

**RECHERCHES ÉCOLOGIQUES  
ET BIOGÉOGRAPHIQUES SUR LES PLÉCOPTÈRES  
ET COLÉOPTÈRES D'EAU COURANTE  
(HYDRAENA ET ELMINTHIDAE) DES PYRÉNÉES**

par C. BERTHÉLEMY<sup>1</sup>.

**SOMMAIRE**

INTRODUCTION .....	231
CHAPITRE I. -- MÉTHODES ET MODES D'EXPRESSION DES RÉSULTATS.	
1.1. — MESURES (1.1.1. — <i>Température</i> . 1.1.2. — <i>pH</i> . 1.1.3. — <i>Conductivité</i> . 1.1.4. — <i>Dureté totale</i> . 1.1.5. — <i>Alcalinité totale</i> . 1.1.6. — <i>Comparaison des résultats fournis par les trois méthodes précédentes</i> . 1.1.7. -- <i>Oxygène dis- sous</i> . 1.1.8. -- <i>Vitesse du courant</i> . 1.1.9. — <i>Débits</i> ) ....	234
1.2. — PRÉLÈVEMENTS .....	236
CHAPITRE II. — COURS D'EAU ÉTUDIÉS.	
2.1. -- VALLÉE D'AURE (2.1.1. — <i>L'Estaragne</i> . 2.1.2. — <i>L'Es- piaube</i> . 2.1.3. — <i>Autres cours d'eau</i> ) .....	237
2.2. — PYRÉNÉES DU DÉPARTEMENT DE LA HAUTE-GARONNE (2.2.1. — <i>Le ruisseau de la Glère, entre 1 800 et 1 400 m</i> . 2.2.2. — <i>La Pique vers 1 400 m</i> . 2.2.3. — <i>La Pique vers 1 000 m</i> . 2.2.4. — <i>Le ruisseau d'Artigue d'Arlos, entre 1 400 et 1 000 m</i> . 2.2.5. — <i>Le ruisseau de Méliande, entre 800 et 600 m</i> . 2.2.6. — <i>Le ruisseau de Maudan et ses affluents de rive gauche, entre 1 000 et 800 m</i> . 2.2.7. — <i>Le ruisseau de Mourlès, entre 1 200 et 800 m</i> . 2.2.8. — <i>La Garonne à 500 m</i> ) .....	247
2.3. — COUSERANS — BASSIN HYDROGRAPHIQUE DU LEZ -- (2.3.1. — <i>Le Lez à 1 080 et 1 000 m</i> . 2.3.2. — <i>Le Lez à 750 m</i> . 2.3.3. — <i>L'Isard à 810 m</i> . 2.3.4. -- « <i>Orle -- 1 000 m</i> ». 2.3.5. -- <i>L'Orle à 860 m</i> . 2.3.6. -- <i>L'Orle à 700 m</i> . 2.3.7. —	

1. Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Toulouse pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences.

	<i>L'Orle à 660 m. 2.3.8. -- Le Ribérot à 800 m. 2.3.9. -- Le Ribérot à 700 m. 2.3.10. -- Le Balamet à 1 000 m. 2.3.11. -- Le Balamet à 600 m. 2.3.12. -- Le Lez à 430 m) . . . .</i>	249
2.4.	--- PRÉPYRÉNÉES (2.4.1. — <i>L'Arize à 300 m. 2.4.2. -- Le Volp à 500 m. 2.4.3. -- Le Volp à 460 m. 2.4.4. -- Le Volp à 430 m. 2.4.5. -- Le Volp à 280 m. 2.4.6. -- Le Volp à 240 m. 2.4.7. -- Le Ruisseau de la Forêt à 340 m. 2.4.8. -- Le Ruisseau de la Forêt à 330 m) . . . . .</i>	260
2.5.	--- ENVIRONS DE TOULOUSE (2.5.1. — <i>La Garonne à 140 m. 2.5.2. -- Autres cours d'eau des environs de Toulouse).</i>	268
2.6.	--- CONCLUSION . . . . .	269
CHAPITRE III. --- PLÉCOPTÈRES, HYDRAENA ET ELMINTHIDAE DES PYRÉNÉES FRANÇAISES ET DES BAS- SINS NORD-PYRÉNÉENS.		
3.1.	--- INTRODUCTION . . . . .	271
3.2.	--- PLÉCOPTÈRES.	
3.2.1.	--- Filipalpia (3.2.1.1. — <i>Taeniopterygidae. 3.2.1.2. -- Nemouridae. 3.2.1.3. -- Leuctridae. 3.2.1.4. -- Capniidae)</i> . . . . .	273
3.2.2.	--- Setipalpia (3.2.2.1. — <i>Perlodidae. 3.2.2.2. -- Perlidae. 3.2.2.3. -- Chloroperlidae)</i> . . . . .	284
3.2.3.	--- Espèces probables, citations douteuses ou erronées	289
3.3.	--- COLÉOPTÈRES.	
3.3.1.	--- Hydraena . . . . .	291
3.3.2.	--- Elminthidae . . . . .	295
3.3.3.	--- Espèces probables, citations douteuses ou erronées	300
3.4.	--- REMARQUES (3.4.1. --- <i>Distribution des nombres d'individus récoltés. 3.4.2. -- Nombres probables d'espèces pyrénéennes)</i> . . . . .	302
CHAPITRE IV. --- AUTÉCOLOGIE ET ÉCOLOGIE COMPARÉE DES PLÉCOPTÈRES, ELMINTHIDAE ET HYDRAENA.		
4.1.	--- INTRODUCTION (4.1.1. — <i>Plan adopté. 4.1.2. -- Utilisation des données)</i> . . . . .	304
4.2.	--- COMPARAISONS ENTRE L'ÉCOLOGIE DES PLÉCOPTÈRES, DES HYDRAENA ET DES ELMINTHIDAE . . . . .	308
4.3.	--- ÉCOLOGIE COMPARÉE DES CATÉGORIES SUPRA-SPÉCIFIQUES DE PLÉCOPTÈRES . . . . .	310
4.4.	--- ÉCOLOGIE COMPARÉE DES ESPÈCES DE PLÉCOPTÈRES (4.4.1. — <i>Brachyptera. 4.4.2. -- Taeniopteryx. 4.4.3. -- Protoneura. 4.4.4. -- Amphinemura. 4.4.5. -- Nemoura et Nemurella. 4.4.6. -- Leuctra. 4.4.7. -- Pachyleuctra. 4.4.8. -- Capnia. 4.4.9. -- Capnioneura. 4.4.10. -- Perlodes. 4.4.11. -- Arcynopteryx. 4.4.12. -- Dictyogenus et Isogenus. 4.4.13. -- Isoperla. 4.4.14. -- Perla. 4.4.15. -- Dinocras. 4.4.16. -- Marthamea. 4.4.17. -- Chloroperla).</i>	311
4.5.	--- ÉCOLOGIE COMPARÉE DES SOUS-GENRES D'HYDRAENA . . . . .	336
4.6.	--- ÉCOLOGIE COMPARÉE DES ESPÈCES D'HYDRAENA (4.6.1. --- <i>Haenydra. 4.6.2. -- Hadrenya. 4.6.3. -- Hydraena s. s.) .</i>	337

(3)	PLÉCOPTÈRES, HYDRAENA ET ELMINTHIDAE DES PYRÉNÉES	229
4.7.	— ÉCOLOGIE COMPARÉE DES GENRES D'ELMINTHIDAE	345
4.8.	— ÉCOLOGIE COMPARÉE DES ESPÈCES D'ELMINTHIDAE (4.8.1. — <i>Elmis</i> . 4.8.2. — <i>Esolus</i> . 4.8.3. — <i>Oulimnius</i> . 4.8.4. — <i>Limnius</i> . 4.8.5. — <i>Riolus et Normandia</i> )	347
4.9.	— ÉCOLOGIE COMPARÉE D'ESPÈCES APPARTENANT A DES GROUPES DIFFÉRENTS (4.9.1. — <i>Substrat.</i> 4.9.2. — <i>Période de vol des Plécoptères</i> . 4.9.3. — <i>Remplacement d'amont en aval</i> )	357
4.10.	— COMPARAISONS ENTRE DIVERS TYPES DE DIFFÉRENCIATION OU DE FACTEURS ÉCOLOGIQUES (4.10.1. — <i>Répartition d'amont en aval et pollution</i> . 4.10.2. — <i>Période de vol et habitat</i> . 4.10.3. — <i>Altitude et climat</i> )	363
4.11.	— CORRÉLATIONS ENTRE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES (4.11.1. — <i>Vie muscicole</i> . 4.11.2. — <i>Périodes de vol</i> . 4.11.3. — <i>Remplacement d'amont en aval</i> )	367
4.12.	— CONCLUSION : RAPPORTS PHYLOGÉNIQUES ET ÉCOLOGIE COMPARÉE	370
CHAPITRE V. — SYNÉCOLOGIE.		
5.1.	— INTRODUCTION	373
5.2.	— PLÉCOPTÈRES.	
5.2.1.	— Groupements de référence (5.2.1.1. — <i>Estaragne, 2 200 à 1 900 m</i> . 5.2.1.2. — <i>Espiaube, 1 480 à 1 250 m</i> . 5.2.1.3. — <i>Orle à 860 m</i> . 5.2.1.4. — <i>Balamet à 1 000 m</i> . 5.2.1.5. — <i>Lez à 430 m</i> . 5.2.1.6. — <i>Volp à 460 et 430 m</i> . 5.2.1.7. — <i>Volp à 280 et 240 m</i> . 5.2.1.8. — <i>Ruisseau de la Forêt à 340 m</i> )	375
5.2.2.	— Comparaison des nombres d'espèces des groupements de référence	377
5.2.3.	— Comparaison des groupements de référence d'après leur composition faunistique (5.2.3.1. — <i>Méthode</i> . 5.2.3.2. — <i>Résultats</i> )	379
5.2.4.	— Comparaison des groupements de référence avec d'autres relevés	384
5.3.	— COLÉOPTÈRES.	
5.3.1.	— Groupements de référence (5.3.1.1. — <i>Estaragne, 2 200 à 1 900 m</i> . 5.3.1.2. — <i>Espiaube, 1 480 à 1 250 m</i> . 5.3.1.3. — <i>Lez à 1 000 m, Orle à 860 m, Ribérot à 800 m, Isard à 810 m</i> . 5.3.1.4. — <i>Lez à 430 m</i> . 5.3.1.5. — <i>Volp à 430 m</i> . 5.3.1.6. — <i>Volp à 280 et 240 m</i> . 5.3.1.7. — <i>Ruisseau de la Forêt à 340 m</i> )	386
5.3.2.	— Comparaison des nombres d'espèces des groupements de référence (5.3.2.1. — <i>Méthode</i> . 5.3.2.2. — <i>Résultats</i> )	388
5.3.3.	— Comparaison des groupements de référence d'après leur composition faunistique	392
5.3.4.	— Les groupements d'Elminthidae des eaux courantes d'Europe	392

5.4. — SUR LES CLASSIFICATIONS DES ÉCOSYSTÈMES D'EAU COURANTE (5.4.1. — <i>Introduction</i> , 5.4.2. — <i>Les successions physiographiques dans les eaux courantes</i> , 5.4.3. — <i>Répartition des biocénoses d'eau courante en un nombre déterminé de zones distinctes</i> , 5.4.4. — <i>Limites d'application d'un schéma basé sur l'importance des cours d'eau</i> ) .....	399
5.5. — CONCLUSION .....	406
CHAPITRE VI. — BIOGÉOGRAPHIE.	
6.1. — RÉPARTITION D'EST EN OUEST DANS LES PYRÉNÉES ....	408
6.2. — RELATIONS DE LA FAUNE PYRÉNÉENNE AVEC CELLE DU RESTE DE L'EUROPE (6.2.1. — <i>Espèces à vaste répartition présentes dans la Péninsule Ibérique au-delà de la vallée de l'Èbre</i> , 6.2.2. — <i>Espèces à vaste répartition inconnues au sud de la vallée de l'Èbre</i> , 6.2.3. — <i>Endémiques et pyrénéennes extensives</i> ) .....	410
6.3. — CONCLUSION .....	419
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	420
RÉSUMÉ . . . . .	425
SUMMARY . . . . .	428
ZUSAMMENFASSUNG . . . . .	432
TRAVAUX CITÉS .....	435



## INTRODUCTION

Dans l'introduction de leur thèse, HUBAULT [1927], puis GRENIER [1949], avaient noté combien l'étude des eaux courantes était peu en faveur en France. Il en est de même aujourd'hui, alors que deux milieux voisins, celui des sables submergés et celui des roches et mousses suintantes ont fait l'objet de travaux récents [ANGELIER 1953 a, VAILLANT 1956]. Tandis qu'HUBAULT avait envisagé la faune torrenticole sous des angles extrêmement variés, la progression des connaissances dans le reste de l'Europe avait amené GRENIER à se limiter à l'étude des Simulies. Pour ma part, j'ai essentiellement recherché quelles relations pouvaient être établies entre les distributions des espèces, dans le temps et dans l'espace.

Ce problème a surtout été abordé jusqu'ici de deux façons différentes : certains travaux, tels que les « Studies on Swedish Stoneflies » de BRINCK [1949 a], exposent la répartition d'un seul groupe systématique dans une aire très vaste; d'autres, comme ceux d'ILLIES [1952 b], DITTMAR [1955] ou HYNES [1961], sont des monographies de petits cours d'eau mais s'efforcent de couvrir une partie aussi importante que possible de la faune.

A priori, l'une ou l'autre de ces méthodes, appliquée dans une région mal connue, pouvait apporter des faits nouveaux. Mais l'écologie, et, en particulier, l'écologie des eaux courantes, est une discipline assez jeune pour qu'il soit profitable de multiplier les voies d'approche.

J'ai donc étudié trois groupes d'Insectes aquatiques, en m'efforçant de préciser leurs répartitions dans plusieurs cours d'eau du bassin de la Garonne, depuis une altitude supérieure à 2 000 m jusqu'aux environs de Toulouse.

Les trois groupes choisis présentent chacun des rapports différents avec le milieu aquatique. Les Plécoptères sont un exemple du cas le plus général. Toutes les formes pyrénéennes vivent dans l'eau à l'état larvaire. Ce caractère a longtemps été attribué à l'ordre entier; la découverte de larves terrestres, en Patagonie [ILLIES 1960], et celle d'adultes vivant à plusieurs mètres de profondeur, dans un lac de Californie [JEWETT 1963], sont toutes récentes.

Les *Hydraena* et les Elminthidae, d'autre part, ont souvent été rassemblés par les auteurs allemands sous le nom de « Kletterkäfer » [STEINMANN 1907, THIENEMANN 1912, BORNHAUSER 1912, RÜSCHKAMP 1926, etc...] et JANSSENS [1959] a proposé pour eux l'appellation de « Coléoptères hydrobates ». Un tel rapprochement a l'inconvénient de masquer une différence fondamentale : alors

que les larves des Elminthidae se trouvent aux côtés des imagos, celles des *Hydraena* vivent dans la terre humide et leur biologie est encore presque inconnue [D'ORCHYMONT 1919, HRBÁČEK 1944]. Il sera sans doute impossible de déterminer entièrement la distribution des *Hydraena* sans connaître leurs exigences. Plus généralement, il est préférable d'étudier séparément l'écologie des groupes systématiques qui se sont adaptés indépendamment à un milieu donné et de ne rechercher les convergences qu'a posteriori.

Après l'exposé des méthodes de mesure et de prélèvement, sont présentées les descriptions des stations, puis la liste des espèces. Cet ordre permet de mieux juger de l'état de nos connaissances faunistiques dans les différentes parties de la chaîne pyrénéenne : la densité des captures diminue rapidement de part et d'autre d'une zone qui correspond au bassin hydrographique de la Garonne, en amont de son confluent avec l'Ariège. C'est un point qu'il est important d'avoir à l'esprit lorsqu'on consulte les nombres fournis dans la liste des espèces.

Si quelques êtres vivants ont un habitat restreint, aisé à définir, on ne peut le plus souvent qu'indiquer les principaux caractères des stations dans lesquelles une espèce a été recueillie, sans que les conditions optimales, ni les limites de répartition de cette espèce n'apparaissent clairement. Par contre, la confrontation de mes résultats et des observations faites dans le reste de l'Europe a montré qu'il était d'ores et déjà possible de fixer la position relative de beaucoup d'espèces, le long de gradients écologiques simples. Dans le chapitre IV, j'ai donc traité simultanément l'autécologie et l'écologie comparée des formes étudiées. Cette méthode a en outre permis une utilisation rationnelle des données semi-quantitatives dont je disposais. La lecture des énumérations d'espèces et de régions géographiques paraîtra sans doute aride, mais il était nécessaire de préciser dans chaque cas la valeur générale des rapports écologiques mis en évidence.

Le chapitre de synécologie a été basé sur la comparaison de groupements concrets, constitués d'espèces qui ont toutes été récoltées dans les biotopes nommément désignés. Cette notion doit être distinguée de celle des ensembles d'espèces qu'on peut former soit avec des espèces qui vivent dans plusieurs milieux distincts possédant en commun telle ou telle caractéristique, soit avec des espèces qui sont fréquemment capturées les unes avec les autres. Le concept utilisé ici, plus simple, se rattache directement à celui de l'écosystème, de l'unité fonctionnelle que constitue les organismes et le milieu. La composition faunistique des groupements d'espèces est l'une des propriétés des écosystèmes. Les groupements les mieux connus, tant au point de vue de leur stabilité qu'à celui

des caractères du milieu, ont été choisis comme groupements de référence.

Le dernier chapitre, enfin, est consacré à la biogéographie. La limite entre le domaine de cette discipline et celui de l'écologie n'est pas toujours très nette, surtout dans un territoire de superficie assez faible. Dans le cas présent, le sens donné au terme de biogéographie correspond à celui de la « Verbreitungsgeschichte » des auteurs de langue allemande, c'est-à-dire à l'étude de l'influence des facteurs historiques sur la répartition des organismes.

## CHAPITRE I

## MÉTHODES ET MODES D'EXPRESSION DES RÉSULTATS

## 1.1. — MESURES

## 1.1.1. — Température.

Les enregistrements en continu ont été réalisés avec un Thermographe à dilatation de liquide RICHARD.

A la fin de chaque semaine d'enregistrement, la température indiquée par l'appareil a été comparée à une mesure directe faite avec un thermomètre à mercure. Les différences observées n'ont jamais été supérieures à 0,5° C.

## 1.1.2. — pH.

Le pH a été mesuré avec des pH-mètres à électrode de verre, soit sur le terrain avec un pH-mètre à piles TACUSSEL de type P 5, soit au laboratoire avec le même appareil ou avec un pH-mètre METROHM. Les eaux du Lez et du Volp sont tamponnées et les différences entre les deux méthodes étaient inférieures à 0,1 unité pH.

## 1.1.3. — Conductivité (Conductance spécifique, Leitfähigkeit).

La conductivité a été mesurée à 18° C à l'aide d'un conductimètre TACUSSEL de type CD 6. Elle est exprimée en micromhos/cm (= microsiemens/cm = megohm<sup>-1</sup>. cm<sup>-1</sup>). Certains auteurs mesurent la conductivité à 25° C. En première approximation, la conductivité varie de 2 % par degré C [APHA 1960, FREIER 1964]; d'après la table de CZENSNY [1961],  $\chi_{18} = \chi_{25} \times 0,861$ .

## 1.1.4. — Dureté totale (Total hardness, Gesamte Härte).

Elle a été mesurée à l'aide du Complexon 3 (sel disodique de l'acide éthylènediaminotétracétique) en utilisant du noir d'Eriochrome T comme indicateur. Elle est exprimée en milliéquivalents par litre. Cette expression tend à remplacer les différents « degrés de dureté » qui varient avec chaque pays [LECLERC et coll., 1960]. 1 mval correspond à 50 ppm de Ca CO<sub>3</sub> et à 5° français.

## 1.1.5. — Alcalinité totale (S.B.V.).

Elle correspond au nombre de  $\text{cm}^3$  d'acide chlorhydrique N/10 ajoutés dans  $100 \text{ cm}^3$  d'eau jusqu'au virage de l'hélianthine (méthylorange). Dans aucun cas, l'eau n'était assez alcaline pour faire virer au rose la phénolphthaléine. Les nombres obtenus correspondent aux milliéquivalents par litre d'acides faibles déplacés par l'acide chlorhydrique; il s'agit principalement d'acide carbonique mais éventuellement d'acides silicique, borique ou phosphorique [APHA 1960]. Ces nombres correspondent aussi au SBV (*Säurebindungsvermögen*) largement utilisé par les auteurs d'Europe centrale [LIEBMANN 1962]; ils doivent être multipliés par 50 pour obtenir l'alcalinité exprimée en ppm de  $\text{CO}_2$ , Ca des auteurs américains [WELCH 1948].

## 1.1.6. — Comparaison des résultats fournis par les trois méthodes précédentes.

L'expression de la dureté en milliéquivalents, qui a l'avantage de ne pas préjuger de la nature des alcalinoterreux se combinant au Complexon, permet une comparaison directe avec l'alcalinité. Une dureté nettement supérieure à l'alcalinité indique la présence d'anions non déplacés par l'acide chlorhydrique, en général d'anions sulfate ou chlorure. RUTNER [1952 et 1953], reproduit par CZENSNY [1961], donne d'autre part la conductivité de solutions de bicarbonate de calcium pour des alcalinités variant de 1 à 5. En comparant ces nombres à la conductivité réelle, il est possible d'estimer la proportion des carbonates par rapport à la concentration totale en substances dissoutes.

1.1.7. — Oxygène dissous ( $\text{O}_2$ -Gehalt).

Il a été dosé à l'aide de la méthode de WINKLER non modifiée (voir par exemple MACKERETH 1963), en utilisant la seringue de FOX et WINGFIELD [1939] qui permet de n'emporter sur le terrain qu'une quantité réduite de réactifs.

Les pourcentages par rapport à la saturation ont été calculés à l'aide des abaques de MORTIMER [1956]. Ces abaques sont basées sur les résultats de TRUESDALE, DOWNING et LOWDEN [1955], inférieurs d'environ 4 % aux données antérieures.

## 1.1.8. — Vitesse du courant (Current speed, Strömungsgeschwindigkeit).

Elle a été mesurée à 5 cm du fond à l'aide d'un micromoulinet OTT.

### 1.1.9. — Débits (Flow, Wasserführung).

Les débits m'ont été communiqués par le service d'Hydrologie de la 5<sup>e</sup> Circonscription Electrique.

### 1.2. — PRÉLEVEMENTS.

La grande variété des techniques proposées par les différents auteurs [MACAN 1958, MÜLLER 1958, ALBRECHT 1959] reflète la difficulté du problème posé par les prélèvements de faune benthique dans les eaux courantes. Si les filets à larges mailles laissent évidemment passer les plus petites formes, les animaux bons nageurs échappent aux filets à mailles étroites à travers lesquels l'eau s'écoule trop lentement [MACAN 1958, 1963, HYNES 1960, 1961]. Le bouleversement plus ou moins énergique du fond entraîne aussi des variations suivant le mode de vie des espèces. Pour les biomasses, il est possible d'obtenir des valeurs absolues assez exactes par suite des phénomènes de compensation [ALBRECHT 1961]. Mais, pour avoir une idée de la densité réelle de chaque espèce, il est nécessaire d'employer plusieurs techniques dans chaque station et même d'y adjoindre des pièges à imagos recouvrant une surface connue [IDE 1940, SPRULES 1947, MUNDIE 1956, MACAN 1964]. Un tel plan de travail limite beaucoup le nombre des localités étudiées et n'est justifié que lorsque la proportion déterminable de la faune est élevée; c'est loin d'être le cas ici.

Seuls des nombres relatifs ont donc été recherchés et un filet-troubleau à ouverture triangulaire a été utilisé pour tous les prélèvements de faune du fond. Comme le souligne HYNES [1960], c'est en fait le seul instrument qui donne des résultats dans les situations très diverses qu'on peut rencontrer dans les eaux courantes. Dans les forts courants, le filet est maintenu immobile et le fond est raclé en amont de l'ouverture, soit avec le pied, soit avec une pelle pliante dont le fer est placé perpendiculairement au manche. En courant faible, la même opération est accompagnée d'un mouvement du filet vers l'amont. La toile du filet compte 6 mailles au cm, ce qui correspond à des interstices d'environ 0,5 mm.

La faune des mousses a été récoltée en agitant et en rinçant des paquets de mousses dans un récipient percé d'orifices d'un cm de diamètre environ et en recueillant les animaux et les débris dans un filet à plancton.

Le produit de ces deux types de récoltes a été fixé sur le terrain par l'addition de formol, jusqu'à une concentration de 4 %, et trié au laboratoire avec un grossissement de 15 diamètres environ. Tous les animaux sont conservés dans ma collection, en alcool à 80° additionné de glycérine.

## CHAPITRE II

## COURS D'EAU ÉTUDIÉS

La description des stations les plus étudiées est divisée en trois rubriques : topographie et réseau hydrographique; environnement; mesures et prélèvements. D'autres stations ont fait l'objet de recherches moins approfondies, soit parce que leur peuplement ne présentait pas de différences importantes par rapport à celui des stations de référence, soit parce que les interventions humaines bouleversaient trop profondément les conditions naturelles. Leurs caractéristiques sont présentées suivant un plan identique, mais de façon moins détaillée.

Enfin, les captures isolées et les citations bibliographiques ont surtout été utilisées pour établir la liste faunistique du chapitre III. Pour la constitution d'une telle liste, seule importe la densité des localités de capture dans les différentes régions (*fig. 2.1* et *2.2*). Lorsque ces données fournissent aussi des précisions sur l'amplitude écologique des espèces, les renseignements nécessaires sont indiqués dans chaque cas particulier.

## 2.1. — VALLÉE D'AURE

Pour simplifier, le terme de « Vallée d'Aure » est pris ici dans un sens assez large et désigne l'ensemble du bassin hydrographique de la Neste d'Aure, ou Grande Neste, qui se jette dans la Garonne un peu en amont de Montréjeau (*fig. 2.1, A*).

## 2.1.1. --- L'Estaragne.

2.1.1.1. -- Topographie et réseau hydrographique (*fig. 2.3*).

Situé au sud du Massif du Néouvielle, ce torrent se jette dans le lac d'Orédon, sur la rive sud, à 1 852 m. Bassin versant de 4 km<sup>2</sup> environ, dont 1,4 km<sup>2</sup> au-dessus de 2 500 m et 1 km<sup>2</sup> entre 2 200 et 2 500 m. Ligne de faite culminant à 3 006 m, au Pic d'Estaragne. Bassins versants adjacents : à l'W., le torrent de Cap-de-Long; au S., la vallée de Badet; à l'E., la Neste de Couplan; — soit un ensemble de bassins alimentant tous ce dernier cours d'eau.

Sources vers 2 450 m, cours peu sinueux de 3,5 km; direction générale S.W.-N.E. Réseau peu ramifié : un affluent un peu moins important que le cours principal vers 2 200 m, puis de courts ruis-

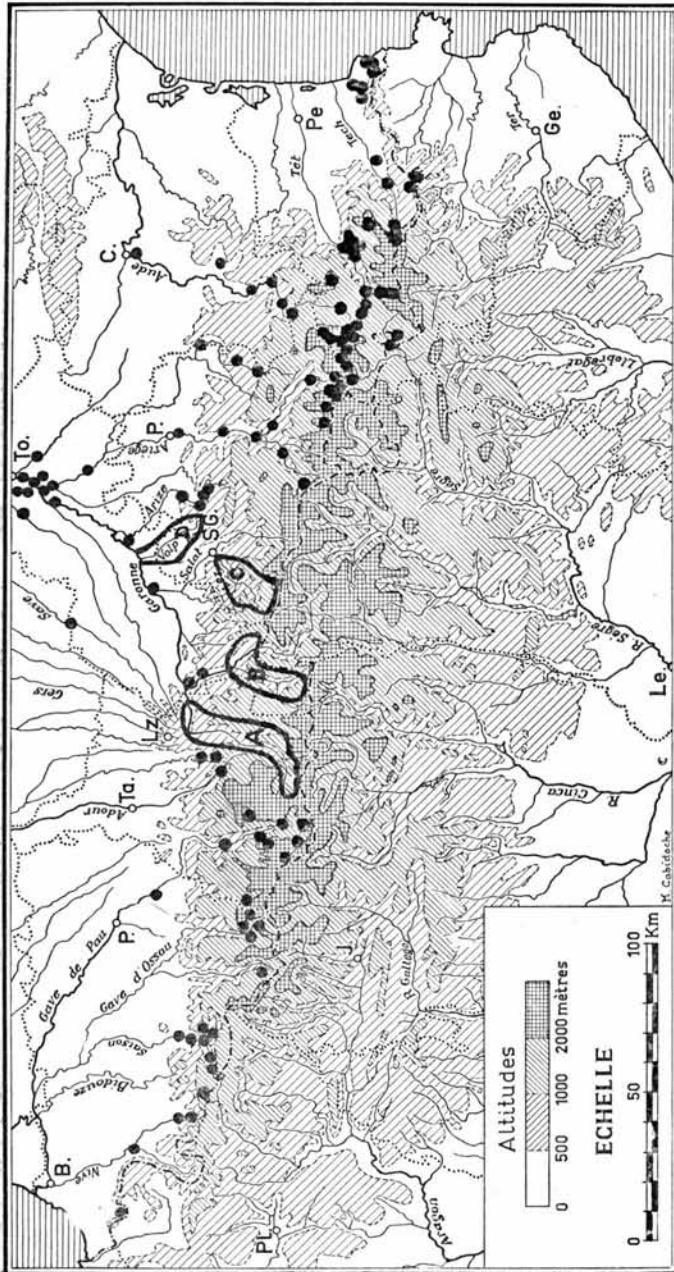


FIG. 2.1. — Localités de capture des Plécoptères dans les Pyrénées françaises et les bassins nord-pyrénéens. Zone A : Vallée d'Aure. Zone B : Pyrénées de la Haute-Garonne. Zone C : bassin du Lez. Zone D : bassin du Volp.

B. : Bayonne. C. : Carcassonne. Ge. : Gérone. J. : Jaca. Le. : Lerida. Lz. : Lannemezan. P. (à l'ouest) : Pau. P. (à l'est) : Pamiers. Pe. : Perpignan. PL. Pamplona. S.G. : Saint-Girons. Ta. : Tarbes. To. : Toulouse.



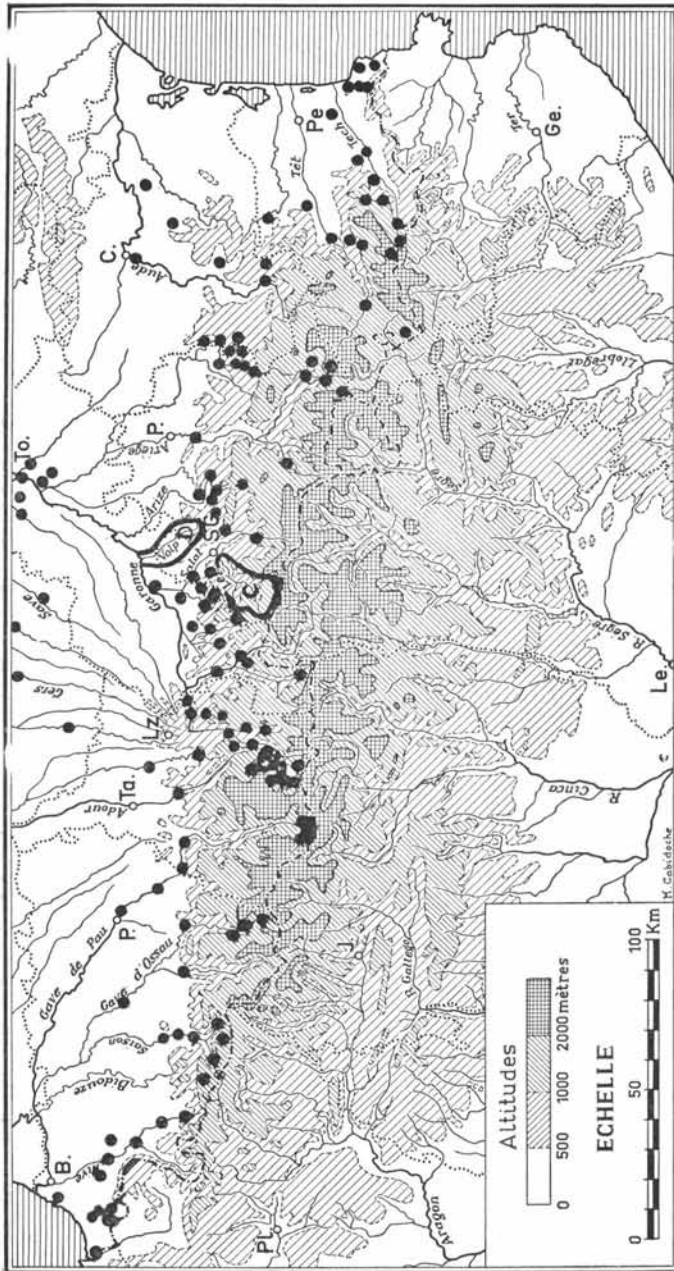


FIG. 2.2. — Localités de capture des *Hydraena* et des *Elminthidae* dans les Pyrénées françaises et les bassins nord-pyrénéens. Zone A : Espiaube. Zone C : bassin du Lez. Zone D : bassin du Volp. Abréviations des noms de ville, cf. fig. 2.1.

selets, souvent intermittents; enfin, à 200 m environ de l'embouchure, un affluent amenant les eaux du petit bassin secondaire de « Bassia Gran ».

L'Estaragne coule d'abord dans trois cirques superposés, d'origine glaciaire, séparés par des rapides ou même des cascades, puis, avec une pente plus forte et plus régulière, sur l'épaulement sud du lac d'Orédon; pente moyenne : 20 %.

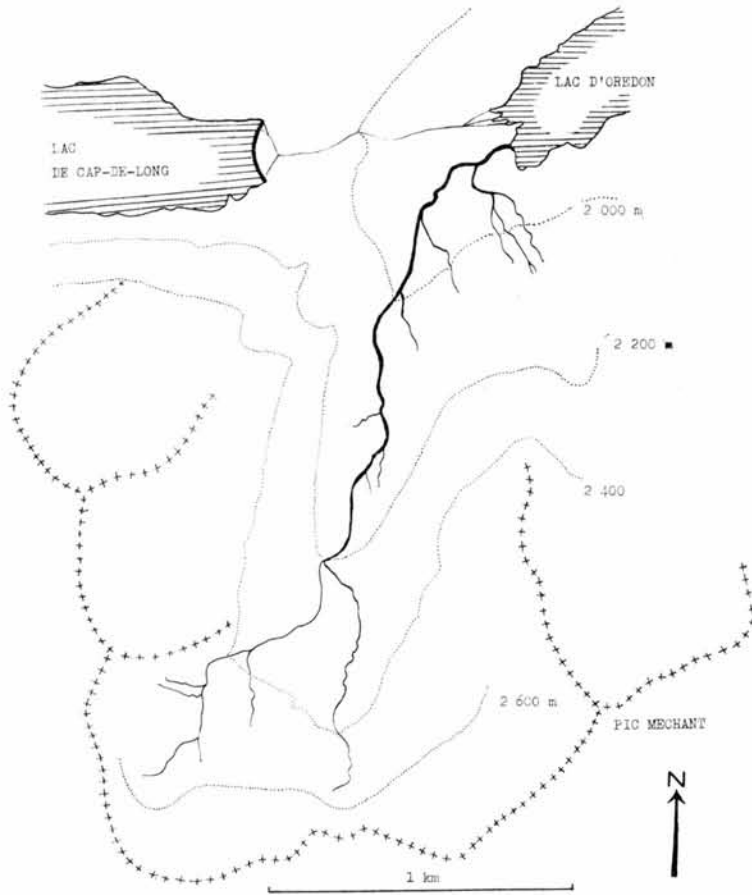


FIG. 2.3. — L'Estaragne, d'après la carte de L. MAURY [1947], complétée d'après les photographies aériennes de l'I.G.N. par J.-N. TOURENQ. Équidistance des courbes : 200 m.

## 2.1.1.2. — Environnement.

Terrains traversés. — Dans le cirque supérieur et la moitié amont du cirque moyen, au-dessus de 2 250 m, schistes métamorphiques dévoniens traversés par un banc de calcschiste qui forme la muraille sud du cirque. Dans cette région des schistes, la roche en place est recouverte de débris qui retiennent l'eau et régularisent le débit [DURAND 1961]. Plus bas, granite amphibolique, avec des zones de granite fracturé, responsables de la dissymétrie du cirque et d'une forte circulation d'eaux souterraines [BARRÈRE 1952].

Climat. — L'orientation au nord détermine une humidité élevée, par suite de l'effet de condensation sur paroi froide [CHOUARD 1949]. Enneigement prolongé : déneigement en juin, dans le bas du cours d'eau; névés persistant au-dessus de 2 300 m; première neige tombant dès la seconde quinzaine d'août [CASSAGNAU 1961, LAVILLE 1962].

Végétation. — Dans le cirque supérieur, prairie alpine et éboulis, avec des microforêts de *Salix reticulatum*, à humus noir épais; puis prairie subalpine à Gispet (*Festuca Eskia*), avec des zones marécageuses à Hypnacées; enfin, « Rhodopineraie d'ombrée », à *Abies pectinata* [CHOUARD 1949].

Action de l'homme. — Action directe à peu près nulle, sauf au voisinage du lac où les déversements du réservoir de Cap-de-Long bouleversent périodiquement le lit.

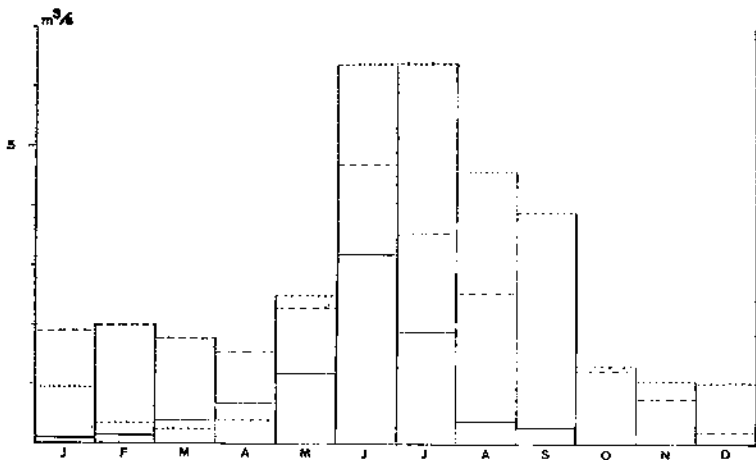


FIG. 2.4. — Débits mensuels de l'Estaragne à 2 128 m, en 1955 (tirets), 1956 (pointillés) et 1957 (traits pleins).

### 2.1.1.3. — Mesures et prélèvements.

Le débit a été mesuré par l'Électricité de France, à l'altitude de 2 128 m, pour un bassin versant de 2,5 km<sup>2</sup>, à l'aide d'un limniographe de type Bär. La station, d'exploitation difficile, n'a fonctionné que de janvier 1955 à septembre 1957. Les nombres obtenus ne donnent qu'un ordre de grandeur et sont portés sur la figure 2.4. Le débit moyen annuel est de 0,18 m<sup>3</sup>/s.

Environ 150 mesures de températures ont été effectuées pendant les mois de juin, juillet, août et septembre, en 1962, 1963 et 1964, par H. Décamps et J.-N. Tourenq. Pendant l'été, la température est de 2 à 3° C, en début de matinée; elle atteint l'après-midi 5° C dans le cirque supérieur et 11° C près du lac. L'eau est saturée ou légèrement sursaturée en oxygène (102 à 110 % en août, mesures H. Décamps), et assez peu minéralisée (alcalinité, 1 mval/l;  $\chi_{18} = 99$  micromhos/cm, en basses eaux).

Le lit est constitué de galets, de 20 cm de diamètre environ. La vitesse du courant atteint par endroit 1,5 m/s, à 5 cm du fond.

Des adultes de Plécoptères ont été capturés près du torrent d'Estaragne depuis 1925 (une quarantaine de chasses productives). Une centaine de prélèvements de faune benthique ont été effectués par E. Angelier, H. Décamps, J.-N. Tourenq et moi-même.

### 2.1.2. — L'Espiabe.

#### 2.1.2.1. -- Topographie et réseau hydrographique (fig. 2.5).

Affluent de la rive gauche de la Neste d'Aure. Bassin versant de 18 à 20 km<sup>2</sup> environ. Ligne de faite culminant à 2 580 m. Bassins versants adjacents : au N., le ruisseau de Lavedan; à l'W. et au S., la Neste de Couplan et la Neste d'Aure.

Sources vers 2 080 m; cours de 7,5 km, subrectiligne, W.N.W.-E.S.E. Réseau très peu ramifié : un premier affluent d'importance comparable à 800 m de la source; un autre, de même ordre également, 200 m plus bas; puis des sources et des ruisselets nombreux, mais très courts.

Pente : 37 % pour le premier km; puis 12 % à 15 % pour le reste du cours, — sauf les 600 derniers mètres, situés dans la petite plaine alluviale de la Neste d'Aure.

Confluent à 800 m.

#### 2.1.2.2. - - Environnement.

Terrains traversés. — Pendant 2 km environ, schistes durs, quartzites et calcaires carbonifères; puis calcaires amygdaliens du dévonien supérieur, — sauf les 600 derniers mètres précédem-

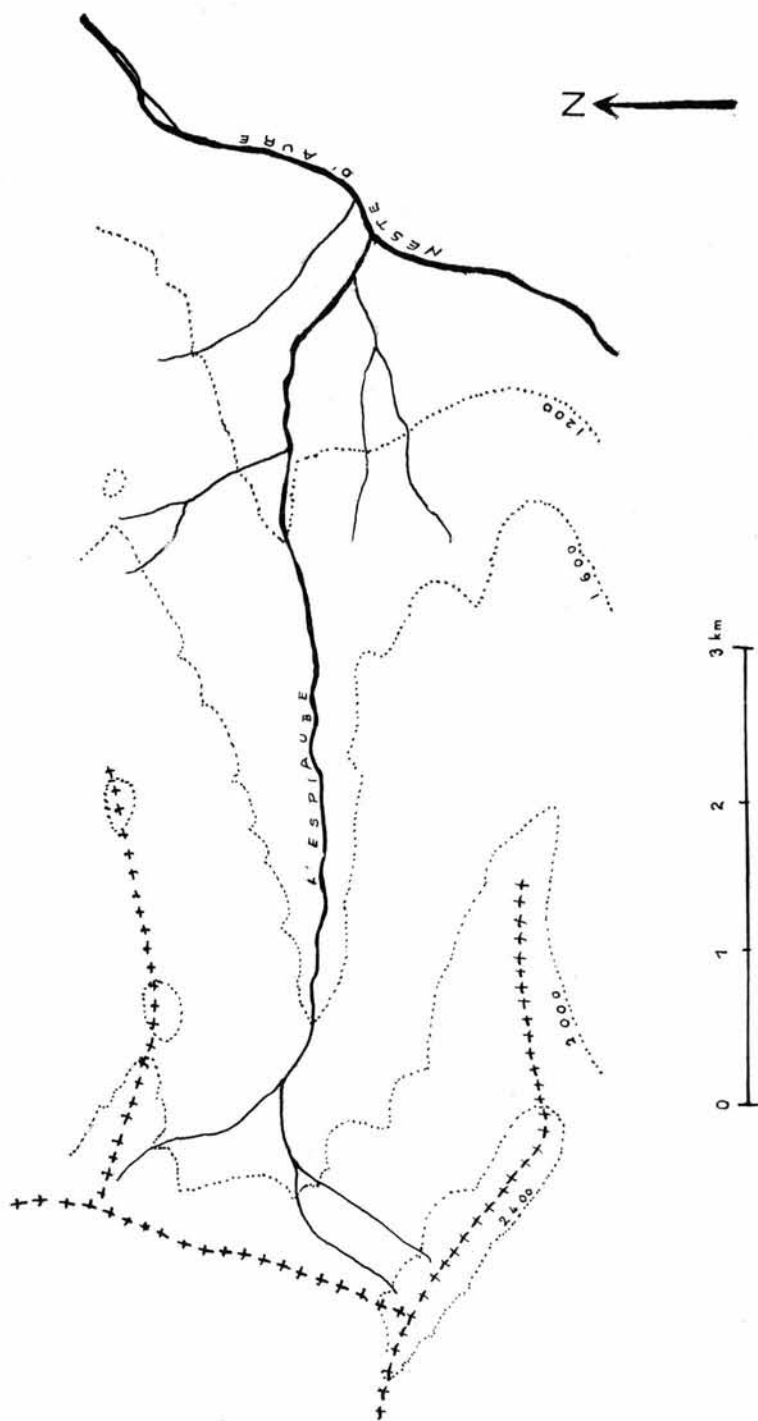


FIG. 2.5. — L'Espiaube, d'après la carte de I.G.N. dite « d'État Major » ; équidistance des courbes :

ment cités qui se trouvent dans les alluvions de la Neste. Cours presque parallèle à l'axe des plis.

Pas de données climatiques propres à cette vallée, très ombragée par suite de l'encaissement et de la forte pente du flanc sud. La figure 2.6 donne les moyennes mensuelles de température à Arreau, sur la Neste d'Aure, à 10 km en aval de l'embouchure de l'Espiabaue et à une altitude inférieure de 100 m (fig. 2.7).

Végétation. — Sources et deux premiers km dans les pâturages subalpins; puis, sur la plus grande partie du cours, hêtraie-sapinière, au sud (rive droite), et pâturages, au nord (rive gauche). Reboisements en mélèzes sur la rive gauche, à 2 km de l'embouchure. Enfin, prairies irriguées [GAUSSEN 1931, CHOUARD 1949].

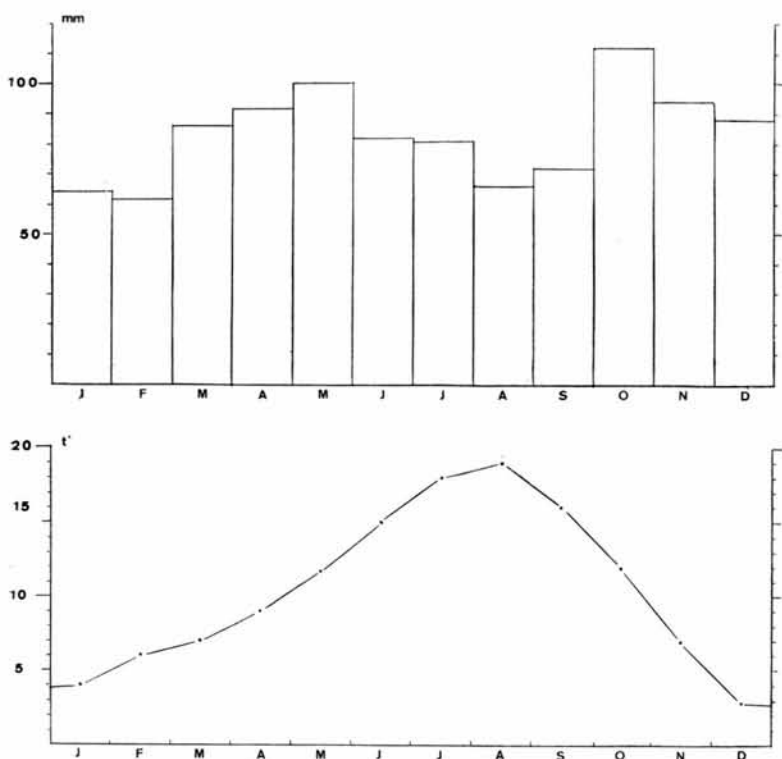


FIG. 2.6. — Moyennes mensuelles de la pluviosité (en haut) et de la température de l'air (en bas), à Arreau, alt. 701 m, période 1891-1930 (température moyenne annuelle : 11° C).

Action de l'homme. — Barrage à 3,7 km de la source, détournant une partie des eaux vers l'usine hydroélectrique de Saint-Lary, sauf en juillet et août; puis, en aval, nombreux petits barrages alimentant des canaux d'irrigation. L'ensemble perturbe fortement le débit [INGRAND 1961].

### 2.1.2.3. — Mesures et prélèvements.

Pas de mesure directe du débit. Par analogie avec le ruisseau voisin du Lavedan<sup>1</sup> : très fort maximum en mai et juin, pendant la fonte des neiges, minimum en septembre et octobre, légère reprise en novembre, nouveau minimum en janvier, de même ordre de grandeur que celui de l'automne. On peut estimer le débit moyen annuel à 0,5 m<sup>3</sup>/s environ, avant les aménagements précités.

Une cinquantaine de mesures de températures, pendant les étés 1961 et 1962, en décembre 1961 et en avril 1962, par E. Angelier, H. Décamps et R. Vincent-Genod. Par suite de la présence de nombreuses sources situées dans le lit même du cours d'eau ou dans son voisinage immédiat, les écarts sont peu importants. Valeurs extrêmes observées : cours supérieur (en amont du barrage, de 1 480 à 1 250 m), en décembre 3,5 à 6° C, en avril 6,5 à 11° C, en été 11 à 13,5° C; cours inférieur (en aval du barrage, de 860 à 810 m), en décembre 2 à 6° C, en avril 5 à 11° C, en été 10 à 15° C. La teneur en oxygène est voisine de la saturation : 98 à 105 %, en juillet et septembre 1962. Eau moyennement minéralisée : alcalinité, 1,8 mval/l;  $\chi_{18}$  = 147 micromhos/cm; pH = 8, à l'étiage. Le pH s'abaisse à 6,9 lors de la fonte des neiges.

Fond constitué de galets et de blocs de quelques dm<sup>3</sup>, souvent couverts de mousses; vitesse atteignant par endroit 1,5 m/s, à 5 cm du fond.

Environ 80 prélèvements de faune benthique, accompagnés de chasses à vue des imagos, en août, septembre, décembre 1961, avril, juillet, août et septembre 1962, par E. Angelier, R. Vincent-Genod et moi-même, en six stations : trois en amont du barrage, à 1 480, 1 280 et 1 250 m, trois en aval, à 860, 815 et 810 m.

### 2.1.3. — Autres cours d'eau.

La terminologie du réseau hydrographique de cette région est assez complexe : aucun cours d'eau ne porte le même nom depuis sa source jusqu'à son confluent avec la Garonne et le terme de « Neste » s'applique aussi à des affluents de la Pique, dans le département de la Haute-Garonne.

1. fig. 2.7, C.

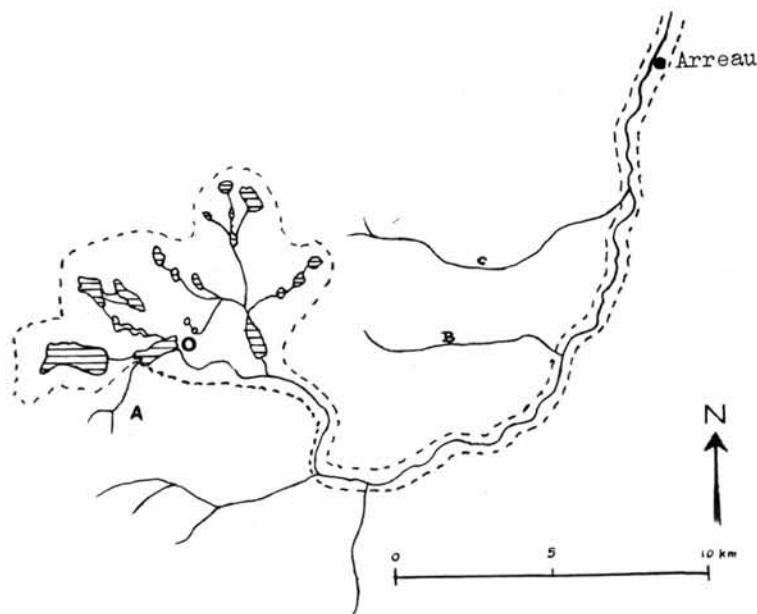


FIG. 2.7. — Haute vallée de la Neste. A l'intérieur de la ligne en tirets, région où sont situées les localités désignées sous l'appellation globale de « Neste » dans le chapitre IV. Cette région se poursuit jusqu'au confluent avec la Garonne, en ne comprenant plus que la Neste d'Aure proprement dite.

A : Estaragne. B : Espiaube. C : Lavedan. O : lac d'Orédon.

Dans les chapitres d'écologie, le terme de « Neste » désigne les cours d'eau qui se jettent dans la Neste de Couplan (à l'exclusion de l'Estaragne), la Neste de Couplan elle-même et la Neste d'Aure, ou Grande Neste. Il s'agit donc d'un ensemble continu, depuis le massif de Néouvielle, à plus de 2 350 m, jusqu'au confluent avec la Garonne, vers 420 m.

Le terme « Vallée d'Aure » désigne tous les autres cours d'eau du bassin hydrographique de la Neste d'Aure, à l'exception de l'Espiaube. Ces deux dénominations permettent de distinguer de la simple superposition altitudinale (« Vallée d'Aure ») le remplacement d'amont en aval des espèces dans un même cours d'eau (« Neste »)<sup>1</sup>.

La plupart des chercheurs qui ont séjourné à la Station Biologique du Lac d'Orédon ont capturé des Plécoptères dans le réseau hydrographique de la Neste de Couplan. Les autres stations ont été étudiées par H. Décamps. Ces récoltes ne sont utilisées ici que pour préciser la position relative des espèces les unes par rapport

1. cf. 4.4.1 et fig. 2.7.



aux autres. Une description détaillée de l'ensemble des cours d'eau de la Vallée d'Aure s. l. figurera dans le travail consacré par H. Décamps aux Trichoptères de cette région.

## 2.2. — PYRÉNÉES DU DÉPARTEMENT DE LA HAUTE-GARONNE

R. Despax a capturé des Plécoptères dans les Pyrénées de la Haute-Garonne pendant plus de vingt années, à partir de 1925 environ. Ses zones de chasses se répartissent en deux groupes. Le premier comprend la Pique et ses affluents, en amont de Bagnères-de-Luchon, cités sous la dénomination « Pique » dans les tableaux du chapitre IV, le second, la Garonne près de Saint-Béat (« Garonne 500 m ») et plusieurs petits cours d'eau qui s'y jettent, depuis la frontière espagnole jusqu'au confluent de la Pique (« Saint-Béat »).

Il m'a été possible d'établir des listes d'espèces suffisamment complètes pour certaines de ces stations. Les listes utilisées dans le chapitre V proviennent des points décrits ci-dessous.

### 2.2.1. — Le ruisseau de la Glère, entre 1 800 et 1 400 m.

Affluent de la rive gauche de la Pique, formé par des ruisselets provenant de plus de 2 000 m et convergeant en cascade, avec une très forte pente supérieure à 40 %, vers le fond du Cirque de la Glère, à 1 600 m.

Bassin versant de 5 km<sup>2</sup>, ligne de faite culminant à 2 738 m. Entre 1 600 m et 1 400 m, le cours d'eau a une pente de 12 % et un cours S.S.W.-N.N.E.

Muraille sud du cirque formée de granite et de gneiss. Fond du cirque constitué de phyllades et couvert d'une lande subalpine à rhododendrons; puis cours traversant, perpendiculairement aux plis, des schistes siluriens; sur la rive droite, bois de sapins, avec quelques pins à crochets et mélèzes; sur la rive gauche, bois de hêtres.

### 2.2.2. — La Pique vers 1 400 m (Hospice-de-France).

Bassin versant de 8 à 9 km<sup>2</sup>, ligne de faite culminant à 2 708 m; sources et étangs 2 à 4 km en amont, à plus de 2 000 m; entre 1 600 et 1 400 m, pente de 10 %; cours S.E.-N.W., parallèle aux plis, dans des schistes siluriens; bois de hêtres.

### 2.2.3. — La Pique vers 1 000 m (Jouéou).

Même cours d'eau, 2 à 3 km en aval, après les confluent du ruisseau du Cirque de la Glère et d'un autre ruisseau d'importance comparable. Bassin versant total de 28 km<sup>2</sup> environ; pente

10 %; cours S.E.-N.W., parallèle aux plis, dans des schistes siluriens. Bois de hêtres; débit moyen de l'ordre de  $1 \text{ m}^3/\text{s}$ , maximum en juin, minimum en décembre et janvier.

**2.2.4. — Le ruisseau d'Artigue d'Arlos, entre 1 400 et 1 000 m.**

Affluent de la rive gauche de la Garonne; bassin versant de 4 à 5  $\text{km}^2$ , ligne de faite culminant à 2 154 m; sources et étangs vers 1 900 m; cours S.W.-N.E.; pente 30 %; schistes siluriens; forêt de hêtres et de sapins.

**2.2.5. — Le ruisseau de Méliande, entre 800 et 600 m.**

Affluent de la rive gauche de la Garonne. Bassin versant de 2  $\text{km}^2$ ; ligne de faite culminant à 1 553 m; sources vers 1 400 m; cours S.S.W.-N.N.E.; pente 30 %; schistes siluriens; forêt de hêtres, avec quelques sapins sur la rive droite.

**2.2.6. — Le ruisseau de Maudan et ses affluents de rive gauche, entre 1 000 et 800 m.**

Affluent de la rive droite de la Garonne; bassin versant de 38  $\text{km}^2$ ; ligne de faite culminant à 2 629 m; sources à plus de 2 000 m; cours E.-W.; pente 10 % pour le cours principal; schistes siluriens; prairies de fauche autour du cours principal, bois de hêtres sur le flanc gauche de la vallée; débit moyen  $1,15 \text{ m}^3/\text{s}$ , maximum mai-juin.

**2.2.7. — Le ruisseau de Mourtis, entre 1 200 et 800 m.**

Affluent de la rive droite de la Garonne; bassin versant de 7  $\text{km}^2$ , ligne de faite culminant à 1 856 m; sources vers 1 400-1 500 m; cours E.-W.; pente 12 %; calcaires aptiens à faciès urgonien; bois de hêtres sur les flancs de la vallée, prairies de fauche près du ruisseau.

**2.2.8. — La Garonne à 500 m.**

En amont de St-Béat; bassin versant de 620  $\text{km}^2$ ; cours S.E.-N.W.; pente 0,7 %; petite plaine alluviale d'un km de large au maximum, galerie d'aulnes et peupliers, prairies de fauche et bocage; quelques bois de chênes pubescents et de châtaigniers sur les flancs de la vallée; débit moyen annuel de  $22 \text{ m}^3/\text{s}$ , maximum en mai et juin (environ  $40 \text{ m}^3/\text{s}$ ), deux minima de  $11 \text{ m}^3/\text{s}$  en septembre et décembre, séparés par une légère reprise en octobre et novembre ( $13 \text{ m}^3/\text{s}$ ) (valeurs de 1961).

## 2.3. — COUSERANS (BASSIN HYDROGRAPHIQUE DU LEZ).

Au-dessus de 600 m, le débit du Lez est perturbé par les dérivations de l'équipement hydroélectrique [BABONNEAU 1942]. Aussi les stations de haute altitude les plus régulièrement étudiées sont-elles situées sur deux affluents de la rive droite du Lez, l'Orle à 860 m et le Balamet à 1 000 m. A 430 m, près du Laboratoire Souterrain du C.N.R.S. de Moulis, toute l'eau du bassin coule à nouveau dans le lit du Lez. En aval, entre Moulis et Saint-Girons, une dérivation détourne une partie importante du débit. Les condi-

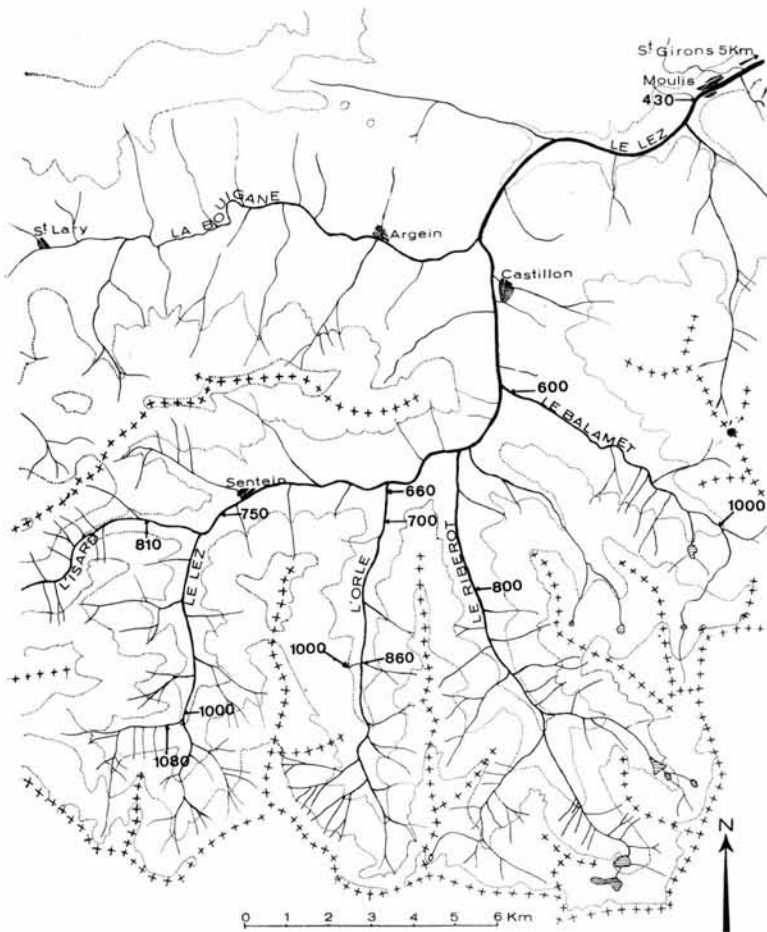


FIG. 2.8. — Bassin hydrographique du Lez, d'après les cartes de P.I.G.N. Equidistance des courbes : 500 m.

tions écologiques sont alors modifiées et permettent le développement d'une faune à caractère méditerranéen [ANGELIER 1954 a, 1955, 1957]. D'autres stations du bassin du Lez ont été plus ou moins régulièrement prospectées. Seules sont décrites celles qui sont fréquemment citées dans les chapitres IV et V. Les captures isolées sont simplement indiquées dans le chapitre IV par leur altitude et la mention « Couserans ».

### 2.3.1. — Le Lez à 1 080 et 1 000 m.

Bassin versant de 28 km<sup>2</sup>, ligne de faite culminant à 2 880 m. Bassins versants adjacents : l'Isard, à l'W.; la Garonne, au S.W., par l'intermédiaire du rio Yñola; le rio Noguera Pallaresa, au S.E.; l'Orle, à l'E. Cours S.W.-N.E. puis S.-N.; pente 12 %-15 %. Schistes siluriens avec intercalations de calcaires peu métamorphisés. Pelou-

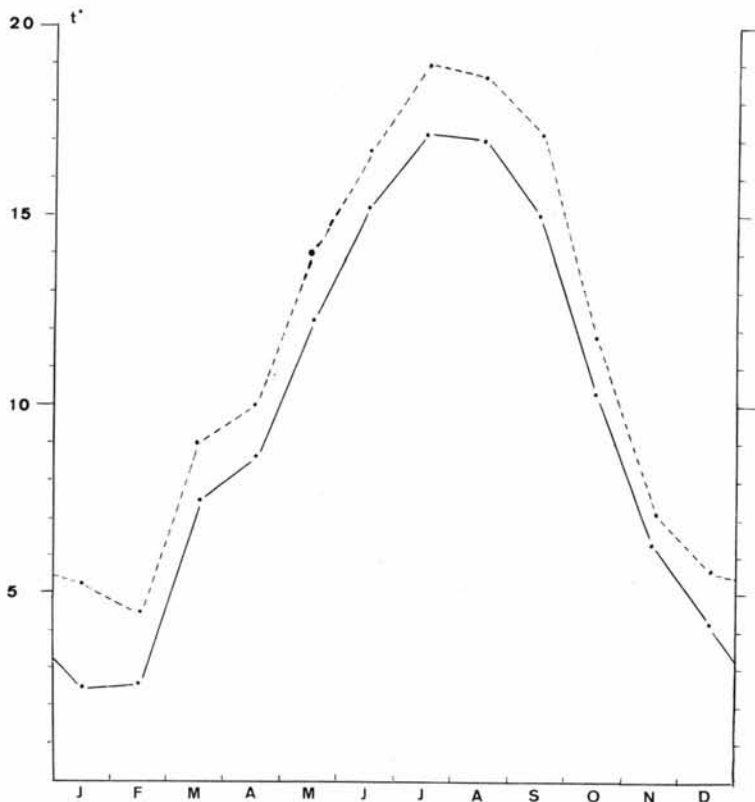


FIG. 2.9. — Moyennes mensuelles de la température de l'air dans le Couserans. Trait plein : Eylié, près du Lez, alt. 870 m, période 1948-1960 (moyenne annuelle 10° C). Tirets : Saint-Girons, près du confluent avec le Salat, alt. 411 m, période 1955-1960 (moyenne annuelle 11,6° C).

se de l'étage du hêtre, avec bois de hêtres et quelques chênes pubescents sur les flancs de la vallée. Climat, cf. *fig.* 2.9.

Débit très perturbé par des captures en amont; courant parfois interrompu en été, à 1 080 m, la température atteignant alors 22° C dans les flaques; débit plus soutenu à 1 000 m, par suite des apports de petits affluents non captés; (température maximale observée 11,5° C, sans doute nettement inférieure au maximum réel).

Quatre séries de mesures, en été, par P. Barrière : oxygène dissous, 98 à 108 % de la teneur à saturation; alcalinité, 1,2 à 1,4 mval/l; dureté, 1,4 à 1,6 mval/l;  $\chi_{18}$  = 125 à 150 micromhos/cm; pH = 8,1 à 8,3.

Lit de 2 à 3 m de large, rempli de blocs portant des mousses et de galets; petites cascades; vitesse de l'ordre de 50 cm/s dans les zones profondes, à 1 000 m.

Douze prélèvements de faune benthique, complétés par une dizaine de chasses d'imagos.

### 2.3.2. — Le Lez à 750 m.

Environ 6 km en aval de la station précédente. Bassin versant de 60 km<sup>2</sup> environ. Cours S.W.-N.E.; pente 2 %. Petite vallée de 200 à 300 m de large, remplie d'alluvions récentes; mêmes terrains que ci-dessus. Bocage de l'étage des chênes, avec galerie d'aulnes et de saules. Climat, cf. *fig.* 2.10.

Débit moyen annuel de l'ordre de 2 m<sup>3</sup> à 2,5 m<sup>3</sup>/s, perturbé par les retenues amont, mais sans dérivations importantes. Maximum

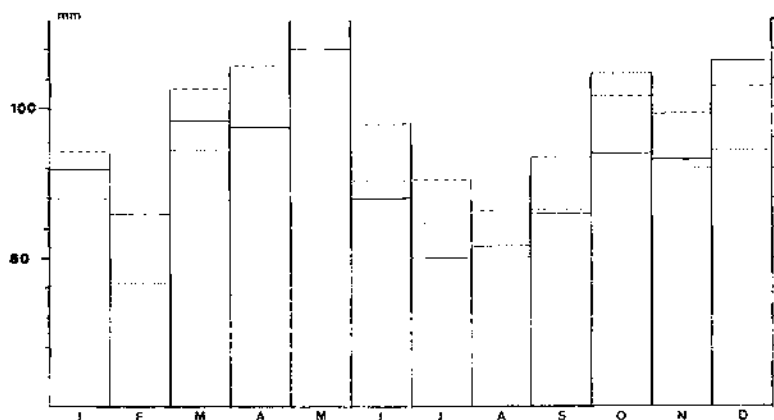


FIG. 2.10. — Pluviosité dans la vallée du Lez. Tirets : Seintein, alt. 760 m. Pointillés : Castillon, alt. 500 m. Traits pleins : Moulis, alt. 470 m. Moyennes mensuelles, période 1901-1930.

en mai et juin, minima en septembre et janvier-février, séparés par une légère reprise en novembre. En amont, ancienne exploitation de minerais de plomb et de zinc, non en activité au moment de cette étude.

Quatre séries de mesures, en été, par P. Barrière. Température maximale observée, 16° C; eau saturée en oxygène dissous; alcalinité, 1,4 à 2 mval/l; dureté, 1,4 à 2,4 mval/l;  $\chi_{18}$  = 124 à 220 micromhos/cm; pH = 8,2 à 8,3.

Lit de 10 m de large; profondeur de 50 cm à 1 m; fond constitué de galets et de graviers, avec quelques blocs portant des mousses; vitesse atteignant par endroits 1 m/s, à 5 cm du fond.

Six prélèvements de faune benthique, complétés par une dizaine de chasses d'imagos.

### 2.3.3. — L'Isard à 810 m.

Affluent de la rive gauche du Lez. Bassin versant de 20 km<sup>2</sup> environ; ligne de faite culminant à 2 654 m. Bassins versants adjacents : la Bouigane, au N.; le ruisseau de Maudan, à l'W. (cf. 2.2.6); le Rio Yñola, au S.; le Lez, à l'E. Cours W.-E.; pente 10 %. Schistes et calcaires massifs dévoniens. Bocage de l'étage des chênes; dense galerie sur les rives; bois de hêtres sur les flancs de la vallée.

Débit perturbé par la retenue de l'étang d'Araing, mais écoulement permanent par suite des apports de nombreux petits affluents non captés.

Deux séries de mesures, en été, par P. Barrière. Température maximale observée, 14° C; eau saturée en oxygène dissous; alcalinité, 2,2 et 2,4 mval/l; dureté, 2,5 et 2,6 mval/l;  $\chi_{18}$  = 245 et 255 micromhos/cm; pH = 8,2 et 8,4.

Lit de 5 à 6 m de large, rempli de galets et de blocs pouvant dépasser 1 m<sup>3</sup> et portant des mousses; vitesse atteignant par endroits 80 cm/s, à 5 cm du fond.

Six prélèvements de faune benthique, complétés par une dizaine de chasses d'imagos.

### 2.3.4. — « Orle - 1 000 m ».

Source et son émissaire, sur le flanc ouest de la Vallée d'Orle, au-dessus du lieu-dit « La Pucelle ». Emissaire W.-E., à très forte pente (70 %), tombant en cascades dans l'Orle. Schistes et calcaires siluriens. Prairies de fauche près de la source, puis bois de hêtres.

Température relevée mensuellement, très constante près de la source : minimum 7° C, en janvier et avril; maximum 9° C, en juin, juillet et septembre. Quatre séries de mesures par P. Bar-

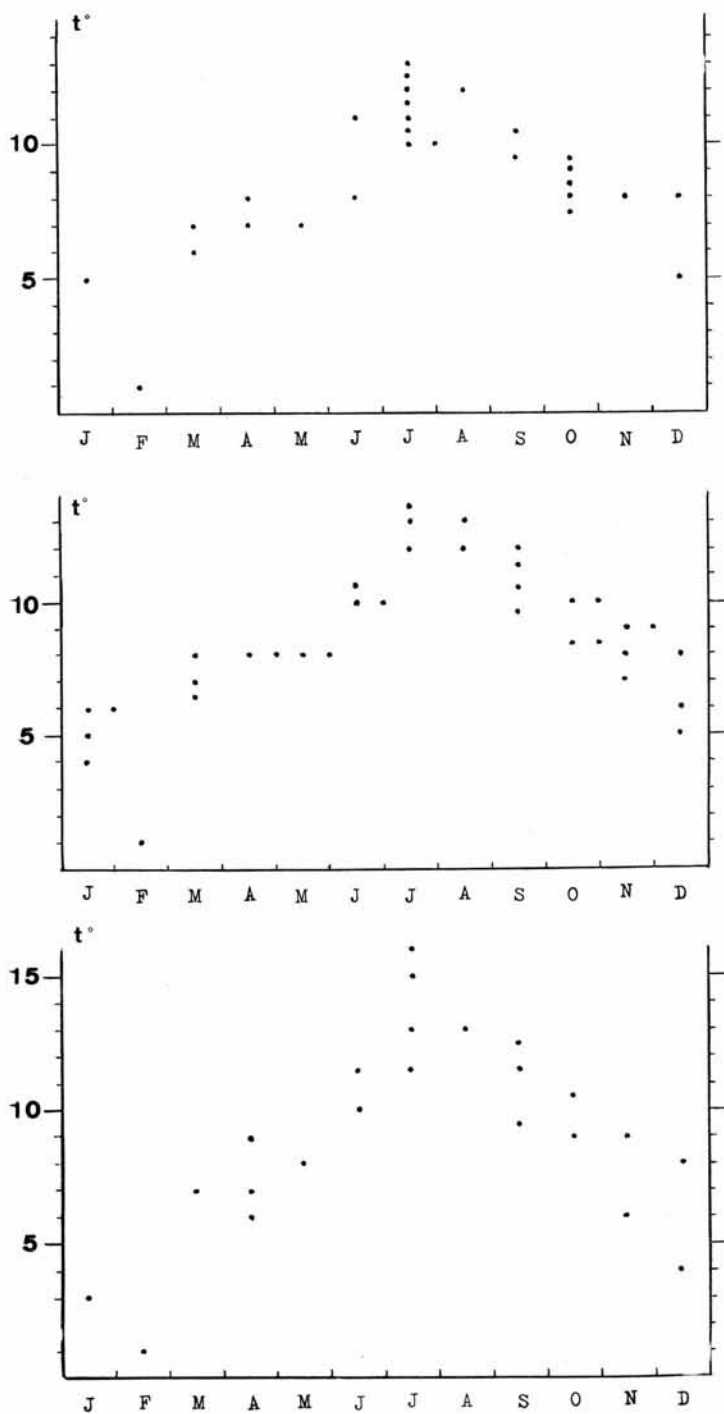


FIG. 2.11. — Température de l'eau de l'Orle, à 860 m (en haut), à 700 m (au milieu) et à 660 m (en bas). Valeurs instantanées relevées depuis 1961 et regroupées par mois.

rière, en mars, juillet et août. Eau saturée en oxygène dissous; alcalinité, 2,2 à 2,4 mval/l; dureté, 2 à 2,4 mval/l;  $\chi_{18} = 190$  à 210 micromhos/cm; pH = 8,1 à 8,2.

Eau s'écoulant sur une largeur de 2 m environ, avec une profondeur très faible, de 1 à 2 cm, entre des galets et des blocs couverts de mousses.

Vingt-deux prélèvements de faune benthique et cinq chasses d'adultes.

### 2.3.5. — L'Orle à 860 m.

2.3.5.1. — Bassin versant de 18 km<sup>2</sup>, ligne de faite culminant à 2 802 m. Bassins versants adjacents : à l'W., le Lez; au S., le Rio Noguera Palleresa; à l'E., le Ribérot. Sources vers 2 000 m, 6 km en amont, ruisselets convergeant entre 1 400 et 1 100 m, puis cours S.-N., subrectiligne, pente 8 %.

2.3.5.2. — Cours perpendiculaire aux plis; schistes carburés, graphiteux, riches en pyrite, et calcaires siluriens. Bois de hêtres et prairies de fauche près du ruisseau.

2.3.5.3. — Quatre séries de mesures par P. Barrière, en mars, juillet, août et septembre, complétées par moi-même pour les températures (*fig.* 2.11). Eau saturée en oxygène dissous; alcalinité, 1,4 à 1,6 mval/l; dureté, 1,6 à 2,2 mval/l;  $\chi_{18} = 146$  à 185 micromhos/cm; pH = 8,2 à 8,4.

Trois points de prélèvements. — *a*) Dans le lit principal, blocs, galets et graviers, profondeur en débit moyen, 20 à 50 cm, vitesse à 5 cm du fond atteignant 55 cm/s. — *b*) Dans un petit bras traversant une île, fond vaseux, végétation très abondante, 30 cm de large et 1 à 5 cm de profondeur, courant très lent. — *c*) Dans les mousses de la cascade provenant de la station « Orle - 1 000 m ».

Prélèvements mensuels pendant une année, complétés par une dizaine de chasses d'imagos.

### 2.3.6. — L'Orle à 700 m.

3,3 km en aval de la station précédente, bassin versant de 29 km<sup>2</sup>. Cours S.-N.; pente, 3 %. Fond de la vallée de 100 à 150 m de large, rempli d'alluvions récentes provenant des schistes et calcaires siluriens. Prairies de fauche de l'étage des chênes, hêtres sur les flancs de la vallée. Débit moyen annuel, 1,1 m<sup>3</sup>/s; étiage, 0,3 m<sup>3</sup>/s; courbe des débits analogue à celle du Ribérot (*cf.* 2.3.8). Températures portées sur la figure 2.11. Autres caractéristiques semblables à celles de la station précédente.



## 2.3.7. — L'Orle à 660 m.

Un kilomètre en aval du point précédent. Cours S.-N.; pente 4 %. Vallée de 150 à 200 m de large remplie d'alluvions récentes. Bocage de l'étage des chênes.

Débit très perturbé par un barrage en amont et une dérivation. Ecoulement permanent grâce à des affluents non captés.

Cinq séries de mesures en février, mars, juillet, août et septembre par P. Barrière, complétées par moi-même pour les températures (*fig. 2.11*). Alcalinité, 1,8 à 2,5 mval/l; dureté, 2,2 à 3 mval/l;  $\chi_{18}$  = 190 à 235 micromhos/cm; pH = 8,2 à 8,4; l'enrichissement en sels dissous par rapport à l'Orle à 860 m est dû à la traversée de calcaires carbonifères.

Lit de 5 à 6 m de large, partiellement à sec par suite de la dérivation sus-mentionnée; galets et graviers; vitesse à 5 cm du fond atteignant par endroits 40 cm/s.

Une dizaine de prélèvements de faune benthique et six chasses d'imagos.

## 2.3.8. — Le Ribérot à 800 m.

Affluent de la rive droite du Lez. Bassin versant de 41 km<sup>2</sup>; ligne de faite culminant à 2 838 m. Bassins versants adjacents : à l'W., l'Orle; au S., le Rio Noguera Pallaresa; à l'E., le Salat, par l'intermédiaire du ruisseau d'Estours; au N.E., le Balamet et le ruisseau d'Etruc. Sources et étangs vers 2 000 à 2 200 m, 7 à 8 km en amont. Cours subrectiligne S.-N.; pente 6 %. Schistes et calcaires carbonifères, alluvions récentes dans le fond de la vallée. Galerie de la série de l'aulne le long du cours d'eau; bois de chênes pédonculés sur la rive droite; prairies de fauche sur la rive gauche.

Débit mesuré un peu en amont (*cf. fig. 2.12*).

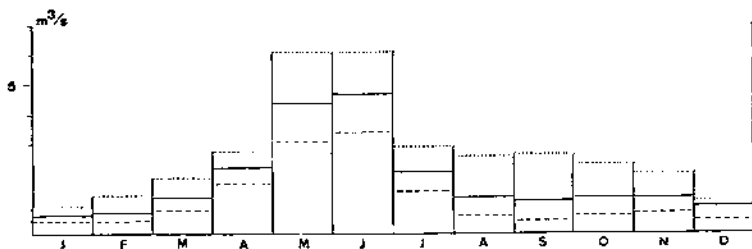


FIG. 2.12. — Débit du Ribérot à 880 m. Valeurs mensuelles minimales (tirets), moyennes (trait plein) et maximales (pointillés), pour la période 1957-1962.

Deux séries de mesures, en été, par P. Barrière. Température maximale observée, 17° C; eau saturée en oxygène dissous; alcalinité, 1,2 à 1,4 mval/l; dureté, 1,1 à 1,3 mval/l;  $\chi_{18}$  = 120 et 141 micromhos/cm; pH = 8,1 et 8,4. Les différences par rapport aux cours d'eau précédents sont dues à la présence en amont d'un massif granitique.

Le lit, de 8 à 10 m de large, est rempli de galets et de blocs de granite de plusieurs m<sup>3</sup>, sans doute transportés par le glacier pléistocène du Ribérot, qui est descendu plus bas que ceux des vallées voisines (cf. CHEVALIER 1954). Vitesse dépassant 1 m/s. Mousses abondantes sur les blocs de granite.

Six prélèvements de faune benthique et six chasses d'imagos.

### 2.3.9. --- Le Ribérot à 700 m.

Deux kilomètres en aval de la station précédente; mêmes caractéristiques, mais barrage détournant une partie importante des eaux.

### 2.3.10. -- Le Baïamet à 1 000 m.

2.3.10.1. — Affluent de la rive droite du Lez. A 1 000 m, bassin versant de 6 km<sup>2</sup>; ligne de faite culminant à 2 389 m. Etang à 1 894 m, 3,5 km en amont; sources vers 1 600 m, 2 km en amont, dans des schistes et calcaires dévoniens et carbonifères sur la rive gauche, des gneiss sur la rive droite. Bassins versants adjacents : au S.W., le ruisseau d'Etruc et le Ribérot; à l'E., le Salat, par l'intermédiaire du ruisseau d'Esbints (S.E.) et du ruisseau d'Alos (N.E.).

2.3.10.2. — Cours principal S.E.-N.W.; pente 20 %; éboulis granitiques et dépôts glaciaires; prairies de fauche. Sur la rive gauche, plusieurs sources, avec des émissaires de 100 à 200 m de long, coulant dans un bois de hêtres.

2.3.10.3. — Températures extrêmes observées : sources, 8° C (mars) et 9° C (juillet); cours principal, 5,4° C (avril) et 12,5° C (juillet). Il est probable que la température du cours principal descend à environ 0,5° C en plein hiver, mais que les sources se maintiennent vers 7 à 9° C, comme dans la station « Orle - 1 000 m ».

Deux séries de mesures, en juillet et septembre, par P. Barrière. Emissaires des sources : alcalinité, 1,4 et 1,6 mval/l; dureté, 2,1 et 2,3 mval/l;  $\chi_{18}$  = 355 et 400 micromhos/cm; pH = 7,8 et 8; eau saturée en oxygène dissous. Cours principal : alcalinité, 1,2



Fig. hors-texte n° 1 : l'Estaragne à 2 100 m, en septembre 1965.



Fig. hors-texte n° 2 : l'Espiaube à 1480 m, en septembre 1965.



Fig. hors-texte n° 3 : l'Espiaube à 1470 m, en septembre 1965.



Fig. hors-texte n° 4 : l'Orle à 860 m, en juillet 1965.



Fig. hors-texte n° 5 : le Lez à 430 m, en juillet 1965.



Fig. hors-texte n° 6 : le Volp à 430 m, en juillet 1965.



Fig. hors-texte n° 7 : le Volp à 240 m, en septembre 1965.

et 1,4 mval/l; dureté, 1,8 et 3,5 mval/l;  $\chi_{18} = 190$  et 300 micromhos/cm; pH = 7,7; eau saturée en oxygène dissous. La différence entre l'alcalinité et la dureté est due à la présence de sulfates, probablement dissous lors de la traversée de terrains triasiques, le long de la ligne de contact entre la zone axiale, au sud, et le massif primaire externe de Castillon (ou « de Bouirech » in CHEVALIER 1954), au nord.

Emissaires des sources formant de petites cascades dans les éboulis granitiques, avec des ruisselets de quelques centimètres de profondeur; végétation abondante; par endroits, bras latéraux avec de la vase humique noire.

Cours principal de 1 à 2 m de large; graviers et quelques pierres portant des mousses; courant atteignant 90 cm/s.

Quinze prélèvements de faune benthique et une dizaine de chasses d'imagos.

### 2.3.11. — Le Balamet à 600 m.

Six kilomètres en aval de la station précédente. Cours S.E.-N.W.; pente 5 %. Zone de contact entre les granites de la zone axiale, sur la rive gauche, et les gneiss du massif primaire externe de Castillon, sur la rive droite. Entre 1 000 et 600 m, le Balamet a traversé des calcaires métamorphiques secondaires avec filons d'ophite. Bocage de l'étage des chênes.

Barrage à 660 m, détournant une partie des eaux, mais affluents non captés assurant un écoulement continu.

Température maximale observée, 16° C en septembre.

Deux séries de mesures par P. Barrière. Eau saturée en oxygène dissous; alcalinité, 1,2 et 1,3 mval/l; dureté, 1,4 mval/l;  $\chi_{18} = 180$  et 225 micromhos/cm; pH = 7,6 et 7,8.

Lit de 4 à 5 m de large; profondeur 20 à 50 cm; galets et quelques blocs portant des mousses; vitesse atteignant 1 m/s au milieu du lit.

Six prélèvements de faune benthique, complétés par une dizaine de chasses d'imagos.

### 2.3.12. — Le Lez à 430 m.

2.3.12.1. — Environ 6 kilomètres en amont du confluent avec le Salat, en face du Laboratoire Souterrain du C.N.R.S. de Moulis. Bassin versant de 380 km<sup>2</sup>. Bassins versants adjacents : au N., l'Arbas; au N.W., le Gers; à l'W., la Garonne; au S., le Rio Noguera Pallaresa; à l'E., le Salat. Origine de l'eau, cf. 2.3.1, 2.3.3, 2.3.5, 2.3.8 et 2.3.10. Cours S.W.-N.E.; pente 1 %.

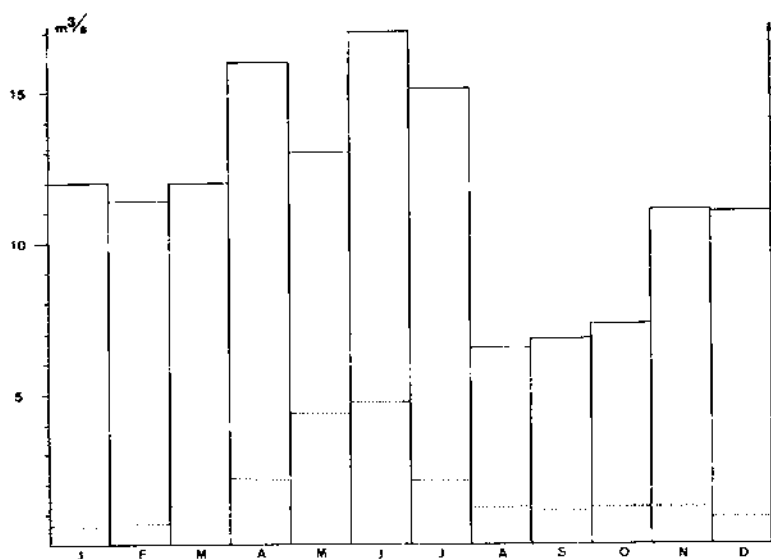


FIG. 2.13. — Débits mensuels du Lez. Pointillés : à 830 m, période de 1909-1937. Trait plein : à 430 m (Moulis), période 1948-1960.

2.3.12.2. -- Terrains traversés en amont très variés, du granite au calcaire. Au niveau de la station, vallée alluviale de 500 m de large environ, avec calcaires et dolomies jurassiques sur les flancs. Étage du chêne pubescent, petite polyculture, prairies près du cours d'eau. Climat, cf. *fig. 2.9*, pour Saint-Girons, 6 km en aval; pluviosité : 900 à 1 000 mm.

Haute vallée avec un équipement hydroélectrique complexe et une retenue de 7 000 000 m<sup>3</sup> [BABONNEAU 1942]. Mines de zinc et de plomb 25 km en amont, entre le « Lez à 1 000 m » et le « Lez à 750 m »; exploitation très sporadique (cf. CHEVALIER 1956), non en activité lors des recherches.

La quantité d'eau provenant du lavage du minerai était inférieure au dixième du débit à 430 m, et la pollution faible, sans commune mesure avec celle des cours d'eau gallois étudiés par CARPENTER [1927], LAURIE et JONES [1938] et JONES [1940 a, b].

2.3.12.3. — Débit moyen annuel, de 1948 à 1960, 11,7 m<sup>3</sup>/s, cf. *fig. 2.13*. Reprise hivernale plus nette que pour le Lez à 830 m et le Ribérot à 880 m, due à l'altitude plus basse.

Température enregistrée en continu (*fig. 2.14*). Amplitude journalière maximale de 5° C, en été; amplitude minimale voisine de la limite de précision de l'enregistreur, de l'ordre de 0,2° C en mars 1962. Maximum journalier vers 14 h en hiver et au prin-



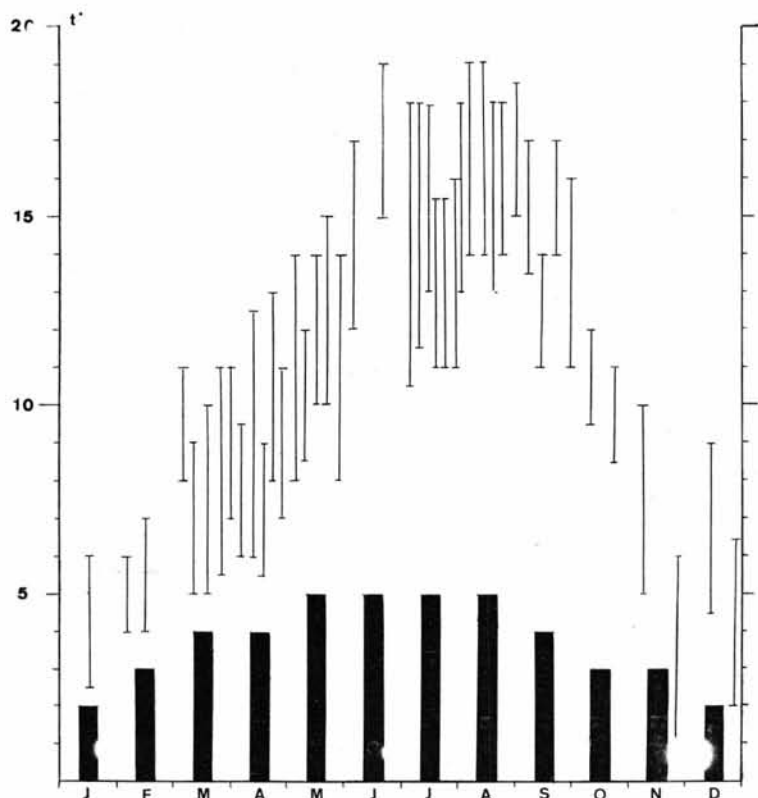


FIG. 2.14. — Température de l'eau du Lez à 430 m, années 1962 à 1964. Tirets horizontaux reliés par un trait vertical : valeurs minimales et maximales relevées sur chaque enregistrement hebdomadaire. Colonnes du bas de la figure : amplitudes journalières maximales pour chaque mois.

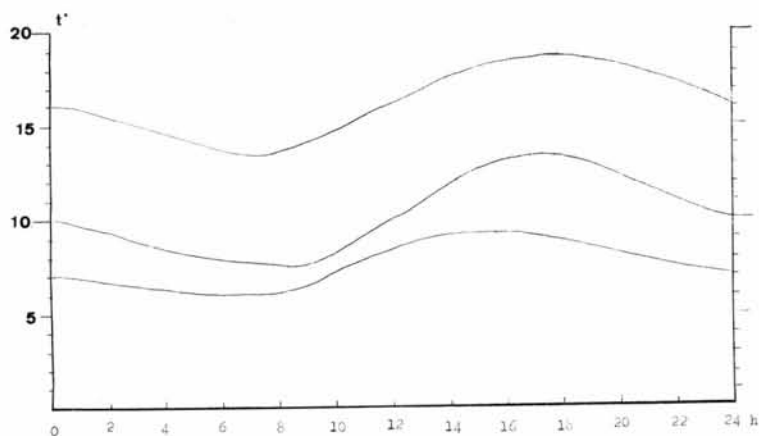


FIG. 2.15. — Variations journalières de la température de l'eau du Lez à 430 m. Courbe du bas : le 15-IV-1962. Courbe intermédiaire : le 6-V-1962. Courbe du haut : le 15-VIII-1964.

temps, vers 18 h en été, échauffement plus rapide que le refroidissement (environ : 1/3, 2/3, cf. *fig.* 2.15).

Six séries de mesures. Alcalinité, 1,3 à 1,9 mval/l; dureté, 1,6 à 2,2 mval/l;  $\chi_{18} = 155$  à 210 micromhos/cm; pH = 8,2 à 8,5.

Lit de 10 à 15 m de large; profondeur dépassant 1 m en débit moyen, vitesse supérieure à 1 m/s. Galets, quelques blocs avec des mousses.

Douze prélèvements de faune benthique, complétés par une vingtaine de chasses d'imagos.

## 2.4. — PRÉPYRÉNÉES.

En l'absence de vallée longitudinale importante, le passage de la montagne aux régions de prémontagnes et de collines est assez progressif entre la Garonne et l'Ariège. L'Arize descend d'un massif primaire externe nord-pyrénéen, le Volp est isolé des Pyrénées proprement dites par la vallée du Salat et celle du petit ruisseau de Baup. De même, si l'on convient généralement de séparer les Petites Pyrénées (à l'ouest) du Plantaurel (à l'est) par la vallée du Volp, la crête monoclinale du Plantaurel ne se détache nettement qu'à partir de l'Arize. Au point de vue structural comme au point de vue stratigraphique [VILLATTE 1962], la zone comprise entre les deux rivières est une zone de transition. La morphologie de toute cette région a été décrite de façon très détaillée par GORON [1941].

### 2.4.1. — L'Arize à 300 m (Grotte du Mas-d'Azil).

Bassin versant de 180 km<sup>2</sup> environ; ligne de faite culminant à 1 617 m. Bassins versants adjacents : le Volp, à l'W.; des affluents du Salat, au S.; des affluents de l'Ariège, à l'E. Sources vers 1 500 m, 25 km en amont, dans des terrains sédimentaires primaires. A 300 m, traversée de la Grotte du Mas-d'Azil, sur 250 m environ; cours N.-S.; pente 0,25 %. Calcaires thanétiens [VILLATTE 1962]. Au-dessus de la grotte, garrigue de la série du chêne vert, propéméditerranéenne [GAUSSEN et REV 1947], et bois de chênes pubescents. Lit large de 20 à 30 m, avec de gros blocs de rochers calcaires. Une quinzaine de chasses d'imagos sur le parapet de la route traversant la grotte.

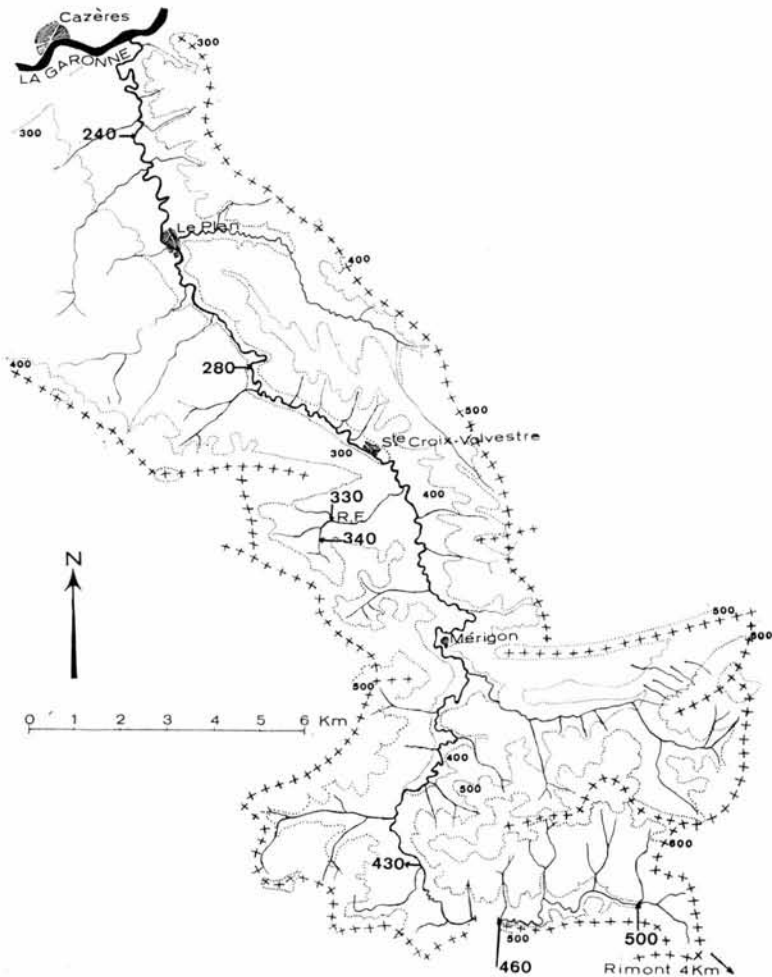


FIG. 2.16. — Le Volp, d'après les cartes de l'I.G.N. Equidistance des courbes : 100 m.

#### 2.4.2. — Le Volp à 500 m.

Bassin versant de 2 km<sup>2</sup> environ; ligne de faite culminant à 588 m. Bassins versants adjacents : au N. et à l'W., des affluents du Volp; au S., le ruisseau de Baup, affluent du Salat; à l'E., l'Arize. Source à 530 m, 1 km en amont. Cours E.-W., pente 2 % à 3 %. Marnes schisteuses cénomaniennes, avec quelques minces bancs de grès fin et de calcaire en plaquettes. Bois de hêtres, châtaigniers et chênes rouvres. Climat, cf. *fig.* 2.17 (point le plus

voisin, Rimont). Lit de 1 à 2 m de large, profond de 20 à 50 cm. Sables et limons résultant de la décomposition du flysh céno-manien, avec quelques pierres. Cinq prélèvements et six chasses d'imagos.

#### 2.4.3. — Le Volp à 460 m.

Cinq kilomètres en aval de la station précédente. Bassin versant de 10 km<sup>2</sup> environ. Ligne de faite culminant à 700 m. Cours E.-W., pente 1 %. Le Volp quitte le flysh céno-manien et pénètre sous un « tue » de calcaire compact aptien, à faciès urgonien, constituant le front d'un anticlinal déversé vers le nord, au-dessus de la zone céno-manienne. Tue couvert de broussailles et de lande calcaire à buis; aulnaie près du ruisseau, en amont de la perte; prairies de fauche; lit large de 1 à 2 m, rempli de gros blocs de calcaire couverts de mousses, roche en place par endroits. Quatre prélèvements et une vingtaine de chasses d'imagos, à l'entrée de la grotte et sur les parois de celle-ci.

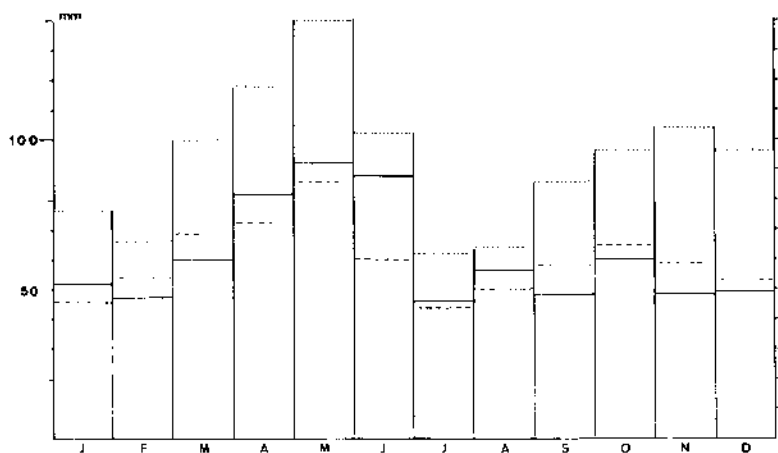


FIG. 2.17. — Pluviosité dans la région du Volp. Pointillés : Rimont, alt. 565 m, total annuel 1 122 mm, période 1901-1930. Trait plein : Sainte-Croix, alt. 300 m, total annuel 757 mm, période 1888-1908. Tirets : Cazères, près du confluent avec la Garonne, alt. 240 m, total annuel 692 mm, période 1901-1930.

#### 2.4.4. — Le Volp à 430 m.

2.4.4.1. — Trois kilomètres en aval de la station précédente, en amont du premier pont de la N. 627 sur le Volp. Bassin versant de 15 km<sup>2</sup> environ. Cours S.S.E.-N.N.W.; pente 1,2 %.

2.4.4.2. — Après sa résurgence, le Volp coule à nouveau dans le flysch cénomaniens. A 430 m, il traverse une écaille complexe de terrains infrasecondaires [cf. BUXTORF 1930], recouverts d'éboulis. Bois de chênes et de châtaigniers; dense galerie de la série de l'aulne. Ferme à 300 m en amont; polyculture, avec surtout des prairies de fauche.

2.4.4.3. — Il n'existe pas de station de mesure de débit sur le Volp. Le calcul du volume des eaux apportées à la Garonne par

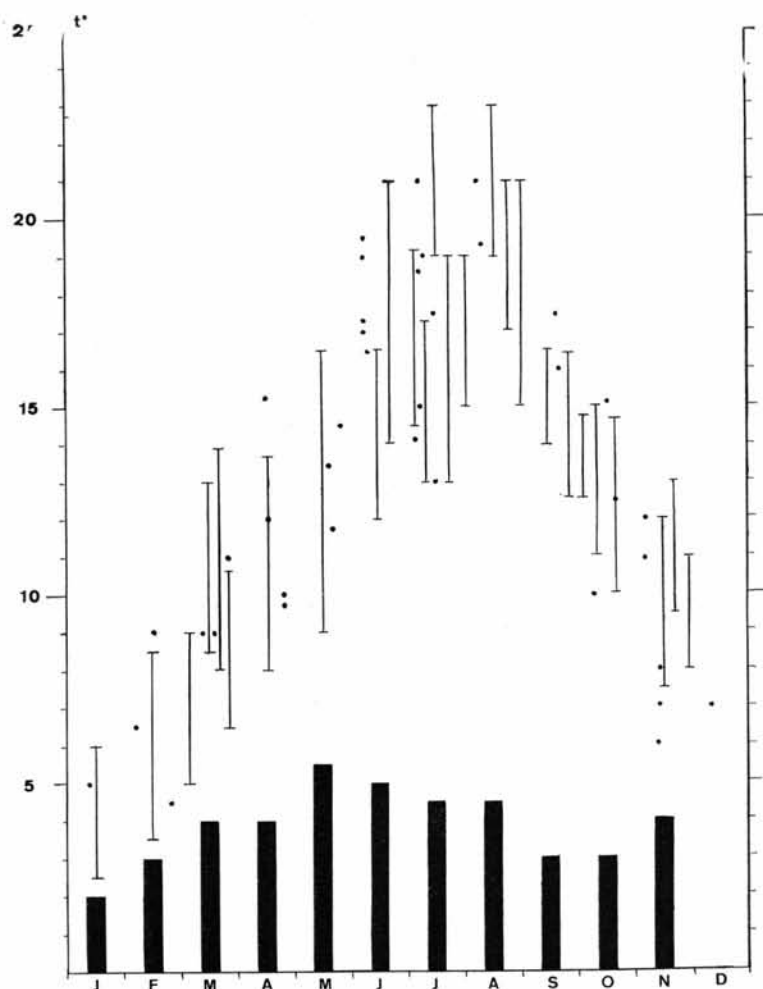


FIG. 2.18. — Température de l'eau du Volp à 430 m. Tirets horizontaux reliés par un trait vertical : valeurs minimales et maximales relevées sur chaque enregistrement hebdomadaire (années 1963 et 1964). Points : valeurs instantanées relevées depuis 1955. Colonnes du bas de la figure : amplitudes journalières maximales pour chaque mois.

les cours d'eau de la même région permet d'estimer le module spécifique à 10 l/s/km<sup>2</sup>. Il s'agit d'un simple ordre de grandeur. La présence de zones calcaires importantes rend également assez approximatif le calcul de la surface des bassins versants. On obtient ainsi un débit moyen annuel de l'ordre de 0,1 à 0,2 m<sup>3</sup>/s. Le régime est pluvial et les variations du débit suivent celles des précipitations (voir *fig. 2.17*, Rimont et Sainte-Croix).

Vingt-cinq enregistrements de température en continu, de huit à dix jours chacun (*fig. 2.18*). Douze séries de mesures; alcalinité : 2,8 mval/l, en crue; 5 mval/l, pour les débits moyens; 5,7 mval/l, à l'étiage; dureté : 3,2 mval/l (crue), 5 mval/l (débits moyens), 5,8 mval/l (étiage);  $\chi_{10}$  = 280 micromhos/cm (crue), 450 micromhos/cm (débits moyens), 510 micromhos/cm (étiage); pH = 8 (crue), 8,1 -- 8,2 (débits moyens), 8,3 (étiage). Eau saturée en oxygène dissous.

Lit large de 1,50 à 2,50 m, formé d'une succession de seuils et de mouilles. Sur les premiers, blocs de quelques dm<sup>3</sup>, couverts de mousses, et gravillons; vitesse atteignant 80 cm/s, pour un débit moyen; profondeur 10 à 30 cm. Dans les secondes, blocs recouverts de limons et portant quelques mousses; courant presque nul; profondeur supérieure à 1 m. Mouilles et seuils de longueur comparable, près de la station.

Une trentaine de prélèvements de faune benthique et de chasses d'imagos.

#### 2.4.5. — Le Volp à 280 m.

2.4.5.1. — Vingt kilomètres en aval de la station précédente, un peu en aval du premier pont de la D. 4 sur le Volp, après Sainte-Croix-Volvestre. Bassin versant de 80 km<sup>2</sup> environ. Ligne de faite atteignant 750 m. Direction générale S.E.-N.W. Cours sinueux, S.W.-N.E. au niveau de la station, et formant une boucle en aval. Pente 0,5 %.

2.4.5.2. — Entre 430 et 280 m, le Volp traverse les Petites-Pyrénées, constituées par un synclinal et un anticlinal. Il rencontre à trois reprises les mêmes couches, formées surtout de calcaires et de marnes s'étageant du Maestrichtien à l'Yprésien. En amont de la station, il coule dans ses propres alluvions, dans une petite vallée de 300 m environ creusée dans les marnes. A 280 m, gorge dans des calcaires lacustres durs daniens et des calcaires marins thanétiens.

Galerie d'aulnes près du cours d'eau, bois de chênes pubescents et pédonculés sur la rive droite, prairies et champs, petite polyculture. Cinq kilomètres en amont, traversée du village de Sainte-Croix (700 habitants). Pas d'industrie; quelques déversements

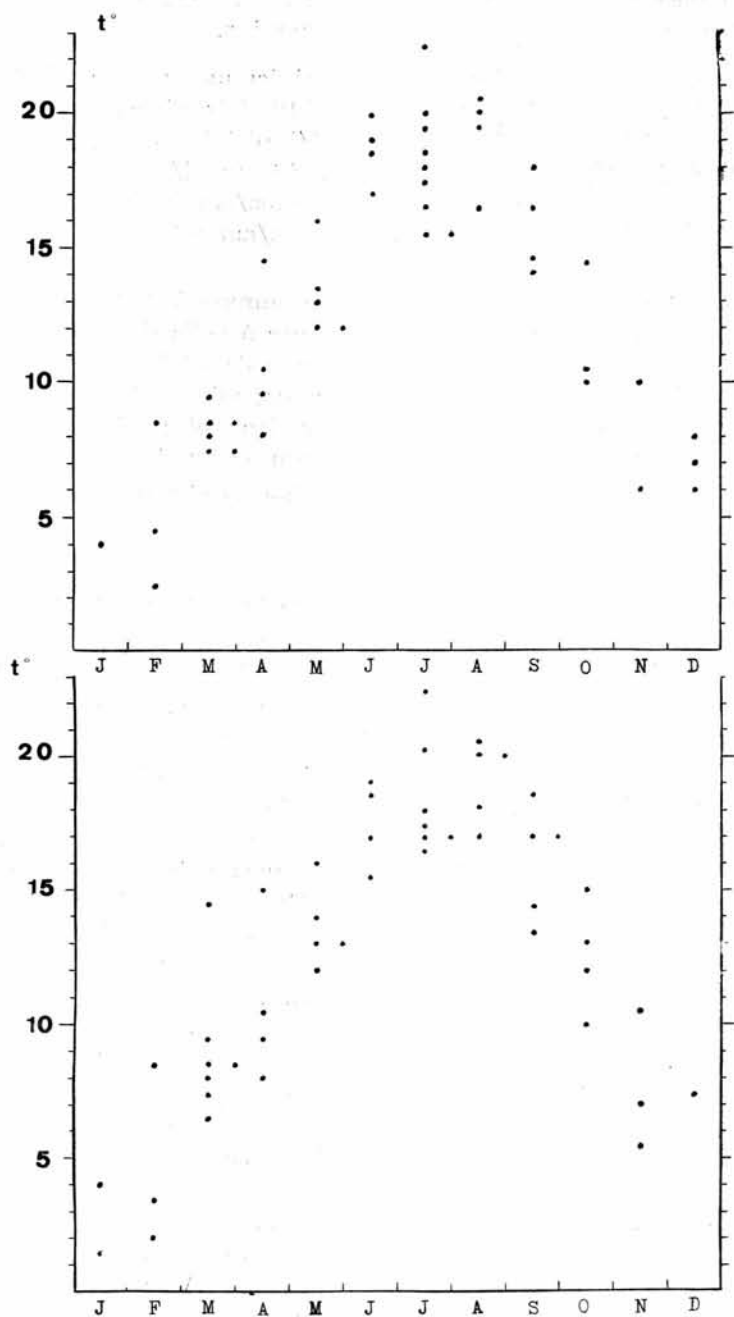


FIG. 2.19. — Température de l'eau du Volp à 280 m (en haut) et 240 m (en bas). Valeurs instantanées relevées depuis 1955 et regroupées par mois.

d'eaux usées; abreuvoirs; çà et là, des barrages de 2 à 3 m de haut pour l'alimentation d'anciens moulins.

2.4.5.3. — Mêmes remarques que ci-dessus pour le débit (0,5 à 1 m<sup>3</sup>/s). Température : voir *fig.* 2.19. Dix séries de mesures. Alcalinité, 2,4 mval/l (crue), 4 mval/l (débit moyen), 5 mval/l (étiage); dureté, 2,6 mval/l (crue), 4,6 mval/l (débit moyen), 5,2 mval/l (étiage);  $\chi_{18} = 255$  micromhos/cm (crue), 420 micromhos/cm (débit moyen), 460 micromhos/cm (étiage); pH = 7,9 à 8,3.

Succession de seuils et de mouilles comme à 430 m, mais les premiers sont de longueur très inférieure à celle des seconds. Sur les seuils, larges de 2 à 3 m et profonds de 20 à 30 m, galets et quelques rares blocs portant des mousses; vitesse, 50 à 100 cm/s. Dans les mouilles, larges de 10 m environ et profonds de plus de 1 m, galets et blocs couverts de limon, courant presque nul.

Vingt-cinq prélèvements et une dizaine de chasses d'imagos.

#### 2.4.6. — Le Volp à 240 m.

2.4.6.1. — Neuf kilomètres en aval de la station précédente; un peu en amont du pont de la D. 40. Bassin versant de 100 km<sup>2</sup> environ. Direction générale N.-S., cours sinueux. Pente 0,5 %.

2.4.6.2. — Le Volp sort des Petites Pyrénées 2 km après la station à 280 m. Vallée d'alluvions, large de 3 à 4 km; le Volp coule à 300 m du flanc droit, constitué par des molasses miocènes; cette dissymétrie de la vallée résulte de la migration vers l'aval du confluent avec la Garonne [TAILLEFER 1951].

Petite polyculture : blé, tabac, quelques prés. Galerie de peupliers, aulnes et ronces. A cinq kilomètres en amont, traversée du village du Plan (400 habitants). Quelques points servant d'abreuvoirs.

2.4.6.3. — Ordre de grandeur du débit, 1 m<sup>3</sup>/s. Température : voir *fig.* 2.19. Dix séries de mesures. Alcalinité, 2,2 mval/l (crue), 4,3 mval/l (débit moyen), 4,6 mval/l (étiage); dureté, 2,4 mval/l (crue), débit moyen et étiage, 5 mval/l;  $\chi_{18} = 240$  micromhos/cm (crue), 440 micromhos/cm (débit moyen), 455 micromhos/cm (étiage); pH = 7,9 à 8,3; pourcentage d'oxygène dissous par rapport à la saturation, 80 à 100.

Seuil long de 3 à 4 m, large de 4 à 5 m, profond de 10 à 20 cm; galets et quelques blocs; vitesse atteignant 1 m/s. Mouille large de 10 à 12 m, profondeur supérieure à 1 m, s'étendant sur plusieurs dizaines de mètres, avec des galets recouverts de limons un peu en amont du seuil.

Une vingtaine de prélèvements et une trentaine de chasses d'imagos.



## 2.4.7. — Le Ruisseau de la Forêt à 340 m.

2.4.7.1. — Affluent de la rive gauche du Volp. Bassin versant de 0,6 km<sup>2</sup>; ligne de faite culminant vers 500 m. Sources limno-crènes 500 à 600 m en amont, vers 370 m. Source rhéocrène dans le lit même du ruisseau, 30 m en amont des points de prélèvements. Cours S.-N.

2.4.7.2. — Combe anticlinale d'argiles maestrichtiennes affouillées par endroits jusqu'au soubassement de grès ferrugineux grossier, à ciment calcaire. Sapinière. Action de l'homme se réduisant à l'exploitation brins à brins de la sapinière.

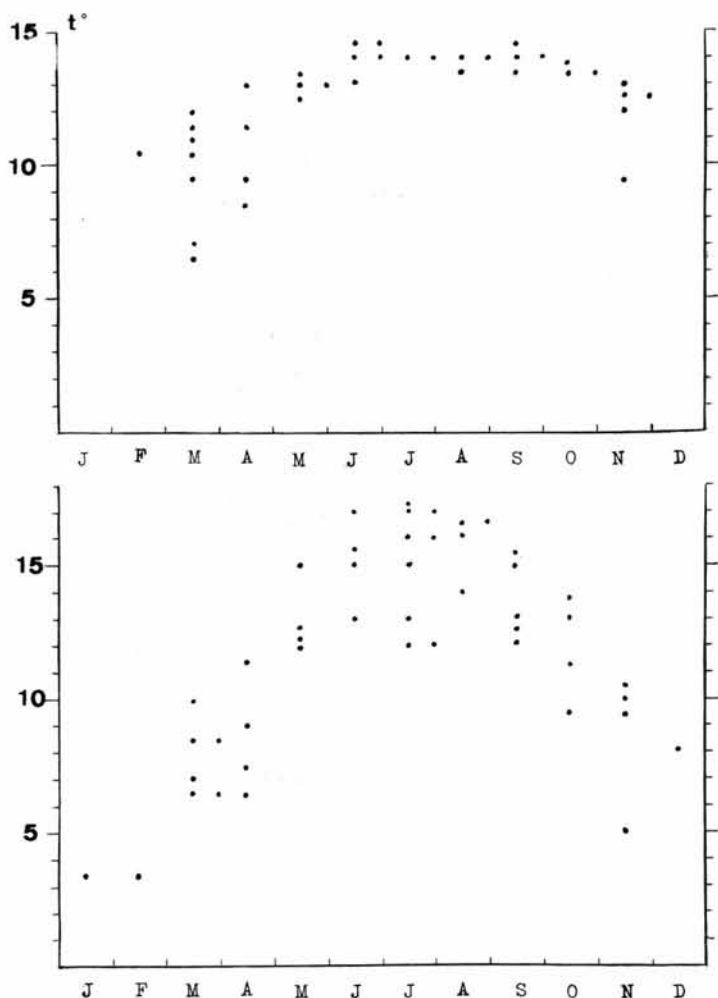


FIG. 2.20. — Température de l'eau du Ruisseau de la Forêt à 340 m (en haut) et à 330 m (en bas). Valeurs instantanées relevées depuis 1955 et regroupées par mois.

2.4.7.3. — Température de la source oscillant entre 13° C (mars) et 14° C (septembre). Température du ruisseau dépendant des apports amont; minimum observé 9,5° C, maximum 14,5° C (fig. 2.20). La seconde valeur est sans doute proche du maximum réel mais les crues suivant les chutes de neige doivent abaisser la température nettement au-dessous de 9,5° C.

Huit séries de mesures. Alcalinité, 4 à 4,2 mval/l (2,6 mval/l en crue); dureté, 4,6 à 5 mval/l (3 mval/l en crue);  $\chi_{18}$  = 380 à 450 micromhos/cm (290 micromhos/cm en crue); pH = 7,2 à la source, 7,5 à 8 dans le ruisseau. Pourcentage d'oxygène dissous par rapport à la saturation, 70 à 80.

Lit large de 1 à 2 m. D'amont en aval : — une zone calme, profondeur 15 à 20 cm, avec des blocs de pierres portant des Hépatiques immergées et reposant sur un fond de sable; — une cascade de 3 m de dénivellation, recouverte de mousses avec quelques dépôts encroûtants; — une zone à courant un peu plus rapide que la zone amont (vitesse atteignant 0,5 m/s), avec des pierres d'un à plusieurs dm<sup>3</sup>, sur fond de sable.

Une soixantaine de prélèvements de faune benthique et une trentaine de chasses d'imagos.

#### 2.4.8. — Le Ruisseau de la Forêt à 330 m.

Un kilomètre en aval de la station précédente. Bassin versant de 2 km<sup>2</sup>; ligne de faite culminant à 560 m. Cours W.S.W.-E.N.E. Pente 1 %.

Entre 340 et 330 m, quelques zones à courant très lent, dans des argiles. Sapinière avec quelques chênes et châtaigniers.

Température, cf. fig. 2.20. Dix séries de mesures. Alcalinité, 3,8 à 4,4 mval/l (2,4 en crue); dureté, 4,4 à 5 mval/l (3 mval/l en crue);  $\chi_{18}$  = 400 à 455 micromhos/cm (290 micromhos/cm en crue); pH = 8 à 8,2.

Lit large de 1 à 1,5 m, profond de 10 à 20 cm, formé de graviers et de sable; vitesse de 0,5 m/s, pour un débit moyen.

Une douzaine de prélèvements et de chasses d'imagos.

Remarque. — Quelques captures ont également été effectuées entre cette station et le confluent du Ruisseau de la Forêt et du Volp; elles sont désignées par la mention « Ruisseau de la Forêt à 310 m » dans le chapitre IV.

## 2.5. — ENVIRONS DE TOULOUSE.

### 2.5.1. — La Garonne à 140 m.

Bassin versant de 9 980 km<sup>2</sup>. Cours S.-N. Pente, 0,12 %. Vallée alluviale de plus de 20 km de large, dissymétrique, la Garonne longeant les molasses miocènes sur la rive droite. Petite polyculture dans la vallée. Quelques peupliers.

Débit moyen, 182 m<sup>3</sup>/s (période 1921-1960); régime nival de transition, maximum mensuel de 300 m<sup>3</sup>/s environ, en mai; minimum mensuel de 100 m<sup>3</sup>/s, en août.

Résultats de mesures hebdomadaires effectuées pendant plus de dix années par M. Vignes, du Laboratoire d'Hygiène de la Ville de Toulouse : alcalinité, 1 à 3 mval/l (moyenne 1,6 mval/l); dureté, 1,2 à 3,4 mval/l (moyenne 2 mval/l);  $\chi_{18}$  = 120 à 280 micromhos/cm (moyenne 218 micromhos/cm); pH = 7,5 à 8,5 (moyenne 8).

Lit de 150 à 200 m de large; fond de galets, avec dépôts limoneux dans les endroits calmes.

Nombreuses captures d'imagos de Plécoptères par R. Despax, complétées par quelques prélèvements d'H. Cadot et moi-même (étude en cours).

### 2.5.2. — Autres cours d'eau des environs de Toulouse.

L'influence de l'homme est ici prépondérante : les faucardages, rectifications du cours et pollutions modifient sans cesse les conditions écologiques. Aussi les captures faites dans divers ruisseaux de la région toulousaine ont-elles été regroupées sous la mention « Environs de Toulouse » et n'ont-elles été utilisées que pour préciser l'extension en plaine de quelques espèces absentes dans la Garonne.

## 2.6. — CONCLUSION.

La Vallée d'Aure et le Couserans sont séparés par une cinquantaine de km. Si les principaux éléments du climat présentent un net gradient de l'Atlantique à la Méditerranée, les variations sont moins rapides au centre de la chaîne pyrénéenne qu'aux deux extrémités. Au point de vue dynamique, tout le versant nord des Pyrénées centrales est soumis à l'influence des mêmes masses d'air. On peut admettre, en première approximation, que les cours d'eau étudiés appartiennent à la même unité climatique. Les auteurs, d'ailleurs, s'accordent à situer le Couserans dans le domaine atlantique [GAUSSEN 1926, CHEVALIER 1954] et les multiples nuances locales sont essentiellement dues au relief.

Dans la Vallée d'Aure et le Couserans, la pente diminue avec l'altitude et, à altitude égale, avec l'importance des cours d'eau. Les régimes d'écoulement passent de façon graduelle du type nival pur (Estaragne) au type nival de transition (Lez à 430 m, d'après la terminologie de l'Annuaire hydrologique de France). Les températures maximales varient comme l'altitude et la pente. La végétation et les activités humaines, enfin, ne présentent rien d'exceptionnel.

C'est la nature des terrains qui limite le plus la représentativité des stations choisies. Les schistes et calcaires primaires fortement plissés forment une partie importante de la zone axiale et des

massifs externes nord-pyrénéens. Toutefois, pour avoir une vue d'ensemble des Pyrénées centrales, il sera nécessaire d'étudier ultérieurement les massifs cristallins. Les captures effectuées dans le massif granitique du Néouvielle ne renferment pas d'espèces propres. Mais la pauvreté des eaux en sels dissous et les formes particulières du relief glaciaire en terrain granitique peuvent entraîner l'existence de groupements d'espèces assez différents de ceux que j'ai examinés.

Le Volp à 430 m présente une pente à peine supérieure à celle du Lez à la même altitude, malgré la superficie 25 fois plus faible de son bassin versant. Son régime est de type pluvial; les températures maximales, qui sont de 19° C dans le Lez à 430 m, atteignent ici 23° C (Volp à 430 m). Ces caractères se retrouvent dans tous les cours d'eau qui ne prennent pas leur source dans les Pyrénées proprement dites. L'importance de la superficie du sol occupée par les cultures et la densité du peuplement humain ne sont pas non plus particulières au Volp.

Les calcaires récents, très solubles, qui donnent aux eaux du Volp leur dureté élevée s'étendent peu à l'ouest : à une trentaine de km, les plis des Petites Pyrénées s'envoient sous les dépôts du Plateau de Lannemezan. Vers l'est, les influences méditerranéennes se font plus vite sentir à moyenne altitude qu'en haute montagne. Ces deux données géographiques restreignent un peu l'étendue du territoire où pourront être généralisés les résultats obtenus.

La vallée du Volp s'oppose à la Vallée d'Aure et au Couserans à la fois par le relief et par la nature des terrains. Cette coïncidence complique l'analyse. Mais il sera souvent possible de faire la part de l'un et de l'autre en utilisant des observations effectuées hors de la région étudiée.

Le Ruisseau de la Forêt, enfin, occupe une position isolée : le sable de son lit est un sable « fossile », qui ne correspond pas à la maturité du cours d'eau; la tache sombre de la sapinière de Sainte-Croix tranche sur les teintes plus claires des bois et cultures avoisinants, aussi bien quand on la regarde du haut du plateau de Labitère que quand on examine la carte de la végétation [GAUSSEN et REY 1947].

Ces singularités sont plus apparentes que réelles. Alors qu'une rivière coule souvent dans ses propres alluvions et modèle toute la nature environnante, les ruisseaux de moindre importance restent étroitement soumis aux conditions extérieures. Il existe dans la même région plus d'un type de petit cours d'eau et certains diffèrent beaucoup du Ruisseau de la Forêt. Mais il n'aurait pas été possible de tenter de tirer des conclusions de portée générale sans avoir étudié au moins un cours d'eau à faible débit.

## CHAPITRE III

PLÉCOPTÈRES, HYDRAENA ET ELMINTHIDAE DES PYRÉNÉES  
FRANÇAISES ET DES BASSINS NORD-PYRÉNÉENS

## 3.1. — INTRODUCTION

La limite nord de la région étudiée est formée par la Garonne en aval de Toulouse, une ligne Toulouse-Carcassonne et l'Aude en aval de Carcassonne. Seuls sont donnés ci-dessous les synonymes employés dans cette région. Lorsque l'espèce y a été redécrite sous un nom nouveau, le nom d'auteur est suivi d'une virgule et de la date de la description. Lorsque des auteurs ont simplement utilisé un nom qui s'est révélé ultérieurement inexact, la date de publication est indiquée entre crochets []. Puis les données relatives à chaque espèce sont réparties en cinq rubriques.

a) Les descriptions de référence ou les descriptions des larves employées éventuellement pour les déterminations, en sus de la description originale.

b) Le nombre d'imagos (i.).

Pour les Plécoptères, il s'agit des exemplaires de la Collection Despax du Muséum d'Histoire naturelle de Paris (environ 4 000 individus), de ceux de ma collection personnelle (environ 10 000 individus), et, enfin, de 300 imagos dont M. Aubert, du Musée Zoologique de Lausanne, a bien voulu me communiquer la liste. Les Plécoptères sont presque toujours indéterminables sur le terrain. Aussi n'y a-t-il pas de tri lors des captures et les collections et listes faunistiques reflètent-elles assez bien l'abondance réelle des espèces lors des périodes de chasse. Il est aisé, par contre, de récolter en quelques minutes plusieurs centaines de larves et de larvules, dans un lavage de mousse par exemple, et leur nombre n'aurait pas eu beaucoup de signification.

Pour les Coléoptères, il s'agit de récoltes personnelles (environ 10 000 imagos), complétées par l'examen de quelques collections (600 imagos, voir BERTHÉLEMY 1962, 1964 a, b, d, 1965 a). Le nombre des larves d'Elminthidae n'est pas indiqué pour la même raison que pour les Plécoptères.

c) Le nombre de stations (st.).

Le premier ou le seul nombre indiqué correspond aux stations d'où proviennent les imagos cités en b, le second à celles où seules

des larves ont été récoltées et aux stations relevées dans des publications où ne figure pas le nombre des adultes capturés. La fixation du nombre des stations situées sur un même cours d'eau est parfois un peu arbitraire. Dans la pratique, les zones de chasse sont séparées les unes des autres par de grandes portions du cours d'eau où les captures sont exceptionnelles.

d) La répartition par département : Basses-Pyrénées (B. P.), Haute-Pyrénées (H. P.), Haute-Garonne (H. G.), Ariège (Ar.), Pyrénées-Orientales (P. O.). Les noms des autres départements ne sont pas abrégés. Le symbole ! indique que j'ai vu des exemplaires de la provenance indiquée.

e) La distribution géographique en Europe occidentale et en Europe moyenne, jusqu'à une ligne allant de l'Adriatique à la Baltique. Dans un très proche avenir, il sera possible d'inclure également les Carpates dans un semblable exposé. Les Plécoptères y font l'objet de recherches intensives, tant en Tchécoslovaquie [WINKLER 1957, RAUŠER 1965 a], qu'en Pologne [SOWA 1961, 1962, 1964, WOJ-TAS 1964 a, b], en U.R.S.S. [ZHILTOVA 1964] et en Roumanie [BOGOESCO et TABACARU 1960, BOTOSANEANU et TABACARU 1963, ILLIES 1963 b, MIRON 1960 a, 1962, 1964, KIS 1963 a, 1963 b, 1964 a, 1964 b, KIS et SOWA 1964, KIS et SZÉKELY 1965]. Mais le nombre élevé d'espèces nouvelles qu'on y décrit chaque année montre que cette prospection faunistique n'est pas complètement achevée. Pour les *Hydraena*, on dispose des mises au point récentes d'ENISTEA [1958, 1959, 1962], mais les données sur les Elminthidae sont beaucoup plus succinctes.

De toute façon, les travaux cités ci-dessus montrent qu'il n'existe pas d'aires disjointes pyrénéo-carpatiques. Les limites orientales exactes des aires de répartition ne seraient importantes à considérer que dans le cadre d'une synthèse biogéographique à l'échelle européenne. Or une telle synthèse est encore impossible, faute de données suffisamment complètes sur les Balkans. On ne dispose en effet pour cette région que des résultats de quelques expéditions : AUBERT [1956 d, 1963 a] et RAUŠER [1962 b, 1963 b, 1965 b, 1966], pour les Plécoptères; JANSSENS [1959, 1960], pour les Coléoptères.

A l'intérieur du territoire ainsi défini, les régions sont réparties en trois groupes : au sud, l'Andorre et les Pyrénées espagnoles sont séparées du reste de la Péninsule Ibérique par la vallée de l'Ebre (voir AUBERT 1963 e et BERTRAND 1965 pour l'importance de cette coupure biogéographique); vers le nord, une première zone comprend la France, le Luxembourg, la Belgique et la Grande-Bretagne; une seconde zone longitudinale, parallèle à l'ensemble des deux premiers groupes, comprend l'Italie, l'Europe moyenne (Suisse, Autriche, Bohême, Allemagne) et la Scandinavie.

Certaines de ces régions ont fait l'objet de mises au point récentes dont les références ne sont pas répétées à propos de chaque espèce. Ce sont, pour les Plécoptères, les travaux d'AUBERT [1963 f] et de BERTHÉLEMY [1965 b] sur le Massif central, de MOULINS [1962, 1965] sur la Bourgogne calcaire — la faune du Morvan se rattachant directement à celle du reste du Massif central [MOULINS 1965] —, d'AUBERT [1963 d] sur les Vosges, d'HOFFMANN [1960] sur le Luxembourg, d'AUBERT [1956 a, 1957 b] sur la Belgique, d'HYNES [1958] sur la Grande-Bretagne, d'AUBERT [1959] sur la Suisse, d'ILLIES [1955 a, 1963 a] sur l'Allemagne et de BRINCK [1952] sur la Suède; pour les *Hydraena*, ceux de DERENNE [1952] sur la Belgique, de BALFOUR-BROWNE [1958] sur la Grande-Bretagne, d'HORION [1949] et HRBÁČEK [1951] sur l'Europe moyenne, d'HELLEN [1939, 1947] et d'HANSEN [1964] sur la Scandinavie; pour les Elminthidae, enfin, ceux d'HORION [1955] et de STEFFAN [1958, 1961] sur l'Europe moyenne et d'HELLEN [1939, 1947] et HANSEN [1964] sur la Scandinavie.

Pour les Elminthidae, je n'ai pas repris le détail des données fournies dans des publications antérieures [BERTHÉLEMY 1962, 1964 b]. La mention « toute la France ! » indique que j'ai vu des exemplaires provenant de toutes les grandes régions naturelles françaises telles que le Bassin Parisien, le Massif central, etc.

### 3.2. — PLÉCOPTÈRES.

#### 3.2.1. — *FILIPALPIA* KLAPALEK, 1905

##### 3.2.1.1. — Taeniopterygidae KLAPALEK, 1905

###### *Brachyptera risi* (MORTON, 1896)

= *Taeniopteryx risi* DESPAX [1934 a, 1946].

a) AUBERT [1959] — b) 305 i. — c) 26 st. — d) H. P. !, H. G. [DESPAX 1934 a, 1946, 1951] !, Ar. !, Aude ! — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1957 a, 1963 e], Péninsule Ibérique. Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [AUBERT 1953 c, 1954 a, 1958, CONSIGLIO 1958 b, 1960, 1961, 1962], Europe moyenne, Scandinavie.

###### *Brachyptera seticornis* (KLAPALEK, 1902)

= *Taeniopteryx seticornis* MOSELY [1935 b], DESPAX [1934 a, 1946].

a) AUBERT [1959] — b) 140 i. — c) 19 + 8 st. — d) B. P. !, H. P. !, H. G. [MOSELY 1935 b, DESPAX 1946, 1951] !, Ar. !, Aude !, P. O. [MORTON 1911, DESPAX 1934 a, 1946, 1951]. — e) Andorre !, Pyrénées espagnoles [AUBERT 1952 d, 1956 f, 1963 e]. Massif cen-

tral, Vosges, Belgique, Italie [AUBERT 1954 c, CONSIGLIO 1962], Europe moyenne.

**Brachyptera braueri** (KLAPALEK, 1900)

= *Taeniopteryx braueri* DESPAX [1946].

a) DESPAX [1951] — b) 35 i. — c) 2 st. — d) La Garonne à Toulouse [DESPAX 1946, 1951] ! — e) Péninsule Ibérique, Massif central, Bourgogne calcaire, Luxembourg, Belgique, Europe moyenne, Scandinavie.

**Taeniopteryx schoenemundi** (MERTENS, 1923)

= *Nephelopteryx garumnica* DESPAX, 1929 a; DESPAX [1935, 1946]

= *Taeniopteryx garumnica* DESPAX [1951], selon AUBERT [1950].

a) AUBERT [1950] — b) 17 i. — c) 6 + 5 st. — d) H. P. !, H. G. [DESPAX 1929 a, 1935, 1946, 1951] !, Ar ! — e) Massif central, Belgique, Europe moyenne.

**Taeniopteryx hubaulti** AUBERT, 1946.

a) AUBERT [1950, 1959] — b) 1 i. — c) 1 + 4 st. — d) H. P. !, espèce nouvelle pour les Pyrénées. — e) Massif central, Vosges, Luxembourg, Europe moyenne [RAUŠER 1957, NOVAKOVA 1958].

3.2.1.2. — Nemouridae KLAPALEK, 1905

**Protonemura praecox** (MORTON, 1894).

a) AUBERT [1959], RAUŠER [1956 a] — b) 33 i. — c) 14 + 4 st. — d) H. P. !, H. G. [DESPAX 1939, 1951] !, Ar. ! — e) Massif central, Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne, Italie [AUBERT 1958, CONSIGLIO 1963], Europe moyenne.

**Protonemura meyeri** (PICTET, 1842).

a) AUBERT [1959], RAUŠER [1956 a] — b) 427 i. — c) 18 + 3 st. — d) B. P. !, H. P. !, H. G. [DESPAX 1929 b, 1951] !, Ar. [MOSELY 1932 b] !, P. O. [DESPAX 1951] ! — e) Andorre [AUBERT 1963 e], Péninsule Ibérique, Bretagne !, Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne, Italie [AUBERT 1953 c, 1958], Europe moyenne, Scandinavie.

**Protonemura pyrenaica pyrenaica** MOSELY, 1930.

a) DESPAX [1951], AUBERT [1952 d], BERTHÉLEMY [1960] — b) 218 i. — c) 29 + 17 st. — d) B.P. [MOSELY 1932 b] !, H. P. [MOSELY 1930, DESPAX 1951, BERTRAND et AUBERT 1952] !, H. G. [MOSELY 1935 b, DESPAX 1951] !, Ar. [DESPAX 1951] !, P. O. ! — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1952 d, 1963 e]. Remplacée dans



le reste de la Péninsule Ibérique par *P. p. asturica* AUBERT, 1954 b (= *P. lacustris* AUBERT, 1952 d, nec E. PICTET, 1865 = *P. peñalara* AUBERT, 1956 f, selon AUBERT [1963 c]).

**Protonemura intricata intricata** (PICTET, 1842) RIS, 1902.

a) AUBERT [1959], RAUSER [1956 a] -- b) 333 i. — c) 37 + 9 st. — d) B. P. [MOSELY 1932 b] !, H. P. !, H. G. [MOSELY 1935 b, DESPAX 1951] !, Ar. [MOSELY 1932 b] !, P. O. [MOSELY 1932 b, DESPAX 1951] ! — e) Andorre [BERTRAND et AUBERT 1952, AUBERT 1952 c], Pyrénées espagnoles [DESPAX 1929 b, BERTRAND et AUBERT 1952, 1955]!, Péninsule Ibérique, avec une autre sous-espèce dans le centre de l'Espagne, *P. i. umbrosa* (E. PICTET, 1865), selon AUBERT [1952 d]. Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique, Italie [AUBERT 1953 c, 1954 a, 1954 e, 1958, CONSIGLIO 1958 a, 1958 b, 1962], Europe moyenne.

**Protonemura risi spinulosa** (NAVAS, 1921)

= *P. fumosa occidentalis* DESPAX, 1929 b; DESPAX [1934 a], MOSELY [1932 b]

= *P. occidentalis* MOSELY [1935 b], DESPAX [1951]

= *P. spinulosa* BERTRAND et AUBERT [1952], AUBERT [1952 a, c, d, 1957 a].

a) DESPAX [1951], AUBERT [1952 a] — b) 165 i. — c) 34 + 5 st. — d) B. P. [MOSELY 1932 b]!, H. P. [DESPAX 1951]!, H. G. [MOSELY 1935 b, DESPAX 1929 b, 1951] !, Ar. [DESPAX 1951] !, P. O. [DESPAX 1951]! — e) Andorre!, Pyrénées espagnoles [BERTRAND et AUBERT 1952, AUBERT 1952 a, c, d], Péninsule Ibérique, sud du Massif central, remplacée dans le nord du Massif central et en Europe moyenne par *P. risi risi*.

**Protonemura tuberculata** DESPAX, 1929 b.

b) 88 i. — c) 8 + 3 st. — d) B. P. [MOSELY 1932 b], H. P. [DESPAX 1929 b, 1951, MOSELY 1935 b] !, H. G. [DESPAX 1929 b, 1951, MOSELY 1935 b]!, Ar. [BERTRAND et AUBERT 1952], P. O.! — e) Andorre [BERTRAND et AUBERT 1952], Pyrénées espagnoles [AUBERT 1963 e]. Endémique pyrénéen.

**Protonemura beatensis beatensis** DESPAX, 1929 b

nec *P. beatensis* DESPAX [1951, fig. 28].

a) BERTHÉLEMY [1960, 1963] — b) 245 i — c) 35 + 4 st. — d) H. P.!, H. G. [DESPAX 1929 b]!, Ar.!, P. O.! — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1963 c], Péninsule Ibérique, Massif central. La forme de Ligurie [CONSIGLIO 1955 b] constitue au moins une bonne sous-espèce [BERTHÉLEMY 1963], sinon une espèce distincte.

**Protonemura vandeli** BERTHÉLEMY, 1963.

b) 53 i. — c) 16 + 3 st. — d) H. P.!, H. G.!, Ar.! — e) Andorre [AUBERT 1963 e]!. Endémique pyrénéen.

**Protonemura angelieri** BERTHÉLEMY, 1963

= *P. nimborella* DESPAX [1951] nec MOSELY, 1930.

b) 12 i. — c) 2 st. — d) H. G. [DESPAX 1951]!, Ar.! e) Endémique pyrénéen.

**Amphinemura sulcicollis sulcicollis** (STEPHENS, 1835)

= *A. cinerea* DESPAX [1929 b, 1934 a, 1951], MOSELY [1932 b, 1935 b].

a) AUBERT [1954 b, 1959], RAUŠER [1963 a] — b) 176 i. — c) 38 + 11 st. — d) B. P. [MOSELY 1932 b, BERTRAND et AUBERT 1952]!, H. P. [DESPAX 1929 b, 1951, MOSELY 1935 b, BERTRAND et AUBERT 1952]!, H. G. [DESPAX 1929 b, 1951, MOSELY 1935 b]!, Ar. [BERTRAND et AUBERT 1952]!, Aude [MOSELY 1932 b], P. O. [MOSELY 1932 b, BERTRAND et AUBERT 1952]! — e) Andorre [BERTRAND et AUBERT 1952], Pyrénées espagnoles [BERTRAND et AUBERT 1952, 1955, AUBERT 1952 d, 1963 e]!, Péninsule Ibérique avec, dans une partie de la Péninsule, *A. s. gadarramensis* AUBERT, 1952 d. Bretagne!, Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne, Italie [AUBERT 1953 b, 1954 c, 1956 e, 1958, CONSIGLIO 1958 b, 1962], Europe moyenne, Scandinavie.

**Amphinemura standfussi** RIS, 1902

= *Nemura vicina* NAVAS, 1932, selon DESPAX [1949] et AUBERT [1952 b].

a) AUBERT [1959], RAUŠER [1963 a] — b) 142 i. — c) 7 st. — d) B. P. [DESPAX 1949], H. G. [MOSELY 1935 b, DESPAX 1951]!, Ar.! e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1952 b, 1963 a]. Massif central, Bourgogne calcaire, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne, Europe moyenne, Scandinavie.

**Amphinemura trianguaris** RIS, 1902.

a) AUBERT [1956 d, 1959], RAUŠER [1963 a] — b) 88 i. — c) 8 st. — d) H. P.!, H. G. [DESPAX 1934 b, 1951]!, Ar.! — e) Péninsule Ibérique. Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique, Italie [AUBERT 1953 c, 1958, CONSIGLIO 1958 b], Europe moyenne.

**Nemoura lacustris** E. PICTET, 1865

= *N. monspessulana* DESPAX, 1930 d, selon AUBERT [1956 c].

a) DESPAX [1930 d] — b) 29 i. — c) 1 st. — d) P. O. [DESPAX

1930 d, 1951]! — e) Péninsule Ibérique. Bordure du Massif central [BOCQUET 1944, BERTHÉLEMY 1965 b], Bourgogne calcaire.

**Nemoura cinerea cinerea** RETZIUS, 1783

= *N. variegata* DESPAX [1927 a, 1929 b, 1934 a, 1935, 1951], MOSELY [1932 b, 1935 b].

a) AUBERT [1959], CONSIGLIO [1959] — b) 445 i. — c) 32 + 8 st. — d) B. P. [MOSELY 1932 b, BERTRAND et AUBERT 1952], H. P. [DESPAX 1927 a, 1929 b, 1935, MOSELY, 1935 b]!, H. G. [DESPAX 1935, 1951, MOSELY 1935 b]!, Ar. [BERTRAND et AUBERT 1952]!, P. O. [MOSELY 1932 b, BERTRAND et AUBERT 1952]! — e) Andorre [AUBERT 1952 c]!, Pyrénées espagnoles [BERTRAND et AUBERT 1952, 1955, AUBERT 1952 d, 1957 a, 1963 c], Péninsule Ibérique avec, dans une partie de la Péninsule, une forme voisine de *N. c. selene* CONSIGLIO, 1959 [AUBERT 1952 d]. Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne, Europe moyenne, Scandinavie, Italie, *N. c. selene* CONSIGLIO, 1959 [AUBERT 1953 b, c, 1954 e, 1958, CONSIGLIO 1958 a, b, 1962].

**Nemoura avicularis** MORTON, 1894.

a) AUBERT [1959], HYNES [1941, 1963 b] — b) 126 i. — c) 8 st. — d) Ar. [BERTHÉLEMY 1960]! — e) Massif central, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Europe moyenne, Scandinavie.

**Nemoura flexuosa** AUBERT, 1949 a

= *N. erratica* BRINCK [1949 a, b, 1952, 1956], ILLIES [1955 a], nec CLAASSEN, 1936; voir BERTHÉLEMY [1965 b].

a) AUBERT [1959] — b) 252 i. — c) 11 st. — d) B. P.! H. G.! Ar. [BERTHÉLEMY 1960]! — e) Massif central, Bourgogne calcaire, Jura [AUBERT 1958], Vosges, Luxembourg. Italie [AUBERT 1958], Europe moyenne [RAUŠER 1965 a], Scandinavie [BRINCK 1952, sub nom. *erratica*].

**Nemoura erratica** CLAASSEN, 1936

= *N. risi* DESPAX, 1929 b; DESPAX [1934 a, c], MOSELY [1932 b, 1935 b]

= *N. marginata* MOSELY [1932 b] pro parte nec *N. erratica* BRINCK [1949 a, b, 1952, 1956], ILLIES [1955 a], CONSIGLIO [1958 b], MÜLLER-LIEBENAU [1961], WINKLER [1957] selon RAUŠER [1965 a], KIS [1963 a] et, très probablement, JENSEN [1951], POMEISL [1961], WOJTAS [1962, 1964], BOTOSANEANU et TABACARU [1963], MIRON [1964], ZHILITZOVA [1964].

a) AUBERT [1959] — b) 290 i. — c) 35 + 1 st. — d) B. P. [MOSELY 1932 b, DESPAX, 1934 c], H. P. [DESPAX 1934 c, 1951]!, H. G. [DESPAX 1929 b, 1934 c, 1951, MOSELY 1935 b]!, Ar. [DESPAX 1951]!, P. O. [DESPAX 1934 c, NICOLAU-GUILLAUMET

1959]! — e) Andorre [BERTRAND et AUBERT 1952], Péninsule Ibérique. Massif central, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Les citations pour le reste de l'Europe se rapportent à l'espèce précédente.

**Nemoura cambrica** (STEPHENS, 1835).

a) KIMMINS [1940], DESPAX [1951], AUBERT [1959] — b) 3 i. c) 1 st. — d) Massif de la Rhune, Ruisseau de Lissuraga, vers 100 m (B. P.)! Espèce nouvelle pour les Pyrénées — e) Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Europe moyenne.

**Nemoura fulviceps** KLAPALEK, 1902

= *N. uncinata* DESPAX, 1934 c; DESPAX [1951], BERTRAND et AUBERT [1952], NICOLAU-GUILLAUMET [1959].

a) AUBERT [1956 f, 1959] — b) 108 i. — c) 16 st. — d) H. P.!, H. G. [DESPAX 1934 c, 1951]!, Ar.!, P. O. [NICOLAU-GUILLAUMET 1959]! — e) Andorre [BERTRAND et AUBERT 1952], Péninsule Ibérique. Massif central, Vosges. Europe moyenne.

**Nemoura linguata** NAVAS, 1918

= *N. sigma* DESPAX, 1929 b; MOSELY [1932 b], DESPAX [1934 a, c, 1951] selon AUBERT [1952 c]

= *N. marginata* MOSELY [1932 b] pro parte nec Ris (1902)

= *N. lingulata* BERTRAND et AUBERT [1952], BERTHÉLEMY [1960] (laps. calam.).

a) DESPAX [1929 b, 1951], BERTHÉLEMY [1960] — b) 258 i. — c) 31 + 7 st. — d) B. P. [MOSELY 1932 b, DESPAX 1934 c], H. P. [DESPAX 1929 b, 1951, BERTRAND et AUBERT 1952]!, H. G. [DESPAX 1929 b, 1934 c, MOSELY 1935 b]!, Ar. [BERTRAND et AUBERT 1952]!, P. O. [DESPAX 1929 b, 1951, BERTRAND et AUBERT 1952, NICOLAU-GUILLAUMET 1959]! — e) Andorre [BERTRAND et AUBERT 1952]!, Pyrénées espagnoles [DESPAX 1934 c, 1951, AUBERT 1952 c, BERTRAND et AUBERT 1955]!. Endémique pyrénéen.

**Nemoura mose'yi** DESPAX, 1934 c

= *N. marginata* MOSELY [1932 b] pro parte, nec Ris (1902).

a) AUBERT [1954 b] — b) 9 i. — c) 7 + 1 st. — d) B. P. [DESPAX 1934 c, 1951]!, H. P. [DESPAX 1934 c, 1951, BERTRAND et AUBERT 1952]! — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1963 e], Péninsule Ibérique.

**Nemoura sp. cf. mortoni** Ris, 1902.

Des larves conformes aux descriptions de la larve de *N. mortoni* [KÜHTREIBER 1934, AUBERT 1959] ont été trouvées dans l'Orle, à 860 m et le Balanet à 1 000 m (Ariège).

*Nemurella picteti* KLAPALEK, 1909

= *N. inconspicua* MOSELY [1935 b], DESPAX [1929 b, 1934 a, 1951].

a) AUBERT [1959] — b) 121 i. — c) 17 + 2 st. — d) H. P. [DESPAX 1929 b, 1951, MOSELY 1935 b, BERTRAND et AUBERT 1952] !, H. G. [DESPAX 1929 b, 1951, MOSELY 1935 b] !, Ar. !, P. O. ! — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1952 c, d, 1957 a, 1963 c]. Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Italie du Nord [AUBERT 1954 e, CONSIGLIO 1962], Europe moyenne, Scandinavie.

3.2.1.3. — Leuctridae KLAPALEK, 1905

*Leuctra geniculata* STEPHENS, 1835.

a) AUBERT [1959] — b) 426 i. — c) 17 + 2 st. — d) B. P. [BERTRAND et AUBERT 1955] !, H. P. !, H. G. [DESPAX 1934 b, 1935, 1951] !, Ar. !, P. O. [BERTRAND et AUBERT 1952] ! — e) Péninsule Ibérique. Bretagne !, Massif central, Bourgogne calcaire, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Europe moyenne.

*Leuctra hippopus* KEMPNY, 1899.

a) AUBERT [1959] — b) 562 i. — c) 29 + 1 st. — d) B. P. !, H. P. [DESPAX 1951] !, H. G. [DESPAX 1929 c, 1951] !, Ar. !, Aude [DESPAX 1951] !, P. O. [MOSELY 1932 b, DESPAX 1951, NICOLAU-GUILLAUMET 1959] ! — e) Péninsule Ibérique. Massif central, Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [AUBERT 1953 c, 1954 e, 1958, CONSIGLIO 1958 b, 1962, 1963], Europe moyenne, Scandinavie.

*Leuctra prima* KEMPNY, 1899.

a) AUBERT [1959] — b) 130 i. — c) 15 + 1 st. — d) H. P. !, H. G. [DESPAX 1939, 1951] !, Ar. !, P. O. ! — e) Massif central, Vosges, Belgique, Europe moyenne.

*Leuctra occitana* DESPAX, 1930 c.

b) 3 i. — c) 1 st. — d) H. G. [DESPAX 1930 c, 1951] !. Endémique.

*Leuctra inermis* KEMPNY, 1899

= *L. inermis* DESPAX [1933] pro parte.

a) AUBERT [1957 c] — b) 184 i. — c) 27 + 6 st. — d) H. P. [MOSELY 1935 b, DESPAX 1933, 1951] !, H. G. [DESPAX 1933, 1951, MOSELY 1935 b] !, Ar. !, Aude [MOSELY 1932], P. O. [DESPAX 1933, 1951, MOSELY 1932 b, BERTRAND et AUBERT 1952, NICOLAU-GUILLAUMET 1959] ! — e) Andorre [AUBERT 1957 a], Pyrénées espagnoles

[BERTRAND et AUBERT 1952, AUBERT 1957 a, 1963 e], Péninsule Ibérique. Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [AUBERT 1954 e, 1957 c, 1958, CONSIGLIO 1958 a, 1958 b, 1961, 1962], Europe moyenne.

**Leuctra alosi** NAVAS, 1919

= *L. inermis* DESPAX [1933] pro parte

= *L. flavomaculata* MOSELY, 1935 a, pro parte; AUBERT [1952 d, 1956 f]

= *L. handlirschi* DESPAX [1951] nec KEMPNY, 1898.

a) AUBERT [1957 c] — b) 401 i. — c) 39 + 2 st. — d) H. P. [BERTRAND et AUBERT 1952] !, H. G. [DESPAX 1951] !, Ar. !, Aude (MOSELY 1935 a, sub nom. *flavomaculata*), P. O. [MOSELY 1935 a] ! — e) Andorre !, Pyrénées espagnoles [AUBERT 1952 c, d, 1957 a, 1963 e, BERTRAND et AUBERT 1952, 1955], Péninsule Ibérique. Remplacée dans le Massif central par une espèce très voisine, peut-être une simple sous-espèce, *L. flavomaculata* MOSELY, 1935 a [AUBERT 1957 c, 1963 f].

**Leuctra rauscheri** AUBERT, 1957 c

= *L. teriolensis* MOSELY [1932 a, 1935 b], DESPAX [1933, 1951], BERTRAND et AUBERT [1952] nec KEMPNY, 1900.

b) 200 i. — c) 10 + 1 st. — d) H. P. [DESPAX 1933, 1951, MOSELY 1935 b, BERTRAND et AUBERT 1952] !, H. G. [DESPAX 1933, 1951, MOSELY 1935 b] !, Ar. ! — e) Pyrénées espagnoles [BERTRAND et AUBERT 1952, AUBERT 1963 c] !. Vosges, Europe moyenne.

**Leuctra kempnyi** MOSELY, 1932 a.

a) AUBERT [1957 c] — b) 641 i. — c) 22 + 3 st. — d) B.P. [MOSELY 1932 a, b], H. P. [DESPAX 1933, 1951] !, H. G. [DESPAX 1933, 1951, MOSELY 1935 b] !, Ar. !, P. O. [BERTRAND et AUBERT 1952]. — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1952 d, 1957 c, 1963 c]. *L. kempnyi* est un endémique pyrénéen, la citation de FESTA [1949], pour l'Italie, est erronée [CONSIGLIO 1960]. Grâce à du matériel qu'a bien voulu m'envoyer M. I. Miron, j'ai pu constater que les citations des Carpates orientales [MIRON 1962, 1964] se rapportaient en fait à une autre espèce.

**Leuctra despaxi** MOSELY, 1930

= *L. cylindrica* DESPAX [1929 c].

a) MOSELY [1932 a], DESPAX [1951] — b) 92 i. — c) 8 + 2 st. — d) B. P. [MOSELY 1930, 1932 b], H. P. [DESPAX 1951] !, H. G. [DESPAX 1929 c sub nom. *L. cylindrica*, 1951, MOSELY 1935 b] !, P. O. [MOSELY 1930] — e) Péninsule Ibérique, Massif central.

**Leuctra albida** KEMPNY, 1899.

a) AUBERT [1959] — b) 13 i. — c) 6 + 2 st. — d) B. P. [MOSELY 1932 b], H. G. [MOSELY 1935 b, DESPAX 1951] †, Ar. † — e) Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique. Europe moyenne.

**Leuctra fusca fusca** (LINNÉ, 1758)

= *L. fusciventris* LACROIX [1919], DESPAX [1934 a, 1951]

= *L. klapaleki* DESPAX [1929 c].

a) AUBERT [1959] — b) 2 540 i. — c) 24 st. — d) B. P. †, H. P. †, H. G. [DESPAX 1929 c, 1951] †, Ar. [LACROIX 1919] †, P. O. [AUBERT in litt.] — e) Andorre [AUBERT 1963 e]. Péninsule Ibérique, avec une sous-espèce propre à la Sierra Nevada, *L. f. carpentieri* DESPAX, 1945 b [AUBERT 1952 d, 1963 e]. Bretagne †, Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [CONSIGLIO 1958 b, 1962, AUBERT 1954 a, 1958], Europe moyenne, Scandinavie.

**Leuctra mortoni** KEMPNY, 1899

nec NICOLAU-GUILLAUMET [1959].

a) AUBERT [1959] — b) 119 i. — c) 7 st. — d) H. P. [AUBERT, in litt.], H. G. [DESPAX 1929 c, 1951] † — e) Italie [AUBERT 1953 b, CONSIGLIO 1958 b, 1962], Europe moyenne.

**Leuctra digitata** KEMPNY, 1899.

a) DESPAX [1951], BRINCK [1952], ILLIES [1955 a] — b) 23 i. — c) 8 st. — d) H. P. [AUBERT in litt.], Ar. †, P. O. [NICOLAU-GUILLAUMET 1959 sub nom. *L. mortoni*] † — e) Massif central, Belgique, Europe moyenne, Scandinavie.

**Leuctra alticola** DESPAX, 1929 c

= *L. albida alticola* DESPAX, 1929 c

nec *L. alticola* NICOLAU-GUILLAUMET [1959].

a) MOSELY [1932 a], DESPAX [1951] — b) 10 i. — c) 2 + 3 st. — d) H. P. [DESPAX 1929 c, 1951, MOSELY 1935 b, BERTRAND et AUBERT 1952] †, H. G. [DESPAX 1939, 1951], P. O. [BERTRAND et AUBERT 1952] — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1963 e]. Endémique pyrénéen.

**Leuctra castillana** AUBERT, 1956 f

= *L. pseudocylindrica* DESPAX, 1929 c pro parte, NICOLAU-GUILLAUMET [1959]<sup>1</sup>.

b) 184 i. — c) 14 st. — d) H. P. †, H. G. †, Ar. †, P. O. † —

1. Je suis responsable de cette erreur.

e) Andorre [AUBERT 1963 e], Pyrénées espagnoles [AUBERT 1963 e], Péninsule Ibérique. Massif central.

**Leuctra lamellosa** DESPAX, 1929 c

nec *L. lamellosa* AUBERT [1952 d]

= *L. hiberiaca* AUBERT [1956 f] pro parte, selon AUBERT [1963 c].

a) AUBERT [1962] — b) 336 i. — c) 26 st. — d) B. P. [MOSELY 1935 b] !, H. P. [DESPAX 1929 c, 1951, MOSELY 1935 b] !, H. G. [DESPAX 1929 c, 1951, MOSELY 1932 a, 1935 b] !, Ar. ! — e) Andorre [AUBERT 1963 e], Pyrénées espagnoles [DESPAX 1951, AUBERT 1963 e] !, Péninsule Ibérique.

**Leuctra aurita** NAVAS, 1919

= *L. cincta* MORTON, 1929; DESPAX [1931 b, 1934 a], MOSELY [1932 a, 1935 b], selon AUBERT [1948].

a) AUBERT [1956 f, 1959] — b) 1 202 i. — c) 38 + 2 st. — d) B. P. [BERTRAND et AUBERT 1955] !, H. P. [MOSELY 1935 b, DESPAX 1951] !, H. G. [DESPAX 1931 b, 1951, MOSELY 1935 b] !, Ar. !, P. O. [BERTRAND et AUBERT 1952] — e) Andorre [AUBERT 1963 c], Pyrénées espagnoles [AUBERT 1957 a, 1963 e], Péninsule Ibérique, Massif central, Vosges, Belgique, Europe moyenne.

**Leuctra pseudocylindrica** DESPAX, 1929 c

= *L. pseudocylindrica* DESPAX, 1929 c pro parte (exemplaires pyrénéens).

a) MOSELY [1932 a] — b) 136 i. — c) 6 + 3 st. — d) B. P. [MOSELY, 1932 b], H. G. [DESPAX 1929 c, 1931 a, b, 1951] ! — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1963 e]. La citation de DESPAX [1929 c, 1951] pour la Montagne Noire est erronée (voir BERTHÉLEMY 1965 b), celle de MOSELY [1933] pour le Puy-de-Dôme est très douteuse [AUBERT 1963 f, BERTHÉLEMY 1965 b] et celle de FESTA [1938 b], pour la Ligurie, se rapporte en fait à *L. leptogaster*, selon AUBERT [1958]. *L. pseudocylindrica* est vraisemblablement un endémique pyrénéen.

**Leuctra leptogaster** AUBERT, 1949 a.

a) AUBERT [1951, 1959] — b) 62 i. — c) 9 + 1 st. — d) H. G. !, Ar. ! — e) Andorre [AUBERT 1963 e]. Massif central. Italie [AUBERT 1954 a, 1958, CONSIGLIO 1958 b, 1962], Europe moyenne.

**Leuctra major** BRINCK, 1949

= *L. cylindrica* DESPAX [1951] — nec *L. cylindrica* DESPAX [1929 c] selon MOSELY [1930, 1932 a].

a) AUBERT [1959] — b) 36 i. — c) 4 + 2 st. — d) H. P. [AUBERT in litt.], Ar. ! — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1963 e], Péninsule Ibérique. Italie [AUBERT 1954 a, c, 1958, CONSIGLIO 1958 b, 1962], Europe moyenne.



**Pachyleuctra benlocchi** (NAVAS, 1917)

- = *P. montana* DESPAX, 1930 a; DESPAX [1930 b, 1934 a], MOSELY [1935 b] selon AUBERT [1948]  
 = *P. benlocchi* DESPAX [1951] (lapsus calami)  
 = *P. ribauti* DESPAX, 1930 a; DESPAX [1930 b, 1934 a, 1951] syn. nov.

Dans sa description originale, DESPAX a distingué ces deux espèces de *Pachyleuctra* par la forme des appendices tergaux et de la vésicule ventrale du mâle, ainsi que par l'écartement des lobes de la plaque génitale de la femelle. L'examen d'un plus grand nombre d'exemplaires a montré que les « *P. ribauti* » entraient dans les limites des variations individuelles de *P. benlocchi* pour les deux derniers caractères. La forme des appendices tergaux des « *P. ribauti* » est, d'autre part, très irrégulière et contraste avec l'uniformité rencontrée chez *P. benlocchi*. « *P. ribauti* », enfin, n'a jamais été capturée en dehors de la station originelle, alors que *P. benlocchi* est commune dans toutes les Pyrénées centrales. Il me paraît préférable de considérer « *P. ribauti* » comme une petite population de *P. benlocchi* dont les mâles possèdent une malformation héréditaire des appendices tergaux plutôt que comme une espèce propre.

a) AUBERT [1952 a] — b) 283 i. — c) 33 + 2 st. — d) H. P. [MOSELY, 1935 b, DESPAX 1951] !, H. G. [DESPAX 1930 a, b, 1934 a, 1951] !, Ar. [DESPAX 1951] !, Aude !, P. O. ! — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1948, 1952 a, c, d, 1957 a, 1963 c, BERTRAND et AUBERT 1952, 1955]. Endémique pyrénéen.

**Pachyleuctra bertrandi** AUBERT, 1952 a.

d) P. O. [AUBERT 1952 a, BERTRAND et AUBERT 1952] — e) Endémique pyrénéen.

## 3.2.1.4. — Capniidae KLAPALEK, 1905

**Capnia bifrons** (NEWMAN, 1838)

= *C. nigra* DESPAX [1951] nec PICTET, 1833 (voir KIMMINS 1947).

a) AUBERT [1951], HYNES [1955] — b) 66 i. — c) 7 + 1 st. — d) H. G. [DESPAX 1951] !, Ar. ! — e) Péninsule Ibérique; présence à confirmer, car basée seulement sur la description de *Capnia dusmeti* NAVAS, 1917 [AUBERT 1952 c, 1963 c]. Massif central, Bourgogne calcaire, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [CONSIGLIO 1958 b, 1960, 1962, 1963], Europe moyenne, Scandinavie.

**Capnia nigra** (PICTET, 1833)

= *C. conica* DESPAX [1934 b, 1939, 1951].

a) AUBERT [1959] — b) 74 i. — c) 7 st. — d) H. P. [DESPAX 1934 b, 1951] !, H. G. [DESPAX 1939, 1951] !, P. O. [DESPAX 1951] !

— c) Péninsule Ibérique. Massif central. Italie [AUBERT 1953 c, 1958, CONSIGLIO 1958 b, 1961, 1963], Europe moyenne, Scandinavie.

**Capnia vidua vidua** KLAPALEK, 1904.

a) AUBERT [1950] — b) 5 i. — c) 1 st. — d) H. G. [DESPAX, 1939, 1951] ! — e) Massif central, Vosges (*C. v. collarti*, selon AUBERT 1963 d), Belgique (*C. v. vidua* et *C. v. collarti* selon AUBERT 1956 a), Grande-Bretagne (*C. v. anglica* selon AUBERT 1950, HYNES 1958). Italie [CONSIGLIO 1963], Europe moyenne.

**Capnioneura mitis** DESPAX, 1932 b.

a) BOCQUET [1944] — b) 24 i. — c) 7 + 5 st. — d) B. P. !, H. G. [DESPAX 1951] !, Ar. !, P. O. [DESPAX 1932 b, 1934 a, 1951] ! — e) Péninsule Ibérique. Massif central, Bretagne [MOULINS 1965], Luxembourg, Eifel [MÜLLER-LIEBENAU 1963].

**Capnioneura brachyptera** DESPAX, 1932 c.

b) 122 i. — c) 8 + 1 st. — d) H. P. !, H. G. [DESPAX 1932 c, 1934 a, 1951] ! — e) Andorre [AUBERT 1963 e], Pyrénées espagnoles [AUBERT 1963 e]. Endémique pyrénéen.

3.2.2. — **SETIPALPIA** KLAPALEK, 1905.

3.2.2.1. — Perlodidae KLAPALEK, 1912.

**Arcynopteryx compacta** (MAC LACHLAN, 1872)

= *A. pyrenaica* DESPAX, 1927 b; DESPAX [1945 a, 1951] selon BRINCK [1949 a]

= *A. dovrensis* KLAPALEK [1912] selon BRINCK [1949 a].

a) DESPAX [1951] — b) 66 i. — c) 19 + 16 st. — d) B. P. [BERTRAND et AUBERT 1952] !, H. P. [KLAPALEK 1912, DESPAX 1945 a, 1951, BERTRAND et AUBERT 1952] !, H. G. [DESPAX 1945 a, 1951] !, Ar. [BERTRAND et AUBERT 1952] !, P. O. [DESPAX 1927 b, 1934 a, 1945 a, 1951, BERTRAND et AUBERT 1952] ! — e) Andorre [BERTRAND et AUBERT 1952, 1955], Pyrénées espagnoles [BERTRAND et AUBERT 1952, 1955, AUBERT 1952 c, 1956 f, 1961, 1963 e] !, Péninsule Ibérique. Forêt-Noire [EIDEL 1933, 1955]. Scandinavie.

**Dictyogenus imhoffi** (PICTET, 1842).

a) AUBERT [1959] — b) 19 i. — c) 3 st. — d) H. P. !, H. G. [DESPAX 1951] !, Ar. ! — e) Jura [MOULINS 1962], Belgique, Europe moyenne.

**Dictyogenus ventralis** (PICTET, 1842).

a) DESPAX [1951], AUBERT [1959] — b) 9 i. — c) 1 st. — d) Toulouse [DESPAX 1951] ! — e) Péninsule Ibérique. Europe moyenne.

**Isogenus nubecula** NEWMAN, 1833.

a) AUBERT [1959], DESPAX [1951] — b) 50 i. — c) 4 st. — d) Toulouse [DESPAX 1951] ! — e) Péninsule Ibérique. Massif central, Belgique, Grande-Bretagne [HYNES 1963 a]. Europe moyenne, Scandinavie.

**Perlodes dispar** (RAMBUR, 1842)

= *P. microcephala* DESPAX [1951] pro parte.

a) AUBERT [1959], BERTHÉLEMY [1964 e] — b) 3 i. — c) 1 st. — d) Toulouse (H. G.) ! — e) Belgique. Europe moyenne, Scandinavie.

**Perlodes microcephala** (PICTET, 1842)

= *P. microcephala* DESPAX [1951] pro parte

= *P. intricata* DESPAX [1951] pro parte (Etang d'Albe).

a) AUBERT [1959], BERTHÉLEMY [1964 c] — b) 344 i. — c) 23 st. — d) H. P. [DESPAX 1951] !, H. G. [DESPAX 1934 a, 1951] !, Ar. ! — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1952 c, 1963 e], Péninsule Ibérique, Bretagne !, Massif central, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [AUBERT 1953 b, 1958, CONSIGLIO 1962, 1963], Europe moyenne.

**Perlodes intricata** (PICTET, 1842)

= *P. principissa* NAVAS, 1917; DESPAX [1934 a] selon AUBERT [1952 c]

= *P. intricata* DESPAX [1951] pro parte.

a) DESPAX [1951] (fig. 74), AUBERT [1959], BERTHÉLEMY [1964 e] — b) 42 i. — c) 8 + 8 st. — d) H. P. [LACROIX 1914, 1915, DESPAX 1934 a, 1951, BERTRAND et AUBERT 1952] !, H. G. [DESPAX 1934 a, 1951, MOSELY 1935 b, AUBERT 1952 d] !, Ar. [BERTRAND et AUBERT 1952] ! — e) Andorre [AUBERT 1963 e], Pyrénées espagnoles [AUBERT 1952 c, d, 1957 a, 1963 e]. Italie [AUBERT 1956 e], Europe moyenne. La citation de MOSELY [1933] pour le Massif central se rapporte plus probablement à *P. jurassica* selon AUBERT [1963 f].

**Isoperla obscura** (ZETTERSTEDT, 1840)

= *Chloroperla griseipennis* ALBARDA [1889], DESPAX [1936]

= *Isoperla griseipennis* DESPAX [1951].

a) DESPAX [1936, 1951], ILLIES [1952 a] — b) 69 i. — c) 9 + 1 st. — d) H. P. [ALBARDA 1889], H. G. [DESPAX 1936, 1951] ! — e) Bassin Parisien [DESPAX 1951], Grande-Bretagne. Italie [CONSIGLIO 1963]. Europe moyenne, Scandinavie.

**Isoperla grammatica** (PODA, 1791)

= *Chloroperla grammatica* MOSELY [1932 b]

= *Chloroperla grammatica typica* DESPAX, 1936

= *Isoperla grammatica typica* DESPAX [1951].

a) DESPAX [1936], ILLIES [1952 a] — b) 511 i. — c) 34 + 8 st. — d) B. P. [DESPAX 1936, 1951] !, H. P. !, H. G. [DESPAX 1936, 1951] !, Ar. [MOSELY 1932 b] !, Aude [MOSELY 1932 b, BERTRAND et AUBERT 1952], P. O. [DESPAX 1936, 1951] ! — e) Pyrénées espagnoles [BERTRAND et AUBERT 1955, AUBERT 1957 a, 1963 e], Péninsule Ibérique. Massif central, Bourgogne calcaire, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [AUBERT 1953 b, c, 1954 e, 1958, CONSIGLIO 1961, 1962], Europe moyenne, Scandinavie.

***Isoperla moselyi* (DESPAX, 1936)**

= *Chloroperla moselyi* DESPAX, 1936.

b) 73 i. — c) 16 + 5 st. — d) H. P. !, H. G. [DESPAX 1936 a, 1951] !, Ar. !, P. O. [DESPAX 1936 a, 1951] ! — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1963 c]. Endémique pyrénéen; la synonymie entre cette espèce et *Landreinii* [FESTA, 1938 a], d'Italie, proposée par ILLIES [1952 a], sans comparaison directe des types des deux espèces, devra être confirmée.

***Isoperla viridinervis* (ED. PICTET, 1865)**

= *Chloroperla viridinervis* DESPAX [1936]

= *Chloroperla pilosa* DESPAX, 1936 selon ILLIES [1952 a]

= *I. pilosa* DESPAX [1951].

L'examen des types d'*Isoperla pilosa* me permet de confirmer la synonymie proposée par ILLIES.

a) DESPAX [1936] — b) 494 i. — c) 36 + 9 st. — d) B. P. (MOSELY 1932 b, BERTRAND et AUBERT 1955) !, H. P. [DESPAX 1936, 1951, BERTRAND et AUBERT 1952] !, H. G. [DESPAX 1936, 1951] !, Ar. !, P. O. ! — e) Pyrénées espagnoles [MOSELY 1932 b, DESPAX 1936, 1951, AUBERT 1952 c, 1957 a, c, 1963 c, BERTRAND et AUBERT 1952, 1955] ! Endémique pyrénéen.

***Isoperla acicularis acicularis* (DESPAX, 1936)**

= *Chloroperla acicularis* DESPAX, 1936.

a) AUBERT [1956 f] — b) 34 i. — c) 16 + 12 st. — d) H. P. [AUBERT 1956 f] !, H. G. !, Ar. ! — e) Pyrénées espagnoles [ILLIES 1952 a, AUBERT 1957 a, 1961, 1963 e] !; dans le reste de la Péninsule Ibérique, deux autres sous-espèces : *I. a. cantabrica* AUBERT, 1956 f et *I. a. gadarramica* AUBERT, 1956 f. Massif central. La citation de FESTA [1937], d'Italie, est à rapporter à l'espèce voisine *I. carbonaria* AUBERT, 1953 c [AUBERT 1958, CONSIGLIO 1962].

## 3.2.2.2. — Perlidae MAC LACHLAN, 1886

**Dinocras cephalotes** (CURTIS, 1827)= *Perla cephalotes* AUCT.

a) AUBERT [1954 d, 1959] — b) 205 i. — c) 29 + 37 st. — d) B. P. [MOSELY 1932 b, DESPAX 1951, BERTRAND et AUBERT 1955] !, H. P. [DESPAX 1934 a, 1942, 1951, BERTRAND et AUBERT 1952] !, H. G. [DESPAX 1934 a, 1942, 1951, MOSELY 1935 b] !, Ar. [DESPAX 1934 a, 1951, MOSELY 1932 b, BERTRAND et AUBERT 1952] !, Aude [MOSELY 1932 b, DESPAX 1951, BERTRAND et AUBERT 1952], P. O. [MOSELY 1932 b, DESPAX 1951, BERTRAND et AUBERT 1952] ! — e) Andorre [BERTRAND et AUBERT 1952], Pyrénées espagnoles [BERTRAND et AUBERT 1952, 1955, AUBERT 1957 a, 1961, 1963 e], Péninsule Ibérique. Bretagne !, Massif central, Jura [MOULINS 1962], Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [AUBERT 1953 c, 1954 a, 1958, CONSIGLIO 1962], Europe moyenne, Scandinavie.

**Perla burmeisteriana** CLAASSEN, 1936= *P. abdominalis* DESPAX [1934 a, 1942, 1951].

a) ILLIES [1955 a], AUBERT [1959] — b) 20 i. — c) 5 + 6 st. — d) H. G. [DESPAX 1942, 1951] !, Ar. [DESPAX 1934 a, 1951] ! — e) Péninsule Ibérique. Massif central, Luxembourg, Belgique. Europe moyenne.

**Perla marginata marginata** (PANZER, 1799).

a) ILLIES [1955 a], AUBERT [1959] — b) 102 i. — c) 28 + 38 st. — d) B. P. [MOSELY 1932 b, DESPAX 1951, BERTRAND et AUBERT 1952, 1955] !, H. P. [LACROIX 1914, DESPAX 1934 a, 1942, 1951, BERTRAND et AUBERT 1952] !, H. G. [DESPAX 1934 a, 1951, MOSELY, 1935 b] !, Ar. [MOSELY 1932 b, DESPAX 1934 a, 1951, BERTRAND et AUBERT 1952] !, Aude [MOSELY 1932 b, DESPAX 1951, BERTRAND et AUBERT 1952], P. O. [MOSELY 1932 b, DESPAX 1934 a, 1942, BERTRAND et AUBERT 1952, NICOLAU-GUILLAUMET 1959] ! — e) Andorre [BERTRAND et AUBERT 1952, AUBERT 1957 a], Pyrénées espagnoles [DESPAX 1934 a, AUBERT 1952 d, 1957 a, 1961, 1963 e, BERTRAND et AUBERT 1952, 1955], Péninsule Ibérique, remplacée dans une partie de la Péninsule par *P. marginata madritensis* RAMBUR, 1842 [AUBERT 1963 e]. Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique. Italie [AUBERT 1953 b, 1954 a, 1958, CONSIGLIO 1962], Europe moyenne.

**Perla bipunctata** PICTET, 1833= *P. bipunctata* DESPAX [1942] pro parte.

a) AUBERT [1949 a] — b) 20 i. — c) 6 + 3 st. — d) B. P. [BERTRAND et AUBERT 1952, 1955], H. G. [DESPAX 1942, 1951, AUBERT 1952 d] ! — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1952 d, BERTRAND

et AUBERT 1952, 1955]. Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [AUBERT 1958, CONSIGLIO 1963], Europe moyenne.

**Perla maxima** (SCOPOLI, 1793)

= *P. bipunctata* DESPAX [1942, 1934 a] pro parte.

a) AUBERT [1949 a, 1959], ILLIES [1955 a] — b) 30 i. — c) 11 + 37 st. — d) B. P. [BERTRAND et AUBERT 1952, 1955] !, H. P. [BERTRAND et AUBERT 1952] !, H. G. [DESPAX 1951, BERTRAND et AUBERT 1955] !, Ar. [BERTRAND et AUBERT 1952] !, P. O. [DESPAX 1951, BERTRAND et AUBERT 1952] ! — e) Andorre [AUBERT 1952 c, BERTRAND et AUBERT 1952], Pyrénées espagnoles [AUBERT 1952 c, d, 1957 a, 1961, BERTRAND et AUBERT 1952, 1955], Péninsule Ibérique, Vosges, Belgique, Italie [AUBERT 1953 b, c, 1954 a, e, 1956 e, 1958, CONSIGLIO 1961, 1962], Europe moyenne.

**Marthamea vitripennis** (BURMEISTER, 1839).

a) DESPAX [1942, 1951], ILLIES [1955 a] — b) 20 i. — c) 3 + 1 st. — d) Gers [DESPAX 1942, 1951] !, H. G. [DESPAX 1942, 1951] !, Aude [MOSELY 1932 b, DESPAX 1934 a, 1951] ! — e) Péninsule Ibérique. Europe moyenne.

**Eoperla ochracea** (KOLBE, 1888)

= *Perla nigritarsis* DESPAX, 1932 a; DESPAX [1942, 1951] selon AUBERT [1956 b].

b) 0 i. — c) 1 st. — d) P. O. [DESPAX 1951] ! — e) Péninsule Ibérique. Hérault [DESPAX 1932 a, 1942, 1951] !

3.2.2.3. — Chloroperlidae OKAMOTO, 1912.

**Chloroperla apicalis** NEWMAN, 1837

= *Isopteryx apicalis* DESPAX [1941].

a) DESPAX [1941], AUBERT [1959] — b) 8 i. — c) 1 st. — d) Toulouse [DESPAX 1941, 1951] ! — e) Péninsule Ibérique, Bassin Parisien, Belgique; Grande-Bretagne, présence douteuse, selon HYNES [1958]. Italie [AUBERT 1953 c, 1958, CONSIGLIO 1957], Europe moyenne, Scandinavie (*C. a. bengtssoni* CLAASSEN, 1936 selon BRINCK 1949 a, 1952).

**Chloroperla tripunctata** (SCOPOLI, 1763)

= *Isopteryx tripunctata* MOSELY [1932 b], DESPAX [1941].

a) AUBERT [1951, 1959] — b) 22 i. — c) 5 + 1 st. — d) H. G. [DESPAX 1941, 1951] !, Ar. !, Aude [MOSELY 1932 b], P. O. [MOSELY 1932 b] — e) Andorre !, Pyrénées espagnoles [BERTRAND et AUBERT 1952, AUBERT 1957 a] !, Péninsule Ibérique, Massif

central, Vosges, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [AUBERT 1953 c, 1954 e, 1956 e, 1958, CONSIGLIO 1958 a, 1962], Europe moyenne.

*Chloroperla breviata* NAVAS, 1918

= *Isopteryx kimminsi* DESPAX, 1941 et *I. k. debilis* DESPAX, 1941 selon AUBERT [1952 c]

= *C. kimminsi* DESPAX [1951].

a) DESPAX [1941], AUBERT [1952 a] — b) 155 i. — c) 6 + 6 st. — d) H. P. [DESPAX 1941, 1951] †, H. G. [DESPAX 1941, 1951] †, Ar. [BERTRAND et AUBERT 1952] †, P. O. [BERTRAND et AUBERT 1952] — e) Pyrénées espagnoles [AUBERT 1952 c, 1957 a, 1963] Péninsule Ibérique.

*Chloroperla torrentium* (PICTET, 1842)

= *Isopteryx torrentium* LACROIX [1919], MOSELY [1932], DESPAX [1941].

a) HYNES [1941], DESPAX [1941], AUBERT [1951] — b) 332 i. — c) 44 + 16 st. — d) B. P. †, H. P. [LACROIX 1919, BERTRAND et AUBERT 1952] †, H. G. †, Ar. [BERTRAND et AUBERT 1952] †, Aude [MOSELY 1932 b], P. O. [BERTRAND et AUBERT 1952, NICOLAU-GUILLAUMET 1959] † — e) Andorre †, Pyrénées espagnoles [BERTRAND et AUBERT 1952, AUBERT 1952 d, 1957 a, 1961, 1963 e], Péninsule Ibérique. Massif central, Bourgogne calcaire, Vosges, Luxembourg, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [AUBERT 1953 a, b, c, 1954 e, 1958, CONSIGLIO 1958 a, b, 1961, 1962], Europe moyenne.

### 3.2.3. — ESPÈCES PROBABLES, CITATIONS DOUTEUSES OU ERRONÉES.

#### 3.2.3.1. — Espèces probables.

*Taeniopteryx nebulosa* (LANNÉ, 1758) est connue de Ternel [AUBERT 1961], de la province de Saragosse [AUBERT 1957 a] ainsi que du Bassin Parisien [DESPAX 1951]. Cette espèce fluviatile doit se trouver aussi dans la basse vallée de la Garonne. Il en est de même de *Brachyptera trifasciata* (PICTET, 1842), bien que la présence de cette espèce en Espagne ne soit basée que sur la description de « *Curtala hispanica* » par NAVAS [AUBERT 1952 c] et demande donc elle-même confirmation.

*Nemoura navasi* AUBERT, 1953 a été récoltée sur le versant espagnol des Pyrénées, à 20 km environ de la frontière [AUBERT 1953 c, 1963 e]. Cette espèce de la Méditerranée occidentale (Espagne, Sicile) peut exister également dans la Catalogne française.

*Leuctra espanoli* AUBERT, 1956 f a été trouvée près de Roncevaux [AUBERT 1963 c] et est à rechercher dans le Pays Basque français.

## 3.2.3.2. — Citations douteuses ou erronées.

*Protonemura nitida* (PICTET) RIS, 1902 est citée des Pyrénées avec un « ? » par RAUŠER [1962 a]. Comme les données d'AUBERT [1956 f], pour les Monts Cantabriques, se rapportent en fait à *P. hiberiaca* AUBERT, 1963 b, rien ne permet plus de supposer a priori que cette espèce dépasse le Massif central vers le sud.

Le mâle de *Protonemura* originaire de Saint-Béat et attribué par DESPAX [1951] à *P. nimborella* appartient en fait à une espèce distincte. Ce point a été confirmé, depuis la description du type unique, par la découverte de nouveaux spécimens mâles et celle de la femelle de *P. angeli*.

*Nemoura marginata* (PICTET) RIS, 1902 a été citée des Pyrénées par MOSELY [1932 b]. M. D. E. Kimmins, du British Museum, a bien voulu me confirmer que les exemplaires des Basses-Pyrénées (cf. DESPAX 1934 c) appartenaient à *N. erratica*, *N. linguata* et *N. moselyi*, et m'indiquer qu'il n'a pas trouvé trace dans la Collection Mosely de « *Nemoura marginata* » originaire de Mont-Louis. Plutôt que sur ces données de MOSELY, l'indication d'AUBERT [1963 e] doit être basée sur une localisation erronée de Gragnague (cf. BERTHÉLEMY 1965 b).

RAUŠER [1962 a] cite *Leuctra nigra* OLIVIER, 1811 (avec un « ? »), *Leuctra pseudosignifera* AUBERT, 1954, *L. hiberiaca* AUBERT, 1956 et *L. handlirschi* KEMPNY, 1898. Je n'ai trouvé aucune référence indiquant la présence des deux premières espèces dans les Pyrénées. Pour la troisième, il doit s'agir d'une confusion avec *L. castillana*. La citation de *L. handlirschi*, sans doute empruntée à DESPAX [1951] doit être rapportée à *L. alosi*, de même que celle de *L. flavomaculata* [MOSELY 1935 a]; celles de *L. teriolensis* [MOSELY 1932 b, 1935 b, DESPAX 1951, BERTRAND et AUBERT 1952] sont basées sur l'espèce voisine *L. rauscheri* (cf. AUBERT 1957 c).

*Leuctra carinthiaca* KEMPNY, 1899 est citée des Pyrénées-Orientales par NICOLAU-GUILLAUMET [1959], d'après la capture de deux femelles. Le statut de cette espèce est incertain [BERTHÉLEMY 1965 b]. De toute façon, M. Nicolau-Guillaumet a bien voulu me céder les Plécoptères qu'il avait récoltés dans la Massane et il n'y figure pas de spécimens qui puissent être rapportés à cette forme.

Comme je l'ai déjà indiqué [BERTHÉLEMY 1965 b], *Isoperla ambigua* (DESPAX, 1936) n'a jamais été récoltée, à ma connaissance, dans les Pyrénées. Les données d'AUBERT [1946, 1963 e], ILLIES [1952 a], CONSIGLIO [1961] et MOULINS [1965] sont basées sur une localisation erronée de Saint-Ferréol.



## 3.3. — COLÉOPTÈRES.

3.3.1. — *HYDRAENA* KUGELANN, 1794.*Hydraena (Phothydraena) testacea* CURTIS, 1830.

a) D'ORCHYMONT [1930 b], BERTHÉLEMY [1965 a] — b) 16 i. — c) 7 + 4 st. — d) H. G. [MARQUET 1898] !, Ar. !, P. O. [REY 1886, MAYET 1904, BERTRAND et LEGROS 1955] ! — e) Péninsule Ibérique [D'ORCHYMONT 1936 b, DE SEABRA 1943, LADEIRO 1949] !. Toute la France sauf en haute altitude !, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [D'ORCHYMONT 1930 b, BINAGHI 1958, 1959, 1960, 1961, CHIESA 1959], Europe moyenne, Danemark.

*Hydraena (Holcohydraena) rugosa* MULSANT, 1844.

a) BERTHÉLEMY [1965 a] — b) 2 i. — c) 1 + 1 st. — d) Landes [DES GOZIS 1920], « Pyrénées » [REY 1886, D'ORCHYMONT 1936 b] !, P. O. [DES GOZIS 1920] — e) Péninsule Ibérique [D'ORCHYMONT 1936 b]. Toute la France, Piémont [HORION 1949, CHIESA 1959].

*Hydraena (s.s.) palustris* ERICHSON, 1837.

a) BERTHÉLEMY [1965 a] — c) 0 + 1 st. — d) Gers [DES GOZIS 1920] — e) Péninsule Ibérique [D'ORCHYMONT 1936 b], France, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [CHIESA 1959, BINAGHI 1960], Europe moyenne, Scandinavie.

*Hydraena (s.s.) curta* KIESENWETTER, 1849

nec KUWERT [1890 a], SAINTE-CLAIRE DEVILLE [1902], DES GOZIS [1920] pro parte, selon D'ORCHYMONT [1935 a]  
= *H. laticollis* KUWERT, 1891, selon D'ORCHYMONT [1935 b].

a) REY [1886], D'ORCHYMONT [1935 a], BERTHÉLEMY [1965 a] — b) 28 i. — c) 8 + 1 st. — d) Gers [REY 1886, DES GOZIS 1920], H. P. [REY 1886] !, Ar. !, P. O. [KIESENWETTER 1849, REY 1886, D'ORCHYMONT 1935 a] ! — e) Province de Gerona [BERTHÉLEMY 1965 a]. Toutes les autres localités citées par DES GOZIS [1920] devront être confirmées et cette espèce est peut-être endémique de la région pyrénéenne.

*Hydraena (s.s.) cordata regularis* REY, 1885.

a) BERTHÉLEMY [1965 a] — b) 18 i. — c) 5 + 8 st. — d) Landes et Gers [SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1906, DES GOZIS 1920], H. P. [D'ORCHYMONT 1935 a, sub nom. *H. cordata*], H. G. !, Ar. !, P. O. [MAYET 1904, DES GOZIS 1920, NICOLAU-GUILLAUMET 1959, sub nom. *H. cordata*] — e) Ouest et sud de la France [REY 1886, SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1935] !. Les citations de CORREA DE BARROS [1926] et DE SEABRA [1943] pour le Portugal se rapportent sans doute à *H. cordata cordata*. Celles de GANGLBAUER [1904], reprises par DES

GOZIS [1920] et CHIESA [1959], pour la Péninsule Balkanique, devront être confirmées par l'examen des édéages.

**Hydraena (s.s.) nigrita** GERMAR, 1824.

a) HRBÁČEK [1951] — b) 35 i. — c) 9 + 1 st. — d) « Pyrénées » [REY 1886], B. P. [BERTRAND et LEGROS 1955] †, H. G. †, Ar † — e) Les citations d'A. DE SEABRA [1942, 1943] et de LADEIRO [1949], pour le Portugal, se rapportent sans doute à une des espèces morphologiquement très voisines décrites par D'ORCHYMONT [1936 b]. Toute la France, Belgique, Grande-Bretagne. Nord de l'Italie [HORION 1949, BINAGHI 1961, 1963], Europe moyenne, Scandinavie.

**Hydraena (s.s.) corrugis** D'ORCHYMONT, 1935.

c) 0 + 6 st. — d) B. P. [D'ORCHYMONT 1935 a, 1936 b, SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1935, LEGROS 1951] — e) Péninsule Ibérique [D'ORCHYMOND 1935 a, 1936 b, BERTHÉLEMY 1965 a].

**Hydraena (s.s.) barrosi** D'ORCHYMONT, 1936.

b) 1 i. — c) 1 + 3 st. — d) B. P. [D'ORCHYMONT 1935 a, 1936 b, SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1935, LEGROS 1951] † — e) Péninsule Ibérique [C. DE BARROS 1926, D'ORCHYMONT 1935, 1936 b, DE SEABRA 1943].

**Hydraena (s.s.) inapicalpis** PIC, 1918

= *H. curta* SAINTE-CLAIRE DEVILLE [1902], DES GOZIS [1920] pro parte nec KJESSENWETTER, 1849

= *H. sainteclairi* D'ORCHYMONT, 1935 a

= *H. inapicalis* SAINTE-CLAIRE DEVILLE [1935], LEGROS [1951] (lapsus calami).

c) 0 + 6 st. — d) B. P. [SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1902, 1935, D'ORCHYMONT 1935 a, LEGROS 1951] — e) Péninsule Ibérique [D'ORCHYMONT 1936 b].

**Hydraena (s.s.) riparia** KUGELANN, 1894

= *H. assimilis* REY, 1885.

a) D'ORCHYMONT [1935 a], HRBÁČEK [1951] — b) 46 i. — c) 13 + 4 st. — d) « Pyrénées » [REY 1885, 1886 sub nom. *assimilis*], Gironde †, B. P. [D'ORCHYMONT 1935 a, BERTRAND et LEGROS 1955] †, H. G. †, Ar. †, P. O. [MAYET 1904] — e) Pyrénées espagnoles [BERTHÉLEMY 1965 a]. Toute la France, Belgique, Grande-Bretagne, Italie [BINAGHI 1958, 1960, 1963, CHIESA 1959, CAPELLARO 1959], Europe moyenne, Scandinavie.

**Hydraena (s.s.) brachymera** D'ORCHYMONT, 1936

= *H. riparia* D'ORCHYMONT 1935 a, pro parte

= *H. riparia* forma ♂ *brachymera* D'ORCHYMONT, 1936 b.

b) 1 i. — c) 1 + 1 st. — d) B. P. [D'ORCHYMONT 1935 a, 1936 b,

BERTHÉLEMY 1965 a] -- e) Péninsule Ibérique [D'ORCHYMONT 1936 b, BERTHÉLEMY 1965 a].

**Hydraena (s.s.) sternalis** REY, 1893.

a) D'ORCHYMONT [1935 a], HRBÁČEK [1951], BINAGHI [1958] — b) 10 i. — c) 5 + 2 st. — d) B. P. †, H. P. †, Ar. †, P. O. [D'ORCHYMONT 1935 a] — e) Pyrénées espagnoles [BERTHÉLEMY 1965 a], France, Belgique. Nord de l'Italie [D'ORCHYMONT 1935 a, BINAGHI 1958], Europe moyenne.

**Hydraena (s.s.) carbonaria** KIESENWETTER, 1849.

a) D'ORCHYMONT [1930 b, 1936 b] — b) 3 i. — c) 3 + 1 st. — d) H. G. [KIESENWETTER 1849] †, Aude [SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1902, DES GOZIS 1920] †, P. O. [REY 1886] — e) Cette espèce est considérée par presque tous les auteurs comme endémique du sud de la France [GANGLBAUER 1904, DES GOZIS 1920, KNISH 1924, D'ORCHYMONT 1936 b, CHIESA 1959]. Or REY [1886] indique en « avoir reçu d'Autriche ». J'ai effectivement vu dans sa collection, au Muséum des Sciences naturelles de Lyon, des exemplaires étiquetés « Austria » et, quoique les édéages n'aient pas été examinés, il semble bien que la détermination de REY soit correcte.

**Hydraena (s.s.) angulosa** MULSANT, 1844.

a) D'ORCHYMONT [1929, 1931] — b) 3 i. — c) 3 st. — d) H. P. †, Ar. [D'ORCHYMONT 1934] †, Aude [D'ORCHYMONT 1934] — e) Pyrénées espagnoles † Moitié est de la France, Belgique et ouest de l'Allemagne [D'ORCHYMONT 1929, 1931, HORION 1949, HOCH 1956]. Italie [BINAGHI 1958, 1959, 1960, CHIESA 1959].

**Hydraena (s.s.) stussineri** KUWERT, 1888.

c) 0 + 3 st. — d) B. P. [D'ORCHYMONT 1935 a, 1936 b] — e) Péninsule Ibérique [D'ORCHYMONT 1935 a, 1936 b]. Peut-être simple sous-espèce de la forme précédente, de même qu'*H. subirregularis* PIC, 1918 (= *H. calabra* KNISH, 1919), de Calabre et de Sicile [D'ORCHYMONT 1931, 1936 b, BINAGHI 1958, CHIESA 1959].

**Hydraena (s.s.) subdepressa** REY, 1886

= *H. angustata* MAYET [1904], D'ORCHYMONT [1929].

a) D'ORCHYMONT [1931, 1936 b] — b) 6 i. — c) 4 st. — d) H. G. †, Ar. †, Aude [D'ORCHYMONT 1934] †, P. O. [MAYET 1904] — e) Péninsule Ibérique [D'ORCHYMONT 1936 b, 1940 a]. Massif central (GALIBERT 1932 sub nom. *H. angustata*) †, Bugey (loc. typ.). Alpes maritimes françaises et italiennes [D'ORCHYMONT 1936 b, 1940 a, CHIESA 1959].

**Hydraena (s.s.) pulchella** GERMAR, 1824.

a) BERTHÉLEMY [1964 a] — b) 21 i. — c) 5 st. — d) « Pyrénées » [REY 1886], H. G. †, Ar. [D'ORCHYMONT 1944] † — e) Presque toute la France, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [CHIESA 1959, BINAGHI 1963], Europe moyenne, Scandinavie.

**Hydraena (Hadrenya) pygmaea** WATERHOUSE, 1933

= *H. sieboldi*, REY [1886].

a) BERTHÉLEMY [1964 a] — b) 8 i. — c) 5 + 1 st. — d) « Pyrénées » [REY 1886] H. P. †, H. G. [DES GOZIS 1920] †, Ar. † — e) Pyrénées espagnoles †, Péninsule Ibérique [D'ORCHYMONT 1936 b]. Toute la France, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [BINAGHI 1958, 1960, 1963, CHIESA 1959, CAPELLARO 1959], Europe moyenne.

**Hydraena (Hadrenya) minutissima** STEPHENS, 1829

= *H. atricapilla* DES GOZIS [1920] et AUCT

= *H. flavipes* REY [1886], NICOLAU-GUILLAUMET [1959].

a) BERTHÉLEMY [1964 a] — b) 123 i. — c) 23 + 4 st. — d) « Pyrénées » [REY 1886], Landes [DES GOZIS 1920], B. P. [D'ORCHYMONT 1935 a, SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1935], H. P. [D'ORCHYMONT 1935 a] †, H. G. [MARQUET 1898] †, Ar. †, P. O. [DES GOZIS 1920, NICOLAU-GUILLAUMET 1959] — e) Pyrénées espagnoles †, Péninsule Ibérique [D'ORCHYMONT 1936 b]. Toute la France, Belgique, Grande-Bretagne. Italie [BINAGHI 1958, 1959, 1960, 1963, CAPELLARO 1959, CHIESA 1959], Europe moyenne.

**Hydraena (Haenydra) graciis** GERMAR, 1823.

a) D'ORCHYMONT [1930 a], PRETNER [1931 a], JANSSENS [1960], BERTHÉLEMY [1964 a] — b) 330 i. — c) 19 + 13 st. — d) B. P. [PRETNER 1931 a, D'ORCHYMONT 1935 a, BERTRAND et LEGROS 1955] †, Gers [PRETNER 1931 a], H. P. [D'ORCHYMONT 1935 a] †, H. G. †, Ar. [D'ORCHYMONT 1935 a] †, Aude [D'ORCHYMONT 1935 a], P. O. [MAYET 1904, PRETNER 1931 a, NICOLAU-GUILLAUMET 1959] † — e) Pyrénées espagnoles †, Péninsule Ibérique [PRETNER 1931 a, DE SEABRA 1953, LADEIRO 1949]. Toute la France (cf. BERTHÉLEMY 1964 a), Belgique, Grande-Bretagne. Vénétie Julienne [PRETNER 1931 a, CHIESA 1959, BINAGHI 1963], Europe moyenne, Scandinavie.

**Hydraena (Haenydra) saga** D'ORCHYMONT, 1930 c

= *H. emarginata emarginata* PRETNER [1931 a], D'ORCHYMONT [1935 a], pro parte.

a) BERTHÉLEMY [1964 a] — b) 182 i. — c) 22 + 19 st. — d) B. P. [PRETNER 1931 a, D'ORCHYMONT 1935 a] †, H. P. [PRETNER

1931 a, d'ORCHYMONT 1935 a] !, H. G. [PRETNER 1931 a] !, Ar. !, P. O. [d'ORCHYMONT 1935 a] — e) Pyrénées espagnoles [PRETNER 1931 a, d'ORCHYMONT 1935 a] !. Nord de l'Italie [PRETNER 1931 a, BINAGHI 1958] !, Europe moyenne.

**Hydraena (Haenydra) emarginata** REY, 1885

= *H. emarginata* d'ORCHYMONT [1930 b, 1935 a, pro parte, 1936 b] nec PRETNER [1931 a].

a) BERTHÉLEMY [1964 a] — b) 281 i. — c) 9 st. — d) H. P. [REY 1885, 1886, d'ORCHYMONT 1935 a] !, Ar. [d'ORCHYMONT 1935 a] ! — e) Pyrénées espagnoles !, Monts Cantabriques [d'ORCHYMONT 1936 b].

**Hydraena (Haenydra) truncata truncata** REY, 1885.

a) d'ORCHYMONT [1930 c], HRBÁČEK [1951] — b) 203 i. — c) 26 + 3 st. — d) B. P. [LEGROS 1951], H. P. !, H. G. [PRETNER 1930, SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1935] !, Ar. [BERTRAND et LEGROS 1935, SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1935] !, Aude [SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1935], P. O. [PRETNER 1930] ! — e) Massif central [GANGLBAUER 1901, SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1906] !, moitié est de la France. Italie [PRETNER 1930, BINAGHI 1958, 1959, 1960, 1963, CAPELLARO 1959, CHIESA 1959], Europe moyenne.

**Hydraena (Haenydra) polita** KIESENWETTER, 1849.

a) PRETNER [1931 b], d'ORCHYMONT [1935 a] — b) 8 i. — c) 4 st. — d) B. P. !, H. G. !, Ar. !, Aude [DES GOZIS 1920] — e) Bordure du Massif central [PRETNER 1931 b], est de la France [REY 1886, SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1902, 1906, 1935, PRETNER 1931 b], Alpes [PRETNER 1931 b, HORION 1949].

**Hydraena (Haenydra) bitruncata** d'ORCHYMONT, 1935 a

= *H. bicuspidata* SAINTE-CLAIRE DEVILLE [1906] (Vernet), nec GANGLBAUER, 1901.

c) 0 + 7 st. — d) P. O. [d'ORCHYMONT 1935 a, NICOLAU-GUILLAUMET 1959] — e) Endémique pyrénéen.

3.3.2. — *ELMINTHIDAE* (STEPHENS, 1828).

**Potamophilus acuminatus** (FABRICIUS, 1792).

a) BERTRAND [1939] — c) 0 + 4 st. — d) Landes, Gers, Lot-et-Garonne [BARTHE 1927], H. G. [MARQUET 1898] !, Aude [BARTHE 1927] — e) Péninsule Ibérique [HORION 1955]. Toute la France. Italie du Nord [PORTA 1929], Europe moyenne.

**Stenelmis canaliculata** (GYLLENHÅL, 1808).

a) BERTRAND [1939], STEFFAN [1961] — b) 29 i. — c) 7 + 7 st. — d) Landes, Gers [BARTHE 1927], B. P. !, H. G. [MARQUET

1898] !, Aude [BARTHE 1927], P. O. [MAYET 1904, BERTRAND 1939, BERTRAND et LEGROS 1955] ! — e) Péninsule Ibérique !. Toute la France !, Belgique, Grande-Bretagne [CLARIDGE et STADDON 1961] !. Italie [PORTA 1929], Europe moyenne !, Scandinavie.

**Stenelmis consobrina** DUFOUR, 1835.

a) STEFFAN [1961] — b) 6 i. — c) 3 + 5 st. — d) Gironde !, Landes [BARTHE 1927], B. P. (loc. typ.), Gers !, H. G. [MARQUET 1898] !, Aude [BARTHE 1927], P. O. [BERTRAND 1939] — e) Péninsule Ibérique [BOLLOU 1941]. Midi et centre de la France. Italie [HORION 1955], Europe moyenne.

**Elmis latreillei** (BEDEL, 1878)

= *Lareynia maugeti* MULSANT et REY [1872].

a) STEFFAN [1958, 1961] — b) 2 i. — c) 1 st. — d) H. P. [MULSANT et REY 1872] ! — e) Pyrénées espagnoles !, Péninsule Ibérique ! Est de la France. Italie du Nord [PORTA 1929], Europe moyenne !.

**Elmis perezii** HEYDEN, 1870

= *Helmis perezii* AUCT.

a) BERTHÉLEMY [1962] — b) 26 i. — c) 4 st. — d) B. P. [SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1906, 1935, BERTRAND 1939, LEGROS 1951, BERTRAND et LEGROS 1955] ! — e) Péninsule Ibérique (loc. typ.) [DE SEABRA 1943] !.

**Elmis aenea** (MÜLLER, 1806).

a) STEFFAN [1958, 1961], BERTHÉLEMY et DE RIOLS [1965] — b) 1373 i. — c) 46 st. — d) B. P. !, H. P. !, H. G. !, Ar. !, P. O. ! — e) Andorre !, Pyrénées espagnoles !, Péninsule Ibérique !. Toute la France !, Grande-Bretagne !. Italie !, Europe moyenne !, Scandinavie !.

**Elmis maugetii** LATREILLE, 1798.

a) STEFFAN [1958, 1961], sub nom. *megerlei* (cf. BERTHÉLEMY 1962) — b) 1107 i. — c) 58 st. — d) Gironde !, B. P. !, Gers !, H. P. !, H. G. !, Ar. !, Aude !, P. O. ! — e) Pyrénées espagnoles !, Péninsule Ibérique !. Toute la France !. Italie !, Europe moyenne.

**Elmis coiffaiti** BERTHÉLEMY et CLAVEL, 1961

= *Helmis fossulata* SAINTE-CLAIRE DEVILLE [1906] pro parte, BARTHE [1927] pro parte, BERTRAND [1939], LEGROS [1951], NICOLAUGUILLAUMET [1959] pro parte.

a) BERTHÉLEMY [1962], BERTHÉLEMY et DE RIOLS [1965] — b) 680 i. — c) 32 st. — d) Gironde !, B. P. !, H. P. !, H. G. !,

Ar. !, P. O. ! — e) Pyrénées espagnoles !, Péninsule Ibérique !, Bretagne !, Massif central !, Alsace !, Alpes !, Italie !. Sans doute présente dans les Balkans (= *Elmis rioloïdes* KUWERT, 1890 b, ? d'après un paratype; mais je n'ai pas encore vu le type et l'étude de la collection Kuwert montre que cet auteur rangeait souvent sous la même dénomination des espèces très différentes).

**Elmis obscura** (MÜLLER, 1806)

= *Helmis obscura* BARTHE [1927].

a) STEFFAN [1958, 1961] — b) 2 i. — c) 2 st. — d) Landes [BARTHE, 1927], Gers !, H. G. !, P. O. [BARTHE 1927] — e) Bassin Parisien !, Massif central !, Belgique [HORION 1955], Italie [PORTA 1929], Europe moyenne !.

**Esolus angustatus** (MÜLLER, 1821).

a) STEFFAN [1958, 1961], BERTHÉLEMY et DUCTOR [1965] — b) 475 i. — c) 38 + 5 st. — d) B. P. [BERTRAND et LEGROS 1955] !, H. P. [BERTRAND et LEGROS 1955] !, H. G. [BARTHE 1927] !, Ar. [BERTRAND et LEGROS 1955] !, P. O. [BARTHE 1927, BERTRAND et LEGROS 1955] !, Aude [BARTHE 1927] — e) Andorre [BERTRAND et LEGROS 1955] !, Pyrénées espagnoles [BERTRAND et LEGROS 1955] !, Péninsule Ibérique !, Massif central !, Bretagne !, Provence !, Alpes !, Vosges !, Belgique [HORION 1955], Italie [PORTA 1929] !, Europe moyenne !, Scandinavie ? d'après HELLEN [1939, 1947]; considéré comme douteux par HORION [1955].

**Esolus paralepipedus** (MÜLLER, 1806)

= *E. parallepipedus* MARQUET [1898], MAYET [1904], BERTRAND et LEGROS [1955].

a) STEFFAN [1958, 1961], BERTHÉLEMY et DUCTOR [1965] — b) 3 721 i. — c) 36 + 2 st. — d) Landes [BARTHE 1927], B. P. [BERTRAND et LEGROS 1955] !, H. P. !, H. G. [MARQUET 1898] !, Ar. !, P. O. [MAYET 1904, BERTRAND et LEGROS 1955, NICOLAUGUILLAUMET 1959] ! — e) Pyrénées espagnoles !, Péninsule Ibérique [DE SEABRA 1943] !, Toute la France !, Belgique [HORION 1955], Grande-Bretagne !, Italie [PORTA 1929] !, Europe moyenne !

**Esolus pygmaeus** (MÜLLER, 1806).

a) STEFFAN [1958, 1961], BERTHÉLEMY et DUCTOR [1965] — b) 540 i. — c) 14 + 3 st. — d) Landes [BARTHE 1927], H. P. !, H. G. !, Ar. [BARTHE 1927] !, Aude [BARTHE 1927], P. O. ! — e) Péninsule Ibérique !, France (cf. BERTHÉLEMY 1964 b), Belgique [HORION 1955], Italie [PORTA 1929], Europe moyenne.

**Oulimnius tuberculatus tuberculatus** (MÜLLER, 1806)

= *Limnius dargelasi* MARQUET [1898]

= *Limnius tuberculatus* NICOLAU-GUILLAUMET [1959].

a) STEFFAN [1958, 1961], BERTHÉLEMY [1962, 1964 b], BERTHÉLEMY et DUCTOR [1965] — b) 154 i. — c) 12 st. — d) Gironde !, B. P. !, H. G. [MARQUET 1898] !, Ar. !, P. O. [NICOLAU-GUILLAUMET 1959] ! — e) Remplacé dans la Péninsule Ibérique par *O. t. perezi* (SHARP, 1872) [BERTHÉLEMY 1962, 1964 b]. Toute la France !, Belgique [HORION 1955], Grande-Bretagne !, Italie [PORTA 1929] !, Europe moyenne !, Scandinavie !.

***Oulimnius troglodytes* (GYLLENHÅL, 1827)**

= *Limnius troglodytes* MAYET [1904], BARTHE [1927], BERTRAND [1939], BERTRAND et LEGROS [1955], NICOLAU-GUILLAUMET [1959]  
= *Limnius thermarius* SAINTE-CLAIRE DEVILLE, 1919; SAINTE-CLAIRE DEVILLE [1935], BARTHE [1927], (voir BERTHÉLEMY 1962).

a) STEFFAN [1958, 1961], BERTHÉLEMY et DUCTOR [1965] — b) 348 i. — c) 19 + 8 st. — d) Gironde !, Landes [BARTHE 1927], B. P. [BARTHE 1927, BERTRAND et LEGROS 1955] !, H. G. !, Ar. [BARTHE 1927] !, Aude [BARTHE 1927], P. O. [MAYET 1904, SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1919, 1935, BARTHE 1927, BERTRAND 1939, NICOLAU-GUILLAUMET 1959] ! — e) Péninsule Ibérique !. Toute la France !, Belgique [HORION 1955], Grande-Bretagne !, Italie du Nord [PORTA 1929], Europe moyenne, Scandinavie.

***Oulimnius rivularis* ROSENHAUER, 1856**

= *Limnius rivularis* MARQUET [1898], MAYET [1904]  
= *Limnius variabilis* BARTHE [1927], BERTRAND et LEGROS [1955], NICOLAU-GUILLAUMET [1959].

a) BERTHÉLEMY [1962], BERTHÉLEMY et DUCTOR [1965] — b) 12 i. — c) 4 + 3 st. — d) Gironde !, H. G. [MARQUET 1898], Ar. [BARTHE 1927], Aude [MARQUET 1898] !, P. O. [MAYET 1904, BERTRAND et LEGROS 1955, NICOLAU-GUILLAUMET 1959] ! — e) Péninsule Ibérique [DE SEABRA 1943] !. France méridionale et occidentale !, Grande-Bretagne !.

***Dupophilus brevis* MULSANT et REY, 1872.**

a) STEFFAN [1961], BERTRAND [1939] — b) 50 i. — c) 16 + 4 st. — d) B. P. [SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1935, BERTRAND 1939, BERTRAND et LEGROS 1955] !, H. P. !, H. G. !, Ar. [BARTHE 1927] !, P. O. [MAYET 1904, BERTRAND 1939, BERTRAND et LEGROS 1955] ! — e) Pyrénées espagnoles !, Péninsule Ibérique !. Centre et ouest de la France !. Signalé d'Anatolie par DELÈVE [1963].

***Limnius perrisi perrisi* DUFOUR, 1843**

= *Latelmis germari* BARTHE [1927], *Lathelmis germari* BERTRAND [1939], BERTRAND et LEGROS [1955].

a) ILLIES [1953 a], STEFFAN [1961], BERTHÉLEMY et STRAGIOTTI [1965] — b) 211 i. — c) 30 + 2 st. — d) B. P. (loc. typ.)



[BERTRAND 1939, BERTRAND et LEGROS 1955] !, H. P. !, Ar. [BARTHE 1927] ! — e) Pyrénées espagnoles !, remplacé dans le reste de la Péninsule Ibérique par des sous-espèces voisines [BERTHÉLEMY 1964 b]. Massif central !, Vosges, Alpes !. Italie [PORTA 1929] !, Europe moyenne.

**Limnius volckmari** (PANZER, 1793)

= *Elmis volkmari* MARQUET [1898], MAYET [1904]  
= *Latelmis volckmari* BARTHE [1927], NICOLAU-GUILLAUMET [1959]  
= *Lathelmis volckmari* BERTRAND et LEGROS [1955].

a) ILLIES [1953 a], STEFFAN [1961], BERTHÉLEMY et STRAGIOTTI [1965] — b) 100 i. — c) 32 + 4 st. — d) Lot-et-Garonne, Landes [BARTHE 1927], Gers !, B. P. [BERTRAND et LEGROS 1955] !, H. P. [BERTRAND et LEGROS 1955] !, H. G. [MARQUET 1898] !, Ar. !, P. O. [MAYET 1904, NICOLAU-GUILLAUMET 1959, BERTRAND et LEGROS 1955] ! — e) Pyrénées espagnoles [BERTRAND et LEGROS 1955] !, Péninsule Ibérique !. Toute la France !, Grande-Bretagne !. Italie [PORTA 1929] !, Europe moyenne !. Scandinavie !.

**Limnius muelleri** (ERICHSON, 1847)

= *Latelmis mülleri* LEGROS [1951].

a) ILLIES [1953 a], STEFFAN [1961] — b) 7 i. — c) 3 st. — d) B. P. [LEGROS 1951] !, Gers !, H. G. ! — e) Massif central !, Bassin Parisien !. Europe moyenne, Danemark [HELLEN 1939, 1947, HANSEN 1964].

**Limnius opacus** MÜLLER, 1806

= *Elmis opacus* MARQUET [1898], MAYET [1904]  
= *Latelmis opaca* BARTHE [1927]  
= *Lathelmis opaca* BERTRAND [1939], BERTRAND et LEGROS [1955].

a) ILLIES [1953 a], STEFFAN [1961], BERTHÉLEMY et STRAGIOTTI [1965] — b) 216 i. — c) 26 + 7 st. — d) Landes, Gers [BARTHE 1927] !, B. P. [BERTRAND 1939, BERTRAND et LEGROS 1955] !, H. P. !, H. G. !, Ar. [BARTHE 1927] !, Aude [BARTHE 1927], P. O. [MAYET 1904, BERTRAND 1939, BERTRAND et LEGROS 1955] ! — e) Pyrénées espagnoles !, Péninsule Ibérique [DE SEABRA 1943] !. Toute la France !, Belgique [HORION 1955]. Italie [PORTA 1929] !, Europe moyenne.

**Limnius intermedius** FAIRMAIRE, 1881

= *L. intermedius oblongus* BERTHÉLEMY [1964 b] nec *Elmis opaca* var. *oblonga* REY, 1889 (voir BERTHÉLEMY 1964 d).

a) BERTHÉLEMY [1962, 1964 b] — b) 22 i. — c) 7 st. — d) H. G. ! — e) Péninsule Ibérique !. Centre et sud de la France !.

**Normandia nitens** (MÜLLER, 1817)

= *Riolus nitens* MARQUET [1898], MAYET [1904], BARTHE [1927]

= *Aptyktophallus nitens* BERTHÉLEMY [1962] (cf. BERTHÉLEMY 1964 b)

= *Riolus (Normandia) nitens* BERTHÉLEMY et STRAGIOTTI [1965]<sup>1</sup>.

a) STEFFAN [1958, 1961], BERTHÉLEMY [1964 b], BERTHÉLEMY et STRAGIOTTI [1965] — b) 119 i. — c) 14 + 4 st. — d) Lot-et-Garonne, Landes [BARTHE 1927], B. P. !, H. G. [MARQUET 1898] !, Ar. [BARTHE 1927] !, P. O. [MAYET 1904] — e) Pyrénées espagnoles !, Péninsule Ibérique !, France (cf. BERTHÉLEMY 1964 b), Belgique [HORION 1955], Grande-Bretagne !, Italie [PORTA 1929], Europe moyenne !, Scandinavie.

*Riolus cupreus* (MÜLLER, 1806).

a) STEFFAN [1958, 1961], BERTHÉLEMY et STRAGIOTTI [1965] — b) 103 i. — c) 11 st. — d) H. G. !, Ar. ! — e) Péninsule Ibérique !, France (cf. BERTHÉLEMY 1964 b), Belgique [HORION 1955], Grande-Bretagne !, Italie du Nord [PORTA 1929]. Europe moyenne !, Scandinavie !.

*Riolus illiesi* STEFFAN, 1958.

a) BERTHÉLEMY [1964 b] — b) 4 i. — c) 2 st. — d) B. P. !, H. P. ! — e) France (cf. BERTHÉLEMY 1964 b). Europe moyenne.

*Riolus subviolaceus* (MÜLLER, 1817).

a) STEFFAN [1958, 1961], BERTHÉLEMY [1964 b], BERTHÉLEMY et STRAGIOTTI [1965] — b) 87 i. — c) 12 st. — d) B. P. [BERTRAND et LEGROS 1955] !, H. P. !, H. G. !, Ar. ! — e) Péninsule Ibérique !, France (cf. BERTHÉLEMY 1964 b), Belgique [HORION 1955], Grande-Bretagne !, Italie [PORTA 1929] !, Europe moyenne !.

*Macronychus quadrituberculatus* MÜLLER, 1806.

a) STEFFAN [1961] — b) 7 i. — c) 2 + 7 st. — d) Gironde !, Lot-et-Garonne [BARTHE 1927], Landes [BARTHE 1927] !, Gers [BARTHE 1927], H. G. [MARQUET 1898], Aude [BARTHE 1927] — e) Péninsule Ibérique [DE SEABRA 1943]. France (cf. BARTHE 1927), Grande-Bretagne !, Italie [PORTA 1929], Europe moyenne.

### 3.3.3. — ESPÈCES PROBABLES, CITATIONS DOUTEUSES OU ERRONÉES

*Hydraena (Phothydraena) atrata* DESBROCHERS DES LOGES, 1891 (nec *H. paganettii* GANGLBAUER, 1901, cf. BINAGHI 1965) a été

1. Cette note, publiée après celle de 1964 b, avait en fait été rédigée antérieurement. Les pièces buccales imaginaires de *Normandia* possédant des caractères propres, il me paraît préférable d'admettre une coupure générique entre *Riolus* et *Normandia*, comme l'a proposé STEFFAN [1958].

trouvée à basse altitude sur le versant nord du Bassin d'Aquitaine [BERTHÉLEMY 1965 a]. Elle vit sans doute aussi dans le bassin sous-pyrénéen et a pu y être confondue, là comme ailleurs, avec *H. (Phothydraena) testacea*.

*Hydraena (s.s.) cordata cordata* SCHAUFUSS, 1883 n'est connue avec certitude que de la Péninsule Ibérique [BERTHÉLEMY 1965 a]. Mais d'ORCHYMONT [1935 a] a signalé la capture près de Sare (B. P.) d'un mâle à « lobe basal un peu plus court et un peu plus large à l'extrémité » que chez ceux du reste des Pyrénées. Or c'est précisément là un des caractères qui permettent de distinguer *H. cordata cordata* d'*H. cordata regularis*. Aussi est-il possible que la sous-espèce ibérique atteigne le Pays Basque français, comme *H. (s.s.) brachymera*, *H. (s.s.) corrugis*, *H. (s.s.) inapicipalpis* et *H. (s.s.) strussineri*.

*Hydraena (s.s.) subimpressa* REY, 1885, n'a été signalée des Pyrénées que par GAVOY (in DES GOZIS, 1920) : « deux exemplaires dans un creux de rocher à Rennes-les-Bains (Aude) ». Cette espèce est commune dans le sud-est de la France (REY 1886, SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1902-1903, 1935, DES GOZIS 1920, !) et en Italie [BINAGHI 1958, 1959, 1960, 1961, CHIESA 1959]. On en connaît aussi quelques stations isolées, dans le Hunsrück [HOCH 1956] et en Tchécoslovaquie [HRBÁČEK 1951]. L'indication de GAVOY n'a rien d'improbable mais elle devra être confirmée par de nouvelles captures et des déterminations basées sur l'examen de l'édéage.

Le cas d'*Hydraena (s.s.) rufipes* (= *H. longior* REY, 1885) est très comparable au précédent. SAINTE-CLAIRE DEVILLE [1902-1903] mentionne la capture à Collioure (Pyrénées-Orientales) « d'une très petite femelle... rapportée provisoirement à cette espèce ». *H. rufipes* vit en Grande-Bretagne, en Belgique, dans l'est de la France et l'ouest de l'Allemagne, sur toute la bordure du Massif central (Hérault, d'ORCHYMONT 1934) et dans le Sud-Est (localité typique d'*H. longior* : Hyères, dans le Var).

*Hydraena (Haenydra) bicuspidata* GANGLBAUER, 1901, est citée de Vernet (P. O.) par SAINTE-CLAIRE DEVILLE [1906] et DES GOZIS [1920]. *H. bicuspidata* est endémique du Massif central et il s'agit sans doute d'une confusion avec une espèce très voisine décrite ultérieurement par d'ORCHYMONT [1935 a] : *H. bitruncata*.

Enfin les aires de répartition de deux Elminthidae atteignent probablement la région considérée : *Normandia (Riolus* AUCT.) *sodalis* (ERICHSON, 1847) qui est connue de l'Hérault et *Oulimnius major* (REY, 1889) qui vit à basse altitude sur le versant nord du Bassin d'Aquitaine (cf. BERTHÉLEMY 1962, 1964 b, sub nom. *O. falcifer*, BERTHÉLEMY 1964 d).

## 3.4. — REMARQUES

## 3.4.1. — Distribution des nombres d'individus récoltés.

Si l'on répartit les espèces de Plécoptères représentées par 1, 2, 3...  $n$  individus dans des classes dont les limites forment une série arithmétique, on obtient un histogramme en  $j$  (fig. 3.1). En utilisant les racines carrées des nombres d'individus, le maximum est encore situé dans les classes inférieures (fig. 3.2). La transformation logarithmique donne un histogramme beaucoup plus symétrique, avec toutefois une légère surcorrection de l'asymétrie (fig. 3.3). Dans ce dernier cas, il a été utilisé une échelle logarithmique de base 3, qui fournit un nombre de classes s'accordant bien avec le nombre total des espèces étudiées. Cette échelle présente en outre l'avantage de ne pas nécessiter de fractionnement, puisque les limites entre les classes correspondent à 0,5, 1,5, 4,5, etc..., alors que les nombres à classer sont toujours entiers (voir WILLIAMS 1953, 1964).

Deux histogrammes, l'un avec échelle arithmétique (fig. 3.4) et l'autre avec échelle logarithmique (fig. 3.5), ont été construits pour les Elminthidae. Pour les *Hydraena*, je ne possédais pas assez d'exemplaires récoltés dans des conditions connues.

Les nombres d'individus capturés reflètent l'abondance réelle des espèces, mais aussi la longueur de la période de vol chez les Plécoptères, la durée de vie des adultes ainsi qu'un facteur humain dont il est difficile d'évaluer l'importance. Toutefois, les histogrammes obtenus montrent que les causes qui agissent sur l'abondance des espèces ont des effets multiplicatifs et non additifs; les classements basés sur des intervalles arithmétiques, qu'on rencontre encore parfois, n'ont donc guère de signification.

Ces histogrammes ne présentent, d'autre part, aucune analogie avec les histogrammes théoriques construits par WILLIAMS [1953, 1964], d'après l'hypothèse selon laquelle les nombres des espèces représentées par 1, 2, 3...  $n$  individus formeraient une série logarithmique [FISCHER, CORBET et WILLIAMS 1943]. Il n'est pas possible de décider si les facteurs humains évoqués plus haut sont responsables de la différence existant entre la distribution observée et la distribution log-normale (distribution de Galton) suggérée par PRESTON [1948, 1958, 1962], ou s'il s'agit plutôt d'une distribution binomiale négative [BRIAN 1953]. Avant de choisir entre de telles hypothèses, il sera nécessaire de disposer d'un matériel obtenu par un échantillonnage plus rigoureux, avec des récoltes réparties au hasard dans le temps et dans l'espace. Mais, comme l'a souligné HUTCHINSON [1953], les similitudes observées entre les distributions numériques d'organismes très divers ont sans doute leur origine dans un phénomène écologique important, encore difficile à définir à l'heure actuelle. Il serait donc souhaitable de

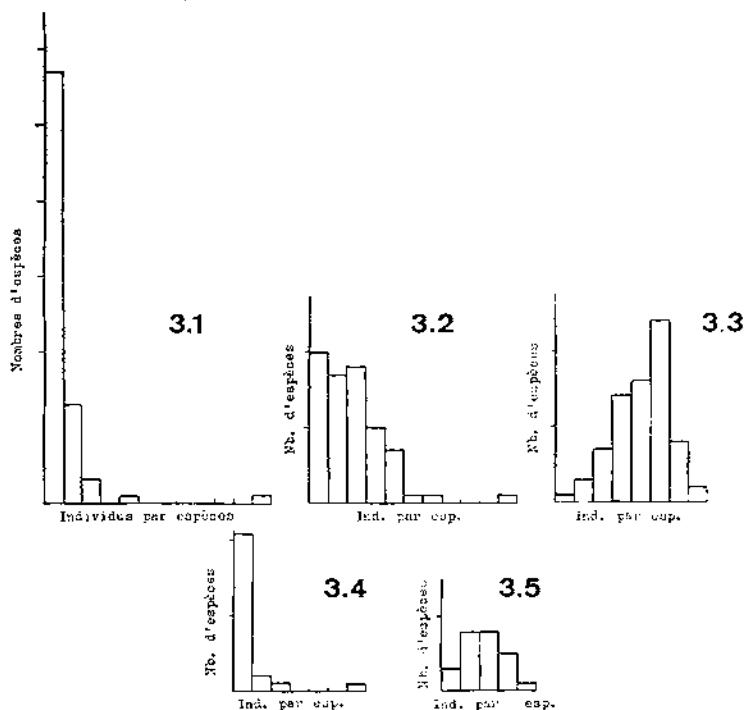


FIG. 3.1 à 3.5. — Distributions des espèces en fonction du nombre des individus capturés pour chacune d'elles. En ordonnée, nombres d'espèces pour lesquelles les nombres d'individus capturés entrent dans les limites des classes définies en abscisse. Chaque division sur l'axe des ordonnées correspond à dix espèces.

Fig. 3.1. : imagos de Plécoptères, limites des classes formant une série arithmétique de base 250. Fig. 3.2 : imagos de Plécoptères, transformation racine carrée, limites des classes 25, 100, 225... Fig. 3.3. : imagos de Plécoptères, transformation logarithmique, limites des classes, 0,5, 1,5, 4,5... Fig. 3.4 : imagos d'Elmintoïdés, limites des classes formant une série arithmétique de base 600. Fig. 3.5 : imagos d'Elmintoïdés, transformation logarithmique, limites des classes 0,5, 4,5, 40,5...

disposer de listes faunistiques où, contrairement à l'habitude, les nombres d'individus soient indiqués de façon exacte non seulement pour les formes rares ou nouvelles mais encore pour les espèces les plus banales.

#### 3.4.2. — Nombres probables d'espèces pyrénéennes.

En 1934, on connaissait 42 Plécoptères pyrénéens [DESPAX 1934 a]. En utilisant les indications de la « Faune de France » [DESPAX 1951] et en tenant compte des synonymies, on obtient un total de 65 espèces pour la région considérée. La liste ci-dessus en renferme 78. J'estime qu'on connaît maintenant environ 90 % de la faune totale et que cette proportion est également valable pour les Coléoptères. Cette évaluation est basée sur un ensemble de données subjectives dont la « mise en équation » est impossible et elle n'est fournie qu'à titre d'indication.

## CHAPITRE IV

AUTÉCOLOGIE ET ÉCOLOGIE COMPARÉE DES PLÉCOPTÈRES,  
ELMINTHIDAE ET HYDRAENA

## 4.1. - - INTRODUCTION

## 4.1.1. — PLAN ADOPTÉ.

Par suite de la diversité des substrats, les eaux courantes se prêtent mal à la standardisation des prélèvements et la méthode utilisée ici ne donne pas d'indications précises sur la densité absolue des espèces. Opposer les relevés où figure une espèce à ceux où elle ne figure pas n'apporte pas toujours une solution satisfaisante. L'emploi de ce critère « présence-absence dans un échantillon » revient à admettre que les formes absentes ne dépassent probablement pas une certaine proportion de la population parente. Pour un seuil de confiance donné, cette proportion varie avec les dimensions de l'échantillon. Par contre, l'abondance relative des espèces récoltées est la meilleure estimation possible de leur abondance relative réelle, ou, tout au moins, de leurs chances d'être capturées.

Je me suis donc essentiellement attaché à rechercher quelles variations du milieu correspondaient au remplacement des espèces les unes par les autres. Discuter des relations écologiques de toutes les espèces prises deux à deux était impossible et c'est l'ordre systématique qui s'est révélé le plus fructueux. Le plus souvent, en effet, la précision des données augmente avec l'affinité zoologique : des animaux de taille et de comportement voisins ont des possibilités également voisines d'échapper à la capture dans les mêmes proportions.

Au point de vue historique, l'ordre suivi permet d'intégrer des études faites à une époque où seules les déterminations génériques avaient quelques chances d'être exactes. A l'avenir, de même, il sera aisé de préciser les résultats obtenus au fur et à mesure de la progression des connaissances taxonomiques, encore incomplètes pour certains stades larvaires. Au point de vue géographique, enfin, les comparaisons entre régions proches se font au niveau spécifique; entre régions plus éloignées, il s'établit des correspondances entre espèces d'un même groupe, entre genres, ou entre unités taxonomiques de rang supérieur.

## 4.1.2. — UTILISATION DES DONNÉES.

## 4.1.2.1. — Plécoptères.

Les Plécoptères présentent des périodes de vol réparties tout au long de l'année et les diverses espèces d'une même station sont représentées dans les prélèvements par des larves de tailles très différentes. Les nombres des jeunes larves ne sont pas directement comparables à ceux des larves âgées et, comme la localisation de ces larves varie en outre lors de leur développement, seules ont pu être retenues les oppositions écologiques les plus tranchées. A quelques exceptions près, il s'agit d'oppositions entre stations et non entre les substrats d'une même station. A titre d'exemple, voici des données numériques relatives au premier genre étudié, le genre *Brachyptera* : sur l'Orle, à 860 m, 5 chasses d'adultes et 4 prélèvements positifs ont fourni 15 ♂, 11 ♀, 16 exuvies ♂, 11 exuvies ♀ et 10 larves de *B. seticornis*; sur le Lez, à 430 m, 5 chasses et 3 prélèvements ont donné 9 ♂, 4 ♀, 2 exuvies ♂, 1 exuvie ♀ de *B. seticornis* et 76 ♂, 40 ♀, 17 exuvies ♂, 11 exuvies ♀ et 13 larves de *B. risi*. Ces nombres ne permettent pas de conclure à l'absence de *B. risi* dans l'Orle à 860 m. Mais on peut considérer comme très probable que *B. seticornis* est plus abondante que *B. risi* dans cette station, et moins abondante dans le Lez à 430 m.

La succession des adultes de Plécoptères dans une même station peut être établie grâce à un nombre de chasses assez peu élevé. En tenant compte de la protandrie et en comparant pour chaque espèce le nombre des exuvies femelles, des exuvies mâles, des imagos femelles, des imagos mâles et des larves au dernier stade, il est possible de savoir si l'on se trouve au début ou à la fin de la période de vol [ILLIES 1952 c]. Par exemple, la capture de quelques femelles ovigères de *Protonemura intricata* et de mâles de *P. beatensis* et la présence, au même moment, de nombreuses larves âgées de la seconde espèce, dans l'eau, au voisinage du bord, indiquent que *P. intricata* est plus précoce que *P. beatensis* dans la station étudiée.

L'interprétation des dates limites de capture est plus délicate. La durée totale de la période de vol dépend en effet de la densité de l'espèce au point considéré. Des exemplaires isolés d'une forme très abondante peuvent souvent être récoltés en même temps qu'une autre espèce nettement plus précoce ou plus tardive.

## 4.1.2.2. — Coléoptères.

Les dimensions des imagos des Coléoptères étudiés sont toutes du même ordre de grandeur et l'influence de ce facteur sur les chances de capture est négligeable. L'étude des populations d'Elmin-

thidae montre que le rapport du nombre des imagos à celui des larves est maximal en été chez toutes les espèces pour lesquelles le matériel était assez abondant [BERTHÉLEMY et DE RIOLS 1965, BERTHÉLEMY et DUCTOR 1965]. La composition des peuplements d'*Hydraena* ne varie pas non plus de façon importante pendant la même saison. Ces faits ont permis de tirer parti de plus faibles différences entre proportions que chez les Plécoptères.

Des différences égales à celles qui ont été observées pourraient toutefois se présenter avec une certaine fréquence entre deux échantillons tirés de la même population. J'ai adopté les seuils de fréquence classiques de 5 % et de 1 %. Dans la suite de cet exposé, les termes « significatifs » ou « hautement significatifs » indiquent que la différence observée a une probabilité inférieure à 5 % ou à 1 % de se présenter entre deux échantillons provenant d'une seule population et que ce résultat a été obtenu par le test de  $\chi^2$  corrigé pour la continuité [LISON 1958]. Pour les espèces représentées par un très petit nombre d'individus, j'ai surtout opposé les récoltes où figurait seule une des deux espèces à celles où l'espèce comparée était seule présente, en tenant compte du seuil suivant : lorsqu'un premier prélèvement renferme 5 individus d'une espèce A et aucun de l'espèce B, et un second 5 individus de l'espèce B et aucun de l'espèce A, on peut estimer avec un seuil de confiance supérieur à 99 % que ces deux prélèvements ne proviennent pas d'une même population où les deux espèces seraient en nombre égal (calcul fait suivant le test exact, d'après LISON 1958, p. 291).

#### 4.1.2.3. — Comparaisons entre milieux.

La mise en évidence d'une différence significative entre les rapports des nombres d'individus de deux espèces dans deux prélèvements ne préjuge en rien, bien entendu, de l'exactitude de la corrélation proposée entre cette différence et telle ou telle caractéristique de l'habitat. Dans les eaux courantes, comme dans beaucoup d'autres milieux naturels, les individus d'une même espèce se concentrent souvent en certains points, au lieu d'être distribués au hasard sur toute la surface étudiée suivant la loi de Poisson [MOTTLEY, RAYNER et RAINWATER 1939, LEONARD 1939, in ALLEN 1951; GAUFIN, HARRIS et WALTER 1956]. Ce type de distribution correspond à la « superdispersion » [HUTCHINSON 1953], au « clumping » [ODUM 1959] des auteurs anglo-saxons.

Les eaux courantes présentent pourtant des conditions très favorables à la recherche de parallélismes entre les variations du peuplement et celles du milieu. En effet, dans beaucoup d'autres milieux, les prélèvements sont effectués en des points complètement indépendants les uns des autres et la connaissance des valeurs



caractéristiques des facteurs écologiques en chacun de ces points nécessite de longues séries de mesures. Dans les ruisseaux et rivières, la masse d'eau en mouvement crée un lien entre les lieux de récoltes et facilite les comparaisons.

Par suite de la turbulence, les propriétés physicochimiques de l'eau peuvent, en première approximation, être considérées comme uniformes dans une section donnée et sur plusieurs mètres de longueur. S'il n'y a pas d'apport d'eau anormal, les différences faunistiques à l'intérieur d'une station sont liées à celles du substrat et à celles de la vitesse du courant. Une série de récoltes effectuées dans plusieurs stations en des points qui s'opposent par le même caractère permet d'éliminer les influences secondaires.

D'amont en aval, de même, un nombre réduit de mesures montre que les propriétés physicochimiques de l'eau varient toujours dans le même sens, à une période donnée. En prolongeant les mesures de température et d'alcalinité faites sur le Volp, par exemple, j'ai obtenu chaque année de nouvelles valeurs, mais les différences entre le Volp à 430 m et à 240 m ont toujours été de même sens.

#### 4.1.2.4. — Données bibliographiques.

L'objet même de cette étude rendait nécessaire l'adoption d'un plan où puissent s'intégrer des données aussi diverses que le résultat d'une chasse à vue d'imagos et celui d'un lavage de mousses. Cette obligation a facilité les comparaisons avec les données bibliographiques, toujours hétérogènes elles aussi. Certaines publications ont été fréquemment utilisées pour la rédaction de ce chapitre et, pour alléger l'exposé, sont citées sous une forme abrégée. Ce sont, pour les Plécoptères, les travaux d'AUBERT sur la Péninsule Ibérique [1963 e], le Massif central [1963 f], les Vosges [1963 d], la Suisse [1959] et la Calabre [1958], de KÜHTREIBER [1934] sur le Tyrol, de POMEISL [1961] sur les Alpes orientales, de RAUŠER [1964] sur la Tchécoslovaquie, de WOJTAS [1964 b] sur les Tatras, d'EIDEL [1955] sur la Forêt-Noire, d'HYNES [1958] sur la Grande-Bretagne et de BRINCK [1949 a] sur la Suède; pour les Coléoptères, le travail d'ILLIES [1953 b] sur une rivière allemande, la Fulda. Dans certains cas, les rapports écologiques entre les espèces comparées sont exprimés sous une forme analogue à celle que j'emploie ci-dessous. Dans d'autres, j'ai eu recours aux données brutes telles que notes autécologiques, listes de captures ou tableaux de répartition. Les concordances qui ont pu être établies entre toutes ces données partielles montrent la valeur très générale des relations d'écologie comparée.

### Autres remarques préliminaires.

Si l'accent est mis sur les comparaisons entre l'écologie des espèces, il est néanmoins nécessaire de fournir des données aussi précises que possible sur l'habitat de chacune d'elles. Par suite de la convention adoptée, une mention telle que « Volp à 240 m » n'est pas une simple indication altitudinale mais elle renvoie à tout un ensemble de données exposées dans le second chapitre.

Au point de vue de la nomenclature, le nom d'auteur et la date de description de chaque forme ne sont mentionnés que lors de la première citation. Lorsque les formes pyrénéennes appartiennent aux sous-espèces types, enfin, le nom spécifique n'est pas répété. Ce dernier point a toujours été précisé dans le chapitre précédent.

## 4.2. — COMPARAISONS ENTRE L'ÉCOLOGIE DES PLÉCOPTÈRES, DES *HYDRAENA* ET DES ELMINTHIDAE.

Si des Plécoptères, des *Hydraena* et des Elminthidae ont été récoltés dans tous les cours d'eau étudiés, la comparaison de leur abondance relative montre que leurs exigences écologiques ne sont pas identiques.

Dans l'Estaragne, sur plusieurs milliers d'Insectes aquatiques récoltés, il y a moins d'une dizaine de Coléoptères et un millier de Plécoptères. Dans le Volp à 240 m, il y a deux fois moins de Plécoptères que de Coléoptères dans les récoltes d'hiver et jusqu'à dix fois moins en été.

HUBAULT [1927] avait déjà remarqué l'absence des Coléoptères dans les torrents issus des névés. BERG [1948] note que les Plécoptères sont limités au cours supérieur d'une rivière de plaine, la Susaa, alors que les Elminthidae descendent jusqu'à l'embouchure. Ces observations s'accordent aussi avec la présence des Elminthidae dans des sources thermales des Pyrénées [SAINTE-CLAIRE DEVILLE 1919, BERTHÉLEMY 1962, BERTHÉLEMY et DUCTOR 1965], d'Europe centrale [ZIMMERMANN 1908, BORNHAUSER 1912, STROUHAL 1934] et d'Amérique [BRUES 1929], et avec leur abondance dans les régions intertropicales où les Plécoptères sont mal représentés (une seule espèce dans la région éthiopienne selon HYNES [1952 a, b, 1953]).

Plus généralement, les zones où les Plécoptères sont les plus abondants, en espèces comme en individus, sont situées en amont de celles où prédominent la plupart des autres groupes. C'est le cas lorsqu'on les compare aux Ephémères [SPRULES 1947, KAMLER 1965, GLEDHILL 1960, MACAN 1963, p. 20] ou aux Trichoptères [SPRULES, *ibid.*]. Cette répartition est liée à la possibilité qu'ont

beaucoup de Plécoptères de continuer à se développer à des températures très basses [HYNES 1941, BRINCK 1949 a, ILLIES 1952 b, THORUP 1963].

TABLEAU 4.0. — Nombres d'imagos de Plécoptères capturés dans la vallée du Volp pendant les différents mois de l'année.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
0	1	558	100	247	13	6	1	272	338	15	1

A cette opposition dans l'espace correspond une opposition dans le temps. Les imagos des Elminthidae et des *Hydraena* présentent une abondance maximale en été. En basse altitude, pour les Plécoptères, cette saison correspond à un minimum qui sépare les grandes périodes de vol du printemps et de l'automne. Les nombres du tableau 4.0 donnent une image un peu exagérée de ce phénomène. Ils sont basés sur le résultat de chasses à vue et ces chasses sont plus vite interrompues lorsqu'elles se révèlent totalement improductives. De même, le minimum relatif d'avril n'est sans doute pas significatif, compte tenu de la distribution irrégulière des chasses dans le temps. Ce tableau reflète néanmoins l'allure générale de l'apparition des imagos et correspond aux observations de MIRON [1964], en Roumanie. Le fait est encore plus net dans l'Illinois [FRISON 1929, 1935], où se relaient pendant l'hiver toute une série d'espèces d'*Allocapnia*, genre inconnu en Europe.

Lorsqu'on s'élève en altitude, on observe un rapprochement progressif des périodes de vol, qui finissent par se confondre en un maximum unique d'été. Le nombre total des imagos récoltés est ici beaucoup trop influencé par la répartition des chasses au cours de l'année et des données numériques brutes n'apporteraient qu'une précision illusoire à cet énoncé.

Entre Plécoptères et Coléoptères, il semble parfois se présenter des différences d'abondance en fonction du substrat. D'après les tableaux de PERCIVAL et WHITEHEAD [1929], les Elminthidae prédominent au milieu des gravillons et les larves de Plécoptères sous les pierres et les galets. Il s'agit là d'un cas particulier de la relation qui lie les dimensions des interstices à celles des animaux. Il est possible que des dénombrements tenant compte des larvules de certains Plécoptères, comme les *Leuctra*, donnent des résultats différents. D'une façon générale, chacun des deux groupes considérés renferme des formes pétricoles et muscicoles et il n'est pas possible de les opposer globalement en fonction du substrat.

Les *Hydraena* et les Elminthidae, enfin, montrent des distributions très voisines dans les cours d'eau étudiés. Il n'en est pas de même si l'on considère la totalité des habitats de ces deux groupes. Le mouvement de l'eau n'est pas nécessaire à certaines *Hydraena* qui vivent dans les fossés, les mares et les marais. Les Elminthidae ne sont capturés que tout à fait exceptionnellement dans ces biotopes, alors que, à la différence des *Hydraena*, ils forment un élément très constant de la faune de la zone du ressac des lacs. Une étude en cours du benthos de la Garonne en amont de Toulouse, d'autre part, a permis de récolter de nombreux Elminthidae mais aucune *Hydraena*. Pour expliquer l'absence des *Hydraena* dans certains milieux, il faudra sans doute tenir compte de la nature des berges, qui peuvent être impropres à leur vie larvaire.

#### 4.3. — ÉCOLOGIE COMPARÉE DES CATÉGORIES SUPRASPECIFIQUES DE PLÉCOPTÈRES.

Chez les Plécoptères, il y a opposition entre les proportions des Setipalpia et des Filipalpia dans l'Estaragne et le Volp. Les premiers, presque exclusivement carnivores, constituent 54 % des imagos capturés près de l'Estaragne et 2 % de ceux de la vallée du Volp. On observe des proportions intermédiaires dans les autres cours d'eau.

BRINCK [1949 a, p. 158] a constaté un phénomène analogue en comparant les torrents du nord de la Suède aux ruisseaux coulant dans les forêts du sud de ce pays et en a exposé les causes possibles. A celles qu'il a données, on peut ajouter la concurrence faite aux Setipalpia par d'autres formes carnivores, comme les Odonates, par exemple, qui sont communs dans le Volp mais absents dans les torrents. De toute façon, ce problème devra être réétudié lorsque l'avancement de la systématique permettra de prendre en considération une partie plus importante de la biocénose.

A l'intérieur du sous-ordre des Filipalpia, les Taeniopterygidae et les Nemouridae ont des distributions complémentaires. Les premiers prédominent dans la basse vallée du Volp et, surtout, dans la Garonne près de Toulouse, mais ils s'élèvent moins haut que les seconds dans les Pyrénées. A l'échelle européenne, les Taeniopterygidae comptent plusieurs espèces strictement fluviales, alors que tous les massifs montagneux sont riches en Nemouridae endémiques. Cette opposition est sans doute liée à des différences dans les cycles, et aussi, pour certains genres comme les *Brachyptera*, dans l'utilisation des ressources alimentaires présentes dans les divers types de cours d'eau [cf. BRINCK 1949 a, p. 164].

Les autres différences notées entre catégories supraspécifiques sont plus classiques : des remarques sur l'abondance des larves de *Protonemura* dans les mousses, de *Nemoura* dans les amas de feuilles mortes, ou de *Leuctra* sous les pierres, figurent dans la plupart des ouvrages de faunistique.

#### 4.4. — ÉCOLOGIE COMPARÉE DES ESPÈCES DE PLÉCOPTÈRES

##### 4.4.1. — BRACHYPTERA (Tableau 4.1).

TABLEAU 4.1. — Répartition des *Brachyptera*. En chiffres romains, mois limites de capture des imagos.

	<i>B. seticornis</i> III-VII	<i>B. risi</i> III-VI	<i>B. braueri</i> III
Espiaube. . . . .	1 480 - 800 m		
Vallée d'Aure . . .	1 200 - 1 100 m	1 100 - 900 m	
Pique. . . . .	1 600 - 1 200 m	1 000 m	
Garonne. . . . .	500 m	500 m	
Orlé. . . . .	860 - 700 m	660 m	
Balamet. . . . .	1 000 m	600 m	
Lez. . . . .	430 m	430 m	
	(13 i.)	(116 i.)	
Arize. . . . .	300 m	300 m	
	(1 i.)	(10 i.)	
Volp. . . . .		460 - 230 m	230 m
		(80 i.)	(1 ex.)
R. de la Forêt . .		340 - 330 m	
Garonne. . . . .		500 - 140 m	140 m
		(1 i.)	(40 i.)

D'amont en aval, on observe le remplacement progressif de *B. seticornis* par *B. risi* (Pique, Orlé, Balamet), puis de *B. risi* par *B. braueri* (Volp-Garonne). Dans les stations où elles cohabitent, les périodes de vol de *B. seticornis* et *B. risi* se chevauchent. En haute altitude, *B. seticornis* est plus tardive et des adultes ont été capturés en juillet, à 2 200 m, en Andorre.

Le remplacement de *B. seticornis* par *B. risi* a également été constaté dans le nord-est du Massif central [FIASSON 1964], celui de *B. risi* par *B. braueri* en Allemagne [ILLIES 1952 b], en Suède et en Tchécoslovaquie.

Quand des espèces se remplacent ainsi le long d'un même cours d'eau, l'espèce d'amont atteint bien entendu une altitude supé-

rieure. Les différences entre les limites altitudinales de certaines espèces résultent le plus souvent de ce phénomène. Mais il est également possible que chacune d'elles vive au voisinage des sources. Dans ce cas, une espèce de plaine ne se trouve pas en aval d'une forme montagnarde. Aussi la constatation d'une « superposition altitudinale » confirme-t-elle simplement que le remplacement observé dans certaines régions existe sans doute aussi ailleurs. Pour les *Brachyptera*, c'est le cas dans la Montagne Noire [BERTHÉLEMY 1965 b], dans le reste du Massif central [AUBERT 1963 f], les Vosges, la Forêt-Noire, les Alpes orientales et les Tatras.

La zone commune est partout importante. D'après DITTMAR [1955], *B. seticornis* est plus strictement muscicole que *B. risi* et les deux espèces ne doivent pas occuper exactement les mêmes niches écologiques dans les stations où elles cohabitent.

En Calabre, d'après les stations d'AUBERT [1953 c, 1958], *B. calabrica* AUBERT, 1953 occupe par rapport à *B. risi* une position semblable à celle de *B. seticornis* dans les régions citées ci-dessus. Il semble en être de même pour *B. arcuata* (KLAPALEK, 1902) dans une partie de l'Espagne. Dans l'ensemble, les *Brachyptera* du groupe *risi* (*B. seticornis*, *B. calabrica*, *B. arcuata*, etc.) se trouvent en amont des *Brachyptera* du groupe *monilicornis* (PICTET, 1841) telles que *B. braueri*, *B. putata* (NEWMAN, MORTON, 1911) et *B. trifasciata* (PICTET, 1832). En outre, dans le premier groupe, *B. risi* occupe partout la position la plus basse, immédiatement au-dessus des espèces du second groupe.

Ce schéma paraît perturbé dans les Alpes, d'après les données de KÜHTREIBER et d'AUBERT [1959]. Il est possible que la présence des espèces du genre voisin *Rhadiopteryx*, en soit responsable. La distribution des *Rhadiopteryx*, avec une espèce d'amont, *Rh. alpina* KÜHTREIBER, 1934, une espèce intermédiaire *Rh. neglecta* (ALBARDA, 1889) et des espèces fluviales, est voisine de celle des *Brachyptera* [ILLIES, 1957].

#### 4.4.2. — TAENIOPTERYX (Tableau 4.2).

TABLEAU 4.2. — Répartition des *Taeniopteryx*.

	<i>T. hubaulti</i> III-IV	<i>T. schoenemundi</i> I-IV
Espiaube. . . . .	860 m	
Nestc. . . . .	900 - 750 - 480 m	
Lez. . . . .		430 m
Volp. . . . .		430 - 240 m
Garonne. . . . .		500 - 140 m

*T. schoenemundi* ne remplace directement *T. hubaulti* que dans l'ensemble formé par la Neste et la Garonne. La superposition altitudinale des deux espèces a été observée dans le Massif central [AUBERT 1963 f, BERTHÉLEMY 1965 b], en Suisse, en Forêt-Noire et en Tchécoslovaquie.

Chez les *Taeniopteryx*, les relations entre la phylogénie et la répartition sont un peu différentes de celles des *Brachyptera* et des *Rhabdiopteryx*. *T. schoenemundi* et *T. hubaulti* représentent le groupe d'espèces d'amont, par rapport à *T. nebulosa* (LINNÉ, 1758) et *T. araneoides* (KLAPÁLEK, 1902). Mais une espèce voisine de ces dernières, *T. kuehtreiberi* AUBERT, 1950, atteint 1 000 m d'altitude dans la Forêt-Noire et en Suisse [EIDEL 1955, AUBERT 1959] : il n'y a donc pas d'opposition écologique tranchée entre les deux groupes d'espèces.

#### 4.4.3. — PROTONEMURA.

A la différence des genres précédents, les *Protonemura* présentent plusieurs périodes de vol et sont groupées en fonction de ce facteur.

##### 4.4.3.1. — Espèces printanières (Tableau 4.3).

TABEAU 4.3. — Répartition des *Protonemura* printanières.

	<i>P. praecox</i> III - V	<i>P. meyeri</i> II - V
Espiaube. . . . .	1 480 - 800 m	
Neste. . . . .	1 700 - 750 m	
Vallée d'Aure . . . . .		1 100 m
Pique. . . . .	1 000 m	
Saint-Béat . . . . .		600 - 500 m
Garonne. . . . .		500 m
Lez. . . . .	1 080 - 750 m	430 m
Orle. . . . .	860 m	660 m
Ribérot. . . . .	800 - 700 m	800 - 700 m
Balamet. . . . .	1 000 m	600 m
Isard. . . . .	810 m	
Arize. . . . .		300 m
Voip. . . . .		460 - 430 m
R. de la Forêt . . . . .		310 m

On observe le remplacement d'amont en aval de *P. praecox* par *P. meyeri* dans le Lez et ses affluents, leur superposition ailleurs. Dans le Massif central, en Angleterre [HYNES 1940, 1941] et dans la Fulda, *P. meyeri* descend plus en aval que *P. praecox*, mais

l'absence en amont d'une zone habitée par *P. praecox* seule rend le phénomène de remplacement moins net. Dans les Vosges, en Forêt-Noire, en Suisse, dans les Tatras et en Tchécoslovaquie, *P. praecox* s'élève plus en altitude que *P. meyeri*. Enfin, dans les cours d'eau où cohabitent les deux espèces, *P. praecox* se développe un peu avant *P. meyeri* [GLEDHILL 1960, HYNES 1961, 1962, AUBERT 1963 f].

#### 4.4.3.2. — Espèce estivale de haute altitude (Tableau 4.4).

TABLEAU 4.4. — Répartition de *Protonemura tuberculata* (VI-VII).

Estaragne. . . . .	2 100 - 1 950 m
Vallée d'Aure . . . . .	1 200 m
Pique. . . . .	1 600 - 1 360 m

Comme le montre la présence de *B. seticornis* ou de *N. erratica* à la même époque aux mêmes altitudes, le cycle de *P. tuberculata* s'apparente à celui des espèces printanières. Il s'agit d'un endémique pyrénéen. Les formes les plus proches vivent dans divers massifs montagneux du sud de l'Europe, allant de la Sierra Nevada (*P. alcazaba* AUBERT, 1954) au Caucase (*P. eumontana* ZHILTZOVA, 1957; *P. bacuriana* ZHILTZOVA, 1957), en passant par l'Italie (*P. consiggioi* AUBERT, 1953; *P. ausonia* CONSIGLIO, 1955; *P. hirsuta* CONSIGLIO, 1958).

#### 4.4.3.3. — Espèces à longue période de vol (Tableau 4.5).

En basse altitude, dans le Lez à 430 m ou le Volp, les adultes de *P. pyrenaica* apparaissent en mars et avril, ceux de *P. r. spinulosa* de mars à juin, ceux de *P. intricata* de mai à juillet. A plus haute altitude, on observe le décalage habituel de ces périodes vers l'été ou même l'automne. Mais *P. r. spinulosa* et *P. pyrenaica* peuvent aussi être rencontrées dans une même station aux dates limites du tableau 4.5, à proximité de sources, comme dans le Balamet à 1 000 m ou le Ruisseau de la Forêt. *P. r. spinulosa* et, surtout, *P. pyrenaica* y forment des populations très denses, avec des mues imaginales pendant les trois quarts de l'année.

Cet étalement de la période de vol traduit une certaine indépendance vis-à-vis des facteurs du milieu qui rend l'habitat de ces espèces assez délicat à circonscrire et à différencier. Elles se trouvent souvent ensemble, à des altitudes s'étageant sur près de 2 000 m, mais leur amplitude écologique n'est pas identique.



TABLEAU 4.5. — Répartition de *Protonemura risi spinulosa*, *P. pyrenaica*, et *P. intricata*.

	<i>P. risi spinulosa</i> III - XI	<i>P. pyrenaica</i> III - XI	<i>P. intricata</i> IV - X
Estaragne. . . . .	2 100 m	2 000 m	
Espiaube. . . . .	1 480 - 800 m	1 480 - 800 m	1 480 - 800 m
Neste. . . . .	2 100 - 1 700 m	2 100 - 1 700 m	1 950 - 750 m
Pique. . . . .	1 400 m	1 000 m	1 400 m
Saint-Béat . . . . .	1 300 - 500 m	1 300 - 500 m	1 300 - 500 m
Garonne. . . . .		500 m	500 m
Lez. . . . .	1 080 - 430 m	1 080 - 430 m	1 080 - 430 m
Orlé. . . . .	1 000 - 860 m	1 000 - 660 m	860 - 660 m
Ribérot. . . . .		800 m	800 m
Balamet. . . . .	1 000 m	1 000 m	1 000 m
Isard. . . . .	810 m	810 m	810 m
Arize. . . . .			300 m
Volp. . . . .	460 - 430 m	460 - 430 m	460 - 240 m
R. de la Forêt . . . . .	340 - 310 m	340 m	340 - 330 m
Garonne. . . . .		500 m	500 - 140 m

Dans la vallée du Lez, *P. r. spinulosa* a été rencontrée isolément dans des ruisselets de quelques centimètres de profondeur, dépourvus de végétation, à proximité de petites sources. Dans le Volp, *P. intricata*, descend plus en aval que les deux autres espèces, et même que toutes les autres *Protonemura*. Dans la Garonne, elle est la seule espèce de *Protonemura* qui atteigne Toulouse. Les données numériques du Lez sont en accord avec ce point : à 1 000 m, ont été capturés 21 imagos de *P. pyrenaica* pour 2 de *P. intricata*, à 430 m, 2 imagos de *P. pyrenaica* pour 54 de *P. intricata* et les proportions des larves confirment ces nombres.

*P. pyrenaica*, enfin, est muscicole. Des lavages de mousses, effectués pendant quelques minutes dans l'Espiaube ou le Ruisseau de la Forêt, ont permis de récolter plusieurs centaines de larves de cette espèce.

Peut-être y a-t-il concurrence directe entre *P. pyrenaica* et *P. intricata* dans ce milieu. Dans la Montagne Noire, où *P. pyrenaica* est inconnue, Th. Spsychalowicz a recueilli de très nombreuses larves de *P. intricata* par le même procédé, alors que cela n'a jamais été le cas dans les Pyrénées.

*P. pyrenaica* est un endémique des Pyrénées et l'autre sous-espèce, *P. p. asturica* AUBERT, 1954, vit aussi « dans des biotopes variés à toutes les altitudes » [AUBERT 1963 e]. *P. r. spinulosa* ne

dépasse pas le milieu du Massif central vers le nord. Ailleurs en Europe, on ne pourra donc comparer l'habitat de *P. intricata* qu'à celui de deux formes voisines de *P. r. spinulosa*, la sous-espèce type *P. risi risi* JACOBSON et BIANCHI, 1905 (= *P. fumosa* AUCT.) et *P. auberti* ILLIES, 1954.

Ces formes et *P. intricata* vivent ensemble, à des altitudes variées, dans le Massif central, les Vosges, la Suisse et la Tchécoslovaquie. *P. risi* et *P. auberti*, sont plus abondantes dans les sources et leurs émissaires au Luxembourg, en Forêt-Noire, dans le Jura Souabe [EIDEL 1955] et le Jura Bâlois [GRIJSKES 1935], les Alpes de l'Allgau [MENDL, 1964] et du Tyrol, les Alpes orientales, le Sauerland [DITTMAR 1955] et en Tchécoslovaquie [RAUŠER 1956 a]. *P. intricata*, par contre, descend plus en aval que toutes les autres *Protonemura* dans la Fulda, comme dans le Volp ou la Garonne.

Ces trois espèces fournissent un bon exemple de la valeur heuristique de l'écologie comparée. La lecture isolée des fiches de captures mène à la conclusion qu'elles vivent « dans des cours d'eau variés, à toutes les altitudes », comme AUBERT l'a écrit pour *P. p. asturica* [op. cit.]. La recherche de critères de différenciation a permis de mettre en évidence des particularités qui, au moins pour *P. intricata* et les *Protonemura* du groupe *risi*, sont en accord avec les données extra-pyrénéennes.

#### 4.4.3.4. — Espèces automnales (Tableau 4.6).

TABLEAU 4.6. — Répartition des *Protonemura* automnales.

	<i>P. vandeli</i> IX-XII	<i>P. beatensis</i> VII-XII
Estaragne . . . . .	2 100 m	
Espiaube . . . . .	1 480 - 800 m	1 480 - 800 m
Neste . . . . .	2 100 - 800 m	1 850 - 800 m
Pique . . . . .	1 400 - 1 000 m	1 000 m
Garonne . . . . .		500 m
Saint-Béat . . . . .		1 000 - 500 m
Lez . . . . .	1 080 - 750 m	1 080 - 430 m
Orle . . . . .	860 m	860 - 660 m
Ribérot . . . . .	800 m	800 m
Balamet . . . . .		1 000 - 600 m
Isard . . . . .	810 m	810 m
Volp . . . . .		500 - 430 m
R. de la Forêt . . . . .		340 m

On observe la localisation de *P. vandeli* dans le haut de la zone habitée par *P. beatensis*, plutôt que le remplacement proprement dit d'une espèce par l'autre. L'Estaragne est le seul cours d'eau bien étudié où *P. vandeli* ait été rencontrée sans *P. beatensis*.

*P. vandeli* est un endémique pyrénéen. La forme la plus proche, *P. montana* KIMMINS, 1941, a des caractéristiques écologiques très voisines [BRINKHURST 1957, HYNES 1958, GLEDHILL 1960, BROWN, CRAGG et CRISP 1964]. Les relations entre *P. beatensis*, espèce du groupe *nitida*, et *P. vandeli* sont les mêmes que celles entre *P. nitida* (PICTET, RIS, 1902) et *P. montana*, dans les Vosges et en Tchécoslovaquie.

*P. angelieri*. — Cet autre endémique n'est connu que de la station typique (cf. BERTHÉLEMY 1963) et de l'Orle à 860 m, en août et septembre. L'espèce alpine voisine *P. nimborella* MOSELY, 1930 à la même période de vol et est aussi assez localisée.

#### 4.4.3.5. — Affinités phylogéniques et différenciation écologique chez les *Protonemura*.

Pour faciliter les comparaisons avec le reste de l'Europe, *P. praecox* a été traitée ci-dessus avec *P. meyeri*, et *P. pyrenaica* avec *P. intricata* et *P. risi spinulosa*. Ce plan ne correspond pas aux relations phylogéniques, puisque *P. pyrenaica* est proche de *P. meyeri* et que *P. tuberculata* présente des affinités, plus lointaines d'ailleurs, avec *P. praecox*. Les espèces pyrénéennes les plus voisines les unes des autres montrent donc une différenciation écologique nette, alors que la compatibilité semble plus grande entre espèces éloignées. Une étude détaillée montre toutefois que les larves de ces dernières ne sont pas réparties également sur les divers substrats : *P. pyrenaica*, par exemple, est plus muscicole que *P. r. spinulosa* et possède vraisemblablement un régime alimentaire différent.

#### 4.4.4. — AMPHINEMURA (Tableau 4.7).

Dans ce genre, dont les larves sont peu rhéophiles et souvent couvertes de détritits retenus par leur pilosité hérissée, on n'observe pas un remplacement net des espèces les unes par les autres d'amont en aval.

Dans les Pyrénées, comme presque partout en Europe, *A. sulcicollis* est l'espèce la plus fréquente. *A. triangularis* cohabite avec *A. sulcicollis*. Elle est un peu plus précoce, et surtout plus localisée : elle s'élève moins en altitude et n'a pas été trouvée le long de petits cours d'eau. Il en est de même dans le Massif central, les Vosges, la Fulda, la Tchécoslovaquie [RAUŠEK 1963 a] et la Calabre.

TABLEAU 4.7. — Répartition des *Amphinemura*.

	<i>A. sulcicollis</i> V-IX	<i>A. triangularis</i> IV-VIII	<i>A. standfussi</i> IV-VII
Estaragne . . . . .	2 100 m		
Espiaube . . . . .	1 480 - 800 m	860 - 800 m	
Neste . . . . .	2 100 - 1 200 m	800 m	
Pique . . . . .	1 400 - 630 m	630 m	
Saint-Béat . . . . .	1 600 - 500 m		
Garonne . . . . .	500 m	500 - 140 m	
Lez . . . . .	1 080 - 430 m	430 m	
Orle . . . . .	860 - 660 m		
Couserans . . . . .			500 m
Ribérot . . . . .	800 m		
Balamet . . . . .	1 000 m		
Isard . . . . .	810 m		
Volp . . . . .	240 m		460 - 430 m
R. de la Forêt . . .	340 m		340 m
Région toulousaine..			150 m

*A. standfussi*, au contraire, vit dans les ruisseaux et les ruisselets : la station du Couserans est un déversoir d'abreuvoir, et non un torrent; celles des environs de Toulouse sont des émissaires de sources. Cet habitat est en accord avec les données d'HOFFMANN, pour le Luxembourg, d'EIDEL, pour la Forêt-Noire, d'HYNES et de BROWN, CRAGG et CRISP [1964], pour la Grande-Bretagne, de BRINCK, pour le sud de la Suède, d'AUBERT, pour la Suisse, de DITTMAR [1955], pour le Sauerland, d'ILLIES, pour la Fulda et de RAUŠER [1963 a], pour la Tchécoslovaquie.

Je n'ai pas rencontré *A. standfussi* en haute montagne, mais AUBERT [1963 e] cite une capture d'H. Bertrand à 1 900 m. *A. standfussi* atteint aussi des altitudes élevées dans les Alpes [AUBERT 1949 b, 1959, 1965, MENDEL 1964, POMEISL 1961], les Tatras et en Tchécoslovaquie [RAUŠER 1963 a],

#### 4.4.5. — NEMOURA ET NEMURELLA.

Parmi les Plécoptères, le genre *Nemoura* est l'un des plus mal connus : dans les Pyrénées, quatre espèces au moins avaient échappé aux recherches de Mosely, Despax, Bertrand et Aubert; ailleurs en Europe, des confusions fréquentes entre *N. cambrica* et *N. fulviceps*, ou entre *N. erratica* et *N. flexuosa*, rendent les comparaisons presque impossibles.

On peut répartir les *Nemoura* en deux groupes écologiques. Le premier est formé des espèces peu rhéophiles dont les larves ont

des pattes allongées [HYNES 1963 b] : *N. lacustris*, *N. cinerea*, *N. avicularis*, *N. dubitans* MORTON, 1894. Il n'a pas d'unité phylogénique et *Nemurella picteti* lui est adjointe pour simplifier l'exposé. Le second comprend les espèces du groupe *marginata* et constitue un ensemble systématique et écologique homogène.

#### 4.4.5.1. — Espèces peu rhéophiles (Tableau 4.8).

TABLEAU 4.8. — Répartition de *Nemurella picteti*, *Nemoura cinerea* et *N. avicularis*.

	<i>N. picteti</i> IV-X	<i>N. cinerea</i> IV-X	<i>N. avicularis</i> III-V
Estaragne . . . . .	2 200 m	2 200 m	
Neste . . . . .	2 350 - 1 200 m	2 350 - 1 250 m	
Pique . . . . .	1 400 m		
Saint-Béat . . . . .	1 400 - 600 m	1 400 - 500 m	
Garonne . . . . .		140 m	
Lez . . . . .		430 m	
Orle . . . . .	860 m	860 m	
Balamet . . . . .	1 000 m		
Arize . . . . .			300 m
Volp . . . . .		500 - 240 m	460 - 430 m
R. de la Forêt . . . . .		340 m	340 - 310 m

Comme chez les *Amphinemura*, les espèces de ce groupe ne se remplacent pas régulièrement d'amont en aval. *N. lacustris*, signalée seulement des environs de Banyuls [DESPAX 1951], n'a pas été portée sur le tableau 4.8. *N. avicularis* n'est connue que des Petites Pyrénées. Les facteurs qui régissent la répartition de cette espèce n'apparaissent pas clairement. Parfois abondante [HYNES 1941], elle vit aussi bien dans les rivières lentes de Grande-Bretagne que dans les lacs de montagne du nord de la Suède ou les torrents de la Forêt-Noire. Cette dernière indication [EIDEL 1955] semble basée sur la capture d'adultes isolés. S'il en est bien ainsi, les larves ont pu se développer dans des biotopes secondaires d'eau tranquille, ce qui s'accorderait mieux avec l'ensemble des autres données.

*N. cinerea*, d'autre part, est connue depuis longtemps comme la plus ubiquiste des espèces de Plécoptères. Sa répartition dans les Pyrénées confirme entièrement les données d'ILLIES [1955 a] : on la rencontre depuis la région toulousaine jusqu'à plus de 2 300 m, mais elle n'est abondante que là où il y a peu d'autres Plécoptères. Elle pullule, par exemple, dans le déversoir du lac

d'Orédon, où l'eau ne coule que par intermittence et où aucun autre Plécoptère n'a été récolté.

*N. picteti*, enfin, est tout aussi tolérante à l'égard de l'absence de courant, mais non de la température. Elle atteint la même altitude supérieure que *N. cinerea*, mais n'a pas été trouvée au-dessous de 500 m. Même plus au nord, dans le Jura [BORNHAUSER 1912], au Danemark [JENSEN 1951] ou en Suède méridionale, on la trouve principalement dans les sources et les petits ruisseaux. Les deux points de densité maximale où je l'ai observée sont situés près d'affluents du Lez : près du Balamet à 1 000 m, dans des sources limnocrènes ombragées, à eau presque stagnante, mais ne dépassant pas 11° C en été, sur un sol très riche en humus, ainsi que dans un bras de l'Orle à 860 m. L'eau a les mêmes propriétés physicochimiques que dans le cours principal mais le courant est très réduit et la végétation abondante.

#### 4.4.5.2. -- Nemoura du groupe *marginata*.

TABEAU 4.9. — Répartition des *Nemoura* printanières du groupe *marginata*.

	<i>N. erratica</i> III-VII	<i>N. fulviceps</i> III-V	<i>N. flexuosa</i> II-V
Espiaube . . . . .	1 280 - 860 m		
Neste . . . . .	2 300 - 1 700 m	800 m	
Vallée d'Aure . . . . .		500 - 480 m	
Pique . . . . .	1 400 - 600 m		
Saint-Béat . . . . .	1 100 - 500 m	600 - 500 m	
Garonne . . . . .	500 m	500 m	
Lez . . . . .	1 000 m	1 000 - 430 m	
Orle . . . . .	860 m	660 m	
Balamet . . . . .	1 000 - 600 m	600 m	
Isard . . . . .		810 m	
Arize . . . . .			300 m
Volp . . . . .			460 - 240 m
R. de la Forêt . . . . .	340 - 330		340 - 310 m

Espèces printanières (Tableau 4.9). — Les captures de *N. erratica* en juin et juillet ont été effectuées au-dessus de 1 500 m. On observe le remplacement de *N. erratica* par *N. fulviceps* dans la Neste, le Lez, l'Orle et le Balamet. *N. erratica*, d'autre part, s'élève plus en altitude que *N. fulviceps* mais sa présence dans la partie amont du Ruisseau de la Forêt, rend peu distincte la superposition altitudinale.

*N. flexuosa*, enfin, a été trouvée dans la vallée du Volp et celle de l'Arize, en compagnie de *N. avicularis* et en aval de *N. erratica*. Ses relations écologiques avec *N. fulviceps* ne sont pas nettes.

TABLEAU 4.10. — Répartition des *Nemoura* estivales du groupe *marginata*.

	<i>N. moselyi</i> VI-VIII	<i>N. linguata</i> IV-X
Estaragne . . . . .	2 200 m	
Espiaube . . . . .	1 280 m	
Neste . . . . .	2 300 - 1 750 m	1 900 - 800 m
Pique . . . . .		1 600 - 1 000 m
Saint-Béat . . . . .		1 400 - 500 m
Lez . . . . .		1 080 m
Orle . . . . .		1 000 - 860 m
Balamet . . . . .		1 000 m
Isard . . . . .		810 m

Espèces estivales de haute altitude (Tableau 4.10). — *N. linguata* se rencontre parfois avec *N. erratica* mais est un peu plus tardive et descend moins bas. Elle s'élève jusqu'à 2 300 m au Canigou et 2 450 m en Andorre. Les captures de basse altitude de la vallée du Lez ont été effectuées près de sources. L'espèce est abondante et la période de vol étalée du printemps à l'automne. *N. linguata* et *N. moselyi* sont très proches et présentent des affinités systématiques et écologiques avec l'espèce alpine *N. obtusa* Ris, 1902. Les habitats des deux espèces pyrénéennes ne peuvent encore être nettement différenciés; *N. moselyi* est beaucoup plus rare.

## 4.4.6. — LEUCTRA.

4.4.6.1. — Groupe *hippopus* (Tableau 4.11).TABLEAU 4.11. — Répartition des *Leuctra* du groupe *hippopus*.

	<i>L. prima</i> II-V	<i>L. hippopus</i> II-VI
Neste . . . . .	2 100 - 1 900 m	
Vallée d'Aure . . . . .	1 200 - 500 m	1 200 - 480 m
Pique . . . . .	1 400 m	
Saint-Béat . . . . .	800 m	800 - 500 m
Garonne . . . . .		500 m
Lez . . . . .	1 080 m	1 080 - 430 m
Orle . . . . .	1 000 m	660 m
Balamet . . . . .	1 000 m	600 m
Isard . . . . .		810 m
Arize . . . . .		300 m
Volp . . . . .		460 - 240 m
R. de la Forêt . . . . .		340 - 310 m

*L. prima* est remplacée en aval par *L. hippopus*. Dans les stations où elles cohabitent, *L. prima* est plus précoce. On a observé la superposition des deux espèces dans le Massif central, les Vosges, la Forêt-Noire, le Tyrol, les Alpes orientales et les Tatras. Dans les Alpes suisses, d'autres espèces, voisines de *L. prima*, semblent limiter son extension en altitude.

#### 4.4.6.2. — Groupe *inermis* (Tableau 4.12).

TABLEAU 4.12. — Répartition des *Leuctra* du groupe *inermis*.

	<i>L. rauscheri</i> IV-VIII	<i>L. kempnyi</i> IV-X	<i>L. inermis</i> III-VIII	<i>L. alosi</i> IV-IX
Estaragne . . . . .	2 300 - 1 950 m		2 100 m	
Espiaube. . . . .		1 480 - 1 250 m	1 480 - 800 m	1 480 - 800 m
Neste . . . . .	1 900 m	1 900 m	2 100 - 600 m	2 100 - 1 200 m
Vallée d'Aure . . . . .	1 200 m	1 200 - 400 m	1 200 - 900 m	1 200 - 1 000 m
Pique . . . . .	1 600 - 900 m	1 600 - 900 m	1 600 - 630 m	1 400 - 1 300 m
Saint-Béat . . . . .		1 800 - 600 m	500 m	1 400 - 500 m
Garonne . . . . .			500 m	500 m
Lez . . . . .	1 000 m	1 000 m	1 080 - 430 m	1 080 - 1 000 m
Orle . . . . .			860 - 700 m	860 m
Balamet . . . . .		1 000 m	1 000 m	1 000 m
Arize . . . . .				300 m
Volp . . . . .				460 m

Lorsqu'elles cohabitent, la forme la plus précoce de ce groupe, *L. inermis*, apparaît un peu plus tard que *L. hippopus*. Le même fait a été signalé en Grande-Bretagne [HYNES 1940, 1961, 1962, MACKERETH 1957, GLEDHILL 1960].

Les quatre espèces du groupe *inermis* ont des caractéristiques écologiques assez voisines et ont été récoltées toutes ensemble, fin juin, sur la Pique à 1 400 m, par Despax. Selon AUBERT [1959, p. 56] quatre espèces alpines du même groupe, *L. inermis*, *L. handlirschi*, *L. teriolensis* et *L. rauscheri* peuvent aussi être capturées simultanément au bord d'un même ruisseau.

Leurs limites altitudinales supérieures sont à peu près les mêmes, mais *L. rauscheri* et *L. kempnyi* descendent moins bas que *L. alosi* et *L. inermis*. Des deux premières, *L. kempnyi* est nettement la plus abondante. Les stations les plus basses du tableau 4.12 sont des sources où elle peut être capturée en grand nombre d'avril à octobre. *L. alosi*, enfin, a une amplitude voisine de celle de *L. inermis*; elle est plus abondante et plus tardive.



Seules les données postérieures à la mise au point systématique d'AUBERT [1957 c] peuvent être utilisées pour des comparaisons. On ne trouve dans le Massif central que *L. inermis* et *L. flavomaculata*. *L. flavomaculata* est très proche de *L. alosi*. Son habitat coïncide avec celui de *L. inermis* et il manque des représentants du groupe de haute altitude. En Suisse, *L. alosi* est remplacée par *L. handlirschi* et *L. kempnyi* par *L. teriolensis*. *L. rauscheri* et *L. teriolensis*, d'une part, et *L. inermis* et *L. handlirschi*, d'autre part, y occupent la même position relative que *L. rauscheri*-*L. kempnyi* et *L. inermis*-*L. alosi* dans les Pyrénées. En Calabre, enfin, comme dans le Massif central, il n'y a pas d'espèce voisine de *L. rauscheri*. *L. inermis* et *L. handlirschi* ont des répartitions comparables, mais la seconde est plus tardive, comme *L. alosi* dans les Pyrénées.

#### 4.4.6.3. — Groupe fusca.

AUBERT [1954 c] a réparti les espèces de ce groupe dans des subdivisions « établies pour des raisons de commodité » et où « il ne faut pas chercher une tentative de phylogénie ». Ultérieurement, RAUŠER [1962 a] a montré que la structure de l'armature sclérifiée de la spermathèque de la femelle fournit un bon critère, reflétant les affinités réelles des espèces. Pour les formes d'Europe centrale que RAUŠER avait à sa disposition, le classement ainsi obtenu coïncide avec les subdivisions d'AUBERT et RAUŠER a supposé qu'il en était de même dans le reste de l'Europe. L'examen des espèces pyrénéennes a montré que la mise en garde d'AUBERT était justifiée et je propose le classement ci-dessous. Dans chaque sous-groupe, les espèces séparées par des virgules et non par des points et virgules présentent des affinités particulièrement étroites. Les espèces entre parenthèses sont suffisamment proches des autres espèces citées pour que je ne pense pas renouveler l'erreur de RAUŠER en les associant aux précédentes.

1) *L. fusca*, *L. mortoni* (*L. moselyi* MORTON, 1929), *L. digitata*; *L. albida* (*L. meridionalis* AUBERT, 1951, *L. hexacantha* DESPAX, 1940, *L. pasquinii* CONSIGLIO, 1958); *L. despaxi*.

2) *L. aurita*, *L. alticola*, *L. pseudocylindrica* (*L. carinthiaca* sensu MOSELY, 1931 cf. BERTHÉLEMY [1965 b]), *L. concii* CONSIGLIO, 1958, *L. cingulata* KEMPNY, 1899, *L. dolasilla* CONSIGLIO, 1955); *L. lamellosa*, *L. castillana*; *L. leptogaster*, *L. major*.

Ce schéma diffère de celui de RAUŠER par la position attribuée à *L. alticola*, *L. lamellosa*, *L. pasquinii* et *L. despaxi* et par le rattachement au sous-groupe *aurita* de *L. cingulata*, *L. dolasilla* et *L. concii*.

Les deux sous-groupes ne sont pas tout à fait équivalents au point de vue phylogénique; le second est plus homogène et,

dans un schéma plus élaboré, il devrait être mis sur le même plan que les trois ensembles de *L. fusca*, *L. despaxi* et *L. albida*. En règle générale, dans un groupe donné, les taxa de même ordre hiérarchique renferment des nombres très dissemblables de taxa d'ordre inférieur. Comme l'ont remarqué, indépendamment semble-t-il, WILLIAMS [1964] et HEPTNER [1965], la tendance qu'ont certains systématiseurs à fractionner les grands genres en genres à peu près égaux, pour de simples raisons de commodité, risque de donner une image déformée des phénomènes évolutifs. A condition de préciser les raisons du choix adopté, les « groupes d'espèces » sont d'un emploi plus souple [CONSIGLIO 1964] et, dans le cas présent, il me paraît inopportun de proposer une hiérarchie trop complexe avant d'avoir effectué une comparaison directe de toutes les formes citées.

#### 4.4.6.3.1. — Sous-groupe *fusca* (Tableaux 4.13 et 4.14).

TABLEAU 4.13. — Répartition de *Leuctra despaxi* et *L. albida*.

	<i>L. despaxi</i> IV-VIII	<i>L. albida</i> VII-IX
Neste . . . . .	1 900 - 1 700 m	
Vallée d'Aure . . . . .	1 200 m	
Pique . . . . .	1 400 - 1 000 m	
Saint-Béat . . . . .	600 m	600 m
Couserans . . . . .		900 m
Arize . . . . .		300 m
Volp . . . . .		460 - 430 m
R. de la Forêt . . . . .		340 m

Ce sous-groupe contient une espèce printanière, devenant plus tardive en altitude, *L. despaxi*, une espèce estivale de collines et de moyenne montagne, *L. albida*, et trois espèces automnales.

*L. mortoni* et *L. digitata* ont été trouvées en amont de *L. fusca*, la première dans l'ensemble Pique-Garonne, la seconde dans le Volp. Toutes deux atteignent 1 400 à 1 600 m dans les Pyrénées (AUBERT, in litt.). Comme je n'ai pas trouvé *L. mortoni* dans les vallées des Nestes, du Lez et du Volp et que *L. digitata* avait échappé aux recherches de Moscly et Despax dans les Pyrénées garonnaises, il m'est difficile de comparer directement leurs exigences écologiques. *L. fusca* est fréquente et abondante en basse altitude, comme presque partout en Europe. Quelques rares exem-

plaires ont également été capturés dans des sources à 1 000 et 1 200 m, dans les vallées des Nestes et du Lez.

TABLEAU 4.14. — Répartition de *Leuctra mortoni*, *L. digitata* et *L. fusca*.

	<i>L. mortoni</i> VIII-X	<i>L. digitata</i> IX-X	<i>L. fusca</i> VIII-XII
Vallée d'Aure . . . . .			1 200 - 500 m
Pique . . . . .	1 000 m		
Saint-Béat . . . . .	1 000 - 500 m		
Garonne . . . . .	500 m		500 - 140 m
Lez . . . . .			430 m
Orle . . . . .			1 000 m
Balamet . . . . .			600 m
Arize. . . . .			300 m
Volp . . . . .		460 - 430 m	460 - 240 m
R. de la Forêt . . . . .		340 m	340 - 330 m

*L. albida* se distingue partout des autres espèces du même groupe par sa précocité. Alors qu'elle est très commune en Europe centrale [ILLIES 1955 a, DITTMAR 1955, AUBERT 1959], AUBERT [1963 f] a été frappé de sa rareté dans le Massif central; il en est de même dans les Pyrénées et au Luxembourg [HOFFMAN 1960] et elle est inconnue en Espagne et en Calabre. Aucune autre espèce de *Leuctra* ne semble la remplacer et les maigres estivaux plus prononcés des régions atlantiques et surtout méditerranéennes sont sans doute responsables de ce phénomène.

Enfin, on observe le remplacement de *L. digitata* par *L. fusca* dans la Fulda, leur superposition en Forêt-Noire, et la superposition de *L. mortoni* et de *L. fusca* en Suisse, dans les Alpes orientales et les Tatras.

#### 4.4.6.3.2. — Sous-groupe *aurita* (Tableaux 4.15 et 4.16).

*Leuctra alticola* est une espèce estivale de très haute altitude : 2 200 m dans l'Estaragne, 1 700 m dans la vallée de la Pique, 2 300 m dans les Pyrénées-Orientales [BERTRAND et AUBERT 1952].

L'écologie des autres espèces est plus délicate à différencier. *L. pseudocylindrica* n'a été trouvée que dans la vallée de la Pique et dans les environs de Saint-Béat, entre 1 400 et 600 m, de juillet à septembre et je ne peux rien ajouter aux données de DESPAX [1929 c, 1931 a, 1931 b, 1951].

TABLEAU 4.15. — Répartition de *Leuctra alticola*, *L. aurita*, *L. lamellosa* et *L. castillana*.

	<i>L. alticola</i> VIII-IX	<i>L. aurita</i> VII-XII	<i>L. lamellosa</i> VII-XII	<i>L. castillana</i> IX-XII
Estaragne . . . . .	2 200 m		2 200 m	
Espiaube. . . . .		1 480 - 800 m		
Neste . . . . .		2 300 - 700 m	2 000 - 1 700 m	
Vallée d'Aure . . . . .				700 - 500 m
Pique . . . . .	1 700 m	1 000 m	1 400 - 1 000 m	
Saint-Béat . . . . .		1 400 - 500 m	1 400 - 500 m	1 000 - 500 m
Garonne . . . . .		500 m		
Lez . . . . .		1 000 m		
Orle . . . . .		1 000 - 660 m	1 000 - 860 m	
Ribérot . . . . .		800 - 700 m		800 m
Balamet . . . . .		1 000 m	1 000 m	
Isard . . . . .		810 m		
Arize . . . . .		300 m	300 m	300 m
Volp. . . . .			460 - 430 m	460 - 430 m

*L. aurita* et *L. lamellosa* ont la même amplitude altitudinale. La première est très abondante dans les torrents rapides, comme l'Orle à 860 m, mais manque dans le cours supérieur du Volp. La seconde n'a jamais été capturée en grand nombre et fréquente surtout les petits cours d'eau. Ces faits sont en accord avec les données d'EIDEL [1955] et d'AUBERT [1946] pour *L. aurita* et celles d'AUBERT [1963 e] pour *L. lamellosa*. *L. castillana*, enfin, s'élève moins haut que les deux espèces précédentes et vit dans les mêmes biotopes que *L. lamellosa*.

TABLEAU 4.16. — Répartition de *Leuctra leptogaster* et *L. major*.

	<i>L. leptogaster</i> IX-XII	<i>L. major</i> IX-X
Pique . . . . .	1 000 m	
Lez . . . . .	430 m	
Orle . . . . .	860 m	860 - 700 m
Ribérot . . . . .	800 m	800 m
Isard . . . . .	810 m	
Arize . . . . .	300 m	300 m
Volp . . . . .	460 - 430 m	



Dans toutes les stations où a été récoltée *L. geniculata* vit aussi *L. fusca*. Mais *L. geniculata* s'élève moins haut et n'a jamais été capturée dans des sources, en altitude. En outre, la localisation des larves en fonction de la vitesse du courant est différente.

Sur le Volp, à 240 m, des prélèvements ont été effectués à l'extrémité aval d'une mouille (« pool »); la vitesse était de 20 à 30 cm/s, à 5 cm du fond, pour les débits moyens. Une autre série de prélèvements provient du seuil qui lui fait suite (vitesses de 60 à 100 cm/s). Dans les deux cas, le fond est constitué de galets d'une dizaine de cm de diamètre. L'été, lors des basses eaux, les galets de la mouille sont recouverts de limon. Ces deux points de prélèvements sont désignés par les lettres « l » (courant lent) et « r » (courant rapide) sur le tableau 4.18.

A quatre exceptions près, toutes les larves de *L. fusca* ont été capturées en courant rapide.

A une époque donnée, d'autre part, les larves de *L. geniculata* récoltées en courant lent sont plus grandes que celles récoltées en courant rapide. Les larves âgées de *L. geniculata* se portent progressivement vers les zones de courant lent, au fur et à mesure de leur croissance. Ce fait correspond à l'observation d'HYNES [1941 p. 523], qui note que les larves de plus de 6 mm vivent sous la face inférieure de grosses pierres, en eau assez profonde, alors que les spécimens plus petits se trouvent parmi les pierres et les graviers.

#### 4.4.7. — PACHYLEUCTRA (Tableau 4.19).

TABLEAU 4.19. — Répartition de *Pachyleuctra benlocchi* (III-IX).

Estaragne . . . . .	2 300 - 2 000 m
Espiaube. . . . .	1 480 - 800 m
Neste. . . . .	2 100 - 1 400 m
Pique. . . . .	1 900 - 1 000 m
Saint-Béat . . . . .	1 400 - 500 m
Lez. . . . .	1 080 - 900 m
Orle. . . . .	1 000 - 860 m
Balamet. . . . .	1 000 m
Isard. . . . .	810 m

*P. benlocchi* est une espèce printanière et estivale de haute altitude, crénophile à la limite inférieure de sa répartition. A la différence des *Leuctra* pyrénéennes, ses larves sont très abondantes dans les mousses. Elle monte très haut dans l'Estaragne, au voisinage du névé. D'après KÜHTREIBER [1934], DITTMAR [1955] et AUBERT [1959], toutes ces caractéristiques écologiques se ren-

contrent aussi chez *Leuctra braueri* KEMPNY, 1898, dont la larve possède une pilosité comparable à celle de *Pachyleuctra benlocchi*.

#### 4.4.8. — CAPNIA (Tableau 4.20).

TABLEAU 4.20. — Répartition des *Capnia*.

	<i>C. vidua</i> V	<i>C. nigra</i> II - V	<i>C. bifrons</i> III - V
Neste. . . . .		1 200 - 750 m	
Pique. . . . .	1 400 m	1 000 m	
Lez. . . . .			430 m
Volp. . . . .			500 - 280 m
R. de la Forêt . . . . .			340 - 310 m
Garonne. . . . .			140 m

Les trois espèces de *Capnia* sont localisées et montrent une superposition nette. Cette superposition se retrouve partout en Europe : en Suisse, dans le Massif central et dans les Alpes orientales, où *C. vidua* et *C. nigra* ont été trouvées à des altitudes supérieures à celles de *C. bifrons*; dans la Forêt-Noire, le Tyrol et les Tatras, où *C. vidua* est plus alticole que *C. nigra*; en Tchécoslovaquie, enfin, où *C. vidua* appartient aux associations des montagnes et *C. bifrons* à celles des collines.

*C. bifrons* est abondante dans le cours supérieur du Volp, surtout dans des sables provenant de la désagrégation du flysch. Ailleurs, seuls quelques spécimens isolés ont été capturés auprès de cours d'eau plus importants. Il est possible, comme le suggère BRINCK [1949 a], que ces quelques exemplaires proviennent de populations d'amont.

#### 4.4.9. — CAPNIONEURA (Tableau 4.21).

Les *Capnioneura* pyrénéennes sont bien séparées à la fois par leur période de vol et par leur localisation. *C. brachyptera* est une espèce automnale de haute altitude, *C. mitis* une espèce printanière de basse altitude. Un couple de *C. mitis* a été trouvé sur l'Arize en novembre. Toutes les autres captures de *C. mitis* ont été faites en hiver ou au printemps, comme dans le reste de l'Europe, et il semble qu'il s'agisse de larves arrivées précocement à maturité et non d'un cycle à deux générations annuelles.

TABLEAU 4.21. — Répartition des *Capnioneura*.

	<i>C. brachyptera</i> IX-X	<i>C. mitis</i> M-IV (XI)
Estaragne. . . . .	2 000 m	
Espiaube. . . . .	1 250 - 860 m	
Pique. . . . .	1 500 m	
Arize. . . . .		300 m
Volp. . . . .		460 - 240 m
R. de la Forêt . . . . .		340 - 330 m
Garonne. . . . .		140 m

## 4.4.10. — PERLODES (Tableau 4.22).

TABLEAU 4.22. — Répartition des *Perlodes*.

	<i>P. intricata</i> VI - VIII	<i>P. microcephala</i> III-VII	<i>P. dispar</i> III
Estaragne. . . . .	2 200 - 1 850 m		
Espiaube. . . . .	1 480 m		
Neste. . . . .	1 750 - 1 700 m	1 400 - 480 m	
Pique. . . . .	1 500 - 1 300 m	1 000 - 630 m	
Saint-Béat . . . . .		500 m	
Garonne. . . . .		500 - 140 m	140 m
Couserans . . . . .	2 350 m		
Lez. . . . .	1 080 - 1 000 m	430 m	
Orle. . . . .	860 m		
Ribérot. . . . .	800 m		
Balamet. . . . .	1 000 m		
Arize. . . . .		300 m	

L'époque de vol de *P. microcephala* est d'autant plus tardive que l'altitude est élevée. *P. microcephala* remplace *P. intricata* en aval dans tous les ensembles de cours d'eau étudiés. Il en est de même en Suisse, dans la Sarine [AUBERT 1946], et en Pologne [KOWNACKA 1965]. La superposition altitudinale est nette dans les Préalpes suisses, les Alpes de l'Allgau [MENDEL 1964], de la Suisse et du Tyrol ainsi que dans les Tatras. En Tchécoslovaquie, de même, *P. microcephala* appartient aux associations des collines et des montagnes, *P. intricata* à la seconde seulement.



A Toulouse, *P. dispar* se joint à *P. microcephala*. Dans la Fulda, en Suisse et en Tchécoslovaquie, il y a remplacement progressif de *P. microcephala* par *P. dispar* dans les grands cours d'eau.

## 4.4.11. — ARCYNOPTERYX (Tableau 4.23).

TABLEAU 4.23. — Répartition d'*Arcynopteryx compacta* (VII-IX).

Estaragne. . . . .	2 400 - 2 100 m
Neste. . . . .	2 300 - 2 100 m
Pique. . . . .	1 800 - 1 360 m
Saint-Béat. . . . .	1 700 m
Lez. . . . .	1 600 - 1 000 m
Orlé. . . . .	860 m
Balamet. . . . .	1 000 m

L'habitat d'*A. compacta* a été longuement discuté par BERTRAND et AUBERT [1952]. Comme dans les Tatras [KAMLER 1964], les stations les plus basses de la vallée du Couserans sont des sources, mais ici l'eau atteint 10 à 11° C en été. Quelques jeunes larves ont été capturées çà et là dans les cours d'eau principaux; il s'agit peut-être d'individus entraînés par le courant.

## 4.4.12. — DICTYOGENUS ET ISOGENUS (Tableau 4.24).

TABLEAU 4.24. — Répartition des *Dictyogenus* et *Isogenus*.

	<i>D. imhoffi</i> IV-VI	<i>D. ventralis</i> VI-V	<i>I. nubecula</i> III-V
Vallée d'Aure . . . . .	480 m		
Lez . . . . .	430 m		
Garonne . . . . .	140 m	140 m	140 m

Ces trois espèces sont rares dans toute l'Europe. NEERACHER [1910] donne pour le Rhin une disposition analogue à celle du bassin de la Garonne : à 350 m, à Rheinau, il cite, d'après RIS, *P. microcephala* et *D. imhoffi*; à Bâle, à 270 m, *D. ventralis* et *I. nubecula* se joignent aux deux espèces précédentes. Les autres données bibliographiques confirment simplement la localisation des deux dernières espèces dans les grands cours d'eau.

TABLEAU 4.25. — Répartition des *Isoperia*.

	<i>I. viridinervis</i> IV-X	<i>I. moselyi</i> VII-IX	<i>I. acicularis</i> V-VIII	<i>I. grammatica</i> III-X	<i>I. obscura</i> V-VII
Estaragne. . . . .	2 400 - 1 850 m	2 300 - 1 850 m	2 300 - 1 850 m	1 480 - 860 m	
Espiaube. . . . .	1 480 - 860 m	1 480 - 860 m	1 480 - 860 m	1 900 - 800 m	
Neste. . . . .	2 400 - 1 700 m	2 200 m	2 200 - 1 400 m	500 m	
Vallée d'Aure . . . . .			500 m		
Pique. . . . .	1 600 - 1 000 m	1 400 - 1 000 m	1 400 - 600 m	1 200 m	140 m
Saint-Béat. . . . .	1 800 - 800 m	1 400 - 700 m		900 - 500 m	
Garonne. . . . .				500 - 140 m	
Lez. . . . .	1 080 - 900 m		1 080 - 430 m	430 m	
Orlé. . . . .	1 000 - 860 m	860 m	860 - 660 m		
Ribérot. . . . .			800 m		
Balamet. . . . .	1 000 m		1 000 m	1 000 m	
Isard. . . . .			810 m		
Arize. . . . .				300 m	
Volp. . . . .				460 - 240 m	
R. de la Forêt. . . . .				340 - 310 m	

## 4.4.13. — ISOPERLA (Tableau 4.25).

*I. viridinervis*, *I. acicularis* et *I. grammatica* prédominent successivement d'amont en aval. *I. moselyi* se trouve dans la partie supérieure de la zone habitée par *I. acicularis* et n'est jamais très abondante. *I. viridinervis* est une espèce surtout estivale et n'a été capturée qu'une seule fois en avril. Aux points où elle vit avec *I. acicularis*, cette dernière est plus précoc.

Les captures tardives d'*I. grammatica* ont été effectuées en altitude. Il s'agit toujours d'individus isolés, beaucoup moins abondants que les représentants des autres espèces d'*Isoperla* associées, et non d'apparition en masse comme au bord du Lez à 340 m ou de l'Arize à 300 m, au printemps.

Dans le Massif central, il y a une superposition analogue d'*I. acicularis* et d'*I. grammatica*. Ailleurs en Europe, ce sont d'autres espèces du groupe *rivulorum* qui vivent au-dessus d'*I. grammatica* (cf. ILLIES 1952 a). En aval, *I. obscura* a été rencontrée dans les grandes rivières des Pays-Bas, de Suisse, du Tyrol, de Tchécoslovaquie, etc...

## 4.4.14. — PERLA.

4.4.14.1. — *P. maxima* et *P. bipunctata* (Tableau 4.26).TABLEAU 4.26. — Répartition des *Perla* du groupe *maxima*.

	<i>P. maxima</i> VI-VII	<i>P. bipunctata</i> V-VI
Estaragne. . . . .	2 100 m	
Espiaube. . . . .	1 480 - 860 m	
Neste. . . . .	2 200 - 1 400 m	
Pique. . . . .	1 400 - 900 m	
Garonne. . . . .		
Saint-Béat. . . . .	1 400 - 1 000 m	500 - 140 m
Lez. . . . .	1 080 - 750 m	
Orlc. . . . .	860 - 660 m	
Ribérot. . . . .	800 - 700 m	
Balamet. . . . .	1 000 m	

AUBERT [1952 d, 1963 c] a signalé la capture d'une femelle de *P. bipunctata* à plus de 1 300 m dans la Pique, et BERTRAND et AUBERT [1955] citent la récolte de larves et d'exuvies à haute altitude. La coloration de *P. maxima* est assez variable et certains des critères proposés par AUBERT [1946, 1949 a, 1959] pour séparer

cette espèce de *P. bipunctata* ne sont pas applicables partout en Europe. M. Bournaud m'a envoyé des Alpes françaises une *P. maxima* qui, à l'exception de la tache des fémurs, présente une coloration semblable à celle qu'AUBERT figure pour *P. bipunctata*. La larve de *P. bipunctata* représentée par HYNES [1941, 1958], d'autre part, serait attribuée à *P. maxima* si l'on utilisait les deux premiers caractères de la clef d'AUBERT [1959]. Enfin, chez les *P. maxima* des Pyrénées, les taches périocellaires de l'adulte sont souvent beaucoup plus étendues que sur les exemplaires figurés par AUBERT [1959] ou surtout ILLIES [1955 a]. La présence de *P. bipunctata* à haute altitude dans les Pyrénées devra être confirmée par la capture de mâles et l'examen de l'armature apicale du pénis.

Les données sûres dont on dispose à l'heure actuelle montrent un remplacement de *P. maxima* par *P. bipunctata*, conformément à ce qui est connu en Suisse, en Allemagne [ILLIES 1955 a], dans les Tatras et en Calabre.

#### 4.4.14.2. — *P. marginata* et *P. burmeisteriana* (Tableau 4.27).

TABLEAU 4.27. — Répartition des *Perla* du groupe *marginata*.

	<i>P. marginata</i> III-VIII	<i>P. burmeisteriana</i> IV-VI
Neste. . . . .	2 100 - 1 200 m	
Saint-Béat. . . . .	1 000 - 500 m	
Garonne. . . . .	500 m	140 m
Lez. . . . .	1 080 - 430 m	
Orle. . . . .	860 - 660 m	
Ribérot. . . . .	800 - 700 m	
Balamet. . . . .	1 000 - 600 m	
Isard. . . . .	810 m	
Arize. . . . .	300 m	300 m
Volp. . . . .	430 - 240 m	350 - 240 m
R. de la Forêt. . . . .	340 - 330 m	330 m

Si *P. marginata* atteint des altitudes comparables à celles de *P. maxima*, elle manque dans les cours d'eau les plus froids comme l'Estaragne ou l'Espiaube. *P. burmeisteriana* se trouve avec *P. marginata* dans la basse vallée du Volp et la remplace dans la Garonne. Ce phénomène est connu en Espagne, dans le Massif central, en Forêt-Noire, en Suisse, dans la Fulda, dans les Alpes orientales, en Tchécoslovaquie [STRAŠKRABA 1966, OBR 1963] et dans les Tatras.

## 4.4.15. — DINOGRAS (Tableau 4.28).

TABLEAU 4.28. — Répartition de *Dinocras cephalotes* (VI-VIII).

Espiaube . . . . .	1 480 - 800 m
Neste . . . . .	2 300 - 800 m
Pique . . . . .	1 400 - 1 000 m
Saint-Béat . . . . .	800 - 500 m
Garonne . . . . .	500 - 150 m
Lez . . . . .	1 080 - 430 m
Orle . . . . .	860 - 660 m
Ribérot . . . . .	800 - 700 m
Balamet . . . . .	1 000 - 600 m
Isard . . . . .	810 m

*D. cephalotes* a une distribution voisine de celle de *P. marginata*, mais sa localisation dans les cours d'eau est bien différente. Dans le Couserans, 93 larves de *D. cephalotes* ont été récoltées dans les mousses et 51 sous les pierres. Les récoltes faites dans les mousses ne contenaient ni *P. maxima*, ni *P. marginata*, alors que celles des pierres renfermaient 18 larves de la première et 16 de la seconde. La différence est hautement significative. HYNES [1940, 1941, 1958] indique que *D. cephalotes* prédomine sur les fonds stables et *P. bipunctata* sur les fonds instables; ce fait a été confirmé par JONES [1948] et BADCOCK [1949]. Le développement des mousses est lié à la stabilité du fond et ce n'est là qu'un autre aspect d'un même phénomène qui oppose *D. cephalotes* à l'ensemble des *Perla*.

## 4.4.16. — MARTHAMEA.

*M. vitripennis* a été capturée en mai dans la Garonne en amont de Toulouse. Elle est rare dans toute son aire de répartition, qui s'étend sur la plus grande partie de l'Europe, et vit partout dans les grands fleuves [ILLIES 1955 a].

## 4.4.17. — CHLOROPERLA (Tableau 4.29).

*C. breviata* est une espèce pyrénéo-cantabrique vivant en haute altitude. Elle est plus abondante que *C. torrentium* dans l'Estaragne, moins abondante ailleurs.

Dans les Pyrénées, *C. tripunctata* est beaucoup plus rare que *C. torrentium*. Il en est de même en Espagne, en Calabre, dans le Massif central et dans les Vosges. En Europe moyenne, au contraire, *C. tripunctata* est l'espèce la plus commune du genre [ILLIES 1955 a, AUBERT 1959]. *C. tripunctata* présente un cycle unique chez les Plécoptères, sa croissance s'effectuant l'été seulement, pendant deux années consécutives [HYNES 1962]. Comme pour *L. albida*, il

est possible que cette différence d'abondance entre les régions océaniques et méditerranéennes, d'une part, et les régions continentales, d'autre part, soit liée aux maigres estivaux.

TABLEAU 4.29. — Répartition des *Chloroperla*.

	<i>C. breviata</i> VI-IX	<i>C. torrentium</i> IV-X	<i>C. tripunctata</i> V-VIII	<i>C. apicalis</i> VI
Estaragne . . . . .	2 200 - 1 950 m	2 000 - 1 950 m		
Espiaube . . . . .	1 480 - 860 m	1 480 - 860 m		
Neste . . . . .	2 400 m	2 100 - 800 m		
Pique . . . . .	1 600 - 1 100 m	1 600 - 1 100 m		
Saint-Béat . . . . .	1 800 - 600 m	1 800 - 500 m	800 - 500 m	
Garonne . . . . .		500 m	500 - 150 m	150 m
Lez . . . . .		1 080 - 430 m	430 m	
Orle . . . . .	860 m	1 000 - 660 m		
Ribérot . . . . .		800 m		
Balamet . . . . .		1 000 m		
Arize . . . . .		300 m		
Volp . . . . .		460 - 430 m		

Un autre phénomène peut intervenir en haute altitude. Dans les Pyrénées, *C. torrentium* cohabite avec *C. breviata*. Dans les Alpes, c'est *C. tripunctata* qu'on trouve avec un endémique alpin, *C. montana* (PICTET, 1849). Or, *C. breviata* appartient au groupe *tripunctata* et *C. montana* au groupe *torrentium*. Dans les deux cas, il y a coexistence entre des formes appartenant à des groupes d'espèces différents et exclusion des formes les plus voisines.

*C. apicalis*, enfin, est une espèce fluviatile sur tout le continent.

#### 4.5. — ÉCOLOGIE COMPARÉE DES SOUS-GENRES D'HYDRAENA

On observe une opposition nette entre l'habitat des *Haenydra* et celui des *Hydraena* s. s. Les premières ont seules été récoltées dans l'Espiaube; dans le Couserans, il n'y a qu'une *Hydraena* s. s. pour plus de 200 *Haenydra*. Les *Hydraena* s. s. forment par contre une partie importante du peuplement du Volp (90 *Hydraena* s. s. et 280 *Haenydra*). Enfin, j'ai examiné, dans diverses collections, une cinquantaine d'*Hydraena* s. s. provenant des environs immédiats de Toulouse, mais aucune *Haenydra*.

La prédominance des *Haenydra* en haute altitude a déjà été établie avec précision par BINAGHI [1960], pour l'Italie. D'ORCHY-

MONT [1936 a, 1940 b] avait simplement indiqué qu'on ne les rencontrait que dans les contrées plus ou moins montagneuses. Dans ce genre à fort endémisme, la proportion des espèces des deux sous-genres est un des principaux critères utilisables pour comparer des biotopes situés dans des régions éloignées.

Il est possible que ces différences dans la répartition s'accompagnent de différences dans les cycles biologiques. Dans deux stations de BINAGHI [1958, p. 75 et 76], les proportions d'*Hydraena* s. s. sont beaucoup plus faibles en novembre qu'en septembre et les relevés d'hiver de trois stations de basse altitude ne renferment pas d'*Hydraena* s. s. [*ibid.* p. 76 et 77]. Dans le Volp, le rapport du nombre des *Hydraena nigrita* à celui des *Haenydra gracilis* est plus faible pour l'ensemble des mois de décembre à avril que pour le reste de l'année, mais la différence n'est pas significative ( $\chi^2_0 = 2,8$  pour un degré de liberté).

Au point de vue altitudinal, le sous-genre *Hadrenya* a une répartition intermédiaire entre celle des *Haenydra* et celle des *Hydraena* s. s. Il est absent à très haute altitude dans la Vallée d'Aure, rare dans l'Espiaube (1 imago pour plus de 300 *Haenydra*) et il atteint sa densité maximale dans le Couserans et le Volp. Il ne figure pas dans les récoltes provenant de la région toulousaine où l'on rencontre des *Hydraena* s. s. et des *Phothydraena testacea*. Cette dernière espèce est commune en plaine et s'avance jusqu'à la lisière des Pyrénées, vers 400 m (récoltes Coiffait, Bonin, Champenois).

#### 4.6. — ÉCOLOGIE COMPARÉE DES ESPÈCES D'HYDRAENA

##### 4.6.1. — HAENYDRA.

Les *Haenydra* des Pyrénées appartiennent à trois lignées caractérisées par la structure de la « partie distale de l'édéage », (cf. BERTHÉLEMY 1964 a, 1965 a). Dans le premier groupe, la partie distale est bien développée, et l'orifice du canal déférent dirigé vers la base de l'organe. Ce groupe comprend *H. gracilis*, *H. emarginata* et *H. saga*. Dans le second, la partie distale est très réduite et entièrement masquée par la partie proximale. Il est représenté dans les Pyrénées par *H. polita* et *H. biltruncata*. Ces deux groupes se distinguent également par la convexité des élytres, qui est très faible dans le groupe *polita*. D'après les figures des édéages, la plupart des *Haenydra* européennes appartiennent à l'une ou à l'autre de ces deux lignées. *Hydraena truncata*, dont la partie distale de l'édéage est formée d'un long flagelle souple, occupe au contraire une position isolée. Peut-être *H. iberica* d'ORCHYMONT, 1936 s'en rapproche-t-elle, mais le dessin de son organe copulateur n'est pas assez

précis pour qu'on puisse dès maintenant les rassembler dans un même groupe d'espèces.

#### 4.6.1.1. — Groupe *gracilis* (Tableau 4.30).

TABLEAU 4.30. — Répartition des *Haenydra* du groupe *gracilis*.

	<i>H. emarginata</i>	<i>H. saga</i>	<i>H. gracilis</i>
Estaragne . . . . .	1 900 m		
Espiaube . . . . .	1 480 - 860 m	1 480 - 860 m	
Neste . . . . .	2 200 - 1 200 m	800 m	480 m
Lez . . . . .		1 000 - 750 m	430 m
Orle . . . . .		1 000 - 660 m	
Ribérot . . . . .		800 m	
Balamet . . . . .		1 000 m	1 000 - 600 m
Volp . . . . .		(13 i.)	(1 i.) (21 i.)
R. de la Forêt . . . . .			460 - 240 m
			340 - 330 m

*H. emarginata* est l'*Haenydra* qui s'élève le plus haut dans les cours d'eau de la Vallée d'Aure. Au-dessous apparaît *H. saga* puis *H. gracilis*.

Les récoltes du Couserans n'ont pas été faites à des altitudes assez élevées pour qu'on y rencontre *H. emarginata*. Cette espèce existe au sud-ouest, dans le Val d'Aran [BERTHÉLEMY 1964 a], et un peu à l'est, dans un affluent de l'Ariège [D'ORCHYMONT 1935 a, 1936 b]. On doit donc s'attendre à la rencontrer dans les parties les plus hautes du Lez et de ses affluents. Dans le Lez et le Balamet, on observe le remplacement d'*H. saga* par *H. gracilis*. Dans le second, 13 *H. saga* et 1 *H. gracilis* ont été récoltés à 1 000 m alors que 21 imagos appartenant tous à *H. gracilis* ont été capturés à 660 m (différence hautement significative).

*H. gracilis*, enfin, est la seule *Haenydra* de ce groupe rencontrée dans le Volp. Elle est aussi abondante dans tout ce cours d'eau calcaire que dans le Céret [BERTHÉLEMY et CLAVEL 1961]. Ceci est en contradiction avec l'hypothèse de JANSSENS [1957, 1960, 1963], selon laquelle *H. gracilis* serait silicicole. Elle avait d'ailleurs déjà été rencontrée dans des eaux riches en calcium en Grande-Bretagne [JONES 1948] et en Allemagne [ILLIES 1952 b].

#### 4.6.1.2. — *H. truncata* (Tableau 4.31).

*H. truncata* est moins alticole qu'*H. emarginata* et même qu'*H. saga*. Dans la vallée d'Orle ont été récoltés : à 1 000 m, 15 *H. saga* et 1 *H. truncata*, à 860 m, 2 *H. saga* et 3 *H. truncata*, à 700 m, 5 *H.*



*saga* et 17 *H. truncata*, à 660 m, enfin 4 *H. saga* et 14 *H. truncata*. La différence entre les proportions à 1 000 m, d'une part, et à 700 et 660 m, d'autre part, est hautement significative. De même, les deux espèces vivent ensemble dans le Lez à 750 m et le Balamet à 1 000 m alors qu'*H. truncata* descend seule dans le premier cours d'eau à 430 m et dans le second à 600 m.

TABLEAU 4.31. — Répartition d'*Haenydra truncata*.

Espiaube . . . . .	1 250 - 860 m
Neste . . . . .	1 400 - 480 m
Lez . . . . .	1 080 - 750 - 430 m
Orle . . . . .	1 000 - 660 m
Ribérot . . . . .	800 m
Balamet . . . . .	1 000 - 600 m
Isard . . . . .	810 m
Volp . . . . .	430 m

4.6.1.3. — *H. polita*.

*Haenydra polita* n'a été trouvée que dans le Ruisseau de la Forêt. C'est en accord avec le caractère lucifuge attribué à cette espèce par SAINTE-CLAIRE DEVILLE [1902], PRETNER [1931 b] et HORION [1949]. Les trois autres stations pyrénéennes d'*H. polita* sont situées à proximité de grottes ou de pertes de cours d'eau. Il est possible qu'*H. polita* soit calcicole. Les deux autres cours d'eau pour lesquels on possède des données physico-chimiques sont aussi riches en calcium [GEIJSKES 1935, ENGELHARDT 1951] et aucune des localités citées par DES GOZIS [1920], PRETNER [1931 b] ou HORION [1949], ne semble située dans des massifs granitiques. L'exemple d'*H. gracilis*, comme celui d'*H. (s. s.) intermedia* ROSENHAUER, 1847 [cf. BINAGHI 1963], montre toutefois que de telles hypothèses doivent être émises avec réserves.

4.6.1.4. — Comparaisons entre la distribution des *Haenydra* dans les Pyrénées et leur distribution dans le reste de l'Europe.

Les *Haenydra* possèdent un endémisme prononcé qui rend les comparaisons écologiques délicates, d'une région à l'autre. Pour la Péninsule Ibérique, on ne possède guère que les données d'A. D'ORCHYMONT [1936 b], qui note la présence en altitude d'espèces du groupe *gracilis* dans les Sierras de Guadarrama et de Cordoba (*H. exasperata* D'ORCHYMONT, 1935, et *H. hispanica* GANGLBAUER, 1901). Ces deux espèces sont plus proches d'*H. saga* et d'*H. emarginata* que d'*H. gracilis*.

Vers le nord, on rencontre des espèces différentes de celles des Pyrénées dès qu'on a franchi la dépression de Carcassonne. Dans

la Montagne Noire, on trouve en amont d'*H. gracilis* un endémique du Massif central, *H. producta* MULSANT et REY, 1852 [TH. SPYCHALOWICZ, D.E.S. non publié]. Cette espèce se rattache, par la structure très simple de la partie distale de l'édéage, à la souche de la lignée *gracilis* plutôt qu'aux espèces évoluées comme *H. saga* et *H. emarginata*. Elle a été trouvée seule dans neuf stations situées au-dessus de 440 m (altitude moyenne 680 m), dans des ruisseaux d'un mètre de large en moyenne. Les quatre stations où *H. gracilis* seule a été récoltée sont situées entre 200 et 680 m (moyenne 480 m), sur des cours d'eau plus importants, de 3 m de large environ. Enfin, les deux espèces cohabitent dans trois points de prélèvement qui présentent des caractéristiques intermédiaires. On peut donc admettre qu'*H. producta* occupe dans la Montagne Noire la même place qu'*H. emarginata* et *H. saga* dans les Pyrénées. Mais, compte tenu de leurs affinités systématiques assez lointaines, il ne s'agit pas d'un cas simple de vicariance géographique comme on en a rencontré ci-dessus chez les Plécoptères.

Au-dessous d'*H. producta* vivent (outre *H. gracilis*) *H. truncata* et un endémique du Massif central, *H. bicuspidata* GANGLBAUER, 1901. *Haenydra polita* existe sur le pourtour du Massif central (JEANNEL 1920, sub nom. *cavernicola*, dans le Causse du Tarn-et-Garonne; DES GOZIS 1920, département du Rhône). *H. gracilis* et *H. producta* sont connues dans tout le Massif central. *H. bicuspidata* a été décrite du nord-est du Massif et je l'ai citée du Céret, à 100 km au nord de la Montagne Noire [BERTHÉLEMY et CLAVEL 1961]. Il est probable que le schéma défini pour la Montagne Noire se retrouve dans tout le Massif. Enfin, on doit souligner qu'il y a trois *Haenydra* propres aux Pyrénées, deux au Massif central et trois communes aux deux régions. Cela rend les analogies entre niches écologiques plus difficiles à établir que pour les Plécoptères.

*H. gracilis* est presque la seule *Haenydra* citée des cours d'eau étudiés en Europe septentrionale, centrale et orientale. En Grande-Bretagne [JONES 1941, 1943, 1948, 1949 a, 1949 b, 1951, 1958, BADCOCK 1953 b, HYNES 1961, MACAN 1963], comme en Scandinavie [SAARINEN 1938, BERG 1948, BADCOCK 1953 a, ILLIES 1956], c'est la seule *Haenydra* présente [BALFOUR-BROWNE 1958, HANSEN 1964, HELLEN 1947]. Mais pour l'Europe moyenne et orientale, il y a une certaine discordance entre les études hydrobiologiques et les études faunistiques et systématiques. Il semble en effet curieux qu'*H. gracilis* soit la seule *Haenydra* de ce groupe représentée dans les cours d'eau étudiés par STEINMANN [1907], BORNHAUSER [1912], THIENEMANN [1912], RÜSCHKAMP [1926], HUBAULT [1927], EIDEL [1933], ILLIES [1952 b, 1953 b], DITTMAR [1955], MIRON [1960 b], SOWA [1965]. Dans les études faunistiques effectuées dans les

mêmes régions [PRETNER 1931 a, D'ORCHYMONT 1930 c, HORION 1949, HOCH 1952, HRBÁČEK 1951, IENISTEA 1959, 1962] figurent toute une série de formes de montagne du groupe *gracilis*, comme *H. excisa* KIESENWETTER, 1849, *H. belgica* D'ORCHYMONT, 1930 et *H. saga* D'ORCHYMONT, 1930. ENGELHARDT seul [1951], à ma connaissance, cite la capture d'*H. excisa*. Il est regrettable qu'il n'ait pas été précisé, dans les études les plus récentes, si les édéages de tous les mâles ont bien été examinés.

Pour l'Italie, enfin, on dispose des données nombreuses et détaillées de BINAGHI [1958, 1959, 1960, 1961, 1963]. Mais pour des causes d'ordre biogéographique, les points de comparaison se limitent à la proportion relative des *Haenydra* et des *Hydraena* s. s., à la présence d'*H. truncata* et à celle d'*H. saga* et de formes voisines (sub nom. *H. emarginata* in BINAGHI 1958, 1959, CAPELLARO 1959, cf. BERTHÉLEMY 1964 a).

Les relevés de BINAGHI [*op. cit.*] montrent que les parties les plus élevées des réseaux hydrographiques sont habitées, en Italie continentale, par *H. saga* et *H. lapidicola* KIESENWETTER, 1849; cette dernière espèce appartient au groupe *polita*. Dans les Apennins, on trouve en altitude soit des espèces du groupe *gracilis*, comme *H. sammitica* FIORI [D'ORCHYMONT 1930 c], *H. solarii* PRETNER, 1930, ou *H. boloniensis* CHIESA, 1959, soit une espèce du groupe *polita*, *H. plumipes* REY, 1885. Toutes ces espèces occupent des biotopes voisins de ceux d'*H. emarginata* et *H. saga* dans les Pyrénées et d'*H. producta* dans le Massif central.

Mais le fait le plus caractéristique est l'absence d'*H. gracilis*, sauf dans les relevés de Vénétie Julienne [BINAGHI 1963]. C'est *H. heterogyna* BEDL, 1898 qui semble jouer en Italie le rôle tenu par *H. gracilis* dans le sud de la France. C'est en effet l'*Haenydra* la plus fréquente dans les stations de basse et moyenne altitude à forte proportion d'*Hydraena* s.s. Au point de vue quantitatif, elle prédomine dans ces prélèvements comme *H. gracilis* dans le Volp ou le Céret [BERTHÉLEMY et CLAVEL 1961]. Ses rapports avec *H. truncata*, enfin, sont les mêmes. Sur 49 relevés de Lombardie, du Piémont, de Ligurie, d'Emilie et de Toscane où figure *H. heterogyna*, 31 contiennent aussi *H. truncata*. Ces 31 stations sont situées à une altitude moyenne plus élevée (700 m) que celles où se trouve *H. heterogyna* seule (520 m).

Comme dans le cas d'*H. saga* et d'*H. producta*, il ne s'agit pas de vicariance géographique simple. *H. heterogyna* est même plus éloignée d'*H. gracilis* que ne le sont l'une et l'autre les deux espèces précitées : la partie distale de son édéage est réduite et ses élytres sont peu bombées, comme chez *H. polita*. Il sera intéressant d'étudier, dans les Alpes maritimes françaises et italiennes comme en Vénétie Julienne, le « passage latéral » des groupements où prédo-

minent *H. gracilis* à ceux qui renferment *H. heterogyna*. Comme l'a remarqué BINAGHI [1963], *H. gracilis* est encore très abondante au voisinage des limites de son aire de répartition. En l'absence de variations brutales des conditions du milieu, cette observation est en faveur de l'hypothèse d'une concurrence directe entre espèces.

#### 4.6.2. — HADRENYA (Tableau 4.32).

TABLEAU 4.32. — Répartition des *Hadrenya*.

	<i>H. minutissima</i>	<i>H. pygmaea</i>
Espiaube . . . . .	860 r1	
Vallée d'Aure . . . . .	1 100 - 480 m	1 000 - 900 m
Lez . . . . .	750 - 430 r1	
Ribérot . . . . .	800 r1	
Balamet . . . . .	1 000 - 600 m	1 000 m
Isard . . . . .	810 m	810 m
Volp . . . . .	430 - 240 m	
R. de la Forêt . . . . .	340 r1	340 m

Comme cela a déjà été indiqué dans la comparaison des sous-genres, les *Hadrenya* occupent une position intermédiaire entre les *Haenydra* et les *Hydraena* s. s. Leur amplitude écologique correspond à peu près à la somme de celles d'*H. truncata* et d'*H. gracilis*. Mais les *Hadrenya* se différencient essentiellement par leur localisation dans les mousses. Dans le Couserans, toutes les *H. minutissima* y ont été capturées alors que les trois-quarts des *Haenydra* proviennent de prélèvements effectués parmi les pierres. Dans le Volp, 14 *H. minutissima* proviennent de mousses et 7 de pierres; la différence est hautement significative par rapport aux *Haenydra gracilis* (36 dans les mousses, 239 sous les pierres), et significative seulement par rapport aux *Hydraena* s. s.<sup>1</sup>, (21 dans les mousses, 41 sous les pierres,  $\chi^2_c = 5,48$ ).

Dans la Montagne Noire, 32 *H. minutissima* ont été capturées dans des mousses, alors que 79 *Haenydra* proviennent des mousses et 62 des pierres (différence hautement significative). Pour les *Hydraena* s. s., le nombre des individus est trop faible pour que la différence soit significative. Mais si les données numériques font défaut, d'autres observations, en particulier la présence de nombreuses *Hydraena* s. s. dans des cours d'eau dépourvus de mousses

1. Moins *H. pulchella* qui est muscicole comme les *Hadrenya*.

où les *Hadrenya* sont absentes, montrent qu'il y a la même opposition entre *Hadrenya* et *Hydraena* s. s. qu'entre *Hadrenya* et *Haenydra*.

*H. pygmaea* a toujours été rencontrée avec *H. minutissima* mais est beaucoup moins abondante. Le rapport pour les Pyrénées (8/123) est du même ordre de grandeur que celui qu'indique BINAGHI [1963] pour l'Italie. Cet auteur note aussi le caractère muscicole des deux espèces [1959, 1960, 1963], déjà indiqué par BEYER [1932] pour *H. pygmaea*.

#### 4.6.3. — HYDRAENA S.S.

##### 4.6.3.1. — Groupe *riparia* (Tableau 4.33).

TABLEAU 4.33. — Répartition des *Hydraena* s. s. du groupe *riparia*.

	<i>H. sternalis</i>	<i>H. riparia</i>
Neste . . . . .	480 m	
Vallée d'Aure . . . . .	480 m	
Ribérot . . . . .	800 m	
Volp. . . . .		430 - 240 m
R. de la Forêt . . . . .		340 m
Environs de Toulouse . . . . .		200 - 150 m

*H. sternalis* et *H. riparia* cohabitent parfois dans des ruisseaux de moyenne altitude. Mais la première a été trouvée seule dans les cours d'eau rapides et froids de la Vallée d'Aure et du Couserans tandis qu'*H. riparia* est commune dans les ruisseaux, fossés et mares de la région toulousaine.

D'ORCHYMONT [1935 a] cite *H. sternalis* à des altitudes encore plus élevées (1 400 m dans le Tech). Les relations entre les deux espèces sont les mêmes dans le bassin de l'Agout, au sud-ouest du Massif central; GALIBERT [1932] les avait confondues, mais l'examen de sa collection m'a montré qu'*H. riparia* était commune dans la plaine castraise, que les deux espèces cohabitaient sur l'Agout, au pied du Sidobre, et qu'*H. sternalis* avait été récoltée seule à 770 m. Les habitats des deux espèces se différencient de façon identique en Belgique [DERENNE 1952] et en Allemagne [HORION 1949]. En Italie, *H. sternalis* atteint 1 700 m [BINAGHI 1958]. Il est probable, enfin, qu'une partie des « *H. riparia* » signalées dans des cours d'eau assez froids du reste de l'Europe sont en fait des *H. sternalis*.

4.6.3.2. — Groupe *angulosa*.

*H. angulosa* n'a pas été rencontrée dans les cours d'eau étudiés et *H. subdepressa* n'a été trouvée que dans le cours inférieur du Volp (280 et 240 m). Elles figurent toutefois dans les collections que j'ai pu examiner, et il m'est possible de différencier leurs habitats. Comme *H. sternalis* et *H. riparia*, les deux espèces cohabitent vers 500 m [D'ORCHYMONT 1934], mais les quelques stations dont je ne connais qu'*H. angulosa* sont plus élevées que celles où *H. subdepressa* a été trouvée seule. *H. subdepressa* vit avec *H. riparia* dans la plaine toulousaine, et les parties basses du bassin de l'Agout (GALIBERT 1932, sub nom. *angustata*).

*H. subdepressa* n'est connue que dans le sud de l'Europe occidentale, des Alpes maritimes italiennes à l'Espagne. *H. angulosa* a une aire de répartition plus vaste; DERENNE [1952] note sa localisation dans les ruisseaux froids de Belgique et CHIESA [1959] dans les torrents de montagne d'Italie.

Pour la Ligurie, l'Emilie et la Toscane, on dispose en outre d'une trentaine de relevés de BINAGHI [1958, 1959, 1960] dans lesquels figure *H. angulosa*. Comme BINAGHI ne présente pas de conclusions sur l'écologie de cette espèce, j'ai comparé, pour les régions précitées, les relevés où elle figure et ceux où elle ne figure pas : dans les premiers, le total des *Haenydra* et des *Hadrenya* forme de 4 % à 98 % des *Hydraena* s. l., avec une moyenne élevée de 80 %; il s'agit de stations s'étageant de 100 à 1 400 m (moyenne 700 m).

Les seconds comprennent :

— trois récoltes faites entre 850 et 1 250 m, avec une très forte proportion d'*Haenydra* (98 % à 100 %);

— onze récoltes faites de 30 à 630 m (moyenne 300 m) avec de 0 à 35 % d'*Haenydra* et d'*Hadrenya* (moyenne 14 %);

— deux relevés intermédiaires.

Sans être aussi alticole que les *Haenydra*, *H. angulosa* vit donc à une altitude plus élevée que la plupart des *Hydraena* s. s. et ne figure jamais dans les prélèvements dépourvus d'*Haenydra*.

4.6.3.3. — *H. nigrita* et *H. cordata regularis*.

*H. nigrita* est présente dans le Volp et le Ruisseau de la Forêt (30 i.), *H. cordata regularis* dans ce dernier et le Volp à 280 et 240 m (7 i.). D'après la liste des autres stations d'où je connais ces deux espèces, leurs habitats sont voisins et il ne m'est pas encore possible d'indiquer les causes de la prédominance d'*H. nigrita* dans les Pyrénées et de celle d'*H. cordata regularis* dans le sud-ouest du Massif central. La collection Galibert en renferme un grand nombre, provenant de la partie basse du bassin

de l'Agout [GALIBERT 1932]; TH. SPYCHALOWICZ en indique quatre stations entre 300 et 440 m dans la Montagne Noire [D.E.S. non publié] et j'ai déjà noté que c'était l'*Hydraena* la plus abondante du Céret [BERTHÉLEMY et CLAVEL 1961].

Alors qu'*H. cordata regularis* n'est encore connue avec certitude que du sud de la France [BERTHÉLEMY 1965 a], *H. nigrita* est fréquente et abondante dans presque toute l'Europe [BALFOUR-BROWNE 1958, RÜSCHKAMP 1926, HORION 1949, HRBÁČEK 1951, IENISTEA 1962]. C'est aussi l'*Hydraena* s. s. la plus souvent citée dans les monographies de cours d'eau (cf. BEYER 1932 pour les citations antérieures à cette date, ILLIES 1952 b, MIRON 1960 b, SOWA 1965). L'espèce la plus voisine, *H. subimpressa*, est considérée comme très rare dans les mêmes régions, dans les travaux faunistiques [HRBÁČEK 1951, HOCH 1956] et, à la différence des « *H. gracilis* » et « *H. riparia* », les citations anciennes de cette espèce peuvent être tenues pour exactes. En Italie, sauf en Vénétie Julienne [BINAGHI 1963], *H. nigrita* est remplacée par *H. subimpressa*, qui a une fréquence et une abondance comparables d'après des relevés de BINAGHI [1958, 1959, 1960, 1961]. Il s'agit cette fois d'un phénomène classique de vicariance géographique entre espèces proches.

#### 4.6.3.4. — *H. pulchella*.

Cette espèce n'a été trouvée que dans le Volp à 430, 280 et 260 m, et le Ruisscau de la Forêt. 16 des 18 individus récoltés l'ont été dans des mousses. *H. pulchella* est plus muscicole que les autres *Hydraena* s. s. et que les *Haenydra* (différence hautement significative), ce qui confirme les remarques de BEYER [1932], de DES GOZIS [1920], reprises par DERENNE [1952], et de BINAGHI [1963]. D'après les notations écologiques de BALFOUR-BROWNE [1958], il s'agit plutôt d'une espèce phytophile, au sens large, que strictement muscicole comme les *Hadrenya*. Son absence dans les prélèvements de la Vallée d'Aure, du Couscrans et de la Montagne Noire, ainsi que sa présence dans le Volp, le Céret [BERTHÉLEMY et CLAVEL 1961] et la basse vallée de l'Agout [GALIBERT 1932] montrent qu'il s'agit d'un espèce plus fréquente en plaine, à la différence des *Hadrenya*.

### 4.7. — ÉCOLOGIE COMPARÉE DES GENRES D'ELMINTHIDAE

Comme les sous-genres d'*Hydraena*, les genres d'Elminthidae montrent un étagement net. Dans l'Estaragne, l'Espiaube et la Vallée d'Aure au-dessus de 500 m n'ont été trouvés que des *Elmis*,

des *Limnius*, des *Esolus* et quelques rares *Riolus*. Les *Dupophilus* n'y sont présents qu'au-dessous de 500 m, mais ils s'élèvent jusqu'à 1 000 m dans le Couserans. Les *Normandia* vivent dans le Lez à 430 m et dans le Volp. Des *Oulimnius*, des *Stenelmis* et des *Potamophilus*, enfin, n'ont été récoltés que dans le Volp et les deux derniers genres sont même localisés dans les stations aval, à 280 et 240 m.

Hors des Pyrénées, l'apparition des *Oulimnius* en aval des *Elmis*, *Esolus* et *Limnius* a été indiquée par BERTRAND [1946] pour l'Ybbs, en Autriche, par ILLIES [1953 b] pour la Fulda, par HYNES [1961] pour un cours d'eau du Pays de Galles, par DELACHAMBRE [1963] pour des ruisseaux de la Côte-d'Or, et par STRAŠKRABA [1966] pour une rivière de Tchécoslovaquie. Pour les 52 cours d'eau d'Écosse étudiés par MORGAN et EGGLESHAW [1965], j'ai calculé l'altitude moyenne des stations où figurent des *Oulimnius* et celle des stations où n'ont été récoltés que des représentants des autres genres d'Elminthidae. L'altitude moyenne des premières est de 96 m, celle des secondes de 258 m. La largeur moyenne des cours d'eau à *Oulimnius* est légèrement supérieure à celle des cours d'eau sans *Oulimnius*, 6,9 m pour 5,7 m, sans toutefois que la différence soit significative (test de rang de Wilcoxon). Comme les nombres totaux d'individus donnés par MORGAN et EGGLESHAW sont faibles, on ne peut évidemment pas exclure la présence d'*Oulimnius* dans les cours d'eau où ils n'en n'ont pas capturés, mais on peut admettre que leur densité y est plus faible. Les *Stenelmis*, enfin, ne sont cités que des rivières d'une certaine importance [HUBAULT 1927, BERTRAND 1946, BUCK 1957, DELACHAMBRE 1963].

A l'intérieur d'une même station, les genres d'Elminthidae se répartissent inégalement en fonction du substrat. Les *Elmis* et les *Oulimnius* sont plus muscicoles que les *Esolus*, les *Limnius*, les *Dupophilus* et les *Stenelmis*. On verra ci-dessous qu'il y a des différences entre espèces, chez les *Elmis*, mais l'espèce la moins étroitement liée aux Bryophytes, *Elmis maugetii*, est encore nettement plus muscicole que les quatre autres genres cités (différences hautement significatives dans 15 stations). ANGELIER [1953 a] considère de même les *Limnius* (sub. nom. *Latelmis*) et les *Esolus* comme psammophiles, par opposition aux *Elmis*. On peut tirer la même conclusion des descriptions des stations et des données numériques de PERCIVAL et WHITEHEAD [1930]. HYNES [1961] a montré que la proportion des *Elmis* par rapport à l'ensemble de la faune était maximale dans les mousses et celle des *Esolus* sous les pierres. MAITLAND [1964] a noté la prédominance des *Limnius* sur un fond sableux et, en Finlande, SAARINEN [1938] a distingué les biotopes des *Elmis* et des *Oulimnius* de ceux des *Limnius* d'après des critères semblables.



Si les *Esolus* sont abondants dans les cours d'eau étudiés ici, j'ai relevé dans la littérature l'existence de toute une série de stations où ils sont absents ou très rares, sans trouver de caractères communs aux biotopes correspondants. Le régime alimentaire des *Esolus* ne présente pas de particularité notable [JONES 1951, 1958] mais les pièces buccales de la larve et de l'imago diffèrent de celles des autres Elminthidae [BEIER 1948]. Elles paraissent peu appropriées au raclage du substrat décrit par DELACHAMBRE [1964] chez les *Riolus* et *Limnius* et il est possible que le mode de nutrition des *Esolus* soit responsable de leur absence dans certains cours d'eau.

Les *Riolus* sont beaucoup plus nombreux dans le Volp que dans les autres cours d'eau étudiés. Leur préférence pour les terrains calcaires est connue depuis longtemps [FACH 1889, in REITTER 1911 et in HORION 1955] et a toujours été confirmée [HUBAULT 1927, BEYER 1932, GEIJSKES 1935, DITTMAR 1955]. Inversement, toutes les stations d'où j'ai examiné des récoltes abondantes de *Dupophilus brevis* sont situées en terrain siliceux : Montagne Noire et Sidobre (récolte Th. Spykalowicz et Coll. Galibert), Haut Morvan (Coll. Champenois), Limousin (Coll. Alluand), Auvergne (Coll. Bertrand), Pays Basque (M. Thibault leg.). MAYET [1904] notait déjà son abondance dans les Albères (Pyrénées-Orientales). Comme le montre la capture de quelques exemplaires dans le Volp, ou la Garonne à 150 m, ce n'est toutefois pas un silicicole strict.

Enfin, PERCIVAL et WHITEHEAD [1930] avaient noté la rareté des larves d'Elminthidae en courant rapide, sans donner d'autres précisions systématiques. Les localisations des larves et des adultes sont comparées ci-dessous dans le cadre de chaque espèce et la même conclusion générale se dégage de ces comparaisons.

#### 4.8. — ÉCOLOGIE COMPARÉE DES ESPÈCES D'ELMINTHIDAE

##### 4.8.1. — ELMIS.

##### 4.8.1.1. — Groupe *mauetii* (Tableau 4.34).

###### a) *E. maugetii* et *E. aenea*.

*E. maugetii* s'élève moins haut qu'*E. aenea* dans la Vallée d'Aure et a seule été capturée dans la Garonne à 150 m et dans des ruisseaux de la plaine toulousaine. Les autres cours d'eau sont situés dans la zone commune aux deux espèces.

Dans les stations où *E. aenea* et *E. maugetii* cohabitent intervient un autre type de différenciation des habitats. La proportion des *E. aenea* est toujours plus élevée dans les prélèvements faits dans

les Bryophytes. La différence est hautement significative dans le Ribérot à 800 m, l'Isard à 850 m, le Balamet à 1 000 m, le Volp à 430 m. On observe des variations de même sens ailleurs, mais la différence n'est pas significative par suite du nombre insuffisant d'individus de l'une des deux espèces. Dans le Ruisseau de la Forêt, par exemple, 466 *Elmis* ont été récoltés. La proportion d'*E. aenea* est plus forte dans les mousses et les hépatiques mais *E. maugetii* est trop peu abondante dans les deux cas et le  $\chi^2$  est égal à 2,56 (seuil de confiance à 95 % : 3,84).

TABLEAU 4.34. — Répartition des *Elmis* du groupe *maugetii*.

	<i>E. aenea</i>	<i>E. coiffaiti</i>	<i>E. maugetii</i>
Estaragne. . . . .	2 000 m		
Esplaube . . . . .	1 480 - 800 m (214 i)	815 m (1 i)	
Neste. . . . .	2 300 - 450 m	800 - 450 m	800 - 450 m
Lez. . . . .	1 080 - 430 m	1 080 - 430 m	1 080 - 430 m
Orle . . . . .	1 000 - 660 m	850 - 660 m	1 000 - 660 m
Ribérot . . . . .	800 m	800 m	800 m
Balamet . . . . .	1 000 - 600 m	1 000 - 600 m	1 000 - 600 m
Isard . . . . .	810 m	810 m	810 m
Volp . . . . .	460 - 240 m	430 - 240 m	460 - 240 m
R. de la Forêt . . . . .	340 - 330 m	340 m	340 - 330 m
Env. de Toulouse . . . . .			250 - 140 m

Pour étudier la proportion des deux espèces dans les stations d'un même cours d'eau, on ne peut donc comparer entre eux que des prélèvements effectués sur un même substrat. Dans la station « Orle - 1 000 m », 56 imagos d'*E. aenea* ont été capturés sous les pierres; la présence d'*E. maugetii* n'a pu être mise en évidence que par la capture de 4 larves dans les mousses (pour 119 larves d'*E. aenea*). A 650 m, ont été capturés 8 *E. aenea* et 25 *E. maugetii* (différence hautement significative par rapport au prélèvement à 1 000 m). Le même remplacement d'*E. aenea* par *E. maugetii* s'observe aussi dans les mousses : dans le Balamet à 1 000 m, les prélèvements effectués dans les émissaires des sources renferment 16 *E. aenea* pour 1 *E. maugetii*. Ceux du ruisseau où se jettent ces émissaires contenaient 53 *E. aenea* et 50 *E. maugetii* dans un des bras du ruisseau, 23 *E. aenea* et 33 *E. maugetii* dans un autre bras. Dans les deux cas, la différence est hautement significative par rapport aux prélèvements faits dans les émissaires. Plus bas, à 600 m, la proportion d'*E. aenea* est encore plus faible : 5 imagos pour 22 *E. maugetii*. La différence n'est pas significative par

rapport au bras du ruisseau à 1 000 m où les *E. maugetii* sont déjà plus nombreux ( $\chi^2 = 3,07$ ), mais elle est hautement significative par rapport à l'autre bras, ainsi que si l'on compare globalement l'ensemble des deux prélèvements effectués à 1 000 m à celui de 600 m ( $\chi^2 = 8,11$  et 6,90).

TABEAU 4.35. — Nombre d'imagos d'*Elmis aenea* et *E. maugetii* récoltés dans le Ruisseau de la Forêt et dans le Volp.

	Ruisseau de la Forêt		Volp		
	340 m	330 m	430 m	280 m	240 m
<i>E. aenea</i> .....	79	12	7	2	1
<i>E. maugetii</i> .....	9	8	18	44	59

Dans le Volp et le Ruisseau de la Forêt, la proportion des imagos d'*E. aenea* dans les prélèvements effectués sous les pierres décroît de même d'amont en aval (Tableau 4.35). La différence entre le Ruisseau de la Forêt à 340 m et à 330 m est hautement significative, celle entre le Volp à 430 m et le Volp à 280 m est significative.

Pour les larves des trois derniers stades, la différence est hautement significative entre les deux stations du Ruisseau de la Forêt ainsi qu'entre les trois stations du Volp (tableau 4.36).

TABEAU 4.36. — Nombre de larves d'*Elmis aenea* et *E. maugetii* récoltées dans le Ruisseau de la Forêt et dans le Volp.

	Ruisseau de la Forêt		Volp		
	340 m	330 m	430 m	280 m	240 m
<i>E. aenea</i> .....	140	12	28	14	1
<i>E. maugetii</i> .....	13	16	5	23	50

Dans le Volp et le Ruisseau de la Forêt, il a été possible de mettre en évidence une différence entre l'habitat des adultes et celui des larves. Le rapport du nombre des larves des trois derniers stades à celui des imagos de la même espèce est en effet plus grand en courant lent qu'en courant rapide.

Chez *E. aenea*, la différence est hautement significative pour les prélèvements effectués sous les pierres et dans les Bryophytes du Ruisseau de la Forêt à 340 m; elle est significative pour les pierres du Volp à 280 m.

Chez *E. maugetii*, la différence est hautement significative pour les prélèvements effectués sous les pierres du Volp à 430 m, significative pour ceux du Volp à 240 m, ainsi que pour les Bryophytes du Ruisseau de la Forêt à 340 m.

Lors des lavages de mousses, effectués à l'aide d'un filet fin, les trois derniers stades larvaires ne pouvaient échapper plus facilement que les imagos en courant rapide; l'inverse est également exclu en courant lent.

Enfin, il faut revenir sur la question des cycles, abordée précédemment dans une autre publication [BERTHÉLEMY et DE RIOLS 1965]. En effet, en étudiant la densité absolue des imagos, ILLIES [1952 b] a supposé l'existence d'un cycle d'un an et demi pour *E. aenea* (sub. nom. *Helmis maugei*) et HYNES [1961] a admis la vraisemblance de cette hypothèse. L'étude de la proportion relative des différents stades larvaires et des imagos ne la confirme pas [BERTHÉLEMY et DE RIOLS 1965]. STEFFAN [1961], note d'autre part qu'*E. aenea* vit sous les pierres au printemps et dans les *Fontinalis* en été. Il est donc nécessaire de tenir compte de migrations possibles à l'intérieur du cours d'eau, peut-être même à l'extérieur pour ces insectes amphibiens. Comme on ignore, en outre, le temps que mettent les imagos à regagner l'eau après la nymphose, qui a lieu à terre, il est préférable de ne pas déduire le cycle biologique des variations de densité absolue. Il y a d'ailleurs divergence entre ILLIES et HYNES au sujet des *H. gracilis* (op. cit.) : le premier considère leur densité comme constante et la prend comme référence pour le calcul de la proportion d'*E. aenea*; le second note qu'elle présente deux valeurs maximales annuelles.

D'après nos données [BERTHÉLEMY et DE RIOLS 1965], les variations du rapport du nombre des larves à celui des imagos présentent un rythme annuel. Le cycle biologique peut être soit annuel également, soit bisannuel, si l'on admet comme BEIER [1948] que les imagos vivent près d'un an avant de pondre.

Le remplacement d'*E. aenea* par *E. maugetii*, d'amont en aval, a été observé ailleurs dans les Pyrénées. Dans un affluent de l'Ariège, l'Hers Vif, ont été récoltés : à 650 m, 105 *E. aenea* pour 18 *E. maugetii*; à 520 m, 59 *E. aenea* pour 31 *E. maugetii*; à 390 et 368 m, aucune *E. aenea* et 44 *E. maugetii* (récoltes de Riols). La différence est hautement significative dans les deux cas.

Dans la Montagne Noire (récoltes Th. Spykalowicz), *E. aenea* est présente seule dans 6 cours d'eau de 0,6 à 2 m de large, situés entre 500 et 800 m; *E. maugetii* a été trouvée seule dans deux cours d'eau de 4 m de large, à 229 et 395 m; les deux espèces cohabitent dans dix stations intermédiaires.

*E. aenea* et *E. maugetii* ne peuvent être distinguées de façon sûre que par l'examen des édéages et on ne peut tenir compte des travaux antérieurs à l'étude de STEFFAN [1958]. Cet auteur les considère comme des vicariantes écologiques [STEFFAN 1961]. PERCIVAL et WHITEHEAD [1929] et HYNES [1961, tableau 5], ont noté le caractère muscicole d'*E. aenea* (sub nom. *Helmis maugei*). Comme *E. aenea* existe seule en Grande-Bretagne, il est possible de retenir ces indications. Par contre, des divergences comme celle de MARLIER [1951, p. 27] et NIETZKE [1937] peuvent s'expliquer par des confusions entre les deux espèces.

b) *E. coiffaiti*

*E. coiffaiti* a une amplitude écologique comparable à celle d'*E. maugetii*. Comme cette dernière, elle est absente en haute altitude dans la Vallée d'Aure.

C'est une espèce muscicole comme *E. aenea*. La différence par rapport à *E. maugetii* est hautement significative pour les prélèvements du Ribérot à 800 m, de l'Isard à 810 m, du Balamet à 1 000 m, et significative pour le Balamet à 600 m. Le même phénomène apparaissait déjà dans une station du Céret (différence hautement significative) mais il n'en avait pas été fait état dans la publication consacrée aux Coléoptères de ce cours d'eau [BERTHÉLEMY et CLAVEL 1961]. Par comparaison avec *E. aenea*, la proportion d'*E. coiffaiti* dans les Bryophytes est plus élevée dans un cas, moins élevée dans trois autres, sans jamais que la différence soit significative.

D'amont en aval, dans l'Orle (pierres) et le Balamet (Bryophytes et pierres), la proportion d'*E. coiffaiti* par rapport à *E. aenea* croît régulièrement comme celle d'*E. maugetii*.

La rareté d'*E. coiffaiti* dans le Volp amène à faire intervenir un nouvel élément de différenciation. Sur plusieurs centaines d'*Elmis*, *E. coiffaiti* n'y est représentée que par 1 imago à 430 m, 1 larve à 290 m, 3 imagos à 280 m, 3 imagos à 240 m et 2 larves dans le ruisseau de la Forêt. *E. coiffaiti* descend jusqu'au voisinage de la mer en Bretagne, en Gironde, dans les Basses-Pyrénées et les Pyrénées-Orientales; aucun facteur altitudinal ne peut donc être invoqué. D'après la soixantaine de stations françaises dont je connais *E. coiffaiti*, cette espèce est plus fréquente et atteint son abondance maximale en terrains siliceux. Sa rareté dans le Volp semble être due à la forte teneur en calcaire de l'eau. Inversement,

*E. aenea* descend plus bas dans les régions calcaires et il est possible qu'il y ait concurrence directe entre les deux espèces.

#### 4.8.1.2. — Autres *Elmis*.

*Elmis perezii* n'est connue avec certitude que des Basses-Pyrénées et son habitat a été précisé par BERTRAND [1946, 1950].

Un imago d'*E. obscura* a été capturé dans le Volp à 290 m. Cette espèce de basse et moyenne altitude est considérée comme rare dans toute son aire de répartition [HORION 1955, BUCK 1957].

Le cas d'*E. latreillei* est plus curieux. Elle est assez répandue en Europe moyenne, dans les sources, leurs émissaires et les ruisselets froids [RÜSCHKAMP 1926, HUBAULT 1927, GEIJSKES 1935, BEIER 1948, HORION 1955, DITTMAR 1955]. Les exemplaires cités dans le chapitre III proviennent de Gavarnie et ceux des Pyrénées espagnoles du Val d'Aran (Collection Sajus). Dans les deux cas, le biotope exact n'était pas précisé sur les étiquettes et il serait intéressant de trouver de nouvelles stations pyrénéennes de cette espèce.

#### 4.8.2. — *ESOLUS* (Tableau 4.37).

TABLEAU 4.37. — Répartition des *Esolus*.

	<i>E. angustatus</i>	<i>E. parallelepipedus</i>	<i>E. pygmaeus</i>
Estaragne . . . . .	2 000 m		
Espiaube . . . . .	1 480 - 815 m		
Neste . . . . .	2 200 - 800 m	480 m	
Vallée d'Aure . . . . .		1 000 - 480 m	
Lez. . . . .	1 080 - 430 m	430 m	
Orle . . . . .	1 000 - 660 m	860 - 660 m	
Ribérot . . . . .	800 m	800 m	
Balamet . . . . .	1 000 m	1 000 - 600 m	
Isard . . . . .	810 m		
Volp . . . . .		460 - 240 m	460 - 240 m
R. de la Forêt . . . . .		340 - 330 m	340 m
Garonne . . . . .		140 m	140 m
Envir. de Toulouse..		200 - 140 m	200 - 140 m

D'amont en aval, le remplacement d'*E. angustatus* par *E. parallelepipedus* est net dans la Vallée d'Aure et le Couserans. Dans cette dernière région, *E. angustatus* est plus abondant dans toutes les stations du tableau 4.37 où cohabitent les deux espèces. Dans

le Balamet à 1 000 m, *E. angustatus* vit seul dans les émissaires de sources; *E. parallelepipedus* n'apparaît que dans le ruisseau où se jettent ces émissaires. Dans l'Orle, le rapport du nombre des larves à celui des imagos est plus élevé sur les bords qu'en plein courant; la différence, toutefois, n'est pas significative.

La proportion d'*E. pygmaeus* par rapport à *E. parallelepipedus* croît d'amont en aval dans le Volp. Là encore intervient une différence de localisation à l'intérieur d'une même station. A 240 m, la proportion d'*E. pygmaeus* par rapport à *E. parallelepipedus* est plus forte en courant lent qu'en courant rapide, à la fois pour les larves et les adultes. Chez *E. parallelepipedus*, les larves sont proportionnellement plus abondantes que les adultes en courant lent. La différence est hautement significative dans tous les cas.

Il n'y a pas, par contre, de différence significative entre la localisation des larves et des adultes d'*E. pygmaeus*.

Au point le plus bas du Volp, *E. parallelepipedus* est encore l'*E. solus* le plus abondant en valeur absolue. Dans la Garonne à 140 m, par contre, ce sont les *E. pygmaeus* qui prédominent.

Dans la Montagne Noire, on observe aussi le remplacement d'amont en aval d'*E. angustatus* par *E. parallelepipedus* [TH. SPYKALOWICZ, D.E.S. non publié]. *E. angustatus* a été trouvé seul dans quatre stations situées entre 660 et 840 m, sur des cours d'eau de 1 à 3 m de large; les deux espèces coexistent dans cinq stations situées entre 300 et 780 m (largeur 1 à 4 m); *E. parallelepipedus* a été récolté seul dans quatre stations situées entre 200 et 400 m (largeur 3,5 à 5 m). Un individu d'*E. pygmaeus*, enfin, a été trouvé à 200 m dans un cours d'eau de 3,5 m de large environ. Plus bas, l'espèce est assez commune dans la plaine castraise (GALIBERT 1932; exemplaires vérifiés dans sa collection).

En Europe moyenne, l'étagement des trois espèces est indiqué par HORION [1955] et STEFFAN [1961]. ILLIES a nettement mis en évidence le remplacement d'*E. angustatus* par *E. parallelepipedus* dans la Fulda et STRAŠKRABA [1966] a retrouvé le même phénomène dans deux rivières de Tchécoslovaquie. La présence d'*E. parallelepipedus* [DITTMAR 1955] ou même celle d'*E. pygmaeus* [GEIJSKES 1935] dans des sources, alors qu'*E. angustatus* se trouve dans les cours d'eau qui en sont issus, sont des cas particuliers qu'il serait intéressant de reprendre en détail. HORION [1955], enfin, note la capture d'*E. pygmaeus* par une méthode comparable à celle utilisée pour les prélèvements de faune interstitielle; ce fait s'accorde bien avec la faible rhéophilie signalée ci-dessus pour cette espèce.

## 4.8.3. — OULIMNIUS.

Absents des récoltes de la Vallée d'Aure et du Couserans, *O. tuberculatus* et *O. troglodytes* ont été capturés dans tout le Volp et dans la Garonne à 140 m. Comme chez les *Elmis* et les *Esolus*, les larves sont plus abondantes en courant lent, pour les deux espèces : il y a trois cas hautement significatifs et trois autres cas de même sens mais non significatifs pour *O. tuberculatus* et deux cas hautement significatifs pour *O. troglodytes*.

La proportion d'*O. troglodytes*, d'autre part, est plus forte en courant rapide qu'en courant lent. Pour les adultes, la différence est hautement significative dans le Volp à 240 m, de même sens mais non significative à 280 m ( $\chi^2_c = 1,97$ ). Pour les larves, elle est hautement significative dans trois cas, à 430, 280 et 240 m. Les deux espèces ont été fréquemment citées de la zone littorale des lacs et il est possible que la vitesse du courant ne joue pas un rôle direct dans cette localisation, mais qu'elle agisse par l'intermédiaire de l'envasement ou des différences de la couverture biologique.

Dans la Montagne Noire, *O. tuberculatus* et *O. troglodytes* ont été récoltés jusqu'à une altitude de 800 m (récoltes Th. Spykallowicz et Collection Galibert); leurs habitats ne diffèrent pas nettement. *O. rivularis* est moins fréquent et ne dépasse pas 350 m.

Dans le reste de la France, *O. tuberculatus* et *O. troglodytes* sont le plus souvent associés; le premier cité est toutefois un peu plus commun. *O. rivularis* vit soit en plaine, soit à moyenne altitude dans les stations où l'ensemble des *Oulimnius* représente une fraction importante des Elminthidae (rivières du Céret [BERTHÉLEMY et CLAVEL 1961] et de la Massane [NICOLAU-GUILLAUMET 1959]). Ailleurs en Europe, *O. tuberculatus* et *O. troglodytes* ont été trop souvent confondus avant le travail de STEFFAN [1958] pour que toutes les citations bibliographiques puissent être acceptées sans réserves.

## 4.8.4. — LIMNIUS (Tableau 4.38).

L'étude de l'ornementation de la larve [BERTHÉLEMY et SCRA-GIOTTI 1965]<sup>1</sup> et celle du sac membraneux de l'édéage [ILLIES 1953 a, STEFFAN 1961] montrent que *L. opacus* est proche de *L. perrisi* et *L. intermedius* de *L. volckmari*. La grande taille et les téguments luisants de *L. volckmari* et de *L. perrisi*, les dimensions plus faibles et la matité de *L. opacus* et *L. intermedius* sont dus à un phéno-

1. La description de la larve de *L. intermedius* est en cours de rédaction.



mène de convergence sur lequel je reviendrai ci-dessous. A l'intérieur de chacun des couples d'espèces ainsi définis, le remplacement d'amont en aval d'une espèce par l'autre est très net (Tableau 4.38).

TABLEAU 4.38. - Répartition des *Limnius*.

	<i>L. perrisi</i>	<i>L. opacus</i>	<i>L. volckmari</i>	<i>L. intermedius</i>
Estaragne. . . . .	2 000 m			
Espiaube. . . . .	1 480 - 800 m		860 m	
Neste . . . . .	2 100 - 800 m	800 - 480 m	1 400 - 480 m	
Saint-Béat . . . . .				500 m
Lez . . . . .	1 080 - 430 m	1 080 - 430 m	1 080 - 430 m	
Orle . . . . .	860 - 660 m	660 - 660 m	860 - 660 m	
Ribérot . . . . .	800 m	800 m	800 m	
Balamet . . . . .	1 000 - 600 m	1 000 - 600 m	1 000 - 600 m	
Isard . . . . .	810 m	810 m	810 m	
Volp . . . . .		460 - 240 m	460 - 240 m	280 - 240 m
R. de la Forêt. . .		340 - 330 m	340 - 330 m	
Garonne . . . . .		140 m	140 m	140 m

Dans l'Espiaube, les adultes de *L. perrisi* se montrent plus muscicoles que les larves (différence hautement significative). Dans l'Orle, ces larves sont proportionnellement plus abondantes que les adultes sur les bords qu'en plein courant. La différence est significative dans un cas, non significative mais de même sens dans un autre. Il en est de même dans le Volp pour *L. opacus* et *L. volckmari* mais la différence n'est jamais significative.

Dans la Montagne Noire, d'après les récoltes de Th. Spykalowicz, *L. perrisi* a été capturé seul dans sept cours d'eau de 0,5 à 2 m de large situés de 320 à 800 m d'altitude (moyenne 675 m). *L. opacus*, d'autre part, n'apparaît que dans trois cours d'eau de 3 à 4 m de large situés à 200, 395 et 680 m. *L. volckmari*, enfin, a été trouvé tantôt avec l'une, tantôt avec l'autre des deux espèces. Dès 1932, GALIBERT notait, pour le bassin de l'Agout, que *L. perrisi* vivait dans les régions montagneuses, que *L. volckmari* était commun en plaine et en montagne, alors que *L. opacus* était commun surtout en plaine. L'examen de sa collection m'a montré qu'il avait également capturé *L. intermedius* dans la plaine castraise (= *Latelmis Mülleri* pro parte in GALIBERT 1932), en compagnie de *L. muelleri*. Ces deux dernières espèces cohabitent aussi dans l'Hers Mort, dans les environs immédiats de Toulouse.

Il y a, en outre, un décalage entre les deux couples d'espèces. *L. perrisi* s'élève plus haut que *L. volckmari* et *L. opacus* plus

haut également que *L. intermedius*. Ce décalage se retrouve même dans le détail : sur le Balamet à 1 000 m, les émissaires des sources n'hébergent que *L. perrisi*, le ruisseau *L. perrisi*, *L. volckmari* et *L. opacus*. La répartition de *L. volckmari* coïncide presque avec celle de *L. opacus*. *L. volckmari* est toutefois un peu plus alticole : il a été récolté sans *L. opacus* dans cinq stations de la Vallée d'Aure situées à plus de 1 000 m<sup>1</sup>. Dans le Volp à 430 m et dans le Ruisseau de la Forêt, *L. volckmari* et *L. opacus* sont en nombres comparables : 7 imagos et 26 larves de *L. volckmari*, 9 imagos et 28 larves de *L. opacus*. A 280 et 240 m, *L. opacus* est plus abondant : 19 imagos et 40 larves de *L. volckmari*, 144 imagos et 287 larves de *L. opacus*. La différence est hautement significative pour les adultes et pour les larves.

Dans le reste de l'Europe, les auteurs ont surtout insisté sur le remplacement de *L. perrisi* par *L. volckmari*, auquel se joint ou non *L. opacus* [RÜSCHKAMP 1926, BERTRAND 1946, 1950, 1965, ILLIES, 1950, 1952 b, 1953 a, 1955 b, HORION 1955, STEFFAN 1961]. Comme je l'ai indiqué ci-dessus, l'étude de l'affinité phylogénique permet de mettre en évidence un phénomène de double vicariance écologique encore plus schématique.

Il semble d'autre part que *L. muelleri* occupe une position analogue à celle de *L. intermedius*. Les modalités du « passage latéral », dans le centre et le sud de la France, devront être précisées. En Espagne, enfin, *L. perrisi perrisi* est remplacé par des sous-espèces qui occupent des biotopes semblables [BERTHÉLEMY 1964 b, BERTRAND 1965].

#### 4.8.5. — RIOLUS ET NORMANDIA (Tableau 4.39).

TABLEAU 4.39. — Répartition des *Riolus* et *Normandia*.

	<i>R. subviolaceus</i>	<i>R. cupreus</i>	<i>N. nitens</i>
Espiaube . . . . .	1 280 - 815 m		
Neste . . . . .	2 300 m		
Lez . . . . .	750 - 430 m		430 m
Orle . . . . .	860 m		
Ribérot . . . . .	800 m		
Isard . . . . .	810 m		
Volp . . . . .		430 - 240 m	430 - 240 m
R. de la Forêt. . . . .	340 - 330 m	340 - 330 m	
Env. de Toulouse . . . . .		200 m	200 - 140 m

1. Cette observation est postérieure à ma communication sur « L'écologie comparée des Plécoptères, des *Hydraena* et des Elminthidae dans les Pyrénées », à paraître dans les *Verh. int. Ver. Limnol.*

La superposition de *R. subviolaceus* et de *R. cupreus* est très nette et il y a remplacement d'amont en aval dans l'ensemble formé par le Ruisseau de la Forêt et le Volp à 280 et 240 m. *N. nitens*, d'autre part, est moins abondante que *R. cupreus* dans le Volp à 430 m, plus abondante à 280 et 240 m et la différence est hautement significative.

Les larves de *R. cupreus* sont proportionnellement plus abondantes en courant lent que les adultes (différence hautement significative dans une station). La répartition des différentes espèces par rapport au substrat n'a pu être clairement établie. Les eaux de la Vallée d'Aure et du Couserans ont une teneur en calcaire moyenne et *R. subviolaceus*, peu abondant, a toujours été capturé dans des mousses. Dans le Ruisseau de la Forêt et le Volp à 430 m, *R. cupreus* occupe une position intermédiaire entre les espèces muscicoles, comme *E. aenea*, et les *Esolus* ou les *Limnius*. Larves et adultes vivant surtout dans les encroûtements calcaires, il est possible que la méthode de prélèvement utilisée soit moins efficace pour ces animaux que pour les autres Elminthidae, et que l'espèce soit plutôt pétricole, comme l'indiquent BEYER [1932], GEIJSKES [1935] et DELACHAMBRE [1963].

Dans la Montagne Noire proprement dite, aux eaux acides et très peu minéralisées (alcalinité inférieure à 0,5 mval/l), aucun *Riolus* ou *Normandia* n'a été récolté par Th. Spykalowicz. Quelques rares *R. subviolaceus* et une *N. nitens* ont été capturés sur le pourtour du massif, dans des eaux à pH légèrement basique (7,4) et dont l'alcalinité est de 0,6 à 0,9 mval/l. D'après l'examen de sa collection, GALIBERT [1932] avait confondu les trois espèces et récolté *R. cupreus* et *N. nitens* dans la basse vallée de l'Agout.

La superposition de *R. subviolaceus* et *R. cupreus* a été notée en Côte-d'Or par DELACHAMBRE [1963]; elle est connue également en Europe moyenne [BEYER 1932, HORION 1955, STEFFAN 1961] et HORION (ibid.) indique la localisation de *N. nitens* dans les rivières.

#### 4.9. — ÉCOLOGIE COMPARÉE D'ESPÈCES APPARTENANT A DES GROUPES DIFFÉRENTS.

Seules ont été envisagées jusqu'ici les caractéristiques écologiques qui opposent globalement l'ensemble des espèces d'un groupe à celles d'un autre, ou les diverses espèces d'un même groupe entre elles. Certains types de différenciation se retrouvent parallèlement dans plusieurs de ces groupes. Nous allons maintenant rechercher s'il est possible, à l'aide de ces critères, de situer les unes par rapport aux autres la plupart des espèces étudiées.

#### 4.9.1. — Substrat.

Le caractère plus ou moins muscicole des imagos de Coléoptères représente le cas le plus simple. A l'exception des *Hydraena* s. s., pour lesquelles je ne disposais pas d'un matériel assez abondant, j'ai comparé deux à deux les proportions de toutes les espèces dans les prélèvements faits sous les pierres et dans les Bryophytes. Dans le tableau 4.40<sup>1</sup>, une espèce d'une ligne donnée, *Limnius perrisi*, par exemple, est comparée successivement aux espèces de toutes les colonnes. Le rapport du nombre des *L. perrisi* à celui des *Haenydra emarginata* dans les récoltes effectuées dans les mousses ne présente pas de différence significative avec le rapport des nombres de ces deux espèces capturées sous les pierres des mêmes stations (signe ~). Il en est de même pour les trois *Haenydra* suivantes. *H. polita* n'a pas été capturée avec *L. perrisi* (case vide). *L. perrisi* est significativement moins muscicole que les *Hadrenya* et les *Elmis* (signe —) et plus muscicole qu'*E. angustatus* (signe +).

Un tel tableau pourra être complété par l'adjonction de certains groupes qui vivent aussi dans les cours d'eau à l'état adulte, comme les Hydracariens.

Chez les Plécoptères, par contre, il serait nécessaire de distinguer, pour chaque espèce, des classes basées sur la taille des larves. Aussi des données purement comparatives ne présenteraient-elles guère d'avantages pratiques. Il sera préférable de passer directement de l'étape préliminaire, où l'on distingue subjectivement des larves « abondantes dans les mousses » ou « plutôt pétricoles », à celle où des nombres absolus pourront être obtenus, par rapport au poids des mousses ou à la surface du substrat. Comme je l'ai indiqué au premier chapitre, les résultats ne sont en rapport avec le travail nécessité par des recherches de ce type que lorsque la systématique larvaire est suffisamment bien connue pour que la plus grande partie du matériel soit déterminable.

#### 4.9.2. — Période de vol des Plécoptères.

Dans les tableaux de répartition de la section 4.4 ont été portés les mois limites d'apparition des adultes de Plécoptères. Dans chaque station, les périodes de vol sont en général plus brèves et les différentes espèces se succèdent avec régularité. Cette succession est susceptible d'une représentation analogue à celle qui vient d'être exposée, en ajoutant toutefois quelques symboles supplémentaires.

1. Tableau hors-texte.

Les signes + (ou —) indiquent que l'espèce de la ligne apparaît plus tard (ou moins tard) que l'espèce de la colonne et que les périodes de vol se chevauchent. Les signes ++ et -- — notent le même phénomène, mais sans chevauchement. Les périodes de vol différent aussi par leur longueur et la période de vol d'une espèce peut englober celle d'une autre (signe  $\supset$ ) ou être incluse ( $\subset$ ). En combinant les signes précédemment définis, il est possible de préciser qu'une espèce apparaît au même moment qu'une autre et est aussi capturée plus tard (signe  $\supset +$ ), ou est plus précoce et disparaît en même temps (signe  $\supset --$ ). Inversement, le signe  $\subset -$  indique l'inclusion au début de la période de vol, le signe  $\subset +$  à la fin.

Le tableau 4.40 A<sup>1</sup> permet en outre de situer chaque espèce, par rapport à toutes celles qui vivent dans les mêmes stations, de façon plus souple que ne le ferait un classement en catégorie : une forte proportion de signes + dans la ligne d'une espèce donnée et de signes — dans sa colonne indique une espèce tardive; l'inverse indique une espèce précoce, indépendamment des dates réelles qui varient avec les lieux de récoltes.

#### 4.9.3. - Remplacement d'amont en aval.

Très fréquemment, les espèces d'un même groupe se remplacent d'amont en aval avec régularité, et l'on a vu que les positions relatives mises en évidence dans les Pyrénées correspondaient bien aux observations faites dans le reste de l'Europe.

Il ne s'agit pas là de relations écologiques propres aux Plécoptères et aux Coléoptères. Les zones de Poissons et la répartition des Planaires d'eau courante sont des exemples classiques du même phénomène. Dans les cours d'eau étudiés, « *Crenobia alpina* » coexiste avec « *Polycelis felina* » dans l'Estaragne. « *Polycelis felina* » a été récoltée seule dans l'Espiaube, le Couserans et le Volp, à l'exception de la station située à 240 m où vit aussi « *Dugesia gonocephala* ».

Il y a donc concordance entre le classement en super-espèces que permet l'examen des animaux « in toto » et le schéma habituel, vieux maintenant de plus d'un demi-siècle. Comme l'a montré DAHM [1958], tout approfondissement de la question, au point de vue écologique et biogéographique, nécessite la vérification de l'homogénéité taxonomique du matériel récolté. Cette vérification, qui ne peut s'effectuer qu'à l'aide de techniques cytologiques, est particulièrement nécessaire dans les Pyrénées où existe une forme spéciale de « *P. felina* » [VANDEL 1921].

Ce phénomène étant bien établi pour plusieurs groupes d'espèces voisines, on pouvait se demander s'il était possible de concevoir un schéma général dans lequel la position de chaque espèce serait définie par rapport à celles de toutes les autres. Grâce à la distinction de variantes, liées à la nature du terrain, par exemple, le peuplement de chaque cours d'eau particulier pourrait alors se déduire de ce schéma.

Pour les *Haenydra*, les *Hadrenya* et les Elminthidae, il a effectivement été possible de construire un tableau en utilisant les mêmes symboles que pour la succession des imagos de Plécoptères dans le temps. L'espèce de la ligne se trouve soit en amont de l'espèce de la colonne, avec une zone commune (+) ou non (+ +), soit en aval, avec chevauchement (—) ou non (— —). Sa zone de répartition peut inclure la zone habitée par l'espèce de la colonne correspondante ( $\supset$ ) ou y être incluse ( $\subset$ ). Comme pour les périodes de vol, il est possible de préciser si l'inclusion se fait dans le haut ( $\supset +$ ) ou le bas ( $\supset -$ ) de la zone occupée par l'espèce la plus tolérante. Les quelques cases vides correspondent aux espèces pour lesquelles trop peu d'exemplaires ont été récoltés, comme *Hydraena polita*, ou à celles qui diffèrent surtout par leur préférence pour un certain type de terrain, comme *Riolus cupreus* et *Elmis coiffaiti*. Les quelques exemplaires de *Dupophilus brevis* et d'*E. coiffaiti* récoltés dans le Volp montrent que cette préférence n'est pas absolue, et la position relative d'amont en aval de ces espèces sera sans doute précisée ultérieurement.

Pour les Plécoptères, certaines cases vides correspondent aussi à un manque de matériel, lorsqu'il s'agit, par exemple, de comparer l'habitat de *Protonemura angelieri* à celui de beaucoup d'autres espèces. Mais d'autres sont liées à des types de différenciation écologique qui mettent en cause l'existence même d'une sériation longitudinale unique.

En effet, à partir du peuplement d'un grand fleuve, comme la Garonne en amont de Toulouse, on assiste à l'apparition et à la disparition d'espèces différentes, selon qu'on remonte des cours d'eau prenant leur source à altitude moyenne, comme le Volp, ou provenant d'altitudes plus élevées, comme le Lez, la Pique ou la Neste.

*Leuctra geniculata* et *Perlodes microcephala*, par exemple, cohabitent dans la Garonne à Toulouse. En amont de cette zone commune, *L. geniculata* vit également sur tout le cours du Volp. Par contre, *P. microcephala*, absent sur le Volp, monte plus haut que *L. geniculata* sur la Pique, la Neste, et, sans doute, le Lez.

D'une façon plus générale, les Setipalpia de grande taille sont abondants, en espèces et en individus, aussi bien dans les grandes

rivières que dans les torrents de haute altitude, et mal représentés dans les cours d'eau comme le Volp. Inversement, certaines espèces de *Nemoura*, *Amphinemura* et *Leuctra* atteignent leur densité maximale dans ces derniers et manquent dans les grandes rivières et les torrents de haute montagne.

Ce phénomène est lié à des données physiographiques assez simples. En général, lorsqu'on descend un cours d'eau, la pente diminue et le débit augmente à chaque confluence. Dans un même bassin, la corrélation entre la pente et l'altitude est suffisamment étroite pour qu'on puisse faire abstraction des exceptions et qu'on considère, au moins en première approximation, une sériation longitudinale unique correspondant à l'action conjuguée de ces deux facteurs. Mais il existe, en basse altitude, des cours d'eau de tous débits et les conditions écologiques d'un ruisseau ou d'une petite rivière de plaine ne sont assimilables ni à celles d'un grand fleuve voisin, ni à celles d'un cours d'eau de même importance situé beaucoup plus haut.

Un classement des espèces selon leur position relative d'amont en aval n'est donc réalisable que pour les formes qui réagissent de la même façon à l'action combinée de la pente, de l'altitude et des dimensions des cours d'eau. C'est le cas des *Haenya*, des Elminthidae, et de plusieurs ensembles de Plécoptères aux contours mal délimités. Ces ensembles débordent du cadre systématique utilisé dans l'exposé de l'écologie comparée des espèces et il me paraît utile d'indiquer, dans un tableau unique, les relations entre espèces éloignées, chaque fois que ces relations ne sont pas ambiguës. Il serait en effet prématuré d'établir une hiérarchie entre les critères cités ci-dessus et de scinder le tableau 4.40 B<sup>1</sup>.

Il n'y a d'ailleurs pas d'opposition fondamentale entre les types de différenciation écologique envisagés. Les deux premiers critères retenus, caractère plus ou moins muscicole des Coléoptères ou périodes de vol des Plécoptères, correspondent simplement à une bonne approximation, dans l'état actuel de nos connaissances; ils peuvent servir à d'autres groupes comme les Hydracariens, dans le premier cas, ou les Ephéméroptères et les Trichoptères, dans le second. Ultérieurement, de nouveaux résultats amèneront sans doute la distinction de plusieurs sortes de muscicoles, en fonction des diverses espèces de Bryophytes, et montreront que tous les Plécoptères ne réagissent pas de la même façon aux conditions météorologiques. En étudiant un seul cours d'eau, ou en faisant abstraction des Plécoptères qui vivent dans la Garonne en amont de Toulouse, on pourrait de même obtenir une séria-

1. Tableau hors-texte.

tion unique de toutes les espèces. Mais une telle sériation ne peut rendre compte de l'ensemble des données rassemblées pour des espèces comme *Amphinemura triangularis*, *Perlodes microcephala*, *Dictyogenus inhoffi*, *Dinocras cephalotes* et *Perla bipunctata*; ces espèces sont absentes en basse altitude dans les petits cours d'eau, et s'opposent ainsi à d'autres espèces comme *Amphinemura standfussi*, *Nemoura avicularis*, *N. flexuosa*, *Leuctra albida* et *L. digitata*.

TABEAU 4.41. -- Position relative moyenne d'amont en aval, des Plécoptères, *Hydraena* et Elminthidae. Mêmes abréviations que pour le tableau 4.40 (Tableau hors-texte).

1. <i>L. alticola</i>	31. <i>N. cinerea</i>	60. <i>L. hippopus</i>
2. <i>P. tuberculata</i>	32. <i>H. saga</i>	61. <i>H. gracilis</i>
3. <i>N. moselyi</i>	33. <i>P. praecox</i>	62. <i>Ch. tripunctata</i>
4. <i>Cn. brachyptera</i>	34. <i>L. despaxi</i>	63. <i>I. grammatica</i>
5. <i>C. vidua</i>	35. <i>T. hubaulti</i>	64. <i>B. risi</i>
6. <i>Ar. compacta</i>	36. <i>A. sulcicollis</i>	65. <i>R. cupreus</i>
7. <i>Pa. benlocchi</i>	37. <i>L. aurita</i>	66. <i>L. fusca</i>
8. <i>Pd. intricata</i>	38. <i>P. beatensis</i>	67. <i>A. triangularis</i>
9. <i>P. vandeli</i>	39. <i>Pe. marginata</i>	68. <i>O. tuberculatus</i>
10. <i>I. viridinervis</i>	40. <i>H. truncata</i>	69. <i>O. troglodytes</i>
11. <i>I. moselyi</i>	41. <i>L. pseudocylindrica</i>	70. <i>Pd. microcephala</i>
12. <i>L. rauscheri</i>	42. <i>B. seticornis</i>	71. <i>T. schoenemundi</i>
13. <i>Ch. brevata</i>	43. <i>E. aenea</i>	72. <i>Es. pygmaeus</i>
14. <i>Nl. picteti</i>	44. <i>C. nigra</i>	73. <i>C. bifrons</i>
15. <i>N. linguata</i>	45. <i>P. intricata</i>	74. <i>No. nitens</i>
16. <i>L. kempnyi</i>	46. <i>D. cephalotes</i>	75. <i>Li. intermedius</i>
17. <i>Pe. maxima</i>	47. <i>L. castillana</i>	76. <i>Cn. militis</i>
18. <i>L. prima</i>	48. <i>L. leptogaster</i>	77. <i>S. canaliculata</i>
19. <i>H. emarginata</i>	49. <i>L. major</i>	78. <i>L. geniculata</i>
20. <i>I. acicularis</i>	50. <i>N. fulviceps</i>	79. <i>Pe. bipunctata</i>
21. <i>L. lamellosa</i>	51. <i>H. pygmaea</i>	80. <i>Dc. imhoffi</i>
22. <i>L. inermis</i>	52. <i>H. minutissima</i>	81. <i>Pe. burmeisteriana</i>
23. <i>N. erratica</i>	53. <i>Li. volckmari</i>	82. <i>B. braueri</i>
24. <i>Ch. torrentium</i>	54. <i>E. coiffaiti</i>	83. <i>P. dispar</i>
25. <i>P. r. spinulosa</i>	55. <i>Li. opacus</i>	84. <i>Dc. ventralis</i>
26. <i>P. pyrenaica</i>	56. <i>Du. brevis</i>	85. <i>I. obscura</i>
27. <i>Es. angustatus</i>	57. <i>Es. parallelepipedus</i>	86. <i>M. vitripennis</i>
28. <i>Li. perrisi</i>	58. <i>E. maugetii</i>	87. <i>Ch. apicalis</i>
29. <i>L. alosi</i>	59. <i>P. meyeri</i>	88. <i>Ig. nubecula</i>
30. <i>R. subviolaceus</i>		



Un rapprochement entre des observations faites par plusieurs auteurs dans des régions différentes permet d'arriver à la même conclusion. KLEFISH [1915] et FRISON [1935] ont en effet noté qu'il existe une relation entre les dimensions des cours d'eau et celles des larves de Plécoptères, le premier dans les environs de Bonn et le second dans l'Illinois. TOMASZEWSKY [1928], au contraire, n'a rien remarqué de semblable en Silésie, à des altitudes nettement supérieures, entre 700 et 1500 m. Il s'agit donc d'un phénomène très général qui apparaît aussi lorsqu'on étudie la répartition d'autres groupes comme les Trichoptères (H. DÉCAMP, comm. verb.) ou les Ephéméroptères.

En faisant abstraction de l'amplitude écologique, il est possible de classer simplement les espèces en fonction du nombre d'espèces qui se trouvent en amont ou en aval de chacune d'elle. Pratiquement, ce classement a été effectué en comptant le nombre de signes « + » et « - - » dans le tableau et en calculant le rapport du nombre des signes « - - » au total des « + » et des « - - ».

Le classement obtenu (Tableau 4.41) montre que les espèces apparentées au point de vue phylogénique ont le plus souvent des rangs très différents. Il permet en outre d'évaluer la position relative de groupes d'espèces. En attribuant à chaque genre la moyenne des rapports obtenus pour chacune de ces espèces, on obtient l'ordre suivant : *Arcynopteryx*, *Pachyleuctra*, *Nemoura*, *Protonemura*, *Leuctra*, *Isoperla*, *Capnioneura*, *Capnia*, *Chloroperla*, *Haenhydra*, *Hadrenya*, *Riolus*, *Perla*, *Elmis*, *Amphinemura*, *Esolus*, *Limnius*, *Taeniopteryx*, *Dupophilus*, *Brachyptera*, *Oulimnius*, *Stenelmis*, *Dictyogenus*, *Isogenus*, *Marthamea*. On retrouve ainsi les rapports écologiques énoncés lors des comparaisons entre catégories supraspécifiques envisagées globalement : Plécoptères en amont des Elminthidae, Nemouridae en amont des Taeniopterygidae.

#### 4.10. — COMPARAISONS ENTRE DIVERS TYPES DE DIFFÉRENCIATION OU DE FACTEURS ÉCOLOGIQUES.

##### 4.10.1. — Répartition d'amont en aval et pollution.

WINKLER [1964] a donné un tableau de la répartition des Plécoptères de Tchécoslovaquie dans les différentes catégories du système des Saprobies. Il existe de grandes similitudes entre la position relative des espèces dans ce tableau et leur remplacement d'amont en aval dans les cours d'eau étudiés ici, les espèces d'amont correspondant aux Katharobies et celles d'aval aux Mésosaprobies.

L'ordre systématique adopté par WINKLER est à peu près le même que celui que j'ai employé et les comparaisons entre espèces

voisines ne présentent pas de difficultés. Pour étudier la position relative d'espèces plus éloignées, j'ai composé un tableau à double entrée en utilisant les mêmes symboles que pour le tableau 4.40 B (+ : espèces vivant dans des zones moins polluées; -- : espèces vivant des zones plus polluées, etc...). Puis la position de 34 espèces ont été comparées deux à deux, en remplaçant *Protonemura montana*, *Leuctra teriolensis*, *L. handlirschi* et *Isoperla rivulorum* par les vicariantes géographiques *P. vandeli*, *L. kempnyi*, *L. alosi* et *I. viridineruis*. Sur les 561 cases du tableau, il n'y a de discordances que dans une douzaine de cas. Les plus nets sont les suivants : *Capnia bifrons* vit dans des eaux plus pures que *Brachyptera seticornis*, *Leuctra inermis* et *Chloroperla torrentium* alors qu'elle se trouve en aval de ces espèces; il en est de même pour *L. aurita* par rapport à *Perlodes intricata*.

TABLEAU 4.42. — A gauche, classement des Plécoptères de Tchécoslovaquie en fonction de leurs exigences décroissantes vis-à-vis de la pollution, d'après le tableau de WINKLER [1964]; à droite, position relative moyenne, d'amont en aval, des Plécoptères des Pyrénées centrales et des bassins sous-pyrénéens. Mêmes abréviations que pour le tableau 4.40 (Tableau hors-texte).

1. <i>Ar. compacta</i>	1. <i>C. vidua</i>
2. <i>P. montana</i>	2. <i>Ar. compacta</i>
3. <i>C. vidua</i>	3. <i>Pd. intricata</i>
4. <i>Pe. maxima</i>	4. <i>P. vandeli</i>
5. <i>L. teriolensis</i>	5. <i>I. viridineruis</i>
6. <i>I. rivulorum</i>	6. <i>Nl. picteti</i>
7. <i>L. prima</i>	7. <i>L. kempnyi</i>
8. <i>L. aurita</i>	8. <i>Pe. maxima</i>
9. <i>L. handlirschi</i>	9. <i>L. prima</i>
10. <i>Nl. picteti</i>	10. <i>L. inermis</i>
11. <i>Pd. intricata</i>	11. <i>Ch. torrentium</i>
12. <i>C. bifrons</i>	12. <i>L. alosi</i>
13. <i>L. inermis</i>	13. <i>N. cinerea</i>
14. <i>P. praecox</i>	14. <i>P. praecox</i>
15. <i>Pe. marginata</i>	15. <i>A. sulcicollis</i>
16. <i>P. intricata</i>	16. <i>L. aurita</i>
17. <i>D. cephalotes</i>	17. <i>Pe. marginata</i>
18. <i>Ch. torrentium</i>	18. <i>B. seticornis</i>
19. <i>A. sulcicollis</i>	19. <i>P. intricata</i>
20. <i>Pd. microcephala</i>	20. <i>D. cephalotes</i>
21. <i>P. meyeri</i>	21. <i>P. meyeri</i>
22. <i>L. hippopus</i>	22. <i>L. hippopus</i>
23. <i>B. seticornis</i>	23. <i>I. grammatica</i>
24. <i>B. risi</i>	24. <i>B. risi</i>
25. <i>M. vitripennis</i>	25. <i>L. fusca</i>
26. <i>N. cinerea</i>	26. <i>Pd. microcephala</i>
27. <i>Ig. nubecula</i>	27. <i>C. bifrons</i>
28. <i>B. braueri</i>	28. <i>Pe. burmeisteriana</i>
29. <i>Pd. dispar</i>	29. <i>B. braueri</i>
30. <i>I. grammatica</i>	30. <i>P. dispar</i>
31. <i>Pe. burmeisteriana</i>	31. <i>Ig. nubecula</i>
32. <i>L. fusca</i>	32. <i>M. vitrepennis</i>

Il est aussi possible de ranger les espèces en fonction du nombre des autres espèces qui sont plus ou moins tolérantes vis-à-vis de la pollution, comme cela a déjà été fait pour le remplacement d'amont en aval. Dans la partie gauche du tableau 4.42, les Plécoptères de Tchécoslovaquie sont rangés en fonction de leurs exigences décroissantes vis-à-vis de la pollution, dans la partie droite, ceux des Pyrénées sont rangés en fonction de leur répartition d'amont en aval.

La similitude entre les deux classements est nette et reflète une constatation banale : les zones amont sont généralement moins polluées, dans les Pyrénées comme en Tchécoslovaquie. Les plus fortes discordances sont les suivantes : *Nemoura cinerea*, *Isoperla grammatica* et *Chloroperla torrentium* ont une grande amplitude longitudinale qui leur donne une position moyenne dans mon classement, alors qu'elles sont assez peu sensibles à la pollution et se trouvent dans le bas du classement établi d'après WINKLER. Le cas de *Brachyptera seticornis* est un peu différent. WINKLER la considère comme oligosaprobe et bêta-mésosaprobe. D'après sa localisation dans les Pyrénées, elle est aussi abondante dans des eaux très pures, dans le cours supérieur de l'Espiaube, par exemple. La présence de *Capnia bifrons* près de Toulouse provoque un décalage par rapport à son rang peu élevé dans l'échelle des Saprobies proposée par WINKLER. ZELINKA [1960] et ZELINKA et MARVAN [1961] admettent sa présence dans la zone des Bêta-mésosaprobies et les coefficients qu'ils lui attribuent s'accordent mieux avec mes propres observations. Enfin, les localisations de *Leuctra albida* et surtout *Nemoura avicularis* ne peuvent être fixées par rapport à un nombre suffisant d'autres espèces pour que leurs insertions dans mon classement aient une signification quelconque. *N. avicularis* vit aussi bien dans les eaux pures de la cascade du Ruisseau de la Forêt qu'en aval de déversements d'eaux usées, sur le Volp, et la tolérance que lui attribue WINKLER me paraît justifiée.

La valeur des Elminthidae comme indicateurs de pollution a été peu étudiée, en Europe tout au moins<sup>1</sup>. BUCK [1957] signale qu'*Esolus pygmaeus* est moins sensible qu'*E. parallelepipedus* et *E. angustatus* et que *Riolus cupreus* est moins sensible que *R. subviolaceus*. Là encore, les rapports sont analogues à ceux qui ont été définis pour le remplacement d'amont en aval de ces espèces les unes par les autres.

1. Pour des références sur des études de ce type réalisées en Amérique, voir BERTRAND [1965].

#### 4.10.2. — Période de vol et habitat.

On sait depuis longtemps que la date d'apparition des Plécoptères printaniers est d'autant plus tardive que l'altitude est plus élevée [LE ROI 1913]. Dans les Pyrénées, cette remarque s'applique bien à toutes les espèces qui vivent à des altitudes variées comme *Brachyptera selicornis*, *Nemoura erratica*, *Amphinemura sulcicollis*, *Leuctra hippopus*, *L. inermis*, *L. despaxi*, *Pachyleuctra benlocchi*, *Perlodes microcephala* et *Isoperla grammatica*.

Beaucoup d'espèces à large répartition, présentes aussi bien dans le Volp ou l'Arize à 300 m que dans la Neste à plus de 2 000 m, ont une période de vol qui s'étend de mars ou avril à septembre ou octobre. Tel est le cas de *Protonemura risi spinulosa* (310 — 2 100 m, III-XI), *P. intricata* (150 — 2 100 m, IV-X), *Amphinemura sulcicollis* (240 — 2 100 m, V-IX), *Nemoura cinerea* (150 — 2 350 m, IV-X), *Leuctra alosi* (300 — 2 100 m, IV-IX) et *Chloroperla torrentium* (300 — 2 100 m, IV-X). L'eurytopie et l'étalement de la période de vol apparaissent ici comme deux aspects complémentaires d'une même tolérance vis-à-vis des facteurs du milieu, tolérance due soit à une grande plasticité individuelle, soit à l'hétérogénéité génétique des populations.

Enfin, les quelques Plécoptères automnaux qui ont une amplitude écologique comparable à celle des espèces citées ci-dessus, comme *Protonemura beatensis*, *Leuctra aurita* et *L. lamellosa*, ont été capturés partout à peu près à la même époque. BRINCK [1949 a] a noté que les espèces tardives, à la différence des espèces printanières, avaient en Suède une période de vol indépendante de la latitude. JENSEN [1951] a également remarqué qu'elles apparaissaient chaque année au même moment, alors qu'au printemps les variations en fonction des conditions météorologiques sont importantes.

L'origine de cette opposition entre Plécoptères printaniers et automnaux n'est pas due à une plus grande uniformité des conditions physicochimiques en été; les différences de température sont même plus marquées à cette saison qu'en hiver, pour des cours d'eau comme l'Estaragne et le Volp. Seule l'étude détaillée des cycles de développement permettra d'en préciser la cause; il s'agit là d'un domaine de la biologie des Plécoptères encore trop peu exploré pour qu'il y ait lieu de formuler des hypothèses.

#### 4.10.3. — Altitude et climat.

S'il n'y a pas de différences marquées entre la Vallée d'Aure, les Pyrénées de la Haute-Garonne et le Couserans, il n'en est pas de même d'un bout à l'autre de la chaîne pyrénéenne. Les stations

les moins élevées des espèces « d'amont » se trouvent dans les Basses-Pyrénées : *Protonemura tuberculata* a été récoltée à 750 m, *Nemoura erratica* à 100 m, *N. linguata* à 675 m, *N. moselyi* à 750 m, *Leuctra kempnyi* à 675 m [MOSELY 1932 b], *Perla maxima* vers 100 m [BERTRAND et AUBERT 1952]. Inversement, les altitudes maximales de certaines espèces ont été observées à l'est. *N. fulviceps* a été récoltée à 1 440 m en Andorre [BERTRAND et AUBERT 1952], *L. fusca* et *L. castillana* à 1 660 m en Cerdagne [AUBERT in litt.].

Le fait est d'autant plus net que la partie centrale des Pyrénées a été mieux fouillée que les deux extrémités et que les valeurs extrêmes auraient de plus grandes chances d'y avoir été observées, si la répartition en fonction de l'altitude était uniforme. La relation avec les conditions climatiques est évidente, mais il n'est pas encore possible de pousser l'analyse plus loin et de faire la part de l'influence de la température et de celle du régime des cours d'eau.

#### 4.11. — CORRÉLATIONS ENTRE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES

Dans le domaine si controversé des « adaptations », je me bornerai à relever les corrélations existant entre la morphologie et l'habitat lorsque ces corrélations peuvent être observées dans plusieurs groupes ayant évolué indépendamment, — autrement dit à rechercher les phénomènes de convergence. Les ouvrages de systématique cités dans le chapitre III contiennent des descriptions détaillées de la plupart des caractères morphologiques cités ci-dessous. La description des quelques larves de Plécoptères encore inconnues est en cours de rédaction.

##### 4.11.1. — Vie muscicole.

La petite taille des formes muscicoles est connue dans plusieurs groupes vivant dans les eaux courantes, chez les Hydracariens par exemple [ANGELIER 1954 b]. Chez les *Hydraena* s. l., les noms spécifiques des *Hadrenya* muscicoles, *minutissima* et *pygmaea*, montrent que leurs faibles dimensions avaient frappé leurs descripteurs. *Hydraena* s. s. *pulchella*, qui appartient à une autre lignée [BERTHÉLEMY 1964 a], est une des plus petites et des plus phytophiles *Hydraena* s. s. Les genres d'Elminthidae européens auxquels appartiennent les plus grandes formes, *Limnius*, *Dupophilus* et *Stenelmis* sont pétricoles. Chez les Plécoptères, enfin, la différence n'est pas nette au point de vue phylogénique mais seuls les premiers stades larvaires des Perlidae et Perlodidae sont récoltés en abon-

dance dans les Bryophytes. Un fait analogue peut être observé chez les Heptageniidae (Ephéméroptères).

Le développement des apophyses tergaux des *Taeniopteryx* paraît également lié à la vie dans les mousses. La forme américaine *T. nivalis*, qui en est complètement dépourvue, vit dans les amas de feuilles mortes [FRISON 1929]. Sur le continent européen, ces apophyses manquent sur les huitième et neuvième tergites abdominaux de la forme fluviatile *T. nebulosa*; *T. schoenemundi* en possède sur les neuf premiers segments abdominaux; *T. hubaulti*, enfin, qui est plus strictement muscicole [HUBAULT 1927], en possède non seulement sur l'abdomen mais aussi sur le thorax.

Des apophyses comparables existent dans le genre sud-américain *Griopteryx*, qui mène un mode de vie semblable [ILLIES 1963 c]. Chez les Ephéméroptères, les *Ephemerella* s. s. pyrénéennes sont phytophiles et possèdent des formations tergaux paires analogues, alors que les *Torteya* fouisseuses en sont dépourvues. Chez les Elminthidae, enfin, les larves muscicoles des *Elmis* et *Oulimnius* ont une carène dorsale plus prononcée que les larves pétricoles qui leur ressemblent le plus, les larves des *Dupophilus* et *Esolus*. Le phénomène est moins net, toutefois, que chez les Plécoptères et Ephéméroptères.

#### 4.11.2. — Période de vol.

Une seule particularité morphologique semble être en relation avec la période de vol. Les branchies des *Protonemura* estivales, *P. r. spinulosa*, *P. intricata*, *P. pyrenaica* et *P. tuberculata*, sont plus courtes que celles des espèces printanières (*P. praecox* et *P. meyeri*) et automnales (*P. beatensis* et *P. vandeli*). Celles de *P. angelieri*, qui est une espèce de fin d'été, sont moins longues que celles de *P. vandeli*, qui appartient au même groupe. Il en est de même, en Europe centrale, chez *P. montana* et *P. nimborella*.

#### 4.11.3. — Remplacement d'amont en aval.

STEFFAN [1965] a indiqué que, en Europe centrale, les Elminthidae sténothermes étaient plus grands et plus pigmentés que les formes eurythermes. On peut ajouter que le tégument des formes d'aval est plus chagriné. Ce fait s'observe dans les séries ou les couples *Esolus angustatus* — *E. parallelepipedus* — *E. pygmaeus*, *Riolus subviolaceus* — *R. cupreus*, *Limnius perrisi* — *L. opacus*, *L. volckmari* — *L. intermedius*, *Oulimnius tuberculatus* — *O. rivularis*. *Elmis aenea* est plus pigmentée et plus brillante qu'*E. maugetii* mais il n'y a pas de différence constante de taille. Les autres espèces de basse altitude, comme *Normandia nitens*, *Elmis obscura* et les *Stenelmis* sont aussi de teinte claire.

Le parallélisme est particulièrement net dans les deux couples de *Limnius* que j'ai définis dans la section d'écologie comparée. Dans les deux cas, il s'agit d'espèces bien différenciées; mais j'ai observé une série analogue au sein d'un ensemble de formes marocaines de *L. opacus* qui possèdent toutes des genitalia de même type [BERTHÉLEMY 1964 b]. *L. opacus* s'élève beaucoup plus haut dans l'Atlas qu'il ne le fait en Europe et les formes de haute altitude montrent une nette convergence avec *L. perrisi* et *L. volckmari*, tous deux inconnus en Afrique du Nord.

J'ai déjà signalé que le « *Limnius thermarius* » de SAINTE-CLAIRE DEVILLE correspondait à une population d'*Oulimnius troglodytes* de très petite taille qui se développait dans une source thermale des Pyrénées-Orientales [BERTHÉLEMY 1962]. On a donc là des cas de différences entre espèces, entre catégories infraspécifiques et, pour les *Oulimnius*, de variations très vraisemblablement individuelles qui sont en corrélation avec le même facteur écologique et qui se traduisent par le même caractère morphologique.

Chez les *Haenydra* du groupe *gracilis*, les *H. emarginata* et *H. saga* sont, à maturité, plus pigmentées que l'espèce d'aval *H. gracilis*. Mais il n'y a pas de différences de taille.

Chez les Plécoptères, les larves de *Brachyptera seticornis* et de *B. risi* ont des taches claires plus réduites que celles de *B. braueri*. *B. seticornis* est en outre plus foncée que *B. risi* et ce caractère reste visible sur les exuvies nymphales. Les autres Filopalpia n'ont pas de taches bien définies, mais on retrouve des différences de même sens dans la série *Isoperla viridinervis* — *I. grammatica* — *I. obscura* et dans le couple *Perla maxima* — *P. bipunctata*. Dans la série des *Isoperla*, il y a aussi diminution de taille lorsqu'on passe d'*I. viridinervis* à *I. obscura* et il en est de même dans la série *Perlodes intricata* — *P. microcephala* — *P. dispar*, dans le couple pyrénéen *Chloroperla breviata* — *Ch. tripunctata* et dans le couple alpin *Ch. montana* — *Ch. torrentium*. Comme l'avait supposé STEFFAN [op. cit.], les caractères observés chez les Elminthidae se retrouvent bien dans d'autres groupes.

Enfin, dans la série *Isoperla viridinervis* — *I. acicularis* — *I. grammatica* — *I. obscura* et dans les couples *Chloroperla breviata* — *Ch. tripunctata* et *Ch. montana* — *Ch. torrentium*, les soies nataoires des cerques sont plus développées chez les espèces d'aval que chez les espèces d'amont.

On connaît des exemples analogues dans la plupart des groupes d'êtres vivants et, en l'absence de toutes données paléontologiques ou expérimentales, les quelques faits cités ci-dessus n'apportent pas d'arguments nouveaux en faveur de l'une quelconque des théories explicatives en présence.

#### 4.12. — CONCLUSION : RAPPORTS PHYLOGÉNIQUES ET ÉCOLOGIE COMPARÉE

Reprenant une observation de DARWIN [1859, trad. fr. 1880, p. 82] et utilisant, entre autres données, les résultats d'études sur des cours d'eau britanniques, ELTON [1946] remarqua que « les espèces d'un même genre sont en général incapables de coexister dans la même portion du même habitat ». En appliquant aux données d'ELTON un traitement statistique différent, WILLIAMS [1947] arriva à une conclusion opposée et BAGENAL [1951] souligna l'emploi ambigu du terme d'habitat par les deux auteurs précédents.

Pour ILLIES [1952 b, c], « on ne trouve généralement dans les ruisseaux des Mittelgebirge qu'une espèce par genre; lorsqu'il y en a plusieurs, ou bien il s'agit d'espèces erratiques, ou bien elles occupent différents habitats du biotope, ou bien elles possèdent des périodes de vol différentes ». ILLIES énumère les conditions de réalisation de ce principe, conditions contestées peu après par DITTMAR [1955].

Les périodiques d'écologie publient ainsi presque chaque année des articles sur la défense, l'illustration ou la réfutation de ce principe « de Gause », ou « de Volterra-Gause » ou « de Monard » (cf. GILBERT, REYNOLDSON et HOBART 1952, MACAN 1963, HAIRSTON 1964). Dans la plupart des cas, les discussions portent sur la question de savoir si deux niches écologiques ou deux habitats sont identiques, ou seulement similaires, si l'on a affaire à une communauté, à un biotope unique, ou à un assemblage de biotopes ou de communautés...

Au premier abord, il s'agit d'un thème de pure synécologie, mais c'est à dessein qu'il est évoqué ici. Pour un milieu « ouvert aux deux bouts » comme une portion de cours d'eau et, a fortiori, pour une certaine surface, en écologie terrestre, les termes cités ci-dessus sont plus difficiles à définir que pour un récipient d'élevage et on risque vite de tomber dans la logomachie dès que se présentent des exceptions à un principe. Il est préférable de considérer la question sous son aspect opposé, en mettant l'accent sur les espèces et en recherchant leurs relations spatiales et temporelles. Pour des formes à reproduction sexuée et dans un territoire suffisamment restreint, le concept d'espèce a en effet atteint un degré de précision et de transmissibilité sans commune mesure avec ceux des notions écologiques précédentes. Cette approche a aussi l'avantage de ne pas s'appuyer obligatoirement sur les genres, catégorie dont les limites sont aussi assez fluctuantes, mais permet d'envisager différents degrés d'affinités phylogéniques.



Considérons d'abord la distribution spatiale d'espèces appartenant à deux genres. A priori, il y a trois possibilités : ou cette distribution est indépendante de la phylogénie, ou il y a opposition globale entre les deux genres, ou la différenciation est plus poussée entre espèces congénériques. C'est le troisième cas qu'on observe chez les cinq Taeniopterygidae de la région étudiée : les trois *Brachyptera* se relaient depuis la Vallée d'Aure, les Pyrénées de la Haute-Garonne et le Couserans jusqu'à Toulouse; *Taeniopteryx hubauti* a toujours été trouvée en compagnie de *B. seticornis* et *T. schoenemundi* avec *B. risi*. Il existe des chevauchements entre *B. seticornis* et *B. risi*, mais ces zones de passage sont beaucoup moins importantes que les zones communes aux espèces de genres différents. En Tchécoslovaquie, les relations entre *B. seticornis*, *T. hubauti*, *B. risi* et *T. schoenemundi* sont les mêmes, d'après les tableaux de RAUŠER [1964]. La comparaison des Taeniopterygidae et des *Capnia*, *Capnioneura*, *Perlodes*, *Esolus* et *Riolus* permet d'arriver à une conclusion identique. Parfois, les espèces d'un même genre atteignent des densités maximales dans des stations différentes sans que celles-ci s'alignent régulièrement le long des cours d'eau, comme chez les *Amphinemura*.

Ce phénomène peut être mis en évidence à l'intérieur de certains genres : *Perla marginata* est proche de *P. burmeisteriana*, *P. maxima* de *P. bipunctata*; *P. marginata* et *P. maxima* coexistent dans une zone commune plus étendue que les zones de passage de *P. marginata* à *P. burmeisteriana* et de *P. maxima* à *P. bipunctata*. Il en est de même pour *Protonemura tuberculata*-*Pr. praecox*, *Pr. pyrenaica*-*Pr. meyeri*, — *Hydraena emarginata*-*H. saga*-*H. gracilis*, *H. truncata*, — *Limnius perrisi*-*L. opacus*, *L. volckmari*-*L. intermedius*, avec, là aussi, quelques dispositions triangulaires, *Nemoura erratica*-*N. fulviceps*-*N. flexuosa*, *Leuctra mortoni*-*L. digitata*-*L. fusca*.

Que ce soit au niveau générique ou au niveau intragénérique, montrer que les espèces dont les répartitions coïncident en grande partie n'appartiennent pas aux mêmes lignées ne résoud pas la question de la différenciation des niches. L'isolement de l'ancienne « *Perla cephalotes* » dans le genre *Dinocras* peut faire disparaître une anomalie dans un calcul d'indice; le fait important, au point de vue écologique, est que les *Dinocras* sont plus muscicoles que les *Perla* (4.4.15). Un cas semblable se rencontre chez *Leuctra geniculata* et *L. fusca* (4.4.6.4).

Comme l'ont indiqué FRISON [1935] et ILLIES [1952 b, c], la plupart des Plécoptères sont des « Flugzeitspezialisten ». Il n'y a pas symétrie parfaite entre le remplacement d'amont en aval et la succession des périodes de vol. Ces dernières opposent entre elles des genres et, chez les *Protonemura*, *Nemoura* et *Leuctra*,

des lignées plutôt que les espèces d'un même genre ou d'une même lignée. Sur le tableau 4.40<sup>1</sup>, on observe des groupements de symboles semblables dans la partie consacrée aux périodes de vol (Tableau 4.40 A) alors que ces symboles sont dispersés pour les remplacements d'amont en aval (Tableau 4.40 B). Les six espèces de *Leuctra* du tableau d'ILLIES [1952 c] appartiennent d'autre part à cinq groupes d'espèces différents et les deux espèces du même groupe, *L. albida* et *L. digitata*, ne présentent pas d'affinités très étroites.

Cette remarque s'applique aussi à la localisation sur les substrats et IMANISHI [1938, 1941] a fait sur des Ephéméroptères du Japon des observations analogues. Dans la section transversale des cours d'eau, il a trouvé la série suivante en fonction de la vitesse du courant : *Ecdyonurus yoshidae* -- *Epeorus latifolium* — *Ep. curvatulus* — *Ep. uenoi*. Plus en amont, *Ecdyonurus yoshidae* est remplacé par *Ecd. kibunensis*, *Ep. curvatulus* par *Ep. curvatulus cumulus*, *Ep. uenoi* par l'espèce voisine *Ep. hiemalis*. IMANISHI donne aussi des indications sur la succession d'autres espèces dans le temps, mais il ne m'a pas été possible d'étudier les relations phylogéniques de ces espèces, non plus, d'ailleurs, que de vérifier si la nomenclature employée ci-dessus est conforme à l'état actuel des connaissances systématiques sur les Heptageniidae japonais.

Comme je l'ai déjà dit, l'étude de la localisation des larves de Plécoptères à l'intérieur de chaque station présente de grandes difficultés pratiques. Les migrations lors du développement nécessitent un nombre élevé de prélèvements, dans le temps comme dans l'espace, et la détermination des jeunes larves, un examen attentif de chaque individu. Ces difficultés expliquent pourquoi les lacunes de la différenciation écologique des Plécoptères se situent plus souvent entre groupes d'espèces qu'à l'intérieur de ces groupes. Entre les niches d'espèces éloignées, enfin, peuvent exister un grand nombre de faibles différences, liées en particulier au régime alimentaire et au comportement. Aussi, alors que deux espèces voisines réagissent de façon analogue aux phénomènes de compensation entre facteurs et conservent la même position relative le long d'un gradient donné, ne peut-on s'attendre à trouver des rapports aussi schématiques en l'absence d'affinités systématiques étroites. Indépendamment de l'apport que peut fournir chaque groupe à la connaissance des écosystèmes d'eau courante, ces considérations justifient l'étude globale des groupements qui fait l'objet du prochain chapitre.

1. Tableau hors-texte.

## CHAPITRE V

## SYNÉCOLOGIE

## 5.1. - INTRODUCTION

Le peuplement des stations étudiées n'a pas montré de fluctuations importantes, d'une année à l'autre. A titre d'exemple, le tableau 5.1 donne la composition de deux prélèvements effectués, à trois ans d'intervalle, dans le Volp à 280 m. Sur le tableau 5.2 sont portés les nombres des imagos capturés près du Lez à 430 m,

TABLEAU 5.1. — Composition de deux prélèvements effectués en avril 1956 et avril 1959, sur fond de pierres, avec un courant de 80 cm/s, dans le Volp à 280 m.

	21 avril 1956	15 avril 1959
<i>Dupophilus brevis</i> .....	1 l.	
<i>Elmis aenea</i> .....	1 l.	
<i>Elmis maugetii</i> .....	10 i.	10 i. et 3 l.
<i>Esolus parollepipedus</i> .....	195 i. et 61 l.	270 i. et 125 l.
<i>Esolus pygmaeus</i> .....	5 i. et 3 l.	7 i. et 4 l.
<i>Limnius opacus</i> .....		39 l.
<i>Limnius volckmari</i> .....	6 l.	5 l.
<i>Oulimnius troglodytes</i> .....	6 i. et 2 l.	8 i. et 3 l.
<i>Oulimnius tuberculatus</i> .....	2 l.	3 i.
<i>Riolus cupreus</i> .....	1 i. et 4 l.	4 i. et 2 l.
<i>Hydraena gracilis</i> .....	8 i.	8 i.

en mars 1963 et mars 1964. On voit que la chasse beaucoup plus brève de 1964 a permis de retrouver toutes les espèces abondantes l'année précédente. MACAN [1957, 1962, 1964] et HYNES [1961] ont observé une stabilité semblable dans les cours d'eau qu'ils ont étudiés, tout au moins tant que les interventions de l'homme ne perturbaient pas trop profondément les conditions naturelles.

TABLEAU 5.2. — Résultats de chasses à vue de Plécoptères effectuées près du Lez à 430 m, le 23 mars 1963 (colonne de gauche) et le 22 mars 1964 (colonne de droite).

	23 mars 1963	22 mars 1964
<i>Brachyptera seticornis</i> . . . . .	6 ♂, 2 ♀, 2 ex. ♂, 1 ex. ♀	2 ♂, 2 ♀
<i>Brachyptera risi</i> ..	61 ♂, 35 ♀, 15 ex. ♂, 10 ex. ♀	12 ♂, 3 ♀
<i>Taeniopteryx schoenemundi</i> . . . . .	2 ♀	
<i>Protonemura meyeri</i>	128 ♂, 100 ♀, 2 ex. ♂, 3 ex. ♀	5 ♂, 4 ♀
<i>Nemourid fulviceps</i> .	11 ♂, 11 ♀	1 ♂
<i>Leuctra hippopus</i> ..	16 ♂, 12 ♀, 1 ex.	1 ♂
<i>Leuctra inermis</i> ..	1 ♂	
<i>Capnia bifrons</i> ....	1 ♂	
<i>Perlodes microcephala</i> . . . . .	75 ♂, 39 ♀, 28 ex.	3 ♂, 2 ♀

On ne peut exclure la possibilité de variations dues à des facteurs intrinsèques, comme dans le cas de la peste des Ecrevisses. Les espèces d'eau courante, toutefois, se montrent en général peu « opportunistes », au sens de MACARTHUR [1960] : elles ne réagissent pas aux variations météorologiques annuelles par des bouleversements de la composition faunistique des communautés. Cette stabilité est la manifestation la plus aisément perceptible de tout un ensemble de régulations qui s'effectuent au sein de l'écosystème. On peut admettre que les groupements d'espèces décrits dans ce chapitre correspondent bien à « certaines conditions moyennes du milieu », comme MÖBIUS [1877, in ILLIES 1961 a] l'a écrit en définissant les biocénoses. Ce seul point justifie l'étude de ces groupements et les problèmes théoriques que pose la synécologie seront évoqués après l'exposé des faits.

Il existe une différence significative entre les deux prélèvements du tableau 5.1 (test  $\chi^2$ ) et on observe aussi de telles différences entre des récoltes effectuées à quelques minutes d'intervalle, sur des portions apparemment identiques du même substrat [MACAN 1957]. Comme je l'ai indiqué ci-dessus (4.1.2.3), les individus d'une même espèce se rassemblent souvent, au lieu d'être distribués au hasard sur le fond des cours d'eau. Ce phénomène empêche de comparer la faune de deux stations à l'aide de procédés statistiques simples, — avec une précision qui ne dépendrait que du nombre total d'individus recueillis dans chacune d'elles.

Dans les descriptions des groupements de référence<sup>1</sup>, une espèce est qualifiée d' « abondante » lorsqu'elle atteint dans une ou plusieurs stations une densité nettement plus élevée que dans les stations où elle figure sous la rubrique « autres espèces ». Ce seuil empirique dépend du degré d'investigation de l'ensemble des stations de référence.

A l'intérieur de chaque groupement, d'autre part, il est possible de préciser l'abondance relative des espèces. La précision, cette fois, ne dépend que du matériel récolté dans la station correspondante. Les espèces appartenant à des classes différentes d'abondance relative sont séparées par des tirets.

Enfin, les groupements de référence proviennent de stations où l'homme n'est pas intervenu brutalement au cours de la période des recherches. Au-dessous de 2 000 à 1 500 m, il est difficile de trouver des conditions « naturelles », par suite du déboisement. La faune des cours d'eau, néanmoins, peut être en équilibre avec l'état actuel de l'environnement, lorsqu'il n'y a pas de pollutions massives ni de brusques variations de débit.

## 5.2. — PLÉCOPTÈRES

### 5.2.1. — GROUPEMENTS DE RÉFÉRENCE.

#### 5.2.1.1. - - Estaragne, 2 200 à 1 900 m.

270 imagos, plus de 1 000 larves.

Espèces abondantes. — *Isoperla viridinervis* prédomine partout (95 imagos). *Chloroperla breviata* et *Leuctra rauscheri* ont été récoltées en moins grand nombre, mais se trouvent aussi dans tout le torrent. *Arcynopteryx compacta* est abondante près des sources, *Protonemura tuberculata*, *Pr. vandeli* et *Pachyleuctra benlocchi* dans les mousses.

Autres espèces. — *Protonemura risi spinulosa*, *Pr. pyrenaica*, *Amphinemura sulcicollis*, *Nemoura cinerea*, *N. moselyi*, *Nemurella picteti*, *Leuctra inermis*, *L. alticola*, *L. lamellosa*, *Capnioneura brachyptera*, *Perlodes intricata*, *Isoperla acicularis*, *I. moselyi*, *Perla maxima*, *Chloroperla torrentium*.

#### 5.2.1.2. — Espiaube, 1 480 à 1 250 m.

310 imagos, plus de 1 000 larves.

Espèces abondantes. — *Brachyptera seticornis*, *Protonemura praecox*, *Pr. pyrenaica*, *Pr. intricata*, *Pr. vandeli*, *Pr. beatensis*, *Nemoura erratica*, *Leuctra kempnyi*, *L. inermis*, *L. alosi*, *L. aurita*, *Pachyleuctra benlocchi*, *Isoperla viridinervis*, *I. acicularis*, *I. moselyi*, *Perla maxima*, *Chloroperla breviata*.

1. cf. p. 232 et 233.

Autres espèces. — *Protonemura risi spinulosa*, *Amphinemura sulcicollis*, *Nemoura moselyi*, *Capnioneura brachyptera*, *Perlodes intricata*, *Isoperla grammatica*, *Dinocras cephalotes*, *Chloroperla torrentium*.

*Taeniopteryx hubaulti* et *Amphinemura triangularis*, en outre, ont été capturées entre 860 et 810 m.

#### 5.2.1.3. — Orle à 860 m.

1 623 imagos, plus de 1 500 larves.

Espèces abondantes. — *Leuctra aurita* — *Brachyptera seticornis*, *Protonemura praecox*, *Pr. pyrenaica* (surtout dans les mousses de la cascade), *Pr. intricata*, *Pr. beatensis*, *Nemoura cinerea*, *Nemurella picteti* (surtout en courant lent, dans les bras secondaires), *Leuctra alosi*, *L. leptogaster*, *Isoperla acicularis*, *Perla maxima*, *P. marginata*, *Dinocras cephalotes*, *Chloroperla torrentium*.

Autres espèces. — *Protonemura risi spinulosa*, *Pr. vandeli*, *Pr. angelieri*, *Amphinemura sulcicollis*, *Nemoura erratica*, *Nemoura linguata*, *N. sp. cf. mortoni*, *Leuctra inermis*, *L. lamellosa*, *L. major*, *Pachyleuctra benlocchi*, *Perlodes intricata*, *Arcynopteryx compacta*, *Isoperla viridinervis*, *Isoperla moselyi*, *Chloroperla breviata*.

#### 5.2.1.4. — Balamet à 1 000 m.

1 193 imagos, 350 larves.

R. : espèces abondantes surtout dans le ruisseau; S. : espèces abondantes surtout dans les émissaires des sources.

Espèces abondantes. — *Nemoura linguata*, *Leuctra kempnyi*, *Isoperla viridinervis* — *Brachyptera seticornis* (R.), *Protonemura praecox* (R.), *Pr. risi spinulosa*, *Pr. pyrenaica* (S.), *Pr. intricata* (R.), *Pr. beatensis* (R.), *Nemoura erratica*, *Nemurella picteti* (S.), *Leuctra prima* (R.), *L. aurita* (R.), *L. alosi*, *Pachyleuctra benlocchi* (S.), *Arcynopteryx compacta* (S.), *Isoperla acicularis*, *Dinocras cephalotes*.

Autres espèces. — *Amphinemura sulcicollis*, *Nemoura sp. cf. mortoni*, *Leuctra inermis*, *L. lamellosa*, *Perlodes intricata*, *Isoperla grammatica*, *Perla maxima*, *P. marginata*, *Chloroperla torrentium*.

#### 5.2.1.5. — Lez à 430 m.

2 113 imagos, 200 larves.

Espèces abondantes. — *Brachyptera risi*, *Protonemura meyeri*, *Leuctra fusca*, *Perlodes microcephala*, *Isoperla grammatica*, *Dinocras cephalotes* — *Brachyptera seticornis*, *Protonemura intricata*, *Pr. beatensis*, *Amphinemura triangularis*, *Nemoura fulviceps*,

*Leuctra hippopus*, *L. geniculata*, *Dictyogenus inhoffi*, *Perla marginata*.

Autres espèces. — *Taeniopteryx schoenemundi*, *Protonemura risi spinulosa*, *Pr. pyrenaica*, *Amphinemura sulcicollis*, *Nemoura cinerea*, *Leuctra inermis*, *L. leptogaster*, *Capnia bifrons*, *Isoperla acicularis*, *Chloroperla torrentium*, *Chloroperla tripunctata*.

5.2.1.6. — Volp à 460 et 430 m.

1 854 imagos, plus de 2 000 larves.

Espèces abondantes. — *Brachyptera risi*, *Nemoura flexuosa*, *Leuctra hippopus*, *L. fusca*, *L. geniculata* — *Protonemura intricata*, *Amphinemura standfussi*, *Nemoura cinerea*, *N. avicularis*, *Isoperla grammatica*.

Autres espèces. — *Taeniopteryx schoenemundi*, *Protonemura meyeri*, *Pr. risi spinulosa*, *Pr. pyrenaica*, *Pr. beatensis*, *Leuctra alosi*, *L. albida*, *L. digitata*, *L. lamellosa*, *L. castillana*, *L. leptogaster*, *Capnia bifrons*, *Capnioneura mitis*, *Perla marginata*, *Chloroperla torrentium*.

5.2.1.7. — Volp à 280 et 240 m.

270 imagos, plus de 1 000 larves.

Espèces abondantes. — *Brachyptera risi*, *Leuctra fusca*, *L. geniculata*, *Isoperla grammatica* — *Nemoura flexuosa*, *Leuctra hippopus*.

Autres espèces. — *Brachyptera braueri*, *Taeniopteryx schoenemundi*, *Amphinemura sulcicollis*, *Nemoura cinerea*, *Protonemura intricata*, *Capnia bifrons*, *Capnioneura mitis*, *Perla marginata*, *Perla burmeisteriana*.

5.2.1.8. — Ruisseau de la Forêt à 340 m.

190 imagos, plus de 1 500 larves.

Espèces abondantes. — *Protonemura risi spinulosa*, *Pr. pyrenaica*, *Pr. beatensis*, *Nemoura avicularis*, *N. erratica*, *Capnia bifrons*.

Autres espèces. — *Brachyptera risi*, *Protonemura intricata*, *Amphinemura sulcicollis*, *A. standfussi*, *Nemoura cinerea*, *N. flexuosa*, *Leuctra hippopus*, *L. albida*, *L. digitata*, *L. fusca*, *Capnioneura mitis*, *Isoperla grammatica*, *Perla marginata*.

5.2.2. — COMPARAISON DES NOMBRES D'ESPÈCES  
DES GROUPEMENTS DE RÉFÉRENCE.

Trente-et-une espèces de Plécoptères ont été capturées près de l'Orle à 860 m. C'est le nombre le plus élevé qui ait été observé dans les stations étudiées. SOWA [1965] donne un nombre identique pour un cours d'eau des Taltras (*op. cit.*, Stations 3-4); AUBERT [1965] a récolté 27 espèces dans une rivière du Parc National suisse et estime à 35 le total probable. A partir de ces valeurs

maximales, le nombre des espèces peut diminuer dans des conditions écologiques différentes.

Dans un premier cas, ce nombre diminue alors que la densité absolue reste à peu près la même. C'est ce qu'on observe dans le Balamet à 1 000 m, l'Espiaube entre 1 480 et 1 250 m, le Volp à 460 et 430 m. Dans les Alpes du Tyrol, KÜHTREIBER [1934] a capturé 25 espèces dans le ruisseau le mieux étudié (cf. fig. 128, pl. IV); 27 vivent dans le cours supérieur de l'Aabach, au Sauerland [DITMAR 1955], 24 dans l'Il Fuorn (Parc National suisse, total probable 28 [AUBERT 1965]). La réduction est plus prononcée dans le Ruisseau de la Forêt (19 espèces); 11 ont été trouvées dans les émissaires de la station « Orle - 1 000 m », 10 dans une source située près du Lez à 1 080 m. Encore s'agit-il là de rhéocrènes importants. Lorsque le débit est très faible, on ne rencontre plus que 3 ou 4 espèces de *Nemoura* et de *Protonemura*. Dans un ruissellet du Couserans, où la profondeur de l'eau ne dépasse pas 2 à 3 cm sur une largeur de 20 à 30 cm, vit une population monospécifique de *Protonemura risi spinulosa*. D'une façon générale, la diversité est donc liée à l'importance des cours d'eau, comme l'avait déjà remarqué HYNES [1941].

Dans l'Estaragne, la réduction de la diversité s'accompagne d'une diminution très sensible de la densité. Ce phénomène s'observe chez tous les groupes d'animaux aquatiques. Il est lié à l'importance prise par l'eau de fonte des névés dans l'alimentation du cours d'eau. Cette raréfaction est plus poussée encore dans les torrents glaciaires alpins, tant pour les Plécoptères [KÜHTREIBER 1934, AUBERT 1959] que pour le reste de la faune [HUBAULT 1927]. Elle est due, au moins en partie, à des causes trophiques [AUBERT *ibid.*].

Dans le Volp à 280 et 240 m, la densité et la diversité sont également faibles. Mais, à la différence de l'Estaragne, cette réduction est propre aux Plécoptères : dans les mêmes stations vivent des faunes abondantes et variées de Coléoptères et d'Ephéméroptères, ainsi que de Trichoptères (DÉCAMPS, comm. verb.). On approche ici des limites d'adaptabilité des Plécoptères. Dans des rivières de plaine de Pologne, WOTJAS [1962] n'a rencontré que 11 espèces de ce groupe et tout le cours inférieur de la Susaa, au Danemark, en est dépourvu [BERG 1948].

Des diversités assez faibles peuvent avoir encore une autre origine. En Grande-Bretagne, MACKERETH [1957] et HYNES [1961] ont recueilli respectivement 16 et 17 espèces par station, alors que le milieu était aussi favorable et les investigations aussi poussées que dans l'Espiaube, par exemple. En Laponie, un cours d'eau dont les conditions écologiques ne paraissent pas plus sévères que celles de l'Estaragne ne renferme que 13 espèces [BRINCK et FROEHLICH 1960]. Ces nombres sont en rapport avec



la richesse globale des faunes britannique (32-33 espèces, selon HYNES 1958) et suédoise (35 espèces, selon BRINCK 1953). Cet appauvrissement par rapport à l'Europe continentale est dû à des causes historiques.

Enfin, les Plécoptères s'accommodent trop mal de la pollution pour fournir de bons exemples de groupements à faible diversité et à biomasse supérieure à la moyenne, comme on en observe dans les eaux riches en matières organiques. La pullulation des *Nemoura cinerea* sur la vase noire des cuvettes où coule par intermittence le déversoir du lac d'Orédon constitue peut-être la première étape d'un tel phénomène, de même que l'abondance des *Nemurella picteti* dans les bras morts des émissaires des sources, près du Balamet à 1 000 m. Mais je ne dispose pas de données numériques assez précises pour rechercher si la quantité de matière vivante y est plus ou moins grande que dans des groupements plus diversifiés.

La concordance qu'on observe entre des nombres d'espèces obtenus par plusieurs auteurs montre l'intérêt que présente la notion de diversité spécifique. Mais il est essentiel, pour en donner une interprétation, de ne pas la dissocier de son contexte écologique.

### 5.2.3. — COMPARAISON DES GROUPEMENTS DE RÉFÉRENCE D'APRÈS LEUR COMPOSITION FAUNISTIQUE.

#### 5.2.3.1. — Méthode utilisée.

Pour construire les tableaux présentés ici (tableaux 5.4 et 5.5), j'ai utilisé les nombres d'espèces communes à deux groupements. Après avoir été placé dans un ordre quelconque sur un tableau provisoire, les groupements ont été permutés pour amener les valeurs les plus élevées au voisinage de la diagonale; les groupements qui présentent le plus d'espèces communes sont alors les uns à côté des autres.

Les nombres d'espèces totaux de chaque groupement figurent dans les cases de la diagonale. Cela permet de juger si les nombres d'espèces communes représentent ou non une fraction importante du total de chacun d'entre eux.

La plupart des coefficients de communauté qui ont été proposés se calculent en combinant en une valeur unique les nombres totaux d'espèces des deux groupements comparés<sup>1</sup>. On obtient

1. Par exemple, le coefficient de JACCARD,  $c = \frac{100 C}{A + B - C}$ , où C représente le nombre d'espèces communes aux deux groupements, A et B le nombre d'espèces de chacun d'eux. Il en est de même pour tous les coefficients de la forme  $c = f(A, B, C)$ .

alors des coefficients égaux dans des conditions écologiques différentes et il n'est plus possible de discerner si le passage d'un groupement à un autre s'effectue par simple substitution d'espèces, à diversité constante, ou s'il s'accompagne d'un enrichissement ou d'un appauvrissement.

TABLEAU 5.3. — Comparaison de deux ensembles comprenant chacun trois groupements.

Comparés deux à deux d'après le nombre d'espèces qu'ils possèdent en commun, les groupements X, Y, Z et X', Y', Z' donnent un échiquier identique (en bas). Les premiers forment pourtant une série parfaite alors que la réapparition en Z' de l'espèce b', absente de Y', indique l'existence d'au moins deux gradients écologiques.

Milieux Espèces	Milieux		
	X	Y	Z
a	x		
b	x		
c	x	x	
d	x	x	x
e		x	
f		x	x
g			x
h			x
	4	4	4

Milieux Espèces	Milieux		
	X'	Y'	Z'
a'	x		
b'	x		x
c'	x	x	
d'	x	x	
e'		x	x
f'		x	x
g'			x
	4	4	4

	X	Y	Z
X	4	2	1
Y		4	2
Z			4

Même lorsque les nombres décroissent régulièrement dans chaque ligne et dans chaque colonne à partir de la diagonale, les séries obtenues peuvent appartenir à deux types distincts. Le tableau 5.3





Si l'on laisse de côté cette dernière station, les espèces qui rendent la série imparfaite sont peu nombreuses<sup>1</sup>. *Arcynopteryx compacta*, abondante près des sources de l'Estaragne et du Balamet à 1 000 m, ne figure pas dans les captures de l'Espiaube. Dans la portion de ce cours d'eau qui a été étudiée, les sources se trouvent dans le lit et n'ont pas d'émissaires indépendants. En été, les apports d'eau plus chaude venus de l'amont doivent être suffisants pour éliminer cette espèce strictement sténotherme.

Quelques espèces de l'Estaragne et de l'Espiaube absentes dans le Balamet à 1 000 m, comme *Protonemura vandeli*, *Isoperla moselyi* et *Chloroperla breviata*, ont été récoltées dans l'Orle à 860 m. Il n'est pas exclu qu'elles vivent aussi dans le Balamet et qu'elles aient échappé aux recherches; on peut aussi admettre que l'Orle, dont le courant est plus violent que celui du Balamet, les entraîne jusqu'à 860 m à partir de stations situées à plus haute altitude.

*Nemoura cinerea*, enfin, est plus abondante dans l'Orle à 860 m et le Volp que dans le Lez à 430 m. Sa densité est liée dans le premier cas à la présence de bras latéraux à courant lent et, dans le second, à celle des mouilles.

Les autres irrégularités du tableau 5.6 proviennent du Ruisseau de la Forêt à 340 m, quelle que soit la position qu'on lui assigne dans la série.

*Brachyptera risi*, *Leuctra hippopus*, *Leuctra fusca*, *Leuctra geniculata* et *Isoperla grammatica*, qui sont très nombreuses dans le Lez à 430 m et le Volp, manquent ou ne sont représentées que par quelques rares individus. Inversement, *Protonemura pyrenaica*, *Pr. risi spinulosa*, *Pr. beatensis* et *Nemoura erratica* sont abondantes; il faut remonter jusqu'au Balamet à 1 000 m pour retrouver des populations denses de ces quatre espèces.

Il n'est pas possible, toutefois, d'assimiler le groupement du Ruisseau de la Forêt à celui d'un cours d'eau situé à une altitude plus élevée. Il s'en distingue par sa diversité spécifique plus faible et par le petit nombre de Setipalpia. On a déjà vu, dans le chapitre d'écologie comparée, que la proportion des individus de ce sous-ordre, pris globalement, diminuait de l'Estaragne au Volp. Le tableau 5.6 montre qu'il en est de même pour le nombre d'espèces. Par ce caractère, le Ruisseau de la Forêt se rapproche plus du Volp que des stations de haute altitude.

1. Voir le Tableau 5.6.

5.2.4. — COMPARAISON DES GROUPEMENTS DE RÉFÉRENCE  
AVEC D'AUTRES RELEVÉS.

Un nombre élevé d'espèces a été capturé dans plusieurs stations du Couserans et près de l'Arize à 300 m. L'examen de la Collection Despax, d'autre part, m'a permis d'établir des listes pour divers cours d'eau des Pyrénées du département de la Haute-Garonne et pour la Garonne en amont de Toulouse. Dans les deux cas, toutefois, les investigations n'ont pas été assez poussées pour qu'il puisse être fait état de l'absence d'une espèce donnée.

Aussi, ces relevés ont-ils simplement été placés dans la série formée par les groupements de référence de la façon suivante : lorsqu'on passe d'un groupement de référence à un autre, s'ajoutent de nouvelles espèces, 11 par exemple de l'Estaragne à l'Espiaube; le relevé du Ruisseau de la Glère, qui renferme 4 de ces espèces, mais aucune de celles qui n'apparaissent que dans le Balamet à 1 000 m, a été inséré entre l'Estaragne et l'Espiaube.

Les relevés des Pyrénées de la Haute-Garonne et du Couserans occupent une position qui correspond bien à leur altitude. Leurs composition diffèrent peu de celle des groupements de référence et montrent que ceux-ci sont assez représentatifs.

Leur étude permet de mettre en évidence deux faits nouveaux : d'une part, on n'observe pas un ordre unique d'apparition des espèces d'aval et de disparition des espèces d'amont; la présence de *Leuctra despaxi*, *L. mortoni* et *L. pseudocylindrica*, d'autre part, indique l'existence de variantes.

Enfin, la série Lez à 430 m<sup>1</sup> - Volp — Garonne à 150-140 m est imparfaite. Si *Dinocras cephalotes* n'est représentée dans les récoltes de la Garonne que par une exuvie, *Amphinemura triangularis* et surtout *Pertodes microcephala* ont été régulièrement capturées par Despax près de Toulouse, alors qu'elles manquent dans le Volp. Ce point a déjà été évoqué dans le chapitre d'écologie comparée. Comme le montre aussi la composition du groupement du Ruisseau de la Forêt, on ne peut disposer les groupements en une série unique dès qu'interviennent à la fois de fortes différences de débit et d'altitude.

J'ai donc placé les stations étudiées sur un diagramme où la surface des bassins versants est portée en abcisse, avec une échelle logarithmique, et l'altitude en ordonnée (fig. 5.1). Le résultat reflète bien les affinités faunistiques telles qu'elles apparaissent à la lecture du tableau 5.6. Le Volp à 460-430 m, par exemple, se trouve situé dans un triangle dont les sommets sont constitués par

1. ou Garonne à 500 m, dont le groupement est très voisin de celui du Lez à 430 m.

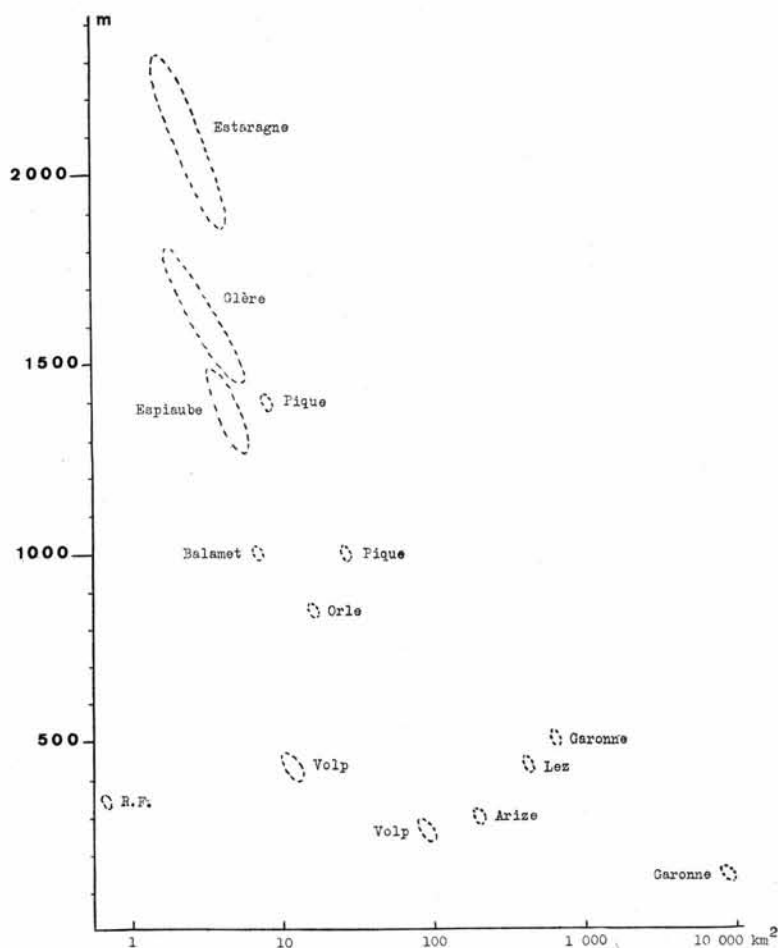


FIG. 5.1. — Position relative des stations de référence et de quelques autres stations. En abscisse : surface des bassins versants, échelle logarithmique. En ordonnée : altitude, échelle arithmétique.

l'Orle à 860 m, le Lez à 430 m et le Ruisseau de la Forêt à 340 m ; il héberge 6 des 7 espèces communes à ces trois dernières stations. Six des 8 espèces communes au Lez à 430 m, au Volp à 280 et 240 m et à la Garonne à 140 m ont été trouvées près de l'Arize à 300 m. *Taeniopteryx schoenemundi* et *Capnia bifrons* manquent dans les captures de l'Arize mais ne figurent pas en assez grand nombre dans celles des trois autres stations pour que cette absence paraisse significative. On ne peut demander plus à un schéma basé sur des caractéristiques aussi simples que l'altitude et la surface des bassins versants.

## 5.3. — COLÉOPTÈRES.

## 5.3.1. — GROUPEMENTS DE RÉFÉRENCE.

## 5.3.1.1. — Estaragne.

Une dizaine d'individus ont été récoltés dans la partie inférieure de l'Estaragne. Il est possible qu'ils proviennent d'un affluent plus chaud que le cours principal.

Espèces récoltées : *Hydraena emarginata*, *Elmis aenea*, *Esolus angustatus*, *Limnius perrisi*.

## 5.3.1.2. — Espiaube, 1 480 à 1 250 m.

a) *Hydraena* (311 imagos).

Espèces abondantes. -- *H. emarginata* et *H. saga* forment plus de 90 % du total, la première étant deux à trois fois plus abondante.

Autres espèces. — *H. truncata* -- et, au-dessous de 860 m, *H. minutissima*.

b) Elminthidae (332 imagos, plus de 1 000 larves).

Espèces abondantes. — *Elmis aenea* prédomine dans les mousses, *Esolus angustatus* sous les pierres. *Limnius perrisi* occupe le troisième rang dans les deux milieux (environ 10 % du total).

Autres espèces. -- *Riolus subviolaceus* — et, au-dessous de 860 m, *Limnius volckmari* et *Elmis coiffaiti*.

## 5.3.1.3. — Lez à 1 000 m, Orle à 860 m, Ribérot à 800 m, Isard à 810 m.

Les groupements de ces quatre stations ont les mêmes caractéristiques.

a) *Hydraena* (160 imagos).

Espèces abondantes. — Sous les pierres : *H. truncata*, *H. saga*. Dans les mousses : *H. minutissima*.

Autres espèces : *H. gracilis*, *H. pygmaea*, *H. sternalis*.

b) Elminthidae (1 751 imagos, 435 larves).

Espèces abondantes. — Sous les pierres : *Elmis maugetii* (environ 50 % des imagos). — *Limnius perrisi*, *Esolus angustatus*, *Elmis coiffaiti* (de 10 à 15 %) — *Limnius volckmari*, *L. opacus*, *Elmis aenea* (un peu plus de 5 %). Dans les mousses : *Elmis coiffaiti*, *El. maugetii* (environ 40 %), *El. aenea* (10 %).

Autres espèces. — *Esolus parallelepipedus*, *Dupophilus brevis*, *Riolus subviolaceus*.



Le groupement du Balamet à 1 000 m est semblable aux précédents. Seule la proportion de *Dupophilus brevis* est un peu plus élevée (environ 5 %).

5.3.1.4. — Lez à 430 m.

a) *Hydraena* (120 imagos).

Espèces abondantes. — Sous les pierres : *H. gracilis*, *H. truncata*. Dans les mousses : *H. minutissima*.

b) Elminthidae (200 imagos, 350 larves).

Espèces abondantes. — Sous les pierres : *Elmis maugetii*, *Esolus parallelepipedus*, *Limnius perrisi*, *Limnius volckmari*, *L. opacus*. Dans les mousses : *Elmis maugetii*, *El. aenea*, *El. coiffaiti*.

Autres espèces. — *Esolus angustatus*, *Dupophilus brevis*, *Normandia nitens*, *Riolus subviolaceus*.

5.3.1.5. — Vo'p à 430 m.

a) *Hydraena* (94 imagos).

Espèce abondante. — *Hydraena gracilis*.

Autres espèces. — *H. truncata*, *H. minutissima*, *H. nigrita*, *H. riparia*, *H. pulchella*.

b) Elminthidae (665 imagos, 576 larves).

Espèces abondantes. — Sous les pierres : *Esolus parallelepipedus* (85 %) — *Elmis maugetii* (5 à 15 %). Dans les mousses : *Elmis aenea* (55 %) — *Riolus cupreus*, *Esolus parallelepipedus*, *Oulimnius tuberculatus* (5 à 15 %).

Autres espèces. — *Elmis coiffaiti*, *Esolus pygmaeus*, *Limnius volckmari*, *L. opacus*, *Oulimnius troglodytes*, *Normandia nitens*.

5.3.1.6. — Volp à 280 et 240 m.

a) *Hydraena* (195 imagos).

Espèces abondantes. — *Hydraena gracilis* (70 %), *H. riparia* (10 %).

Autres espèces. — *H. minutissima*, *H. pulchella*, *H. nigrita*, *H. cordata regularis*, *H. subdepressa*.

b) Elminthidae (4 587 imagos, 1 846 larves).

Espèces abondantes. — Sur les seuils, en courant rapide : *Esolus parallelepipedus* (70 %) — *Esolus pygmaeus*, *Oulimnius troglodytes* (5 à 10 %) — *Elmis maugetii*, *Limnius opacus*, *Riolus*

1. L'abondance d'*O. troglodytes* est liée au développement des mousses sur les pierres les plus stables.

*cupreus* — *O. tuberculatus*. Dans la partie aval des mouilles, en courant lent : *Esolus parallelepipedus* (70 %) — *Es. pygmaeus* (20 %) — *Normandia nitens*.

Autres espèces. — *Elmis aenea*, *Elmis obscura*, *Elmis coiffaiti*, *Dupophilus brevis*, *Limnius volckmari*, *Limnius intermedius*, *Stenelmis canaliculata*, *Potamophilus acuminatus*.

#### 5.3.1.7. — Ruisseau de la Forêt à 340 m.

a) *Hydraena* (79 imagos).

Espèces abondantes. — *H. gracilis*.

Autres espèces. — *H. polita*, *H. minutissima*, *H. pygmaea*, *H. nigrita*, *H. cordata regularis*, *H. riparia*.

b) Elminthidae (595 imagos, 1 060 larves).

Espèces abondantes. — Dans les mousses, *Elmis aenea* (85 %) ; sous les pierres, *Esolus parallelepipedus* et *El. aenea* (40 à 45 %).

Autres espèces. — *Elmis maugetii*, *El. coiffaiti*, *Esolus pygmaeus*, *Oulimnius tuberculatus*, *O. troglodytes*, *Dupophilus brevis*, *Limnius volckmari*, *L. opacus*, *Riolus subviolaceus*, *R. cupreus*.

Dans le Ruisseau de la Forêt à 330 m, dans les graviers, sans galets ni mousses, *H. gracilis* (48 imagos/51) et *Esolus parallelepipedus* (196 i./228) prédominent.

#### 5.3.2. — COMPARAISON DES NOMBRES D'ESPÈCES DES GROUPEMENTS DE RÉFÉRENCE.

##### 5.3.2.1. — Méthode.

Les Plécoptères présentent des périodes de vol très différentes et la comparaison directe du nombre des espèces capturés dans chaque station était seule possible. Par contre, les nombres d'imagos de Coléoptères récoltés donnent une image assez exacte de l'abondance relative des espèces (4.1.2.2).

Même dans ce cas, il ne m'a pas paru opportun d'utiliser l'un des nombreux indices de diversité qui ont été proposés [FISCHER CORBET et WILLIAMS 1943; YULE 1944 et SIMPSON 1949, in WILLIAM 1964; PRESTON 1948; MARGALEF 1957; voir aussi HAIRSTON 1959].

En principe, la valeur de ces indices est indépendante de l'abondance du matériel récolté et elle ne varie qu'avec la diversité spécifique du groupement étudié. Mais, en fait, les indices qui lient le nombre des espèces au logarithme du nombre des individus ont tendance à augmenter avec les dimensions de l'échantillon [HAIRSTON 1959]. La transformation logarithmique constitue alors une surcorrection. Dans certains cas, une meilleure corrélation a été obtenue avec la racine carrée du nombre des individus [ODUM

1963, MENHINICK 1964]. Toutefois, les limites d'application de l'une quelconque de ces formules ne sont pas encore exactement connues.

Il n'y a pas lieu de supposer qu'il existe dans chaque biocénose une relation simple entre les nombres bruts des individus des différentes espèces. ENGELMANN [1961] a montré qu'il est nécessaire d'affecter ces nombres d'un coefficient lié à l'activité métabolique de chaque espèce pour retrouver le modèle théorique proposé par MACARTHUR [1957]. L'étude d'ENGELMANN est consacrée à des Arthropodes du sol, mais des faits analogues seront sans doute mis en évidence chez d'autres groupes.

L'indice de FISCHER, CORBET et WILLIAMS [*op. cit.*] a parfois été employé sans qu'il ait été vérifié au préalable si les abondances relatives des espèces récoltées ne s'écartaient pas de façon significative de la distribution théorique impliquée par le calcul de l'indice [ANGELIER 1953 a, b, 1954 b, 1955, BONNET 1964]. La précision apportée par l'utilisation de cet indice paraît alors assez illusoire.

Lorsque, comme c'est le cas ici, plusieurs prélèvements ont été effectués dans chaque station, il est aisé d'amener à égalité les nombres d'individus des deux groupements qu'on veut comparer : il suffit de n'utiliser qu'une partie des prélèvements.

Pour éviter tout biais, les prélèvements provenant de la station la plus étudiée sont ajoutés les uns aux autres en suivant l'ordre chronologique. Cette opération est poursuivie jusqu'à ce que le nombre d'individus obtenu soit égal au total des individus récoltés dans la station la moins étudiée; il n'est tenu compte que des espèces qui figurent dans les prélèvements utilisés.

C'est sans doute le procédé qui implique le moins d'hypothèses possible sur la distribution de la population parente. Il peut être transposé aux cas où un seul prélèvement est effectué dans chaque station : on élimine alors par tirage au sort les individus excédentaires des prélèvements les plus abondants.

### 5.3.2.2. — Résultats.

#### 5.3.2.2.1. — *Hydraena*.

La diversité est maximale dans la vallée du Volp (de 6 à 8 espèces par station). Par suite des confusions possibles entre espèces voisines, on dispose de peu de données sur la diversité spécifique des groupements d'*Hydraena* dans le reste de l'Europe (cf. 4.6.1.4). L'ORCHYMONT [1936 b] cite une récolte effectuée dans la Sierra de Cordoba et composée de 275 individus appartenant à 7 espèces. Dans le Céret, au sud-ouest du Massif central, les 200 imagos

capturés se répartissent en 8 espèces [BERTHÉLEMY et CLAVEL 1961]. BINAGHI [1963], enfin, admet de même qu'on trouve généralement 8 à 9 espèces par station dans la plus grande partie de l'Italie, la Vénétie Julienne exceptée. Cette opinion est basée sur des récoltes de 100 à 200 exemplaires en moyenne [BINAGHI 1958, 1959, 1960].

Les nombres du Volp correspondent donc à une diversité proche du maximum actuellement connu chez les *Hydraena*. Dès le Couserans, la diversité diminue avec la disparition des *Hydraena* s. s., mais la densité reste élevée jusqu'à l'Espiabaube inclus. Plus haut, dans la vallée du Porthiehl comme dans l'Estaragne, *Hydraena emarginata* forme des populations monospécifiques dont la densité absolue est très faible.

D'après les relevés de BINAGHI [op. cit.], il existe en plaine, sur les fonds limoneux et vaseux, d'autres types de peuplements à très faible diversité. Ces peuplements sont constitués d'*Hydraena* s. s. ou de *Phothydraena*. La température seule, toutefois, ne semble pas suffire à limiter la diversité des *Hydraena*. A la différence des Plécoptères, les espèces de ce genre rencontrent encore dans le cours inférieur du Volp des conditions très favorables.

#### 5.3.2.2.2. — Elminthidae.

Lorsqu'on ramène à 500 environ le nombre des imagos capturés dans le Volp à 280 et 240 m, on obtient des nombres d'espèces comparables à ceux du Volp à 430 et 460 m, du Ruisseau de la Forêt à 340 m et des cours d'eau du Couserans. La diversité des groupements d'Elminthidae ne commence à diminuer que dans l'Espiabaube, un peu plus haut que dans le cas des *Hydraena*.

Le Ruisseau de la Forêt héberge des peuplements d'*Hydraena* et d'Elminthidae aussi variés que des cours d'eau plus importants. Il existe pourtant une relation entre la diversité et le débit, comme chez les Plécoptères, mais cette relation ne devient nette que pour des débits très faibles. Les émissaires de la source de la Vallée d'Orle (Orle-1 000 m), renferment une population presque monospécifique : 192 imagos d'*Elmis aenea* et 1 imago d'*Esolus angustatus* y ont été capturés. Il existe vraisemblablement un rapport entre la taille des organismes et les dimensions des biotopes d'eau courante au-dessous desquelles la diversité diminue.

Avant la révision de STEFFAN [1958], de nombreuses confusions ont été commises entre *Elmis maugetii* et *E. aenea*, entre *Oulimnius tuberculatus* et *O. troglodytes*, ainsi qu'entre *Riolus subviolaceus*, *R. cupreus* et *R. illiesi*. Aussi, comme pour les *Hydraena*, possède-t-on peu de données sûres pour le reste de l'Europe. Les 2 200 individus capturés dans le Céret [BERTHÉLEMY et CLAVEL 1961] appartiennent à 14 espèces; la diversité est la même que



### 5.3.3. — COMPARAISON DES GROUPEMENTS DE RÉFÉRENCE D'APRÈS LEUR COMPOSITION FAUNISTIQUE.

Les groupements d'*Hydraena* et d'Elminthidae forment une série conforme à l'altitude relative des stations (Tableau 5.7). Les proportions des espèces varient de façon régulière, à l'exception de celle des *Elmis aenea* qui sont plus abondantes dans les Bryophytes du Ruisseau de la Forêt et du Volp à 430 m que dans ceux du Couserans. La forte teneur en calcaire des eaux du Ruisseau de la Forêt et du Volp semble être responsable de ce phénomène.

Le groupement du Ruisseau de la Forêt n'occupe donc une position isolée ni par sa diversité ni par sa composition faunistique. Le groupement de la Garonne à 140 m peut également être ajouté à la série sans provoquer de discordance, contrairement à ce qu'on observe chez les Plécoptères. L'importance des cours d'eau ne semble jouer un rôle que pour les débits très faibles.

### 5.3.4. — LES GROUPEMENTS D'ELMINTHIDAE DES EAUX COURANTES D'EUROPE.

A la différence des Plécoptères et des *Hydraena*, les Elminthidae ont des aires de répartition assez étendues pour qu'on puisse comparer directement les groupements des Pyrénées à ceux du reste de l'Europe, sans faire appel à des phénomènes de vicariance géographique. J'ai donc rassemblé des récoltes personnelles effectuées hors du domaine pyrénéen, des listes reconstituées à partir de l'examen de plusieurs collections et le plus grand nombre possible de données bibliographiques.

Le premier point qui se dégage de l'examen de ces relevés est l'absence de vicariance écologique absolue. L'existence d'un hiatus entre deux espèces, dans un cours d'eau ou une région déterminée, ne peut être généralisée à l'ensemble des cours d'eau où vivent ces mêmes espèces.

Les espèces d'amont *Limnius perrisi* et *Esolus angustatus*, par exemple, qui sont séparées des *Oulimnius* et d'*Esolus pygmaeus* dans les cours d'eau étudiés ici (Tableau 5.7) et dans la Fulda [ILLIES 1953 b], coexistent avec *O. tuberculatus* et *O. troglodytes* dans la Montagne Noire, et avec *E. pygmaeus* dans l'Ardière à Ceyrat (Puy-de-Dôme, Collection H. Bertrand). *Esolus angustatus* a été trouvé avec *Limnius muelleri* dans les Carpates polonaises [SOWA 1965], *Limnius perrisi mediocarinatus* avec *L. intermedius* dans les Monts Ibériques [BERTRAND 1965], *Riolus subviolaceus*, enfin, avec *Stenelmis canaliculata* et *Macronychus quadrituberculatus* dans la Fulda [ILLIES 1958].

S'il n'y a pas de vicariance absolue, l'étude des relevés montre que chaque espèce n'a pas été rencontrée en compagnie de toutes les autres avec la même fréquence. Toutefois, les conditions d'application d'un coefficient d'association spécifique (ou d'affinité cénotique) ne sont pas remplies. Ces coefficients utilisant la présence simultanée des espèces dans un même prélèvement, il est nécessaire que tous les prélèvements aient été effectués sur des surfaces égales, et les résultats ne sont valables que pour cette surface. Certains coefficients sont basés sur le calcul des probabilités (FORBES 1907, 1925, in DICE 1952; COLE 1949, 1957; BRAY 1956; FAGER 1957; MARGALEF 1958, BONNET 1964; pour d'autres références, cf. WHITTAKER et WARREN FAIRBANKS 1958). Les conclusions obtenues grâce à l'emploi de ces coefficients ne peuvent être généralisées à un territoire quelconque que si les prélèvements ont été répartis rigoureusement au hasard dans ce même territoire.

La comparaison directe des relevés ne pose pas les mêmes problèmes (analyse normale « site-site » de LAMBERT et DALE 1964). A défaut d'atténuer les biais de l'échantillonnage, elle a au moins le mérite de les laisser présents à l'esprit. En outre, de nouveaux prélèvements peuvent être aisément intégrés aux résultats d'une telle analyse, alors qu'ils obligent à reprendre entièrement les calculs basés sur des coefficients d'association (analyse inverse « espèce-espèce » in LAMBERT et DALE, *op. cit.*).

Le faible nombre des espèces considérées a permis de procéder par essais et erreurs, en regroupant les listes semblables et en recherchant s'il était possible d'établir des séries régulières de groupements, par additions et soustractions d'espèces.

Certaines déterminations antérieures au travail de STEFFAN [1958] sont assez douteuses. Aussi les résultats obtenus sont-ils présentés dans un cadre générique.

#### A. — *Elmis*, *Esolus*, *Riolus*.

##### A<sub>1</sub>. — *Elmis* seules.

*Elmis latreillei*. — Sources et ruisselets ombragés, très froids, dans la Forêt-Noire [EIDEL 1933], le Sauerland [DITTMAR 1955], en Autriche [BEIER 1948], en Silésie [TOMASZEWSKY 1928]; émissaires de tourbières dans les Hautes Vosges [HUBAULT 1927].

*Elmis aenea*. — Sources du Kinzig et de l'Elz dans la Forêt Noire [EIDEL 1933]; stations amont de la Susaa, au Danemark [BERG 1948], station amont de l'Afon Hirnant, au Pays de Galles HYNES 1961]; émissaires de la source « Orle-1 000 m ».

Il existe des termes de passage entre les peuplements à *E. latreillei* et à *E. aenea*, avec prédominance de l'une ou l'autre espèce [BEIER 1948].

A',. — *Elmis* — *Esolus*.

*Elmis latreillei* — *Esolus parallelepipedus*. — Émissaires des sources en terrain calcaire (Autriche, in BEIER 1948), ou non (Sauerland, in DITTMAR 1955).

A<sub>2</sub>. — *Elmis* — *Riolus*.

*Elmis aenea* — *Riolus subviolaceus*. — Sources et résurgences incrustantes et leurs émissaires, en terrain calcaire : résurgence de Fontestorbes, en amont de Bélesta (Ariège); Fontaine Vive à GrosPierre (Ardèche, Balazuc leg.); zone supérieure ombragée des ruisseaux, dans les terrains jurassiques de la Côte-d'Or [DELA-CHAMBRE 1963]; émissaires des sources dans le Baumberg [BEYER 1932].

A'₂. — *Elmis* — *Esolus* — *Riolus*.

*Elmis latreillei* — *Esolus parallelepipedus* — *Riolus*. — Canal près de la cascade de Lunz, en Autriche [BEIER 1948].

*Elmis latreillei* — *Esolus pygmaeus* (?) — *Riolus subviolaceus* — *Riolus cupreus*. — Une source du Röserenbach, dans le Jura Bâlois [GEIJSKES 1935].

#### A. — Physiographie.

Les groupements précédents se rencontrent donc principalement aux voisinages des sources. L'abondance des *Riolus* est liée aux fortes teneurs en calcaire, celle des *Elmis latreillei* aux basses températures. Comme je l'ai déjà indiqué dans le chapitre IV (4.7), le facteur responsable de la distribution des *Esolus* n'apparaît pas à la lecture des descriptions des biotopes.

Dans la plupart des cas, la faune s'enrichit en aval d'autres espèces d'Elminthidae. Il peut également arriver que le reste du cours d'eau ne soit pas propice à l'existence d'autres espèces. C'est le cas du ruisseau du Yorkshire étudié par WHITEHEAD [1935].

#### B. — *Elmis*, *Esolus*, *Riolus*, *Limnius*.

B<sub>1</sub>. — *Elmis* — *Limnius*.

*Elmis aenea* — *Limnius perrisi*. — 148 imagos et 8 larves de *L. perrisi*, 70 imagos et 64 larves d'*E. aenea*, sans aucun *Esolus*, ont été récoltés par Th. Spykalowicz dans six ruisseaux de la Montagne Noire (largeur : 0,6 à 2 m; pente : 8 à 25 %; altitude : 560 à 800 m; alcalinité : 0,1 à 0,4 mval/l). Le cours supérieur de la Mölle, dans la Lippe, renferme le même groupement [ILLIES 1952 b], de même que le cours supérieur de la Moldau, en Tchécoslovaquie [WINKLER 1963].

*Elmis aenea* — *Limnius volckmari*. — Ruisseau la Pläne, dans le Fläming [ALBRECHT 1953]; la Kossau, dans le Holstein



[NIETZKE 1937]; ruisseaux de l'île de Rügen, dans la Baltique [THIENEMANN 1907, 1913]; Ford Wood Beck, dans le Lake District [MACAN 1963].

Vers le nord, *L. perrisi* ne dépasse pas les Mittelgebirge et on peut considérer le groupement *E. aenea* — *L. volckmari* comme une variante géographique du précédent.

*E. aenea* prédominant dans les Bryophytes et les *Limnius* sous les pierres et les graviers, tous les intermédiaires existent entre les peuplements constitués d'*E. aenea* seul (*A*<sub>1</sub>) et ceux où les *Limnius* sont en majorité [la Mölle, ILLIES 1952 b].

*B*<sub>1</sub>. — *Elmis* - *Esolus* - *Limnius*.

*Elmis aenea* - *Esolus angustatus* — *Limnius perrisi*. — Cours supérieur de l'Aabach, au Sauerland [DITTMAR 1955]; Sumava, en Tchécoslovaquie [WINKLER 1956]. Ce groupement est relié au groupement *E. aenea* — *L. perrisi* par le peuplement de trois ruisseaux de la Montagne Noire où les *Esolus angustatus* sont peu nombreux (largeur : 0,8 à 2 m; pente : 4 à 5 %; altitude : 660 à 840 m; alcalinité : 0,1 à 0,4 mval/l).

Compte tenu de la très faible abondance des *Riolus subviolaceus*, on peut considérer que le groupement de l'Espiaube appartient à cette catégorie, plutôt qu'à la catégorie *B*<sub>2</sub>.

*Elmis aenea*, *E. maugetii*, *E. coiffaiti* — *Esolus angustatus*, *E. parallelepipedus* --- *Limnius perrisi*, *L. volckmari*, *L. opacus*. — On a vu dans le chapitre d'écologie comparée qu'*Elmis aenea* est progressivement remplacée en aval par *E. maugetii* et *E. coiffaiti*, *Esolus angustatus* par *E. parallelepipedus*, *Limnius perrisi* par *L. volckmari* et *L. opacus*. L'ordre d'apparition des espèces d'aval n'est pas le même dans tous les cours d'eau. *L. volckmari* apparaît le premier dans la Neste et, en Tchécoslovaquie, dans la Lucina [STRAŠKRABA 1966]. Dans la Fulda, *Elmis maugetii*<sup>1</sup> coexiste d'abord avec *L. perrisi* seul; apparaissent ensuite *Es. angustatus*, *L. volckmari* et *Es. parallelepipedus*. Les groupements du Couserans, où *Riolus subviolaceus*, *Normandia nitens* et *Dupophilus brevis* sont très peu abondants, appartiennent à cette catégorie.

*Elmis aenea* — *Limnius volckmari* — *Esolus parallelepipedus*. *Elmis maugetii*, *El. coiffaiti*, *Esolus angustatus*, *Limnius perrisi* et *L. opacus* manquent en Grande-Bretagne pour des causes historiques et ce groupement y remplace les deux précédents. Il a été observé dans les cinq stations aval de l'Afon Hirnant, au Pays de Galles [HYNES 1961], dans d'autres ruisseaux de la même région [JONES 1941, 1948] et dans les Highlands écossais [MORGAN et EGGLESHAW 1965].

1. Sub. nom. *Helmis maugei* in ILLIES 1953 b, détermination précisée par STEFFAN [1958].

On peut rattacher également à ce type le peuplement de la rivière Ystwyth, au Pays de Galles [JONES 1958], qui est réduit aux formes pétricoles *Esolus parallelepipedus* et *Limnius volckmari* par suite de l'absence de végétation. Cette absence est due à des déversements de boues de lavage de minerais.

*B<sub>2</sub>*. — *Elmis* — *Riolus* — *Limnius*.

*Elmis aenea* — *Riolus* — *Limnius volckmari*. — Divers ruisseaux calcaires d'Europe centrale, dans le Baumberg [BEYER 1932], en Bavière (Hirshgraben et Neue Ammer, ENGELHARDT 1951) et en Autriche (émissaire de la Rainerquelle et Unterer Seebach, BEIER 1948).

*B'<sub>2</sub>*. — *Elmis* — *Riolus* — *Esolus* — *Limnius*.

Deux groupements de ce type ont été observés en Autriche par BEIER [1948]. Le groupement du Röserebach [GEIJSKES 1935] s'y rattache également, mais la très faible densité des *Esolus* montre que la transition avec le groupement précédent *B<sub>2</sub>* doit être très progressive. Dans les Hautes-Pyrénées, Alluaud a récolté ensemble *Elmis aenea*, *Riolus illiesi*, *Esolus angustatus* et *Limnius perrisi*. Je signale ce relevé en raison de la présence de *Riolus illiesi*, espèce découverte récemment [STEFFAN 1958].

#### *B*. — Physiographie.

A chaque groupement *A* correspond un groupement *B* qui en diffère par l'addition des *Limnius*. En général, l'apparition des *Limnius* coïncide avec l'augmentation du débit. *Limnius* et *Elmis*, toutefois, peuvent apparaître simultanément, lorsque la région des sources n'est pas propice à la vie des Elminthidae, comme c'est le cas dans la Mölle [ILLIES 1952 b].

Au point de vue spécifique, l'irrégularité de l'ordre d'apparition des espèces d'aval comme *Limnius volckmari*, *L. opacus*, *Esolus parallelepipedus* et *Elmis maugetii*, entraîne une très grande variété dans le détail des groupements.

Les limites altitudinales, enfin, varient avec le climat : *Elmis maugetii*, *Limnius volckmari* et *L. opacus*, qui sont absents de l'Espiabe à 1 400 m, atteignent 1 800 m dans la Sierra Nevada [BERTRAND 1965].

#### *C*. — *Elmis*, *Esolus*, *Riolus*, *Limnius*, *Oulimnius*, *Dupophilus*.

*C<sub>1</sub>*. — *Elmis* — *Limnius* — *Oulimnius*.

*Elmis aenea* — *Limnius volckmari* — *Oulimnius*. — Ce groupement a été observé dans le Holstein (Loiter AU NIETZKE 1937), en Finlande [SAARINEN 1938], et dans la plus grande partie de la Susaa, au Danemark [BERG 1948]. Dans le cours inférieur de cette dernière, les *Oulimnius* deviennent prédominants et les *Limnius* disparaissent.

*C'<sub>1</sub>*. — *Elmis* — *Esolus* — *Limnius* — *Oulimnius*.

Les *Oulimnius* apparaissent dans les cours d'eau à des étapes différentes du remplacement d'amont en aval des espèces des genres précédents : avec *Esolus parallelepipedus* dans la Mölle [ILLIES 1952 b], en amont dans la Wielka Puzca, rivière des Carpates polonaises [SOWA 1965], en aval dans la Fulda [ILLIES 1953 b] et, en Tchécoslovaquie, dans la Lucina [STRAŠKRABA 1966].

Le groupement *Elmis aenea* — *Esolus parallelepipedus* — *Limnius volckmari* — *Oulimnius* a été fréquemment rencontré dans les Iles Britanniques : au Pays de Galles [JONES 1941, 1948, 1949 a, 1951, BADCOCK 1949, HYNES 1961], dans la Chaîne Pennine (station aval de la rivière Wharfe, PERCIVAL et WHITEHEAD 1930), en Ecosse [MAITLAND 1964, MORGAN et EGGLESHAW 1965] et en Irlande [FROST 1942].

L'un des quatre genres prédomine selon les critères déjà indiqués dans le chapitre IV. *Elmis aenea* manque dans les prélèvements de la rivière Teifi, au Pays de Galles [JONES 1943, THOMAS 1962], mais le nombre total des individus capturés est trop faible pour qu'il y ait lieu d'en tirer des conclusions.

*C*<sub>2</sub>. — *Elmis* — *Riolus* — *Limnius* — *Oulimnius*.

Je ne connais ce groupement que de quelques ruisseaux du Baumberg (BEYER 1932).

*C'*<sub>2</sub>. — *Elmis* — *Esolus* — *Riolus* (et *Normandia*) — *Limnius* — *Oulimnius*.

Les groupements du Ruisseau de la Forêt et du Volp à 460-430 m appartiennent à ce type. La zone moyenne des ruisseaux de la Côte-d'Or en donne une image plus appauvrie, avec *Elmis aenea*, *Esolus parallelepipedus*, *Riolus cupreus*, *R. subviolaceus*, *Limnius volckmari* et *Oulimnius tuberculatus*. La station amont de la rivière Wharfe, dans la Chaîne Pennine, renferme un groupement identique au précédent [PERCIVAL et WHITEHEAD 1930].

*Riolus illiesi*, déjà cité dans le groupement *B'*<sub>2</sub>, a été rencontré dans des groupements de ce type : avec *Elmis aenea*, *El. maugetii*, *Esolus parallelepipedus*, *Limnius volckmari*, *Oulimnius tuberculatus*, *Riolus cupreus*, *Normandia nitens* et *Normandia sodalis* en Allemagne (STEFFAN 1961, d'après ZIMMERMANN 1908) ; avec *Elmis maugetii*, *Esolus parallelepipedus*, *Limnius volckmari*, *Oulimnius tuberculatus*, *O. troglodytes* et *Riolus cupreus* en Gironde (Collection H. Bertrand).

Comme pour certains groupements *C'*, *Limnius perrisi* et *Esolus angustatus* manquent dans les cours d'eau qui prennent leur source à des altitudes assez faibles.

*C*<sub>3</sub>. — *Elmis* — *Esolus* — *Limnius* — *Oulimnius* — *Dupophilus*.

Des récoltes d'Alluaud<sup>1</sup>, effectuées dans le nord-ouest du Massif

1. Collection Alluaud du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

central, de Th. Spykalowicz dans la Montagne Noire et de M. Thibault dans les Basses-Pyrénées et en Bretagne, contiennent de nombreux *Dupophilus brevis*. Cette espèce coexiste avec *Elmis aenea*, *Limnius perrisi* et *Esolus angustatus* dans le cours supérieur des ruisseaux. En aval, on la rencontre avec *Esolus pygmaeus*, *Limnius intermedius* et *Stenelmis canaliculata* (la Garonne à 140 m, la Creuse à la Celle-Dunois). *D. brevis* est assez peu abondant dans le Couserans; il atteint une densité maximale dans le Balamet, qui traverse le massif granitique et gneissique de Castillon.

### C. -- Physiographie.

J'ai déjà indiqué dans le chapitre IV que les *Oulimnius* apparaissent en général en aval des *Elmis*, *Riolus*, *Esolus* et *Limnius*. Ce fait est net surtout pour les cours d'eau qui prennent leur source à des altitudes élevées. En plaine, les deux derniers genres et les *Oulimnius* vivent ensemble dans les ruisseaux jusqu'au voisinage des sources. Ces dernières n'hébergent le plus souvent que des *Elmis* et, en terrain calcaire, des *Riolus*.

### D. — *Elmis*, *Esolus*, *Riolus* (et *Normandia*), *Limnius*, *Dupophilus*, *Stenelmis*, *Macronychus*, *Potamophilus*.

Tous les genres d'Elminthidae européens coexistent dans les grands cours d'eau. Malgré quelques exceptions signalées ci-dessus, *Limnius perrisi*, *Riolus subviolaceus* et *Esolus angustatus* ne descendent généralement pas vers l'aval jusqu'au point d'apparition des *Stenelmis*.

Les groupements du Volp à 280 et 240 m, et de la Garonne à 140 m appartiennent à ce type, de même que l'Hers Mort à Montaudran (Haute-Garonne), le Ravanel à Argelès-sur-Mer (Pyrénées-Orientales, d'après les exemplaires de la Collection H. Bertrand), l'Allier à Puy-Guillaume (Puy-de-Dôme, Collection H. Bertrand), le cours inférieur des cours d'eau de la Côte-d'Or [DELACHAMBRE 1963] et la zone à Barbeaux de la Fulda [ILLIES 1958].

Le groupement du Céret [BERTHÉLEMY et CLAVEL 1961] entre aussi dans cette catégorie. Lors de l'étude du matériel récolté dans ce cours d'eau, les légères différences existant entre la faune des pierres et celle des mousses avaient semblé insuffisamment nettes pour être mentionnées dans l'article précité. Leur signification est apparue à la suite des recherches effectuées dans d'autres cours d'eau. Des différences de même sens ont en effet été retrouvées dans d'autres cas, dans les Pyrénées ou la Montagne Noire. Je donne donc ci-dessous des pourcentages plus précis :

— sous les pierres : *Oulimnius tuberculatus*, 20 à 50 % ; *Elmis maugetii*, 15 à 40 % ; *Esolus parallelepipedus*, 6 à 30 % ; *Oulimnius rivularis*, *O. troglodytes*, *Limnius opacus*, *L. volckmari*, 2 à 5 % ;

*Elmis coiffaiti*, *Dupophilus brevis*, *Esolus pygmaeus*, *Stenelmis canaliculata*, *Riolus cupreus*, *Normandia nitens* et *Limnius mueleri*, moins de 2 %;

— dans les mousses : *Oulimnius tuberculatus*, environ 50 %; *Elmis maugetii* et *O. rivularis*, de 10 à 20 %; *Elmis coiffaiti* et *O. troglodytes*, de 5 à 10 %; autres espèces citées dans la faune des pierres, moins de 2 %.

### Conclusion.

Il a donc été possible de disposer les groupements rassemblés en séries qui diffèrent en fonction de la nature des terrains (*Riolus-Dupophilus*) et d'un facteur encore inconnu (séries avec et sans *Esolus*). Dans chaque série, le nombre des genres et des espèces croît d'amont en aval et on assiste également à des remplacements d'espèces chez les *Elmis*, *Esolus*, *Riolus* et *Limnius*.

Les groupements fortement diversifiés de type *D* se rencontrent principalement sur les fonds de galets des rivières dont le lit est formé d'une succession de seuils et de mouilles (« Geröll-Variante » d'ILLIES 1958). On ne trouve pas d'Elminthidae sur les fonds limoneux et vaseux dépourvus de végétation mais les zones riches en Phanérogames peuvent héberger des populations denses, constituées uniquement d'*Oulimnius* [BERG 1948]. Il existe sans doute en plaine d'autres groupements à faible diversité, des groupements de *Limnius* et d'*Esolus* sur les fonds sableux, par exemple; mais le benthos des rivières de plaine est encore trop mal connu pour qu'il soit possible de disposer ces groupements en série.

## 5.4. — SUR LES CLASSIFICATIONS DES ÉCOSYSTÈMES D'EAU COURANTE

### 5.4.1. — INTRODUCTION.

Dans une mise au point récente, ILLIES et BOTOSANEANU [1963] rappellent que les classifications des eaux courantes proposées jusqu'ici sont loin de faire l'unanimité et que des auteurs, comme MACAN [1961] et HYNES [1961], doutent même de la possibilité d'en réaliser.

Les deux auteurs cités critiquent plus précisément les classifications « élaborées ». Le seul fait de parler de ruisseaux à lits pierreux (stony streams) sous-entend une distinction entre les ruisseaux et les autres cours d'eau et, au sein des premiers, de ruisseaux à lits pierreux et à lits non pierreux. De même, HYNES [1958, p. 15] ne reconnaît que trois types d'habitats d'eau courante chez les Plécoptères de Grande-Bretagne; mais les notations écologiques qui suivent la description de chaque espèce permettent d'en distinguer plus d'une douzaine.

Il s'agit donc de définir les classifications « élaborées ». Certains insinueraient volontiers qu'elles se caractérisent avant tout par l'introduction d'un vocabulaire spécial. J'admettrai pour ma part que ce n'est qu'une marque extérieure et que, dans de telles classifications, l'utilisation de critères précis permet

— soit de ranger un objet dans une catégorie préexistante et de lui appliquer un certain nombre de propriétés déjà mises en évidence pour les autres objets de la même catégorie,

— soit de considérer cet objet comme le premier représentant d'une nouvelle catégorie.

Il me paraît préférable de ne pas utiliser l'expression classification « naturelle », même en mettant l'adjectif entre guillemets [ILLIES et BOTOSANEANU, *ibid.*]. Mieux vaut garder à cette expression son sens historique. Avant que ne triomphe l'hypothèse évolutionniste, les zoologistes et les botanistes avaient conscience que certaines classifications, les classifications « naturelles », reflétaient des affinités profondes entre les êtres vivants. Ces classifications exprimaient en fait des relations de filiation, alors que les autres étaient basées sur des phénomènes de convergence. En pratique, la distinction ne sera jamais achevée, mais elle peut constituer un idéal pour les systématiciens, au moins aux échelons taxonomiques inférieurs. Rien d'équivalent n'existe en écologie et, dans ce domaine, toute classification n'a de valeur que par les généralisations qu'elle permet.

Il n'est pas nécessaire de reprendre point par point les classifications rassemblées par ILLIES et BOTOSANEANU. Je me bornerai à étudier un thème qui n'a pas été envisagé dans l'article cité (5.4.2), puis à rechercher les limites d'application du schéma proposé par les deux auteurs (5.4.3 et 5.4.4).

Ce schéma peut être résumé ainsi : dans la région tempérée boréale, la composition faunistique des communautés benthiques permet de distinguer sept zones le long des cours d'eau des plaines et des montagnes, au-dessous de 1 600 à 1 800 m. Ces zones sont séparées les unes des autres par les confluent principaux :

l'Euerenon est constitué par les sources;

l'Epirhithron par les ruisselets résultant de la confluence de deux ou plusieurs ruisselets de sources;

le Metarhithron par les ruisseaux résultant généralement de la confluence de deux ou de plusieurs ruisselets de l'Epirhithron;

l'Hyporhithron par les rivières de montagne ou des régions de prémontagne résultant de la confluence de deux grands ruisseaux au moins;

l'Épipotamon par le cours moyen et inférieur des rivières qui correspondent dans leur cours supérieur à l'Hyporhithron;

le Métopotamon, enfin, par les portions inférieures, de plaine, de grandes rivières et de fleuves.

#### 5.4.2. — LES SUCCESSIONS PHYSIOGRAPHIQUES DANS LES EAUX COURANTES.

Le maintien apparent dans un bref laps de temps, et, à plus longue échéance, l'évolution dans un sens déterminé de systèmes naturels supposent la présence en leur sein de régulations dues à des actions et des réactions coordonnées. Dans les cours d'eau, ces phénomènes ne s'exercent pas principalement entre la biocénose et le biotope — comme dans le cas d'une forêt, de son microclimat et du sol qui la porte — mais entre deux éléments du biotope, le lit et la masse d'eau en mouvement. La participation de la faune et de la flore, évaluée en unités énergétiques, par exemple, est pratiquement négligeable dans les eaux dépourvues de peuplements denses de Phanérogames. A l'intérieur de la biocénose elle-même, la part prise par les apports allochtones de matière organique rend moins étroits les liens qui unissent les différents niveaux trophiques.

Les biologistes, qui ne perçoivent que le reflet de ces phénomènes, en obtiennent difficilement une vue synthétique. Aussi certains auteurs ont-ils rattaché l'écologie des eaux courantes à des théories géomorphologiques et lié la composition des biocénoses à la plus ou moins grande « maturité » des cours d'eau [DANSEREAU 1957, BENTON et WERNER 1958, KENDEIGH 1961, ALLEE et SCHMIDT 1962]. On ne peut s'étonner de rencontrer ces conceptions surtout sous la plume de compatriotes de W. M. Davis. Mais leur application se heurte à de grandes difficultés pratiques et une telle tentative est prématurée.

Ni l'état actuel de l'Estaragne, ni celui des ruisseaux du Lauragais ne représentent l'état passé de la Garonne au niveau de Toulouse. L'évolution physiographique se déroule en effet à une vitesse très faible par rapport à l'évolution climatique, et même à l'évolution biologique. La notion de succession n'a pas ici une valeur comparable à celle qu'elle possède pour les communautés végétales, ou pour la typologie des lacs. Cette notion n'est guère applicable qu'à des drainages restreints, établis postérieurement aux glaciations, comme c'est le cas pour les ruisseaux étudiés par SHELFORD [1911].

Dans le détail, l'histoire des réseaux hydrographiques est complexe. D'après GORON [1941] et TAILLEFER [1951], le Volp, en aval de 430 m environ, occupe l'ancien cours du Salat, qui a été détourné par une capture. De tels phénomènes sont fréquents et on ignore encore tout de leur influence sur l'évolution des biocénoses.

Certaines observations permettent de penser que les apports de la géomorphologie seront sans doute décisifs pour la compré-

hension des écosystèmes d'eau courante. La biomasse des biocénoses des sables, par exemple, est beaucoup plus faible que celle des biocénoses des pierres ou de la vase [HYNES 1960]. Ce fait est sans doute lié aux modalités du transport des matériaux sur le fond et ces modalités varient elles-mêmes avec le diamètre des grains. Les seuils et les mouilles, d'autre part, possèdent chacun des faunes bien différentes et leur succession régulière semble n'apparaître qu'au-dessous d'une certaine pente, pour un débit déterminé.

Mais il est encore impossible de se prononcer sur la portée exacte d'observations de ce genre et la géomorphologie ne fournit pas, à l'heure actuelle, de classification qui puisse être adoptée pour l'ensemble des écosystèmes d'eau courante.

#### 5.4.3. — RÉPARTITION DES BIOCÉNOSES D'EAU COURANTE EN UN NOMBRE DÉTERMINÉ DE ZONES DISTINCTES.

Une étude des écosystèmes basée sur la biocénologie repose sur l'hypothèse de travail suivante : à des groupements d'êtres vivants de composition voisine doivent correspondre des phénomènes écologiques également peu différents.

La méthode la plus couramment utilisée consiste à distinguer un certain nombre de biocénoses. Lorsqu'elles ne sont pas purement conventionnelles, les limites entre ces biocénoses passent par des zones où les changements faunistiques et floristiques sont particulièrement rapides. Figurées à une échelle plus réduite, ces zones de passage apparaissent comme des lignes de discontinuité.

Beaucoup d'auteurs déduisent plus ou moins implicitement de l'observation de semblables discontinuités entre des biocénoses concrètes, dans une région donnée, la possibilité de répartir l'ensemble des biocénoses existantes en nombre fini d'unités abstraites.

Autrement dit, si l'on adopte une représentation ponctuelle et si la position dans l'espace de chaque point figuratif est définie, par rapport à celle de tous les autres, à l'aide d'un coefficient de ressemblance entre biocénoses, ces auteurs admettent que les points se rassemblent en nuages, en « noda » [POORE 1955], séparés par des régions de très faibles densités.

L'assemblage des biocénoses dans une région a aussi été comparé à une mosaïque. Lorsqu'on observe une portion d'une mosaïque, il semble souvent que ses éléments colorés se répartissent en catégories distinctes. Cela n'exclut pas qu'on puisse former un spectre continu avec les éléments de l'ensemble de la mosaïque.

Ce problème, fréquemment soulevé en phytosociologie [POORE 1962, 1964, WATT 1964, LAMBERT et DALE 1964] se pose aussi dans le domaine des eaux courantes. ILLIES [1953 b, 1960 b] a montré que les confluent principaux de la Fulda constituaient de bonnes limites pour la faune benthique. La même constatation a été faite,



indépendamment, semble-t-il, par KUEHNE [1962], pour les poissons du Kentucky.

Mais on ne peut en conclure, comme le font ILLIES et BOTOSANEANU, que les communautés d'eau courante peuvent être réparties en un nombre déterminé de zones distinctes. L'importance des discontinuités formées par les confluents principaux pour la délimitation de chaque écosystème particulier n'est pas en cause. Mais il reste à prouver que ces discontinuités se situent à la même étape du remplacement d'amont en aval des espèces les unes par les autres.

Cette dernière hypothèse paraît a priori improbable, quand on considère le manque de régularité des réseaux hydrographiques. L'étude de la sériation des Plécoptères dans les Pyrénées centrales et des Elminthidae en Europe n'apporte pas d'arguments en faveur de l'existence d'un nombre fixe de zones longitudinales, homologues d'un cours d'eau à l'autre. Si l'on en juge d'après les divergences qui existent entre phytosociologues, malgré l'abondance des relevés floristiques, il est peu probable qu'une réponse satisfaisante puisse être apportée à cette question dans un proche avenir.

Il est donc important de distinguer les trois points suivants :

— les sériations parallèles des espèces benthiques dans divers cours d'eau, de l'amont vers l'aval;

— les discontinuités, souvent situées aux confluents principaux, qui permettent de distinguer des zones dans chacun d'eux;

-- les coïncidences entre ces limites dans l'ensemble des cours d'eau.

Seule l'existence des deux premiers points a été démontrée. Engager des polémiques sur le troisième et rechercher combien il existe de zones serait reprendre, dans une discipline différente, mais à une étape analogue et toutes proportions gardées, la controverse qui opposa Cuvier à Et. Geoffroy Saint-Hilaire sur le nombre des plans d'organisation du Règne Animal.

Il reste à rechercher dans quelles limites deux cours d'eau de même importance peuvent avoir des caractéristiques écologiques semblables.

#### 5.4.4. -- LIMITES D'APPLICATION D'UN SCHÉMA BASÉ SUR L'IMPORTANCE DES COURS D'EAU.

##### 5.4.4.1. — Limites altitudinales.

Le Balamet à 1 000 m et le Volp à 430 m ont des débits du même ordre de grandeur. Ce sont des « ruisseaux résultant de la confluence de deux ou plusieurs ruisselets », issus eux-mêmes « de

la confluence de deux ou plusieurs ruisselets de sources » [ILLIES et BOTOSANEANU 1963].

Or le Balamet à 1 000 m et le Volp à 430 m ont en commun neuf espèces de Plécoptères, dont une abondante, et neuf espèces de Coléoptères, dont trois abondantes. Le Volp à 240 m, qui est « une rivière de prémontagne résultant de la confluence de deux grands ruisseaux au moins » et le Volp à 430 m, ont en commun douze espèces de Plécoptères, dont six abondantes, et seize espèces de Coléoptères, dont quatre abondantes.

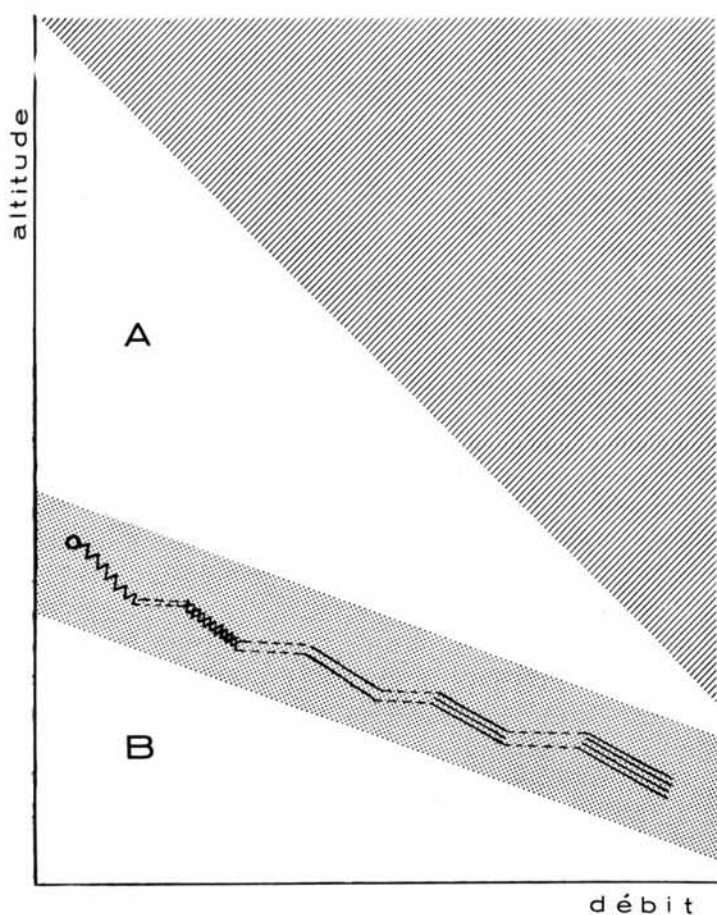


FIG. 5.2. — Les groupements observés dans un cours donné peuvent être retrouvés dans des cours d'eau dont les points figuratifs se situent dans la bande en pointillés, pour des conditions voisines de débit (en abscisse) et d'altitude (en ordonnée), mais non en A ou B. Il n'existe pas de cours d'eau dont les points figuratifs soient situés dans le secteur hachuré, sauf si les parties les plus hautes de la région considérée sont recouvertes de glaciers. Explications détaillées dans le texte (5.4.4.1).

On voit que deux cours d'eau de même importance, mais situés à des altitudes différentes, peuvent présenter moins d'affinités faunistiques que deux portions du même cours d'eau, malgré une multiplication du débit par cinq ou six dans le second cas.

Dans les Mittelgebirge allemands, où a pris naissance le schéma de zonation développé par ILLIES et BOTOSANEANU, les altitudes dépassent rarement 1 000 m. La plaine nord-européenne, d'autre part, a un climat plus froid que le Bassin Aquitain, ce qui limite également les conséquences des dénivellations.

Un cours d'eau des Mittelgebirge est représenté schématiquement sur la figure 5.2. L'altitude est portée en ordonnée, le débit en abscisse et les symboles employés sont ceux qu'a proposés ILLIES [1955 b, 1961 b]. Le débit augmente plus rapidement à chaque confluent principal, qui constitue ainsi une limite entre deux zones.

Il est certain que les résultats obtenus pour un de ces cours d'eau se retrouvent dans d'autres cours d'eau voisins (région du plan figuré en grisé). Mais il existe en montagne (A) et en plaine (B) des ruisseaux dont les propriétés diffèrent du cours d'eau de référence.

Considérer le Balamet comme atypique ne résoudrait rien : ce n'est pas un torrent glaciaire et la part prise par la neige dans l'alimentation des cours d'eau augmente avec l'altitude, sans qu'on puisse définir un seuil.

Il me paraît préférable d'accorder à l'altitude et au débit une importance égale; leur influence ne peut être négligée que lorsqu'ils varient dans les limites étroites.

#### 5.4.4.2. — Limites biogéographiques.

Beaucoup d'espèces d'Europe continentale sont absentes des Iles Britanniques et de Scandinavie, par suite des glaciations. Ce sont souvent des formes de montagne, plus rarement de plaine, comme *Esolus pygmaeus* ou *Limnius opacus*. On peut admettre que ces dernières espèces se sont retirées dans les péninsules d'Europe méridionale, pendant les périodes glaciaires, et qu'elles n'avaient pas atteint le nord de la France et de l'Allemagne lorsque le Pas-de-Calais et les détroits danois ont été envahis par la mer.

En général, on ne trouve en Europe septentrionale qu'une des deux ou trois espèces qui se remplacent d'amont en aval dans les cours d'eau situés plus au sud. Ce fait n'est sans doute pas étranger aux réserves qu'expriment les auteurs anglo-saxons sur les schémas basés sur les phénomènes de zonation.

ILLIES [1955 b] considère néanmoins que des ruisseaux de ces régions peuvent être assimilés au « cours supérieur de la région des Salmonidés » d'Europe moyenne (Epirhithron), par exemple,

lorsqu'ils hébergent quelques boréo-alpins. Selon HYNES [1961], de même, les stations 1 à 4 de l'Afon Hirnant, au Pays de Galles, correspondent plus ou moins à l'Epirhithron. Dans l'article cité, HYNES estime aussi que la pauvreté faunistique des ruisseaux des Iles Britanniques les rend plus favorables que ceux du continent à l'étude des communautés animales.

En fait, ce sont les conditions physiographiques qui sont peu différentes dans les deux cas. Comme l'admet HYNES [*op. cit.*, p. 376], il existe peut-être des niches écologiques vides dans les communautés qu'il a étudiées. Plus généralement, il est possible que la faible diversité spécifique des groupements d'Europe septentrionale ait des conséquences importantes sur les phénomènes écologiques. Seule l'étude directe de ces phénomènes pourra résoudre la question et il serait dangereux de généraliser du simple au complexe en se basant sur des ressemblances faunistiques partielles.

#### 5.5. — CONCLUSION

La classification d'ILLIES et BOTOSANEANU convient sans doute aux cours d'eau de l'Europe hercynienne. Qu'elle ne puisse être adoptée sans modification pour ceux des Pyrénées montre simplement qu'on ne disposait pas d'assez de données sur cette région. Ni les quelques groupements de Plécoptères et de Coléoptères étudiés, ni même la bibliographie rassemblée ne me permettent de proposer une nouvelle classification. Il me paraît plus intéressant d'utiliser les résultats obtenus pour rechercher quelle orientation peut être donnée à des recherches ultérieures.

Beaucoup de chercheurs abordent la synécologie avec une mentalité de systématicien : ils admettent, a priori, l'existence d'un nombre fini d'unités discrètes qu'ils se proposent d'inventorier. Une telle attitude repose sur un postulat inutile.

Il me paraît préférable de comparer les prélèvements à des sondages. Lorsque deux sondages donnent des résultats trop différents pour qu'il soit possible d'interpoler, il est nécessaire d'en effectuer un nouveau entre les deux précédents. Ici, par exemple, les groupements de l'Orle à 860 m et du Balamet à 1 000 m comprennent respectivement 31 et 27 espèces de Plécoptères, dont 24 sont communes aux deux groupements. Près du Lez à 430 m ont été capturées 26 espèces, dont 13 seulement sont communes à cette station et à l'Orle à 860 m. Pour avoir une connaissance plus approfondie des groupements de Plécoptères du Couserans, il faudra rechercher une station intermédiaire entre l'Orle à 860 m et le Lez à 430 m plutôt qu'entre l'Orle à 860 m et le Balamet à 1 000 m.

Tout le problème consiste à faire des hypothèses sur l'emplacement probable de ces stations intermédiaires, et, surtout, de celles qui se trouvent en dehors de la zone déjà prospectée. Cette question est assez facile à résoudre en biogéographie. Les cours d'eau de haute altitude des Pyrénées centrales et ceux du Parc National suisse [AUBERT 1965] n'ont en commun que 13 Plécoptères sur une quarantaine. Le Massif central peut renfermer des groupements qui combleront partiellement ce hiatus. De toute façon, la dépression de Carcassonne et la vallée du Rhône et de la Saône constituent des limites faunistiques importantes; on ne peut rechercher que des analogies entre des groupements situés de part et d'autre de ces limites, en utilisant les notions de vicariance et de niches écologiques.

A l'intérieur d'une région moins étendue, il faut établir des repères non plus seulement dans l'espace, au sens banal du mot, mais dans un « espace écologique ». Le grand mérite du schéma d'ILLIES et BOTOSANEANU est de s'appuyer sur la structure même des réseaux hydrographiques. Il peut servir de guide dans le choix de l'emplacement des stations, à condition d'y apporter quelques compléments. Une dénivellation de 500 m, par exemple, est au moins aussi importante qu'une multiplication du débit par dix. Les petits ruisseaux, d'autre part, présentent dans chaque région une très grande variété. Ce fait ne ressort pas des groupements étudiés en détail ici, mais les quelques prélèvements effectués dans le Volp à 500 m montrent que la faune a peu de points communs avec celle du Ruisseau de la Forêt de Sainte-Croix. Le Volp à 500 m coule sur du flysh et traverse des bois de hêtres et de chênes, alors que la Forêt de Sainte-Croix est une sapinière établie sur des argiles et des grès. Les conditions écologiques des cours d'eau de faible importance dépendent étroitement de l'environnement et seule l'étude d'un assez grand nombre d'entre eux peut permettre de généraliser.

Enfin, presque tout ce qu'on peut dire des groupements d'eau courante en se limitant à des déterminations approchées a déjà été exposé par THIENEMANN [1912]. Plus qu'à l'augmentation du nombre des stations, les progrès réalisables sont liés au développement de la systématique et, en particulier, de la systématique larvaire [MACAN 1963, p. 4].

## CHAPITRE VI

## BIOGÉOGRAPHIE

Les aires géographiques des différentes espèces et sous-espèces, ainsi que les sources bibliographiques utilisées, ont été indiquées de façon détaillée dans les listes faunistiques (3.2, 3.3). Aussi ce chapitre est-il surtout consacré à des hypothèses sur l'origine de certaines formes. La raison d'être de ces hypothèses est moins l'« explication » des répartitions actuelles que la mise en évidence des principales lacunes de nos connaissances faunistiques.

6.1. — RÉPARTITION D'EST EN OUEST  
DANS LES PYRÉNÉES

La répartition des espèces par départements donne les nombres suivants : pour les Plécoptères, 32 espèces dans les Basses-Pyrénées, 53 dans les Hautes-Pyrénées, 68 dans la Haute-Garonne, 56 dans l'Ariège, 40 dans les Pyrénées-Orientales; pour les *Hydraena*, 13 dans les Basses-Pyrénées, 10 dans les Hautes-Pyrénées, 13 dans la Haute-Garonne, 15 dans l'Ariège, 13 dans les Pyrénées-Orientales; pour les Elminthidae, enfin, 18 dans les Basses-Pyrénées, 12 dans les Hautes-Pyrénées, 21 dans la Haute-Garonne, 16 dans l'Ariège, 15 dans les Pyrénées-Orientales.

Comme le montrent les figures 2.1 et 2.2, les différences entre départements reflètent surtout le degré plus ou moins poussé des investigations. La Haute-Garonne, par exemple, renferme le nombre de Plécoptères le plus élevé. Or, les recherches y ont été particulièrement nombreuses, tant en haute altitude, aux environs de Saint-Béat, qu'en moyenne altitude, dans la vallée du Volp, et que dans les biotopes fluviatiles, près de Toulouse. Il serait donc prématuré de s'attarder sur l'absence apparente dans les Basses-Pyrénées, ou les Pyrénées-Orientales, d'espèces connues dans les trois départements des Pyrénées centrales. Seul le problème inverse mérite d'être étudié.

Deux Plécoptères méditerranéens, *Eoperla ochracea* et *Nemoura lacustris*, connus en Espagne et en Afrique du Nord [AUBERT 1956 b, 1960, 1963 c], n'ont encore été trouvés que dans les Pyrénées-Orientales. La première espèce citée habite les fleuves côtiers. La seconde vit dans la plus grande partie de l'Espagne

et, en France, a été capturée sur toute la bordure méridionale et orientale du Massif central. Aussi, peut-on s'attendre à la rencontrer plus à l'ouest, dans le département de l'Aude, ou même de l'Ariège.

Les deux autres espèces propres aux Pyrénées-Orientales, *Pachyleuctra bertrandi* et *Hydraena bitruncata*, sont connues d'un nombre très faible de stations. Le genre *Pachyleuctra* est endémique des Pyrénées. Le mâle de *P. bertrandi* a été découvert tout récemment par H. Décamps, près de la localité typique, en compagnie de *Pachyleuctra bentocchi*. Il ne s'agit donc pas d'un cas de vicariance géographique intra-pyrénéenne. *Hydraena bitruncata*, d'autre part, n'a été récoltée que dans la vallée du Tech et de la Massane, peut-être aussi dans celle de la Têt (voir D'ORCHYMONT, 1935 a). Elle est très proche d'une *Hydraena* endémique du Massif central, *H. bicuspidata*. L'espèce-souche a pu venir de ce massif par les Corbières et ne pas s'être répandue plus à l'ouest.

Les Basses-Pyrénées, et même, plus exactement, l'extrémité occidentale de ce département renferment six espèces de Coléoptères qui n'ont jamais été capturées dans le reste de la chaîne : *Hydraena corrugis*, *H. barrosi*, *H. inapicipalpis*, *H. brachymera*, *H. stussineri* et *Elmis perezii*. Toutes ces espèces vivent aussi dans la Péninsule Ibérique, et on peut se demander pourquoi, en l'absence de tout obstacle orographique net, elles n'ont pas étendu leur aire de répartition sur une plus grande partie du versant nord des Pyrénées. L'hypothèse la plus vraisemblable consiste à attribuer cette particularité à la nature des terrains. Les espèces citées ci-dessus ont été capturées aux environs de la Rhune, sur sol gréseux. Or il existe une large zone calcaire au centre du département des Basses-Pyrénées et certaines espèces d'*Hydraena* [D'ORCHYMONT 1938] et d'Elminthidae paraissent sensibles à ce facteur écologique. Cette hypothèse devra être vérifiée par une étude détaillée de la distribution de ces espèces dans tout le Pays Basque.

Le nombre des espèces dont la répartition semble limitée à une partie de la chaîne pyrénéenne est donc faible, et on peut admettre, avec H. BERTRAND [1955], que le peuplement est assez homogène. Le Pays Basque constitue une zone de contact entre des espèces et des sous-espèces voisines, comme *Hydraena riparia* et *H. brachymera*, *H. stussineri* et *H. subdepressa*, sans doute aussi *H. cordata cordata* et *H. c. regularis*. Mais les aires de répartition de ces formes débordent très largement du cadre pyrénéen et, s'il y a eu des phénomènes de spéciation géographique intra-pyrénéenne, il n'en reste pas de traces dans la répartition actuelle.

## 6.2. — RELATIONS DE LA FAUNE PYRÉNÉENNE AVEC CELLE DU RESTE DE L'EUROPE

Les espèces pyrénéennes sont réparties ci-dessous en trois groupes, selon la position qu'occupent les Pyrénées au sein de leur aire géographique. Les deux premiers comprennent les espèces à vaste répartition; certaines de ces espèces sont présentes dans la Péninsule Ibérique au sud de la vallée de l'Èbre (premier groupe), alors que d'autres n'ont jamais été capturées au-delà de cette vallée (second groupe). Le troisième groupe, enfin, renferme les endémiques et les espèces « pyrénéennes extensives » [AUBERT 1963 e], dont l'aire s'étend au-delà des Pyrénées proprement dites, mais ne dépasse pas le Massif central vers le nord.

### 6.2.1. — Espèces à vaste répartition présentes dans la Péninsule Ibérique au-de-à de la vallée de l'Èbre. (Tableaux 6.1 et 6.2 A).

#### 6.2.1.1. — *Arcynopteryx compacta*.

C'est le seul Plécoptère pyrénéen connu également en Amérique [BRINCK 1949 a, RICKER 1964]. AUBERT [1959] a écrit qu'il s'agissait d'une « relique hercynienne » (*op. cit.*, p. 75), « qui peuple aujourd'hui les lambeaux épars de l'ancienne chaîne hercynienne » (*ibid.*, p. 15). Cette opinion semble avoir été émise lors du premier symposium sur les Plécoptères [AUBERT 1956 g].

Or une telle hypothèse doit être accompagnée de l'un des corollaires suivants :

— les massifs hercyniens, comme la Forêt-Noire ou les Riesengebirge, sur lesquels vit aujourd'hui *A. compacta* ont eu, pendant toutes les périodes chaudes du secondaire et du tertiaire, une altitude suffisante pour permettre la survie de ce sténotherme d'eau froide; ce point n'est pas en accord avec les données géologiques;

— les populations d'*A. compacta* isolées sur ces massifs ont acquis indépendamment leur sténothermie, aussi bien en Amérique qu'en Europe; c'est également peu vraisemblable.

Aussi est-il préférable d'adopter l'hypothèse d'ILLIES [1953 c, 1955 a, c], qui considère cette espèce comme une « extrem progressive nördliche Gletscherrandart », c'est-à-dire une espèce d'origine arctique qui a pu atteindre les Pyrénées et divers massifs européens lors des glaciations. AUBERT [1963 e] semble être revenu à ce point de vue, et il suppose que l'absence d'*A. compacta* dans les Alpes occidentales peut être due à la concurrence des *Dyctyo-*



A	B	C
<i>B. risi</i>	<i>B. seticornis</i>	
<i>B. braueri</i>	<i>T. schoenemundi</i>	
	<i>T. hubaulti</i>	
	<i>P. praecox</i>	<i>P. tuberculata</i> <sup>1</sup>
<i>P. meyeri</i>		<i>P. pyrenaica pyrenaica</i> <sup>1</sup>
<i>P. intricata intricata</i>		<i>P. risi spinulosa</i> <sup>4</sup>
		<i>P. beatensis beatensis</i> <sup>4</sup>
		<i>P. vandeli</i> <sup>1</sup>
		<i>P. angellieri</i> <sup>1</sup>
<i>A. sulcicollis sulcicollis</i>	<i>A. standfussi</i>	
<i>A. triangularis</i>		
<i>N. cinerea cinerea</i>	<i>Nl. picteti</i>	
<i>N. lacustris</i>	<i>N. avicularis</i>	
<i>N. navasi</i>		
<i>N. erratica</i>	<i>N. flexuosa</i>	<i>N. linguata</i> <sup>1</sup>
<i>N. fulviceps</i>	<i>N. cambrica</i>	<i>N. moselyi</i> <sup>2</sup>
<i>L. geniculata</i>		<i>L. espanoli</i> <sup>3</sup>
<i>L. hippopus</i>	<i>L. prima</i>	<i>L. occitana</i> <sup>2</sup>
<i>L. inermis</i>	<i>L. rauscheri</i>	<i>L. kempneri</i> <sup>1</sup>
		<i>L. alosi</i> <sup>3</sup>
<i>L. fusca fusca</i>	<i>L. mortoni</i>	<i>L. despazi</i> <sup>4</sup>
	<i>L. albida</i>	
	<i>L. digitata</i>	
<i>L. aurita</i>		<i>L. alticola</i> <sup>1</sup>
		<i>L. pseudocylindrica</i> <sup>1</sup>
		<i>L. lamellosa</i> <sup>3</sup>
		<i>L. castillana</i> <sup>4</sup>
<i>L. major</i>	<i>L. leptogaster</i>	<i>Pa. benlocchi</i> <sup>1</sup>
		<i>Pa. bertrandii</i> <sup>1</sup>
<i>C. bifrons</i>	<i>C. nidua vidua</i>	
<i>C. nigra</i>		
<i>Cn. mitis</i>		<i>Cn. brachyptera</i> <sup>1</sup>
<i>Ar. compacta</i>		
<i>Ig. nubecula</i>		
<i>Dc. ventralis</i>	<i>Dc. imhoffi</i>	
<i>Pd. microcephala</i>	<i>Pd. dispar</i>	
	<i>Pd. intricata</i>	
<i>I. grammatica</i>	<i>I. obscura</i>	<i>I. moselyi</i> <sup>1</sup>
		<i>I. viridinervis</i> <sup>1</sup>
		<i>I. acicularis acicularis</i> <sup>3</sup>
<i>D. cephalotes</i>		
<i>P. burmeisteriana</i>		
<i>P. marginata marginata</i>		
<i>P. maxima</i>	<i>P. bipunctata</i>	
<i>M. vitripennis</i>		
<i>Eo. ochracea</i>		
<i>Ch. tripunctata</i>		<i>Ch. brevata</i> <sup>3</sup>
<i>Ch. torrentium</i>		
<i>Ch. apicalis</i>		

TABLEAU 6.1. — Types de répartition des Plécoptères des Pyrénées et des bassins nord-pyrénéens.

Colonne A : formes à large répartition connues de part et d'autre des Pyrénées. Colonne B : formes à large répartition inconnues au sud de la vallée de l'Ebre. Colonne C. 1 : endémiques pyrénéens; 2 : endémique du Bassin Aquitain; 3 : formes vivant dans la Péninsule Ibérique et les Pyrénées; 4 : formes vivant dans la Péninsule Ibérique, les Pyrénées et le Massif central; 5 : formes vivant dans les Pyrénées et le Massif central.

A. : *Amphinemura*. Ar. : *Arcynopteryx*. B. : *Brachyptera*. C. : *Capnia*. Ch. : *Chloroperla*. Cn. : *Capnioneura*. D. : *Dinocras*. Dc. : *Dictyogenus*. Eo. : *Eoperla*. I. : *Isoperla*. Ig. : *Isogenus*. L. : *Leuctra*. M. : *Marthamea*. N. : *Nemoura*. Nl. : *Nemurella*. P. : *Protonemura*. Pa. : *Pachyleuctra*. Pe. : *Perla*. Pd. : *Perlodes*. T. : *Taeniopteryx*.

*genus* [AUBERT 1963 d]. RAUŠER [1966] admet cette dernière hypothèse et on comprend mal pourquoi il continue d'attribuer à ce Plécoptère l'épithète « hercynien ». *A. compacta* est une espèce qui présente quelques caractères archaïques, mais son isolement des autres Perlodidae peut dater de n'importe quelle époque antérieure aux glaciations quaternaires. En l'absence de fossile, toute hypothèse supplémentaire est superflue.

Notons enfin que la carte de répartition de RAUŠER [1966]<sup>1</sup> doit être complétée par des stations dans les Picos de Europa [AUBERT 1956 f], dans la Sierra de Cameros [AUBERT 1952 c], dans la Sierra de Moncayo [AUBERT 1963 e] et, enfin, dans la région de Moscou [ZHILTZOVA 1964].

#### 6.2.1.2. -- *Elmis coiffaiti* et *Dupophilus brevis*.

Ces espèces ont été signalées d'Anatolie [DELEVE 1963]; *E. coiffaiti* vit peut-être aussi dans les Balkans (cf. 3.3.2). Par contre, elles n'ont pas été capturées en Europe moyenne.

Il est intéressant de remarquer que ces espèces, qui présentent donc une distribution différente de celle de la plupart des Elminthidae, sont toutes deux silicicoles. Les massifs siliceux sont séparés les uns des autres par des zones calcaires qui ont pu s'opposer à leur dissémination. Les *Riolus* calcicoles, au contraire, n'ont pas rencontré de semblables barrières écologiques : on peut en effet passer du Bassin Aquitain au Bassin Parisien ou au Jura sans quitter les terrains sédimentaires calcaires et il en est de même dans la plus grande partie de l'Europe. Si l'on admet que beaucoup d'espèces se sont retirées dans les péninsules de l'Europe méridionale lors des glaciations, *Dupophilus brevis* et *Elmis coiffaiti* ont ainsi pu prendre un certain « retard » sur les espèces calcicoles et les espèces indifférentes à la nature des terrains, lors de leur retour vers l'Europe moyenne.

6.2.1.3. — Le centre d'origine probable des espèces à aire de répartition étendue est toujours difficile à déterminer. On peut toutefois admettre qu'il occupe rarement une position très excentrique et que la plupart des formes qui n'habitent que la moitié septentrionale de la Péninsule Ibérique sont originaires de régions situées au nord et à l'est des Pyrénées. Outre *Arcynopteryx compacta*, ces formes comprennent *Brachyptera risi*, *Protonemura intricata intricata*, *Amphinemura sulcicollis sulcicollis*, *Nemoura fulviceps*, *Leuctra fusca fusca*, *L. major*, *L. hippopus*, *Perla bur-*

1. Il serait également nécessaire d'introduire le genre *Hemimetaena* dans la clef de détermination des Perlodidae européens proposée par RAUŠER (cf. AUBERT 1963 g).

*meisteriana* et *Chloroperla torrentium*. Cette liste correspond aux espèces « européennes moyennement extensives dans la Péninsule Ibérique » d'AUBERT [1963 e]. J'en ai exclu *Nemoura erratica* qui ne semble pas dépasser la Belgique vers l'est et qui pourrait s'être différenciée dans les Pyrénées comme dans n'importe lequel des massifs montagneux de l'Europe occidentale.

#### 6.2.2. — Espèces à vaste répartition inconnues au sud de la vallée de l'Èbre. (Tableaux 6.1 et 6.2 B).

6.2.2.1. — Cet ensemble hétérogène peut être divisé en plusieurs catégories. La première comprend des espèces vivant dans des biotopes qui ont été insuffisamment prospectés dans la Péninsule Ibérique. C'est le cas des Plécoptères fluviatiles [AUBERT 1963 e], d'*Hydraena pulchella*, et de quelques Elminthidae comme *Elmis obscura*, *Limnius muelleri* ou *Riolus illiesi*. Depuis la description de cette dernière espèce, par exemple, une dizaine seulement de *Riolus* provenant de la Péninsule Ibérique ont été étudiés. On ne peut se prononcer sur la limite méridionale exacte de leur aire de répartition.

6.2.2.2. — Il est difficile de tracer une limite entre les espèces qu'il serait prudent de ranger dans la catégorie précédente et celles qui ont des chances d'être réellement absentes au-delà de la vallée de l'Èbre. Malgré les recherches d'H. Bertrand et de J. Aubert, l'Espagne et le Portugal restent des pays dont la faune n'est pas encore bien connue. Dans les contrées méditerranéennes, d'autre part, l'ancienneté et l'intensité des défrichements ont pu éliminer un assez grand nombre d'espèces.

Je me bornerai à remarquer que les Plécoptères non capturés dans le centre et le sud de la Péninsule Ibérique vivent souvent à des altitudes plus élevées que ceux qui y ont été rencontrés. Ce fait apparaît nettement lorsqu'on compare les habitats de *Brachyptera seticornis* et de *B. risi*, de *Protonemura praecox* et de *Pr. meyeri*, de *Nemurella picteti* et de *Nemoura cinerea*, de *Leuctra prima* et de *L. hippopus*, de *L. rauscheri* et de *L. inermis*, de *Capnia vidua* et de *C. nigra*, de *Perlodes intricata* et de *P. microcephala*.

Il y a donc une certaine corrélation entre les caractères mis en évidence dans le chapitre d'écologie comparée et la distribution géographique. Il est probable que la vallée de l'Èbre constitue bien la limite méridionale d'une grande partie de ces espèces et qu'il s'agit de formes originaires du centre et du nord de l'Europe. Chaque vallée importante est un obstacle à la dissémination des organismes montagnards ou submontagnards. On connaît de même

A	B	C
<i>H. testacea</i> <i>H. rugosa</i> <i>H. palustris</i> <i>H. subdepressa</i>  <i>H. minutissima</i> <i>H. pygmaea</i> <i>H. gracilis</i>	<i>H. cordata regularis</i> <i>H. angulosa</i> <i>H. nigrita</i>  <i>H. riparia</i> <i>H. sternalis</i> <i>H. carbonaria</i> <i>H. pulchella</i>  <i>H. saga</i> <i>H. polita</i> <i>H. truncata</i>	<i>H. curta</i> <sup>1</sup> ? <i>H. stussineri</i> <sup>3</sup> <i>H. barrosi</i> <sup>3</sup> <i>H. corrugis</i> <i>H. inapicipalpis</i> <sup>3</sup> <i>H. brachymera</i> <sup>3</sup>  <i>H. emarginata</i> <sup>3</sup> <i>H. bitruncata</i> <sup>1</sup>
<i>Po. acuminatus</i> <i>St. consobrina</i> <i>St. canaliculata</i> <i>E. latreillei</i> <i>E. aenea</i> <i>E. maugetii</i> <i>E. coiffaiti</i> <i>Es. angustatus</i> <i>Es. parallelepipedus</i> <i>Es. pygmaeus</i> <i>O. troglodytes</i> <i>O. rivularis</i> <i>Du. brevis</i> <i>Li. volckmari</i> <i>Li. opacus</i> <i>Li. intermedius</i> <i>No. nitens</i> <i>R. cupreus</i> <i>R. subviolaceus</i> <i>Mc. quadrilobatus</i>	<i>E. obscura</i>   <i>O. tuberculatus</i> <i>tuberculatus</i>  <i>Li. perrisi perrisi</i> <i>Li. muelleri</i>  <i>R. illiesi</i>	<i>E. perezii</i> <sup>3</sup>

TABLEAU 6.2. — Types de répartition des *Hydraena* et des Elminthidae des Pyrénées et des bassins nord-pyrénéens.

Colonne A : formes à large répartition connues de part et d'autres des Pyrénées. Colonne B : formes à large répartition inconnues au sud de la vallée de l'Ebre. Colonne C. 1 : endémiques pyrénéens; 3 : formes vivant dans la Péninsule Ibérique et les Pyrénées.

*Du.* : *Dupophilus*. *E.* : *Elmis*. *Es.* : *Esolus*. *H.* : *Hydraena*. *Li.* : *Limnius*. *Mc.* : *Macronychus*. *No.* : *Normandia*. *O.* : *Oulimnius*. *Po.* : *Potamophilus*. *R.* : *Riolus*. *St.* : *Stenelmis*.

des Plécoptères d'Europe moyenne qui n'ont pas franchi la dépression de Carcassonne [BERTHÉLEMY 1965 b].

Enfin, je voudrais exprimer des réserves sur l'attribution de l'épithète « boréo-alpin » à *Amphinemura standfussi* [AUBERT 1946, 1956 a, 1959, 1963 f, 1965], à *Nemoura avicularis* [ILLIES 1953 c] et à *Leuctra digitata* [ILLIES 1953 c, 1955 a, RAUŠER 1962 a]. Ces trois Plécoptères ont été également capturés dans le Massif central, les Vosges, la Forêt-Noire, les Ardennes, le Massif Schisteux-Rhénan, et dans diverses régions d'Europe moyenne. Même pris « au sens large » [ILLIES 1953 c, RAUŠER 1962 a], le terme de boréo-alpin me paraît peu approprié pour qualifier des espèces qui présentent une répartition aussi étendue et qui vivent vers 200 ou 300 m d'altitude au voisinage des limites méridionales de leur aire géographique. Il est préférable de les classer parmi les espèces « médio-nord-européennes », telles qu'elles ont été définies par AUBERT [1963 f, 1965]<sup>1</sup> et de ne pas laisser les théories historiques prendre le pas sur les faits biogéographiques et écologiques.

6.2.2.3. — *Limnius perrisi*, *Oulimnius tuberculatus*, *Hydraena riparia* et *H. cordata*.

*Limnius perrisi perrisi* est remplacé dans les Monts Cantabriques, les Monts Ibériques et les Sierra de Guadarrama et de Gredos par d'autres sous-espèces [BERTHÉLEMY 1964 b]. Ces sous-espèces différant plus des autres espèces de *Limnius* que *L. perrisi perrisi*, ce dernier peut donc être considéré comme plus proche de la forme souche. *Limnius perrisi* s. l. est une forme de montagne qui a dû gagner les différents massifs de la Péninsule Ibérique lors d'une période plus froide, lors des glaciations quaternaires, par exemple. Des races locales se sont formées lorsque le réchauffement du climat a isolé les populations de ces massifs.

*Oulimnius tuberculatus tuberculatus* n'a pas été capturé dans la Péninsule Ibérique, où l'on trouve *O. t. perezi*. Les *Oulimnius tuberculatus* vivent à basse altitude, et, si la différenciation des deux sous-espèces est due au relief, c'est une chaîne montagneuse et non une vallée qui a servi d'obstacle. Dans les conditions climatiques actuelles, les Pyrénées ne peuvent jouer ce rôle, mais il est possible qu'elles aient été inhabitables pour les *Oulimnius* pendant les périodes glaciaires. Une telle hypothèse pourrait également expliquer la séparation d'*Hydraena brachymera* et d'*H. riparia*, ainsi que d'*H. cordata cordata* et d'*H. cordata regularis*. Les zones de contact entre ces formes devront faire l'objet de

1. Espèces présentes dans le centre de l'Europe, des Pyrénées aux Carpates, ainsi qu'en Scandinavie.

recherches faunistiques détaillées, tant pour fixer définitivement leur rang taxonomique que pour confirmer ou infirmer la théorie formulée plus haut.

6.2.3. — **Endémiques et pyrénéennes extensives.** (Tableaux 6.1 et 6.2 C).

D'un point de vue strictement descriptif, ce groupe comprend :

- 13 Plécoptères et 2 *Hydraena* endémiques des Pyrénées;
- 1 Plécoptère endémique du Bassin Aquitain;
- 5 Plécoptères, 5 *Hydraena* et un Elminthidae présents à la fois dans la Péninsule Ibérique et dans les Pyrénées;
- 4 Plécoptères dont l'aire de répartition s'étend de la moitié nord de la Péninsule Ibérique au Massif central;
- une sous-espèce de Plécoptère commune aux Pyrénées et au Massif central.

Ces différents types de répartition apportent peu de données sur l'origine de ces formes et il est préférable de rechercher où vivent les espèces ou sous-espèces avec lesquelles elles présentent le plus d'affinités.

6.2.3.1. — Certaines espèces ou sous-espèces de ce groupe présentent des affinités avec des formes qui vivent sur d'autres massifs montagneux :

- *Protonemura tuberculata* (Pyrénées) avec *P. alcazaba* (Cordillère Bétique) et plusieurs *Protonemura* d'Italie péninsulaire et du Caucase (cf. 4.4.3.2),

- *Protonemura risi spinulosa* (Monts Cantabriques, Pyrénées, sud du Massif central) avec *P. risi risi* (nord du Massif central et Europe moyenne),

- *Protonemura pyrenaica pyrenaica* (Pyrénées) avec *P. pyrenaica asturica* (moitié nord de la Péninsule Ibérique),

- *Protonemura beatensis beatensis* (Monts Cantabriques, Pyrénées, Massif central) avec *P. hiberiaca* AUBERT, 1963 (Monts Cantabriques), d'une part, *P. beatensis robusta* BERTHÉLEMY, 1963 (Ligurie) et *P. salfi* AUBERT, 1954 (Italie péninsulaire), d'autre part,

- *Protonemura vandeli* (Pyrénées) avec *P. montana* (Massif central, Vosges, Grande-Bretagne, Europe moyenne),

- *Protonemura angelieri* (Pyrénées) avec *P. nimborella* (Alpes) et *P. italica* AUBERT, 1954 (Italie),

- *Nemoura moselyi* (Monts Cantabriques, Pyrénées) et *N. linguata* (Pyrénées) avec *N. obtusa* (Alpes),

- *Leuctra alosi* (nord de la Péninsule Ibérique, Pyrénées) avec *L. flavomaculata* (Massif central) et *L. handlirschi* (Europe moyenne),

— *Isoperla moselyi* (Pyrénées) et *I. viridinervis* (Pyrénées) avec *I. ambigua* (DESPAX, 1936) (Massif central) et d'autres *Isoperla* du groupe *rivulorum* (Europe moyenne),

*Isoperla acicularis acicularis* (Pyrénées, Massif central) avec *I. acicularis cantabrica* (Monts Cantabriques) et *I. acicularis guadarramica* (Sierra de Guadarrama) d'une part, et *I. carbonaria* AUBERT, 1953 (Italie), d'autre part.

-- *Hydraena bitruncata* (Pyrénées), enfin, avec *H. bicuspidata* (Massif central).

Ces espèces ou sous-espèces ne se sont pas toutes isolées les unes des autres à la même époque. *Protonemura tuberculata* présente des caractères archaïques et ses affinités avec *P. alcazaba* et les *Protonemura* italiennes sont assez lointaines. C'est sans doute une relicté d'un groupe de *Protonemura* dont l'aire de répartition était autrefois plus étendue.

Les autres formes sont proches les unes des autres et les migrations des espèces souches doivent être contemporaines des glaciations quaternaires. ILLIES [1952 a] et RAUŠER [1962 a] ont tenté de préciser les dates auxquelles ont eu lieu la dissémination et l'isolement des *Isoperla*, des *Protonemura* et des *Leuctra*. Leurs hypothèses paraissent le plus souvent vraisemblables, mais parfois aussi trop détaillées. RAUŠER (*op. cit.*, p. 332), par exemple, retrace l'histoire de *Protonemura montana* et *P. nimborella* au cours des glaciations de Mindel, de Riss et de Würm. En fait, il y a eu d'abord séparation des formes souches de *P. montana*-*P. vandeli* et de *P. angelieri*-*P. nimborella*-*P. italica*, puis des deux espèces du premier groupe et des trois espèces du second. Une reconstitution trop précise risque ainsi d'être contredite par des résultats faunistiques et systématiques ultérieurs.

Dans le groupe *Nemoura moselyi*-*N. linguata*-*N. obtusa*, les deux espèces pyrénéennes sont plus proches l'une de l'autre que de l'espèce alpine. Il en est de même dans le groupe *Isoperla moselyi*-*I. viridinervis*-*I. ambigua*. *Nemoura moselyi* a également été capturée dans les Monts Cantabriques et la forme souche de *N. linguata*-*N. moselyi* a atteint les Pyrénées et les Monts Cantabriques. *Nemoura moselyi* a ensuite dû venir dans les Pyrénées après un isolement suffisamment prolongé pour que *N. moselyi* et *N. linguata* ne soient plus interfécondes. Ni *Isoperla viridinervis*, ni *I. moselyi*, par contre, n'ont encore été rencontrés hors des Pyrénées. Peut-être y a-t-il eu spéciation intrapyréenne, après isolement dans des vallées ou sur des versants différents, ou encore un processus comparable à celui qui vient d'être proposé pour les *Nemoura*, suivi de la disparition d'une des deux espèces dans son massif d'origine.

6.2.3.2. -- Le cas des deux groupes d'espèces précédents n'aurait guère mérité qu'on s'y attarde si la même question ne se posait

pour les endémiques qui présentent des affinités avec des espèces à large répartition habitant également la région pyrénéenne. C'est le cas de :

- *Leuctra kempnyi* (espèce voisine : *L. rauscheri*),
- *Leuctra pseudocylindrica* et *L. alticola* (espèce voisine : *L. aurita*),
- *Capnioneura brachyptera* (espèce voisine : *C. mitis*),
- *Chloroperla breviata* (espèce voisine : *C. tripunctata*),
- *Hydraena emarginata* (espèce voisine : *H. saga*).

Là encore, les hypothèses ne manquent pas : spéciation intra-pyrénéenne, isolement temporaire sur des massifs voisins, arrivée dans les Pyrénées de plusieurs « vagues » successives d'immigrants originaires d'Europe moyenne, lors des différentes périodes glaciaires, etc... *Capnioneura brachyptera*, en outre, peut résulter d'un isolement temporel. J'ai déjà signalé la capture de *Capnioneura mitis* en novembre (4.4.9) et AUBERT [1963 e] indique de même avoir capturé des *Protonemura meyeri* en automne, dans la Sierra Nevada et en Andorre. Dans certaines conditions climatiques, ces individus sont peut-être capables de se reproduire. Si l'apport d'imagos issus de la génération printanière s'interrompt, il peut ainsi apparaître une population automnale génétiquement isolée. Un tel processus pourrait être à l'origine des *Leuctra* automnales du groupe *prima* (*L. autumnalis* AUBERT, 1948) et du groupe *hippopus* (*L. occitana* et *L. cyrnea* CONSIGLIO et GIUDICELLI, 1965), ainsi que des *Protonemura* automnales. Il n'est pas encore possible de choisir entre cette hypothèse et celle d'un décalage progressif des périodes de vol.

Enfin, toutes les espèces citées ci-dessus, de *Leuctra kempnyi* à *Hydraena emarginata*, sont morphologiquement peu différentes des espèces les plus voisines; ce sont vraisemblablement des endémiques d'origine récente.

6.2.3.3. - - Il existe des endémiques dont les affinités n'apparaissent pas clairement. *Leuctra despaxi* est assez isolée au sein du groupe *fusca*. Il en était de même de *L. occitana* dans le groupe *hippopus* jusqu'à la découverte, en Corse, de *L. cyrnea* [CONSIGLIO et GIUDICELLI 1965].

*L. occitana*, toutefois, vit dans la plaine toulousaine, alors que *L. cyrnea* a été capturée près d'un torrent, à 1 500 m d'altitude. Les deux espèces diffèrent donc par leurs caractères écologiques et leur séparation remonte sans doute à une époque éloignée.

Le genre *Pachyleuctra*, enfin, constitue avec *Protonemura tuberculata* l'élément le plus original de la faune des Plécoptères des Pyrénées. La plupart de ses caractères morphologiques sont plus primitifs que ceux des *Leuctra*. C'est un bon exemple de forme relictive, sténotope, qui a survécu dans une région restreinte, alors



que le genre voisin se diversifiait en un grand nombre d'espèces, étendait son aire de répartition à toute la région holarctique et occupait des niches écologiques variées. L'existence des deux espèces, *P. benlocchi* et *P. bertrandi*, et de la forme « *ribauti* » (cf. 3.2.1.3) montre toutefois que des processus de spéciation peuvent encore se dérouler chez de telles relictés.

### 6.3. — CONCLUSION

Dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est pas nécessaire de faire appel à des causes historiques pour expliquer la répartition des Plécoptères à l'intérieur des Pyrénées. Ce n'est pas le cas pour d'autres groupes, comme les Hydracariens et Crustacés psammobies [ANGELIER 1953 a]. La présence d'*Elmis perezi* et de quelques *Hydraena* ibériques dans le Pays Basque montre que la limite occidentale du domaine pyrénéen est peu nette; ce problème est familier aux géographes et géologues [VIERS 1962]. Cette localisation des formes ibériques confirme aussi une hypothèse que suggère le simple examen des cartes hypsographiques et climatiques : pour passer du centre de l'Espagne aux Pyrénées, les organismes d'eau courante ont contourné la basse et la moyenne vallée de l'Ebre. Une étude faunistique détaillée des Provinces Basques espagnoles permettra sans doute de mettre en évidence une disparition progressive analogue des formes d'Europe moyenne.

Quatre espèces ou sous-espèces de Plécoptères vivent dans la Péninsule Ibérique et dans les Pyrénées et n'ont pas été capturées au nord de cette chaîne. Même après l'élimination des formes fluviales (cf. 6.2.2.1), il reste une quinzaine de Plécoptères communs aux Pyrénées et à l'Europe moyenne, et inconnus dans la Péninsule Ibérique. Il est très improbable que les trois-quarts de ces espèces aient échappé aux recherches d'Aubert. La faune du Massif central, de même, présente plus d'affinités avec celle de l'Europe moyenne qu'avec celle des Pyrénées [BERTHÉLEMY 1965 b]. Lorsqu'on passe d'un massif à un autre, le nombre des espèces nordiques et orientales diminue plus vite que n'augmente celui des formes communes aux massifs d'Europe occidentale. Dans les Pyrénées, ce phénomène est compensé par la présence de nombreux endémiques et la faune est aussi riche que dans les montagnes du centre de l'Europe. Il n'est pas encore possible de préciser s'il en est de même dans les sierras de la Péninsule, mais les données faunistiques permettent déjà de conclure que les grandes vallées et les dépressions constituent pour les Plécoptères orophiles des obstacles d'autant plus difficilement franchissables que leur latitude est plus basse.

### CONCLUSION GÉNÉRALE

Les principaux résultats de ce travail sont présentés plus loin, dans des résumés rédigés de façon à permettre un report aussi aisé que possible au texte intégral. Aussi me bornerai-je à évoquer ici deux problèmes méthodologiques. L'un concerne la valeur relative des données autécologiques et de l'écologie comparée pour la mise en évidence de faits de portée générale, l'autre, l'étude systématique des communautés et des milieux naturels.

On connaît chez les Plécoptères, les *Hydraena* et les Elminthidae des espèces polytypiques et des groupes d'espèces voisines en grande partie allopatriques. Les formes insulaires et montagnardes, dont l'habitat est morcelé, présentent un endémisme plus prononcé que les espèces continentales ubiquistes ou de basse altitude. Les trois groupes cités, enfin, possèdent des moyens de dissémination réduits, auxquels les accidents du relief opposent des barrières efficaces. Aussi peut-on admettre que les oscillations climatiques et les mouvements orogéniques, en interrompant puis en rétablissant à plusieurs reprises les liaisons entre les différentes parties du continent, sont en grande partie responsables de la multiplication des espèces (cf. ILLIES 1952 b).

L'écologie comparée, d'autre part, a fourni plusieurs exemples de sous-espèces et d'espèces voisines qui occupent la même position relative dans des régions différentes. Une telle constatation n'a rien de surprenant; on pouvait s'attendre à ce que des formes isolées depuis peu vivent dans des habitats semblables. Pourtant, à l'intérieur d'un même territoire, on constate en général le phénomène inverse : les formes apparentées, en particulier les espèces congénériques, ont des répartitions bien distinctes, alors que leur habitat coïncide avec celui d'espèces plus éloignées au point de vue phylétique.

Seule la concurrence interspécifique semble pouvoir expliquer ce phénomène. Lorsque des espèces issues d'une même souche se retrouvent, après un isolement plus ou moins prolongé, elles tendent à occuper des niches écologiques semblables sous des « climats aquatiques » différents. Le changement de niche écologique est un processus plus lent — ou plus rare — que le passage d'un optimum climatique à un autre.

La répartition des mêmes espèces en Europe continentale et dans les îles et presqu'îles d'Europe septentrionale fournit des preuves indirectes de cette concurrence.

L'Afon Hirnant est un cours d'eau du Pays de Galles dont les conditions physiographiques sont assez proches de celles de l'Espiaube, d'après les données d'HYNES [1961]. L'abondance, dans l'Afon Hirnant, d'espèces comme *Brachyptera risi*, *Protonemura meyeri*, *Leuctra fusca*, *Perlodes microcephala*, *Isoperla grammatica*, *Perla bipunctata*, *Hydraena gracilis*, *Esolus parallelepipedus* et *Limnius volckmari* paraît due à l'absence en Grande-Bretagne, pour des causes historiques, de *Brachyptera seticornis*, de *Protonemura intricata* et *P. pyrenaica*, des *Leuctra* du groupe *aurita*, de *Perlodes intricata*, des *Isoperla* du groupe *rivulorum*, de *Perla maxima*, des *Hydraena saga*, *H. emarginata* et *H. truncata*, d'*Esolus angustatus* et de *Limnius perrisi*.

Les ruisseaux et rivières du nord de la Suède, dont les moyennes annuelles de températures sont de l'ordre de 4 à 6° C, renferment *Brachyptera risi*, *Taeniopteryx nebulosa*, *Protonemura meyeri*, *Leuctra hippopus*, *Leuctra fusca*, *Isoperla grammatica* et *I. obscura* [BRINCK 1949 a]. Ces espèces ne se rencontrent pas dans des eaux aussi froides dans les Pyrénées.

Un phénomène analogue a été signalé par HYNES [1952 c], à l'intérieur même des Iles Britanniques : *Diura bicaudata* vit dans tout le cours des ruisseaux de l'Ile de Man; elle est absente du cours inférieur des ruisseaux d'Angleterre, du Pays de Galles et d'Écosse, qui présentent les mêmes caractéristiques. Selon HYNES [op. cit.], cette absence peut être due à la concurrence de *Perlodes microcephala*, espèce qui n'a pas atteint l'Ile de Man pour des causes historiques.

Il semble donc bien que la concurrence entre espèces voisines soit un phénomène assez répandu. MACAN [1963] en donne d'autres exemples relatifs aux eaux courantes. Dans ce milieu ouvert, la concurrence se traduit rarement par l'exclusion totale des espèces d'un même genre les unes par les autres. Mais les limites réelles de répartition de chaque espèce se trouvent en-deçà des limites potentielles déterminées par les seuls facteurs physico-chimiques.

Beaucoup d'organismes à faibles moyens de dispersion, comme ceux qui ont fait l'objet de cette étude, forment dans chaque région des combinaisons faunistiques différentes. Pour tous ces organismes, fixer la position relative des zones de densité maximale des espèces le long des gradients écologiques permet de mettre en évidence un grand nombre de faits de portée générale, même si les données absolues varient d'une région à l'autre.

Dans les eaux courantes, l'écologie comparée a ainsi souligné l'importance du remplacement des espèces d'amont en aval, mais la structure ramifiée des réseaux hydrographiques rend ce phénomène plus complexe que la plupart des zonations ou des stratifications observées dans d'autres milieux.

S'il existe en autécologie de nombreux sujets de controverse, comme celui de la concurrence interspécifique, la systématique fournit un cadre cohérent dans lequel peuvent s'intégrer les données recueillies. Un tel cadre fait défaut à la synécologie si l'on n'admet pas qu'un des buts de cette science est la description méthodique des milieux naturels et des communautés, que ces milieux et ces communautés soient ou non séparés par des discontinuités majeures.

Je ne reviendrai pas sur ce point, qui a fait l'objet de la conclusion du chapitre V, ni sur la nécessité de suivre les progrès de la taxonomie. Comme l'ont souligné, en des termes presque identiques, DELAMARE DEBOUDEVILLE [1951] et MACAN [1963], l'« espèce est la seule unité valable (« the basic unit ») en écologie ». Une fois résolues, pour un groupe donné, les principales questions taxonomiques, il reste à choisir dans chaque bassin des emplacements de stations de telle sorte que les résultats obtenus puissent être généralisés à la plus grande partie possible du réseau hydrographique.

Le plan d'étude proposé ci-dessous résultant de données recueillies au cours de ce travail ne pouvait être appliqué au choix des stations de référence. Les groupements de ces dernières, toutefois, permettent d'évaluer la précision qu'on peut en attendre.

Le choix des points de prélèvements, tout d'abord, doit être basé sur des éléments dont les valeurs sont connues pour tous les cours d'eau du bassin étudié. Les corrélations entre la composition faunistique des groupements et l'altitude — ou la nature des terrains — sont moins précises que celles qu'on pourrait obtenir avec les cycles annuels de température — ou les cycles des teneurs en substances dissoutes —. Mais comme ces cycles n'ont presque jamais été mesurés et que leur obtention demande un travail aussi important que l'étude directe de la faune, leur utilisation ne permet aucune généralisation.

La subdivision des cours d'eau en « zones » séparées par les confluent principaux [KUEHNE 1962, ILLIES et BOTOSANEANU 1963] peut être réalisée d'après une carte et répond donc à la condition énoncée ci-dessus. De part et d'autre d'un confluent principal, les variations faunistiques intéressent un peu moins de la moitié des espèces. C'est ce qu'on observe en passant du Volp à 430 m au Volp à 240 m. Il en est de même dans la Fulda, d'après les tableaux d'ILLIES [1953 b].

Deux sections appartenant à une même zone, cependant, ne présentent pas toujours plus d'affinités faunistiques que deux sections qui appartiennent à des zones différentes mais possèdent en commun d'autres caractéristiques. Dans tout bassin existent de petits cours d'eau situés à des altitudes différentes. Comme on l'a vu, une dénivellation de 500 m, à débit égal, peut entraîner des variations de peuplement supérieures à celles qui accompagnent le

passage d'une zone à une autre (5.5). Aussi est-il nécessaire de faire correspondre aux sections de haute altitude du cours principal des sections de débit comparable situées sur des affluents de basse altitude.

Si les conditions lithologiques sont homogènes dans tout le bassin étudié, le modelé d'origine fluviale et la végétation proche de l'état naturel, les deux critères précédents suffisent a priori. Le plus souvent, néanmoins, des sections de même débit et de même altitude peuvent présenter des pentes différentes. Selon le diagramme de HUET [1949], le passage d'une pente de 0,5 % à une pente de 0,7 % est aussi important pour les zones piscicoles qu'un élargissement du lit de 5 à 35 m environ.

HUET [*op. cit.*] envisage les effets compensateurs de la pente et de la largeur, plutôt que leur influence propre. Dans le cas des stations étudiées ici, d'autre part, la pente varie régulièrement avec l'altitude et le débit. Il est possible que les biocénoses des ruisseaux de haute montagne à faible pente diffèrent à la fois de celles des torrents de même altitude et de celles des ruisseaux situés plus bas. Des actions compensatrices entre la pente, le débit et l'altitude ne sont pas exclues, mais on ne doit pas rechercher à tout prix une sériation unique analogue aux zones piscicoles.

Restent les distinctions basées sur la nature des terrains et la végétation. Le nombre des combinaisons peut sembler élevé, même dans un territoire de faible dimensions. Toutefois, comme l'a noté Ross [1963] au sujet de la répartition des Trichoptères dans les biomes d'Amérique du Nord, l'influence de la végétation terrestre décroît avec l'augmentation du débit. A partir d'une certaine largeur, les cours d'eau sont bordés de galeries d'arbres moins diversifiées que les autres groupements végétaux.

L'influence de la végétation terrestre varie selon les groupes considérés. Les Elminthidae et les *Hydraena*, qui utilisent peu de matières nutritives allochtones, ne semblent pas y être sensibles. L'abondance de certains Plécoptères, comme les *Nemoura* et les *Amphinemura*, par contre, est liée à la quantité des feuilles tombées dans les cours d'eau. Bien que les feuilles des diverses espèces d'arbres ne soient pas consommées dans les mêmes proportions [ELTON 1956], les notations des cartes topographiques, qui distinguent les résineux des feuillus, suffisent en première approximation dans les régions pour lesquelles il n'existe pas de cartes de végétation.

Au point de vue de la nature des terrains, deux caractères principaux doivent être mentionnés, la cohérence de la roche-mère et sa teneur en alcalino-terreux. Les variations de la première se traduisent par des différences de pente. Ce critère ayant déjà été retenu, elles n'amènent pas une augmentation du nombre des

prélèvements. L'influence de la seconde est faible chez les Plécop-  
tères. Plus nette chez les Elminthidae, elle intéresse environ le quart  
des espèces, d'après l'analyse des groupements d'Elminthidae  
d'Europe; cette proportion s'applique aussi aux *Hydraena*.

Enfin, on peut faire sur la nature des terrains la même remarque  
que sur la végétation: en coulant dans leurs propres alluvions, les  
cours d'eau d'une certaine importance présentent un lit plus  
homogène que les petits ruisseaux. C'est le cas du Volp, par  
exemple, qui traverse les mêmes couches que le Ruisseau de la  
Forêt sans qu'il en résulte une variété aussi grande de la constitu-  
tion du lit. Il ne sera donc nécessaire de multiplier les points de  
prélèvements en fonction de la végétation et de la nature des  
terrains que pour les ruisselets et petits ruisseaux.

En résumé, on peut retenir une subdivision en zones, au niveau  
des confluent principaux, comme le préconisent ILLIES et BOTOSA-  
NEANU [1963]. Mais il paraît nécessaire de la compléter par des  
prélèvements effectués :

— dans de petits cours d'eau de basse altitude, s'il existe dans  
le bassin étudié des dénivellations supérieures à 300 m ou 400 m.

— dans plusieurs cours d'eau de même largeur et de même  
altitude différant par leur pente, si ces différences sont supérieures  
à celles qui délimitent les zones piscicoles dans le diagramme de  
HUET [1959],

-- dans les ruisselets et ruisseaux différant du cours principal  
par la nature des terrains (siliceux ou calcaire), et de la végétation  
(terrain découvert, bois de feuillus, bois de résineux).

On obtient ainsi une image simplifiée du réseau hydrographique  
réel, tout en conservant la disposition ramifiée. La possibilité  
d'interpoler entre les stations choisies est suggérée par le caractère  
très général des relations d'écologie comparée, en particulier par  
la régularité du remplacement d'amont en aval des espèces les unes  
par les autres. Cette possibilité devra être vérifiée par des observa-  
tions ultérieures. Mais, compte tenu des connaissances actuelles sur  
la répartition de la faune benthique, le plan de travail proposé  
paraît d'ores et déjà propre à recueillir le maximum d'information  
possible sur la composition des communautés, à partir d'un nombre  
donné de points de prélèvements.

## RÉSUMÉ

1. -- Des prélèvements de faune benthique ont été effectués à l'aide d'un filet-troubleau. Ils ont été complétés par des lavages de mousses, des chasses à vue d'imagos, ainsi que par l'examen de quelques collections.

2. -- Les cours d'eau étudiés sont situés dans la Vallée d'Aure (2.1)<sup>1</sup>, le Couserans (2.3), et les Prépyrénées (2.4, voir *fig.* 2.1). Tous appartiennent au bassin de la Garonne en amont de son confluent avec l'Ariège.

La description des stations comprend les trois rubriques suivantes :  
— topographie et réseau hydrographique,  
— environnement (terrains traversés, climat, végétation, action de l'homme),  
— mesures (débit, données physico-chimiques, constitution du lit, vitesse du courant) et prélèvements.

Quelques stations des Pyrénées du département de la Haute-Garonne (2.2) et des environs de Toulouse (2.5) sont décrites plus brièvement.

Ces cours d'eau appartiennent à la même région climatique. Ils diffèrent principalement les uns des autres par l'altitude, le débit et la nature des terrains. Les conditions rencontrées dans chacun d'eux se retrouvent dans beaucoup d'autres cours d'eau situés aux mêmes altitudes. Il sera toutefois nécessaire de compléter cette étude par des prélèvements effectués dans des massifs cristallins.

3. -- Pour chacune des 78 espèces de Plécoptères, des 25 espèces d'*Hydraena* et des 26 espèces d'Elminthidae sont fournies les indications suivantes (après les synonymes utilisés dans d'autres publications consacrées à la même région) :

- a) descriptions de référence,
- b) nombre des imagos (récoltes personnelles, collection Despax, liste communiquée par M. J. AUBERT),
- c) nombre des stations correspondant aux imagos mentionnés en b) + nombre des autres stations.
- d) répartition par départements,
- e) distribution géographique en Europe occidentale et en Europe moyenne.

Les citations douteuses ou erronées et les espèces probables sont indiquées pour les Plécoptères (3.2.3) et les Coléoptères (3.3.3).

La distribution des espèces en fonction du nombre des individus capturés pour chacune d'elle s'apparente à une distribution log-normale, ou à une distribution binomiale négative, plutôt qu'à une série logarithmique (3.4.1).

4.1. -- L'écologie des différents taxa est comparée en suivant l'ordre systématique.

1. Les numéros du résumé correspondent aux subdivisions du texte complet.

4.2. — Le maximum d'abondance des Plécoptères se situe à plus haute altitude que celui des Coléoptères. Les imagos de ces derniers sont plus nombreux en été. En plaine, les mues imaginale des Plécoptères ont lieu soit au printemps, soit en automne, selon les espèces. L'écart entre ces deux périodes de vol diminue avec l'altitude et, en haute montagne, les imagos apparaissent de façon ininterrompue pendant toute la belle saison.

4.3. — Les *Setipalpia* prédominent dans un torrent situé vers 2 000 m alors qu'ils sont peu abondants dans les ruisseaux et rivières de basse altitude.

4.4. — Le plus souvent, les espèces d'un même genre de Plécoptère diffèrent par leur période de vol, par la position qu'elles occupent le long des cours d'eau, ou par ces deux caractères. Les relations mises en évidence dans les Pyrénées s'observent aussi dans les autres régions où cohabitent les mêmes espèces ou leurs vicariantes géographiques. Quelques espèces voisines, comme *Nemoura fulviceps* et *N. flexuosa*, ou *Leuctra mortoni* et *L. digitata*, par exemple, ont été trouvées dans des cours d'eau différents, sans qu'il soit encore possible d'établir une corrélation avec des données écologiques. Par contre, le nombre des espèces d'un même genre qui sont fréquemment associées dans les mêmes stations et qui ont la même période de vol est peu élevé. Des différences de substrats ont été observées pour certaines d'entre elles (*Protonemura pyrenaica* et *P. r. spinulosa*, *Leuctra fusca* et *L. geniculata*).

4.5. — On ne rencontre en haute montagne que les *Hydraena* du sous-genre *Haenydra*; les *Hydraena* s. s. et les *Phothydraena* vivent surtout en basse altitude. Le sous-genre *Hadrenya* a une répartition intermédiaire.

4.6. — Les *Haenydra* du groupe *gracilis* se remplacent d'amont en aval dans les cours d'eau; la zone de densité maximale d'*H. truncata* s'intercale entre celles d'*H. saga* et d'*H. gracilis*. Une sériation analogue s'observe dans d'autres régions, mais les relations entre l'écologie et la phylogénie sont plus complexes que chez les Plécoptères. Les *Hadrenya* et *H. s. s. pulchella* sont muscicoles. Les cours d'eau dans lesquels vivent *H. sternalis* et *H. angulosa* sont plus froids que ceux où ont été trouvées *H. riparia* et *H. subdepressa*.

4.7. — Le nombre des genres d'Elminthidae augmente d'amont en aval. Les *Elmis* et *Oulimnius* sont plus muscicoles que les *Esolus*, *Limnius*, *Dupophilus* et *Stenelmis*. Les *Riolus* prédominent dans les régions calcaires et les *Dupophilus* dans les régions siliceuses. Les larves d'Elminthidae sont moins rhéophiles que les adultes.

4.8. — Comme chez les Plécoptères et les *Haenydra*, les espèces d'Elminthidae appartenant à un même genre occupent des positions différentes le long des cours d'eau. Quelques différences liées aux substrats ont également été mises en évidence.

4.9. — Les espèces récoltées sont comparées deux à deux, au point de vue

— de leur abondance relative dans les mousses, pour les imagos de Coléoptères (Tableau hors-texte 4.40. C),

-- de leur période de vol, pour les Plécoptères (4.40. A),

— de leur position relative le long des cours d'eau, pour les deux groupes (4.40. B). L'étude de ce dernier caractère montre qu'il n'est pas possible d'établir une sériation unique, mais qu'il est nécessaire de tenir compte de l'altitude où les cours d'eau prennent leurs sources.



4.10. — On observe une bonne correspondance entre la position relative des Plécoptères dans les cours d'eau pyrénéens et le classement des mêmes espèces, ou de leurs vicariantes géographiques, dans le système des Saprobies, classement établi en Tchécoslovaquie.

Beaucoup d'espèces eurytopes ont des périodes de vol étalées. La date d'apparition des imagos des Plécoptères printaniers est d'autant plus tardive que l'altitude est plus élevée; celle des Plécoptères automnaux ne varie pas avec ce facteur.

Quelques espèces vivant en haute altitude dans les Pyrénées centrales descendent plus bas dans les Pyrénées atlantiques. Inversement, les altitudes maximales de certaines espèces ont été observées dans la partie orientale des Pyrénées.

4.11. — Les formes muscicoles sont en général de plus petite taille que les formes pétricoles. Certaines présentent des carènes et des apophyses dorsales.

Les *Protonemura* estivales ont des branchies plus courtes que les espèces printanières et automnales.

Les espèces d'aval sont plus petites et plus claires que les espèces d'amont appartenant aux mêmes groupes et, chez les *Isoperla* et les *Chloroperla*, ont des soies nataoires plus développées.

4.12. — Dans un milieu ouvert comme les eaux courantes, il paraît préférable d'étudier la distribution des espèces en fonction de leurs relations phylogéniques, plutôt que d'aborder le problème sous son aspect inverse. En règle générale, les zones occupées par deux espèces voisines sont moins importantes que celles où coexistent des espèces appartenant à des lignées éloignées.

5.1. — Le peuplement des stations étudiées n'a pas montré de fluctuations annuelles importantes.

5.2. — 31 espèces de Plécoptères ont été capturées dans la station la plus riche (l'Orle à 860 m). Dans les petits cours d'eau, le nombre d'espèces est moins élevé, mais la densité absolue est semblable. Dans le torrent situé vers 2 000 m, la densité et la diversité sont faibles, de même que pour tous les groupes d'insectes aquatiques. En basse altitude, dans le Volp à 240 m, les Plécoptères sont peu nombreux en espèces et en individus et s'opposent ainsi à la plupart des autres groupes.

Les groupements les plus étudiés (« groupements de référence ») ont été rangés de telle sorte que les groupements qui possèdent en commun le plus grand nombre d'espèces se trouvent les uns à côté des autres. La série obtenue est conforme à l'altitude relative des stations, mais il n'a pas été possible d'y insérer un ruisseau de basse altitude. La liste des espèces capturées près de la Garonne en amont de Toulouse confirme qu'on ne peut disposer les groupements de Plécoptères en une série unique lorsque interviennent à la fois de fortes différences de débit et d'altitude.

5.3. — La diversité des groupements de Coléoptères est maximale en basse altitude. Elle est liée à l'importance des cours d'eau, mais cette influence ne joue que pour des débits très faibles, à la différence de ce qu'on observe chez les Plécoptères. Lorsqu'on range les groupements de référence d'après leur composition faunistique, on obtient une série conforme à l'altitude relative des stations.

Les groupements d'Elminthidae des eaux courantes d'Europe ont été rangés en séries qui diffèrent en fonction de la nature des terrains (groupements avec ou sans *Riolus*) et d'un facteur encore inconnu (avec

ou sans *Esolus*). Dans chaque série, le nombre des espèces croît d'amont en aval et on observe des remplacements réguliers d'espèces les unes par les autres chez les *Elmis*, *Esolus*, *Riolus* et *Limnius*.

5.4. — La notion de succession physiographique ne fournit pas une base utilisable pour une classification écologique des cours d'eau, l'évolution physiographique se déroulant à une vitesse trop faible par rapport aux variations climatiques et à l'évolution biologique.

Si les confluent principaux peuvent constituer de bonnes limites entre les biocénoses d'un cours d'eau déterminé, la concordance entre les limites situées sur des cours d'eau différents n'a pas été établie.

Dans la région étudiée, un schéma basé sur l'importance des cours d'eau n'est applicable que dans des limites altitudinales assez étroites.

6.1. — D'est en ouest, le peuplement des Pyrénées est assez homogène et il ne reste pas de traces de spéciation géographique intrapyréenne dans les répartitions actuelles. La présence dans le Pays Basque de quelques Coléoptères ibériques montre qu'il s'agit d'une zone de passage et pose le problème de la limite occidentale de la chaîne.

6.2. — Pour les groupes considérés, les Pyrénées présentent des relations faunistiques plus étroites avec les régions situées au nord qu'avec les massifs de la Péninsule Ibérique. Ce phénomène est général dans le sud de l'Europe et est, au moins partiellement, compensé par la présence de nombreux endémiques.

7. — Le rôle de la concurrence entre espèces voisines est discuté dans la conclusion et il est proposé un plan d'étude des communautés d'eau courante.

#### ECOLOGICAL AND BIOGEOGRAPHICAL STUDIES ON STONEFLIES AND RUNNING WATER BEETLES (HYDRAENA AND ELMINTHIDAE) IN THE FRENCH PYRENEES

1. — Benthic samples have been taken with a hand-net and supplemented by moss samples, captures of adults and examination of several collections.

2. — The studied water-courses are situated in the "Vallée d'Aure" (2.1)<sup>1</sup>, the "Couserans" (2.3) and the "Prépyrénées" (2.4, cf. fig. 2.1). All belong to the hydrographic basin of the Garonne, above the confluence with the River Ariège.

The description of the stations includes the following headings :

- Topography and hydrographic network,
- Environment (nature of the geological formation, climate, vegetation, human influences),
- Measurements (rate of flow, physico-chemical data, nature of the stream bed, current speed) and samples.

Some stations situated in the Pyrenees of the department of the "Haute-Garonne" (2.2) and in the vicinity of Toulouse (2.5) are more briefly described.

1. The numbers of the summary refer to the subdivisions of the French text.

These streams and rivers belong to the same climatic region. They mainly differ by their flow, their altitude and the nature of the geological formations. They are representative of many other water-courses of the same region but it will be necessary to complete this study by collections taken in streams flowing on igneous rocks.

3. - - After the synonyms used in previous works on the same area, the following data are given for the 78 species of Plecoptera, the 25 species of *Hydraena* and the 26 species of Elminthidae :

- a) reference descriptions,
- b) number of imagoes (private collection, Despax collection and a list sent by M. J. AUBERT),
- c) number of the localities corresponding to the imagoes mentioned in b), + number of the other localities,
- d) distribution by departments,
- e) geographical distribution in western and central Europe.

The uncertain or erroneous quotations and the species which are likely to live in the area are given for the Plecoptera (3.2.3) and the Coleoptera (3.3.3).

The distribution of the species according to their number of individuals follows more closely a log-normal or a negative binomial distribution than a logarithmic series.

4.1. - - The comparison of the ecology of the various taxa is presented in systematic order.

4.2. - - The maximal abundance of Plecoptera occurs at a higher altitude than that of Coleoptera. The Beetle adults are more numerous in the summer. At low altitudes, the emergences of Stoneflies take place either in the spring or in the autumn. The interval between these two flight periods diminishes with increasing altitude. In high mountains, the Plecoptera are in flight during the whole summer.

4.3. - - The *Setipalpia* predominate in a torrent situated at 2 000 m a.s.l. and are rare in streams at lower altitudes.

4.4. - - The members of the same genus generally differ by their flight period, their position along the water-courses or by both these characters. The relations found in the Pyrenees have been noted in the other European regions where the same species, or their geographical vicariants, cohabit. Some related species, such as *Nemoura fulviceps* and *N. flexuosa*, or *Leuctra mortoni* and *L. digitata*, for instance, have been found in different streams but it is not yet possible to find a correlation with ecological data. On the other hand, the species belonging to the same genus and having the same flight period have not often been found associated in the same localities; differences in the preference for distinct substrata have been observed for some of them (*Protonemura pyrenaica* and *P. risi spinulosa*, *Leuctra fusca* and *L. geniculata*).

4.5. - - The *Hydraena* belonging to the sub-genus *Haenydra* only are abundant in high mountains; *Hydraena* s.s. and *Phothydraena* live mainly at lower altitudes; the sub-genus *Hadrenya* presents an intermediate distribution.

4.6. - - The *Haenydra* of the *gracilis*-group replace each other from source to mouth; the zone of maximal density of *H. truncata* lies

between those of *H. saga* and *H. gracilis*. Similar seriations can be observed in other regions but the relations between ecology and phylogeny are more complex than among the Plecoptera. The *Hadrenya* and *H. s. s. pulchella* live in mosses. The streams inhabited by *H. sternalis* and *H. angulosa* are colder than those inhabited by *H. riparia* and *H. subdepressa*.

4.7. -- The number of the genus of Elminthidae increases downstream. The relative proportion of *Elmis* and *Oulimius* are higher in moss samples, those of *Esolus*, *Limnius* and *Dupophilus* in stone samples. The *Riolus* species prefer calcareous streams, *Dupophilus brevis* soft-water streams. The larvae of Elminthidae are less rheophilous than the adults.

4.8. -- Like Plecoptera and *Hydraena*, the Elminthidae species belonging to the same genus have different positions along the water-courses. Some differences connected to substrata preferences have also been revealed.

4.9. — The species collected are compared two by two according to  
— their abundance in mosses (adults of Coleoptera, Table 4.40 C),  
— their flight periods (Plecoptera, Table 4.40 A),  
— their relative position along the water-courses (Table 4.40 B).

The study of this last feature shows that it is not possible to obtain a unique seriation and that the altitude of the sources of the streams must be taken into account.

4.10. — There is a close correlation between the relative position of Plecoptera in the Pyrenean streams and rivers and a Czechoslovakian classification of the same species, or of their geographic vicariants, in the "Saprobien-system".

Many eurytopic species have long flight periods. The emergences of spring species are more and more retarded with increasing altitudes; those of autumn species do not vary according to this factor.

Some species living at high altitude in the central Pyrenees can be found at lower altitudes in the western Pyrenees. The inverse is true in the eastern Pyrenees.

4.11. — Moss species are generally smaller than stone dwellers; some of them have dorsal ridges or processes. The summer *Protonemura* have shorter gills than spring and autumn species. Downstream species are generally smaller and lighter colored than upstream species belonging to the same groups and, among *Isoperla* and *Chloroperla*, have longer hairs on the fringes of their cerci.

4.12. -- In open ecosystems such as those of streams and rivers, the taxonomic approach of the "competitive exclusion principle" gives better results than the habitat approach. The zones inhabited by closely related species are generally smaller than those where two distant species can coexist.

5.1. -- The populations of the studied stations have shown no major annual fluctuation.

5.2. — Thirty species of Plecoptera were captured in the station richest in species ("l'Orle à 860 m"). In small streams, the number of species is lower, but the absolute density is similar. In the torrent situated at 2000 m a.s.l., the density and the diversity are poor, as for all groups of aquatic Insects. At low altitudes (in the River Volp

at 240 m), the number of species and individuals of Plecoptera is low and this feature is in opposition to most of the other groups.

The most studied communities (« groupements de référence ») have been arranged to place side by side the communities that have the largest number of species in common. The series obtained conforms to the relative altitude of the stations but it has been impossible to insert a low altitude stream in the series.

The list of species captured near the Garonne, above Toulouse, confirms that the Plecoptera communities may not be arranged in a unique series when important differences in flow and altitude intervene.

5.3. — The diversity of the Coleoptera communities is maximal at low altitudes. This diversity is connected with the importance of the streams but this influence intervenes only for trickles, as opposed to what has been observed for the Plecoptera. When the reference communities are arranged according to their faunistic composition, a series is obtained in conformity with the relative altitudes of the stations.

The Elminthidae communities of running waters in Europe have been arranged in series that differ according to the nature of the geological formations (series with or without *Riolus*) and according to a still unknown factor (with or without *Esolus*). In each series, the number of species increases downstream and regular replacements of species are observed among *Elmis*, *Esolus*, *Limnius* and *Riolus*.

5.4. — The concept of physiographic succession supplies no practical foundation for an ecological classification of running waters, the physiographic succession proceeding too slowly as compared to the climatic variations and the biological evolution.

If the main confluences may constitute good limits between the communities of a given water-course, the correspondence between limits located on different water-courses has not yet been established.

In the studied region, a scheme founded on the importance of the water-courses is only applicable within relatively narrow altitudinal limits.

6.1. — In the Pyrenees, from east to west, the distribution of the species is fairly homogenous. There remains no trace of geographic speciation within the Pyrenees in the actual distribution.

The occurrence of a few Iberian Coleoptera in the Pays Basque shows that it is a migration route and presents the problem of the western limit of the range.

6.2. — With respect to the group considered, the Pyrenees present closer faunal relations with the regions located to the north than with the Iberian Peninsula. This phenomenon is general in southern Europe and is at least partially compensated for by the presence of numerous endemics.

7. — Finally, the author treats the question of competition between related species and of the ecological study pattern of running waters.

**OEKOLOGISCHE AND BIOGEOGRAPHISCHE UNTERSUCHUNGEN  
UEBER STEINFLEGEN UND KLETTERKAEFER  
(HYDRAENA UND ELMINTHIDAE)  
IN DEN FRANZOESISCHEN PYRENAEEN**

1. — Proben bentischer Fauna sind mit Hilfe eines Fangnetzes erzielt worden. Sie sind durch « Mooswaschungen », durch den Fang von Imagines und durch die Untersuchung schon vorhandener Sammlungen ergänzt worden.

2. — Die untersuchten Fließgewässer befinden sich im « Vallée d'Aure » (2.1)<sup>1</sup>, im « Couserans » (2.3) und in den Vorpyrenäen (2.4, cf. Abb. 2.1). Sie gehören dem Stromgebiet der Garonne, das oberhalb seines Zusammenflusses mit dem Ariège liegt, an.

Die Beschreibung der Standorte ist nach den folgenden drei Gesichtspunkten unterteilt :

- Topographie und Flußnetz,
- Merkmale des Untersuchungsgebietes (Geologie, Klima, Vegetation, überorganischer Faktor),
- Messungen (Wasserführung, physikochemische Angaben, Substrate, Strömungsgeschwindigkeit) und Proben.

Einige Standorte der Pyrenäen des Departements « Haute-Garonne » (2.2) und der Umgebung von Toulouse (2.5) sind kürzer beschrieben worden.

Diese Fließgewässer gehören alle demselben klimatischen Gebiet an. Sie unterscheiden sich hauptsächlich durch Höhenlage, Wasserführung und Kalkgehalt. Ihre Merkmale findet man in vielen anderen Fließgewässern gleicher Höhenlage wieder. Es wird aber dennoch notwendig sein, diese Untersuchung durch Proben, die in granitartigen Gebirgen gemacht wurden, zu vervollständigen.

3. — Für jede der 78 Plecopteren-Arten, der 25 *Hydraena*-Arten und der 26 Elminthidae-Arten wurden folgende Angaben gemacht (anschließend an die Synonyme, die in anderen Publikationen über dasselbe Gebiet benutzt wurden) :

- a) benutzte Beschreibung,
- b) Zahl der Imagines (eigene Sammlung, Despax Sammlung, und eine von Dr J. AUBERT übersandte Liste),
- c) Zahl der Standorte, die sich auf die unter b) erwähnten Imagines bezieht, + Zahl der übrigen Standorte,
- d) Verteilung in den Departements,
- e) Geographische Verbreitung in West- und Mitteleuropa.

Die zweifelhaften oder unrichtigen Angaben so wie die wahrscheinlichen Arten sind für die Plecopteren (3.2.3.) und die Coleopteren (3.3.3) vermerkt.

4.1. — Die Oekologie der verschiedenen Taxa wurde in systematischer Reihenfolge verglichen.

4.2. — Die maximale Dichte der Plecopteren befindet sich in größerer Höhe als die der Coleopteren. Die Imagines der Coleopteren sind im

1. Die Zahlenangaben der Zusammenfassung entsprechen den Unterteilungen des franz. Textes.

Sommer zahlreicher. In der Ebene liegt die Flugperiode der Plecopteren je nach Art entweder im Frühling oder im Herbst. Der Abstand zwischen diesen beiden Flugperioden nimmt mit der Höhe ab; im Hochgebirge kann man die Imagines während des ganzen Sommers beobachten.

4.3. - Die *Setipalpia* herrschen in einem Wildbach, der in etwa 2 000 m Höhe liegt, vor. Sie sind dagegen weniger zahlreich in den niedriger gelegenen Bächen.

4.4. - Meistens unterscheiden sich die Plecoptera-Arten derselben Gattung durch ihre Flugzeit, durch ihre Verteilung im jeweiligen Gewässerabschnitt oder durch beide Merkmale. Die in den Pyrenäen beobachteten Verhältnisse gelten auch für die anderen Gebiete, in denen dieselben Arten oder ihre geographischen Vikarianten zusammenleben. Einige verwandte Arten, wie z.B. *Nemoura fulviceps* und *N. flexuosa*, oder *Leuctra mortoni* und *L. digitata*, sind in verschiedenen Gewässern gefunden worden, ohne daß man schon einen Zusammenhang mit den oekologischen Angaben hat aufzeigen können. Die Arten derselben Gattung, die häufig an denselben Stellen zusammenleben und die gleiche Flugzeit haben, sind weniger zahlreich. Substratunterschiede wurden für einige Arten beobachtet (*Protonemura pyrenaica* und *P. r. spinulosa*, *Leuctra fusca* und *L. geniculata*).

4.5. - Man findet im Hochgebirge nur die *Hydraena*, die der Untergattung *Haenydra* angehören; die *Hydraena* s. s. und die *Phothydraena* leben vor allem in niederen Lagen. Die Verbreitung der Untergattung *Hadrenya* befindet sich in mittlerer Höhe.

4.6. - Die verschiedenen *Hydraena*-Arten der *gracilis*-Gruppe folgen hinter einander im Längsverlauf; die Zone der maximalen Dichte von *H. truncata* liegt zwischen denen von *H. saga* und von *H. gracilis*. Eine analoge Zonierung kann man in anderen Gebieten beobachten, aber die Zusammenhänge zwischen Oekologie und Phylogenie sind komplexer als bei den Plecopteren. Die zwei *Hadrenya*-Arten und *H. s. s. pulchella* gehören der Moosfauna an. Die Fließgewässer, in denen *H. sternalis* und *H. angulosa* leben, sind kälter als die, in denen *H. riparia* und *H. subdepressa* gefunden werden.

4.7. - Die Zahl der Elminthidae-Gattungen nimmt flußabwärts zu. Die *Elmis* und die *Oulimnius* kommen häufiger in Moosen vor; die *Esolus*, *Limaius*, *Dupophilus* und *Stenelmis* gehören der Steinfauuna an. Die *Riolus* herrschen in kalkreichen, *Dupophilus brevis* in kalkarmen Bächen vor. Die Elminthidae-Larven sind weniger rheophil als die Imagines.

4.8. - Wie bei den Plecopteren und den *Haenydra* nehmen die (Coleopteren-Imagines, cf. Tabelle 4.40 C).

- verschiedene Stellung im Längsverlauf (Plecopteren und - mehr oder weniger häufiges Vorkommen in den Moosen Coleopteren, 4.40 B).

Elminthidae-Arten, die derselben Gattung angehören, unterschiedliche berücksichtigen, in welcher Höhe die Quellen der Fließgewässer liegen. Stellungen im Längsverlauf ein. Es fielen außerdem einige Substratunterschiede auf.

- Flugperiode (Plecopteren, 4.40 A),

Die Untersuchung des letzten Merkmales zeigt, daß die Darstellung einer einzigen Zonierung unmöglich ist. Es ist notwendig zu vergleichen :

4.9. - Die Arten wurden paarweise nach folgenden Gesichtspunkten

4.10. -- Man kann zwischen der relativen Stellung der Plecopteren in den pyrenäischen Fließgewässern und der tschechoslowakischen Klassifizierung derselben Arten oder ihrer geographischen Vikariante in dem Saprobien-System eine Entsprechung aufzeigen.

Die Flugperiode vieler eurytoper Arten zieht sich über mehrere Monate hin. Je größer die Höhe, desto später liegt der Beginn der Flugzeit bei den Frühlings-Plecopteren; der Beginn der Flugzeit der Herbst-Plecopteren hängt nicht von diesem Faktor ab.

Einige Arten, die in den Zentral-Pyrenäen in höheren Lagen leben, findet man in den westlichen Pyrenäen in tieferen Lagen vor. Die maximale Höhe einiger Arten sind dagegen in den östlichen Pyrenäen festgestellt worden.

4.11. -- Die Arten, die der Moosfauna angehören, sind im allgemeinen kleiner als die der Steinflora. Einige von ihnen zeichnen sich durch Rückenfortsätze und Kiele aus.

Die Sommer-*Protonemura* haben kürzere Kiemen als die Frühlings- und Herbst-Arten.

Die Arten derselben Gruppe, die weiter stromabwärts leben, sind kleiner und heller als die, die weniger entfernt von der Quelle sind; die der *Isoperla*- und *Chloroperla*-Gattung haben längere Schwimmbaare.

4.12. -- Für die offenen Systeme, wie die Fließgewässer, ist es besser, die Verbreitung der Arten in ihrem Verhältnis zur Phylogenie zu untersuchen, als den generischen Koeffizienten für jeden Biotop zu berechnen. Im allgemeinen sind die Zonen, in denen zwei verwandte Arten zusammenleben, kürzer als die, in denen weniger verwandte Arten zusammenleben.

5.1. -- Der Artenbestand der untersuchten Standorte zeigte keine auffallende Veränderung innerhalb mehrerer Jahre.

5.2. -- 31 Plecopteren-Arten sind in dem reichsten Standort (« l'Orle à 860 m ») gefangen worden. In den kleineren Bächen ist die Anzahl der Arten geringer, aber die absolute Dichte ist ähnlich. In dem in 2000 m Höhe gelegenen Wildbach sind Dichte und Artenreichtum gering; das gleich gilt für alle Wasserinsekten. In geringer Höhe (in der « Volp à 240 m ») sind die Plecopteren arm an Arten und Individuen und unterscheiden sich dadurch von der Mehrzahl der anderen Gruppen.

Die Taxozönosen, die am intensivsten untersucht wurden (« groupements de référence »), sind so angeordnet worden, daß die Taxozönosen nebeneinander aufgestellt wurden, die die größte Anzahl derselben Arten gemeinsam haben. Die auf diese Weise erlangte Reihenfolge entspricht der relativen Höhe der Standorte, wobei jedoch ein Bach niedriger Höhe nicht hat eingeordnet werden können. Die Liste der in der Umgebung von Toulouse in der Garonne gefangenen Arten bestätigt, daß man die Plecopteren-Taxozönosen nicht in einer einzigen Reihenfolge aufstellen kann, sobald gleichzeitig starke Höhen- und Wasserführungsunterscheide auftreten.

5.3. -- Der Artenreichtum der Coleopteren-Taxozönosen erreicht in niedriger Höhe sein Maximum. Er hängt ab von der Wasserführung, aber dieser Einfluß spielt nur eine Rolle für wasserarme Gewässer, im Unterschied zu den Plecopteren. Sobald man die Taxozönosen nach ihrem Artenbestand anordnet, erhält man eine Reihenfolge, die der relativen Höhe der Standorte entspricht.

Die Elminthidae-Taxozönosen der europäischen Fließgewässer sind nach ihrem Artenbestand angeordnet worden. Die erlangten Serien



unterscheiden sich durch geologische Faktoren (Taxozönosen mit oder ohne *Riolus*) und durch einen noch unbekanntem Faktor (mit oder ohne *Esolus*). In jeder Serie nimmt die Zahl der Arten stromabwärts zu. Die verschiedenen *Elmis*-, *Esolus*-, *Riolus*-, und *Limnius*-Arten treten in regelmäßiger Folge im Längsverlauf auf.

5.4. — Der Begriff des physiographischen Entwicklungsprozesses liefert keine brauchbare Grundlage für eine oekologische Klassifikation der Fließgewässer : der physiographische Entwicklungsprozeß geht im Verhältnis zu den klimatischen Veränderungen und der biologischen Evolution zu langsam vor sich.

Wenn die Hauptzusammenflüsse sinnvolle Grenzen zwischen den Biozönosen eines bestimmten Flusses darstellen, so ist die Übereinstimmung zwischen den Grenzen, die sich auf verschiedenen Flüssen befinden, noch nicht nachgewiesen worden.

In dem untersuchten Gebiet ist ein Schema, das auf der Wasserführung der Flüsse basiert, nur innerhalb ziemlich enger altitudinaler Grenzen anwendbar.

6.1. — Von West nach Ost ist die Artenverteilung in den Pyrenäen ziemlich homogen. Nichts in der heutigen Verbreitung weist auf eine geographische Artenbildung im Innern der Pyrenäen hin. Das Vorhandensein einiger iberischer Coleopteren-Arten im « Pays Basque » zeigt, daß es sich um eine Übergangszone handelt. Das wirft das Problem einer westlichen Abgrenzung der Gebirgskette auf.

6.2. — Für die hier betrachteten Gruppen gilt, daß eine engere Beziehung zwischen der Fauna der Pyrenäen und der Fauna der nördlichen Gebiete herrscht als mit der der iberischen Gebirge. Dieses Phänomen gilt allgemein für Südeuropa und wird, wenigstens teilweise, durch das Vorhandensein zahlreicher Endemiten ausgeglichen.

7. — Zum Schluß behandelt der Verfasser das Problem des Konkurrenzkampfes zwischen nahverwandten Arten und das der oekologischen Untersuchung der Stromgebiete.

#### TRAVAUX CITÉS

- ALBARDA (H.). 1889. — Note sur les Perlides décrites par le D<sup>r</sup> Rambur. *Annls Soc. ent. Belg.*, **33** : 37-49.
- ALBRECHT (M.-L.). 1953. — Die Planc und andere Flämingbäche. *Z. Fisch., N. F.*, **1** : 389-476.
- ALBRECHT (M.-L.). 1959. — Die quantitative Untersuchung der Bodenauna fließender Gewässer (Untersuchungsmethoden und Arbeitsergebnisse). *Z. Fisch., N. F.*, **8** : 481-550.
- ALBRECHT (M.-L.). 1961. — Ein Vergleich quantitativer Methoden zur Untersuchung der Makrofauna fließender Gewässer. *Verh. Int. Ver. theor. angew. Limnol.*, **14** : 486-490.
- ALLEE (W. C.) et SCHMIDT (K. P.). 1962. — Ecological Animal Geography. 716 p. *New York, London*.
- ALLEN (K. R.). 1951. — The Horokiwi stream. A study of a trout population. *Bull. N. Z. Mar. Dep. Fish.*, **10** : 1-231.

- [A]MERICAN [P]UBLIC [H]EALTH [A]SSOCIATION. 1960. — Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater including Bottom Sediments and Sludges. 11<sup>e</sup> édit., 626 p. *New York*.
- ANGELIER (E.). 1953 a. — Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Archs Zool. exp. gén.*, **90** : 37-161.
- ANGELIER (E.). 1953 b. — L'indice de diversité de C. B. Williams et son intérêt en biogéographie. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, **258** : 26-27.
- ANGELIER (E.). 1954 a. — La notion de frontière biogéographique (Quelques exemples de répartition d'Hydracariens dans les Pyrénées). *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 1953, **262** : 46-47.
- ANGELIER (E.). 1954 b. — Contribution à l'étude de la faune d'eau douce de Corse. — Écologie et Biogéographie des Hydracariens (Hydrachnellae et Porohalacaridae) des eaux superficielles. *Vie Milieu*, **5** : 258-279.
- ANGELIER (E.). 1955. — Le peuplement en Hydracariens des eaux courantes françaises et son origine. In « Influence des glaciations sur la répartition des flores et des faunes », *Mém. Soc. Biogéogr., N. S.*, **2** : 67-74.
- ANGELIER (E.). 1957. — La répartition des Hydracariens dans les Pyrénées et la notion de frontière biogéographique. *Abh. naturw. Ver. Bremen*, **35** : 24-30.
- ANNUAIRE HYDROLOGIQUE DE LA FRANCE. Année 1961. 280 p. Paris.
- AUBERT (J.). 1946. — Les Plécoptères de la Suisse romande. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **20** : 7-128.
- AUBERT (J.). 1948. — Plécoptères décrits par le R. P. L. Navas S. J. 1. Note sur quelques types du Musée de Barcelone. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **21** : 180-184.
- AUBERT (J.). 1949 a. — Plécoptères helvétiques. Notes morphologiques et systématiques. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **22** : 217-236.
- AUBERT (J.). 1949 b. — Plécoptères helvétiques. Notes faunistiques et zoogéographiques. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.*, **64** : 321-360.
- AUBERT (J.). 1950. — Note sur les Plécoptères européens du genre *Taeniopteryx* Pictet (*Nephelopteryx* Klapalek) et sur *Capnia vidua*. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **23** : 303-316.
- AUBERT (J.). 1951. — Plécoptères helvétiques; description de larves nouvelles. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **24** : 279-298.
- AUBERT (J.). 1952 a. — Plécoptères pyrénéens. Notes sur le genre *Pachyleuctra* Despax et description de quelques larves nouvelles. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **57** : 121-126.
- AUBERT (J.). 1952 b. — Plécoptères décrits par le R. P. L. Navas S. J. 2. Note sur quelques types des Muséums de Barcelone et de Paris. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **25** : 239-251.
- AUBERT (J.). 1952 c. — Plécoptères décrits par le R. P. L. Navas S. J. 3. Les espèces de la Péninsule Ibérique. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **25** : 242-250.
- AUBERT (J.). 1952 d. — Plécoptères récoltés par Mr. F. Schmid en Espagne. *Eos, Madr.*, **28** : 249-270.
- AUBERT (J.). 1953 a. — Plécoptères européens nouveaux. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **26** : 72-76.

- AUBERT (J.). 1953 b. -- Les Plécoptères de la Collection A. Costa (Musée zoologique de Naples). *Annuaire. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, **5** (1) : 1-6.
- AUBERT (J.). 1953 c. -- Contribution à l'étude des Plécoptères et des Ephéméroptères de la Calabre (Italie méridionale). *Annuaire. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, **5** (2) : 1-36.
- AUBERT (J.). 1954 a. -- Nouvelle contribution à l'étude des Plécoptères de Calabre (Italie méridionale). *Annuaire. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, **6** (6) : 1-18.
- AUBERT (J.). 1954 b. -- Quelques Nemouridae espagnols nouveaux. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **27** : 115-123.
- AUBERT (J.). 1954 c. -- Contribution à l'étude du genre *Leuctra* Stephens et description de quelques espèces nouvelles de ce genre. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **27** : 124-136.
- AUBERT (J.). 1954 d. -- *Dinocras klapaleki* n. sp. et la répartition des *Dinocras* en Suisse et en Europe (Plécoptères Perlidae). *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **27** : 437-440.
- AUBERT (J.). 1954 e. -- Note sur quelques Plécoptères du Piémont et de Ligurie avec la description de deux espèces nouvelles. *Boll. Soc. ent. ital.*, **84** : 107-113.
- AUBERT (J.). 1956 a. -- Contribution à l'étude des Plécoptères de Belgique. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **32** (15) : 1-12.
- AUBERT (J.). 1956 b. -- *Eoperla ochracea* Kolbe, un Plécoptère mal connu du bassin méditerranéen. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **29** : 18.
- AUBERT (J.). 1956 c. -- Synonymie et homonymie de quelques Plécoptères. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **29** : 214.
- AUBERT (J.). 1956 d. -- Contribution à l'étude des Plécoptères de Grèce. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **29** : 187-213.
- AUBERT (J.). 1956 e. -- Plécoptères des Monts Sibillins. *Memorie Mus. civ. St. nat. Verona*, **5** : 89-91.
- AUBERT (J.). 1956 f. -- Contribution à l'étude des Plécoptères d'Espagne. *Mém. soc. vaud. Sc. nat.*, **11** (5) : 209-276.
- AUBERT (J.). 1956 g. -- Le premier symposium européen sur les Plécoptères. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **29** : 446-449.
- AUBERT (J.). 1957 a. -- Les Plécoptères du Musée de Barcelone. *Trab. Mus. Zool., Barcelona, N. Ser. Zool.*, **2** : 1-6.
- AUBERT (J.). 1957 b. -- Deuxième contribution à l'étude des Plécoptères de Belgique. *Bull. Inst. r. Sc. nat. Belgique*, **33** (27) : 1-3.
- AUBERT (J.). 1957 c. -- Les *Leuctra* du groupe *inermis* Kempny et quelques espèces inermes isolées (Plécoptères Leuctridae). *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **30** : 285-312.
- AUBERT (J.). 1958. -- Les Plécoptères de Calabre (Italie méridionale). *Annali. Ist. Mus. zool. Univ. Napoli*, **10** (4) : 1-52.
- AUBERT (J.). 1959. -- Plecoptera. *Insecta helvetica Fauna*, **1** : 140 p. Lausanne.
- AUBERT (J.). 1960. -- Contribution à l'étude des Plécoptères du Maroc. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **33** : 213-222.

- AUBERT (J.). 1961. — Los Plecopteros del Instituto Español de Entomología. *Graellsia*, **19** : 91-94.
- AUBERT (J.). 1962. — Quelques *Leuctra* nouvelles pour l'Europe (Plécoptères Leuctridae). *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **35** : 155-169.
- AUBERT (J.). 1963 a. — Quelques Plécoptères de Grèce. *Bonn. zool. Beitr.*, 1963 : 224-227.
- AUBERT (J.). 1963 b. — Deux *Protonemura* nouvelles de France et d'Espagne (Plécoptères Nemouridae). *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **36** : 123-126.
- AUBERT (J.). 1963 c. — Quelques Plécoptères de Yougoslavie. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **36** : 127-128.
- AUBERT (J.). 1963 d. — Les Plécoptères des Vosges. In « Le Hohneck, aspects physiques, biologiques et humains » : 287-292. *Strasbourg*.
- AUBERT (J.). 1963 e. — Les Plécoptères de la Péninsule Ibérique. *Eos, Madr.*, **39** : 23-107.
- AUBERT (J.). 1963 f. — Contribution à l'étude des Plécoptères du Massif central. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **68** : 163-185.
- AUBERT (J.). 1963 g. — Les Plécoptères des cours d'eau temporaires de la Péninsule Ibérique. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **35** (1962) : 301-315.
- AUBERT (J.). 1965. — Les Plécoptères du Parc National suisse. *Ergebn. wiss. Unters. schweiz. Ntn Parks*, **10** (55) : 221-271.
- BABONNEAU (L.). 1942. — L'énergie électrique dans la région pyrénéenne. 2<sup>e</sup> éd., 320 p. *Toulouse*.
- BADCOCK (R. M.). 1949. — Studies on stream life in tributaries of the Welsh Dee. *J. Anim. Ecol.*, **18** : 193-208.
- BADCOCK (R. M.). 1953 a. — Studies of the benthic fauna in tributaries of the Kävlinge River, Southern Sweden. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, **35** : 21-37.
- BADDOCK (R. M.). 1953 b. — Comparative studies in the populations of streams. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, **35** : 38-50.
- BAGENAL (T. B.). 1951. — A note on the papers of Elton and Williams on the generic relations of species in small ecological communities. *J. Anim. Ecol.*, **20** : 242-245.
- BALFOUR-BROWNE (F.). 1958. — British Water Beetles, **3** : LIII+210 p. *Ray Soc., London*.
- BARRÈRE (P.). 1952. — Le relief des massifs granitiques du Néouvielle, de Cauterets et de Panticosa. *Revue Géog. Pyrénées S.-Ouest*, **23** : 69-98 + 2 pl.
- BARTHE (E.). 1927. — Tableaux analytiques des Coléoptères de la Faune Franco-Rhénane. Fam. 45. Dryopidae. *Miscnea ent.*, **30** : 1-76.
- BEIER (M.). 1948. — Zur Kenntnis von Körperbau und Lebensweise der Helminen (Col. Dryopidae). *Eos, Madr.*, **24** : 123-211.
- BENTON (A. H.) et WERNER (W. E.). 1958. — Principles of Field Biology and Ecology. 342 p. *New York, Toronto, London*.
- BERG (K.) et COLL. 1948. — Biological studies on the river Susaa. *Fol. limnol. scand.*, **4** : 1-318.

- BERTHÉLEMY (C.). 1960. - Note sur quelques Nemouridae (Plécoptères) du sud-ouest de la France. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **85** : 52-58.
- BERTHÉLEMY (C.). 1962. --- Contribution à l'étude systématique des Elminthidae (Coléoptères). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **97** : 201-225.
- BERTHÉLEMY (C.). 1963. — Les *Protonemura* (Plécoptères) automnales des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **98** : 275-286.
- BERTHÉLEMY (C.). 1964 a. — Sur la position systématique de quelques *Hydraena* européennes (Coléoptères). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **99** : 175-185.
- BERTHÉLEMY (C.). 1964 b. --- Elminthidae d'Europe occidentale et méridionale et d'Afrique du Nord (Coléoptères). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **99** : 244-285.
- BERTHÉLEMY (C.). 1964 c. — La zonation des Plécoptères et des Coléoptères dans les cours d'eau des Pyrénées. *Gewäss. Abwäss.*, **34/35** (*Vehr. 3, Int. Symp. Plecopteren*) : 77-79.
- BERTHÉLEMY (C.). 1964 d. — Les Elminthidae décrits par C. Rey : note synonymique (Coléoptères Dryopoidea). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **99** : 525-528.
- BERTHÉLEMY (C.). 1964 e. — Intérêt taxonomique des œufs chez les *Perlodes* européens (Plécoptères). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **99** : 529-537.
- BERTHÉLEMY (C.). 1965 a. — Note taxonomique et faunistique sur des *Hydraena* françaises et ibériques (Coléoptères). *Annls Limnol.*, **1** : 3-19.
- BERTHÉLEMY (C.). 1965 b. - Note faunistique sur les Plécoptères du Massif central. *Annls Limnol.*, **1** : 221-237.
- BERTHÉLEMY (C.) et CLAVEL (F.). 1961. - Répartition des Coléoptères dans un cours d'eau de la bordure occidentale du Massif central français. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **96** : 241-249.
- BERTHÉLEMY (C.) et DUCTOR (M.). 1965. - Taxonomie larvaire et cycle biologique de six espèces d'*Esolus* et d'*Oulimnius* européens (Coleoptera Dryopoidea). *Annls Limnol.*, **1** : 257-276.
- BERTHÉLEMY (C.) et DE RIOLS (J.). 1965. — Les larves d'*Elmis* du groupe d'*E. maugetii* (Coléoptères Dryopoidea). *Annls Limnol.*, **1** : 21-38.
- BERTHÉLEMY (C.) et STRAGIOTTI (B.). 1965. — Étude taxonomique de quelques larves de *Limnius* et de *Riolus* s. l. européens (Coléoptères Elminthidae). *Hydrobiologia*, **25** : 501-517.
- BERTRAND (H.). 1939. — Les Larves et Nymphes des Dryopides paléarctiques. *Annls Sci. nat. (Zool.)*, **2<sup>e</sup> sér.**, **2** : 299-412.
- BERTRAND (H.). 1946. — Notes écologiques sur la distribution des Coléoptères aquatiques et orophiles. *Entomologiste*, **2** : 143-154.
- BERTRAND (H.). 1950. — Quelques remarques sur la biogéographie et l'écologie des Insectes aquatiques (Coléoptères). *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, **233-235** : 70-77.
- BERTRAND (H.). 1955. — Sur la faune entomologique des Pyrénées. *Verh. int. ver. theor. angew. Limnol.*, **12** : 634-642.
- BERTRAND (H.). 1965. — Récoltes de Coléoptères aquatiques dans les régions montagneuses de l'Espagne : observations écologiques

- (Dryopidae, Elminthinae = Helminae Auct.). *Annls Limnol.*, 1 : 245-255.
- BERTRAND (H.) et AUBERT (J.). 1952. -- Récoltes de Plécoptères dans les Pyrénées. *Annls Soc. ent. Fr.*, 121 : 93-106.
- BERTRAND (H.) et AUBERT (J.). 1955. -- Récoltes de Plécoptères dans les Pyrénées (Note complémentaire). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 60 : 146-149.
- BERTRAND (H.) et LEGROS (C.). 1955. -- Coléoptères aquatiques récoltés en montagne (I. Pyrénées). *Entomologiste*, 11 : 33-39 et 69-73.
- BEYER (H.). 1932. -- Die Tierwelt der Quellen und Bäche des Baumbergegebietes. *Abh. westf. Prov. Mus. Naturk.*, 3 : 1-187.
- BINAGHI (G.). 1958. -- Materiali per lo studio delle *Hydraena* italiane (1° contributo). *Boll. Soc. ent. ital.*, 88 : 70-83.
- BINAGHI (G.). 1959. -- Materiali per lo studio delle *Hydraena* italiane (2° contributo). *Boll. Soc. ent. ital.*, 89 : 68-84.
- BINAGHI (G.). 1960. -- Materiali per lo studio delle *Hydraena* italiane e notizie su alcune specie della coleotterofauna acquatica viventi in associazione (3° contributo). *Boll. Soc. ent. ital.*, 90 : 15-41.
- BINAGHI (G.). 1961. -- Materiali per lo studio delle *Hydraena* italiane. Le *Hydraena* dell'Isola d'Elba e notizie sulla Coleotterofauna acquatica associata (4° contributo). *Boll. Soc. ent. ital.*, 91 : 66-77.
- BINAGHI (G.). 1963. -- Materiali per lo studio delle *Hydraena* italiane. Le *Hydraena* del Friuli (Studio ecologico, biogeografico e statistico) (5° contributo). *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona*, 11 : 17-48.
- BINAGHI (G.). 1965. -- Materiali per lo studio delle *Hydraena* italiane (6° contributo). (Coleoptera Hydraenidae). *Memorie Soc. ent. ital.*, 44 : 12-22.
- BOCQUET (C.). 1944. -- Liste des Plécoptères de la région de Valence (Drôme) et description de trois nymphes nouvelles. *Trav. Lab. Hydrob. Piscic. Univ. Grenoble*, 1942-1944 : 1-14.
- BOGOESCO (C.) et TABACARU (I.). 1960. -- Contribution à l'étude des *Leuctra* (Plécoptères) des Carpathes roumaines. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, 33 : 91-96.
- BOLLOW (H.). 1941. -- Monographie der paläarktischen Dryopidae, mit Berücksichtigung der eventuell transgredierenden Arten (Col.). *Mitt. münch. ent. Ges.*, 31 : 1-88.
- BONNET (L.). 1964. -- Le peuplement thécamoebien des sols. *Revue Ecol. Biol. Sol.*, 1 : 123-408.
- BORNHAUSER (K.). 1912. -- Die Tierwelt der Quellen und Bäche in der Umgebung Basels. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, Suppl., 5 : 1-90.
- BOTOSANEANU (L.) et TABACARU (I.). 1963. -- Éphéméroptères, Plécoptères et Trichoptères des Monts de Fagarasch (Alpes de Transylvanie). *Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg.*, 39 (38) : 1-58.
- BRAY (J. R.). 1956. -- A study of mutual occurrence of plant species. *Ecology*, 37 : 21-28.
- BRIAN (M. V.). 1953. -- Species frequencies in random samples from animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 22 : 57-64.
- BRINCK (P.). 1949 a. -- Studies on Swedish Stoneflies (Plecoptera). *Opusc. ent.*, Suppl. 11 : 250 p.

- BRINCK (P.). 1949 b. — Catalogus Insectorum Sueciae. X. Plecoptera. *Opusc. ent.*, 1949 : 177-183.
- BRINCK (P.). 1952. — Bäcksländor, Plecoptera. *Svensk Insektfauna*, 15 : 128 p. *Stockholm*.
- BRINCK (P.). 1953. — Additions to Swedish Catalogue. X. Plecoptera. *Opusc. ent.*, 18 : 108-109.
- BRINCK (P.). 1956. — Reproductive system and mating in Plecoptera. *Opusc. ent.*, 21 : 57-128.
- BRINCK (P.) et FROEHLICH (C. G.). 1960. — On the stonefly fauna of western Lule Lappmark, Swedish Lapland. *Fysiogr. Sällsk. Lund Förh.*, 30 : 1-19.
- BRINKHURST (R. O.). 1957. — Records of freshwater invertebrates from the Spey Valley near Kingussie, Inverness-shire. *Entomologist*, 90 : 260-268.
- BROWN (V. M.), CRAGG (J. B.) et CRISP (D. T.). 1964. — The Plecoptera of the Moor House National Nature Reserve, Westmorland. *Trans. Soc. Br. Ent.*, 16 : 123-134.
- BRUES (C. T.). 1929. — Studies on the Fauna of Hot Springs in the Western United States and the Biology of Thermophilous Animals. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.*, 63 : 139-228.
- BUCK (H.). 1957. — Zur Verbreitung mehrerer Käferfamilien in Fließgewässern Nordwürttembergs (Coleoptera : Halplidae, Dytiscidae, Gyrinidae, Hydraenidae, Hydrophilidae exclusive Sphaeridiinae, Dryopidae). *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, 112 : 224-237.
- BUXTOFF (R.). 1930. — Géologie du front septentrional des Pyrénées au nord de Saint-Girons (Ariège). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 59 : 19-138.
- CAPELLARO (G.). 1959. — Riperti di *Hydraena* in Piemonte (Coleopt. Hydrophilidae). *Boll. Soc. ent. ital.*, 89 : 54-57.
- CARPENTER (K. E.). 1927. — A study of rivers polluted by lead mining in the Aberystwyth district of Cardiganshire. *Ann. appl. Biol.*, 11 : 1-23.
- CASSAGNAU (P.). 1961. — Ecologie du sol dans les Pyrénées centrales. Les biocénoses de Collemboles (*Hermann, Activ. Sc. Ind. n° 1 283*). 235 p. *Paris*.
- CASTERAS (M.). 1962. — Toulouse. *Carte géologique au 1/320 000°*, 30.
- CHEVALIER (M.). 1954. — Le relief glaciaire des Pyrénées du Couserans. *Revue Géog. Pyrénées S.-Ouest*, 25 : 97-124 et 189-220 + 4 pl.
- CHEVALIER (M.). 1956. — La vie humaine dans les Pyrénées ariégeoises (*Thèses Lettres, Toulouse*). 1 062 p. *Paris*.
- CHIESA (A.). 1959. — Hydrophilidae Europae. 200 p. *Bologna*.
- CHOUARD (P.). 1931. — Une région lacustre des Pyrénées centrales : Orédon et le Massif de Néouvielle. *Bull. Soc. natn. Acclim. Fr.*, 1931 (2/3) : 1-34 + 5 pl.
- CHOUARD (P.). 1949. — Démonstrations tirées des excursions (Gavarnie, Pic du Midi de Bigorre, Néouvielle). 76<sup>e</sup> Session extraordinaire, 1948. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 96 : 29-52 + 4 pl.
- CLARIDGE (M. F.) et STADDON (B. W.). 1961. — *Stenelmis canaliculata* Gyll. (Col., Elmidae) : a species new to the British list. *Entomologist's mon. Mag.*, 96 (1960) : 141-144.

- COLE (L. C.). 1949. — The measurement of interspecific association. *Ecology*, **30** : 411-424.
- COLE (L. C.). 1957. — The measurement of partial interspecific association. *Ecology*, **38** : 226-232.
- CONSIGLIO (C.). 1955 a. — Due nuove specie di Plecotteri italiani. *Bol. Soc. ent. ital.*, **85** : 70-77.
- CONSIGLIO (C.). 1955 b. — *Nemoura (Protonemura) beatensis* Despax in Liguria (Plecoptera). *Bol. Soc. ent. ital.*, **85** : 107-109.
- CONSIGLIO (C.). 1957. — Contributo alla conoscenza dei Plecotteri di Corsica. *Memorie Soc. ent. ital.*, **36** : 121-135.
- CONSIGLIO (C.). 1958 a. — Ricerche sulla fauna apenninica XXX. Plecotteri dei Monti Picentini. *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona*, **6** : 327-331 + 1 pl.
- CONSIGLIO (C.). 1958 b. — Contributo alla conoscenza dei Plecotteri olognati dell'Italia centrale. *Memorie Soc. ent. ital.*, **37** : 117-131.
- CONSIGLIO (C.). 1959. — Una nuova sottospecie di *Nemoura cinerea* Retzius (Plecoptera). *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **32** : 323-327.
- CONSIGLIO (C.). 1960. — Fauna di Romana (collezioni Zangheri). Plecotteri. *Memorie Soc. ent. ital.*, **39** : 36-40.
- CONSIGLIO (C.). 1961. — Plecotteri di Sicilia e d'Aspromonte e classificazione delle *Isoperla* Europee. *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona*, **9** : 173-196.
- CONSIGLIO (C.). 1962. — Contributo alla conoscenza dei Plecotteri del Piemonte, Valle d'Aosta e Liguria. *Memorie Soc. ent. ital.*, **41** : 25-44.
- CONSIGLIO (C.). 1963. — Plecotteri invernali d'Italia. *Boll. Soc. ent. ital.*, **93** : 150-155.
- CONSIGLIO (C.). 1964. — Importance du « groupe d'espèces » chez la systématique des Plécoptères. *Gewäss. Abwäss.*, **34/35** (*Verh. 3. Int. Symp. Plecopteren*) : 72-75.
- CONSIGLIO (C.) et GIUDICELLI (J.). 1965. — Un nuovo Plecottero di Corsica. *Boll. Soc. ent. ital.*, **95** : 93-96.
- CORRÊA DE BARROS (J. M.). 1926. — Notas entomologicas. *Mems Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra, Ser. I*, **6** : 16 p.
- CZENSNY (R.). 1961. — Wasser-, Abwasser- und Fischereichemie. 432 p. *Leipzig*.
- DAHM (A. G.). 1958. — Taxonomy and ecology of five species groups in the family Planariidae (Turbellaria Tricladida Paludicola). 241 p. *Malmö*.
- DANSEREAU (P.). 1957. — Biogeography, an ecological perspective. 394 p. *New York*.
- DARWIN (C.). 1859. — On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. — 1880. Trad. fr. : L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle..., 604 p. *Paris*.
- DELACHAMBRE (J.). 1963. — Faune des Elminthidae de Côte-d'Or (adultes et formes larvaires) (Ins. Coleoptera). *Trav. Lab. Zool. Stn aquic. Grimaldi Dijon*, **53** : 30 p. + 4 pl.



- DELACHAMBRE (J.). 1964. — Structure et fonctionnement des voies digestives antérieures des larves d'Elminthidae (Insecta Coleoptera). *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, **259** : 4 808-4 810.
- DELMARE DEBOUTTEVILLE (C.). 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Vie Milieu, Suppl.* **1** : 360 p.
- DELÈVE (J.). 1963. — Contribution à l'étude des Dryopoidea. IV. — Résultats d'une campagne en Anatolie (E. Janssens, 1962). Dryopoidea et Elminthidae. *Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg.*, **39** (16) : 1-11.
- DERENNE (E.). 1952. — Les *Hydraena* de Belgique. *Bull. Annl. Soc. r. ent. Belg.*, **88** : 195-218.
- DESPAX (R.). 1927 a. — Observations biologiques en montagne. Recherches sur les facteurs de la distribution des organismes. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **61** : 126-142.
- DESPAX (R.). 1927 b. — *Arcynopteryx pyrenaica*, Plécoptère nouveau des Pyrénées françaises. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **56** : 491-495.
- DESPAX (R.). 1929 a. — *Nephelopteryx garumnica* sp. nov., Plécoptère nouveau de la région toulousaine. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **58** : 38-44.
- DESPAX (R.). 1929 b. — Plécoptères pyrénéens I. Étude et description de quelques formes du genre *Nemura* Latr. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **58** : 77-104.
- DESPAX (R.). 1929 c. — Plécoptères pyrénéens II. Étude et description de quelques formes du genre *Leuctra* Steph. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **58** : 165-178.
- DESPAX (R.). 1930 a. — Description sommaire d'un sous-genre nouveau et de deux espèces nouvelles du genre *Leuctra* Steph. (Plecoptera). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1929, (19) : 298-301.
- DESPAX (R.). 1930 b. — Plécoptères pyrénéens III. Étude des espèces du genre *Leuctra* Steph. appartenant au sous-genre *Pachyleuctra* Desp. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **59** : 139-151.
- DESPAX (R.). 1930 c. — *Leuctra occitana* nov. sp., Plécoptère nouveau de la région toulousaine. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **59** : 171-176.
- DESPAX (R.). 1930 d. — *Nemura monspessulana* nov. sp., Plécoptère nouveau du sud de la France. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **60** : 233-237.
- DESPAX (R.). 1931 a. — Un mâle aberrant du genre *Leuctra* (Plecoptera). *Bull. Hist. nat. Toulouse*, **61** : 83-85.
- DESPAX (R.). 1931 b. — Plécoptères pyrénéens. IV. *Leuctra cincta* Mort. et *L. pseudocylindrica* Desp. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **61** : 156-160.
- DESPAX (R.). 1932 a. — *Perla nigratarsis* nov. sp., Plécoptère nouveau du sud de la France. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **62** (1931) : 419-427.
- DESPAX (R.). 1932 b. — Plécoptères pyrénéens. V. *Capnioneura mitis* nov. sp. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **64** : 185-192.
- DESPAX (R.). 1932 c. — Plécoptères pyrénéens. VI. *Capnioneura brachypetala* sp. nov. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **64** : 559-566.
- DESPAX (R.). 1933. — Plécoptères pyrénéens. VII. *Leuctra inermis* Kempny et espèces affines. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **65** : 628-630.

- DESPAX (R.). 1934 a. — Que sait-on actuellement de la faune plécoptérienne des Pyrénées françaises? 66<sup>e</sup> Congrès Soc. sav. (Toulouse, 1933) : 200-207.
- DESPAX (R.). 1934 b. — Quelques Plécoptères nouveaux pour la faune française. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **66** : 210.
- DESPAX (R.). 1934 c. — Plécoptères pyrénéens. VIII. Étude et description de quelques formes de Nemoures apparentées à *Nemura marginata* (Pict.) Klap. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **66** : 255-270.
- DESPAX (R.). 1935. — A propos de quelques Plécoptères de la faune française. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **68** : 202-204.
- DESPAX (R.). 1936. — Contribution à l'étude du genre *Chloroperla* Pictet (*Isoperla* Banks). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **69** : 337-398.
- DESPAX (R.). 1939. — Plécoptères pyrénéens. IX. Additions à la liste des espèces. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **73** : 70.
- DESPAX (R.). 1941. — Contribution à l'étude du genre *Isopteryx* Pictet (*Chloroperla* Newman). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **74** : 205-233.
- DESPAX (R.). 1942. — Valeur des caractères sexuels pour la distinction des espèces du genre *Perla* Geoffr. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **77** : 65-74.
- DESPAX (R.). 1945 a. — Plécoptères pyrénéens. X. Le problème des *Arcynopteryx* Klap. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **80** : 58-64.
- DESPAX (R.). 1945 b. — Une forme brachyptère du genre *Leuctra* Stephens : *Leuctra carpentieri* n. sp. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **80** : 231-234.
- DESPAX (R.). 1946. — Plécoptères pyrénéens. XI. Les Taeniopterygidae. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **81** : 180-184.
- DESPAX (R.). 1949. — Note synonymique. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **54** : 63-64.
- DESPAX (R.). 1951. — Plécoptères. *Faune de France*, **55** : 280 p. Paris.
- DICE (L. R.). 1952. — Natural communities. 548 p. *Ann Arbor*.
- DITTMAR (H.). 1955. — Ein Sauerlandbach. Untersuchungen an einem Wiesen-Mittelgebirgsbach. *Arch. Hydrobiol.*, **53** : 305-552.
- DURAND (M. C.). 1961. — L'influence des glaciers sur les cours d'eau pyrénéens (Bassins du Gave de Pau et de la Neste d'Aure). *Revue Géog. Pyrénées S.-Ouest*, **32** : 289-318.
- EGGLISHAW (H. J.) et MORGAN (N. C.). 1965. — A Survey of the Bottom Fauna of Streams in the Scottish Highlands. Part II. The relationship of the fauna to the chemical and geological conditions. *Hydrobiologia*, **26** : 173-183 + 1 tabl.
- EIDEL (K.). 1933. — Beiträge zur Biologie einiger Bäche des Schwarzwaldes mit besonderer Berücksichtigung der Insekten fauna der Elz und Kinzig. *Arch. Hydrobiol.*, **25** : 543-615.
- EIDEL (K.). 1955. — Die Plecopteren des Schwarzwaldes. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, **22** : 65-89.
- ELTON (C. S.). 1946. — Competition and the structure of ecological communities. *J. Anim.*, **15** : 54-68.
- ELTON (C. S.). 1956. — Stoneflies (Plecoptera, Nemouridae), a component of the aquatic leaf-litter in Wytham Woods, Berkshire. *Entomologist's mon. Mag.*, **92** : 231-236.

- ENGELHARDT (W.). 1951. --- Faunistisch-ökologische Untersuchungen über Wasserinsekten an den südlichen Zuflüssen des Ammersees. *Mitt. münch. ent. Ges.*, **41** : 1-135.
- ENGELMANN (M. D.). 1961. --- The role of soil arthropods in the energetics of an old field community. *Ecol. Monogr.*, **31** : 221-238.
- FAGER (E. W.). 1957. --- Determination and analysis of recurrent groups. *Ecology*, **38** : 586-595.
- FESTA (A.). 1937. --- Studi sui Plecotteri italiani. I. Note sulle famiglie Perlodidae et Perlidae. *Bol. Soc. ent. ital.*, **69** : 150-155.
- FESTA (A.). 1938 a. --- Studi sui Plecotteri italiani. II. *Bol. Soc. ent. ital.*, **70** : 29-32.
- FESTA (A.). 1938 b. --- Studi sui Plecotteri italiani. III. Note sulle famiglie Leucridae e Nemuridae. *Bol. Soc. ent. ital.*, **70** : 156-159.
- FESTA (A.). 1949. --- Studi sui Plecotteri italiani. IX. Nuovi reperti. *Bol. Soc. ent. ital.*, **79** : 32-34.
- FIASSON (S.). 1964. --- Recherches écologiques sur la faune d'une rivière de la région lyonnaise : l'Yzeron. (*Thèses Sc. Lyon*), 182 p.
- FISHER (R. A.), CORBET (A. S.) et WILLIAMS (C. B.). 1943. --- The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, **12** : 132-142.
- FORBES (S. A.). 1907. --- On the local distribution of certain Illinois fishes : an essay in statistical ecology. *Bull. Ill. St. Lab. nat. Hist.*, **7** : 273-303.
- FORBES (S. A.). 1925. --- Method of determining and measuring the associative relations of species. *Science, N. Y., N. S.*, **61** : 524.
- FOX (H. M.) et WINGFIELD (C. A.). 1938. --- A portable apparatus for the determination of oxygen dissolved in a small volume of water. *J. exp. Biol.*, **15** : 437-445.
- FREIER (R. K.). 1964. --- Wasseranalyse, Physiko-chemische Untersuchungsverfahren wichtiger Inhaltsstoffe. 136 p. *Berlin*.
- FRISON (Th. H.). 1929. --- Fall and Winter Stoneflies, or Plecoptera, of Illinois. *Bull. Ill. St. nat. Hist. Surv.*, **18** : 345-409.
- FRISON (Th. H.). 1935. --- The Stoneflies, or Plecoptera, of Illinois. *Bull. Ill. St. nat. Hist. Surv.*, **20** : vi + 281-471.
- FROST (W. E.). 1942. --- River Liffrey Survey. IV. The fauna of the submerged "mosses" in an acid and an alkaline water. *Proc. R. Ir. Acad. B.*, **47** : 239-369.
- GALIBERT (H.). 1932. --- Dix-huit années de chasse aux Coléoptères dans le Bassin de l'Agout (Tarn). Catalogue des espèces récoltées pendant cette période. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **63** : 27-477.
- GANGLBAUER (L.). 1901. --- Beiträge zur Kenntnis der paläarktischen Hydrophiliden. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, **51** : 312-332.
- GANGLBAUER (L.). 1904. --- Die Käfer von Mitteleuropa. IV. 286 p. *Wien*.
- GAUFIN (A. R.), HARRIS (S. K.) et WALTER (H. J.). 1956. --- A statistical evaluation of stream bottom sampling data obtained from three standard samplers. *Ecology*, **37** : 643-648.
- GAUSSEN (H.). 1926. --- Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Sol, climat, végétation. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **55** : 5-563.

- GAUSSEN (H.). 1931. — Les forêts de la vallée d'Aure. *Revue Géogr. Pyrénées S.-Ouest*, 2 : 241-250.
- GAUSSEN (H.). 1964. — Foix. *Carte de la végétation de la France*, 77.
- GAUSSEN (H.) et REY (P.). 1947. — Toulouse. *Carte de la végétation de la France*, 71.
- GELJSKES (D. C.). 1935. — Faunistisch-ökologische Untersuchungen am Röserenbach bei Liestal im Basler Tafeljura. Ein Beitrag zur Ökologie der Mittelgebirgsbäche. *Tijdschr. Ent.*, 73 : 251-382.
- GILBERT (O.), REYNOLDSON (T. B.) et HOBART (J.). 1952. — Gause's hypothesis : an examination. *J. Anim. Ecol.*, 21 : 310-312.
- GLEDHILL (T.). 1960. — The Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera caught by emergence traps in two streams during 1958. *Hydrobiologia*, 15 : 179-188.
- GORON (L.). 1941. — Les Pré-Pyrénées Ariégeoises et Garonnaises (*Thèses Lettres, Toulouse*), 886 p. *Toulouse*.
- GOZIS (M. DES). 1920. — Tableaux de détermination des Hydrophilidae de la faune franco-rhénane. *Miscnea ent.*, 23-25 : 1-215.
- GRENIER (P.). 1949. — Contribution à l'étude biologique des Simuliidés de France. *Physiologia comp. Oecol.*, 1 : 165-330.
- HAIRSTON (N. G.). 1959. — Species abundance and community organization. *Ecology*, 40 : 404-416.
- HAIRSTON (N. G.). 1964. — Studies on the organization of animal communities. *J. Anim. Ecol.*, 33 (Suppl.) : 227-239.
- HANSEN (V.). 1964. — Fortegnelse over Danmarks biller (Coleoptera). *Entom. Meddr.*, 33 : 1-508.
- HELLEN (W.). 1939. — Catalogus Coleopterorum Daniae et Fennoscandiae. 130 p. *Helsinki*.
- HELLEN (W.). 1947. — Enumeratio Insectorum Fenniae et Sueciae. II. Coleoptera. 80 p. *Helsinki*.
- HEPTNER (V. G.). 1965. — The structure of taxonomic groups and the biological progress (en russe). *Zool. Zh.*, 44 : 1291-1308.
- HOCH (K.). 1952. — *Hydraena excisa* Kiesw. und *belgica* d'Orch. in Hessen (Col. Hydrophilidae). *Ber. limnol. Flußst. Freudenthal*, 3 : 85-86.
- HOCH (K.). 1956. — Wasserkäfer aus der Quellregion einiger Hunsrückbäche bei Kastellaun. *Decheniana*, 108 : 225-234.
- HOFFMANN (J.). 1960. — Faune des Plécoptères du Grand-Duché de Luxembourg. *Archs Inst. gr.-duc. Luxemb.*, 27 : 121-208.
- HORION (A.). 1949. — Faunistik der mitteleuropäischen Käfer. Palpicornia-Staphylinoidea (ausser Staphylinidae). xxiii + 388 p. *Frankfurt*.
- HORION (A.). 1955. — Faunistik der mitteleuropäischen Käfer. Bd IV : Sternoxia (Buprestidae), Fossipedes, Macroductylia, Brachymera. xxii + 280 p. + 7 pl. *München*.
- HRBÁČEK (J.). 1944. — O larvách rodu *Hydraena* (Coleoptera, Hydrophilidae) (= Beitrag zur Kenntnis der Larven der Gattung *Hydraena*). *Sb. ent. Odd. ndr. Mus. Praze*, 21/22 (257) : 84-89.
- HRBÁČEK (J.). 1951. — Revue des espèces du genre *Hydraena* Kug. sur le territoire de la République Tchécoslovaque (Col. Hydroph.). *Čas. čsl. Spol. ent.*, 48 : 201-226.

- HUBAULT (E.). 1927. - - Contribution à l'étude des invertébrés torrenticoles. *Bull. biol. Fr. Belg., Suppl.*, **9** : 388 p.
- HUET (M.). 1949. - - Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrob.*, **11** : 332-351.
- HUTCHINSON (G. E.). 1953. - - The concept of pattern in ecology. *Proc. Acad. nat. Sc. Philad.*, **105** : 1-12.
- HYNES (H. B. N.). 1940. - - A Key to the British Species of Plecoptera (Stoneflies) with Notes on their Ecology. *Scient. Publ. Freshwat. biol. Ass. Br. Emp.*, **2** : 39 p.
- HYNES (H. B. N.). 1941. - - The taxonomy and ecology of the nymphs of British Plecoptera with notes on the adults and eggs. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **91** : 459-557.
- HYNES (H. B. N.). 1952 a. - - The Neoperlinae of the Ethiopian Region (Plecoptera, Perlidae). *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **103** : 85-108.
- HYNES (H. B. N.) 1952 b. - - Perlidae (Plecoptera). *Parc national de l'Upumba. Mission G. F. de Witte*, **8** (1) : 1-12.
- HYNES (H. B. N.). 1952 c. - - The Plecoptera of the Isle of Man. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), **27** : 71-76.
- HYNES (H. B. N.). 1953. - - The nymph of *Neoperla spio* (Newman) (Plecoptera : Perlidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **28** : 93-99.
- HYNES (H. B. N.). 1955. - - The nymphs of the British species of *Capnia* (Plecoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **30** : 91-96.
- HYNES (H. B. N.). 1958. - - A Key to the Adults and Nymphs of British Stoneflies (Plecoptera). *Scient. Publ. Freshwat. biol. Ass.*, **17** : 88 p.
- HYNES (H. B. N.). 1960. - - The biology of polluted waters. xiv + 202 p. *Liverpool*.
- HYNES (H. B. N.). 1961. - - The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. *Arch. Hydrobiol.*, **57** : 344-388.
- HYNES (H. B. N.). 1962. - - The hatching and growth of the nymphs of several species of Plecoptera. XI. *Internat. Kong. Entomol. Wien 1960*, **3** : 269-273.
- HYNES (H. B. N.). 1963 a. - - *Isogenus nubecula* Newman in Britain (Plecoptera : Perlodidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **38** : 12-14.
- HYNES (H. B. N.). 1963 b. - - The gill-less Nemourid nymphs of Britain (Plecoptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), **38** : 70-76.
- IDE (F. P.). 1940. - - Quantitative determination of the insect fauna of rapid water. *Univ. Toronto Studies biol. Ser.* **47**, *Publ. Ont. Fish. Res. Lab.*, **59** : 5-20.
- IBNIȘTEA (M. A.). 1958. - - Contribuțiuni la cunoașterea coleopterelor acvicole din regiunea văii superioare a Prahovei și munții Bucegi. *Anal. Univ. C. I. Parhon, Ser. Sti. nat.*, **17** : 95-106.
- IBNIȘTEA (M. A.). 1959. - - Contribuții la cunoașterea genului *Hydraena* Kug. (Coleoptera). Specii puțin cunoscute sau noi pentru fauna R. P. R. *Anal. Univ. C. I. Parhon, Ser. Sti. nat.*, **21** : 93-98.
- IBNIȘTEA (M. A.). 1962. - - Neue Wasserkäfer für die Fauna Rumäniens. *Revue Biol., Buc.*, **7** : 423-435.

- ILLIES (J.). 1950. -- Die Wasserkäfergesellschaften der Fulda. *Ber. limnol. Flußstat. Freudenthal*, **1** : 1-5.
- ILLIES (J.). 1952 a. -- Die europäischen Arten der Plecopterengattung *Isoperla* Banks (= *Chloroperla* Pictet). *Beitr. Ent.*, **2** : 369-424.
- ILLIES (J.). 1952 b. -- Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. *Arch. Hydrobiol.*, **46** : 424-612.
- ILLIES (J.). 1952 c. -- Die Plecopteren und das Monardsche Prinzip. *Ber. limnol. Flußst. Freudenthal*, **3** : 53-69.
- ILLIES (J.). 1953 a. -- Die deutschen Arten der Dryopidengattung *Lathelmis* Reitter. *Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer*, **49** : 173-184.
- ILLIES (J.). 1953 b. -- Die Besiedlung der Fulda (insbes. das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stande der Untersuchung. *Ber. limnol. Flußst. Freudenthal*, **5** : 1-28.
- ILLIES (J.). 1953 c. -- Beitrag zur Verbreitungsgeschichte der europäischen Plecopteren. *Arch. Hydrobiol.*, **48** : 35-74.
- ILLIES (J.). 1955 a. -- Steinfliegen oder Plecoptera. *Die Tierwelt Deutschlands*, **43** : 150 p. Jena.
- ILLIES (J.). 1955 b. -- Der biologische Aspekt der limnologischen Fließwassertypisierung. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, **22** : 337-346.
- ILLIES (J.). 1955 c. -- Die Bedeutung der Plecopteren für die Verbreitungsgeschichte der Süßwasserorganismen. *Verh. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, **12** : 643-653.
- ILLIES (J.). 1956. -- Seeausfluß-Biozönosen lappländischer Waldbäche. *Ent. Tidskr.*, **77** : 138-153.
- ILLIES (J.). 1957. -- Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Rhabdiopteryx* Klap. (Plecoptera). *Arch. Hydrobiol.*, **53** : 455-464.
- ILLIES (J.). 1958. -- Die Barbenregion mitteleuropäischer Fließgewässer. *Verh. int. Ver. theor. angew. limnol.*, **13** : 834-884.
- ILLIES (J.). 1960. -- Die erste auch im Larvenstadium terrestrische Plecoptere (Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Unterfamilie Andiperlinae). *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **33** : 161-168.
- ILLIES (J.). 1961 a. -- Die Lebensgemeinschaft des Bergbaches. 160 p. "Die Neue Brehm-Bücherei", Wittenberg Lutherstadt.
- ILLIES (J.). 1961 b. -- Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. *Int. Revue Ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **46** : 205-213.
- ILLIES (J.). 1963 a. -- Steinfliegen, Uferfliegen, Plecoptera. *Die Tierwelt Mitteleuropas*, **4** (2) : 19 p. + XV pl.
- ILLIES (J.). 1963 b. -- Neue Plecopteren aus den Karpathen. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **35** (1962) : 288-295.
- ILLIES (J.). 1963 c. -- Revision der südamerikanischen Gripopterygidae (Plecoptera). *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **36** : 145-248.
- ILLIES (J.) et BOTOSANEANU (L.). 1963. -- Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, **12** : 57 p.

- IMANISHI (K.). 1938. -- Mayflies from Japanese Torrents, IX. Life Forms and Life Zones of Mayfly Nymphs. I. Introduction. *Annotnes Zool. jap.*, **17** : 23-36.
- IMANISHI (K.). 1941. -- Mayflies from Japanese Torrents, X. Life Forms and Life Zones of Mayfly Nymphs, II. Ecological Structure illustrated by Life Zone Arrangement. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ., Ser. B*, **16** : 1-35.
- INGRAND (R.). 1961. -- L'aménagement hydroélectrique de la vallée d'Aure et ses conséquences géographiques. *Revue Géogr. Pyrénées S.-Ouest*, **32** : 35-62 + 1 pl.
- JANSSENS (E.). 1957. -- Contribution à l'étude des Coléoptères torrenticoles, 4<sup>e</sup> note. Le versant nord-est des Hautes-Fagnes. *Bull. Ann. Soc. r. ent. Belg.*, **93** : 81-89.
- JANSSENS (E.). 1959. Une campagne hydrobiologique en Grèce (avril-mai 1957). Étude sur les Coléoptères hydrobates. *Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg.*, **35** (21) : 1-32.
- JANSSENS (E.). 1960. -- Nouvelle campagne hydrobiologique en Grèce (mai-juin 1959). Étude sur les Coléoptères hydrobates. II. *Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg.*, **36** (45) : 1-26.
- JANSSENS (E.). 1963. -- Hydraenidae du Vilayet de Trébizonde (nord-est Anatolie). *Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg.*, **39** (7) : 1-30.
- JEANNEL (R.). 1920. -- Description d'un nouvel *Hydraena* de France (Col. Hydroph.). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **48** : 14-16.
- JENSEN (C. F.). 1951. -- Plecoptera (Slørvinger). En faunistik biologisk undersøgelse af Skern å. *Flora Fauna*, 1951 : 17-40.
- JEWETT (S. G.). 1963. -- A Stonefly aquatic in the adult stage. *Science*, N. Y., **139** (3554) : 484-485.
- JONES (J. R. E.). 1940 a. -- A study of the zinc-polluted river Ystwyth in north Cardiganshire, Wales. *Ann. appl. Biol.*, **27** : 368-378.
- JONES (J. R. E.). 1940 b. -- The fauna of the river Melindwr, a lead-polluted tributary of the river Rheidol in north Cardiganshire, Wales. *J. Anim. Ecol.*, **9** : 188-201.
- JONES (J. R. E.). 1941. -- The fauna of the river Dovey, West Wales. *J. Anim. Ecol.*, **10** : 12-24.
- JONES (J. R. E.). 1943. -- The fauna of the river Teifi, West Wales. *J. Anim. Ecol.*, **12** : 115-123.
- JONES (J. R. E.). 1948. -- The fauna of four streams in the "Black Mountain" District of South Wales. *J. Anim. Ecol.*, **17** : 51-65.
- JONES (J. R. E.). 1949 a. -- An ecological study of the river Rheidol, North Cardiganshire, Wales. *J. Anim. Ecol.*, **18** : 67-88.
- JONES (J. R. E.). 1949 b. -- A further ecological study of calcareous streams in the "Black Mountain" District of South Wales. *J. Anim. Ecol.*, **18** : 142-159.
- JONES (J. R. E.). 1951. -- An ecological study of the river Towy. *J. Anim. Ecol.*, **20** : 68-86.
- JONES (J. R. E.). 1958. -- A further study of the zinc-polluted river Ystwyth. *J. Anim. Ecol.*, **27** : 1-14.
- KAMLER (E.). 1964. -- *Badania nad Plecoptera Tatr* (Recherches sur les Plécoptères des Tatras). *Polskie Archiwum Hydrobiol.*, **12** : 145-184.

- KAMLER (E.). 1965. — Thermal conditions in mountain waters and their influence on the distribution of Plecoptera and Ephemeroptera larvae. *Ekol. pol. A*, **13** : 377-414.
- KENDEIGH (S. C.). 1961. — Animal Ecology. 468 p. *Englewood Cliffs, N. J.*
- KIMMINS (D. E.). 1940. — A synopsis of the British Nemouridae. *Trans. Soc. Br. Ent.*, **7** : 65-83.
- KIMMINS (D. E.). 1947. — A note on *Capnia nigra* Pictet (Plecoptera). *Entomologist*, **80** : 261.
- KIS (B.). 1963 a. — Zur Kenntnis der Plecopteren-Fauna Rumäniens. *Fol. ent. hung.*, **16** : 67-82.
- KIS (B.). 1963 b. — Zwei neue Plecopteren-Arten aus Rumänien. *Reichenbachia*, **1** : 299-302.
- KIS (B.). 1964 a. — *Nemoura longicauda* n. sp. und *Leuctra transsylvanica* n. sp., neue Plecopteren aus Rumänien. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **36** (1963) : 330-332.
- KIS (B.). 1964 b. — Beiträge zur Kenntnis der Plecopterenfauna Rumäniens. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **37** : 164-172.
- KIS (B.). 1965. — Contribuții la cunoașterea genului *Nemoura* (Plecoptera) din R. P. R. *Stud. Univ. Babeș-Bolyai, Ser. biol.*, **2** : 63-69.
- KIS (B.) et SZÉKELY (I.). 1965. — Contribuții la cunoașterea genului *Protonemura* (Plecoptera) din R. P. R. *Stud. Univ. Babeș-Bolyai, Ser. Biol.*, **1** : 67-69.
- KIS (B.) et SOWA (R.). 1964. — *Taeniopteryx auberti* n. sp., eine neue Plecopterenart aus den Karpathen. *Bull. Acad. polon. Sc., Cl II, Sér. Sci. Biol.*, **12** : 343-346.
- KLAPAŁEK (FR.). 1912. — Fam. Perlodidae. *Colln Zool. de Selys-Longchamps*, **4** (1) : 1-66. *Bruxelles*.
- KLEFISCH (Th.). 1915. — Beitrag zur Kenntnis der Perliden-Fauna in der Umgebung Bonns. *Inaug. Diss.* : 70 p. *Bonn*.
- KNISH (A.). 1924. — Hydrophilidae. In JUNK (W.), *Coleopterorum Catalogus*, **79** : 306 p.
- KOWNACKA (M.) et KOWNACKI (A.). 1965. — The bottom fauna of the river Białka and of its Tatra tributaries the Rybi Potok and Potok Roztoka. *Kom. Zagosp. Ziem Gorskich, Zesz.* **11** : 129-151.
- KUEHNE (R. A.). 1962. — A classification of streams, illustrated by fish distribution in an eastern Kentucky creek. *Ecology*, **43** : 608-614.
- KÜHTREIBER (J.). 1934. — Die Plecopterenfauna Nordtirols. *Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck*, **43/44** : 1-219.
- KUWERT (A.). 1890 a. — Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. XX. Hydrophilidae, II. Abtheilung : Sphaeridiini und Helophorini. *Verh. naturf. Ver. Brünn*, **28** : 1-172.
- KUWERT (A.). 1890 b. — Bestimmungstabellen der Parniden Europas, der Mittelmeerfauna sowie der angrenzenden Gebiete. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, **40** : 15-54.
- LACROIX (J. L.). 1914. — Quelques Névroptères recueillis dans les départements de l'Ain, la Haute-Savoie, le Rhône, l'Isère, l'Ardè-



- che, le Var et les Hautes-Pyrénées. *Annls Soc. linn. Lyon*, **61** : 5-10.
- LACROIX (J. L.). 1915. - Contribution à l'étude des Névroptères de France (5<sup>e</sup> liste). *Boln. Soc. aragon. Cienc. nat.*, 1915 : 151-164.
- LACROIX (J. L.). 1919. — Quelques Névroptères recueillis dans les départements de l'Ain, le Rhône, l'Isère, l'Ardèche, la Drôme, l'Ariège et les Hautes-Pyrénées. *Annls Soc. linn. Lyon*, **65** : 91-97.
- LADREIRO (J. M.). 1949. — Os Hidrocântaros e os Hidroflídeos portugueses do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra. *Mems Estud. Mus. Zool. Univ. Coimbra*, **189** : 24 p.
- LAMBERT (J. M.) et DALE (M. B.). 1964. - The use of statistics in Phytosociology. *Adv. Ecol. Res.*, **2** : 59-99.
- LAURIE (R. D.) et JONES (J. R. E.). 1938. — The faunistic recovery of a lead-polluted river in north Cardiganshire, Wales. *J. Anim. Ecol.*, **7** : 272-289.
- LAVILLE (H.). 1962. - Les Coléoptères du vallon d'Estaranhe (Hautes-Pyrénées). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **97** : 184-200.
- LECLERC (E.) et COLLAR. 1960. — Dureté de l'eau. Vol. I, Unités, Méthodes de mesure : 128 p. Vol. II, Effets, Dureté des eaux dans le monde, Traitements d'adoucissement, 132 p. *Cebedoc, Liège*.
- LEGROS (C.). 1951. - Quelques captures de Coléoptères aquatiques. *Entomologiste*, **7** : 41.
- LEONARD (J. W.). 1939. — Comments on the adequacy of accepted stream bottom sampling techniques. *Trans. N. Am. Wildl. Conf.*, 1939 : 288-295.
- LE ROI (O.). 1913. — Zur Kenntnis der Plecopteren von Rheinland-Westfalen. *Sber. naturh. Ver. preuss. Rheinl. Westf.* 1912 : 25-51.
- LIEBMANN (H.). 1962. - Handbuch der Frischwasser- und Abwasser-Biologie. T. 1 : 588 p + 22 pl., *München*.
- LISON (L.). 1958. - Statistique appliquée à la biologie expérimentale. La planification de l'expérience et l'analyse des résultats. xx + 348 p. *Paris*.
- MACAN (T. T.). 1957. — The Ephemeroptera of a stony stream. *J. Anim. Ecol.*, **26** : 317-342.
- MACAN (T. T.). 1958. — Methods of sampling the bottom fauna in stony streams. *Mitt. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, **8** : 21 p.
- MACAN (T. T.). 1961. — A review of running water studies. *Verh. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, **14** : 587-602.
- MACAN (T. T.). 1962. — Biotic Factors in Running Water. *Schweiz. Z. Hydrol.* **24** : 386-407.
- MACAN (T. T.). 1963. — Freshwater Ecology. x + 338 p. *London*.
- MACAN (T. T.). 1964. — Emergence traps and the investigation of stream faunas. *Riv. idrobiolog.* **3** : 75-92.
- MACARTHUR (R. H.). 1957. — On the relative abundance of bird species. *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **45** : 293-295.
- MACARTHUR (R. H.). 1960. — On the relative abundance of species. *Am. Nat.*, **94** : 25-36.

- MACKERETH (F. J. H.). 1963. — Some methods of Water Analysis for Limnologists. *Scient. Publ. Freshwat. biol. Ass.*, **21** : 72. p
- MACKERETH (J. C.). 1957. — Notes on the Plecoptera from a stony stream. *J. Anim. Ecol.*, **26** : 343-351.
- MAITLAND (P. S.). 1964. — Quantitative studies on the invertebrate fauna of sandy and stony substrates in the River Endrick, Scotland. *Proc. R. Soc. Edinb. B*, **68** : 277-301.
- MARGALEF (R.). 1957. — La teoria de la informacion en ecologia. *Mems R. Acad. Cienc. Artes Barcelona*, **32** : 373-449.
- MARGALEF (R.). 1958. — Distribución de los crustáceos en las aguas continentales españolas. Grado de asociación entre las especies en relación con factores ecológicos e históricos. *Publ. Inst. Biol. apl., Barcelona*, **27** : 17-31.
- MARLIER (G.). 1951. — La biologie d'un ruisseau de plaine. Le Smohain. *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **114** : 1-98.
- MARQUET (M.). 1898. Catalogue des Coléoptères du Languedoc. 240 p., Toulouse.
- MAYET (V.). 1904. — Contribution à la Faune entomologique des Pyrénées orientales : Coléoptères des Albères. *Miscnea ent.*, **8** à **12** : 132 p.
- MENDL (H.). 1964. — Steinfliegen aus dem Allgäu (Insecta, Plecoptera). Ein Beitrag zur Kenntnis der Plecopterenfauna des deutschen Voralpen- und Alpenraumes. *Naturwiss. Mitt. Kempten Allgäu*, **8** : 34-53.
- MENHINICK (E. F.). 1964. — A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*, **45** : 859-861.
- MIRON (I.). 1960 a. — Plecopterele Carpaților Orientali. 1. Contribuții la cunoașterea plecopterelelor din Bistrița și din afluenții săi în zona lacului de baraj Bicaz. *Anal. științ. Univ. Iasi*, **6** : 295-300.
- MIRON (I.). 1960 b. — Contribuții la studiul nevertebratelelor acvatice din Bistrița și afluenții săi în zona lacului de baraj Bicaz. *Anal. științ. Univ. Iasi*, **6**, suppl. : 719-728.
- MIRON (I.). 1962. — Plecopterele Carpaților Orientali. II. Specii noi sau rare pentru fauna Republicii Populare Române. *Anal. științ. Univ. Iasi*, **8** : 125-128.
- MIRON (I.). 1964. — Beiträge zum Studium der Steinfliegen (Plecoptera) der Ostkarpaten. *Gewäss. Abwäss.*, **34/35** (Verh. 3. Int. Symp. Plecopteren) : 81-92.
- MORGAN (N. C.) et EGGLESHAW (H. J.). 1965. — A Survey of the Bottom Fauna of Streams in the Scottish Highlands. Part I. Composition of the Fauna. *Hydrobiologia*, **25** : 181-211 + 2 tabl.
- MORTIMER (C. H.). 1956. — The oxygen content of air-saturated fresh waters, and aids in calculating percentage saturation. *Mitt. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, **6** : 20 p.
- MORTON (K. J.). 1911. — On *Taeniopteryx putala* with notes on other species of the genus. *Entomologist*, **44** : 81-87.
- MOSELY (M. E.). 1930. — New european Trichoptera and Plecoptera. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **78** : 237-253.

- MOSELY (M. E.). 1932 a. -- A revision on the European species of the genus *Leuctra* (Plecoptera). *Ann. Mag. nat. Hist.*, **10** : 1-41 + 5 pl.
- MOSELY (M. E.). 1932 b. -- Trichoptera, Neuroptera etc. collected in the Pyrenees. *Entomologist*, **65** : 267-282.
- MOSELY (M. E.). 1933. -- The Trichoptera and Plecoptera of the Auvergne region of France. *Entomologist*, **66** : 112-117.
- MOSELY (M. E.). 1935 a. -- New Trichoptera and Plecoptera in France : some Auvergne Plecoptera. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **83** : 551-562.
- MOSELY (M. E.). 1935 b. -- Trichoptera, Plecoptera and Neuroptera etc... in Hautes-Pyrénées and the Haute-Garonne. *Entomologist*, **68** : 192-194 et 205-208.
- MOTTLEY (C. McC), RAYNER (H. J.) et RAINWATER (J. H.). 1939. -- The determination of the food-grade of streams. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **68** : 336-343.
- MOULINS (M.). 1962. -- Contribution à l'étude de la faune de France des Plécoptères (Bourgogne - Basses-Alpes). *Trav. Lab. Zool. Stn aquic. Grimaldi Dijon*, **44** : 28 p.
- MOULINS (M.). 1965. -- Contribution à l'étude des Plécoptères de Bourgogne. *Trav. Lab. Zool. Stn aquic. Grimaldi Dijon*, **67** : 32 p.
- MÜLLER (K.). 1958. -- Beitrag zur Methodik der Untersuchung fließender Gewässer. *Arch. Hydrobiol.*, **54** : 567-570.
- MÜLLER-LIEBENAU (I.). 1961. -- Steinfliegen aus der Eifel (Insecta Plecoptera). *Gewäss. Abwäss.*, **29** : 41-55.
- MÜLLER-LIEBENAU (I.). 1963. -- *Capnionera* Ris, 1905, eine für die deutsche Fauna neue Plecopteren-Gattung (Insecta, Plecoptera). *Arch. Hydrobiol.*, **59** : 253-256.
- MULSANT (E.) et REY (Cl.). 1872. -- Histoire naturelle des Coléoptères de France, Uncifères, 58 p. Paris.
- MUNDIE (J. H.). 1956. -- Emergence traps for aquatic insects. *Mitt. int. Ver. theor. angew. Limnol.*, **7** : 13 p.
- NEERACHER (F.). 1910. -- Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel. *Revue suisse Zool.*, **18** : 497-590.
- NICOLAU-GUILLAUMET (P.). 1959. -- Recherches faunistiques et écologiques sur la rivière « La Massane ». *Vie Milieu*, **10** : 217-266.
- NIETZKE (G.). 1937. -- Die Kossau. Hydrobiologisch-faunistische Untersuchungen an schleswig-holsteinischen Fließgewässern. *Arch. Hydrobiol.*, **32** : 1-74.
- NOVÁKOVÁ (E.). 1958. -- Příspěvek k poznání pošvatek v Čechách (Plecoptera). *Čas. čsl. Spol. ent.*, **55** : 174-176.
- OBR (S.). 1963. -- Hydrobiologický výzkum zviřeny povodí Oravy s ohledem na čistotu vody a vliv nové údolní nádrže na zviřenu dna řeky (Die hydrobiologische Untersuchung des Orava-Flußgebietes in Bezug auf die Wassergüte und die Auswirkung des neuen Stausees auf die Bodenfauna). *Fol. Fac. Sc. nat. Univ. Purkynianae*, **4** (1) : 1-146.
- ODUM (E. P.). 1959. -- Fundamentals of ecology. 2<sup>e</sup> édit. xviii + 546 p. Philadelphie.
- ODUM (E. P.). 1963. -- Ecology. viii + 152 p. New-York.

- ORCHYMONT (A. D'). 1919. -- Les premiers états d'*Hydraena* (Col. Palp.). *Annls Soc. r. ent. Belg.*, **59** : 84-85.
- ORCHYMONT (A. D'). 1929. — Über *Hydraena* (s. str.) *angulosa* Mulsant. *Ent. Bl.*, **25** : 140-143.
- ORCHYMONT (A. D'). 1930 a. — Notes sur quelques *Hydraena* paléarctiques. *Bull. Annls Soc. r. ent. Belg.*, **69** : 367-386 + 1 pl.
- ORCHYMONT (A. D'). 1930 b. -- A propos de la Tyrrhénide, les *Hydraena*. *Mém. Soc. r. ent. Belg.*, **23** : 33-47.
- ORCHYMONT (A. D'). 1930 c. -- Nouvelles notes sur quelques *Hydraena* paléarctiques. *Bull. Annls Soc. r. ent. Belg.*, **70** : 218-228.
- ORCHYMONT (A. D'). 1931. -- Notes sur quelques *Hydraena* circum-méditerranéennes. *Bull. Annls Soc. r. ent. Belg.*, **71** : 63-74.
- ORCHYMONT (A. D'). 1934. -- Au sujet de quelques *Hydraena* italiennes. *Bull. Soc. ent. ital.*, **65** : 158-170.
- ORCHYMONT (A. D'). 1935 a. Contribution à l'étude des *Hydraena* du Sud de la France. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **10** (1934), (46) : 1-29.
- ORCHYMONT (A. D'). 1935 b. -- Quelques synonymies nouvelles d'*Hydraena* et d'*Helophorus* (Coleopt. Palpicornia). *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **11** (5) : 1-10.
- ORCHYMONT (A. D'). 1936 a. -- Au sujet de la phylogénie du genre *Hydraena* (Col. Palpicornia, Fam. Hydraenidae). *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 2<sup>e</sup> sér., **3** : 61-67.
- ORCHYMONT (A. D'). 1936 b. -- Les *Hydraena* de la Péninsule Ibérique (en annexe, synonymie de deux formes méditerranéennes). *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 2<sup>e</sup> sér., **6** : 1-48.
- ORCHYMONT (A. D'). 1938. — *Hydraena dentipes* Germar en Belgique et en France. Sa distribution géographique en rapport avec la nature minéralogique du sol et avec les phénomènes glaciaires quaternaires. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **14** (2) : 1-31.
- ORCHYMONT (A. D'). 1940 a. -- Notes systématiques et biogéographiques au sujet de quelques *Hydraena* paléarctiques (Col. Palpicornia). *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **15** (17) : 1-12.
- ORCHYMONT (A. D'). 1940 b. — Notes biogéographiques complémentaires sur quelques Palpicornia holartiques (Coleoptera). *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **16** (43) : 1-8.
- ORCHYMONT (A. D'). 1944. -- Le Phylum *Hydraena* (s. str.) *pulchella-pygmaea* (Coleoptera Palpicornia Hydraenidae). *Bull. Mus. r. Hist. nat. Bel.*, **20** (20) : 1-8.
- PERCIVAL (E.) et WHITEHEAD (H.). 1929. — A quantitative study of the fauna of some types of stream-bed. *J. Ecol.*, **17** : 282-314.
- PERCIVAL (E.) et WHITEHEAD (H.). 1930. — Biological survey of the River Wharfe. 2. Report on the invertebrate fauna. *J. Ecol.*, **18** : 286-302.
- POMEISL (E.). 1961. -- Ordnung : Plecoptera. In FRANZ (H.), die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt, eine Gebietsmonographie. **2** : 56-73.
- POORE (M. E. D.). 1955. — The use of phytosociological methods in ecological investigations. II. Practical issues involved in an

- attempt to apply the Braum-Blanquet system. *J. Ecol.*, **43** : 245-269.
- POORE (M. E. D.). 1962. — The method of successive approximation in descriptive ecology. *Ecol. Res.*, **1** : 35-68.
- POORE (M. E. D.). 1964. — Integration in the plant community. *J. Ecol.* **52** (Suppl.) : 213-226.
- PORTA (A.). 1929. — Fauna Coleopterorum italica. Vol. III. Diversicornia. 466 p. Piacenza.
- PRESTON (H. W.) 1948. — The commonness and rarity of species. *Ecology*, **29** : 254-283.
- PRESTON (F. W.). 1958. — Analysis of the Audubon Christmas counts in terms of the log-normal curve. *Ecology*, **39** : 620-624.
- PRESTON (F. W.). 1962. — The canonical distribution of commonness and rarity, Parts 1 and 2. *Ecology*, **43** : 185-215 et 410-432.
- PRETNER (E.). 1930. — Contributo alla conoscenza delle Hydraenae italiane. *Boll. Soc. ent. ital.*, **62** : 178-182.
- PRETNER (E.). 1931 a. — Uber die angebliche Variabilität der *Hydraena gracilis* Germar. *Coleopt. Zbl.*, **5** : 81-106.
- PRETNER (E.). 1931 b. — Beitrag zur Kenntnis der paläarktischen Hydraenen. *Coleopt. Zbl.*, **5** : 107-115.
- RAUŠER (J.). 1956 a. — Zur Kenntnis der tschechoslowakischen *Protone-mura*-Larven (= K poznání československých larev rodu *Protone-mura*). *Pr. brn. Zákł. Čsl. Akad. Věd.*, **28** : 449-498.
- RAUŠER (J.). 1956 b. — K poznání rodu *Leuctra* Stephens ve Slezsku. *Spisy přir. Fak. Univ. Brne*, **372** : 1-54.
- RAUŠER (J.). 1957. — K poznání dunajských pošvatek [Plecoptera] (= Zur Kenntnis der Steinfliegenfauna [Plecoptera] der Donau) *Zool. Listy*, **6** (20) : 257-282.
- RAUŠER (J.). 1962 a. — Zur Verbreitungsgeschichte einer Insekten-dauergruppe (Plecoptera) in Europa. *Pr. brn. Zákł. Čsl. Akad. Věd.*, **34** : 281-238 + 1 pl.
- RAUŠER (J.). 1962 b. — Plecoptera bulgarica-I. *Sb. faun. Práci ent. Odd. nár. Mus. Praze*, **8** : 67-82.
- RAUŠER (J.). 1963 a. — Contribution à la connaissance des larves du du genre *Amphinemura* de la Tchécoslovaquie (Plecoptera). *Čas. Čsl. Spol. ent.*, **60** : 32-64.
- RAUŠER (J.). 1963 b. — Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 des Deutschen Entomologischen Institutes. 11. Beitrag : Plecoptera. *Beitr. Ent.*, **13** : 797-813.
- RAUŠER (J.). 1964. — Verbreitungsgeschichte der tschechoslowakischen Plecopterenassoziationen. *Gewäss. Abwäss.*, **34/35** (Verh. 3. Int. Symp. Plecopteren) : 115-129.
- RAUŠER (J.). 1965 a. — Plécoptères nouveaux pour la Tchécoslovaquie. *Mit. schweiz. ent. Ges.*, **37** (1964) : 157-163.
- RAUŠER (J.). 1965 b. — Plecoptera bulgarica-II. *Sb. faun. Práci ent. Odd. nár. Mus. Praze*, **10** : 125-138.
- RAUŠER (J.). 1966. — *Bulgaroperla mirabilis* gen. n., sp. n. : eine neue Steinfliegengattung von der Balkanhalbinsel (Plecoptera). *Beitr. Ent.*, **16** : 151-159.

- REITTER (E.). 1911. -- Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. III. 166-174. *Stuttgart*.
- REY (C.). 1885. -- Description de Coléoptères nouveaux ou peu connus de la tribu des Palpicornes. *Annls Soc. linn. Lyon*, **31** (1884) : 13-32.
- REY (C.). 1886. -- Histoire naturelle des Coléoptères de France -- suite --. *Annls Soc. linn. Lyon*, **32** (1885) : 1-186.
- REY (C.). 1889. -- Remarques en passant. *Echange*, **57** : 66-67.
- RICKER (W. E.). 1964. -- Distribution of Canadian Stoneflies. *Gewäss. Abwäss.*, **34/35** (*Verh. 3. Int. Symp. Plecopteren*) : 50-71.
- RIS (F.). 1902. -- Die schweizerischen Arten der Perlidengattung *Nemura*. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **10** : 378-406 et 432.
- ROSS (H. H.). 1963. -- Stream communities and terrestrial biomes. *Arch. Hydrobiol.*, **59** : 235-242.
- RÜSCHKAMP (F.). 1926. -- Zur vertikalen und horizontalen Verteilung der aquatischen Coleopteren des rheinisch-westfälischen Schiefergebirges. Versuch einer tiergeographischen Analyse. *Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl.*, **82** (1925) : 111-148.
- RUTTNER (F.). 1952. -- Grundriss der Limnologie. 232 p. *Berlin*.
- RUTTNER (F.). 1953. -- Fundamentals of Limnology (trad. D. G. FREY et F. E. J. FRY). XII + 242 p. *Univ. Toronto Press*.
- SAARINEN (A.). 1938. -- Beobachtungen über die Lebensweise einiger bachbewohnenden Käfer. *Suom. hyönt. Aikak.*, **4** : 38-43.
- SAINTE-CLAIRE DEVILLE (J.). 1902-1903. -- Remarques sur les « Hydrophilidae » de la Faune française. *Echange*, **215** : 75-78; **216** : 83-85; **218** : 103-105; **219** : 111-112.
- SAINTE-CLAIRE DEVILLE (J.). 1906. -- Contribution à la Faune française (Coléoptères). II. *Abeille, Paris*, **30** : 237-248.
- SAINTE-CLAIRE DEVILLE (J.). 1919. -- Description d'un *Limnius* nouveau de France (Col. Helminthidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1919 (15) : 263-264.
- SAINTE-CLAIRE DEVILLE (J.). 1935. -- Catalogue raisonné des Coléoptères de France. Fasc. 1 et 2. *Abeille, Paris*, **36** : 1-264.
- SEABRA (A. F. DE). 1942. -- Aditamento ao Catalogo dos Coleopteros de Portugal do Dr Manuel Paulino de Oliveira. *Mems Estud. Mus. zool. Univ. Coimbra*, **136** : 33 p.
- SEABRA (A. F. DE). 1943. -- Contribuições para o inventario da fauna lusitânica. Insecta. Coleoptera. *Mems Estud. Mus. zool. Univ. Coimbra*, **142** : 152 p.
- SHELFORD (V. E.). 1911. -- Ecological Succession. I. Stream Fishes and the Method of Physiographic Analysis. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, **21** : 9-35.
- SOWA (R.). 1961. -- Nowe i rzadkie w faunie Polski gatunki widelnic (Plecoptera). *Acta hydrobiol.*, **3** : 295-302.
- SOWA (R.). 1962. -- Materiały do poznania Ephemeroptera i Plecoptera w Polsce. *Acta hydrobiol.*, **4** : 205-224.
- SOWA (R.). 1964. -- Drei interessante Arten der *Nemoura*-Gattung (Plecoptera) in Polen. *Bull. Acad. polon. Sc. Cl. II, Sér. Sci. biol.*, **12** : 347-349.
- SOWA (R.). 1965. -- Ecological characteristics of the bottom fauna of the Wielka Puszczka stream. *Acta hydrobiol.*, **7**, suppl. 1 : 61-92.

- SPRULES (W. M.). 1947. — An ecological investigation of stream insects in Algonquin Park, Ontario. *Univ. Toronto Studies, biol. Ser.*, **56**, *Publs Ontario Fisch. Res. Lab.*, **69** : 82 p.
- STEFFAN (A. W.). 1958. — Die deutschen Arten der Gattungen *Elmis*, *Esolus*, *Oulimnius*, *Riolus*, *Aptyktophallus*. *Beitr. Ent.*, **8** : 122-178.
- STEFFAN (A. W.). 1961. — Vergleichend-mikromorphologische Genital-Untersuchungen zur Klärung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der mitteleuropäischen Dryopoidea (Coleoptera). *Zool. Jb. Syst.*, **88** : 255-354.
- STEFFAN (A. W.). 1965. — Korrelationen zwischen Phänotypus und Biotopcharakter bei Fließgewässer bewohnenden Insekten. *XVI Limnol. conv. Polonia, Sess. Warszawa, Abstr.*, 181-182.
- STEINMANN (P.). 1907. — Die Tierwelt der Gebirgsbäche. Eine faunistisch-biologische Studie. *Annls Biol. lacustre*, **2** : 30-163.
- STRAŠKRABA (M.). 1966. — On the distribution of the macrofauna and fish in two streams, Lucina and Morávka. *Arch. Hydrobiol.*, **61** : 515-536.
- STROUHAL (H.). 1934. — Biologische Untersuchungen an den Thermen von Warmbad Villach in Kärnten. *Arch. Hydrobiol.*, **26** : 323-385 et 495-583.
- TAILLEFER (F.). 1951. — Le Piémont des Pyrénées françaises. Contribution à l'étude des reliefs de piémont (*Thèses Lettres, Toulouse*). 383 p. *Toulouse*.
- THIENEMANN (A.). 1907. — Die Tierwelt der kalten Bäche und Quellen auf Rügen (nebst einem Beitrag zur Bachfauna von Bornholm). *Mitt. naturw. Ver. Neu-Vorpomm.*, **38** : 1-31.
- THIENEMANN (A.). 1912. — Der Bergbach des Sauerlandes. Faunistisch-biologische Untersuchungen. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. Suppl.* **4** : 1-125.
- THIENEMANN (A.). 1913. — Der Bergbach des Sauerlandes. Kurze Zusammenfassung des Ergebnisse faunistisch-biologischer Untersuchungen. *Arch. Hydrobiol.*, **8** : 432-445.
- THOMAS (J. D.). 1962. — The food and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) and its feeding relationships with the salmon parr (*Salmo salar* L.) and the eel (*Anguilla anguilla* (L.)) in the River Teifi, West-Wales. *J. Anim. Ecol.*, **31** : 175-205.
- THORUP (J.). 1963. — Growth and Life-cycle of Invertebrates from Danish Springs. *Hydrobiologia*, **22** : 55-84.
- TOMASZEWSKY (W.). 1928. — Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt schlesischer Bergbäche. *Abh. naturforsch. Ges. Görlitz*, **31** : 1-86.
- TRUESDALE (G. A.), DOWNING (A. L.) et LOWDEN (G. F.). 1955. — The solubility of oxygen in pure water and sea-water. *J. appl. Chem. Lond.*, **5** : 53-62.
- VAILLANT (F.). 1956. — Recherches sur la faune macroléon de France, de Corse et d'Afrique du Nord. *Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris, Sér. A*, **11** : 1-258.
- VANDEL (A.). 1921. — Notes biologiques sur les Planaires des environs de Montpellier. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **55** : 239-259.
- VIERS (G.). 1962. — Les Pyrénées. (*Que sais-je?*, n° 995), 128 p. *Paris*.
- VILLATTE (J.). 1962. — Étude stratigraphique et paléontologique du Montien des Petites Pyrénées et du Plantaurel. (*Thèses Sc., Toulouse*). 331 p. + 22 pl. + 1 carte. *Toulouse*.

- WATT (A. S.). 1964. — The community and the individual. *J. Ecol.*, **52** (Suppl.) : 203-211.
- WELCH (P. S.). 1948. — Limnological Methods, xviii + 382 p. *New York*.
- WHITEHEAD (H.). 1935. — An ecological study of the invertebrate fauna of a chalk stream near Great Driffield. *J. Anim. Ecol.*, **4** : 58-78.
- WHITTAKER (R. H.) et WARREN FAIRBANKS (C.). 1958. — A study of plankton Copepod communities in the Columbia basin, South-eastern Washington. *Ecology*, **39** : 46-65.
- WILLIAMS (C. B.). 1947. — The generic relations of species in small ecological communities. *J. Anim. Ecol.*, **16** : 11-18.
- WILLIAMS (C. B.). 1953. — The relative abundance of different species in a wild animal population. *J. Anim. Ecol.*, **22** : 14-31.
- WILLIAMS (C. B.). 1964. — Patterns in the balance of nature, and related problems in quantitative ecology, viii + 324 p. *London, New York*.
- WINKLER (O.). 1956. — Výzkum bentické zvěřeny potoku v okolí Horské kvildy [Šumava] (= On the benthic macrofauna of several brooks in the environments of Horská Kvilda [Šumava mountains]). *Zool. Listy*, **5** : 367-386.
- WINKLER (O.). 1957. — Plecoptera slovenska (Faunisticko-systematická štúdia). *Biol. Práce*, **3** : 1-96.
- WINKLER (O.). 1963. — Beitrag zur Kenntnis der Bodenfauna der oberen Moldau vor der Errichtung der Talsperre in Lipno. *Act. Univ. Carol. Biol.* 1963 : 85-101 + 1 tabl.
- WINKLER (O.). 1964. — Ueber die praktische Bedeutung der Plecopteren. *Gewäss. Abwäss.*, **34/35** (Verh. 3. Int. Symp. Plecopteren) : 131-138.
- WOJTAS (F.). 1962. — Widelnice (Plecoptera) rzeki Grabi. *Łódzkie Tow. Nauk., Wydz. III*, **77** : 28 p.
- WOJTAS (F.). 1964 a. — Die Plecopterenfauna Polens mit Berücksichtigung des Tatragebietes. *Gewäss. Abwäss.*, **34/35** (Verh. 3. Int. Symp. Plecopteren) : 93-100.
- WOJTAS (F.). 1964 b. — Widelnice (Plecoptera) Tatr i Podhala. 30 p. + 6 tabl. + 17 fig. *Łódź*.
- ZELINKA (M.). 1960. — Příspěvek ke zpřesnění biologické klasifikace čistých vod (a contribution to a more precise classification of clean waters). *Sb. vys. Šk. chem.-technol. Praze*, **4** : 419-427.
- ZELINKA (M.) et MARVAN (P.). 1961. — Zur Präzisierung der biologischen Klassifikation der Reinheit fließender Gewässer. *Arch. Hydrobiol.*, **57** : 389-407.
- ZHILTZOVA (L. A.). 1964. — Die Plecopteren des europäischen Teils der Sowjetunion und des Kaukasus. *Gewäss. Abwäss.*, **34/35** (Verh. 3. Int. Symp. Plecopteren) : 101-114.
- ZIMMERMANN (L.). 1908. — Beiträge zur Kenntnis der mitteleuropäischen Dryopiden. *Münch. Koleopt. Z.*, **3** (1906-1908) : 341-345.

(Laboratoire de Zoologie,  
Faculté des Sciences,

118, route de Narbonne, 31 - Toulouse.)



	Est. 2200 1900	Gl. 1700 1400	Esp. 1480 1250	Fig. 1400	Art. 1400 1000	Bal. 1000	Ort 860	Mou. 1200 800	Lez 1080 1000	Is. 810	Rib. 800	Mel. 800 600	Maud. 1100 800	Fig. 1000	Ort 660	Gar. 500	Lez 430	Ar. 300	Velp 460 430	R. F. 340	Velp 280 240	Gar. 150 140
		(1)					(2)						(3)									(4)
<i>L. alticola</i>	x	0																				
<i>Pr. tuberculata</i>	xx	0																				
<i>Cn. brachyptera</i>	x	0	x																			
<i>N. moselyi</i>	x																					
<i>Ch. breviata</i>	xx	0	xx	0			x	0				0										
<i>Ar. compacta</i>	xx	0		0		xx	x	0	0													
<i>I. viridinervis</i>	xx	0	xx	0	0	xx	x	0	0					0								
<i>I. moseligi</i>	x	0	xx	0	0		x	0														
<i>P. vandeti</i>	xx	0	xx				x	0	0	0												
<i>Pd. intricata</i>	x	0	x	0	0	x	x	0	0		0											
<i>Pe. maxima</i>	x	0	xx	0	0	x	xx	0	0		0				0							
<i>Pa. benlocchi</i>	xx	0	xx			xx	x	0	0	0												
<i>Nl. picteti</i>	x			0	0	xx	xx	0				0										
<i>L. rauscheri</i>	xx	0		0				0														
<i>L. inermis</i>	x	0	xx	0		x	x	0								0	x					
<i>I. acicularis</i>	x		xx			xx	xx	0	0	0	0	0			0		x					
<i>L. lamellosa</i>	x	0		0		x	x	0				0	0	0	0			0	x		xx	
<i>P. r. spinulosa</i>	x		x	0		xx	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x		x	xx		
<i>P. pyrenaica</i>	x		xx	0	0	xx	xx	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x		x	xx		
<i>Ch. torrentium</i>	x	0	x	0	0	x	xx	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x		x		x	
<i>A. sulcicollis</i>	x		x	0		x	x	0	0	0	0											
<i>N. cinerea</i>	x			0	0		xx												xx		x	0
<i>L. kempnyi</i>		0	xx	0	0	xx		0	0			0										
<i>B. seticornis</i>	0	xx		0		xx	xx					0			0	0	xx					
<i>D. cephalotes</i>	0	x		0		xx	xx	0	0	0	0	0	0	0	0	0	xx					
<i>N. erratica</i>	0	xx		0		xx	x	0	0	0	0	0								xx		
<i>P. praecox</i>			xx			xx	xx		0	0	0	0										
<i>L. aurita</i>			xx	0		xx	xx	0	0	0	0	0										
<i>L. alosi</i>			xx	0	0	xx	xx	0	0	0	0	0	0	0	0	0			x			
<i>P. beatensis</i>			xx			xx	xx	0	0	0	0	0	0	0	0	0	xx		x	xx		
<i>P. intricata</i>			xx	0	0	xx	xx	0	0	0	0	0	0	0	0	0	xx	0	xx	x	xx	0
<i>I. grammatica</i>			x	0		x		0				0	0	0	0	0	xx	0	xx	x	xx	0
<i>L. despuxi</i>				0								0										
<i>L. prima</i>				0		xx		0	0			0										
<i>N. sp. cf. mortoni</i>						x	x															
<i>N. linguata</i>				0	0	xx	x	0	0	0	0	0										
<i>L. pseudocylindrica</i>				0	0			0				0	0	0	0							
<i>Pe. marginata</i>						x	xx	0	0	0	0	0	0	0	0	xx	0		x	x	x	
<i>L. major</i>							x				0	0	0	0	0	0	0					
<i>L. lepigaster</i>							xx				0	0	0	0	0		x					
<i>L. castillana</i>											0	0	0	0	0							
<i>N. fulviceps</i>								0	0	0		0			0	0	xx					
<i>L. hippopus</i>								0	0	0					0	0	xx		xx	x	xx	
<i>P. meyeri</i>												0			0	0	xx		x			
<i>Ch. tripunctata</i>													0				x					
<i>L. mortoni</i>														0								
<i>B. risi</i>														0	0	0	xx	0	xx	x	xx	0
<i>Pd. microcephala</i>														0	0	0	xx	0				0
<i>A. triangularis</i>															0		xx					0
<i>Dc. imhoffi</i>																	xx					0
<i>P. bipunctata</i>															0							0
<i>L. fusca</i>															0		xx	0	xx	x	xx	0
<i>T. schoenemundi</i>															0		x		x		x	0
<i>L. geniculata</i>																	xx	0	xx		xx	0
<i>C. bifrons</i>																	x		x	xx	x	
<i>L. albida</i>																		0	x	x		
<i>N. avicularis</i>																		0	xx	xx		
<i>N. flexuosa</i>																		0	xx	x	xx	0
<i>C. mitis</i>																		0	x	x	x	0
<i>P. burmeisteriana</i>																		0				0
<i>A. standfussi</i>																			xx	x		
<i>L. digitata</i>																			x	x	x	0
<i>B. braueri</i>																					x	0

TABLEAU 5.6. — Composition faunistique des groupements de références et de quelques autres relevés. xx : espèces abondantes des groupements de références; x : autres espèces des groupements de références; 0 : espèces des autres relevés.

A. : Amphinemura. Ar. : Arcynopteryx. B. : Brachyptera. C. : Capnia. Ch. : Chloroperla. Cn. : Capnioneura. D. : Dinocras. Dc. : Dictyogenus. I. : Isoperla. L. : Leuctra. N. : Nemoura. Nl. : Nemurella. P. : Protonemura. Pa. : Pachyleuctra. Pe. : Perla. Pd. : Periodes. T. : Taeniopteryx.

Est. : Estaragne. Gl. : ruisseau de la Glère. Esp. : Espiaube. Fig. : Pique. Art. : ruisseau d'Artigues d'Arios. Bal. : Balamet. Mou. : ruisseau de Mourtis. Is. : Isard. Rib. : Ribérot. Mel. : ruisseau de Méliande. Maud. : Maudan. Gar. : Garonne. Ar. : Arize. R.F. : Ruisseau de la Forêt.

(1) : + *C. vidua*. (2) : + *P. angelieri*. (3) : + *C. nigra*. (4) : + *Pd. dispar*, *Isogenus nubecula*, *Dc. ventralis*, *I. obscura*, *Marthamea vitripennis*, *Ch. apicalis*.