*Annls Limnol.* 13 (2) 1977 : 169-190.

# LA DYNAMIQUE DE COLONISATION DES SUBSTRATS ARTIFICIELS PAR LES MACROINVERTEBRES D'UN COURS D'EAU

par G. KHALAF[1] et H. TACHET[1].

La dynamique de colonisation par les Macroinvertébrés de substrats artificiels déposés dans un cours d'eau est étudiée dans ce travail. Les différentes techniques mathématiques et statistiques utilisées (indice de diversité, équitabilité, analyse factorielle, etc.) indiquent que cette colonisation peut se diviser en deux périodes. Une première période de colonisation active où les effectifs des espèces colonisatrices fluctuent rapidement d'un jour à l'autre et aussi d'un prélèvement à l'autre ; une deuxième période, environ 15 jours après le début de l'expérience, où les variations observées sont d'amplitude plus faible.

## The dynamics of macroinvertebrates colonization of artificial substrates in a stream.

The dynamics of macroinvertebrates colonization of artificial substrates in a stream were studied. The different mathematical and statistical techniques used in this experiment (diversity index, equitability, factor analysis, etc.) showed that this colonization can be divided into two periods. A first period of active colonization where the number of organisms of each species fluctuate greatly from one day to another and also from one artificial substrate to another and then a second period, about two weeks later, in which the variations were reduced.

## 1. — INTRODUCTION

Les substrats artificiels déposés sur le fond d'un cours d'eau constituent une place vide offerte à la colonisation des Macroinvertébrés. La dynamique de leur colonisation n'a été que rarement étudiée et ne concerne soit, que quelques espèces (Ulfstrand 1968), soit l'ensemble des Macroinvertébrés sans distinction des espèces (Dickson et Cairns 1972)(1).

Dans le cadre d'une étude plus générale sur les substrats artificiels, il nous a semblé nécessaire de déterminer au préalable comment se fait la colonisation, quelles sont les espèces que l'on ren-

---

1. Département de Biologie animale et Ecologie, 43, boulevard du 11-Novembre-1918, F 69621 Villeurbanne.

1. A ces travaux concernant plus particulièrement les substrats artificiels, il conviendrait d'ajouter notamment ceux de Müller (1954 a, 1966) et Waters (1964) sur la recolonisation des surfaces dénudées.

Article available at http://www.limnology-journal.org or http://dx.doi.org/10.1051/limn/1977003

contre au cours du temps, comment évoluent leurs effectifs de manière à déterminer à partir de quel moment ils hébergent une faune stabilisée.

## 2. — MATERIEL ET METHODES

Cette étude a été réalisée sur l'Ardière, cours d'eau de 29 km qui rejoint la Saône près de Belleville (Rhône). La station qui a servi de cadre à cette étude est située à 5 km de la source dans le cours supérieur (altitude : 420 m). La largeur est d'environ 3 m, la profondeur varie de 0,2 à 0,4 m. Le fond est recouvert de cailloux, pierres et blocs constitués surtout de rhyolithe et de microgranit relativement anguleux. Cette station a été choisie car elle héberge une faune très diversifiée (Khalaf 1973).

Les substrats artificiels utilisés (Khalaf 1975) sont constitués de cages grillagées (grillage plastifié) de 16 × 12,5 × 12,5 cm avec des mailles de 1,2 × 1,2 cm. Ils sont remplis de cailloux (diamètre de 16 à 32 mm) provenant de l'Ardière mais soigneusement brossés et essuyés.

Sur une portion d'une centaine de mètres de la station choisie, où les conditions de milieu et plus particulièrement le courant, la nature du fond et l'éclairement apparaissent sensiblement homogènes, 27 de ces substrats artificiels ont été déposés.

Les retraits ont un lieu à 9 dates différentes respectivement 2, 4, 6, 8, 12, 16, 20, 24 et 28 jours après leur dépôt entre le 7 juin et le 5 juillet 1974. Trois substrats artificiels, pris au hasard, sont retirés à chaque visite. Sur le terrain les cailloux sont soigneusement lavés et brossés, les organismes ainsi que les débris organiques sont déposés dans un récipient et formolés. Au laboratoire les organismes sont triés, déterminés et comptés tandis que les débris végétaux sont desséchés à l'étuve à 110° pendant 24 heures et pesés.

En outre deux prélèvements de benthos ont été effectués au filet Surber respectivement le 7 juin ($P_0$) et le 5 juillet ($P_{28}$).

## 3. — RESULTATS

Nous avons analysé les résultats[1] obtenus en considérant :

1) l'évolution du nombre d'espèces et du nombre d'individus,
2) l'évolution de la structure du peuplement,
3) l'évolution de quelques espèces dominantes,
4) l'influence des débris accumulés.

1. Voir également le tableau donné en annexe.

## 3.1. — EVOLUTION DU NOMBRE D'ESPECES ET DU NOMBRE D'INDIVIDUS

### 3.1.1. — **Evolution du nombre d'espèces.**

Le nombre de taxons présents sur les substrats croît fortement pendant les 4 premiers jours d'exposition pour se stabiliser ensuite (*fig.* 1) entre 27 et 34 taxons, valeurs proches de celles que l'on observe dans les prélèvements de benthos effectués au filet Surber.

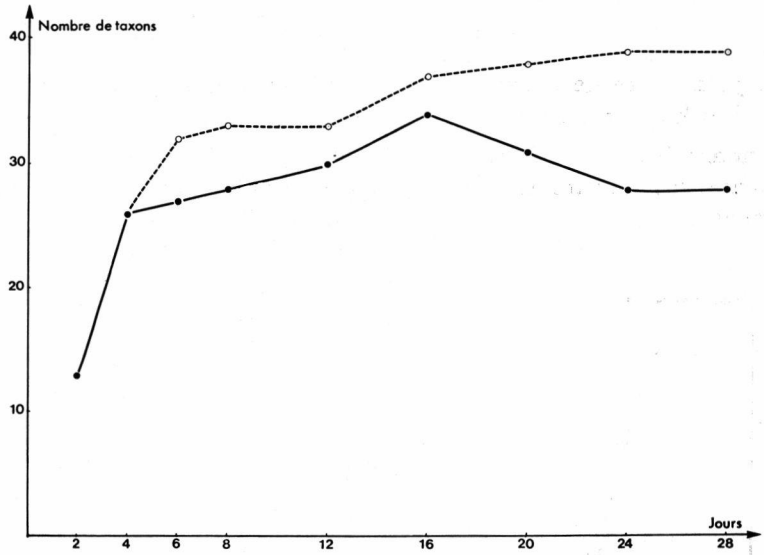


FIG. 1. — Nombre total de taxons par substrat artificiel à chaque relevé (courbe en trait plein).
Nombre de nouveaux taxons (valeurs cumulées) par substrat (courbe en pointillés).

Comme Dickson et Cairns (1972) nous avons cherché à déterminer le *taux de colonisation spécifique* et le *taux de départ* de manière à déterminer le point d'équilibre entre ces deux paramètres.

Nous avons préalablement calculé le nombre de taxons disparus[2] et réapparus. Si nous considérons deux prélèvements successifs $P_1$ et $P_2$, le nombre de taxons disparus est obtenu en utilisant la formule suivante :

2. Compte tenu de la méthode employée, il est évident qu'un taxon considéré par exemple comme disparu n'a peut-être jamais colonisé le substrat prélevé, ce jour-là ; l'emploi de ces termes n'est qu'un moyen commode de comparer les séries entre elles.

Nombre de taxons disparus = $(1 + k + n_1) - n_2$

où 1 : nombre de nouveau taxons apparus en $P_2$

k : nombre de taxons réapparus$_2$ en $P_2$

$n_1$ : nombre total de taxons présents en $P_1$

$n_2$ : nombre total de taxons présents en $P_2$.

3.1.1.1. TAUX DE COLONISATION SPÉCIFIQUE.

Le taux de colonisation spécifique est obtenu en utilisant la formule suivante :

$$\text{Taux de colonisation entre } P_1 \text{ et } P_2 = \frac{1 + k}{j}$$

où j : nombre de jours séparant les deux prélèvements $P_1$ et $P_2$

1 et k : voir formule précédente.

Pendant les 6 premiers jours, le taux de colonisation spécifique présente des valeurs élevées (*fig.* 2) et diminue ensuite considérablement.

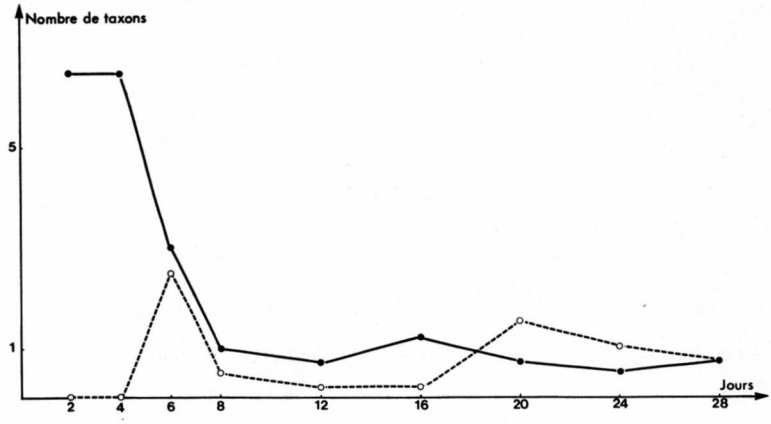


FIG. 2. — Taux de colonisation spécifique (trait plein) et taux de départ (pointillés) en fonction du nombre de jours d'exposition.

3.1.1.2. TAUX DE DÉPART.

Il est obtenu en divisant le nombre de taxons disparus par le nombre de jours séparant deux prélèvements. Il est nul pendant les 4 premiers jours et fluctue ensuite, à partir du 8e jour, avec des valeurs assez faibles (*fig* 2).

En définitive, on remarque un taux de colonisation élevé jusqu'au 6e jour, beaucoup plus faible ensuite et corrélativement un faible taux de départ à partir de cette date.

### 3.1.2. — Evolution du nombre d'individus.

Le début de l'expérience a coïncidé avec un développement considérable des populations de Simulies qui colonisèrent massivement les substrats.

Compte tenu du caractère massif et limité dans le temps de cette invasion nous présenterons les résultats en distinguant : d'une part les Simulies et d'autre part les autres Macroinvertébrés.

Les effectifs de Simulies ne cessent de croître jusqu'au 8e jour pour diminuer ensuite considérablement (*fig.* 3).

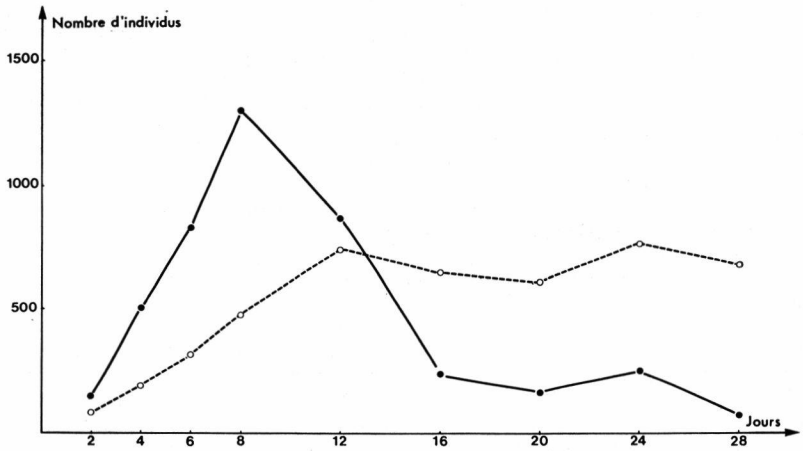


FIG. 3. — Nombre d'individus par substrat en fonction de la durée d'exposition en jours. Courbe en trait plein (Simulies uniquement), courbe en pointillés (autres Macroinvertébrés).

Les autres Macroinvertébrés augmentent jusqu'au 12e jour (*fig.* 3) et fluctuent plus faiblement ensuite. Une analyse de la variance portant sur les effectifs des autres Macroinvertébrés du 12e au 28e jour ne montre aucune différence significative à la fois entre les substrats artificiels ($F = 2{,}76$, $P = 0{,}05 : 4{,}46$) et en fonction du temps ($F = 1{,}29$, $P = 0{,}05 : 3{,}86$). Les fluctuations observées à partir du 12e jour ne sont pas significatives.

Le nombre moyen d'individus colonisant les substrats par jour croît jusqu'au 8e jour (Simulies) ou au 12e (autres Macroinvertébrés) pour ne cesser de diminuer jusqu'à la fin de l'expérience.

Ces premiers résultats semblent mettre en évidence l'existence d'une stabilisation du nombre des taxons à partir du 8e jour tandis que ce n'est qu'à partir du 16e jour que le nombre d'individus se stabilise.

### 3.1.3. Evolution de la variabilité de l'échantillonnage.

Le peuplement des substrats artificiels est connu pour sa relative homogénéité liée sans doute aux caractéristiques elles-mêmes homogènes du milieu qu'il offre (Cairns et Dickson 1971 ; Dickson et al. 1971 ; Mason et al. 1973 ; Beak et al. 1973 ; Hughes 1975). Un équilibre pourrait être atteint lorsque la variabilité entre les substrats artificiels d'une série est minimale.

Nous avons pour cela calculé le *coefficient de variation* C.V.

$$C.V. = \frac{S}{\overline{X}} \times 100 \qquad S = \text{écart type} \quad \overline{X} = \text{moyenne}$$

sur les effectifs des autres Macroinvertébrés (Tableau I).

Les valeurs fluctuent irrégulièrement sans qu'il soit possible de déceler une tendance quelconque.

TABLEAU I. — Coefficients de variation (en pourcentage) calculés à partir des effectifs des Macroinvertébrés (moins les Simulies).

| Jours | 2 | 4 | 6 | 8 | 12 | 16 | 20 | 24 | 28 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| C.V. | 26,14 | 19,70 | 9,05 | 18,05 | 14,37 | 2,74 | 10,88 | 6,12 | 30,08 |

## 3.2. — EVOLUTION DE LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT

L'équilibre au sein d'une biocénose ne dépend pas seulement de ses effectifs et du nombre de taxons qu'elle renferme, mais surtout de la distribution d'abondance des effectifs entre les espèces. Cet aspect peut être abordé de deux manières différentes :

1) diversité spécifique et équitabilité
2) analyse factorielle

### 3.2.1. — Diversité spécifique et équitabilité.

Nous avons utilisé l'indice de diversité de Shannon et Weaver (Whilm et Dorris 1968 ; Cancela da Fonseca 1969 ; Daget 1975). Cet indice tient compte non seulement du nombre total d'individus N et du nombre total d'espèce E, mais aussi du nombre d'individus $n_i$ à l'intérieur de l'espèce i, donc de l'Information apportée par chaque espèce. Il s'exprime sous la forme de l'équation :

$$\bar{d} = -\Sigma \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}$$

Cette formule s'applique strictement à des espèces. Elle peut cependant être utilisée pour caractériser un peuplement dont toutes les espèces n'ont pas été déterminées à condition que le niveau de détermination soit le même pour tous les échantillons. Nous avons ainsi calculé :

1) la valeur de la diversité $\bar{d}_0$ sur les effectifs réels,

2) la valeur de la diversité $\bar{d}^c$ à partir des effectifs théoriques calculées d'après l'hypothèse I de Mac Arthur (Mac Arthur 1957, 1960 ; Lloyd et Ghelardi 1964 ; Cancela da fonseca 1969 ; Daget 1975). Mac Arthur considère que dans une biocénose en équilibre, les niches de chaque espèce se touchent sans se superposer (Hypothèse I). Connaissant N le nombre total d'individus et E le nombre total d'espèces il est possible de calculer le nombre théorique d'individus que devrait posséder chaque espèce. Un indice $d^c$ peut ainsi être calculé à partir de cette distribution théorique.

3) l'équitabilité qui est définie par le rapport de l'indice observé $\bar{d}_0$ sur l'indice calculé $\bar{d}^c$ (Lloyd et Ghelardi 1964). L'équitabilité est d'autant plus élevée (et tend vers 1) que l'indice $\bar{d}_0$ se rapproche de l'indice $\bar{d}^c$.

L'indice de diversité calculé sur l'ensemble des Macroinvertébrés (sauf les Simulies) fluctue irrégulièrement jusqu'au 6e jour (*fig.* 4 a) et se stabilise ensuite. L'équitabilité présente des valeurs stables dès le 6e jour (*fig.* 4 a).

L'indice de diversité ainsi calculé inclut les Chironomides qui, bien que séparés en sous familles, comprennent plusieurs espèces. Nous avons calculé un nouvel indice en éliminant les chironomides. L'indice observé (*fig.* 4 b) varie plus irrégulièrement. L'équitabilité présente des valeurs stables à partir du 8e jour.

King (1964) et Daget (1975) considèrent que diversité et équitabilité peuvent être analysées de façon plus précise si l'on considère, non pas l'ensemble du peuplement à l'intérieur duquel certaines espèces ne peuvent pas toujours être identifiées, mais seulement certains groupes systématiques numériquement et spécifiquement bien représentés. C'est le cas ici des Ephéméroptères et des Trichoptères.

En ce qui concerne les Ephéméroptères, l'indice $\bar{d}_0$ reste assez faible jusqu'au 16e jour (*fig.* 5) et se maintient à un niveau plus élevé à partir de cette date. C'est également à cette période que l'équitabilité présente les valeurs les plus élevées (*fig.* 5) indiquant soit l'apparition d'une population plus stable soit l'occupation par les différentes espèces d'Ephéméroptères des différentes niches disponibles.

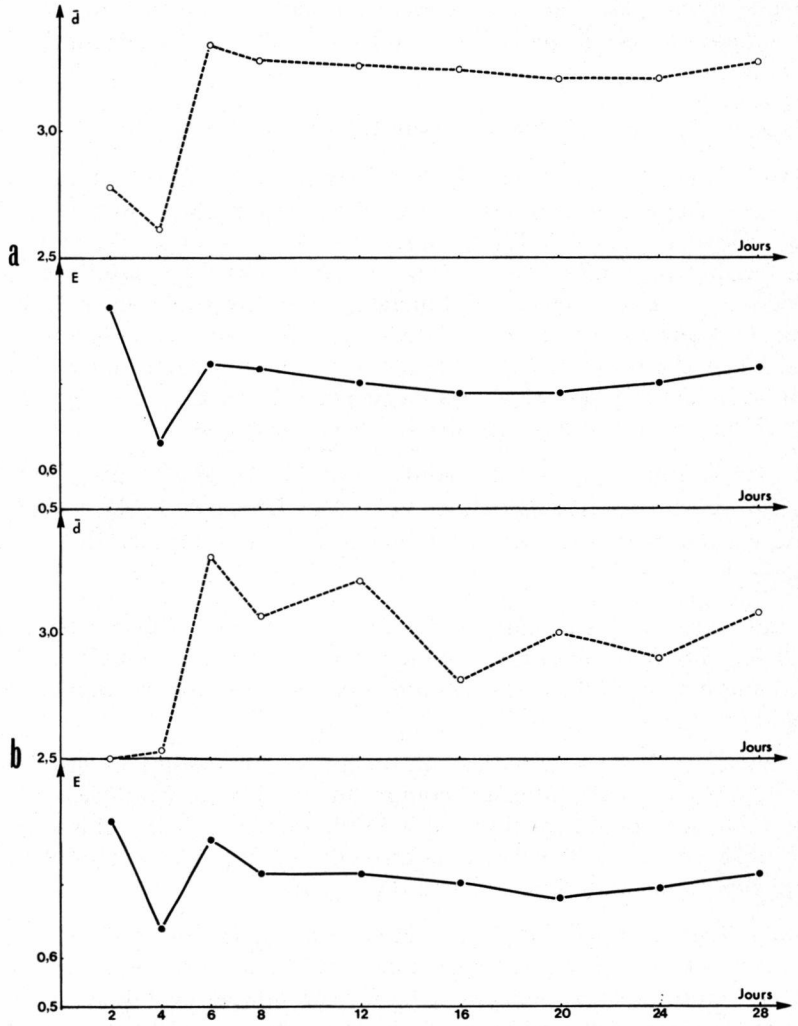


FIG. 4. — Valeurs de d et E calculées en fonction de la durée d'exposition. a : Macroinvertébrés sans les Simulies ; b : Macroinvertébrés sans les Simulies et les Chironomides ; E : équitabilité.

Si l'on compare les effectifs théoriques calculés dans l'hypothèse I de Mac Arthur (Cancela da fonseca 1969) nous remarquons que la distribution observée se rapproche de la distribution théorique entre le 20e et le 28e jour (*fig.* 6).

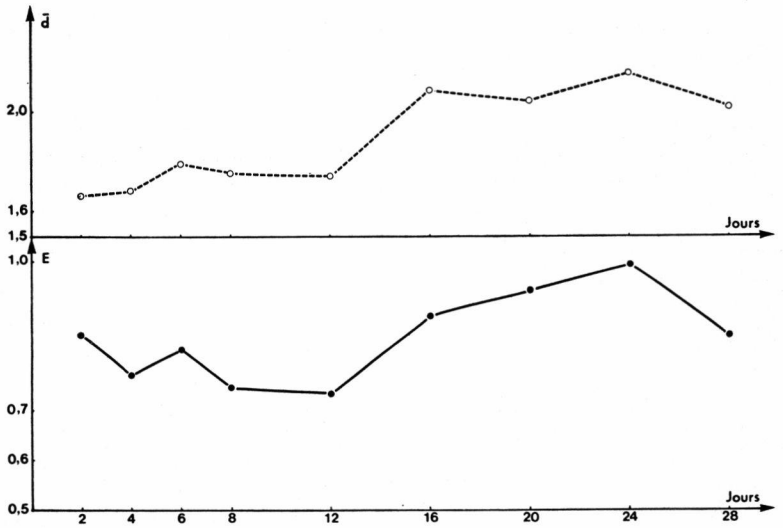


FIG. 5. — Valeurs de d calculées en fonction de la durée d'exposition (Ephéméroptères uniquement). E : équitabilité.

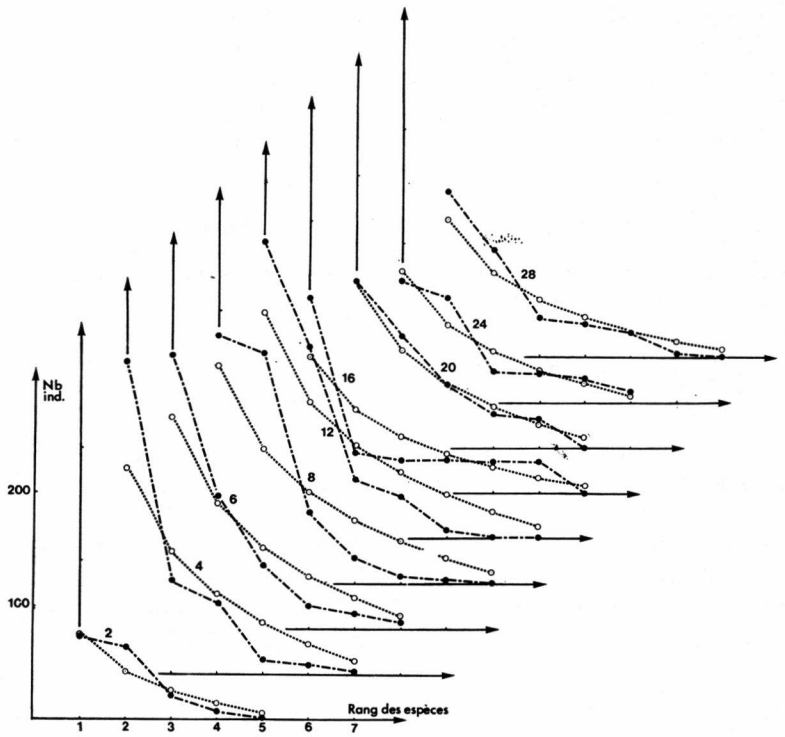


FIG. 6. — Comparaison entre distribution observée (trait - point) et calculée (pointillés) des populations d'Ephéméroptères en fonction de la durée d'exposition. Nb. ind. : nombre d'individus.

L'application d'un test $\chi^2$ ne révèle des différences non significatives que pour le 20e jour et le prélèvement de benthos du 28e jour (P 28) (Tableau II). Le rapport des variances V (Tableau II) qui devrait être égale à 1, si les deux distributions étaient identiques, ne tend vers cette valeur que le 20e et le 24e jour.

TABLEAU II. — Valeur de $\chi^2$ et du rapport de variance V entre distribution observée et calculée pour les Ephéméroptères.

| Jour et prélèvement de benthos | $P_0$ | 2 | 4 | 6 | 8 | 12 | 16 | 20 | 24 | 28 | $P_{28}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $\chi^2$ | 46,5 | 20,9 | 95,1 | 44,5 | 139,5 | 113,3 | 70,5 | *11,4* | 18,0 | 30,7 | *2,4* |
| V | 1,69 | 1,47 | 2,72 | 2,04 | 2,29 | 2,42 | 2,08 | 1,16 | 1,06 | 1,76 | 1,29 |

En ce qui concerne les Trichoptères les valeurs de $d_0$ sont toujours très faibles sauf le 16e et le 20e jour. La faiblesse des valeurs observées tient sans doute au fait que l'espèce dominante : *Hydropsyche siltalaï* constitue le plus souvent les 3/4 des effectifs.

La comparaison des distributions d'abondance confirme également le caractère déséquilibré du peuplement en Trichoptères.

Pour tenter d'approfondir cette notion d'équilibre nous avons utilisé l'analyse factorielle des correspondances[1] qui permet d'expliquer certaines liaisons entre les 27 substrats et les espèces de Macroinvertébrés.

### 3.2.2. — Analyse factorielle des correspondances.

Le programme utilisé, portant uniquement sur les Macroinvertébrés autres que les Simulies, extrait 10 facteurs dont les 4 premiers représentent 83,47 % du taux d'inertie avec la répartition suivante :

| Facteur I | Facteur II | Facteur III | Facteur IV |
|---|---|---|---|
| 38,66 % | 30,55 % | 9,30 % | 4,95 % |

Si nous considérons (*fig.* 7) la répartition des 27 substrats et des 2 prélèvements de benthos ($P_0$ et $P_{28}$) dans le plan des facteurs I et II nous remarquons :

1) la position très excentrique des prélèvements de benthos dont la contribution est très forte sur les 2 facteurs, révélant les différences maintes fois soulignées (Hilsenhoff 1969 ; Benfield et al. 1974 ; Hughes 1975) entre prélèvement faits au filet Surber et substrats artificiels.

1. Il n'est pas dans notre intention de présenter en détail cette méthode dont les principes sont décrits dans l'ouvrage de Benzecri (1969) et qui a fait depuis l'objet de nombreuses applications écologiques (Khalaf 1975).

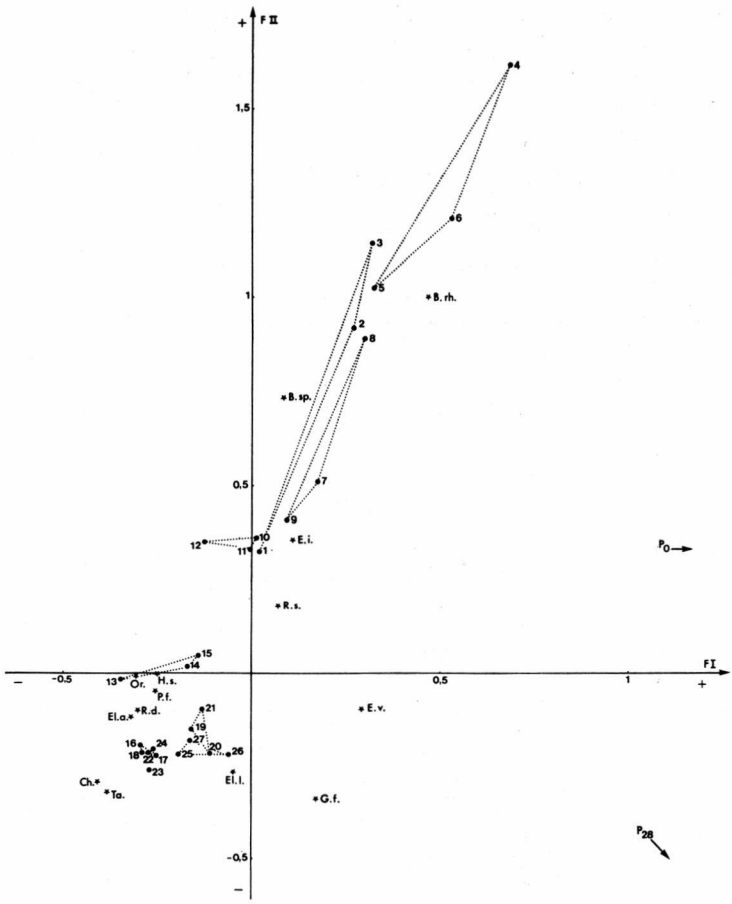


FIG. 7. — Distribution des 27 relevés (points noirs), des deux prélèvements de benthos ($P_0$ et $P_{28}$ fléchés) et de quelques espèces caractéristiques (étoiles) dans le plan des facteurs I et II (voir également texte page 7) .B. rh. : *Baetis rhodani*, B.sp. : *Baetis* sp., Ch. : Chironomiens, E.i : *Ephemerella ignita*, E.v. : *Ecdyonurus venosus*, El.a et l. : Elmis adultes et larves, G.f. : *Gammarus fossarum*, H.s. : *Hydropsyche siltalaï*, Or. : *Orthocladiinés*, P.f. : *Polycelis felina*, Rd. : *Rhyacophila dorsalis*, R.s. : *Rhithrogena semicolorata*, Ta. : Tanytarsiens. Les pointillés relient les 3 substrats d'un même jour (par exemple : 13-14-15 = 12e jour).

2) bien que le facteur I extrait plus de 38 % de la variabilité totale les substrats s'étalent surtout par rapport au facteur II.

Parmi les 9 groupes de 3 relevés journaliers, l'écart est important entre les relevés des 2e, 4e et 6e jours par opposition aux relevés des jours suivants. Les relevés des 2e, 4e, 6e et 8e jours sont fortement étalés par le facteur II alors que les relevés des jours suivants, beaucoup plus proches les uns des autres, se concentrent à proximité de l'intersection des axes des facteurs I et II.

Dans le plan des facteurs II et III l'écart entre le groupe des premiers jours (2, 4, 6, 8), le groupe du 12e jour et le groupe des derniers jours (16, 20, 24, 28) apparaît également, manifestant ainsi certaine rodondance.

L'examen du tableau des corrélations extrêmes entre les facteurs où figurent seulement les deux valeurs (positive et négative) les plus élevées (tableau III) indique une division en deux périodes, l'une

TABLEAU III. — Corrélations des valeurs extrêmes entre substrats et facteurs.

| Jours | Substrats et Surber | Facteurs I | II | III | IV | V | Autres facteurs |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | | | | | 0,556 | VII |
| 2 | 2 | | 0,788 | | | | |
| | 3 | | 0,851 | —0,252 | | | |
| | 4 | | 0,801 | —0,322 | | | |
| 4 | 5 | | 0,853 | —0,232 | | | |
| | 6 | | 0,789 | —0,309 | | | |
| | 7 | | 0,714 | | | —0,380 | |
| 6 | 8 | | 0,864 | —0,222 | | | |
| | 9 | | 0,656 | | | —0,297 | |
| | 10 | | 0,696 | | | —0,234 | |
| 8 | 11 | | 0,603 | | | | VIII |
| | 12 | | 0,611 | | | | VIII |
| | 13 | —0,550 | 0,615 | | | | |
| 12 | 14 | —0,504 | | | | 0,469 | |
| | 15 | —0,449 | | | | 0,448 | |
| | 16 | —0,473 | | | | | VII |
| 16 | 17 | —0,486 | | | | | VI |
| | 18 | —0,670 | | | | 0,293 | |
| | 19 | | | | | | XVIII et XI |
| 20 | 20 | | | | —0,647 | | |
| | 21 | | | | —0,422 | 0,392 | |
| | 22 | —0,638 | | | | | IX |
| 24 | 23 | —0,557 | | | | | IX |
| | 24 | —0,627 | | | | | XIII |
| | 25 | | —0,537 | | | | XI |
| 28 | 26 | | | | —0,612 | | XII |
| | 27 | | | | | —0,567 | VIII |
| | $P_0$ | 0,812 | | | —0,101 | | |
| | $P_{28}$ | 0,805 | —0,546 | | | | |

du 2e au 8e jour fortement corrélée avec le facteur II, l'autre du 12e au 28e jour moins homogène et corrélée négativement avec le facteur I (12, 16 et 24e jours) ou d'autres facteurs (20e et 28e jours).

La répartition des espèces ou des taxa par rapport à ces mêmes facteurs (*fig.* 7) montre une forte liaison des 3 espèces d'Éphéméroptères : *Baetis rhodani* et sp. et *Ephemerella ignita* avec le groupe des substrats des premiers jours (2, 4, 6 et 8). *Hydropsyche siltalaï* et les Chironomides Orthocladiinés sont plutôt liés au groupe du 12e jour tandis que les Chironomides Chironomiens et Tanytarsiens ainsi que les larves d'*Elmis* et dans une moindre mesure *Gammarus fossarum* sont liés au groupe des derniers jours. Certaines espèces dominantes occupent des positions intermédiaires, c'est le cas de *Rithrogena* groupe *semicolorata* entre les groupes des premiers jours et ceux du 12e jour, de *Polycelis felina* et *Rhyacophila dorsalis* entre celui du 12e jour et ceux des derniers jours.

L'analyse factorielle des correspondances a le mérite de souligner l'importance de la contribution de certains groupes sur la répartition des substrats dans les plans des facteurs. Il s'agit généralement de groupes dominants dont nous examinerons maintenant plus en détail l'évolution.

## 3.3. — EVOLUTION DES ESPECES ET GROUPES DOMINANTS

Nous pouvons distinguer, parmi les groupes ou taxons dominants, 3 groupes : 1) ceux qui sont abondants dès les premiers jours mais dont les effectifs diminuent ensuite, 2) ceux au contraire dont les effectifs ne cessent de croître pendant toute l'expérience, enfin 3) ceux dont les effectifs après une période d'augmentation plus ou moins rapide semblent présenter un plateau.

*Espèce du 1er groupe*

Ce sont généralement des espèces en fin de cycle. Les larves de *Baetis rhodani* (*fig.* 8) sont très abondantes et de grande taille dans

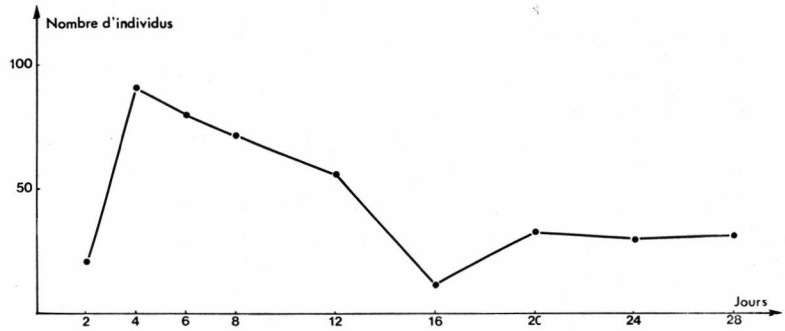


FIG. 8. — Nombre de larves de *B. rhodani* par substrat en fonction du nombre de jours d'exposition.

les relevés des premiers jours (voir analyse factorielle). Les effectifs des larves de grande taille diminuent tandis qu'apparaissent des larvules. Les populations d'*Ephemerella ignita* présentent des variations analogues mais moins accentuées.

Les larves de Simulies sont également présentes en très grandes quantités dès le 2e jour ; leurs effectifs ne cessent de croître jusqu'au 8e jour (*fig.* 9) pour diminuer régulièrement ensuite tandis qu'apparaissent les cocons nymphaux dénombrés seulement à partir du 8e jour (*fig.* 9). L'expérience a coïncidé ici avec la fin du cycle de la génération de printemps. Effectivement dans les prélèvements de benthos les Simulies représentent 10 % de la population totale en $P_0$ et seulement 0,8 % en $P_{28}$.

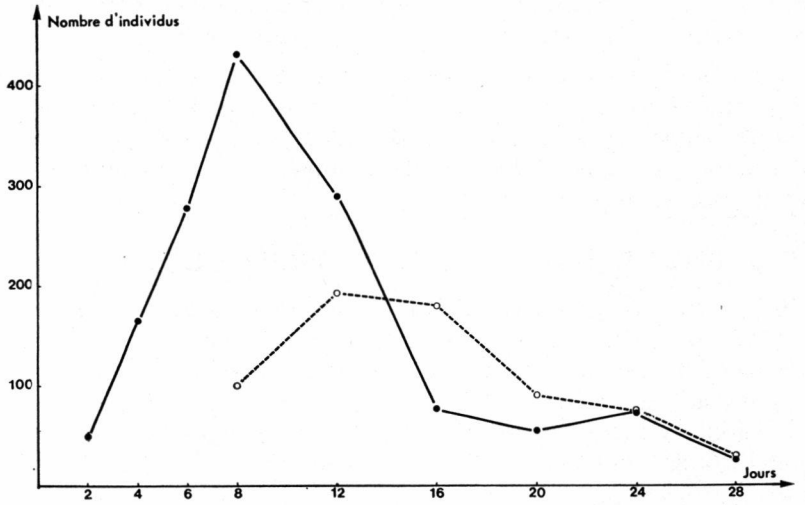


FIG. 9. — Nombre de larves (trait plein) et de nymphes (pointillés) de Simulies par substrat en fonction du nombre de jours d'exposition.

*Espèces du 2e groupe*

Les effectifs de *Gammarus fossarum* ne cessent de croître (*fig.* 10) tout au long de l'expérience. Les différences sont significatives entre le 12e jour et les jours suivants (test de Kruskal Wallis, H = 11,16, *) juste significatives entre le 16e jour et les jours suivants (H = 7,20, *) et évidemment non significatives ensuite.

Le coefficient de variation (C.V.) présente des valeurs très faibles à partir du 16e jour (*fig.* 11).

*Espèces du 3e groupe*

Les effectifs des Orthocladiinés croissent de manière significative du 6e jour au 12e jour et fluctuent de manière non significative

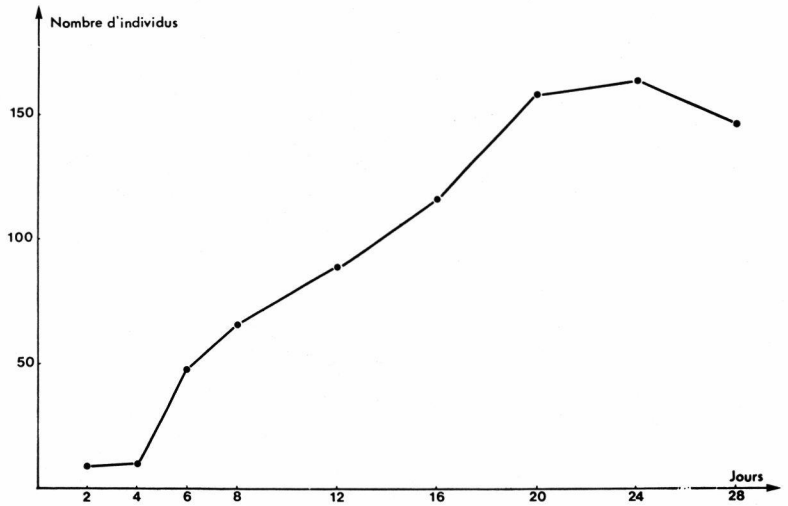


FIG. 10. — Nombre de *G. fossarum* par substrat en fonction du nombre de jours d'exposition.

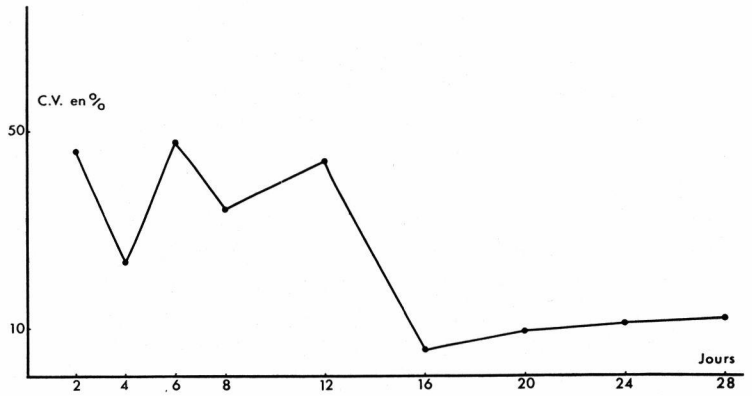


FIG. 11. — Valeurs du coefficient de variation (en pourcentage) calculé sur le nombre de *G. fossarum* présents sur chaque série de 3 substrats.

ensuite (*fig.* 12). La croissance des effectifs des Chironomiens n'est importante qu'entre le 8e et le 12e jour (*fig.* 12). Les fluctuations ne sont pas significatives ensuite.

Les autres espèces dominantes voient leurs effectifs croître pendans une période plus ou moins prolongée. Les variations ensuite ne sont généralement pas significatives.

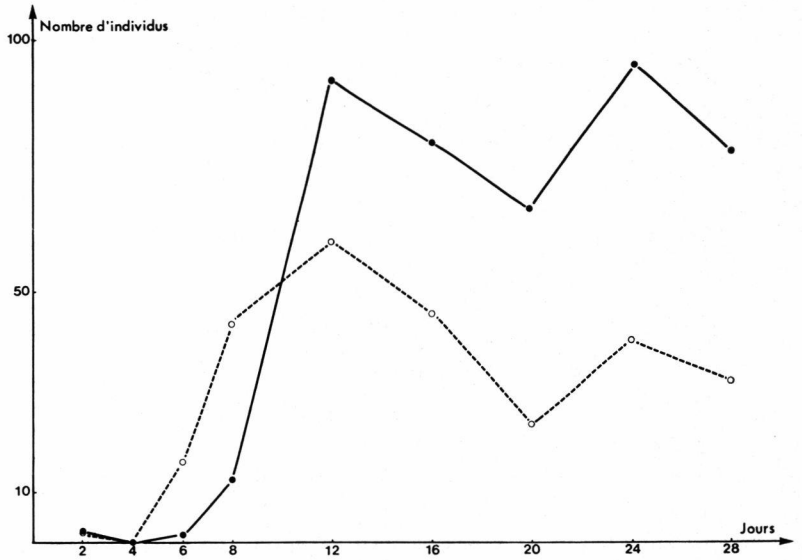


FIG. 12. — Nombre de Chironomiens (trait plein) et d'Orthocladiinés (pointillés) par substrat en fonction du nombre de jours d'exposition.

C'est ainsi que les effectifs d'*Hydropsyche siltalaï* (*fig.* 13) augmentent jusqu'au 12e jour. Les effectifs de *Polycelis felina* et *Rhyacophila dorsalis* présentent une croissance identique jusqu'au 16e jour (*fig.* 13). Chez ces deux espèces on observe également une chute des effectifs le 28e jour.

Les effectifs d'*H. siltalaï* sont constitués pendant toute la durée de l'expérience surtout de larves de stade 5 (75 %), tandis que pour *R. dorsalis* les larves de stade 5 ne représentent que 30 % des effectifs. Ces valeurs sont comparables à celles qui ont été présentées par Elliott (1968) dans une étude sur la dérive. Tous les stades participent à la colonisation.

Chez les 3 espèces le coefficient de variation présente des valeurs irrégulières tout au long de l'expérience (Tableau IV).

TABLEAU IV. — Coefficient de variation en %.

| Jours | 2 | 4 | 6 | 8 | 12 | 16 | 20 | 24 | 28 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *P. felina* | 86,74 | 69,64 | 9,60 | 42,40 | 40,96 | 32,08 | 19,21 | 18,70 | 27,29 |
| *H. siltalaï* | — | 78,62 | 17,76 | 10,86 | 45,64 | 40,09 | 22,10 | 4,93 | 63,77 |
| *R. dorsalis* | — | — | — | 30,45 | 29,74 | 14,29 | 23,86 | 9,45 | 78,44 |

Les Coléoptères Helminthidés (larves et adultes) apparaissent sur les substrats dès le 4e jour (*fig.* 13), leurs effectifs croissent de manière assez irrégulière avec cependant des différences significatives (H = 11,71, *) entre les substrats des 24e et 28e jours et ceux des jours précédents.

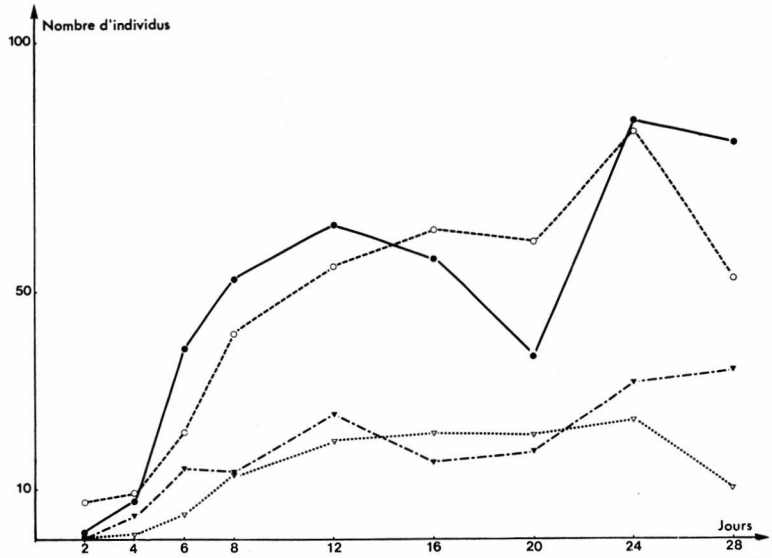


FIG. 13. — Nombre d'*H. siltalaï* (trait plein), de *P. felina* (tirets), de *R. dorsalis* (pointillés) et d'Helminthidés (larves et adultes) (trait - point) en fonction du nombre de jours d'exposition.

## 3.4. — INFLUENCE DES DEBRIS ACCUMULES

Les débris végétaux (brindilles, fragments de mousses ou feuilles, etc...) entraînés par le courant s'accumulent assez rapidement sur les substrats et peuvent ainsi influer sur la colonisation (Egglishaw 1964 ; Ulfstrand, 1968). Les variations pondérales (*fig.* 14) ne sont significatives qu'entre les 8 premiers jours et les jours suivants. Les variations observées du 12e au 28e jour ne sont pas significatives.

Nous avons recherché par calcul du coefficient de corrélation de rang de Spearman (Siegel 1956) s'il existait une corrélation entre le poids sec des débris organiques accumulés sur chaque substrat et les organismes colonisateurs de ce même substrat. Les calculs n'ont porté que sur des espèces ou des groupes pour lesquels la comparaison des courbes effectifs-poids des débris laissait supposer une

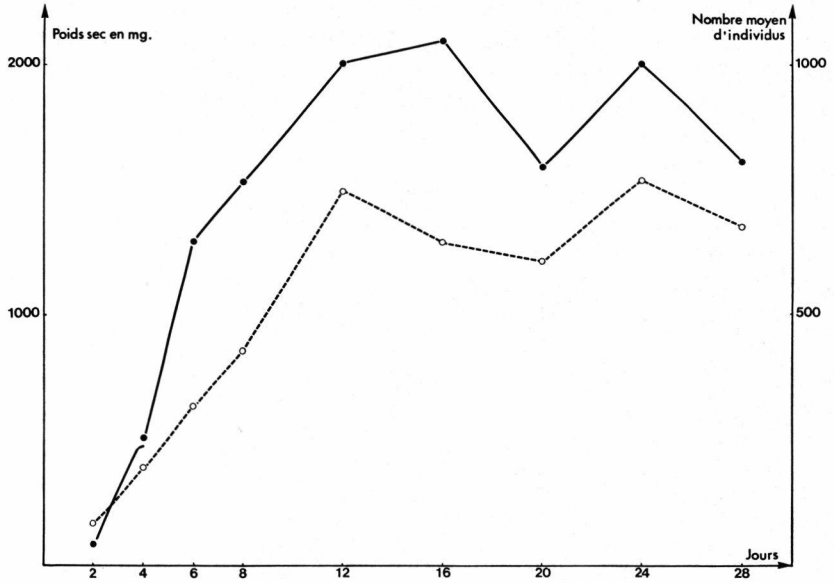


FIG. 14. — Nombre de Macroinvertébrés (moins les Simulies) (pointillés) et poids secs des débris accumulés par substrat (trait plein) en fonction de la durée d'exposition en jours.

certaine corrélation. Toutes les corrélations présentées ici sont significatives (Tableau V).

TABLEAU V. — Valeur du coefficient de corrélation de Spearman *rs* entre le poids des débris organiques et les effectifs des différentes espèces ou groupes.

| | rs | | rs |
|---|---|---|---|
| Macroinvertébrés (Simulies exceptées) | 0,844 | *Elmis* (l et a) | 0,709 |
| *H. siltalaï* | 0,809 | Elminthidés (l et a) | 0,701 |
| Chironomiens | 0,788 | *G. fossarum* | 0,696 |
| *P. felina* | 0,770 | *R. dorsalis* | 0,689 |
| Orthocladiinés | 0,739 | *Dupophilus* (l et a) | 0,607 |

Il apparaît ainsi que les Macroinvertébrés autres que les Simulies sont d'autant plus nombreux que le poids de débris est plus important.

La forte corrélation observée avec *Hydropsyche siltalaï* tient peut-être au fait que ces larves utilisent fréquemment les débris végétaux dans la construction de leur tube-retraite et du cadre de leur

filet ; présentes en grand nombre elles accumuleraient ainsi une grande quantité de débris ce qui expliquerait la forte corrélation observée.

La corrélation élevée observée avec les Chironomiens pourrait s'expliquer par le fait que les débris accumulés tendent à piéger les fines particules entraînées par le courant et qui sont nécessaires à la construction des tubes de ces larves. On notera par ailleurs (voir analyse factorielle) que les Chironomiens sont caractéristiques des substrats des derniers jours.

## 4. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le but de ce travail était d'analyser la dynamique de colonisation des substrats artificiels afin de rechercher sur quels critères et à partir de quel moment il est possible de considérer que ces substrats hébergent une communauté stable.

Le nombre d'espèces et *a fortiori* le nombre de taxa ne paraît pas constituer un bon critère dans la mesure où très rapidement (en 6 jours) la majorité des taxons sont présents alors que manifestement d'autres paramètres indiquent que le peuplement continue d'évoluer. Les mêmes remarques peuvent être faites lorsque nous considérons le taux de colonisation spécifique qui diminue jusqu'au 8e jour.

Le nombre d'individus constitue un critère plus intéressant. En effet les substrats offrent une surface et des espaces définis. Leur colonisation qui se fait surtout par la dérive (Müller 1954 ; Waters 1964 ; Williams et Hynes 1976) mais aussi par des déplacements à contre courant et sur le fond (Williams et Hynes 1976) est la résultante de mouvements d'immigration et d'émigration qui s'équilibrent partiellement après un certain temps. Cet équilibre est atteint ici à partir du 16e jour. C'est un temps relativement long compte tenu de la saison[1] puisque Ulfstrand (1968) considère qu'un équilibre est atteint en 8 jours en période estivale. Cependant le cours d'eau étudié par cet auteur renferme une faune beaucoup moins diversifiée (essentiellement des Éphéméroptères et des Trichoptères) que l'Ardière. Cairns et Dickson (1972) n'observent aucun palier pendant les 6 semaines d'exposition ; mais dans ce cas, le substrat utilisé, comme le soulignent ces auteurs, ne paraît pas constituer un milieu très « attractif » pour les Macroinvertébrés.

La diminution du coefficient de variation portant sur les effectifs totaux pourrait constituer un autre critère de stabilité dans la

1. La mobilité des organismes est plus importante en été qu'en hiver (Waters 1964).

mesure où l'espace offert à la colonisation est relativement défini (cf. également p. 60). En fait, ici, ce coefficient calculé sur l'ensemble des Macroinvertébrés varie irrégulièrement. Il présente des valeurs minimales à partir du 16e jour lorsque seules sont considérées les populations de *G. fossarum*.

L'obtention d'un indice de diversité et d'une équitabilité élevée constitue également un autre critère de stabilité d'autant plus intéressant qu'il intègre l'ensemble du peuplement. Cet indice de diversité et l'équitabilité calculés sur des taxons dominants, regroupant un nombre assez important d'espèces, donc de niches, comme ici les Ephéméroptères, présentent des valeurs élevées à partir du 16e jour.

L'analyse factorielle en intégrant ces différents paramètres (diversité, variabilité intra- et interélevée, etc...) offre une bonne visualisation de l'évolution du peuplement de ces substrats.

Dans le cadre de cette expérience, un temps d'exposition d'au moins deux semaines est nécessaire pour obtenir une diminution de la variabilité de certains paramètres (densité du peuplement, variabilité interéchantillon, diversité spécifique et équitabilité) indiquant l'acquisition d'un certain état d'équilibre.

Cette durée n'a pas de valeur générale ; elle est susceptible de variation sous l'influence combinée de divers facteurs tels que la nature et le type de peuplement du cours d'eau, la saison et le type de substrat artificiel utilisé. Cependant quelles que soient les conditions de milieu et d'expérience, après une phase où les variations sont de grande amplitude, il y a toujours une période où la variabilité est plus faible. Cette diminution de la variabilité indique l'acquisition pendant un certain temps au moins de conditions plus stables. Ces conditions sont susceptibles d'évoluer ultérieurement comme dans le reste de la biocénose, les substrats artificiels n'étant qu'un type de biotope parmi la mosaïque de biotopes d'un cours d'eau.

## Remerciements

Nous sommes heureux de remercier MM. Cartillier et Collet dont l'action auprès des pêcheurs a grandement facilité ce travail. Nous remercions également M. Croze du Département de Biométrie pour son aide dans l'interprétation de l'Analyse factorielle et M. Bournaud pour ses critiques et suggestions.

ANNEXE : Détails des résultats de l'étude de dynamique de colonisation

| Durée en jours | 2 | | | 4 | | | 6 | | | 8 | | | 12 | | | 16 | | | 20 | | | 24 | | | 28 | | | $P_0$ | $P_{28}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Répétition des pièges | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | | |
| PLANAIRES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Polycelis felina* | 2 | 15 | 6 | 3 | 16 | 9 | 24 | 20 | 21 | 30 | 33 | 62 | 81 | 41 | 43 | 63 | 82 | 42 | 47 | 64 | 69 | 77 | 102 | 73 | 66 | 37 | 55 | 10 | 7 |
| ANNELIDES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Oligochètes | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 18 | 13 |
| *Erpobdella octoculata* | . | . | . | . | . | 1 | . | 1 | . | 1 | . | . | . | 1 | . | 2 | 1 | . | . | . | 1 | . | . | . | . | . | . | 1 | 1 |
| *Helobdella stagnalis* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| *Glossiphonia complanata* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| MOLLUSQUES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Anaylastrum fluviatile* | . | . | . | . | . | 2 | 2 | . | 2 | . | . | . | . | . | 4 | 1 | . | . | 6 | 3 | 1 | 2 | 1 | 2 | 4 | . | 6 | 2 | . |
| *Pisidium sp.* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| CRUSTACES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Gammarus fossarum* | 9 | 12 | 5 | 10 | 13 | 16 | 67 | 23 | 56 | 53 | 93 | 54 | 44 | 109 | 114 | 110 | 117 | 122 | 142 | 166 | 168 | 147 | 182 | 164 | 163 | 128 | 151 | 86 | 244 |
| *Gammarus pulex* | . | . | 1 | . | 1 | 2 | . | . | . | . | . | . | 1 | 1 | 3 | 1 | . | . | . | 2 | 1 | . | 2 | . | 1 | . | . | . | . |
| PLECOPTERES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Nemoura sp.* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| *Protonemura sp.* | . | . | . | . | . | . | 1 | 1 | 2 | 1 | . | . | 6 | . | 3 | 1 | . | . | 1 | . | . | 3 | . | 2 | 4 | 1 | 5 | . | . |
| *Perla marginata* | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 3 | . | . | . | 1 | . | . | 2 | 1 | . | . | 1 | 1 | . | 3 |
| EPHEMEROPTERES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Ecdyonurus venosus* | 1 | . | . | 4 | 3 | 6 | 6 | 4 | 4 | 6 | . | 1 | 2 | 3 | 3 | 15 | 6 | 7 | 7 | 11 | 7 | 3 | 8 | 10 | 5 | 2 | 14 | 6 | 14 |
| *Epeorus assimilis* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | . | 1 | 1 | . | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | . | 9 | 2 |
| *Rhithrogena semicolorata* | 4 | 2 | 1 | 4 | 3 | 2 | 12 | 6 | 3 | . | 10 | 13 | 9 | 17 | 11 | 7 | 12 | 8 | 10 | 11 | 9 | 3 | 17 | 5 | 12 | 8 | 9 | 18 | 2 |
| *Ephemerella ignita* | 32 | 28 | 13 | 10 | 26 | 46 | 36 | 43 | 38 | 49 | 67 | 86 | 91 | 76 | 96 | 58 | 52 | 62 | 46 | 37 | 62 | 42 | 30 | 34 | 52 | 42 | 50 | 132 | 1 |
| *Baetis rhodani* | 4 | 32 | 28 | 110 | 67 | 97 | 86 | 98 | 56 | 66 | 75 | 77 | 42 | 63 | 64 | 10 | 11 | 14 | 31 | 21 | 46 | 26 | 23 | 42 | 40 | 23 | 31 | 156 | 4 |
| *Baetis pumilus* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 42 | 10 |
| *Baetis sp.* | . | 12 | 9 | 21 | 10 | 32 | 12 | 27 | 17 | 17 | 22 | 23 | 20 | 14 | 18 | 14 | 7 | 8 | 18 | 17 | 20 | 14 | 7 | 6 | 8 | 12 | 14 | . | 3 |
| *Paraleptophlebia submarginata* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| *Habrophlebia fusca* | . | . | . | 2 | 2 | . | 2 | . | . | 4 | 2 | 1 | . | 1 | . | 16 | 8 | 5 | . | . | 1 | 2 | 7 | 2 | 1 | . | 2 | . | . |
| *Ephemera danica* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 22 |
| COLEOPTERES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1. *Dupophilus sp.* | . | . | . | . | . | 3 | 2 | 3 | 2 | 2 | . | 2 | 5 | 1 | 3 | 2 | 5 | 1 | 3 | 2 | 4 | 3 | 2 | 1 | 10 | 8 | 10 | 38 | 38 |
| 1. *Elmis sp.* | . | . | . | . | . | 1 | 1 | . | 4 | 4 | 5 | 5 | 1 | 4 | 3 | 3 | 6 | 3 | 3 | 9 | 7 | 4 | 11 | 15 | 15 | 6 | 6 | 4 | 5 |
| 1. *Limnius sp.* | . | . | . | 1 | . | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | 3 | . | 2 | 14 | 40 |
| i. *Dupophilus sp.* | . | . | . | . | 4 | . | 6 | 1 | 8 | 3 | 3 | 4 | 8 | 2 | 2 | 1 | 8 | 4 | 1 | 2 | 5 | 3 | 3 | 12 | 12 | 1 | 8 | 1 | 2 |
| i. *Elmis sp.* | . | . | . | . | . | . | 1 | 3 | 2 | 2 | 2 | 1 | 28 | 2 | 3 | 3 | 2 | 4 | 2 | 2 | 4 | 14 | 8 | 6 | 10 | 2 | 6 | 4 | . |
| i. *Limnius sp.* | . | . | . | 2 | 2 | 1 | 5 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 | 2 | 6 | 4 | 2 | 2 | . | 3 | 4 | 1 | 5 | 3 | 5 | 3 | 4 | 2 | 15 | 2 |
| i. *Esolus sp.* | . | . | . | 1 | . | . | . | . | . | 1 | . | . | 1 | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . |
| *Hydraena sp.* | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | . | 1 | 2 | . | 1 | 1 | . | . | . | . | . | 1 | . | 2 | . | . | . | . | . |
| *Helodes sp.* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | . | . | 1 | . | . | 1 | . | . | . | . | . | . |
| TRICHOPTERES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Hydropsyche siltalai* | 1 | 3 | 1 | 2 | 14 | 7 | 46 | 33 | 36 | 54 | 46 | 57 | 96 | 41 | 53 | 36 | 81 | 53 | 46 | 35 | 30 | 83 | 81 | 89 | 78 | 30 | 138 | 18 | 1 |
| *Rhyacophila sp.* | . | . | 1 | . | 4 | . | 7 | 3 | 6 | 9 | 16 | 15 | 22 | 13 | 24 | 22 | 24 | 18 | 23 | 15 | 24 | 27 | 23 | 23 | 3 | 9 | 19 | 3 | 1 |
| *Polycentropus flavomaculatus* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 2 | 1 | 1 | . | 1 | . | . | . | . | . | 1 | . | . | . |
| *Agapetus sp.* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 3 | . |
| *Odontocerum albicorne* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | . | . | . | 1 | . | . | . | 1 | . |
| *Sericostoma sp.* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 4 | 1 | 2 | 1 | . | . | . | . | . | . | . | 2 | 2 |
| *Silo pallipes* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| *Micrasema moestum* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| *Micrasema longulum* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| Chaetopteryni | . | . | . | . | . | . | 1 | . | 1 | . | 1 | . | . | . | . | 1 | . | . | . | 2 | . | . | . | 1 | . | 1 | . | . | . |
| Stenophylacini | . | . | . | . | . | 1 | . | 1 | 1 | . | 1 | . | . | . | 1 | 2 | . | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| DIPTERES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Tanypodinae | . | . | . | . | . | 1 | . | 2 | . | 1 | 2 | 3 | 1 | 1 | 1 | . | . | 1 | . | 4 | 1 | . | 2 | 2 | 3 | . | 1 | 2 | 2 |
| Tanytarsiens | . | . | . | . | 1 | . | . | . | 1 | . | . | 1 | 7 | 4 | 4 | 6 | 2 | 5 | 2 | 4 | 4 | 7 | 12 | 7 | 14 | 7 | 5 | 1 | . |
| Chironomiens | 9 | 4 | 1 | . | 1 | 2 | 2 | 3 | 5 | 24 | 18 | 34 | 210 | 183 | 160 | 164 | 141 | 173 | 142 | 114 | 146 | 185 | 184 | 210 | 216 | 108 | 156 | . | 2 |
| Orthocladiinae | 7 | . | 6 | . | 1 | 3 | 35 | 22 | 39 | 55 | 95 | 112 | 190 | 86 | 83 | 126 | 64 | 83 | 53 | 23 | 67 | 67 | 83 | 93 | 113 | 17 | 64 | 16 | 2 |
| *Simulium sp.* | 110 | 200 | 150 | 500 | 400 | 600 | 1000 | 800 | 700 | 2000 | 700 | 1200 | 1000 | 900 | 700 | 400 | 200 | 100 | 150 | 150 | 200 | 300 | 250 | 200 | 150 | 25 | 50 | 63 | 4 |
| *Liponeura sp.* | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 2 | . |
| *Bezzia sp.* | | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 5 | . |
| *Atherix ibis* | | . | . | . | . | 1 | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| *Atalanta sp.* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| *Tipula sp.* | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| Limnobiidae | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . | 1 | . | . | . | . | . | 1 |
| TOTAL | 169 | 208 | 222 | 670 | 576 | 834 | 1356 | 1098 | 997 | 2384 | 1194 | 1754 | 1963 | 1572 | 1414 | 1077 | 834 | 718 | 746 | 694 | 876 | 1021 | 1032 | 1005 | 975 | 469 | 812 | 662 | 456 |

## TRAVAUX CITES


BEAK (T. W.), GRIFFING (T. C.) et APPLEBY (A. G.). 1973. — Use of artificial substrate samplers to assess water pollution. *Biol. Meth. Ass. Wat. quality,* ASTMSTP, 528 : 227-241.

BENFIELD (E.), HENDRICKS (A.) et CAIRNS (J. Jr.). 1974. — Proficiencies of two artificial substrates in collecting stream macroinvertebrates. *Hydrobiologia,* 45 : 431-440.

CAIRNS (J. Jr.) et DICKSON (K. L.). 1971. — A simple method for the biological assessment of the effect of waste discharges on aquatic bottom-dwelling organisms. *J. Wat. Pollut. Control Fed.,* 755-772.

CANCELA DA FONSECA (J. P.). 1969. — L'outil statistique en biologie du sol. VI. Théorie de l'information et diversité spécifique. *Rev. Ecol. Biol. Sol,* 6 : 533-555.

DAGET (J.). 1975. — *Les modèles mathématiques en écologie.* Masson, Paris, 172 p.

DICKSON (K. L.), CAIRNS (J. Jr.) et ARNOLD (J. C.). 1971. — An evaluation of the use of a basket-type artificial substrate for sampling macroinvertebrate organisms. *Trans. Am. Fish. Soc.,* 100 : 553-559.

DICKSON (L. K.) et CAIRNS (J. Jr.). 1972. — The relationship of freshwater macroinvertebrate communities collected by floating artificial substrates to the Mac Arthur-Wilson equilibruim model. *Am. Midl. Nat.,* 88 : 68-75.

EGGLISHAW (H. J.). 1964. — The distributional relationship between the bottom fauna and plant detritus in streams. *J. Anim. Ecol.,* 33 : 463-476.

ELLIOTT (J. M.). 1968. — The life histories and drifting of Trichoptera in a dartmoor stream. *J. Anim. Ecol.,* 37 : 615-625.

HILSENHOFF (W. L.). 1969. — An artificial substrate device for sampling benthic stream invertebrates. *Limnol. Oceanogr.,* 14 : 465-471.

HUGHES (B. D.). 1975. — A comparison of four samplers for benthic macro-invertebrates inhabiting coarse river deposits. *Wat. Res. News,* 9 : 61-69.

KHALAF (G.). 1973. — Contribution à l'étude écologique d'un cours d'eau : l'Ardière. D.E.A. Lyon, 23 p.

KHALAF (G.). 1975. — Utilisation de substrats artificiels, en eau courante, pour l'étude de la répartition et de la dynamique de colonisation des macroinvertébrés benthiques. Thèse 3e Cycle, Lyon, 91 p.

KING (C. E.). 1964. — Relative abundance of species and Mac Arthur's model. *Ecology,* 45 : 716-727.

LLOYD (M.) et GHELARDI (R. J.). 1964. — A table for calculating the « equitability » component of species diversity. *J. Anim. Ecol.,* 33 : 217-225.

MAC ARTHUR (R. H.). 1957. — On the relative abundance of bird species. *Proc. U.S. Nat. Acad. Sci.,* 45 : 293-295.

MAC ARTHUR (R. H.). 1960. — On the relative abundance of species. *Am. Nat.,* 94 : 25-36.

MASON (W. T.), WEBER (C. I.), LEWIS (Ph. A.) et JULIAN (E. C.). 1973. — Factors affecting the performance of basket and multiplate macroinvertebrate samplers. *Freshwat. Biol.,* 3 : 409-436.

MÜLLER (F.). 1954. — Faunistich ökologische Untersuchungen in nordchwedischen Waldbächen. *Oikos,* 5 : 77-93.

MÜLLER (F.). 1966. — Die Tagesperiodik von Fliesswasserorganismen. *Z. Morph. Ökol. Tiere,* 56 : 93-142.

SIEGEL (S.). 1956. — *Nonparametric statistics for the behavioral sciences.* Mc Graw hill, New York, 312 p.

ULFSTRAND (S.). 1968. — Benthic animal communities in Lapland streams. *Oikos,* suppl. : 10-120.

WATERS (T. F.). 1964. — Recolonization of denuded stream bottom Organisms. *Ecology,* 42 : 532-537.

WILHM (J. L.) et DORRIS (T. C.). 1968. — Biological parameters of water quality. *Bioscience,* 18 : 477-481.

WILLIAMS (D. D.) et HYNES (H. B. N.). 1976. — The recolonization mechanisms of stream benthos. *Oikos,* 27 : 265-272.