

REGIMES ALIMENTAIRES ET PIÈCES BUCCALES DE QUELQUES PERLODIDAE ET PERLIDAE DES PYRENEES [PLECOPTERA]

par C. BERTHELEMY¹ et M. LAHOUD²

La part prise par les aliments végétaux décroît dans la série *Arcynopteryx* - *Isoperla* - *Perlodes* - *Perla* et *Dinocras*. Des différences morphologiques sont liées à cette évolution. Les régimes alimentaires des *Isoperla*, *Perla* et *Dinocras* varient au cours de la vie larvaire. Les relations entre la taille du prédateur et celle des proies sont plus nettes pour les *Baetis* que pour les Chironomides. Pour les Chironomides, elles sont de plus en plus marquées dans la série *Arcynopteryx* - *Isoperla* - Perlidae.

Food and mouthparts of several pyrenean perlodids and perlids (Plecoptera).

The part played by plant food in the diet decreases in the series : *Arcynopteryx* - *Isoperla* - *Perlodes* - *Perla* and *Dinocras*. Morphological differences are linked to this evolution. The food of *Isoperla*, *Perla* and *Dinocras* changes during larval development. The relationship between the size of the predator and that of its prey is more marked when the prey is *Baetis* than when it is chironomids.

Chez les Plécoptères, les espèces apparentées ont souvent des répartitions écologiques bien distinctes alors que les habitats des espèces plus éloignées au point de vue phylogénique se chevauchent largement. Cette relation entre phylogénie et distribution suggère que les niches écologiques ont divergé sous l'action de la compétition interspécifique et que celle-ci réduit peut-être encore aujourd'hui l'habitat de certaines espèces. La nourriture peut faire l'objet de cette compétition et nous avons recherché si des différences opposaient les régimes alimentaires de sept espèces de Perlodidae et Perlidae pyrénéens. Les 1 850 larves étudiées proviennent de cours d'eau des Pyrénées centrales et des Prépyrénées décrits par l'un de nous (Berthélemy 1966).

1. Laboratoire d'Hydrobiologie (ERA 702), Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex, France.

2. C.N.R.S. du Liban.

1. — REGIMES ALIMENTAIRES

1.1. Méthodes et modes d'expression des résultats

Selon l'état de conservation des animaux, l'intestin antérieur est soit arraché avec la tête (Hynes 1941), soit extrait par une fente dorsale du thorax incisé à l'aide de l'extrémité coupante d'une aiguille à injection (voir Brown 1979). Son contenu est étalé dans une goutte de glycérine et examiné à grossissement moyen ($\times 25$ à 50) puis fort ($\times 250$, en contraste interférentiel).

Nous avons calculé pour chaque type de proie

a) *la fréquence relative* : rapport du nombre des intestins contenant la proie au nombre total des intestins contenant de la nourriture ; les intestins vides ne sont pas pris en compte ;

b) *l'abondance relative* : rapport du nombre d'individus de la proie considérée au nombre total des proies capturées par le prédateur.

Les largeurs des capsules céphaliques (c.c.), yeux compris, sont regroupées en classes de 0,5 mm pour les prédateurs et de 0,03 mm pour les Chironomides ingérés. Pour les *Baetis*, nous avons mesuré la largeur de la mandibule droite, moins fragile. La croissance de cette pièce est isométrique par rapport à celle de la largeur de la tête.

Les corrélations entre la taille des prédateurs et celle des proies abondantes (Chironomides et *Baetis*) ont été calculées à partir des mesures précédentes et sont présentées sur les figures 1 à 4. La largeur de la capsule céphalique du prédateur est portée en abscisse. La largeur de la capsule céphalique des Chironomides (*fig. 1* et diagrammes du haut des *fig. 2* à *4*) et celle de la mandibule des *Baetis* (diagrammes du bas des *fig. 2* à *4*) sont portées en ordonnée. Chaque carré correspond à un couple (taille du prédateur, taille de la proie). La surface du carré est proportionnelle au nombre des proies (limites des classes pour les nombres de proies : 1-2, 3-6, 7-12, 13-20, etc., voir *fig. 1* à *4*). Les moyennes des tailles des proies pour chaque classe de taille du prédateur sont jointes par une ligne. Le nombre des contenus intestinaux étudiés pour chaque classe de taille du prédateur (intestins vides non compris) est indiqué par un histogramme. Pour la figure 1, par exemple, nous avons étudié les contenus intestinaux de 55 *Arcynopteryx compacta* dont la capsule céphalique mesure 1 mm de large. Nous y avons trouvé 9 Chironomides de c.c. 0,04 mm, 14 Chironomides de c.c. 0,075 mm, 16 Chironomides de c.c. 0,11 mm, etc. Sur les figures 2 à 4, la superposition des diagrammes relatifs aux Chironomides (en haut) et aux *Baetis* (en bas) permet de comparer les dispersions des mesures.

Certaines proies sont capturées isolément et d'autres en masse. Pour les proies abondantes, la distribution des nombres d'individus

présents dans chaque intestin a été comparée à une distribution selon la loi de Poisson (seuils de référence, $P = 0,05$ et $P = 0,01$). Compte tenu de notre matériel, les valeurs absolues des écarts par rapport à la loi de Poisson n'ont pas de signification simple mais les différences entre les espèces consommées peuvent avoir une portée générale.

Pour les insectes, les noms de taxon utilisés désignent des larves. Le terme de contenu intestinal se réfère à l'intestin antérieur, à l'exclusion des parties moyenne et postérieure.

1.2. *Arcynopteryx compacta* (McLachlan, 1872)

A. compacta vit dans la zone littorale de certains lacs, dans les ruisseaux et torrents de haute altitude et, plus bas, au voisinage immédiat des sources (Bertrand et Aubert 1952, 1955, Berthélemy 1966 et récoltes ultérieures). Ce sténotherme d'eau froide est peu exigeant vis-à-vis du courant et ne présente pas les caractères des Plécoptères adaptés à ce facteur : le corps est cylindrique, les pattes sont allongées et les soies dressées sont abondantes.

Son régime alimentaire a été étudié par Brinck (1949) et Lavandier (1979 a, b). Notre matériel comprend une centaine de larves de la Vallée d'Aure (1 100-2 300 m) et 119 larves de la source de la Plagne (1 000 m, Couserans).

Les individus dont l'intestin antérieur est vide forment moins du tiers du total. Beaucoup sont en cours de mue, entre l'apolyse et l'exuviation. Chez *Dinocras cephalotes*, ce jeûne est compensé par un rythme de capture plus élevé aussitôt après la mue (Malmqvist et Sjöström 1980).

Les intestins antérieurs renferment, pour la plupart, à la fois des matières végétales et des débris animaux. Les végétaux sont seuls présents chez quelques jeunes larves. Ils constituent aussi la quasi-totalité du volume des aliments de certaines larves âgées mais sont alors accompagnés de quelques petits Chironomides. A l'opposé, d'autres individus ne contiennent que des proies animales. La part prise par l'un ou l'autre de ces deux types d'aliments varie selon le lieu ou la date (Lavandier 1979 a, b). Dans un même prélèvement, il n'y a pas de corrélation nette entre la taille des *Arcynopteryx* et les quantités relatives des matières végétales et animales absorbées.

Les *Arcynopteryx* consomment des *Hydrurus*, beaucoup de Diatomées, des filaments mycéliens et des fragments de Mousses, d'Hépatiques, de Fougères et d'Angiospermes. Les Diatomées se rencontrent dans 75 % (La Plagne) et 55 % (Vallée d'Aure) des contenus intestinaux. Elles sont accompagnées de particules minérales et de Thécamoebiens (*Centropyxis*, *Diffflugia*). Le tout a été raclé sur le substrat. Les filaments d'*Hydrurus*, peu morcelés, témoignent d'un second mode

d'absorption. Aucun intestin ne renferme en grand nombre des fragments d'une même plante supérieure. Rien n'indique que les *Arcynopteryx* découpent les feuilles mortes comme le font les Leuctridae et les Nemouridae.

Les proies sont variées : Hydracariens, Harpacticides, Ephéméroptères (*Baetis* et *Rhitrogena*), Plécoptères (*Protonemura*, *Capnioneura*, *Leuctra*, *Arcynopteryx*, *Isoperla*), Trichoptères (*Rhyacophila*, *Agapetus*), Coléoptères (larves de *Limnius*), Simulies et surtout Chironomides. Ces derniers sont présents dans 88 % (La Plagne) et 70 % (Vallée d'Aure) des intestins contenant des débris animaux. Ils constituent 73 % (La Plagne) et 86 % (Vallée d'Aure) des proies. La distribution des Chironomides dans les intestins est contagieuse. Une grande *Arcynopteryx* en avait ingéré plus d'une centaine.

Les Ephéméroptères et Plécoptères sont soit entiers, soit, dans les intestins des petites larves, représentés par des appendices arrachés. *A. compacta* peut s'emparer de proies agiles et des réflexes de capture ont été observés sur le vivant.

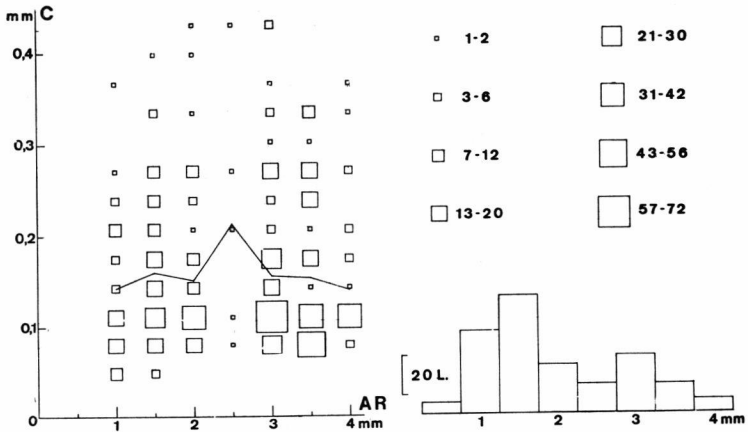


FIG. 1. — A gauche, relation entre la taille d'*Arcynopteryx compacta* (AR) et celle des Chironomides (C) ingérés ; histogramme en bas à droite, nombres des contenus intestinaux étudiés pour chaque classe de taille du prédateur (voir texte 1.1., modes d'expression des résultats).

La largeur de la capsule céphalique des Chironomides présente une distribution bimodale, avec un premier maximum vers 0,1 mm et un second vers 0,25 mm (fig. 1). Ce fait a aussi été observé par Lavandier (op. cit.). Comme le suggère Sheldon (1972) pour *Frisonia picticeps* (Hanson, 1942), *A. compacta* capture sélectivement les plus grandes larves et absorbe les plus petites avec le périphyton. Beaucoup de Chi-

ronomides sont effet trop petits pour avoir été saisis et maintenus par les maxilles et mandibules des grosses *Arcynopteryx*.

Les *Arcynopteryx* de la source de la Plagne avaient consommé des adultes de Trichoptères et de Diptères, des Hétéroptères terrestres et des pontes d'Insectes. En élevage, les larves d'*Arcynopteryx* se déplacent parfois hors de l'eau parmi les mousses humides. Les proies précitées montrent qu'il en est de même dans l'habitat naturel.

La densité des *Arcynopteryx* dans la source est élevée et le cannibalisme est plus fréquent que chez les autres prédateurs étudiés ci-dessous. Par contre, les Ephéméroptères et les *Leuctra*, très abondants dans le cours du Lez qui coule à quelques mètres de la source, sont rarement capturés. Au moins en été, les *Arcynopteryx*, très sténothermes, ne quittent pas la source pour chasser dans le cours d'eau principal où elle se jette.

A. compacta est donc un omnivore capable de racler le substrat, d'avaler des filaments d'*Hydrurus* et de capturer des proies. Son régime alimentaire est proche de ceux de *Perlinoles aureus* (Smith, 1917), *Skawala curvata* (Hanson, 1942) et *Frisonia picticeps*. *Skwala parallela* (Frison, 1936) paraît plus carnivore (Richardson et Gaufin 1971) mais il peut s'agir de différences altitudinales (Knight et Gaufin 1966) ou saisonnières (Fuller et Stewart 1977). *Megarcys signata* (Hagen, 1874) est tantôt carnivore (Knight et Gaufin op. cit.), tantôt herbivore (Moore 1977). D'une façon générale, les Perlodidae primitifs, les « *Arcynopteryx* » sensu Ricker (1952), consomment à la fois des aliments végétaux et des proies animales.

1.3. *Isoperla acicularis* (Despax, 1936)

On trouve dans les Pyrénées une dizaine d'espèces d'*Isoperla*. Certaines d'entre elles ont été distinguées récemment grâce à l'étude des appels sexuels (Berthélemy 1979). Cette révision n'est pas achevée et nous avons étudié les régimes alimentaires de deux espèces bien définies, *I. acicularis* et *I. moselyi*.

L'aire d'*I. acicularis* s'étend à la Péninsule Ibérique, aux Pyrénées et au Massif Central. Elle est remplacée en Italie par *I. carbonaria* Aubert, 1953. Dans les Pyrénées, elle vit dans des cours d'eau situés entre 430 et 2 300 m. Entre 800 et 1 500 m, elle constitue une part importante du peuplement en Plécoptères.

Son cycle est annuel. Les petites larves apparaissent en automne et les derniers stades se rencontrent au printemps. Sa période de vol débute plus tôt que celles des autres *Isoperla* avec lesquelles elle cohabite (*I. moselyi*, *Isoperla sp. d* sensu Berthélemy 1979 et une ou deux espèces du complexe *viridinervis*).

Nous avons étudié plus de 300 larves de l'Orle (700-860 m) et une

quarantaine de larves récoltées vers 1 200 m dans la Vallée d'Aure. Il n'y a pas de différences significatives entre les deux échantillons.

Le pourcentage des intestins pleins est supérieur à 90 % en automne et en hiver et s'abaisse à 75 % au printemps. La proportion des matières végétales par rapport au volume total du contenu intestinal diminue au cours de la croissance. Elle passe de 0,45 (capsules céphaliques

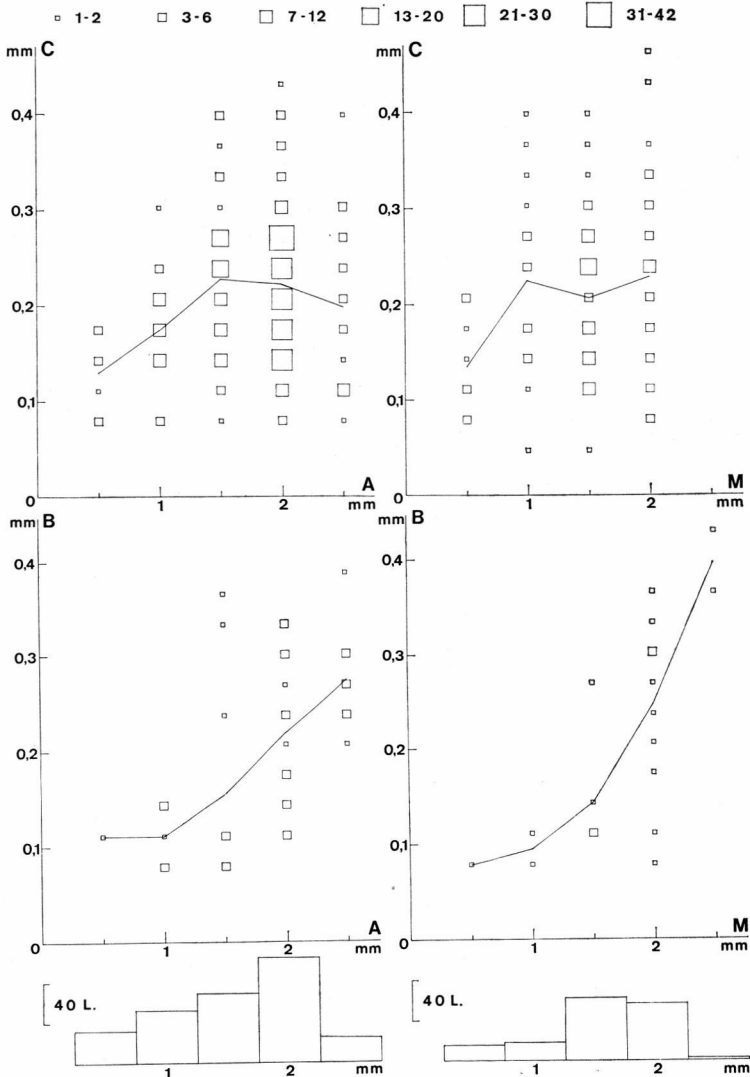


FIG. 2. — Relation entre la taille d'*Isoperla acicularis* (A, à gauche) et d'*I. moseleyi* (M, à droite) et celle des Chironomides (C, en haut) et des *Baetis* (B, en bas) ingérés (voir texte 1.1., modes d'expression des résultats).

larges de 0,5 et 1 mm) à 0,37 (c.c. 1,5 mm) puis 0,3 (c.c. 2 mm) et enfin 0,2 (c.c. 2,5 mm). Cette tendance avait déjà été observée par Jones (1950) pour une espèce du complexe *grammatica*. Les valeurs ci-dessus sont des moyennes. Certains grands individus ont l'intestin antérieur entièrement rempli d'*Hydrurus*. Les autres aliments d'origine végétale sont des Diatomées, surtout chez les jeunes larves (c.c. inférieure à 2 mm), des filaments mycéliens et des débris isolés de Bryophytes et de plantes supérieures.

Les Chironomides constituent 60 % des proies capturées. Ils figurent dans 46 % des contenus intestinaux des larves dont la capsule céphalique mesure 0,5 et 1 mm et dans 70 % des contenus intestinaux des larves plus âgées. La distribution des Chironomides dans les intestins est contagieuse et l'écart par rapport à la loi de Poisson d'autant plus grand que les larves sont plus âgées. Les Chironomides forment des amas sur le substrat et les *Isoperla* âgées qui rencontrent de tels amas peuvent consommer une quinzaine d'individus. La taille maximale des Chironomides capturés augmente avec celle du prédateur (fig. 2, en haut à gauche). Mais les grandes *Isoperla* continuent à absorber beaucoup de petits Chironomides et il n'y a plus de corrélation entre la taille du prédateur et la taille moyenne des proies pour les *Isoperla* âgées (voir aussi Fahy 1972 pour une *Isoperla* du complexe *grammatica*).

Les *Baetis*, *Rhitrogena*, *Leuctra* et Nemouridae constituent respectivement 14 %, 10 %, 7 % et 3 % des proies. Ils sont déjà capturés par les jeunes *Isoperla* (c.c. 0,5 mm) mais leur fréquence augmente nettement avec l'âge du prédateur. Chez les grandes *Isoperla* (c.c. 2 mm et plus), on trouve des *Baetis* dans 45 % des contenus intestinaux, des *Rhitrogena* dans 30 %, des *Leuctra* dans 20 % et des Nemouridae dans 10 %. Chaque intestin ne renferme en général qu'une de ces proies, rarement deux. Comme chez une *Isoperla* du complexe *viridinervis* (Lavandier 1979 a), il y a une corrélation entre la taille du prédateur et celle des *Baetis* capturés (fig. 2, en bas à gauche).

Les proies occasionnelles sont des *Brachyptera seticornis*, Trichoptères, *Dicranota*, Simulies, Blépharicerides, des nymphes de Diptères ainsi que quelques Harpacticides et Oligochètes.

1.4. *Isoperla moselyi* (Despax, 1936)

I. moselyi est un endémique pyrénéen. Sa répartition écologique est proche de celle d'*I. acicularis*. Sa densité maximale se situe à une altitude un peu plus élevée. Ces deux *Isoperla* diffèrent surtout par leurs cycles. La période de vol d'*I. moselyi* est plus tardive. La présence de jeunes larves dès le début de cette période de vol montre que le développement larvaire doit s'étendre sur un peu plus d'une année. L'incubation des œufs de trois autres espèces d'*Isoperla* du même groupe dure

plus de six mois. La durée d'incubation d'*I. moselyi* n'a pas été observée directement mais la date d'apparition des jeunes larves montre qu'il doit en être de même chez cette espèce.

Nous avons étudié 143 larves de la Vallée d'Aure (860-2 000 m) et une trentaine de larves de l'Orle à 860 m.

Le régime alimentaire d'*I. moselyi* est voisin de celui d'*I. acicularis*. Les matières végétales y jouent le même rôle. Les Chironomides constituent 67 % des proies capturées et leurs tailles présentent la même relation avec la taille du prédateur (fig. 2, en haut à droite). Puis viennent les *Baetis* (fig. 2, en bas à droite), les Nemouridae, les *Rhithrogena* et les *Leuctra*.

Les deux *Isoperla* consomment les mêmes organismes. Mais le décalage entre les cycles se traduit par une différence des régimes à un moment donné. Au printemps, les larves âgées d'*I. acicularis* ingèrent les Chironomides et les Ephéméroptères les plus gros. Au même moment, les *I. moselyi*, plus jeunes, absorbent encore beaucoup d'aliments végétaux et des Chironomides et Ephéméroptères de plus petite taille. Au début de l'été, *I. moselyi* exerce une pression maximale sur la densité de ses proies alors qu'*I. acicularis* est à l'état d'adulte ou d'œuf.

Les résultats obtenus pour *I. acicularis* et *I. moselyi* s'appliquent aux *Isoperla* du groupe *grammatica* (Hynes 1941, Jones 1950, Fahy 1972) et du groupe *rivulorum* (Kühtreiber 1934, Dittmar 1955), ainsi qu'à quelques *Isoperla* américaines comme *I. fulva* Claassen, 1937 (Richardson et Gaufin 1971, Fuller et Stewart 1977). Mais les *Isoperla* américaines forment un groupe hétérogène dont les régimes alimentaires sont variés (Shapas et Hilsenhoff 1976) et les pièces buccales beaucoup plus diverses que celles des espèces européennes (Frison 1935).

1.5. *Perlodes microcephalus* (Pictet, 1842)

Pd. microcephalus vit dans des cours d'eau variés, depuis la plaine jusqu'à plus de 2 000 m. Il prédomine à moyenne altitude, entre les zones habitées par *Pd. intricatus* (Pictet, 1841), en amont, et *Pd. dispar* (Rambur, 1842), en aval.

Sa larve peut se développer en moins d'un an (Hynes 1941, Elliott 1967, Schwarz 1970), ce qui est exceptionnel pour un Plécoptère d'aussi grande taille. Le cycle total dure un ou deux ans, selon l'absence ou la présence d'une diapause embryonnaire (Berthélemy 1980). A la fin de l'été, *Pd. microcephalus* se trouve à l'état d'œuf ou de jeune larve, ce qui lui permet de vivre à basse altitude malgré les forts besoins des larves âgées en oxygène dissous (Benedetto 1970).

Nous avons étudié 43 larves de la Vallée d'Aure (460-1 650 m) et 46 larves du Couserans (430-860 m).

Les trois quarts des intestins antérieurs contenaient des aliments. Cette proportion, sans atteindre la valeur de 94 % indiquée par Jones (1950, sub nom. *Pd. mortoni*), est supérieure à celle des Perlidae.

Les matières végétales jouent ici un rôle moins important que chez les *Arcynopteryx* et les *Isoperla*. Chez un individu, toutefois, elles constituent la totalité du contenu intestinal, fait déjà observé par Hynes (1941) chez des exemplaires de Grande Bretagne. Dans plusieurs intestins, les *Hydrurus*, les Ulothricales et surtout les Diatomées sont abondants. Le raclage du substrat doit être un élément constant du comportement alimentaire de *Pd. microcephalus*.

Mais *Pd. microcephalus* est avant tout un prédateur vorace. Une larve au dernier stade, par exemple, avait absorbé 52 Chironomides, deux *Rhitrogena*, un *Agapetus* et une Simulie.

Les Chironomides sont les proies les plus fréquentes (60 à 85 %) et les plus abondantes (60 à 75 %). Puis viennent les *Baetis*, présents dans 30 % des contenus intestinaux et représentant 7 % du total des proies, les *Rhitrogena*, les *Leuctra*, les Simulies, les Trichoptères et les Limoniides. La distribution des Chironomides dans les intestins est fortement contagieuse ; les autres proies ne sont présentes qu'à un ou deux exemplaires dans chaque contenu intestinal.

Comme pour les *Isoperla*, une corrélation entre la taille des *Perlodes* et celle des Chironomides s'observe pour les jeunes larves (fig. 3, en haut à gauche). Compte tenu du faible nombre des mesures, la corrélation est peu nette pour les *Baetis* (id., diagramme du bas).

Le régime des *Pd. microcephalus* pyrénéens est voisin de celui des exemplaires de la même espèce étudiés par Hynes (1941), Jones (1950), Dittmar (1955) et Mackereth (1957). Dans notre matériel, qui comprend beaucoup de jeunes larves (fig. 3, histogramme en bas à gauche), les Chironomides sont plus abondants et les Ephéméroptères plus rares que dans celui des auteurs britanniques.

REMARQUE

Le contenu intestinal d'une dizaine de *Pd. intricatus* capturés entre 1 700 et 2 100 m dans la Vallée d'Aure entre dans le cadre des variations observées chez *Pd. microcephalus*. Il en est de même des *Perlodes* étudiés par Grau (1926), qui note aussi que les Diatomées sont plus abondantes dans les intestins des *Perlodes* que dans ceux des Perlidae.

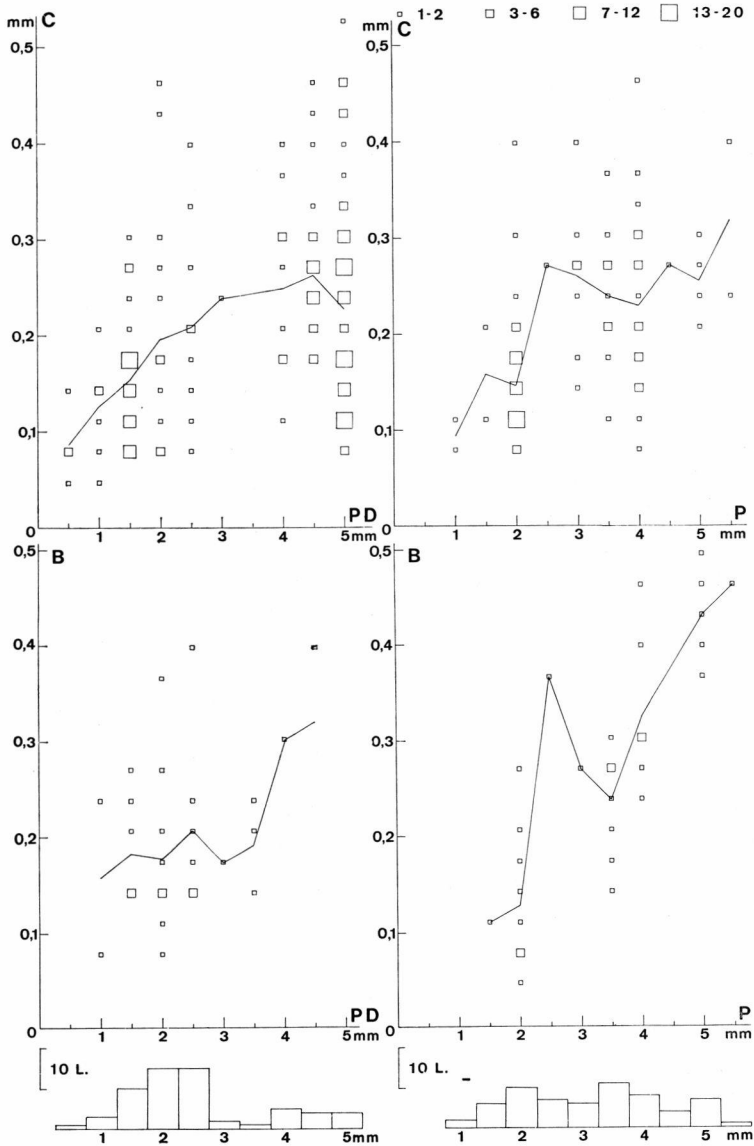


FIG. 3. — Relation entre la taille de *Perlodes microcephalus* (PD, à gauche) et de *Perla marginata* (P, à droite) et celle des Chironomides (C, en haut) et des *Baetis* (B, en bas) ingérés (voir texte 1.1., modes d'expression des résultats).

1.6. *Perla marginata* (Panzer, 1799)

P. marginata vit dans les mêmes limites altitudinales que *Perlodes microcephalus*. En haute montagne, elle est absente des cours d'eau

les plus froids. Dans la partie aval des rivières, elle est progressivement remplacée par *P. burmeisteriana* Claassen, 1936.

Le cycle des *Perla* et *Dinocras* s'étend sur trois ans. Le développement embryonnaire s'effectue sans diapause et dure deux à trois mois. Pendant les trois quarts de l'année environ, des larves appartenant à trois cohortes successives se trouvent ensemble. Les changements de régime alimentaire au cours de la croissance permettent ici une meilleure utilisation des ressources.

Nous avons étudié une dizaine de larves de la Vallée d'Aure (1 000-1 500 m), une quarantaine du Couserans (460-860 m) et une cinquantaine de larves capturées en mars dans le Volp à 460 m.

L'intestin de près de la moitié des individus était vide. Aucune larve n'avait absorbé que des matières végétales. Les quelques fragments d'algues et de mousses présents avaient pu être avalés lors de la capture des proies. D'après Schwermer (1914) et Dittmar (1955), les larvules de *P. marginata* sont herbivores. Il en est de même chez *P. burmeisteriana*, d'après Šámal (1923) et de Perlidae non identifiés spécifiquement d'après Schoenemund (1912). Les plus petites larves de notre matériel (c.c. 1 mm) étaient déjà carnivores.

Chez les jeunes larves (c.c. 1 à 2 mm), les Chironomides sont présents dans 80 % des contenus intestinaux et constituent 60 % du total des proies. Ces deux pourcentages diminuent de moitié chez les *Perla* âgées qui consomment aussi beaucoup de *Baetis* et de *Simulies*. Dans l'échantillon du Volp, les *Brachyptera risi* (Morton, 1896) ingérées sont presque aussi nombreuses que les Chironomides. Ces *Brachyptera* sont des « pharate adults », entre l'apolyse et l'exuviation (Hinton 1946), ce qui les rend très vulnérables. Partout ailleurs, le nombre des *Brachyptera* capturées par les Perlodidae et Perlidae est bien inférieur à celui des Chironomides et des *Baetis*, et cette différence reflète l'abondance relative de ces trois taxons dans le milieu.

La distribution des *Baetis*, des Chironomides et des *Simulies* dans les intestins est contagieuse. L'écart par rapport à la loi de Poisson est minimal pour les *Baetis* et maximal pour les *Simulies*, qui vivent en amas et sont « broutées » par les *Perla*. Les *Simulies* sont surtout consommées par les larves âgées et il n'y a pas de corrélation entre la taille du prédateur et celle des proies. Cette corrélation, par contre, est significative pour les Chironomides et hautement significative pour les *Baetis* (fig. 3, à droite).

1.7. *Perla grandis* Rambur, 1842

P. grandis est abondante dans les cours d'eau froids, juste au-dessous de la zone habitée par *Arcynopteryx compacta*. Elle coexiste plus bas avec *P. marginata* puis disparaît plus tôt que cette dernière vers la

plaine. *P. bipunctata* Pictet, 1833 remplace *P. grandis* dans les grandes rivières.

Nous avons étudié 77 larves du Couserans (700-1 000 m), 200 de l'Espiaube (815-1 480 m) et une quarantaine de larves provenant d'autres cours d'eau de la Vallée d'Aure. Lavandier (1979 a) a examiné le contenu intestinal d'une centaine de larves récoltées dans un torrent de haute altitude.

L'intestin des deux tiers des individus contenait des aliments. Les matières végétales sont présentes chez 10 % d'entre eux, à tous les âges. Ce sont des *Hydrurus*, des Diatomées, des filaments mycéliens et des débris de mousses et de végétaux supérieurs, comme chez les Perlodidae mais en moins grande abondance. Ces matières végétales sont parfois seules présentes chez les jeunes larves (c.c. 1 mm) mais chez les larves âgées il s'agit surtout d'absorption accidentelle, avec des proies. En l'absence de ces dernières, les grands Perlidae ne consomment pas de plantes (Mertens 1923). Les *Perla bipunctata* examinées par Hynes (1941 sub nom. *P. carlukiana*) constituent une exception non confirmée par Jones (1949), pour la même espèce.

Chez les petites *P. grandis* (c.c. inférieure à 3 mm), les Chironomides sont présents dans 50 % des contenus intestinaux et forment un peu plus de 50 % du total des proies ingérées. Chez les *P. grandis* de taille supérieure, leur fréquence n'est plus que de 30 à 45 % et leur abondance de 20 à 30 %. Ils sont alors dépassés par les *Baetis* (fréquence 60 à 80 %, abondance 30 à 50 %) et, pour les *P. grandis* provenant de l'Espiaube, par les Simulies.

Un même intestin peut renfermer une vingtaine de Chironomides ou une dizaine de Simulies ou de *Baetis*. La distribution de ces proies dans les intestins est contagieuse et, comme chez *P. marginata*, l'écart par rapport à la loi de Poisson est maximal pour les Simulies.

La corrélation entre la taille du prédateur et celle de ses proies est plus marquée pour les *Baetis* (fig. 4, en bas à gauche) que pour les Chironomides (id., en haut à gauche).

Des Heptageniidae, Nemouridae et Leuctridae sont régulièrement ingérées tout au long de la croissance larvaire et chacune de ces trois familles représente de 5 à 15 % du total des proies.

Les autres captures sont occasionnelles : Thécamoebiens, Oligochètes, *Brachyptera seticornis*, *Isoperla*, *Chloroperla breviata*, *Siphonoperla torrentium*, *Rhyacophila*, *Philopotamus*, *Elmis*, *Liponeura*, *Dicranota*, *Hexatoma*, nymphes de Trichoptères et de Diptères.

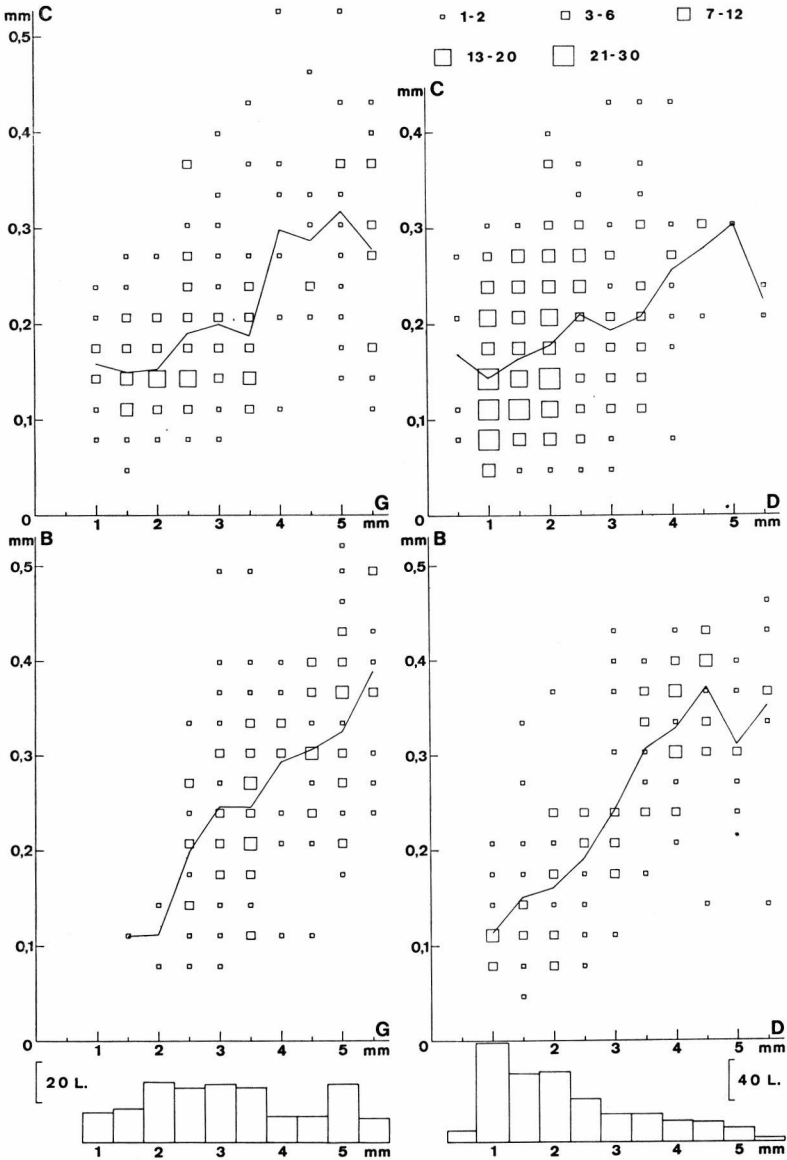


FIG. 4. — Relation entre la taille de *Perla grandis* (G, à gauche) et de *Dinocras cephalotes* (D, à droite) et celle des Chironomides (C, en haut) et des *Baetis* (B, en bas) ingérés (voir texte 1.1., modes d'expression des résultats).

1.8. *Dinocras cephalotes* (Curtis, 1827)

L'habitat de *D. cephalotes* correspond à peu près à la somme de ceux de *Perla marginata* et de *P. grandis*. *D. cephalotes*, toutefois, est

moins fréquente que cette dernière dans les ruisseaux froids et elle est absente des cours d'eau dont le fond n'est pas assez stable pour permettre l'installation des mousses.

Nous avons étudié 200 individus du Couserans (430-1 080 m) et 400 de la Vallée d'Aure (800-2 300 m). Les deux tiers des intestins contenaient de la nourriture.

Les matières végétales sont présentes dans 10 à 15 % des contenus intestinaux et ne forment la totalité de ce contenu que chez 3 % des jeunes larves (c.c. 0,5 et 1 mm). Cette présence des végétaux avait été signalée par Grau (1926), Percival et Whitehead (1929), Hynes (1941), Brinck (1949) et Chisholm (1962) et, pour *Dinocras megacephala* (Klapálek, 1907) par Mouthon et Verneaux (1979). Les végétaux ingérés sont les mêmes que chez *P. grandis*, avec une plus grande abondance d'Ulothricales et de débris de Bryophytes liée au caractère plus muscicole des *Dinocras*.

Les débris animaux prédominent toutefois dans les contenus intestinaux dès les stades jeunes. En élevage, les larvules de stade II s'attaquent les unes les autres et les antennes de beaucoup d'individus sont sectionnées. Nous n'avons pas observé de telles traces de cannibalisme chez des *P. marginata* du même stade placées dans les mêmes conditions.

Les Chironomides sont présents dans 70 % des contenus intestinaux des jeunes larves (c.c. 0,5 et 1 mm) et ils forment alors 70 % des proies ingérées. Ces deux pourcentages s'abaissent régulièrement au cours de la croissance jusqu'à 30 % (fréquence) et 17 % (abondance) chez les larves dont la capsule céphalique dépasse 4 mm de large. La fréquence et l'abondance des *Baetis* varient en sens inverse. La première passe de 28 à 64 % et la seconde de 22 à 40 % pour les catégories de tailles précitées. Comme l'avaient noté Schoenemund (1912, 1924 et 1925) et Grau (1926), les Perlidae âgés consomment surtout des Ephéméroptères.

Les Simulies et les *Leuctra* sont moins fréquemment capturées par les *Dinocras* que par les *Perla*. Il en est de même des Heptageniidae (surtout *Rhitrogena*), rares dans les contenus intestinaux des jeunes *Dinocras*. A l'opposé, les *Dinocras* consomment plus d'Hydracariens, de Rotifères et de larves d'*Elmis* et, pour les larves âgées, de Trichoptères. Ces différences entre les régimes des *Perla* et des *Dinocras* sont liées, là encore, au fait que les secondes vivent plus volontiers dans les mousses.

Comme chez les *Perla* et chez *D. megacephala*, la corrélation entre la taille du prédateur et celle des proies est plus marquée pour les *Baetis* que pour les Chironomides (fig. 4, à droite). Enfin, la distribution de ces proies dans les intestins est contagieuse, avec un plus fort

écart par rapport à la loi de Poisson pour les Chironomides que pour les *Baetis*.

1.9. Discussion

La part prise par les matières végétales dans les régimes alimentaires décroît dans la série *Arcynopteryx* - *Isoperla* - *Perlodes* - *Perla* et *Dinocras*. Elle diminue au cours de la vie larvaire des *Isoperla* et, d'après les données bibliographiques, au cours de la première année du cycle des *Perla* et des *Dinocras*.

Les jeunes larves capturent surtout de petits Chironomides. Au cours de la croissance des prédateurs, la taille maximale des Chironomides ingérés augmente chez toutes les espèces. Leur taille moyenne, par contre, ne varie pas chez les *Arcynopteryx*, elle augmente puis atteint un palier chez les *Isoperla* et enfin croît pendant toute la vie larvaire des *Perla* et *Dinocras*. Chez ces derniers, les individus âgés délaissent les petits Chironomides au profit de proies plus grosses (*Simulies*, *Baetis*, *Rhitrogena*, Trichoptères, etc.). Malgré des fluctuations saisonnières, le pourcentage des Chironomides diminue aussi au cours de la croissance de deux Perlidae américains, *Claasenia sabulosa* (Banks, 1900) et *Hesperoperla pacifica* (Banks, 1900), d'après les graphiques de Fuller et Stewart (1977). *Calineuria californica* (Banks, 1905), de même, sélectionne les proies les plus grosses (Siegfried et Knight 1976).

Pour les *Baetis*, la corrélation entre la taille des proies et celle des prédateurs est toujours plus nette que pour les Chironomides (fig. 2 à 4, voir aussi Mouthon et Verneaux 1979). Une même opposition s'observe entre les Ephéméroptères et les Diptères capturés par *Calineuria californica* d'après Sheldon (1969), ainsi que pour un Plécoptère néo-zélandais (Winterbourn 1974). Cette relation est accentuée sur les diagrammes basés sur les mesures des pièces buccales ou des griffes car les jeunes prédateurs n'ingèrent pas toujours le thorax et la tête de leurs proies (Malmqvist et Sjöström 1980). Mais les gros abdomens de *Baetis* trouvés seuls dans les contenus intestinaux ne sont pas assez nombreux pour infirmer nos résultats. Les jeunes *Baetis* échappent aux grosses larves carnivores, ce que ne peuvent faire des Chironomides pris au sein du périphyton.

Rien n'indique que les Plécoptères carnivores se spécialisent dans la capture d'une proie privilégiée (Schoenemund 1924, 1925, Hynes 1941, Sheldon 1972) mais la diversité de leurs cycles et de leur localisation dans les cours d'eau entraîne des différences dans leurs régimes alimentaires. Presque tous les animaux benthiques sont consommés. Les Planaires sont les seules formes abondantes dans les cours d'eau que nous n'avons pas pu identifier avec certitude dans les contenus intestinaux mais elles peuvent aussi servir de proies aux Plécoptères (Min-

shall et Minshall 1966). Les formes les plus sous-représentées sont les Coléoptères (Elmidae et Hydraenidae) et les Trichoptères à fourreau. Dans les eaux courantes, leur cuirasse et leur ferme accrochage au substrat constituent un mode de défense plus efficace que l'agilité des *Baetis*. Ce phénomène, très général, a aussi été observé en Nouvelle-Zélande (Devonport et Winterbourn 1976).

REMARQUE

Nous avons trouvé des Grégarines dans les intestins de toutes les espèces à l'exception de *Perla marginata* qui, d'après Schwermer (1914), peut aussi en héberger. Outre Schwermer, de nombreux auteurs ont signalé la présence de Grégarines chez les Perlodidae et Perlidae (Schoenemund 1924, Grau 1926, Kühntreiber 1934, Baudouin et Mouthon 1976 qui citent en outre Desportes 1963 et Geus 1969).

2. — COMPARAISON DES PIÈCES BUCCALES

Les pièces buccales des Perlodidae et Perlidae européens ont été figurées avec plus ou moins de précision par plusieurs auteurs (Neeracher 1910, Kühntreiber 1934, Hynes 1941, Brinck 1949, 1952, etc.). Brinck (1949) a comparé l'appareil buccal d'un Plécoptère carnivore à celui d'un herbivore et Chisholm (1962) a précisé le fonctionnement de cet appareil chez *Dinocras cephalotes*. Pour notre part, nous avons recherché si les espèces étudiées ici présentaient des différences liées aux régimes alimentaires.

2.1. Labre et hypopharynx

Le bord antérieur du labre présente une saillie médiane peu sclérifiée (pre-labrum de Chisholm 1962) qui est couverte de microtriches et, chez les *Arcynopteryx*, de formations cuticulaires en forme de peignes à dents allongées. La taille de cette saillie est maximale chez les *Arcynopteryx* et minimale chez les Perlidae (fig. 5).

Chez toutes les espèces, la face interne du labre est garnie de soies latérales. Chez les *Arcynopteryx*, l'aire médiane comprise entre ces soies est tout entière couverte de microtriches, à l'exception de deux paires de petits cercles où sont insérées quelques sensilles. L'ensemble se poursuit au plafond de la cavité buccale.

Chez les *Isoperla* et les *Perlodes*, les microtriches ne forment plus que deux plages latérales parfois soudées en avant. Chez les *Perla* et *Dinocras*, les premières microtriches n'apparaissent qu'au-delà du labre. L'aire médiane est alors partiellement envahie par les soies latérales dont les pointes, orientées vers l'arrière, empêchent les particules

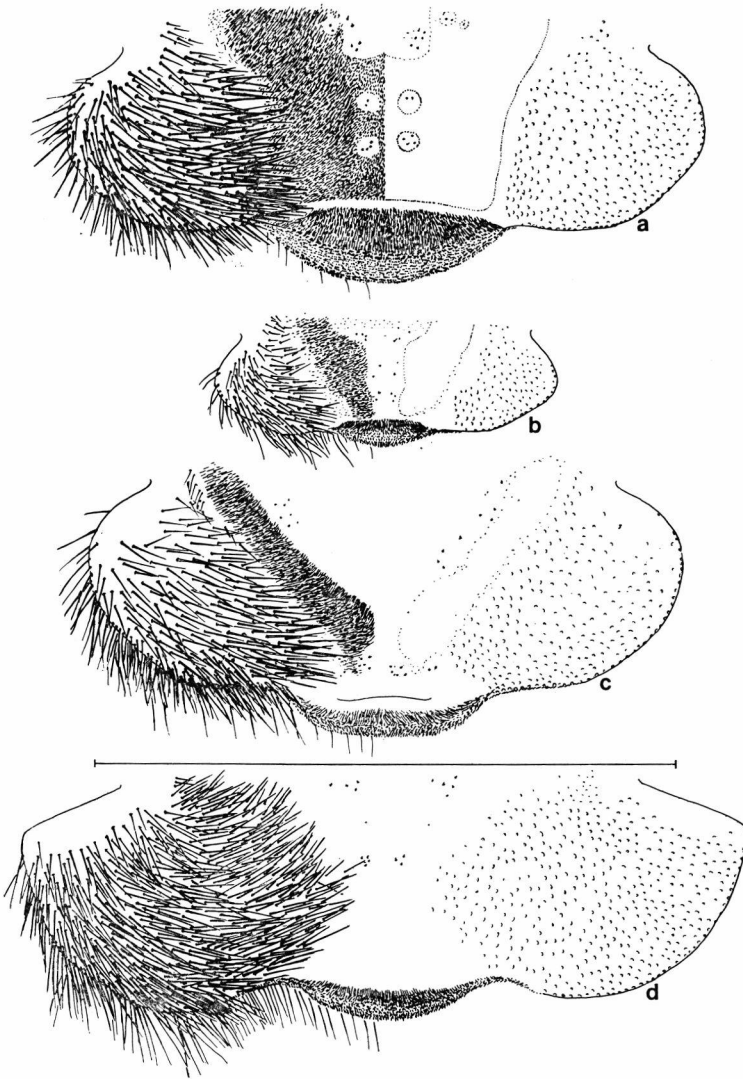


FIG. 5. — Face interne du labre de larves au dernier stade (exemplaires pyrénéens). — a: *Arcynopteryx compacta* (♂). — b: *Isoperla acicularis* (♀). — c: *Perlodes microcephalus* (♂). — d: *Perla grandis* (♂). A droite en pointillé, limite des aires d'insertion des microtriches. Le trait horizontal correspond à 2 mm.

alimentaires d'être rejetées à l'extérieur par les mouvements des pièces buccales.

Le lobe médian de l'hypopharynx est couvert de microtriches. Comme la saillie antérieure du labre, ce lobe est très développé chez

les *Arcynopteryx* et réduit chez les Perlidae (fig. 6). Chez ces derniers, il est étroit et dépassé vers l'avant par les paraglosses, ce qui peut faciliter le maintien des proies.

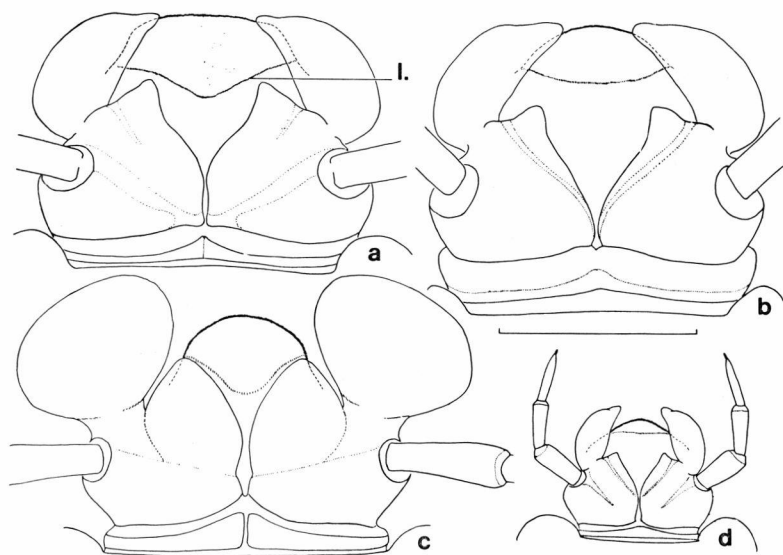


FIG. 6. — Face externe de l'extrémité du labium et de l'hypopharynx de larves au dernier stade (exemplaires pyrénéens). — a : *Arcynopteryx compacta* (♂). — b : *Perlodes microcephalus* (♂). — c : *Perla grandis* (♂). — d : *Isoperla acicularis* (♀). — l. : limite proximale de la surface externe de l'hypopharynx couverte de microtriches. Le trait horizontal correspond à 1 mm.

Les surfaces couvertes de microtriches régressent donc dans la série *Arcynopteryx* - *Isoperla* et *Perlodes* - Perlidae. Cette régression est en relation avec la part de plus en plus réduite prise par les aliments raclés sur le substrat.

2.2. Mandibules

Les dents de chaque mandibule forment un groupe apical et un groupe subapical (fig. 7). Chez les *Isoperla*, chaque groupe comporte trois dents, une ventrale, une moyenne et une dorsale. Sur la mandibule droite d'*Arcynopteryx compacta*, la dent dorsale du groupe apical ne constitue qu'une saillie de la dent moyenne. Il en est de même chez *Isogenoides zionensis* Hanson, 1949 (Baumann 1973). Chez les *Perlodes* et les Perlidae, cette dent est absente et le groupe apical de la mandibule droite ne comprend que deux dents, et non trois comme l'indique Chisholm (1962).



FIG. 7. — Mandibules de larves au dernier stade (exemplaires pyrénéens). — a, b, c, d: *Arcynopteryx compacta* (♂). — e, f, g: *Isoperla acicularis* (♀). — h, i, j: *Perlodes microcephalus* (♂). — k, l, m, n: *Perla grandis* (♂). — a, e, h, k: face ventrale de la mandibule droite. — b, f, i, l: face dorsale de la mandibule gauche. — c, g, j, m: face médiale de la mandibule gauche (en tirets, limite de l'aire d'insertion des soies médiales). — d, n: dents de la mandibule gauche vues par la pointe. Le trait vertical correspond à 2 mm.

Chez les *Arcynopteryx* et les *Isoperla*, les pointes des dents sont disposées dans plusieurs plans et doivent s'enfoncer dans les proies lorsque l'animal rapproche l'une de l'autre les extrémités de ses deux mandibules. Chez les *Perlodes* et surtout les Perlidae, les dents sont presque alignées les unes derrière les autres en une crête aiguë et le même mouvement entraîne un cisaillement des aliments (Brinck 1949, Chisholm 1962). Cette évolution rappelle celle des molaires des Mammifères Carnivores.

REMARQUES

Du côté ventral, on trouve à la base des dents subapicales un faisceau de microtriches ou un amas de tubercules (*fig. 7* et *fig. 14* in Baumann 1973). D'après leur position par rapport aux dents et aux soies, ces formations sont des vestiges de la région molaire des Plécoptères herbivores. C'est à leur niveau que les mandibules des *Perlodes* se sont allongées par rapport à celles des autres genres.

D'autre part, Neeracher (1910) et Hynes (1941) figurent deux rangées de soies sur la face ventrale de la mandibule de *Dinocras cephalotes*, en plus de la rangée médiale. En réalité, les *Dinocras* ne diffèrent pas des *Perla* à cet égard (Brinck 1952). Chaque mandibule porte

- une rangée de longues soies insérées près du bord médial, légèrement du côté ventral,
- une rangée ventrale allant de la base des dents apicales à l'angle interne de la mandibule,
- une rangée dorsale à peu près parallèle aux deux précédentes mais située au niveau des dents subapicales.

2.3. Maxilles (fig. 8)

Les proies sont saisies grâce aux maxilles (Schoenemund 1924, Chisholm 1962 et observations personnelles) et non par les mandibules comme l'indiquent Claire et Phillips (1968).

Les lacinias des *Arcynopteryx* et des *Isoperla* ont des proportions voisines. Chez les *Perlodes*, la butée anguleuse interne située à la base des dents a disparu et toute la lacinia peut s'enfoncer dans les proies. Chez les Perlidae, les dents sont très incurvées vers l'intérieur et leur longueur représente à peu près la moitié du bord externe, au lieu du tiers chez les *Isoperla*. Pour les maxilles, l'adaptation à un régime plus strictement carnivore s'est donc effectuée de façon différente dans la lignée des *Perlodes* et dans celle des Perlidae.

REMARQUE

La dent subapicale est articulée non seulement chez les Perlidae (Hynes 1941) mais aussi chez *Arcynopteryx compacta*.

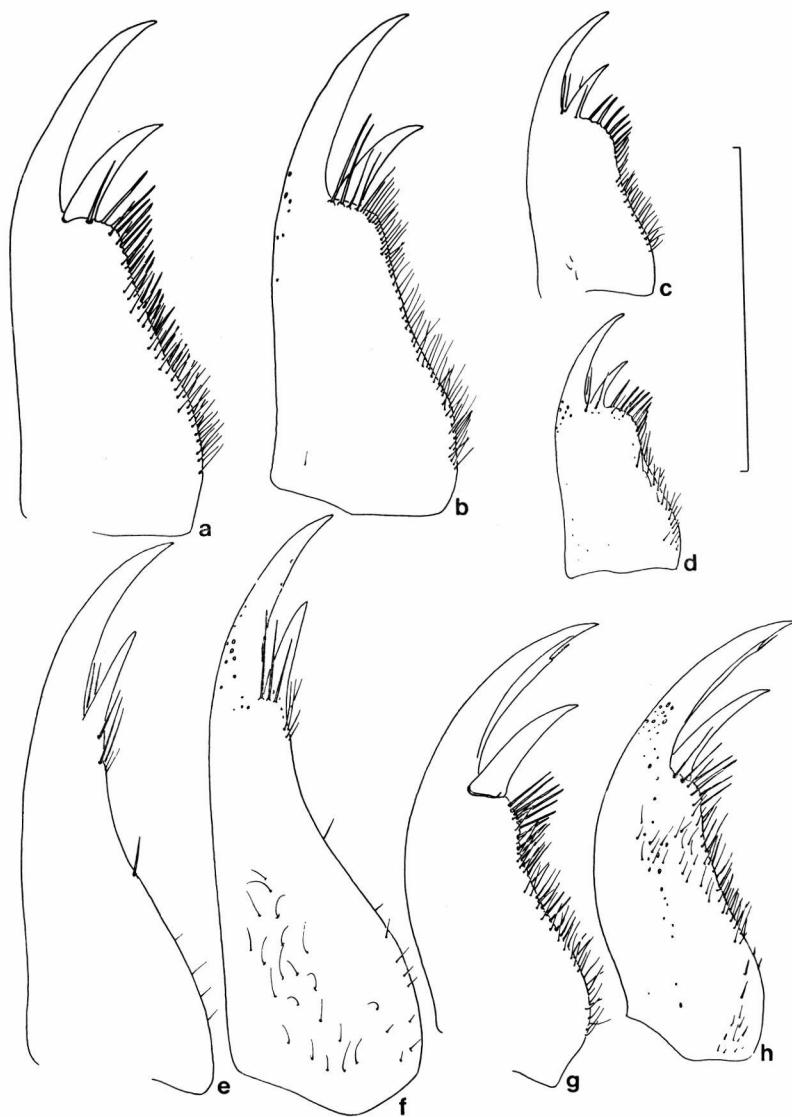


FIG. 8. — Lacinias de larves au dernier stade (exemplaires pyrénéens). — a, b : *Arcynopteryx compacta* (♂). — c, d : *Isoperla acicularis* (♀). — e, f : *Perlodes microcephalus* (♂). — g, h : *Perla grandis* (♂). — a, c, e, g : face ventrale de la lacinia droite. — b, d, f, h : face dorsale de la lacinia gauche. Sauf sur les figures e et f, les soies insérées sur la face non figurée ne sont pas représentées, même si leur extrémité dépasse le contour. Le trait vertical correspond à 1 mm.

2.4. Conclusion

Les larves et adultes des Plécoptères sont primitivement phytophages. La structure des pièces buccales et le comportement sont peu modifiés par la mue imaginale. L'adulte prélève des Protococcales ou des débris d'écorce ou de lichens en milieu terrestre comme la larve ingérait le périphyton ou des fragments de feuilles mortes en milieu aquatique.

La nutrition d'un prédateur ne pourrait être la même dans ces deux milieux et bien peu de proies seraient à la portée d'un Plécoptère adulte carnivore. Le besoin de s'alimenter dans l'eau et dans l'air limite ainsi les possibilités évolutives. D'après le schéma phylogénique de Zwick (1973), cette contrainte a disparu chez les Arctoperiaria avant que les larves ne s'adaptent à la prédation.

Les Pteronarcyidae et les Peltoperlidae n'ont franchi qu'une première étape. L'adulte n'absorbe plus d'aliments solides et ses pièces buccales sont peu sclérifiées. Chez la larve, ces pièces ont conservé une structure primitive et le régime est resté surtout phytophage (Mutowski et Smith 1929, Frison 1935, Elwood et Cushman 1975, Shapas et Hilsenhoff 1976, Fuller et Stewart 1977, etc.), malgré des captures occasionnelles de proies par *Pteronarcella badia* (Hagen, 1874) d'après Richardson et Gaufrin (1971) et Peckarsky (1980).

Les larves des Perloidea primitifs, comme les *Arcynopteryx*, ont fait un pas de plus et se sont adaptées à un régime plus carnivore. La tête est devenue prognathe, les dents des mandibules et surtout des maxilles se sont allongées. Les microtriches, encore nombreux, facilitent l'absorption du périphyton mais aux petits animaux ingérés avec celui-ci se joignent des proies plus grandes capturées activement. Cette tendance évolutive s'est accentuée chez les *Perlodes* qui satisfont la plus grande partie de leurs besoins nutritifs grâce à la prédation. Dans une autre lignée, les *Perla* et *Dinocras* sont, sauf aux tout premiers stades, des carnivores stricts avec des maxilles en croc et des mandibules coupantes.

TRAVAUX CITES

- BAUDOIN (J.) et MOUTHON (J.). 1976. — Nouvel exemple de corrélation entre la présence d'une Grégarine du genre *Ancyrophora* Léger, 1892 et le régime alimentaire de l'hôte. *C. r. Acad. Sci. D*, 282 (13) : 1285-1287.
- BAUMANN (R.W.) 1973. — Studies on Utah Stoneflies (Plecoptera). *Gt Basin Nat.*, 33 : 91-108.
- BENEDETTO (L.). 1970. — Observations on the oxygen needs of some species of European Plecoptera. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 55 : 505-510.
- BERTHÉLEMY (C.). 1966. — Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (*Hydraena* et Elminthidae) des Pyrénées. *Annls Limnol.*, 2 : 227-458.

- BERTHÉLEMY (C.). 1979. — Mating calls and taxonomy in Pyrenean *Isoperla*. *Gewäss. Abwäss.*, 64 : 71-72.
- BERTHÉLEMY (C.). 1980. — Accouplement, période d'incubation et premiers stades larvaires de *Brachyptera braueri* et de *Perlodes microcephalus* (Plecoptera). *Annl. Limnol.*, 15 (1979) : 317-335.
- BERTRAND (H.) et AUBERT (J.). 1952. — Récoltes de Plécoptères dans les Pyrénées. *Annl. Soc. ent. Fr.*, 121 : 93-106.
- BERTRAND (H.) et AUBERT (J.). 1955. — Récoltes de Plécoptères dans les Pyrénées (Note complémentaire). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 60 : 146-149.
- BRINCK (P.). 1949. — Studies on Swedish Stoneflies (Plecoptera). *Opusc. ent., Suppl.* 11 : 1-250.
- BRINCK (P.). 1952. — Bäcksländor. Plecoptera. *Svensk Insektfauna*, 15 : 128 p. Stockholm.
- BROWN (H.P.). 1979. — Techniques. *Coleopt. Bull.*, 33 : 104.
- CHISHOLM (P.J.). 1962. — The anatomy in relation to feeding habits of *Perla cephalotes* Curtis (Plecoptera Perlidae) and other Plecoptera. *Trans. Soc. Br. Ent.*, 15 : 55-101.
- CLAIRE (E.W.) et PHILLIPS (R.W.). 1968. — The Stonefly *Acroneuria pacifica* as a potential predator on salmonid embryos. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 97 : 50-52.
- DEVONPORT (B.F.) et WINTERBOURN (M.J.). 1976. — The feeding relationships of two invertebrate predators in a New Zealand river. *Freshwater Biol.*, 6 : 167-176.
- DITTMAR (H.). 1955. — Ein Sauerlandbach. Untersuchungen an einem Wiesen-Mittelgebirgsbach. *Arch. Hydrobiol.*, 50 : 305-552 + 3 pl.
- ELLIOTT (J.M.). 1967. — The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. *J. Anim. Ecol.*, 36 : 343-362.
- ELWOOD (J.W.) et CUSHMAN (R.M.). 1975. — The life history and ecology of *Peltoperla maria* (Plecoptera : Peltoperlidae) in a small spring-fed stream. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 19 : 3050-3056.
- FAHY (E.). 1972. — The feeding behaviour of some common lotic species in two streams of differing detrital content. *J. Zool.*, 167 : 337-350.
- FRISON (Th. H.). 1935. — The Stoneflies, or Plecoptera, of Illinois. *Bull. Ill. St. nat. Hist. Surv.*, 20 : 281-471.
- FULLER (R.L.) et STEWART (R.W.). 1977. — The food habits of Stoneflies (Plecoptera) in the upper Gunnison River, Colorado. *Environm. Entomol.*, 6 : 293-302.
- GRAU (H.). 1926. — Nahrungsuntersuchungen bei Perlidenlarven. *Arch. Hydrobiol.*, 16 : 465-483.
- HINTON (H.E.). 1946. — Concealed phases in the metamorphosis of insects. *Nature*, 157 : 552-553.
- HYNES (H.B.N.). 1941. — The taxonomy and ecology of the nymphs of British Plecoptera with notes on the adults and eggs. *Trans. r. ent. Soc. Lond.*, 91 : 459-557.
- JONES (J.R.E.). 1949. — A further ecological study of calcareous streams in the « Black Mountain » district of South Wales. *J. Anim. Ecol.*, 18 : 142-159.
- JONES (J.R.E.). 1950. — A further ecological study of the River Rheidol : the food of the common insects of the main-stream. *J. Anim. Ecol.*, 19 : 159-174.
- KNIGHT (A.W.) et GAUFIN (A.R.). 1966. — Altitudinal distribution of Stoneflies (Plecoptera) in a Rocky Mountain drainage system. *J. Kans. ent. Soc.*, 39 : 668-675.
- KÜHTREIBER (J.). 1934. — Die Plecopterenfauna Nordtirols. *Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck*, 43/44 : 1-VIII + 1-219 + 6 pl. + 1 c.
- LAVANDIER (P.). 1979 a. — Ecologie d'un torrent pyrénéen de haute montagne : l'Estragne. *Thèse Univ. P. Sabatier, Toulouse*, 534 p.

- LAVANDIER (P.). 1979 b. — Cycle biologique, régime alimentaire, production d'*Arcynopteryx compacta* (Plecoptera, Perlodidae) dans un torrent de haute altitude. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 115 : 140-150.
- MACKERETH (J.C.). 1957. — Notes on the Plecoptera from a stony stream. *J. Anim. Ecol.*, 26 : 343-351.
- MALMQVIST (B.) et SJÖSTRÖM (P.). 1980. — Prey size and feeding patterns in *Dinocras cephalotes* (Plecoptera). *Oikos*, 35 : 311-316.
- MERTENS (H.). 1923. — Biologische und morphologische Untersuchungen an Plecopteren. *Arch. Naturgesch. (A)*, 89 (2) : 1-38.
- MINSHALL (G.W.) et MINSHALL (J.N.). 1966. — Notes on the life history and ecology of *Isoperla clio* (Newman) and *Isogenus decisis* Walker (Plecoptera : Perlodidae). *Am. Midl. Nat.*, 76 : 340-350.
- MOORE (J.W.). 1977. — Some factors effecting algal consumption in subarctic Ephemeroptera, Plecoptera and Simuliidae. *Oecologia*, 27 : 261-273.
- MOUTHON (J.) et VERNEAUX (J.). 1979. — Le régime alimentaire de *Dinocras megacephala* (Klapálek) (Plecoptera, Perlidae). *Anns Limnol.*, 14 (1978) : 203-214.
- MUTKOWSKI (R.A.) et SMITH (G.M.). 1929. — The food of trout stream insects in Yellowstone National Park. *Roosevelt wild Life Ann.*, 2 : 241-263.
- NEERACHER (F.). 1910. — Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel. *Revue suisse Zool.*, 18 : 497-590.
- PECKARSKY (B.L.). 1980. — Predator-prey interactions between Stoneflies and Mayflies : behavioral observations. *Ecology*, 61 : 932-943.
- PERCIVAL (E.) et WHITEHEAD (H.). 1929. — A quantitative study of the fauna of some types of stream-bed. *J. Ecol.*, 17 : 282-314 + 1 tabl.
- RICHARDSON (J.W.) et GAUFIN (A.R.) 1971. — Food habits of some western stonefly nymphs. *Trans. Amer. entomol. Soc.*, 97 : 91-121.
- RICKER (W.E.). 1952. — Systematic studies in Plecoptera. *Indiana Univ. Publs Sci. Ser.*, 18 : 1-200.
- ŠAMAL (J.). 1923. — Etude morphologique et biologique de *Perla abdominalis* Burm. (Plécoptère). *Anns Biol. lacustre*, 12 : 230-273.
- SCHOENEMUND (E.). 1912. — Zur Biologie und Morphologie einiger *Perla*-Arten. *Zool. Jb. Anat. Ont. Tiere*, 34 : 1-56.
- SCHOENEMUND (E.). 1924. — Plecoptera, Steinfliegen. In P. SCHULZE, *Biologie Tiere Deutschlands*, 10 (32) : 1-34.
- SCHOENEMUND (E.). 1925. — Beiträge zur Biologie der Plecopteren-Larven mit besonderer Berücksichtigung der Atmung. *Arch. Hydrobiol.*, 15 : 339-369.
- SCHWARZ (P.). 1970. — Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Setipalpia*-Arten (Plecoptera). *Arch. Hydrobiol.*, 67 : 103-140 et 141-172.
- SCHWERMER (W.). 1914. — Beiträge zur Biologie und Anatomie von *Perla marginata* Scop. *Zool. Jb. Anat. Ont. Tiere*, 37 : 267-312.
- SHAPAS (Th. J.) et HILSENHOFF (W.L.). 1976. — Feeding habits of Wisconsin's predominant lotic Plecoptera, Ephemeroptera and Trichoptera. *Gt Lakes Entomologist*, 9 : 175-188.
- SHELDON (A.L.). 1969. — Size relationships of *Acroneuria californica* and its prey. *Hydrobiologia*, 34 : 85-94.
- SHELDON (A.L.). 1972. — Comparative ecology of *Arcynopteryx* and *Diura* (Plecoptera) in a California stream. *Arch. Hydrobiol.*, 69 : 521-546.
- SIEGFRIED (C.A.) et KNIGHT (A.W.). 1976. — Prey selection by a setipalpia stonefly nymph, *Acroneuria (Calineuria) californica* (Plecoptera : Perlidae) in a Sierra foothill stream. *Ecology*, 57 : 603-608.
- WINTERBOURN (M.J.). 1974. — The life histories, trophic relations and production of *Stenoperla prasina* (Plecoptera) and *Deleatidium* sp. (Ephemeroptera) in a New Zealand river. *Freshwater Biol.*, 4 : 507-524.
- ZWICK (P.). 1973. — Insecta : Plecoptera. Phylogenetisches System und Katalog. *Das Tierreich*, 94 : xxxii + 465 p. W. de Gruyter, Berlin.