

**Reprise d'une étude-modèle
sur les macroinvertébrés lotiques :
la Lapwai Creek (Idaho, USA).
1^e partie : hétérogénéité contradictoire des résultats
obtenus par différentes méthodes d'analyse classiques**

par Gérard MASSELOT*¹, André NEL* & Alain THOMAS**

* Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 45 rue Buffon,
F - 75005 Paris, France

** 5 rue du Vallon, F - 31320 Vieille-Toulouse, France

¹ Chapitre d'une thèse de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle

Mots-clés : méthode des clusters, liens, distances, indices de diversité, équitabilité, classement des stations, espèces « rares », résultats contradictoires, river continuum.

Le présent travail est axé sur la mise en évidence de l'hétérogénéité -voire de la contradiction- de résultats écologiques obtenus par différentes méthodes d'analyse classiques. Par souci d'objectivité, nous avons utilisé une matrice de données indépendante, fréquemment citée, celle de la Lapwai Creek (DELONG & BRUSVEN 1998) : 8 stations et 115 taxons dont seulement 44 « communs » (d'abondance > 0,5 % du total à une station) ont été retenus par ces auteurs pour leur interprétation.

L'importance des espèces « rares » est discutée sur une base bibliographique. La méthode des clusters utilisée par Delong & Brusven (liens moyens ; distance de Pearson) a été développée sur la base comparative de 12 couples méthodologiques (liens simples, liens moyens et agglomération de Ward, respectivement avec les distances : euclidienne, de Manhattan, de Chebychev et de Pearson) pour 44 taxons. Les 12 dendrogrammes obtenus montrent une très grande instabilité des résultats puisqu'un seul regroupement leur est commun : celui des stations 7 et 8. Cela soulève clairement le problème du choix entre ces méthodes. Par contre, le passage de 44 taxons à la matrice totale de 115 n'affecte guère la topographie des dendrogrammes.

L'application de 6 indices de diversité (Simpson, Hill, Shannon-Weaver, Margalef, Odum et Menhnick) à la matrice totale conduit à 5 classements différents des stations. D'autre part, la réduction drastique de la matrice à seulement 16 taxons (d'abondance > 5 % du total à une station) : a) n'affecte pas les valeurs obtenues par l'indice de McIntosh ; b) accroît considérablement l'équitabilité (selon Shannon-Weaver) et bouleverse son classement des stations.

Le seul élément favorable au concept du River Continuum est apporté par les deux courbes correspondant, l'une aux nombres d'espèces de la station 1 encore présentes à chaque station vers l'aval, et l'autre, à l'inverse, aux nombres d'espèces de la station 8 retrouvées à chaque station en progressant vers l'amont. Les pentes inverses des deux droites de tendance mettent en évidence deux trends opposés de la biodiversité systématique qui traduisent un remplacement d'espèces amont-aval sur la Lapwai Creek.

Revival of a pilot study on lotic macroinvertebrates: the Lapwai Creek (Idaho, USA). 1st part: contradictory heterogeneity of the results obtained after some classical analytical methods

Keywords: cluster analysis, linkage, distance, diversity indices, evenness, sites classing, “rare” species, contradictory results, river continuum.

The aim of the present work was to point out the heterogeneity -if not contradiction- of ecological results obtained after different classical analysis methods. With objectivity of purpose, an independent and often quoted data matrix was used, that of the Lapwai Creek (DELONG & BRUSVEN 1998): 8 stations and 115 taxa, of which only 44, considered as “common” (e.g. comprising > 0,5 % of the total number of individuals at one site), were taken into account by the authors.

Importance of « rare » species was discussed on a bibliographical basis. The cluster analysis method used by Delong & Brusven (average linkage; Pearson distance) was expanded on the comparative basis of 12 methodological couples (single linkage, average linkage, and Ward linkage, respectively with the following distances: Euclidean, Manhattan, Chebychev, and Pearson) applied to 44 taxa. The 12 corresponding dendrograms showed a great instability of results, as far as they exhibited only one regrouping in common: that of stations 7 and 8. However, increasing the taxa matrix from 44 to 115 induced little change to the topography of dendrograms.

Application of 6 diversity indices (Simpson, Hill, Shannon-Weaver, Margalef, Odum and Menhinick) to the total matrix led to 5 different sites classing. Moreover, drastic reduction of the matrix to 16 taxa only (> 5 % of the total number of individuals at one site): a) did not affect McIntosh index values; b) greatly increased evenness (Shannon-Weaver) and upset its site classing.

The River Continuum concept was supported only by two curves in opposition respectively corresponding to: a) the number of species of station 1 still present at each site downstream; b) the number of species of station 8 still present at each site upstream. Inverted slopes of the two lines showed two opposite trends of systematic diversity, strongly in favour of a species replacement within the altitudinal gradient.

1. Introduction : la Lapwai Creek

Une longue pratique des milieux lotiques nous a montré à maintes reprises que l’interprétation des résultats obtenus lors d’une étude donnée pouvait varier considérablement selon les méthodes d’analyse utilisées. Le présent travail a été mené dans le but de mettre en évidence la grande hétérogénéité des résultats issus de diverses méthodes classiques.

Dans un souci d’impartialité, nous avons préféré nous baser sur une matrice de données que nous n’avons pas élaborée nous-mêmes. Nous avons donc utilisé une matrice connue, souvent citée en bibliographie : celle de DELONG & BRUSVEN (1998) sur la Lapwai Creek (Idaho, USA).

Située dans la partie Nord-Ouest de l’Idaho, la Lapwai Creek prend sa source à 5 km au Sud de la ville de Winchester (46°12’ N ; 116°37’ W) à 1300 m d’altitude ; elle conflue à 230 m avec la Clearwater River dont elle est un affluent, après un parcours de 48 km, pour une pente moyenne de 2,2 %.

Un lac artificiel de 35 ha (le Lac Winchester) a été aménagé à environ 1 km de la source. Il est alimenté à la fois par les eaux de la Lapwai Creek et par celles de petits tributaires ayant traversé une zone agricole.

L'ensemble du bassin versant (665 km²) subit un climat semi-aride (pluviométrie moyenne : 45 cm/an, essentiellement sous forme de neige et de pluies printanières), avec de ce fait des étiages importants.

Huit stations ont été échantillonnées sur trois zones géomorphologiques distinctes : 1 et 2 en prairie montagnarde, 3 dans un canyon en V, 4 à 8 dans une grande plaine plate. Le Tableau 1 en donne les caractéristiques physiques essentielles. Globalement, 45 % de la surface disponible sur le bassin versant sont utilisés pour l'agriculture. Dans la plaine, la végétation rivulaire est le plus souvent réduite à une bande de 5 à 15 m de chaque côté de la rivière. Mentionnons la présence d'affluents, proportionnellement importants, se jetant dans la Lapwai Creek entre les stations 3 et 4, entre 5 et 6, entre 6 et 7, enfin entre 7 et 8.

STATION	Altitude (m)	Surface Bassin versant (km ²)	Numéro d'ordre	Largeur (m)	Débit moyen (m ³ /s)
1	1230	14,7	3	1,2	0,023
2	1180	32,2	3	2,5	0,078
3	940	50,5	3	2,2	0,101
4	540	124,1	4	5,7	0,375
5	406	156,4	4	4,6	0,385
6	372	347,2	5	10,4	1,025
7	301	605,4	5	6,9	1,333
8	265	664,5	5	7,2	1,572
STATION	ENVIRONNEMENT				
	[Végétation rivulaire (% respectifs) : herbacée; herbacée-arbustes; arbustes; arbres]				
1	Zones agricoles et forêts de Conifères. Végétation rivulaire : 63; 37; 0; 0. Milieu ouvert.				
2	En aval immédiat du Lac Winchester (eutrophe) et en amont d'un canyon en V long de 15 km. 84; 6; 0; 10 (saules épars). Milieu ouvert.				
3	5 km en aval du lac; canyon profond. 56; 29; 15 (conifères); 0. Milieu ouvert.				
4	2 km en aval du canyon. 9; 28; 36; 27 (aulnes, grands peupliers). Milieu fermé : recouvrement du lit à 60 %.				
5	Plaine agricole. 20; 25; 10; 45 (aulnes, grands peupliers). Milieu semi-ouvert : recouvrement du lit à 50 %.				
6	Plaine d'élevage. 12; 13; 15 (aulnes buissonnants); 60 (peupliers, aulnes). Milieu ouvert (largeur de la rivière).				
7	Plaine d'élevage. 59; 30 (buissons d'aulnes); 0; 11 (peupliers). Recouvrement du lit à 70 %.				
8	Canalisation pour le contrôle des crues. 30; 30; 34 (buissons d'aulnes); 6 (peupliers).				

Tableau 1. Principaux paramètres physiques et végétation rivulaire de la Lapwai Creek aux 8 stations étudiées (DELONG & BRUSVEN 1998).

Table 1. Main physical parameters and riparian vegetation of the Lapwai Creek at study sites (DELONG & BRUSVEN 1998).

Le Tableau 2 précise les valeurs (relevées à l'étiage) de quelques paramètres chimiques majeurs (les stations 3 et 7 n'ayant pas fait l'objet d'analyses). Il révèle une pollution organique sensible à la station 2, rendue encore plus « atypique » par sa localisation à l'aval immédiat du Lac Winchester : sa faune est donc directement sous l'influence thermique et chimique de ce dernier.

(mg/L)	St. 1	St. 2	St. 4	St. 5	St. 6	St. 8
NH ₃ ⁻	0.19	1.05	0.03	0.03	0.03	0.03
N Kjeldahl	2.5	3.3	0.8	1.3	1.0	2.0
PO ₄ ³⁻	0.05	0.50	0.10	0.10	0.08	0.09
P total	0.3	1.3	0.3	0.3	0.3	0.3

Tableau 2. Valeurs maximales de quelques paramètres chimiques majeurs (étiage).
N. b. : stations 3 et 7 non étudiées. Données : Delong & Brusven.

Table 2. Maximum values of some major chemical parameters (low discharge).
N.b.: stations 3 and 7 were not studied. Data: Delong & Brusven.

2. Les macroinvertébrés benthiques de la Lapwai Creek

Le Tableau 3 (placé en annexe, pages 136 à 139), regroupe la totalité des échantillonnages de macroinvertébrés : plus de 600.000 individus, correspondant à 115 taxons, le plus souvent de niveau spécifique (sauf Oligochaeta et Chironomidae), ce qui est tout de même remarquable.

Nous avons tenu compte des changements de nomenclature et des mises en synonymie intervenues depuis la matrice originale de DELONG & BRUSVEN (1998). Ainsi : *Dipheter hageni* (Eaton) = *Baetis hageni* Eaton ; *Plauditus punctiventris* (McDunnough) = *Pseudocloeon edmundsi* Jensen ; *Skwala americana* (Klapálek) = *Skwala parallela* (Frison).

FAMILLE	Effectif total	Nombre d'espèces
Gammaridae	24701	1
Baetidae	103652	6
Elmidae	42187	9
Hydropsychidae	52091	3
Simuliidae	62845	7
Total	285476	26

Tableau 4. Principales familles de macroinvertébrés récoltés.
N.b. : Chironomidae (194683 individus) non étudiés.

Table 4. Main families of macroinvertebrates collected.
N.b.: Chironomidae (194683 individuals) not studied.

La diversité systématique très élevée de cette matrice a, en grande partie, conditionné notre choix pour la présente étude comparative de différentes méthodes d'analyse.

Si l'on exclut les Chironomidae, quantitativement très nombreux mais seulement déterminés au niveau familial (et d'ailleurs non pris en compte dans l'analyse par Delong & Brusven), la famille de loin la plus importante au plan des effectifs est celle des Baetidae, précédant les Simuliidae, les Hydropsychidae et les Elmidae (Tableau 4).

Les Gammaridae sont nombreux mais presque exclusivement cantonnés à la station 2. On peut s'étonner du faible nombre relatif des Oligochaeta, qui pourrait être imputable à la méthode de prélèvement (cylindre de Hess de 0,093 m² avec un filet de 0,20 mm de vide de maille).

3. Les méthodes d'analyse utilisées

3.1. Pourquoi ne prendre en compte que 44 taxons sur les 115 identifiés ? Le problème de la « rareté »

Sur les 115 taxons collectés, 44 seulement (soulignés dans le Tableau 3) ont été utilisés par Delong & Brusven pour l'analyse, soit à peine 38 %. Ces auteurs ont considéré comme « rares » les taxons dont l'effectif total des huit campagnes de prélèvements restait inférieur à 0,5 % du nombre total d'individus à *toutes* les stations (en d'autres termes, tout taxon excédant ce seuil de 0,5 % -ne serait-ce qu'à une seule station- entre donc dans l'analyse). Même si ce seuil -il faut le souligner- est dix fois plus bas que celui de 5 % préconisé par GAUCH (1982), il réduit cependant dans le cas présent le nombre de taxons « utiles » de plus de 60 %. Delong & Brusven justifient cet abandon, en faisant d'ailleurs référence à GAUCH (op. cit.), par l'hypothèse selon laquelle les espèces rares fourniraient peu d'informations sur les relations écologiques au sein d'une communauté. Gauch énonce quatre raisons à l'appui de sa position : a) "*The occurrence of rare species are usually more a matter of chance than an indication of ecological conditions*"; b) "*Most multivariate analysis techniques are affected very little by rare species...*"; c) "*Deletion of rare species reduces the amount of data storage required*"; d) "*Fieldwork is expedited if rare species are not even recorded in the first place*".

Nous avons montré (PEROCHON et al. 2001) que les assertions (b) et (c) de Gauch invalident sinon globalement les outils d'analyse utilisés, au moins leurs limites simplement techniques de traitement, plutôt qu'elles ne justifient la suppression de données, bien présentes. Les arguments (a) et (d) sont eux aussi contestables. CAO et al. (1998) ont mis très clairement en évidence, sur trois stations de la rivière Trent (Angleterre), que la non prise en compte des espèces rares (au même niveau de rareté) "*yielded unequal effects at different sites, leading to an underestimation of differences in species richness among sites. The reliability and sensitivity of many community analysis and bioassessment methods can therefore be compromised. Rare species are critical for accurate community studies and bioassessment.*"

Il est patent que les petites populations sont nettement plus sensibles, puisque plus facilement sujettes à extinction (voir par exemple DIAMOND & MAY 1976, WILCOX 1980, GILPIN & SOULE 1986).

Selon MCKINNEY et al. (1996), les espèces dites « rares » paraissent présenter des variations d'abondance temporelle et spatiale plus grandes que les espèces « abondantes » : leur rôle informatif est donc important.

BROWN (1995) montre que les espèces « broad-niched », ou généralistes, ont de grandes capacités de tolérance aux contraintes abiotiques, alors que les espèces « narrow-niched », ou spécialistes, peuvent ne tolérer que des conditions abiotiques limitées, et présenter par exemple une importante sensibilité aux prédateurs, parasites et/ou compétiteurs. Cet avis est partagé par COURTEMANCH (1996) : “*Rare taxa may be very important components of community integrity (e.g., because of their tolerance to potential stressors, specialized niche, functional redundancy)*”.

LENAT & RESH (2001), deux auteurs particulièrement expérimentés dans le domaine du bio-monitoring, expriment que :

- “*The examination of rare taxa is an important component of the analysis of biological integrity;*

- *There is a strong evidence that rare species may constitute most of the species in stream macroinvertebrate communities;*

- *Both the number of rare species and their characteristics should have high predictability*”.

En matière de méthodologie de la bioindication, COURTEMANCH (1996) propose que les stratégies de prélèvement “*should consider the information value of rare species in an estimate of taxa richness, and standardize the sample size accordingly. Then, information value of rare species will not be affected by relative abundance in the sample, but rather by their spatial abundance in the community*”.

La suppression pure et simple des espèces « rares » dans les listes systématiques peut donc gravement entacher la sensibilité des méthodes d'analyse de communautés pour détecter les changements écologiques des milieux.

En outre, le concept de rareté est particulièrement difficile à cerner.

MCARDLE (1990), dans une phrase un peu provocatrice, écrit “*Rare species are very common*” et montre que si l'on considère comme « rare » une espèce dont la probabilité d'apparaître dans un unique échantillonnage est par exemple de 0,05, cette hypothèse peut recouvrir trois situations :

- la première consiste à rechercher la probabilité de découvrir une espèce « rare » dans un échantillon de taille N donnée, soit $\alpha = 1 - (1 - p)^N$ (où α est cette probabilité, p la probabilité d'apparaître dans un seul échantillon, et N la taille dudit échantillon). Avec $p = 0,05$ et $N = 20$, la valeur d' α est de 0,64.

- la seconde situation consiste à rechercher le taux de rareté pouvant être détecté dans un échantillon de taille donnée avec un intervalle de confiance souhaité. Dans ce cas, et sur les mêmes bases ($N = 20$), la valeur obtenue est $p = 1 - (1 - \alpha)^{1/N}$.

- le troisième cas peut consister à déterminer le nombre d'échantillons nécessaires pour trouver un taxon de rareté p avec une confiance à 90 %. La formule est alors $N = \log(1 - a) / \log(1 - p)$ soit dans notre cas ($a = 0,90$; $p = 0,05$), $N = 45$ échantillons. Cela exclut évidemment qu'ait été appliquée une méthode d'échantillonnage « ciblée » (par exemple par micro-milieux, ou par courbe de biodiversité) et donc que l'échantillonnage ait été réalisé au hasard.

NOVOTNY & BASSET (2000) définissent comme « rares » des espèces trouvées à un seul individu dans l'échantillon étudié. Ils montrent que ces espèces « rares » sont cependant très fréquentes dans les communautés d'insectes herbivores tropicaux.

Selon CAO et al. (1998) : “ *Rare species often mean those that occur at low frequency or in a low number in a sample of certain size, which is typically small compared to the size of the whole community or habitat*”.

Si la rareté est mesurée en termes de relation numérique entre toutes les espèces sympatriques, il apparaît que la majorité des espèces animales et végétales sont « rares ». DRURY (1974) définit trois types de distributions géographiques d'espèces rares :

- peu d'individus répartis dans des stations dispersées sur une aire très large ;
- peu d'individus dans chaque communauté, bien que les stations les accueillant soient nombreuses dans l'aire de répartition ;
- de nombreux individus dans très peu de stations (voire une seule).

D'autres auteurs ont tenté de définir la « rareté » (entre autres : RABINOWITZ 1981, RABINOWITZ et al 1986, MAY 1988, GASTON 1994) mais leurs diverses définitions ont été critiquées (par exemple par CHAPMAN 1999) et nous avons nous-mêmes donné des exemples (PEROCHON et al. 2001) qui contredisent les catégories de rareté telles que définies, et conduisent à retenir l'ensemble des données biologiques disponibles.

Dans le cas des 8 stations de la Lapwai Creek, la rareté se définit plutôt comme le faible effectif relatif de certains taxons dans les échantillons. Cela ne signifie pas nécessairement que les taxons concernés soient uniformément rares sur l'ensemble du cours d'eau. Par exemple, les Hirudinea, absents de presque toutes les stations, sont assez abondants (254 individus) à la station 2. Le seuil minimum de 0,5 % du total à une seule station peut apparaître comme un choix subjectif, en fait relativement arbitraire : ainsi, il entraîne le rejet de *Paraleptophlebia bicornuta* (Éphéméroptère, avec 443 individus pour 5 stations) alors que *P. debilis* (373 ind. pour 4 stations) est conservée dans l'analyse par Delong & Brusven ; il en est de même par exemple pour *Skwala americana* (Plécoptère, rejetée, avec 996 ind., 7 stations) versus *Hemerodromia* sp. (Diptera, conservée, avec 1057 ind., 6 stations) ou, chez les Trichoptères, *Leucotrichia* sp rejetée (483 ind., 3 stations) versus *Rhyacophila vaccua* prise en compte (304 ind., 3 stations).

En matière d'expression de la sensibilité, le travail de FORE et al. (1996) confirme que les “*tolerance metrics are best expressed as percentages of total abundance and intolerance metrics should be expressed as taxa richness*”.

Le risque d'obtenir des résultats biaisés en raison d'une scénarisation du processus d'analyse, apparaît donc grand dès l'instant où il est procédé à de nombreux rejets de taxons.

Finalement, il nous semble important de citer ces commentaires de :

- LENAT & RESH (2001) : “*We maintain that the examination of rare taxa is an important component of the analysis of biological integrity...*” ;

- FORE et al. (1996) : “*The recommendation to remove rare taxa from the analysis (typically those present in less than 5 % of the samples) is a striking example of statistical requirements eclipsing biological common sense. The presence of rare taxa in the data matrix means lots of zeros which can degrade the statistical solution. The presence of rare taxa in the field indicates pristine conditions capable of supporting these (often) sensitive taxa. Thus rare taxa provide critical clues to biological condition.*”

Nous verrons d'ailleurs ultérieurement, dans la seconde partie du présent travail (Masselot et al. à paraître), que l'adoption de la liste de taxons restreinte de 115 à 44 par Delong & Brusven

exclurait de notre matrice 14 taxons indicateurs (au sens de la synécoparcimonie) sur 32, soit 44 %, pour cause de « rareté ».

3.2. La méthode des clusters

DELONG & BRUSVEN (1998) ont exploité la matrice stations/taxons en usant du principe de « ressemblance » entre stations, sur la base des effectifs des macroinvertébrés retenus. Le but était de construire une suite de partitions emboîtées de l'ensemble des stations (dont est calculée une distance deux à deux).

Pour les phénéticiens, une classification naturelle doit expliquer le plus grand nombre possible de caractères -et seulement cela (JANVIER 1987). Nel (non publié) rappelle à ce propos que les méthodes phénétiques reposant sur la « ressemblance globale » remplacent le concept de caractère informatif par celui de distance entre des objets (nombre sans dimension).

a) Premiers dendrogrammes obtenus

Delong & Brusven ont proposé un dendrogramme établi sur la base des 44 taxons soulignés du Tableau 3, en utilisant la méthode d'agglomération par liens moyens (« average linkage clusters »), à partir d'une matrice de distance de Pearson (PROC CLUSTER program of SAS Institute 1989). Nous avons tenté de retrouver ce dendrogramme en utilisant le logiciel STATISTICA (version 4.3, ©StatSoft Inc. 1993) selon la même méthode, mais le résultat ci-après est sensiblement différent (Fig. 1.5). Par contre, nous avons obtenu un dendrogramme pratiquement superposable à celui de Delong & Brusven par le couple « Euclidean distances-average linkage » (Fig. 1.7).

On constate que si le dendrogramme de Delong & Brusven peut se lire de la façon suivante :

$$((((S1 + (S5 + S6)) + S4) + (S7 + S8)) + S3) + S2)$$

avec la station 2 en situation atypique, il montre effectivement par ailleurs une réelle perturbation du continuum logique amont-aval des stations sensu VANNOTE et al. (1980). Il en est de même avec le nouveau dendrogramme, calculé selon les mêmes outils que ceux proposés par Delong & Brusven, quand bien même la topologie apparaît différente (Fig. 1.5) :

$$((S1 + (((S4 + S5) + S6) + (S7 + S8))) + S3) + S2).$$

b) Autres calculs de distance et autres méthodes d'agglomération

Le choix de la distance entre stations correspond au choix d'un critère de classification, et celui de la distance entre les groupes ainsi définis correspond, lui, au choix d'une stratégie d'agrégation. Ces deux décisions sont essentielles car elles déterminent les conclusions de l'étude. Comme l'indique VOLLE (1993), il convient d'avoir « *une claire conscience des conditions sur lesquelles elles sont fondées, et donc des limites qui s'imposent à leur usage* ».

Sur le plan théorique, le nombre de couples possibles « distance-méthode d'agrégation » est mathématiquement non dénombrable, et d'autre part, il n'existe pas d'outil objectif pour déterminer, parmi l'ensemble des résultats obtenus par traitement des données au moyen d'un grand nombre de ces couples, lequel est « le plus juste ». Les auteurs vont même parfois jusqu'à affirmer (FALISSARD 1996) raisonnable d'utiliser plusieurs distances, « *une stabilité des résultats sera en faveur de l'existence réelle d'un découpage naturel des données, une instabilité le remettra en question* ». Cet argument de la convergence des résultats est fragile en fait. Que deux ou plusieurs méthodes donnent des résultats voisins ne prouve certainement pas que ces derniers

sont exacts, mais peut tout simplement signifier que ces méthodes sont similaires. En outre, des convergences peuvent être dues au simple hasard.

Nous avons testé plusieurs méthodes d'analyse sur les données de la matrice proposée. Ont ainsi été retenues les distances : Euclidienne, de Manhattan, de Chebychev et de Pearson, avec trois méthodes d'agglomération différentes : liens simples, liens moyens, enfin la technique d'agglomération de Ward. En tout donc 12 « méthodologies » différentes.

Deux jeux de 12 dendrogrammes chacun ont ainsi été obtenus : le premier reposant sur la matrice restreinte à 44 taxons, le second basé sur la matrice totale de 115 taxons.

RÉSULTATS

1) La Fig. 1-1/1-2/1-3, relative à la matrice de 44 taxons, permet de constater instantanément que du choix des techniques d'analyse utilisées, dépendent les topologies des 12 dendrogrammes correspondants...

En particulier, dans le cas présent, la distance de Pearson conduit à des dendrogrammes très différents selon les stratégies d'agrégation, contrairement à la distance de Manhattan.

2) Il n'existe qu'un seul regroupement stable, commun aux 12 méthodes : celui des stations 7 et 8.

3) La station 2 est presque toujours considérée comme « atypique ». Il est régulièrement mis en évidence un regroupement (S1, S3, S4, S5, S6, S7, S8) dont la topologie dépend des outils utilisés, mais excluant S2, sauf dans le cas du couple « distance de Pearson-liens simples » qui, lui, isole la station 3.

4) Les stations 5 et 6, directement regroupées une fois sur deux (par 6 couples sur 12), montrent une affinité marquée soit avec la station 1, soit avec la station 4 selon les méthodes.

5) Les 12 dendrogrammes relatifs à la matrice de 115 taxons ne montrent aucune différence topologique notable avec les précédents, et ce pour les 12 couples méthodologiques retenus, raison pour laquelle ils ne sont pas figurés ici. Toutefois, cette constance ne prouve pas que les taxons considérés comme « rares » au sens de Delong & Brusven n'interviennent pas (donc sont « inutiles » pour l'analyse), mais elle soulève le problème de savoir si les méthodes d'analyse utilisées ne négligent pas totalement une importante partie de l'information disponible initialement...

c) Conclusion

Il en résulte une double incertitude inquiétante : quel choix effectuer entre les méthodes disponibles ? Et sur quelle base objective ?

Il apparaît en effet que l'outil constitué par la classification hiérarchique des données comporte des risques de déformation, voire l'élimination d'informations contenues dans les matrices de données. La méthode expose ses utilisateurs à des raisonnements et des conclusions inexacts sur des données recueillies cependant avec soin.

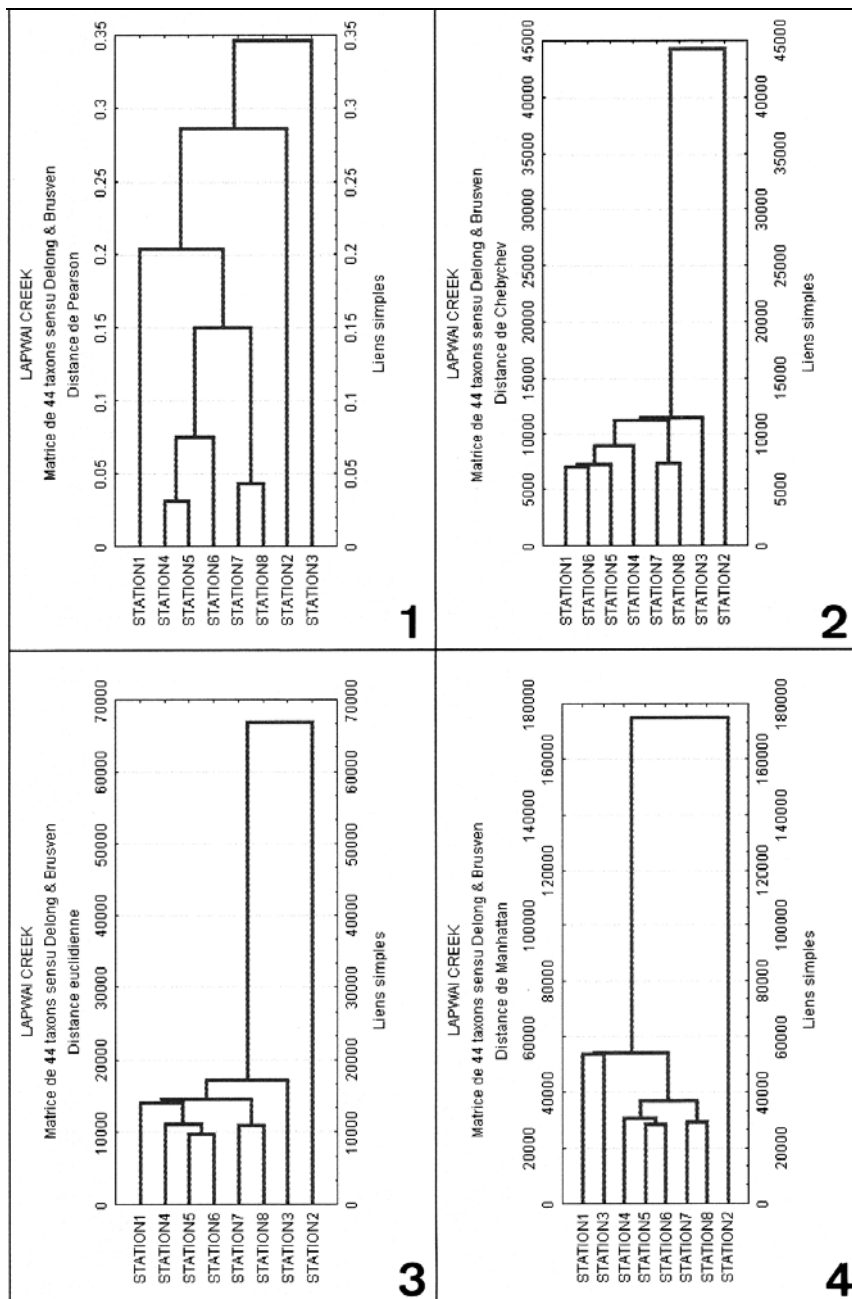


Fig. 1-1. Analyse en clusters : dendrogrammes obtenus avec 44 taxons, liens simples et distances : de Pearson (1), de Chebychev (2), Euclidienne (3) et de Manhattan (4).

Fig.1-1. Cluster analysis: dendrograms obtained after 44 taxa, single linkage and the following distances: Pearson (1), Chebychev (2), Euclidean (3) and Manhattan (4).

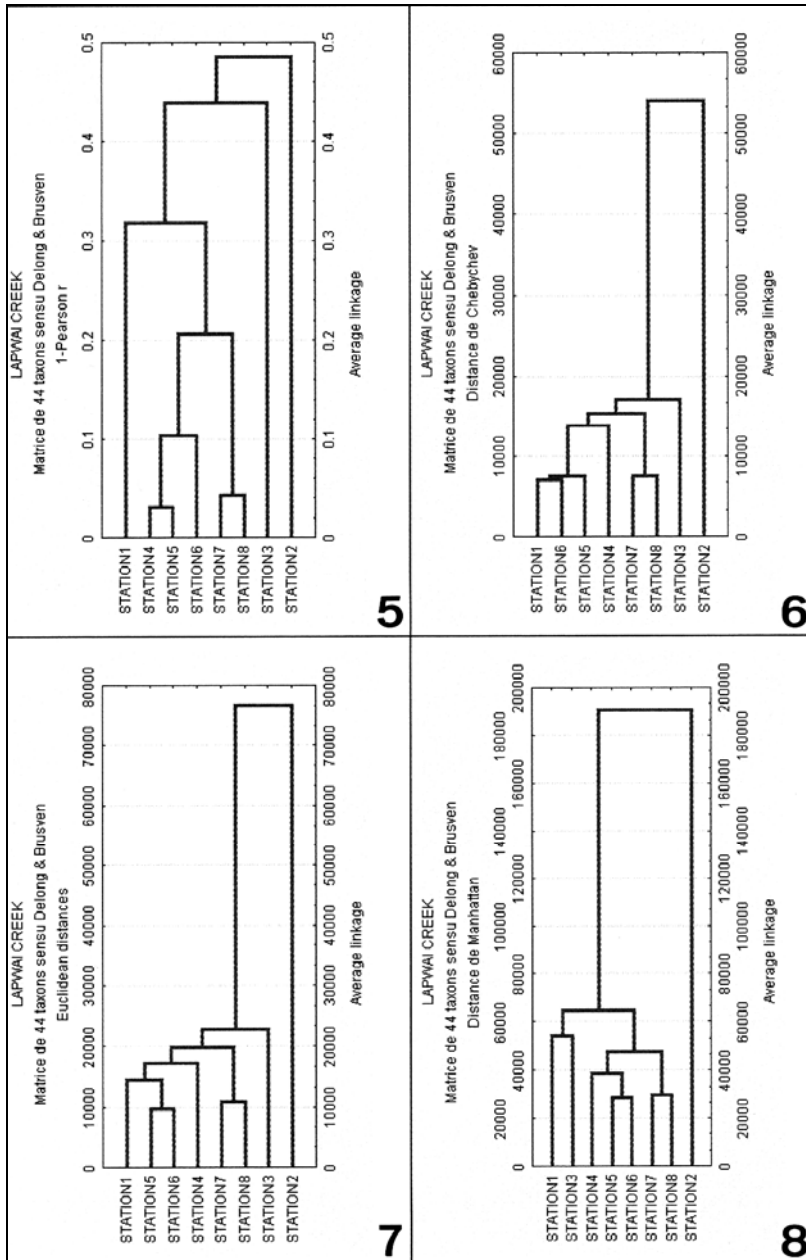


Fig. 1-2. Analyse en clusters : dendrogrammes obtenus avec 44 taxons, liens moyens et distances : de Pearson (5), de Chebychev (6), Euclidienne (7) et de Manhattan (8).

Fig.1-2. Cluster analysis: dendrograms obtained after 44 taxa, average linkage and the following distances: Pearson (5), Chebychev (6), Euclidean (7) and Manhattan (8).

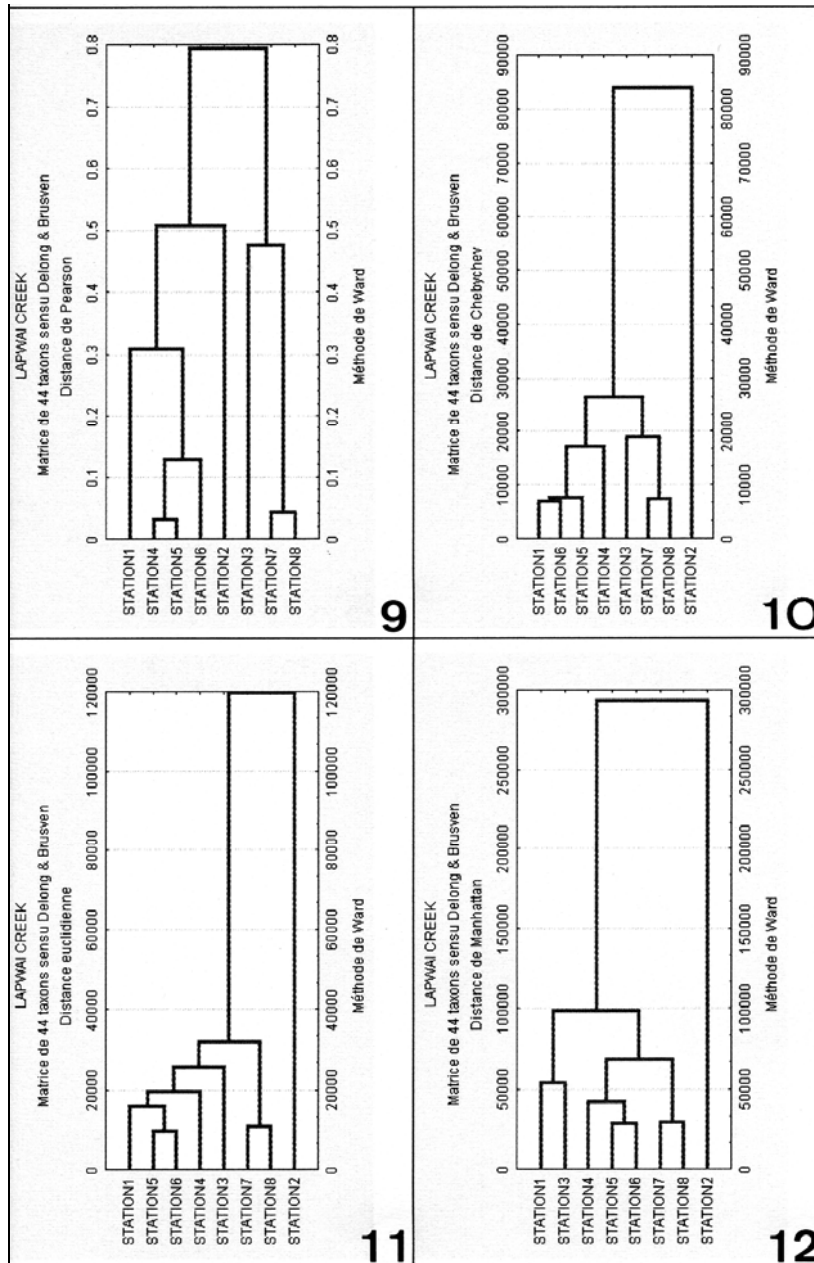


Fig. 1-3. Analyse en clusters : dendrogrammes obtenus avec 44 taxons, méthode de Ward et distances : de Pearson (9), de Chebychev (10), Euclidienne (11) et de Manhattan (12).

Fig.1-3. Cluster analysis: dendrograms obtained after 44 taxa, Ward method and the following distances: Pearson (9), Chebychev (10), Euclidean (11) and Manhattan (12).

3.3. Les indices de diversité

a) Classement des stations par 6 indices de diversité

Nous avons utilisé comparativement quelques indices de diversité très connus : SIMPSON (1949), HILL (1973), SHANNON-WEAVER (1949), MARGALEF (1951), ODUM et al. (1960) et MENHINICK (1964).

Les gradients obtenus sont très différents (Tableau 5). Seuls, les indices -de formules voisines- de Margalef et d'Odum permettent d'obtenir le même classement des stations.

Point important à souligner au passage, aucun de ces gradients ne va dans le sens du River Continuum Concept (VANNOTE et al. 1980)... à beaucoup près, même si l'on considère à part la station 2, la plus atypique en raison de la forte influence du Lac Winchester, pollué et situé immédiatement en amont.

Altitude	Nb taxons sur 115	Nb taxons sur 44	Abondance totale	Indice de Simpson	Indice de Hill	Indice de Shannon-Weaver	Indice de Margalef	Indice d'Odum	Indice de Menhinick
1	5	[4]	2	2	6	6	5	5	3
2	4	[5]	7	4	3	3	4	4	5
3	6	[6 & 7]	4	1	8	1	6	6	1
4	7	-	8	5	7	5	3	3	6
5	8	[3 & 8]	6	7	1	8	8	8	4
6	1 & 3	-	5	8	5	7	7	7	8
7	-	[1]	1	3	4	4	1	1	7
8	2	[2]	3	6	2	2	2	2	2

Tableau 5. Divers classements contradictoires des 8 stations de la Lapwai Creek (valeurs décroissantes) par 6 indices de diversité. Matrice des données totale. Les nombres sont les numéros des stations.

Table 5. Contradictory ranking of the 8 stations of the Lapwai Creek (decreasing values) according to 6 diversity indices. Total data matrix. Numbers indicate stations.

b) Prise en compte des espèces « rares » par deux indices de diversité

Deux indices classiques (SHANNON-WEAVER 1949 et MCINTOSH 1967) ont été appliqués comparativement à deux versions différentes de la matrice, expurgées au préalable des taxons Oligochaeta et Chironomidae (qui regroupent des dizaines d'espèces non identifiées) :

- la version totale, ramenée donc à 113 taxons ;
- une version limitée aux seuls taxons représentant plus de 5 % de l'effectif total (GAUCH 1982) à au moins une station, soit seulement 16 taxons.

Le Tableau 6 montre que :

STATIONS INDICES	1	2	3	4	5	6	7	8
McIntosh								
113 taxons	13045	51367	7462	14055	12798	15329	26810	22268
rang	6	1	8	5	7	4	2	3
16 taxons	12690	50399	7325	13797	12586	15172	26689	22179
rang	6	1	8	5	7	4	2	3
Shannon-Weaver								
113 taxons	2,689	1,482	2,483	2,752	2,806	2,833	2,476	2,464
rang	4	8	5	3	2	1	6	7
16 taxons	1,756	0,819	2,047	2,193	2,301	2,333	1,999	1,971
rang	7	8	4	3	2	1	5	6
Équitabilité (Shannon-Weaver)								
113 taxons	0,659	0,414	0,609	0,646	0,654	0,676	0,598	0,597
rang	2	8	5	4	3	1	6	7
16 taxons	0,685	0,394	0,756	0,791	0,897	0,884	0,738	0,728
rang	7	8	4	3	1	2	5	6

Tableau 6. Influence du nombre de taxons (matrice totale vs taxons d'abondance > 5 % du total à une station) sur les valeurs des indices de McIntosh, de Shannon-Weaver et de l'équitabilité, ainsi que sur leurs classements des stations. Taxons "Oligochaeta" et "Chironomidae" non pris en compte.

Table 6. Influence of the number of taxa (total matrix vs only species comprising > 5 % of the total abundance at a site) on the values of McIntosh and Shannon-Weaver indices and evenness, and also on the corresponding sites ranking. Taxa "Oligochaeta" and "Chironomidae" not taken into account.

- l'indice de McIntosh, basé sur les carrés des effectifs, est pratiquement insensible à la richesse spécifique en elle-même ; il n'est influencé que par les populations à forts effectifs : ainsi il place très largement en tête la station 2 et donne le même classement des stations pour 113 et 16 taxons ;

- si l'indice de Shannon-Weaver prend davantage en compte la richesse spécifique, les différences relevées entre les deux termes de la comparaison demeurent modestes en regard d'un facteur multiplicateur de 7 ; 4 stations sur 8 sont classées différemment selon les deux matrices ;

- l'équitabilité (selon Shannon-Weaver) fait apparaître les différences les plus nettes entre les deux séries : réduire considérablement la diversité systématique lors d'études de biomonitoring, par des déterminations hâtives, de facto susceptibles d'« oublier » les taxons peu abondants, accroît considérablement l'équitabilité (ici jusqu'à plus de 20 % aux stations 5 et 6), un biais tout à fait inacceptable. D'autre part, le classement est différent pour toutes les stations dans les deux cas, sauf pour la station 2, en dernière position.

3.4. La Lapwai Creek présente-t-elle une zonation longitudinale ?

Les deux dendrogrammes de DELONG & BRUSVEN (1998) relatifs aux compositions systématique (Fig. 3A) et trophique (Fig. 3B) des communautés, ainsi que 11 de nos dendrogrammes sur 12, isolent la station 2 comme atypique. Mais, même en considérant cette station à part dans l'analyse, nos conclusions recourent celles de Delong & Brusven : il n'est apparu sur la Lapwai Creek aucun élément favorable au concept du River Continuum sensu VANNOTE et al. (1980), une situation qui n'est pas infirmée par les indices de diversité utilisés.

A) Nombres de taxons de ...	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5	St. 6	St. 7	St. 8
Présents en ...								
St. 1	61	28	37	38	40	33	33	35
St. 2		38	21	24	23	20	21	23
St. 3			61	49	52	46	44	43
St. 4				73	60	56	55	55
St. 5					75	59	58	57
St. 6						68	53	51
St. 7							65	56
St. 8								64

B) Pourcentages de taxons de ...	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5	St. 6	St. 7	St. 8
Présents en ...								
St. 1	100	74	61	52	53	49	51	55
St. 2		100	34	33	31	29	32	36
St. 3			100	67	69	68	68	67
St. 4				100	80	82	85	86
St. 5					100	87	89	89
St. 6						100	82	80
St. 7							100	88
St. 8								100

Tableau 7. A) Lignes, de gauche à droite : nombre de taxons à une station donnée, présents en aval.

Colonnes, de bas en haut : nombre de taxons à une station donnée, présents en amont.

B) Expression en pourcentage du nombre de taxons de la communauté.

Table 7.A) Lines, left to right: number of taxa at a given site, present downstream.

Columns, bottom to top: number of taxa at a given site, present upstream.

B) Expressed as percentage of the community number of taxa.

Nous avons donc considéré l'évolution de la diversité systématique de la station 1 vers l'aval.

Le Tableau 7, qui correspond en grande partie au tableau 2 de Delong & Brusven, indique le nombre de taxons de chaque station S_n encore présents vers l'aval, soit aux stations S_{n+1} , S_{n+2} etc., ainsi que les pourcentages correspondants. La station 2, écologiquement influencée -pour ne pas dire impactée- par le réservoir, confirme son état atypique, avec des valeurs très inférieures aux autres.

La comparaison entre les stations 1 et 8, respectivement la plus en amont et la plus en aval, est révélatrice. Les pentes des droites de tendance (moindres carrés) sont de signe inverse, laissant présager un remplacement d'espèces, perturbé sur les courbes par un rebond occasionné par la station 2, en aval immédiat de la retenue Winchester, fortement eutrophe :

- pour la station 1 : $y = -1,9881x + 47,071$ avec $R^2 = 0,2396$;

- pour la station 8 : $y = 4,6905x + 26,893$ avec $R^2 = 0,723$.

La non prise en compte de la station 2 (Fig. 2), permet la mise en évidence de deux trends de diversité systématique opposés, entre les stations extrêmes 1 et 8, avec les équations correspondantes :

- pour la station 1 : $y = -3,25x + 52,571$ avec $R^2 = 0,5137$;

- pour la station 8 : $y = 3,8929x + 36$ avec $R^2 = 0,7527$.

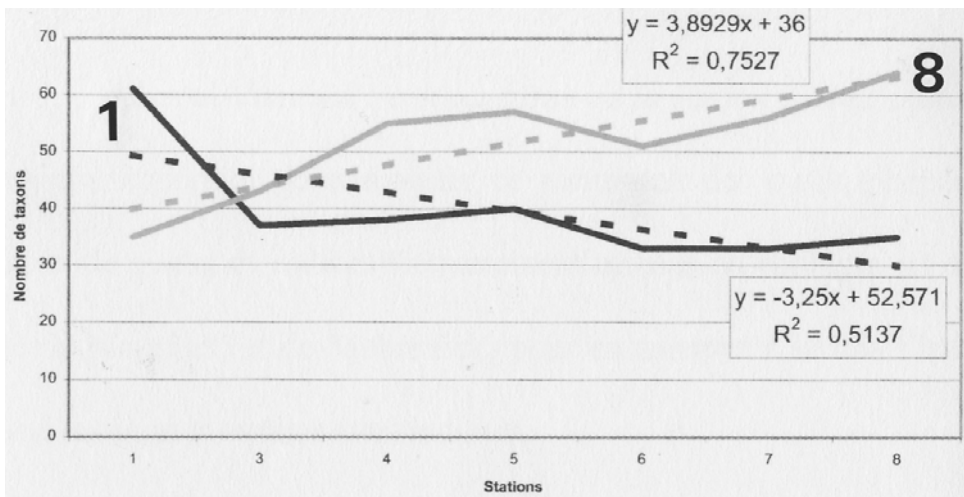


Fig. 2. Mise en évidence de deux trends opposés de la diversité systématique de la Lapwai Creek, à partir de la station amont (1) et à partir de la station aval (8).

Fig. 2. Evidence of two opposite trends of the systematic diversity in Lapwai Creek, from the upstream station (1) and from the downstream station (8).

La seconde partie de notre travail (à paraître) examinera l'apport de la synécoparcimonie à la connaissance de l'écosystème de la Lapwai Creek.

Travaux cités

- BROWN, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press. Chicago, 269 pp.
- CAO, Y., A.W. BARK & W.P. WILLIAMS. 1997. A comparison of clustering methods for river benthic communities analysis. *Hydrobiologia*, **347**: 25-40.
- CAO, Y. D.D. WILLIAMS & N.E. WILLIAMS. 1998. How important are rare species in aquatic community ecology and bioassessment? *Limnology and Oceanography*, **43** (7): 1403-1409.
- CHAPMAN, M.G. 1999. Are there adequate data to assess how well theories of rarity apply to marine invertebrates? *Biodiversity and Conservation*, **8**: 1295-1318.
- COURTEMANCH, D.L. 1996. Commentary on the subsampling procedures used for rapid bioassessments. *Journal of the North American Benthological Society*, **15** (3): 381-385.
- DELONG, M.D. & M.A. BRUSVEN. 1992. Patterns of periphyton chlorophyll a in an agricultural nonpoint source impacted stream. *Water Resources Bulletin*, **26**: 731-741.
- DELONG, M.D. & M.A. BRUSVEN. 1998. Macroinvertebrate community structure along the longitudinal gradient of an agriculturally impacted stream. *Environmental Management*, **22** (3): 445-457.
- DIAMOND, J.M. & R.M. MAY. 1976. Island biogeography and the design of nature reserves. Pp 163-186 in R.M. May (ed.): *Theoretical Ecology*. Saunders.
- DRURY, W.H. 1974. Rare species. *Biological Conservation*, **6** (3): 162-169.
- FALISSARD, B. 1996. *Comprendre et utiliser les statistiques dans les sciences de la vie*. Masson, 334 pp. Paris.
- FORE, L.S., J.R. KARR & R.W. WISSEMAN. 1996. Assessing invertebrate responses to human activities: evaluating alternative approaches. *Journal of the North American Benthological Society*, **15** (2): 212-231.
- GASTON, K.J. 1994. *Rarity*. Population and community biology series, **13**, 105 pp. Chapman & Hall.
- GAUCH, H.G. Jr. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, 298 pp.
- GILPIN, M.E. & M.E. SOULÉ. 1986. Minimum viable populations: Processes of species extinction. Pp 19-34 in M.E. Soulé (ed.): *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*, Sinauer, Sunderland.
- HILL, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, **54**: 427-432.
- JANVIER, P. 1987. Cladistics: theory, purpose, and evolutionary implications. *Biosystema*, **2**: 105-152.
- LENAT, D.R. & V.H. RESH. 2001. Taxonomy and stream ecology – The benefits of genus – and species – level identifications. *Journal of the North American Benthological Society*, **20** (2): 287-298.
- MARGALEF, R. 1951. Diversidad de especies en las comunidades naturales. *Publicaciones del Instituto de Biología aplicada, Barcelona*, **6**: 59-72.
- MAY, R.M. 1988. How many species are there on earth? *Science*, **241**: 1441-1449.
- MCARDLE, B.H. 1990. When are rare species or not? *Oikos*, **57** (2): 276-277.
- MCINTOSH, R.P. 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, **48** (3): 392-404.
- MCKINNEY, M.L., J.L. LOCKWOOD & D.R. FREDERICK. 1996. Does ecosystem and evolutionary stability include rare species? *Palaeo*, **127**: 191-207.
- MENHINICK, E.F. 1964. A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*, **45**: 859-861.
- NOVOTNY, V. & Y. BASSET. 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos*, **89**: 564-572.
- ODUM, H.T., J.E. CANTLON & L.S. KORNICKER. 1960. An organization hierarchy postulate for the interpretation of species-individual distributions, species entropy ecosystem evolution and the meaning of the species diversity index. *Ecology*, **41**: 395-399.
- PEROCHON, E., G. MASSELOT & A. NEL. 2001. Freshwater macroinvertebrates sampling problems in synecological analyses and biomonitoring. A concrete example. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, **37** (3): 341-346.
- RABINOWITZ, D. 1981. Seven forms of rarity. Pp 205-217 in H. Synge (ed.): *The biological aspects of rare plant conservation*, John Wiley & Sons, Chichester.

- RABINOWITZ, D., S. CAIRNS & T. DILLON. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. Pp 182-204 in M.E. Soulé (ed.): *Conservation Biology: The Science of Scarcity and diversity*, Sinauer, Sunderland.
- SHANNON, C.E. & W. WEAVER. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, 117 pp. Urbana.
- SIMPSON, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, **163**: 688.
- VANNOTE, R.L., G.W. MINSHALL, K.W. CUMMINS, J.R. SEDELL & C.E. CUSHING. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**: 130-137.
- VOLLE, M. 1993. *Analyse des données*. Economica, 323 pp. Paris.
- WILCOX, B.A. 1980. Insular ecology and conservation. Pp 95-117 in M.E. Soulé & B.A. Wilcox (eds): *Conservation Biology - an evolutionary-ecological perspective*, Sinauer, Sunderland.

STATIONS	1	2	3	4	5	6	7	8	Effectif
									total
TAXONS									
CNIDARIA (1)									
<i>Hydra</i> sp.	0	1968	0	0	0	0	0	0	1968
TURBELLARIA (1)									
<i>Dugesia</i> sp.	0	4	44	0	12	0	12	0	72
ANNELIDA (2)									
Hirudinea	0	254	0	4	0	0	0	0	258
<i>Oligochaeta</i>	270	10392	190	826	102	536	340	427	13083
MOLLUSCA (4)									
<i>Ferrissia</i> sp.	474	0	0	0	4	0	0	156	634
<i>Gyraulus</i> sp.	18	7772	0	0	0	0	0	0	7790
<i>Physella</i> sp.	4	388	0	0	0	8	0	0	400
<i>Pisidiidae</i>	1953	5780	1	4	0	4	0	0	7742
ARACHNIDA (1)									
Acari	2	32	2	24	48	44	66	100	318
AMPHIPODA (1)									
<i>Hyalella azteca</i>	736	23952	1	4	0	0	4	4	24701
DECAPODA (1)									
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	23	8	7	15	12	24	12	48	149
EPHEMEROPTERA (20)									
<i>Ameletus validus</i>	0	0	18	0	0	0	0	0	18
<i>Baetis bicaudatus</i>	0	0	8	265	236	280	866	550	2205
<i>Baetis tricaudatus</i>	1240	1148	3910	5393	7398	5874	21110	18685	64758
<i>Callibaetis</i> sp.	24	8	0	0	0	0	0	0	32
<i>Centroptilum barri</i>	503	0	0	2	4	0	0	0	509
<i>Cinygmula</i> sp.	320	0	2017	655	276	952	296	169	4685
<i>Dipheter hageni</i>	3211	44	2251	8796	4718	3930	6846	5652	35448
<i>Drunella flavilinea</i>	0	0	70	52	32	136	20	20	330

Tableau 3 (1). Table 3 (1). = Appendix 1 in Delong & Bruven.

TAXONS	STATIONS	1	2	3	4	5	6	7	8	Total
<i>Epeorus albertae</i>		0	0	184	2742	2458	5084	5648	3240	19356
<i>E. longimanus</i>		8	0	4445	104	0	8	12	0	4577
<i>Ephemerella infrequens</i>		860	1228	448	901	3588	2364	772	589	10750
<i>Nixe criddlei</i>		554	0	1201	1167	978	1214	1070	878	7062
<i>N. simplicioides</i>		0	0	1	0	4	2	8	16	31
<i>Paraleptophlebia bicornuta</i>		0	0	0	159	176	60	40	8	443
<i>P. debilis</i>		332	0	21	0	12	0	8	0	373
<i>P. heteronea</i>		880	0	1853	5258	4142	7870	4422	6175	30600
<i>Plauditus punctiventris</i>		0	0	56	13	56	22	10	2	159
<i>Rhithrogena hageni</i>		0	0	16	29	194	736	396	589	1960
<i>Serratella tibialis</i>		0	0	0	12	16	32	12	4	76
<i>Tricorythodes minutus</i>		0	4	0	110	34	148	670	353	1319
ODONATA (2)										
<i>Argia vivida</i>		0	0	0	27	14	70	236	96	443
<i>Gomphus</i> sp.		0	0	0	0	0	0	4	0	4
PLECOPTERA (19)										
<i>Amphinemura</i> sp.		2	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Capnia californica</i>		0	0	0	46	8	4	2	0	60
<i>Capnia</i> sp.		686	0	19	56	56	16	8	0	841
Chloroperlidae		8	0	2	20	136	104	0	4	274
<i>Cultus</i> sp.		37	0	0	0	0	0	0	0	37
<i>Hesperoperla pacifica</i>		0	0	0	4	0	4	0	0	8
<i>Isoperla</i> sp.		28	0	293	1510	1670	4042	558	642	8743
<i>I. fulva</i>		0	0	51	160	68	244	114	99	736
<i>I. quinquepunctata</i>		37	0	0	88	222	408	64	34	853
<i>I. petersoni</i>		0	0	0	0	4	4	0	0	8
<i>Malenka</i> sp.		18	0	10	0	0	0	0	4	32
<i>Mesocapnia lapwae</i>		0	0	0	4	56	0	50	8	118
<i>Pteronarcys californica</i>		0	0	0	0	0	10	4	8	22
<i>Skwala americana</i>		19	0	71	74	194	140	258	240	996
<i>Suwallia</i> sp.		152	0	16	88	272	20	0	0	548
<i>Sweltza</i> sp.		0	0	31	32	0	0	0	0	63
<i>Taenionema pacifica</i>		0	0	2	0	0	0	0	0	2
<i>Triznaca</i> sp.		144	0	0	0	4	0	0	0	148
<i>Zapada cinctipes</i>		230	4	675	806	60	58	68	130	2031
HEMIPTERA (1)										
<i>Sigara</i> sp.		40	0	0	4	0	0	0	0	44

Tableau 3 (2). Table 3 (2). = Appendix 1 in Delong & Bruven.

TAXONS	STATIONS	1	2	3	4	5	6	7	8	Total
COLEOPTERA (15)										
<i>Agabinus</i> sp.		21	244	0	0	0	0	0	0	265
<i>Amator</i> sp.		0	0	0	0	0	4	0	0	4
<i>Brychius hornii</i>		12	0	0	0	0	0	0	0	12
<i>Cleptelmis</i> sp.		0	0	0	0	2	20	0	0	22
<i>Heterolimnius corpulentus</i>		0	0	0	24	6	16	8	12	66
<i>Microcylloepus pusillus</i>		0	0	0	0	2	0	4	18	24
<i>Narpus concolor</i>		0	0	0	2	0	0	0	12	14
<u><i>Optioservus</i> spp.</u>		9811	32	992	2282	4538	6744	5270	4680	34349
<u><i>O. divergens</i></u>		1055	0	12	5	12	4	4	14	1106
<u><i>O. quadrimaculata</i></u>		1253	0	125	187	346	442	342	208	2903
<i>O. seriata</i>		128	0	16	4	12	0	20	4	184
<u><i>Ordobrevia nubifera</i></u>		0	4	8	966	56	28	26	36	1124
<u><i>Oreodytes congruus</i></u>		600	0	0	0	0	0	0	0	600
<u><i>Psephenus falli</i></u>		0	0	0	38	24	80	1072	307	1521
<u><i>Zaitzevia parvula</i></u>		250	0	38	533	268	682	246	378	2395
MEGALOPTERA (1)										
<i>Sialis</i> sp.		187	8	3	12	28	0	16	4	258
LEPIDOPTERA (1)										
<u><i>Petrophila</i> sp.</u>		0	0	0	4	52	260	908	664	1888
TRICHOPTERA (19)										
<i>Brachycentrus occidentalis</i>		0	0	0	4	126	120	166	65	481
<u><i>Cheumatopsyche</i> spp.</u>		2424	64	62	5548	3242	2664	3454	2518	19976
<i>Dicosmoecus gilvipes</i>		0	0	0	138	22	16	0	0	176
<u><i>Glossosoma</i> sp.</u>		0	0	2	8	226	606	146	127	1115
<i>Helicopsyche</i> sp.		0	0	0	0	0	44	86	0	130
<i>Hesperophylax</i> sp.		40	8	0	0	0	0	0	0	48
<u><i>Hydropsyche</i> sp. A</u>		28	0	39	1844	2710	3238	11096	3688	22643
<u><i>Hydropsyche</i> sp. B</u>		0	0	2176	2406	1798	2368	548	176	9472
<i>Hydroptila</i> sp.		68	0	0	0	30	4	4	4	110
<i>Lepidostoma</i> sp.		0	0	0	4	24	0	16	0	44
<i>Leucotrichia</i> sp.		0	0	0	0	0	4	228	251	483
<i>Limnephilus</i> sp.		0	84	0	0	0	0	0	0	84
<i>Mystacides</i> sp.		0	4	0	0	0	0	0	0	4
<i>Neophylax</i> sp.		0	0	0	8	0	0	0	0	8
<i>Onchosmoecus</i> sp.		8	12	1	0	4	4	0	0	29
<i>Psychoglypha</i> sp.		8	16	0	0	0	0	0	0	24
<i>Rhyacophila angelita</i>		0	0	16	0	0	0	0	0	16

Tableau 3 (3). Table 3 (3). = Appendix 1 in Delong & Bruven.

TAXONS	STATIONS	1	2	3	4	5	6	7	8	Total
<i>R. vaccua</i>		0	0	220	56	28	0	0	0	304
<i>R. vao</i> ou <i>acropides</i>		0	0	7	0	0	0	0	0	7
DIPTERA (26)										
<u><i>Antocha</i> sp.</u>		0	0	152	1900	1942	1028	1248	1143	7413
<i>Agathon</i> sp.		0	0	1	0	16	8	0	0	25
<u><i>Atherix variegata</i></u>		0	0	11	143	12	436	42	26	670
<i>Bezzia</i> sp.		78	12	0	60	0	0	32	16	198
<i>Blepharicera</i> sp.		0	0	0	0	0	12	0	0	12
<i>Chelifera</i> sp.		0	344	2	14	12	0	4	6	382
<u>Chironomidae</u>		15305	70944	3569	31568	22594	15118	20998	14587	194683
<i>Chrysops</i> sp.		22	0	0	0	0	0	0	0	22
<i>Clinocera</i> sp.		0	196	8	86	12	6	0	4	312
<u><i>Dicranota</i> sp.</u>		511	64	9	24	48	36	8	0	700
<i>Dixa</i> sp.		4	0	4	0	16	0	0	0	24
<i>Dixella</i> sp.		4	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Hemerodromia</i> sp.		0	8	0	273	112	110	190	364	1057
<i>Hexatoma</i> sp.		40	0	24	9	12	8	4	16	113
<i>Limnophila</i> sp.		21	0	1	0	4	0	0	0	26
<i>Maruina</i> sp.		0	0	16	4	10	8	0	0	38
<i>Pericoma</i> sp.		8	132	0	0	0	0	0	0	140
<i>Prosimulium</i> sp.		100	0	115	172	148	50	36	144	765
<i>Simulium excisum</i>		156	468	0	0	36	0	0	16	676
<u><i>S. venustum</i></u>		6700	80	0	20	0	0	0	8	6808
<u><i>S. vittatum</i></u>		120	44312	12	1	28	16	420	40	44949
<u><i>Simulium</i> sp. A</u>		592	292	2	20	40	6	0	12	964
<i>Simulium</i> sp. B		140	0	0	52	0	0	0	0	192
<u><i>Simulium</i> sp. C</u>		0	0	36	150	900	976	2008	4421	8491
<i>Tabanus</i> sp.		0	0	0	4	0	0	0	0	4
<i>Tipula</i> sp.		108	8	0	0	8	0	4	4	132
TOTAL INDIVIDUS		52615	170322	25593	78027	66770	69618	92660	72903	628508
TOTAL TAXONS		61	38	61	73	75	68	65	64	115
MOYENNE INDIV./TAXON		863	4482	420	1069	890	1024	1426	1139	

Tableau 3 (4). Effectifs cumulés des taxons de macroinvertébrés récoltés aux 8 stations de la Lapwai Creek. Sont soulignés les 44 taxons d'effectif supérieur à 0,5 % du total de la communauté à au moins une station. D'après Delong & Brusven.

Table 3 (4). Cumulative numbers of individuals for macroinvertebrate taxa collected at 8 sites on Lapwai Creek. The 44 names of taxa > 0,5 % of the total number of individuals collected in at least one site are underlined. After Delong & Brusven.