

# **Associations spécifiques chez les macroinvertébrés benthiques et leur utilisation pour la typologie des cours d'eau. Cas du réseau hydrographique Adour-Garonne (France)**

J. Cayrou<sup>1</sup>  
A. Compin<sup>1</sup>  
N. Giani<sup>1</sup>  
R. Céréghino<sup>1,2</sup>

**Mots-clés :** macroinvertébrés, Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères, Coléoptères, biotypologie, zonation, eaux courantes, bassin Adour-Garonne.

Nous avons analysé la distribution régionale de 147 espèces appartenant aux 4 ordres d'insectes aquatiques les mieux connus dans le Sud-Ouest de la France - Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères, Coléoptères Elmidae et Hydraeniidae -, afin d'établir une classification des cours d'eau basée sur des associations spécifiques au sein du réseau hydrographique Adour-Garonne (116 000 km<sup>2</sup>). La distribution spatiale des espèces a été précisée par des Analyses Factorielles des Correspondances (AFC), et les noyaux d'affinité entre espèces et/ou stations ont été recherchés par la Méthode des Nuées Dynamiques. Six zones ont été définies, ainsi que leurs peuplements théoriques. Un intérêt majeur de telles classifications est que la stabilité spatio-temporelle des associations spécifiques peut être utilisée pour définir des sites ou des stations de référence, pour une surveillance biologique des rivières au sein d'une région ou d'une section longitudinale identifiée par un peuplement référentiel.

**Species associations in lotic macroinvertebrates and their use for river typology. Example of the Adour-Garonne drainage basin (France)**

**Keywords :** macroinvertebrates, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Coleoptera, biotypology, zonation, running waters, Adour-Garonne drainage basin.

We analysed the regional distribution of 147 lotic invertebrate species from four insect orders - Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Coleoptera - Elmidae and Hydraenidae - EPTC - in the whole Adour-Garonne drainage basin (South -Western France, Surface = 116 000 km<sup>2</sup>). The aim of this work was to provide a stream classification based on characteristic species assemblages. The faunal data (species occurrence) were recorded at 252 sampling sites, and studied using factorial analysis. Using dynamic cluster analysis, it was possible to classify the data without prior knowledge. Six zones were characterised within the drainage basin, along with their theoretical species assemblages. The main interest of our results is that the stability of such theoretical assemblages may be used to define representative and/or reference sites for biological surveillance, as changes in reference assemblages can be considered as a biological indicator of environmental changes in streams from a given region or longitudinal section.

---

1. Centre d'Ecologie des Systèmes Aquatiques Continentaux, UMR C5576, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 4, France. Tél : 05 61 55 86 87, Fax : 05 61 55 60 96

2. Auteur correspondant : E-mail : cereghin@cict.fr Université Paul Sabatier.

## 1. Introduction

Au cours des dernières décennies, de nombreuses classifications des cours d'eau basées sur des associations d'espèces aquatiques ont été proposées (Huet 1949, Illies & Botosaneanu 1963, Omernik 1987, Whittier et al. 1988, Tate & Heiny 1995). Un intérêt majeur de telles classifications est que la stabilité spatio-temporelle de ces associations peut être utilisée pour définir des sites ou des stations de référence pour une surveillance biologique des rivières (Hughes et al. 1986) : tout changement dans la composition et la structure des assemblages spécifiques pourra être la conséquence de modifications environnementales dans un cours d'eau (Ward & Stanford 1983 a), appartenant à une section longitudinale ou à une région caractérisée par un peuplement type. La diversité spécifique des communautés d'invertébrés aquatiques dépend notamment de la diversité et de la stabilité des habitats (Cummins 1979, Ward & Stanford 1979), qui définissent l'hétérogénéité des niches écologiques et donc les possibilités de développement (Malmqvist & Otto 1987). Par conséquent, les invertébrés sont largement utilisés en tant qu'indicateurs des changements environnementaux à moyen et long terme (Hellawell 1978).

Une autre approche illustrée par le "River Continuum Concept" (Vannote et al. 1980) implique une classification basée sur la taille et la localisation du cours d'eau au sein d'un réseau hydrographique. Cependant, plusieurs auteurs ont souligné la nécessité de considérer les différences géographiques qui existent au niveau des caractéristiques biotiques et abiotiques des cours d'eau (Culp & Davies 1982). Cette hypothèse peut être vérifiée pour une région donnée en proposant un modèle géographique, c'est-à-dire une carte (Whittier et al. 1988).

La diversité spécifique des invertébrés aquatiques est très élevée — 70 % des espèces animales inventoriées dans les eaux continentales européennes (Illies 1978) — et il est souvent difficile d'obtenir des identifications au niveau de l'espèce. Par conséquent, les classifications proposées furent généralement restreintes à l'échelle de vallées ou d'une chaîne montagneuse (Décamps 1968, Vinçon & Thomas 1987, Vinçon & Clergue 1988, Giudicelli et al. 2000) et ne considéraient qu'un seul groupe taxonomique (généralement un ordre d'insecte). Seul Verneaux (1973) avait proposé une biotypologie à l'échelle du réseau hydrographique d'un cours d'eau français (le Doubs, surface du bassin : 7700 km<sup>2</sup>), basée sur 3 ordres d'insectes (Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères) et sur les

poissons. En France, l'Agence de l'Eau utilise les macroinvertébrés benthiques pour évaluer la qualité biologique des eaux courantes. Dans le seul bassin Adour-Garonne, 275 stations sont échantillonnées chaque année. Les informations recueillies permettent d'évaluer les variations spatio-temporelles de la qualité de l'eau, et de définir des objectifs de qualité. L'indice de qualité biologique en vigueur (IBGN, norme AFNOR NF-90-950) est basé sur la présence de groupes faunistiques indicateurs classés selon un degré de polluosensibilité décroissant. Cependant, ce type de méthode ne tient pas compte de différences géographiques éventuelles (par exemple, les groupes les plus polluosensibles sont des formes montagnardes) entre les cours d'eau (Lenat 1988). Il est donc pertinent d'établir, dans un premier temps, une classification des cours d'eau, afin de mettre au point des outils d'évaluation de la qualité des eaux prenant en compte la notion de variabilité longitudinale et/ou géographique des assemblages d'espèces.

Le but de cette étude était d'analyser la distribution régionale de 147 espèces d'insectes aquatiques appartenant aux 4 ordres les mieux connus dans le Sud-Ouest de la France — Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères, Coléoptères Elmidae et Hydraeniidae — afin de définir des sections longitudinales et/ou des régions basées sur des associations spécifiques au sein du réseau hydrographique Adour-Garonne. Ce travail est une base indispensable pour de futurs travaux, visant à la mise au point d'indices taxonomiques et fonctionnels de qualité biologique, et prenant en compte les variations spatiales de la biodiversité des macroinvertébrés benthiques.

## 2. Site d'étude, données et méthodes

Le bassin Adour-Garonne (Fig. 1) est l'un des 4 grands bassins fluviaux français (116 000 km<sup>2</sup>, 1/5<sup>ème</sup> du territoire français), avec une importante variation altitudinale (haute et moyenne montagne, piémont, plaine), une grande diversité de terrains traversés, ainsi qu'une grande variété de régions économiques (zones forestières, agricoles, industrielles, urbaines).

La banque de données faunistiques dont nous disposons a été établie à partir des travaux de spécialistes de notre laboratoire au cours des 30 dernières années. Elle a permis de retenir 252 stations où des listes d'invertébrés ont été dressées au niveau d'identification de l'espèce. Leur distribution altitudinale (de 10 à 2150 m) et géographique (Fig. 1) fait ressortir la diversité des grands axes fluviaux (Lot, Aveyron, Tarn, Garonne, Ariège) et des vallées prospectés dans les dé-

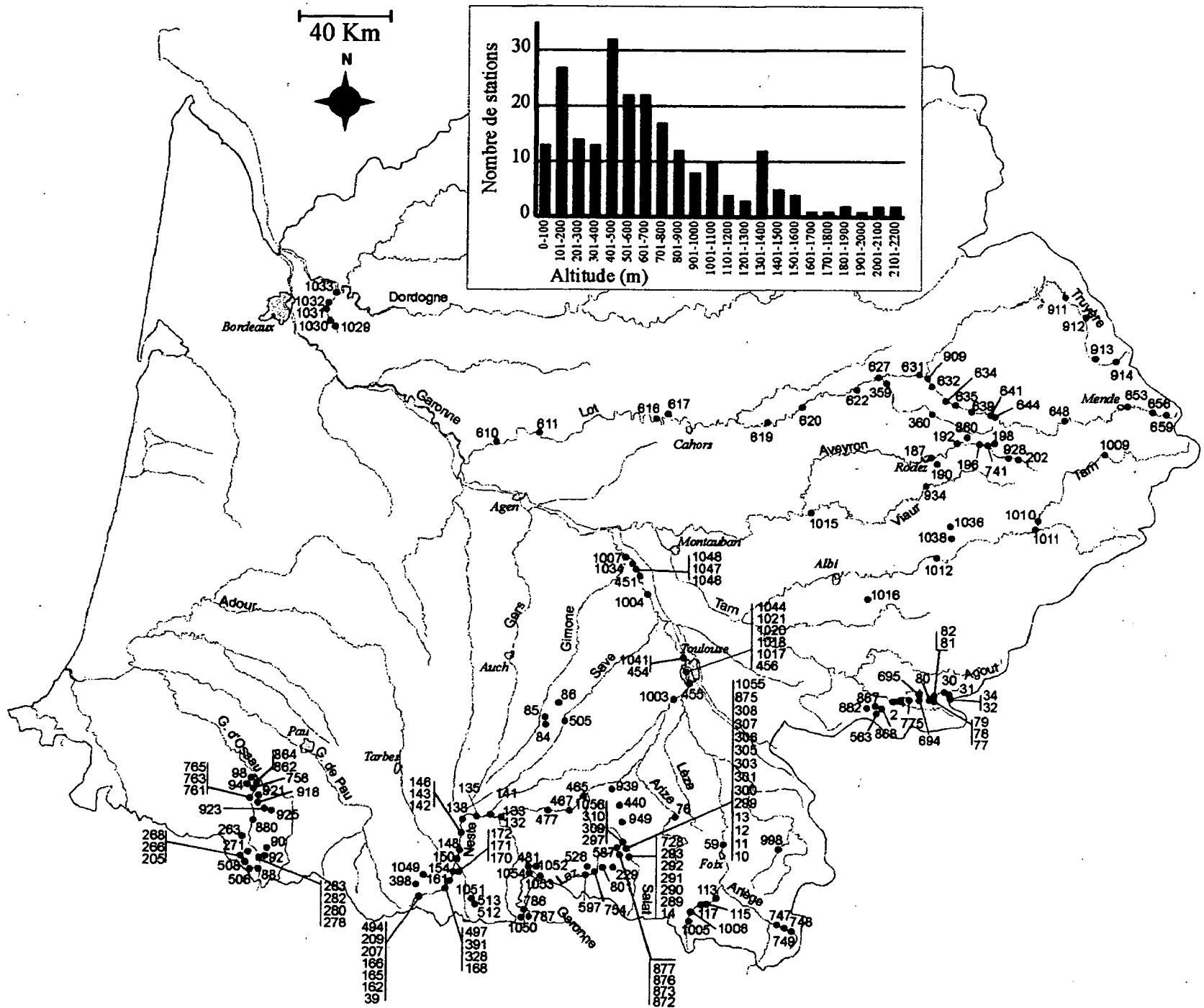


Fig. 1. Carte du bassin Adour-Garonne. Répartition géographique et altitudinale des 252 stations utilisées dans les analyses.

Fig. 1. Map of the Adour-Garonne Drainage Basin. Geographical and altitudinal distribution of the 252 sampling sites used for data analysis.

partements pyrénéens (Ariège, Hautes-Pyrénées, Pyrénées Atlantiques).

Au niveau de la faune, nous avons considéré les espèces appartenant aux quatre ordres d'insectes les mieux connus (Berthélémy 1966, Décamps 1967, 1968, Thomas 1996) dans les eaux courantes du Sud-Ouest de la France : Epheméroptères, Plécoptères, Trichoptères, Coléoptères Elmidae et Hydraeniidae (EPTC), après avoir vérifié que la richesse spécifique des EPTC était significativement corrélée à la richesse spécifique totale (Fig. 2). Les espèces ont été invento-

riées par le critère de présence-absence (0 ou 1) sur les 252 stations retenues. Dans la perspective de futures études appliquées (indices de qualité, listes d'espèces indicatrices), seules les espèces dont l'occurrence (nombre de stations où l'espèce est présente / nombre total de stations) est supérieure à 5 % ont été conservées pour les analyses.

La distribution spatiale des espèces est précisée grâce à des Analyses Factorielles des Correspondances (AFC) (Benzécri 1973, Diday et al. 1982) réalisées sur les matrices Stations X Espèces. Dans la représenta-

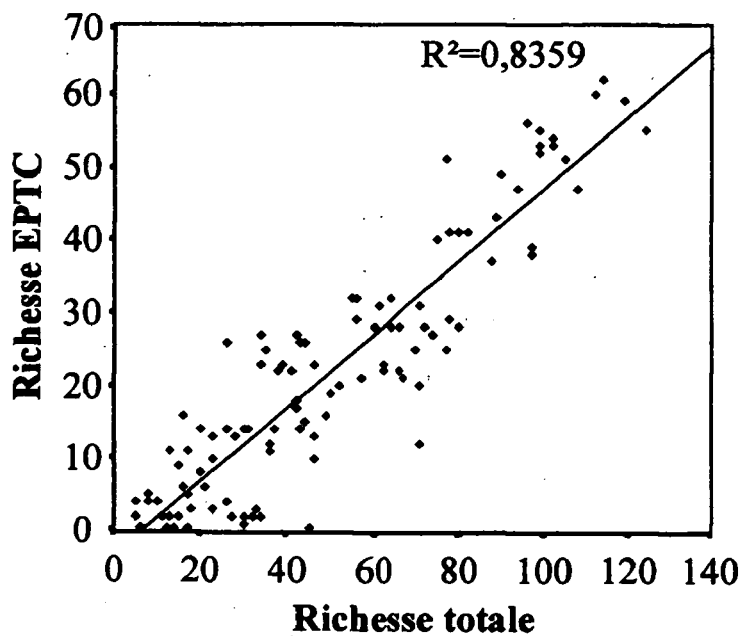


Fig. 2. Relation richesse spécifique totale-richesse spécifique EPTC dans les cours d'eau du réseau hydrographique Adour-Garonne.

Fig. 2. Relationship between overall species richness and EPTC species richness in rivers from the Adour-Garonne stream system.

tion graphique de l'AFC, les points figurant 2 éléments (variables et/ou observations) sont d'autant plus proches que leurs profils sont proches. L'utilisation de représentations dans l'espace des facteurs retenus permet de mettre en évidence des noyaux d'affinité entre variables ou entre observations. La recherche de noyaux d'affinité est rendue possible grâce à la Méthode des Nuées Dynamiques (Diday 1972), utilisée à partir des coordonnées des variables et des observations suivant les axes de l'AFC. Cette méthode a l'avantage d'être plus objective et moins rigide que les méthodes classiques de Classification Hiérarchique (Cugny 1988, Tomassonne et al. 1993). En effet, au cours des tirages successifs, certains éléments apparaissent alternativement associés à deux noyaux proches : on les qualifie d'éléments "charnière". A l'opposé, les éléments définitivement associés à un noyau sont appelés "formes fortes". Nous avons réalisé une analyse globale stations X EPTC, puis nous avons traité séparément chaque groupe, afin de comparer la précision de l'information typologique fournie par les différentes association d'espèces.

### 3. Résultats

#### 3.1. Associations spécifiques

Les trois premiers axes de l'AFC globale possèdent des contributions relatives de 19.1 %, 10.2 % et 8.7 % respectivement. Ces pourcentages relativement faibles

s'expliquent par la taille importante des matrices, et par la diversité des facteurs interdépendants régissant la distribution des espèces. Cependant, compte tenu des objectifs de cette étude il n'était pas essentiel de déterminer la signification exacte de chaque axe, mais plutôt de différencier des groupes d'espèces cohérents au plan de leur écologie. La forme du nuage dans le plan F1-F2 est parabolique ("effet Guttman"), indiquant que les deux facteurs sont liés par une relation du second degré. Le plan F1-F3 présente un nuage de points de forme triangulaire ("effet trompette"), ce qui signale que la variabilité de F3 est liée au premier axe. Ces formes de nuage ont été retrouvées selon les mêmes axes dans les analyses effectuées séparément par ordre d'insectes. La méthode des nuées dynamiques permet d'individualiser 6 noyaux d'affinité entre les stations d'une part et les espèces EPTC d'autre part (Fig. 3). Du noyau 1 vers le noyau 6, les espèces s'agencent selon leur répartition préférentielle dans le continuum amont-aval. *Baetis fuscatus* (Ephéméroptère) est isolée au niveau du centre de gravité de la parabole. Il s'agit d'une "espèce à profil plat" en termes statistiques, ce qui souligne sa faible spécialisation et son fort degré d'euryécie. Les associations spécifiques individualisées par les noyaux d'affinités sont décrites ci-après. La distribution des espèces dans les différents noyaux (Fig. 3) est reportée dans le Tableau 1.

- Noyau 1 EPTC : les espèces fondamentales (formes fortes) isolant ce groupe de stations sont exclusivement des Plécoptères sténothermes d'eau froide et/ou inféodés aux sources froides de haute altitude, par ailleurs connus pour leur forte polluosensibilité (ex. *Arcynopteryx compacta*). Ces espèces semblent posséder un habitat morcelé dans les Pyrénées, leur répartition s'effectuant essentiellement selon les conditions thermiques et climatiques locales (Berthélémy 1966). Parmi les espèces accessoires, *Leuctra inermis* et *Isoperla moselyi* sont typiques des petits ruisseaux à faible courant de haute altitude (Berthélémy *op. cit.*), *Beraea pullata* est typique des sources froides de moyenne montagne (Décamps 1968). Le groupe de stations associées est morcelé en trois secteurs appartenant tous aux Pyrénées. Il est bien illustré par la vallée d'Ossau (bassin de l'Adour), la partie supérieure de la vallée d'Aure, la partie haute de la Garonne. Ce groupe représente bien la zone des sources et ruisseaux froids qui en sont issus, de faible numéro d'ordre et de faible amplitude thermique, ce qui le rend cohérent sur le plan écologique.

- Noyau 2 EPTC : Trente et une espèces fondamentales contribuent à sa formation. La majorité des Plécoptères est largement répartie de la moyenne mon-

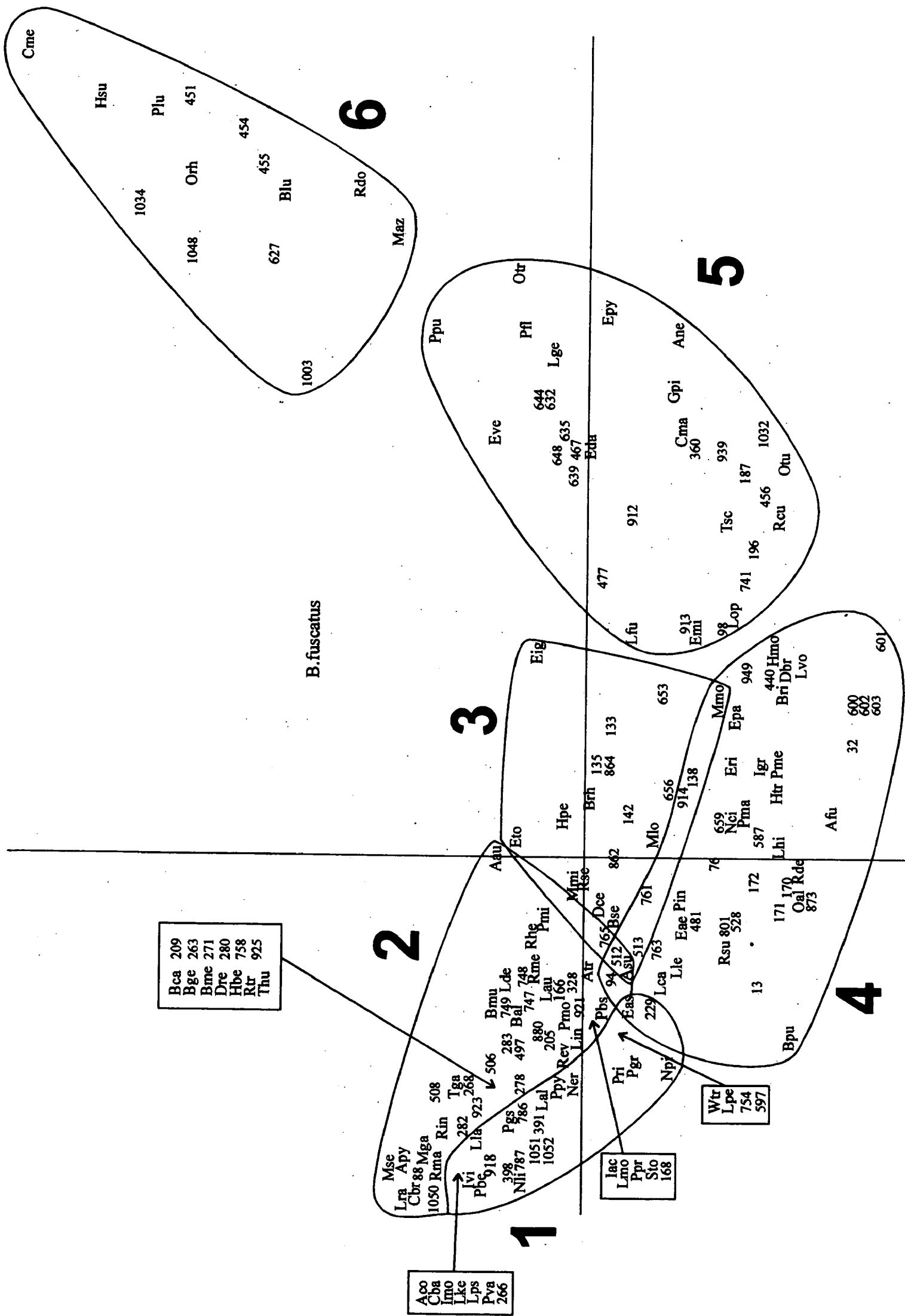


Fig. 3. Distribution et noyaux d'affinité des EPTC et des stations dans le plan factoriel F1 x F2.  
 Fig. 3. Distribution and clustering of EPTC and sampling sites on the F1 x F2 factorial plane.

Tableau 1. Espèces EPTC fondamentales (+) et accessoires (-) associées aux zones 1-6 (voir texte).

Table 1. Fundamental (+) and subordinate (-) EPTC species associated with zones 1-6.

Espèces	Codes AFC	Z O N E					
		1	2	3	4	5	6
<b>EPHEMEROPTERES</b>							
<i>Baetis alpinus</i> Pictet, 1843	Bal		+				
<i>Baetis buceratus</i> Eaton, 1870	Bbu					-	-
<i>Baetis catharus</i> Thomas, 1986	Bca		+				
<i>Baetis gemellus</i> Eaton, 1885	Bge		+				
<i>Baetis lutheri</i> Müller-Liebenau, 1967	Blu						+
<i>Baetis melanonyx</i> Pictet, 1843	Bme		+				
<i>Baetis muticus</i> (Linné, 1758)	Bmu		+				
<i>Baetis rhodani</i> Pictet, 1843	Brh		+	+			
<i>Caenis beskidensis</i> Sowa, 1973	Cbe		-	-			
<i>Caenis macrura</i> Stephens, 1835	Cmc						+
<i>Centroptilum luteum</i> Müller, 1776	Clu		-	-	-		
<i>Cloeon dipterum</i> (Linné, 1761)	Cdi					-	-
<i>Ecdyonurus angelieri</i> Thomas, 1968	Ean		-	-			
<i>Ecdyonurus dispar</i> (Curtis, 1834)	Edi					-	-
<i>Ecdyonurus forcipula</i> (Pictet, 1843)	Efo		-				
<i>Ecdyonurus insignis</i> (Eaton, 1870)	Ein					-	-
<i>Ecdyonurus venosus</i> (Fabricius, 1775)	Eve			-	-	+	
<i>Epeorus torrentium</i> Eaton, 1885	Eto		+	+			
<i>Ephemera danica</i> Müller, 1765	Eda			-	-	+	
<i>Ephemerella ignita</i> (Poda, 1861)	Eig		-	-			
<i>Ephemerella major</i> Klapálek, 1905	Ema			-			
<i>Habroleptoides berthelemyi</i> Thomas, 1968	Hbe		+				
<i>Habroleptoides modesta</i> (Hagen, 1864)	Hmo			+			
<i>Habrophlebia lauta</i> Mac Lachlan, 1884	Hla			+			
<i>Heptagenia sulphurea</i> (Müller, 1776)	Hsu						+
<i>Oligoneuriella rhenana</i> (Imhoff, 1852)	Orh						+
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> (Stephens, 1835)	Psu		-	-	-		
<i>Potamanthus luteus</i> (Linné, 1789)	Plu						+
<i>Rhithrogena hercynia</i> Landa, 1970	Rhe		+	-			
<i>Rhithrogena kimminsi</i> Thomas, 1970	Rki		+				
<i>Rhithrogena loyolaea</i> Navás 1922	Rlo		-				
<i>Rhithrogena semicolorata</i> (Curtis, 1834)	Rse		+	+			
<b>PLECOPTERES</b>							
<i>Amphinemura sulcicollis</i> (Stephens, 1835)	Asu		-	-	-		
<i>Amphinemura triangularis</i> Ris, 1902	Atr		-	-	-		
<i>Arcynopteryx compacta</i> (Mac Lachlan, 1872)	Aco		+				
<i>Brachyptera risi</i> (Morton, 1896)	Bri		-		+		
<i>Brachyptera seticornis</i> (Klapálek, 1902)	Bse		-	-	-		
<i>Capnia bifrons</i> (Newman, 1938)	Cbi					+	
<i>Capnia vidua</i> (Pictet, 1833)	Cva		-	-			
<i>Capnioneura brachyptera</i> Despax, 1932	Cbr		+				
<i>Capnioneura mitis</i> Despax, 1932	Cmi					+	
<i>Chloroperla breviata</i> Navás, 1918	Cba		+				
<i>Dinocras cephalotes</i> (Curtis, 1827)	Dce		-	-	-		
<i>Isoperla acicularis</i> (Despax, 1936)	Iac		+				

Tableau 1. Suite  
Table 1. Continued.

Espèces	Codes AFC	Z O N E					
		1	2	3	4	5	6
<i>Isoperla grammatica</i> (Poda, 1791)	Igr				+		
<i>Isoperla moselyi</i> (Despax, 1936)	Imo	-					
<i>Isoperla viridinervis</i> (Pictet, 1865)	Ivi	+					
<i>Leuctra alosi</i> Navás, 1919	Lal	+					
<i>Leuctra aurita</i> Navás, 1919	Lau		+				
<i>Leuctra castillana</i> Aubert, 1956	Lca		+				
<i>Leuctra despaxi</i> Mosely, 1930	Lde		+				
<i>Leuctra fusca</i> (Linné, 1758)	Lfu						+
<i>Leuctra geniculata</i> Stephens, 1835	Lge						+
<i>Leuctra hippopus</i> Kempny, 1899	Lhi				+		
<i>Leuctra inermis</i> Kempny, 1899	Lin	-	-		-		
<i>Leuctra kempnyi</i> Mosely, 1930	Lke	+					
<i>Leuctra lamellosa</i> Despax, 1929	Lla	+					
<i>Leuctra leptogaster</i> Aubert, 1949	Lle		-	-	-		
<i>Leuctra mortoni</i> Kempny, 1899	Lmo		+				
<i>Leuctra pseudocylindrica</i> Despax, 1929	Lps	+					
<i>Leuctra rauscheri</i> Aubert, 1957	Lra	+					
<i>Nemoura cinerea</i> Retzins, 1783	Nci					+	
<i>Nemoura erratica</i> Claassen, 1936	Ner	+					
<i>Nemoura fulviceps</i> Klapálek, 1922	Nfu		-				
<i>Nemoura linguata</i> Navás, 1918	Nli	+					
<i>Nemoura moselyi</i> Despax, 1934	Nmo	-					
<i>Nemurella picteti</i> Klapálek, 1909	Npi	+					
<i>Pachyleuctra benllochi</i> (Navás, 1917)	Pbe	+					
<i>Perla grandis</i> Rambur, 1842	Pgs	-	-				
<i>Perla marginata</i> (Panzer, 1799)	Pma					+	
<i>Perlodes intricata</i> (Pictet, 1842)	Pin					+	
<i>Perlodes microcephala</i> (Pictet, 1842)	Pmi		-	-	-		
<i>Protonemura angelieri</i> (Berthélemy, 1963)	Pan	+					
<i>Protonemura beatensis</i> Despax, 1929	Pbs		+				
<i>Protonemura meyeri</i> (Pictet, 1842)	Pme					+	
<i>Protonemura praecox</i> (Morton, 1894)	Ppr		+				
<i>Protonemura pyrenaica</i> Mosely, 1930	Ppy		+				
<i>Protonemura risi</i> (Navás, 1921)	Pri	+					
<i>Protonemura tuberculata</i> Despax, 1929	Ptu	-					
<i>Protonemura vandeli</i> Berthélemy, 1963	Pva	-					
<i>Siphonoperla torrentium</i> (Pictet, 1842)	Sto		+				
<i>Taeniopteryx hubaulti</i> (Aubert, 1946)	Thu		+				
<i>Taeniopteryx schoenemundi</i> (Mertens, 1923)	Tsc						+
TRICHOPTERES							
<i>Agapetus fuscipes</i> Curtis, 1834	Afu			+			
<i>Allogamus auricollis</i> (Pictet, 1834)	Aau		-	-	-		
<i>Anabolia nervosa</i> (Curtis, 1834)	Ane					+	+
<i>Annitella pyrenaea</i> (Navás, 1930)	Apy		+				
<i>Anomalopterygella chauviniana</i> (Stein, 1874)	Ach	-	-	-			
<i>Beraea pullata</i> (Curtis, 1834)	Bpu	-				+	
<i>Chaetopteryx villosa</i> (Fabricius, 1798)	Cvi	-	-	-			

Tableau 1. Suite  
Table 1. Continued.

Espèces	Codes AFC	Z O N E					
		1	2	3	4	5	6
<i>Cheumatopsyche lepida</i> (Pictet, 1834)	Cle						+
<i>Chimara marginata</i> (Linné, 1758)	Cma					+	
<i>Crunoecia irrorata</i> (Curtis, 1834)	Cir			+			
<i>Diplectrona felix</i> Mac Lachlan, 1878	Dfe		+				
<i>Drusus rectus</i> Mac Lachlan, 1868	Dre		+				
<i>Goera pilosa</i> (Fabricius, 1775)	Gpi					+	
<i>Halesus radiatus</i> (Curtis, 1834)	Hra						+
<i>Hydropsyche contubernalis</i> Mac Lachlan, 1965	Hco						+
<i>Hydropsyche exocellata</i> Dufour, 1841	Hex						+
<i>Hydropsyche pellucidula</i> (Curtis, 1834)	Hpe		+	+			
<i>Hydroptila sparsa</i> Curtis, 1834	Hsp						+
<i>Micrasema gabusi</i> Schmid, 1952	Mga		+				
<i>Micrasema longulum</i> Mac Lachlan, 1876	Mlo			+			
<i>Micrasema minimum</i> Mac Lachlan, 1876	Mmi			+			
<i>Micrasema morosum</i> (Mac Lachlan, 1868)	Mmo			+			
<i>Micrasema servatum</i> Navás, 1918	Mse		+				
<i>Mystacides azurea</i> (Linné, 1761)	Maz						+
<i>Notidobia ciliaris</i> (Linné, 1761)	Ncs						+
<i>Odontocerum albicorne</i> (Scopoli, 1763)	Oal			+			
<i>Oligoplectrum maculatum</i> (Fourcroy, 1785)	Oma						+
<i>Philopotamus montanus</i> (Donovan, 1813)	Pmo		+				
<i>Philopotamus variegatus</i> (Scopoli, 1763)	Pvs		+				
<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)	Pco						+
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet, 1834)	Pfl						+
<i>Psychomia pusilla</i> (Fabricius, 1781)	Ppu						+
<i>Ptilocolepus granulatus</i> (Pictet, 1834)	Pgr		+	-			
<i>Rhyacophila denticulata</i> (Mac Lachlan, 1879)	Rde			+			
<i>Rhyacophila dorsalis</i> (Curtis, 1834)	Rdo						+
<i>Rhyacophila eatoni</i> Mac Lachlan, 1879	Rea		+				
<i>Rhyacophila evoluta</i> Mac Lachlan, 1879	Rev		+				
<i>Rhyacophila intermedia</i> Mac Lachlan, 1868	Rin		+				
<i>Rhyacophila martynovi</i> Mosely, 1930	Rma		+				
<i>Rhyacophila meridionalis</i> Pictet, 1865	Rme		+				
<i>Rhyacophila tristis</i> Pictet, 1834	Rtr		+				
<i>Thremma gallicum</i> Mac Lachlan, 1880	Tga		+				
<i>Wormaldia triangulifera</i> Mac Lachlan, 1878	Wtr		+				
COLEOPTERES							
<i>Dupophilus brevis</i> Mulsant & Rey, 1872	Dbp			+	+		
<i>Elmis aenea</i> (Müller, 1806)	Eae		+	-	-		
<i>Elmis maugetii</i> Latreille, 1798	Emi						+
<i>Elmis rioloides</i> (Kuwert, 1890)	Eri			+	+		
<i>Esolus angustatus</i> (Müller, 1821)	Eas		+				
<i>Esolus parallelepipedus</i> (Müller, 1806)	Epa				+		
<i>Esolus pygmaeus</i> (Müller, 1806)	Epy						+
<i>Helichus substriatus</i> (Müller, 1805)	Hss						+
<i>Hydraena cordata</i> Rey, 1885	Hca			+			
<i>Hydraena nigrita</i> Germar, 1824	Hni			+			

Tableau 1. Suite  
Table 1. Continued.

Espèces	Codes AFC	Z O N E					
		1	2	3	4	5	6
<i>Hydraena truncata</i> Rey, 1885	Htr				+		
<i>Hydraena riparia</i> Kuggelann, 1894	Hri						+
<i>Limnius intermedius</i> Fairmaire, 1881	Lis						+
<i>Limnius opacus</i> Müller, 1806	Lop					+	
<i>Limnius perrisi</i> Dufour, 1843	Lpe		+				
<i>Limnius volckmari</i> (Panzer, 1793)	Lvo			+	+		
<i>Oulimnius troglodytes</i> (Gyllenhål, 1827)	Otr						+
<i>Oulimnius tuberculatus</i> (Müller, 1806)	Otu						+
<i>Riolus cupreus</i> (Müller, 1806)	Rcu						+
<i>Riolus subviolaceus</i> (Müller, 1817)	Rsu				+		
<i>Stenelmis canaliculata</i> (Gyllenhål, 1808)	Sca						+

tagne au piémont (ex. *Isoperla acicularis*). Réputés thermophiles (Berthélémy 1966), ils peuvent se maintenir dans les torrents de haute altitude à forte température estivale. Les Ephéméroptères fondamentaux (ex. *Habroleptoides berthelemyi*, *Baetis alpinus*) présentent à des degrés divers la même valence écologique ainsi que les mêmes préférences thermophiles. *Baetis catharus* et *B. gemellus* sont des sténothermes d'eaux froides vivant près des sources de moyenne montagne ou bien dans des ruisseaux de plus haute altitude. Les Coléoptères sont typiques de la haute montagne (ex. *Esolus angustatus*) bien que nettement thermophiles (Berthélémy 1966). Les Trichoptères de ce noyau sont majoritairement sténothermes d'eau froide (ex. *Annitella pyrenaea*, *Drusus rectus*).

Les espèces accessoires à ce groupement (et communes aux noyaux 2, 3 et 4) restent pour la plupart typiques de la moyenne montagne. Les stations associées sont celles de cours d'eau montagnards, qui semblent se différencier des précédents par une plus grande amplitude thermique annuelle, et de plus fortes températures maximales (estivales). Ces cours d'eau sont bien représentés par la majeure partie de la vallée d'Ossau au dessus de 750 m, ainsi que par la vallée d'Aure à partir de la même altitude et l'Oriège (bassin de l'Ariège) vers 900 m.

- Noyau 3 EPTC : il comprend principalement des espèces de piémont avec une certaine affinité pour les altitudes plus élevées, dans le cas de températures estivales importantes. Treize espèces fondamentales se dégagent de l'analyse. Les Ephéméroptères sont des formes thermophiles à large répartition (ex. *Baetis rhodani*), certaines montrant en plus une nette préférence pour les vitesses de courant élevées (ex. *Rhithrogena*

*semicolorata*). Il en va de même pour les formes associées à ce noyau, qui sont connues comme des sténothermes d'eau froide. La présence de *Odontocerum albicorne*, Trichoptère limnophile réparti de 500 m à 2000 m (lacs de haute altitude), ainsi que la capacité de *Micrasema morosum* à subsister jusqu'en haute montagne (Décamps *op. cit.*) soulignent "l'aspect montagnard" de ce groupement pourvu que les températures maximales soient suffisamment élevées. Cette caractéristique est confirmée par les espèces accessoires, plus représentatives de la moyenne montagne. *Amphinemura sulcicollis*, *Leuctra leptogaster* (Plécoptères) et *Elmis aenea* (Coléoptère) sont plutôt caractéristiques des peuplements de ruisseaux plus collinéaires. Les stations les plus typiques sont celles de la vallée de la Garonne de 370 m à 500 m. Des stations aux caractéristiques faunistiques proches existent toutefois dans le Massif Central, à des altitudes plus élevées, de 900 à 1200 m sur le bassin du Lot. Ce groupement comprend donc deux zones géographiquement distinctes. Les stations charnières entre ce groupe et le suivant (groupement 4) sont situées dans la haute vallée du Lot mais aussi aux alentours de 160 m dans le bassin de l'Adour.

- Noyau 4 EPTC : parmi les espèces fondamentales, les Plécoptères sont plus eurythermes que ceux rencontrés précédemment, et plus fréquents en basse montagne (jusqu'à 300 m). *Brachyptera risi* et *Leuctra hippopus* sont encore plus inféodées aux faibles altitudes puisque totalement absentes au dessus de 900 m (Berthélémy 1966). Ces Plécoptères ont la particularité d'être présents à la fois dans les Pyrénées et le Massif Central. Les Coléoptères sont typiques de rivières prenant leur source en moyenne et basse montagne.

Les espèces accessoires du noyau 4 peuvent être divisées en deux ensembles :

i) 2 espèces communes avec le noyau 1 : *Beraea pul-lata*, Trichoptère des sources froides de moyenne montagne, et *Leuctra inermis*, Plécoptère sténotherme d'eau froide vivant normalement en haute montagne mais pouvant persister jusqu'à 500 m à proximité des sources,

ii) 7 espèces communes avec les noyaux 2 et 3. *Ampinamura sulcicollis*, *A. triangularis*, *Leuctra leptogaster* (Plécoptères) et *Elmis aenea* (Coléoptère) ont une préférence marquée pour une zone s'étalant de 300 à 900 m environ. *Allogamus auricollis* (Trichoptère), *Brachyptera seticornis*, *Dinocras cephalotes* (Plécoptères) sont représentatifs de la moyenne montagne (abondants vers 1000 m). Il est intéressant de noter la disparition de *Perlodes microcephala* (Plécoptère) ainsi que de *Rhithrogena hercynia* (Ephéméroptère).

Ce noyau associe, pour une large part, le Salat, le Lez de 300 m à 800 m et le Tarn vers 680 m.

- Noyau 5 EPTC : Dix-sept espèces — toutes des formes fortes — contribuent à former ce noyau. L'ensemble des Coléoptères forme un complexe signalé dans les plaines de la Gironde à la Montagne noire, et jusqu'au pied des Pyrénées (Berthélémy 1966). Les Trichoptères et les Plécoptères sont fréquents dans les rivières et les fleuves en dessous de 500 m d'altitude. Les Ephéméroptères *Ecdyonurus venosus* et *Ephemeradanica* sont fréquents en dessous de 700 m (Vinçon 1987). Les stations de ce noyau appartiennent à la vallée de la Garonne en dessous de 300 m, l'Aveyron en dessous de 750 m, la vallée du Lot entre 200 et 530 m, et l'Engranne près de Bordeaux. Ce noyau englobe ainsi la majeure partie des régions de basse vallée du bassin Adour-Garonne.

- Noyau 6 EPTC : Neuf espèces fondamentales constituent ce noyau. Les Trichoptères (ex. *Rhyacophila dorsalis*, *Hydropsyche contubernalis*) et les Ephéméroptères (ex. *Oligoneuriella rhenana*, *Potamanthus luteus*) sont des espèces fréquentes, typiques de grandes rivières de plaine pouvant avoir de forts débits, ou bien des fleuves. Les stations sont celles du Lot en dessous de 200 m et de la Garonne à partir de la région Toulousaine jusqu'à leur confluence, le tout englobant la partie basse du bassin de l'Aveyron.

Les analyses effectuées sur chaque ordre ont permis de préciser l'importance de l'information typologique portée par chaque groupe. Cinq noyaux d'affinité sont mis en évidence dans chaque analyse (Fig. 4a,b,c), sauf pour les Coléoptères où 4 noyaux se dégagent (Fig. 4d). Les associations spécifiques prenant en

compte les seuls Ephéméroptères ne séparent pas les stations des noyaux 5-6 mis en évidence par l'AFC réalisée sur l'ensemble EPTC. L'analyse réalisée avec les seuls Trichoptères ne sépare pas les noyaux 4-5. Les Plécoptères regroupent les noyaux 1 et 2 EPTC, les Coléoptères regroupent les noyaux EPTC 1 et 2 d'une part, et 4-6 d'autre part.

### 3.2. Proposition d'une classification

Les associations spécifiques d'EPTC et les stations qui les hébergent permettent de morceler le bassin Adour-Garonne en 6 zones. Pour chaque zone ainsi définie, une liste d'espèces fondamentales (formes fortes des différentes analyses) et accessoires (formes charnières) est proposée (Tableau 1). Une lecture verticale du Tableau 1 montre les associations spécifiques définissant chaque zone ; une lecture horizontale précise la distribution au sein des groupes définis préalablement et donc la répartition spatiale de chaque espèce dans le bassin Adour-Garonne.

Une liste de stations représentatives (formes fortes des analyses) est donnée ci-après. Un essai de cartographie est présenté dans la Figure 5.

- Zone 1 : Pyrénées-sources et ruisseaux froids à faible amplitude thermique (850 à 2000 m) : Vallée d'Ossau - ruisseau d'Arrious 2150 à 1775 m, déversoir du lac d'Arrious 2090 m, Valentin 1370 à 1330 m, source d'Iscoo, Vallée d'Aure - ruisseau d'Espiaube 1360 m, l'Estibère 2150 m, l'Estaragne 2200 à 1900 m. Vallée de la Garonne - la Pique 1400 à 1000 m, ruisseau de la Glère, Ruisseau d'Artigues, ruisseau de Mourtis, le Balamet 1000 m, le Lez 1080 m, l'Orle 860 m.

- Zone 2 : Autres torrents pyrénéens (700 à 2000 m) : Vallée d'Ossau - l'Arriou Mage 700 m, Déversoir du lac d'Ayous 1870 m, Gave de Bious et ses affluents de 1600 à 1417 m, Gave de Brousset 1490 à 1170 m, ruisseau de Pombie 1340 m, affluents de la Glère de 1980 à 1900 m, affluents rive droite du Gave d'Ossau vers 450 m, Soussouéou 1030 m, Valentin 870 m, Vallée d'Aure - Neste d'Aure 1100 à 1080 m, Neste de Badet 1400 m, Neste de Couplan 1200 m, Neste de la Gela 1440 m, Bassin de l'Ariège : l'Oriège 920 à 820 m.

- Zone 3 : Massif Central et Hautes-Pyrénées, de 600 à 1200 m : Hautes-Pyrénées - ruisseau de Serre 830 à 820 m, Neste d'Aure 600 à 463 m. Massif Central - le Lot 1085 à 720 m, la Truyère 1218 m.

- Zone 4 : Piémont de la Garonne, de l'Ariège et du Tarn : la Garonne vers 500 m, ruisseau d'Abeus, l'Arize 300 m, ruisseau de la Forêt 340 m, l'Isard 810 m, le Lez 430 m, le Ribérot 800 m, ruisseau d'Albine 680 m.

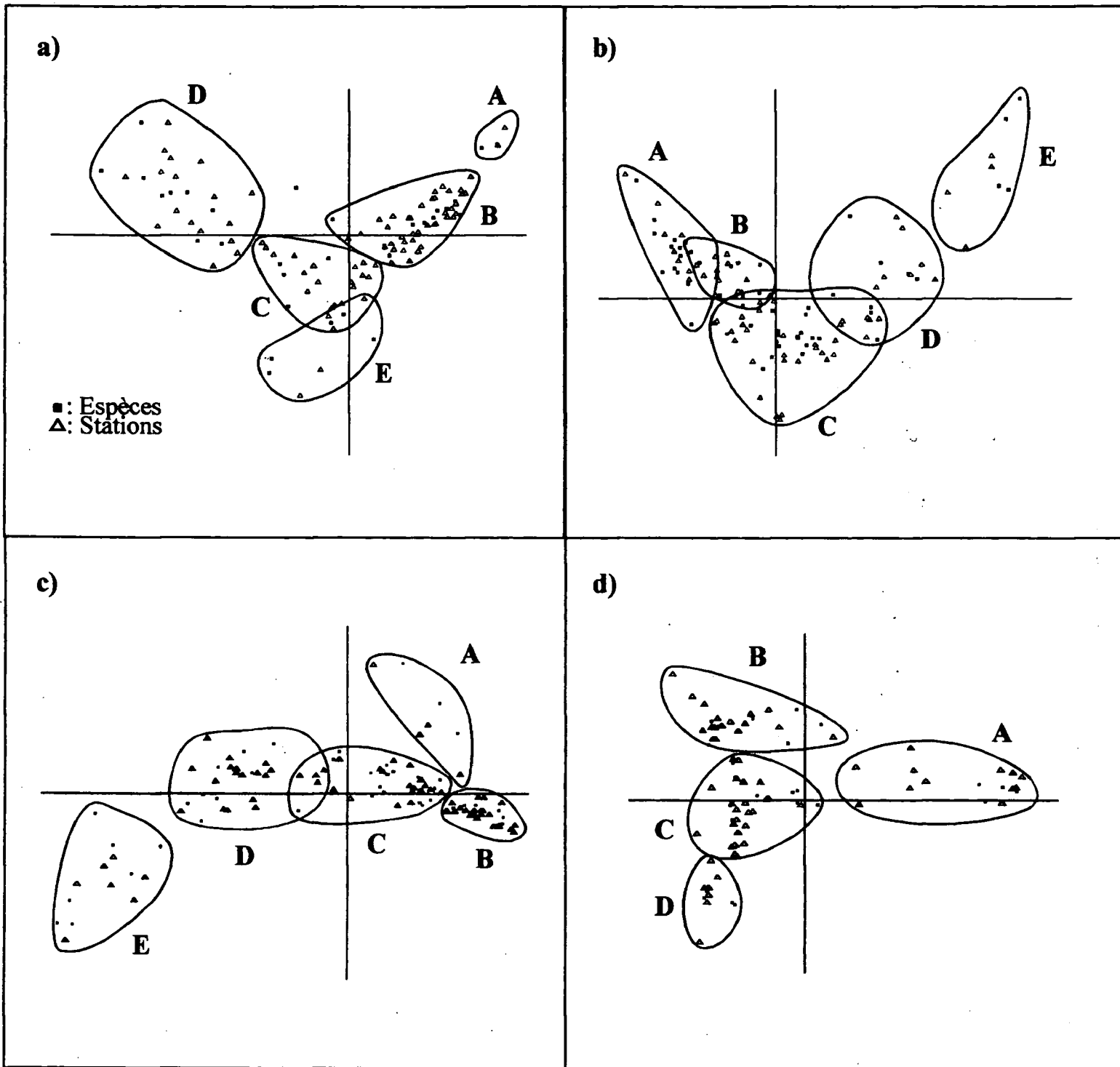


Fig. 4. Distribution et noyaux d'affinité (A - E) des Ephemeroptères (a), Plécoptères (b), Trichoptères (c), Coléoptères (d) et des stations dans les plans factoriels F1 x F2.

Fig. 4. Distribution and clustering (A - E) of Ephemeroptera (a), Plecoptera (b), Trichoptera (c), Coleoptera (d) and sampling sites on the F1 x F2 factorial planes.

- Zone 5 : basses vallées du bassin Adour-Garonne : la Garonne 365 à 315 m, le Volp, l'Aveyron 610 à 530 m, l'Olip 630 m. Vallée du Lot - le Dourdou 320 m, le Lot 534 à 223m, la Truyère 930 à 875 m. Basse plaine Bordelaise : l'Engranne près de Frontenac.

- Zone 6 : Garonne et grandes rivières de plaine en dessous de 200 m : le Lot en dessous de 200 m, la Garonne de 150 à 83 m (de Roquette à St Cassian), le Gers, la Gimone, la Save.

#### 4. Discussion

Nous avons exploité un grand nombre de données décrivant la biodiversité à une échelle locale (station), afin d'analyser la biodiversité à une échelle régionale. A l'échelle de la station (quelques dizaines de mètres de cours d'eau), les principaux facteurs de la microrépartition des invertébrés benthiques sont souvent peu nombreux (Ward & Stanford 1979), bien connus (La-

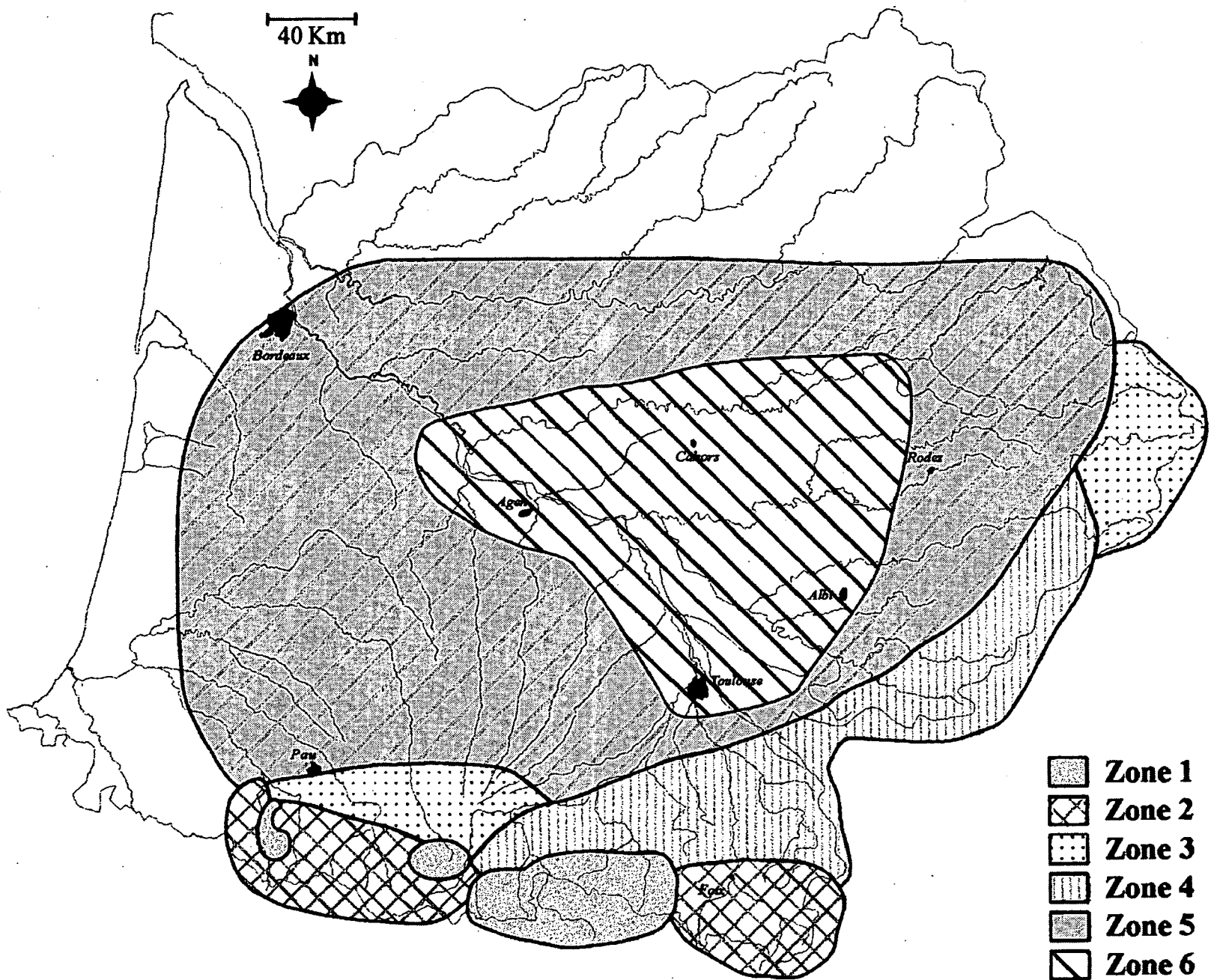


Fig. 5. Carte des zones EPTC du réseau hydrographique Adour-Garonne.

Fig. 5. Map of EPTC zones in the Adour-Garonne stream system.

vandier & Décamps 1984, Barber & Kevern 1973, Newbury 1984, Moog & Janecek 1991), et facilement quantifiables en termes d'habitats (ex. nature du substrat, granulométrie, vitesse du courant, ressources nutritives). En revanche, l'échelle régionale rend compte de facteurs de macrorépartition difficilement quantifiables, dépendant d'un historique géologique (ex. mouvements hercyniens, orogénèse Pyrénéenne, glaciations) qui a modelé une certaine diversité des niches écologiques. Les facteurs responsables de la biodiversité régionale sont donc nombreux et liés entre eux. Ceci s'exprime dans nos analyses par les formes caractéristiques des nuages de points obtenus, et par les faibles pourcentages d'inertie expliqués par les premiers axes. Cependant, les groupes d'espèces obtenus

sont cohérents au plan de leur écologie. Sur la base d'associations spécifiques, nous avons mis en évidence 6 zones qui semblent également cohérentes au plan des conditions environnementales. La mise en évidence de zones de transition (notamment dans les Pyrénées) montre que les frontières entre chaque zone ne peuvent être fixées avec exactitude. Dans le bassin Adour-Garonne, trois zones charnière apparaissent distinctement, entre les zones 2, 3 et 4 : la vallée d'Ossau aux environs de 500 m d'altitude, la Neste d'Aure vers 750 m, et le Lez vers 650 m. Ces portions de cours d'eaux permettent la colonisation et/ou la survie d'espèces aux exigences moins strictes, et donc la cohabitation d'une faune de moyenne et de basse montagne. Le nombre d'espèces d'EPTC caractérisant les 6 ré-

gions est variable : les zones 1, 2, 3, 4, 5, et 6 sont caractérisées respectivement par 27, 60, 38, 27, 26, et 20 espèces, soulignant les différences longitudinales (ex. montagne, piémont, plaine) et géographiques (ex. Pyrénées, Massif Central) qui existent au niveau des peuplements (Culp & Davies 1982). La richesse spécifique maximale apparaît dans les torrents montagnards (zones 2 et 3). Ces observations supportent l'hypothèse selon laquelle la biodiversité est accrue par l'hétérogénéité spatio-temporelle des conditions du milieu (Ward & Stanford 1983 b), qui procure aux communautés un large éventail de possibilités de développement (Feminella & Resh 1990). Inversement, la biodiversité est réduite dans les milieux à conditions constantes (ex. sources, zone 1) ou très instables (ex. régime d'éclues). La stabilité ou l'instabilité des associations EPTC peut donc constituer un marqueur biologique des écosystèmes considérés : toute altération du milieu aura des conséquences sur la biodiversité, qui se traduira par une modification de la composition spécifique des peuplements. En termes de surveillance biologique, on pourra évaluer la distance qui existe entre des peuplements observés et les peuplements de référence proposés pour la zone correspondante (Wright et al. 1984). La diversité spécifique, bien que d'appréciation difficile et laborieuse, reste donc l'outil le plus pertinent pour l'analyse de la qualité biologique des eaux.

Outre l'échelle spatiale considérée, une particularité de ce travail est l'étude de la répartition et de l'association d'espèces appartenant à quatre ordres majeurs d'insectes lotiques, ce qui d'après la littérature demeure exceptionnel. Il est toutefois possible de confronter nos résultats à ceux obtenus dans le cadre de classifications établies dans des cours d'eau du réseau hydrographique Adour-Garonne (études effectuées sur un seul ordre à l'échelle d'un cours d'eau, d'une vallée, ou d'une chaîne de montagnes), ou dans des bassins versants français de taille plus réduite. Les Ephéméroptères semblent porteurs de peu d'informations typologiques dans les parties supérieures (850 à 600 m) des cours d'eaux du bassin du Doubs (Verneaux 1973), mais très intéressants pour les zones d'aval. Dans la vallée d'Ossau, Vinçon & Thomas (1987) distinguent 5 groupements d'Ephéméroptères sans pouvoir caractériser correctement les peuplements de moyenne montagne et de piémont en raison de la présence de nombreuses espèces euryèces. Notre analyse basée sur les EPTC, et de façon plus nette celle basée sur les seuls Ephéméroptères, tendent à confirmer ces résultats. Cependant, la distribution longitudinale régulière des Ephéméroptères les rend indispensables à la caractérisation des différentes zones.

Les Plécoptères seuls ne suffisent pas à établir une classification, car ils sont peu diversifiés en basse vallée. Cependant, leur peuplement pyrénéen est assez homogène malgré de nombreux endémiques (Berthélémy 1966), et il existe suffisamment de similarités avec les altitudes les plus élevées du Massif Central pour exploiter la connaissance de leur écologie. Ils différencient le mieux les Pyrénées occidentales (Hautes-Pyrénées) des Pyrénées centrales. De plus, l'apport de ce groupe est fondamental pour la distinction des cours d'eaux prenant leur source en moyenne montagne de ceux émergeant en haute altitude, ce qui permet la mise en évidence de zones de transition dans la chaîne.

Les Trichoptères - qui ont une vaste distribution longitudinale (Décamps 1967, 1968) - constituent un groupe intéressant pour la mise en place d'une classification au sein du réseau hydrographique Adour-Garonne. Comme les Plécoptères, ils mettent en évidence une opposition Ouest-Centre dans la chaîne pyrénéenne, selon la localisation des sources (nombreuses sources de moyenne montagne dans la partie Ouest des Pyrénées). Leurs exigences écologiques sont généralement plus tranchées que celles des Ephéméroptères, ce qui en fait de bons descripteurs des zones de montagne et de plaine. Ils sont moins pertinents pour la mise en évidence de zones de transition. Les Coléoptères aquatiques constituent un groupe peu étudié (presque exclusivement des Elmidae et Hydraeniidae), à la taxonomie difficile. Le nombre plus réduit d'espèces présentes dans les cours d'eaux, associé à leur euryécie et à la difficulté de comparer l'écologie des espèces congénériques (Berthélémy 1966), rend l'analyse des résultats délicate lorsqu'ils sont considérés seuls. Malgré ces difficultés, ils contribuent à la délimitation précise de régions écologiques lorsqu'ils sont associés à d'autres groupes, ce qui démontre l'intérêt de baser de telles classifications sur des associations d'espèces appartenant à différents groupes taxonomiques.

D'une façon générale, cette étude et de nombreux travaux qui consistent à grouper et à classer des écosystèmes ayant des caractéristiques biotiques similaires (ex. Frissel et al. 1986, Hughes et al. 1987, Omernik 1987), offrent un schéma typologique explicite à l'usage des gestionnaires et des scientifiques. Cette approche est donc essentielle pour l'évaluation de fluctuations spatio-temporelles à l'échelle régionale.

#### Remerciements

Nous remercions l'Agence de l'Eau Adour-Garonne qui a financé cette étude.

## Travaux cités

- Barber W.E. & Kervern N.R. 1973. — Ecological factors influencing macroinvertebrate standing crop distribution. *Hydrobiologia*, 43 : 53-75.
- Benzécri J.P. 1973. — L'analyse des données. T.I : la taxonomie. T.II : l'Analyse des correspondances. Dunod (Ed.), Paris.
- Berthélémy C. 1966. — Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (*Hydraena* et *Elminthidae*) des Pyrénées. *Annls. Limnol.*, 2 : 95-113.
- Cugny P. 1988. — Modèles paléoécologiques. Analyse quantitative des faciès des diverses formations crétacées des marges néotéthysiennes et Atlantiques, associations paléontologiques et paléoenvironnements. Actes du Laboratoire de Géologie Sédimentaire et Paléontologie de l'Université Paul Sabatier Toulouse. Série 2 : mémoires. Vol 10 : 331 p.
- Culp J.M. & Davies R.W. 1982. — Analysis of longitudinal zonation and the river continuum concept of the Oldman - South Saskatchewan River system. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 1258-1266.
- Cummins K.W. 1979. — The natural stream ecosystem : 7-24, in Ward J.V. & Stanford J.A. (eds) : *The ecology of regulated streams*. Plenum Press, New York.
- Décamps H. 1967. — Ecologie des Trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Annls. Limnol.*, 3 : 399-577.
- Décamps H. 1968. — Vicariance écologique chez les Trichoptères des Pyrénées. *Annls Limnol.*, 4 : 1-50.
- Diday E. 1972. — Une nouvelle méthode en classification automatique et reconnaissance des formes : la méthode des nuées dynamiques. *Rev. Stat. Appl.*, 19 : 19-33.
- Diday E., Lemaire J., Pouget J., & Testut F. 1982. — *Eléments d'analyse des données*. Dunod (ed.), Paris : 462 p.
- Feminella J.W. & Resh V.H. 1990. — Hydrologic influences, disturbance, and intraspecific competition in a stream caddisfly population. *Ecology*, 71 : 2083-2094.
- Frissel C.A., Liss W.J., Warren C.E. & Hurley M.D. 1986. — A hierarchical framework for stream habitat classification : viewing streams in a watershed context. *Environ. Manage.*, 10 : 199-214.
- Giudicelli J., Bouzidi A. & Ait Abdelaali N. 2000. — Contribution à l'étude faunistique et écologique des simuliés (Diptera : Simuliidae) du Maroc. IV. Les simuliés du Haut Atlas. Description d'une nouvelle espèce. *Annls Limnol.*, 36 : 57-80.
- Hellawell J.M. 1978. — *Biological surveillance of rivers*. Water Research Center. Stevenage Laboratory, England : 332 p.
- Huet M. 1949. — Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles dans les eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11 : 333-351.
- Hughes R.M., Larsen D.P. & Omernik J.M. 1986. — Regional reference sites : a method for assessing stream potentials. *Environ. Manage.*, 10 : 629-635.
- Illies J. 1978. — *Limnofauna Europaea. Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierart mit Angaben irhe Verbreitung und Ökologie*. G. Fisher Verlag, Stuttgart : 532 p.
- Illies J., & Botosaneanu L. 1963. — Problèmes et méthodes de classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. Int. Ver. Limnol.*, 12 : 1-57.
- Lavandier P. 1979. — Ecologie d'un torrent Pyrénéen de haute montagne : l'Estaragne. Thèse de Doctorat d'état, Université Paul Sabatier, Toulouse : 532 p.
- Lavandier P. & Décamps H. 1984. — Estaragne : 237-264, in Whitton B.A. (ed) : *Ecology of European rivers*. Blackwell Scientific Publications.
- Lenat D.R. 1988. — Water quality assessment of streams using a qualitative collection method for benthic macroinvertebrates. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 7 : 222-233.
- Malmqvist B. & Otto C. 1987. — The influence of substrate stability on the composition of stream benthos : an experimental study. *Oikos*, 48 : 33-38.
- Moog O. & Janecek B.F.U. 1991. — River flow, substrate type and *Hydrurus* density as major determinants of macroinvertebrate abundance, composition and distribution. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24 : 1888-1896.
- Newbury R.W. — 1984. Hydrologic determinants of aquatic insect habitats : 323-357, in Resh V.H. & Rosenberg D.M. (eds) : *The ecology of aquatic insects*. Praeger Publishers, New York.
- Omernik J.M. 1987. — Ecoregions of the conterminous United States (With map). *Ann. Assoc. Am. Geogr.*, 77 : 118-125.
- Tate C.M. & Heiny J.S. 1995. — The ordination of benthic invertebrate communities in the South Platte River Basin in relation to environmental factors. *Freshwat. Biol.*, 33 : 439-454.
- Thomas A. 1996. — Ephéméroptères du Sud-Ouest de la France. V. Premier inventaire des espèces recensées depuis 1870 (Insecta, Ephemeroptera). *Annls Limnol.*, 32 : 19-26.
- Tomassone R., Dervin C. & Masson J.P. 1993. — *Biométrie. Modélisation de phénomènes biologiques*. Masson (Ed.), Paris : 553 p.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 130-137.
- Verneaux J. 1973. — Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs - essai de biotypologie. Thèse, Université de Besançon : 257 p.
- Vinçon G. 1987. — Comparaison de la faune benthique des vallées d'Aure et d'Ossau, en vue de l'élaboration d'une méthodologie de surveillance des cours d'eaux de montagne. Thèse, Univ. Paul Sabatier, Toulouse : 381 p.
- Vinçon G. & Clergue-Gazeau M. 1988. — Etude hydrobiologique de la vallée d'Ossau (Pyrénées Atlantiques, France). III. Simuliidae (Diptera, Nematocera) : leur originalité biogéographique et écologique. *Annls Limnol.*, 24 : 67-81.
- Vinçon G. & Thomas A.G.B. 1987. — Etude hydrobiologique de la vallée d'Ossau (Pyrénées Atlantiques). I. Répartition et écologie des éphéméroptères. *Annls Limnol.*, 23 : 95-113.
- Ward J.V. & Stanford J.A. 1979. — Ecological factors controlling stream zoobenthos with emphasis on thermal modification of regulated streams : 35-55, in Ward J.V. & Stanford J.A. (eds) : *The ecology of regulated streams*. Plenum Press, New York.
- Ward J.V. & Stanford J.A. 1983 a. — The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. 29-42, in Fontaine T.D. & Bartell S.M. (eds) : *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Sciences, Ann Arbor, Michigan.
- Ward J.V. & Stanford J.A. 1983 b. — The intermediate disturbance hypothesis : an explanation for biotic diversity patterns in lotic systems : 347-356, in Fontaine T.D. & Bartell S.M. (eds) : *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Sciences, Ann Arbor, Michigan.
- Whittier T.R., Hughes R.M. & Larsen D.P. 1988. — Correspondence between Ecoregions and spatial patterns in stream ecosystems in Oregon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45 : 1264-1278.
- Wright J.F., Moss D., Armitage P.D. & Furse M.T. 1984. — A preliminary classification of running-water sites in Great Britain based on macro-invertebrate species and the prediction of community type using environmental data. *Freshwat. Biol.*, 14 : 221-256.