152-174.

BADCOCK, R.M. (1953). "Comparative studies in the populations of streams". Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, 35: 21-34.

BARTSCH, A.F. et W.M. INGRAM. (1966). "Biological analysis of water pollution in North America". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 16: 786-800.

BEADLE, L.C. (1957). "Comparative physiology; osmotic and ionic regulation in aquatic animals". A. Rev. Physiol., 19: 329-358.

BEAK, T.W. (1938). "Investigations of the fauna of a water meadow carrier". Rep. Avon biol. Res., 5: 29-41.

BECK, W.M. (1965). "The streams of Florida". Bull. Fla State Mus., 10: 91-126.

BEHRING, A. (1924). "Einige Ergebnisse qualitativer und quantitativer Untersuchungen der Bodenfauna der Wolga". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 2: 71-94.

BEIER, M. (1948). "Zur Kenntnis von Körperban und Lebensweise der Helminen (Col. Dryopidae)". Eos, Wien., 24: 123-211.

BERG, K. (1952). "On the oxygen consumption of Ancylidae (Gastropoda) from an ecological point of view". Hydrobiologia, 4: 225-267.

BERG, K. et al. (1958). "Seasonal and experimental variations of the oxygen consumption of the limpet Ancylus fluviatilis (O.F. Müller)". J. exp. Biol., 35: 43-73.

BERNER, L.M. (1951). "Limnology of the lower Missouri River". Ecology, 32: 1-12.

BERNER, L. et W.C. SLOAN. (1954). "The occurence of a mayfly nymph in brackish water", Ecology, 35: 98.

BERTHELEMY, C. (1966). "Recherches écologiques et biogéographiques sur les plécoptères et coléoptères d'eau courante (Hydraena et Elminthidae) des Pyrénées". Ann. Limnologie, 2: 227-458.

BICK, G.H. et al. (1953). "An ecological reconnaissance of a naturally acid stream in Southern Louisiana". J. Tenn. Acad. Sci., 28: 221-231.

BOTOSANEANU, L. (1960). "Sur quelques régularités observées dans le domaine de l'écologie des insectes aquatiques". Arch. Hydrobiol., 56: 370-377.

BOURNAUD, M. (1963). "Le courant, facteur écologique et éthologique de la vie aquatique". Hydrobiol., 21: 125-165.

BOYCOTT, A.E. (1936). "The habitats of fresh-water Mollusca in Britain". J. Anim. Ecol., 5: 116-186.

BREHM, V. and F. RUTTNER. (1926). "Die Biocönosen der Lunzer Gewässer". Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr., 16: 281-391.

BRIGGS, J.C. (1948). "The quantitative effects of a dam upon the bottom fauna of a small California stream". Trans. Am. Fish. Soc., 78: 70-81.

BRINCK, P. (1949). "Studies on Swedish stoneflies". Opusc. ent. Suppl., 11: 250 pp.

BRINKHURST, R.O. (1965). "Observations on the recovery of a British river from gross organic pollution". Hydrobiologia, 25: 9-51.

BRINKHURST, R.O. (1966). "The Tubificidae (Oligochaeta) of polluted waters". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 16: 854-159.

CARPENTER, K.E. (1928a). "On the distribution of freshwater Turbellaria in Aberystwyth district, with especial reference two ice-age relicts". Ecology, 16: 105-122.

CARPENTER, K.E. (1928b). "Life in Inland Waters". Sidwick and Jackson ed., London.

CHUTTER, F.M. (1963). "Hydrobiological studies on the Vaal River in the Vereenigung Area. Part I: Introduction, water chemistry and biological studies on the fauna of habitats other than muddy bottom sediments". Hydrobiologia, 21: 1-65.

CUMMINS, K.W. (1964). "Factors limiting the microdistribution of larvae of the Caddis-flies Pycnopsyche lepida Hagen and P. guttifer Walker in a Michigan stream". Ecol. Monogr., 34: 270-295.

CUSHING, C.E. (1963). "Filter-feeding insect distribution and planktonic food in the Montreal River". Trans. Am. Fish. Soc., 92: 216-219.

DENHAM, S.C. (1938). "A limnological investigation of the West Fork and Common Branch of White River". Invest. Indiana Lakes Streams, 1: 17-71.

DODDS, G.S. et HISAW, F.L. (1925a). "Ecological studies of aquatic insects. III. Adaptations of caddisfly larvae to swift streams". Ecology, 6: 123-137.

DODDS, G.S. et F.L. HISAW. (1925b). "Ecological studies of aquatic insects. IV. Altitudinal range and zonation of mayflies, stoneflies and caddisflies in the Colorado Rockies". Ecology, 6: 380-390.

DORIER, A. et F. VAILLANT. (1954). "Observations et expériences relatives à la résistance au courant de divers invertébrés aquatiques". Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble, 45: 9-31.

EASTHAM, L.E.S. (1932). "Currents produced by the gills of mayfly nymphs". Nature, Lond. 130: 58.

EGGLISHAW, H.J. (1964). "The distributional relationship between the bottom fauna and plant detritus in streams". J. Anim. Ecol., 33: 463-473.

EINSELE, W. (1960). "Die Strömungsgeschwindigkeit als beherrschender Faktor bei den Limnologischen Gestaltung der Gewässer". Osterreichs Fischerei, Suppl. 1: 40 pp.

ENGELHARDT, W. (1951). "Faunistisch-ökologische Untersuchungen über Wasserinsekten an den südlichen Zuflüssen des Ammersees". Mitt. münch. ent. Ges., 41: 1-135.

ERIKSEN, C.H. (1964). "The influence of respiration and substrate upon the Distribution of burrowing mayfly naiads". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 15: 903-911.

FOX, H.M. and B.G. SIMMONDS. (1933). "Metabolic rates of aquatic arthropods from different habitats". J. exp. Biol., 10: 67-74.

FOX, H.M. et al. (1934). "Metabolic rates of Ephemerid nymphs from swiftly flowing and from still waters". J. exp. Biol., 12: 179-184.

FOX, H.M. et al. (1937). "The oxygen consumption of Ephemerid numphs from flowing and from still water in relation to the concentration of oxygen in the water". J. exp. Biol., 14: 210-218.

FREDEEN, F.J.H. (1959a). "Rearing black-flies in the laboratory (Diptera: Simuliidae)". Can. Ent., 91: 73-83.

FREEDEN, F.J.H. (1959b). "Collection, extraction, sterilisation and low-temperature storage of black-fly eggs (Diptera-Simuliidae)". Can. Ent., 91: 450-453.

FREEDEN, F.J.H. et al. (1951). "Egg-laying habits, overwintering stages and life-cycle of Simulium articum Mall. (Diptera:Simuliidae)". Can. Ent., 83: 73-76.

FRISON, T.H. (1929). "Fall and winter stoneflies, or Plecoptera, of Illinois". Bull. Ill. State nat. Hist. Surv., 18: 345-409.

FROST, W.E. (1942). "River Liffey survey. IV. The fauna of the submerged 'mosses' in an acid and an alkaline water". Proc. R. Ir. Acad., 47B: 293-369.

GAUFIN, A.R. (1959). "Production of bottom fauna in the Provo River, Utah". Iowa State Coll. J. Sci., 33: 395-419.

GAUFIN, A.R. (1973). "Water quality requirements of aquatic insects". Environmental Protection Agency, Washington, D.C., E.P.A. 660/3-73-004, 89 pp.

GAUFIN, A.R. et C.M. TARZWELL. (1952). "Aquatic invertebrates as indicators of stream pollution". Publ. Hlth. Rep. Wash., 67(1): 57-64.

GAUFIN, A.R. et C.M. TARZWELL. (1956). "Aquatic macro-invertebrate communinites as indicators of pollution in Lytle Creek". Sewage industr. Wastes, 28: 906-924.

GAUFIN, R.F. et A.R. GAUGIN. (1961). "The effect of low oxygen concentration on stoneflies". Proc. Utah Acad. Sci., 38: 57-64.

GERSBACHER, W.M. (1937). "The development of stream bottom communities in Central Illinois". Ecology, 18: 359-390.

GISLEN, T. (1948). "Aerial plankton and its conditions of life". Biol. Rev., 23: 109-126.

GRENIER, P. (1949). "Contribution à l'étude biologique des Simuliidés de France". Physiologia comp. Oecol., 1: 165-330.

GREZE, I.I. (1953). "Hydrobiology of the lower part of the River Angara (Russian)". Trudy vses. gidrobiol. Obshch., 5: 203-211.

HALL, R.E. (1951). "Comparative observations on the chironomid fauna of a chalk stream and a system of acid streams". J. Soc. Br. Ent., 3: 253-262.

HAMILTON, J.D. (1958). "On the biology of Holopedium gibberum Zaddach (Crustacea:Cladocera)". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 13: 785-788.

HARKER, J.E. (1952). "A study of the life cycles and growth rates of four species of mayflies". Proc. R. ent. Soc. Lond., A 27: 77-85.

HARKER, J.E. (1953). "An investigation of the distribution of the mayfly fauna of a Lancashire stream". J. Anim. Ecol., 22: 1-13.

HARRIS, J.R. (1952). "An angler's entomology". Collins ed. London, 268 pp.

HARROD, J.J. (1964). "The distribution of invertebrates on submerged aquatic plants in a chalk stream". J. Anim. Ecol., 33: 335-348.

HARTLAND-ROWE, R. (1964). "Factors influencing the life histories of some stream insects in Alberta". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 15: 917-925.

HESS, A.D. et SWARTZ, A. (1941). "The forage ratio and its use in determining the food grade of streams". Trans. N. Am. Wildl. Conf., 5: 162-164.

HILMY, A.M. (1962). "Experimente zur Atmungsphysiologie von Ephemeropterenlarven". Int. Congr. Ent., 11: 254-258.

HORA, S.L. (1930). "Ecology, bionimics and evolution of the torrential fauna, with special reference to the organs of attachment". Phil. Trans. R. Soc., B 218: 171-282.

HUBAULT, E. (1927). "Contribution à l'étude des invertébrés torrenticoles". Bull. biol. Fr. Belg., Suppl. 9: 390 pp.

HUET, M. (1951). "Nocivité des boisements en Epicéas (Picea excelss Link.) pour certains cours d'eau de l'Ardenne Belge". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 11: 189-200.

HUGHES, D.A. (1966a). "Mountain streams of Barbeton area, Eastern Transvaal. Part I. A survey of the Fauna". Hydrobiologia, 27: 401-438.

HUGHES, D.A. (1966b). "Mountain streams of the Barbeton area, Eastern Transvaal. Part II. The effect of vegetational shading and direct illumination of the distribution of stream fauna". Hydrobiologia, 27: 439-459.

HYNES, H.B.N. (1941). "The taxonomy and ecology of the nymphs of British Plecoptera, with notes on the adults and eggs". Trans. R. ent. Soc. Lond., 91: 459-557.

HYNES, H.B.N. (1958). "The effect of drought on the fauna of a small mountain stream in Wales". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 12: 620-628.

HYNES, H.B.N. (1961). "The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream". Arch. Hydrobiol., 57: 344-388.

HYNES, H.B.N. (1962). "The hatching and growth of the nymphs of several species of Plecoptera". Int. Congr. Ent., 11: 271-273.

HYNES, H.B.N. (1964). "Some Australian Plecopteran nymphs". Gewäss. Abwäss., 34: 17-22.

HYNES, H.B.N. (1970). "The ecology of running water". Publ. by Univ. of Toronto Press, Toronto, 555 pp.

IDE, F.P. (1940). "Quantitative determination of the insect fauna of rapid water". Publs Ont. Fish. Res. Lab., 59: 1-24.

ILLIES, J. (1956). "Seeausfluss-Biozönosen lappländischer Waldbäche". Ent. Tidskr., 77: 138-153.

ILLIES, J. (1958). "Die Barbenregion mitteleuropäischer Fliessgewässer". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 13: 834-844.

ISTENIC, L. (1963). "Rate of oxygen consumption of larvae of Perla marginata Pz. in relation to body size and temperature". Raspr. slov. Akad. Znan. Umet., 4: 201-236.

JAAG, O. et H. AMBÜHL. (1964). "The effect of the current on the composition of biocoenoses in flowing water streams". Int. Conf. Wat. Pollut. Res. Long., Pergamon Press, Oxford, pp. 31-49.

JONES, J.R.E. (1948). "The fauna of four streams in the 'Black Mountain' district of South Wales". J. Anim. Ecol., 17: 51-65.

JONES, J.R.E. (1949). "An ecological study of the River Rheidol, North Cardiganshire, Wales". J. Anim. Ecol., 18: 67-88.

JONES, J.E.R. (1951). "An ecological study of the River Towy". J. Anim. Ecol., 20: 68-86.

JONES, J.E.R. (1958). "A further study of the zinc polluted River Ystwyth". J. Anim. Ecol., 27: 1-14.

JORDAN, D.S. (1928). "The distribution of fresh-water fishes". Ann. Rept. Smiths. Inst., for 1927: 355-385.

KAMLER, R. (1962). "La faune des éphémères de deux torrents des Tatras". Polskie Archwm Hydrobiol., 10: 15-38.

KAMBLER, R. (1965). "Thermal conditions in mountain waters and their influence on the distribution of Plecoptera and Ephemeroptera larvae". Ekol. pol., A 13: 377-414.

KAMLER, R. (1966). "L'influence du degré d'astatisme de certains facteurs du milieu sur la répartition des larves d'Ephémères et des Plécoptères dans les montagnes". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 16: 663-668.

KEETCH, D.P. et V.C. MORAN. (1966). "Observations on the biology of nymphs of Paragomphus cognatus Rambur (Odonata:Gomphidae). I. Habitat selection in relation to substrate particle size". Proc. R. ent. Soc. Lond., A 41: 116-122.

KENNEDY, H.D. (1958). "Biology and life history of a new species of mountain midge, Deuterophlebia nielsoni, from Eastern California (Diptera:Deuterophlebiidae)". Trans. Am. microsc. Soc., 77: 201-228.

KENNEDY, H.D. (1960). "Deutophlebia inyoensis, a new species of moutain midge from the alpine zone of the Sierra Nevada range. California (Diptera: Deuterophlebiidae)". Trans. Am. microsc. Soc., 79: 191-210.

KHOO, S.G. (1964). "Studies on the biology of stoneflies". Unpublished thesis, University of Liverpool.

KNIGHT, A.W. et A.R. GAUFIN. (1966). "Oxygen consumption of several species of stoneflies (Plecoptera)". J. Insect Physiology, 12: 347-355.

KNOPP, H. (1952). "Studien zur Statik und Dynamik der Biozönose eines Teichausflusses". Arch. Hydrobiol., 46: 15-102.

KOLKWITZ, R. et M. MARSSON. (1908). "Ökologie der pflanzlichen Saprobien". Ber. dtsch. bot. Ges., 26: 505-519.

KOLKWITZ, R. et M. MARSSON. (1909). "Ökologie der tierische Saprobien. Beiträge zur Lehre von der biologische Gewässerbeurteilung". Int. Rev. Hydrobiol., 2: 126-152.

KRAWANY, H. (1930). "Trichopterenstudien im Gebiet der Lunzer Seen. II et III". Int. Revue Ges. Hydrobiol. Hydrogr., 23: 417-427.

KREIS, R.D. et W.C. JOHNSON. (1968). "The response of macrobenthos to irrigation return water". J. Wat. Poll. Contr. Fed., 40: 1614-1621.

LARIMORE, R.W. et al. (1959). "Destruction and re-establishement of stream fish and invertebrates affected by drought". Trans. Am. Fish. Soc., 88: 261-285.

LA ROCQUE, A. (1969). "La repopulation post-glaciaire du Québec par les mollusques extra-marins". Rev. Geogr. Montr., 23: 271-279.

LAUFF, G.H. et K.M. CUMMINS. (1964). "A model stream for studies in lotic ecology". Ecology, 45: 188-191.

LEONARD, J.W. (1939). "Comments on the adequacy of accepted stream bottom sampling technique". Trans. N. Am. Wildl. Conf., 4: 288-295.

LEONARD, J.W. et F.A. LEONARD. (1962). "Mayflies of Michigan trout streams". Bull. Cranbrook Inst. Sci., 43: 139 pp.

LINDUSKA, J.P. (1942). "Bottom type as a factor influencing the local distribution of mayfly nymphs". Can. Ent., 74: 26-30.

LOGAN. S.W. (1963). "Winter observations on bottom organisms and trout in Badger Creek, Montana". Trans. Am. Fish. Soc., 92: 140-145.

LONGHURST, A.R. (1959). "The sampling problem in benthic ecology". Proc. N.Z. ecol. Soc., 6: 8-12.

LUDWIG, W.B. (1932). "The bottom invertebrates of the Hocking River". Bull. Ohio biol. Surv., 26: 223-249.

LYMAN, F.E. (1943). "A pre-impoundment bottom-fauna study of the Walts Bar Reservoir area (Tennessee)". Trans. Am. Fish. Soc., 72: 52-62.

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). "Methods of sampling the bottom fauna in stony streams". Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol., 8: 1-21.

MACAN, T.T. (1963). "Freshwater ecology". Longmans ed., London, 338 pp.

MANN, K.H. (1955a). "The ecology of the British freshwater leeches". J. Anim. Ecol., 24: 98-119.

MANN, K.H. (1955b). "Some factors influencing the distribution freshwater leeches in Britain". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 12: 582-587.

MARLIER, G. (1951). "La biologie d'un ruisseau de plaine. Le Smohain". Mém. Inst. R. Sci. nat. Belg., 114: 1-98.

MARLIER, G. (1954). "Recherches hydrobiologiques dans les rivières du Congo oriental. II. Etude écologique". Hydrobiologia, 6: 225-264.

MINCKLEY, W.L. (1963). "The ecology of a spring stream Doe Run, Meade County, Kentucky". Wildl. Monogr. Chestertown, 11: 124 pp.

MOFFETT, J.W. (1936). "A quantitative study of the bottom fauna in some Utah streams variously affected by erosion". Bull. Univ. Utah biol. Ser., 26: 33 pp.

MOTTLEY et al. (1939). "The determination of the food grade of streams". Trans. Am. Fish. Soc., 68: 336-343.

MÜLLER, K. (1955). "Produktionsbiologische Untersuchungen in nordschwedischen Fliesgewassern. 3. Die Bedeutung der Seen und Stillwasserzonen fur die Produktion in Fliessgewassern". Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, 36: 148-162.

MÜLLER, K. (1956). "Das Produktionsbiologische Zusammenspiel zwischen See und Fluss". Ber. limnol. Flusssten Freudenthal, 7: 1-8.

MUTTKOWSKI, R.A. (1929). "The ecology of trout streams in Yellowstone National Park". Roosevelt wild Life Ann., 2: 155-240.

NEEDHAM, P.R. et R.L. USINGER. (1956). "Variability in the macrofauna of a single riffle in Prosser Creek, California, as indicated by the Surber sampler". Hilgardia, 24: 383-409.

NELSON, D.J. et D.C. SCOTT. (1962). "Role of detritus in the productivity of a rock-outcrop community in a Piedmont stream". Limnol. Oceanogr., 7: 396-413.

NEVIN, F.R. (1936). "A study of the larger invertebrate forage organisms in selected area of the Delaware and Susquehanna watersheds". Rep, N.Y. State Conserv. Dep., Suppl. 25: 195-204.

NIELSEN, A. (1942). "Uber die Entwicklung und Biologie des Trichopteren". Arch. Hydrobiol., Suppl. 17: 255-631.

NIELSEN, A. (1950a). "On the zoogeography of springs". Hydrobiologia, 2: 313-321.

NIELSEN, A. (1950b). "Notes on the genus Apatidea, Mac Lachlan, with descriptions of two new and possibly endemic species from the springs of Himmerland". Ent. Meddr, 25: 384-404.

NIELSEN, A. (1951). "Spring fauna and speciation". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 11: 261-263.

NOEL, M.S. (1954). "Animal ecology of a New Mexico spring brook". Hydrobiologia, 6: 120-135.

O'CONNELL, T.R. et R.S. CAMPBELL. (1953). "The benthos of the Black River and Clearwater Lake, Missouri". Univ. Mo Stud., 26: 25-41.

OKLAND, J. (1963). "A review of the quantity of bottom fauna in Norwegian lakes and rivers". Fauna, Oslo, Suppl. 16: 1-67.

OLIFF, W.D. et J.L. KING. (1964). "Hydrobiological studies on the Tugela River system. Part IV. The Mooi River". Hydrobioligia, 24: 567-583.

PACAUD, A. (1939). "Contribution à l'écologie des cladocères". Bull. Biol., Suppl. 25: 1-260.

PENNAK, R.W. et E.D. VAN GERPEN. (1947). "Bottom fauna production and physical nature of the substrate in a Northern Colorado trout stream". Ecology, 28: 42-48.

PERCIVAL, E. et H. WHITEHEAD. (1926). "Observations on the biology of Ephemera danica, Müll". Proc. Leeds phil. lit. Soc., 1: 136-148.

PERCIVAL, E. et H. WHITEHEAD. (1928). "Observations of the ova and ovoposition of certain Ephemeroptera and Plecoptera". Proc. Leeds phil. lit. Soc., 1: 271-288.

PERCIVAL, E. et H. WHITEHEAD. (1929). "A quantitative study of some types of streambed". J. Ecol., 17: 282-283.

PERCIVAL, E. et H. WHITEHEAD. (1930). "Biological survey of the River Wharfe. II. Report on the invertebrate fauna". J. Ecol., 18: 286-302.

PETR, T. (1961). "Quantitative Studie des Makrozoobenthos der Zuflüsse des Staubeckens Sedlice mit Rüchsicht auf ihre Verunreinigung". Sb. vys. Sk. chem-technol. Praze, Technol. vody., 5: 367-494.

PINET, J.M. (1962). "Observations sur la biologie et l'écologie d'Oligoneuriella rhenana, Imhoff (Ephemeroptera)". Annls Stn cent. Hydrobiol. appl., 9: 301-331.

PLESKOT, G. (1953). "Zur Ökologie der Leptophlebiiden (Ins., Ephemeroptera)". Öst. zool. Z., 4: 45-107.

PLESKOT, G. (1958). "Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat". Wasser und Abwasser, 1958: 1-32.

PLESKOT, G. (1960). "Beobachtungen über diapausen in der Entwicklung der Ephemeropteren". Int. Congr. Ent., 11: 363-366.

PLESKOT, G. (1961). "Die Periodizität der Ephemeroptern-Fauna einiger österreichischer Fliessgewässer". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 14: 410-416.

POMEISL, E. (1961). "Ökologische-biologische Untersuchunger an Plecopteren in Gebiet der niederösterreichischen Kalkalpen und des diesem vorgelagerten Flyschgebietes". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 14: 351-354.

POWELL, G.C. (1958). "Evaluation of the effects of power dam water release pattern upon the downstream fishery". Colorado Coop. Fish. Unit Quart. Rep., 4: 31-37.

PROFFITT, M.A. (1971). "Growth and movement of fishes and distribution of invertebrates related to heated discharge into White River at Peterburg, Indiana". Wat. Res. Research Center, Report of investigation, 5: 94 pp.

RAWLINSON, R. (1939). "Studies on the life history and breeding of Ecdyonurus venosus (Ephemeroptera)". Proc. zool. Soc. Lond., B 109: 377-450.

REYNOLDSON, T.B. (1958a). "Observations on the comparative ecology of lake-dwelling triclads in Southern Sweden, Finland and Northern Britain". Hydrobiologia, 12: 129-141.

REYNOLDSON, T.B. (1958b). "The quantitative ecology of lake-dwelling triclads in Northern Britain". Oikos, 9: 94-138.

REYNOLDSON, T.B. (1958c). "Triclads and lake typology in Northern Britain. Qualitative aspects". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 13: 320-330.

RICHARDSON, R.E. (1921). "Changes in the bottom and shore fauna of the middle Illinois River and its connecting lakes since 1913-1915 as a result of increase southward of sewage pollution". Bull. Ill. State nat. Hist. Surv., 14: 33-75.

RICHARDSON, R.E. (1928). "The bottom fauna of the middle Illinois River, 1913-1925: its distribution, abundance, valuation and index value in the study of stream pollution". Bull. Ill. State nat. Hist. Surv., 17: 387-475.

RICKER, W.E. (1934). "An ecological classification of certain Ontario streams". Univ. Toronto Stud. biol. Ser., 37: 114 pp.

ROSS, H.H. (1965a). "Pleistocene events and insects. In: The Quaternary of the United States". A review for the VII Congress of the International Association for Quaterny Research. Wright and Fred ed., Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., p. 583-596.

ROSS, H.H. (1965b). "A textbook of entomology". 3rd edition. Publ. by John Wiley & Son Inc., N.Y., 539 pp.

SCHNELLER, M.V. (1965). "Oxygen depletion in Salt Creek, Indiana". Invest. Indiana Lakes Streams, 4: 163-175.

SCOTT, D. (1958). "Ecological studies on the Trichoptera of the River Dean, Cheshire". Arch. Hydrobiol., 54: 340-392.

SHADIN, V.I. (1956). "Life in rivers (Russian)". Jizni Presnih vod S.S.S.R., 3: 113-256.

SHELFORD, V.E. (1937). "Animal communities in temperate America". Univ. of Chicago Press.

SHOCKLEY, C.H. (1949). "Fish and invertebrate populations of an Indiana bass stream". Invest. Indiana Lakes Streams, 3: 247-270.

SOMMERMAN, K.M. et al. (1955). "Biology of Alaskan black flies (Simuliidae: Doptera)". Ecol. Monogr., 25: 345-385.

SOWA, R. (1961). "The bottom fauna of the River Bajerka". Acta Hydrobiol., 3: 1-32.

SPRULES, W.M. (1941). "The effect of a beaver dam on the insect fauna of a trout stream". Trans. Am. Fish. Soc., 70: 236-248.

SPRULES, W.M. (1947). "An ecological investigation of stream insects in Algonquin Park, Ontario". Univ. Toronto Stud. biol. Ser., 56: 1-81.

STARMUHLNER, F. (1961). "Biologische Untersuchungen in isländischen, mitteleuropäischen und madagasischen Warmbächen". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 14: 404-409.

SURBER, E.W. (1953). "Biological effects of pollution in Michigan Lakes". Sewage industr. Wastes, 25: 79-86.

THIENEMANN, A. (1912). "Der Bergbach des Sauerland". Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr., Suppl. 4: 1-125.

THIENEMANN, A. (1950). "Verbreitungschichte der Süsswassertierwelt Europas". Die Binnengewasser, Stuttgart, 18: 1-809.

THORUP, J. (1963). "Growth and life-cycles of invertebrates from Danish springs". Hydrobiologia, 22: 55-84.

THORUP, J. (1966). "Substrate type and its value as a basis for the delimitation of bottom fauna communities in running waters". Spec. Publs Pymatuning Lab. Fld Biol., 4: 59-74.

TROTZKY, H.M. et R.W. GREGORY. (1974). "The effect of water flow manipulation below a hydroelectric power dam on the bottom fauna of the upper Kennebec River, Maine". Trans. Am. Fish. Soc., 2: 318-324.

VAN DER SCHALIE, H. (1938). "The naiad fauna of the Huron River, in South Easthern Michigan". Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Mich., 40: 83 pp.

VERRIER, M.L. (1948). "La vitesse du courant et la répartition des larves d'Ephémères". C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, 227: 1056-1057.

VERRIER, M.L. (1956). "Biologie des Ephémères". Collection Armand Colin, Paris, 306: 316 pp.

WALSHE, B.M. (1948). "The oxygen requirements and thermal resistance of chironomid larvae from flowing and still waters". J. exp. Biol., 25: 35-44.

MAUTIER, J. et E. PATTEE. (1955). "Expérience physiologique et expérience écologique. L'influence du substrat sur la consommation d'oxygène chez les larves d'Ephéméroptères". Bull. mens. Soc. linn. Lyon, 24: 178-183.

WINKLER, O. (1963). "Beitrag zur Kenntnis der Bodenfauna der oberen Moldau vor der Errichtung der Talsperre in Lipno". Acta Univ. Carol. Biol., 1963: 85-101.

WISELY, B. (1962). "Studies on Ephemeroptera. II. Coloburiscus humeralis Walker: ecology and distribution of the nymphs". Trans. R. Soc. N.Z. Zool., 2: 209-220.

WRIGHT, M. et C.S. SHOUP. (1945). "Dragonfly nymphs from the Obey River and adjascent streams in Tenessee". J. Tenn. Acad. Sci., 20: 266-278.

WU, Y.F. (1931). "A contribution to the biology of Simulium". Pap. Mich. Acad. Sci., 13: 543-599.

YOUNG, F.N. (1954). "The water beetles of Florida". Florida Univ. Press, Gainsville, 238 pp.

ZAHAR, A.R. (1951). "The ecology and distribution of black-flies (Simuliidae) in South-East Scotland". J. Anim. Ecol., 20: 33-62.

# LISTE DES ORGANISMES CITES

(par ordre alphabétique)

PAGE


| | |
|---|---|
| Acantholeberis curvirostris (Macrothricidae) | 28 |
| Acroloxus lacustris (Ancylidae) | 46 |
| Adenophlebia (Leptophlebiidae) | 30 |
| Afronurus (Ecdyonuridae) | 30 |
| Agapetus (Glossosomatinae) | 30 |
| Amphinemura (Nemouridae) | 38 |
| Amphipsyche (Hydropsychidae) | 31 |
| Anabolia (Limnephilidae) | 47 |
| Ancylidae (Pulmonate, Gastropode) | |
| Ancylus (Ancylidae) | 30, 65 |
| Ancylus fluviatilis (Ancylidae) | 46 |
| Anisoptère (Odonate) | |
| Apatidea (Limnephilidae) | 53 |
| Apatidea muliebris (Limnephilidae) | 53 |
| Asellidae (Isopode) | |
| Asellus aquaticus (Asellidae) | 44 |
| Asellus bivittatus (Asellidae) | 36 |
| Baetidae (Ephéméroptère) | 42 |
| Baetis (Baetidae) | 17, 31, 38, 42, 47, 51, 53, 62. 71 |
| Baetis harrisoni (Baetidae) | 30 |
| Baetis pumilus (Baetidae) | 62 |
| Baetis rhodani (Baetidae) | 28 |
| Blepharoceridae (Nematocera) | 42, 51 |
| Castanophlebia (Leptophlebiidae) | 30 |

| | |
|---|---|
| Centroptiloides (Baetidae) | 26 |
| Centroptilum (Baetidae) | 42 |
| Centroptilum excisum (Baetidae) | 30 |
| Centroptilum sudafricanum (Baetidae) | 30 |
| Ceratopogonidae (Nematocera) | 43 |
| Cheumatopsyche (Hydropsychidae) | 30, 31 |
| Chironomidae (Nematocera) | 5, 6, 13, 26, 38, 47 |
| Chitonophora (Ephemerellidae) | 52 |
| Chitonophora krieghoffi (Ephemerellidae) | 52 |
| Chloroperla torrentium (Chloroperlidae) | 38 |
| Chloroperlidae (Plécoptère) | |
| Cladocère (Crustacé) | 28 |
| Coléoptère (Insecte) | 6, 24 |
| Coloburiscus humeralis (Leptophlebiidae) | 10 |
| Corydalidae (Mégaloptère) | 43 |
| Crenobia alpina (Planariidae) | 21, 26 |
| Crustacé | 24 |
| Cyanophyte (Algue bleu-verte) | |
| Daphnidae (Cladocère) | |
| Deuterophlebia (Deuterophlebiidae) | 51 |
| Deutorephlebia inyoensis (Deuterophlebiidae) | 51 |
| Deuterophlebiidae (Nematocera) | 43, 51 |
| Dinocras (Perlidae) | 11 |
| Diptère (Insecte) | 24, 36, 52 |
| Dryopidae (Coleoptère) | 13 |
| Dugesia (Planariidae) | 22 |
| Dugesia gonocephala (Planariidae) | 22 |

| | |
|---|---|
| Ecclisopteryx (Limnephilidae) | 30 |
| Ecdyonuridae (Ephéméroptère) | |
| Ecdyonurus (Ecdyonuridae) | 17, 53 |
| Ecdyonurus venosus (Ecdyonuridae) | 46, 47 |
| Elminthidae (Coléoptère) | |
| Elmis (Elminthidae) | 43 |
| Epeorus (Ecdyonuridae) | 51, 53 |
| Ephemera (Ephemeridae) | 50 |
| Ephemera danica (Ephemeridae) | 10, 46 |
| Ephemera simulans (Ephemeridae) | 46 |
| Ephemeralla (Ephemerellidae) | 11, 47, 51, 53 |
| Ephemerella ignita (Ephemerellidae) | 17 |
| Ephemerellidae (Ephéméroptère) | |
| Ephemeridae (Ephéméroptère) | |
| Ephéméroptère (Insecte) | 5, 6, 13, 22, 26, 30, 31, 36, 41, 42, 43, 51, 52, 53 |
| Ephydatia (Spongillidae) | 31 |
| Euthraulus (Leptophlebiidae) | 30 |
| Filipalpia (Plécoptère) | |
| Fissidens (Musci) | 36 |
| Gammaridae (Amphipode) | |
| Gammarus (Gammaridae) | 17, 36 |
| Gammarus minus (Gammaridae) | 36 |
| Gastropode (Mollusque) | 6, 24 |
| Glossosoma (Glossosomatinae) | 21 |
| Glossosomatinae (Rhyacophilidae) | |
| Gomphidae (Anisoptère) | |

| | |
|---|---|
| Habroleptoides (Leptophlebiidae) | 50, 51 |
| Habroleptoides modesta (Leptophlebiidae) | 52 |
| Habrophlebia (Leptophlebiidae) | 51 |
| Helodes (Helodidae) | 30 |
| Helodidae (Coléoptère) | |
| Hemiptère (Insecte) | 24 |
| Heptagenia (Ecdyonuridae) | 28, 51 |
| Heptagenia fuscogrisea (Ecdyonuridae) | 28 |
| Heptagenia lateralis (Ecdyonuridae) | 28 |
| Heptagenia sulphurea (Ecdyonuridae) | 28 |
| Hexagenia (Ephemeridae) | 50, 51 |
| Hirudiné | 6, 27 |
| Holopedium gibberum (Holopedidae) | 28 |
| Holopedidae (Cladocère) | |
| Hydra (Hydridae) | 31 |
| Hydradae (Hydrozoaire) | |
| Hydropsyche (Hydropsychidae) | 30, 31, 65 |
| Hydropsyche angustipennis (Hydropsychidae) | 17, 30 |
| Hydropsyche fulvipes (Hydropsychidae) | 17 |
| Hydropsychidae (Trichoptère) | 30 |
| Isogenus aestivalis (Perlodidae) | 22 |
| Lepas (crustacé) | 21 |
| Leptophlebia adoptiva (Leptophlebiidae) | 11 |
| Leptophlebiidae (Ephéméroptère) | |
| Leuctra (Leuctridae) | 38 |
| Leuctridae (filipalpia) | |
| Limnephilidae (Trichoptère) | |
| Liponeura (Blepharoceridae) | 51 |

| | |
|---|---|
| Macronychus (Elminthidae) | 13 |
| Macrothricidae (Cladocère) | |
| Mollusque | 27, 36 |
| Musci (Bryophyte) | 36 |
| Myosotis (Angiosperme) | 36 |
| Myriophyllum (Angiosperme) | 36 |
| Nasturtium (Angiosperme) | 36 |
| Neoperla (Perlidae) | 30 |
| Odonate (Insecte) | 24, 26 |
| Oligochète | 24, 36, 62 |
| Oligoneuriella (Oligoneuriidae) | 51, 53 |
| Oligoneuriidae (Ephéméroptère) | |
| Paragomphus (Gomphidae) | 10 |
| Pelecypode (Mollusque) | 5 |
| Perla (Perlidae) | 11 |
| Perla marginata (Perlidae) | 46 |
| Perlesta (Perlidae) | 21 |
| Perlidae (Plécoptère) | |
| Perlodidae (Plécoptère) | |
| Philopotamidae (Trichoptère) | 43 |
| Piscicola geometra (Hirudiné) | 27 |
| Planaire | 27 |
| Planariidae (Planaire) | |
| Plécoptère (Insecte) | 5, 13, 21, 22, 50, 51, 52, 56 |
| Plumatella (Bryozoaire) | 31 |

| | |
|---|---|
| Polycelis felina (Planariidae) | 21 |
| Polycentropidae (Trichoptère) | 30, 43 |
| Potamogeton (Angiosperme) | 38 |
| Potamogeton lucens (Angiosperme) | 38 |
| Potamogeton pectinatus (Angiosperme) | 38 |
| Potamogeton perfoliatus (Angiosperme) | 38 |
| Prosimulium (Simuliidae) | 51 |
| Prosobrarchia (Gastropode) | |
| Psephenidae (Coléoptère) | |
| Psephenus (Psephenidae) | 43 |
| Psychodidae (Nematocera) | 43 |
| Rhithrogena (Ecdyonuridae) | 38, 47, 51, 62 |
| Rhithrogena semicolorata (Ecdyonuridae) | 52 |
| Rhyacophila (Rhyacophilinae) | 47, 65 |
| Rhyacophila dorsalis (Rhyacophilinae) | 17 |
| Rhyacophilidae (Trichoptère) | 43 |
| Rhyacophilinae (Rhyacophilidae) | |
| Simocephalus vetulus (Daphnidae) | 28 |
| Simuliidae (Diptère) | 30, 43, 51, 52 |
| Simulium (Simuliidae) | 17, 31, 38, 41 |
| Simulium articum (Simuliidae) | 52 |
| Simulium aureum (Simuliidae) | 52 |
| Simulium venustum (Simuliidae) | 52 |
| Siphlonuridae (Ephéméroptère) | |
| Siphlonurus armatus (Siphlonuridae) | 46 |
| Sphaeriidae (Pelecypode) | |
| Sphaerium (Sphaeriidae) | 31 |
| Spongillidae (Eponge) | |

| | |
|---|---|
| *Stenophylax stellatus* (Limnephilidae) | 17 |
| *Streblocerus serricaudatus* (Macrothricidae) | 28 |
| *Torleya major* (Ephemerellidae) | 52 |
| Trichoptère (Insecte) | 5, 6, 13, 22, 24, 26, 30, 31, 43, 47, 50, 51, 52, 59 |
| Tricorythidae (Ephéméroptère) | |
| *Tricorythodes* (Tricorythidae) | 31 |
| *Tricorythus* (Tricorythidae) | 30 |
| Tubificidae (Oligochète) | 5, 6 |
| *Wormaldia* (Philopotamidae) | 30 |