VICARIANCES ÉCOLOGIQUES CHEZ LES TRICHOPTÈRES DES PYRÉNÉES

par H. DÉCAMPS¹

SOMMAIRE

Introduction	2
1. — Larves carnivores sans fourreau : <i>Rhyacophila</i>	4
2. — Larves à filet.	
2.1. — Polycentropodidae	11
2.2. — Hydropsychidae	14
2.3. — Philopotamidae	15
3. — Racleurs de substrat.	
3.1. — Constructeurs de galeries : Psychomyidae	17
3.2. — Larves à fourreau mobile (3.2.1. — <i>Glossosomatinae</i> . 3.2.2. — <i>Goeridae</i> et <i>Thremma</i> . 3.2.3. — <i>Limnephilidae</i> racleurs de substrat. 3.2.4. — <i>Drusus discolor</i>)	18
4. — Larves à régime mixte.	
4.1. — Espèces des courants rapides : Brachycentridae	25
4.2. — Espèces des courants lents à rapides : <i>Potamophyllax</i> , <i>Allogamus</i>	27
4.3. — Espèces des courants nuls à lents (4.3.1. — <i>Limnephilidae</i> automnaux. 4.3.2. — <i>Odontocerum</i> , <i>Sericostomatidae</i> . 4.3.3. — <i>Limnephilus</i> , <i>Rhadicoleptus</i> . 4.3.4. — <i>Beraeidae</i>)	29
4.4. — Espèces de l'association pariétale des grottes : <i>Stenophyllax</i>	35
5. — Autres espèces.	
5.1. — Hydroptilidae	36
5.2. — Leptoceridae	37
5.3. — Lepidostomatidae	38
Conclusion : les grands types de distribution dans le bassin de la Garonne	39

1. Ce mémoire constitue une partie d'une thèse présentée devant la Faculté des Sciences de Toulouse en vue d'obtenir le doctorat ès Sciences naturelles.

INTRODUCTION

Dans son acception la plus stricte, la notion de vicariance écologique s'applique aux espèces d'un même genre. Plus peut-être qu'en tout autre milieu, son utilisation est en honneur dans le domaine des eaux courantes. L'existence de successions d'espèces voisines le long des cours d'eau est une des acquisitions les plus anciennes de la rhithrobiologie; elle est à l'origine des diverses zonations longitudinales mises en évidence ces dernières années.

Considérer le remplacement des espèces les unes par les autres suppose l'existence de comportements comparables vis-à-vis des facteurs du milieu. A ce point de vue, les larves de Trichoptères nous ont montré une grande diversité de modes de vie. Aussi, dans cette comparaison des distributions des espèces pyrénéennes, l'accent est-il mis plutôt sur l'aspect éthologique que sur l'aspect taxonomique de la compétition entre espèces.

Deux faits essentiels de la vie larvaire sont retenus pour essayer de définir la niche écologique des Trichoptères pyrénéens : les mœurs constructrices et le mode de nutrition. Les premiers auteurs avaient déjà signalé la variété des constructions larvaires chez les Trichoptères et son influence sur la microdistribution des espèces. Quant au régime trophique, il n'est pas de discussion sur l'écologie des Trichoptères qui ne fasse allusion à l'importance de la nourriture sur la répartition des larves. Ceci est d'ailleurs commun à tous les représentants de la faune benthique des cours d'eau [ULFSTRAND 1967].

La distribution des espèces susceptibles d'entrer en compétition est, dans la majorité des cas, représentée pour le bassin de la Garonne en amont de Toulouse. Le schéma utilisé correspond à une cartographie du réseau hydrographique dans laquelle les points figuratifs des stations sont regroupés sur un même plan vertical (fig. 1). L'altitude est portée en ordonnée; l'importance du cours d'eau, en abscisse, est indiquée par le bassin versant situé en amont de la station. L'évaluation du bassin versant situé en amont des sources est approximative; la plupart ont été placées près de l'axe des ordonnées, avec un bassin versant de 0,1 - 0,2 km².

Pour l'ensemble du bassin de la Garonne en amont de Toulouse, chaque espèce peut ainsi être caractérisée par une aire obtenue en rejoignant les points limites de sa répartition. Les stations retenues sont situées dans la vallée d'Aure (158), de la Garonne en amont de Montréjeau (6), du Salat (12), du Volp (8), de l'Arize (1), de l'Ariège (2), dans plusieurs cours d'eau de la plaine toulousaine (5) et dans la Garonne en amont de Toulouse (1). Dans certaines figures, les lacs sont indiqués à part. La plupart de ces stations ont

fait l'objet de descriptions détaillées [BERTHÉLEMY 1966, DÉCAMPS 1967 b]. Pour quelques groupes, deux autres vallées pyrénéennes ont été représentées : les vallées d'Aspe et d'Ossau (14 stations) et la vallée de l'Aude (12 stations).

FIG. 1. — Distribution des stations d'eau courante prospectées dans le bassin de la Garonne (vallée d'Aure, haute vallée de la Garonne, Salat, Volp, Arize, Ariège, plaine de la Garonne en amont de Toulouse) : altitude en ordonnée; bassin versant en abscisse.

1. — LARVES CARNIVORES SANS FOURREAU : *RHYACOPHILA*

Les larves vivent directement accrochées au substrat et ne construisent un fourreau qu'au moment de la nymphose. Les adultes ont un vol rapide, ils sont aisément capturés à la lumière. Les pontes sont déposées sous l'eau, par petits paquets [NIELSEN 1943 a] ou isolément.

Nutrition. — Du matériel végétal a été signalé dans les contenus digestifs des stades jeunes [DITTMAR 1955, DÉCAMPS 1967 b] ou âgés [PERCIVAL et WHITEHEAD 1929]. Les larves de *Rhyacophila* sont cependant bien connues pour être essentiellement des carnivores [SILTALA 1907, SLACK 1936, NIELSEN 1942, BADCOCK 1949, JONES 1949, 1950, SCOTT 1958]. Une espèce semble faire exception à cette règle — *Rhyacophila laevis* [BOTOSANEANU 1956].

Habitat. — Les larves de *Rhyacophila* vivent généralement sous les pierres en courant rapide à très rapide. DORIER et VAILLANT [1954] ont noté pour une larve de *Rhyacophila* sp. la possibilité de résister à des courants proches de 200 cm/s. D'après SCOTT [1958], la localisation de *Rh. dorsalis* est liée à celle des proies : en présence de mousses, cette espèce vit sur les pierres où se trouvent un grand nombre d'invertébrés; dans le cas contraire, la larve se tient à la face inférieure des pierres. Pour les Trichoptères carnivores des Pyrénées, la tendance à vivre en milieu muscicole a surtout été remarquée pour *Rh. contracta* [DÉCAMPS 1965].

La division du genre en types *Rhyacophila* s. str., *Hyperhryacophila*, *Pararhyacophila*, *Hyporhyacophila* et *Prosrhyacophila* [DÖHLER 1950], basée sur des caractères de morphologie larvaire, sera retenue dans cette comparaison.

***Rhyacophila* s. str. (fig. 2 A).** — Les *Rhyacophila* s. str. peuvent être séparés en deux groupes écologiques.

Le premier groupe comprend *Rh. martynovi*, *Rh. praemorsa* et *Rh. denticulata*. Ces espèces, sténothermes, vivent dans des sources et leurs ruisseaux émissaires. Dans le bassin de la Garonne, *Rh. martynovi*, répartie entre 600 et 1 800 m d'altitude, présente la plus grande amplitude altitudinale. Elle vit, d'une part au voisinage des sources, d'autre part dans les grands ruisseaux et petites rivières naissant au-dessus de 2 000 m d'altitude. *Rh. praemorsa*, abondante dans les ruisseaux ombragés entre 1 100 et 1 500 m, remonte au-dessus de 2 000 m dans certains ruisseaux bien exposés de la prairie subalpine. *Rh. denticulata* vit dans les sources et les ruisseaux émissaires les plus bas, entre 200 et 1 300 m d'altitude.

FIG. 2 A à C. — Distribution des espèces du groupe *Rhyacophila* s. str. 2 A : dans le bassin de la Garonne (les aires indiquées pour chaque espèce correspondent aux limites de plus grande abondance — classe $\geq$ II [DÉCAMPS 1967 b]); 2 B : dans les vallées d'Aspe et d'Ossau; 2 C : dans la vallée de l'Aude.

Le deuxième groupe comprend *Rh. meridionalis*, *Rh. relictæ*, *Rh. fasciata* et *Rh. dorsalis*. Ces espèces sont établies dans des cours d'eau à plus fort débit : grands ruisseaux et rivières. *Rh. meridionalis* dont l'amplitude altitudinale est la plus grande, vit dans les rivières entre 500 et 1 200 m, dans les déversoirs de lacs au-dessus de 1 700 m. Elle est remplacée dans les parties inférieures des rivières par *Rh. dorsalis*, présente dans la Garonne en amont de Toulouse. *Rh. relictæ* et *Rh. fasciata*, rares au-dessus de 500 m, vivent dans de petites rivières. La seconde tend à remplacer la première lorsque les températures maximales augmentent. *Rh. obliterated* est peu abondante dans le bassin de la Garonne.

Vers l'ouest, *Rh. dorsalis* n'a été récoltée que dans l'avant-pays pyrénéen [DÉCAMPS 1966 a]. *Rh. martynovi* et *Rh. relictæ* n'ont pas été retrouvées à l'est du bassin de la Garonne. Dans les vallées d'Aspe et d'Ossau (fig. 2 B), les positions relatives de *Rh. martynovi*, *Rh. meridionalis*, *Rh. relictæ* et *Rh. fasciata* sont semblables à celles du bassin de la Garonne. On note, dans la vallée de l'Aude (fig. 2 C), la remontée en altitude de l'espèce la plus potamophile du bassin de la Garonne : *Rh. dorsalis*.

Hyperrhyacophila (fig. 3 A à C). — Dans le bassin de la Garonne, *Rh. evoluta* vit dans les ruisseaux entre 600 et 2 300 m d'altitude. Elle est abondante dans les ruisseaux au-dessus de 1 900 m où elle participe aux peuplements des torrents froids et des déversoirs de lacs. *Rh. occidentalis* tend à remplacer *Rh. evoluta* au-dessous de 1 600 m lorsque le débit devient plus important. *Rh. mocsaryi* est abondante dans les ruisseaux d'altitude moyenne naissant au-dessous de 1 600 m.

Les trois espèces sont vraisemblablement réparties sur toute la longueur de la chaîne. *Rh. evoluta* est plus fréquente dans la partie occidentale (Gaves d'Aspe et d'Ossau) du versant nord-pyrénéen. *Rh. mocsaryi* forme des populations abondantes dans la vallée de l'Aude.

Pararhyacophila (fig. 4 A à C). — Les *Pararhyacophila* pyrénéennes sont généralement localisées aux régions des sources et des ruisseaux émissaires. *Rh. contracta* vit en haute altitude dans les milieux les plus froids (sources, torrents issus des névés); elle n'a pas été récoltée au-dessous de 1 200 m dans le bassin de la Garonne. *Rh. angelieri*, plus limitée dans sa répartition altitudinale, ne forme des populations de quelque importance qu'aux environs de 1 800 m. *Rh. rupta* est abondante dans les ruisseaux ombragés du bassin du Salat, entre 1 000 et 1 200 m; quelques exemplaires ont été récoltés en haute altitude dans les milieux à grande amplitude thermique. Enfin, *Rh. pascoei*, récoltée à l'état adulte dans la plaine de la Garonne à Toulouse, est inconnue des Pyrénées.

FIG. 3 A à C. — Distribution des espèces du groupe *Hyperrrhacophila*. 3 A : dans le bassin de la Garonne (les aires indiquées pour chaque espèce correspondent aux limites de plus grande abondance — classe > II en traits pleins, > I en pointillés; 3 B : dans les vallées d'Aspe et d'Ossau; 3 C : dans la vallée de l'Aude.

FIG. 4 A. — Distribution des espèces du groupe *Pararhyacophila* dans le bassin de la Garonne (les aires indiquées pour chaque espèce correspondent aux limites de plus grande abondance — classe > II pour *Rh. contracta*, > I pour *Rh. angelieri* et *Rh. rupta*).

FIG. 4 B et C. — Distribution de *Rhyacophila contracta* dans les vallées d'Aspe - Ossau et de l'Aude (grands cercles : espèce abondante (classe > II); petits cercles : espèce présente; points : stations où l'espèce n'a pas été récoltée).

Sur le versant nord-pyrénéen, *Rh. angelieri* et *Rh. rupta* ne sont connues que du bassin de la Garonne. La répartition de *Rh. contracta* est plus étendue. Ses limites altitudinales sont plus basses dans la partie occidentale où elle peut être récoltée dans les rivières (vallées d'Aspe et d'Ossau). Elle n'a été récoltée en abondance dans la vallée de l'Aude que vers 2 300 m d'altitude. Dans les trois bassins de l'Aude, de la Garonne et du Gave d'Aspe, elle est toujours plus abondante dans les stations les plus froides ou les plus élevées (fig. 4 B et C).

FIG. 5. — Distribution des espèces du groupe *Hyporhyacophila* dans le bassin de la Garonne.

Hyporhyacophila. — *Rh. tristis* est l'espèce la plus ubiquiste de ce groupe; elle est présente dans les sources, ruisseaux et rivières entre 600 et 2 400 m d'altitude. En haute montagne, elle forme des populations importantes dans les déversoirs de lacs. *Rh. philopotamoides*, jamais abondante, est présente dans les sources et les ruisseaux entre 300 et 1 400 m. *Rh. eatoni*, plus localisée, vit dans des ruisseaux ombragés entre 600 et 1 200 m.

Rh. tristis est répartie sur l'ensemble du versant nord-pyrénéen. *Rh. eatoni* est plus fréquente dans la région atlantique; elle ne dépasse pas le bassin de la Garonne vers l'ouest où l'espèce voisine — *Rh. vandeli* — a été décrite de la vallée de la Têt.

Prosrhyacophila. — *Rh. laevis* est localisée aux sources et rochers suintants, le plus souvent dans des habitats où les mousses sont abondantes. Son amplitude altitudinale est assez importante : 600-1 900 m dans le bassin de la Garonne.

La figure 6 résume la distribution des espèces carnivores du genre *Rhyacophila* en fonction des températures maximales des stations.

FIG. 6. — Distribution des *Rhyacophila* du bassin de la Garonne suivant la température maximale des stations de récolte (les traits verticaux correspondent aux abondances importantes — classe $> II$).

2. — LARVES A FILET

Les larves de Polycentropodidae, Hydropsychidae et Philopotamidae construisent un filet leur servant à la fois de piège et d'abri. D'après les espèces actuellement connues, le régime alimentaire est différent pour les trois familles : les Polycentropodidae sont essentiellement carnivores, les Hydropsychidae omnivores, les Philopotamidae herbivores microphages. Pour toutes ces espèces, la base de la nourriture est constituée par du matériel accumulé dans les filets. MÜLLER [1955] et ILLIES [1956] ont souligné l'influence de ce comportement dans la distribution de certaines de ces espèces : dans les déversoirs de lacs d'une part, dans les courants rapides des rivières d'autre part. Dans une station donnée, la localisation des larves est commandée par la vitesse du courant à laquelle il leur est possible de construire leur filet. A cet égard, les observations faites sur diverses espèces [PHILIPSON 1954, EDINGTON 1965] semblent montrer une préférence plus marquée pour les courants rapides chez les Hydropsychidae et Philopotamidae que chez les Polycentropodidae.

2.1. — POLYCENTROPODIDAE

Nutrition, habitat. — Les larves connues de Polycentropodidae sont caractérisées par leur régime carnivore [LESTAGE 1921, JONES 1949, 1950, BADCOCK 1949, DITTMAR 1955, TACHET 1965]. Plusieurs types de filets-pièges ont été décrits. Le plus constant, dans des conditions normales, est celui des *Plectrocnemia*, avec un entonnoir de capture relié à un canal refuge [WESENBERG-LUND 1911, ALM 1926, NIELSEN 1942]. Chez les espèces des genres *Cyrrus* et *Polycentropus*, les abris semblent être plus variables et sont souvent de formes irrégulières, notamment pour les larves localisées sous les pierres [EDINGTON 1964].

Les lacs et les parties les plus calmes des eaux courantes constituent l'habitat normal des larves de Polycentropodidae. Certaines larves peuvent cependant être récoltées sous les pierres, dans des courants modérés à rapides. Les espèces pyrénéennes peuvent être séparées en deux groupes écologiques : les *Plectrocnemia*, abondantes dans les régions des sources; les autres espèces — *Polycentropus*, *Cyrrus*, *Holocentropus* —, des grands ruisseaux, rivières et lacs.

FIG. 7. — Distribution des *Plectrocnemia* dans le bassin de la Garonne.

Plectrocnemia (fig. 7). — *P. laetabilis* et *P. scruposa* vivent dans les sources et ruisseaux de haute altitude, au-dessus de 1 000 m. La première semble plus sténotherme que la seconde, elle est aussi plus fréquente dans les courants nuls sur substrats vaseux. *P. geniculata* occupe des habitats semblables, à la limite inférieure de la répartition des deux premières espèces. *P. conspersa* est la seule espèce de ce groupe récoltée dans les sources et ruisseaux de basse altitude, au-dessous de 1 000 m. *P. brevis*, plus rare, a été récoltée à l'état adulte sur les rives de deux rivières (Neste du Louron et Lez) ainsi qu'au bord d'une source tourbeuse aux environs de 1 300 m.

FIG. 8. — Distribution des *Cynurus* et *Polycentropus* dans le bassin de la Garonne.

Polycentropus et Cynurus (fig. 8). — *P. flavomaculatus* est répartie, d'une part dans les lacs de l'étage subalpin et plus rarement dans leurs déversoirs, d'autre part dans les rivières de basse altitude. Elle est présente dans la Garonne en amont de Toulouse. Les autres espèces de *Polycentropus* sont plus localisées : *P. kingi* et *P. intricatus* dans des rivières en moyenne altitude, *P. corniger* en basse altitude (région amont du Volp). Des adultes de *P. irroratus* ont été récoltés sur les bords de la Pique à Luchon, de la Garonne à Toulouse. La répartition de *Cynurus cintranus* est semblable à celle de *P. flavomaculatus* en haute altitude. Dans le bassin de la Garonne, *C. cintranus* n'a pas été récoltée en basse altitude où elle est remplacée, notamment sur le Volp, par *C. trimaculatus*.

Les captures de Polycentropodidae sur l'ensemble du versant nord-pyrénéen correspondent aux localisations observées dans le bassin de la Garonne. Il faut toutefois noter : 1° une fréquence plus élevée de *P. scruposa* par rapport à *P. laetabilis* dans la partie occidentale des Pyrénées; 2° la présence simultanée des deux espèces de *Cyrtus* (*C. trimaculatus* et *C. cintranus*) en basse altitude sur les rives de la Nive. Enfin, les espèces du genre *Holocentropus* (*H. stagnalis*, *H. dubius*) n'ont été récoltées qu'une seule fois à l'état adulte sur le versant nord-pyrénéen [DÉCAMPS 1967 a].

2.2. — HYDROPSYCHIDAE (fig. 9).

Les larves d'Hydropsychidae vivent en courant rapide ou très rapide, généralement sous les pierres ou dans les interstices du substrat. Elles peuvent cependant construire leurs filets sur la

FIG. 9. — Distribution des Hydropsychidae dans le bassin de Garonne.

partie supérieure du fond, en présence de mousses [EDINGTON 1965].

Leur nourriture est assez variée et les tubes digestifs des espèces connues renferment un mélange de débris végétaux et animaux, en proportion variable suivant le matériel disponible [NOYES 1914, PERCIVAL et WHITEHEAD 1929, SLACK 1936, JONES 1949, PHILIPSON 1953 b, DITTMAR 1955, SCOTT 1958, SATTLER 1958, HANNA 1961, KAISER 1965]. Suivant l'opinion de SATTLER [1958], les larves peuvent se nourrir, soit passivement du matériel filtré, soit activement des animaux rampant aux environs du barrage formé par leur filet. SILTALA [1907] a cependant noté un régime entièrement herbivore pour *Cheumatopsyche lepida*.

Dans le bassin de la Garonne, *Hydropsyche pellucidula* présente la plus grande amplitude altitudinale. Elle a été récoltée dans les ruisseaux les moins froids de haute altitude, notamment dans les déversoirs de lacs où elle est le seul représentant de ce groupe au-dessus de 1 500 m. *H. pellucidula* domine encore vers 1 000 m d'altitude, dans les rivières alimentées par les eaux de haute altitude; elle tend à être remplacée par *H. instabilis* dans les ruisseaux de moyenne montagne dont les sources naissent vers 1 500-1 700 m. Les deux espèces précédentes coexistent avec *Cheumatopsyche lepida* dans les rivières de basse altitude (Volp, Arize, Garonne). Cette dernière s'étend jusqu'à la Garonne en amont de Toulouse où elle est dominée par trois *Hydropsyche* du potamon : *H. contubernalis*, *H. exocellata* et *H. ornatula*. *Diplectrona felix*, plus sténotherme, est localisée aux sources et ruisseaux entre 500 et 1 000 m d'altitude; elle disparaît pour des débits plus importants.

Sur l'ensemble du versant nord-pyrénéen, *Hydropsyche pellucidula*, *H. instabilis* et *Diplectrona felix* sont les seuls Hydropsychidae pénétrant profondément vers l'intérieur de la chaîne [DÉCAMPS 1967 a]. Ceci semble conforme aux répartitions de ces trois espèces dans le bassin de la Garonne et à ce que nous savons de la distribution écologique générale des Hydropsychidae [BOTOSANEANU 1967].

2.3. — PHILOPOTAMIDAE (fig. 10).

Les larves de Philopotamidae vivent entre les pierres ou à leur face inférieure, en courant rapide à très rapide. Elles tissent un filet en forme de sac fréquemment recouvert de particules vaseuses. Elles se nourrissent exclusivement de matériel végétal, algues et diatomées, qu'elles recueillent dans leurs filets [NOYES 1914, NIELSEN 1942, JONES 1949]. DITTMAR [1955] a cependant signalé des proies animales (Oligochètes, larves de Chironomides) dans le tube digestif de *Philopotamus ludificatus*. L'adaptation des pièces buccales à la consommation de la microflore accumulée dans les filets

a été décrite pour *Wormaldia occipitalis* [NIELSEN 1942]. Le mode de nettoyage du filet a été signalé par PHILIPSON [1953 a] pour *W. subnigra*. Conformément à l'hypothèse de NIELSEN [1942], un rôle uniquement défensif semble pouvoir être retenu pour les mandibules.

Répartition dans le bassin de la Garonne. — *Philopotamus montanus* est l'espèce la plus fréquente de ce groupe; elle est abondante dans les ruisseaux et petites rivières, de 600 à 2300 m. *Wormaldia triangulifera triangulifera* présente la même amplitude altitudinale; son abondance maximale est atteinte dans des sources

FIG. 10. — Distribution des Philopotamidae dans le bassin de la Garonne [les aires indiquées correspondent aux limites d'abondance maximale (classe $\geq$ III) pour *Philopotamus montanus* et *Wormaldia triangulifera*, aux limites de la présence pour les autres espèces].

ou ruisselets à faible débit. *Philopotamus variegatus* est moins fréquente que *Ph. montanus* : des adultes ont été récoltés surtout à la limite altitudinale inférieure dans de petites rivières. Il n'a pas été possible de différencier avec certitude les larves de ces deux espèces. *Wormaldia occipitalis*¹ et *W. mediana* ont été récoltées, à l'état adulte, en moyenne altitude, — la première au bord de ruisseaux entre 500 et 1 400 m, la seconde au bord de ruisseaux et rivières aux environs de 500 m. Enfin, *Chimarra marginata*, localisée en plaine, a été récoltée dans la partie inférieure du Volp et dans une rivière de la région toulousaine.

Sur l'ensemble du versant nord-pyrénéen, plusieurs localisations méritent d'être signalées : *Philopotamus hispanicus* dans la partie orientale, *Wormaldia triangulifera moselyi* et *Wormaldia mattheyi* dans la partie occidentale.

3. — RACLEURS DE SUBSTRAT

3.1. — CONSTRUCTEURS DE GALERIES : PSYCHOMYIDAE (fig. 11).

Les larves de Psychomyidae construisent leurs galeries sur les pierres en eau agitée, généralement hors de l'influence directe du courant. Certaines espèces de *Tinodes* peuvent aussi être récoltées en milieu madicole.

Le tube digestif des Psychomyidae contient un abondant matériel minéral [LESTAGE 1921, DANECKER 1961]. LEPNEVA [1956] note que ces larves récoltent leur nourriture sur les parois internes de leurs galeries : détritux mêlés à des bactéries, champignons et algues microscopiques. Elles sont microphages, principalement phytophages, mais peuvent également ingérer de petits animaux tels que des copépodes harpacticides [VAILLANT 1956]. Par ailleurs, CHAPMAN et DEMORY [1963] considèrent certains Psychomyidae comme des carnivores.

La figure 11 concerne les espèces récoltées à l'état larvaire. *Tinodes dives*, *T. rostocki* et *T. maclachlani* ont été récoltées dans des sources de basse altitude, les deux dernières espèces sont fréquentes sur les rochers suintants. *T. unicolor*, abondant dans les petits ruisseaux sur substrat calcaire, peut aussi être récoltée

1. Dans les Alpes de Transylvanie, d'après BOTOSANEANU et TABACARU [1963], *W. occipitalis* est un « élément caractéristique de la faune des sources et collecteurs de sources ... beaucoup plus rare dans les ruisselets et petits ruisseaux ». Dans le bassin de la Garonne, l'abondance de *W. triangulifera* dans les sources peut être rendue responsable de la localisation de *W. occipitalis* aux ruisseaux de moyenne ou de grande importance.

Fig. 11. — Distribution des Psychomyiidae dans le bassin de la Garonne.

en rivière. *T. waeneri* et *Psychomyia pusilla* vivent en rivière jusqu'à la Garonne en amont de Toulouse; la première paraît plus apte que la seconde à vivre dans des cours d'eau à faible débit. *Tinodes assimilis* a été récoltée dans une source suintante des environs de Toulouse et dans une rivière du bassin du Salat. Enfin, *Paduniella vandeli* est localisée au cours inférieur de la rivière le Volp.

Pour l'ensemble des Pyrénées, la récolte de Psychomyiidae au-dessus de 1 000 m est exceptionnelle.

3.2 — LARVES A FOURREAU MOBILE.

3.2.1. — Glossosomatinae (fig. 12).

Habitat et nutrition. — Les larves de Glossosomatinae vivent sur les pierres des ruisseaux, généralement en courant lent ou modéré. Pour *Glossosoma conformis* (s. n. *G. boltoni*), Scott [1958] a montré que la distribution en fonction de la vitesse du courant présentait un maximum entre 0,20 et 0,30 m/s; l'histogramme relatif à cette espèce indique une forte diminution de la densité

de part et d'autre du mode. En Italie, dans les sources de l'Ombrie, le nombre de larves et de nymphes d'*Agapetus* gr. *fuscipes* augmente avec l'accroissement du courant, pour des vitesses inférieures à 0,38 m/s [MORETTI et GIANOTTI 1962]. En vallée d'Aure, les plus forts pourcentages du peuplement trichoptérologique sont atteints dans les courants lents à modérés par *Synagapetus insons*, *Agapetus fuscipes*, *Glossosoma conformis* et *G. boltoni* [DÉCAMPS 1967 b]. SCOTT [1958] a envisagé les causes possibles de cette répartition pour *Glossosoma conformis* : la localisation des larves sur les faces éclairées des pierres peut être mise en corrélation avec le mode de nutrition. Les Glossosomatinae sont typiquement des racleurs de substrat, vivant de diatomées et d'algues microscopiques [NIELSEN 1942, BADCOCK 1949, JONES 1950, 1951, DITTMAR 1955, SCOTT 1958]. Les adaptations des pièces buccales en rapport avec la réception de cette nourriture ont été décrites pour *Agapetus fuscipes* [NIELSEN 1942].

FIG. 12. — Distribution des Glossosomatinae dans le bassin de la Garonne (les aires indiquées en traits pleins correspondent aux limites d'abondance maximale, celles en traits interrompus aux limites de présence).

Répartition dans le bassin de la Garonne (fig. 12). — *Synagapetus insons* est la plus sténotherme et la plus montagnarde des espèces de ce groupe; elle est abondante dans les sources et ruisselets froids de haute altitude. *Agapetus fuscipes*, surtout abondante dans les ruisseaux et petites rivières entre 500 et 1 300 m, remonte au-dessus de 2 000 m dans les déversoirs des lacs de l'étage subalpin. La répartition de *Glossosoma conformis* est semblable, bien que cette espèce soit plus rare qu'*Agapetus fuscipes* au-dessus de 500 m. *Agapetus delicatulus*, *A. ochripes* et *Glossosoma guyaentinum* vivent dans des rivières de basse altitude (Volp, Arize, Lez, parties inférieures de la Neste et de la Pique). *Agapetus laniger* semble les remplacer vers l'aval, jusque dans la Garonne en amont de Toulouse.

Les rapports sont semblables pour les quatre espèces récoltées dans la vallée de l'Aude : *Agapetus fuscipes*, *A. laniger*, *A. ochripes* et *Glossosoma guyaentinum* [DÉCAMPS 1967 a]. Vers l'ouest, on note une plus grande abondance d'*A. delicatulus* dans les ruisseaux et petites rivières (Nivelle, Nive, vallée d'Aspe) ainsi que le remplacement de *Glossosoma guyaentinum* par *G. spoliatum*.

3.2.2. — Goeridae et *Thremma gallicum* (fig. 13).

Les larves de *Thremma* et de Goeridae possèdent un maxillo-labium semblable et un fourreau construit sur le même type [BOTOSANEANU 1956]. Ces espèces ont été regroupées d'après ces caractères, malgré les expansions latérales différentes des fourreaux de *Thremma gallicum* et de ceux des Goeridae.

L'habitat des Goeridae et des Thremmatidae est semblable à celui des Glossosomatinae. Par rapport à la vitesse du courant, SCOTT [1958] a noté, pour *Silo pallipes*, un plus grand étalement de la distribution que pour *Glossosoma conformis*. Pour NIELSEN [1942], les larves de *Silo pallipes* et *S. nigricornis* sont abondantes entre 0,40 et 0,70 m/s et disparaissent pour des vitesses supérieures. La comparaison des distributions d'*Agapetus fuscipes* et de *Silo graellsii* dans la Neste de Couplan montre une diminution de la première et une augmentation de la seconde des courants nuls à rapides, au-dessous de 0,60 m/s. Ces données diffèrent de celles de MORETTI et GIANOTTI [1962] : dans les sources de l'Ombrie, le nombre de larves et de nymphes d'*Agapetus* gr. *fuscipes* augmente avec l'accroissement du courant, pour des vitesses inférieures à 0,38 m/s, à l'inverse de *Silo* gr. *nigricornis*. Ces différences peuvent être dues à des différences spécifiques; il est aussi possible que *S. nigricornis* soit moins rhéophile au voisinage des sources.

Les larves de Thremmatidae et de Goeridae présentent une profonde transformation des pièces buccales, en rapport avec leur

mode de nutrition [NIELSEN 1942]. Ces larves raclent le substrat et se nourrissent essentiellement de diatomées [SILTALA 1907, SLACK 1936, NIELSEN 1942, DITTMAR 1955].

FIG. 13. — Distribution de *Thremma gallicum* et des Goeridae dans le bassin de la Garonne.

Répartition dans le bassin de la Garonne. — *Thremma gallicum*, surtout abondante au voisinage des sources au-dessus de 1500 m peut aussi être récoltée dans les ruisseaux en altitude moyenne. *Silo graellsii* présente une amplitude altitudinale semblable; elle vit dans les déversoirs des lacs de haute altitude et dans les ruisseaux de moyenne montagne. Vers 500 m, *S. piceus* la remplace dans les grandes rivières, *S. nigricornis* dans les ruisseaux et

petites rivières de moindre altitude. *Goera pilosa* a été récoltée dans des rivières de plaine (Volp, Arize) et dans la Garonne en amont de Toulouse.

Silo graellsii n'a pas été observée à l'ouest de la vallée d'Aure. *Goera pilosa*, *Silo nigricornis* et *Silo piceus* coexistent en de mêmes portions de cours d'eau dans les vallées de la Nivelle, de la Nive et du Gave d'Ossau. *Silo nigricornis* remonte jusqu'aux environs de 1 000 m en vallée d'Aspe [DÉCAMPS 1967 a]. Vers l'est, *Silo graellsii* forme des populations abondantes dans la vallée de l'Aude vers 1 400-1 500 m alors que *S. piceus* a été récoltée vers 400 m en cette même vallée.

3.2.3. — Limnephilidae racleurs de substrat (fig. 14).

Un comportement de racleur de substrat a été observé chez certains Limnephilidae. Les espèces de la famille les mieux adaptées à ce régime sont celles du genre *Apatania*. Pour les espèces pyrénéennes, un « faciès apatania » peut encore être reconnu chez les larves de *Drusus rectus*, *Drusus sp. (n. sp.)*, *Ecclisopteryx guttulata* et *Anomalopterygella chauviniana*. Les ressemblances morphologiques entre les larves d'*Apatania*, d'*Ecclisopteryx* et de certains *Drusus* sont par ailleurs bien connues [DESPAX 1927, NIELSEN 1943]. Elles peuvent être mises en corrélation avec des caractères éthologiques voisins et ces espèces sont regroupées dans la figure 14.

Comme les Glossosomatinae, Thremmatidae et Goeridae, les Limnephilidae racleurs de substrat vivent sur substrat pierreux; leur localisation par rapport aux vitesses du courant paraît cependant plus variable que pour les espèces précédentes. NIELSEN [1942] note en effet 45-75 cm/s pour *Apatania muliebris*, 50-80 cm/s pour *Ecclisopteryx guttulata*. Cette dernière semble avoir été trouvée dans des courants plus faibles par SCOTT [1958]. Dans les Pyrénées, *Apatania stylata*, *A. meridiana*, *Drusus sp. (n. sp.)*, *Drusus rectus* aux limites supérieures de sa répartition altitudinale et *Anomalopterygella chauviniana* ont été récoltées en abondance, pour des vitesses de courant généralement inférieures à 30 cm/s. *Drusus rectus* atteint des pourcentages plus importants en courant rapide (> 50 cm/s) à la limite inférieure de sa répartition altitudinale.

Répartition dans le bassin de la Garonne. — Parfois très abondante dans les sources froides de haute altitude, *Apatania stylata* devient rare hors de leur voisinage immédiat. *Drusus rectus* présente des préférences semblables mais s'étend beaucoup plus vers les altitudes inférieures (jusqu'à 700 m) et vers les débits plus importants (ruisseaux et petites rivières). *Ecclisopteryx guttulata*

FIG. 14. — Distribution des Limnephilidae râcleurs de substrat dans le bassin de la Garonne [les aires indiquées en traits pleins correspondent aux limites d'abondance maximale (classe $\geq$ III), celles en traits interrompus aux limites de présence].

et *Anomalopterygella chauviniana* ont été récoltées à plus basse altitude dans des rivières à débit plus important. *A. chauviniana* a aussi été récoltée au-dessus de 2 000 m, dans un lac de la vallée de l'Ariège [BERTRAND 1951]. Deux espèces de ce groupe sont limitées à des sources de moyenne et de basse altitude : *Apatania meridiana* entre 900 et 1 400 m, *Drusus* sp. (n. sp.) entre 400 et 700 m.

3.2.4. — *Drusus discolor* (fig. 15).

La larve de *Drusus discolor* diffère des deux autres *Drusus* pyrénéens par sa morphologie et son comportement. Son fourreau et son mode de fixation au substrat [LESTAGE 1921] lui permettent de vivre dans des courants rapides à très rapides. Il est fréquent de trouver les larves, fixées perpendiculairement au substrat, pour des vitesses de courant voisines de 1 m/s. La larve racle la couverture biologique du substrat pour se nourrir. Son régime est cependant plus varié que celui des espèces précédentes; des algues filamenteuses et des mousses (*Bryum*) composent aussi la nourriture de *D. discolor*, en particulier aux stades les plus jeunes.

FIG. 15. — Distribution de *Drusus discolor* dans le bassin de la Garonne (par ordre de dimension décroissante, les cercles correspondent aux abondances de classe IV, de classe III, de classes II et I).

Drusus discolor est une des espèces les plus abondantes dans les ruisseaux froids de haute altitude; elle peut toutefois supporter des amplitudes thermiques importantes [DÉCAMPS 1967 b]. Elle est moins fréquente au-dessous de 1 500 m.

4. — LARVES A RÉGIME MIXTE

4.1. — Espèces des courants rapides à très rapides : Brachycentridae (fig. 16 A à C).

Les espèces de la famille des Brachycentridae ont été regroupées dans un même schéma (fig. 16 A). Les caractères biologiques de *Brachycentrus subnubilus*, *Oligoplectrum maculatum* et des *Micrasema* sont différents; deux tendances communes peuvent toutefois être retenues :

— les larves ancrent fréquemment leur fourreau au substrat au moyen de prolongements secrétés. Ce comportement a été décrit par NIELSEN [1943 b] pour *Oligoplectrum maculatum* et signalé par HICKIN [1943 c] pour *Brachycentrus subnubilus*; il est fréquent chez les *Micrasema* pyrénéennes lorsque ces dernières vivent sur substrat pierreux.

— les larves et surtout les nymphes sont souvent regroupées en colonies. Les fourreaux, fixées parallèlement les uns aux autres par des filaments secrétés forment alors des paquets de plusieurs dizaines d'individus, notamment chez *Oligoplectrum maculatum* [DELPÉRÉE 1922, NIELSEN 1943 b], *Micrasema vestitum* et *M. moestum*.

Les larves de Brachycentridae peuvent racler le substrat, se nourrir de mousses, d'algues filamenteuses ou de végétaux supérieurs. Pour les *Micrasema*, les fourreaux larvaires sont entièrement secrétés chez *M. morosum* et *M. longulum*, formés de fines particules minérales chez *M. minimum*, mixtes chez *M. vestitum* et *M. moestum*.

Dans les Pyrénées, *Oligoplectrum maculatum* et *Brachycentrus subnubilus* n'ont été récoltées qu'à l'état adulte et cette comparaison porte principalement sur les larves de *Micrasema*.

Dans le bassin de la Garonne (fig. 16 A), *M. morosum* est abondante dans les mousses des sources et des ruisseaux froids de haute altitude [DÉCAMPS 1967 b]. Elle a surtout été récoltée dans des mousses des genres *Hypnum* et *Bryum*, notamment dans des touffes d'*Hypnum falcatum* BRID. *M. vestitum* vit en abondance accrochée aux lanières formées par *Fontinalis squamosa* (L.) dans des sources et ruisseaux de moyenne altitude; elle devient rare dans les rivières. *M. minimum* est surtout abondante dans les

FIG. 16 A à C. — Distribution des Brachycentridae, A : dans le bassin de la Garonne; B : dans les vallées d'Aspe et d'Ossau; C : dans la vallée de l'Aude.

ruisseaux et petites rivières entre 400 et 1 400 m. *M. longulum*, plus rare dans le bassin de la Garonne, occupe à peu près la même position; elle est cependant plus fréquente dans les rivières à plus fort débit. Enfin, *M. moestum* est localisée aux ruisseaux et petites rivières de basse altitude.

Un schéma analogue se retrouve dans les vallées d'Aspe et d'Ossau (fig. 16 B) où *M. vestitum* occupe des altitudes plus basses. Dans la vallée de l'Aude (fig. 16 C), *M. morosum* n'a été retrouvée qu'au-dessus de 2 200 m; *M. vestitum* paraît plus localisée.

FIG. 17. — Distribution et abondance des *Micrasema* du bassin de la Garonne suivant la température maximale de la station de récolte (l'épaisseur des traits correspond aux classes d'abondance définies précédemment [DÉCAMPS 1967 b]).

Ces vicariances au sein du genre *Micrasema* peuvent encore être traduites par la distribution des espèces en fonction des températures maximales des stations de récolte (fig. 17).

4.2. — Espèces des courants lents à rapides : *Potamophylax* et *Allogamus* (fig. 18).

Ces espèces sont abondantes dans les parties calmes des cours d'eau, sur de fins débris végétaux. Il leur est cependant possible de s'accommoder de courants modérés à rapides, en particulier lorsque les larves sont âgées [NIELSEN 1942, DÉCAMPS 1967 b]. Les larves d'*Allogamus despaxi* et *A. stadleri* ne sont pas connues.

Les *Potamophylax* et *Allogamus* se nourrissent essentiellement de matériaux végétaux le plus souvent d'origine exogène [SLACK 1936, NIELSEN 1942, SCOTT 1958, BADCOCK 1949, JACQUEMART et COINEAU 1963]. Dans le Massif de Néouvielle, les larves d'*Allogamus auricollis*, notamment lorsqu'elles sont groupées, peuvent se comporter en carnivores occasionnels, plusieurs individus happant et dévorant une même proie. Un comportement de racleur de substrat a aussi été signalé chez cette espèce [DITTMAR 1955].

FIG. 18. — Distribution des *Potamophylax* et des *Allogamus* dans le bassin de la Garonne (les aires indiquées correspondent aux limites de la plus grande abondance (classes > III) pour *Allogamus auricollis*, aux limites de la présence pour les autres espèces.

Répartition dans le bassin de la Garonne. — *Potamophylax cingulatus* et *P. latipennis* présentent une large amplitude altitudinale. Leurs caractères écologiques diffèrent [DÉCAMPS 1966 b]. En haute montagne, *P. cingulatus* vit de préférence dans les milieux froids à faible amplitude thermique (lacs et déversoirs). En moyenne et basse altitude, *P. cingulatus* vit dans les sources et les ruisseaux, *P. latipennis* la remplace dans les rivières à débit plus important. *P. nigricornis*, plus localisée, a été récoltée dans des sources et ruisseaux de moyenne montagne. *Allogamus auricollis* présente une amplitude altitudinale analogue à celle de *P. latipennis* mais ne

parvient pas jusqu'aux lacs de l'étage subalpin. Cette espèce est surtout abondante dans les grands ruisseaux entre 1 000 et 1 900 m en vallée d'Aure [DÉCAMPS 1967 b]. Dans les rivières de plaine, *P. latipennis* et *A. auricollis* sont rejointes puis remplacées par *Allogamus ligonifer*. Les deux autres espèces d'*Allogamus* sont rares : *A. stadleri* localisée dans les ruisseaux froids de la haute vallée de la Garonne entre 1 400 et 1 800 m, *A. despari* récoltée une fois sur les rives d'un affluent de la Neste d'Aure.

Dans les autres vallées du versant nord-pyrénéen, les positions relatives sont semblables, avec *Potamophylax cingulatus* et *P. nigricornis* dans les sources et les ruisseaux, *P. latipennis* dans les ruisseaux et rivières, *Allogamus ligonifer* dans les rivières de basse altitude [DÉCAMPS 1967 a]. Les autres espèces du genre *Allogamus* n'ont été récoltées que dans le bassin de la Garonne.

4.3. — Espèces des courants nuls et lents.

4.3.1. — LIMNEPHILIDAE AUTOMNAUX (fig. 19 et 20).

Plusieurs Limnephilidae automnaux fréquentent, à l'état larvaire, les parties calmes des sources, ruisseaux et rivières. Dans les Pyrénées, ce sont les espèces des genres *Melampophylax*, *Halesus* et *Anabolia* d'une part, les espèces de la tribu des Chaetopterygini d'autre part.

A. — Les larves de *Melampophylax mucoreus*, *Halesus digitatus*, *H. radiatus* et *Anabolia nervosa* vivent dans les zones calmes des cours d'eau, fréquemment sur des débris végétaux accumulés sur les bords [LESTAGE 1921, NIELSEN 1942, HICKIN 1943 a, 1949, JONES 1950]. Dans leur milieu naturel, ces larves se nourrissent de fragments végétaux, plus rarement d'animaux [SLACK 1936, NIELSEN 1942, JONES 1950, DITTMAR 1955, MORETTI 1956]. Les larves de *Melampophylax mucoreus* peuvent se comporter en racleurs de pierres comme l'a signalé FROCHOT [1963]; en présence de courant elles s'accumulent sur les bords calmes et se nourrissent de fins débris végétaux.

Répartition dans le bassin de la Garonne (fig. 19). — *Melampophylax mucoreus* vit dans les sources et leurs ruisseaux émissaires au-dessus de 1 000 m d'altitude; elle forme des populations importantes à proximité des sources de l'étage subalpin. *Halesus digitatus* la remplace dans des milieux semblables de moyenne montagne. *Halesus radiatus* présente une grande amplitude altitudinale; elle vit dans les rivières en plaine et en moyenne montagne, dans les lacs et leurs déversoirs au-dessus de 1 800 m. *Anabolia nervosa*

enfin, est localisée aux ruisseaux et rivières de plaine, dans l'avant-pays pyrénéen.

FIG. 19. — Distribution des espèces des genres *Melampophylax*, *Halesus* et *Anabolia* dans le bassin de la Garonne.

B. — Les espèces de la tribu des Chaetopterygini sont bien connues par leur période de vol tardive et le faciès caractéristique des adultes [SCHMID 1952]. La présence de ces derniers sur la neige est fréquente. Les larves vivent généralement dans les eaux peu agitées, sur les bords des cours d'eau ou la zone littorale des lacs. Les larves de *Ch. villosa* se nourrissent de fins détritux végétaux et d'algues tapissant le fond [HICKIN 1948], moins fréquemment d'animaux [DITTMAR 1955].

FIG. 20. — Distribution des Chaetopterygini dans le bassin de la Garonne.

Dans le bassin de la Garonne (fig. 20), *Chaetopteryx villosa* présente une grande amplitude altitudinale. Généralement localisée aux sources et ruisseaux, elle peut être récoltée dans des rivières de moyenne altitude et dans des lacs de haute montagne. *Annitella pyrenaea* est caractéristique de ces lacs, sa présence dans les déversoirs et les sources limnocrènes est plus rare [DÉCAMPS 1967 b]. Des adultes d'*Annitella obscurata* ont été récoltés sur les rives d'un affluent de la Neste d'Aure. *Chaetopteryx* sp. (gr. major) vit, vers 300 m d'altitude dans une source et son émissaire de la vallée du Volp.

Pour les deux groupes précédents, *Halesus radiatus* et *Chaetopteryx villosa* présentent la plus grande amplitude altitudinale dans le bassin de la Garonne; ce sont aussi les espèces les plus répandues sur l'ensemble du versant nord-pyrénéen.

4.3.2. — ODONTOCERUM ALBICORNE ET SERICOSTOMATIDAE (fig. 21).

Les larves d'*Odontocerum albicorne* vivent généralement sur les bords calmes des ruisseaux, fréquemment en compagnie de *Sericostoma personatum*. La distribution d'*O. albicorne* a, pour cette raison, été comparée à celle des Sericostomatidae, malgré un régime alimentaire différent.

FIG. 21. — Distribution d'*Odontocerum albicorne* et des Sericostomatidae dans le bassin de la Garonne.

Comme les autres Sericostomatidae, *Sericostoma personatum* vit dans les parties calmes des ruisseaux [NIELSEN 1948 a]; sa nourriture est constituée de fragments végétaux divers — feuilles mortes essentiellement —, plus rarement d'organismes animaux [SLACK 1936, JONES 1950]. Une nourriture végétale a aussi été signalée chez *Notidobia ciliaris* [BADCOCK 1949]. Les dissections de tubes digestifs des *Schizopelex furcifera* de la vallée d'Aure ont montré une nourriture identique. *Odontocerum albicorne* a le même habitat que les espèces précédentes mais sa présence en courant modéré paraît moins accidentelle en moyenne altitude. La base de sa nourriture est aussi d'origine végétale; la présence de restes animaux dans le tube digestif est cependant fréquente [SILTALA 1907, SLACK 1936, NIELSEN 1942, JONES 1949, DITTMAR 1955, MORETTI 1956].

Répartition dans le bassin de la Garonne (fig. 21). — *Sericostoma personatum* et *Odontocerum albicorne* présentent une forte affinité cénotique dans le massif de Néouvielle [DÉCAMPS 1967 b]. Elles ont sensiblement la même amplitude altitudinale. En haute montagne, elles vivent principalement dans les déversoirs de lacs mais peuvent aussi se développer dans la zone littorale des lacs de l'étage subalpin. En basse altitude, *S. personatum* est plus fréquente dans les rivières à débit plus important. *Schizopelex furcifera* est localisée aux sources et ruisseaux de basse et moyenne montagne; *Notidobia ciliaris* a été récoltée dans de petites rivières, au-dessous de 500 m d'altitude.

4.3.3. — LIMNEPHILUS ET RHADICOLEPTUS.

Les *Limnephilus* et *Rhadicoleptus spinifer* sont des formes d'eau dormante. Plusieurs *Limnephilus* ont été récoltés au-dessus de 2 000 m dans les Pyrénées centrales : *L. bipunctatus* dans des mares temporaires, *L. affinis*, *L. centralis*, *L. coenosus*, *L. gadarramicus* et *L. griseus* dans les lacs, *L. sparsus* dans des lacs et des sources tourbeuses. Excepté *L. gadarramicus*, ce sont des espèces à large amplitude altitudinale, vivant dans des eaux stagnantes de basse montagne et de plaine. Parmi les autres espèces, *L. hirsutus* se distingue par son aptitude à vivre dans les cours d'eau de montagne. *Rhadicoleptus spinifer* n'a pas été trouvée au-dessous de 1 000 m dans le bassin de la Garonne. Elle vit dans des sources et ruisselets à eau calme des terrains marécageux sur l'ensemble du versant nord-pyrénéen.

4.3.4. — BERAEEIDAE (fig. 22).

Les larves de Beraeidae ont des habitats assez variés. Elles ont été récoltées dans les eaux calmes des sources et des ruisseaux, en eau courante, dans des mousses et sur des surfaces hygropétriques

[NIELSEN 1942, VAILLANT 1953-1954, DITTMAR 1955, HICKIN 1959]. Ce sont essentiellement des herbivores mais leur régime alimentaire est lui aussi très varié : algues, feuilles mortes, débris végétaux ou animaux [VAILLANT 1953-1954].

FIG. 22. — Distribution des Beraeidae dans le bassin de la Garonne.

Dans le bassin de la Garonne, *Beraea pullata*, *Ernodes articularis* et *Beraeodes minutus* ont été récoltés dans des sources de basse et moyenne montagne et dans leurs émissaires. La moins alticole de ces espèces est *Beraeodes minutus*; elle est abondante dans une source du bassin du Lez, vers 600 m. *Beraea maurus* présente une amplitude altitudinale plus large; elle a été récoltée dans deux rivières au-dessous de 500 m.

Beraea maurus est la plus fréquente sur l'ensemble du versant nord-pyrénéen. *Beraea dira* et *Beraemyia squamosa* n'ont été récoltées que dans la vallée de la Nive, à l'état adulte.

4.4. — Espèces de l'association pariétale des grottes : groupe *Stenophylax*.

Les adultes de ces espèces sont régulièrement capturés dans des grottes. L'influence de ce comportement sur la répartition des espèces, et plus particulièrement des larves, reste encore à définir. A côté de la présence régulière de nombreux adultes dans les grottes, on peut cependant noter :

— l'existence d'une lente maturation des ovaires chez les femelles [BITSCH et FROCHOT 1962] ; d'après les données de NOVAK et SEHNAL [1965], ce caractère peut être mis en relation avec l'aptitude de ces espèces à vivre dans des ruisseaux temporaires [DÉCAMPS et MAGNÉ 1966].

— la possibilité pour certaines de ces espèces de déposer leurs œufs dans des milieux asséchés (*Stenophylax fissus*, *S. mucronatus*, *S. permistus*). On peut ainsi supposer que la période d'assèchement serait passée, en partie par les adultes au cours de leur diapause imaginale (effectuée pour de nombreux individus en milieu souterrain), en partie par les pontes déposées dans des ruisseaux asséchés, à la manière de *Limnephilus bipunctatus* dans les mares temporaires du massif de Néouvielle [DÉCAMPS 1967 b].

— l'abondance des espèces de ce groupe dans les petits cours d'eau sur substrat calcaire, notamment sur la bordure sud du Massif Central.

FIG. 23. — Répartition altitudinale des espèces du groupe *Stenophylax* dans le bassin de la Garonne.

Les larves du groupe *Stenophylax* sont généralement rassemblées dans les portions à cours lent ou nul de petits cours d'eau (ruisselets et ruisseaux). La larve de *Stenophylax testaceus* supporte cependant des courants plus rapides [BOURNAUD et al. 1961].

Dans le bassin de la Garonne (fig. 23), seule, *Stenophylax sequax* a été récoltée régulièrement en haute altitude, dans les ruisselets de la prairie subalpine. Quelques exemplaires de *S. vibex vibex* et *S. nycterobius*, ont été récoltés dans les émissaires de deux sources au-dessus de 2 000 m.

5. — AUTRES ESPÈCES

5.1. — Hydroptilidae.

Deux groupes écologiques peuvent être distingués chez les Hydroptilidae pyrénéens. Le premier comprend les espèces des

FIG. 24. — Distribution des Hydroptilidae des courants rapides dans le bassin de la Garonne.

genres *Oxyethira*, *Orthotrichia* et *Hydroptila*. Ce sont des formes d'eau calme, vivant dans des amas d'algues filamenteuses dont elles se nourrissent en suçant le contenu [NIELSEN 1948 b]. Le second, moins homogène, comprend trois genres rhéophiles *Ithytrichia*, *Stactobia* et *Ptilocolepus*. Les *Ithytrichia* se nourrissent essentiellement des diatomées recouvrant les pierres des ruisseaux et rivières en courant rapide. Les *Stactobia* font partie de la faune madicole [VAILLANT 1956]. *Ptilocolepus granulatus* vit dans les mousses et les hépatiques qu'elle utilise pour sa nourriture et pour construire son étui [THIENEMANN 1950]; cette espèce mange aussi les algues du substrat [DITTMAR 1955].

Les espèces du premier groupe ont surtout été récoltées à l'état adulte au bord de rivières de basse altitude sur le versant nord-pyrénéen [DÉCAMPS 1967 a]. Les espèces du second groupe ont été réunies dans la figure 24. Chez les *Stactobia*, *S. beatensis* est plus localisée que *S. maclachlani* et *S. eatoniella*. *Ptilocolepus granulatus* vit dans les sources et ruisseaux en altitude moyenne. Des adultes d'*Ithytrichia* ont été récoltés sur les bords de rivières de basse altitude.

5.2. — Leptoceridae.

FIG. 25. — Répartition altitudinale des Leptoceridae dans le bassin de la Garonne.

La nourriture des espèces de cette famille est assez variée [SLACK 1936, DITTMAR 1955]. Les Leptoceridae semblent être essentiellement des herbivores mais le régime d'un grand nombre d'entre eux est encore inconnu. La majorité des espèces vit en eau tranquille; *Athripsodes bilineatus* a cependant été signalée en courant rapide [HICKIN 1953, DÉCAMPS 1967 b].

Distribution altitudinale (fig. 25). — La plupart des Leptoceridae ont été capturés au bord de rivières de basse altitude. Plusieurs exceptions peuvent être signalées :

— *Mystacides azurea* remonte en haute montagne dans les lacs ensoleillés de l'étage subalpin.

— *Adicella filicornis* vit au voisinage de sources en moyenne et en basse altitude, *A. reducta* dans des ruisseaux de montagne. Une localisation semblable a été signalée par BOTOSANEANU et NOVAK [1965].

— Enfin, parmi les *Athripsodes*, *A. albifrons* et *A. dissimilis* présentent une plus grande amplitude altitudinale; elles n'ont cependant pas été récoltées au-dessus de 1 000 m.

5.3. — Lepidostomatidae.

FIG. 26. — Distribution des Lepidostomatidae dans le bassin de la Garonne.

Trois espèces de cette famille ont été récoltées dans le bassin de la Garonne. *Crunoecia irrorata* est considérée par PERCIVAL et WHITEHEAD [1929] comme caractéristique de l'habitat muscicole; elle a aussi été récoltée sur des coussins de feuilles et de brindilles en décomposition [NIELSEN 1943]. HICKIN [1943 b] signale *Lepidostoma hirtum* en milieu calme, sur des tiges d'herbes submergées. D'après LESTAGE [1921], la larve de *Lasiocephala basalis* serait plus rhéophile que les précédentes.

La distribution de ces espèces est indiquée dans la figure 26. *Crunoecia irrorata* est une forme de sources et ruisseaux de moyenne altitude, *Lepidostoma hirtum* et *Lasiocephala basalis* des formes de rivières de basse altitude.

CONCLUSION : LES GRANDS TYPES DE DISTRIBUTION DANS LE BASSIN DE LA GARONNE

Le regroupement des aires de distribution permet de distinguer 6 grands types de distribution dans le bassin de la Garonne (fig. 27).

1. — Espèces bien représentées au-dessus de 2 000 m, plus rares au-dessous de 1 000 m.

Rhyacophila angelieri,
Rhyacophila contracta,
Rhyacophila evoluta,
Synagapetus insons,
Plectrocnemia laetabilis,
Plectrocnemia scruposa,
Apatania stylata,

Drusus discolor,
Drusus rectus,
Limnephilus guadarramicus,
Rhadicleptus spinifer,
Potamophylax cingulatus,
Melampophylax mucoreus,
Annitella pyrenaea,
*Micrasema morosum*¹.

Ce sont pour la plupart des sténothermes de haute altitude. Ces espèces sont constantes ou accessoires dans les groupements 2, 3, 4 et 10 de la vallée d'Aure [DÉCAMPS 1967 b]. Deux d'entre elles vivent dans les lacs — *Annitella pyrenaea* et *Limnephilus guadarramicus* (groupement 1). *Rhyacophila evoluta* et *Plectrocnemia scruposa* peuvent aussi faire partie du groupement 5 des déversoirs de lac. Aux limites inférieures de leur répartition alti-

1. Les espèces sont signalées dans l'ordre adopté dans un article précédent [DÉCAMPS 1967 b].

tudinale, ces espèces entrent dans la composition des groupements localisés dans les sources et ruisseaux de moyenne montagne. Les Trichoptères constructeurs de filets ne sont représentés que par des formes carnivores (*Plectrocnemia laetabilis* et *P. scruposa*).

La distribution de *Rhyacophila contracta* (fig. 4 A à C) donne un exemple de la distribution d'est en ouest de ces espèces sur le versant nord-pyrénéen. Leurs limites altitudinales s'abaissent au-dessous de 500 m dans la partie occidentale de la chaîne (vallées d'Aspe et d'Ossau, Nive, Nivelle). Dans ces vallées, les densités

FIG. 27. — Les grands types de distribution des Trichoptères du bassin de la Garonne (explications dans le texte; les limites des aires sont approximatives).

maximales sont atteintes aux environs des sources les plus élevées.

Du point de vue biogéographique, on peut distinguer :

- des endémiques pyrénéennes : *Rh. angelieri*, *A. stylata*, *A. pyrenaea*,
- des endémiques pyrénéo-espagnoles : *Rh. contracta*, *P. laetabilis*, *P. scruposa*, *S. insons*, *L. gadarramicus*,
- des espèces communes aux Pyrénées et au Massif Central : *D. rectus*, *Rh. spinifer*,
- des espèces réparties dans d'autres régions montagneuses, plus rares en plaine : *Rh. evoluta*, *D. discolor*, *M. morosum*, *P. cingulatus*, *M. mucoreus*.

2. — Espèces à grande amplitude altitudinale, remontant au-dessus de 1 800-2 000 m.

Divers types de distribution peuvent être distingués.

A. — Espèces de rivières de basse altitude, vivant dans les milieux stagnants — lacs et mares — de haute montagne.

Polycentropus flavomaculatus,
Cyrtus cintranus,
Anomalopterygella chauviniana,
Limnephilus affinis,
Limnephilus bipunctatus,
Limnephilus centralis,

Limnephilus coenosus,
Limnephilus extricatus,
Limnephilus griseus,
Limnephilus sparsus,
Potamophylax latipennis,
Halesus radiatus,
Mystacides azurea.

Ces espèces constituent la majeure partie du peuplement trichoptérologique des eaux stagnantes du massif de Néouvielle (groupe-ment 1). Elles sont, pour la plupart, réparties dans toute l'Europe. Les plus localisées — *C. cintranus* et *A. chauviniana* — vivent dans les Pyrénées, le Massif Central et les Mittelgebirge.

B. — Espèces des ruisseaux et rivières de basse et moyenne montagne, vivant dans les déversoirs de lacs en haute altitude.

Rhyacophila meridionalis,
Rhyacophila mocsaryi,
Rhyacophila tristis,
Glossosoma conformis,
Agapetus fuscipes,
Philopotamus montanus,
Philopotamus variegatus,

Hydropsyche pellucidula,
Potamophylax latipennis,
Odontocerum albicorne,
Silo graellsii,
Sericostoma personatum.

Elles sont constantes ou accessoires dans les groupements des déversoirs de lacs de l'étage subalpin (ainsi que dans plusieurs

groupements localisés en moyenne altitude : 6, 11 et 12). Leur répartition géographique est semblable à celle des espèces du groupe A. *Rh. mocsaryi* et *S. graellsii* sont plus précisément montagnardes, *Rh. meridionalis* est connue des Pyrénées et du Massif Central. En haute montagne, quelques espèces peuvent se trouver à la fois dans les lacs et dans leurs déversoirs. C'est le cas notamment de *P. latipennis*, *O. albicorne* et *S. personatum*.

C. — Espèces de sources et ruisselets.

Rhyacophila laevis,
Rhyacophila rupta,
Wormaldia triangulifera,
Stactobia eatoniella,
Stactobia maclachlani,

Stenophylax nycterobius,
Stenophylax sequax,
Stenophylax vibex,
Chaetopteryx villosa,
Thremma gallicum.

Ces espèces sont fréquentes dans les sources, rochers suintants ou ruisseaux de moyenne montagne. Elles occupent des milieux semblables en haute montagne. En vallée d'Aure, certaines d'entre elles participent aux groupements 10 des déversoirs de tourbières froides et 13 des ruisselets de la prairie subalpine.

3. — Espèces des sources et ruisseaux de basse et moyenne montagne.

Rhyacophila denticulata,
Rhyacophila eatoni,
Rhyacophila martynovi,
Rhyacophila philopotamoides,
Rhyacophila praemorsa,
Wormaldia occipitalis,
Plectrocnemia conspersa,
Tinodes dives,
Tinodes maclachlani,
Tinodes rostocki,
Diplectronea felix,
Ptilocolepus granulatus,
Stactobia beatensis,
Apatania meridiana,
Drusus sp. (n. sp.),
Potamophylax nigricornis,
Halesus digitatus,
Anisogamus difformis,

Stenophylax fissus,
Stenophylax militis,
Stenophylax mucronatus,
Stenophylax permistus,
Stenophylax sequax,
Mesophylax aspersus,
Mesophylax impunctatus,
Chaetopteryx sp. (gr. major),
Beraea maurus,
Beraea pullata,
Ernodes articularis,
Beraeodes minutus,
Adicella filicornis,
Adicella reducta,
Crunoecia irrorata,
Micrasema vestitum,
Schizopelex furcifera.

Ces espèces, sténothermes de basse et moyenne montagne, dépassent rarement 1 500 m d'altitude. La distinction des espèces de basse altitude (< 600 m) de celles de moyenne altitude (entre 600 et 1 600 m) devient délicate dès que les espèces sont bien représentées. En vallée d'Aure, les plus alticoles peuvent faire partie des groupements 6, 7 et 8, localisés aux sources et ruisseaux de moyenne montagne. Certaines existent encore dans des cours d'eau

plus importants (*Rh. martynovi*, *M. vestitum*, *B. maurus*). La plupart de ces espèces ont une répartition européenne. Ce type de distribution écologique est cependant celui de plusieurs endémiques pyrénéens (*Apatania meridiana*, *Drusus* sp. (n. sp.), *Chaetopteryx* sp. (gr. major) ou pyrénéo-espagnols (*Rhyacophila martynovi*, *Rh. denticulata*, *Rh. eatoni*, *Micrasema vestitum*, *Schizopelex furcifera*).

4. — Espèces des rivières de montagne.

<i>Rhyacophila oblitterata</i> ,	<i>Ecclisopteryx guttulata</i> ,
<i>Rhyacophila occidentalis</i> ,	<i>Limnephilus hirsutus</i> ,
<i>Glossosoma boltoni</i> ,	<i>Limnephilus ignavus</i> ,
<i>Glossosoma guyaentinum</i> ,	<i>Grammotaulius submaculatus</i> ,
<i>Plectrocnemia brevis</i> ,	<i>Allogamus auricollis</i> ,
<i>Plectrocnemia geniculata</i> ,	<i>Allogamus despaxi</i> ,
<i>Polycentropus intricatus</i> ,	<i>Anitella obscurata</i> ,
<i>Polycentropus kingi</i> ,	<i>Silo piceus</i> ,
<i>Hydropsyche instabilis</i> ,	<i>Micrasema longulum</i> ,
	<i>Micrasema minimum</i> .

Ces espèces ont été récoltées dans de grands ruisseaux et dans des rivières, entre 500 et 2 000 m d'altitude. Elles parviennent parfois jusqu'au voisinage des sources de moyenne altitude (*Hydropsyche instabilis*); elles peuvent aussi remonter dans les grands torrents de haute montagne mais n'atteignent que rarement 2 000 m (*Allogamus auricollis*). D'une manière générale, elles participent aux groupements localisés dans les ruisseaux et rivières de moyenne montagne en vallée d'Aure.

Aucune de ces espèces n'est strictement pyrénéenne, la moins répandue en Europe — *Polycentropus intricatus* — est commune aux Pyrénées et au Massif Central.

5. — Espèces localisées aux rivières de basse altitude.

<i>Rhyacophila fasciata</i> ,	<i>Hydroptila forcipata</i> ,
<i>Rhyacophila relictæ</i> ,	<i>Hydroptila lotensis</i> ,
<i>Agapetus delicatulus</i> ,	<i>Hydroptila occulta</i> ,
<i>Agapetus ochripes</i> ,	<i>Hydroptila simulans</i> ,
<i>Polycentropus corniger</i> ,	<i>Hydroptila tineoides</i> ,
<i>Cyrtus trimaculatus</i> ,	<i>Limnephilus lunatus</i> ,
<i>Wormaldia mediana</i> ,	<i>Anabolia nervosa</i> ,
<i>Chimarra marginata</i> ,	<i>Athripsodes albifrons</i> ,
<i>Paduniella vandeli</i> ,	<i>Athripsodes bilineatus</i> ,
<i>Tinodes assimilis</i> ,	<i>Athripsodes commutatus</i> ,
<i>Tinodes unicolor</i> ,	<i>Athripsodes dissimilis</i> ,
<i>Tinodes maculicornis</i> ,	<i>Triaenodes ochreellus</i> ,
<i>Tinodes waeneri</i> ,	<i>Oecetis notata</i> ,
<i>Lype phaeopa</i> ,	<i>Oecetis testacea</i> ,
<i>Lype reducta</i> ,	<i>Setodes uranius</i> ,
<i>Cheumatopsyche lepida</i> ,	<i>Goera pilosa</i> ,

Stactobiella ulmeri,
Ithytrichia lamellaris,

Silo nigricornis,
Lepidostoma hirtum,
Lasiocephala basalis,
Micrasema moestum,
Notidobia ciliaris.

Ces espèces sont rares ou absentes en vallée d'Aure; elles ont été récoltées dans le Volp, les parties inférieures du Lez ou de l'Ariège, ou dans certains affluents du cours inférieur de la Neste d'Aure (Le Nistos). Leur présence au-dessus de 500 à 600 m d'altitude est accidentelle.

Elles ont une répartition européenne; toutefois, *Paduniella vandeli* n'est connue que du Volp, *Rhyacophila relict*a est une forme pyrénéo-espagnole.

6. — **Espèces de grandes rivières, récoltées dans la Garonne en amont de Toulouse, rares ou absentes au-dessus de 500 m.**

Rhyacophila dorsalis,
Rhyacophila pascoei,
Agapetus laniger,
Polycentropus irroratus,
Holocentropus stagnalis,
Psychomyia pusilla,
Hydropsyche contubernalis,
Hydropsyche exocellata,
Hydropsyche ornatula,
Ithytrichia clavata,
Hydroptila angulata,
Hydroptila sparsa,
Limnephilus flavicornis,
Limnephilus flavospinosus,
Limnephilus rhombicus,

Grammotaulius atomarius,
Glyphotaelius pellucidus,
Allogamus ligonifer,
Athripsodes alboguttatus,
Athripsodes aterrimus,
Athripsodes cinereus,
Mystacides nigra,
Triaenodes conspersus,
Leptocerus interruptus,
Setodes punctatus,
Setodes viridis,
Brachycentrus subnubilus,
Oligoplectrum maculatum.

Excepté quelques espèces des canaux et fossés de la plaine toulousaine, ce sont des formes du potamon récoltées dans la Garonne en amont de Toulouse. Elles ne pénètrent vers l'intérieur de la chaîne pyrénéenne que dans les régions inférieures des rivières de montagne (*Rhyacophila dorsalis*, *Psychomyia pusilla*, *Allogamus ligonifer* en vallée d'Aure), ou dans les cours d'eau de la partie orientale (*Rh. dorsalis* dans l'Aude).

Elles présentent une large répartition géographique.

7. — **Altitude et zonation des eaux courantes.**

La figure 27 permet de préciser le rôle de l'altitude dans la zonation des eaux courantes.

Il n'est pas possible, dans un bassin prenant ses sources au-dessus de 2 000 m d'altitude de retrouver une zonation unique comme cela semble être le cas dans les ruisseaux de moyenne montagne. Ceci avait été signalé par ILLIES et BOTOSANEANU [1963] à la suite des recherches de BOTOSANEANU [1959] sur les Trichop-

tères des Carpates. L'étude des Plécoptères et Coléoptères d'eau courante des Pyrénées centrales a conduit BERTHÉLEMY [1966] à une conclusion semblable sur ce point.

La distribution des Trichoptères du bassin de la Garonne montre, à côté d'un premier type de zonation de basse et moyenne altitude, des séries différentes à partir de la haute montagne.

— Pour des altitudes semblables, deux types de zonation existent dans l'étage subalpin. Le premier comprend des espèces dont la distribution correspond au type 1; les remplacements d'espèces de l'amont vers l'aval sont rapides. Le second comprend les espèces dont la distribution correspond au type 2; les remplacements d'espèces de l'amont vers l'aval sont moins nets. L'étude des Trichoptères de la vallée d'Aure [DÉCAMPS 1967 b] a montré l'influence prépondérante des régimes thermiques dans la détermination de ces deux séries. Le torrent d'Estaragne, issu d'un névé et situé sur un versant froid d'une part, le torrent d'Estibère, alimenté par des lacs et situé sur un versant bien exposé d'autre part, sont caractéristiques des origines de ces deux types de zonation.

— Par ailleurs, si, après les confluences des cours d'eau, les diverses séries aboutissent à une zone unique où se mélangent les types de distribution 2, 5 et 6, l'apport des eaux de haute altitude crée des conditions spéciales dans les rivières de moyenne montagne (type de distribution 4). Entre 1 500 et 600 m, le peuplement de ces rivières n'est pas transformé par les apports des ruisseaux de moyenne montagne. Ce caractère est en accord avec les modifications observées par VAILLANT [1967] au niveau des confluences, « jamais dans le cours d'eau principal et par contre souvent dans l'affluent ». Dans le cas du bassin de la Garonne, le peuplement des rivières de basse montagne est donc encore soumis à l'influence des eaux de haute altitude; il diffère des peuplements de rivières identiques situées dans des bassins aux sources moins élevées.

RÉSUMÉ

Par suite de la diversité de leurs mœurs, les Trichoptères peuvent être rassemblés dans des groupes distincts dans lesquels les espèces, par leur comportement, par leur mode de nutrition et par leur localisation réagissent d'une manière semblable aux facteurs du milieu. Des vicariances peuvent être mises en évidence au sein de ces groupes dont les espèces occupent des niches écologiques semblables.

La distribution des espèces d'un même groupe est comparée et figurée dans des schémas faisant intervenir l'altitude et l'importance du cours d'eau (indiquée par le bassin versant) dans les vallées étudiées : bassin de la Garonne en amont de Toulouse, vallées d'Aspe et d'Ossau, vallée de l'Aude.

A partir de ces représentations, 6 grands types de distribution peuvent être distingués pour les Trichoptères du bassin de la Garonne :

- espèces bien représentées au-dessus de 2 000 m, plus rares au-dessous de 1 000 m,
- espèces à grande amplitude altitudinale, remontant au-dessus de 1 800-2 000 m,
- espèces des sources et ruisseaux de basse et moyenne montagne,
- espèces de rivières de montagne,
- espèces localisées aux rivières de basse altitude,
- espèces de grandes rivières, récoltées dans la Garonne en amont de Toulouse, rares ou absentes au-dessus de 500 m.

Ces types de distribution sont mis en rapport avec les groupements déterminés statistiquement en vallée d'Aure d'une part, avec la répartition géographique des espèces d'autre part.

VICARIANCIES OF THE CADDIS FLIES OF THE PYRENEES

As a result of the diversity of their habits, the Trichoptera can be placed in distinct groups in which the species, according to their behaviour, their feeding habits and their localisation react in a similar manner to the factors of the environment. Vicariancies can be shown within these groups of which the species occupy similar ecological niches.

The distribution of the species of the same group is compared and figured in graphs showing the altitude and the importance of the stream (indicated by the drainage area) in the valleys which were studied : basin of the Garonne above Toulouse, valleys of Aspe and Ossau, valley of the Aude.

Six main types of distribution can be deduced from these graphs, for the Trichoptera of the Garonne basin :

- species which are quite frequent above 2 000 meters, less frequent below 1 000 meters,
- species with a great altitudinal range, extending above 1 800-2 000 m,
- species in the springs and streams at low and medium altitude,
- species in mountain rivers,
- species limited to rivers at low altitude,
- species in large rivers, collected in the Garonne above Toulouse, rares or absents above 500 m.

The types of distribution are correlated with the groupings determined statistically in the valley of Aure on one hand and with the geographical distribution of the species on the other hand.

VIKARIANZEN BEI DEN TRICHOPTEREN AUS DEN PYRENÄEN

Die Trichopteren können nach der Verschiedenheit zusammengefasst werden, in denen die Arten sowohl in ihrem Verhalten als auch in ihre Ernährungsweise und in der Wahl ihres Habitats den Umweltfaktoren gegenüber auf ähnliche Weise reagieren. Die Vikarianzen können innerhalb dieser Gruppen, deren einzelne Arten recht ähnliche ökologische Nischen besetzen klar herausgestellt werden.

Die schematische Darstellungen zeigen vergleichsweise die Aufteilung der Arten einer selben Gruppe in Beziehung zur Höhe und zur Grösse des Wasserlaufes (berechnet nach seinem Einzugsgebiet) in den bearbeiteten Tälern : dem Becken der Garonne oberhalb von Toulouse, der Täler von Aspe und Ossau sowie dem Tal der Aude.

An Hand dieser Darstellungen kann man bei den Trichopteren des Beckens der Garonne sechs Hauptverteilungstypen unterscheiden :

— Arten, die oberhalb von 2 000 m sehr häufig sind, seltener unterhalb von 1 000 m,

— Arten mit grosser Höhenamplitude die über 1 800-2 000 m hinaufreichen,

— Arten der Quellen und Bäche der niedrigen und mittleren Gebirgszone,

— Arten der Gebirgsflüsse,

— Arten die sich auf Flüsse in niedrigen Zonen beschränken,

— Arten der grossen Flüsse, die in der Garonne oberhalb von Toulouse gesammelt wurden, und oberhalb von 500 m selten oder gar nicht vorkommen.

Diese Verteilungstypen werden einerseits mit den für das Vallée d'Aure statistischbestimmten Gruppen und andererseits mit der geographischen Verbreitung der Arten in Beziehung gesetzt.

TRAVAUX CITÉS

- ALM (G.). 1926. — Beiträge zur Kenntnis der netzspinnenden Trichopteren-Larven in Schweden. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **14** : 233-275.
- BADCOCK (R. M.). 1949. — Studies in stream life in tributaries of the Welsh Dee. *J. Anim. Ecol.*, **18** : 193-208.
- BERTHÉLEMY (C.). 1966. — Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (*Hydraena* et *Elminthidae*) des Pyrénées. *Annls Limnol.*, **2** (2) : 227-458.
- BERTRAND (H.). 1951. — Un Trichoptère nouveau pour les Pyrénées : *Anomalopteryx chauviniana* STEIN. Description de sa nymphe. *Archs Zool. exp. gén.*, **87** (4) : 177-188.
- BITSCH (J.) et FROCHOT (B.). 1962. — Données récentes sur les Trichoptères cavernicoles. *Spelunca Mém.*, **2** : 64-70.
- BOTOSANEANU (L.). 1956. — Contribution à la connaissance des stades aquatiques des Trichoptères crénobiontes : *Rhyacophila laevis* PICT., *Wormaldia triangulifera* McLACHL., *Drusus romanicus* MURG. et BOTS., *Silo varipilosa* BOTS. *Beitr. Ent.*, **6** (5/6) : 590-624.
- BOTOSANEANU (L.). 1959. — Cercetari asupra Trichopterelor din Masivul Retezat si muntii Banatului. *Bibltca Biol. anim.*, **1** : 1-165.
- BOTOSANEANU (L.). 1967. — Trichoptera in ILLIES (J.) : *Limnofauna Europaea*, *Stuttgart* : 285-309.
- BOTOSANEANU (L.) et TABACARU (I.). 1963. — Éphémères, Plécoptères et Trichoptères des Monts de Fagarasch (Alpes de Transylvanie). *Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg.*, **39** (38) : 1-58.
- BOTOSANEANU (L.) et NOVAK (K.). 1965. — Les espèces européennes du genre *Adicella* McL. (Trichoptera). *Acta ent. bohemoslov.*, **62** (6) : 468-479.
- BOURNAUD (M.), CASOLI-MEIN (M.-T.) et COLLARDEAU (C.). 1961. — Observations sur la biologie de *Micropterna testacea* (GMEL.) (Trichoptera, Limnophilidae). *Bull. Soc. linn. Lyon*, **30** (3) : 44-47.

- CHAPMAN (D. W.) et DEMORY (R. L.). 1963. — Seasonal changes in the food ingested by aquatic insect larvae and nymphs in two Oregon streams. *Ecology*, **40** : 140-146.
- DANECKER (E.). 1961. — Studien zur hygropetrischen Fauna. Biologie und Ökologie von *Stactobia* und *Tinodes* (Insect., Trichopt.). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **46** (2) : 214-254.
- DÉCAMPS (H.). 1965. — Larves pyrénéennes du genre *Rhyacophila*. *Annls Limnol.*, **1** (1) : 51-72.
- DÉCAMPS (H.). 1966 a. — Nouvelles larves pyrénéennes du genre *Rhyacophila* (Trichoptères). *Annls Limnol.*, **2** (1) : 183-202.
- DÉCAMPS (H.). 1966 b. — Sur la détermination des femelles de *Potamophylax latipennis* (CURT.) NEBOISS et *Potamophylax cingulatus* (STEPHENS) (Trichoptera). *Annls Limnol.*, **2** (3) : 537-541.
- DÉCAMPS (H.). 1967 a. — Introduction à l'étude des Trichoptères des Pyrénées. *Annls Limnol.*, **3** (1) : 101-176.
- DÉCAMPS (H.). 1967 b. — Écologie des Trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, **3** (3) : 399-577.
- DÉCAMPS (H.) et MAGNÉ (J.). 1966. — Contribution à l'étude de *Microp-tera fissa* McL. et des Trichoptères cavernicoles (*Stenophylax*, *Microp-terna*, *Mesophylax*). *Annls Limnol.*, **2** (3) : 527-535.
- DELPÉRÉE (M.). 1922. — Les colonies larvaires d'*Oligoplectrum maculatum*. FOURCROY. *Annls Biol. lacustre*, **11** (1) : 78-84.
- DESPAX (R.). 1927. — *Stasiasmus rectus* Mc LACHLAN et sa larve probable. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **56** : 199-205.
- DITTMAR (H.). 1955. — Ein Sauerlandbach. Untersuchungen an einem Wiesen-Mittelgebirgsbach. *Arch. Hydrobiol.*, **50** : 305-522.
- DÖHLER (W.). 1950. — Zur Kenntnis der Gattung *Rhyacophila* im mitteleuropäischen Raum (Trichoptera). *Arch. Hydrobiol.*, **44** : 271-293.
- DORIER (A.) et VAILLANT (F.). 1954. — Observations et expériences relatives à la résistance au courant de divers invertébrés aquatiques. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble*, **45/46** : 9-31.
- EDINGTON (J. M.). 1964. — The taxonomy of the British Polycentropid larvae (Trichoptera). *Proc. zool. Soc. Lond.*, **143** (2) : 281-300.
- EDINGTON (J. M.). 1965. — The effect of water-flow on populations of net-spinning Trichoptera. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **13** : 40-48.
- FROCHOT (B.). 1963. — Trois nouvelles larves du genre *Halesus* (s. l.), (Trichoptera, Limnophilidae). *Trav. Lab. Zool. Stn aquic. Grimaldi Dijon*, **49** : 1-36.
- HANNA (H. M.). 1961. — A study of the morphology and feeding habits of certain species of Caddisflies larvae (Trichoptera). *Bull. Soc. ent. Egypte*, **45** : 435-444.
- HICKIN (N. E.). 1943 a. — Larvae of the British Trichoptera. 9. — *Anabolia nervosa* CURT. (Limnophilidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **18** : 11-14.
- HICKIN (N. E.). 1943 b. — Larvae of the British Trichoptera. 10. — *Lepidostoma hirtum* FABRICIUS. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **18** : 15-17.
- HICKIN (N. E.). 1943 c. — Larvae of the British Trichoptera. 17. — *Brachycentrus subnubilus* C. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **18** : 78-80.
- HICKIN (N. E.). 1948. — Larvae of the British Trichoptera. 26. — *Chaetopteryx villosa* FABRICIUS. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **23** : 59-61.
- HICKIN (N. E.). 1949. — Larvae of the British Trichoptera. 27. — *Halesus digitatus* SCHRANK. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **24** : 56-59.
- HICKIN (N. E.). 1953. — Larvae of the British Trichoptera. 38. — *Athripsodes bilineatus* L. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **28** : 111-113.

- HICKIN (N. E.). 1959. — Larvae of the British Trichoptera. — The Beraeidae. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, **34** : 83-89.
- ILLIES (J.). 1956. — Seeausfluss-biozönosen lappländischer Waldbäche. *Ent. Tidskr.*, **77** : 138-153.
- ILLIES (J.) et BOTOSANEANU (L.). 1963. — Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **12** : 1-57.
- JACQUEMART (S.) et COINEAU (Y.). 1963. — Un Trichoptère modificateur principal du milieu *Stenophylax stellatus* CURTIS. *Vie Milieu*, **14** (1) : 155-165.
- JONES (J. R. E.). 1949. — A further ecological study of the calcareous streams in the « Black Mountain » district of South Wales. *J. Anim. Ecol.*, **18** : 142-159.
- JONES (J. R. E.). 1950. — A further ecological study of the river Rheidol : the food of the common insects of the main-stream. *J. Anim. Ecol.*, **19** : 159-174.
- JONES (J. R. E.). 1951. — An ecological study of the river Towy. *J. Anim. Ecol.*, **20** : 68-86.
- KAISER (P.). 1965. — Über Netzbau und Strömungssinn bei den Larven der Gattung *Hydropsyche* Pict. (Ins., Trichoptera). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **50** (2) : 169-224.
- LEPNEVA (S. G.). 1956. — Morphologische Beziehungen zwischen Subfamilien Psychomyidae, Ecnominae und Polycentropinae (Trichoptera, Annulipalpia) in präimaginal-Stadien. *Ent. Obozr.*, **35** (1) : 1-27.
- LESTAGE (J. A.). 1921. — Trichoptera, in ROUSSEAU (E.) : les larves et nymphes aquatiques des insectes d'Europe, *Bruxelles* : 343-967.
- MORETTI (G.). 1956. — I tricotteri delle marcite. *Boll. Zool. agr. Bachic.*, **22** : 189-214.
- MORETTI (G.) et GIANOTTI (F. S.). 1962. — Der Einfluss der Strömung auf die Verteilung der Trichopteren *Agapetus* gr. *fuscipes* CURT. und *Silo* gr. *nigricornis* PICT. *Schweiz. Z. Hydrol.*, **24** : 467-484.
- MÜLLER (K.). 1955. — Produktionsbiologische Untersuchungen in nord-schwedischen Fließgewässern. 3. Die Bedeutung der Seen und Stillwasserzonen für die Produktion in Fließgewässern. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, **36** : 148-162.
- NIELSEN (A.). 1942. — Über die Entwicklung und Biologie der Trichopteren mit besonderer Berücksichtigung der Quelltrichopteren Himmerlands. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **17** : 255-631.
- NIELSEN (A.). 1943 a. — Trichopterologische Notizen. *Vidensk. Mddr. dansk naturh. Foren.*, **107** : 105-120.
- NIELSEN (A.). 1943 b. — Postembryonale Entwicklung und Biologie der rheophilen Köcherfliege *Oligoplectrum maculatum* FOURCROY. *K. danske Vidensk. Selsk. Mddr.*, **19** (2) : 1-87 + 3 pl.
- NIELSEN (A.). 1948 a. — Trichoptera caddisflies in BERG (K.) : Biological studies on the river Susaa. *Fol. limnol. scand.*, **4** : 123-144.
- NIELSEN (A.). 1948 b. — Postembryonic development and Biology of the Hydroptilidae. A contribution to the phylogeny of the Caddisflies and to the question of the origin of the case-building instinct. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.*, **5** (1) : 1-200 + 3 pl.
- NOVAK (K.) et SEHNAL (F.). 1965. — Imaginaldiapause bei den im periodischen Gewässern lebenden Trichopteren. *Proc. XII Int. Congr. ent. London, 1964 (1965)* : 434.

- NOYES (A.). 1914. — The Biology of the net spinning trichoptera of cascadilla creek. *Ann. ent. Soc. Am.*, **7** (4) : 251-272 + 3 pl.
- PERCIVAL (E.) et WITHEHEAD (H.). 1929. — A quantitative study of the fauna of some types of stream bed. *J. Ecol.*, **17** : 282-314.
- PHILIPSON (G. N.). 1953 a. — The larva and pupa of *Wormaldia subnigra* ML. (Trichopt. Philopotamidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **28** : 57-62.
- PHILIPSON (G. N.). 1953 b. — The larva and pupa of *Hydropsyche instabilis* CURT. (Trichopt. Hydropsychidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **28** : 17-23.
- PHILIPSON (G. N.). 1954. — The effect of water flow and oxygen concentration on six species of caddis fly (Trichoptera) larvae. *Proc. zool. Soc. London*, **124** : 547-564.
- SATTLER (W.). 1958. — Beiträge zur Kenntnis von Lebensweise und Körperbau der Larve und Puppe von *Hydropsyche* PICT. (Trichoptera) mit besonderer Berücksichtigung des Netzbaues. *Z. Morph. Okol. Tiere*, **47** (2) : 115-192.
- SCHMID (F.). 1952. — Le groupe de *Chaetopteryx*. *Revue suisse Zool.*, **59** (3) : 99-171.
- SCOTT (D.). 1958. — Ecological Studies on the Trichoptera of the river Dean, Cheshire. *Arch. Hydrobiol.*, **54** (3) : 340-392.
- SILTALA (A. J.). 1907. — Über die Nahrung der Trichopteren. *Acta Soc. Fauna Flora fenn.*, **29** : 1-34.
- SLACK (H. D.). 1936. — The food of caddis fly (Trichoptera) larvae. *J. Anim. Ecol.*, **5** (1) : 105-115.
- TACHET (H.). 1965. — Recherches sur l'alimentation des larves de *Polycentropus* (Trichoptères) dans leur milieu naturel. *Annls Soc. ent. Fr. (N. S.)*, **1** (3) : 627-633.
- THIENEMANN (A.). 1950. — Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. *Binnengewässer*, **18** : xvi + 809.
- ULFSTRAND (S.). 1967. — Microdistribution of benthic species (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera : Simuliidae) in Lapland streams. *Oikos*, **18** : 293-310.
- VAILLANT (F.). 1953-54. — Les Trichoptères à larves hygropétriques. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble* : 33-48.
- VAILLANT (F.). 1956. — Recherches sur la faune madicole de France, de Corse et d'Afrique du Nord. *Mém. Mus. natn Hist. nat., Paris, Sér. A*, **11** : 1-258.
- VAILLANT (F.). 1967. — La répartition des *Wiedemannia* dans les cours d'eau et leur utilisation comme indicateurs de zones écologiques (Diptera, Empididae). *Annls Limnol.*, **3** (2) : 267-293.
- WESENBERG-LUND (C.). 1911. — Biologische Studien über netzspinnende campodeoide Trichopterenlarven. *Int. Rev. Hydrobiol. Biol. Suppl.* **3** : 1-63.

(Laboratoire d'Hydrobiologie
de la Faculté des Sciences de Toulouse,
Équipe de recherche associée au C.N.R.S.)