RECHERCHES
SUR LES CHIRONOMIDES [DIPTERA] LACUSTRES
DU MASSIF DE NÉOUVIELLE
(HAUTES-PYRÉNÉES)

DEUXIÈME PARTIE

COMMUNAUTÉS ET PRODUCTION

par H. LAVILLE¹

SOMMAIRE

IV. Les communautés	337
1. — Méthode de détermination des groupements	337
2. — Groupements de stations	340
2.1. — Différents groupements	340
2.2. — Affinités entre les groupements	342
3. — Groupements d'espèces	343
4. — Analyse des groupements	347
4.1. — Groupement I	351
4.1.1. Composantes écologiques	351
4.1.2. Composantes spécifiques	352
4.2. — Groupement II	353
4.2.1. Composantes écologiques	354
4.2.2. Composantes spécifiques	354
4.3. — Groupement III	355
4.3.1. Composantes écologiques	355
4.3.2. Composantes spécifiques	356
4.4. — Groupement IV	357
4.4.1. Composantes écologiques	357
4.4.2. Composantes spécifiques	357
4.5. — Remarques	358

1. Ce mémoire constitue la deuxième partie d'une Thèse présentée devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse en vue de l'obtention du Doctorat es Sciences naturelles. Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, 31 - Toulouse.

5. — Répartition des <i>Tanytarsus</i>	359
5.1. — Les lacs du vallon d'Estibère	359
5.2. — Les lacs du vallon de Port-Bielh	361
5.3. — Discussion	361
6. — Résumé et conclusions	362
V. Etude de la production du lac de Port-Bielh	367
1. — Méthodes	368
2. — Composition qualitative et quantitative du macroben-	
thos	369
2.1. — Le macrobenthos	369
2.2. — Les Chironomides	373
3. — Cycles biologiques	373
3.1. — <i>Psectrocladius sordidellus</i>	377
3.2. — <i>Zavrelimyia melanura</i>	379
3.3. — <i>Chironomus commutatus</i>	380
4. — Production	381
4.1. — <i>Psectrocladius sordidellus</i>	384
4.2. — <i>Zavrelimyia melanura</i>	386
5. — Conclusions et remarques	386
Résumé	390
Summary	394
Zusammenfassung	398
Travaux cités	403

La première partie de ce travail (LAVILLE 1971) nous a permis de préciser la systématique et l'autécologie des Chironomides dans les lacs subalpins et alpins du massif de Néouvielle¹. Ces données nous permettent, dans une seconde partie, d'approfondir l'étude écologique des lacs de montagne dans deux chapitres consacrés l'un aux communautés, l'autre à la production benthique du lac de Port-Bielh.

1. Les 9 lacs de cette étude ont déjà été définis dans la première partie (page 214); je rappelle les abréviations utilisées ainsi que la situation altitudinale de ces lacs :

I = Lac Inférieur (2 100 m); A = Lac d'Anglade (2 185 m); L = Lac Long (2 238 m); S = Lac Supérieur (2 328 m); GNII = Gourg Nère Inférieur I (2 198 m); GNIII = Gourg Nère Inférieur II (2 202 m); GMN = Gourg Nère Moyen (2 211 m); G = Gourguet (2 219 m); PB = Lac de Port-Bielh (2 285 m).

IV. — LES COMMUNAUTÉS

L'analyse des captures par piégeage a permis de montrer que, pour l'ensemble de la période étudiée, les pièges utilisés avaient fourni une image représentative du peuplement par les Chironomides des différentes stations prospectées. Chacune d'entre elles peut donc être définie par les critères suivants :

- Liste des espèces présentes;
- Densité en individus de chaque espèce au mètre carré;
- Nombre total d'individus (ramené au mètre carré);
- Abondance relative de chaque espèce.

Ces données ont servi de base à l'établissement des groupements caractéristiques de chaque biotope.

1. — MÉTHODE DE DÉTERMINATION DES GROUPEMENTS

Divers indices ou coefficients permettant de comparer des relevés faunistiques ou d'évaluer l'affinité des espèces entre elles ont été proposés. Parmi ceux-ci, les coefficients proposés par JACCARD (1902), SØRENSEN (1948), ODUM (1950), reposent sur le seul critère présence-absence des espèces. De tels coefficients ne tiennent pas compte de la densité des espèces, souvent difficile à estimer, et peuvent amener à surévaluer les espèces peu abondantes.

Par ailleurs, BONNET (1964 : 148) a pu démontrer que leur utilisation conduit à des résultats identiques pour des situations manifestement différentes.

En comparant, sur n biotopes prospectés, le nombre de présences simultanées d'un couple d'espèces au nombre de cas probables pour une distribution aléatoire de ces espèces, on considère comme non affines deux espèces dont les cas de coexistence sont inférieurs à la probabilité calculée. Indépendamment d'une distribution au hasard, le nombre de présences simultanées peut toutefois correspondre aux seuls milieux prospectés qui, par les conditions qu'ils présentent, sont susceptibles d'héberger les deux populations.

C'est pourquoi de tels indices doivent être utilisés avec beaucoup de circonspection.

Une autre méthode consiste à comparer les biotopes deux à deux en tenant compte de l'importance relative des espèces. L'un des indices utilisés est le pourcentage de similitude de WHITTAKER (1952), WHITTAKER et FAIRBANKS (1958 : 54) dont la formule est la suivante :

$$Ps = 100 - 0,5 \sum |a_i - b_i|$$

où a_i et b_i représentent l'abondance relative des espèces dans les échantillons A et B. La ressemblance relative en termes d'abondance de la composition faunistique des couples d'échantillons est ainsi mesurée.

Cette méthode n'est pas sans inconvénients. D'une part, elle peut conduire à une surestimation des espèces dominantes. D'autre part, elle masque les différences dans la composition spécifique des peuplements comparés. Par ailleurs, comme pour les autres méthodes, ce pourcentage est fortement influencé par la distribution des échantillons au sein des milieux favorables aux espèces considérées.

Cependant, ce coefficient permet de comparer deux stations sur la base de l'abondance de toutes les espèces présentes. Pour cela, on utilise la somme des abondances relatives minimales des espèces dans les stations prises deux à deux :

$$Ps = \sum \min (a, b, c... x)$$

Récemment, SOUTHWOOD (1966 : 332) a modifié cet indice afin d'évaluer l'affinité des espèces entre elles. Appelé *indice d'association* (Ia), il est calculé par la formule suivante :

$$Ia = 2 \left[\frac{Ji}{A + B} - 0,5 \right]$$

Ji (*joint individuals*) représente le nombre total d'individus des espèces A et B dans les stations où ces deux espèces sont présentes simultanément; A et B figurent le nombre total d'individus des espèces A et B récoltés dans toutes les stations.

Formulé de cette manière, cet indice varie entre -1 (incompatibilité) et $+1$ (affinité).

Ce sont ces deux dernières formules que nous avons utilisées, la première pour calculer les pourcentages de similitude (Ps) entre stations, la deuxième pour déterminer l'indice d'association (Ia) entre espèces.

Les résultats de ces calculs ont été reportés sur des diagrammes dans lesquels les stations (*fig. 21*) et les espèces (*fig. 22*) ont été permutées et rangées de telle sorte que les valeurs les plus élevées soient rapprochées de la diagonale. Les lignes de discontinuité ainsi établies permettent de mettre en évidence six groupements de stations auxquels on peut faire correspondre autant de groupements d'espèces.

Fig. 21. — Matrice des pourcentages de similitude des communautés de Chironomides dans les différentes stations.

2. — GROUPEMENTS DE STATIONS

2.1. Différents groupements.

Les six groupements de stations reconnus par cette méthode et délimités sur la figure 21 par de grands triangles situés le long de la diagonale, se répartissent de la façon suivante :

— Le groupement I correspond à la zone « littori-profonde » (7-19 m) du lac de Port-Bielh. On peut constater que la zone la plus profonde du lac (18-19 m) présente une certaine individualité qui se traduit par un pourcentage de similitude avec la zone supérieure qui n'est que de 0,28.

— Le groupement II rassemble la zone « littorale » (1-7 m) du lac de Port-Bielh ainsi que les zones littorales (< 1 m) du Gourguet, des Gours Nère Moyen et Inférieur I et celle du lac d'Anglade.

On peut déjà noter, qu'à l'exception de ce dernier lac cité, ce groupement correspond à l'ensemble des zones littorales des lacs les plus froids de la série.

— Le groupement III réunit la zone profonde (> 1 m) des Gours Nère Moyen et Inférieur I du vallon de Port-Bielh, des lacs Long et Supérieur, les plus élevés du vallon d'Estibère, à laquelle vient s'ajouter la zone littorale du lac Long. Ce groupement correspond à la zone profonde des lacs froids.

— Le groupement IV est composé de la zone « profonde » des lacs dont l'altitude est la moins élevée, comme le lac d'Anglade, le lac Inférieur, le Gourg Nère Inférieur II. Ce groupement réunit les trois lacs les plus chauds de la série.

— Le groupement V individualise la zone profonde (1,5-5 m) du Gourguet.

— Le groupement VI correspond à la station du lac Vert. C'est en fait un milieu intermédiaire qui se distingue par son faciès mi-lotique, mi-lénitique.

REMARQUES.

La présence de la zone littorale du lac d'Anglade (A₁) au sein du groupement II qui réunit en fait la zone littorale des lacs de la zone alpine peut paraître surprenante, étant donnés la situation altitudinale et le régime thermique de ce lac.

On peut tenter d'expliquer cette anomalie apparente : la position du lac d'Anglade dans le groupement II est essentiellement due à la capture en nombreux exemplaires de *Microtendipes pedellus* var. *lividus* grâce à un piège placé dans la partie méridionale de ce lac. Un autre piège, placé à la même profondeur mais sur la

rive septentrionale, n'a, en revanche, permis de capturer aucun exemplaire de cette espèce. Par ailleurs, la présence dans la zone littorale du lac d'Anglade de *Tanytarsus nemorosus*, *Tanytarsus holochlorus*, *Einfeldia dissidens*, espèces dont nous verrons la nette affinité pour le groupement IV, paraît indiquer le caractère intermédiaire du peuplement de cette station.

De nombreuses sources s'écoulant dans une tourbière à sphaignes créent, à leur débouché dans la partie méridionale du lac d'Anglade, des conditions de milieu très particulières en raison de leur température d'une part et des apports exogènes qu'elles entraînent d'autre part. Ainsi s'explique la concentration de *M. pedellus* qu'on ne peut tenir pour caractéristique de l'ensemble de la zone littorale du lac d'Anglade.

MOTHES (1971 : 196) a signalé un phénomène identique pour *Microtendipes chloris* (Mg.), espèce voisine de *M. pedellus*, et souligné l'importance du facteur « nourriture » sur la concentration plus ou moins grande de certaines espèces de Chironomides.

La position de la zone littorale du lac Long (L_1) dans le groupement III, qui rassemble la zone profonde des lacs de la zone alpine, doit également être expliquée. Le piège placé en 1967 à la limite du *Sparganium* à — 1 m a permis de mettre en évidence un peuplement voisin de celui de la partie plus profonde qui offre d'ailleurs un substrat vaseux très semblable.

En revanche, deux pièges placés en 1965 moins profondément, et sur un substrat sablo-vaseux, indiquaient un peuplement moins riche où la présence de *Macropelopia goetghebueri*, *Parakiefferiella coronata*, *Synorthocladius semivirens*, dénote un caractère plus franchement littoral.

La moyenne réalisée à partir de ces trois pièges a orienté la position de L_1 vers un groupement profond; en fait le peuplement mis en évidence doit être considéré comme intermédiaire entre les deux zones.

DISCUSSION.

Ainsi, les stations prospectées se placent dans des groupements différents en fonction de deux gradients, l'altitude et la profondeur. Ceci est particulièrement net pour les petits lacs :

— Les lacs les plus bas, Anglade et Inférieur d'Estibère, appartiennent à la zone subalpine; le GNI^{II}_2 fait partie de la zone alpine inférieure et présente un peuplement de transition entre les groupements III et IV, sa zone « littorale » (GNI^{II}_1) ne se différenciant de sa zone « profonde » que d'un point de vue quantitatif.

— Les lacs supérieurs appartiennent à la zone alpine (GNI^1 , GNM, S) avec, à la limite, L_1 et L_2 dont le peuplement fait la transition entre les groupements III et IV.

Par ailleurs, les zones « littorales » (< 1 m) et « profondes » (> 1 m) de ces lacs se situent dans des groupements distincts. Il en est ainsi des Gourgs Nère Moyen et Inférieur I et du Gourguet.

De même peut-on individualiser la zone profonde du lac de Port-Bielh, le seul dont la profondeur dépasse 5 m.

2.2. Affinités entre les groupements.

L'affinité des six groupements a été testée au moyen du pourcentage de similitude (Ps) en considérant le pourcentage moyen de chaque groupement. De plus, un deuxième pourcentage de similitude fondé sur le seul critère présence-absence a été calculé au moyen de la formule de JACCARD (1902) :

$$\% S = \frac{NC}{(NA + NB) - NC}$$

où NA = nombre d'espèces totales du groupement A;

NB = nombre d'espèces totales du groupement B;

NC = nombre d'espèces communes aux groupements A et B.

Les valeurs ainsi obtenues ont été rassemblées sur le tableau XIV.

Les pourcentages de similitude les plus élevés rapprochent les groupements II, III, IV, c'est-à-dire l'ensemble des lacs peu profonds. Ces groupements présentent deux tiers environ d'espèces communes; leur affinité du point de vue quantitatif est beaucoup moins grande (25 à 33 %).

La zone profonde du Gourguet (Gr. V) présente 50 % d'espèces communes avec chacun des groupements I à IV. Quantitativement le peuplement de ce lac montre de plus fortes affinités avec le groupement II (34,5 %) de même qu'avec le groupement III (23,7 %).

Ces calculs de similitude confirment enfin l'individualité des groupements I et VI.

Si les six groupements étaient nettement séparés, c'est-à-dire s'il existait entre eux d'importantes différences, les pourcentages de similitude seraient tous situés au voisinage de la diagonale. Il n'en est pas ainsi. En effet, les relations mises en évidence entre les groupements apparaissent sous forme de groupes intermédiaires dans des cases de valeurs semblables. Ainsi, la case VII relie entre eux les groupements I, II et III. Les cases VIII et IX assurent essentiellement le lien entre les groupements II, III et IV et, moins nettement avec le groupement V. La case X, enfin, relie les groupements II et V.

De même que celle des groupements, la signification de ces cases pourra être interprétée en termes de composition spécifique.

	I	II	III	IV	V	VI
I		7,8	10,35	4,4	6,25	2,8
II	46,7		26,9	33,9	34,5	15,2
III	40	66		26,3	23,7	6,9
IV	39,5	63	66,7		13,4	1,3
V	50	48,9	46,2	50		6,0
VI	21,9	29,8	27,5	26,3	29	

TABLEAU XIV. — Pourcentages de similitude entre les différents groupements.

En bas calculé au moyen de la formule :

$$\% S = \frac{NC}{(NA + NB) - NC};$$

En haut calculé au moyen de la formule :

$$Ps = 100 - 0,5 \sum |a_i - b_i|$$

3. — GROUPEMENTS D'ESPÈCES

Sur la figure 22 sont matérialisés par des triangles, situés le long de la diagonale, huit groupements ou communautés d'espèces : A, B, BC, C, D, E, F, G.

De même que dans le cas des stations des groupes de valeur élevée n'ont pu être amenés près de la diagonale; ils correspondent à des espèces communes à deux ou plusieurs groupements. Ces espèces, que nous pouvons d'ores et déjà considérer comme les plus eurytopes sont les suivantes :

Espèces 9 et 23 (correspondant aux cases h, h', h'');

Espèces 25, 22 et 10 (correspondant à la case i);

Espèces 2, 44, 1, 30 et 20 (correspondant à la case j et regroupées par ailleurs dans le triangle E);

FIG. 22. — Matrice des Indices d'association de 43 espèces de Chironomides les plus fréquents dans les stations prospectées.

et enfin, plus accessoirement, les espèces 12 (cases k, k' k''); 38 (cases l, l') et 42 (cases m, m', m'').

Les triangles A, B et D regroupent chacun cinq espèces, de même que le triangle BC qui unit deux espèces de B à trois espèces de C.

Les triangles D, F, G réunissent chacun six espèces; quatre espèces sont communes à F et G.

Le triangle C, le plus important, ne regroupe pas moins de neuf espèces.

Cinq espèces sur les quarante-trois comprises dans la figure 22 (31, 34, 19, 42 et 39) n'ont pu être insérées dans aucun groupement, souvent par suite de leur faible abondance. Les deux dernières (42 et 39) sont cependant reliées au triangle F par l'intermédiaire de la case m.

Les espèces ubiquistes apparaissent dans les cases intermédiaires. Ce sont des espèces fondamentales et les espèces qui caractérisent l'ensemble de la zone lacustre étudiée, essentiellement les lacs de la zone alpine, représentée par les groupements I, II, III et V.

Nous considérons comme *espèces fondamentales* les espèces qui présentent dans la quasi-totalité des groupements des densités élevées. Elles sont au nombre de six :

- (2) *Procladius* sp. II,
- (10) *Ablabesmyia longistyla*,
- (30) *Pagastiella orophila*,
- (44) *Tanytarsus debilis*,

et, à un moindre degré, (20) *Parakiefferiella coronata* et (1) *Procladius* sp. I (fondamentale de la zone « profonde » de tous les petits lacs).

Cinq espèces seulement appartiennent de façon exclusive à des groupements particuliers dont elles peuvent être considérées comme caractéristiques. Ce sont :

- dans le triangle A,
 - (24) *Chironomus plumosus*,
 - (15) *Cricotopus pirifer*,
 - (18) *Psectrocladius sordidellus*;
- dans le triangle B,
 - (33) *Stictochironomus histrio*;
- dans le triangle BC,
 - (28) *Microtendipes britteni*.

Afin d'établir le degré d'affinité d'une espèce pour un groupement, il est tenu compte à la fois de sa fréquence et de son abondance dans les différents biotopes. En effet, une espèce fréquente avec

des densités élevées dans un groupement mais rare et peu abondante dans les autres pourra néanmoins être considérée comme espèce caractéristique de ce groupement qui représente son habitat optimum. CASSAGNAU (1961 : 101) a défini un tel cas comme étant une « adéquation du milieu à l'espèce ».

Quatre espèces qui ont un preferendum marqué pour les groupements II, III et V et qui sont, par ailleurs, rares ou absentes dans les groupements I et IV peuvent, de ce fait, être considérées à la fois comme fondamentales et caractéristiques des lacs de la zone alpine. Ce sont :

- (9) *Zavrelimyia melanura*,
- (22) *Corynoneura scutellata*,
- (23) *Chironomus commutatus*,
- (25) *Cryptocladopelma lateralis*.

Les différents groupements d'espèces peuvent être classés de la façon suivante :

— Le triangle A est représentatif du groupement de stations I, c'est-à-dire de la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh.

— Trois espèces exclusives ou surtout abondantes, dans la zone « littorale » du lac de Port-Bielh sont individualisées par le triangle B.

— Le triangle intermédiaire BC correspond à cinq espèces particulièrement abondantes dans la zone littorale du lac de Port-Bielh et du Gourguet, les deux lacs les plus froids de la série et caractérisés par trois d'entre elles (7, 36 et 28) :

- (7) *Thienemannimyia northumbrica*,
- (36) *Micropsecta contracta*,
- (13) *Heterotrissocladius marcidus*,
- (21) *Corynoneura lacustris*,
- (28) *Microtendipes britteni*.

— Le triangle C relie aux espèces 7, 36 et 13 six autres espèces dont l'ensemble représente la communauté du groupement II.

— Le triangle D comprend six espèces fréquentes dans le groupement VI.

— Le triangle E regroupe cinq des six espèces fondamentales.

— Le triangle F correspond au peuplement du groupement III ou groupement de la zone « profonde » des lacs supérieurs.

— Le triangle G matérialise les six espèces importantes du groupement IV défini comme celui de la zone « profonde » des lacs inférieurs.

Ces deux derniers triangles possèdent quatre espèces communes avec chacun deux espèces caractéristiques, 17 et 35 pour le groupement III et 27, 39 pour le groupement IV.

Le peuplement de la zone profonde du Gourguet (groupement V) n'a pas d'individualité spécifique propre. Il est en effet composé essentiellement par des espèces fondamentales (1, 2, 44) ou caractéristiques des lacs de la zone alpine (25), ces quatre espèces formant 82 % de la population chironomidienne de ce lac.

— La case VII relie les groupements I, II et III par l'intermédiaire des espèces 9 et 23 (cases h, h', h'').

— Les cases VIII et IX joignent les groupements II, III, IV, V par l'intermédiaire des six espèces fondamentales (2, 44, 1, 30, 20, 10), et de deux espèces caractéristiques des lacs alpins (25, 22).

— La case X matérialise le lien existant entre les groupements II et V essentiellement grâce aux espèces 12 et 18 qui se révèlent aussi des formes dominantes du groupement VI.

Les groupements ainsi définis ont permis de construire un tableau à double entrée dans lequel les stations et les espèces ont été rangées d'après leur niveau d'affinité. Ce tableau (TABLEAU XV) sert de fondement à l'analyse des groupements.

4. — ANALYSE DES GROUPEMENTS

Chaque groupement est caractérisé par les facteurs propres aux différents milieux prospectés (composantes écologiques) et les critères de fréquence et d'abondance des espèces (composantes spécifiques).

1° LES COMPOSANTES ÉCOLOGIQUES.

Dans le développement qui suit, les caractéristiques générales des stations, c'est-à-dire l'ensemble des paramètres abiotiques susceptibles d'influencer la répartition et la distribution des Chironomides, sont brièvement rappelées, leur étude ayant fait l'objet d'une note introductive (CAPBLANCQ et LAVILLE 1968). Les différents facteurs retenus sont : l'altitude, la profondeur, la température, la végétation, la concentration en oxygène, le pH.

Il ne faut cependant pas perdre de vue que les Chironomides, animaux hétérotopes, ont une durée de vie larvaire benthique de 60 à 200 fois plus longue que la durée de vie imaginable aérienne (THIENEMANN 1954 : 294). Aussi l'importance du substrat, en tant que facteur écologique, a-t-elle été déjà soulignée depuis longtemps et notamment par WENE (1940). Cet auteur a fait remarquer que la texture et la nature chimique (matière organique) des sédiments régissent de façon notable l'abondance des Chironomides. Pour leur part, IYENGAR, DAVIES et KLEEREKOPER (1963 : 308) démontrent l'influence du Carbone organique total et, à un degré moindre, de

l'Azote total contenus dans le sédiment sur la croissance, la multiplication et la composition chimique des larves de Chironomides.

Nous avons rassemblé dans le tableau XVI les résultats d'analyses effectuées sur les sédiments des lacs prospectés.

a. — *Granulométrie.*

La vase qui constitue la zone « profonde » de tous les lacs présente une texture sensiblement identique. Ses proportions entre les divers éléments varient autour des valeurs moyennes suivantes :

Sables (40 - 70 %)	{	sable grossier (1 - 0,2 mm)	36 %
		sable fin (0,2 - 0,05 mm)	14 %
	{	limon grossier (0,05-0,02 mm)	3 %
Poudres (30 - 60 %)		limon fin (< 0,02 mm)	39 %

La zone « littorale » des lacs est beaucoup plus hétérogène; elle se caractérise :

— soit par une végétation macrophytique abondante (lac Inférieur, lac d'Anglade, partie occidentale du lac Long), (CAPBLANCO et LAVILLE 1968 : 286-289);

— soit par de gros blocs granitiques recouverts, par endroits, d'une mince pellicule de vase fine. Entre ces blocs, on peut rencontrer des zones d'accumulation de cailloux, de sable grossier et de vase riche en débris organiques d'origine exogène.

b. — *Composition chimique.*

Parmi les éléments minéraux, le calcium a été envisagé par certains auteurs (HANSEN 1959, 1961; RYBAK 1969 : 621-650) comme un indicateur éventuel du degré de trophie. Les teneurs en Ca^{++} des sédiments étudiés varient dans la gamme des valeurs définies par RYBAK comme caractéristiques des lacs oligotrophes. Cependant il convient de remarquer avec cet auteur que la relation entre la teneur en Ca^{++} et le degré de trophie des lacs est mal établie. Les variations entre les différents lacs sont également faibles pour les autres éléments minéraux analysés.

On peut évaluer la quantité de matière organique des sédiments par la méthode courante de la « perte au feu »; la teneur en C est proportionnelle à la quantité de matière organique (coefficient moyen généralement adopté : $\text{C} = 50 \%$ mat. org.). Mais ce procédé pratique est peu précis. Aussi avons-nous dosé directement le Carbone organique par la méthode ANNE (DUCHAUFOR 1960 : 382).

Un constituant important de la matière organique est l'Azote. La quantité d'Azote, évaluée par la méthode de KJELDAHL (BRAJNIKOV, FRANCIS-BŒUF et ROMANOVSKY 1943 : 41) et exprimée par rapport à la quantité de Carbone (rapport C/N), permet de caractériser la

TABLEAU XVI. — Analyse chimique des sédiments.

Date	Prof. en m	% Mat. Org.	% C	% N	C/N	% Ca total	% Bases (Ca, Mg, K, Na)	P. total %	Fe total %	NO ₃ ppm (N)	Carbonates	% Sulfates
Lac Inférieur	22/8	1	16,82	1,44	11,68	0,49	2,94	0,056	1,29	2	tr	—
	30/9	4,5	23,55	1,27	18,54	2,55	5,09	0,053	2,52	26	tr	0,50
Lac d'Anglade	22/8	0,7	22,91	1,93	11,87	1,48	4,29	0,079	2,00	—	tr	—
	30/9	2,5	24,05	1,64	14,66	1,56	4,08	0,057	1,78	10	tr	0,26
Lac Long	22/8	1	17,43	1,40	12,45	0,34	2,16	0,024	1,79	8	tr	—
	30/9	0,4	27,06	1,05	25,77	2,23	5,38	0,049	1,84	18	tr	0,32
	30/9	1,5	22,75	2,04	11,15	1,42	2,73	0,069	1,16	16	tr	0,26
	22/8	1	12,50	1,35	9,25	1,03	2,39	0,051	2,58	14	tr	—
Lac Supérieur	30/9	2	15,68	1,47	10,67	1,29	3,05	0,063	1,26	9	tr	0,37
	7/8	1,5	17,93	1,75	10,25	0,95	2,70	0,055	2,24	—	tr	—
Gourg Nère Inf. II	2/10	1,2	13,47	1,25	10,78	0,89	3,13	0,052	1,68	9	tr	—
	29/8	4,5	18,57	1,83	10,15	1,25	3,02	0,066	1,52	12	tr	—
Gourg Nère Inf. I	21/8	1,5	7,77	0,80	9,71	1,10	5,34	0,074	1,95	10	tr	—
	1/10	1	13,96	1,2	11,63	1,25	4,25	0,038	2,22	45	tr	0,28
Gourg Nère Moyen	21/8	0,8	13,13	1,4	9,38	1,79	4,96	0,093	2,20	8	tr	—
	1/10	1,2	15,56	1,4	11,11	0,89	3,79	0,061	2,06	10	tr	0,41
Gourguet	21/8	1,8	8,45	0,92	9,08	1,18	3,72	0,041	1,31	12	tr	—
	21/8	3,5	7,42	0,90	8,24	0,30	2,15	0,042	1,10	6	tr	—
	2/10	2	8,50	0,93	9,12	1,50	4,08	0,060	1,52	8,5	tr	0,26
	21/8	9	6,99	1	6,99	0,57	2,26	0,045	1,88	tr	—	—
Lac de Port-Bielh	8/8	10	7,55	1	7,55	0,45	1,73	0,072	1,43	14	—	—
	21/8	16	8,43	1,02	8,26	0,61	3,18	0,068	1,79	14	—	—
	8/8	19	7,57	0,88	8,60	0,76	3,65	0,069	1,48	tr	—	—
	1/10	3	12,91	1,18	10,94	0,89	4,92	0,068	3,42	7,7	tr	1,08
	1/10	10	11,93	1,36	8,77	1,35	3,80	0,070	1,78	9	tr	0,81
	2/10	13	13,78	1,41	9,77	1,11	2,88	0,062	1,84	5	tr	0,63
	2/10	19	9,47	1,04	9,10	0,98	2,37	0,066	1,10	3,2	tr	0,67
	2/10	19	9,47	1,04	9,10	0,98	2,37	0,066	1,10	3,2	tr	0,67

FIG. 23. — Amplitudes des teneurs du Carbone organique et du rapport C/N dans le sédiment de neuf lacs du Néouvielle au cours de l'été (valeurs minimales : dosages d'août ; valeurs maximales : dosages d'octobre).

matière organique des sédiments. Les résultats de ces dosages sont résumés dans la figure 23.

Les teneurs en matière organique des sédiments sont comprises entre 20 et 50 %. Ces valeurs sont relativement élevées lorsqu'on les compare à celles qui sont indiquées pour les lacs oligotrophes par STANGENBERG (1949 : 427; M.O. = 16 — 25 %) et RYBAK (loc. cit. 618; M.O. = 20 %).

Le rapport C/N varie dans le même sens que la teneur en Carbone organique. Voisin de 10 en moyenne, il peut atteindre des valeurs plus élevées, notamment, dans la fosse du lac Inférieur (18, 33) ou dans la zone des *Sparganium* du lac Long (25, 77). Ces valeurs peuvent s'expliquer par l'importance des produits de dégradation de la tourbe amenés par les sources sous lacustres dans le lac

Inférieur, ou par des apports exogènes entraînés par un affluent dans cette partie du lac Long conférant au sédiment une teinte brune.

La quantité de matière organique et la valeur du rapport C/N diminuent en même temps qu'on s'élève en altitude. Il convient de remarquer que cette variation coïncide avec la modification du bassin versant des lacs et avec leur régime thermique. Les valeurs sont élevées dans les lacs les plus bas, situés en forêt et plus chauds; elles sont faibles dans les lacs les plus hauts situés en prairie sub-alpine et plus froids (*fig. 23*). Il faut remarquer, d'autre part, que pour tous les lacs ces valeurs augmentent régulièrement au cours de l'été. La teneur en C et le rapport C/N sont plus élevés à la fin du mois de septembre que pendant le mois d'août.

2° LES COMPOSANTES SPÉCIFIQUES.

— Le critère de fréquence, à l'instar de DÉCAMPS (1967 : 437), conduit à définir comme *espèces constantes* les espèces présentes dans plus de la moitié des stations qui constituent le groupement; les *espèces accessoires* sont présentes dans moins de la moitié, mais dans plus de 25 % des stations d'un même groupement; les *espèces accidentelles* apparaissent dans moins de 25 % des stations.

— Le critère d'abondance amène à définir par ailleurs (LAVILLE, 1971 : 305-308) comme *espèces dominantes*, les espèces dont l'abondance relative dans le groupement est supérieure ou égale à 10 %; les *espèces secondaires* représentent entre 2 et 10 % du peuplement total; le pourcentage des *espèces rares* est toujours inférieur à 2 % de l'ensemble du peuplement.

4.1. — Groupement I.

Le groupement I réunit plusieurs niveaux successifs de la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh où les différences de peuplement sont moins qualitatives que quantitatives. Seul lac prospecté dont la profondeur dépasse 5 m, le lac de Port-Bielh présente une communauté bien individualisée au sein des autres groupements.

4.1.1. — COMPOSANTES ÉCOLOGIQUES.

Altitude : 2 285 m; profondeur 7 à 19 m; végétation : prairie à *Nitella flexilis*; gelé sept mois par an; régime thermique froid ($t^{\circ} \leq 12^{\circ} \text{C}$); déficit en O_2 pendant la stagnation hivernale, déficit qui augmente progressivement entre 12 m et 19 m où la teneur

en O_2 devient inférieure à 3 mg/l; formation d' H_2S et de NH_4^+ ; pH = 7-7,5 (hiver); 7,5-9,5 (été).

Sédiments : matière organique = 26 %; C = 9,4 %; N = 1,1 %; C/N = 8,55.

4.1.2. — COMPOSANTES SPÉCIFIQUES.

Sur vingt-deux espèces récoltées, quinze sont rares et pour la plupart accidentelles : elles font partie de la biocénose littorale et ne descendent généralement pas au-dessous de 13 m de profondeur; en fait, elles assurent la transition entre la biocénose littorale et la biocénose profonde. Sept de ces espèces peuvent cependant être considérées comme accessoires de la biocénose profonde : *Ablabesmyia longistyla*, *A. monilis*, *Heterotrissocladius marcidus*, *Corynoneura scutellata*, *Pagastiella orophila*, *Tanytarsus miriforceps*, *T. debilis*.

Sept espèces, en fait, peuvent normalement vivre dans ce milieu où on assiste à une simplification de la biocénose, liée aux conditions écologiques extrêmes (basses températures et fort déficit en oxygène six à sept mois par an).

Trois espèces, *Psectrocladius sordidellus*, *Cricotopus pirifer*, *Chironomus plumosus*, sont exclusives de ce groupement.

Cinq espèces constituent à elles seules 94 % du peuplement : quatre d'entre elles sont dominantes, *Psectrocladius sordidellus* (44 %), *Zavrelimyia melanura* (22,4 %), *Tanytarsus bathophilus* (12,8 %), *Chironomus commutatus* (10,8 %), la cinquième, *Cricotopus pirifer*, est une espèce secondaire (4,05 %).

Procladius sp II, forme eurybathe, et *Chironomus plumosus*, forme sténobathe, quoique constantes, sont deux espèces rares de la communauté.

Si les composantes écologiques jouent un rôle prépondérant dans la simplicité de cette biocénose, il convient de tenir compte également de l'autécologie des espèces qui composent cette communauté afin de comprendre la nature du groupement I.

Cette communauté compte deux espèces eurytopes *Psectrocladius sordidellus* et *Chironomus plumosus*. Ces deux espèces, dont la première vit aussi bien en montagne qu'en plaine et dans les milieux saumâtres du sud de l'Espagne, peuvent être considérées comme eurythermes et euroxybiontes.

Tanytarsus bathophilus, forme sténobathe des lacs oligotrophes du nord de l'Allemagne (REISS et FITTKAU 1971 : 126), fréquente la zone profonde des petits lacs froids (G, S, GNI¹). Dans le lac de Port-Bielh, elle n'apparaît que vers 11 m de profondeur pour atteindre son plus grand développement à 18 - 19 m où le déficit

en oxygène est le plus marqué. *T. bathophilus* est donc sténotherme et vraisemblablement euroxybionte.

Cricotopus pirifer, inféodé à cette communauté profonde, paraît avoir une aire de répartition qui coïncide avec l'aire de distribution des *Nitella* (maximum vers 10 - 14 m); son écologie reste cependant à préciser.

Zavrelimyia melanura est une espèce sténotherme d'eau froide; elle est absente des deux lacs les plus chauds du vallon d'Estibère (A, I). Elle est considérée comme crénophile, voire crénobionte en Europe moyenne. Sa densité, de même que celle de *Chironomus commutatus*, diminue fortement au-dessous de —14 m.

Ch. commutatus paraît davantage eurytherme; il a été, en effet, récolté au Gourg Nère Inférieur II. Toutefois il peut être considéré comme moins euroxybionte que *Chironomus plumosus* qui peut descendre jusqu'à —19 m, profondeur où le déficit hivernal en oxygène est le plus prolongé.

Les travaux de WALSHE (1947, 1950) ont montré que les larves de *Ch. plumosus*, grâce à leur hémoglobine, font partie des rares formes aquatiques capables de s'adapter à un déficit important et prolongé en oxygène. Cette particularité leur permet de vivre dans les lacs privés d'oxygène pendant de longues périodes comme c'est le cas, pour les lacs de haute montagne en hiver et, en été, pour la zone profonde des lacs eutrophes.

En résumé, le groupement I est caractérisé par la coexistence dans le même biotope de formes sténothermes froides telles *Zavrelimyia melanura* et *Tanytarsus bathophilus* et de formes eurythermes et euroxybiontes telles *Psectrocladius sordidellus*, *Chironomus plumosus* et *Chironomus commutatus*.

Ceci rejoint une observation de LUNDBECK (1936 : 295) qui notait la coexistence, dans les lacs de haute montagne des Alpes, de formes sténothermes et eurythermes.

En ce sens, l'association *Chironomus commutatus* - *Tanytarsus bathophilus*, qui traduit cette dualité, nous semble la plus caractéristique du groupement I.

Elle est remplacée dans la zone plus profonde (17 - 19 m) par l'association insolite *Chironomus plumosus* - *Tanytarsus bathophilus*, sur laquelle nous reviendrons plus loin.

4.2. — Groupement II.

Sept stations correspondent à ce groupement. Il s'agit des trois niveaux supérieurs du lac de Port-Bielh et de la zone « littorale » des trois lacs les plus froids du vallon de Port-Bielh (Gourguet, Gourg Nère Moyen, Gourg Nère Inférieur I), ainsi que de celle

du lac d'Anglade dont la présence assez inattendue dans ce groupement a été expliquée précédemment. L'absence dans son peuplement des Chironomides caractéristiques du groupement nous incite à le tenir à l'écart de cette analyse.

4.2.1. — COMPOSANTES ÉCOLOGIQUES.

Altitude $\geq 2\,198$ m; zone « littorale » ($p < 1$ m) des lacs de la zone alpine; pratiquement sans végétation; la période de gel dure environ sept mois; régime thermique froid (1° max. : 14° - 15° °C pendant un mois seulement); zone emprisonnée par la glace pendant au moins quatre mois : pas de déficit en oxygène pendant l'hiver; pH : 7,5-8,5 (pendant l'été).

Sédiments : Matière organique = 32 % ; C = 13,3 % ; N = 1,26 % ; C/N = 10,55.

4.2.2. — COMPOSANTES SPÉCIFIQUES.

Avec quarante-quatre espèces recensées, c'est le plus diversifié des groupements. Trois espèces sont caractéristiques : (28) *Microtendipes britteni*, (36) *Micropsectra contracta*, (7) *Thienemannimyia northumbrica*. Cette dernière espèce, uniquement récoltée au lac de Port-Bielh et au Gourguet, permet de distinguer le sous-groupement IIa dans la figure 21.

Il s'agit de trois formes sténothermes d'eau froide : *M. britteni*, rhéobionte à plus basse altitude, vit dans une rivière des Mittelgebirge vers 600 m (DITTMAR 1955 : 472); *M. contracta* caractérise la zone profonde des lacs oligotrophes en bordure de la chaîne alpine (REISS 1968 : 274); *T. northumbrica* n'est jusqu'à présent connue qu'en faciès lénitique, mais il serait étonnant qu'on ne la rencontre pas également en faciès lotique, tout comme la plupart des espèces européennes du genre réputées pour être à la fois polyoxybiontes, rhéophiles et psychrosténothermes dans les Mittelgebirge (FITTKAU 1962 : 165).

La diversité de la communauté retentit sur l'abondance relative de chaque espèce de sorte que, pour désigner les espèces dominantes, nous devons abaisser le seuil de fréquence primitivement choisi de 10 % à 8 %.

Quatre espèces sont ainsi dominantes et constantes :

- (10) *Ablabesmyia longistyla* (16,24 %),
- (13) *Heterotrissocladius marcidus* (9,10 %),
- (25) *Cryptocladopelma lateralis* (9,39 %),
- (44) *Tanytarsus debilis* (8,09 %).

Six espèces sont secondaires et constantes; quatre (5, 22, 36, 38) présentent dans ce groupement leur plus forte fréquence :

- (2) *Procladius sp II* (4,75 %),
- (3) *Procladius sp III* (2,06 %),
- (5) *Macropelopia goetghebueri* (3,47 %),
- (22) *Corynoneura scutellata* (5,42 %),
- (36) *Micropsectra contracta* (4,10 %),
- (38) *Paratanytarsus austriacus* (2,97 %).

Trois espèces fondamentales, *A. longistyla*, *T. debilis*, *Procladius sp II* et une espèce fondamentale des lacs de la zone alpine, *C. lateralis*, constituent une part importante (38,47 %) de cette communauté.

Neuf espèces y sont constantes mais rares : *Zavrelinmyia melanura*, *Synorthocladius semivirens*, *Parakiefferiella coronata*, *Psectrocladius barbimanus*, *Psectrocladius octomaculatus*, *Pagastiella orophila*, *Cladotanytarsus cf. iucundus*, *Tanytarsus miriforceps*, *Tanytarsus brundini*.

Six espèces enfin sont à la fois rares et accessoires : *Macropelopia nebulosa*, *Ablabesmyia monilis*, *Corynoneura lacustris*, *Einfeldia dissidens*, *Tanytarsus bathophilus*, *Tanytarsus holochlorus*.

Si l'on excepte les espèces accidentelles, cette communauté ne comprend plus que vingt-huit espèces de Chironomides.

Pour caractériser la zone « littorale » des lacs de la zone alpine, notre choix s'est porté sur des espèces essentiellement lénitiques et sténothermes d'eau froide. Elles présentent dans ce groupement leur fréquence la plus importante. Il s'agit d'une forme dominante : *Heterotrissocladius marcidus* et de trois formes secondaires : *Micropsectra contracta*, *Corynoneura scutellata* et *Paratanytarsus austriacus*.

Ainsi la zone littorale froide et bien oxygénée des lacs pyrénéens de la zone alpine est-elle caractérisée par une biocénose à *Micropsectra contracta* et *Heterotrissocladius marcidus* avec comme espèces compagnes *Paratanytarsus austriacus* et *Corynoneura scutellata*.

4.3. — Groupement III.

Il regroupe la zone profonde (> 1 m) de quatre lacs situés dans la zone alpine, ceux qui se réchauffent le moins (L, GNM, S, GNI¹).

4.3.1. — COMPOSANTES ÉCOLOGIQUES.

Altitude $\geq 2\,198$ m; p = 1 à 3,6 m; zone à *Potamogeton praelongus* (L, S); la période de gel dure environ sept mois; régime

thermique froid (t° max. : 15°C pendant un mois environ); déficit en oxygène pendant l'hiver; $\text{pH} = 7,5 - 8,5$ (pendant l'été).

Sédiments : Matière organique = 32 %; C = 15,66 %; N = 1,39 %; C/N = 11,26.

4.3.2. — COMPOSANTES SPÉCIFIQUES.

Trente-quatre espèces apparaissent dans ce groupement, au demeurant moins diversifié que le précédent; treize sont communes avec le groupement IV. Seule, l'analyse quantitative permet la différenciation de ces deux groupements.

Une espèce fondamentale, *Tanytarsus debilis*, domine nettement puisqu'elle représente à elle seule plus du tiers du peuplement (34,93 %). La prédominance de ce *Tanytarsus* relègue neuf espèces, pourtant constantes et bien représentées dans le groupement, au rang d'espèces secondaires.

- (1) *Procladius* sp I (5,93 %),
- * (3) *Procladius* sp III (4,59 %),
- (11) *Ablabesmyia monilis* (2,21 %),
- * (17) *Psectrocladius barbimanus* (5,21 %),
- (25) *Cryptocladopelma lateralis* (2,07 %),
- * (26) *Einfeldia dissidens* (1,80 %),
- (30) *Pagastiella orophila* (5,72 %),
- (34) *Tanytarsus bathophilus* (4,60 %),
- * (35) *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* (5,52 %).

Les quatre espèces précédées d'un astérisque offrent dans ce groupement leur fréquence la plus forte; deux d'entre elles peuvent de ce fait être considérées comme caractéristiques : *Psectrocladius barbimanus* et *Cladotanytarsus* cf. *iucundus*. Il s'agit vraisemblablement de deux espèces psychrosténothermes avec, du moins en Europe, une répartition boréoalpine.

Quatre autres espèces, constantes et rares, ne forment qu'une très petite part du peuplement (2,61 %) :

- (9) *Zavrelimyia melanura* (0,43 %),
Zavrelimyia barbatipes (0,23 %),
- (10) *Ablabesmyia longistyla* (1,12 %),
- (16) *Psectrocladius barbatipes* (0,83 %).

Tanytarsus holochlorus, uniquement récolté au lac Long avec une très forte densité, ne peut pas être retenu comme espèce dominante du groupement, mais laisse entrevoir la position intermédiaire de ce lac entre les groupements III et IV.

Paratanytarsus laccophilus n'a été récolté qu'en une seule station, au lac Supérieur, et ne peut de ce fait être considérée que comme une espèce accidentelle du groupement.

Quatre espèces accessoires, mais rares, complètent la communauté :

- (20) *Parakiefferiella coronata* (0,93 %),
- (22) *Corynoneura scutellata* (0,51 %),
- (27) *Limnochironomus pulsus* (0,15 %),
- (42) *Tanytarsus miriforceps* (0,52 %).

Au total, dix-huit espèces forment la biocénose essentielle de ce groupement que l'on peut définir par l'association *Psectrocladius barbimanus* - *Cladotanytarsus cf. iucundus* avec *Tanytarsus bathophilus* comme espèce compagne.

4.4. — Groupement IV.

Il réunit la zone « profonde » des deux lacs subalpins (I, A) du vallon d'Estibère et le lac le plus chaud du vallon de l'Oule (GNI^{II}).

4.4.1. — COMPOSANTES ÉCOLOGIQUES.

Altitude $\leq 2\,200$ m; p = 1 à 4,6 m; la période de gel dure environ 6 mois; t° max. : 17° - 18 °C (fin juillet - début septembre); léger déficit en O₂ pendant l'hiver; pH : 7,5 - 8,3 (I, A); 8,1 - 9,1 (GNI^{II}).

Sédiments : Matière organique = 40 %; C organique = 19,34; N = 1,66; C/N = 11,65.

4.4.2. — COMPOSANTES SPÉCIFIQUES.

Trente et une espèces apparaissent dans ce groupement. Trois espèces fondamentales constituent près de 70 % du peuplement :

- (10) *Ablabesmyia longistyla* (15,13 %),
- (20) *Parakiefferiella coronata* (36,60 %),
- (30) *Pagastiella orophila* (14,14 %).

C'est parmi les formes secondaires et constantes que se trouvent les trois espèces caractéristiques : (27) *Limnochironomus pulsus* 3,72 % et (39) *Tanytarsus nemorosus* (4,60 %), qui sont quasi exclusives du groupement et (16) *Psectrocladius barbatipes* (5,18 %) qui domine nettement dans ce groupement. *L. pulsus* et *T. nemorosus*, deux espèces européennes de basse altitude ou de plaine, sont absentes des régions arctiques. Elles semblent atteindre dans

ces lacs leur limite altitudinale (une petite population, 4-28 ind./m², subsiste au lac Long qui coïncide avec la limite forestière).

La dominance de *Ps. barbatipes* dans ce groupement indique que cette espèce est moins sténotherme que sa vicariante *Psectrocladius barbimanus* qui caractérise le groupement précédent. Cela nous incite à considérer la répartition boréoalpine actuelle de *Ps. barbatipes* comme provisoire.

Quatre espèces, dont trois fondamentales, sont constantes et secondaires :

- (2) *Procladius* sp II (3,15 %),
- (11) *Ablabesmyia monilis* (2,30 %),
- (41) *Tanytarsus holochlorus* (2,91 %),
- (44) *Tanytarsus debilis* (6,0 %).

Les espèces secondaires représentent à elles sept, près de 28 % du peuplement où quatre espèces, également constantes, sont rares :

- (9) *Zavrelimyia melanura* (0,40 %),
- (12) *Psectrocladius octomaculatus* (0,23 %),
- (17) *Psectrocladius barbimanus* (0,33 %),
- (26) *Einfeldia dissidens* (1,20 %).

Au total, si l'on ne tient pas compte des formes rares et accidentelles, le groupement se limite à quatorze espèces et apparaît encore moins diversifié que le groupement précédent où nous en avons dénombré dix-huit.

Ce groupement de la zone « profonde » des lacs subalpins peut être défini par l'association : *Tanytarsus nemorosus* - *Psectrocladius barbatipes* avec *Limnochironomus pulsus* var. *objectans* comme espèce compagne.

4.5. — Remarques.

Le peuplement de la zone profonde du Gourguet, de même que celui du lac Vert, respectivement matérialisés par les triangles V et VI sur la figure 21, n'ont pu être rattachés aux communautés des autres groupements.

La prédominance dans la zone profonde du Gourguet de deux espèces de *Procladius* (50 %) individualise son peuplement qui n'a pu être assimilé à aucun autre. Son pourcentage de similitude le plus élevé le rapproche des groupements II (34,5 %) et III (23,7 %) (TABLEAU XIV).

Le lac Vert, pour sa part, se caractérise par son faciès mi-lotique mi-lénitique où on a pu récolter un mélange d'espèces à caractère rhéophile et limnophile. Ce peuplement ne permet pas de considé-

rer ce lac comme un milieu franchement lacustre mais plutôt comme un lac-source; son pourcentage de similitude le plus fort le rapproche des milieux froids du groupement II (15,24 %), par l'intermédiaire d'espèces rhéophiles communes.

Si on considère les Chironomides constants dans chacun des groupements II à IV on observe une augmentation du nombre des espèces depuis le groupement IV (14) jusqu'au groupement II (28) en passant par le groupement III (18). Les lacs inférieurs marquent la limite altitudinale de plusieurs espèces : les espèces de plaine s'y raréfient et les espèces sténothermes d'eau froide également, par suite d'un régime thermique trop chaud pendant les deux mois d'été (t° : 17° - 18 °C). Les lacs supérieurs, par contre, abritent des espèces sténothermes en plus grand nombre; des formes rhéophiles s'y ajoutent dans la zone littorale (Gr. II) et tout ceci entraîne un accroissement de la diversité spécifique du peuplement.

5. — RÉPARTITION DES TANYTARSUS

Les *Tanytarsini* sont généralement abondants dans les lacs d'altitude. C'est ainsi que, aux lacs Long et Supérieur, leur densité, de l'ordre de 4 500 à 5 500 émergences/m², peut représenter jusqu'à 75 % du peuplement chironomidien. Au total, six espèces du genre *Tanytarsus* s. l. peuplent les neuf lacs que nous avons étudiés.

Une étude comparative de la distribution des espèces de ce genre nous a paru intéressante. Elle concerne plus précisément la zone « profonde » des lacs, plus stable, dont le substrat est particulièrement propice à l'établissement de ces formes à fourreaux.

Pour cette analyse, nous avons calculé le pourcentage respectif de chaque *Tanytarsus* par rapport à l'ensemble des *Tanytarsini* de chaque lac (TABLEAU XVII).

Une espèce fondamentale, *Tanytarsus debilis*, colonise densément les huit lacs où, si l'on excepte une fréquence moindre dans le Gourg Nère Inférieur II et le lac de Port-Bielh, elle représente entre 33 % et 91,5 % des *Tanytarsini*. Chacun d'entre eux peut être défini par un ou plusieurs *Tanytarsus*, et l'on constate que le classement ainsi établi constitue une série continue.

Nous envisagerons séparément les lacs du vallon d'Estibère et ceux du vallon de Port-Bielh.

5.1. — Les lacs du vallon d'Estibère.

Une sériation très nette apparaît dans les quatre lacs du vallon d'Estibère. Elle s'établit en suivant le gradient altitudinal. Ce dernier

TABLEAU XVII. — Etude comparée du peuplement en *Tanytarsus* dans les lacs du massif de Néouvielle.

	Alt. (m)	T° max. (C)	% Tanytarsini	T. debilis	T. nemorosus	T. holochlorus	T. iucundus	T. bathophilus	T. miriforceps
Lac Inférieur	2 100	18	15	68,8	21,8	0,8	8,2		
Lac d'Anglade	2 175	17	34,1	33	46	20,2			
Gourg Nère Inf. II	2 200	17	6,7	7,8	0,5	91,7			
Lac Long	2 238	16	73,7	42,3	0,1	55	2,6		
Gourg Nère Moyen	2 211	15	37,2	91,5			7,1	1,4	
Lac Supérieur	2 325	15	75,4	69,8			14,1	4,3	2,2
Gourguet	2 219	14	14,5	68,3				15,9	2,4
Gourg Nère Inf. I	2 198	15	47,8	47				51,9	0,8
Lac de Port-Bielh (8 - 19 m)	2 285	13	14	5,6				91,3	3,1

coïncide avec le gradient thermique, mais aussi avec le degré d'évolution des lacs qui se traduit par l'augmentation des macrophytes aux altitudes les plus faibles.

Tanytarsus nemorosus est l'espèce dominante du lac Inférieur où *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* est secondaire, et *Tanytarsus holochlorus* rare.

Dans le lac d'Anglade, *T. holochlorus* devient l'espèce dominante aux côtés de *T. nemorosus*.

Dans le lac Long, *T. holochlorus* domine nettement; il représente 55 % du peuplement des *Tanytarsini*; *Cl. cf. iucundus* est toujours une forme secondaire.

Cette dernière espèce domine au lac Supérieur alors que *T. holochlorus* disparaît. Une nouvelle espèce, encore secondaire, *Tanytarsus bathophilus* fait son apparition dans le peuplement.

5.2. — Les lacs du vallon de Port-Bielh.

Les cinq lacs de ce vallon montrent des peuplements qui s'intercalent dans la série précédente ou la prolongent. La continuité de la série n'en ressort que davantage (TABLEAU XVII).

Le Gourg Nère Inférieur II, avec une population de *T. holochlorus* dominante (91,7 %), assure la transition entre les lacs d'Anglade et le lac Long.

Le peuplement du Gourg Nère Moyen, avec *Cl. cf. iucundus* (7,1 %) et *T. bathophilus* plus rare, s'intercale entre ceux des lacs Long et Supérieur.

Dans les trois derniers lacs, les plus froids de la série, *Cl. cf. iucundus* tend à disparaître alors que *T. bathophilus* domine (51,9 % au GNI^I, 15,9 % au Gourguet et 98,9 % au lac de Port-Bielh).

Enfin, la présence de *Tanytarsus miriforceps* dans les quatre derniers lacs de la série (S, GNI^I, G, PB) mérite d'être soulignée. Cette espèce est en effet signalée par MOTHES (1966 : 259) comme caractéristique et dominante du Rofensee, un lac eutrophe du Brandebourg. Les pourcentages atteints par *T. miriforceps* dans les quatre lacs précités du massif de Néouvielle en font une espèce rare. Sa localisation dans les lacs les plus froids et plutôt oligotrophes indique néanmoins un changement dans l'écologie de ce Chironomide qui, dans les Pyrénées, atteint la limite méridionale de son aire de répartition.

5.3. — Discussion.

Un remplacement rapide des espèces apparaît donc dans cette série de lacs relativement rapprochés (2 100 - 2 325 m).

1° De tels remplacements ont déjà été mis en évidence dans d'autres groupes, notamment chez les Cladocères des quatre lacs du vallon d'Estibère (REY 1968 : 352). Comme pour les Cladocères, le caractère sténotherme des *Tanytarsus* récoltés est d'autant plus marqué que les larves se développent dans les lacs élevés.

Les sériations obtenues peuvent être mises en corrélation avec le gradient thermique et la durée d'enneigement c'est-à-dire avec les données climatiques évidentes, caractéristiques des milieux de haute montagne. Mais, dans le cas d'un groupe tel que les Chironomides, la composition du sédiment présente un intérêt majeur. Nous rappellerons simplement ici que la série du tableau XVII coïncide dans son ensemble avec l'évolution de la teneur en Carbone organique du sédiment (fig. 23). Cette teneur suit les étapes successives de l'évolution des lacs. Ainsi se trouve confirmée l'importance

des peuplements en Chironomides dans l'étude de la dynamique des milieux lacustres.

Nous reviendrons sur ce point en conclusion.

2° Par ailleurs, l'influence directe de la compétition entre espèces apparaît dans la localisation de *Tanytarsus bathophilus* qui colonise les zones peu profondes des petits lacs (GNI, S). Au lac de Port-Bielh, il est surprenant de n'observer aucune éclosion de cette forme avant 10 - 11 m de profondeur. *T. bathophilus* ne se développe que dans la zone « littori-profonde » où sa colonisation croissante coïncide avec une nette diminution du Tanypodinae *Zavrelinymia melanura* au-delà de -14 m (fig. 24 et 25). La distribution complémentaire de ces deux espèces résulte vraisemblablement d'un phénomène de prédation. En effet, les débris de Tanytarsini sont très communs dans le tractus digestif des Tanypodinae (ROBACK 1969 : 15).

6. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

L'étude synécologique des Chironomides des lacs du massif de Néouvielle a permis de mettre en évidence quatre communautés dont il convient, en conclusion, de dégager la signification.

Au préalable, nous préciserons les facteurs responsables de l'organisation de ces communautés.

1° La communauté de la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh — le seul dont la profondeur dépasse 5 m — est caractérisée par l'association, *Tanytarsus bathophilus* - *Chironomus commutatus*, remplacée entre 17 et 19 m par l'association *T. bathophilus* - *Chironomus plumosus*.

L'important déficit hivernal en oxygène joint à la faible teneur du sédiment en matières organiques et aux basses températures, paraissent, à ce niveau, les principales causes de cette coexistence.

Dans ce lac, l'abondance des deux Orthocladiinae *Psectrocladius sordidellus*, *Cricotopus pirifer* semble liée à la présence de *Nitella*.

2° Aux altitudes supérieures à 2 200 m, la communauté de la zone littorale (moins d'un mètre de profondeur) des lacs alpins est caractérisée par l'association *Micropectra contracta* - *Heterotrissocladius marcidus* avec, comme espèces compagnes, *Paratanytarsus austriacus* et *Microtendipes pedellus* var. *lividus*. Cette zone, toujours saturée en oxygène au cours de l'été, ne présente pas de déficit important pendant l'hiver. Par ailleurs, ces lacs étant homothermes, les températures estivales sont semblables dans les zones

« littorale » et « profonde ». C'est donc le sédiment, par sa texture et les apports allochtones (entraînés depuis les rives par le vent ou par les sources affluentes) qui individualise le mieux cette zone « littorale ». Les possibilités trophiques de celle-ci sont vraisemblablement responsables de l'abondance de *Micropsectra contracta*, d'*Heterotrissocladius marcidus*, et, ainsi que nous l'avons vu, de *Microtendipes pedellus*.

Cette communauté est encore caractérisée par la diminution des formes à fourreaux et par l'augmentation des larves libres prédatrices de Tanypodinae. L'agitation de l'eau permet en outre l'existence de formes rhéophiles. L'ensemble de ces facteurs biotiques et abiotiques, concourt à un groupement présentant la diversité spécifique la plus forte (28).

3° La communauté de la zone « profonde » de ces mêmes lacs alpins est caractérisée par l'association de deux espèces boréo-alpines *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* et *Psectrocladius barbimanus* avec *Tanytarsus bathophilus* comme espèce compagne. Le sédiment paraît être, ici encore, le principal facteur de l'installation de cette communauté. En effet, contrairement à ce qui se produit dans la zone littorale, le sédiment de la zone profonde n'est pas gelé en hiver, ce qui entraîne un léger déficit en oxygène. L'installation des formes à fourreaux est favorisée par la présence d'un substratum vaseux uniforme que des *Potamogeton* enrichissent quelque peu en acides humiques. Par ailleurs, la température est toujours inférieure à 15 °C.

4° Aux altitudes inférieures à 2 200 m, la communauté de la zone profonde des lacs subalpins est caractérisée par l'association *Tanytarsus nemorosus* - *Psectrocladius barbatipes* avec, comme espèce compagne, un Chironomini, *Limnochironomus pulsus* var. *objectans*. On notera que cette association concerne une espèce moyennement sténotherme (*Ps. barbatipes*) et une espèce largement répandue dans le centre et le sud de l'Europe (*T. nemorosus*). Cette dernière atteint sa limite altitudinale au lac d'Anglade et se trouve, plus haut, remplacée par *Tanytarsus holochlorus*.

Pendant deux mois, la température de ces lacs est supérieure à 15 °C et peut atteindre 18 °C. Ce facteur paraît limiter l'installation d'espèces sténothermes strictes qui peuplent les lacs les plus élevés de la série. Les températures, basses pendant les dix autres mois, rendent le milieu peu propice à l'installation des espèces de plaine de sorte que, avec quatorze espèces seulement, nous avons là le groupement le moins diversifié.

Deux communautés, une « littorale » et une « profonde », peuplent les lacs de la zone alpine. Ces lacs sont peu profonds, leur volume d'eau est restreint. Leur peuplement en Chironomides n'est

pourtant pas homogène. Chacun de ces lacs, malgré ses dimensions modestes, ne peut donc pas être caractérisé par une seule association,

Cette remarque nous conduit au cœur du problème de la classification des lacs. A ce sujet, nous développerons d'abord deux points apparus au cours de l'analyse des pages précédentes et nous terminerons cette étude synécologique par des considérations sur le rôle des sédiments.

1. *Passage progressif entre les communautés.*

Si l'étude des lacs du Néouvielle permet de définir plusieurs communautés, nous devons néanmoins constater qu'il existe une réelle continuité entre elles.

C'est ainsi que certaines espèces assurent la liaison entre les diverses communautés, tels *Tanytarsus bathophilus* par exemple entre les communautés I, II et III, ou *Cryptocladopelma lateralis* entre les communautés II et III. La présence sur les diagrammes de cases de valeurs élevées éloignées de la diagonale rend compte de ce phénomène.

De même, l'étude des *Tanytarsus* des lacs du massif de Néouvielle met en évidence un passage progressif du lac Inférieur au lac de Port-Bielh. Aucune ligne de discontinuité n'a pu raisonnablement être tracée. De plus, nous avons vu que l'introduction de nouveaux lacs, tels ceux du vallon d'Estibère conduit, par diverses intercalations, à diminuer les écarts entre les peuplements des lacs voisins (TABLEAU XVII).

Ainsi se confirme l'idée de continuité entre les biocénoses lacustres. L'intérêt méthodologique de ce phénomène a été souligné par MACAN et MAUDSLEY (1969 : 179) : « Les variations dans la composition des communautés seront mieux comprises par la considération de séries continues que par celle de catégories souvent trop artificielles. »

2. *Les Chironomides et la position trophique des lacs de montagne.*

A propos de la position des lacs de montagne, PENNAK (1955 : 67) faisait remarquer que la majorité de ces lacs ne s'insérait pas clairement dans les catégories eutrophe-oligotrophe.

Les larves de *Tanytarsus* et de *Chironomus* ont une écologie bien définie, au point que les expressions telles que « lacs à *Tanytarsus* » et « lacs à *Chironomus* » sont courantes dans la littérature.

Par lacs à *Chironomus*, on entend lacs eutrophes, riches en matières nutritives et présentant une faible concentration en oxygène. Au contraire, les lacs à *Tanytarsus* sont des lacs oligotrophes, pauvres en matières nutritives et bien oxygénés.

Voici donc deux genres écologiquement bien distincts et qui, par le jeu de leurs préférences opposées, caractérisent chacun un certain type de lac.

Or, dans le lac de Port-Bielh, ces deux genres coexistent et prospèrent sous la forme de deux *Chironomus* (*Ch. commutatus* et *Ch. plumosus*) et de *Tanytarsus bathophilus*. *Ch. plumosus* paraît s'accommoder des conditions oligotrophes offertes par le lac de Port-Bielh; *T. bathophilus* n'est pas gêné par le déficit d'oxygène lors de la stagnation hivernale. Des *Tanytarsus* ont certes été signalés dans les lacs arctiques (ANDERSEN 1946 : 57) où s'établit sous la glace un déficit en oxygène comparable à celui du Port-Bielh. Toutefois, l'association *Chironomus plumosus* - *Tanytarsus bathophilus* ne semble pas avoir été signalée auparavant. Ainsi, le lac de Port-Bielh est le premier dont le peuplement en Chironomides puisse être caractérisé par cette association.

Cette particularité pose le problème de la nature trophique des lacs de haute montagne. En effet, depuis THIENEMANN (1920), la typologie des lacs est fondée sur l'écologie des larves de Chironomides. Dans cette classification, la place des lacs de montagne a fait l'objet de nombreuses discussions. Ces discussions se sont cristallisées dans une controverse entre STEINBÖCK (1938, 1953, 1958) et BRUNDIN (1949, 1956a) au sujet du terme « kryoeutrophe » créé par le premier auteur pour définir les lacs de haute montagne des Alpes.

Il nous paraît plus intéressant de tirer ici les enseignements de la présence simultanée de *Chironomus plumosus* et de *Tanytarsus* dans la zone profonde du lac de Port-Bielh.

Rappelons tout d'abord que l'action prédatrice de *Zavrelingia melanura* contribue à confiner *Tanytarsus bathophilus* dans la zone la plus profonde du lac de Port-Bielh (p. 356).

Mais c'est surtout une réflexion sur le rôle des sédiments qui nous semble la plus propice à éclairer nos observations.

3. Le rôle des sédiments.

Nous avons vu que les teneurs en matière organique des sédiments de la zone profonde étaient relativement élevées par comparaison à d'autres lacs oligotrophes.

Deux groupes d'observations doivent être rappelés :

a) Les matières organiques déposées sur le fond aboutissent sous forme d'humus à des complexes à peu près stables. La teneur en N permet, lorsqu'elle est comparée à la teneur en C organique, de caractériser le type d'humus présent. En effet, le rapport C/N est fonction de la quantité d'acides humiques dans le sédiment (HANSEN 1961 : 286) et exprime le degré de minéralisa-

tion de la matière organique. Plus la minéralisation est rapide, plus la quantité de C organique diminue par rapport à celle de l'azote et plus le rapport C/N est bas. Inversement, un déficit en oxygène inhibe la minéralisation. Le sédiment demeure riche en matière organique et le rapport C/N est élevé. Selon RYBAK (1969 : 653), C/N est, dans ce dernier cas, voisin de 10.

b) Il faut par ailleurs considérer l'origine des sédiments lacustres. Selon MACKERETH (in MACAN 1970 : 188) ceux-ci seraient de nature essentiellement allochtone. Autour d'un lac, le sol est soumis à un processus d'érosion et de lessivage. Une fois déposé sur le fond d'un lac, le sédiment est soumis à une décomposition dont les modalités varient selon les lacs.

Deux groupes de facteurs interviennent donc dans ce processus. Les uns tiennent à la nature du bassin versant (géologie, pédologie, végétation). Les autres tiennent aux conditions du milieu lacustre (température, oxygène).

Ces deux observations permettent d'envisager comme suit le rôle des sédiments dans les lacs du massif de Néouvielle.

D'après nos mesures, les valeurs du rapport C/N varient entre 7 et 15 et sont en moyenne égales à 10 (fig. 23). Nous avons vu par ailleurs que les sédiments de ces lacs sont relativement riches en matière organique. Nous sommes donc en présence de lacs oligotrophes à production pélagique faible mais dont les sédiments sont semblables à ceux observés dans les lacs eutrophes ou dystrophes.

Les conditions de milieu évoquées précédemment sont à l'origine de cette anomalie. Au fond du lac, les sédiments sont soumis à des températures basses et à un déficit en oxygène pendant toute la période de stagnation hivernale. Ces conditions se prolongeant six à sept mois par an, la minéralisation de la matière organique est fortement ralentie.

On comprend alors le degré de trophie élevé des sédiments de ces lacs, de même que l'association insolite *Chironomus plumosus* - *Tanytarsus bathophilus* au fond du lac de Port-Bielh.

4. Remarques.

— Dans les lacs étudiés, la teneur en C organique des sédiments varie dans le même sens que le rapport C/N. Ces valeurs augmentent progressivement quand on va des lacs élevés vers les lacs les plus bas (fig. 23). Ces derniers sont les plus productifs de la série. Ils sont caractérisés par un développement important de macrophytes dans leur zone littorale. De plus, la forêt de pins atteint leur rivage et leur permet de bénéficier d'apports allochtones. Enfin, certains d'entre eux, le lac Anglade et le lac Inférieur

notamment, reçoivent des eaux en provenance de petites tourbières. Tous ces facteurs concourent à augmenter les valeurs du C organique et du rapport C/N.

— Au sein du lac de Port-Bielh, les valeurs les plus élevées du C organique et du rapport C/N correspondent, en profondeur, à la zone de développement maximum des *Nitella* (vers 13 m) et, près du rivage, à la richesse en débris organiques allochtones (TABLEAU XVI).

— On peut se demander si la matière organique ne constitue pas une source de nourriture essentielle pour les larves puisque on constate sur le tableau XVIII que la densité du peuplement de la zone « profonde » des petits lacs augmente en même temps que la teneur en Carbone et le rapport C/N.

Lorsque $C/N < 10$ la densité varie entre 800 et 3 000 individus par mètre carré.

Lorsque $C/N > 10$ cette densité est deux fois et demi à trois fois plus forte.

Cette densité paraît indépendante de la production pélagique qui semble peu différente dans ces lacs.

TABLEAU XVIII. — Densité moyenne des émergences/m² et rapport C/N moyen dans la zone « profonde » des petits lacs.

	C/N	Eclosions/m ²
Gourg Nère Moyen	9,38	768
Gourguet	8,66	1720
Gourg Nère Inférieur I	9,71	2958
Gourg Nère Inférieur III	10,20	3744
Lac Supérieur	10,67	6179
Lac Long	11,15	7056
Lac Inférieur	11,68	7242

V. — ETUDE DE LA PRODUCTION DU LAC DE PORT-BIELH

L'analyse des prélèvements quantitatifs d'imagos nous a permis de définir, dans les chapitres précédents, la structure du peuplement chironomidien des lacs du massif de Néouvielle et son déterminisme. L'organisation des communautés résulte, en fait, d'un ensemble de paramètres externes (facteurs de milieu) et de paramètres internes, inhérents à chaque espèce, que l'on peut désigner par le terme général de « pouvoir reproducteur ». L'action conjuguée de ces facteurs se traduit, au niveau de chaque espèce, par

une plus ou moins grande potentialité d'accroissement ou productivité. Il nous a paru intéressant de compléter ce travail par une étude de la production des Chironomides du lac de Port-Bielh. Cette étude constitue d'ailleurs une partie du programme des recherches entreprises sur ce lac depuis 1967 par le laboratoire d'hydrobiologie de Toulouse dans le cadre du Programme Biologique International (P.B.I.).

1. — MÉTHODES

De nombreux travaux ont été consacrés aux techniques d'échantillonnage du benthos des lacs. Une analyse récente des diverses méthodes utilisées est donnée dans le manuel du P.B.I. consacré à la production secondaire (EDMONSON et VINBERG 1971). En ce qui concerne les prélèvements quantitatifs sur des substrats mous, les tubes de carottage et les dragues de type Ekman paraissent donner les meilleurs résultats. Pour les substrats rocheux ou caillouteux de la zone littorale des lacs, au contraire, les méthodes d'estimation de densités de populations restent très imparfaites.

L'échantillonnage de la faune macrobenthique du lac de Port-Bielh a été réalisé à l'aide d'une drague Ekman de 225 cm² d'ouverture. Après un lavage sur place de l'échantillon à travers un filet à mailles de 280 μ , le tri des animaux a été réalisé à la loupe binoculaire, de préférence sur le vivant ou après fixation au formol à 4 %. Cette technique permet de retenir les larves de Chironomides dont la longueur est supérieure ou égale à 2 mm, ce qui correspond, pour la plupart des espèces dominantes, au deuxième stade de leur développement.

Les séries de prélèvements réalisés de juillet 1968 à août 1969 concernent essentiellement la zone « littori-profonde » où les substrats de vase permettent un fonctionnement satisfaisant de la drague. Compte tenu de la distribution des espèces avec la profondeur, cinq niveaux différents ont été prospectés à chaque date de prélèvement : 7-8 m, 9-11 m, 12-13 m, 14-15 m, 16-19 m. Deux à trois dragages ont été effectués à chaque niveau.

Dans la zone littorale, et par cette méthode, il n'a été possible de prospecter que les étendues de vase fine situées entre les blocs de granite. Les résultats quantitatifs sont, par suite, peu significatifs, mais ils ont permis cependant, par comparaison avec les résultats de capture des imagos, de préciser la structure du peuplement benthique de cette zone.

Des prélèvements réalisés en automne avec une drague de type PETERSEN nous ont servi à préciser la distribution et la durée du développement des premiers stades larvaires, plus difficiles à

récolter. Une drague-traineau type ELSTER (SCHWÖRBE 1966 : 103) a également permis d'obtenir du matériel benthique en quantité suffisante pour effectuer des pesées.

La détermination des stades larvaires (au nombre de 4 chez les Chironomides) est basée sur les mensurations de la capsule céphalique qui s'accroît brusquement à chaque mue larvaire. Dans le but de suivre l'accroissement en taille et en poids au sein de chaque stade, les larves de chaque espèce ont été mesurées et groupées par classes de taille de 1 mm.

La pesée, après évaporation de l'eau superficielle et après séchage pendant quinze heures environ dans une étuve à 105° C a permis de connaître le poids frais et le poids sec des larves d'une même classe de taille. Ces données ont servi de base de calcul du rapport Poids sec/Poids frais et de la relation Taille-Poids qui peut s'exprimer par l'équation générale :

$$\text{Log } P = b \log L - a \text{ (fig. 30)}$$

à partir de laquelle nous avons évalué le poids des deux premiers stades larvaires, difficile à déterminer de façon directe.

2. — COMPOSITION QUALITATIVE ET QUANTITATIVE DU MACROBENTHOS DU LAC DE PORT-BIELH

2.1. Le macrobenthos.

Cinquante-sept espèces ont été dénombrées et déterminées. Nous donnons leur liste avec, pour les formes dominantes, la profondeur limite à laquelle nous les avons récoltées. A l'inventaire, déjà publié (CAPBLANCQ et LAVILLE 1971, sous presse), des trente et une espèces de Chironomides avec leur répartition bathymétrique, nous ajoutons la récolte de *Parakiefferiella coronata* jusqu'à — 4 m.

* NEMATHELMINTHES

— *Paramermis* sp. 15 m

* MOLLUSCA

(Dét. J. KUIPER)

— *Lymnaea peregra* (Müll.) 13 m

— *Pisidium hibernicum* (Wstl.)

— *Pisidium nitidum* (Jen.) 18 m

— *Pisidium subtruncatum* (Malm.)

* ANNELIDA

+ Oligocheta (Dét. J. JUGET)

● Naididae

— *Chaetogaster diastrophus* (Gruit.)

— *Specaria josinae* (Vej.)

- Tubificidae
 - *Tubifex tubifex* (Müll.) 19 m
 - *Pelosclex ferox* (Eisen)
 - *Pelosclex* sp. 19 m
- Lumbriculidae
 - *Lumbriculus variegatus* (Müll.) 19 m
- + Hirudinea
 - *Glossiphonia complanata* (L.). 16 m
- * INSECTA
 - + Ephemeroptera (Dét. A. THOMAS)
 - *Siphonurus lacustris* (Etn.)
 - *Cloeon simile* (Etn.)
 - + Plecoptera (Dét. C. BERTHÉLEMY)
 - *Amphinemura sulcicollis* (Steph.)
 - *Nemoura cinerea* (Retz.)
 - *Leuctra alosi* (Nav.) 13 m
 - + Megaloptera
 - *Sialis lutaria* (Lat.) 17 m
 - + Trichoptera (Dét. H. DÉCAMPS)
 - *Plectrocnemia laetabilis* (McL.)
 - *Polycentropus flavomaculatus* (Pict.) 9 m
 - *Cyrrus cintranus* (McL.)
 - *Limnephilus extricatus* (McL.)
 - *Potamophylax latipennis* (Curt.)
 - *Annitella pyrenaea* (Nav.)
 - *Sericostoma personatum* (Spence.)

Il convient de rappeler quelques données mises en évidence antérieurement (p. 215). La zone « littorale » (0-7 m), très hétérogène et de prospection difficile, apparaît comme la plus diversifiée. La zone « littori-profonde » (7-19 m) est beaucoup plus homogène. Le sédiment est constitué par une vase fine en partie recouverte par une prairie de *Nitella flexilis* dont la densité maximale se situe vers 13 m. Cette zone, d'une superficie de 10,5 hectares représente 63 % de la surface totale du lac.

FIG. 24. — Répartition bathymétrique moyenne des larves (en noir) des quatre Chironomides dominants du lac de Port-Bielh et densité de leurs émergences en 1968 (en blanc).

Les Chironomides et les Oligochètes représentent l'essentiel du peuplement (80-100 %) (fig. 26). Cependant, l'abondance relative de ces deux groupes varie en fonction de la profondeur. Deux communautés apparaissent : la première, entre 7 et 13 m, où les Chironomides dominent (60 à 83 %), la seconde, entre 14 et 19 m, où les Oligochètes deviennent prépondérants (47 à 67 %). Les Mollusques du genre *Pisidium* peuvent représenter 11 à 17 % du peuplement entre 12 et 15 m. *Sialis lutaria* constitue 6 % de la communauté benthique entre 7 et 8 m de profondeur : son abondance diminue jusqu'à 16 m, limite que cette espèce ne paraît pas dépasser.

Dans le tableau XIX figurent l'abondance moyenne au mètre carré et les biomasses correspondantes des organismes le 5 juillet 1969, c'est-à-dire avant le début des émergences des Insectes. Les Chironomides représentent 73 % du nombre des individus et 66 % de la biomasse de cette zone. Les Oligochètes (13,6 %), *Sialis* (9,4 %), *Pisidium* (6 %), *Glossiphonia* (5,2 %), forment ensemble 34 % de la biomasse totale du macrobenthos.

TABLEAU XIX. — Densité et biomasse des organismes benthiques dans la zone « littori-profonde » (7-16 m) du Port-Bielh le 5 juillet 1969 (la biomasse des Nématodes et celle des Lymnaea n'a pas été considérée).

	N/m ²	%	Biomasse/ g/m ²	% total benthos	% Chironomides
Zavreliomyia	705	18,7	1,192	13,45	20,46
Procladius	13	0,35	0,025	0,28	0,43
Psectrocladius	935	24,84	1,360	15,35	23,34
Cricotopus	103	2,74	0,107	1,20	1,84
Ch. commutatus	609	16,18	2,359	26,63	40,50
Ch. plumosus	23	0,61	0,568	6,41	9,75
Cryptochironomus	35	0,93	0,035	0,39	0,60
Pagastiella	127	3,37	0,130	1,46	2,23
Tanytarsus	191	5,07	0,050	0,56	0,86
TOTAL Chironomides	2 741	72,79	5,826	65,73	
Pisidium	222	5,90	0,531	5,99	
Oligochètes	640	17,00	1,205	13,60	
Glossiphonia	31	0,82	0,463	5,22	
Sialis	112	2,97	0,833	9,40	
Nématodes	13	0,35	—		
Lymnaea	5	0,13	—		
TOTAL benthos	1 023	99,96	3,032		

2.2. Les Chironomides.

Les Chironomides constituent donc le groupe le mieux représenté et le plus diversifié du macrobenthos. Parmi les trente-deux espèces identifiées, vingt-huit vivent dans la zone littorale (— 1 m), six seulement atteignent la profondeur de 19 m. Le bloc-diagramme (fig. 25), basé sur la densité moyenne des émergences au cours de trois années successives, représente la distribution bathymétrique des dix-neuf espèces les plus abondantes sinon les plus fréquentes.

Huit espèces forment 80 % du peuplement chironomidien de la zone « littorale » :

<i>Macropelopia goetghebueri</i>	6,1 %
<i>Ablabesmyia longistyla</i>	14,7 %
<i>Thienemannimyia northumbrica</i>	4,3 %
<i>Heterotrissocladius marcidus</i>	16,4 %
<i>Corynoneura scutellata</i>	9,2 %
<i>Microtendipes pedellus</i>	22,2 %
<i>Micropsectra contracta</i>	5,5 %
<i>Paratanytarsus austriacus</i>	3,0 %

Les représentants de cette biocénose ne dépassent généralement pas une profondeur supérieure à 7 m et sont remplacés au-delà par une association constituée essentiellement par trois espèces : *Psectrocladius sordidellus*, *Zavreliomyia melanura*, *Chironomus commutatus* qui constituent, selon les profondeurs, 71 à 91 % des Chironomides de la zone « littori-profonde » (fig. 27). Avant le début des émergences, ces trois espèces représentent à elles seules 84 % de la biomasse des Chironomides (TABLEAU XIX).

3. — CYCLES BIOLOGIQUES

Les cycles biologiques ont été établis à partir des prélèvements de larves réalisés au cours d'une année et selon la méthode biométrique indiquée plus haut (détermination des stades larvaires et des classes de taille) qui fournit des informations sur la vitesse de développement.

Le tableau XX montre les relations existant entre les dimensions de la capsule céphalique et la longueur du corps. Pour les trois espèces considérées, la croissance des larves ne suit pas rigoureusement la règle de DYAR : le rapport des dimensions de la capsule céphalique d'un stade à celles du stade précédent diminue progressivement à chaque mue. Ce rapport apparaît dans tous les cas plus élevé entre les stades I et II qu'entre les stades larvaires suivants où il devient presque constant.

FIG. 26. — Composition du macrobenthos de la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh : la surface de chaque secteur est proportionnelle au nombre moyen des individus du groupe correspondant.

FIG. 27. — Composition du peuplement chironomidien de la zone « littori-profonde » : la surface de chaque secteur est proportionnelle au nombre moyen de larves des espèces correspondantes.

TABLEAU XX. — Longueurs des différents stades larvaires de trois espèces de Chironomides et taille correspondante des capsules céphaliques.

r = rapport moyen de la taille des capsules céphaliques de deux stades successifs;
n = nombre d'individus mesurés.

Psectrocladius sordidellus				Zavrelimyia melanura				Chironomus commutatus			
Stade	Longueur du corps/mm	Largeur capsule céphalique/mm	n	Longueur du corps/mm	Largeur capsule céphalique/mm	n	Longueur du corps/mm	Largeur capsule céphalique/mm	n		
I	0,6-1,5	0,075	41	0,5-1,8	0,150-0,225	121	0,7- 1,8	0,075-0,125	21		
II	1,3-2,7	0,125-0,175	70	1,4-3,1	0,275-0,375	255	1,4- 4,0	0,175-0,225	25		
III	2,2-5,2	0,200-0,275	348	2,3-5,0	0,400-0,700	169	4,0- 8,0	0,300-0,400	246		
IV	4,0-8,5	0,325-0,450	640	4,0-8,5	0,825-1,05	196	8,0-14,0	0,500-0,675	279		
r	I-II 1,94	II-III 1,64	III-IV 1,61	I-II 1,75	II-III 1,67	III-IV 1,64	I-II 2,0	II-III 1,74	III-IV 1,70		

Ces observations concordent davantage avec les résultats de BERG (1950) qui montrent un rapport décroissant pour les stades successifs de *Cricotopus elegans* qu'avec ceux de FORD (1959) pour qui ce rapport est constant entre tous les stades larvaires des sept Chironomides étudiés avec cependant une exception chez *Cricotopus obtexens* (WALKER).

Il faut toutefois souligner que cet auteur a établi ses rapports d'après des mesures de certaines structures de la capsule céphalique (labium, mandibule, antenne) et non d'après ses dimensions (largeur, longueur).

Il est difficile de déterminer avec exactitude la longueur du corps non chitinisé des larves de Chironomides. En séparant les larves par classes de taille de 1 mm et en opérant sur une assez grande quantité de matériel il est toutefois possible d'évaluer le poids moyen d'une larve aux diverses étapes de sa croissance. Le calcul des relations Poids sec - Longueur du corps (fig. 30) a été établi pour les trois espèces dominantes.

Chez *Psectrocladius sordidellus* et *Zavrelimyia melanura* dont les larves ne dépassent pas 8 mm, les droites de régression se superposent. Chez les larves de *Chironomus commutatus* qui peuvent atteindre 12-14 mm, la droite de régression est légèrement différente. Pour les trois espèces considérées les rapport Poids sec - Poids frais déterminé à partir de quarante-deux pesées est de 0,14 en moyenne, valeur très semblable à celle communément admise dans la littérature (0,15) (KAJAK 1967 : 194).

3.1. *Psectrocladius sordidellus* (fig. 28).

La période d'émergence des imagos, en 1968, s'étend du 25 juillet au 13 août; elle atteint son maximum entre le 25 juillet et le 8 août.

Les larves du premier stade ou larvules selon DORIER (1933a : 213) apparaissent dès la fin du mois d'août dans les prélèvements. Par rapport aux stades ultérieurs, elles présentent des différences morphologiques au niveau du labium, de l'antenne et de la mandibule, ainsi qu'au niveau des segments abdominaux garnis de soies pleurales. Ce dernier caractère est en relation avec le mode de vie planctonique que ces larvules qui serait, selon LELLAK (1968 : 84-87), déterminé par un phototactisme positif.

Il semble toutefois que, dans le lac de Port-Bielh, les larvules se fixent rapidement sur le fond puisque leur présence n'a jamais été observée dans les prélèvements de plancton. Par contre, elles sont nombreuses dans les dragages PETERSEN réalisés en août et septembre entre 12 et 17 m. Les larves paraissent donc se déve-

FIG. 28. — Cycles de développement de trois espèces de Chironomides du lac de Port-Bielh.

lopper, dès le début, dans la zone préférentielle de l'espèce et l'on n'observe pas une migration progressive en profondeur des différents stades semblable à celle qui a été décrite pour *Procladius culiciformis* (THUR 1969 : 84) et *Sergentia coracina* (WÜLKER 1961 : 964). Il faut toutefois signaler la présence, en assez grand nombre, de larves au stade III et IV, à l'intérieur des pièges à imagos durant le mois d'octobre. Puisque ces pièges sont distants en moyenne de 5 à 8 m du fond, ces récoltes impliquent l'existence de déplacements de larves à l'intérieur du lac dont il serait intéressant de rechercher le déterminisme.

Les larvules disparaissent dans les prélèvements vers la mi-septembre. La durée de leur développement n'excède vraisemblablement pas quinze jours. Celle des larves du stade II s'étend également sur dix à quinze jours, puisque les premières larves du stade III apparaissent dès la fin du mois de septembre. Toutes les larves ont donc la possibilité d'effectuer leur dernière mue larvaire avant le gel et passent l'hiver au stade IV.

Ainsi, la croissance larvaire de *Ps. sordidellus* apparaît comme très rapide puisque 85 % des larves ont atteint une taille de 5 à 7 mm le 27 octobre 1968, soit deux mois et demi après l'émergence des adultes. Cette phase de croissance rapide coïncide avec l'isothermie d'automne, période durant laquelle les températures atteignent 10 à 13° C à tous les niveaux. En novembre, avec la baisse de température qui précède le gel du lac, s'observe un net ralentissement de la croissance. Entre le 27 octobre et le 22 avril suivant, la structure de la population demeure pratiquement inchangée. La fin de la croissance larvaire s'effectue au dégel pendant le mois de juillet.

3.2. *Zavrelimyia melanura* (fig. 28).

La période des émergences est légèrement plus étalée dans le temps que pour *Ps. sordidellus*. Toutefois, la plupart des adultes ont été récoltés à la même période, entre le 25 juillet et le 8 août 1968. Le développement larvaire des deux espèces est sensiblement identique : presque toutes les larves de *Zavrelimyia melanura* ont atteint le stade IV avant l'apparition du gel.

Au cours de l'automne, l'accroissement des larves paraît être cependant moins rapide. Le 27 octobre 1968, 10 % seulement des larves de *Zavrelimyia* atteignent une taille supérieure ou égale à 5 mm. Contrairement à ce qui a été observé chez *Ps. sordidellus*, la croissance se poursuit pendant les premiers mois de l'hiver. Ce n'est qu'à la fin du mois de janvier que les larves ont pratiquement atteint leur taille maximale de 7-8 mm.

FIG. 29. — Variation du poids frais moyen des larves de *Chironomus commutatus* au cours de leur développement.

3.3. *Chironomus commutatus* (fig. 28).

La majorité des imagos a été récoltée entre le 1^{er} et le 20 août 1968. La présence des larves des stades I et II dans les prélèvements effectués en septembre et leur disparition à la fin du mois d'octobre indique, dans ce cas également, une croissance rapide des premiers stades larvaires. A partir du mois de novembre, les prélèvements révèlent l'existence de deux lots de larves de taille différente. Les larves du stade III, issues des pontes déposées en août, présentent une croissance continue au cours de l'hiver; cette croissance s'accélère au début de l'été suivant. La dernière mue larvaire s'effectue vers la fin du mois d'août; au cours de l'automne, les larves du stade IV grandissent rapidement et atteignent, dans leur majorité, une taille de 10 à 12 mm avant le début du deuxième hiver. Leur développement, très ralenti pendant sept mois, reprend au mois de juillet avant la nymphose.

Ce cycle, d'une durée de deux ans, peut être comparé à celui de *Sergentia coracina* dans un lac de Forêt-Noire situé à 845 m d'altitude, le Titisee (WÜLKER 1961). Toutefois, pour cette espèce, la durée du stade III est plus courte (8 mois) et celle du stade IV un peu plus longue (12 mois) en raison du dégel plus précoce de ce lac (fin mars) et de la taille supérieure finalement atteinte par la larve de *S. coracina* (15-16 mm).

De tels cycles sont dus aux conditions extrêmes rencontrées dans les lacs de montagne pendant une longue période de l'année.

Si l'on excepte les récents exemples d'allongement de cycle biologique décrits par SAETHER (1968 : 440) chez *Diamesa valkanovi* Saether qui se développe dans un torrent de glacier arctique et par OLIVER (1968 : 112) chez un *Procladius* vivant dans un lac arctique, les seuls exemples de cycles sur deux années concernaient, jusqu'à présent, des espèces de la tribu des *Chironomini* : *Chironomus hyperboreus* (Staeger) dans un lac canadien (REMPEL 1936), *Chironomus anthracinus* Zett. dans le lac Esrom (JONASSON 1961) et *Chironomus atritibia* Malloch dans le Crooked lake (STAHL 1966 : 119). Ces larves, de grande taille, ne peuvent, en milieux froids, effectuer leur développement en quelques mois seulement. Ainsi apparaît une relation entre la taille et la durée du développement larvaire.

Dans la figure 29, nous avons représenté l'évolution du poids moyen des larves des différents stades de *Ch. commutatus* au cours du développement. Deux périodes de croissance rapide, correspondant aux mois de septembre et d'octobre, apparaissent nettement. La première marque le passage des larves au stade III. Avant le gel, le poids frais des larves, compris entre 0,23 et 1,4 mg, est de 0,58 mg en moyenne. La croissance des larves de ce stade se poursuit durant tout l'hiver et le début de l'été. Le passage des larves au dernier stade, à la fin du mois d'août, est suivi par une nouvelle période de croissance. Du 2 septembre au 19 octobre le poids frais moyen des larves du stade IV passe de 3,9 à 6,75 mg, soit un accroissement de 173 %. Dès la fin du mois d'octobre, 25 % des larves du stade IV ont atteint leur taille maximale (12-14 mm), soit un poids frais de 10 mg.

4. — PRODUCTION

La connaissance des vitesses d'accroissement des individus et de l'évolution démographique des populations permet d'évaluer la quantité de matière vivante produite par un groupe donné d'organismes. La production P d'une population pendant un temps t

correspond à la somme de l'accroissement en poids (Δp) des individus de cette population :

$$P = \frac{\Delta p}{t} \times N.$$

Cette valeur représente donc la quantité d'énergie stockée par une population sous forme de tissus nouveaux. En raison de l'importance des populations de Chironomides mises en évidence dans les lacs du massif de Néouvielle, la production de ce groupe apparaît comme un paramètre biologique fondamental pour la compréhension de la dynamique et de la productivité des écosystèmes aquatiques lénitiques de cette région.

Nous avons vu que l'évaluation de l'effectif des populations, à différentes dates de l'année, a été réalisé par la prise d'échantillons au moyen d'une drague EKMAN. En raison de leur petite taille et de leur croissance rapide, l'effectif des larvules issues des pontes n'a pu être estimé de façon rigoureuse. Si les échantillons réalisés en automne à l'aide d'une drague type PETERSEN ont permis de récolter une assez grande quantité de jeunes larves, ils ne fournissent cependant pas des résultats quantitatifs satisfaisants. Si l'on admet que le nombre de larves d'une population évolue dans le temps suivant une fonction du type :

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = -kNt$$

dans laquelle k représente le taux de mortalité, il est cependant possible d'évaluer le nombre de larvules au temps t_0 , c'est-à-dire à la fin des émergences. k peut être calculé à partir du nombre d'individus récoltés dans les dragages successifs. Compte tenu du faible poids individuel des larvules, les erreurs dans l'estimation de k entraînent une erreur relative négligeable dans le calcul de la production.

L'accroissement en poids des individus et la diminution de l'effectif de la population par suite de mortalité naturelle et de prédation sont deux phénomènes simultanés. ALLEN (1951) a décrit une méthode graphique pour calculer la production d'une population de poissons. Cette méthode a été reprise par NEESS et DUGDALE (1959) qui ont élaboré un modèle simple pour estimer la production d'insectes benthiques présentant une seule période de reproduction annuelle. Cependant, ce modèle n'est applicable que dans le cas où taux de mortalité et taux de croissance demeurent constants, ce qui n'est pas le cas pour les Chironomides du lac de Port-Bielh. La méthode graphique d'ALLEN a donc été préférée pour le calcul de la production de deux espèces : *Psectrocladius*

FIG. 30. — Droite de régression Taille-Poids sec des larves de *Psectrocladius sordidellus* et *Zavrelimyia melanura* (+) et de *Chironomus commutatus* (.).

sordidellus et *Zavrelinyia melanura* dans la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh.

4.1. *Psectrocladius sordidellus*.

— Les résultats des piégeages de 1968 montrent que 190 ♀/m² ont émergé.

— D'après les comptages effectués sur 10 ♀, chacune pond en moyenne 250 œufs.

— Si l'on admet que toutes les ♀ qui ont émergé pondent dans le lac, on peut évaluer à 48 000/m² le nombre d'œufs pondus. Or, en tenant compte de la mortalité larvaire en octobre et novembre, le nombre de larvules issues des pontes déposées au mois d'août peut être estimé à 10 000/m².

— Il y aurait ainsi 80 % des larvules qui ne survivent pas à l'éclosion, ce qui est comparable au résultat de TEAL (1957 : 288) qui évalue à 87 % la perte subie lors de l'éclosion des œufs déposés par *Tanytarsus dives* (JOHANSEN) dans une source froide.

La figure 31 représente l'évolution annuelle du poids frais moyen d'un individu (abscisse) et celle de l'effectif de la population larvaire (ordonnée). Les points suivants apparaissent nettement sur cette courbe :

— l'essentiel de la production s'effectue durant les mois de septembre et octobre, période d'accroissement maximal des larves;

— ce métabolisme intense s'accompagne d'une mortalité larvaire élevée, sans doute attribuable, en partie, à l'activité des prédateurs;

— l'accroissement en poids est négligeable pendant toute la durée de l'hiver. Il reprend au début de l'été, juste avant les émergences;

— le taux de mortalité hivernal est très faible : en effet, entre le 31 janvier 1969 et le 5 juillet 1969, l'effectif de la population n'a pratiquement pas varié.

La surface délimitée par la courbe représente la production annuelle nette de la population de *Psectrocladius*. Cette production est de 5,05 g de Poids frais/m²/an dans la zone « littori-profonde », soit 7,6 kg de Poids sec/ha/an.

Le rapport de la production à la biomasse maxima atteinte par la population (P/B max.) est voisin de 1,65. Calculé par rapport à la biomasse larvaire du 5 juillet, la valeur de P/B est égale à 3,7. La biomasse des imagos qui ont émergé en 1969 représente environ 8 % de la production larvaire.

FIG. 31. — Evolution de la densité et du poids moyen des individus de la population larvaire de *Psectrocladius sordidellus*.

4.2. — *Zavrelimyia melanura*.

— 150 ♀/m² ont émergé en 1968 ; chacune porte en moyenne 180 œufs.

— Un calcul identique au précédent a permis d'évaluer à 2 000 le nombre de larves issues des pontes de ces femelles. Le nombre de larvules qui survivent à l'éclosion serait de l'ordre de 10 %.

La croissance automnale des larves de *Zavrelimyia* se prolonge plus longtemps que celle de *Psectrocladius*. La figure 32 révèle une augmentation en poids assez notable entre la fin du mois d'octobre et le 31 janvier. Taux de croissance et taux de mortalité sont également très faibles en hiver, époque à laquelle la majorité des larves ont pratiquement atteint leur taille maximale.

La production des larves de *Zavrelimyia* est de 1,80 g de Poids frais/m²/an soit 2,70 kg/Poids sec/ha/an. La valeur du rapport P/B max. (1,50) est du même ordre de grandeur que pour *Psectrocladius*. Le rapport P/B du 5 juillet, égal à 1,65 est par contre nettement plus faible, ce qui traduit les différences constatées dans le taux de mortalité et le rythme de croissance des deux espèces. La biomasse des imagos qui ont émergé en 1969 représentait environ 15 % de la production larvaire.

5. — CONCLUSIONS ET REMARQUES

1) Le développement des populations de *Psectrocladius sordidellus*, *Zavrelimyia melanura* et de *Chironomus commutatus* dans le lac de Port-Bielh se caractérise donc par :

- une période de vol de courte durée, la quasi-totalité des émergences s'effectuant en 10 ou 15 jours;
- une croissance rapide des larves pendant l'automne;
- un fort ralentissement, voire un arrêt de la croissance, au cours des sept mois d'hiver.

Pour les autres espèces de Chironomides qui colonisent la zone littori-profonde du lac de Port-Bielh, la brièveté des périodes de vol des imagos (fig. 20) ainsi que la récolte de leurs larves au stade IV avant le gel permettent de supposer des caractères de développement sensiblement identiques.

2) Il existe apparemment une bonne corrélation entre la croissance des larves et les conditions de milieu. La phase de croissance principale, en septembre et octobre, coïncide avec l'entrée du lac en isothermie, période pendant laquelle on enregistre les températures maximales au niveau du fond (10 - 13° C). La stagnation hivernale se caractérise au contraire par une basse température

FIG. 32. — Evolution de la densité et du poids moyen des individus de la population larvaire de *Zavrelimpyia melanura*.

(3,5 °C) et, à partir du mois de janvier, par un déficit important en oxygène dissous au contact de la vase. Dans ces conditions peu favorables, le métabolisme des larves est sans doute très ralenti, ce que confirment d'ailleurs les faibles taux de mortalité observés au cours de l'hiver.

La teneur en oxygène dissous constitue un facteur important pour la croissance des larves de Chironomides. JONASSON et KRISTIANSEN (1967 : 214) ont montré que le déficit en oxygène de l'hypolimnion du lac Ersom, en été, inhibe davantage le développement des larves de *Chironomus anthracinus* que les faibles températures hivernales (2,2 - 4,4 °C). Des expériences effectuées sur le comportement de *Chironomus plumosus* (WALSHE 1950) indiquent d'autre part que le temps consacré par les larves à la nutrition diminue en même temps que décroît la teneur en oxygène dissous : pour des taux supérieurs à 10 % de saturation, les larves de cette espèce ne se nourrissent pratiquement plus. Ceci explique le ralentissement et non l'arrêt de la croissance des larves de *Chironomus commutatus* qui, grâce à leur hémoglobine, supportent plus longtemps que *Ps. sordidellus* et *Z. melanura* le déficit progressif en oxygène jusqu'à un certain seuil qu'il serait intéressant de rechercher expérimentalement.

L'isothermie de printemps amène au contact du fond une eau relativement froide (4 - 6 °C) mais plus riche en oxygène dissous. Ces conditions se traduisent par une reprise de la croissance larvaire au cours du mois de juillet.

3) Les algues du phytoplancton sont généralement considérées comme une des sources de nourriture essentielles pour les larves de Chironomides.

Dans le lac Esrom, il existe une relation étroite entre la production primaire et l'augmentation en poids des larves de *Chironomus anthracinus* (JONASSON et KRISTIANSEN 1967 : 201). Seul le pic de production estival ne correspond pas à une croissance des larves, la nourriture ne pouvant alors pas être utilisée, par suite des faibles teneurs en oxygène.

Le développement phytoplanctonique maximum du lac de Port-Bielh s'observe généralement entre le 15 et le 30 juillet. Il existe donc un décalage de plus d'un mois entre le pic de phytoplancton et la période de croissance larvaire. On peut supposer, dans ces conditions, que les matières organiques provenant de la décomposition des algues ou des apports exogènes constituent une part notable de la nourriture des larves de Chironomides. Les analyses réalisées au début de l'été et à l'automne ont d'ailleurs révélé une augmentation de la teneur en matière organique des sédiments (fig. 23). Les algues périphtiques qui se développent sur les *Nitella*

peuvent également constituer une source de nourriture importante; la distribution des Chironomides en profondeur (fig. 24 et 25) concorde assez bien avec le développement de *Nitella* dans le fond du lac.

4) *Ps. sordidellus* et *Z. melanura*, pour lesquelles des calculs de production ont été réalisés, représentent 44 % de la biomasse des larves de Chironomides de la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh avant les émergences (TABLEAU XVIII). Leur production annuelle peut être estimée à 6,85 g PF/m².

Il n'existe cependant pas de relation directe entre la biomasse des larves d'une population à la fin du développement et la production annuelle : pour les deux espèces considérées, la valeur de ce rapport est de 1,65 chez *Zavreliomyia* et atteint 3,71 chez *Psectrocladius*. La biomasse des larves à la nymphose ou la densité des adultes ne constituent donc pas de bons indicateurs de la productivité des espèces.

Il semble plus intéressant de considérer ici le rapport P/B max. Selon BORUTSKI et al. (1971 : 188), ce rapport aurait une valeur à peu près constante chez les Chironomides. Compris entre 1,3 et 5,1, il est le plus souvent de 2,3 à 3,0 dans les exemples donnés par ces auteurs. Il atteint 1,50 et 1,65 pour les deux espèces étudiées dans le lac de Port-Bielh, ce qui les situe parmi les valeurs les plus faibles données par BORUTSKI et al.

Dans le cas général, l'évaluation de la biomasse maximale est difficile et exige un échantillonnage fréquent, échelonné tout au long de l'année. Cependant, dans les lacs de montagne, pour la majorité des espèces univoltines, les biomasses maximales sont atteintes au début de l'hiver. Il nous semble donc intéressant, dans l'avenir, d'obtenir d'autres évaluations de ce rapport P/B max. Si la constante relative de ce rapport se révélait exacte, nous aurions, grâce à la connaissance de la biomasse maximale au début de l'hiver, un moyen rapide d'évaluer la production des Chironomides univoltins des lacs de haute montagne.

RÉSUMÉ

PREMIÈRE PARTIE : SYSTÉMATIQUE, ECOLOGIE, PHÉNOLOGIE

I. — Des données nouvelles sont apportées sur la systématique des larves, nymphes et imagos de plusieurs espèces de Chironomides.

1° La description de la nymphe de *Thienemannimyia northumbrica* permet de définir le groupe *northumbrica* caractérisé par la présence de 2 soies LS sur le segment I.

La présence d'un crochet nettement plus court que les autres à chaque pseudopode postérieur permet de distinguer sa larve.

2° La larve de *Paramerina divisa* se différencie de celle de *Zavrelimyia melanura* au niveau des crochets des pseudopodes postérieurs.

3° Les larves de *Ablabesmyia longistyla* et *A. monilis* se distinguent l'une de l'autre par la structure de leurs palpes maxillaires.

4° La nouvelle description des imagos ♂ et ♀ de *Psectrocladius barbatipes* permet de faire correspondre cette espèce à la nymphe décrite par THIENEMANN (1939) sous le nom de *Psectrocladius* sp. *connectens*. Il est créé pour cette espèce le nouveau sous-genre : *Mesopsectrocladius*, intermédiaire entre les sous-genres *Psectrocladius* s. str. et *Allopsectrocladius*.

5° *Chironomus commutatus*, connu jusqu'à ce jour par la seule formule chromosomique de la larve (KEYL 1960) est décrit à l'état imaginal (♂ et ♀), nymphal et larvaire. Ceci permet d'insérer cette espèce dans la clé de détermination de STRENZKE (1959).

6° La nymphe de *Microtendipes britteni* est décrite et comparée à celle de *Microtendipes pedellus* var. *lividus*.

7° La nymphe de *Pentapedilum nubens* est décrite.

8° La larve de *Tanytarsus bathophilus* est décrite et la nymphe de cette espèce fait l'objet d'une nouvelle description.

9° La nymphe de *Tanytarsus miriforceps* est décrite et sa position taxonomique définie au sein du groupe VIII *norvegicus* (REISS et FITTKAU 1971).

II. — L'étude faunistique et biogéographique a permis d'établir les conclusions suivantes :

1° Ce travail porte à 116 le nombre d'espèces de Chironomides actuellement connues dans les Pyrénées.

2° 77 espèces de Chironomides ont été récoltées essentiellement dans les lacs des zones subalpine et alpine (2 050 m - 2 350 m) des Pyrénées. 18 (*) sont nouvelles pour la Faune de France; 14 (°) sont signalées pour la première fois dans la zone 2 de la *Limnofauna Europaea*.

3° Sur les 77 espèces, 54 plus franchement limnophiles, se répartissent ainsi : 10 Tanypodinae, 18 Orthoclaadiinae, 13 Chironomini, 13 Tanytarsini.

4° Du point de vue biogéographique, 10 espèces ont une répartition holarctique. Sur les 45 espèces à répartition paléarctique, 7 paraissent actuellement circonscrites à la région boréo-alpine, 1 à la région alpine;

une espèce enfin est cosmopolite. 13 formes sont récoltées préférentiellement dans les massifs montagneux probablement en raison du caractère sténotherme d'eau froide de leur larve. On remarque, tout comme dans les lacs de la chaîne alpine, l'absence de formes endémiques.

5° 85 % des espèces sont communes aux Alpes et aux Pyrénées. Toutefois, la faune froide caractéristique des lacs arctiques et des lacs alpins de haute altitude n'a pas été retrouvée dans les lacs pyrénéens de même niveau.

6° Au total, le peuplement des lacs pyrénéens échelonnés entre 2 100 et 2 350 m comprend, pour les deux tiers de ses espèces, des formes eurythermes. Il s'apparente beaucoup au peuplement des lacs alpins de moyenne altitude dont il possède en outre la même diversité spécifique.

III. — Le piégeage d'adultes a permis d'obtenir les résultats suivants :

1° Pour les espèces dont la taille de la nymphe est supérieure à 4 mm de long, le % d'exuvies observées dans les pièges par rapport aux imagos est de 68 à 102 %. La densité des émergences est représentative de la densité des larves pour la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh. Toutefois, la rentabilité des pièges utilisés décroît avec la taille des espèces.

2° La comparaison de deux pièges placés à la même profondeur révèle :

a) deux pièges sont nécessaires pour obtenir 80 % des espèces présentes dans un biotope déterminé;

b) dans la zone littorale non uniforme des lacs, des différences qualitatives et quantitatives importantes apparaissent pour les espèces secondaires (dont la densité représente 2 à 10 % des émergences totales);

c) dans la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh s'il existe des différences qualitatives pour les espèces rares ($d < 2\%$), on obtient en revanche une bonne représentativité pour les formes dominantes ($d > 10\%$).

3° La température apparaît comme le facteur essentiel dans le déterminisme des émergences. Les lacs demeurent gelés sept mois par an en moyenne. En général, des adultes commencent à émerger dès que la température de l'eau atteint 7° C (environ 8 à 10 jours après la fusion de la glace). Dans une station donnée, la quasi-totalité des émergences s'effectue en 15 jours pour la plupart des espèces.

4° Les émergences sont d'autant plus précoces que le dégel survient plus tôt.

a) un décalage de 8-15 jours peut apparaître pour une même espèce, suivant le régime thermique des lacs où on la rencontre;

b) dans un même lac et pour une espèce donnée un retard de 15 jours peut exister en fonction de la profondeur;

5° Deux modes d'émergence ont été mis en évidence dans le lac de Port-Bielh.

a) dans la zone « littorale » (0-7 m) : longues périodes d'émergence avec un ou deux pics;

b) dans la zone « littori-profonde » (7-19 m) : courtes périodes d'émergence.

6° Dans leur quasi-totalité les espèces du lac de Port-Bielh sont univoltines. Deux espèces, les plus grandes, *Chironomus commutatus* et *Ch. plumosus*, sont semivoltines.

7° Des variations de la sex-ratio avec la profondeur ont été mises en évidence pour les quatre espèces dominantes de la zone littori-profonde. La sex-ratio est égale à 1 dans la zone de 10 m de profondeur (zone de densité maximale de peuplement). Au-delà le pourcentage de ♀ augmente chez *Zavrelimyia melanura*, *Psectrocladius sordidellus*, *Cricotopus pirifer*, et diminue chez *Chironomus commutatus*.

DEUXIÈME PARTIE : COMMUNAUTÉS ET PRODUCTION

IV. — Les communautés.

Une analyse mathématique des prélèvements a permis de mettre en évidence quatre communautés de Chironomides :

1. — Une communauté de la zone « littori-profonde » (7-19 m) du lac de Port-Bielh caractérisée par : *Tanytarsus bathophilus* associé à *Chironomus commutatus* et entre 17-19 m à *Chironomus plumosus*. Cette coexistence est déterminée par un déficit hivernal en O₂ (*Chironomus*) et une faible teneur des sédiments en matière organique (*Tanytarsus*).

2. — Une communauté de la zone « littorale » ($p < 1$ m) des lacs alpins (Alt. > 2200 m) caractérisée par l'association *Micropsectra contracta* - *Heterotrissocladius marcidus* et les espèces compagnes *Paratanytarsus austriacus* - *Microtendipes pedellus* var. *lividus*. Cette zone « littorale » doit son originalité à la nature du sédiment (texture et apports allochtones) : elle entraîne l'abondance de formes prédatrices libres (Tanypodinae, *Cryptocladopelma*) et la diminution des formes à fourreaux.

3. — Une communauté de la zone « profonde » ($p > 1$ m) des lacs alpins dont la température ne dépasse jamais 15 °C, caractérisée par l'association de deux espèces boréalpines : *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* - *Psectrocladius barbatipes* avec *Tanytarsus bathophilus* comme espèce compagne. La couche de vase uniforme favorise particulièrement l'installation de formes à fourreaux.

4. — Une communauté de la zone « profonde » des lacs subalpins (Alt. < 2200 m) caractérisée par l'association *Tanytarsus nemorosus* - *Psectrocladius barbatipes* avec *Limnochironomus pulsus* var. *objectans* comme espèce compagne.

Pendant deux mois, la température de ces lacs excède 15 °C et empêche l'installation d'espèces sténothermes strictes qui peuplent les lacs les plus élevés. Toutefois la température est trop basse pendant les dix autres mois pour permettre l'installation d'un grand nombre d'espèces de plaine.

En résumé, deux communautés, une « littorale » et une « profonde », caractérisent les lacs de la zone alpine. Malgré les dimensions modestes de ces lacs, leur peuplement en Chironomides est si différent qu'on ne peut les caractériser par une seule association.

Trois points sont apparus au cours de ces recherches :

— L'étude des *Tanytarsus* a mis en évidence le passage progressif entre les communautés depuis le lac Inférieur d'Estibère jusqu'au lac de Port-Bielh.

— La coexistence dans la zone profonde du lac de Port-Bielh de larves de *Chironomus* et de larves de *Tanytarsus* pose le problème de la position des lacs pyrénéens de haute altitude dans le système trophique de THIENEMANN basé sur l'écologie des larves de Chironomides. Les larves de *Tanytarsus* ne sont pas gênées par le déficit en O_2 lors de la stagnation hivernale, celles de *Chironomus*, et notamment celles de *Ch. plumosus* s'accommodent des conditions oligotrophes offertes par ce lac. Le lac de Port-Bielh, et son association inaccoutumée *Chironomus plumosus* - *Tanytarsus bathophilus* montre que les lacs de montagne doivent être définis en fonction de nouvelles bases.

— La nature des sédiments paraît jouer un rôle particulier. Dans les lacs étudiés le rapport C/N varie entre 7 et 15 : il est en moyenne proche de 10; les sédiments de ces lacs sont relativement riches en matières organiques (20 à 50 %) si on les compare aux lacs définis comme oligotrophes (STANGENBERG 1949; RYBAK 1968).

Nous sommes en présence de lacs oligotrophes à production pélagique faible mais dont les sédiments sont semblables à ceux de certains lacs eutrophes ou dystrophes.

Les conditions de milieu (t° et O_2) sont à l'origine de cette anomalie : les basses températures et le déficit en oxygène pendant les six à sept mois de gel ralentissent la minéralisation de la matière organique et peuvent expliquer la forte teneur en carbone organique du sédiment et le rapport C/N élevé.

Cela permet de mieux comprendre la position particulière de ces lacs en regard du schéma tenant compte du degré de trophie, de même que l'association *Chironomus* - *Tanytarsus* au fond du lac de Port-Bielh.

V. — Production.

57 espèces dont 32 Chironomides sont recensées dans le macrobenthos du lac de Port-Bielh. L'essentiel du peuplement est constitué par 3 Chironomides, *Chironomus commutatus*, *Zavrelimyia melanura*, *Psectrocladius sordidellus*; 2 Oligochètes, *Tubifex tubifex*, *Lumbriculus variegatus*; 1 *Pisidium*, *P. nitidum* et 1 Mégaloptère, *Sialis lutaria*.

Dans la zone « littori-profonde » la densité moyenne des organismes benthiques diminue progressivement avec la profondeur : elle est de 5 000 ind./m² à 7-8 m et de 1 400 ind./m² à 16-18 m.

Les Chironomides dominent entre 7 et 14 m où ils représentent 60 à 83 % du peuplement. Leur densité diminue progressivement jusqu'à —16 m (425 ind./m²) puis s'accroît dans les derniers mètres (900 ind./m²).

Les trois espèces : *Ps. sordidellus*, *Z. melanura*, *Ch. commutatus* constituent 77 % de la densité larvaire moyenne et plus de 84 % de la biomasse avant les émergences.

Ps. sordidellus et *Z. melanura* effectuent leur cycle en un an, *Ch. commutatus* a un cycle de développement qui dure deux ans.

Le développement des populations de ces trois espèces se caractérise par :

— une période de vol de courte durée, la quasi-totalité des émergences s'effectuant en 10 ou 15 jours;

— une croissance rapide des larves pendant l'automne, au moment de l'isothermie (10 - 13 °C);

— un fort ralentissement, voire un arrêt de la croissance au cours des sept mois d'hiver en relation avec une basse température (3,5 °C) et un déficit important en O₂ dissous au contact de la vase;

On observe un décalage de un mois entre le pic de phytoplancton et la période de croissance larvaire.

Ps. sordidellus et *Z. melanura*, pour lesquelles des calculs de production ont été réalisés, représentent 44 % de la biomasse des larves de Chironomides de la zone « littori-profonde » avant les émergences.

Leur production annuelle est estimée à 6,85 g PF/m² (5,05 g pour *Psectrocladius* et 1,8 g pour *Zavrelimyia*) soit 10,3 kg PS/ha.

La biomasse maximale dans les lacs de montagne et pour la majorité des espèces univoltines, est atteinte au début de l'hiver.

La valeur du rapport P/B max. atteint 1,65 pour *Ps. sordidellus* et 1,50 pour *Z. melanura*.

STUDIES ON THE LAKE-DWELLING CHIRONOMIDS

(DIPTERA : CHIRONOMIDAE)

OF THE MASSIF DE NÉOUVIELLE (HAUTES-PYRÉNÉES)

FIRST PART: SYSTEMATICS, ECOLOGY, PHENOLOGY

I. Information on the systematics of the larvae, pupae and imagines of several species of Chironomidae was obtained.

1° The description of the pupa of *Thienemannimyia northumbrica* facilitates the definition of the group *northumbrica* which is distinguished by the presence of 2 filamentous hairs on the lateral edge of abdominal segment I (fig. 1c). The larva is distinguished by the presence of a distinct hook which is shorter than the others on each posterior pseudopod (fig. 1f).

2° The larva of *Paramerina divisa* (larva nova) is separated from that of *Zavrelimyia melanura* by the shape of the hooks on the posterior pseudopods (fig. 2e, f).

3° The larvae of *Ablabesmyia longistyla* and *A. monilis* are separated from one another by the structure of their maxillary palps (fig. 3).

4° A new description of the male and female imagines of *Psectrocladius barbatipes* is given and agrees with the pupa described by THIENEMANN (1939) under the name of *Psectrocladius* sp. *connectens*. The new sub-genus is established for this species: *Mesopsectrocladius*, intermediate between the sub-genera *Psectrocladius* s. str. and *Allopsectrocladius*.

5° *Chironomus commutatus*, known until now only by the chromosome formula of the larvae (KEYL 1960), is described in the adult (male and female), pupal and larval stages. It is now possible to insert this species in the key of STRENZKE (1959).

6° The pupa of *Microtendipes britteni* is described and compared with that of *Microtendipes pedellus* var. *lividus*.

7° The pupa of *Pentapedilum nubens* is described.

8° The larva of *Tanytarsus bathophilus* is described for the first time and a new description of the pupa is given.

9° The pupa of *Tanytarsus miriforceps* is described and the taxonomic position of this species is stated to be in group VIII: *norvegicus* (REISS and FITTKAU 1971).

II. The following conclusions were made from the faunistic and biogeographical study:

1° 116 species of Chironomidae have now been recorded in the Pyrenees.

2° 77 species have been collected mainly from lakes in the subalpine and alpine zones of the Pyrenees (2 050-2 350 m). 18 (*) are new records for the "Faune de France"; 14 (°) are recorded for the first time in zone 2 of the *Limnofauna Europaea*.

3° 54 of the 77 species are limnophiles and are divided thus: 10 Tanydinae, 18 Orthocladiinae, 13 Chironomini, 13 Tanytarsini.

4° From the biogeographical point of view, 10 species have a holarctic distribution. Among the 45 species with a palaearctic distribution, 7 appear to be limited to the boreoalpine region and 1 to the alpine region. One species has a cosmopolitan distribution. 13 forms were chiefly collected in the mountains probably because their larvae are cold-water stenotherms. The absence of endemic forms was noted.

5° 85 % of the species are common to the Alps and Pyrenees. However, the coldwater fauna which is typical of arctic lakes and alpine lakes at a high altitude has not been found in pyrenean lakes of the same level.

6° About two-thirds of the species in pyrenean lakes (altitude 2 100-2 350 m) are eurythermal forms. The specific diversity of the population is higher than that of alpine lakes of the same altitude and is close to that of alpine lakes of medium altitude (800-1 300 m).

III. The following results were obtained from the catches of adults in the funnel-traps (emergence traps):

1° For species with a pupal length greater than 4 mm, the ratio of exuviae to imagines varied between 68-102 %: 100 %. The density of emerging imagines was representative of larval density for the "littoral-profunda" zone of lake Port-Bielh. However the profitability of the traps decreased with the size of the species.

2° A comparison of the catches of two funnel-traps placed at the same depth revealed that:

a) two traps are necessary to obtain 80 % of the species present in a specified biotope;

b) in the non-uniform littoral zone of lakes, important qualitative and quantitative differences were apparent for secondary species (the density of which represented 2-10 % of the total emerging imagines);

c) in the "littoral-profunda" zone of lake Port-Bielh, qualitative differences were found for the rare species ($d < 2\%$), but the catches were a good representation for the dominant forms ($d > 10\%$).

3° Temperature appeared to be the essential factor which determined emergence. The lakes remained frozen for an average of seven months a year. In general, the adults started to emerge as soon as the temperature of the water reached 7°C (about 8-10 days after the melting of the ice). At a given station, emergence of almost all the adults was completed in 15 days for most species.

4° Emergence is much more precocious if the thaw is earlier:

a) a divergence of 8-15 days was recorded for the same species, according to the thermal regime of the lakes in which it was found;

b) in the same lake and for a given species, a delay of 15 days could exist as a function of depth.

5° Two modes of emergence were obvious in lake Port-Bielh:

a) in the "littoral" zone (0-7 m): a long period of emergence with one or two peaks;

b) in the "littoral-profunda" zone (7-19 m): a short period of emergence.

6° Nearly all the species in lake Port-Bielh are univoltine. The two largest species, *Chironomus commutatus* and *Ch. plumosus*, are semi-voltine.

7° Variations in the sex-ratio with depth were obvious for the four dominant species of the "littoral-profunda" zone. The sex-ratio was equal to one in a zone of 10 m depth (zone of maximum population density). At greater depths, the percentage of females increased for *Zavrelimyia melanura*, *Psectrocladius sordidellus*, *Cricotopus pirifer*, and decreased for *Chironomus commutatus*.

SECOND PART: COMMUNITIES AND PRODUCTION

IV. Communities.

A mathematical analysis of the samples revealed four chironomid communities:

1. A community of the "littoral-profunda" zone (7-19 m) of lake Port-Bielh is distinguished by *Tanytarsus bathophilus* associated with *Chironomus commutatus* and between 17-19 m with *Chironomus plumosus*. This co-existence is determined by a winter deficit in O_2 (*Chironomus*) and the paucity of organic matter in the sediments (*Tanytarsus*).

2. A community of the "littoral" zone (depth < 1 m) of alpine lakes (altitude > 2200 m) is distinguished by the association *Micropsectra contracta* - *Heterotrissocladius marcidus* and the companion species *Paratanytarsus austriacus* - *Microtendipes pedellus* var. *lividus*. This "littoral" zone owes its originality to the nature of the sediment (texture and allochthonous deposit): it contains an abundance of free predatory species (Tanypodinae, *Cryptocladopelma*) and a scarcity of case-building species.

3. A community of the "profundal" zone (depth > 1 m) of alpine lakes, in which the temperature never exceeds 15°C , is distinguished by two boreoalpine species: *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* - *Psectrocladius barbimanus* with *Tanytarsus bathophilus* as a companion species.

The bed of uniform mud particularly favours the case-building species.

4. A community of the "profundal" zone of sub-alpine lakes (altitude $< 2\,200$ m) is distinguished by the association *Tanytarsus nemorosus* - *Psectrocladius barbatipes* with *Limnochironomus pulsus* var. *objectans* as a companion species.

For two months the temperature of these lakes exceeds 15°C and prevents the inclusion of strictly stenothermal species which are found in lakes at higher altitudes. However the temperature in the other ten months is too low to allow the inclusion of the large number of plain-dwelling species.

Therefore, two communities, a "littoral" and a "profundal", are characteristic of lakes of the alpine zone. In spite of the modest dimensions of these lakes, their chironomid populations are so different that they cannot be characterized by a single association.

Three points became apparent in the course of this study:

— In the study of *Tanytarsus*, there was obviously a progressive change between the communities of lake Inférieur d'Estibère and lake Port-Bielh.

— The co-existence of larvae of *Chironomus* and *Tanytarsus* in the profundal zone of lake Port-Bielh poses the problem of the position of pyreneans lakes in Thienemann's trophic system based on the ecology of chironomid larvae. The larvae of *Tanytarsus* are not restricted by the O_2 deficit in winter; the larvae of *Chironomus*, especially *Ch. plumosus* are suited to the oligotrophic conditions of the lake. Lake Port-Bielh and its unusual association between *Chironomus plumosus* - *Tanytarsus bathophilus* shows that the high mountain lakes ought to be defined as a function of new criteria.

— The role of the sediments. In the lakes which were studied, the ratio C/N varies between 7 and 15 with a mean close to 10; the sediments of these lakes are relatively rich in organic matter (20-50 %) if they are compared with lakes defined as oligotrophic (STANGENBERG 1949; RYBAK 1968).

We have oligotrophic lakes with a poor pelagic production but with sediments which are very similar to those of certain eutrophic or dystrophic lakes.

The environmental conditions (t° and O_2) are the source of this particularity: the low temperatures and oxygen deficit for six to seven months of frost retards the break down of organic matter and accounts for the high content of organic carbon in the sediment and the high ratio of C/N.

The above lead to a better understanding of the degree of trophisation of the sediments of these lakes, and also to an understanding of the unusual association between *Chironomus* - *Tanytarsus* in lake Port-Bielh.

V. Production

Of the 57 species recorded in the macrobenthos of lake Port-Bielh, 32 belong to the Chironomidae. The major part of the population is

formed by 3 chironomid species, *Chironomus commutatus*, *Zavrelimyia melanura*, *Psectrocladius sordidellus*; 2 species of oligochaetes, *Tubifex tubifex*, *Lumbriculus variegatus*; 1 species of *Pisidium*, *P. nitidum*; and 1 species of Megaloptera, *Sialis lutaria*.

In the "littoral-profunda" zone the mean density of benthic organisms decreases progressively with depth: it is 5 000 individuals/m² at 7-8 m and 1 400 individuals/m² at 16-18 m.

The chironomids were dominant between 7 and 15 m and formed 60-83 % of the population between these depths. Their density progressively decreased down to 16 m (425/m²), then increased at greater depths (900/m²).

The three species: *Ps. sordidellus*, *Z. melanura*, *Ch. commutatus*, formed 77 % of the mean larval density and more than 84 % of the biomass before emergence.

The life cycles of these three species are given: *Ps. sordidellus* and *Z. melanura* complete their cycle in a year, *Ch. commutatus* has a life cycle which takes two years.

The development of populations of these three species is characterized by:

- a short flight period with almost the whole of emergence being completed in 10-15 days;

- rapid growth of the larvae in autumn, which is the period of constant temperature (10-13 °C);

- a sudden slowing up with a cessation of growth for the seven months of winter, in relation to low temperature (3-5 °C) and an important deficit in dissolved O₂ at the surface of the mud;

- there is a time lag of a month between the peak in the phytoplankton and the period of larval growth.

Production was estimated for *P. sordidellus* and *Z. melanura*, species contributing 44 % to the biomass of the chironomid larvae in the "littoral-profunda" zone before emergence.

Their annual production was estimated to be 6.85 g. wet weight/m² (5.05 g. for *Psectrocladius* and 1.8 g for *Zavrelimyia*) or 10.3 kg dry weight/hect.

Maximum biomass in the mountain lakes and for most of the univoltine species is reached at the beginning of winter.

The value of the P/B max. ratio reached 1.65 for *Ps. sordidellus* and 1.50 for *Z. melanura*.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE CHIRONOMIDEN DER SEEN IM NÉOUVIELLE-MASSIV (HAUTES-PYRÉNÉES) ERSTER TEIL: SYSTEMATIK, ÖKOLOGIE, PHÄNOLOGIE

I. — Von mehreren Chironomiden - Arten werden Imaginal - und Metamorphose-Stadien neu beschrieben und ihre systematische Stellung überprüft :

1° Die Beschreibung der Puppe von *Thienemannimyia northumbrica* ermöglicht die Aufstellung der Gruppe *northumbrica*, weil bei dieser Art. 2 LS-Borsten auf Segment I vorkommen.

2° Die Larven von *Paramerina divisa* und von *Zavrelimyia melanura* unterscheiden sich an den Klauen der hinteren Pseudopodien.

3° Die Larven von *Ablabesmyia longistyla* und *A. monilis* weichen in der Struktur ihrer Maxillarpalpen voneinander ab.

4° Die Neubeschreibung der ♂♂ und ♀♀ von *Psectrocladius barbatipes* zeigt dass diese Art mit der von THIENEMANN (1939) unter dem Namen *Psectrocladius* sp. *connectens* aufgeführten Form in Zusammenhang steht. Für *Ps. barbatipes* wird die neue Untergattung *Mesopsectrocladius* aufgestellt, die eine vermittelnde Stellung zwischen den Subgenera *Psectrocladius* s. str. und *Allopsectrocladius* einnimmt.

5° *Chironomus commutatus* war bisher nur durch die Chromosomen-Formel seiner Larve bekannt (KEYL 1969). Eine Beschreibung von ♂, ♀, Puppe und Larve gestattet es, diese Art in den Bestimmungsschlüssel von STRENZKE (1959) einzufügen.

6° Die Puppe von *Microtendipes britteni* wird beschrieben und mit der von *M. pedellus* var. *lividus* verglichen.

7° Die Puppe von *Pentapedillum nubens* wird beschrieben.

8° Die Puppe von *Tanytarsus bathophilus* wird neu- und die Larve erstmalig beschrieben.

9° Die Puppe von *Tanytarsus miriforceps* wird beschrieben und ihre systematische Stellung in der Gruppe VIII, *norvegicus* (REISS und FITTKAU 1971) festgelegt.

II. — Faunistische und biogeographische Untersuchungen ermöglichen folgende Feststellungen :

1° Die Zahl der bisher aus den Pyrenäen bekannten Chironomidenarten erhöht sich auf 116.

2° 77 Chironomidenarten wurden in den Seen, vor allem der subalpinen und alpinen Zone der Pyrenäen (2 050-2 350 m) gesammelt. 18 (°) sind neu für Frankreich, 14 (°) werden erstmals für die Zone 2 der *Limnofauna Europaea* gemeldet.

3° Die 54 eindeutig limnophilen von 77 im Untersuchungsgebiet festgestellten Arten, verteilen sich auf 10 Tanypodinae, 18 Orthocladiinae, 13 Chironomini und 13 Tanytarsini.

4° Davon sind zehn Arten holarktisch verbreitet. Von den 45 palaearktischen Formen scheinen gegenwärtig sieben auf die boreoalpine Region und eine auf die alpine beschränkt zu sein; eine Art ist ein Kosmopolit. Vermutlich kommen 13 Arten wegen der Kaltstenothermie ihrer Larven, nur in Hochgebirge vor. Bemerkenswert ist dass in stehenden Gewässer der Pyrenäen Endemiten fehlen, was auch für die Seen der Alpenkette gilt.

5° 85 % der festgestellten Arten kommen in den Alpen und Pyrenäen gemeinsam vor. Dennoch konnte die für die arktischen und zugleich hochalpinen Seen charakteristische kälteliebende Fauna in den Pyrenäenseen der entsprechenden Höhen nicht gefunden werden.

6° Insgesamt sind zwei Drittel der Besiedler der Pyrenäenseen im Bereich von 2 100-2 350 m eurytherme Arten. Hierin gleichen die Pyrenäengewässer den Alpenseen mittlerer Höhe, die auch einen ähnlichen Artenreichtum haben.

III. — Fallenfänge erbrachten folgende Resultate :

1° Für die Arten, deren Grösse 4 mm überschreitet, beträgt der auf die Imagines bezogen Anteil der in den Fallen nachgewiesenen Exuvien 68-102 %. Die Anzahl der gefangenen Imagines entspricht in der « Litoral-Profundal » - Zone des Port-Bielh Sees der dortigen Larvendichte. Allerdings nimmt die Fallenausbeute etwas mit der Grösse der Arten ab.

2° Der Vergleich von zwei über der gleichen Tiefe ausgehängten Fallen erbrachte folgendes Ergebnis :

a) Es sind zwei Fallen nötig um wenigstens 80 % der an einem Biotop vorkommenden Arten zu erhalten.

b) In der ökologisch stark differenzierten Uferzone der Seen treten beträchtliche qualitative und quantitative Unterschiede bei zweitrangigen Arten auf, d. h. bei solchen, die 2-10 % der Schlüpftrate ausmachen auf.

c) In der « Litoral-Profundal » — Zone des Port-Bielh Sees gibt es zwar qualitative Unterschiede bei seltenen Arten ($D. < 2\%$) aber die Befunde für dominierende Formen ($D. > 10\%$) sind eindeutig repräsentativ.

3° Die Temperatur scheint der auslösende Faktor für das Schlüpfen zu sein. Die Seen sind durchschnittlich sieben Monate im Jahr zugefroren. Im allgemein beginnen die Imagines zu schlüpfen, sobald die Temperatur 7 °C erreicht hat (ungefähr 8-10 Tage nach Aufgehen des Eises). In einem ökologisch gleichförmigen Bereich schlüpfen fast alle Tiere der meisten Arten in einer Spanne von zwei Wochen.

4° Das Schlüpfen erfolgt umso frühzeitiger, je eher das Auftauen einsetzt.

a) Je nach den thermischen Verhältnissen und der Höhenlage der Seen kann sich bei derselben Art die Schlupfzeit um ein bis zwei Wochen verschieben.

b) In Abhängigkeit von der Tiefe pflegt sich die Schlupfzeit einer Art in einem See bis zu zwei Wochen zu verzögern.

5° Das Schlüpfen vollzieht sich im Port-Bielh See in zwei verschiedene Weise :

a) in der « Litoralen » Zone (0-7 m), mit einer langen, ein- oder zweigipfligen,

b) in der « Litoral-Profundal » - Zone (7-19 m), mit einer kurzen, einfachen Schlüpfphase.

6° Fast alle Arten des Port-Bielh Sees haben einen einjährigen Entwicklungszyklus, die zwei grössten Arten, *Chironomus commutatus* und *Ch. plumosus*, aber einen zweijährigen.

7° Für vier der dominanten Arten der « Litoral-Profundal »-Zone werden Änderungen des Geschlechterverhältnis in Abhängigkeit von der Tiefe aufgezeigt. Die Sex-Ratio in der 10 m - Tiefen - Zone beträgt I (Zone maximaler Besiedlung). In grosseren Tiefen nimmt der Anteil der ♀♀ bei *Zavrelimyia melanura*, *Psectrocladius sordidellus* und *Cricotopus pirifer* zu, bei *Chironomus commutatus* jedoch ab.

ZWEITER TEIL :

CHIRONOMIDENGESellschaften UND PRODUKTION

IV. — Die Chironomidengesellschaften.

Eine mathematische Analyse der Proben ermittelte mehrere Chironomidengesellschaften.

1° Eine Gesellschaft der « Litoral-Profundal »-Zone (7-19 m). Sie ist im Port-Bielh See charakterisiert durch den mit *Tanytarsus bathophilus* gemeinsam vorkommenden *Chironomus commutatus*, der in den Tiefen zwischen 17 und 19 m durch *Chironomus plumosus* ersetzt wird. Diese Gesellschaft ergibt sich offenbar durch der winterlichen Sauerstoffmangel (*Chironomus*) sowie durch die Armut des Sediments an organischen Stoffen (*Tanytarsus*).

2. Die Gesellschaft der « litoral »-Zone (Tiefe < 1 m) der alpinen Seen (über 2 200 m NN). Sie ist durch *Micropsectra contracta*, *Heterotrissocladius marcidus* und durch die Begleitarten *Paratanytarsus austriacus* — *Microtendipes pedellus* var. *lividus* gekennzeichnet. Diese litorale Zone verdankt ihre Besonderheit der Beschaffenheit und der Zusammensetzung des Sedimentes sowie allochtoner Zufuhren. Für sie ist charakteristische eine Zunahme der räuberischen freilebenden Formen (Tanypodinae, *Cryptocladopelma*) und eine Abnahme der köcherbauenden.

3° Eine Gesellschaft der « Profundal »-Zone (Tiefe > 1 m) alpiner Seen, deren Temperatur 15 °C nicht überschneidet. Sie ist gekennzeichnet durch die zwei boreoalpine Arten *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* und *Psectrocladius barbimanus* und durch die Begleitart *Tanytarsus bathophilus*.

Das schlammige Substrat begünstigt hier die köcherbauenden Formen.

4° Die Gesellschaft der « Profundal »-Zone (Tiefe > 1 m) der subalpinen Seen (Höhe < 2 200 m). Sie ist gekennzeichnet durch *Tanytarsus nemorosus* und *Psectrocladius barbatipes* mit der Begleitart *Limnochironomus pulsus* var. *objectans*. Die Temperatur überschreitet in diesen Seen während zwei Monate 15 °C. Dieser Temperaturanstieg schliesst die ausgesprochen kaltstenothermen Arten aus, welche die höher gelegenen Seen besiedeln. Andererseits ist die Temperatur während der zehn übrigen Monate zu niedrig, um einer grösseren Zahl von Arten der Ebene das Vorkommen zu ermöglichen.

Zusammengefasst ergibt sich folgendes : Zwei Gesellschaften sind für die Seen der alpinen Zone charakteristisch, eine « litorale » und eine « profundale ». Trotz der bescheidenen Ausmasse dieser Seen ist ihre Chironomidenfauna so verschieden dass man sie mit einer Gesellschaft allein nicht charakterisieren kann.

Aufgrund der Untersuchungen ergeben sich drei Tatsachen :

— Das Artenspektrum der Gattung *Tanytarsus* ändert sich allmählich beim Übergang von der Gesellschaft des Unteren Estibère-Sees zu denen des Port-Bielh Sees.

— Das gleichzeitige Vorkommen von *Chironomus* - und *Tanytarsus* -larven in der Profundalzone des Port-Bielh Sees wirft die Frage auf, welche Stellung die Hochgebirgsseen der Pyrenäen in dem Trophiesystem THIENEMANNs einnehmen, das auf der Ökologie der Chironomidenlarven basiert.

Die Larven von *Tanytarsus* sind vermutlich nicht durch den O_2 -Mangel während der Winterstagnation beeinträchtigt und die von *Chironomus*, vor allem von *Ch. plumosus*, passen sich den hier gegebenen oligotrophen Bedingungen an. Der Port-Bielh See und seine widersprüchliche Chironomiden Gesellschaft von *Chironomus plumosus* und *Tanytarsus bathophilus* zeigt, dass der Trophiestufendefinition von Gebirgsseen neu überdacht werden muss.

— Eine besondere Rolle scheint die Sedimentbeschaffenheit zu spielen. In den untersuchten Seen variiert das C/N-Verhältnis zwischen 7 und 15, im Mittel beträgt es 10. Die Sedimente sind relativ reich an organischer Substanz (20-50 %), wenn man sie mit Seen vergleicht, die als oligotroph definiert werden sind (STANGENBERG 1949, RYBAK 1968).

Wir haben in den Hoch-Pyrenäen oligotrophe Seen geringer pelagischer Produktion vor uns, deren Sedimente jedoch denen gewisser eutropher und dystropher der Ebene gleichen. Die Temperatur - und Sauerstoff - verhältnisse sind die Ursache dieser Besonderheit: Die niedrigen Temperaturen und das Sauerstoffdefizit während der sechs bis sieben Monate dauernder Eisbedeckung verzögern die Mineralisation der organischen Materie und erklären den hohen Gehalt an organischem C sowie den hohen C/N-Wert im Sediment. So wird der hohe Trophiegrad des Sedimentes dieser Seen und das ungewöhnliche gemeinsame Vorkommens von *Chironomus* und *Tanytarsus* in der Tiefe des Port-Bielh Sees Verständlich.

V. — Produktion.

57 Tierarten, davon 32 Chironomiden wurden im Macrobenthos des Port-Bielh Sees festgestellt. Den Hauptanteil der Besiedler stellen die drei Chironomiden *Chironomus commutatus*, *Zavrelimyia melanura* und *Psectrocladius sordidellus*, zwei Oligochaeten, *Tubifex tubifex* und *Lumbriculus variegatus*, ferner die Pisidium-Art *P. nitidum* und die Megaloptere *Sialis lutaria*. In der « Litoral-Profundal »-Zone nimmt die Individuendichte des Zoobenthos mit der Tiefe ab. Sie beträgt 5 000 Individuen pro m^2 in 7-8 m Tiefe und 1 400 Individuen pro m^2 in 16-18 m Tiefe. Die Chironomiden dominieren zwischen 7 und 14 m. Hier stellen sie 60 bis 83 % der Besiedlung. Ihre Dichte nimmt dann bis zu 16 m hin ab (425 Individuen pro m^2), um im letzten Tiefenabschnitt wieder auf 900 Individuen pro m^2 aufzusteigen.

Die Arten *Ps. sordidellus*, *Z. melanura* und *Ch. commutatus* stellen 77 % der mittleren Larvendichte und vor dem Schlüpfen 84 % der Biomasse.

Ps. sordidellus und *Z. melanura* vollenden ihren Entwicklungszyklus in einem, *Ch. commutatus* in zwei Jahren. Die Entwicklung der Populationen dieser drei Arten ist durch eine kurze, 10-15 Tage dauernde Schlüpfzeit, und durch ein rasches Wachstum der Larven im Herbst zur Zeit der Isothermie (10-13 °C) charakterisiert.

Im Zusammenhang mit der niedrigen Temperatur und dem Sauerstoffmangel über dem Schlamm kommt das Wachstum während der Eisbedeckung allmählich zum Stillstand. Das Maximum des Larvenwachstum folgt dem Maximum der Phytoplanktonentwicklung in einen Abstand von einem Monat.

Von den Arten *Ps. sordidellus* und *Z. melanura* wurde die Produktion berechnet. Sie beträgt vor dem Schlüpfen 44 % der Chironomidenbiomasse in der « Litoral-Profundal »-Zone. Ihre Jahresproduktion wird

auf 6,85 g PF/m² geschätzt. Davon entfallen 5,05 g auf *Psectrocladius* und 1,8 g auf *Zavrelimyia*.

In den Seen der Pyrenäen sind die Biomasse-Werte der Arten mit einjährigem Entwicklungsszyklus bei Winterbeginn am grössten. Das Verhältnis Produktion/ maximale Biomasse erreicht bei *Ps. sordidellus* 1,65 und bei *Z. melanura* 1,50.

TRAVAUX CITÉS

- ALBU (P.). 1966. — Verzeichnis der bis jetzt aus Rumänien bekannten Chironomiden. *Gewäss. Abwäss.*, 41-42 : 145-148.
- ALBU (P.). 1966 a. — Chironomide din Carpatii Românești (I). *Studii Cerc. Biol. Seria Zool.*, 18 : 193-205.
- ALBU (P.). 1967. — Chironomide din Carpatii Românești (II). *Studii Cerc. Biol. Seria Zool.*, 19 : 15-25.
- ALBU (P.). 1968. — Chironomide din Carpatii Românești (IV). *Studii Cerc. Biol. Seria Zool.*, 20 : 539-546.
- ALBU (P.) et BOTNARIUC (N.). 1966. — Les Chironomides de la rivière de Chirnogi. *Gewäss. Abwäss.*, 41-42 : 48-63.
- ALLEN (K. R.). 1951. — The Horokiwi stream. A study of a trout population. *Fish. Bull. N. Z.*, 10 : 231 p.
- ANDERSEN (F. S.). 1946. — East Greenland lakes as habitats for Chironomid larvae. Studies on the Systematics and Biology of Chironomidae : II. *Meddr. Grönland*, 100 (10) : 1-65.
- ANDERSEN (F. S.). 1961. — Effect of density on animal sex-ratio. *Oikos*, 12 : 1-16.
- ANGELIER (E.). 1961. — Les lacs de l'Estibère : remarques sur le peuplement des lacs de montagne. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 96 : 7-14.
- AUBERT (J.). 1965. — Les Plécoptères du Parc National suisse. *Ergebn. wiss. Unters. schweiz. NatnParks*, 10 (55) : 221-271.
- BAUSE (E.). 1913 (1914). — Die Metamorphose der Gattung *Tanytarsus* und einiger verwandter Tendipedidenarten. Ein Beitrag zur Systematik der Tendipediden (Inaugural Dissertation 1913). *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 2 : 1-126.
- BECK (E. C.) et BECK (W. M. J^r). 1959. — A checklist of the Chironomidae (Insecta) of Florida (Diptera : Chironomidae). *Bull. Fla. St. Mus.*, 4/3 : 85-96.
- BECK (E. C.) et BECK (W. M. J^r). 1966. — Chironomide (Diptera) of Florida. I. Pentaneurini (Tanypodinae). *Bull. Fla. St. Mus.*, 10 (8) : 305-379.
- BELLOC (E.). 1895. — Les lacs du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Ass. Fr. avancement des Sciences, Congrès de Bordeaux*, 1895 : 1-14.
- BERCZIK (A.). 1966. — Chironomidenforschung in Ungarn. *Gewäss. Abwäss.*, 41-42 : 136-144.
- BERCZIK (A.). 1967. — Benthos-Chironomiden des Mosener Donauarmes (*Danubialia Hungarica*, XI^A). *Opusc. Zool. Budapest*, VII : 45-54.
- BERCZIK (A.). 1968. — Zur Kenntnis der Bachbewohnenden Chironomiden Ungarns. *Acta Zool. hung.*, 14 : 15-25.
- BERG (C. O.). 1950. — Biology of certain Chironomidae reared from *Potamogeton*. *Ecol. Monogr.*, 20 : 83-101.

- 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.). 1950. — Chironomides pyrénéens nouveaux pour la faune française. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 55 : 11-12.
- BERTRAND (H.). 1950 a. — Diptères Chironomides pyrénéens. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 55 : 153-155.
- BERTRAND (H.). 1950 b. — Récoltes de Diptères Chironomides dans les Pyrénées. *Vie et Milieu*, 1 (3) : 345-355.
- BERTRAND (H.). 1952. — Récoltes de Diptères Chironomides dans les Pyrénées (2^e note). *Vie et Milieu*, 3 (3) : 314-321.
- BERTRAND (H.). 1953. — Diptères Chironomides pyrénéens (2^e note). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 58 : 76-79.
- BERTRAND (H.). 1954. — Les insectes aquatiques d'Europe (Vol. II). *Encyclopédie entomologique*, Lechevalier, Paris, 547 p.
- BERTRAND (H.). 1955. — Sur la faune entomologique des Pyrénées. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 12 : 634-642.
- BERTRAND (H.). 1956. — Diptères Chironomides pyrénéens et espagnols. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 61 : 93-95.
- BONNET (L.). 1964. — Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 1 (2) : 123-408.
- BORUTZKI (E. V.). 1939. — Dynamics of the biomass of *Chironomus plumosus* in the profundal of Lake Beloie (Russe avec résumé anglais). *Trudy limnol. Sta. Kosine*, 22 : 156-195.
- BORUTSKI (E. V.), SOKOLOVA (N. Yv) et YABLONSKAYA (E. A.). 1971. — A review of soviet studies into production estimates of Chironomids. *Limnologica*, 8 : 183-191.
- BOTNARIUC (N.) et ALBU (P.). 1971. — Chironomids (Diptera) from Retezat Massif of the southern Carpathians, Romania. *Can. Ent.*, 103 (3) : 471-476.
- BRAJNIKOV (B.), FRANCIS-BŒUF (C.) et ROMANOVSKY (V.). 1943. — Techniques d'étude des sédiments et des eaux qui leurs sont associées. Hermann, *Actual. Sc. Ind.* n° 952, 110 p., Paris.
- BRUNDIN (L.). 1947. — Zur Kenntnis der schwedischen Chironomiden. *Ark. Zool.*, 39A (3) : 1-95.
- BRUNDIN (L.). 1949. — Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. Ein Beitrag zur Kenntnis der bodenfaunistischen Charakterzüge schwedischer oligotropher Seen. *Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 30 : 1-914.
- BRUNDIN (L.). 1956. — Zur Systematik der Orthoclaadiinae (Dipt. Chironomidae). *Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 37 : 5-185.
- BRUNDIN (L.). 1956 a. — Die bodenfaunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Südhalbkugel. Zugleich eine Theorie der produktionsbiologischen Bedeutung der glacialen Erosion. *Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 37 : 186-235.
- BRYCE (D.). 1960. — Studies on the larvae of the british Chironomidae (Diptera), with keys to the Chironomidae and Tanypodinae. *Trans. Soc. Br. Ent.*, 14 : 19-62.
- BUCKLEY (B. R.) et SUBLETTE (J. E.). 1964. Chironomidae (Diptera) of Louisiana. II. The Limnology of the upper part of cane river Lake, Natchitoches Parish, Louisiana, with particular reference to the emergence of Chironomidae. *Tulane Studies in Zoology*, 11 : 151-166.

- CAPBLANCQ (J.) et LAVILLE (H.). 1968. — Etude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 4 (3) : 275-324.
- CAPBLANCQ (J.) et LAVILLE (H.). 1971. — Etude de la productivité du lac de Port-Bielh (Pyrénées Centrales). *Proc. IBP/UNESCO Symposium on Productivity Problems Poland*, 6-12 mai 1970 (sous presse).
- CASSAGNAU (P.). 1961. — Ecologie du sol dans les Pyrénées Centrales. Les biocénoses de Collemboles. Hermann, *Actual. Sc. Ind.* n° 1283, 235 p., Paris.
- COE (R. L.). 1950. — Family Chironomidae. In : COE (R. L.), FREEMAN (P.) et MATTINGLY (P. F.). Handbooks for the identification of British insects. Diptera 2 Nematocera : familles Tipulidae to Chironomidae. *R. ent. Soc. Lond.*, 9 (2) : 121-207.
- DÉCAMPS (H.). 1967. — Ecologie des Trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 3 (3) : 399-577.
- DITTMAR (H.). 1955. — Ein Sauerlandbach. *Arch. Hydrobiol.*, 50 : 305-552.
- DORIER (A.). 1933. — Les métamorphoses de quelques Orthocladiinae recueillis en Dauphiné. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 25 : 191-203.
- DORIER (A.). 1933 a. — Sur la biologie et les métamorphoses de *Psectrocladius obvius* Walk. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 25 : 205-215.
- DUCHAUFOR (P.). 1960. — Précis de pédologie. Masson et C^{ie}, Editeur, Paris : 438 p.
- EDMONSON (W. T.) et WINBERG (G. G.). 1971. — A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. *IBP Handbook n° 17 Blackwell, Oxford and Edinburgh* : 358 p.
- EDWARDS (F. W.). 1929. — British non-biting midges (Diptera, Chironomidae). *Trans. R. Ent. Soc. London*, 77 : 279-430.
- FITTKAU (E. J.). 1954. — *Trichocladius nivalis* Goetgh. Chironomidenstudien III. *Ber. limnol. Flußstn Freudenthal*, 6 : 17-27.
- FITTKAU (E. J.). 1954 a. — Die Gattung *Neozavrelia* Goetghebuer (Dipt. Chironomidae) Chironomidenstudien III. *Dt. Ent. Z.*, 1 : 162-179.
- FITTKAU (E. J.). 1962. — Die Tanypodinae (Dipt. Chironomidae). *Abh. Larv. syst. Insekten*, 6 : 1-453.
- FITTKAU (E. J.) et LEHMANN (J.). 1970. — Revision der Gattung *Microcricotopus* Thien. u. Harn. (Dipt. Chironomidae). *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 55 (3) : 391-402.
- FITTKAU (E. J.), SCHLEE (D.) et REISS (F.). 1967. — Chironomidae in ILLIES (J.), *Limnofauna Europaea*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart : 346-381.
- FORD (J. B.). 1959. — A study of larval growth, the number of instars and sexual differentiation in the Chironomidae (Diptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, 34 : 151-160.
- FREEMAN (P.). 1959. — Chironomidae from the Azores and Madeira. *Opusc. ent.*, 24 (1-2) : 117-124.
- GOETGHEBUER (M.). 1919. — Observations sur les larves et les nymphes de quelques Chironomides de Belgique. *Annls. Biol. lacustre*, 9 : 51-78.
- GOETGHEBUER (M.). 1927. — Diptères (Nématocères) Chironomidae, Tanypodinae. *Faune de France*, 15, Lechevalier éditeur, Paris, 84 p.
- GOETGHEBUER (M.). 1928. — Diptères (Nématocères) Chironomidae III Chironomariae. *Faune de France*, 18, Lechevalier éditeur, Paris : 174 p.

- GOETGHEBUER (M.). 1932. — Diptères Chironomidae IV. (Orthocladiinae, Corynoneurinae, Chironiidae, Diamesinae). *Faune de France*, 23, Lechevalier éditeur, Paris : 1-204.
- GOETGHEBUER (M.). 1936. — Tendipedidae (Chironomidae). a) Sub-familiae Pelopiinae (Tanypodinae). A. Die Imagines. In : LINDNER, *Die Fliegen der paläarktischen Region*, 13 b : 1-50.
- GOETGHEBUER (M.). 1940-1950. — Tendipedidae (Chironomidae). f) Sub-familiae Orthocladiinae. A. Die Imagines. In LINDNER, *Die Fliegen der paläarktischen Region*, 13 g : 1-208.
- GOETGHEBUER (M.) et TIMON DAVID (J.). 1937. — Contribution à l'étude des Diptères halophiles et halobies du littoral méditerranéen. Chironomides et Cératopogonides de l'Îlot de Planier. *Bull. Anns. Soc. r. ent. Belg.*, 77 : 409-416.
- GOUIN (F.). 1935-1936. — Quelques Chironomides d'Alsace et de Lorraine; répartition géographique et essai de classification écologique. *Bull. Ass. philomath. Als. Lorr.*, 8 : 187-192.
- GOUIN (F.). 1936. — Métamorphoses de quelques Chironomides d'Alsace et de Lorraine avec la description de trois espèces nouvelles par M. GOETGHEBUER. *Rev. franç. Ent.*, 3 : 151-174.
- GOUIN (F.). 1937. — Métamorphoses de quelques Chironomides. *Rev. franç. Ent.*, 4 : 54-60.
- GOUIN (F.). 1956. — *Parametriconemus stylatus* K. et *Parametriconemus arciger* K. (Diptères Némat., Chironomidae), deux espèces ou deux variétés ? *Bull. Ass. philomath. Als. Lorr.*, 9 : 194-198.
- GRANDILEWSKAJA-DECKSBACH (M.L.). 1935. — Materialien zur Chironomidenbiologie Verschiedener Becken. Zur Frage über die Schwankungen der Anzahl und der Biomasse der Chironomidenlarven. (Russe avec résumé allemand.) *Arb. limnol. Sta. Kossino*, 19 : 145-182.
- GRODHAUS (G.). 1971. — Sporadic parthenogenesis in three species of *Chironomus* (Diptera). *Can. Ent.*, 103 : 338-340.
- HANSEN (K.). 1959. — The terms Gytta and Dy. *Hydrobiologia*, 13 : 309-315.
- HANSEN (K.). 1961. — Lake types and lake sediments. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 14 : 285-290.
- HENNIG (W.). 1950. — Die larvenformen de Dipteren. 2 Teil. Akademie-Verlag, Berlin : 458 p.
- HIRVENOJA (M.). 1962. — *Cladotanytarsus*-Arten (Dipt., Chironomidae) aus Finnisch-Lappland. *Ann. Ent. Fenn.*, 28 : 173-181.
- HIRVENOJA (M.). 1963. — *Microtendipes nigellus* n. sp. (Dipt., Chironomidae). *Ann. Ent. Fenn.*, 29 : 247-249.
- HIRVENOJA (M.). 1963 a. — *Tanytarsus aptus* n. sp. (Dipt. Chironomidae). *Ann. Ent. Fenn.*, 29 : 50-52.
- HIRVENOJA (M.). 1967. — Note on the arthropod fauna of Spitsbergen I.7. Chironomidae and Culicidae (Dipt.) from Spitsbergen. *Ann. Ent. Fenn.*, 33 : 52-61.
- HUMPHRIES (C. F.). 1938. — The chironomid Fauna of the Grosser Plöner See, the relative density of its members and their emergence period. *Arch. Hydrobiol.*, 33 : 535-584.
- HUTCHINSON (G. E.). 1967. — A treatise on Limnology. Volume II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley and Sons, New York : 1 115 p.
- IYENGAR (V. K.S.), DAVIES (D. M.) et KLEEREKOPER (H.). 1963. — Some relationships between Chironomidae and their substrate in nine frehswater lakes of southern Ontario, Canada. *Arch. Hydrobiol.*, 59 : 289-310.

- JACCARD (P.). 1902. — Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. vaud. Sc. Nat.*, 38 : 69-130.
- JOHANNSEN (O. A.). 1937. — Aquatic Diptera : Part IV Chironomidae : subfamily Chironominae. *Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. Sta.*, 210 : 1-56.
- JONASSON (P. M.). 1954. — An improved funnel trap for capturing emerging aquatic insects with some preliminary results. *Oikos*, 5 : 179-188.
- JONASSON (P. M.). 1961. — Population dynamics in *Chironomus anthracinus* Zett. in the profundal zone of lake Esrom. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 14 : 196-203.
- JONASSON (P. M.). 1965. — Factors determining population size of *Chironomus anthracinus* in lake Esrom. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 13 : 139-162.
- JONASSON (P. M.) et KRISTIANSEN (J.). 1967. — Primary and secondary Production in lake Esrom. Growth of *Chironomus anthracinus* in relation to seasonal cycles of Phytoplankton and dissolved oxygen. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 52 : 163-217.
- KAJAK (Z.). 1967. — Remarques sur les méthodes d'investigations de la production du benthos (Polonais avec résumé anglais). *Ekol. Pol. Ser. B*, XIII (2) : 173-195.
- KEYL (H. G.) et KEYL (L.). 1959 (1960). — Die cytologische Diagnostik der Chironomiden I. Bestimmungstabelle für die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrüsen-Chromosomen. *Arch. Hydrobiol.*, 56 : 43-57.
- KEYL (H. G.). 1960 (1961). — Die cytologische Diagnostik der Chironomiden II. Diagnosen der Geschwisterarten *Chironomus acidophilus* n. sp. und *Ch. uliginosus* n. sp. Bestimmungsmerkmale von *Ch. commutatus* Str. und *Ch. obtusidens* Goetgh. *Arch. Hydrobiol.*, 57 : 187-195.
- KIEFFER (J. J.). 1911. — Nouvelles descriptions de Chironomides obtenus d'éclosion. *Bull. Soc. Hist. nat. Metz*, (3. Série), 3 : 1-60.
- KIEFFER (J. J.). 1923. — Chironomides nouveaux ou peu connus de la région paléarctique (suite). *Annls. Soc. scient. Brux.*, 42 : 138-179.
- KONSTANTINOV (A. C.). 1956. — Systématique des larves et nymphes de *Chironomus* Meig. (russe). *Trudj Saratov. Old. Vniork*, 4 : 150-191.
- KOWNACKA (M.) et KOWNACKI (A.). 1967. — *Parametriocnemus boreoalpinus* Gouin et Thienemann 1942 (Tendipedidae, Diptera) new species for the Tatra Mts. *Acta Hydrobiol. Krakow*, 9 : 187-191.
- KOWNACKI (A.) et KOWNACKA (M.). 1965. — The bottom fauna of the lakes Morskie Oko and Wielki Staw in the polish Tatra mountains. *Limnol. Invest. in the Tatra Mts and Dunajec River Basin Krakow*, 11 : 33-38.
- KOWNACKI (A.) et KOWNACKA (M.). 1968. — Die Larve des *Nilotanypus dubius* (Meigen) 1804 (Diptera, Chironomidae). *Acta hydrobiol. Krakow*, 10 (3) : 343-347.
- KRÜGER (F.). 1945. — Eutanytarsariae der *gregarius*-gruppe (Dipt. Chironomidae) aus Schleswig-Holstein. (Tanytarsarienstudien IV). *Arch. Hydrobiol.*, 40 : 1084-1115.
- LAVANDIER (P.) et DUMAS (J.). 1970. — Etude écologique de la faune aquatique de la cressonnière d'Agos (Hautes-Pyrénées). Cycles de développement. Répartition. Thèse 3^e cycle. Biol. anim., 30 juin 1970. Toulouse.

- LAVILLE (H.). 1965. — *Micropsectra foliata* n. sp. Une nouvelle espèce de Chironomidae. *Annls Limnol.*, 1 (1) : 73-81.
- LAVILLE (H.). 1966. — Chironomides du massif de Néouvielle (Pyrénées Centrales), (Diptères). *Annls Limnol.*, 2 (1) : 203-216.
- LAVILLE (H.). 1970. — Some Chironomidae (excl. Diamesinae) from Southern Spain (Insecta, Diptera). *Steenstrupia Copenhagen*, 1 : 21-23.
- LAVILLE (H.). 1971. — Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). Première partie : Systématique, Ecologie, Phénologie. *Annls Limnol.*, 7 (2) : 173-332.
- LAVILLE (H.) et TOURENQ (J. N.). 1968. — Nouvelles récoltes de Chironomides en Camargue et dans les Marismas du Guadalquivir (Diptères). *Annls Limnol.*, 4 (1) : 73-80.
- LEGER (L.). 1933. — Les premiers aspects de la vie dans les eaux de montagne. Les couvertures biologiques. *P.v. Soc. dauphin. Etud. biol., Grenoble*, 205 (année 1932) : 133-140.
- LEHMANN (J.). 1969. — Die europäischen Arten der Gattung *Rheocricotopus* und drei neue Artvertreter dieser Gattung aus der Orientalis (Diptera, Chironomidae). *Arch. Hydrobiol.*, 66 : 348-369.
- LEHMANN (J.). 1971. — Die Chironomiden der Fulda (Systematische, ökologische und faunistische Untersuchungen). *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 37 (4) : 466-555.
- LELLAK (J.). 1968. — Positive phototaxis der Chironomiden-Larvulae als regulierender Faktor ihrer Verteilung in stehenden Gewässern. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 84-96.
- LENZ (Fr.). 1927. — Chironomiden aus norwegischen Hochgebirgsseen. Zugleich ein Beitrag zur Seetypenfrage. *Nyt. Mag. Naturvid.*, 66 : 111-192.
- LENZ (Fr.). 1936. — Die Metamorphose der Pelopiinae (Tanypodinae). In : LINDNER, *Die Fliegen der paläarktischen Region*, 13 b : 51-78.
- LENZ (Fr.). 1941. — Die Jugendstadien der Sectio Chironomariae (Tendipedini) connectentes (Subf. Chironominae = Tendipedinae). Zusammenfassung und Revision. *Arch. Hydrobiol.*, 38 : 1-69.
- LENZ (Fr.). 1954. — Die Bodenfauna des Lago Maggiore und ihre Lebensbedingungen. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, Suppl. 8 : 273-322.
- LENZ (Fr.). 1955. — Der Lago Maggiore und die kennzeichnende Bedeutung seiner Bodenfauna. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, Suppl. 8 : 183-203.
- LENZ (Fr.). 1959. Zur Metamorphose und Ökologie der Tendipediden-Gattung *Paracladopelma*. *Arch. Hydrobiol.*, 55 : 429-449.
- LINDBERG (B.). 1958. — A parthenogenetic race of *Monotanytarsus boreoalpinus* Th. from Finland. *Ann. Ent. Fenn.*, 24 : 35-38.
- LINDBERG (B.). 1958 a. — A new trap for collecting emerging insects from small rockpools, with some examples of the results obtained. *Ann. Ent. Fenn.*, 24 : 186-191.
- LINDBERG (B.). 1963. — Taxonomy, biology and biometry of *Tanytarsus curticornis* Kieff and *T. brundini* n. sp. (Dipt., Chironomidae). *Ann. Ent. Fenn.*, 29 : 118-130.
- LINDBERG (B.). 1970. — Tanytarsini (Diptera, Chironomidae) from northern Fennoscandia. *Ann. Zool. Fenn.*, 7 : 303-312.
- LINDBERG (B.). 1971. — Parthenogenetic strains and unbalanced sex ratios in Tanytarsini (Diptera, Chironomidae). *Ann. Zool. Fenn.*, 8 : 310-317.

- LUNDBECK (J.). 1936. — Untersuchungen über die Bodenbesiedlung der Alpenrandseen. *Arch. Hydrobiol.*, 10 : 207-358.
- MACAN (T. T.). 1949. — Survey of a moorland fishpond. *J. Anim. Ecol.*, 18 : 160-186.
- MACAN (T. T.). 1970. — Biological studies of the english lakes. Longman Group Lts., London, 1970 : 260 p.
- MACAN (T. T.) et MAUDSLEY (R.). 1969. — Fauna of the stony substratum in lakes in the English Lake District. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17 : 173-180.
- MARCUZZI (G.). 1949. — Contributions to the knowledge of Tendipedidae of Padova and Venice. *Hydrobiologia*, 1 : 183-209.
- MEUCHE (A.). 1939. — Die Fauna im Algenbewuchs. *Arch. Hydrobiol.*, 34 : 349-520.
- MILLER (R. B.). 1941. — A contribution to the ecology of the Chironomidae of Costello Lake Algonquin Park, Ontario. *Publs. Ont. Fish. Res. Lab.*, 60 : 1-63.
- MOELLER (J.). 1964. — Über die temperaturabhängige Variabilität der Pigmentierung von *Chironomus halophilus* Kieff. (Revision der gattung *Chironomus* II). *Arch. Hydrobiol.*, 60 : 358-365.
- MORGAN (N. C.). 1958. — Insect emergence from a small Scottish loch. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 13 : 823-825.
- MORGAN (N. C.) et WADDEL (A. B.). 1960. — Chironomidae (Diptera) new to Perthshire including some species new to Britain. *Entomologist*, 93 : 62-69.
- MORGAN (N. C.) et WADDEL (A. B.). 1961. — Diurnal variation in the emergence of some aquatic insects. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 113 : 123-137.
- MORGAN (N. C.), WADDEL (A. B.) et HALL (W. B.). 1963. — A comparison of the catches of emerging aquatic insects in floating box and submerged funnel traps. *J. Anim. Ecol.*, 32 : 203-219.
- MOTHES (G.). 1966. — Die Tanypodinen (Diptera, Chironomidae) des Stechlinsees. *Limnologica*, 4 : 13-25.
- MOTHES (G.). 1966 a. — Die makroskopische Bodenfauna des oligotrophen Stechlinsees im Vergleich zu eutrophen Nachbarseen. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 16 : 258-262.
- MOTHES (G.). 1968. — Einige ökologisch interessante Arten aus dem Stechlinseegebiet. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 92-96.
- MOTHES (G.). 1971. — Probleme der Ernährung sympatrischer Chironomiden-Gruppen. *Limnologica*, 8 : 193-199.
- MUNDIE (J. H.). 1956. — Emergence traps for aquatic insects. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 7 : 13 p.
- MUNDIE (J. H.). 1957. — The ecology of Chironomidae in storage reservoirs. *Trans. R. Ent. Soc. London*, 109 : 149-232.
- NEESS (J.) et DUGDALE (R. C.). 1959. — Computation of production for populations of aquatic midge larvae. *Ecology*, 40 : 425-430.
- NOCENTINI (A. M.). 1966. — Struttura e dinamica della fauna macrobentonica litorale et sublitorale del lago di Mergozzo. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 20 : 209-259.
- NUSSBAUM (F.). 1934. — Die Seen der Pyrenäen. *Mitt. naturf. Ges. Bern* : 1-184 + 7 pl.
- ODUM (E. P.). 1950. — Bird populations of the Highlands (Nord Carolina) plateau in relation to plant succession and avian invasion. *Ecology*, 31 : 587-605.

- OLIVER (D. R.). 1964. — A limnological investigation of a large arctic lake, Nettiiling Lake, Baffin Island. *Arctic*, 17 : 69-83.
- OLIVER (D. R.). 1968. — Adaptation of Arctic Chironomidae. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 111-118.
- PAGAST (F.). 1931. — Chironomiden aus der Bodenfauna des Usma-Sees in Kurland. *Folia zool. hydrobiol.*, 3 : 199-248.
- PAGAST (F.). 1947. — Systematik und Verbreitung der um die Gattung *Diamesa* gruppierten Chironomiden. *Arch. Hydrobiol.*, 41 : 435-596.
- PALMEN (E.). 1961. — Eine parthenogenetische Rasse von *Tanytarsus norvegicus* (Kieff) Brund. (Dipt., Chironomidae) aus dem oligohalinen Brackwasser des Finnischen Meerbusens. *Ann. Ent. Fenn.*, 27 : 45-50.
- PECHLANER (R.). 1966. — Die Finstertaler Seen (Kühtai, Österreich). I. Morphometrie, Hydrographie, Limnophysik und Limnochemie. *Arch. Hydrobiol.*, 62 : 165-230.
- PECHLANER (R.). 1970. — The Production Processes in two Highmountain Lakes of Tirol. *IBP/UNESCO. Symposium on Production problems in Freshwaters and interim results at Kazimierz-Dolny, Poland, May 1970* : 337-346.
- PENNAK (R. W.). 1955. — Comparative limnology of eight Colorado mountain lakes. *Univ. Colo. Stud., Ser. Biol.*, 2 : 1-75.
- PESTA (O.). 1929. — Der Hochgebirgsseen der Alpen. *Die Binnengewässer*, 8 : 1-156.
- REISS (F.). 1965. — *Micropsectra praecox* Meig. und *Micropsectra contracta* n. sp. (Diptera, Chironomidae). Chironomidenstudien III. *Arch. Hydrobiol.*, 61 : 228-241.
- REISS (F.). 1968. — ökologische und systematische Untersuchungen an Chironomiden (Diptera) des Bodensees. Ein Beitrag zur lakustrischen Chironomidenfauna des nördlichen Alpenvorlandes. *Arch. Hydrobiol.*, 64 : 176-323.
- REISS (F.). 1968 a. — Verbreitung lakustrischer Chironomiden (Diptera) des Alpengebietes. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 119-125.
- REISS (F.). 1968 b. — Beitrag zur Taxonomie und Phylogenie palaearktischer *Neozavrelia*-Arten (Diptera, Chironomidae) mit der Beschreibung zweier neuer Arten aus Afghanistan und den Alpen. *Gewäss. Abwäss.*, 47 : 7-19.
- REISS (F.) et FITTKAU (E. J.). 1971. — Taxonomy and ecology of European distributed *Tanytarsus*-species (Chironomidae, Diptera). *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 40 : 75-300.
- REMPEL (J. G.). 1936. — The life history and morphology of *Chironomus hyperboreus*. *J. Biol. Bd. Can.*, 2 : 209-221.
- REY (J.). 1968. — Ecologie des Cladocères du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 4 (3) : 325-356.
- ROBACK (S. S.). 1969. — Notes on the food of Tanypodinae larvae. *Ent. News.*, 80 : 13-19.
- RYBAK (J. I.). 1969. — Bottom sediments of the lakes of various trophic type. *Ekol. Pol.*, (A), XVII (35) : 611-662.
- SAETHER (O. A.). 1967. — Notes on the bottom fauna of two small lakes in Northern Norway. *Nytt. Mag. Zool.*, 14 : 96-124.
- SAETHER (O. A.). 1968. — Chironomids of the Finse Area, Norway, with special reference to their distribution in a glacier brook. *Arch. Hydrobiol.*, 64 : 426-483.

- OLIVER (D. R.). 1964. — A limnological investigation of a large arctic lake, Nettiiling Lake, Baffin Island. *Arctic*, 17 : 69-83.
- OLIVER (D. R.). 1968. — Adaptation of Arctic Chironomidae. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 111-118.
- PAGAST (F.). 1931. — Chironomiden aus der Bodenfauna des Usma-Sees in Kurland. *Folia zool. hydrobiol.*, 3 : 199-248.
- PAGAST (F.). 1947. — Systematik und Verbreitung der um die Gattung *Diamesa* gruppierten Chironomiden. *Arch. Hydrobiol.*, 41 : 435-596.
- PALMEN (E.). 1961. — Eine parthenogenetische Rasse von *Tanytarsus norvegicus* (Kieff) Brund. (Dipt., Chironomidae) aus dem oligohalinen Brackwasser des Finnischen Meerbusens. *Ann. Ent. Fenn.*, 27 : 45-50.
- PECHLANER (R.). 1966. — Die Finstertaler Seen (Kühtai, Österreich). I. Morphometrie, Hydrographie, Limnophysik und Limnochemie. *Arch. Hydrobiol.*, 62 : 165-230.
- PECHLANER (R.). 1970. — The Production Processes in two Highmountain Lakes of Tirol. *IBP/UNESCO. Symposium on Production problems in Freshwaters and interim results at Kazimierz-Dolny, Poland, May 1970* : 337-346.
- PENNAK (R. W.). 1955. — Comparative limnology of eight Colorado mountain lakes. *Univ. Colo. Stud., Ser. Biol.*, 2 : 1-75.
- PESTA (O.). 1929. — Der Hochgebirgsseen der Alpen. *Die Binnengewässer*, 8 : 1-156.
- REISS (F.). 1965. — *Micropsectra praecox* Meig. und *Micropsectra contracta* n. sp. (Diptera, Chironomidae). Chironomidenstudien III. *Arch. Hydrobiol.*, 61 : 228-241.
- REISS (F.). 1968. — ökologische und systematische Untersuchungen an Chironomiden (Diptera) des Bodensees. Ein Beitrag zur lakustrischen Chironomidenfauna des nördlichen Alpenvorlandes. *Arch. Hydrobiol.*, 64 : 176-323.
- REISS (F.). 1968 a. — Verbreitung lakustrischer Chironomiden (Diptera) des Alpengebietes. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 119-125.
- REISS (F.). 1968 b. — Beitrag zur Taxonomie und Phylogenie palaearktischer *Neozavrelia*-Arten (Diptera, Chironomidae) mit der Beschreibung zweier neuer Arten aus Afghanistan und den Alpen. *Gewäss. Abwäss.*, 47 : 7-19.
- REISS (F.) et FITTKAU (E. J.). 1971. — Taxonomy and ecology of European distributed *Tanytarsus*-species (Chironomidae, Diptera). *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 40 : 75-300.
- REMPEL (J. G.). 1936. — The life history and morphology of *Chironomus hyperboreus*. *J. Biol. Bd. Can.*, 2 : 209-221.
- REY (J.). 1968. — Ecologie des Cladocères du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 4 (3) : 325-356.
- ROBACK (S. S.). 1969. — Notes on the food of Tanypodinae larvae. *Ent. News.*, 80 : 13-19.
- RYBAK (J. I.). 1969. — Bottom sediments of the lakes of various trophic type. *Ekol. Pol.*, (A), XVII (35) : 611-662.
- SAETHER (O. A.). 1967. — Notes on the bottom fauna of two small lakes in Northern Norway. *Nytt. Mag. Zool.*, 14 : 96-124.
- SAETHER (O. A.). 1968. — Chironomids of the Finse Area, Norway, with special reference to their distribution in a glacier brook. *Arch. Hydrobiol.*, 64 : 426-483.

- SAETHER (O. A.). 1969. — Some nearctic Podonominae, Diamesinae and Orthocladiinae (Diptera : Chironomidae). *Fish. Res. Bd. Can., Bull.* 170 : 1-154.
- SANDBERG (G.). 1969. — A quantitative study of Chironomid distribution and emergence in Lake Erken. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 35 (2) : 119-201.
- SCHLEE (D.). 1966. — Präparation und Ermittlung von Messwerten an *Chironomidae* (Diptera). *Gewäss. Abwäss.*, 41-42 : 169-193.
- SCHLEE (D.). 1968. — Vergleichende Merkmalanalyse zur *Corynoneura*-Gruppe (Diptera, Chironomidae). Zugleich eine allgemeine Morphologie der Chironomiden-Imago ♂. *Stuttgarter Beitr. zur Naturk.*, 180 : 1-150.
- SCHWOERBEL (J.). 1966. — Methoden der Hydrobiologie. Kosmos. Gesellschaft der Naturfreunde Franckh'sche Verlagshandlung. Stuttgart : 207 p.
- SCOTT (W.) et OPDYKE (D. E.). 1941. — The emergence of insects from Winona Lake. *Invest. Indiana Lakes Streams*, 2 : 5-15.
- SERRA-TOSIO (B.). 1964. — Quelques Diamesini (Diptères Chironomidae) du Dauphiné et du Vivarais. Description de quatre espèces nouvelles. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 56 : 29-52.
- SERRA-TOSIO (B.). 1967. — Taxonomie et écologie des *Diamesa* du groupe *latitarsis* (Diptera, Chironomidae). *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 57-58, années 1965/66 : 65-91.
- SERRA-TOSIO (B.). 1968. — Taxonomie phylogénétique des *Diamesini* : les genres *Potthastia* Kieffer, *Sympotthastia* Pagast, *Parapotthastia* n. g. et *Lappodiamesa* n. g. (Diptera, Chironomidae). *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 59-60, années 1967/68 : 117-164.
- SERRA-TOSIO (B.). 1969. — Un Chironomide pyrénéen à antennes réduites : *Diamesa lavillei* n. sp. (Diptera). *Annls Limnol.*, 5 : 163-186.
- SERRA-TOSIO (B.). 1970. — Les *Diamesa* du groupe *dampfi*. Description d'une espèce nouvelle (Diptera, Chironomidae). *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 61, année 1969 : 107-146.
- SERRA-TOSIO (B.). 1970 a. — Quelques aspects écologiques du peuplement d'une petite mare. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 61, année 1969 : 33-67.
- SERRA-TOSIO (B.). 1971. — Contribution à l'étude taxonomique, phylogénétique, biogéographique et écologique des *Diamesini* (Diptera, Chironomidae) d'Europe. *Thèse, Grenoble, C.N.R.S., AO 5 990* : 462 p.
- SOKOLOVA (N. Ju.). 1968. — Über die Ökologie der Chironomiden im Utscha-Stausee. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 139-143.
- SØRENSEN (T.). 1948. — A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation of Danish commons. *Biol. Skr.*, 5 : 1-34.
- SOUTHWOOD (T. R. E.). 1966. — Ecological Methods, with particular reference to the study of Insect Populations. Methuen and Co., London, XVIII + 391 p.
- STAHL (J. B.). 1966. — Characteristics of a north american *Sergentia* lake. *Gewäss. Abwäss.*, 41-42 : 95-122.
- STANGENBERG (M.). 1949. — Nitrogen and carbon in the bottom-deposits of lakes and in the soils under carp-ponds. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 10 : 422-437.

- STEINBÖCK (O.). 1938. — Arbeiten über die Limnologie der Hochgebirgsgewässer. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 37 : 467-509.
- STEINBÖCK (O.). 1953. — Ein neuer Seentyp : der kryoeutrophe See. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 7 : 153-163.
- STEINBÖCK (O.). 1958. — Grundsätzliches zum « kryoeutrophen » See. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 8 : 181-190.
- STRENZKE (K.). 1950. — Systematik, Morphologie, und Ökologie der terrestrischen Chironomiden. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 18 : 207-414.
- STRENKE (K.). 1951. — Chironomiden von der bulgarischen Küste des Schwarzen Meeres. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 18 : 678-91.
- STRENZKE (K.). 1959 (1960). — Revision der Gattung *Chironomus* Meig. I. Die Imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten. *Arch. Hydrobiol.*, 56 : 1-42.
- TEAL (J. M.). 1957. — Community metabolism in a temperate cold spring. *Ecol. Monogr.*, 27 : 283-302.
- THIENEMANN (A.). 1915. — Die Chironomidenfauna der Eifelmaare. Mit Beschreibung neuer Arten von Prof. Dr. KIEFFER. *Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl.*, 72 : 1-58.
- THIENEMANN (A.). 1920. — Biologische Seetypen und die Gründung einer hydrobiologischen Anstalt am Bodensee. *Arch. Hydrobiol.*, 13 : 347-370.
- THIENEMANN (A.). 1929. — Chironomiden Metamorphosen II. Die Sectio *Tanytarsus genuinus*. *Arch. Hydrobiol.*, 20 : 93-123.
- THIENEMANN (A.). 1933. — Chironomiden Metamorphosen III. Zur Metamorphose der Orthocladiariae (Mit ein Beitrag von O. HARNISCH, Köln). *Dt. ent. Z.* : 1-38.
- THIENEMANN (A.). 1935. — Chironomiden Metamorphosen XIII. *Dt. ent. Z.* : 86-96.
- THIENEMANN (A.). 1936. — Alpine Chironomiden (Ergebnisse von Untersuchungen in der Gegend von Garmisch-Partenkirchen, Oberbayern). *Arch. Hydrobiol.*, 30 : 167-262.
- THIENEMANN (A.). 1939. — Chironomiden-Metamorphosen XVII. Neue Orthocladiniinen-Metamorphosen. *Dt. ent. Z.*, I-IV : 1-19.
- THIENEMANN (A.). 1941. — Lappländische Chironomiden und ihre Wohngewässer. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 17 : 1-253.
- THIENEMANN (A.). 1942. — *Trichocladius*-Arten aus den Lunzer Seen (Chironomiden aus dem Lunzer Seengebiet V). *Arch. Hydrobiol.*, 39 : 294-315.
- THIENEMANN (A.). 1944. — Bestimmungstabellen für die bis jetzt bekannten Larven und Puppen der Orthocladiniinen. *Arch. Hydrobiol.*, 39 : 551-664.
- THIENEMANN (A.). 1950. — Lunzer Chironomiden. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 18 : 1-202.
- THIENEMANN (A.). 1950 a. — Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Versuch einer historischen Tiergeographie der europäischen Binnengewässer. *Die Binnengewässer*, 18, Stuttgart : 809 p.
- THIENEMANN (A.). 1951. — *Tanytarsus* studien II : Die Subsectio *Paratanytarsus*. *Arch. Hydrobiol.*, 18 : 633-644.
- THIENEMANN (A.). 1954. — *Chironomus*, Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. *Die Binnengewässer*, 20, Stuttgart : 834 p.

- THIENEMANN (A.) et STRENZKE (K.). 1951. — Larventyp und Imaginalart bei *Chironomus* s.s. *Ent. Tidskr.*, 72 : 1-21.
- THOMSON (P. E.). 1971. — Male and female heterogamety in populations of *Chironomus tentans* (Diptera : Chironomidae). *Can. Ent.*, 103 : 309-372.
- THUT (R. N.). 1969. — A study of the profundal bottom fauna of lake Washington. *Ecol. Monogr.*, 39 : 79-100.
- TOURENQ (J. N.). 1966. — Introduction à l'étude écologique des Chironomides de Camargue. *Annls Limnol.*, 2 (2) : 459-465.
- TOWNES (H. K.). 1945. — The nearctic species of Tendipedini (Diptera, Tendipedidae, Chironomidae). *Am. Midl. Nat.*, 34 (1) : 1-206.
- VAILLANT (F.). 1955. — Recherches sur la faune macroléontine de France, de Corse et d'Afrique du Nord. *Mem. Mus. nat. Hist. nat. Sér. A*, II : I-258.
- VERNEAUX (J.). 1968. — Contribution à l'étude d'une petite rivière de plaine les Doulonnes (Jura). Référence particulière aux Diptères Chironomides. Remarques écologiques. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, 4 : 29-40.
- VERNEAUX (J.). 1968 a. — Contribution à l'étude des Chironomides (Diptères Nématocères) de la région de Besse-en-Chandesse (Puy-de-Dôme). *Ann. Sta. Biol. Besse-en-Chandesse*, 3 : 115-146.
- WALSHE (B. M.). 1947. — On the function of haemoglobin in *Chironomus* after oxygen lack. *J. exp. Biol.*, 24 : 329-342.
- WALSHE (B. M.). 1950. — The function of haemoglobin in *Chironomus plumosus* under natural conditions. *J. exp. Biol.*, 27 : 73-95.
- WENE (G.). 1940. — The soil as an ecological factor in the abundance of aquatic Chironomid larvae. *Ohio J. Sci. Columbus*, 40 : 193-199.
- WHITTAKER (R. H.). 1952. — A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 22 : 1-44.
- WHITTAKER (R. H.) and FAIRBANKS. (C. W.). 1958. — A study of plankton Copepod communities in the Columbia basin, southeastern Washington. *Ecology*, 39 : 46-65.
- WÜLKER (W.). 1956 (1959). — Zur Kenntnis der Gattung *Psectrocladius* Kieff. (Dipt. Chironom.). *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 24 : 1-66.
- WÜLKER (W.). 1957. — Über die Chironomiden der *Parakiefferiella* Gruppe (Diptera : Tendipedidae, Orthoclaadiinae). *Beitr. Ent.*, 7 : 411-429.
- WÜLKER (W.). 1958. — Die Bedeutung der Chironomiden für die limnologisch-tiergeographische Charakterisierung des Hochschwarzwaldes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 13 : 805-813.
- WÜLKER (W.). 1961. — Lebenszyklus und Vertikalverteilung der Chironomide (Dipt.) *Sergentia coracina* Zett in Titisee. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 14 : 962-967.
- WÜLKER (W.). 1961 a. — Parasitäre und nichtparasitäre geschlechtliche Aberrationen bei Chironomiden (Dipt.). *Akademische Verlagsgesellschaft Geest et Portig KG, Leipzig* : 132-139.
- ZAVREL (J.). 1935. — Chironomidenfauna der Hohen Tatra. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 7 : 439-448.
- ZAVREL (J.). 1936. — Tanypodinen-Larven und Puppen aus Partenkirchen. *Arch. Hydrobiol.*, 30 : 318-326.
- ZAVREL (J.). 1937. — Orthoclaadiinen aus der Hohen Tatra. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 35 : 483-496.
- ZAVREL (J.) et THIENEMANN (A.). 1921. — Die Metamorphose der Tanyptinen II. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 2 : 655-784.

Achévé d'imprimer en mai 1972.

ERRATA

- Page 175, ligne 36 : au lieu de « 1923 » lire « 1927 ».
 Page 179, ligne 29 : au lieu de « 1968 » lire « 1966 ».
 Page 180, ligne 38 : au lieu de « 4442 » lire « 442 ».
 Page 187, ligne 14 : au lieu de « 1969 » lire « 1966 ».
 Page 213, ligne 13 : au lieu de « 34 » lire « 3-4 ».
 Page 224, ligne 6 : au lieu de « *leata* » lire « *laeta* ».
 Page 224, ligne 29 et page 228, ligne 17 : au lieu de « 2 » lire « 16 ».
 Page 225, ligne 1 : (*) Espèce nouvelle pour la France; (°) Espèce nouvelle pour les Pyrénées.
 Page 236, ligne 18 et page 247, ligne 17 : au lieu de « 1957 » lire « 1959 ».
 Page 238, ligne 12 : au lieu de « 1959 » lire « 1954 ».
 Page 238, ligne 13 : au lieu de « 135 » lire « 1935 ».
 Page 238, ligne 18 : au lieu de « *Cricotopus* cf *pirifer* n. sp. » lire « *Cricotopus pirifer* n. sp. » (HIRVENOJA in litt.).
 Page 238, ligne 31 : au lieu de « 1936 » lire « 1942 ».
 Page 239, ligne 24 : au lieu de « 21 » lire « 121 ».
 Page 241, ligne 19 : au lieu de « 1951 : 377 » lire « 1950b : 347 ».
 Page 246, ligne 10 : au lieu de « 44 » lire « 50 ».
 Page 251, ligne 41 : au lieu de « 1950 » lire « 1959 ».
 Page 252, ligne 16 : au lieu de « 122 » lire « 192 ».
 Page 252, ligne 36 : au lieu de « *Cryptocladopelma* » lire « *Cryptocladopelma* ».
 Page 254, ligne 32 : au lieu de « 428 » lire « 128 ».
 Page 254, ligne 32 : au lieu de « 428 » lire « 128 ».
 Page 254, ligne 42 : au lieu de « 1940 » lire « 1949 ».
 Page 264, ligne 16 : au lieu de « 1966 » lire « 1967 ».
 Page 271, ligne 22 : au lieu de « 6 % » lire « 6‰ ».
 Page 281, ligne 28 : *T. bathophilus* n'a pas une répartition boréoalpine : elle est présente dans la zone profonde des lacs oligotrophes des plaines du Nord de l'Allemagne (REISS et FITTKAU 1971 : 126).
 Page 281, ligne 37 : au lieu de « 1968 » lire « 1969 ».
 Page 284, ligne 19 : au lieu de « 1919 : 12 » lire « 1929 : 2 ».
 Page 284, ligne 24 : au lieu de « 1919 » lire « 1929 ».
 Page 285, ligne 12 : au lieu de « pièces » lire « espèces ».
 Page 286 : lire la ligne 20 après la ligne 26.
 Page 300, ligne 35 : au lieu de « 1070 » lire « 170 ».
 Page 301, ligne 21 : au lieu de « captures » lire « capture ».
 Page 306, tableau VI, ligne 7 : au lieu de « 50 » lire « 33,3 » et ligne 19, au lieu de « 78,9 » lire « 71,5 ».
 Page 308, ligne 4 : au lieu de « espèces » lire « pièges ».
 Page 309, tableau VIII, ligne 12 : au lieu de « *Parakiemeriella* » lire « *Parakiefferiella* ».
 Page 317, ligne 15 : au lieu de « retroidit » lire « refroidit ».
 Page 320, ligne 3 : au lieu de « 1968 » lire « 1969 ».
 Page 326, tableau XIII : Sex ratio, *Ps. sordidellus* 11-13,5 m au lieu de « 0,98 » lire « 0,88 ».
 Page 329, ligne 32 : au lieu de « la plus forte densité d'émergences » lire la « quasi-totalité des émergences ».
 Page 331, ligne 27 : au lieu de « XIII » lire « XII ».
 Page 332, ligne 2 : au lieu de « d'émergences » lire « d'émergence ».

TABLEAU XV. — Densité des Chironomides dans les groupements de stations déterminés d'après le pourcentage de similitude (fig. 21).

	PB (8)	PB (7)	PB (6)	PB (5)	PB (4)	PB (3)	PB (2)	PB (1)	G ₁	GNM ₁	GN ₁ ^I	A ₁	L ₁	L ₂	GNM ₂	GNM ₃	S ₂	GN ₂ ^I	GN ₂ ^{II}	GN ₁ ^{II}	A ₂	I ₂	G ₂	G ₃	V	TOTAL	
(24) Ch. plumosus	4	8	10																							22	
(15) C. cf. pirifer		4	116	44	7						2															173	
(18) Ps. sordidellus	75	288	732	644	108	1																				1848	
(23) Ch. commutatus	8	8	192	175	71		29																			515	
(9) Z. melanura		4	292	270	375	26	8	6	8			4	4	4	72	8			20	1			3	4	29	1183	
(33) S. histrio						14		4																		18	
(32) P. nubens					2	1		34																		37	
(14) S. semivirens								18	8	4	24		4				2									60	
(21) C. lacustris							3	78	1				4						1	4						91	
(28) M. britteni							28	18	16		12															74	
(7) T. northumbria					2	142	6	2	200										1	1				4		358	
(36) M. contracta				1		47	53	112	124	46															8	391	
(13) H. marcidus				1	11	102	47	516	164	8	12		12					16		1			16		108	1014	
(29) M. pedellus					10	24	361	215	212	340	8	147	42							4			8			1372	
(25) C. lateralis					35	3	57	32	28	192	564		76	44	4	36	20	244	64	136			684	88		2237	
(22) C. scutellata				1	20	104	182	132	8	8	64	8					89	16		4		1	4	1	22	664	
(10) A. longistyla				3	32	70	122	322	16	508	280	196		6	80	112		32	1268	1172	19		8	2		4247	
(5) M. goetghebueri						6	54	142	48	32	40	2	48		44				4	12			148		9	589	
(38) P. austriacus					1	22	5	78	100	24	48		44							4		1	32	16	320	695	
(31) P. camptolabis					4		5	4								8							16	5		42	
(3) Procladius sp III									96	16	80				28	108		808	1				44	2	698	1881	
(12) Ps. octomaculatus								6	52		64								2	32			52	2	125	339	
(40) T. brundini						2			28		4								4							62	
(37) M. foliata											4												4			540	
(6) T. laeta											4		12					4								25	
(4) M. nebulosa									1		4															32	
(34) T. bathophilus	476	48	8	4					132		32					8	200	736	4				24	54		1726	
(2) Procladius sp II	4		8	4	4	20	59	48	124		48	144	28	14	16	24		32	12	24	63	412	312	4	6	1410	
(44) T. debilis				4	26	6	62	2	12	212	236	224	360	2374	296	220	3251	668	24	8	179	762	156	180		9262	
(1) Procladius sp I				2						8	12	12	72	654	76	84	111	220	8	4	60	196	336	1028		2871	
(30) P. orophila				1	4	2	31	6		12	60	36	172	403	108	16	306	168	196	12	185	1904				3622	
(20) P. coronata							1		1	4	48	60	28	159				4	760	1280	404	3504		4		6257	
(17) Ps. barbimanus									28		4		28	185			857						4			1165	
(35) Cl. cf. iucundus									28	28	12		292	145	20	20	657							2		1165	
(11) A. monilis			4	4	25	10	15				8	12	216	206		28	4		40		266	91			4	1293	
(41) T. holochlorus										6	12	160	736	3087					228	148	88	9				911	
(16) Ps. barbatipes											4	40	4	109			69	372	20	428	20					4474	
(26) E. dissidens										4	2		32	182		92	64	148	24	24						1066	
(27) L. pulsus														28			2	560		8	36					572	
(43) T. nemorosus												52		4				1			511	235				634	
(39) P. laccophilus				1		2	4					4					445				4	1				803	
(42) T. miriforceps				12	6	2	3		24		12						102	6					4	9		452	
(19) Ps. oligosetus												64										28				181	
																										92	
Autres espèces :																											
Procladius sp.									28																		172
Z. barbatipes									6	2			4		16	12							144	4			68
P. olivacea																									4		4
O. obtexens																											2
C. sylvestris											2																4
C. tricinctus																							4				4
C. trifasciatus																											4
P. albicorne																									8		8
N. fuldensis												4												2			6
Total individus/m2	567	360	1363	1171	743	606	1135	1776	1487	1462	1692	1169	2292	7608	760	776	6179	2958	3744	2963	2292	7242	2035	1406	2002		
Total espèces	5	6	9	16	18	20	21	20	26	21	28	17	22	17	11	14	15	14	22	22	14	17	22	17	17

FIG. 25. — Emergences/m², en fonction de la profondeur, de dix-neuf espèces de Chironomides dominants dans le lac de Port-Bielh.