

# **Diptères torrenticoles peu connus : XII. Relations compétitives des Athericidae avec les autres macroinvertébrés prédateurs lotiques du Sud-Ouest de la France [Brachycera, Orthorrhapha]**

par Alain THOMAS\*

Laboratoire Dynamique de la Biodiversité, UMR CNRS 5172, Université Paul Sabatier,  
Bâtiment 4R3b2, 118 route de Narbonne, F - 31062 Toulouse Cedex 4, France (alain3d@cict.fr)

\* Communication au 39e meeting annuel de la North American Benthological Society

Mots-clés : Athericidae lotiques, *Rhyacophila*, concurrence, régime alimentaire, microhabitat.

L'importance quantitative des larves d'Athericidae dans maints cours d'eau peut être considérable : dans le Sud-Ouest de la France, il n'est pas rare que leur biomasse atteigne 15% du standing crop des macroinvertébrés du rhithron et 40% de la biomasse de la totalité des prédateurs. Les larves d'*Atherix ibis* sont souvent prélevées en grand nombre (filet de Surber) avec d'importants effectifs d'autres prédateurs (Plécoptères Subulipalpia, Planaires et même Hirudinées) mais jamais avec de nombreuses larves de Trichoptères du genre *Rhyacophila*, ce qui confirme le fort antagonisme déjà observé en élevage. D'autre part, plusieurs exemples sont cités de cas où l'apparition et l'accroissement de populations d'*A. ibis* et d'*Ibisia marginata* vers l'aval de ruisseaux ou de torrents s'accompagnent de la régression qualitative et quantitative des peuplements de *Rhyacophila* spp.

Par suite, la concurrence probable entre les larves de ce dernier genre et d'Athericidae a été recherchée en Vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées, France) sur 76 stations. Tout d'abord une analyse cénotique, basée sur le carré moyen de contingence (testé par  $\chi^2$ ), a montré que trois espèces de *Rhyacophila* étaient fréquemment rencontrées aux mêmes stations que les Athericidae : *R. meridionalis* avec *A. ibis*, et d'autre part *R. moczarzyi* et *R. martynovi* avec *I. marginata*. Toutefois, la superposition des classes d'abondance de *R. meridionalis* et d'*A. ibis* (et/ou d'*I. marginata*) montre un net balancement. Une analyse factorielle des correspondances a alors révélé la très forte opposition entre *A. ibis* et *R. meridionalis*, sans doute imputable à des microhabitats très voisins ou identiques, en particulier en ce qui concerne la vitesse du courant et la granulométrie. Les exigences thermiques sont similaires aussi chez ces deux espèces. Cette compétition est exacerbée par la taille relativement petite de *R. meridionalis*, qui lui permet une pénétration plus profonde entre les pierres, et par le décalage des cycles vitaux des deux espèces. Cependant, les fortes valeurs de la pente éradiquent les larves d'*A. ibis* en raison de l'instabilité du fond et favorisent *R. meridionalis*.

**Poorly known torrential Diptera : XII. Competitive relationships between Athericidae larvae and other lotic predacious macroinvertebrates in South-Western France [Brachycera, Orthorrhapha]**

Keywords : lotic Athericidae, *Rhyacophila*, competition, diet, microhabitat niches.

The quantitative importance of Athericidae larvae in many pyrenean streams can be considerable. Their biomass frequently reaches 15% of the standing crop of macroinvertebrates of the rhithron and 40%, or

more, of the total biomass of predacious macroinvertebrates. Larvae of *Atherix ibis* were often sampled (Surber net) together with large numbers of several other important predators (mainly Plecoptera Subulipalpia, Planaria and sometimes Hirudinea) but never with large numbers of Trichoptera larvae of the genus *Rhyacophila*. Rearing experiments shed some light on this negative association. If placed together, generally, either the larvae of *A. ibis* drift or the *Rhyacophila* spp. suffer high mortality (old larvae versus old larvae). Also several examples of streams and torrents are cited where the appearance and subsequent downstream increase in growth of populations of *A. ibis* and/or *Ibisia marginata* is accompanied by qualitative and quantitative declines in populations of *Rhyacophila* spp.

Consequently the possible competition between larvae of this latter genus and Athericidae was studied in the Aure Valley. An association analysis (76 sites), based on the mean square of contingency ( $\chi^2$  tested), showed that three *Rhyacophila* spp. were frequently found at the same sites as the Athericidae : *R. meridionalis* with *A. ibis*, *R. martynovi* and *R. moczaryi* with *I. marginata*. There was, however, a strong negative association between abundance classes of *R. meridionalis* and *A. ibis* (and/or *I. marginata*). Then a factorial analysis of correspondence confirmed the strong antagonism between *A. ibis* and *R. meridionalis*, likely due to their very similar or identical microhabitat niches, especially in regard to current speed, and substrat grain size. Temperature preference is also nearly the same in both species. This competition is increased by the relatively small size of *R. meridionalis*, which allows deeper penetration between stones, and by extensive overlap in the life cycle of the two species. However, steep substratum slopes exclude *A. ibis* larvae due to unstable bottom, and favour *R. meridionalis*.

## I. Introduction

Les citations d'Athericidae en écologie des eaux courantes sont relativement peu nombreuses. Cependant, l'importance quantitative que peut prendre cette famille par rapport aux autres groupes prédateurs du benthos est apparue dans certains travaux, par exemple ceux de JONES (1951), ALBRECHT (1961), ARMITAGE (1961), SAVAGE & RABE (1973), THOMAS (1976). Depuis, THOMAS et al. (1979) ont étudié un écosystème lotique de piémont dont l'équilibre est dominé dans une large mesure par *Atherix ibis*, tandis que THOMAS & THOMAS (1987) ont évalué la dérive d'une forte population de cette espèce en haute montagne.

Quatre espèces de cette famille sont rencontrées dans le Sud-Ouest de la France :

*Atherix ibis* (Fabricius, 1798) jusqu'à 2200 m d'altitude, *Ibisia marginata* (Fabricius, 1781) jusqu'à 1550 m, *Ibisia vaillanti* Thomas, 1982 1200 m, et *Atrichops crassipes* (Meigen, 1820) 500 m. Au dessous de 500 m environ, *I. vaillanti* commence à remplacer *I. marginata* à partir d'une température maximale estivale de l'eau de 16°C, et supplante très nettement cette dernière espèce à 18°C. Remarquons que les premiers travaux sur les Athericidae des Pyrénées (NEVEU 1976, 1977 et THOMAS 1976) ont confondu *I. marginata* et *I. vaillanti* en basse altitude : ainsi, l'espèce présente dans le Lissuraga (Pyrénées-Atlantiques, NEVEU t.c.), le Lot et la Truyère, ainsi que le Laudot (Montagne Noire, THOMAS t.c.) et désignée sous le nom de « *marginata* », est en réalité *vaillanti*, non décrite à l'époque.

Les larves orophiles torrenticoles d'*Atherix ibis* et d'*Ibisia marginata* présentent une biologie et une écologie très originales (THOMAS 1975, 1976, 1985 et 1997). Il s'agit de prédateurs stricts. Leur appareil buccal, perforant suceur, assure un très grand rendement lors de la prise de nourriture et permet en outre une grande euryphagie. D'autre part, les larves d'Athericidae, en particulier celles d'*A. ibis*, font preuve d'une très grande tolérance entre elles - même en cas de jeûne pendant plusieurs semaines - ce qui leur permet localement des pullulations spectaculaires, lorsque les conditions du milieu leur sont favorables. Au point qu'en Amérique du Nord, *A. variegata*, espèce très proche ou synonyme d'*A. ibis*, a été utilisée comme source de nourriture par les indiens natifs (ALDRICH 1912).

Les principaux facteurs écologiques limitants sont :

- la température de l'eau, qui doit atteindre un seuil *minimum* (même pendant une faible durée) de 13-14°C l'été pour *A. ibis* et de 11-12°C pour *I. marginata* ;

- la pente qui, sauf sur substrats granitiques très stables, ne doit guère excéder 10 %<sup>(1)</sup>. Les larves vivent en effet étroitement encadrées entre les pierres du lit des torrents et des rivières, dont elles sont un excellent indicateur de stabilité ;

- la nécessité impérative, chez *I. marginata*, de disposer de branches d'arbres à feuilles caduques directement *au dessus* de l'eau pour y déposer la ponte.

Les centaines de prélèvements que j'ai effectués dans les cours d'eau du Sud-Ouest de la France ont révélé que les larves d'Athericidae peuvent être très abondantes par rapport à l'ensemble de la biomasse du benthos, et par rapport aux autres groupes prédateurs. L'investigation de la compétition vis à vis de ces derniers, appuyée sur de nombreuses observations comportementales et trophiques (THOMAS 1975) a donc fait l'objet de la présente étude.

Cette dernière est basée sur 55627 macroinvertébrés, dont 1757 larves d'*A. ibis* et 314 d'*I. marginata*. Le code de désignation des stations citées correspond au tableau 1 de THOMAS (1976).

## II. Importance quantitative des larves d'*A. ibis* et d'*I. marginata* dans quelques cours d'eau du Sud-Ouest de la France et principaux autres prédateurs associés

### II.1. Biomasse des larves d'*A. ibis* comparativement aux autres macroinvertébrés du rithron

L'importance quantitative de la biomasse de populations d'*A. ibis* vis à vis de la biomasse totale des invertébrés des mêmes biotopes peut se révéler très élevée, comme le montrent les exemples qui suivent (Tableau 1A, B et C). Notons que les prélèvements ont été effectués le plus souvent à des périodes du cycle de développement d'*A. ibis* où la biomasse des larves de cette espèce n'est pas maximale (période de vol : juin), sauf st 38a.

Les mesures de biomasse correspondent à un matériel fixé au formol et pesé non déshydraté. La biomasse d'*A. ibis* excède le plus souvent 1 g/m<sup>2</sup> et peut atteindre ou même dépasser localement 3 g/m<sup>2</sup> avant la période de vol. Sauf spécification détaillée sur le tableau 1 pour le R. de Péguyère à 1530 m, le milieu préférentiellement prospecté a été celui des pierres moyennes et petites (< 20 cm) en courant moyen (0,5 à 0,6 m/s). Il s'agit de torrents de montagne particulièrement riches, au fond non colmaté : le volume de pierres superposées est souvent important par rapport à la « classique » évaluation de surface mise en oeuvre par le Surber (ici 0,2 m<sup>2</sup>). Vide de maille : 300 µm.

### Discussion

Il s'agit, certes, de stations retenues pour leur richesse en larves d'*A. ibis* et de nombreux cours d'eau du Sud-Ouest de la France abritent des biocénoses sensiblement différentes dans des milieux paraissant assez voisins. Mais l'ensemble de ces exemples montre qu'il n'est pas rare que les populations larvaires d'*A. ibis* atteignent et même parfois dépassent - au moins sur des surfaces limitées - 15% de la biomasse totale des macroinvertébrés du biotope, très répandu en montagne, des pierres en courant moyen (ici de 5,0 à 40,9% !). Toutefois, le cycle de développement d'*A. ibis*

1. Pente moyenne aux 9 stations du Sud-Ouest les plus riches en *A. ibis* (classes d'abondance 4 ou 5) sur les 237 sites de 108 cours d'eau prospectés (THOMAS 1976) : 9,4 % ; sur la seule Vallée d'Aure : 8,3 %.

Ruisseau de Péguère à 1530 m, st 38a (dept Hautes-Pyrénées), 13-V-1975						
prélèvement P1 (= 0,2 m <sup>2</sup> ), courant moyen, bief au bord						
prélèvement P2 (= 0,2 m <sup>2</sup> ), courant moyen, 1 m du bord						
TAXONS	EFFECTIFS		BIOMASSES g		BIOMASSES %	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2
<i>A. ibis</i>	7	18	0,0899	0,2858	5,0	15,6
[ <i>A. ibis</i> / tous prédateurs]	12,3	12,4			37,7	51,8]
<i>Polycelis felina</i>	14	73	0,0339	0,1306	1,9	7,2
Oligochètes	8	7	0,0073	0,0037	0,4	0,2
<i>Habroleptoides berthelemyi</i>	-	6	-	0,0863	-	4,7
<i>Baetis</i>	216	169	0,2723	0,2885	15,1	17,6
<i>Ecdyomurus</i>	1	5	-	-	-	-
<i>Rhithrogena</i>	62	59	0,5008	0,3276	27,8	17,9
<i>Serratella ignita</i>	-	1	-	-	-	-
<i>Amphinemura</i>	6	12	-	-	-	-
<i>Protonemura</i>	6	12	0,0045	0,0188	0,3	1,0
Leuctridae	39	55	0,0530	0,0482	2,9	2,6
<i>Isoperla</i> + <i>Perla</i>	11	13	0,0843	0,0752	4,7	4,1
<i>Siphonoperla torrentium</i>	13	23	0,0180	0,0255	1,0	1,4
<i>Rhyacophila</i>	-	1	-	-	-	-
Drusinae	3	2	0,0086	0,0198	0,5	1,1
<i>Tipula gr. saginata</i>	1	-	0,4550	-	25,3	-
<i>Dicranota</i>	1	2	-	0,0029	-	0,2
Blephariceridae	14	12	0,0102	0,0071	0,6	0,4
Simuliidae	202	325	0,2436	0,4507	13,5	24,7
Chironomidae	32	54	0,0053	0,0149	0,3	0,8
Dixidae	-	1	-	-	-	-
Psychodidae	-	2	-	0,0011	-	0,1
<i>Ibis marginata</i>	-	1	-	0,0210	-	1,1
Hemerodromiinae	11	14	0,0121	0,0112	0,7	0,6
Coléoptères	-	12	-	0,0075	-	0,4
TOTAUX	647	879	1,7988	1,8655	100,0	99,9

Ruisseau de Péguère à 1530 m, 13-V-1975 (suite 1)						
prélèvement P3 (= 0,2 m <sup>2</sup> ), courant moyen, au milieu du lit						
prélèvement P4 (= 0,2 m <sup>2</sup> ), courant assez fort, au milieu du lit						
TAXONS	EFFECTIFS		BIOMASSES g		BIOMASSES %	
	P3	P4	P3	P4	P3	P4
<i>A. ibis</i>	59	57	0,6413	0,5962	23,9	17,3
[ <i>A. ibis</i> / tous prédateurs]	19,7	21,6			52,8	40,7]
<i>Polycelis felina</i>	159	146	0,3098	0,3151	11,5	9,1
Oligochètes	86	42	0,0473	0,0161	1,8	0,5
<i>Habroleptoides berthelemyi</i>	1	-	-	-	-	-
<i>Baetis</i>	277	246	0,5972	0,6983	22,2	20,2
<i>Ecdyomurus</i>	45	83	0,2341	0,2047	8,7	5,9
<i>Rhithrogena</i>	81	68	0,3244	0,4576	12,1	13,3
<i>Amphinemura</i>	44	34	-	-	-	-
<i>Protonemura</i>	11	6	0,0463	0,0196	1,7	0,6
Leuctridae	37	65	0,0436	0,0830	1,6	2,4
<i>Isoperla</i> + <i>Perla</i>	42	13	0,2391	0,5233	8,9	15,2
<i>Siphonoperla torrentium</i>	8	16	0,0110	0,0108	0,4	0,3
Drusinae	12	7	0,1360	0,0287	5,1	0,8
<i>Tipula gr. saginata</i>	-	1	-	0,3265	-	9,5
<i>Hexatoma</i>	-	1	-	0,0111	-	0,3
Blephariceridae	2	5	-	0,0007	-	-
Simuliidae	20	106	0,0186	0,1291	0,7	3,7
Chironomidae	90	73	0,0243	0,0241	0,9	0,7
Hemerodromiinae	31	31	0,0140	0,0076	0,5	0,2
Coléoptères	1	-	-	-	-	-
TOTAUX	1006	1000	2,6870	3,4525	100,0	100,0

Tableau 1A. Quelques exemples montrant la grande importance quantitative possible des larves d'*A. ibis* par rapport aux autres macroinvertébrés lotiques, dans le Sud-Ouest de la France. Vide de maille : 300 µm.

Table 1A. Some examples showing the great possible quantitative importance of *A. ibis* larvae in comparison with the other lotic macroinvertebrates in South-Western France. Mesh size : 300 µm.

Ruisseau de Péguère à 1530 m, 13-V-1975 (suite 2)						
prélèvement P5 (= 0,2 m <sup>2</sup> ), petit bras latéral, courant moyen						
prélèvement P6 (= 0,2 m <sup>2</sup> ), courant fort, grosses pierres, 1 m du bord						
TAXONS	EFFECTIFS		BIOMASSES g		BIOMASSES %	
	P5	P6	P5	P6	P5	P6
<i>A. ibis</i>	3	25	0,1155	0,3634	8,5	8,3
[ <i>A. ibis</i> / tous prédateurs]	5,3	18,9			49,7	53,6]
<i>Polycelis felina</i>	5	78	0,0103	0,1817	0,8	4,1
Oligochètes	41	19	0,0226	0,0128	1,7	0,3
<i>Baetis</i>	160	255	0,2108	0,5929	15,5	13,5
<i>Ecdyonurus</i>	-	3	-	-	-	-
<i>Rhithrogena</i>	35	67	0,3452	0,3489	25,3	8,0
<i>Amphinemura</i>	7	7				
<i>Protonemura</i>	3	11	0,0034	0,0185	0,2	0,4
<i>Nemoura</i>	-	2				
Leuctridae	23	24	0,0339	0,0319	2,5	0,7
<i>Isoperla</i> + <i>Perla</i>	14	12	0,0677	0,1205	5,0	2,7
<i>Siphonoperla torrentium</i>	14	6	0,0188	0,0048	1,4	0,1
Drusinae	2	7	0,0335	0,0311	2,5	0,7
<i>Tipula</i> gr. <i>saginata</i>	1	-	0,3927	-	28,8	-
<i>Antocha</i>	-	2	-	-	-	-
<i>Dicranota</i>	3	-	0,0055	-	0,4	-
Blephariceridae	1	46	-	0,0277	-	0,6
Simuliidae	79	1784	0,0803	2,6175	5,9	59,7
Chironomidae	33	68	0,0078	0,0249	0,6	0,6
Hemerodromiinae	18	11	0,0148	0,0076	1,1	0,2
Coléoptères	-	2	-	-	-	-
TOTAUX	442	2429	1,3628	4,3842	100,2	99,9

Tableau 1B. Quelques exemples montrant la grande importance quantitative possible des larves d'*A. ibis* par rapport aux autres macroinvertébrés lotiques, dans le Sud-Ouest de la France. Vide de maille : 300 µm.

Table 1B. Some examples showing the great possible quantitative importance of *A. ibis* larvae in comparison with the other lotic macroinvertebrates in South-Western France. Mesh size : 300 µm.

Rivière Neste de Couplan à 1260 m, st 29c (Htes-Pyrénées), 13-XII-1973			
3 Surbers de 0,2 m <sup>2</sup> cumulés = 0,6 m <sup>2</sup>			
TAXONS	EFFECTIFS	BIOMASSES g	BIOMASSES %
<i>A. ibis</i>	34	0,8041	9,3
[ <i>A. ibis</i> / tous prédateurs]	13,3		34,2]
<i>Polycelis felina</i>	33	0,0336	0,4
Oligochètes	8	0,0849	1,0
Mollusques Gastéropodes	9	0,0102	0,1
<i>Habroleptoides berthelemyi</i>	10	0,0066	0,1
<i>Baetis</i>	1156	0,4770	5,5
<i>Ecdyonurus</i>	6	0,0079	0,1
<i>Epeorus</i>	87	0,5786	6,7
<i>Rhithrogena</i>	131	0,1674	1,9
<i>Amphinemura</i>	17		
<i>Protonemura</i>	101	0,2613	3,0
<i>Nemoura</i>	21		
Leuctridae	1036	0,3503	4,1
<i>Isoperla</i> + <i>Perla</i>	109	0,7985	9,3
<i>Siphonoperla torrentium</i>	17	0,0127	0,1
<i>Rhyacophila</i>	34	0,2764	3,2
<i>Philopotamus montanus</i>	121	0,8466	9,8
<i>Hydropsyche</i>	140	1,9726	22,9
Trichoptères à fourreau	73	0,4319	5,0
<i>Tipula</i> gr. <i>saginata</i>	3	0,8835	10,2
<i>Antocha</i>	6	0,0014	-
<i>Dicranota</i>	5	0,0663	0,8
<i>Hexatoma</i>	10	0,2617	3,0
<i>Eloeoephila</i>	3	0,0097	0,1
Simuliidae	5	0,0074	0,1
Chironomidae	103	0,0318	0,4
Psychodidae	46	0,0336	0,4
Ceratopogonidae	2	-	-
<i>Ibis marginata</i>	4	0,0880	1,0
Hemerodromiinae	5	0,0017	-
Coléoptères	252	0,1164	1,4
TOTAUX	3587	8,6221	99,9

Ruisseau Le Ribérot à 930 m, st 73 (dept Ariège), 6-X-1975			
3 Surbers de 0,2 m2 cumulés = 0,6 m2			
TAXONS	EFFECTIFS	BIOMASSES g	BIOMASSES %
<i>A. ibis</i>	<b>283</b>	<b>0,8637</b>	<b>14,2</b>
[ <i>A. ibis</i> / tous prédateurs]	37,5		63]
<i>Polycelis felina</i>	132	0,2829	4,6
Oligochètes	1	-	-
<i>Habroleptoides berthelemyi</i>	26	0,0411	0,7
<i>Baetis</i>	1657	0,5136	8,4
<i>Ecdyonurus</i>	84	0,4694	7,7
<i>Epeorus</i>	125	0,0904	1,5
<i>Rhithrogena</i>	698	0,3440	5,6
<i>Amphinemura</i> + <i>Nemoura</i>	46		
<i>Protonemura</i>	264	0,2603	4,3
Leuctridae	394	0,0451	0,7
<i>Isoperla</i> + <i>Perla</i>	309	0,2036	3,3
<i>Siphonoperla torrentium</i>	13	0,0112	0,2
<i>Rhyacophila</i>	16	0,0091	0,1
<i>Philopotamus</i>	35	0,0818	1,3
<i>Hydropsyche</i>	150	0,1530	2,5
Trichoptères à fourreau	9	0,0025	-
<i>Tipula gr. saginata</i>	16	2,5566	41,9
<i>Dicranota</i>	2	-	-
Simuliidae	9	0,0102	0,2
Chironomidae	27	0,0053	0,1
Thaumaleidae	1	-	-
Psychodidae	2	-	-
Coléoptères	120	0,1572	2,6
TOTAUX	4419	6,1010	99,9

Rivière La Truyère à 930 m, st 106a (dept Lozère), 28-VI-1974						
2 Surbers P1 et P2 de 0,2 m2						
TAXONS	EFFECTIFS		BIOMASSES g		BIOMASSES %	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2
<i>A. ibis</i>	<b>44</b>	<b>20</b>	<b>1,3113</b>	<b>0,7133</b>	<b>40,9</b>	<b>33,9</b>
[ <i>A. ibis</i> / tous prédateurs]	65,7	54,1			93,5	84,2]
Planaires	1	-	-	-	-	-
Nématodes	2	-	-	-	-	-
Oligochètes	252	328	0,2677	0,2645	8,4	12,6
<i>Ancylus</i>	4	19	0,0093	0,0098	0,3	0,5
<i>Habroleptoides</i>	1	-	-	-	-	-
<i>Baetis</i>	46	33	0,0546	0,0262	1,7	1,2
<i>Ecdyonurus</i>	20	21	0,0020	0,0034	0,1	0,2
<i>Rhithrogena</i>	56	23	0,2271	0,0986	7,1	4,7
<i>Serratella ignita</i>	248	160	0,5877	0,4425	18,4	21,1
<i>Caenis</i>	4	-	-	-	-	-
Leuctridae	132	116	0,0375	0,0333	1,2	1,6
<i>Isoperla</i> + <i>Perla</i>	3	1	-	-	-	-
<i>Aphelocheirus aestivalis</i>	-	3	-	0,0314	-	1,5
<i>Rhyacophila</i>	1	3	0,0835	0,0528	2,6	2,5
Autres Trichoptères	17	17	0,1005	0,0673	3,1	3,2
<i>Antocha</i>	2	3	-	0,0027	-	0,1
<i>Dicranota</i>	3	2	0,0034	-	0,1	-
<i>Hexatoma</i>	11	7	0,0943	0,050	2,9	2,4
Simuliidae	22	47	0,0064	0,0217	0,2	1,0
Chironomidae	645	523	0,1294	0,1150	4,0	5,5
<i>Ibisia vaillanti</i>	2	-	0,0038	-	0,1	-
Hemerodromiinae	2	1	-	-	-	-
Coléoptères	425	273	0,2839	0,0314	8,9	8,1
TOTAUX	1943	1600	3,2024	2,1018	100,0	100,1

Tableau 1C. Quelques exemples montrant la grande importance quantitative possible des larves d'*Atherix ibis* par rapport aux autres macroinvertébrés lotiques, dans le Sud-Ouest de la France. Vide de maille : 300 µm.

Table 1C. Some examples showing the great possible quantitative importance of *A. ibis* larvae in comparison with the other lotic macroinvertebrates in South-Western France. Mesh size : 300 µm.

(étalé sur deux ans en basse altitude : NEVEU 1976 et 1977) est plus long que celui de la plupart des autres invertébrés aquatiques dans les mêmes conditions thermiques.

Ces valeurs très élevées confirment les caractères adaptatifs soulignés lors de l'étude du régime alimentaire de cette espèce (THOMAS 1975) : grande polyphagie, grand rendement lors de la prise de nourriture et extraordinaire aptitude au jeûne prolongé sans cannibalisme.

Parmi les groupes non prédateurs susceptibles d'être abondants ou très abondants en même temps qu'*A. ibis*, il faut citer :

- presque toujours les Ephéméroptères, en particulier Baetidae et Heptageniidae : le Déversoir du Lac de l'Île d'Estibère à 2150 m (THOMAS & THOMAS 1987) ; le R. de Péguière à 1530 m, la Neste de Couplan à 1260 m, le Ribérot à 930 m et la Truyère à 930 m (Tableaux 1A, 1B et 1C) ; le Laudot à 480 m (THOMAS et al. 1979). Ces Ephémères entrent pour une grande part dans le régime alimentaire des *Atherix* (THOMAS 1975 p. 175 ; HUNTER & MAIER 1994). Les larves d'Heptageniidae sont plus particulièrement attaquées latéralement quand elles se fauillent rapidement dans les interstices entre les pierres en profitant de leur aplatissement ; celles de Baetidae sont repérées activement par rapprochement ou bref contact de la tête du prédateur émergeant des interstices, puis perforées par une détente foudroyante du thorax de ce dernier, lorsqu'elles parviennent dans les zones de basse pression et cherchent à se raccrocher aux pierres après une phase de dérive ;

- les Trichoptères Hydropsychidae et Philopotamidae : la Neste de Couplan à 1260 m et le Ribérot à 930 m (Tableaux 1B et 1C). Ces deux familles peuvent en effet faire l'objet d'une prédation intense par les larves d'*A. ibis* (Philopotamidae : THOMAS 1975, p. 176 ; Hydropsychidae : HUNTER & MAIER 1994) ;

- les Simuliidae : le R. de Péguière à 1530 m, P1, P2, P4 et surtout P6 (Tableaux 1A et 1B). Ces organismes filtreurs sont extrêmement vulnérables vis à vis des larves d'Athericidae, lorsque ces dernières peuvent accéder à leur microhabitat (THOMAS 1975, p. 178) ;

- parfois au contraire - surtout en cas de pullulation intense d'*A. ibis* - des groupes qui échappent à ce prédateur lors de ses tentatives de perforation, ceci soit par sécrétion de grandes quantités de mucus [Oligochètes : le Déversoir du Lac de l'Île à 2150 m (THOMAS & THOMAS 1987) ; la Truyère à 930 m (Tableau 1C) ; le Laudot à 480 m (THOMAS et al. 1979)], soit par fort épaissement de leur tégument [Coléoptères : le Déversoir du Lac de l'Île à 2150 m (THOMAS & THOMAS ibid.), la Neste de Couplan à 1260 m, le Ribérot à 930 m (Tableaux 1B et 1C) ; le Laudot à 480 m (THOMAS et al. ibid.)].

## II.2. Biomasse des larves d'*A. ibis* et d'*I. marginata* comparativement aux autres macroinvertébrés prédateurs du rhithron

Dans les cours d'eau précédemment cités - de paramètres physiques et chimiques pourtant bien différents, en particulier en ce qui concerne les influences humaines -, les quatre principaux groupes de macroinvertébrés prédateurs sont, en dehors des Athericidae : les Planaires, les Hirudinéés, les Plécoptères Subulipalpia et les Trichoptères du genre *Rhyacophila*. Il a paru intéressant d'étendre à quelques autres cours d'eau rapides des Pyrénées la comparaison de la biomasse des larves d'*A. ibis* et d'*I. marginata* à celle de ces autres prédateurs, ce à plusieurs périodes de l'année.

### a) Exemples relatifs à *A. ibis*

Les tableaux 2 et 3 donnent quelques exemples complémentaires de stations où les larves d'*A. ibis* sont très abondantes par rapport aux autres macroinvertébrés prédateurs rencontrés dans les mêmes prélèvements (pierres < 20 cm, en courant moyen : de 0,5 à 0,6 m/s). Voir aussi la 2<sup>e</sup> ligne concernant chaque station du Tableau 1A, B et C.

Rivière Laudot à 480 m, st 99, Montagne Noire (Dept Tarn)							
DATES	13-XII	1-III	26-IV	11-VI	16-VII	2-IX	24-X
TAXONS							
<i>Atherix ibis</i>	60,7	79,2	87,4	60,1	41,4	46,0	33,1
<i>Polycelis felina</i>	2,7	0,1	0,8	2,9	1,3	10,8	2,9
Hirudinées	2,8	5,2	3,2	10,9	18,5	4,9	39,1
Gomphidae	-	-	-	-	7,3	-	-
Perlodidae + Perlidae	10,5	9,7	-	-	0,2	0,9	0,1
<i>Siphonoperla torrentium</i>	< 0,1	-	0,1	-	-	-	-
<i>Aphelocheirus aestivalis</i>	-	-	-	< 0,1	1,7	0,2	0,2
<i>Stalis</i>	0,4	-	-	-	-	-	-
<i>Rhyacophila</i> spp.	4,8	0,2	0,2	10,4	9,9	24,3	8,7
Polycentropodidae	0,2	< 0,1	-	0,2	-	1,4	0,2
<i>Dicranota</i>	5,0	2,2	1,4	10,9	11,3	7,6	7,3
<i>Hexatoma</i>	-	-	-	-	1,8	-	-
<i>Chrysopilus torrentium</i>	-	-	4,9	3,1	3,4	-	8,0
<i>Ibisia vaillanti</i>	12,7	3,3	1,9	1,4	2,8	3,2	0,3
Hemerodromiinae	0,1	< 0,1	0,1	< 0,1	0,3	0,7	-
Muscidae	-	-	-	-	< 0,1	-	-
TOTAL (%)	99,9	99,9	100,0	99,9	99,9	100,0	99,9

- : absent.

Tableau 2. Biomasse des macroinvertébrés prédateurs de la rivière Laudot (dept Tarn), exprimée en % de la communauté prédatrice.

Table 2. Biomass of predacious macroinvertebrates in the Laudot river (dept Tarn), expressed as % of the predatory community.

#### b) Exemples relatifs à *I. marginata*

Les cas de prolifération intense de populations d'*I. marginata* sont moins fréquents que ceux d'*A. ibis*. La taille des larves, très inférieure, entraîne en outre une biomasse beaucoup plus faible, atteignant rarement 1 g/m<sup>2</sup> en poids formolé non déshydraté. *I. marginata* est rarement le principal prédateur dans les milieux qu'elle colonise et elle cohabite d'autre part plus facilement qu'*A. ibis* avec le genre *Rhyacophila*, ce qui est confirmé en élevage. Elle peut cependant devenir un prédateur assez important dans les ruisseaux ombragés de piémont et de moyenne montagne. En voici quelques exemples (Tableau 4) sur fonds de pierres < 20 cm, par courant modéré (de 0,4 à 0,5 m/s).

#### Discussion

1) Si la biomasse d'*I. marginata* dépasse rarement 20 % du total des prédateurs, celle d'*A. ibis* excède fréquemment 40 % et atteint même parfois 80 % de ce total :

- 87,4 %, moyenne de quatre prélèvements de 0,2 m<sup>2</sup>, sur le Laudot à 480 m (Tarn), le 26-IV-1974 (THOMAS et al. 1979 et Tableau 2) ;

- 90,0 %, moyenne de deux prélèvements de 0,2 m<sup>2</sup>, sur la Truyère à 930 m (Lozère), le 28-VI-1974 ;

- 83,5 %, moyenne de deux prélèvements de 0,05 m<sup>2</sup>, sur le Déversoir du Lac de l'île d'Estibère (Hautes-Pyrénées) à 2150 m, le 29-VIII-1974 (THOMAS & THOMAS 1987 et Tableau 3).



Déversoir du Lac de l'Ile à 2150 m, st 11a (dept Hautes-Pyrénées), 14-VI-1974			Déversoir du Lac de l'Ile à 2150 m, st 11a (dept Hautes-Pyrénées), 29-VIII-1974		
PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE	PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE
<i>A. ibis</i>	<b>31,0</b>	<b>55,4</b>	<i>A. ibis</i>	<b>40,8</b>	<b>83,5</b>
<i>Polycelis felina</i>	65,3	21,9	<i>Polycelis felina</i>	55,9	11,6
<i>Dinocras cephalotes</i>	2,2	18,7	<i>Dinocras cephalotes</i>	0,8	1,8
<i>Dicranota</i>	0,2	0,2	<i>Siphon. torrentium</i>	0,3	< 0,1
<i>Hexatoma</i>	0,2	3,1	<i>R. meridionalis</i>	0,2	0,8
Hemerodromiinae	1,0	0,1	<i>Hexatoma</i>	0,4	2,0
<i>Lispe</i>	0,2	0,6	Hemerodromiinae	1,6	0,3
TOTAL	100,1	100,0	TOTAL	100,0	100,0

Déversoir du Lac de l'Ile à 2150 m, st 11a (dept Hautes-Pyrénées), 25-X-1973			Déversoir des Laquettes à 2070 m, st 18 (dept Hautes-Pyrénées), 13-VI-1975		
PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE	PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE
<i>A. ibis</i>	<b>27,0</b>	<b>79,2</b>	<i>A. ibis</i>	<b>30,9</b>	<b>49,5</b>
<i>Polycelis felina</i>	63,8	14,0	<i>Perla + Isoperla</i>	43,6	36,6
<i>Dinocras cephalotes</i>	1,7	4,1	<i>Rhyacophila</i>	1,8	1,0
<i>Dicranota</i>	5,3	2,5	<i>Dicranota</i>	18,2	3,5
Hemerodromiinae	2,2	0,2	<i>Hexatoma</i>	5,5	9,4
TOTAL	100,0	100,0	TOTAL	100,0	100,0

Ruisseau de Trapeich à 1040 m, st 72 (dept Ariège), 6-X-1975			Ruisseau de Trapeich à 940 m, st 72a (dept Ariège), 6-X-1975		
PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE	PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE
<i>A. ibis</i>	<b>10,8</b>	<b>55,6</b>	<i>A. ibis</i>	<b>3,0</b>	<b>39,9</b>
Planaires	80,2	31,6	Planaires	73,0	30,4
<i>Perla + Isoperla</i>	8,3	11,5	Plecopt. Subulpalpia	21,7	28,0
<i>Siphon. torrentium</i>	0,1	-	<i>Rhyacophila</i>	0,8	0,1
<i>Rhyacophila</i>	0,4	1,3	<i>Dicranota</i>	1,6	1,5
<i>Dicranota</i>	0,2	-	TOTAL	100,1	99,9
TOTAL	100,0	100,0			

Rivière Salat à 520 m, st 78a (dept Ariège), 22-X-1975			Rivière Arac à 480 m, st 76b (dept Ariège), 9-IX-1975		
PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE	PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE
<i>A. ibis</i>	<b>18,9</b>	<b>31,1</b>	<i>A. ibis</i>	<b>22,4</b>	<b>40,4</b>
Planaires	20,3	1,1	<i>Perla + Isoperla</i>	26,5	16,6
<i>Perla + Isoperla</i>	23,8	56,9	<i>Rhyacophila</i>	40,8	33,6
<i>Siphon. torrentium</i>	1,3	1,5	<i>Dicranota</i>	6,1	6,5
<i>Rhyacophila</i>	16,3	3,7	<i>Hexatoma</i>	2,0	2,8
<i>Dicranota</i>	13,2	3,4	Hemerodromiinae	2,0	0,1
<i>Hexatoma</i>	2,2	0,8	TOTAL	99,8	100,0
<i>Ibisia marginata</i>	2,2	1,4			
Hemerodromiinae	1,8	-			
TOTAL	100,0	99,9			

Tableau 3. Quelques exemples montrant la grande importance quantitative possible des larves d'*A. ibis* par rapport aux autres macroinvertébrés prédateurs

dans les Pyrénées. Vide de maille : 300µm. Surfaces prospectées : 0,5 ou 0,6 m<sup>2</sup> (sauf st 11a : 0,1 m<sup>2</sup>).

Table 3. Some examples showing the great possible quantitative importance of *A. ibis* larvae in comparison with the other predacious macroinvertebrates. Mesh size : 300 µm. Sampled surfaces : 0,5 or 0,6 m<sup>2</sup> (st 11a : 0,1 m<sup>2</sup>).

Ruisseau de Mèye Lègue à 690 m, st 53 (dept Hautes-Pyrénées), 15-III-1975			Ruisseau de Mèye Lègue à 690 m, st 53 (dept Hautes-Pyrénées), 13-V-1975		
PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE	PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE
<i>I. marginata</i>	40,9	25,6	<i>I. marginata</i>	23,5	54,1
Planaires	1,5	-	Planaires	47,8	23,4
<i>Perla + Isoperla</i>	10,6	58,5	<i>Siphon. torrentium</i>	23,5	5,4
<i>Siphon. torrentium</i>	31,8	4,1	<i>Rhyacophila</i>	2,6	12,7
<i>Rhyacophila</i>	15,2	11,9	<i>Eloeophila</i>	1,7	-
			<i>Chrysopilus</i>	0,9	4,2
TOTAL	100,0	100,1	TOTAL	100,0	99,8

Ruisseau de Beyrède à 650 m, st 56a (dept Hautes-Pyrénées), 15-III-1975			Ruisseau de Beyrède à 650 m, st 56a (dept Hautes-Pyrénées), 8-V-1975		
PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE	PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE
<i>I. marginata</i>	61,7	14,1	<i>I. marginata</i>	39,1	20,8
Planaires	3,3	0,2	Planaires	40,2	3,5
Hirudinées	6,7	79,2	<i>Perla + Isoperla</i>	14,9	72,8
<i>Perla + Isoperla</i>	16,7	4,2	<i>Siphon. torrentium</i>	0,6	0,4
<i>Siphon. torrentium</i>	3,3	0,2	<i>Rhyacophila</i>	5,2	2,5
<i>Rhyacophila</i>	8,3	2,0			
TOTAL	100,0	99,9	TOTAL	100,0	100,0

Ruisseau du Col d'Aspin à 780 m, st 52 (Hautes-Pyrénées), 15-III-1975			Ruisseau de Rieulong à 1050 m, st 58 (Hautes-Pyrénées), 23-X-1975		
PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE	PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE
<i>I. marginata</i>	5,7	17,6	<i>I. marginata</i>	10,3	26,4
Planaires	68,4	28,5	Planaires	33,3	10,1
Hirudinées	0,7	1,2	<i>Perla + Isoperla</i>	18,4	40,0
<i>Perla + Isoperla</i>	10,8	15,5	<i>Siphon. torrentium</i>	19,5	2,4
<i>Siphon. torrentium</i>	3,0	0,9	<i>Rhyacophila</i>	12,6	18,1
<i>Rhyacophila</i>	5,1	31,9	<i>Dicranota</i>	3,4	2,1
<i>Dicranota</i>	6,1	2,7	<i>Eloeophila</i>	1,2	0,9
<i>Hexatoma</i>	0,3	1,6	<i>Hemerodromiinae</i>	1,2	-
TOTAL	100,1	99,9	TOTAL	99,8	100,0

Ruisseau de Baricave à 670 m, st 59b (Hautes-Pyrénées), 15-III-1975			(suite)		
PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE	PREDATEURS	EFFECTIF	BIOMASSE
<i>I. marginata</i>	6,9	15,8	<i>Rhyacophila</i>	8,8	25,7
Planaires	54,9	7,8	<i>Dicranota</i>	11,8	19,1
<i>Perla + Isoperla</i>	17,6	31,7	TOTAL	100,0	100,1

Tableau 4. Quelques exemples montrant la grande importance quantitative possible des larves d'*I. marginata* par rapport aux autres macroinvertébrés prédateurs en Vallée d'Aure. Vide de maille: 300µm. Surfaces: 0,5 ou 0,6 m2

Table 4. Some examples showing the great possible quantitative importance of *I. marginata* larvae in comparison with the other predacious macroinvertebrates (Aure Valley). Mesh size: 300 µm. Sampled surfaces: 0,5 or 0,6 m2.

2) D'importantes populations d'*A. ibis* peuvent cohabiter avec un grand nombre de Planaires ou de Plécoptères Subulipalpia, ou éventuellement d'Hirudinées, mais pratiquement jamais<sup>(1)</sup> - dans les limites de nos investigations - avec de nombreuses (ou même seulement d'assez nombreuses) larves de *Rhyacophila*.

D'autre part, l'étude du régime alimentaire d'*A. ibis* (THOMAS 1975) a déjà montré la possibilité de cohabitation, en élevage, des larves moyennes ou âgées de cette espèce avec des Planaires ou des Plécoptères Subulipalpia sans mortalité de part et d'autre. Par contre, l'affrontement entre larves d'Athericidae et de *Rhyacophila* devient inéluctable après deux ou trois jours de jeûne, au moins dans nos conditions expérimentales, c'est à dire au dessus de 10°C.

Exemples de stations à coexistence de populations assez nombreuses d'*A. ibis* et de :

- Planaires : le Déversoir du Lac de l'Île d'Estibère à 2150 m ; le R. de Péguière à 1530 m ; le R. de Trapeich à 1040 m et à 940 m ; le Ribérot à 930 m. A la station du R. de Péguière à 1530 m, on remarque même la constance relative du rapport des biomasses d'*A. ibis*/Planaires, voisin de 2 dans cinq prélèvements sur six. La coexistence d'*A. ibis* et de Planaires, en grand nombre de part et d'autre, peut s'expliquer par le fait que ces dernières se nourrissent fréquemment d'organismes sécrétant de grandes quantités de mucus (Oligochètes ou Mollusques, par exemple : REYNOLDS & YOUNG 1964), ce qui n'est pas le cas des *Atherix* (THOMAS 1975, p. 173).

- Hirudinées : le Laudot à 480 m, le 24-X-1974 (THOMAS et al. 1979 et Tableau 2).

- Plécoptères Subulipalpia : le Déversoir des Laquettes d'Aumar à 2070 m ; la NESTE de Couplan à 1260 m ; le R. de Péguière à 1530 m ; le R. de Trapeich à 940 m ; le Salat à 520 m. Les larves de Subulipalpia, surtout quand elles sont de grande taille, ne vivent pas encastrées entre les cailloux du fond. En conséquence, leur mobilité est très supérieure à celle des larves d'Athericidae et de *Rhyacophila*, et elles ont la possibilité de capturer des proies qui échappent à ces Diptères et Trichoptères. L'intensité de leur concurrence vis à vis de l'un ou l'autre de ces groupes prédateurs ne peut qu'en être diminuée.

3) L'opposition entre les larves d'*I. marginata* et celles des espèces pyrénéennes du genre *Rhyacophila* est moins nette. Les larves d'*I. marginata*, sensiblement plus petites que celles d'*A. ibis* (Tableau 6), peuvent ramper encore plus profondément dans les interstices du substrat (THOMAS 1976) et ainsi séparer davantage leur microhabitat de ceux des larves des espèces de *Rhyacophila*. Ces dernières sont aussi en général nettement plus rhéophiles.

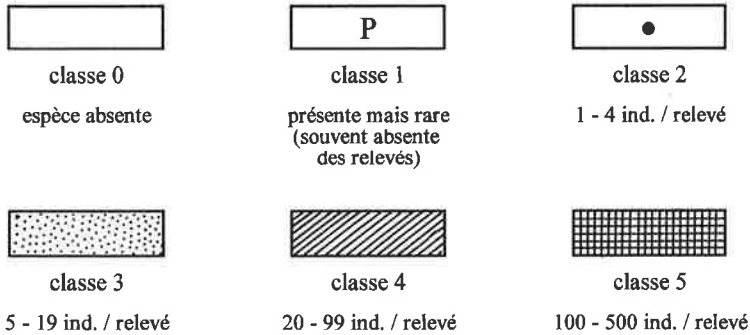
### III. L'opposition entre Athericidae et Rhyacophilidae en Vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées)

Le genre *Rhyacophila* paraît donc s'opposer assez nettement à *A. ibis*. Il est reconnu comme largement prédateur [nombreuses références, par exemple : CUMMINS (1973), MANUEL & FOLSOM (1982) et WIGGINS (1996)] même si des éléments d'origine non animale ont été observés dans le tube digestif de certaines espèces [par exemple par THUT (1969) et LAVANDIER (1984)]. Les relations existant entre *A. ibis* et ces Trichoptères de même niveau trophique ont donc été examinées plus en détail. Pour cela, les relevés du tableau 1 de THOMAS (1976) ont été comparés à ceux de DÉCAMPS (1967b) sur les stations de la Vallée d'Aure qu'ils possèdent en commun. Plusieurs pré-

1. Exception faite ici de la station 76b (Arac à 480 m) avec des valeurs de biomasse de ces prédateurs inférieures à 1 g/m<sup>2</sup>.

lèvements ayant été effectués au cours de l'année, les classes d'abondance indiquées correspondent aux valeurs maximales observées et ne sont pas simultanées. Toutefois, pour éviter le biais causé par les pullulations de larvules consécutives aux éclosions, les individus du premier stade (*Rhyacophila*) ou de moins de 4-5 mm (Athericidae) n'ont pas été pris en compte.

L'abondance de chaque espèce a été codée selon 6 classes (THOMAS 1976) correspondant aussi à DÉCAMPS (1967b), sauf la classe 1 (= P) qui a été rajoutée.



### III.1 Apparition des Athericidae dans des cours d'eau déjà colonisés en amont par des espèces du genre *Rhyacophila*

La Fig. 1 schématise l'évolution amont-aval des densités maximales des populations de *Rhyacophilidae* et d'Athericidae sur quelques cours d'eau. Les classes d'abondance retenues peuvent ne pas avoir été relevées simultanément.

Le fait de passer d'une station à une autre, de l'amont vers l'aval d'un cours d'eau, correspond le plus souvent à des variations de paramètres écologiques qui, à elles seules, peuvent être responsables de modifications du nombre des espèces présentes et de leur abondance. Toute recherche d'une relation causale concernant la concurrence ou l'exclusion d'espèces par comparaison de deux ou plusieurs populations doit donc être effectuée avec une grande prudence. Mais il n'en demeure pas moins que, dans les exemples retenus, l'apparition des populations d'Athericidae (ou l'accroissement de densité de celles-ci) s'accompagne d'une régression de celles des *Rhyacophila*. Dans plusieurs cas, cette régression a lieu dans la partie supérieure de l'étage des feuillus, pourtant favorable à une grande richesse, à une importante diversification du rhithron.

Certaines espèces du genre *Rhyacophila* paraissent donc concurrencées par les Athericidae dans les ruisseaux des Pyrénées, ce qui a justifié la suite de cette étude.

### III. 2. Essai de mise en évidence d'une concurrence interspécifique entre Athericidae et *Rhyacophila*

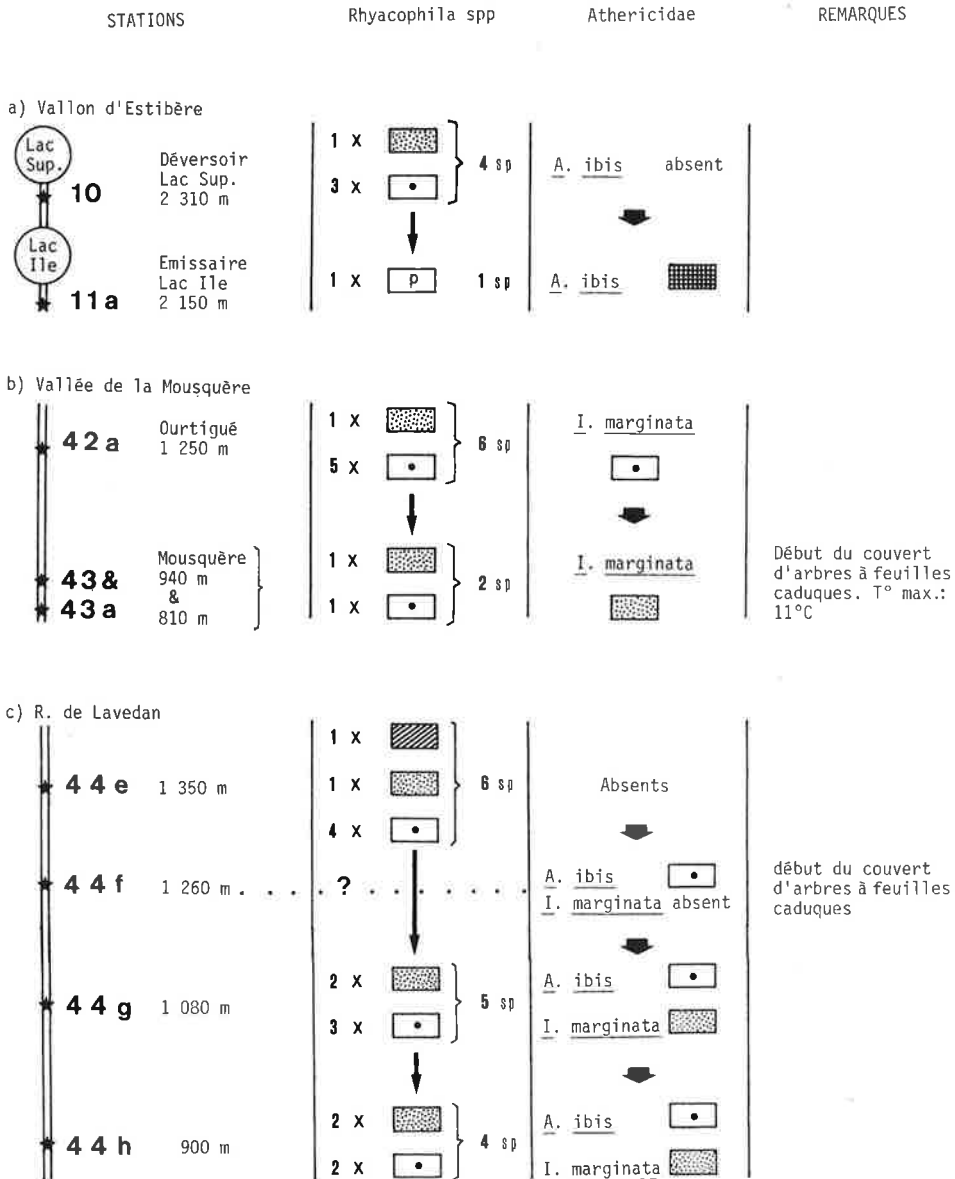
#### Méthode utilisée





























La concurrence pouvant opposer deux espèces dans une région donnée ne revêt une importance écologique que si ces deux espèces cohabitent souvent.

Dans un premier temps, une analyse cénotique a permis de classer les espèces du genre *Rhyacophila* selon leurs « affinités » avec *A. ibis* et *I. marginata*, c'est à dire d'identifier celles rencon-

Fig. 1. Densités maximales de populations de Rhyacophilidae et d'Athericidae (larves du premier stade exclues) à quelques stations (\*) de la Vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). Colonne de gauche : les traits continus représentent les cours d'eau.

Fig. 1. Maximal population densities (first-instar larvae excluded) of Rhyacophilidae and Athericidae species in some sites (\*) of the Aure Valley (High-Pyrenees). Left column : continuous lines represent streams.



STATIONS	Rhyacophila spp.	Athericidae	REMARQUES
d) R. de Lastie			
HD 19.2 1 760 m	1 x  } 3 x  } 7 sp 3 x  }	<u>I. marginata</u> : absent ou rare ↓  ↓ 	
50 1 460 m	? ↓		
50 a 1 070 m	1 x  } 3 x  } 4 sp		
e) Vallée du Baricave			
HD 22.2 Cautères 1 200 m	3 x  } 4 x  } 7 sp	<u>I. marginata</u> : absent ↓ 	pente de 45 %
Rieulong 1 050 m	↓		
58 HD 22.3 Cautères 1 000 m	2 x  } 4 x  } 6 sp	 p ↓ 	
I. marginata 59 Baricave 960 m	? ↓		
59 a Baricave 750 m	1 x  } 2 x  } 3 sp	↓ 	
f) Vallée du Nistos			
HD 25.1 1 160 m	5 x  } & } 5 sp	absents	très forte pente
HD 25.2 1 140 m	5 x  }	absents	
63 Sarranet 860 m	? ↓	<u>A. ibis</u> absent <u>I. marginata</u> 	
63 a Sarranet 710 m	3 x  } 2 x  } 5 sp	<u>A. ibis</u>  <u>I. marginata</u> 	
64 Nistos 470 m	1 x  } 2 x  } 3 sp	↓ <u>A. ibis</u>  <u>I. marginata</u> 	

trées le plus fréquemment aux mêmes stations que les Athericidae (mais pas nécessairement exactement dans les mêmes microhabitats).

Dans un second temps, la comparaison des classes d'abondance de ces espèces et de celles des Athericidae, aux stations qu'elles colonisent en commun, a révélé la nécessité d'une analyse factorielle des correspondances pour le couple d'espèces : *Rhyacophila meridionalis* - *Atherix ibis*.

A) Affinités cénotiques entre les Athericidae et les principales espèces du genre *Rhyacophila*.

L'étude a porté sur 76 stations, communes au tableau 1 de THOMAS (1976) et aux relevés de DÉCAMPS (1967b) et réparties en altitude comme suit :

- > 2000 m : 31 ;
- de 2000 à 1500 m : 13 ;
- de 1500 à 1000 m : 15 ;
- < 1000 m : 17.

Sept espèces de *Rhyacophila*, présentes dans au moins 25% de ces stations (soit au minimum 19 sites) ont été retenues. Ce sont (avec, entre parenthèses, leur fréquence d'occurrence en Vallée d'Aure, exprimée en %) :

*R. tristis* (63,2 %), *R. evoluta* (47,4 %), *R. intermedia* (= *R. contracta* sensu Décamps 1965, 1967a et 1967b : 31,6 %), *R. moczaryi* (28,9 %), *R. meridionalis* (26,3 %), *R. occidentalis* (26,3 %) et *R. martynovi* (25,0 %). Les fréquences d'occurrence correspondantes sont de 31,6 % pour *I. marginata* et de 28,9 % pour *A. ibis*.

Le simple rapport du nombre de stations communes à chaque espèce d'Athericidae et de *Rhyacophila* au nombre total des stations peuplées individuellement par les deux espèces de chaque couple comparé, montre déjà que deux *Rhyacophila* sont de loin les plus fréquemment associés aux Athericidae : *R. meridionalis* à *A. ibis* et *R. moczaryi* à *I. marginata*.

La méthode du carré moyen de contingence utilisée par BONNET (1964) puis par DÉCAMPS (1967b) a été reprise ici. Elle permet d'évaluer l'« affinité » ou l'incompatibilité entre espèces. Le tableau ci-dessous donne les valeurs des carrés moyens de contingence obtenues, exprimées sous la forme de leurs racines carrées. La formule est, après la correction de continuité de Yates, soit la soustraction de N/2 du numérateur :

$$\phi = \frac{(C - P) N - N/2}{\sqrt{A(N - A)(N - B)}}$$

avec : A et B les nombres de stations respectives aux deux espèces considérées ;

C le nombre de leurs stations en commun ; P la probabilité de rencontrer simultanément les deux espèces dans une station.

$$P = AB/N,$$

N étant le nombre total de stations considérées (76).

Seules seront retenues pour les comparaisons ultérieures les espèces de *Rhyacophila* qui présentent avec *A. ibis* ou *I. marginata* (Tableau 5) un coefficient positif (affinité) correspondant à un seuil de probabilité au moins égal à  $10^{-2}$  (valeurs soulignées). En effet,  $\chi^2 = N \phi^2$  (BONNET 1966). Ces espèces sont au nombre de cinq :

- avec *A. ibis* : *R. meridionalis* (niveau de signification :  $10^{-3}$ );
- avec *I. marginata* : *R. martynovi* ( $10^{-3}$ ), *R. moczaryi* ( $10^{-4}$ ), *R. occidentalis* ( $10^{-2}$ ) et *R. tristis* ( $10^{-2}$ ).

ESPECES	<i>A. ibis</i>	<i>I. marginata</i>
<i>R. evoluta</i>	-0,228	-0,005
<i>R. intermedia</i>	-0,465	-0,431
<i>R. martynovi</i>	-0,134	<u>0,425</u>
<i>R. meridionalis</i>	<u>0,376</u>	0,001
<i>R. moczaryi</i>	0,136	<u>0,596</u>
<i>R. occidentalis</i>	0,179	<u>0,333</u>
<i>R. tristis</i>	0,004	<u>0,313</u>

Tableau 5. Carrés moyens de contingence observés entre les deux Athericidae et les 7 espèces de *Rhyacophila* présentant une fréquence d'occurrence au moins égale à 25 % en Vallée d'Aure.

Table 5. Mean squares of contingency between the two Athericidae and the 7 *Rhyacophila* species showing a frequency of occurrence at least equal to 25 % in the Aure Valley.

Précisons bien que les « affinités » mises ainsi en évidence ne sont en rapport qu'avec certains paramètres généraux (la température ou le couvert végétal par exemple). Aux mêmes stations, les larves d'Athericidae et de *Rhyacophila* peuvent coloniser des microhabitats différents (par la vitesse du courant par exemple).

On remarque que le coefficient d'affinité observé entre *I. marginata* et *R. moczaryi* est très élevé, supérieur à toutes les valeurs correspondantes obtenues par DÉCAMPS (1967b) entre les espèces fondamentales des groupements de Trichoptères mis en évidence par cet auteur.

La distribution d'*I. marginata* en Vallée d'Aure recouvre en effet tout particulièrement le groupement 6 à *R. moczaryi* (DÉCAMPS t. c., pp. 452-456). Ce groupement est caractéristique des cours d'eau de moyenne altitude (de l'ordre de 800 m), étroits et très ombragés, avec des variations modérées de la température et du débit. Ceci confirme les remarques formulées par THOMAS (1976) puis par LAUGA & THOMAS (1978) sur l'écologie d'*I. marginata*. Mais ce recoupement confirme aussi en particulier la validité de la remarquable définition du groupement 6 de Décamps, établie par référence à une espèce (*R. moczaryi*) beaucoup moins impérativement tributaire de la présence de branches d'arbres à feuilles caduques au-dessus de l'eau que ne l'est *I. marginata* en raison de son site de ponte.

*R. meridionalis*, qui présente une forte « affinité » pour *A. ibis*, appartient à trois des groupements de Trichoptères sensu Décamps (groupement 5, caractéristique des eaux courantes à forte amplitude thermique ; groupements 11 et 12, caractéristiques des rivières rapides de montagne, avec (11) de grandes variations de niveau : barrages, prises d'eau). *A. ibis* peut effectivement présenter de grandes densités de population dans ces types de cours d'eau : le déversoir du lac de l'Île (THOMAS & THOMAS 1987) et le Laudot (THOMAS et al. 1979).

#### B) La concurrence entre *A. ibis* et *R. meridionalis*

a) La comparaison, station par station (Fig. 2), des classes d'abondance maximales, observées pour les cinq espèces de *Rhyacophila* retenues au § III.2.A et l'un ou l'autre Athericidae, montre un balancement entre *A. ibis*/*I. marginata* et *R. meridionalis* (Fig. 2a). Cette dernière espèce n'est en effet jamais abondante aux mêmes stations qu'un des Athericidae : la juxtaposition de deux classes 3 n'est même relevée qu'une seule fois, ce qui peut impliquer une concurrence. Or, un tel balancement n'est observé dans aucun autre cas, et notamment pas entre *I. marginata* et *R. moczaryi* ou *R. martynovi* (Fig. 2b et c), dont les classes 3 sont fréquemment simultanées.



b) Ceci a justifié une analyse des correspondances.

Cette dernière a été effectuée sur l'ordinateur Iris 80 du Centre de Calcul de l'Université de Toulouse.

Les données soumises à l'AFC sont celles de la Fig. 2a, b, c, d, e. Les stations sont chiffrées selon la numérotation de THOMAS (1976) et de LAUGA & THOMAS (1978).

L'analyse a porté sur sept variables : *A. ibis* (codé IBI), *I. marginata* (MAR), *R. meridionalis* (MER), *R. moczaryi* (MOC), *R. martynovi* (MTN), *R. occidentalis* (OCC) et *R. tristis* (TRI), croisées avec les 36 stations concernées. Ces stations sont celles où cohabitent une espèce d'Athericidae (ou les deux) avec au moins l'une des cinq espèces de *Rhyacophila* retenues plus haut. Il s'agit (avec, entre parenthèses, le code correspondant de désignation de ces stations par DÉCAMPS 1967b) de :

Bassin de l'Oule : 5 (= HD 1.12) : Déversoir du Grand Lac de Port-Biehl, altitude 2200 m ; 5d (= HD 1.23) : idem à 1830 m.

Vallon d'Estibère : 11a : Dév. du Lac de l'Ile à 2150 m (voir son peuplement en *Rhyacophila* ci-dessous); 13a (= HD 2.20) : Dév. du Lac de l'Ours à 2060 m ; 14 (= HD 2.27) : Dév. du Lac Inférieur à 2080 m ; 15a (= HD 2.29) : Dév. des Méandres à 2040 m. Bassin d'Aumar : 18 : Dév. des Laquettes à 2070 m (voir son peuplement en *Rhyacophila* ci-dessous); 18a (= HD 3.28) : idem à 1900 m.

Neste de Couplan : 29b (= HD 7.2) à 1380 m, 29c (= HD 7.3) à 1260 m.

Neste de la Géla : 31 (= HD 8.6) : R. de Badet à 1420 m ; 32b (= HD 10.4) : R. de Saux à 1540 m.

Neste de Rioumajou : 36b (= HD 13.6) à 1100 m.

Affluents de la Neste d'Aure en aval de Vieille-Aure : 40a (= HD 14.2) : R. d'Espiabe à 1290 m ; 40b (= HD 14.3) : idem à 900 m ; 42a (= HD 15.5) : R. d'Ourtigué à 1250 m ; 43 (= HD 15.6) : R. de la Mousquère à 950 m ; 44g (= HD 16.8) : R. de Lavedan à 1080 m ; 44h (= HD 16.9) : idem à 900 m ; 49 (= HD 17.4) : N. de Louron à 900 m ; 49a (= HD 17.5) idem à 820 m ; 50a (=HD 19.4) : R. de Lastie à 1070 m ; 50b (=HD 19.5) : idem à 790 m ; 51 (= HD 19.3) : R. de l'Artigue à 1220 m ; 52 (= HD 18.2) : R. du Col d'Aspin à 780 m ; 54b (= HD 20.3) : R. d'Ardengost à 1015 m ; 54c (= HD 20.4) : idem à 660 m ; 55 (= HD 21.1) : R. de l'Espèrère à 670 m ; 56a (= HD 24.1) : R. de Beyrède à 650 m ; 59 (= HD 22.3) : R. de Cautères (Baricave) à 1000 m ; 59a (= HD 22.4) : R. de Baricave à 750 m.

La Neste d'Aure : 60 (= HD 26.1) à 900 m, 60a (= HD 26.4) à 650 m, 60b (= HD 26.5) à 490 m.

Vallée du Nistos : 63a (= HD 25.3) : R. de la Sarranet à 710 m ; 64 (= HD 25.4) : R. de Nistos à 470 m.

Deux relevés (A. Thomas coll.) complètent les données de DÉCAMPS (t. c.) :

- *R. meridionalis*, classe 1 (= P) à la station 11a ;

- *R. tristis*, classe 1 (= P) à la station 18.

Le premier facteur restitue 42,1 % de l'inertie du nuage, le second 20,8 %. Sur le système d'axes 1-2, la majorité des stations se répartit en deux groupes nettement opposés (Fig. 3) : à gauche, les ruisseaux étroits et très ombragés de moyenne altitude, à droite et dans la partie supérieure du graphique, les déversoirs des lacs de montagne. Entre les deux, et surtout au-dessous des déversoirs de lacs, un passage progressif aux gros ruisseaux et rivières d'altitude moyenne, entre 500 et 1000 m. L'ensemble des deux facteurs peut être interprété sous forme de gradients de paramètres écologiques importants : le premier, en particulier, correspond aux amplitudes thermiques de l'eau, liées surtout à l'ensoleillement et au débit, le second, à la violence des crues.

La place des espèces sur ce système d'axes est très conforme aux données écologiques de DÉCAMPS (1967b et comm. verb.) et de THOMAS (1976). Ainsi, *R. moczaryi* et *I. marginata* sont situées près des ruisseaux étroits, ombragés et riches en Bryophytes ; *R. martynovi* - l'espèce la plus



sténotherme - est en position extrême ; *R. meridionalis* et *A. ibis*, les plus eurythermes, sont localisées dans l'ensemble des déversoirs de lacs ou très près. *R. tristis* et *R. occidentalis* occupent des positions intermédiaires : la première en altitude, la seconde vers les petites rivières rapides. On retrouve bien, en particulier, les deux groupements : *A. ibis* - *R. meridionalis*, et *I. marginata* - *R. moczaryi* - *R. martynovi*.

Le troisième facteur (Fig. 4) restitue 17,2 % de l'inertie du nuage. Il révèle nettement une opposition, d'intensité très variable, entre les espèces prises deux à deux. Ainsi, la projection d'*I. marginata* sur le troisième axe est très proche de celle de *R. moczaryi*, de même que de celle de *R. martynovi*. Au contraire, les projections d'*A. ibis* et de *R. meridionalis* sont très éloignées l'une de l'autre sur cet axe, et situées très nettement de part et d'autre de l'origine. Dans les limites de l'interprétation de la distance entre la projection de points sur un plan factoriel, cette dernière opposition est près de 20 fois supérieure à celle relevée entre *I. marginata* et *R. moczaryi*. Elle confirme la forte compétition entre *A. ibis* et *R. meridionalis* qui avait été pressentie. Le rôle de ces deux espèces dans la définition du troisième facteur est primordial (contributions absolues de 56,8 % pour *R. meridionalis* et de 32,3 % pour *A. ibis*).

La concurrence entre *A. ibis* et *R. occidentalis* apparaît beaucoup plus faible. Quant à *R. martynovi* et *R. tristis*, leurs contributions absolues sont extrêmement faibles, et leurs contributions relatives nulles.

## Discussion

La compétition beaucoup plus vive entre *A. ibis* et *R. meridionalis* qu'entre *I. marginata* et *R. moczaryi* paraît s'expliquer par les microhabitats des larves pour deux raisons :

- Tout d'abord, les larves du genre *Rhyacophila* sont beaucoup moins aptes que celles des Athericidae à s'enfoncer profondément dans les interstices entre les pierres, à cause de la présence de structures squelettiques qui font défaut aux Tabanomorphes : capsule céphalique volumineuse (type eucéphale), tergite prothoracique rigide, pattes thoraciques articulées et disposées transversalement, corps beaucoup moins souple et déformable, etc.... Le Tableau 6, basé sur les données de DÉCAMP (1965, 1966, 1967a) et de THOMAS (1974), rappelle que les larves de *R. meridionalis* sont beaucoup plus petites, en fin de développement, que celles d'*A. ibis*, alors qu'au contraire les larves de *R. moczaryi* sont considérablement plus grandes que celles d'*I. marginata*. En outre, le décalage entre les périodes de vol de ces espèces accroît encore les différences de taille entre leurs

ESPECES (larves au dernier stade)	Longueur du corps (mm)	Largeur du squelette céphalique (mm)	Période de vol
<i>A. ibis</i>	25 - 32	0,7 - 0,8	VI
<i>R. meridionalis</i>	14 - 17	1,0 - 1,2	surtout VIII - IX
<i>I. marginata</i>	18 - 20	0,5 - 0,55	VII
<i>R. moczaryi</i>	26 - 31	1,8 - 1,9	surtout V
<i>R. martynovi</i>	22 - 26	1,7 - 2,0	surtout VIII - IX

Tableau 6. Principales dimensions limitantes et période de vol des trois espèces de *Rhyacophila* les plus souvent rencontrées aux mêmes stations que les deux Athericidae en Vallée d'Aure.

Table 6. Main limiting dimensions and flight period of the three *Rhyacophila* most frequent species in the same sites as the two Athericidae in the Aure Valley.



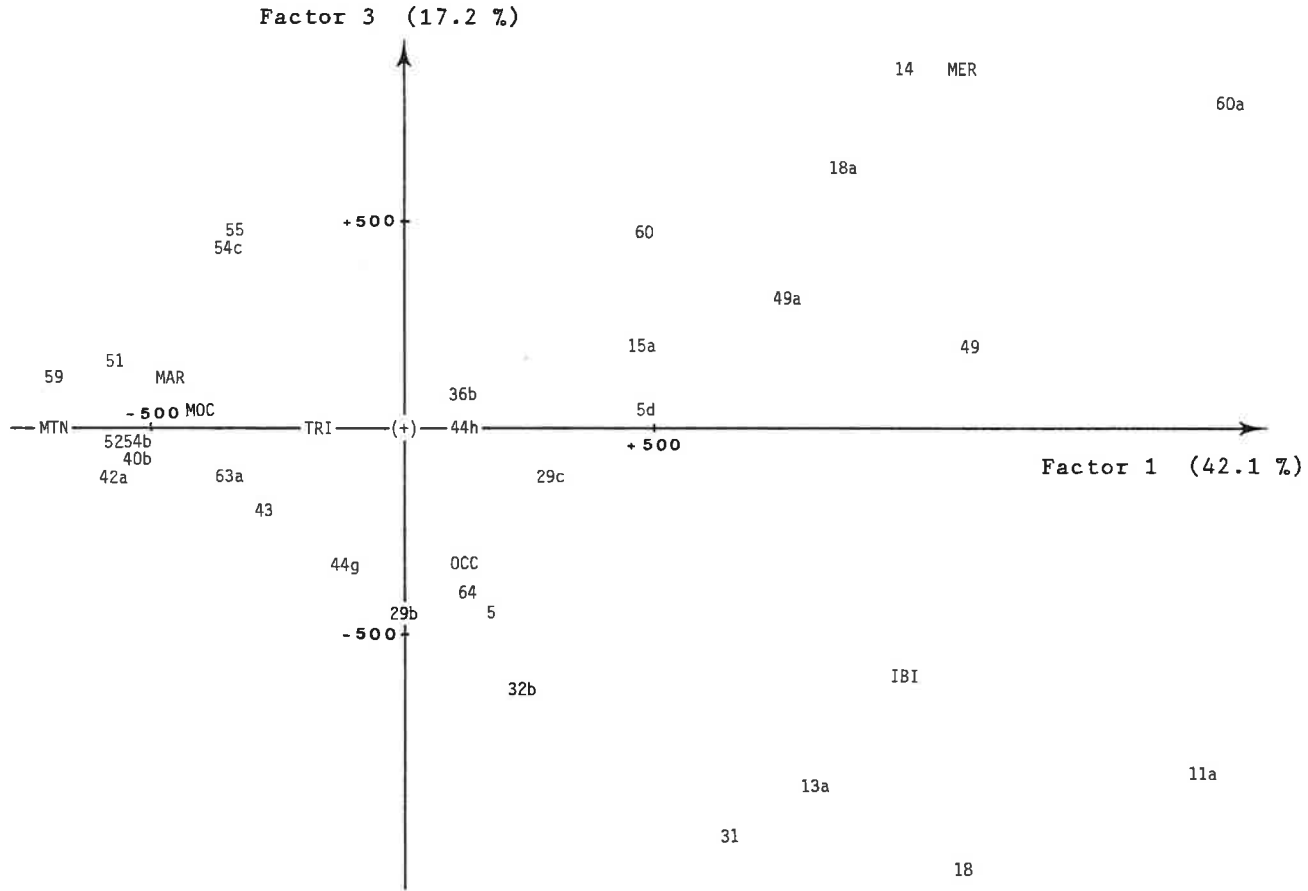


Fig. 4. AFC stations-espèces d'Athericidae et de *Rhyacophila* en Vallée d'Aure. Plan des facteurs 1 et 3. Points multiples : 40b-40a ; 51-50a-50b ; 59-59a-56a ; 60a-60b.

Fig. 4. Factorial Analysis of Correspondence sites-species of Athericidae and *Rhyacophila* in the Aure Valley. F1 X F3 plane. Multiple points : 40b-40a ; 51-50a-50b ; 59-59a-56a ; 60a-60b.

larves à un moment donné : *A. ibis* est en effet plus précoce que *R. meridionalis*, tandis qu'au contraire *I. marginata* est plus tardif que *R. moczarzi*.

Il est aisé d'en déduire que les larves d'*I. marginata* ont, sans aucun doute, la possibilité de différencier leur microhabitat de celui des larves de *R. moczarzi* (et/ou de *R. martynovi*) dans les fissures ou les interstices des fonds pierreux beaucoup plus nettement que ne peuvent le faire les larves d'*A. ibis* vis à vis de celles de *R. meridionalis*.

- D'autre part, les vitesses de courant auxquelles se rencontrent *A. ibis* et *R. meridionalis* sont le plus souvent moyennes (de l'ordre de 0,5 à 0,6 m/s : DÉCAMPS 1967b p. 452, et THOMAS 1976), et par conséquent tout à fait compatibles d'une espèce à l'autre. Au contraire, celles où vivent respectivement *I. marginata* (en général inférieures à celles relevées pour *A. ibis* : THOMAS *ibid.*) et *R. moczarzi* (supérieures à celles relevées pour *R. meridionalis*<sup>(1)</sup> : DÉCAMPS *l.c.* p. 455) sont beaucoup plus nettement différenciées.

On peut en conclure que, malgré leurs distributions très voisines en Vallée d'Aure, les larves d'*I. marginata* et de *R. moczarzi* ne vivent pas dans le même microhabitat et ne sont guère directement concurrentes.

La concurrence entre *A. ibis* et *R. meridionalis* - qui demeure tributaire des conditions de milieu - paraît pouvoir aller jusqu'à l'exclusion de l'une de ces deux espèces au profit de l'autre dans les cours d'eau où les possibilités de diversification des microhabitats sont réduites, comme les ruisseaux coulant en prairie subalpine.

Examinons en effet l'exemple des émissaires interconnectés des petits lacs du vallon d'Estibère (DÉCAMPS 1967b, p. 512). *A. ibis* est absent du Déversoir du Lac Supérieur (st 10, altitude 2310 m, THOMAS 1976) où la classe d'abondance de *R. meridionalis* est la troisième ; ce cours d'eau atteint cependant fréquemment en été la température de 16°C, sensiblement supérieure au seuil thermique minimal indispensable à *A. ibis* (13°C : THOMAS *ibid.*, p. 190). A quelques centaines de mètres en aval, l'émissaire du Lac de l'Ile (st 11a, altitude 2150 m, 20,5°C) renferme une énorme population d'*A. ibis* (classe d'abondance 5) tandis que *R. meridionalis* est rare (classe 1). Plus en aval encore, le Déversoir du Lac Inférieur (st 14, altitude 2080 m, 25°C) abrite beaucoup plus de larves de *R. meridionalis* (classe 3) que d'*A. ibis* (classe 1). La pente moyenne défavorise *A. ibis* à la station amont (st 10 : 30 %) et à la station aval (st 14 : 17 %) : voir le § 1 introduction. La pente à la station intermédiaire (11a : 10 %) est par contre favorable au maintien et même à la pullulation d'*A. ibis*, avec une régression concomitante de *R. meridionalis*. A une quatrième station proche (le Déversoir des Méandres, st. 15a, altitude 2040 m), la température maximale de l'eau (20°C) est comparable à celle de l'émissaire du Lac de l'Ile, mais la pente plus élevée (15%) favorise *R. meridionalis* et entraîne la coexistence des deux espèces à la classe d'abondance 2.

Le Dr T. T. MACAN (1963) a souligné l'importance de la concurrence en écologie, mais en mettant l'accent sur la difficulté de détecter ce phénomène sur le terrain. Les observations sur le comportement effectuées au laboratoire, en aquariums ou en ruisseaux artificiels, peuvent être primordiales pour progresser dans ce domaine. Le développement du chapitre 10 «Competition» (pp. 230-252) par MOLLES (1999) est particulièrement intéressant.

---

1. *R. meridionalis* vit en courant plus faible que la plupart des autres espèces de ce genre : son armature postérieure est réduite par rapport à celle de *R. occidentalis* par exemple, fréquemment rencontrée dans les mêmes rivières mais en courant plus rapide (H. Décamps, comm. verb).

### Remerciements

La publication de ces résultats a été très longtemps différée par suite d'un grave accident. Je n'en ai que plus de plaisir à remercier : tout d'abord Jacques Lauga pour son aide amicale et sa compétence très appréciée lors du traitement mathématique des données ; Nicole Thomas pour son dévouement bénévole lors du tri des prélèvements ; Manuel Molles pour son aide à la traduction en langue anglaise et son soutien efficace lors de la présentation des résultats à Santa Fé (Nouveau-Mexique) ; les regrettés T.T. Macan et C. Berthélemy, E. Angelier, P. Cassagnau et tout particulièrement Peter Zwick pour leurs critiques constructives et leurs avis sur une première version du texte ; Henri Décamps pour son aide à la détermination des larves du genre *Rhyacophila* et pour de nombreuses discussions très fructueuses sur le terrain en Vallée d'Aure et au laboratoire ; enfin François Vaillant pour ses innombrables conseils avisés et son soutien jamais démenti.

### Travaux cités

- ALBRECHT, M.L. 1961. Ein Vergleich quantitativer Methoden zur Untersuchung der Makrofauna fließender Gewässer. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **14** : 486-490.
- ALDRICH, J.M. 1912. Flies of the Leptid genus *Atherix* used as food by California indians (Dipt.). *Entomological News*, **23** (4) : 159-163.
- ARMITAGE, K.B. 1961. Distribution of riffle insects of the Firehole river, Wyoming. *Hydrobiologia*, **17** (1-2) : 152-174.
- BONNET, L. 1964. Le peuplement thécamoebien des sols. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, **1** (2) : 123-408.
- BONNET, L. 1966. Le peuplement thécamoebien de quelques sols du Chili (I). *Protistologica*, **2** (2) : 113-140.
- CUMMINS, K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, **18** : 183-206.
- DÉCAMPS, H. 1965. Larves pyrénéennes du genre *Rhyacophila* (Trichoptères). *Annales de Limnologie*, **1** (1) : 51-72.
- DÉCAMPS, H. 1966. Nouvelles larves pyrénéennes du genre *Rhyacophila* (Trichoptères). *Annales de Limnologie*, **2** (1) : 183-202.
- DÉCAMPS, H. 1967a. Introduction à l'étude écologique des Trichoptères des Pyrénées. *Annales de Limnologie*, **3** (1) : 101-176.
- DÉCAMPS, H. 1967b. Ecologie des Trichoptères de la Vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Annales de Limnologie*, **3** (3) : 399-577.
- HUNTER, F. & A.K. MAIER. 1994. Feeding behaviour of predatory larvae of *Atherix lantha* Webb (Diptera : Athericidae). *Canadian Journal of Zoology*, **72** : 1695-1699.
- JONES, J.R.E. 1951. An ecological study of the river Towy. *Journal of Animal Ecology*, **20** : 68-86.
- LAUGA, J. & A. THOMAS. 1978. Etude écologique des Athericidae et Rhagionidae torrenticoles du Sud de la France par l'analyse factorielle des correspondances. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, **114** (3/4) : 274-287.
- LAVANDIER, P. 1984. Dynamique des populations larvaires et régime alimentaire de *Rhyacophila tristis* Pictet (Trichoptera : Rhyacophilidae) dans un ruisseau de haute montagne. *Annales de Limnologie*, **20** (3) : 209-214.
- MACAN, T.T. 1963. *Freshwater ecology*. Longmans, 338 pp. London.
- MANUEL, K.L. & T.C. FOLSOM. 1982. Instar sizes, life cycles, and food habits of five *Rhyacophila* (Trichoptera : Rhyacophilidae) species from the Appalachian mountains of South Carolina, U.S.A. *Hydrobiologia*, **97** : 281-285.
- MOLLES, M.C. 1999. *Ecology : concepts and applications*. McGraw-Hill, 509 pp.
- NEVEU, A. 1976. Ecologie des larves d'Athericidae (Diptera, Brachycera) dans un ruisseau des Pyrénées-Atlantiques. I. Structure et dynamique des populations. *Annales d'Hydrobiologie*, **7** (2) : 73-90.
- NEVEU, A. 1977. Ecologie des larves d'Athericidae (Diptera, Brachycera) dans un ruisseau des Pyrénées-Atlantiques. I. Structure et dynamique des populations. *Annales d'Hydrobiologie*, **8** (1) : 45-66.
- SAVAGE, N.L. & F.W. RABE. 1973. The effects of mine and domestic wastes on macroinvertebrate community structure in the Coeur d'Alene river. *Northwest Science*, **47** (3) : 159-168.
- THOMAS, A.G.B. 1974. Diptères torrenticoles peu connus. I. Les Athericidae (larves et imagos) du Sud de la France (Brachycera, Orthorrhapha). *Annales de Limnologie*, **10** (1) : 55-84.

- THOMAS, A.G.B. 1975. Diptères torrenticoles peu connus. III. Les Athericidae du Sud de la France (régime alimentaire des larves : aspect qualitatif) (Brachycera, Orthorrhapha). *Annales de Limnologie*, **11** (2) : 169-188.
- THOMAS, A.G.B. 1976. Diptères torrenticoles peu connus. IV. Les Athericidae (écologie et biologie) du Sud de la France (Brachycera, Orthorrhapha). *Annales de Limnologie*, **12** (2) : 175-211.
- THOMAS, A.G.B. 1982. Diptères torrenticoles peu connus. VIII. Les Athericidae (*Ibisia vaillanti* n. sp.) du Sud de la France (Brachycera, Orthorrhapha). *Annales de Limnologie*, **18** (1) : 81-86.
- THOMAS, A. 1985. Diptères torrenticoles peu connus : les Athericidae et Rhagionidae européens et circum-méditerranéens. *Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft*, **58** (3-4) : 449-460.
- THOMAS, A.G.B. 1991. Competitive relationships between Athericidae larvae (Brachycera, Orthorrhapha) and other predacious macroinvertebrates in South-Western France. North American Benthological Society : 39<sup>th</sup> annual meeting, Santa Fé, New Mexico. Abstract n° 336 in *Bulletin of the NABS*, **8** (1) : 146.
- THOMAS, A.G.B. 1997. Chapter Rhagionidae and Athericidae, pp. 311-320 in A.N. Nilsson (ed.) *Aquatic Insects of North Europe - A taxonomic Handbook*, Volume 2. Apollo books, Stenstrup.
- THOMAS, A.G.B., N. GIANI & N. THOMAS. 1979. Actions humaines sur la faune benthique torrenticole dans le Sud-Ouest de la France. I. La Rigole de la Montagne Noire. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **115** (1-2) : 30-52 .
- THOMAS, A. & N. THOMAS. 1987. Diptères torrenticoles peu connus. XI. Les Athericidae du Sud de la France (La dérive des larves d'*Atherix ibis* en haute montagne) (Brachycera, Orthorrhapha). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, **123** : 89-94.
- THUT, R.N. 1969. Feeding habits of larvae of seven *Rhyacophila* (Trichoptera : Rhyacophilidae) species with notes on other life-history features. *Annals of the American Entomological Society*, **62** : 894-898.
- WIGGINS, G.B. 1996. Chapter 17, Trichoptera families (pp. 309-349) in R.W. Merritt & K.W. Cummins (eds) : *An introduction to the aquatic insects of North America*, 3rd edition. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa.