Recherches sur l'écologie des Hydracariens (Hydrachnellae, Acari) dans les eaux courantes

E. Angelier¹
M.-L. Angelier¹
J. Lauga²

Mots clés : Limnologie, Eaux courantes, Ecologie, Biogéographie, théorie des îles, *Hydrachnellae*.

Le peuplement en Hydracariens (*Hydrachnellae*, *Acari*) a été étudié dans 108 stations (86 espèces) des Pyrénées centrales. L'analyse canonique et l'analyse factorielle des correspondances permettent de mettre en évidence :

— d'une part, une corrélation entre les facteurs écologiques habituellement reconnus (température, vitesse du courant,...) et un certain nombre de paramètres topographiques, hydrologiques, géologiques,..., qui constituent un *complexe stationnel*, stable dans le temps pour une même station.

— d'autre part, une corrélation entre les complexes stationnels et un certain nombre (8) d'associations d'Hydracariens. Cinq paramètres, — altitude de la source, altitude de la station, pente, surface du bassin-versant et régime des eaux, — suffisent à définir un complexe stationnel et à expliquer, avec la nature du substrat (galets ou mousses), la distribution des espèces. Le régime des eaux, notamment, joue un rôle fondamental dans cette distribution et justifie la distinction des auteurs de langue allemande entre faune de *Mittel* — et *Hochgebirge*.

En fonction du substrat, du taux de reproduction, du cycle biologique, différents *types biologiques* d'Hydracariens sont mis en évidence. Mais, pour expliquer la structure des communautés, et notamment leur diversité, il faut faire appel à des notions comme la stabilité du biotope (durée), sa surface (espace), la distance entre biotopes équivalents, — c'est-à-dire à la *théorie des îles* de MacArthur et Wilson. Le peuplement des biotopes instables, de surface limitée et isolés est à la limite aléatoire.

Research on the ecology of water-mites (*Hydrachnellae*, *Acari*) in flowing water.

Keywords : Limnology, Flowing water, Ecology, Biogeography, Theory of islands, *Hydrachnellae*.

Populations of water-mites (*Hydrachnellae*, *Acari*) have been studied at 108 stations (86 species) in the central Pyrenees.

Canonical analysis and factorial analysis have revealed :

— on the one hand, a correlation between well known ecological factors (temperature, current speed, etc.) and a certain number of topographical, hydrological, geological parameters which form a *locality complex*, that is stable in time at each station ;

— on the other hand, a correlation between the locality complexes and a certain number (8) of water-mite associations. Five parameters (altitude of the source, altitude of the station, slope, catchment area, and water regime) are sufficient to define the locality complex and to explain, together with the type of substratum (gravel or moss), the species distribution. The water regime, notably, plays a fundamental role in this distribution and justifies the distinction of German-speaking authors between the fauna of *Mittel* and *Hochgebirge*.

Different biological types of water-mites are identified as a function of substratum, rate of reproduction and biological cycle. But, to explain the structure of communities and especially their diversity, it is necessary to take account of other factors such as biotope stability (time), its area (space), the distance between equivalent biotopes, — that is to say MacArthur and Wilson's *theory of islands*. Populations of unstable biotopes, of limited areas and isolated are at the uncertain limit.

Sommaire

1. Les stations étudiées et leur faune	p. 26
2. Les paramètres des stations	p. 29
3. Les associations d'Hydracariens et les relations espèces-paramètres des milieux	p. 37
4. La réalité des facteurs écologiques	p. 47
5. Les types biologiques d'Hydracariens	p. 50
6. Structure des communautés d'Hydracariens	p. 54
7. Equilibre dynamique des peuplements d'eaux courantes	p. 58
8. Conclusions	p. 62

1. Laboratoire d'Hydrobiologie, U.A. 695, C.N.R.S., Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex (France)

2. Centre d'Étude des Ressources Renouvelables C.N.R.S., 29, rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse Cédex (France).

Fig. 1. Stations prospectées dans la vallée d'Aure, le haut Adour et les Baronnies. Les rivières des Coteaux de Gascogne prennent leur source sur le plateau de Lannemezan.

Des recherches menées depuis 1975 avaient pour premier objet de compléter nos connaissances sur les Hydracariens des eaux courantes des Pyrénées centrales. Elles avaient également pour but :

- de déterminer les relations entre les paramètres physico-chimiques habituellement mesurés de façon instantanée (température, vitesse du courant, pH,...) et des paramètres topographiques, hydrologiques, géologiques,... Ces derniers constituent un *complexe stationnel*, stable dans le temps, indépendant d'évènements fortuits ou saisonniers.

- de mettre en évidence des groupements et leur corrélation avec les complexes stationnels.

- de comprendre les mécanismes de la colonisation des eaux courantes par les Hydracariens.

Ce travail est fondé sur 108 stations des Pyrénées centrales et Coteaux de Gascogne, et 86 espèces.

1. — Les stations étudiées et leur faune

1.1. Les stations étudiées (fig. 1, tableau I)

Une station correspond à une surface dont les paramètres écologiques sont homogènes. Decamps (1967) et Thomas (1976) ont donné les caractéristiques des eaux courantes de la vallée d'Aure. Nous ne donnerons donc ici que celles de la haute vallée de l'Adour, des Baronnies et des Coteaux de Gascogne. Les dates indiquées pour chaque station (tableau I) correspondent aux prélèvements de fin d'été et début d'automne, seuls utilisés dans les analyses statistiques.

Tableau I. Les stations prospectées.

COURS D'EAU	ALTITUDE	COURANT	SUBSTRAT	DATE
1 Tourbière Despax	2 200 m	rapide	mousses	19.9.76
2 " "	" "	lent	" "	" "
3 " "	" "	très lent	" "	" "
4 Aumar (ruisselet)	2 200 m	vif	mousses	19.9.76
5 NESTE de Saux (r. Hourquet)	1 800 m	rapide	pierres	1.9.76
6 " "	" "	rapide	mousses	" "
7 NESTE de Badet	1 800 m	rapide	mousses	28.8.76
8 Source (affluent Badet)	1 800 m	violent	mousses	28.8.76
9 ruisseau (affluent Badet)	1 800 m	viol. (casc)	mousses	28.8.76
10 " "	" "	rapide	" "	" "
11 " "	" "	lent	cailloux	" "
12 vasque (affluent Badet)	1 800 m	lent	mousses	28.8.76
13 r. d'Arsoue (La Mousquère)	1 220 m	violent	mous. hydr.	29.8.76
14 " "	" "	" "	mousses	" "
15 " "	1 100 m	vif	cailloux	" "
16 " "	" "	vif	mousses	" "
17 " "	" "	lent	mousses	" "
18 NESTE de Saux	1 550 m	vif	cailloux	1.9.76
19 " "	" "	vif	mousses	" "
20 Source à Artigues	1 559 m	vif	mousses	19.9.76
21 " "	" "	vif	" "	" "
22 NESTE de Couplan (Artigues)	1 559 m	vif	cailloux	" "
23 " "	" "	vif	mous. (casc)	" "
24 NESTE de la Gela	1 400 m	vif	cailloux	2.9.76
25 " "	" "	vif	mous. (casc)	" "
26 " "	" "	vif	mousses	" "
27 NESTE de Couplan	1 380 m	rapide	pierres	6.10.76
28 " "	" "	rapide	mousses	" "
29 Source de Couplan (affluent)	1 380 m	lent	cailloux	23.12.77
30 " "	" "	lent	mousses	" "
31 NESTE de Couplan	1 380 m	rapide	mousses	23.12.77
32 NESTE du Louron	1 230 m	rapide	pierres	16.10.76
33 " "	" "	" "	mousses	" "
34 NESTE de Rioumajou	1 130 m	violent	pierres	6.10.76
35 " "	" "	" "	mousses	" "
36 " "	" "	rapide	mous. hydr.	" "
37 NESTE de Badet	1 400 m	vif	pierres	2.9.76
38 r. d'Ardengost	1 075 m	rapide	pierres	30.8.76
39 " "	" "	" "	mousses	" "
40 r. de Garrade	875 m	rapide	mousses	30.8.76
41 Le Lastie	1 066 m	rapide	pierres	6.9.75
42 " "	" "	" "	mousses	" "
43 NESTE de Moudang	1 053 m	rapide	cailloux	30.8.76
44 NESTE d'Aure à Eget	1 020 m	vif	pierres	2.9.76
45 " "	" "	vif	mousses	" "
46 NESTE de Louron	960 m	vif	pierres	16.9.76
47 NESTE de Lavedan	860 m	rapide	pierres	4.9.76
48 " "	" "	" "	mousses	" "
49 r. d'Espiaube	825 m	vif	pierres	5.9.75
50 " "	" "	vif	mousses	5.9.75
51 NESTE d'Aure (à Vielle)	790 m	rapide	pierres	19.9.76
52 " "	" "	" "	mousses	" "
53 La Mousquère, aval Bourisp	790 m	vif	pierres	25.7.76
54 " "	" "	vif	pierres	26.8.76

Tableau I. (suite)

COURS D'EAU	ALTITUDE	COURANT	SUBSTRAT	DATE
55 r. d'Aspin	775 m	vif	pierres	26.8.76
56 "	"	vif	mousses	"
57 Le Lastie	757 m	rapide	pierres	6.9.75
58 "	"	"	mousses	"
59 NESTE d'Aure à Grézian	746 m	vif	pierres	24.8.75
60 NESTE de Louron	895 m	vif	pierres	21.9.75
61 "	"	vif	mousses	"
62 r. de Beyrède	666 m	vif	pierres	4.9.75
63 "	"	vif	mousses	"
64 r. d'Ardengost	665 m	vif	pierres	4.9.75
65 "	"	vif	mousses	"
66 L'Arriou (à Camous)	670 m	vif	pierres	3.8.76
67 "	"	vif	mousses	"
68 r. de Beyrède	1 180 m	vif	pierres	28.8.76
69 "	"	vif	mousses	"
70 NESTE d'Aure à Lortet	535 m	vif	pierres	27.8.76
71 "	535 m	vif	mousses	"
72 "	"	vif	mous. (bord)	"
73 NESTE d'Aure à Bizous	490 m	lent	pierres	11.8.76
74 NESTE du Nistos	866 m	vif	pierres	25.8.76
75 "	"	vif	mousses	"
76 "	526 m	vif	pierres	"
77 "	"	vif	mousses	"
78 "	455 m	lent	pierres	11.8.77
79 "	"	vif	pierres	"
80 L'Arros	422 m	vif	pierres	26.8.76
81 "	"	vif	mousses	"
82 L'Esqueda	407 m	lent	pierres	28.8.76
83 "	"	lent	mousses	"
84 "	"	vif	mous. (casc)	"
85 "	"	vif	pierres	"
86 r. de Matau	430 m	vif	cailloux	26.8.76
87 "	"	vif	mousses	"
88 r. de l'Aygnette	440 m	lent	pierres	26.8.76
89 "	"	lent	mousses	"
90 Le Gers	275 m	vif	cailloux	25.8.77
91 La Baïsole	252 m	lent	pierres	"
92 "	"	lent	mousses	"
93 La Baïse	"	lent	cailloux	25.8.77
94 Le Boues	301 m	lent	cailloux	25.8.77
95 L'Arros	212 m	lent	cailloux	25.8.77
96 "	"	vif	mousses	"
97 Le Soubirou	1 580 m	vif	cailloux	12.8.76
98 L'Artigou	1 395 m	rapide	cailloux	12.8.76
99 Le Camoudiet	1 440 m	rapide	mousses	12.8.76
100 "	"	"	mous. hydr.	"
101 "	1 300 m	vif	cailloux	"
102 "	"	vif	mousses	"
103 L'Hourc	1 250 m	rapide	mousses	12.8.76
104 "	1 150 m	rapide	mousses	"
105 "	"	lent	mousses	"
106 r. de Morère	1 139 m	rapide	pierres	12.8.76
107 "	"	"	mousses	"
108 "	1 080 m	vif	pierres	12.7.76

1.1.1. — Haute vallée de l'Adour (stations 97 à 108)

Elle est limitée au nord et à l'est par des crêtes ne dépassant pas 1900 m ; au sud et à l'ouest, les sommets sont plus élevés (2500 à 2830 m). Le versant nord de la vallée est constitué notamment de schistes permo-triasiques ; calcaires et schistes dinantiens dominant à l'est, tandis que le massif de l'Arbizon, au sud, est formé par le granite de la zone axiale.

L'Adour résulte de la confluence, au pied du col d'Aspin, de ruisseaux très divers. Camoudiet (st. 99 à 102) et Artigou (st. 98) prennent leur source respectivement à 2250 et 2700 m d'altitude, et le régime des eaux est de type nival de transition. La conductivité des eaux varie entre 137 (st. 98) et 210 $\mu\text{mhos/cm}$ (st. 99 à 102) en été.

Les ruisseaux qui descendent du col d'Aspin et du versant nord de la vallée (st. 103 à 108) ont un régime de type pluvio-nival et coulent dans une hêtraie-sapinière. La conductivité au niveau des stations étudiées varie entre 80 et 175 $\mu\text{mhos/cm}$.

1.1.2. — Les Baronnie (stations 80 à 89)

Entre le plateau de Lannemezan et le cône de Cieutat-Orignac, les Baronnie sont une région de hautes collines prépyrénniennes qui prolongent vers l'est les collines de Bigorre. Elles sont drainées par l'Arros (qui traverse ensuite les Coteaux de Gascogne et se jette dans l'Adour) et ses affluents, — Esquédà, Ayguette et Matau. Ces ruisseaux prennent leur source vers 1200 m d'altitude et coulent sur calcaire (conductivité : 268 à 475 $\mu\text{mhos/cm}$). Le régime des eaux est de type pluvio-nival ou pluvial. Les eaux se réchauffent rapidement au printemps (12 à 13 °C en avril), mais ne dépassent guère 15 °C en été.

1.1.3. — Les Coteaux de Gascogne (stations 90 à 96)

Les rivières des Coteaux de Gascogne appartiennent à deux grands bassins hydrographiques. Les unes (Gers, Baïse, Baïsoie,...) sont des affluents de la Garonne (comme la Neste d'Aure). Les autres, dont le Bouès, affluent de l'Arros, se jettent dans l'Adour. Elles prennent leur source sur le plateau de Lannemezan, à 600 m d'altitude. Ce plateau reçoit plus de 900 mm d'eau par an, mais sa surface est insuffisante pour alimenter la dizaine de rivières qui prennent leur source côte à côte. Elles se partagent,

en été, les quelques $\text{m}^3/\text{sec.}$ qu'un canal creusé au 19^e siècle leur apporte à partir de la Neste d'Aure.

Les rivières gasconnes coulent dans des molasses. Ce sont des rivières à faible courant en dehors des périodes de crue. Le régime des eaux est de type pluviothermique gascon (R. Lambert, 1975), avec des crues fréquentes au printemps, plus rares en automne, et des étiages prononcés en été, rappelant les rivières méditerranéennes.

Coulant d'abord sur des terrains siliceux, les rivières gasconnes s'enrichissent progressivement en bicarbonates (conductivité de l'ordre de 130 à 140 $\mu\text{mhos/cm}$ en été, au niveau des stations étudiées).

1.2. — Les Hydracariens des eaux courantes des Pyrénées centrales et de la Gascogne (tableau II)

86 espèces (*Hydrachnellae* et *Porohalacaridae*) ont été recueillies. Trois espèces du genre *Lebertia* n'ont pu être déterminées avec précision dans l'état actuel de la systématique.

Sur le tableau II sont regroupées dans la colonne « Haute vallée d'Aure » les stations 1 à 37, situées au-delà de 1100 m d'altitude. la « Moyenne vallée d'Aure » rassemble les stations 38 à 69 et 74 à 77, entre 600 et 1100 m ; la « Basse vallée d'Aure », — au-dessous de 600 m, les stations 70 à 73, 78 et 79.

Les prélèvements ont été effectués au filet de Surber sur les fonds de galets. Les mousses ont été lavées sous un jet d'eau.

2. — Les paramètres des stations

22 paramètres ont été pris en compte pour caractériser chacune des 108 stations. 9 d'entre eux sont habituellement considérés comme des facteurs écologiques susceptibles d'influencer directement la répartition de la faune aquatique :

- température
- conductivité
- alcalinité
- pH
- oxygène dissous
- vitesse du courant
- granulométrie du substrat
- abondance des Bryophytes
- nature des Bryophytes

Tableau II. Les Hydracariens des Pyrénées centrales et des Coteaux de Gascogne

	Hte vallée d'Aure	Moy. vallée d'Aure	Basse vallée d'Aure	Haut-Adour	Baronnies	Gascogne
V01 <i>Hydrovolzia cancellata</i> Walt. 1906	+					
V02 <i>Hydrovolzia placophora</i> (Monti 1905)	+					
V03 <i>Protzia eximia</i> (Protz 1896)		+		+	+	
V04 <i>Protzia invalvaris</i> Piers. 1898	+	+	+	+	+	+
V06 <i>Protzia rotunda</i> Walt. 1908		+		+	+	
V05 <i>Protzia squamosa</i> Walt. 1908		+			+	
* <i>Wandesia thori</i> Schechtlei 1912	+					
V07 <i>Panisopsis curvifrons</i> (Walt. 1907)	+	+		+		
V08 <i>Panisopsis thori</i> (Walt. 1907)	+	+				
V11 <i>Trichothyas petrophila</i> (Mich. 1895)		+				
V09 <i>Panisus michaeli</i> Koen. 1896	+	+		+		
V10 <i>Panisus torrenticolus</i> Piers. 1898		+		+	+	
V12 <i>Hydryphantes pyrenaicus</i> E. Ang. (nom. nud.)	+					
V15 <i>Sperchon brevirostris</i> (Koen. 1895)	+	+				
V18 <i>Sperchon glandulosus</i> (Koen. 1886)	+	+		+		
V16 <i>Sperchon denticulatus</i> (Koen. 1895)	+	+	+	+	+	+
V17 <i>Sperchon denticulatus hibernicus</i> (Halb. 1944)	+					
V14 <i>Sperchon clupeifer</i> (Piers. 1896)		+	+	+	+	+
V13 <i>Sperchon hispidus</i> (Koen. 1895)	+	+	+			
V82 <i>Sperchon papillosus</i> (Thor 1901)	+					
V77 <i>Sperchonopsis verrucosa</i> (Protz 1896)	+	+	+	+	+	+
V70 <i>Lebertia fimbriata</i> Thor 1899	+	+		+	+	+
V72 <i>Lebertia maglioi</i> (Thor 1907)		+		+	+	+
V80 <i>Lebertia sparcicapillata</i> (Thor 1905)		+				
V66 <i>Lebertia insignis</i> (Neumann 1880)		+	+			+
V65 <i>Lebertia porosa</i> (Thor 1900)		+	+		+	+
V75 <i>Lebertia glabra</i> Thor 1897			+		+	
V67 <i>Lebertia lusitanica</i> Lundb. 1956	+					
V69 <i>Lebertia salebrosa</i> (Koen. 1908)	+					
V68 <i>Lebertia zschokkei</i> (Koen. 1902)	+	+				
V74 <i>Lebertia dubia</i> (Thor 1899)	+			+		
V73 <i>Lebertia sefvei</i> (Walt. 1911)	+					
V71 <i>Lebertia stigmatifera</i> (Thor 1900)		+				
V42 <i>Lebertia</i> sp. A						+
V76 <i>Lebertia</i> sp. B						+
V81 <i>Lebertia</i> sp. C	+	+				
V19 <i>Frontipoda musculus</i> (Müll. 1776)			+			
V20 <i>Torrenticola anomala</i> (Koch 1837)			+		+	+
V26 <i>Torrenticola brevirostris</i> (Halb. 1911)						+
V21 <i>Torrenticola jagei</i> (E. Ang. 1949)	+					
V23 <i>Torrenticola madritensis</i> (Viets 1930)		+	+	+	+	+
V27 <i>Torrenticola remyi</i> (E. Ang. 1954)						+
V22 <i>Torrenticola similis</i> (Viets 1939)	+	+	+	+	+	+
V25 <i>Torrenticola stadleri</i> (Walt. 1924)						+
V24 <i>Torrenticola amplexa</i> (Koen. 1908)			+			+
V78 <i>Pseudotorrenticola rhynchoita</i> Walt. 1906		+	+		+	
V29 <i>Hygrobatas calliger</i> Piers. 1896		+	+	+	+	+
V79 <i>Hygrobatas fluviatilis</i> (Ström 1768)					+	+
V28 <i>Hygrobatas nigromaculatus</i> Leb. 1879	+		+			

Tableau II. (suite)

	Hte vallée d'Aure	Moy. vallée d'Aure	Basse vallée d'Aure	Haut-Adour	Baronnies	Cascogne
V30 <i>Hygrobatas (Rivob.) norvegicus</i> (Thor 1897)	+					
V31 <i>Atractides acutirostris</i> (Mot. et Ang. 1927)						+
V41 <i>Atractides fluvialis</i> (Szalay 1929)		+				
V45 <i>Atractides fonticolus</i> (Viets 1920)		+		+		
V35 <i>Atractides gibberipalpis</i> Piers. 1898	+	+	+	+	+	
V44 <i>Atractides latipalpis</i> (Mot. et Tan. 1946)	+	+				
V33 <i>Atractides loricatus</i> Piers. 1898	+					+
V36 <i>Atractides lunipes</i> Lundb. 1956	+					
V39 <i>Atractides nodipalpis</i> (Thor 1899)		+	+	+	+	+
V38 <i>Atractides nodipalpis pennatus</i> (Viets 1920)		+	+			+
V37 <i>Atractides pumilus</i> (Szalay 1916)		+				
V34 <i>Atractides spinipes</i> (Koch 1837)		+				
V46 <i>Atractides subasper</i> Koen. 1902						+
V32 <i>Atractides tener</i> (Thor 1899)			+	+	+	
V40 <i>Atractides vaginalis</i> (Koen. 1905)	+	+				
V43 <i>Atractides octoporus</i> (Piers. 1904)			+		+	
V48 <i>Feltria armata</i> Koen. 1902	+	+	+	+	+	
V52 <i>Feltria bispinosa</i> Ang. 1950	+	+		+		
V47 <i>Feltria minuta</i> Koen. 1892	+					
V50 <i>Feltria quadrispinosa</i> E. Ang. (nom. nud.)	+					
V49 <i>Feltria rouxi</i> Walt. 1907					+	
V51 <i>Feltria rubra</i> (Piers. 1898)	+	+				
* <i>Nautarachna crassa</i> (Koen. 1908)			+			
V53 <i>Woolastookia rotundifrons</i> (Viets 1922)				+	+	+
V54 <i>Ljania bipapillata</i> Thor 1898				+	+	
V61 <i>Aturus crinitus</i> Thor 1902			+		+	
V60 <i>Aturus elongatus processiger</i> Lundb 1956	+	+		+	+	
V55 <i>Aturus prenanti</i> E. Ang. 1965		+		+		
V58 <i>Aturus protzi</i> Piers. 1901					+	
V56 <i>Aturus scaber</i> Kram. 1875			+	+	+	+
V57 <i>Aturus spatulifer</i> Piers. 1904	+	+				
V59 <i>Aturus villosus</i> Mot. et Soar. 1939		+				
V62 <i>Kongsbergia clypeata</i> Szalay 1945		+				
V63 <i>Kongsbergia materna</i> Thor 1899		+		+	+	
V64 <i>Kongsbergia rutneri</i> Walt. 1930			+			
* <i>Mideopsis orbicularis</i> (Müll. 1776)			+			
Porohalacaridae			+			
* <i>Soldanellonyx chappuisi</i> Walt. 1917	+					

* *Wandesia thori*, *Nautarachna crassa*, *Mideopsis orbicularis* et *Soldanellonyx chappuisi* recueillis seulement lors d'études de dérive (Gazagnes 1983 et V. Bougenec, S. Meurgues & C. Sourzac, 1984) ne figurent pas dans les 108 stations prospectées.

Les indices affectés à chaque espèce correspondent au codage utilisé dans les analyses factorielles des correspondances.

Les teneurs de l'eau en oxygène correspondent pratiquement à la saturation dans l'ensemble des stations ; nous n'avons donc pas retenu ce paramètre dans les analyses statistiques, car il ne permet pas de différencier les stations les unes des autres. Les données retenues sont celles de la fin de l'été ou début de l'automne (période d'étiage aux conductivités et températures maximales sur l'ensemble des stations et également aux peuplements les plus diversifiés).

13 paramètres rendent compte du bassin versant ou de la morphométrie du cours d'eau :

- altitude de la source
- régime des eaux
- numéro d'ordre du ruisseau

- surface du bassin versant
- orientation de la vallée
- pente moyenne en amont de la station
- nature géologique du bassin versant
- % boisé du bassin versant
- action humaine
- altitude de la station
- distance source-station
- pente au niveau de la station
- largeur du cours d'eau

L'ensemble de ces 13 paramètres constitue un *complexe stationnel* dont nous devons rechercher les relations avec les facteurs écologiques soupçonnés ou réels.

Tableau III. Classes des paramètres et indices biospécifiques

A : altitude de la source (m)	B : altitude de la station (m)	C : distance source station (km)	F : ordre du ruisseau
a1 > 2600	b1 > 2200	c1 : de 0 à 1	f1 = 1
a2 2600 > a2 > 2200	b2 2200 > b2 > 1900	c2 : de 1 à 5	f2 = 2
a3 2200 > a3 > 1900	b3 1900 > b3 > 1100	c3 : de 5 à 10	f3 = 3
a4 1900 > a4 > 1100	b4 1100 > b4 > 700	c4 : de 10 à 20	f4 = 4
a5 1100 > a5	b5 700 > b5	c5 : de 20 à 40	f5 = 5
		c6 : > 40	
E : vitesse du courant	I : surface du bassin versant (km ²)	G : largeur du cours d'eau (m)	J : % de bassin versant boisé
e1 > 1 m/s violent	i1 : de 0 à 1	g1 : de 0 à 1 m	j1 : # 0
e2 > 50 cm/s rapide	i2 : de 1 à 5	g2 : de 1 à 5 m	j2 : < 30
e3 > 25 cm/s vif	i3 : de 5 à 25	g3 : > 5 m	j3 : 30 < j3 < 60
e4 > 10 cm/s lent	i4 : de 25 à 125	g4 : source	j4 : 60 < j4 < 100
e5 < 10 cm/s très lent	i5 : > de 125		
D : pente moyenne	K : orientation de la vallée	L : conductivité (μmhos/cm ²)	M : alcalinité (mg/HCO ₃ ⁻ /l)
H : pente à la station			
d1 - h1 > 30	k1 : S-N	l1 < 30	m1 < 25
d2 - h2 30 > d2 - h2 > 20	k2 : SE-NW	l2 30 < l2 < 100	m2 25 < m2 < 50
d3 - h3 20 > d3 - h3 > 15	k3 : SW-NE	l3 100 < l3 < 200	m3 50 < m3 < 100
d4 - h4 15 > d4 - h4 > 10	k4 : W-E	l4 200 < l4 < 300	m4 > 100
d5 - h5 10 > d5 - h5 > 5	k5 : E-W	l5 300 < l5 < 400	
d6 - h6 5 > d6 - h6 > 1	k6 : NW-SE	l6 > 400	
d7 - h7 # 0	k7 : NE-SW + N-S		
N : pH	O : température	P : géologie du bassin versant	Q : constitution du substrat
n1 : < 7	O1 : 3 < O1 < 6°	p1 : schistes quartzites granites	q1 : rocheux gros blocs (q1 > 50 cm)
n2 : 7 < n2 < 7,5	O2 : 6 < O2 < 9°	p2 : calcschistes	q2 : blocs galets (50 cm > q2 > 30 cm)
n3 : 7,5 < n3 < 8	O3 : 9 < O3 < 12°	p3 : crétacé supérieur permien	q3 : galets (30 > q3 > 10 cm)
n4 : > 8	O4 : 12 < O4 < 15°	p4 : calcaires-dolomies	q4 : petits galets-graviers (< 10 cm)
	O5 : > 15°	p5 : mollasses	

Tableau III. (suite)

R : régime du cours d'eau	S : interventions humaines	T : présence de Bryophytes	U : types de Bryophytes
r1 : nival	s1 : pacage	t1 : absentes	u1 : absence
r2 : nival de transition	s2 : pacage + barrage	t2 : présentes	u2 : bryacées dominantes
r3 : pluvial et pluvio-nival	s3 : pacage + barrage + agriculture	t3 : abondantes	u3 : hypnacées dominantes
r4 : pluviothermique (type gascon)	s4 : pacage + barrage + agriculture		u4 : hypnacées
r5 : source	+ agglomérations		
Si : Simpson, indice de dominance	Wi : indice de Fisher	E/G : nbre d'espèces/nbre de genres	
si1 : de 0 à 0,1	wi1 : de 0 à 1,9	e/g1 : de 1 à 1,2	
si2 : de 0,1 à 0,2	wi2 : de 2 à 3,9	e/g2 : de 1,2 à 1,4	
si3 : de 0,2 à 0,3	wi3 : de 4 à 5	e/g3 : de 1,4 à 1,6	
si4 : de 0,3 à 0,4	wi4 : de 5 à 6	e/g4 : de 1,6 à 1,8	
si5 : de 0,4 à 0,5	wi5 : > 6	e/g5 : de 1,8 à 2	
		e/g6 : > 2	

21 paramètres (l'oxygène dissous n'étant pas pris en compte) comportant au total 105 classes (tableau III) constituent donc un premier ensemble de variables, et les 108 stations un second ensemble, dans une série d'analyses factorielles des correspondances qui ont été réalisées.

2.1. — Analyse factorielle des correspondances paramètres-stations (fig. 2 à 4)

Les 3 premiers axes rendent compte de 23,6 % de l'inertie totale du nuage de points. 3 groupes de stations et de paramètres s'opposent sur les axes I et II : — les sources d'altitude, positives sur l'axe I et négatives sur l'axe II (stations 1, 7, 8, 9, 10, 12, 17, 21, 24 à 26, 29, 30, 36 et 98). Elles sont liées aux paramètres U_3 (Hypnacées dominantes), B_1 et B_3 (altitudes élevées), M_1 (alcalinité inférieure à 25 mg/l). Les sources limnocrènes s'isolent de cet ensemble par leur pente (D_7) et leur courant (E_5) pratiquement nuls.

— les stations des Coteaux de Gascogne (90 à 96), en position négative sur les axes I et II avec les paramètres B_5 (altitude inférieure à 700 m), D_6 (pente inférieure à 5 %), P_5 (terrains mollassiques), C_5 (distance source-station entre 20 et 40 km) et O_5 (température estivales supérieures à 15 ° C).

— les stations des Baronnie (80 à 89), positives sur l'axe I, mais d'un faible poids sur l'axe II, avec les paramètres A_5 (altitude de la source inférieure à 1100 m), D_5 (pente entre 5 et 10 %), O_4 (tempé-

ratures estivales entre 12 et 15 ° C), C_3 (distance source-station entre 5 et 10 km), M_4 (alcalinité supérieure à 100 mg/l).

Entre les sources de haute altitude et les Baronnie sont situées les stations de la haute et moyenne vallée d'Aure (1 à 69, sauf les sources), du haut Adour et du haut Nistos (74, 75, 97, 108), positives sur l'axe I. Les stations de la basse vallée d'Aure et du Nistos inférieur (70 à 73, 76 à 79) figurent entre les Baronnie et les Coteaux de Gascogne.

Sur l'axe III s'opposent (fig. 4) :

— les stations des Baronnie, négatives sur l'axe, avec les paramètres M_4 (alcalinité supérieure à 100 mg/l), N_4 (pH supérieur à 8) et R_3 (régime des eaux pluvial ou pluvio-nival),

— à un groupe de stations de moyenne altitude, positives sur l'axe, — de la Neste d'Aure et de ses affluents (st. 42 à 48 et 75), liées aux paramètres D_4 (pente entre 10 et 15 %), A_2 (altitude de la source entre 2200 et 2600 m), C_3 et C_4 (distance source-station entre 5 et 20 km), et R_2 (Régime nival de transition).

L'axe I représente un facteur « **physionomie du cours d'eau** », lié à un ensemble de paramètres, qui varient régulièrement de l'amont vers l'aval : altitude et pente décroissantes, numéro d'ordre du cours d'eau, distance à la source, largeur du lit, températures estivales et action humaine croissantes. A l'extrémité positive de l'axe, les sources de haute altitude ; à l'extrémité négative, les rivières gasconnes.

Fig. 2. Analyse factorielle des correspondances stations-paramètres. Axes I et II.

Sur un même cours d'eau, l'axe I représente finalement l'évolution progressive des paramètres cités le long d'un profil d'équilibre.

L'axe II représente un facteur de spécialisation opposant des stations aux caractéristiques moyennes, — les Baronnie, — à des stations aux conditions extrêmes : rivières gasconnes et sources de haute altitude, régime des eaux pluviothermique ou nival.

L'axe III traduit à la fois les composantes chimiques et le régime des eaux. Il oppose les stations des Baronnie, à régime pluvial ou pluvio-nival et minéralisation élevée à des stations à régime nival de transition et minéralisation plus faible. Il traduit en fait l'opposition entre le piémont pyrénéen et les massifs centraux.

Une analyse en composantes principales confirme les résultats de l'analyse factorielle des correspondances.

2.2. — Hiérarchisation des paramètres sur les 2 et 5 premiers axes (fig. 5 et 6).

Un certain nombre de paramètres sont évidemment liés entre eux. Une hiérarchisation des paramètres, — tirée de l'analyse factorielle des correspondances, — fait apparaître leur niveau de liaison.

Tant sur 2 que sur 5 axes, pH, conductivité et alcalinité sont étroitement corrélés, de sorte que la minéralisation de l'eau peut être correctement exprimée avec un seul de ces trois paramètres.

Fig. 3. Analyse factorielle des correspondances stations-paramètres.
Evolution de quelques paramètres essentiels sur les axes I et II.

D'autres paramètres sont également corrélés, entre eux et avec les précédents, à des niveaux élevés (supérieurs à 0,8) : distance source station-température, pente-diamètre des galets-vitesse du courant, surface du bassin versant-numéro d'ordre du cours d'eau,.... Tous ces paramètres reflètent la physionomie du cours d'eau de l'amont vers l'aval.

La liaison entre l'altitude de la source et le régime des eaux apparaît, sur les 2 premiers axes (niveau 0,8), mais elle est égale à 0,65 seulement sur 5 axes. Quant aux mousses, elles sont relativement indépendantes des autres paramètres (niveau de liaison inférieur à 0,7 sur 2 axes, inférieur à 0,6 sur 5 axes).

Le niveau de liaison entre la plupart des paramètres est tel qu'un nombre réduit d'entre eux suffit

probablement à rendre compte du *complexe stationnel*. C'est ce que confirme l'analyse canonique.

2.3. — Analyse canonique sur les paramètres quantitatifs (fig. 7 A et 7 B)

Cette analyse a porté sur 2 ensembles de paramètres, caractérisant 10 stations à substrat de mousses et 10 stations à substrat de galets de la vallée d'Aure (jusqu'à 2200 m), des Baronnie et des Coteaux de Gascogne. Elle a pour but de vérifier si une station peut être caractérisée, écologiquement, par des seuls paramètres topographiques. Nous avons ajouté aux analyses les indices biospécifiques calculés pour le peuplement de chacune des 20 stations.

Fig. 4. Analyse factorielle des correspondances stations-paramètres. Axes I et III.

— Ensemble des paramètres topographiques :

altitude de la station
distance source-station
surface du bassin versant
largeur du cours d'eau
pente de la station

— Ensemble des paramètres écologiques et biospécifiques :

conductivité
température
vitesse du courant
indice de Fisher
indice de Simpson
rapport E.espèces/Genres

Deux coefficients de corrélation canonique sont hautement significatifs et indiquent que les deux ensembles de paramètres sont fortement corrélés.

La liaison entre les ensembles est due essentiellement :

- à la pente (test de contribution : 0,928) et à la vitesse du courant (0,86) ;
- accessoirement, à la distance source-station (0,24) et à l'indice de Fisher (0,38).

Equation canonique (fig. 7 A) :

$$U_1 = 0,92 (\text{pente}) + 0,24 (\text{distance source-station})$$

$$V_1 = 0,86 (\text{vitesse du courant}) + 0,38 (\text{indice de Fisher}) + 0,32 (\text{température})$$

Si on élimine l'action des facteurs U_1 et V_1 , une seconde liaison entre les deux ensembles de paramètres est due à l'altitude de la station (test de contribution : 0,56), la surface du bassin versant (-0,55), l'altitude de la source (0,47) et la température (-0,80).

Fig. 5. Hiérarchisation des paramètres sur les deux premiers axes.

Equations canoniques (fig. 7 B) :

$U_2 = 0,56$ (altitude de la station) - $0,55$ (surface du bassin versant) + $0,47$ (altitude de la source).

$V_2 = 0,80$ (température).

Les 20 stations dont les paramètres ont permis l'analyse canonique se disposent à peu près sur une droite, par rapport aux axes U_1 et V_1 , U_2 et V_2 .

En principe, les paramètres topographiques, pente et altitude de la station, altitude de la source, surface du bassin versant, accessoirement distance source-station, devraient rendre compte des paramètres écologiques fondamentaux, vitesse du courant et température, et de la diversité du peuplement (indice de Fisher). Mais il ne faut pas oublier que les paramètres non quantifiables ne peuvent être pris

en compte dans une analyse canonique. C'est notamment le cas du régime des eaux, bien que celui-ci présente une certaine corrélation avec l'altitude de la source.

3. — Les associations d'Hydracariens et les relations espèces-paramètres des milieux

L'analyse factorielle des correspondances a été réalisée, comme pour les paramètres physico-chimiques et topographiques, sur les récoltes de fin d'été et d'automne. C'est à cette époque que la diversité maximale des taxocoenoses est atteinte et que la majeure partie des espèces est présente à un stade ou à un autre de son développement.

Fig. 6. Hiérarchisation des paramètres sur les cinq premiers axes.

Une première analyse a porté sur l'ensemble des 108 stations et sur le seul critère présence-absence des espèces. Les profils de chaque station s'écartent peu du profil moyen ; en effet, crues et dérive ont pour conséquence une redistribution permanente des organismes. Ces phénomènes se traduisent, dans chaque station, par un certain nombre d'espèces représentées seulement par 1 ou 2 individus, sans relations véritables avec les facteurs écologiques. Dans une seconde série d'analyses, nous avons éliminé les espèces les plus rares (présentes dans 2 stations au plus) et les stations les plus pauvres (2 espèces au plus). Nous avons également considéré non plus le seul critère présence-absence, mais aussi l'abondance relative des espèces dans chaque station, suivant 6 classes de pourcentage :

- classe 1 : moins de 2 % des individus
- classe 2 : 2 à 7 %
- classe 3 : 7 à 15 %
- classe 4 : 15 à 30 %
- classe 5 : 30 à 60 %
- classe 6 : plus de 60 %

Le nuage des points stations-espèces a la même forme que le nuage stations-paramètres de l'analyse précédente, et la position des stations par rapport aux axes est identique, à deux exceptions près (sur lesquelles nous reviendrons). Cette similitude nous a permis, dans une nouvelle série d'analyses factorielles, de traiter simultanément stations, espèces, paramètres et indices biospécifiques.

Fig. 7. Analyse canonique sur deux ensembles de paramètres écologiques et topographiques.

7 A : facteurs U_1 et V_1 . 7 B : facteurs U_2 et V_2 .

3.1. — Analyse factorielle des correspondances stations-espèces avec critères d'abondance (fig. 8 et 9)

Les 3 premiers axes rendent compte de 25,5 % de l'inertie totale du nuage des points. Les espèces qui contribuent le plus à l'axe I (espèces structurantes) sont, par ordre décroissant :

a) positives sur l'axe :

Atractides gibberipalpis
Lebertia zschokkei
Feltria minuta
Sperchon denticulatus

Stations de la haute vallée d'Aure : 3, 10, 11, 12, 20, 21, 23.

b) négatives sur l'axe :

Torrenticola amplexa
Torrenticola stadleri
Torrenticola madritensis
Torrenticola anomala
Lebertia fimbriata
Lebertia porosa
Torrenticola similis

Stations 93, 94, 95, 91, 78 et 68, c'est-à-dire un ensemble de stations des coteaux de Gascogne et de la basse vallée de la Neste.

Les espèces qui contribuent le plus à l'axe II sont :

a) positives sur l'axe :

Aturus scaber
Atractides nodipalpis
Aturus elongatus processiger
Sperchon hispidus

Stations 71, 72, 102, 70, 54, sur la basse Neste d'Aure, le ruisseau de la Mousquère et le haut-Adour.

b) négatives sur l'axe :

Lebertia zschokkei
Torrenticola amplexa
Torrenticola stadleri
Lebertia dubia
Feltria minuta

Stations 94, 93, 11, 10 coteaux de Gascogne et sources d'altitude.

Les espèces qui contribuent le plus à l'axe III sont :

a) positives sur l'axe :

Aturus elongatus processiger
Paniscus michaeli
Hygrobatas calliger
Aturus scaber
Lebertia dubia
Kongsbergia materna

Stations 102, 99, 100, 54, 71, c'est-à-dire des substrats de mousses.

Fig. 8. Analyse factorielle des correspondances stations-espèces avec critères d'abondance. Axes I et II.

b) négatives sur l'axe :

Sperchon hispidus
Sperchon denticulatus
Lebertia maglioi
Lebertia insignis

Stations 108, 73, 70, 59, c'est-à-dire des substrats de galets.

Sur l'axe I s'opposent stations et espèces de haute altitude aux stations et espèces des coteaux de Gascogne. Sur l'axe II s'opposent des espèces très spécialisées (qu'elles soient caractéristiques des sources de haute altitude ou des rivières de Gascogne) à des espèces à valence écologique plus large. Ces dernières colonisent en effet aussi bien des eaux froides comme celles de la Mousquère ou du Camoudiet que des eaux plus chaudes comme celles de la Neste

d'Aure à Bizous. Enfin, sur l'axe III s'opposent les espèces muscicoles et péticoles.

De façon globale, on peut distinguer trois zones de peuplement, de l'amont vers l'aval, avec pour dominantes respectives les espèces des genres *Feltia*, *Sperchon* et *Torrenticola*. Les peuplements à dominantes *Sperchon* et *Torrenticola* ont déjà été signalés (Angelier 1953, 1957).

Suivant leur position sur l'axe I de l'analyse factorielle, on peut établir les successions amont-aval suivantes, pour quelques genres importants :

— *Lebertia dubia* → *L. zschokkei* → *L. insignis*
 → *L. maglioi* → *L. fimbriata*
 — *Sperchon glandulosus* → *Sp. brevirostris* →
Sp. hispidus → *Sp. clupeiifer*.

Fig. 9. Analyse factorielle des correspondances stations-espèces avec critères d'abondance. Axes I et III.

- *Atractides loricatus* → *A. gibberipalpis* → *A. nodipalpis* → *A. nodipalpis pennatus*
- *Feltria minuta* → *F. rubra* → *F. bispinosa* → *F. armata* → *F. rouxi*
- *Torrenticola fagei* → *T. similis* → *T. madritensis* → *T. anomala* → *T. amplexa* → *T. stadleri* → *T. remyi*

3.2. — Analyse factorielle des correspondances stations-espèces-paramètres (fig. 10 à 12)

Les 5 premiers axes rendent compte de 24,8 % de l'inertie du nuage de points. Aux espèces structurantes de l'axe I (3.1.) correspondent :

- d'une part, positifs sur l'axe, l'altitude supérieure à 1100 m (B_1 et B_3) et un environnement de pacages

(étage subalpin, S_1), un régime des eaux nival (R_1), nival de transition (R_2) ou de source (R_3).

— d'autre part, négatifs sur l'axe, des températures estivales supérieures à 15 ° C (O_3), une pente inférieure à 5 % (D_3), un substrat de galets, un régime des eaux pluviothermique (R_4), des terrains mollassiques (P_3). Ce sont les caractères des rivières gasconnes.

On observe sur l'axe I les variations de la vitesse du courant telles qu'elles apparaissent le long d'une rivière à son profil d'équilibre : courants très lents (E_5) correspondant aux sources limnocènes ou au contraire très rapides (E_1) aux altitudes les plus élevées, positifs sur l'axe. Vitesses moyennes (E_3 , 25 à 50 cm/sec) vers l'origine de l'axe et vitesses lentes (E_4) négatives sur l'axe. Quant aux mousses, elles sont d'abord peu abondantes avec les Bryacées

Fig. 10. Analyse factorielle des correspondances stations-espèces-paramètres. Axes I et II.

Fig. 11. Analyse factorielle des correspondances stations-espèces-paramètres. Axes I et II (Légendes . cf. fig. 10)

entre espèces muscicoles et pétricoles : *Feltria* et *Aturus*, muscicoles, en position négative sur l'axe et *Sperchon* positifs. Les espèces plutôt muscicoles à l'état nymphal et plutôt pétricoles à l'état adulte figurent en plusieurs points le long de l'axe IV (correspondant aux classes d'abondance). C'est notamment le cas de *Sperchon denticulatus*, *Atractides gibberipalpis* et *Atractides nodipalpis*.

3.3. Associations d'Hydracariens et facteurs écologiques

Les groupements de points représentant stations, espèces et paramètres sur les différents axes permettent de reconnaître un certain nombre d'associations et de préciser leur déterminisme.

Association I

Paniscus michaeli
Sperchon glandulosus
Lebertia dubia
Lebertia zschokkei

Stations-types : 3 et 11

Association II

Lebertia zschokkei
Feltria minuta
Feltria rubra
Feltria bispinosa

Stations types : 9 et 10

Ces deux associations caractérisent les ruisseaux de haute altitude. Elles sont corrélées, sur les axes I et II, aux températures inférieures à 6 ° C (O_1), distance à la source inférieure à 1 km (C_1), et B_1 et B_2 . Elles se séparent dans les plans des axes I et III et I et IV. L'association II caractérise les mousses : genre *Feltria* et Hyménocées dominantes (U_3) sont liés, ainsi que le régime des eaux nival (R_1). Lorsque le courant diminue, les *Feltria* régressent, tandis que *Lebertia zschokkei*, puis *L. dubia*, *Sperchon glandulosus* et *Paniscus michaeli* apparaissent successivement (association I), aussi bien en substrat pétricole que dans les mousses. Les indices de Fisher (faible) et de Simpson (élevé) rendent compte de la faible diversité et de la dominance d'un nombre réduit d'espèces.

Association III

Paniscopsis thori
Sperchon brevivirostris
Sperchon denticulatus
Sperchon glandulosus
Atractides gibberipalpis
Atractides loricatus
Feltria armata

Stations-types : 15, 19, 25, 27, 33, 39, 40, 43, 45, 48, 50, 61.

Haute et moyenne vallée d'Aure, au-delà de 700 m, haute vallée de l'Adour (mousses et galets).

L'association III est caractérisée par les espèces sténothermes du genre *Sperchon*. Elle est corrélée aux paramètres altitude entre 800 et 1900 m (en fait, 1500 m, B_2 et B_4), températures entre 6 et 12 ° C (O_2 et O_3), pente inférieure à 30 % (D_2 et D_3), régime des eaux nival ou nival de transition (R_1 ou R_2), avec ou non la présence d'Hyménocées. A ce niveau, peuplements de mousses et de galets se confondent partiellement, — les *Sperchon* et *Atractides gibberipalpis* étant surtout muscicoles à l'état nymphal et pétricoles à l'état adulte. L'indice de Fisher est plus élevé que pour les associations I et II (de 2 à 5), tandis que l'indice de Simpson diminue (0,3 à 0,4).

Association IV

Paniscus torrenticolus
Paniscopsis curvifrons
Aturus scaber
Aturus elongatus processiger
Kongsbergia materna

Stations-types : 54, 72, 75, 99, 102. Mousses de la basse et moyenne vallée d'Aure et du haut Adour.

C'est l'équivalent de l'association II, mais dans les mousses d'altitude plus basse. Le genre *Aturus* remplace le genre *Feltria*. Les températures estivales se situent entre 9 et 15 ° C (O_3 et O_4). Le régime des eaux est nival de transition ou pluvio-nival (R_2 ou R_3). Le courant ne semble pas jouer un rôle déterminant sur le peuplement.

Association V

Protzia squamosa
Sperchon hispidus
Lebertia insignis
Lebertia maglioi
Torrenticola similis
Atractides nodipalpis

Stations types : 59, 70, 73, 108. Galets de basse et moyenne altitude.

Cette association est corrélée aux mêmes paramètres, altitude, température, régime des eaux, que l'association IV. Mais le substrat est constitué de galets, et non de mousses, et c'est sur l'axe III de l'analyse factorielle stations-espèces que les deux associations se différencient nettement. Le courant joue un rôle important dans la distribution des espèces : *Protzia squamosa* et *Lebertia insignis* apparaissent lorsque la vitesse du courant diminue.

Association VI

Sperchon clupei

Sperchonopsis verrucosa

Torrenticola similis

Hygrobatas calliger

Atractides nodipalpis

Stations-types : 80 à 89, 104, 107. Ruisseaux des Baronnières et affluents de l'Adour prenant leur source vers 1200 m. Substrats de mousses ou de galets.

Cette association se distingue essentiellement de la précédente sur l'axe III de l'analyse factorielle stations-espèces-paramètres. Elle est corrélée à une faible pente (D_5 , 5 à 10 %) et un courant lent (E_4 , 10 à 25 cm/sec), ainsi qu'à un régime des eaux pluvio-nival ou pluvial (R_3). A *Torrenticola similis* et *Atractides nodipalpis* de l'association V se joignent *Sperchon clupei*, *Sperchonopsis verrucosa* et *Hygrobatas calliger*, qui peuvent tous être muscicoles au stade nymphal et pétricoles au stade adulte : les deux substrats sont donc confondus.

Association VII

Torrenticola anomala

Torrenticola madritensis

Sperchonopsis verrucosa

Lebertia fimbriata

Stations-type : 68, 78, 79, 90, 91, 92, 95. Rivières des Coteaux de Gascogne, cours inférieur du Nistos, ruisseau de Beyrède (mousses et galets).

C'est l'association à *Torrenticola anomala* et *T. madritensis*, muscicoles (nymphes) ou pétricoles. Elle est liée aux paramètres altitude inférieure à 700 m (B_3), pente inférieure à 5 % (D_6) et régime des eaux pluvial ou pluviothermique (R_3 ou R_4). L'indice de Fisher est supérieur à 6 et l'indice de Simpson inférieur à 0,1.

Association VIII

Lebertia porosa

Torrenticola amplexa

Torrenticola stadleri

Hygrobatas calliger

Atractides nodipalpis pennatus

Stations-types : 93 et 94. Galets sur la Baïse et le Bouès.

Torrenticola amplexa et *T. stadleri* correspondent à un courant très faible et un régime des eaux pluviothermique. On est très près des associations des rivières méditerranéennes, aux étiages d'été prononcés. Par rapport à l'association précédente, il s'agit encore d'une réduction du courant : *T. stadleri* est une espèce fréquente dans les eaux stagnantes.

Les huit associations d'Hydracariens mises en évidence ne sont évidemment pas rigoureuses. Certaines espèces figurent dans plusieurs associations, par suite de leur large valence écologique. — *Hygrobatas calliger*, par exemple.

De plus, ces associations reflètent mal l'opposition apparue sur l'axe III de l'analyse factorielle stations-espèces et l'axe IV de l'analyse stations-espèces-paramètres, entre Hydracariens pétricoles et muscicoles. Certaines associations caractérisent mousses ou galets seulement, tandis que d'autres caractérisent les deux substrats simultanément. Nous avons donc été amenés à réaliser une nouvelle série d'analyses, traitant séparément les stations en fonction de leur substrat.

3.4. — Analyse factorielle des correspondances stations-espèces-paramètres des biotopes à substrats de galets

L'analyse met en évidence 6 associations. Deux d'entre elles correspondent respectivement aux associations V et VIII de l'analyse globale (galets de basse et moyenne altitude et rivières gasconnes à courant lent). Les autres correspondent en partie aux associations I, III, VI et VII.

La signification des trois premiers axes n'est pas modifiée par rapport à l'analyse précédente (3.2). Les faits importants sont l'absence de faune pétricole pour des températures inférieures à 6 °C (O_1) et des courants supérieurs à 1 m/sec (E_1). Les espèces s'étirent le long de l'axe I. Seules se détachent

sur l'axe II les quelques espèces des sources limnocrènes. Sur l'axe III s'individualise un petit nombre d'espèces subsistant dans des courants de 0,5 à 1 m/sec (E₂) comme *Sperchon denticulatus*, *Atractides gibberipalpis* et *A. loricatus*.

Il existe un hiatus entre la zone à *Lebertia dubia* et *L. zschokkei* et celle à *Sperchon denticulatus* et *Atractides gibberipalpis* : il correspond au brusque relèvement de la pente au niveau de l'étage montagnard dans les vallées glaciaires des Pyrénées centrales. La distribution des Hydracariens pétricoles est très liée au courant, et par conséquent à la pente.

Le régime des eaux est également un paramètre structurant l'axe III.

3.5. — Analyse factorielle des correspondances stations-espèces-paramètres des biotopes à substrats de mousses

L'analyse met en évidence 6 associations. Trois d'entre elles correspondent respectivement aux associations I, II et IV de l'analyse globale. Les autres correspondent en partie aux associations III, VI et VII. Les Hydracariens spécifiques des mousses (*Feltria*, *Aturus*, *Kongsbergia*,...) colonisent des eaux plus fraîches que les Hydracariens pétricoles : les associations muscicoles dominent sur les cours supérieurs et moyens des cours d'eau. *Sperchon denticulatus* et *Atractides gibberipalpis* n'apparaissent qu'à partir de l'association III. L'opposition mousses-galets s'estompe dans les basses vallées (associations VI et VII).

La signification des deux premiers axes est la même que dans l'analyse globale. Sur l'axe III s'opposent des stations muscicoles du bassin de la Neste d'Aure (jusqu'à Lortet), aux stations des Baronnies (négatives sur l'axe). L'altitude de la source (A₂, au-delà de 2200 m ou A₄, au-dessous de 1900 m), le régime des eaux (R₁, nival, ou R₃, pluvio-nival), le numéro d'ordre du ruisseau et la surface du bassin versant sont les paramètres structurant l'axe III.

Sur l'axe IV s'opposent seulement *Lebertia dubia* et *Paninus michaeli* à *Lebertia zschokkei* et *Feltria minuta* c'est-à-dire les espèces de sources limnocrènes ou de courant de haute altitude.

3.6. — Conclusions

L'association I caractérise les sources limnocrènes, pratiquement sans courant. Elle apparaît dans l'analyse factorielle globale, isolée sur les axes III et IV, et dans l'analyse sur substrats de mousses. Sur les 7 autres associations, 2 sont strictement muscicoles (II et IV), 2 sont strictement pétricoles (V et VIII) et 3 sont mixtes (III, VI et VII). L'opposition Hydracariens muscicoles et pétricoles, nette sur le cours supérieur des cours d'eau, s'estompe à basse altitude.

Le rôle du courant est fondamental dans la répartition des espèces pétricoles. Mais celles-ci vivent habituellement sous les pierres, et un certain nombre s'enfoncent dans le sous-écoulement. Courant et pente sont étroitement corrélés, ainsi que l'a montré l'analyse canonique (2.4). Il semble que leur action se traduise, indirectement, par une instabilité du substrat (notamment lors des crues).

Il en est tout autrement des mousses. Elles se développent sur des substrats stables : roche-mère, gros blocs de rochers du cours supérieur des cours d'eau, — mais aussi, à toutes altitudes, sur des rives consolidées par l'homme, piles de ponts, petites retenues. Dans la hiérarchisation des paramètres tirée de l'analyse factorielle (2.3), les mousses apparaissent relativement indépendantes. C'est peut-être parce que aucun des paramètres pris en compte ne caractérise la pérennité, qui lie entre eux des substrats comme la roche-mère, les gros blocs de rochers, les rives consolidées, les piles de ponts,...

Dawson (1973) a montré, dans une station située près de la Neste de Couplan, que la majorité des plants de *Fontinalis squamosa* étaient âgés de 3 à 5 ans, — quelques-uns atteignant 9 ans. Ceci souligne la nécessité d'un substrat stable dans le temps pour le développement des mousses.

L'influence du substrat de mousses sur le peuplement en Hydracariens se manifeste de deux façons. Lorsque les Hypnacées sont seules ou dominantes, en courant rapide, les *Feltria* ou *Aturus* sont abondants. Le peuplement des Bryacées (notamment des *Fissidens*) est pratiquement nul lorsqu'elles sont seules ou dominantes. Les rameaux des Bryacées sont à peu près parallèles à leur tige, qui est dressée ; les feuilles sont en forme de lame (*Fissidens*) ou d'aiguille (*Polytrichum*). Les Hypnacées sont au contraire caractérisées par des rameaux non parallèles aux

tiges ; celles-ci sont souvent couchées sur le substrat. Les feuilles ont la forme de cupules imbriquées les unes dans les autres (en particulier dans le genre *Hypnum*). Les Hypnacées offrent aux Hydracariens strictement muscicoles, — qui sont de très petite taille, — une bonne protection contre le courant, contrairement aux Bryacées. Elles assurent également, par leur mode de vie, la continuité dans le temps du biotope, contrairement aux substrats de galets.

Il est possible d'expliquer ainsi le peuplement des eaux courantes par les différentes associations d'Hydracariens :

— Dans les sources limnocrènes de haute altitude, le peuplement est constitué par des formes qui sont pratiquement d'eaux stagnantes, vivant indifféremment sur substrats de mousses ou de galets (association I).

— Sur le cours supérieur des rivières, à forte pente, le peuplement des mousses est assuré par les genres *Feltria* (association II) ou *Aturus-Kongsbergia* (association IV) suivant l'altitude.

— Lorsque la pente est faible, substrats de mousses et de galets sont situés côte à côte, et les nymphes des espèces pétricoles colonisent les mousses, — éventuellement les adultes si le courant est très lent, — de sorte que l'opposition mousses-galets s'estompe. Le courant joue un rôle important dans la répartition des espèces pétricoles : celles-ci sont éliminées des mousses lorsque sa vitesse s'accroît. Mais il ne paraît pas jouer un rôle important dans la répartition des espèces strictement muscicoles, — au moins lorsqu'elles colonisent les Hypnacées.

Gazagnes (1983) et Bouguenec & al. (1984) ont étudié la dérive des Invertébrés sur la Neste d'Aure et ont recueilli 48 espèces d'Hydracariens et Halacariens (dont 4, représentées chacune par un individu, ne figuraient pas dans nos stations).

Dans la haute vallée de la Neste, 3 genres (11 espèces sur 28), — *Sperchon*, *Atractides* et *Torrenticola*, — représentent 85,3 % de la dérive. 4 espèces sur 11, — *Sperchon denticulatus*, *Atractides gibberipalpis*, *Torrenticola similis* et *Atractides nodipalpis* constituent à elles seules 76,5 % de la dérive.

Dans la basse vallée de la Neste, en octobre, les genres *Sperchon* (37 %) et *Lebertia* (12,2 %), *Torrenticola similis* (10 %) *Atractides gibberipalpis* et *A. nodipalpis* (24,6 %) et *Aturus scaber* (9,7 %) représentent 93,5 % des Hydracariens de la dérive.

Les espèces dominantes de la dérive ont presque toutes un caractère commun : ce sont des formes pétricoles colonisant la partie superficielle du substrat, instable (seul *Torrenticola* colonise également la zone profonde). Les deux espèces les plus abondantes sur la haute Neste d'Aure sont les seules qui subsistent lorsque la vitesse du courant dépasse 1 m/sec. Les espèces muscicoles (à l'exception de *Aturus scaber* dans la basse vallée de la Neste) ne dérivent qu'accidentellement.

4. — La réalité des facteurs écologiques

Réunir dans une même analyse factorielle les espèces, les stations et un ensemble de paramètres physico-chimiques, topographiques ou autres, risque de donner une image déformée de la réalité, du rôle des différents facteurs écologiques dans la répartition des Hydracariens. Et cela, même si les coordonnées des stations sur les différents axes sont proches dans les analyses séparées stations-espèces et stations-paramètres. Or, dans deux cas, — les Baronnies et la basse vallée d'Aure, — les coordonnées des stations sur les axes diffèrent suivant qu'elles ont été déterminées par les paramètres ou les espèces seulement. D'autre part, la hiérarchisation des paramètres sur 2 et 5 axes de l'analyse factorielle des correspondances a montré un certain nombre de corrélations entre ceux-ci, — notamment entre ceux qui varient régulièrement de l'amont vers l'aval. Une analyse canonique sur deux ensembles de paramètres quantifiables, — topographiques et écologiques, — a mis en évidence leur liaison : pente et vitesse du courant d'une part, altitudes de la source et de la station, surface du bassin versant et température d'autre part.

Nous avons, dans une série d'analyses factorielles, éliminé certains paramètres, afin de tenter de comprendre les problèmes posés par les Baronnies et la basse vallée d'Aure, et aussi de vérifier si un nombre de paramètres réduit, constituant un *complexe stationnel*, suffit à expliquer la répartition des Hydracariens.

4.1. — Coordonnées des stations de la basse vallée de la Neste et des Baronnies sur les axes I, II et III

Dans l'analyse factorielle stations-espèces (fig. 8 et 9), qui reflète la réalité écologique, le nuage de points représentant les stations sur les axes I et II

a la forme d'une parabole dont le sommet est situé à l'extrémité positive de l'axe II. Les stations 70 et 72 (Neste à Lortet) sont situées au sommet de la parabole et, sur la branche gauche de celle-ci (négative sur l'axe I), se succèdent les stations du haut Adour (102 à 108), des Baronnies (80 à 89) et de la Neste à Bizous (st. 73), positives sur l'axe II ; puis les ruisseaux de piémont affluents de la Neste à basse altitude : ruisseau de Beyrède (st. 68) et bas Nistos (78 et 79), négatifs sur l'axe II. La station de Bizous (73), sur la Neste d'Aure, est nettement séparée de celle de Lortet, cependant très proche, et se rapproche du bas Nistos.

Dans l'analyse stations-paramètres (fig. 2 à 4), la succession sur la branche gauche de la parabole (axe II) devient : stations des Baronnies — bas Nistos et Neste d'Aure à Grézian (st. 59) — Lortet et Bizous (st. 70 à 73) et Coteaux de Gascogne. Les paramètres distance source-station (C) et surface du bassin versant (I) ont un poids trop important dans l'analyse et permettent difficilement de comparer des cours d'eau de longueur très différente. Ils rapprochent, par leur valeur absolue, le bas Nistos et la Neste d'Aure à Grézian, Lortet et Bizous aux cours d'eau des Coteaux de Gascogne.

L'analyse stations-espèces-paramètres (fig. 10 à 12) rétablit la parenté faunistique entre la Neste à Lortet et Grézian et le haut Adour. Mais il reste à expliquer la parenté faunistique entre la Neste à Bizous, le ruisseau de Beyrède et le bas Nistos (st. 73, 68, 78 et 79).

Au niveau de Sarrancolin (en amont de Lortet), un canal détourne une partie importante des eaux de la Neste d'Aure vers les Coteaux de Gascogne (soutien du débit des rivières gasconnes et irrigation). Le débit estival de la Neste d'Aure, en aval de Sarrancolin, ne correspond plus au débit naturel.

Ainsi, en juillet 1982, le débit moyen de la Neste à Sarrancolin était de 21 m³/sec, celui du canal de dérivation de 13,6 m³/sec ; 7,4 m³/sec seulement coulaient dans la Neste à Lortet et Bizous. En août, les débits moyens étaient respectivement de 16,5 m³/sec, 8,3 m³/sec et 6,8 m³/sec.

Les stations de Lortet (70 à 72) sont proches de Sarrancolin, et la vallée de la Neste encaissée : les eaux se réchauffent peu, et la faune est encore celle de la moyenne vallée (proche de celle de Grézian, st. 59). Par contre, en aval de Lortet, le lit de la Neste s'élargit, la vitesse du courant diminue et les eaux

se réchauffent. Les paramètres topographiques et hydrologiques utilisés dans l'analyse factorielle ne traduisent pas la modification des facteurs écologiques : les conditions du milieu sur la Neste à Bizous s'apparentent à celles du bas Nistos, et le peuplement en Hydracariens reflète cette parenté.

La comparaison, sur une rivière, entre le peuplement théorique correspondant à un certain nombre de paramètres topographiques et écologiques et le peuplement observé pourrait être un bon indicateur de l'impact humain (aménagements et pollutions) sur les eaux.

Les ruisseaux des Baronnies (st. 80 à 89) sont isolés dans les analyses stations-paramètres, particulièrement sur l'axe III (qui traduit à la fois le régime des eaux et les composantes chimiques). Cet isolement est démenti par l'analyse stations-espèces. Si nous supprimons, dans l'analyse stations-paramètres, la nature géologique du terrain (P) et les paramètres qui en découlent (pH, conductivité et alcalinité), l'isolement des stations des Baronnies disparaît. Les facteurs chimiques ne semblent pas influencer la distribution des Hydracariens (au moins dans les massifs étudiés).

4.2. — Définition d'un complexe stationnel par un nombre réduit de paramètres.

Nous avons tenté de définir un *complexe stationnel*, stable pour une station et susceptible d'être corrélé aux facteurs écologiques, à l'aide d'un minimum de paramètres topographiques et hydrologiques. Pour simplifier les analyses factorielles, très nombreuses, qui ont du être effectuées, nous n'avons pris en compte que les paramètres et stations, et comparé les coordonnées des stations sur les axes à celles de l'analyse stations-espèces.

Une première analyse a été effectuée avec quatre paramètres seulement, qui paraissent représenter la plupart des autres (2.3) : altitude (B) et pente (H) de la station, surface du bassin versant (I) et régime des eaux (R). Les stations de Lortet et Bizous, sur la Neste d'Aure, se rapprochent alors de celles des Coteaux de Gascogne. Si nous remplaçons le régime des eaux par l'altitude de la source (A), la distribution des points représentant les stations sur les axes I et II n'a plus aucun rapport avec celle de l'analyse stations-espèces : les stations de la Neste de Badet et du haut Adour sont confondues ; Lortet et Bizous

Fig. 13. Analyse factorielle des correspondances stations et paramètres altitude de la source (A), altitude de la station (B), pente de la station (H), surface du bassin versant (I) et régime des eaux (R). Axes I et II.

sont situés au même niveau. Le régime des eaux apparaît comme l'un des facteurs fondamentaux de la distribution des Hydracariens (régimes nival et nival de transition sont d'ailleurs confondus). Les pluies étant plus abondantes en hiver, cette saison est celle des crues lorsque l'écoulement de l'eau est immédiat. Les crues sont au contraire de printemps et début d'été lorsque les précipitations tombent sous forme de neige et que leur écoulement est différé.

Nous avons remplacé le régime des eaux, dans une nouvelle série d'analyses, par la durée moyenne de l'enneigement (de 5 mois au moins au niveau des stations de ski de la vallée d'Aure et au-dessus jusqu'à l'enneigement nul des Coteaux de Gascogne). Ce paramètre est homologue du régime des eaux. Dans une analyse comportant régime des eaux et durée de l'enneigement, le poids des deux facteurs est trop important : les stations des Coteaux de Gascogne et des Baronnies s'opposent à l'ensemble haute et

moyenne vallée d'Aure et haut Adour, dont les stations sont plus ou moins confondues.

L'analyse stations-paramètres qui se rapproche le plus de la référence stations-espèces comporte cinq paramètres (fig. 13) :

- l'altitude de la source (A)
- l'altitude de la station (B)
- la pente de la station (H)
- la surface du bassin versant (I)
- le régime des eaux (R)

Un seul paramètre doit rendre compte de la position de la station sur le profil de la rivière (bassin versant, distance source-station ou bien numéro d'ordre du cours d'eau) pour que le poids de celui-ci ne soit pas trop important.

La parabole constituée par le nuage des points représentant les stations est la même que dans l'analyse stations-espèces, mais son sommet est inversé par rapport à l'axe II. Les relations mises

en évidence dans l'analyse canonique (2.3) entre une série de paramètres topographiques et certains facteurs écologiques sont confirmées (outre la nécessité de faire intervenir le régime des eaux).

Les cinq paramètres retenus sont tirés des deux premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances. Ils ne séparent évidemment pas les espèces muscicoles et pétricoles, puisqu'ils ne font pas intervenir le substrat.

4.3. — Paramètres topographiques et hydrologiques et règle des pentes de Huet

La règle pente-largeur de Huet (1946, 1949) permet de définir la zone à truites (*Salmo fario*) sur le profil en long d'un cours par des paramètres correspondant à peu près à l'axe I de nos analyses. Mais Huet ne tient pas compte du régime des eaux et de l'altitude de la station (qui peuvent rendre compte de la température à l'étiage), — alors que nous n'avons pu les éliminer de nos propres analyses.

Peut-être la règle pente-largeur résulte-t-elle d'études menées dans une même région, sur des cours d'eau au régime identique. Le fait que cette règle ne puisse s'appliquer aux rivières de Normandie (Cuinat 1971), aux eaux froides toute l'année, vient à l'appui de cette hypothèse. D'autre part, la règle pente-largeur rend compte de la distribution d'une seule espèce, *Salmo fario*, alors que les Hydracariens présentent des types biologiques très divers.

4.4. — Diptères Athericidae et Rhagionidae et facteurs écologiques

Lauga & Thomas (1978) ont étudié l'écologie des larves de Diptères Athericidae et Rhagionidae dans le sud de la France. L'analyse factorielle des correspondances fait apparaître quatre facteurs de répartition des espèces :

- un facteur essentiel, de physionomie amont-aval d'un cours d'eau, lié à la pente et à la température. Ce facteur correspond à l'axe I de nos analyses, et aussi à la règle des pentes de Huet. Mais l'altitude le définit moins pour les Athericidae et Rhagionidae que pour les Hydracariens. Cela tient à ce que ces Diptères, en altitude, sont cantonnés aux émissaires des lacs, aux eaux réchauffées ; ils ne colonisent pas les sources et ruisseaux froids.
- un facteur (axe II) lié aux Bryophytes, qui

semblent intervenir essentiellement comme sites de nymphoses, alors que les mousses correspondent à un substrat pour tous les stades de certains Hydracariens.

- un facteur (axe III) classant les espèces en fonction de leur « spécialisation ».
- un facteur (axe IV) qui classe Athericidae et Rhagionidae en fonction de leur aptitude à survivre en courant rapide ou en eau stagnante.

Les deux groupes de Diptères étudiés ne comportent qu'un nombre réduit d'espèces et sont beaucoup moins diversifiés que les Hydracariens sur le plan écologique. La colonisation des eaux de haute altitude, notamment, est limitée à un cas très précis et on peut considérer Athericidae et Rhagionidae beaucoup plus comme des formes de piémont que comme des formes de massifs centraux.

5. — Les types biologiques d'Hydracariens

On réunit dans un même *type biologique* des espèces présentant des accommodations morphologiques et biologiques semblables, à des exigences d'habitat semblables.

5.1. — Types biologiques et substrat

5 grands genres peuplent l'horizon superficiel des galets : *Protzia*, *Sperchon*, *Lebertia*, *Hygrobatas* et *Atractides* du groupe *nodipalpis-gibberipalpis*. Ils sont caractérisés par un corps globuleux, à tégument peu chitinisé, une taille relativement importante (800 à 2000 μ suivant l'espèce et le sexe). Leur distribution est très inféodée à la pente.

Les espèces du genre *Torrenticola* sont également pétricoles, mais pénètrent dans le sous-écoulement et font donc partie du milieu hyporhéique. Le corps est aplati, le tégument très chitinisé, et la taille ne dépasse pas 900 μ .

Tous ces genres sont les éléments les plus constants de la dérive dans la vallée d'Aure.

Un certain nombre d'Hydracariens sont strictement inféodés au milieu hyporhéique. La plupart ne dépassent pas 400 μ , dans les familles des Feltridae, Axonopsidae et Aturidae. Les Hydracariens muscicoles appartiennent à ces mêmes familles : leur taille réduite leur permet de trouver dans les mousses comme les Hypnacées une protection contre le courant. Pour la même raison, les espèces

hyporhéiques peuvent coloniser les interstices du milieu hyporhéique.

Les types biologiques d'Hydracariens, en fonction du substrat, correspondent à peu près aux types biologiques des Invertébrés du sol :

Hydracariens muscicoles — faune muscicole
Hydracariens pétricoles (horizon superficiel) — faune de la litière

Hydracariens hyporhéiques facultatifs (type *Torrenticola*) — faune édaphique

Hydracariens hyporhéiques stricts — faune engorgée.

5.2. — Types biologiques et nombre d'œufs

Le nombre d'œufs que renferme une femelle ne donne évidemment qu'une idée relative de son taux de reproduction. Il ne fait aucun doute que les Hydracariens présentent plusieurs pontes successives, rapprochées, durant la période de reproduction, et que certaines espèces ont plusieurs générations par an.

Il n'en demeure pas moins que les ♀ des espèces colonisant l'horizon supérieur des galets sont caractérisées par un nombre d'œufs relativement élevé :

<i>Lebertia porosa</i>	jusqu'à 36 œufs
<i>Lebertia dubia</i>	" 25 "
<i>Lebertia insignis</i>	" 20 "
<i>Atractides fluviatilis</i>	" 20 "
<i>Atractides nodipalpis</i>	" 15 "
<i>Protzia invalvaris</i>	" 10 "
<i>Atractides gibberipalpis</i>	" 10 "

Par contre, dans les genres *Torrenticola*, *Feltria*, *Axonopsis*, *Aturus* et *Kongsbergia*, *Atractides* du groupe *loricatus*, le nombre d'œufs par ponte est réduit, — 1 à 3 en général.

Deux types biologiques d'Hydracariens paraissent donc s'opposer par le nombre des œufs. *Protzia*, *Sperchon*, *Lebertia*, *Hygrobatas*, *Atractides* du groupe *nodipalpis-gibberipalpis* peuvent être considérés comme des formes pionnières, colonisant l'horizon superficiel des fonds de galets, instable et souvent remanié.

Les espèces strictement muscicoles ou hyporhéiques, à nombre d'œufs réduit, colonisent des substrats dont la continuité dans le temps est assurée ; leurs pertes par dérive sont faibles. La continuité temporelle est assurée dans les mousses, car elles

sont implantées sur des substrats stables ou stabilisés par l'homme ; elle est également assurée dans le milieu hyporhéique, car la migration en profondeur permet d'échapper à la dérive ou aux crues. Le genre *Torrenticola* présente le phénomène de dérive, mais sa survie est assurée par les individus du milieu hyporhéique, malgré son faible taux de reproduction.

5.3. — Types biologiques et cycles biologiques

La présence et l'abondance des nymphes, la présence et l'abondance des ♀ ovigères et l'évolution du sex-ratio (les ♂ adultes apparaissent plus précocement que les ♀ et disparaissent plus tôt) nous renseignent sur le cycle biologique des Hydracariens.

La plupart des espèces présentent une génération annuelle : les œufs éclosent au printemps, les nymphes apparaissent en juin-juillet et les ♀ ovigères à la fin de l'été. Après la période de ponte, les adultes disparaissent progressivement. En altitude, le cycle est retardé. Le cycle peut comporter plusieurs générations dans l'année chez un certain nombre d'espèces, — ou bien il peut dépasser une année. Selon Bader (1968), le cycle de *Sperchon glandulosus* s'étend sur 3 ans dans une source à 600 m du Jura suisse.

Sur le tableau IV figurent les pourcentages des nymphes par rapport à la population totale, du printemps à l'hiver, toutes espèces confondues. En règle générale, les nymphes sont plus abondantes dans les mousses que sous les galets (sauf dans la haute vallée de l'Adour, en été). Les pourcentages de nymphes les plus élevés se situent :

— de l'automne au début du printemps dans la haute vallée d'Aure,

— à la fin du printemps et en été dans la vallée d'Aure, au-dessous de 1000 m,

— au printemps dans les Baronnies

— en été sur les ruisseaux des Coteaux de Gascogne et la haute vallée de l'Adour.

Les données sont insuffisantes en hiver dans les Baronnies et le haut Adour, et au printemps sur les cours d'eau des Coteaux de Gascogne. Il apparaît néanmoins une relation étroite entre le déroulement du cycle des Hydracariens et la période d'étiage.

Sur les rivières des Baronnies, le cycle débute au printemps, dès la fin de la période des hautes eaux, —

	PRINTEMPS			ÉTÉ			HIVER		
	Galets	Mousses	Galets et mousses	Galets	Mousses	Galets et mousses	Galets	Mousses	Galets et mousses
VALLÉE D'AURE (au-dessus de 1 000 m)			36,6	17	22,5	20,3			29,7
VALLÉE D'AURE (au-dessous de 1 000 m)	14,6	29	21,8	16,8	25	22,3	9,4	10,8	8,8
HAUT-ADOUR	0	5,4	2,1	22,7	3,5	17,5			
BARONNIES	13,8	46	31	2,3	15,8	9,6			
CÔTEAUX DE GASCOGNE				8,4	28,5	14,2	2,8	4	3

Tableau IV. Pourcentage des nymphes par rapport à la population totale dans les bassins étudiés.

un peu plus tard dans la haute vallée de l'Adour. Dans la vallée d'Aure, au-dessous de 1000 m, le cycle débute au printemps dans les ruisseaux de la basse vallée, en été sur la Neste (où il peut se poursuivre jusqu'en hiver). Dans la haute vallée d'Aure, le cycle débute en juillet-août, à la fin de la fonte des neiges, et il est d'autant plus tardif que l'altitude est plus élevée ; la proportion des nymphes est par conséquent élevée de la fin de l'été au début du printemps (avant le début de la fonte des neiges). Sur les rivières de Gascogne, l'abondance des nymphes en été est due essentiellement aux espèces du genre *Torrenticola* (sauf *Torrenticola similis*) ; elle traduit un peuplement proche de celui des rivières des Pyrénées orientales, aux étiages d'été accentués, caractérisé par le genre *Torrenticola*.

5.3.1. — Cycle de *Torrenticola similis*

Les nymphes apparaissent en avril sur les rivières des Baronnies, — à la fin de l'été seulement en moyenne vallée d'Aure. Sur le ruisseau de Morère (haut Adour), elles apparaissent de la fin du printemps au début de l'été. *T. similis* présenterait donc une génération annuelle, — le cycle étant retardé en altitude. Les adultes disparaissent progressivement de la fin de l'automne à l'hiver.

Protzia invalvaris, *Sperchon clupei*, *Lebertia maglioi*, *Hygrobatas calliger*, *Atractides nodipalpis*, ont un cycle analogue, retardé en altitude.

Il n'est donc pas possible de conclure à l'existence de plusieurs générations annuelles chez *Hygrobatas calliger* et *Atractides nodipalpis*, comme Angelier, Decamps & Rey (1963) l'ont montré sur le Céret

(Tarn) et Lavandier & Dumas (1970) sur le ruisseau d'Agos (Htes-Pyrénées), — dont la température varie peu au cours de l'année.

5.3.2. — Cycle de *Atractides gibberipalpis*

Les pourcentages de nymphes les plus élevés paraissent se situer en été aux altitudes moyennes et au printemps dans les eaux les plus froides (Couplan). En fait, le cycle n'est pas net : on trouve nymphes et adultes de l'été au début du printemps suivant, des ♀ ovigères de l'hiver au début du printemps. Il faut noter que les récoltes de printemps correspondent au début de l'étiage sur les ruisseaux d'Ardengost et de Morère, mais avant le début de la fonte des neiges à Couplan, Eget et sur le ruisseau de Lavedan.

Le cycle de *Sperchon denticulatus* est analogue à celui d'*Atractides gibberipalpis*. Mais, en Suisse, Bader (1968) conclue à un cycle annuel dans le Jura, atteignant 1 an 1/2 en altitude. Lavandier & Dumas considèrent l'espèce comme annuelle.

Pour toutes les espèces, le synchronisme des différentes phases du cycle est moins net dans les mousses (où le rôle du courant et des crues est atténué) que sous les pierres ; moins net aussi sur les biefs dans lesquels la violence des crues est réduite (aval des retenues hydro-électriques).

5.4. — Cycles et période d'étiage

Chez *Torrenticola similis*, *Protzia invalvaris*, *Sperchon clupei*, *Lebertia maglioi*, *Hygrobatas calliger*, *Atractides nodipalpis*, et beaucoup d'autres espèces

des basses vallées (notamment *Aturus scaber* et *Kongsbergia materna*), le cycle débute au printemps ou en été, après la période des hautes eaux, alors que la température s'élève; il se termine à l'automne, alors que la température diminue et que commence la période des hautes eaux.

Atractides gibberipalpis, *Sperchon denticulatus* et nombre d'espèces de haute altitude, — *Feltria* notamment, — ont un cycle qui débute après la fonte des neiges. Il se poursuit en automne et durant l'hiver, c'est-à-dire durant la période d'étiage des cours d'eau à régime nival.

Ces deux types de cycles rappellent ce qu'on observe chez les Poissons : — Cyprinidés se reproduisant à la fin du printemps et alevins se développant au cours de l'été, durant l'étiage des rivières de plaine, — Salmonidés (sauf l'Ombre et la Truite arc-en-ciel) se reproduisant à la fin de l'automne tandis que les alevins se développent durant l'hiver. Ces deux types de reproduction correspondent à deux régimes des eaux, à deux périodes d'étiage différentes.

5.5. — Conclusions

Le régime des eaux apparaît non seulement comme le synchronisateur des cycles biologiques des Hydracariens, mais aussi comme un facteur limitant dans la répartition des espèces.

C. Motas (1928) a montré que certaines espèces d'Hydracariens ne pénétraient pas dans les massifs centraux alpins, mais seulement dans les Préalpes. Ce sont notamment :

- *Protzia rugosa*
- *Protzia brevipalpis*
- *Lebertia maglioi*
- *Torrenticola elliptica*
- *Feltria rouxi*
- *Aturus scaber*
- *Aturus asserculatus*
- *Aturus crinitus*
- *Kongsbergia materna*

Atractides gibberipalpis, *Feltria rubra*, *F. setigera*, *F. minuta* vivent à la fois dans les Préalpes et les massifs centraux, tandis que *Aturus elongatus* vit seulement dans les massifs centraux.

Nous retrouvons cette opposition entre espèces de *Mittelgebirge* et de *Hochgebirge*, des auteurs de

langue allemande, dans les Pyrénées :

— dominance du genre *Aturus*, *Torrenticola similis* (homologue pyrénéen de *T. elliptica*), *Lebertia maglioi*, *Atractides nodipalpis*, dans les cours d'eau du piémont pyrénéen.

— dominance du genre *Feltria*, *Atractides gibberipalpis*, *Sperchon denticulatus*,... dans les cours d'eau de la chaîne axiale, à fonte des neiges tardive et étiage d'hiver.

Les deux types biologiques d'Hydracariens mis en évidence dans les Alpes comme dans les Pyrénées correspondent à deux types de régime des eaux : nival et nival de transition d'une part, et pluvial et pluvio-nival d'autre part. A ces deux types biologiques, il faut ajouter les *Torrenticola* et quelques espèces comme *Pseudotorrenticola rhynchota*, abondants dans les rivières méditerranéennes à étiages d'été prononcés.

Si nous considérons maintenant une rivière, de l'amont vers l'aval, elle présente, le long de son profil d'équilibre :

- une zone à forte pente, où les galets sont constamment entraînés ; les mousses peuvent recouvrir roche-mère et gros blocs de rochers, assurant la continuité dans le temps des biotopes à Hydracariens.
- une zone à substrats de galets instables, de fonds remaniés à chaque crue.
- une zone où l'épaisseur des alluvions déposées par la rivière est importante. L'horizon superficiel est instable, mais la continuité dans le temps du biotope est assurée en profondeur.

La succession amont-aval des espèces, sur une rivière, correspond en fait à la succession de ces trois zones. Dans la zone instable vivent les espèces pionnières (*Lebertia*, *Sperchon*,...), à taux de reproduction important. Les espèces d'un même genre se sont diversifiées en colonisant les biotopes disponibles et se remplacent en fonction du courant et de la température.

Dans les mousses, et le milieu hyporhéique, où la continuité dans le temps du substrat est assurée, le taux de reproduction des espèces est plus faible. Lorsque les ressources nutritives sont diversifiées, plusieurs espèces d'un même genre (*Feltria*, *Aturus*,...) peuvent cohabiter (dans les mousses). Dans le milieu hyporhéique, les seules ressources nutritives sont des détritiques apportés par l'eau, et on n'observe généralement qu'une espèce par genre.

Nous pouvons maintenant établir une correspondance entre les associations d'Hydracariens et les types biologiques mis en évidence :

- a) Cours d'eau à régime nival :
 - zone des mousses : association II, à *Feltria*
 - zone d'instabilité : association III (*Atractides gibberipalpis* et *Sperchon denticulatus*), puis association V (*Sperchon hispidus*, *Lebertia maglioi*, *Torrenticola similis* et *Atractides nodipalpis*).
 - milieu hyporhéique : *T. similis* et espèces hyporhéiques strictes.
- b) Cours d'eau à régime pluvio-nival et pluvial :
 - zone des mousses : association IV (*Atrurus* et *Kongsbergia*)
 - zone d'instabilité : association VI (*Sperchon clupei*, *Sperchonopsis verrucosa*, *Torrenticola similis*, *Atractides nodipalpis*), puis association VII (*Torrenticola anomala* et *T. madritensis*).
 - milieu hyporhéique : *Torrenticola* et espèces hyporhéiques strictes.
- c) Cours d'eau des Coteaux de Gascogne :
 - zone des mousses non définie
 - zone d'instabilité : associations VII et VIII (*Lebertia porosa*, *Hygrobatas calliger*,... et *Torrenticola*).
 - milieu hyporhéique : *Torrenticola* et espèces hyporhéiques strictes.

Certaines associations correspondent pratiquement à un seul type biologique (association III, par exemple). D'autres réunissent plusieurs types biologiques, et on peut parler de *spectre biologique*. Ainsi, le peuplement de la basse vallée d'une rivière à régime nival peut être constitué à la fois par des espèces de régime pluvio-nival qui ont le temps de se développer entre juillet et l'automne, et des espèces de régime nival qui poursuivent leur développement durant l'hiver.

En aval d'une retenue hydro-électrique, en montagne, sur un bief de rivière à débit réservé et crue réduite, des espèces de régime pluvio-nival ou pluvial viennent s'ajouter aux espèces de régime nival (Neste d'Aure à Couplan et Eget, ruisseau de Lavedan).

Les paramètres topographiques et hydrologiques sont bien représentatifs des facteurs écologiques, mais ils ne suffisent pas, seuls, à expliquer le peuplement des eaux courantes. La continuité dans le

temps du biotope est un facteur écologique fondamental.

Enfin, aucun facteur écologique ne rend compte véritablement du peuplement des eaux à faible courant (sources limnocrènes,...) en haute altitude, et il faut faire appel à l'historique du peuplement. Un certain nombre d'espèces sont des relictuelles glaciaires : *Hydrovolzia placophora*, *L. dubia*, *L. zschokkei*, *Rivobates norvegicus*, *Feltria minuta*,... *Hydryphantes pyrenaicus*, proche d'une espèce sibérienne, peut aussi se rattacher à ce groupe. Ces espèces ont colonisé en haute altitude des biotopes équivalents à ceux qu'elles occupaient à un niveau plus bas durant les glaciations. Mais, en haute altitude, ces biotopes sont réduits, morcelés (mares, sources limnocrènes, petits biefs de ruisseaux à faible courant). L'association I ne s'insère pas dans la succession logique des associations le long d'un cours d'eau.

6. — Structure des communautés d'Hydracariens

6.1. — Indices biospécifiques

Nous avons utilisé trois indices pour caractériser la structure des communautés d'Hydracariens :

— *Indice de diversité de Fischer*, $S = \alpha \log_e (1 + N/\alpha)$, où S et N désignent le nombre d'espèces et d'individus et α l'indice de diversité.

— *Indice de dominance de Simpson*, $1/(N/N)^2$, où N_i et N désignent respectivement le nombre d'individus de l'espèce i et le nombre total d'individus.

— *Indice E/G* (nombre d'espèces/nombre de genres).

Ce dernier indice rend compte de deux règles de bioécotique de Thienemann (1939) :

— les biotopes aux conditions ambiantes défavorables comportent un grand nombre de genres avec chacun peu d'espèces.

— les biotopes aux conditions ambiantes favorables comportent un nombre réduit de genre avec chacun un grand nombre d'espèces.

Globalement (tableau V), les trois indices paraissent suivre le facteur amont-aval. L'indice de diversité et le rapport E/G s'élèvent de la source au cours inférieur, tandis que l'indice de Simpson tend vers 0. A altitude égale, la diversité est plus élevée dans les mousses que sous les galets. α et E/G élevés et D faible paraissent liés à la continuité dans le temps

Tableau V. Évolution amont-aval des indices Fisher (α), de Simpson (D) et du rapport Espèces/Genres.

	STATION AMONT	α	D	E/G		STATION AVAL	α	D	E/G
Substrats de mousses :									
— Arros	81	2	0,75	1,1		96	3,2	0,17	1
— Esqueda (aff. Arros)	84	3	0,82	1,3		96 (Arros)	3,2	0,17	1
— Saux	6	3,1	0,19	1,3		19	4,2	0,18	1,1
— Arsoué	13	1	0,57	1,2		72 (Lortet)	5	0,06	1,5
— Louron	32	2,1	0,43	1		61	2,7	0,2	1,28
— Bareille	42	4,3	0,2	1,2		58	4,3	0,2	1,12
— Ardengost	39	7	0,1	1		65	2,8	0,1	1,5
— Beyrède	63	2,5	0,45	1,17		69	2,5	0,22	1,14
— Nistos	75	2,5	0,41	1,27		77	3	0,38	1,2
— Camoudiet	99	3	0,38	1		102	3,2	0,01	1
— Hourc	103	2,5	0,4	1,2		104	2,9	0,43	1
Substrats de galets :									
— Arros	80	1,5	0,48	1,25		95	3,2	0,28	2
— Badet	11	1,8	0,34	1,5		44 (Eget)	2,7	0,29	1,8
— Moudang	43	1	0,48	1,2		59 (Grézian)	3	0,15	2,2
— Louron	33	1	0,56	1		60	2,8	0,24	2,3
Moyenne des stations à substrats de mousses :	Amont	2,75	0,34	1,2		Aval	3,4	0,17	1,17
Moyenne des stations à substrats de galets :	Amont	1,3	0,55	1,25		Aval	2,9	0,24	2
Moyenne des stations de la vallée d'Aure :	Au-delà de 1800 m	2,15	0,4	1,3		Au-dessous de 1800 m	4	0,24	1,15
Moyenne des stations de l'Adour	9 stations	2,3	0,31	1,17					
Moyenne des stations des Baronnies :	19 stations	2,6	0,4	1,3					
Moyenne des stations du Gers :	7 stations	4,7	0,19	1,6					

du biotope, à la présence de quelques genres (*Torrenticola*, *Feltia*, *Aturus*) qui peuvent être représentés par plusieurs espèces dans chaque station.

En fonction de leurs indices biospécifiques, les stations prospectées peuvent être regroupées en trois catégories :

— les stations à peuplement de type *pionnier*. Nombre moyen d'espèces : 5,8. — α moyen : 1,2. — D moyen : 0,7. — E/G moyen : 1,2. Ces stations sont des sources ou des ruisseaux de faible numéro d'ordre. En fait, ces indices moyens ne correspondent pas exactement à la réalité, car nous avons éliminé des analyses 13 stations comportant moins de 3 espèces.

— les stations à peuplement de type *climacique*. Nombre moyen d'espèces : 10. — α moyen : 2,5. —

D moyen : 0,14. — E/G moyen : 1,5. Ce sont 20 stations de mousses ou de galets de basse altitude.

— entre ces deux extrêmes, une quarantaine de stations intermédiaires. Nombre moyen d'espèces : 8,16. — α moyen : 1,5. — D moyen : 0,4. — E/G moyen : 1,3.

6.2. — Diagrammes rangs-fréquences en fonction du type de peuplement

Pour les trois types de peuplement mis en évidence par les indices biospécifiques (tableau V), nous avons établi un diagramme rang-fréquence (Frontier 1977 a et b). La fréquence relative de chaque espèce (pourcentage de la population) est portée en

Fig. 14. Diagramme rang-fréquence. 14 A : Diagramme correspondant à la moyenne des peuplements pionniers, climaciques et intermédiaires. 14 B : Diagramme correspondant aux peuplements d'Arsoüé (st. 16), de l'Ayguette (st. 89) et du Boués (st. 94).

ordonnée, et son rang (par ordre décroissant de fréquence) en abscisse (fig. 14 : échelle logarithmique en abscisse et en ordonnée).

La courbe correspondant aux peuplements *pionniers* a une allure concave vers le haut, dans sa partie gauche, — indiquant la prédominance d'un petit nombre d'espèces. Frontier décrit ensuite une inflexion de la courbe, qui devient convexe dans sa partie droite. Cette inflexion est à peine marquée (fig. 14 A). La courbe correspondant aux peuplements dits *climaciques* est entièrement convexe, tandis que celle correspondant aux peuplements intermédiaires se situe entre les deux précédentes.

Mandelbrot (1953) a montré que le problème des alignements remarquables des mots d'une langue dans les diagrammes rang-fréquence se ramenait au problème de l'adaptation d'un code à un canal d'information, — de façon à ce que la quantité d'information transmise par unité de temps ou unité de coût soit maximale. Lorsque tous les symboles ont

le même coût, l'information maximale est obtenue par leur équifréquence ; lorsqu'ils ont des coûts différents, les plus coûteux sont les plus rares. Mandelbrot en déduit la loi rang-fréquence des symboles : $p_n = P(n + B)^{-\gamma}$; la courbe est asymptote à la droite $\log p - \log n$, où p_n est la fréquence du symbole de rang n . P varie avec le nombre de symboles ($P = 100$ lorsqu'on l'exprime en fréquence relative) ; B détermine le décollement de la courbe sous l'asymptote, en ordonnée ; γ correspond à la pente de l'asymptote.

Les diagrammes rang-fréquence établis pour le phytoplancton des lacs d'Auvergne (Devaux 1976), le microplancton du golfe de Marseille (Travers 1971), des Ptéropodes (Frontier 1974) ou des Chaetognathes (Frontier & Bour 1976), sont sensiblement rectilignes, — c'est-à-dire avec de faibles valeurs de B . Ils correspondent à la présence d'espèces dont le coût (ici, la taille) est très différent : les espèces les plus grandes sont les plus rares. La pente de la

Fig. 15. Hiérarchisation des espèces sur les cinq premiers axes.

courbe se rapproche de l'optimum décrit par Mandelbrot pour la linguistique : $\gamma = 1$ et B voisin de 0.

Pour la moyenne des peuplements en Hydracariens de type *climacique*, la courbe obtenue correspond à la relation

$$P_n = 100 (n + 1,5) - 1,6$$

La pente ($\gamma = 1,6$) est proche de la pente optimum de Mandelbrot. Mais B plus élevé ($B = 1,5$) traduit une certaine équifréquence des espèces au stade *climacique*. B reflète probablement la présence de genres comme *Feltia*, *Aturus*, *Torrenticola*, comportant chacun plusieurs espèces de taille sensiblement égale. La valeur de B pourrait caractériser les taxocoenoses d'Hydracariens dans les peuplements climaciques.

6.3. — Hiérarchisation des espèces à partir de l'analyse factorielle des correspondances (fig. 15)

La hiérarchisation des espèces tirée des cinq premiers axes de l'analyse factorielle des correspondances montre des corrélations étroites entre celles-ci, — à basse altitude et dans les mousses, — et des corrélations beaucoup plus lâches en haute altitude (même dans les mousses).

La presque totalité des espèces des associations VII et VIII (Coteaux de Gascogne) sont corrélées à des niveaux égaux ou supérieurs à 0,9 % (0,96 pour *Torrenticola stadleri* et *T. amplexa*). Les associations de haute altitude apparaissent par contre à des niveaux de liaison de 0,66 à 0,81.

Il est intéressant de noter à quels niveaux se

regroupent entre elles les différentes associations. L'ensemble des espèces de haute altitude constitue un peuplement isolé, ne se regroupant aux autres associations qu'au niveau 0,78 (*Feltria rubra* et *F. bispinosa*), 0,76 (*Lebertia zschokkei* et *Sperchon glandulosus*), 0,66 (*Feltria minuta*) et même 0,47 (*Lebertia dubia* et *Paniscus michaeli*). L'isolement de l'association I par rapport aux autres associations (5.4) est ainsi vérifié.

Un ensemble de 6 espèces (association III). — *Paniscopsis thori*, *Sperchon denticulatus*, *Sp. brevisstris*, *Atractides gibberipalpis*, *A. loricatus* et *Feltria armata*, — ne se regroupe aux autres qu'au niveau 0,84. Ce sont les espèces des massifs centraux, aux étages d'hiver. De même, *Torrenticola amplexa* et *T. stadleri* (regroupement avec les autres espèces au niveau 0,82) sont des espèces isolées caractéristiques des eaux à débit estival réduit.

Enfin, *Paniscopsis curvifrons* et *Aturus elongatus processiger* sont également plus isolées que ne laisse prévoir leur appartenance à l'association IV. En fait, elles sont plus sténothermes que les autres espèces de l'association et se retrouvent, sans être jamais abondantes, à des altitudes plus élevées.

6.4. — Conclusions

La stabilité dans le temps du substrat se traduit par une structuration du peuplement, avec des espèces à taux de reproduction plus faible et la présence simultanée de plusieurs espèces par genre. L'indice de Fisher élevé, l'indice de Simpson proche de 0, rendent compte de la diversité des espèces dans les biotopes à continuité dans le temps assurée.

Les diagrammes rang-fréquence suggèrent une « gestion de l'information interne en fonction d'un coût attaché à chaque espèce » (Frontier 1976). Un coût correspondant à la taille est en fait un coût énergétique. Mais il ne faut pas oublier que la dimension des feuilles des mousses et le diamètre des interstices limitent la taille des espèces muscicoles et hyporhéiques. L'équifréquence constatée dans les peuplements à large continuité temporelle est traduite par la valeur élevée de B, qui pourrait caractériser les taxocoenoses d'Hydracariens.

Enfin, la hiérarchisation des espèces confirme l'isolement de l'association I dans la succession amont-aval.

7. — Équilibre dynamique des peuplements d'eaux courantes

7.1. — Stations à large continuité spatio-temporelle

Une structuration croissante des taxocoenoses, de l'amont vers l'aval, a été mise en évidence par les indices de diversité et de dominance, le rapport E/G et les diagrammes rang-fréquence. Mais ces indices ont été calculés sur la station la plus élevée et la plus basse de chaque cours d'eau (tableau V). Nous avons négligé des stations intermédiaires à diversité parfois très élevée et également éliminé des analyses les stations comportant moins de 3 espèces.

La majeure partie de ces dernières stations, à faible diversité, est située au niveau de l'étage montagnard, lorsque la pente s'accroît et entraîne une trop grande instabilité du substrat de galets (association III). *Sperchon denticulatus* et *Atractides gibberipalpis* sont les dernières espèces qui subsistent, avant la disparition de la faune pétricole. Les autres stations comportant également moins de 3 espèces sont des biotopes de surface réduite (sources,...).

Une surface de mousses importantes, à 1100 m d'altitude, en courant lent à vif, sur le ruisseau de la Mousquère (Arsoué, st. 16) héberge 12 espèces, dont 4 appartiennent au seul genre *Feltria* :

<i>Feltria rubra</i>	25 % des individus
<i>Sperchon denticulatus</i>	21 %
<i>Feltria armata</i>	19 %
<i>Atractides gibberipalpis</i>	10 %
<i>Torrenticola similis</i>	6 %
<i>Feltria minuta</i>	5 %
<i>Feltria bispinosa</i>	4 %
<i>Atractides loricatus</i>	3 %
<i>Protzia invalvaris</i>	2 %
<i>Paniscus michaeli</i>	)
<i>Torrenticola anomala</i>	) 5 %
<i>Hydrovolzia placophora</i>	)

L'indice de diversité ($\alpha = 4$), l'indice de Simpson ($D = 0,13$) indiquent l'absence de dominance. E/G = 1,7. Les 12 espèces appartiennent à 3 associations différentes (associations I, II et III).

A 2080 m, sur une surface importante d'Hypnacees du ruisseau d'Estarragne, Mattei (1966) a recueilli 7 espèces :

<i>Feltria armata</i>	31 %
<i>Feltria bispinosa</i>	25 %

<i>Feltria minuta</i>	18 %
<i>Feltria quadrispinosa</i>	12 %
<i>Feltria rubra</i>	10 %
<i>Lebertia</i> (2 espèces)	4 %

La diversité est faible ; mais une équiréquence relative des espèces, un rapport E/G égal à 3,5 traduisent cependant, malgré l'altitude, l'évolution vers un peuplement de type *climacique*. Ceci avec un groupe d'espèces du genre *Feltria* muscicoles, caractéristiques du régime des eaux nival.

Au niveau de l'étage montagnard, lorsque la pente des cours d'eau s'accroît, les substrats sont variés, des graviers aux blocs de rochers, mais morcelés. C'est la zone de contact entre les associations II (mousses) et III (mousses et galets). Dans les mousses, α est élevé, mais D traduit la dominance de quelques espèces à fort taux de reproduction (nymphe de *Sperchon denticulatus* et *Atractides gibberipalpis*, notamment) :

— sur la Neste de Couplan (st. 28), 16 espèces vivent dans les mousses, mais 5 seulement représentent 90 % des individus ($\alpha = 3,8$; $D = 0,59$).

— dans des mousses de la Neste d'Aure à Eget (st. 45), 15 espèces, dont 4 représentent 90 % des individus ($\alpha = 2$; $D = 0,33$)

— dans des mousses sur le ruisseau de Lavedan (st. 48), 14 espèces, dont 3 représentent 75 % des individus ($\alpha = 3$; $D = 0,23$).

Mais aux mêmes niveaux, le peuplement des galets est pratiquement réduit à *Sperchon denticulatus* et *Atractides gibberipalpis* (association III).

Sur des cours d'eau affluents de la Neste d'Aure, dans les Baronnies et sur les Coteaux de Gascogne, un certain nombre de stations sont aussi caractérisées par une diversité exceptionnelle, supérieure à la diversité moyenne (tableau V) : ainsi les stations 78 (Nistos), 89, (Ayguette) ou 94 (Bouès).

NISTOS (station 78, galets). — 13 espèces

	% individus
<i>Torrenticola similis</i>	37 %
<i>Lebertia fimbriata</i>	27 %
<i>Torrenticola anomala</i>	8 %
<i>Protzia invalvaris</i>	6 %

<i>Torrenticola madritensis</i>	5 %
<i>Sperchon clupeiifer</i>	4 %
<i>Lebertia insignis</i>	3 %
<i>Hygrobatas nigromaculatus</i>	3 %
<i>Atractides nodipalpis</i>	1,5 %
<i>Hygrobatas calliger</i>	1,5 %
<i>Sperchonopsis verrucosa</i>	1,5 %
<i>Pseudotorrenticola rhynchota</i>	1,5 %
<i>Sperchon hispidus</i>	1 %

$$\alpha = 3. — D = 0,2. — E/G = 1,8$$

AYGUETTE (station 89, mousses). — 23 espèces.

<i>Sperchon clupeiifer</i>	16 %
<i>Torrenticola similis</i>	14 %
<i>Hygrobatas fluviatilis</i>	14 %
<i>Atractides nodipalpis</i>	12 %
<i>Atractides gibberipalpis</i>	9,5 %
<i>Protzia invalvaris</i>	4,2 %
<i>Lebertia maglioi</i>	4,2 %
<i>Sperchon denticulatus</i>	
<i>hibernicus</i>	3,5 %
<i>Lebertia porosa</i>	3,1 %
<i>Torrenticola anomala</i>	3 %
<i>Kongsbergia materna</i>	2 %
<i>Sperchonopsis verrucosa</i>	2 %
<i>Hygrobatas calliger</i>	1,4 %
<i>Protzia rontunda</i>	0,7 %
<i>Paniscus torrenticolus</i>	0,7 %
<i>Atractides tener</i>	0,7 %
<i>Aturus crinitus</i>	0,7 %
5 espèces	2,3 %

$$\alpha = 6. — D = 0,08. — E/G = 2,1$$

Cette liste confirme le fait que l'opposition espèces muscicoles-espèces pétricoles s'estompe à basse altitude.

BOUES (Station 94, galets). 14 espèces.

<i>Torrenticola amplexa</i>	17 %
<i>Torrenticola brevirostris</i>	12 %
<i>Lebertia maglioi</i>	11 %
<i>Torrenticola similis</i>	9 %
<i>Torrenticola madritensis</i>	9 %

<i>Torrenticola stadleri</i>	8,5 %
<i>Hygrobatas calliger</i>	8,5 %
<i>Atractides nodipalpis</i>	
<i>pennatus</i>	6 %
<i>Lebertia porosa</i>	3,5 %
<i>Sperchon clupeiifer</i>	)
<i>Pseudotorrenticola</i>	)
<i>rhynchota</i>	) 9,5 %
<i>Atractides lunipes</i>	)
<i>Woolastookia rotundifrons</i>	)

$\alpha + 6. - D = 0,04. - E/G = 2.$

Trois stations seulement, 16 (Arsoué), 89 (Ayguette) et 94 (Boués) représentent 39 des 82 espèces recueillies sous les pierres ou dans les mousses.

Avec 4 stations (les trois précédentes et la st. 28 (Couplan), 46 espèces sur 82.

Avec 5 stations (les quatre précédentes et la st. 78, (Nistos), 49 espèces sur 82.

Dans chacune de ces cinq stations figurent des espèces appartenant à plusieurs associations. Les huit associations mises en évidence par l'analyse factorielle des correspondances sont regroupées en 3 stations seulement :

- st. 16 (Arsoué) associations I, II et III
- st. 89 (Ayguette) associations IV, V et VI
- st. 94 (Boués) associations VI, VII et VIII.

Les cinq stations citées sont situées à des altitudes très différentes (300 à 1380 m), un régime des eaux de type nival, pluvio-nival ou pluviothermique, des températures estivales entre 8 et 16 ° C, des substrats de mousses ou de galets. Mais elles ont en commun :

- la largeur du lit (2 à 5 m)
- un long bief présentant un substrat homogène (quelques dizaines à quelques centaines de mètres)
- une épaisseur importante d'alluvions pour les substrats de galets.

Tous ces caractères assurent la continuité dans l'espace du biotope.

- une pente faible (1 à 3 %)
- des crues réduites, érodant peu le substrat.

Ces caractères assurent la stabilité, la continuité dans le temps du biotope.

La structuration croissante des taxocoenoses d'Hydracariens, de l'amont vers l'aval, ne traduit

pas seulement une réduction des espèces avec l'altitude. Sur un cours d'eau, de l'aval vers l'amont, la surface des biotopes se réduit, et on tend vers une mosaïque de substrats de petites dimensions, aux facteurs écologiques de plus en plus accentués, qui sélectionnent un type biologique bien défini.

Mais, à toute altitude, lorsqu'un biotope présente une surface et une continuité dans le temps importantes, la diversité spécifique et la structuration des taxocoenoses s'accroissent.

Le facteur surface, dans les analyses factorielles des correspondances, a été pris en compte seulement pour les mousses. Le facteur continuité temporelle a été évoqué de façon indirecte, par l'intermédiaire de la pente. Quant à la violence des crues, facteur d'érosion du substrat et de destruction des organismes benthiques, il a rarement pu être évalué.

7.2. — Équilibre dynamique des peuplements

De l'analyse factorielle des correspondances, nous avons tiré un classement des espèces suivant une succession amont-aval (3.1.). Ce classement ne correspondait pas entièrement à la réalité, et nous avons reconnu des types biologiques d'Hydracariens (en fonction d'accommodements à trois types de substrats et trois types de régime des eaux). On peut ainsi définir le peuplement d'une station par un *spectre biologique*, — pourcentage des différents types biologiques en fonction d'un complexe stationnel. La continuité du biotope dans l'espace et dans le temps fait partie du complexe stationnel. La continuité spatiale a une influence sur la structure de la taxocoenose ; la continuité temporelle pourrait déterminer la stratégie (r ou k) de reproduction des espèces.

Les modalités du peuplement des eaux courantes par les Hydracariens rappellent celles du peuplement des mousses corticales par les Thécamoëbiens. Selon Bonnet (1973), « la colonisation des mousses du sol est aisée, car les biotopes sont plus ou moins continus et leur continuité dans le temps bien assurée. De plus, elles sont en relation directe avec le réservoir inépuisable d'individus que constitue le sol. Une fraction du biotope détruite accidentellement est rapidement recolonisée, et, lorsqu'il n'y a pas de facteurs écologiques extrêmes, les mousses du sol présentent une grande diversité spécifique. Le peuplement des mousses corticales est par contre sujet à de nombreux aléas : biotopes discontinus,

dessiccation rapide, colonisation à partir du sol malaisée,... La colonisation du biotope par de nouvelles espèces est difficile et fluctuante, — surtout lorsque les arbres sont isolés. Le caractère problématique de la colonisation des mousses corticales a pour conséquence une indépendance entre la diversité spécifique et le caractère plus ou moins favorable des facteurs écologiques ».

Le peuplement des mousses corticales par les Thécamoebiens et des eaux courantes par les Hydracariens pose des problèmes identiques à ceux que Mac Arthur & Wilson (1963) et Mac Arthur (1967) ont abordé à propos du peuplement des îles :

- une communauté insulaire est en équilibre dynamique, — les extinctions locales étant en moyenne compensées par des immigrations de la même espèce ou d'autres espèces.
- la diversité spécifique est fonction de la surface du territoire.
- le taux d'immigration diminue lorsque s'accroît la distance entre l'île et le réservoir d'espèces que représente le continent et les autres îles.

Le modèle d'équilibre de Mac Arthur & Wilson s'applique également aux « îles virtuelles », — biotopes isolés comme un lac au milieu des terres, une source, un bief à courant lent sur une rivière à courant rapide,... Si la diversité spécifique diminue avec la surface du biotope, le peuplement des « îles virtuelles » de très petite surface doit être à la limite aléatoire, et cela d'autant plus que les biotopes sont éloignés les uns des autres.

La continuité temporelle des sources est assurée, mais non leur continuité spatiale ; elles constituent de véritables îles. Sur les 32 espèces d'Hydracariens recensées par Motas (1928) des sources du Dauphiné, 17 n'ont été citées qu'une seule fois ; 5 espèces, 2 fois ; 3 espèces, 3 fois. Les espèces les plus citées sont *Sperchon denticulatus* (11 fois), *Lebertia zschokkei* (9 fois), *Lebertia tuberosa* et *Feltia minuta* (8 fois), et *Sp. glandulosus*, (7 fois), c'est-à-dire des espèces appartenant aux associations I et II (mousses et galets), qui ne caractérisent pas seulement les sources, mais aussi le cours supérieur des cours d'eau à régime nival. Les espèces strictement liées aux sources sont rares.

La faible surface des sources a pour conséquence une faible diversité spécifique, et leur isolement limite l'immigration des espèces strictement inféodées à ce biotope. La distribution de ces espèces

devient aléatoire. Le phénomène de dérive, à ce niveau, joue plus en faveur de l'émigration que de l'immigration.

L'immigration par dérive joue un rôle plus important dans les stations des cours moyens et inférieurs. C'est peut-être la raison pour laquelle l'analyse factorielle des correspondances basée sur le seul critère présence-absence n'a pas permis de différencier les profils de chaque station d'un profil moyen (à l'exception, précisément, des stations de haute altitude et des Coteaux de Gascogne, isolées écologiquement et géographiquement) : il existe dans chaque station quelques espèces, représentées par très peu d'individus, et dont le type biologique ne correspond pas obligatoirement au complexe stationnel. Leur présence est probablement liée à une immigration par la dérive et leur survie peut être aléatoire. On retrouve ainsi, dans la basse vallée de la Neste d'Aure, après la fonte des neiges, des espèces de la haute vallée qui disparaissent ensuite.

Mais, en utilisant les critères d'abondance dans les analyses, nous avons retiré leur poids aux espèces faiblement représentées. En outre, plus de la moitié des espèces récoltées ont été éliminées des analyses parce qu'elles figuraient dans deux stations au plus.

Un certain nombre de ces espèces ne figurant pas dans les analyses sont liées aux sources, et leur distribution est de caractère plus ou moins aléatoire :

Hydrovolzia placophora
Hydrovolzia cancellata
Trichothyas petrophila
Lebertia stigmatifera
Hygrobatas norvegicus
Atractides nodipalpis fonticolus
Atractides tener
Atractides vaginalis
Atractides lunipes,...

D'autres espèces vivent dans le milieu hyporhéal, — de façon stricte ou préférentielle, et leur présence dans l'horizon superficiel des galets est inhabituelle :

Wandesia thori
Torrenticola fagei
Torrenticola remyi
Atractides latipalpis
Atractides pumilus
Ljanja bipapillata
Woolastookia rotundifrons
Kongsbergia clypeata

Certaines sont endémiques pyrénéennes :

Hydryphantes pyrenaicus
Torrenticola fagei
Feltria quadrispinosa
Aturus prenanti
Aturus villosus

Enfin, quelques espèces sont, dans les Pyrénées, à la limite sud de leur aire de répartition :

Lebertia sefvei
Lebertia salebrosa
Feltria rouxi
Aturus spatulifer
Kongsbergia rutnieri

tandis que *Lebertia lusitanica* est une espèce connue d'Espagne et *Atractides subasper* une espèce commune sur le littoral méditerranéen et toujours rare ailleurs.

La dispersion des Hydracariens s'effectue par deux voies différentes :

— les larves sont parasites externes des imagos d'Insectes à larves aquatiques. La dispersion peut se faire dans toutes les directions.
 — nymphes et adultes dérivent avec le courant, vers l'aval. Cette dérive affecte surtout les espèces de l'horizon superficiel des galets.

Nous ne connaissons pas la capacité de dispersion des larves d'Hydracariens ; elle doit dépendre de la durée du stade, et de la capacité de dispersion de l'hôte. Mais le nombre élevé d'espèces représentées par quelques individus dans un nombre restreint de stations suggère un taux d'immigration beaucoup plus limité pour les Hydracariens des sources, muscicoles ou hyporhéiques que pour les Hydracariens pétricoles.

En résumé, l'équilibre dynamique des taxocénoses d'Hydracariens est réalisé avec un nombre élevé d'espèces dans les stations à large continuité spatio-temporelle, — surfaces importantes d'Hydracariens, alluvions profondes des basses vallées, biefs épargnés par les crues. La diversité spécifique est de plus en plus faible lorsque la continuité temporelle (horizon superficiel des zones à forte pente) et la continuité spatiale (morcellement et isolement des biotopes) diminue. A la limite, le peuplement prend un caractère aléatoire.

8. — Conclusions

Cette étude des Hydracariens des Pyrénées centrales et des Coteaux de Gascogne nous a permis de mettre en évidence un certain nombre d'associations. Celles-ci sont corrélées avec des paramètres hydrologiques et topographiques, — régime des eaux, altitude de la source et de la station, pente, surface du bassin versant, substrat, — qui constituent un *complexe stationnel* aux caractéristiques indépendantes des variations saisonnières.

Ces paramètres rendent compte de facteurs écologiques comme le nombre de degrés-jours, l'instabilité du substrat. Parallèlement, des *types biologiques* d'Hydracariens ont été déterminés, en fonction du cycle biologique, du taux de reproduction, de la nature du substrat.

Parmi les facteurs écologiques qui sont à l'origine de la sélection de certains types biologiques figure d'abord le régime des eaux. L'écoulement des eaux de pluie peut être immédiat ou différé (neige) d'un cours laps de temps : ce sont les régimes pluvial ou pluvio-nival, à hautes eaux d'hiver ou de début de printemps. Le cycle des Hydracariens (du développement de l'oeuf à la ponte des femelles) se déroule du printemps à la fin de l'été (la plupart des *Aturus*, *Kongsbergia*, *Hygrobatas calliger*, *Atractides nodipalpis*, *Torrenticola similis*,...). Le cycle est retardé en altitude.

Les régimes nival ou nival de transition sont caractérisés par une crue de printemps et début d'été, résultant de la fonte des neiges. Cette période correspond à une phase de repos de la faune. Le cycle des Hydracariens se déroule alors de la fin de l'été à la fin de l'hiver, — c'est-à-dire à basse température. Enfin, sur les cours d'eau à étiage d'été accentué (régime pluviothermique des rivières gasconnes), un certain nombre d'espèces (appartenant surtout au genre *Torrenticola*) peuvent subsister en se développant au cours de l'été.

Le substrat joue ensuite un rôle décisif. Comme dans les sols terrestres, on peut distinguer les mousses, l'horizon superficiel des galets (litière), le milieu hyporhéique de surface (milieu édaphique) et de profondeur (milieu endogé). A chacun de ces biotopes correspond un type biologique d'Hydracariens.

Sur une rivière ayant atteint son profil d'équilibre, les mousses se développent sur le cours supérieur, fixées sur des substrats stables (roche-mère,

blocs de rochers) non remaniés par les crues. Puis apparaissent les galets, et l'épaisseur de leurs dépôts s'accroît dans la basse vallée. L'horizon superficiel des fonds de galets est instable, susceptible d'être remanié à chaque crue. Par contre, en profondeur, la stabilité dans le temps du milieu hyporhéique est assurée.

Dans l'horizon superficiel des fonds de galets vivent des espèces opportunistes, — *Sperchon*, *Lebertia*, *Hygrobatas*, *Atractides* du groupe *gibberipalpis-nodipalpis*. La pente joue un rôle fondamental dans leur répartition.

Les Hydracariens muscicoles vivent essentiellement dans les Hynacées, mousses couchées sur leur substrat et dont les feuilles, en forme de cupule, assurent une protection contre le courant aux espèces de petite taille. A la continuité dans le temps du biotope correspond un nombre d'œufs réduit et la présence simultanée de plusieurs espèces d'un même genre dans le biotope (*Feltria*, *Aturus*), — probablement en fonction de ressources diversifiées.

Enfin, le milieu hyporhéique est colonisé par des espèces qui l'habitent de façon préférentielle (*Torrenticola*,...) ou stricte. A la continuité dans le temps du biotope correspond également la réduction du nombre d'œufs par femelle. Les lignées muscicoles et hyporhéiques sont souvent proches sur le plan phylétique (genres *Feltria*, *Aturus*, *Kongsbergia*, *Atractides* du groupe *loricatus*,...).

Aux successions de substrats sur le profil en long d'une rivière correspondent par conséquent des types biologiques d'Hydracariens, de l'amont vers l'aval :

— association muscicole — association de galets — associations de galets + association hyporhéique.

Les espèces constituant ces associations sont évidemment différentes suivant le régime des eaux :

— en régime nival, *Feltria* muscicoles et *Atractides gibberipalpis-Sperchon denticulatus* dans l'horizon superficiel des galets.

— en régime pluvio-nival ou pluvial, *Aturus-Kongsbergia* muscicoles et *Atractides nodipalpis-Sperchon cluifeifer* dans l'horizon superficiel des galets.

Les successions d'espèces amont-aval que révèle l'analyse factorielle des correspondances correspondent à un classement. Il est plus juste de parler de *types biologiques* et de *spectres biologiques* corres-

pondant à des *complexes stationnels*.

Ainsi, une station de piémont sans crue hivernale accusée pourra héberger des espèces de régime pluvial en été et de régime nival en hiver. Une retenue détournant la crue de printemps permet le développement d'espèces de régimes pluvial et nival.

L'étude de la structure des communautés d'Hydracariens montre une diversité croissante de l'amont vers l'aval, plus élevée également dans les mousses que dans l'horizon superficiel des galets. L'indice de dominance et les diagrammes rang-fréquence traduisent la dominance d'un nombre réduit d'espèces sur le cours supérieur (écosystèmes pionniers), tendant vers l'équifréquence d'un certain nombre d'espèces de taille voisine sur le cours inférieur (écosystèmes matures, ou climaciques).

Cependant, il existe un petit nombre de stations privilégiées, dans lesquelles le nombre d'espèces se situe très au-dessus de la moyenne, à indice de diversité élevé et indice de dominance faible. Ces stations sont caractérisées par une surface importante et l'absence de facteurs écologiques dominants (crues détournées ou diminuées, pente faible, forte épaisseur des alluvions. La continuité du biotope est assurée à la fois dans l'espace et dans le temps. Chaque station héberge trois à quatre associations d'Hydracariens, correspondants à autant de types biologiques, et habituellement séparées.

Lorsqu'on remonte une rivière vers sa source, la pente devient de plus en plus forte, et certains types biologiques sont ainsi éliminés. De plus, les biotopes sont de plus en plus morcelés : la continuité spatiale diminue de l'aval vers l'amont.

Le mode de peuplement des eaux courantes par les Hydracariens s'apparente à celui des mousses corticoles par les Thécamoebiens, et, plus généralement, à celui des îles, réelles ou virtuelles. Le nombre d'espèces d'un biotope est d'autant plus réduit que sa surface est plus faible et son isolement plus grand. A la limite, — dans les sources, par exemple, — le peuplement peut devenir aléatoire. Le fait que, dans les biotopes de haute altitude à surface exceptionnellement élevée (Mousquière sur le plateau d'Arsoùé,...), la communauté se rapproche du type climacique appuie cette conception.

Travaux cités

- Angelier (C.). — 1950. — La faune Hydracarienne du Massif du Néouvielle. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 22, 3 : 232-237.
- Angelier (E.). — 1953. — La notion de frontière biogéographique. Quelques exemples de répartition des Hydracariens dans les Pyrénées. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 262 : 47-47.
- Angelier (E.). — 1957. — La répartition des Hydracariens dans les Pyrénées et la notion de frontière biogéographique. *Abh. Nat. Ver. Bremen*, 35 (1) : 24-30.
- Angelier (E.), Decamps (H.) & Rey. — 1963. — Les Hydracariens du Céret : étude systématique et écologique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 98 : 459-500.
- Bader (C.). — 1968. — Verläufige Resultate einer jahreszeitlichen Untersuchungen an Bachhydracarienen. *Rev. Suisse Zool.*, 75 : 498-505.
- Bonnet (L.). — 1973. — Le peuplement thécamoebien des mous- ses corticales. *Protostilologica*, 9 : 319-338.
- Bouguenec (V.), Meurgues (S.) & Sourzac (C.). — 1984. — Introduction à l'étude d'une rivière pyrénéenne aménagée : La NESTE d'Aure. Mém. D.E.A. Ecologie, Toulouse : 158 p.
- Cuinat (R.). — 1971. — Principaux caractères observés sur cin- quante rivières à truites françaises. Influence de la pente et du calcium. *Annl. Hydrobiol.*, 2 : 187-207.
- Dawson (F.H.). — 1973. — Notes on the production of stream bryophytes in the high Pyrenees (France). *Annl. Limnol.*, 9 : 231-240.
- Decamps (H.). — 1967. — Ecologie des Trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Annl. Limnol.*, 3 : 399-577.
- Devaux (J.T.). — Intérêt de l'utilisation des diagrammes de Fron- tier pour délimiter les stades des successions phytoplanton- niques. *C.R. Acad. Sci., Paris*, sér. D, 282 : 1499-1501.
- Frontier (S.). — 1977 a. — Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 8 : 445-464.
- Frontier 1977 b. — Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *Bull. Rech. Océanogr.*, 1 (3) : 35-48.
- Gazagnes (G.). — 1983. — Contribution à l'étude de la dérive des Invertébrés sur la haute NESTE d'Aure : impact des aménage- ments hydro-électriques. Thèse spécialité Ecologie, Toulouse : 104 p.
- Huet (M.). — 1946. — Note préliminaire sur les relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. Règle des pentes. *Biol. Jahrb. Dodonaea*, 13 : 232-234.
- Huet (M.). — 1949. — Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Hydrobiol.*, 11 : 332-351.
- Lambert (R.). — 1975. — Recherches hydrologiques dans le Sud- est du Bassin garonnais. Thèse Univ. Toulouse II : 750 p.
- Lauga (J.) & Thomas (A.). — 1978. — Etude écologique des *Athe- ricidae* et *Rhagionidae* torrenticoles du sud de la France par l'analyse factorielle des correspondances. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 114 : 274-287.
- Lavandier (P.) & Dumas (J.). — 1970. — Etude écologique de la faune aquatique de la Cressonnière d'Agos (Htes-Pyrénées : cycles de développement. Répartition. Thèse de spécialité Hydrobiologie, Toulouse : 158 p.
- Mac Arthur (R.) & Wilson (E.O.). — 1963. — An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17 : 373-387.
- Mac Arthur (R.). — 1967. — The theory island biogeography. *Prince ton Univ. Press, New Jersey* : 203 p.
- Mandelbrot (B.). — 1953. — Contribution à la théorie mathéma- tique des communications. Thèse Univ. Paris. *Publ. Inst. Stat. Univ. Paris*, 2, 1/2 : 121 p.
- Mattei (G.). — 1966. — Les Hydracariens du Massif du Néou- vielle. D.E.S. Fac. Sci. Toulouse : 36 p.
- Motas (C.). — 1928. — Contribution à la connaissance des Hydra- cariens français, particulièrement du sud-est de la France. *Rev. Lab. Hydrobiol. Pisc. Univ. Grenoble*, 20 : 1-370.
- Thienemann (A.). — 1939. — Grundzüge einer allgemeine Ökolo- gie. *Arch. Hydrobiol.*, 35 : 267-285.
- Travers (A.). — 1971. — Diversité du microplancton du golfe de Marseille. *Mar. Biol.*, 8 : 308-343.
- Thomas (A.). — 1976. — Diptères torrenticoles peu connus : IV. Les *Athericidae* (écologie et biologie) du sud de la France (Brachycera, Orthorhapha). *Annl. Limnol.*, 12 : 175-211.
- Vincent-Genod (R.). — 1963. — Contribution à l'étude de la faune du ruisseau d'Espiaube (Hydracariens et Coléoptères). D.E.S. Fac. Sci. Toulouse : 37 p.