

**Biosurveillance des cours d'eau :
qu'est-ce qu'un organisme bioindicateur ?
Application aux Insectes EPT
[Ephemeroptera, Plecoptera & Trichoptera]**

par Gérard MASSELOT & André NEL

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

E-mails : gerard.masselot@numericable.fr ; anel@mnhn.fr

Mots-clés : rivières, évaluation, écologie, synécoparcimonie, bioindicateur, taxon significatif.

Le concept de « bioindicateur » recouvre, selon les auteurs, des définitions très différentes. A la lumière de l'outil de la synécoparcimonie, les termes de « taxon significatif » et de « taxon éco-informatif » sont définis, terminologie nécessaire à une meilleure approche de l'utilisation du macrobenthos pour évaluer la qualité des eaux et/ou des milieux. La zonation écologique des taxons est discutée, à partir de l'exemple de la rivière « la Loue ». En particulier, contrairement à l'Analyse Factorielle des Correspondances, l'utilisation de la synécoparcimonie met en évidence un remarquable continuum le long de cette rivière pour les Éphémères isolément, pour les Trichoptères isolément et pour les EPT cumulés. De nouveaux axes de travail sont envisageables, au travers de l'outil de la synécoparcimonie, concernant les problèmes liés à l'échantillonnage, la systématique des taxons, leur répartition géographique, leur écologie, leur biologie et leur sensibilité aux atteintes anthropiques.

Biomonitoring of running waters: what is a biological indicator ? Application to the EPT insects [Ephemeroptera, Plecoptera & Trichoptera]

Key words: rivers, biomonitoring, ecology, synecoparsimony, biological indicators, significant taxa.

The concept of "biological indicator " is studied. It corresponds to very different definitions. In the light of the synecoparsimony tool, the terms of "significant taxa" and "eco-informative taxa" are defined, for an improved approach of evaluation of the quality of water and/or environment through the study of the macrobenthos. The ecological zonation of taxa is discussed, through the example of the river "la Loue" (east of France). In particular, contrary to the Factorial Analysis of Correspondence, the synecoparsimony method points out a remarkable continuum along the course of this river using: mayflies alone, caddisflies alone and EPT cumulated. New directions for future works are considered, based on the synecoparsimony tool: sampling methods, taxa systematics, geographical distribution, ecology, biology, and sensitivity to the anthropogenic stresses.

1. Le concept de bioindicateur

L'absolue nécessité de clarifier les concepts impose que la notion même de bioindication soit à la fois évidemment définie scientifiquement, mais aussi scrupuleusement confortée par une terminologie ad hoc, propre à éviter des confusions graves dans le discours.

L'important travail de BLANDIN (1986) présente le cadre global de la problématique en insistant sur l'approche épistémologique qui devrait prévaloir à tout travail normatif. Il propose une revue des diverses définitions. Il confronte ainsi celle d'ISERENTANT & DE SLOOVER (1976) qui désignent sous le terme « bioindicateur » tout organisme ou système biologique « utilisé pour apprécier une modification – généralement une détérioration – de la qualité d'un milieu », à celle de BONIN & VEDRENNE (1981) qui nomment indicateur biologique « un être vivant inféodé à un type de milieu suffisamment restreint pour le caractériser ou à un état précis d'un facteur du milieu qu'il permet d'identifier par sa présence », et à celle de DELPECH et al. (1985) qui intègre la biocénose : l'indicateur biologique est « un groupe d'espèces ou biocénose dont la seule présence renseigne sur les caractéristiques physico-chimiques ou biotiques de l'environnement », par exemple.

BELLAN (1984) fait pour sa part preuve d'une prudence justifiée en définissant les indicateurs biologiques comme des « détecteurs révélant l'existence de conditions complexes à interpréter et résultant, le plus souvent, d'un ensemble de facteurs biotiques et abiotiques difficiles à mesurer directement ». BLANDIN (1986) propose une autre définition où il insiste sur le rôle prédictif que doit avoir un bioindicateur : « organisme ou ensemble d'organismes qui – par référence à des variables biochimiques, cytologiques, physiologiques, éthologiques ou écologiques – permet, de façon pratique et sûre, de caractériser l'état d'un écosystème ou d'un écosystème et de mettre en évidence aussi précocement que possible leurs modifications, naturelles ou provoquées ».

La définition d'AMIARD et al. (1998), empruntée à GUELORGET & PERTHUISOT (1984) : « des espèces ou groupes d'espèces qui, par leur présence et/ou leur abondance, sont significatifs d'une ou plusieurs propriétés de l'écosystème dont ils font partie » ne peut être retenue, puisque ces derniers auteurs indiquent que les écosystèmes paraliés sont « faiblement ou non pollués ». Donc, l'indicateur biologique sensu GUELORGET & PERTHUISOT est plutôt un instrument permettant de rendre compte de la structure, du fonctionnement et des potentialités de l'écosystème étudié (à rapprocher de celle de BONIN & VÉDRENNE (1981), en l'absence de perturbation. Il s'agit là, selon nous, plutôt de la définition d'un outil de caractérisation (voire de l'accessoire d'une typologie), ou d'un descripteur de fonctionnement sensu BOURNAUD & AMOROS (1984) d'un écosystème plutôt que d'un véritable « bioindicateur » : la dégradation éventuelle de tout ou partie de l'écosystème considéré ne peut être prise en compte, puisque la notion de « sensibilité » est implicitement exclue de la définition, ainsi que la vision temporelle qu'implique le recours à des indicateurs biologiques.

Les chercheurs anglo-saxons, en particulier JOHNSON et al. (1993) ont proposé d'autres définitions du taxon indicateur, en insistant sur le fait qu'il doit avoir des exigences précises (donc connues) en matière de composantes abiotiques (physico-chimiques) telles que toute modification de celles-ci implique (exigence de bijectivité) des modifications mesurables (présence/absence, modifications morphologiques ou comportementales, etc.) chez le taxon indicateur : « Indicator species is defined as a species (or species assemblage) that has particular requirements with regard to a known set of physical or chemical variables such that changes in presence/absence, numbers, morphology, physiology or behavior of that species indicate that the given physical or chemical variables are outside its preferred limits. » (JOHNSON et al. 1993).

MASON (1991) reprenant les propositions de PRICE (1978) insiste sur le fait qu'en matière de biosurveillance de la qualité des eaux douces, la présence ou l'absence d'un organisme doit être une fonction de la seule qualité de l'eau plutôt que de celle des facteurs mésologiques.

Sans discuter, en l'état actuel du raisonnement, la dernière affirmation sur le fond, on notera que pour les chercheurs anglo-saxons, l'absence est considérée comme informative (et stipulée comme telle), alors que BONIN & VÉDRENNE (1981) ou DELPECH et al. (1985) parmi d'autres français, insistent sur la seule notion de présence. Cette remarque est importante, puisque de nombreux indices biologiques reposent sur cette seule présence (voire sur l'abondance) des taxons, alors que les « double-absences » ne sont pas prises en compte par de nombreux indices de communauté (par exemple JACCARD 1900, 1901, 1902, 1908; SØRENSEN 1948), et que des espèces dites « rares » sont fréquemment éradiquées des analyses statistiques utilisant des méthodes phénétiques (GAUCH 1982).

À ce problème théorique s'en adjoignent deux autres : celui de l'incidence des facteurs écologiques, et celui de la problématique des « réponses » que des indicateurs biologiques peuvent donner face aux perturbations physico-chimiques du milieu colonisé. Le choix des paramètres et des taxons susceptibles d'être indicateurs est grandement facilité par l'utilisation de la méthode de synécoparimonomie (LAMBSHEAD & PATERSON 1986 ; BELLAN-SANTINI et al. 1994, 1996; BELLAN-SANTINI 1995 ; SALEN-PICARD et al. 1997 ; MASSELOT et al. 1997 ; NEL et al. 1998 ; MASSELOT et al. 2008, 2009) qui permet aisément (voir ci-après) de mettre en évidence les taxons congruents (en absence ou en présence, voire abondance) avec les résultats des analyses physico-chimiques réalisées in situ. Cette méthode permet également de s'abstraire des contraintes écologiques, sans que ne s'imisce de biais dû aux méthodes d'analyse employées.

Nous appellerons « taxon signifiant » (d'une association précise de paramètres physico-chimiques) une espèce potentiellement indicatrice d'une relation bijective entre sa présence (ou son absence) d'une station et cette association de paramètres physico-chimiques décelable au travers d'une congruence apparaissant dans l'écocoenogramme étudié, en l'absence du « bruit écologique » pouvant être induit par d'autres caractéristiques biotiques et abiotiques du milieu (dynamique fluviale, nature géologique du substrat, type de végétation, ressources trophiques, éclaircissement, etc.). Nous considérerons alors comme « bioindicateur » un taxon signifiant qui a été confirmé comme tel par des analyses écotoxicologiques.

2. Écologie des espèces : gradient longitudinal versus typologie

2.1. Le problème général

De nombreuses propositions de « zonation » des cours d'eau ont été tentées à partir du macrobenthos, afin d'en dégager des typologies. Si parmi les premiers, DODDS & HISAW (1925) ont travaillé sur une zonation altitudinale des Éphéméroptères, Plécoptères et Trichoptères dans les Montagnes Rocheuses, ils ont été suivis par de multiples auteurs, les uns s'attachant à des groupes d'espèces (par exemple : Trichoptera : ANDERWALD & WARINGER 1993 ; DÉCAMPS 1967 ; GUINAND et al. 1996 ; IVOL et al. 1997 ; MORETTI & CIANFICCONI 1984 ; STROOT 1984 ; Ephemeroptera : DEVAN 1986 ; GALDEAN 1992 ; GALDEAN et al. 1995 ; HAWKINS 1984 ; OLECHOWSKA 1982 ; Plecoptera : BERTHÉLEMY 1964 ; WARD 1982), les autres tentant d'établir des systèmes reposant sur l'ensemble de la macrofaune benthique (ALLAN 1975 ; BAUMGARTNER & WARINGER 1998 ; BRAUKMANN 1987 ; CHUTTER 1970 ; DUDGEON 1984 ; GIBON & STATZNER

1985 ; HABDJIA et al. 1997 ; HAWKES 1975 ; TOWNS 1979 ; WARD & STANFORD (1991). La discussion sur le « River Continuum Concept » sensu VANNOTE et al. (1980) mériterait sans aucun doute des travaux complémentaires, notamment après STATZNER & HIGLER (1986) et ceux qui ont suivi.

Une réflexion de type épistémologique sur la notion même de typologie, ou de zonation plus ou moins figée, s'impose également. Le « River Continuum Concept » est une succession de micro-zonations sous forme d'un gradient, qui sont des inductions, puisqu'elles passent du particulier au général, même si le « particulier » est mis en évidence sur plusieurs cas.

Cette notion d'induction, ou d'inférence inductive a été largement discutée et contestée par POPPER (1935-1968) dont il dit : « *Pour le justifier [le principe d'inférence inductive], nous devrions pratiquer des inférences inductives et pour justifier ces dernières, nous devrions assumer un principe inductif d'ordre supérieur et ainsi de suite. La tentative visant à fonder le principe d'induction sur l'expérience échoue donc puisque celle-ci doit conduire à une régression à l'infini* ». S'attacher à construire des typologies recouvre donc, par nature, un biais théorique. Rappelons que la méthode utilisée par la synécoparcimonie est hypothético-déductive, et donc ne contient pas d'hypothèses ad hoc.

2.2. Un exemple : la rivière Loue

Le but de ce chapitre est de confronter les mêmes données, issues des importants travaux de VERNEAUX (1973) et VERNEAUX & REZZOUK (1974), à deux types de méthodes d'analyse différents : celles, classiques, faisant appel aux techniques d'analyse phénétique, utilisées par les auteurs précités, et la synécoparcimonie. Le but est de vérifier s'il apparaît une véritable « typologie » de la rivière étudiée, quelle que soit la méthode d'analyse mise en oeuvre. VERNEAUX (1973) propose une étude du macrobenthos de 17 stations (notées S64 à S80) de la rivière Loue (Franche-Comté) d'une part en séparant Ephemeroptera, puis Plecoptera, puis Trichoptera et d'autre part en regroupant ces trois ordres d'insectes, tout en y adjoignant les poissons.

Quatre analyses factorielles de correspondances espèces-stations sont réalisées. Elles montrent toutes une forme caractéristique de répartition en parabole (figures 32 à 35 in VERNEAUX 1973). Le plan F1/F2 explique, dans le cas des Plécoptères 75,3 % de l'inertie, dans celui des Éphéméroptères 87,5 % de l'inertie, dans celui des Trichoptères 77,2 %, et enfin dans le regroupement EPT (Ephemeroptera + Plecoptera + Trichoptera) + poissons 89,3 % de l'inertie.

Rappelons, comme d'ailleurs l'indique très clairement VERNEAUX qui se réfère à MASSONIE et al. (1971), que la phase explicative vise à découvrir la signification des axes F1 et F2 en l'occurrence (qui est inconnue) et que cette recherche est effectuée « par voie déductive à partir de l'édifice mathématique utilisé et de la confrontation de la distribution des espèces et des paramètres ». Il en résulte la formulation d'hypothèses, puisque les significations présumées (MASSONIE et al. 1971) dépendent des rapports entre tous les caractères et tous les sujets, et ne peuvent donc présenter qu'un caractère synthétique, exprimant un complexe de relations et non l'influence directe de l'un ou l'autre des éléments. Cette mise en garde méthodologique est d'importance.

La globalisation ainsi rappelée est effectivement une des hypothèses de toute analyse phénétique. L'interprétation de la signification des axes F1, F2... Fn est soumise à l'expérience de l'expérimentateur, donc implicitement à sa subjectivité. Par ailleurs, les nuages de points selon les quatre AFC proposées se distribuent en « fer-à-cheval » (horseshoe ou effet Guttman). Cet

effet a été largement exposé et discuté par VOLLE (1993). BENZECRI (1984) montre que l'effet Guttman apparaît lorsque les facteurs issus d'un scalogramme (un scalogramme parfait montre une matrice en parallélogramme, c'est-à-dire que les principaux coefficients du tableau de données peuvent être rassemblés au voisinage de la diagonale, qui affecte alors la forme d'un parallélogramme) sont tous fonction polynomiale du premier d'entre eux. En d'autres termes, le deuxième facteur est une fonction polynôme du second degré du premier facteur, et sur le plan F1-F2 les points sont situés exactement sur une parabole. De même, le troisième facteur est une fonction du 3^{ème} degré du premier, et sur le plan F1-F3, la courbe coupe trois fois l'axe F1, etc. ESCOFIER & PAGES (1990) s'interrogent pour leur part sur l'utilité du facteur F2 puisque la double structure d'ordre est déjà visible sur le premier facteur. Dans le cas qui nous occupe, F2 explique seulement : 16,7 % de l'inertie chez les Plécoptères, contre 58,6 % pour F1 ; 28,2 % chez les Éphéméroptères, contre 59,3 % pour F1 ; 19,6 % chez les Trichoptères, contre 57,6 % pour F1 ; et 16,2 % pour l'ensemble avec les poissons, contre 72,6 % pour F1.

Une succession d'espèces par exemple ne peut, si un gradient continu existe au long d'un cours d'eau, que montrer cette forme de scalogramme parfait : les espèces inféodées aux parties les plus en amont disparaissent en aval, et les espèces présentes le plus en aval sont absentes en amont. Seules certaines espèces peuvent avoir une répartition « large » : c'est la base même des notions de sténoécie et d'euryécie.

Nous avons fait figurer (Fig. 1) l'AFC réalisée par VERNEAUX (1973) sur l'ensemble {Poissons + macroinvertébrés benthiques -EPT- de la rivière La Loue} en y adjoignant un ajustement parabolique montrant à l'évidence la présence de l'effet Guttman. Cet ajustement, calculé par régression linéaire selon les moindres carrés, sur les points de l'AFC, montre un coefficient de corrélation $R^2 = 0.87$ ($R = 0.93$), soit une bonne qualité d'ajustement. L'existence même de cet effet Guttman aurait dû attirer l'attention sur la continuité de la répartition (continuum), et interroger relativement à l'intérêt de toute typologie stricte, nécessairement simplificatrice. DIGBY & KEMPTON (1996) rappellent notamment que WILLIAMSON (1978) a reconnu que cet effet était dû à la présence d'un grand nombre de couples de stations sans espèces en commun (les « double-zéro » non pris en compte dans les indices de JACCARD ou de SØRENSEN). L'existence de cet artefact est une preuve de plus que la « double-absence » revêt pourtant un réel intérêt informatif, et ne doit pas être négligée dans les analyses synécologiques.

Une autre question préalable est de s'interroger sur l'utilisation d'outils statistiques, plus ou moins sophistiqués, qui « éloignent » de facto le chercheur de la matrice initiale, pour ne lui laisser à traiter que des graphes dont l'interprétation est soumise par nature à la subjectivité de l'expérimentateur. Si les remarques ci-dessus ressortent de l'analyse théorique, indispensable en préalable à toute poursuite de l'effort de recherche, elles conditionnent également les résultats obtenus à partir des outils utilisés.

Ainsi, à partir de cette AFC, Verneaux dégage-t-il quatre groupements (référéncés par des chiffres encadrés sur le graphe) :

- G1 : groupement du secteur des résurgences (S64) ;
- G2 : groupement des Gorges de Nouailles (S65 à S67) ;
- G3 : groupement du cours moyen (S68 et S69) ;
- G4 : groupement du cours inférieur (s70 à S78).

En termes de longueur respective des tronçons ainsi identifiés, G1 représente 0,2 % du cours total de la Loue, G2 = 8 %, G3 = 17% et G4 = 74,8 %. En termes d' « espèces-repères », Ver-

neaux dégage plusieurs taxons qui seraient descripteurs des groupements concernés (nous ne tenons pas compte de la subdivision ternaire de chaque groupement en « noyaux ») :

G1 : *Rhyacophila pubescens*, *Protonemura praecox*, *Protonemura brevistyla* ;

G2 : *Philopotamus montanus*, *Baetis alpinus*, *Protonemura meyeri*, *Rhyacophila tristis*, *Siphonoperla torrentium* ;

G3 : *Ecdyonurus dispar*, *Silo piceus* ;

G4 : *Leuctra geniculata*, *Ithytrichia lamellaris*, *Isoperla rivulorum*, *Micrasema setiferum*, *Goera pilosa*, *Besdolus imhoffi*, *Metalype fragilis*, *Ecdyonurus insignis*, *Habrophlebia lauta*, *Perla burmeisteriana*, *Agapetus delicatulus*, *Oligoneuriella rhenana*.

Une analyse complémentaire (paramètres/stations) est réalisée par Verneaux, qui tend à montrer que :

- G1 est étayé par la pente et l'altitude ;
- G2 par l'indice biotique ;
- G3 par les nitrites ;
- G4 par la section mouillée, le débit, la température, les chlorures, la DBO5, les phosphates et les sels ammoniacaux.

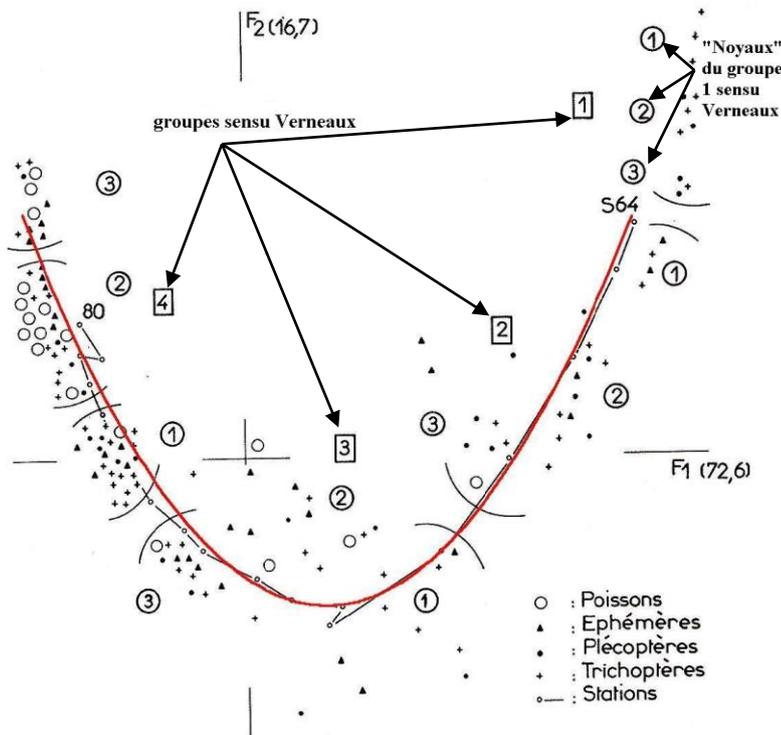


Figure 1. Analyse factorielle de correspondances espèces (Poissons + Éphémères + Plécoptères + Trichoptères) / stations sur la rivière Loue (France). D'après VERNEAUX (1973), modifiée.

La parabole ($R^2 = 0,87$) a été ajoutée (voir texte).

Figure 1. Factorial analysis of correspondence species (Pisces + Ephemeroptera + Plecoptera + Trichoptera) / sites on the Loue river (France). After VERNEAUX (1973), modified : parabola ($R^2 = 0,87$) added (see text).

D'emblée, plusieurs remarques nous apparaissent nécessaires :

- les données physico-chimiques ont également été traitées en terme d'analyse de correspondances (paramètres-stations), sur la base de valeurs moyennes relevées en période d'étiage ou de basses eaux durant le mois le plus chaud. Verneaux indique une « absence de structure » dans le graphe obtenu, soulignée par le fait que tous les paramètres participent à l'explication des axes (contributions très voisines). Il retient cependant une hiérarchisation des composantes mésologiques, et considère que, selon le « principe d'analogie » (découlant, selon lui, du « principe de causalité »), ces composantes doivent se retrouver dans la distribution des espèces, tout en admettant qu'« il n'est pas possible de préciser le niveau d'action de chaque composante le long de la structure biologique, et encore moins son rôle effectif au niveau de chaque espèce » ;

- G1 : la pente est liée à l'altitude de chacune des stations considérées, tout au long du cours d'eau ;

- G2 : l'indice biotique avait pour vocation de caractériser globalement, selon Verneaux, « l'aptitude du milieu au développement de la vie aquatique ainsi que d'estimer l'importance et l'extension d'une pollution ». Il est une fonction de la présence de macroinvertébrés en retenant des unités systématiques variables selon les groupes (exemples : les Plécoptères et les Éphéméroptères doivent être déterminés au genre, les Trichoptères à la famille, les Mollusques au genre ou à l'espèce selon le cas, les Nématodes et Hydracariens simplement en présence/absence). Sur le plan méthodologique, la caractérisation du groupement de taxons en G2 par référence à l'indice biotique induit une simple autocorrélation du modèle. Il ne peut donc avoir de valeur explicative ;

- G4 est étayé à la fois par des données physiques (section mouillée, débit, température) et des données chimiques (chlorures, DBO₅, phosphates et sels ammoniacaux). Les données physiques sont, comme indiqué pour G1, dépendantes essentiellement de l'altitude (donc pente, donc débit) et de la géologie (il s'agit d'un système karstique, donc avec pertes et résurgences). Plus généralement, les données essentielles relatives à la dynamique hydrologique qui sont pourtant déterminantes quant au fonctionnement biologique d'un écosystème lotique n'apparaissent pas clairement mises en évidence par cette typologie.

Les données chimiques mériteraient une analyse précise, car si une DBO₅ élevée par exemple a certes un impact sur la vie aquatique, la notion de durée d'exposition, qui est déterminante, ne peut apparaître (il faudrait des mesures en continu de l'intégralité des paramètres chimiques, ce qui est évidemment exclu pour des raisons de coûts).

UTILISATION DE LA SYNÉCOPARCIMONIE

Nous avons traité en synécoparcimonie la matrice proposée par VERNEAUX (1973) en codant les taxons uniquement en termes de présence/absence et en retenant un groupe externe hypothétique vide. Le logiciel Hennig86 a été utilisé, avec deux interfaces : Tree Gardener version 2.2. (RAMOS 1998) comme éditeur et interface avec le logiciel proprement dit, et TreeView version 1.5.2. Roderic D. M. Page (1998) comme éditeur pour la mise en forme des arbres. Afin d'éviter toute scénarisation superflue, aucune pondération n'a été imposée sur un quelconque des caractères (taxons). Une analyse exhaustive (« ie » pour « implicit enumeration ») a été faite systématiquement. Nous avons procédé exactement de la même manière que VERNEAUX (1973) pour les AFC : chaque ordre d'insectes est tout d'abord traité seul, puis un regroupement des trois ordres est effectué. Nous n'avons pas inclus les poissons, considérant que leur mobilité pouvait induire

des biais (autochtonie aux stations). De plus, notre propos se réduisait aux espèces benthiques, donc en contact avec le fond.

A) EPHEMEROPTERA

Le premier arbre (Fig. 2) repose sur les seuls Éphéméroptères. Un seul arbre plus parcimonieux est mis en évidence. Sa longueur est de 45 pas, l'indice de consistance (IC) est de 0,71 et l'indice de rétention (IR) est de 0,87. Ces valeurs sont révélatrices d'une bonne solidité de l'arbre.

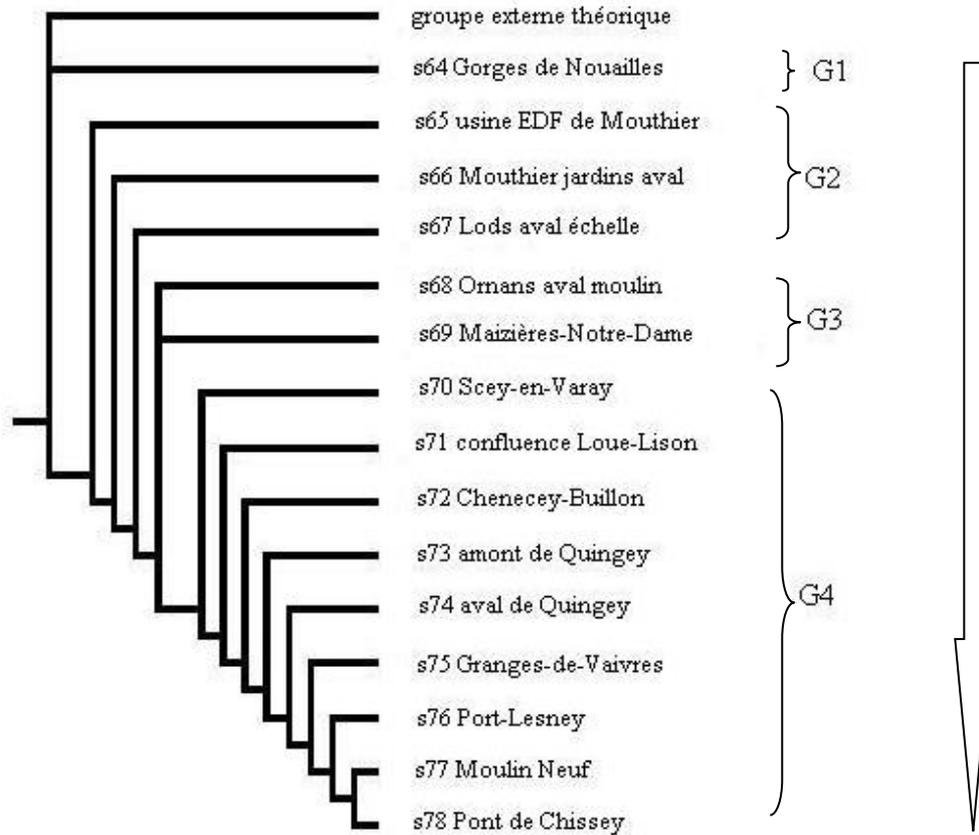


Figure 2. Arbre parcimonieux des Ephemeroptera de la Loue (données VERNEAUX 1973). Les "groupes" sensu Verneaux sont mentionnés, ainsi que la figuration du continuum qui apparaît clairement selon l'arbre.

Figure 2. Single parsimonious tree of the Ephemeroptera of the Loue (data VERNEAUX 1973). The "groups" sensu Verneaux are mentioned; a continuum appears clearly according to the tree.

On constate déjà l'existence d'un véritable continuum sur cet arbre, continuum remarquable, qui ne corrobore pas la structure « en groupes » au sens de l'interprétation de l'AFC.

B) PLECOPTERA

Un calcul similaire est réalisé pour les Plécoptères. Quarante-cinq arbres également parcimonieux ($L = 46$ pas; $IC = 0,56$; $IR = 0,81$) nécessitent le calcul d'un arbre de consensus strict, via l'option « nelsen » du logiciel utilisé (Fig. 3).

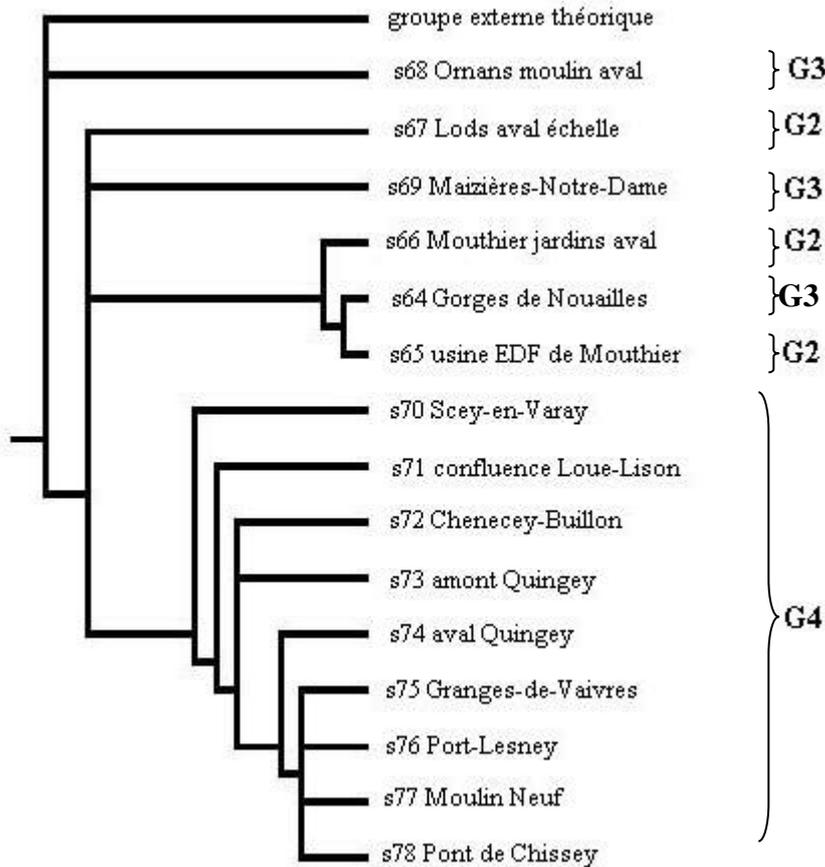


Figure 3. Arbre de consensus strict de 45 arbres également parcimonieux à partir des données "Plecoptera" de VERNEAUX (1973).

Figure 3. Strict consensus cenogram issued from 45 equally parcimonious trees (data: Plecoptera in VERNEAUX 1973).

Ici, contrairement à l'arbre construit à partir de la matrice « Ephemeroptera » seuls, d'une part le gradient amont-aval n'apparaît pas, mais les groupements de Verneaux (à l'exception du groupe G4) sont également disloqués. Plusieurs explications peuvent être suggérées :

- l'impossibilité de conclure (polytomies) est due à la présence (ou l'absence) de nombreux taxons de stations très différentes : *Brachyptera risi* est présent aux stations 67, 69, et dans tout

le groupe G4, mais absent de S68. Or, ce Plécoptère est considéré comme oligo/ β -mésosaprobe par MOOG (1995), avec une valence saprobique faible (1,4), suggérant une grande sensibilité aux pollutions organiques ; *Amphinemura sulcicollis* est également absent de la station 68 (oligo-saprobe, valence saprobique : 1,0) mais *Amphinemura triangularis* est présent dans cette station, alors que ses exigences saprobiques sont très proches, et sa valence inférieure à celle de *B. risi* (valence saprobique : 1,2).

- des groupes monocoenotiques restent bien étayés : par exemple [S66+(S64+S65)] par *Protonemura brevistyla* (xeno-oligosaprobe) et *Dinocras cephalotes*. De même, le groupe (S64 + S65) est le seul à être colonisé à la fois par *Perlodes jurassica* et *Protonemura praecox*. Enfin, *Leuctra geniculata* (β -mésosaprobe, valence saprobique = 2) soutient l'ensemble du groupe G4.

VERNEAUX (1973) a évoqué le problème de la station 68, estimant qu'elle était impactée par une pollution originare de la ville d'Ornans. Nous avons probablement une forte méconnaissance des exigences écologiques et biologiques des Plécoptères, ce qui fait que ce groupe est souvent considéré comme très polluo-sensible, alors que plusieurs travaux ont montré que les facteurs limitants de la présence de ces insectes seraient plutôt à rechercher au niveau du couple taux d'oxygénation/température (BRINCK 1949 ; GAUFIN & GAUFIN 1961 ; KNIGHT & GAUFIN 1966; MADSEN 1968; BENEDETTO 1970; NAGELL 1973).

C) TRICHOPTERA

De la même manière, un arbre a été construit pour les Trichoptères (Fig. 4). Un seul arbre plus parcimonieux se dégage, de longueur 74 pas, Indice de cohérence (IC) = 0,72 ; indice de rétention (IR) = 0,9. Ces résultats confirment un arbre bien étayé, avec peu d'homoplasies.

On constate que la succession des groupes selon Verneaux n'est pas congruente avec cet arbre, puisqu'il apparaît, à l'instar des Ephemeroptera, un véritable continuum au long de la Loue.

D) E-P-T (EPHEMEROPTERA + PLECOPTERA + TRICHOPTERA)

Pour avoir une vision plus globale de la biocénose benthique de la Loue, il était nécessaire de regrouper les trois ordres au sein d'une même matrice, et d'étudier les résultats obtenus. La matrice compte 16 stations, plus le groupe externe hypothétique, et 112 taxons. Quatre arbres minimaux sont obtenus (Longueur = 172, CI = 0,65 ; RI = 0,86). Un arbre de consensus strict est construit à partir de ces quatre arbres, sur lequel les congruences sont étudiées, caractère par caractère (Fig. 5). Nous y avons fait figurer, comme précédemment, les « groupes » sensu VERNEAUX (1973) aux fins de comparaison.

L'examen détaillé de l'arbre de consensus montre :

- la persistance du gradient de stations (continuum) selon le sens amont-aval ;
- la non-congruence (pas de groupes monocoenotiques) avec les groupes définis par Verneaux ;
- l'impossibilité de déterminer à quel niveau doit s'établir la « rupture » d'un groupe à l'autre, à l'exception du couple [S64 + S65] monocoenotique, mais situé « à cheval » sur deux groupes typologiques (G1 et G2) sensu Verneaux. Pour étayer le raisonnement, nous avons repris, caractère par caractère, ceux qui congruaient intégralement avec la topologie de l'arbre (83 taxons retenus sur 112 contenus dans la matrice initiale).

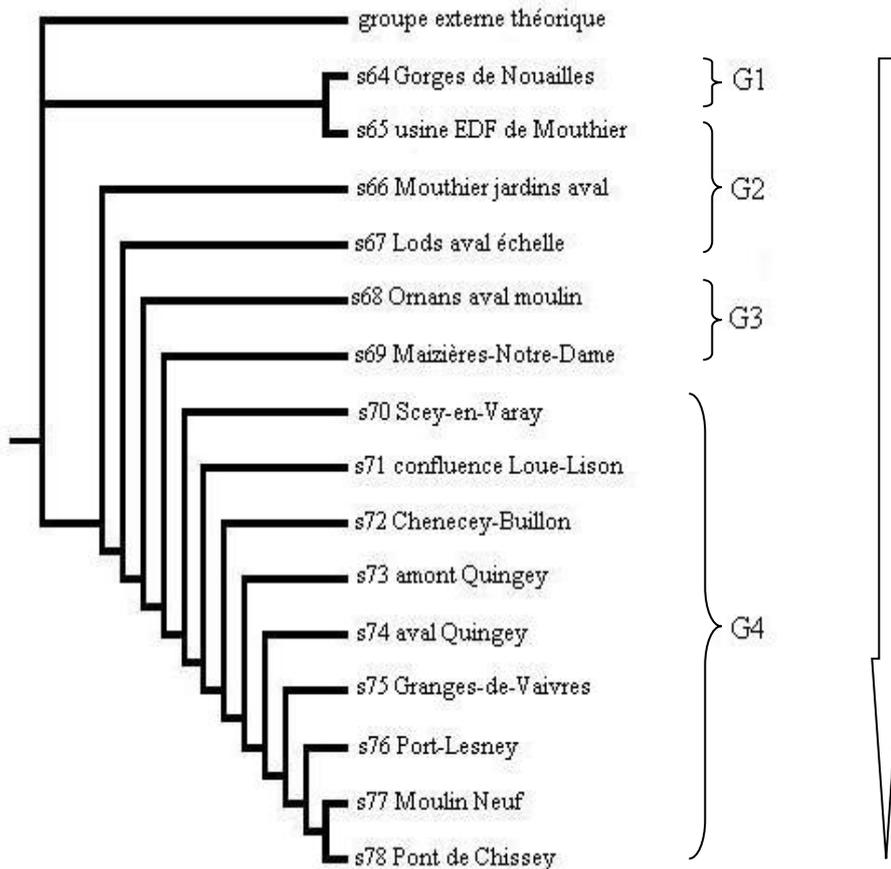


Figure 4. Unique arbre parcimonieux obtenu selon les données "Trichoptera" de VERNEAUX (1973).

Figure 4. Single parsimonious ctenogram obtained from the data "Trichoptera" in VERNEAUX (1973).

Le tableau 1 indique les espèces indicatrices du continuum. On note :

- une structure « en escalier » qui indique bien que des remplacements d'espèces existent de façon continue tout au long de la Loue ;
- une diagonale au sein de la matrice, confirmant que l'effet Guttman précédemment mentionné et pressenti en raison de l'ajustement de l'AFC considérée avec une parabole, est effectivement présent ;
- les groupements précédemment évoqués reposent sur des « espèces-repères » définies par Verneaux. Ainsi, pour G1 : *Rhyacophila pubescens*, *Protonemura praecox*, *Protonemura brevistyla* sont retenus. En admettant que G1 regroupe également la station 64 (puisque'il n'existe aucun taxon significatif de la seule station 64), les espèces-repères que nous avons obtenues par le biais de la synécoparcimonie sont : *Perlodes jurassica*, *Protonemura praecox*, *Tinodes dives*, *Crunoecia irrorata*. *Rhyacophila pubescens* et *Protonemura brevistyla* qui sont présentes certes en S64, mais aussi en S65 et S66.

ESPÈCES SIGNIFIANTES	STATIONS	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78
PLEC. <i>Perlodes jurassica</i>																
PLEC. <i>Protonemura praecox</i>																
TRIC. <i>Tinodes dives</i>																
TRIC. <i>Crunoecia irrorata</i>																
PLEC. <i>Protonemura brevistyla</i>																
PLEC. <i>Dinocras cephalotes</i>																
TRIC. <i>Rhyacophila pubescens</i>																
TRIC. <i>Plectrocnemia conspersa</i>																
TRIC. <i>Drusus mixtus</i>																
EPHE. <i>Nigrobaetis niger</i>																
EPHE. <i>Ecdyonurus forcipula</i>																
TRIC. <i>Philopotamus montanus</i>																
TRIC. <i>Ecclisopteryx guttulata</i>																
TRIC. <i>Potamophylax cingulatus</i>																
EPHE. <i>Baetis alpinus</i>																
EPHE. <i>Rhithrogena picteti</i>																
PLEC. <i>Protonemura meyeri</i>																
PLEC. <i>Isoperla grammatica</i>																
TRIC. <i>Agapetus fuscipes</i>																
TRIC. <i>Glossosoma bifidum</i>																
TRIC. <i>Silo nigricornis</i>																
TRIC. <i>Sericostoma personatum</i>																
PLEC. <i>Protonemura nimborum</i>																
TRIC. <i>Chaetopteryx villosa</i>																
TRIC. <i>Hydropsyche siltalai</i>																
EPHE. <i>Ecdyonurus venosus</i>																
PLEC. <i>Siphonoperla torrentium</i>																
TRIC. <i>Rhyacophila vulgaris</i>																
PLEC. <i>Dinocras megacephala</i>																
EPHE. <i>Habroleptoides confusa</i> (s. n. <i>modesta</i>)																
EPHE. <i>Rhithrogena semicolorata</i>																
EPHE. <i>Paraleptophlebia submarginata</i>																
TRIC. <i>Rhyacophila dorsalis</i>																
TRIC. <i>Cheumatopsyche lepida</i>																
TRIC. <i>Polycentropus flavomaculatus</i>																
TRIC. <i>Potamophylax latipennis</i>																
EPHE. <i>Baetis lutheri</i>																
TRIC. <i>Notidobia ciliaris</i>																
EPHE. <i>Ecdyonurus dispar</i>																
EPHE. <i>Rhithrogena beskidensis</i>																
PLEC. <i>Leuctra hippopus</i>																
TRIC. <i>Agapetus ochripes</i>																
TRIC. <i>Metatype fragilis</i>																
TRIC. <i>Goera pilosa</i>																
TRIC. <i>Silo piceus</i>																
TRIC. <i>Lasiocephala basalis</i>																
TRIC. <i>Athripsodes bilineatus</i>																
PLEC. <i>Leuctra geniculata</i>																
PLEC. <i>Isoperla obscura</i>																
TRIC. <i>Ithytrichia lamellaris</i>																
TRIC. <i>Hydroptila vectis</i>																
TRIC. <i>Micrasema setiferum</i>																
TRIC. <i>Athripsodes albifrons</i>																
TRIC. <i>Ceraclaea dissimilis</i>																
EPHE. <i>Baetis fuscatus</i>																
EPHE. <i>Electrogena lateralis</i>																
PLEC. <i>Besdolus imhoffi</i>																
PLEC. <i>Perla burmeisteriana</i>																
PLEC. <i>Chloroperla tripunctata</i>																
TRIC. <i>Agapetus delicatulus</i>																
TRIC. <i>Hydroptila sparsa</i>																
TRIC. <i>Lepidostoma hirtum</i>																
EPHE. <i>Ecdyonurus aurantiacus</i>																
EPHE. <i>Habrophebia lauta</i>																
PLEC. <i>Taeniopteryx schoenemundi</i>																
TRIC. <i>Chimarra marginata</i>																
TRIC. <i>Psychomyia pusilla</i>																
TRIC. <i>Athripsodes aterrimus</i>																
TRIC. <i>Halesus tessellatus</i>																
TRIC. <i>Oecetis testacea</i>																
EPHE. <i>Ecdyonurus insignis</i>																
TRIC. <i>Athripsodes cinereus</i>																
TRIC. <i>Mystacides azurea</i>																
EPHE. <i>Ephemera vulgata</i>																
EPHE. <i>Baetis buceratus</i>																
EPHE. <i>Potamanthus luteus</i>																
EPHE. <i>Siphonurus lacustris</i>																
TRIC. <i>Oecetis notata</i>																
EPHE. <i>Oligoneuriella rhenana</i>																
EPHE. <i>Heptagenia sulphurea</i>																
TRIC. <i>Cyrnus trimaculatus</i>																

Tableau 1. Espèces significantes du continuum sur la Loue, données VERNEAUX (1973).

Table 1. Significant species of the continuum on the Loue, data VERNEAUX (1973).

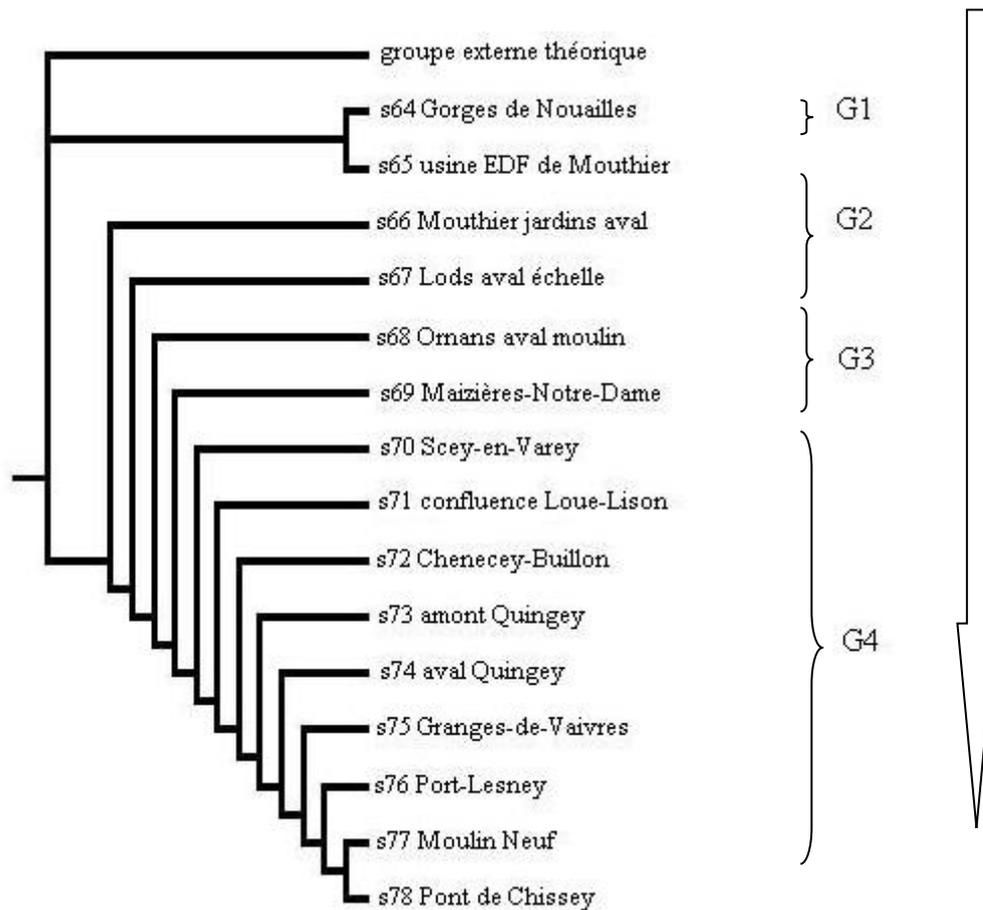


Figure 5. Arbre de consensus de 4 arbres également parcimonieux (Ephemeroptera + Plecoptera + Trichoptera) construit à partir des données de VERNEAUX (1973) sur la rivière Loue.

Figure 5. Strict consensus cenogram issued from 4 equally parcimonious trees (Ephemeroptera + Plecoptera + Trichoptera) obtained from the data of VERNEAUX (1973) on the Loue river.

- pour le groupe G2 (stations S65 à S67), les espèces-repères retenues par Verneaux sont *Philopotamus montanus*, *Baetis alpinus*, *Protonemura meyeri*, *Rhyacophila tristis* et *Siphonoperla torrentium*. Pour nous, soutiennent le groupe S64 à S67 : *Nigrobaetis niger*, *Ecdyonurus forcipula* et *Philopotamus montanus*. *Baetis alpinus* se rencontre de S64 à S69, *Protonemura meyeri* de S64 à S71, *Rhyacophila tristis* ne peut être retenue puisque, présente de S64 à S67, elle est absente de la station 68 et réapparaît de S69 à S71 ; *Siphonoperla torrentium* se rencontre de la station 64 à la station 74;

- pour le groupe G3, *Ecdyonurus dispar* et *Silo piceus* sont considérées comme « espèces-repères ». Or, *E. dispar* tout comme *S. piceus* sont présents sur l'ensemble de l'aval de la Loue, à

partir de la station 68, ce qui ne confère aucun caractère informatif particulier à ces deux taxons pour les stations constituant le groupe G3 ;

- pour le groupe G4 (à partir de la station 70 jusqu'au terme), les « espèces-repères » sont, d'après Verneaux : *Leuctra geniculata*, *Ithytrichia lamellaris*, *Isoperla rivulorum*, *Micrasema setiferum*, *Goera pilosa*, *Besdolos imhoffi*, *Metalype fragilis*, *Ecdyonurus insignis*, *Habrophlebia lauta*, *Perla burmeisteriana*, *Agapetus delicatulus* et *Oligoneuriella rhenana*. Or, par exemple, *Goera pilosa* et *Metalype fragilis* apparaissent dès la station 68 ; *Besdolos imhoffi*, *Agapetus delicatulus* et *Perla burmeisteriana* ne sont présents qu'à partir de S71 ; *Ecdyonurus insignis* est présent seulement à partir de la station 74, *Habrophlebia lauta* à partir de la station 72, *Oligoneuriella rhenana* sur les seules stations 77 et 78. Par contre, *Isoperla obscura*, *Hydroptila vectis*, *Athripsodes albifrons*, *Ceraclea dissimilis* ne sont pas cités, alors qu'ils soutiennent parfaitement le groupement G4 sensu Verneaux. Il est donc difficile de retenir des « espèces-repères » qui ne repèrent pas le groupement exact auquel elles sont assimilées.

Ces exemples montrent que la stratégie de « groupements » élaborée à partir de l'outil utilisé est inadéquate. Il existe bien un réel continuum sur la Loue, et les taxons significatifs en termes d'écologie sont les 83 que nous avons fait figurer au Tableau 1. Il reste à étudier ce continuum, en le mettant en relation avec notamment les caractéristiques hydrologiques de la rivière, qui semblent être les éléments structurants de la communauté benthique.

Nous avons traité, sous forme d'attributs de l'arbre de consensus, plusieurs des caractères hydrologiques retenus par Verneaux, en respectant le codage par classes que cet auteur a utilisé :

- altitude (a) en mètres: 1 pour $a \leq 200$; 2 pour $200 < a \leq 300$; 3 pour $300 < a \leq 450$; 4 pour $450 < a \leq 700$;
- pente (p) en ‰ : 1 pour $p \leq 1$; 2 pour $1 < p \leq 2,5$; 3 pour $2,5 < p \leq 10$; 4 pour $10 < p \leq 40$;
- section mouillée à l'étiage (sm) en m² : 1 pour $sm \leq 1$; 2 pour $1 < sm \leq 10$; 3 pour $10 < sm \leq 50$; 4 pour $50 < sm \leq 100$; 5 au-delà ;
- débit moyen minimum mensuel (dm) en m³/s : 1 pour $dm \leq 0,1$; 2 pour $0,1 < dm \leq 1$; 3 pour $1 < dm \leq 5$; 4 pour $5 < dm \leq 25$; 5 au-delà ;
- température moyenne maximale mensuelle de l'eau (t) en °C : 1 pour $t \leq 10$; 2 pour $10 < t \leq 13$; 3 pour $13 < t \leq 16$; 4 pour $16 < t \leq 19$; 5 au-delà.

Plusieurs écocoenogrammes ont ainsi été édités, pour chacun des attributs ci-dessus, auxquels on a adjoint une recherche de convergences avec la distance à la source (Ds) en km, codée : 0 pour $Ds \leq 10$; 1 pour $10 < Ds \leq 20$; 2 pour $20 < Ds \leq 30$; 3 pour $30 < Ds \leq 40$; 4 pour $40 < Ds \leq 50$; 5 pour $50 < Ds \leq 60$; 6 pour $60 < Ds \leq 70$; 7 pour $70 < Ds \leq 80$; 8 pour $80 < Ds \leq 90$; 9 au-delà. Les six écocoenogrammes ainsi calculés sont regroupés Fig. 6 (pp 63-64). Il existe un gradient net entre l'arbre de consensus et l'attribut « altitude », qui montre bien que la présence/absence du macrobenthos considéré (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera), qui a été utilisé pour construire les arbres, dépend bien du gradient altitudinal (la simplification par « classes », substituant des valeurs discrètes à une donnée continue qu'est l'altitude, est nécessaire pour une vision synthétique du problème).

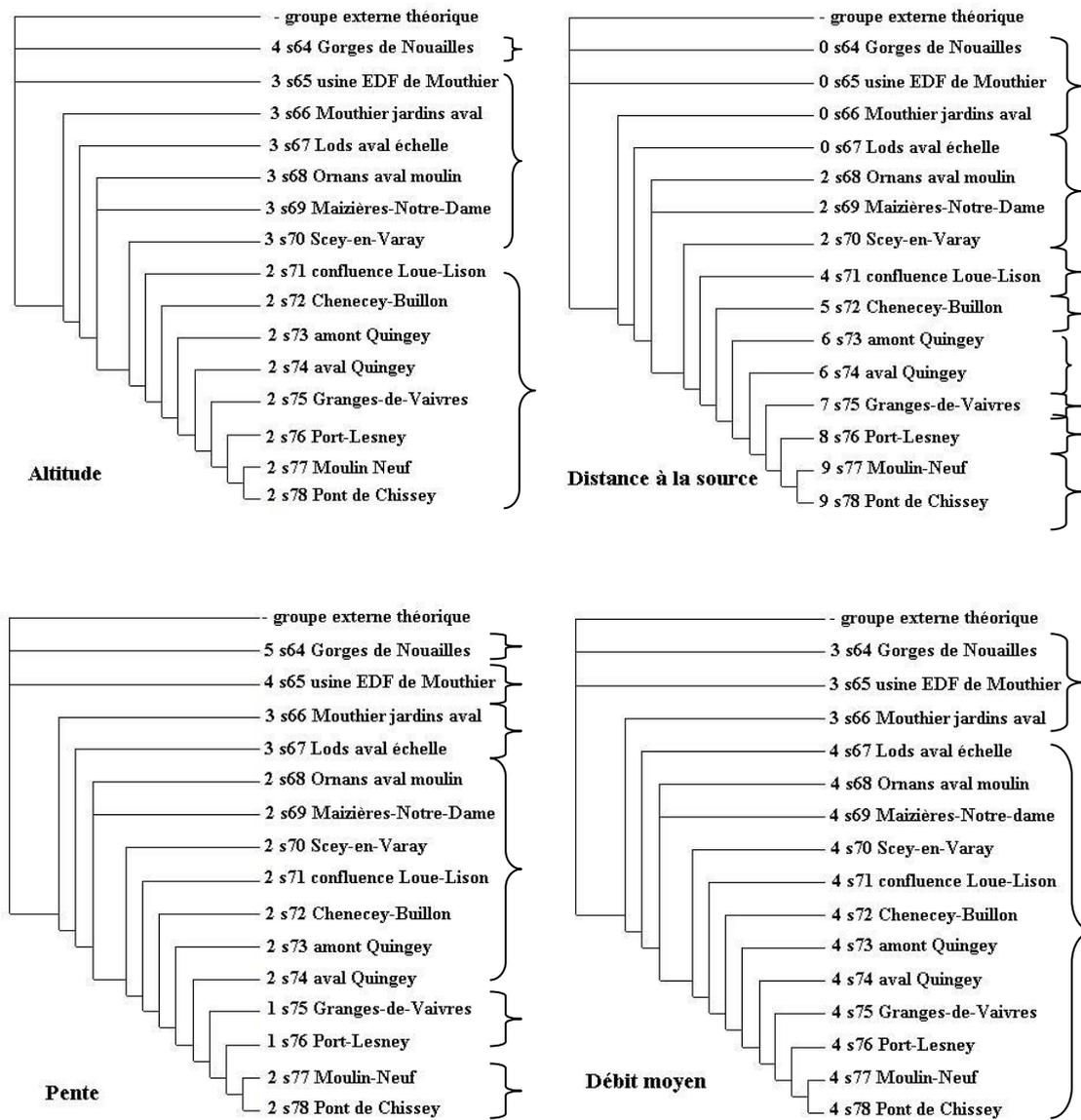
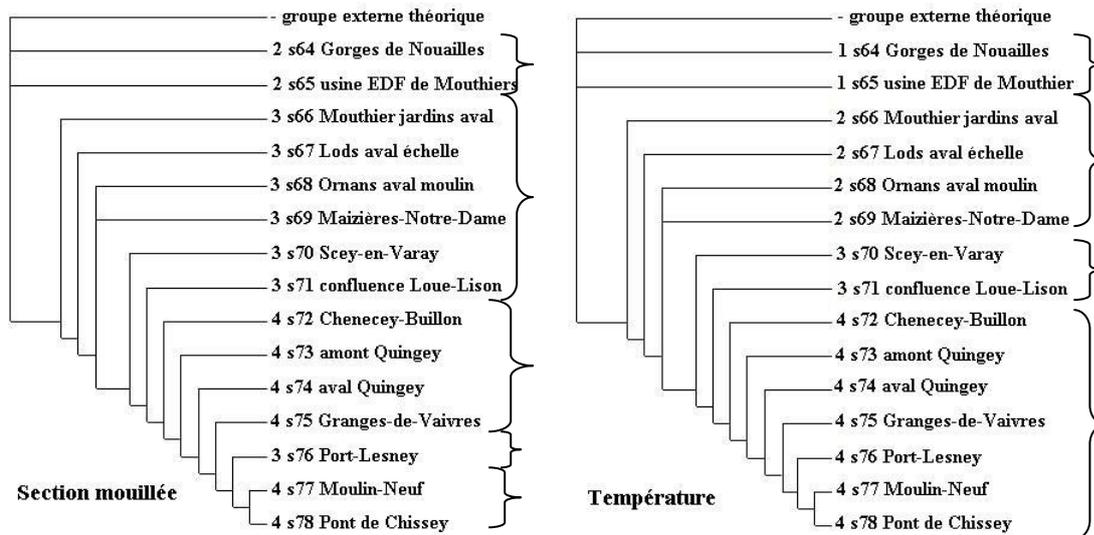


Figure 6 (pp 125-126). Six écocoenogrammes sur la Loue (données VERNEAUX 1973). On a fait apparaître les congruences de l'arbre de consensus strict avec six attributs (codage avant le code station, voir texte).

Figure 6 (pp 125-126). Six ecocoenograms on the Loue (data VERNEAUX 1973). See the congruences of the strict consensus cenogram with six attributes (coding before the site code, see text).



En ce qui concerne l'attribut « pente », si l'on note, là encore, la persistance du gradient précédemment évoqué, les stations 75 et 76 semblent faire exception. En fait, la variation est faible avec la station qui précède (station 74 : aval Quingey), mais plus importante avec la station suivante sur la Loue, qui a « bénéficié » là (VERNEAUX 1973) de travaux de recalibrage et de redressement qui ont accru artificiellement la pente et de facto la vitesse. C'est donc plus l'accroissement de pente aux stations 77 et suivantes qui est une anomalie, que la diminution, toute relative, qui apparaît sur l'écoconogramme aux stations 75 et 76 en amont. Le Tableau 2 fait apparaître la variation théorique de la vitesse aux stations concernées. Il en est de même pour la section mouillée à l'étiage, la station 76 - qui paraît effectivement ne pas correspondre au rigoureux gradient qui se dégage de l'ensemble - ayant pâti des effets d'une gestion anthropique du cours de la Loue.

	débit moyen (dm) minimum mensuel en m ³	section mouillée à l'étiage (sm) en m ²	Vitesse théorique (dm/sm) en m.s ⁻¹	Pente à la station (pour mémoire) en ‰
Station 74	19,2	62	0,31	1,4
Station 75	19,6	57	0,34	1
Station 76	20,8	49	0,42	1
Station 77	20	51	0,39	2

Tableau 2. Vitesse théorique du courant de la Loue aux stations 74 à 77
(données dm et sm : VERNEAUX 1973).

Table 2. Theoretical current speed of the Loue at stations 74 to 77
(data dm and sm: VERNEAUX 1973).

En ce qui concerne enfin l'attribut « température de l'eau », là encore c'est un gradient rigoureux qui est mis en évidence, et non une congruence avec les « groupes » de Verneaux, puisqu'il n'apparaît aucun groupe monocoenotique sur l'arbre de la Fig. 5. Reste à examiner quelles sont les espèces qui peuvent représenter un potentiel informatif (espèces éco-informatives) relativement à ce gradient (taxons révélateurs d'un milieu), et à s'interroger sur les espèces pouvant revêtir un aspect « signifiant » au sens défini précédemment.

Espèces éco-informatives

Nous nommons « espèces éco-informatives » des espèces qui montrent une congruence rigoureuse avec la dynamique donc la morphologie du cours d'eau, appréhendée ici en termes d'altitude aux stations étudiées, de débit, de pente, de section mouillée à l'étiage et de distance aux sources. Ces informations doivent être traitées à partir de données issues d'études par bassins versants, et étayées par une analyse stricte au travers d'un arbre. La nature bijective de la relation est ici primordiale. Dans des travaux ultérieurs, d'autres données hydrodynamiques seront nécessaires, telles l'ordination du réseau considéré (HORTON 1945 ; STRAHLER 1957 par exemple), nature géologique des fonds, rugosité du lit, vitesse critique d'érosion (on trouvera une analyse de ce paramètre in BRAVARD & PETIT (2000), affectation du sol et nature de la ripisylve, etc.

Une proposition parmi d'autres de paramètres pertinents a également été donnée par THOMSON et al. (2001). Sur la Loue, en ce qui concerne les stations S64 et S65, la présence à la fois de *Perlodes jurassica*, *Protonemura praecox*, *Tinodes dives*, *Crunoecia irrorata* est étayée par les attributs [(température maximale mensuelle de l'eau < 10°C) ∩ (section mouillée à l'étiage ≤ 10 m²)]. Jusqu'à la station 67, conjointement *Nigrobaetis niger*, *Ecdyonurus forcipula* et *Philopotamus montanus* congruent avec [(Distance à la source < 10 km) ∩ (pente ≥ 10 ‰)]. *Rhithrogena picteti* (stations 64 à 70) est informative d'[(altitude > 300m) ∩ (distance aux sources ≤ 30 km)]. Ces dernières données sont corroborées par HAYBACH (1998) qui note sa présence de l'épirithral dans le Palatinat (Allemagne) entre 526 et 270 m d'altitude, avec exceptionnellement quelques rares présences jusqu'à 104 m. En Suisse, toute proche de la Loue, *R. picteti* est considérée comme une sous-espèce de *R. iridina* (voir SARTORI & LANDOLT 1999), cette dernière étant définie comme caractéristique de l'épi- et du méta-rhithral, avec une préférence altitudinale inférieure à 1000 m. Le statut taxonomique exact de *Rhithrogena iridina* en Suisse serait probablement à revoir. Le couple [(température maximale mensuelle de l'eau ≤ 16°C) ∩ (section mouillée à l'étiage ≤ 50 m²)] soutient la présence conjointe jusqu'à la station 71 de *Protonemura meyeri*, *Isoperla grammatica*, *Agapetus fuscipes* et *Glossosoma bifidum*. En ce qui concerne la Basse-Loue (à partir de la station 72), le groupement *Ecdyonurus aurantiacus*, *Habrophlebia lauta*, *Taeniopteryx schoenemundi*, *Chimarra marginata*, *Psychomyia pusilla* et *Athripsodes aterrimus* est étayé par [(température maximale mensuelle de l'eau > 16°C) ∩ (section mouillée à l'étiage > 50 m²) ∩ (distance à la source ≥ 40 km)].

L'adjonction, déjà mentionnée, d'autres attributs hydrologiques permettrait de conforter l'analyse. Sur le plan de la biosurveillance de la Loue, la disparition d'une espèce « éco-informative » d'une station peut être due :

- soit à une modification structurale à vérifier. Dans ce cas s'applique la bijectivité de la relation ; donc si $\tau \rightarrow P$, alors « non- τ » \rightarrow « non-P », où τ est la présence de l'espèce considérée et P, le ou les paramètres structuraux associé(s).

- soit à une atteinte de nature éventuellement anthropique (chimique par exemple) qu'il conviendrait de cerner, si aucun des paramètres P n'est affecté. C'est là que s'effectue le « basculement » entre une espèce « éco-informatrice » et un taxon significatif, c'est-à-dire affecté par un élément externe, non encore connu, ou non encore confirmé par des études ad hoc. Ces perturbations dans les biocénoses de taxons « éco-informatifs » nécessitent également la vérification de la présence des taxons significatifs tels que définis précédemment.

Taxons significatifs pour la Loue

Sur l'ensemble des EPT aux stations, on constate qu'une dizaine d'espèces sont présentes tout au long de la Loue : Ephemeroptera : *Ephemera danica*, *Alainites muticus*, *Baetis rhodani*, *Serratella ignita* ; Plecoptera : *Leuctra fusca* ; Trichoptera : *Hydropsyche pellucidula*, *Brachycentrus subnubilus*, *Anabolia nervosa*, *Halesus radiatus*, *Odontocerum albicorne*.

Ces dix espèces n'étant pas sensibles aux caractéristiques uniquement mésologiques de la Loue, leur absence d'une station est alors significative d'un impact probable. Tous ces taxons ont été évalués sur le plan de leurs affinités saprobiques (MOOG 1995) (voir Tableau 3). On constate que, sur le plan de la sensibilité aux pollutions organiques, les dix taxons précités possèdent des valences saprobiques allant de 1,2 pour *O. albicorne* à 2,1 pour *B. rhodani* par exemple (les faibles valeurs correspondant à une forte polluosensibilité).

ORDRE	Espèce	Préférence saprobique	Valence saprobique
EPHE	<i>Ephemera danica</i>	β-mésosaprobe	1,8
EPHE	<i>Alainites muticus</i>	oligo/β-mésosaprobe	1,4
EPHE	<i>Baetis rhodani</i>	β-mésosaprobe	2,1
EPHE	<i>Serratella ignita</i>	oligo/β-mésosaprobe	2,1
PLEC	<i>Leuctra fusca</i>	β-mésosaprobe	2
TRIC	<i>Hydropsyche pellucidula</i>	β-mésosaprobe	2,1
TRIC	<i>Brachycentrus subnubilus</i>	β-mésosaprobe	2,1
TRIC	<i>Anabolia nervosa</i>	β-mésosaprobe	2,1
TRIC	<i>Halesus radiatus</i>	oligo/β-mésosaprobe	1,5
TRIC	<i>Odontocerum albicorne</i>	oligosaprobe	1,2

Tableau 3. Valences et affinités saprobiques sensu MOOG (1995) des dix taxons "signifiants" sur la Loue.

Table 3. Saprobic affinities and valencies sensu MOOG (1995) of the ten "significant" taxa on the Loue.

Hormis ces sensibilités à de simples pollutions organiques, quelques taxons de cette liste ont fait l'objet d'études écotoxicologiques ou d'études in situ documentées avec des données physico-chimiques :

- *Ephemera danica* (sensibilité au DDT et aux PCB, SVENSSON & SÖDERGREN 1973 ; sensibilité au pH, NO²⁻, NO³⁻, NH⁴⁺, PO₄³⁻, VIDINOVA & RUSSEV 1997) ;

- *Baetis rhodani* (Phénols, GREEN et al. 1985 ; KHATAMI et al. 1998 ; Lindane, GREEN et al. 1986 ; Acrylamide, BROWN et al. 1982 ; Cadmium, WILLIAMS et al. 1985);
- *Serratella ignita* (Cadmium, WILLIAMS et al. 1985 ; sensibilité au pH, NO²⁻, NO³⁻, NH⁴⁺, PO₄³⁻, VIDINOVA & RUSSEV 1997) ;
- *Hydropsyche pellucidula* (composés chlorés, CAMARGO 1991 ; fluorés, CAMARGO et al. 1992) par exemple.

Des études relatives à l'acidification des cours d'eau montrent des tolérances à des variations du pH qui diffèrent selon les macroinvertébrés considérés. Ainsi, RADDUM & FJELLHEIM (1984) indiquent une tolérance jusqu'à un pH de 6 voire jusqu'à 5,5 pour *Baetis rhodani*, de 6 pour *Alainites muticus*, mais se limitent au niveau générique pour *Halesus* (tolérance jusqu'à pH = 5) et *Hydropsyche* (tolérance jusqu'à pH = 5,2 environ). DANGLES & GUEROLD (2000) indiquent que *Serratella ignita* et *A. muticus* sont absents de stations à pH particulièrement bas (pH < 5) dans les Vosges. En ce qui concerne les Trichoptères, *Anabolia nervosa* et *Halesus radiatus* ont été étudiés parmi 51 espèces par VERDONSCHOT & HIGLER (1992), notamment relativement à leurs tolérances au pH et à l'ion NH⁴⁺. Les notions d'« optimum » et de « tolérance » telles que mentionnées par ces auteurs sont assimilables respectivement à la moyenne et à l'écart-type des distributions étudiées, considérées comme obéissant à une loi normale, ce qui, pour un intervalle de confiance à 0,95 donnerait :

- pour le pH : *A. nervosa* : 6,3 < opt < 8,7 et *H. radiatus* : 6,5 < opt < 7,7;
- pour NH⁴⁺ : *A. nervosa* : 0 < opt < 2,19 et *H. radiatus* : 0 < opt < 0,57 (Tableau 4).

	pH		NH ⁴⁺	
	Optimum	Tolérance	Optimum	Tolérance
<i>A. nervosa</i>	7,5	0,6	0,93	0,63
<i>H. radiatus</i>	7,1	0,3	0,21	0,18

Tableau 4. Sensibilités comparées d'*Anabolia nervosa* et d'*Halesus radiatus* au pH et à NH⁴⁺ selon VERDONSCHOT & HIGLER (1992).

Table 4. Comparative sensitivities of *Anabolia nervosa* and *Halesus radiatus* to pH and NH⁴⁺ according to VERDONSCHOT & HIGLER (1992).

La mise en évidence de la dizaine de taxons spécifiques précités, potentiellement informatifs sur le plan de la toxicité des éventuels impacts, nous semble revêtir, pour le suivi de la rivière la Loue, un intérêt non négligeable dans la perspective de la mise en place de protocoles écotoxicologiques.

3. Conclusion

De très nombreux travaux ont prouvé que les macroinvertébrés benthiques, et singulièrement les larves d'Insectes Éphéméroptères, Plécoptères et Trichoptères étaient de puissants outils d'évaluation qualitative des milieux aquatiques. LENAT (1988) a par exemple montré qu'il existe une corrélation très forte (R² = 0,84 ; p < 0,0001) entre la richesse en Éphémères, Plécoptères et Trichoptères, et la qualité de l'eau (indice WQI, Water Quality Index, reposant uniquement sur

des paramètres chimiques) des stations étudiées. Malgré les travaux fondamentaux de BELLAN (1984) et BLANDIN (1986) qui se sont attachés à proposer des définitions rigoureuses et prudentes du terme « bioindicateur », la littérature fourmille de travaux qui confondent « indication », « évaluation », « information », « surveillance », « marqueurs », « prévision », etc. Ces confusions nécessitent à notre sens que soit mieux précisé le sens des expressions employées, notamment à la lumière des apports de la synécoparcimonie, qui permet, on l'a vu plus haut, de mettre en évidence les « calques » qui se superposent et desquels se déduit la présence ou l'absence des taxons.

Cette démarche épistémologique, abondamment et judicieusement développée précédemment par BLANDIN (*ibid.*), nous semble effectivement indispensable : toute démonstration nécessite ex ante que soient établis les prolégomènes sur lesquels elle s'appuiera, faute de quoi s'insinue dans le discours scientifique une « cacophonie sémantique » qui aboutit à ce que personne ne parle rigoureusement des mêmes problèmes, ni ne répond aux mêmes questions, quand elles sont explicitement formulées... À ce problème de terminologie s'ajoutent à la fois celui des domaines de validité des études diverses sur le sujet, et celui des outils d'analyse employés.

En ce qui concerne les domaines de validité, veut-on « connaître le fonctionnement d'un écosystème à partir d'espèces repères », « évaluer la qualité écologique du milieu », « mesurer la santé d'un écosystème donné », « construire un outil d'évaluation qualitatif de l'eau pour les gestionnaires » par exemple ? De la pertinence de la question exacte, et formulée précisément, dépend la nature des réponses à donner, et les protocoles à appliquer. Le problème de savoir s'il existe ou non une typologie des rivières, une zonation longitudinale, un continuum, etc. est un exemple de ce type de question, auquel la réponse en termes de démarche scientifique sera différente de celle donnée à la question consistant à rechercher « quels organismes peuvent nous informer sur la présence de métaux lourds dans les sédiments de la rivière X ? », par exemple. La première question à se poser, avant de choisir une méthode d'analyse, est d'en évaluer le champ d'application et le domaine de validité (donc ses limites...) et sa cohérence en termes de logique pure. C'est le problème par exemple des méthodes strictement inductives, des analyses multivariées diverses, des approches probabilistes, des méthodes phénétiques – quelle distance ? Quelle méthode d'agglomération ? Pourquoi ? – parmi de nombreuses autres. La question épistémologique s'applique donc également et rigoureusement ex ante également dans ce domaine, puisque du choix de la méthode vont dépendre les résultats obtenus. La (Les) réponse(s) à ces préalables méthodologiques nous semble(nt) être d'une importance cruciale, au sens étymologique, pour poursuivre tout travail de synécologie, et pour ses conséquences en termes d'applications. Un autre aspect nous apparaît gravement négligé, malgré les nombreux travaux de STATZNER (1981, 1997), STATZNER & HIGLER (1985, 1986), STATZNER et al. (1988, 1994, 1997) par exemple, qui concernent l'impact de la dynamique fluviale sur les populations de macro-invertébrés benthiques, tant en termes de composition spécifique de la biocénose qu'en abondance. L'existence d'un « pont » entre les hydrologues, géomorphologues, et hydrobiologistes nous apparaît fondamentale, d'autant que les atteintes anthropiques à la dynamique fluviale (et partant, à la mise en mouvement des sédiments) ont été tout récemment bien mises en lumière par les travaux du Conseil Supérieur de la Pêche (actuellement ONEMA). Ces travaux analysent les rivières en termes de « contextes », actuellement exclusivement piscicoles, mais sans doute propres à évoluer vers le macrobenthos.

Si nous ne doutons pas que les macroinvertébrés benthiques puissent concourir à la mise en place d'outils performants, leur utilisation pose néanmoins d'autres problèmes notamment d'échantillonnage le plus exhaustif possible, les espèces dites « rares » étant porteuses

d'informations pertinentes. Un axe intéressant de travail peut être constitué par un échantillonnage de la mosaïque des micro-milieus sensu BEISEL (1996) ou BEISEL et al. (1998a, 1998b) par exemple, couplé avec la construction d'une courbe de biodiversité. Celle-ci implique cependant une bonne connaissance des taxons par les expérimentateurs, et partant, une formation ad hoc en matière de systématique.

Travaux cités

- ALLAN, J. D. 1975. Faunal replacement and longitudinal zonation in an alpine stream. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **19**: 1646-1652.
- AMIARD, J.-C., T. CAQUET & L. LAGADIC. 1997. Les biomarqueurs parmi les méthodes d'évaluation de la qualité de l'environnement. Pp XXI-XXXI in Lagadic L., Caquet T., Amiard J.-C. & Ramade F. (eds) : *Utilisation de biomarqueurs pour la surveillance de la qualité de l'environnement*. Tec & Doc. Londres, Paris, New-York, 320 pp.
- ANDERWALD, P. H. & J. A. WARINGER. 1993. Inventory of the trichoptera species of the Danube and longitudinal zonation patterns of caddisfly communities within the Austro-Hungarian part. *Archiv für Hydrobiologie*, Supplementband **101**: 35-52.
- BAUMGARTNER, A. & J. A. WARINGER. 1998. Longitudinal zonation and life cycles of macrozoobenthos in the Mauerbach near Vienna Austria. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, **82**: 379-394.
- BEISEL, J.-N. 1996. *Microrépartition des invertébrés benthiques en eau courante : caractéristiques des microhabitats et organisation de leurs peuplements*. Thèse de doctorat, Université de Metz. 259 pp.
- BEISEL, J.-N., P. USSEGLIO-POLATERA, S. THOMAS & J.-C. MORETEAU. 1998a. Influence de l'échantillonnage des communautés macrobenthiques sur l'évaluation de la qualité biologique d'un cours d'eau. *Annales de Limnologie*, **34** (4) : 445-454.
- BEISEL, J.-N., P. USSEGLIO-POLATERA, S. THOMAS & J.-C. MORETEAU. 1998b. A method to describe substrate heterogeneity at a microhabitat scale. First results on relationships with macroinvertebrate community structure. Pp 39-46 in G. Bretschko & J. Helesik (eds): *Advances in River Bottom Ecology*, Backhuys Publ., Leiden.
- BELLAN, G. 1984. Indicateurs et indices biologiques dans le domaine marin. *Bulletin d'Ecologie*, **15** (1) : 13-20.
- BELLAN-SANTINI, D. 1995. Faune d'invertébrés du peuplement à *Caulerpa taxifolia*. Données préliminaires pour les Côtes de Provence (Méditerranée nord-occidentale). *Biologie Marine Méditerranéenne*, **2** : 635-643.
- BELLAN-SANTINI, D., P. ARNAUD & G. BELLAN. 1996. Affinités entre peuplements méditerranéens benthiques avec et sans *Caulerpa taxifolia*. Pp 387-390 in Ribera M.A., Ballesteros E., Boudouresque C.F., Gomez A. & Gravez V. (eds) : *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*. Publ. Univ. Barcelona.
- BELLAN-SANTINI, D., J.-C. DAUVIN & G. BELLAN. 1994. Analyse de données en écologie benthique: utilisation de la méthode de l'analyse de parcimonie. *Oceanologica Acta*, **17** (3): 331-340.
- BENEDETTO, L. A. 1970. Observations on the oxygen needs of some species of European Plecoptera. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, **55** : 505-510.
- BENZÉCRI, J.-P. (ed.). 1984. *L'analyse des données. I- La taxinomie*. Dunod, Paris, 635 pp.
- BERTHÉLEMY, C. 1964. La zonation des Plécoptères et des Coléoptères dans les cours d'eau des Pyrénées. *Gewässer und Abwässer*, Düsseldorf, **34/35** : 77-79.
- BLANDIN, P. 1986. Bio-indicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d'Ecologie*, **17** (4) : 215-307.
- BONIN, G. & G. VEDRENNE. 1981. Réflexions sur les indicateurs biologiques et leurs techniques de mise en évidence dans les écosystèmes forestiers provençaux. Pp 142-159 in *Ecologie appliquée : indicateurs biologiques et techniques d'études*. Journées d'Études, Grenoble, 13-14 novembre 1980. Association Française des Ingénieurs Écologues. Mainvilliers.

- BOURNAUD, M. & C. AMOROS. 1984. Des indicateurs biologiques aux descripteurs de fonctionnement: quelques exemples dans un système fluvial. *Bulletin d'Ecologie*, **15** (1): 57-66.
- BRAUKMANN, U. 1987. Zooölogische und saprobiologische Beiträge zu einer allgemeinen regionalen Bachtypologie. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement Ergebnisse Limnologie*, **26** : 1-355.
- BRAVARD, J.-P. & F. PETIT. 2000. *Les cours d'eau : dynamique du système fluvial*. Armand Colin, Paris. 222 pp.
- BRINCK, P. 1949. Studies on Swedish stoneflies. *Opuscula Entomologica, Supplementum*, **11**: 1-126.
- BROWN, L., M.M. RHEAD, D. HILL & K. C. C. BANCROFT. 1982. Qualitative and quantitative studies on the in situ adsorption, degradation and toxicity of acrylamide by the spiking of the waters of two sewage works and a river. *Water Research*, **16**: 579-591.
- CAMARGO, J. A. 1991. Toxic effects of residual chlorine on larvae of *Hydropsyche pellucidula* (Trichoptera, Hydropsychidae): a proposal of biological indicator. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, **47**: 261-265.
- CAMARGO, J. A., D. G. DE-JALON, M. J. MUNOZ & J. V. TARAZONA. 1992. Sublethal effects of sodium fluoride on net-spinning caddisflies (Trichoptera). *Aquatic Insects*, **14**: 23-30.
- CHUTTER, F.M. 1970. Hydrobiological studies in the catchment of Vaal Dam, South Africa. Part 1. River zonation and the benthic fauna. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, **55** : 445-494.
- DANGLES, O. J. & F. A. GUÉROLD. 2000. Structural and functional responses of benthic macroinvertebrates to acid precipitation in two forested headwater streams (Vosges Mountains, northeastern France). *Hydrobiologia*, **418**: 25-31.
- DÉCAMP, H. 1967. Introduction à l'étude écologique des Trichoptères des Pyrénées. *Annales de Limnologie*, **3** (1): 101-176.
- DELPECH, R., G. DUME & P. GALMICHE. 1985. *Typologie des stations forestières. Vocabulaire*. Ministère de l'Agriculture, Institut pour le développement forestier, Paris, 243 pp.
- DEVAN, P. 1986. Structure, zonation and species diversity of the mayfly communities of the Belà River basin, Slovakia. *Hydrobiologia*, **135**: 155-165.
- DIGBY, P.G.N. & R. A. KEMPTON. 1996. *Multivariate analysis of ecological communities*. Population and community biology series. Chapman & Hall. London, 206 pp.
- DUDGEON, D. 1984. Longitudinal and temporal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in the Lam Tsuen River, Hong Kong. *Hydrobiologia*, **111**: 207-217.
- ESCOFFIER, B. & J. PAGÈS. 1990. *Analyses factorielles simples et multiples – objectifs, méthodes et interprétation*. Dunod Paris, 274 pp.
- GALDEAN, N. 1992. Utilisation of mayflies (Insecta : Ephemeroptera) for dividing some romanian running waters into zones. *Travaux du Muséum d'Histoire naturelle "Grigore Antipa"*, **32**: 399-423.
- GALDEAN, N., P. BACALU & G. STAICU. 1995. Biological division of the River Crisul Alb and Crisul Negru (Romania) into zones according to the mayflies fauna and the ichthyofauna. *Travaux du Muséum d'Histoire naturelle "Grigore Antipa"*, **35**: 567-592.
- GAUCH, H. G. Jr. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, England, 298 pp.
- GAUFIN, A.R. & R. F. GAUFIN. 1961. The effect of low oxygen concentrations on stoneflies. *Proceedings of the Utah Academy of Sciences, Provo*, **38**: 57-64.
- GIBON, F.M. & B. STATZNER. 1985. Longitudinal zonation of lotic insects in the Bandama system (Ivory Coast). *Hydrobiologia*, **122**: 61-64.
- GREEN, D. W. J., K. A. WILLIAMS & D. PASCOE. 1985. Studies on the acute toxicity of pollutants to freshwater macroinvertebrates. 2. Phenol. *Archiv für Hydrobiologie*, **103**: 75-82.
- GREEN, D.W.J., K. A. WILLIAMS & D. PASCOE. 1986. Studies on the acute toxicity of pollutants to freshwater macroinvertebrates. 4. Lindane (-Hexachlorocyclohexane). *Archiv für Hydrobiologie*, **106**: 263-273.
- GUELORGET, O. & J.-P. PERTHUISOT. 1984. Indicateurs biologiques et diagnose écologique dans le domaine paralique. *Bulletin d'Ecologie*, **15** (1) : 67-76.
- GUINAND, B., J.-M. IVOL & H. TACHET. 1996. Longitudinal distribution of Trichoptera in the Loire River (France) : simple ordination methods and community structure. *Hydrobiologia*, **317**: 231-245.

- HABDIJA, I., I. RADANOVIC & B. PRIMC-HABDIJA. 1997. Longitudinal distribution of predatory benthic macroinvertebrates in a karstic river. *Archiv für Hydrobiologie*, **139** (4): 527-546.
- HAWKES H. A. 1975. River zonation and classification. Pp 312-374 in Whitton B.A. (ed.): *River Ecology*, Blackwell Scientific Publications Oxford.
- HAWKINS, C. P. 1984. Substrate associations and longitudinal distributions in species of Ephemerellidae (Ephemeroptera, Insecta) from Western Oregon. *Freshwater Invertebrate Biology*, **3**: 181-188.
- HAYBACH, A. 1998. *Die Eintagsfliegen (Insecta: Ephemeroptera) von Rheinland-Pfalz – Zoogeographie, Faunistik, Ökologie, Taxonomie und Nomenklatur - Unter besonderer Berücksichtigung der Familie Heptageniidae und unter Einbeziehung der übrigen aus Deutschland bekannten Arten*. Dissertation am Fachbereich Biologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz, 417 pp + App. 129 pp.
- HORTON, R. E. 1945. Erosional development of streams and their drainage basins. Hydrophysical approach to quantitative geomorphology. *Geological Society of America Bulletin*, **56** (3): 275-370.
- ISERENTANT, R. & J. DE SLOOVER. 1976. Le concept de bioindicateur. *Mémoires de la Société Royale de Botanique de Belgique*, **7** : 15-24.
- IVOL, J.-M., B. GUINAND, P. RICHOUX & H. TACHET. 1997. Longitudinal changes in Trichoptera and Coleoptera assemblages and environmental conditions in the Loire river (France). *Archiv für Hydrobiologie*, **138**: 525-557.
- JACCARD, P. 1900. Contribution au problème de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine. *Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles*, **36** : 87-130.
- JACCARD, P. 1901. Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. *Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles*, **37** : 547-579.
- JACCARD, P. 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bulletin de la société Vaudoise de Sciences Naturelles*, **38** : 69-130.
- JACCARD, P. 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles*, **44** : 223-270.
- JOHNSON, R. K., T. WIEDERHOLM & D. M. ROSENBERG. 1993. Freshwater Biomonitoring using individual organisms, populations, and species assemblages of benthic macroinvertebrates. Pp 40-125 in: Rosenberg & Resh (eds) *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*, Chapman & Hall. New-York.
- KHATAMI, S. H., D. PASCOE & M. A. LEARNER. 1998. The acute toxicity of phenol and unionized ammonia, separately and together, to the Ephemeropteran *Baetis rhodani* (Pictet). *Environmental Pollution*, **99** : 279-387.
- KNIGHT, A. W. & A. R. GAUFIN. 1966. Oxygen consumption of several species of Stoneflies (Plecoptera). *Journal of Insect Physiology*, London, **12** (3) : 347-355.
- LAMBSHEAD, J. D. & G. L. J. PATERSON. 1986. Ecological cladistics-an investigation of numerical cladistics as a method for analysing ecological data. *Journal of Natural History*, **20**: 895-909.
- LENAT, D. R. 1988. Water quality assessment of streams using a qualitative collection method for benthic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, **7** (3): 222-233.
- MADSEN, B. L. 1968. The distribution of nymphs of *Brachyptera risi* Mort., and relation to oxygen. *Oikos*, **19**: 304-310.
- MASON, C. F. 1991. *Biology of freshwater pollution*. Longman, Harlow. Essex.
- MASSELOT, G., A. NEL, A. THOMAS & J. NEL. 1997. Parcimonie de Wagner et biomonitoring de cours d'eau: application au bassin de la Risle (Normandie, France). *Annales de la Société Entomologique de France*, **33** (3) : 237-258.
- MASSELOT, G., A. NEL & A. THOMAS. 2008. Reprise d'une étude modèle sur les macroinvertébrés lotiques : la Lapwai Creek (Idaho, USA). 1^{ère} partie : hétérogénéité contradictoire des résultats obtenus par différentes méthodes d'analyse classiques. *Ephemera*, **9** (2), 119-139.
- MASSELOT, G., A. NEL & A. THOMAS. 2009. Reprise d'une étude modèle sur les macroinvertébrés lotiques : la Lapwai Creek (Idaho, USA). 2^e partie : apport de la synécoparcimonie. *Ephemera*, **10** (2), 123-138.
- MASSONIE, J.-P., D. MATHIEU D. & J.-C. WIEBER. 1971. Application de l'analyse factorielle à l'étude des paysages. *Cahiers de Géographie de Besançon*, **4** (9) : 1-51.

- MOOG, O. 1995. *Fauna Aquatica Austriaca. Katalog zur autökologischen Einstufung Aquatischer Organismen Österreichs*. Bundesministerium für Land und Fortwirtschaft. Umwelt und Wasswirtschaft, Vienna.
- MORETTI, G. P. & F. CIANFICCONI. 1984. Zonation of Trichoptera populations from the source to the mouth of the Tiber River (Central Italy, Rome). Pp 243-252 in: Morse J. C., (ed.) Proceedings of the 4th international symposium on Trichoptera; Entomology Series, Vol. 30. The Hague: Dr. W. Junk, Publishers: 243-252.
- NAGELL, B. 1973. The oxygen consumption of mayfly (Ephemeroptera) and stonefly (Plecoptera) larvae at different oxygen concentration. *Hydrobiologia*, **42**: 461-489.
- NEL, A, J. NEL, G. MASSELOT & A. THOMAS. 1998. An investigation into the application of the Wagner parsimony method in synecology. *Biological Journal of the Linnean Society*, **65**: 165-189.
- OLECHOWSKA, M. 1982. Zonation of mayflies (Ephemeroptera) in several streams of the Tatra Mountains and the Podhale Region. *Acta Hydrobiologica*, **24** (1): 63-71.
- POPPER, K. 1935-1968. La Logique de la découverte scientifique, (édition 1935 « Logik der Forshung », révisée en 1960, 1962, 1965, 1968). Traduction française de l'édition 1968 publiée à Paris, Ed. Bibliothèque Scientifique Payot (1973), 480 pp.
- PRICE, D. R. H. 1978. Fish as indicators of water quality. *Water pollution Control*, **77**: 285-296.
- RADDUM, G. G. & A. FJELLHEIM. 1984. Acidification and early warning organisms in freshwater in western Norway. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **22**: 1973-1980.
- RAMOS, T. C. 1998. *Manual of Tree Gardener*. Version 2.2.
- SALEN-PICARD, C., G. BELLAN, D. BELLAN-SANTINI, D. ARLHAC & R. MARQUET. 1997. Changements à long terme dans une communauté benthique d'un golfe méditerranéen (golfe de Fos). *Oceanologica Acta*, **20** : 299-310.
- SARTORI, M. & P. LANDOLT. 1999. *Atlas de distribution des Éphémères de Suisse (Insecta, Ephemeroptera)*. Fauna Helvetica 3. Centre Suisse de la cartographie de la faune. 214 pp.
- SØRENSEN, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskaberne Selskabs Biologiske Skrifter*, **5**: 1-34.
- STATZNER, B. 1981. The relation between hydraulic stress and microdistribution of benthic macroinvertebrates in a lowland running water system, the Schierenseebrooks (North Germany). *Archiv für Hydrobiologie*, **91**: 192-218.
- STATZNER, B. 1997. Complexity of theoretical concepts in ecology and predictive power: patterns observed in stream organisms. Pp 211-217 in P. Landolt & M. Sartori (eds): *Advances in Ephemeroptera and Plecoptera Biology*, MTL, Fribourg.
- STATZNER B., J. A. GORE & V. H. RESH. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society*, **7** (4): 307-360.
- STATZNER, B. & B. HIGLER. 1985. Questions and comments on the river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42** : 1038-1044.
- STATZNER, B. & B. HIGLER. 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology*, **16**: 127-139.
- STATZNER, B., K. HOPPENHAUS, M.-F. ARENS & P. RICHOUX. 1997. Reproductive traits, habitat use and templet theory: a synthesis of world-wide data on aquatic insects. *Freshwater Biology*, **38** (1): 109-136.
- STATZNER, B., V. H. RESH & S. DOLÉDEC. 1994. Ecology of the Upper Rhône River: a test of habitat templets theories. *Freshwater Biology*, **31**: 253-554.
- STRAHLER, A. N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, **38** (6): 913-920.
- STROOT P. 1984. Faunistique et répartition longitudinale des Trichoptères dans une rivière salmonicole de basse montagne, en Belgique. *Hydrobiologia*, **108**: 245-258.
- SVENSSON, A. & B. SÖDERGREN. 1973. Uptake and accumulation of DDT and PCB by *Ephemera danica* (Ephemeroptera) in continous-flow models. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, **9**: 345-350.

- THOMSON, J. R., M. P. TAYLOR, K. A. FRYIRS. & G. J. BRIERLEY. 2001. A geomorphological framework for river characterization and habitat assessment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **11**: 373-389.
- TOWNS, D. R. 1979. Composition and zonation of benthic invertebrate communities in a New Zealand kauri forest stream. *Freshwater Biology*, **9** : 251-262.
- 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.
- VERDONSCHOT, P. F. M. & L. W. G. HIGLER. 1992. Optima and tolerances of Trichoptera larvae for key factors in Dutch inland waters. Pp 293-296 in Otto C. (ed.) *Proceedings of the 7th International Symposium on Trichoptera (Umea, Sweden, 1992)*. Backuys Publishers, Leiden 1993.
- VERNEAUX, J. 1973. Cours d'eau de Franche-Comté. Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie. *Annales Scientifiques de l'Université de Besançon*, **9**, 260 pp.
- VERNEAUX, J. & M. REZZOUK. 1974. Les structures d'un grand cours d'eau à salmonidés: la Loue (Massif du Jura). Essai typologique et problèmes des relations entre espèces et milieu. *Annales de Limnologie*, **10** (2) : 131-162.
- VIDINOVA, Y. & B. RUSSEV. 1997. Distribution and ecology of the representatives of some Ephemeropteran families in Bulgaria. Pp 139-146 in Landolt, P. & M. Sartori (eds) : *Ephemeroptera & Plecoptera : Biology-Ecology-Systematics*, MTL, Fribourg.
- VOLLE, M. 1993. *Analyse des données*. Coll. "Economie et statistiques avancées", Economica, Paris, 323 pp.
- WARD, J. V. 1982. Altitudinal zonation of Plecoptera in a Rocky Mountain stream. *Aquatic Insects*, **4**: 105-110.
- WARD, J. V. & J. A. STANFORD. 1991. Benthic faunal patterns along the longitudinal gradient of a Rocky Mountain river system. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **24**: 3087-3094.
- WILLIAMS, K., D. GREEN & D. PASCOE. 1985. Studies on the acute toxicity of pollutants to freshwater macroinvertebrates. 1. Cadmium. *Archiv für Hydrobiologie*, **102**: 461-471.
- WILLIAMSON, M. H. 1978. The ordination of incidence data. *Journal of Ecology*, **47**: 83-101.