

Les variations inter-annuelles chez les invertébrés d'une rivière salmonicole : importance des facteurs abiotiques et des mécanismes dépendants de la densité

par Dominique ROSILLON

Abstract

The invertebrate community was studied over 5 years in a trout stream (The River Samson, Belgium). Total invertebrate density and densities of 27 of 34 taxa tested showed significant differences between years ($p < 0,05$). Different patterns of between-year variation were observed and the most common pattern was related to hydrological events (flooding) which caused low densities for many species. Most species recovered rapidly, but the recovery of several predators showed a delay of one year. The Crustacean, *Gammarus fossarum*, appeared to respond positively to flooding. A significant positive linear correlation between mortality rate and the logarithm of initial density ($p < 0,05$) was obtained for 6 of 11 species tested. That observation is consistent with the existence of density-dependent regulation. A hierarchy of environmental factors is suggested with primary importance ascribed to exceptional abiotic events, and secondary importance to density-dependent mechanisms.

Key-words: Invertebrates, stream, between-year variation, regulation.

Résumé

L'évolution quantitative des invertébrés benthiques d'une rivière salmonicole (le Samson) a été suivie au cours de 5 années. La densité de la faune totale et les densités de 27 taxa sur 34 testés ont montré des variations inter-annuelles significatives ($p < 0,05$). Différents types d'évolution sont rencontrés et le plus commun peut être mis en relation avec des événements hydrologiques, les crues qui produisent une réduction d'effectifs suivie d'une récupération chez la majorité des espèces. Cependant, plusieurs prédateurs montrent un délai d'une année dans la récupération et le crustacé *Gammarus fossarum* semble profiter des conditions particulières de crue. Une corrélation linéaire positive significative ($p < 0,05$) entre le taux de mortalité et le logarithme de la densité initiale a été observée chez 6 espèces sur 11 testées. Cette observation suggère l'existence d'une régulation dépendante de la densité. Une hiérarchie des facteurs environnementaux est proposée avec une importance prioritaire aux modifications exceptionnelles des facteurs abiotiques et une importance secondaire aux mécanismes régulateurs dépendants de la densité.

Mots-clés: Invertébrés, rivière, variations inter-annuelles, régulation.

Introduction

Les mécanismes responsables des variations inter-annuelles chez les populations d'invertébrés d'eau courante restent encore largement inexpliqués. Un des principaux problèmes consiste à déterminer les rôles relatifs joués par les facteurs indépendants et dépendants de la densité (SCHIOZAWA, 1983). Les études relatives à l'évolution quantitative de populations d'invertébrés de

rivière menées durant plusieurs années sont encore relativement réduites (DRAKE, 1981; WRIGHT *et al.*, 1981; COLBO, 1985). Le présent article résume les résultats d'une étude quantitative de la communauté d'invertébrés d'une rivière salmonicole, le Samson, et des facteurs abiotiques, au cours de 5 années. L'objectif était d'une part, d'estimer l'importance des fluctuations interannuelles et d'autre part, de déterminer les facteurs responsables de telles variations.

Méthodes

SITE D'ETUDE

Le Samson, rivière salmonicole, prend sa source à une altitude de 280 m et après un parcours de 20 km rejoint la Meuse à une altitude de 80 m. La pente moyenne est de 1,0% et la superficie totale du bassin versant est d'environ 120 km². Le site étudié, choisi pour sa bonne qualité physico-chimique et biologique, se situe à 10 km de la source et le bassin versant atteint à cet endroit 50 km², la largeur de la rivière varie de 4 à 10 m et la profondeur de 10 à 30 cm. Une description détaillée de ce site a été réalisée (ROSILLON, 1984).

PARAMETRES ABIOTIQUES

Les températures maximale et minimale journalières de l'air, mesurées à la station météorologique de Crupet, ont été fournies par l'I.R.M. Le Ministère des travaux Public nous a fourni des mesures journalières de la hauteur d'eau relevées à Thon, embouchure avec la Meuse, pour les années 1980 à 1983 et L'Hydraulique Agricole, celles réalisées à Gohey (amont de Thon) pour les années 1983 à 1985. Nos propres mesures effectuées de manières irrégulières à l'échelle limnimétrique de Thon nous ont permis d'établir une relation entre la hauteur d'eau à cet endroit (LT, cm) et celle à Gohey (LG, cm). Une bonne relation linéaire a été obtenue: $LT = a + b LG$ avec $a (\pm I.C. 95\%) = 3,77 \pm 5,06$ et $b (\pm I.C. 95\%) = 1,25 \pm 0,13$ ($r^2 = 0,89$, $n = 50$) pour l'année 1983; et $a = 10,3 \pm 5,59$ et $b = 1,15 \pm 0,13$

(r^2 : 0,89, $n = 43$) pour les années 1984 et 1985. Ces équations ont été utilisées pour estimer les valeurs journalières de la hauteur d'eau à Thon pour les années 1983 à 1985.

La température de l'eau a été enregistrée au moyen d'un thermographe de 1981 à 1985. La température moyenne journalière a été obtenue à partir des températures lues à 0:00, 6:00, 12:00 et 18:00 heure. Le pH et la conductivité ont été mesurés sur le terrain avec respectivement un Messegérät pH-mètre et un Messegérät conductivi-mètre. L'alcalinité, les concentrations de Ca^{++} , Mg^{++} , Cl^- , SO_4^{--} , NO_3^- et PO_4^{---} , ont été mesurées à l'aide d'une trousse Hach. La concentration d'oxygène dissous a été déterminée par la méthode titrimétrique de Winkler. Les concentrations de Na^+ et K^+ ont été mesurées par spectrométrie d'absorption atomique.

COMMUNAUTE BENTHIQUE

La faune d'invertébrés benthiques a été échantillonnée en octobre et en avril de chaque année pour la période d'octobre 1981 à avril 1985. Ces dates d'échantillonnage ont été choisies sur base d'une étude des variations saisonnières affectant les populations étudiées (ROSILLON, 1985). Pour beaucoup de taxa, les périodes de reproduction et d'éclosion ont lieu en été, les échantillons d'octobre fournissent dès lors une estimation de la taille de la population au début d'un cycle annuel et les échantillons d'avril nous renseignent sur l'état de la population avant l'émergence et la reproduction. A chaque date, 5 unités d'échantillonnage ont été réalisées au moyen d'un appareil de Surber d'une surface de prélèvement de 0,1 m² et muni d'un filet à maille de 0,4 mm. Les échantillons fixés sur le terrain dans une solution de formaldéhyde à 4% sont triés au laboratoire. Tous les animaux sont prélevés, identifiés et comptés. Une description détaillée et une estimation de l'efficacité de cette méthode de dépouillement a été publiée (ROSILLON, 1987).

Une analyse de la variance à deux critères de classification a été utilisée pour étudier les variations inter-annuelles (critère 1) et saisonnières (critère 2) sur les paramètres suivant: (1) le nombre total d'individus (N), (2) le nombre total de taxa par échantillon, (3) la diversité selon SHANNON-WEAVER, $H' = -\sum (ni/N) \ln(ni/N)$ et (4) le nombre (ni) d'individus des différents taxa.

TAUX DE MORTALITE

De manière générale, la densité (N) d'une génération d'une espèce diminue de façon exponentielle au cours du temps (t, j) (ELLIOTT, 1982; LAVANDIER, 1981; ROSILLON, 1986). A partir des densités estimées en octobre et en avril, le taux de mortalité (M, %/j) a été calculé pour une série d'espèces présentant une génération hivernale (éclosion ayant lieu entre la fin du

printemps et le début de l'automne et l'émergence ou la reproduction se situant au cours du printemps et/ou de l'été) selon l'équation suivante: $M = 100 \ln (No/Na) / t$; avec No = la moyenne géométrique du nombre d'individus par échantillon en octobre, Na = la moyenne géométrique du nombre d'individus par échantillon en avril, et t = le nombre de jours entre les deux dates d'échantillonnage. Ce taux de mortalité a été calculé pour chaque année et nous avons examiné le degré de corrélation du taux de mortalité (= variable dépendante) avec le logarithme de la densité en octobre pour vérifier si la mortalité est dépendante de la densité (MOSS, WATSON & OLLASON, 1982).

Résultats

FACTEURS ABIOTIQUES

Une analyse plus complète de l'évolution des paramètres abiotiques au cours des 5 années étudiées a été publiée (ROSILLON & MAQUET, 1989). Les températures moyennes décennales de l'air et de l'eau et les valeurs extrêmes et moyennes mensuelles du niveau de l'eau (Figure 1) indiquent que la hauteur d'eau est le paramètre qui fluctue le plus et souvent de manière irrégulière au cours de la période étudiée. Trois crues importantes sont à noter: juillet 1980, février et novembre 1984. Les fluctuations de température sont réduites au niveau aquatique. Les paramètres physico-chimiques (Tableau 1) sont restés assez stables excepté des valeurs très élevées de conductivité, chlorures et sodium mesurées le 21 janvier 1985 dues à l'épandage de sels de déneigement (voir ROSILLON & MAQUET 1989). Le Samson est une rivière de type conduzien, légèrement eutrophisée comme l'indiquent les concentrations en nitrates et phosphates.

EVOLUTION DE LA COMMUNAUTE BENTHIQUE

L'indice de diversité de Shannon-Weaver varie significativement d'une année à l'autre avec des valeurs plus élevées les troisième et quatrième années (Tableau 2). L'interaction année saison significative indique une évolution inter-annuelle différente selon la saison. La densité de la faune benthique totale atteint une moyenne de 30.580 m⁻² avec une variation hautement significative au cours des années ($p < 0,001$). Les comparaisons individuelles révèlent une densité plus faible les première et cinquième années comparée aux trois autres années. La faune totale benthique montre donc une augmentation importante entre la première et la seconde année suivie d'une relative stabilité au cours de trois années suivantes et d'une diminution la cinquième année.

L'évolution de la densité au cours des saisons et années a été analysée pour les taxa les plus importants. Sur un total de 34 taxa, 27 présentent une variation significative de leur densité au cours des années, alors qu'une

Tableau 1: Caractéristiques physico-chimiques de l'eau du Samson au cours de la période étudiée (N= nombre de mesure).

Variables	Unités	Moyenne	Ecart-Type	Valeurs Max.-Min.	N
Conductivité (20°C)	μS/cm	439	66	264-518(837)*	82
pH (20°C)		8,1	0,3	7,7-8,6	78
Alcalinité	mg CaCO3/l	201	30	122-253	33
Ca++	mg/l	79	12	156-100	34
Mg++	mg/l	15	3,6	8,4-24	34
Na+	mg/l	13	13	8,0-14(61)*	16
K+	mg/l	3	1,2	1,6-6,2	16
Cl-	mg/l	26	19	11- 30(110)*	22
SO4--	mg/l	35	30	17-55	33
N-NO3-	mg/l	4	1,4	1,8-8,0	20
PO4---	mg/l	0,25	0,14	0,07-0,60	20
O2	%saturation	102	8,1	92-129	27

* = valeurs mesurées le 21-01-1985.

Tableau 2: Résultats de l'analyse de la variance réalisée sur les caractéristiques de la communauté benthique (A) et sur la densité des principaux taxa (B). Les années présentant des lettres différentes sont significativement différentes (p < 0,05; méthode de la plus petite différence significative). (les valeurs moyennes sont les moyennes par échantillon, S = 0,1 m2).

TAXA	MOYENNE GENERALE (/0,1 m2)	RESULTATS DE L'ANOVA (£)			MOYENNES ANNUELLES ET COMPARAISON STATISTIQUE ENTRE LES ANNEES					
		Ann.	Sais.	Int.	80-81	81-82	82-83	83-84	84-85	
A.										
Faune totale	3058	***	-	-	1894 a	4301 b	4001 b	3374 b	1720 a	
Richesse taxonomique	40	-	-	+	38	42	41	41	39	
Diversité	2,17	*	-	***	2,02 a	2,14 ab	2,29 b	2,36 b	2,05 a	
B.										
Dugesia goncephala (Dugès)	14	-	-	-	5	11	29	11	16	
Tubifex spp.	34	-	-	-	61	25	30	22	31	
Stylogdrilus heringianus (Claparède)	82	-	-	-	50	56	140	86	77	
Naididae	314	***	***	-	85 a	591 b	617 b	177 b	100 a	
Potamopyrgus jenkinsi Smith	51	***	***	-	2 a	1 a	21 b	145 c	87 bc	
Ancylus fluviatilis Müller	5	***	***	***	1 a	6 bc	4 b	6 bc	7 c	
Lymnaea peregra (Muller)	3	***	*	**	1 ab	11 c	3 b	1 ab	0 a	
Pisidium sp.	5	-	-	-	4	3	4	7	4	
Gammarus fossarum (Klapalek)	492	***	***	-	760 c	574 b	156 a	554 b	419 b	
Hydracarina	38	***	-	-	4 a	44 c	79 c	45 c	19 b	
Ephemerella ignita (Poda)	13	*	***	***	14 b	18 ab	22 b	6 ab	3 a	
Ephemerella major (Klapalek)	53	***	+	*	28 b	127 c	75 c	34 b	3 a	
Ecdyonurus venosus (Fabricius)	12	***	***	-	7 a	7 a	5 a	27 b	13 b	
Habroleptoïdes modesta (Hagen)	9	**	*	-	3 a	4 ab	12 b	19 c	9 ab	
Baetis rhodani (Pictet)	108	***	***	-	154 c	42 a	135 c	159 c	52 b	
Elmis spp.	125	***	*	-	24 a	107 bc	280 c	150 bc	63 b	
Riolus subviolaceus (Muller)	252	***	+	-	55 a	408 c	450 c	251 bc	98 b	
Limnius volckmari (Panzer)	23	+	-	-	10 a	11 a	43 ab	38 b	14 ab	
Limnius perrisi (Dufour)	37	*	-	-	42 a	21 a	61 a	48 a	13 b	
Rhyacophila dorsalis (Curtis)	27	***	*	-	5 a	6 a	42 b	53 b	29 b	
Agapetus spp.	8	*	-	-	4 a	2 a	8 ab	10 b	14 b	
Tinodes rostocki (McLachlan)	9	*	*	*	3 a	9 b	10 b	15 b	7 ab	
Hydropsyche spp.	386	***	-	-	100 ab	796 d	551 dc	440 bc	43 a	
Hydroptila (cf. vectis)	9	***	-	***	2 a	36 c	7 b	1 a	0 a	
Odontocerum albicorne (Scopoli)	7	+	*	-	1 a	7 ab	7 ab	9 ab	14 b	
Orthocladiinae	581	*	***	-	157 a	650 b	870 b	750 b	480 a	
Chironomini	140	***	-	-	25 a	484 c	104 b	62 b	25 a	
Tanytarsini	35	***	**	-	4 a	63 b	34 b	67 b	6 a	
Tanypodinae	14	*	-	-	15 bc	35 c	8 ab	10 ab	5 a	
Simuliidae	25	-	***	**	24	26	46	21	9	
Antocha sp.	11	**	-	-	3 a	8 b	15 bc	20 c	10 bc	
Atherix ibis (Fabricius)	2	***	*	-	1 a	4 b	4 b	0 a	1 a	
Hemerodromia spp.	25	***	-	-	3 a	39 b	57 b	21 b	6 a	
Wiedemannia sp.	7	**	***	-	2 a	4 ab	16 c	8 bc	6 ab	

£ : Ann. = effet année ; Sais. = effet saison ; Int. = interaction année x saison.
 *** = p < 0,001 ; ** = p < 0,01 ; * = p < 0,05 ; + = p < 0,1 ; - = p > 0,1.

différence significative entre les saisons est observée chez 18 taxa et une interaction significative chez seulement 6 unités systématiques (Tableau 2). La densité de la majorité des taxa fluctue donc nettement au cours des cycles annuels successifs et cette évolution apparaît le plus souvent similaire pour les deux saisons. Malgré la présence d'une grande diversité dans les types d'évolutions inter-annuelles observées, une série de modèles peuvent être mis en relation avec des facteurs écologiques du milieu étudié. Le type de variation le plus commun s'exprime par un accroissement important la seconde année, un niveau assez stable les deux années suivantes et une diminution significative la cinquième année. Ce modèle a été observé pour la densité globale des invertébrés, la diversité et la richesse taxonomique bien que non significative dans ce cas. Le même patron de variations inter-annuelles se retrouve chez 9 taxa: les Oligochètes Naididae, les Hydracarina, les Coléoptères *Elmis* spp. et *Riolus subviolaceus*, les Trichoptères *Tinodes rostocki* et *Hydropsyche* spp., les Diptères *Hemerodromia* spp., Tanytarsini et Orthocla-diinae. Ce modèle peut être mis en relation avec les variations de débits de la rivière. Les faibles densités mesurées au cours des première et cinquième années seraient la conséquence de crues de très forte intensité (Figure 1). La plupart des invertébrés possèdent une

grande résilience et reconstituent un stock "normal" sur l'espace d'un cycle annuel.

Un second modèle de variation inter-annuelle partagé par plusieurs taxa se marque par des densités relativement faibles les première et seconde années avec une augmentation significative la troisième année, suivie par une certaine stabilité: *Potamopyrgus jenkinsi*, *Habroleptoïdes modesta*, *Rhyacophila dorsalis*, *Agapetus* spp, *Antocha* sp. et *Wiedemannia* sp. Parmi ces taxa, trois sont des prédateurs (*Rhyacophila dorsalis*, *Antocha* sp. et *Wiedemannia* sp.) et ceux-ci ne pourraient atteindre un niveau quantitatif normal que lorsque le stock d'espèces-proies se soit lui-même reconstitué. Cela expliquerait le décalage d'une année entre ces deux types d'évolutions.

Les autres types de fluctuations rencontrées sont difficilement explicables bien que l'effet négatif de la crue exceptionnelle de juillet 1980 se remarque chez la majorité des taxa. Cependant une des espèces les plus abondante, le Crustacé *Gammarus fossarum* se singularise du reste de la communauté benthique par une densité maximale la première année, suivie par une diminution importante les deux années suivantes puis par une ré-augmentation significative les deux dernières années. Ce modèle de variation est pratiquement l'inverse du premier modèle décrit. *Gammarus fossarum* serait donc l'une des rares espèces à tirer profit des conditions particulières de crue. Un autre modèle de variation retrouvé chez quelques espèces se caractérise par un effectif réduit la première année, une croissance importante la seconde année puis une diminution constante au cours des trois années suivantes: *Lymnaea peregra*, *Hydroptila* spp., *Ephemera major*, *Chironomini* et *Atherix ibis*.

MORTALITE

Le taux de mortalité a été calculé chez 11 espèces connues pour présenter une génération par an. Les coefficients de corrélation entre le taux de mortalité et le logarithme de la densité mesurée en octobre sont positif et significatif chez 6 espèces: *Ancylus fluviatilis*, *Lymnaea peregra*, *Gammarus fossarum*, *Ephemera major*, *Rhyacophila dorsalis* et *Odontocerum albicorne*. Chez les 5 autres espèces, le coefficient de corrélation est toujours positif mais sans atteindre le seuil de 5% de signification. (Tableau 3).

Discussion

L'existence de variations pluri-annuelles importantes affectant les populations d'invertébrés benthiques est en accord avec les observations d'autres études à longs termes (WRIGHT, 1978; WRIGHT *et al.*, 1981; COLBO, 1985). La stabilité des populations apparaît plutôt faible et la variété dans les types de variations observées démontre le caractère spécifique de celles-ci. Cependant deux mécanismes qui agissent sur l'abondance des

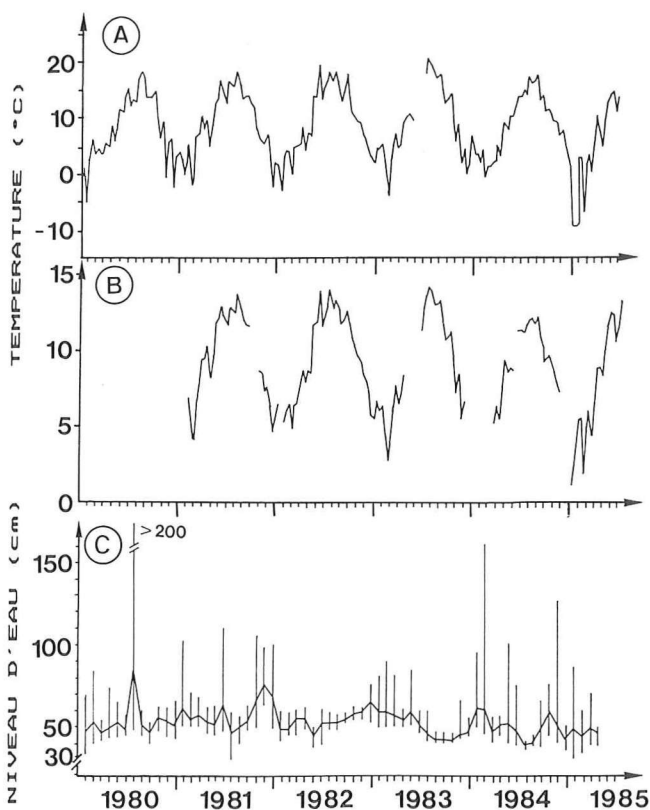


Figure 1: Evolution des températures moyennes décadaires de l'air (A) et de l'eau (B) et des niveaux d'eau moyen et extrêmes mensuels (C) du Samson, de janvier 1980 à juin 1985.

Tableau 3: Coefficient de corrélation linéaire (r) entre le taux de mortalité et le logarithme de la densité mesurée en octobre (moyenne géométrique). ($N = 5$ années).

Espèces ou genres	r
<i>Ancylus fluviatilis</i>	0,97**
<i>Lymnaea peregra</i>	0,87*
<i>Gammarus fossarum</i>	0,82*
<i>Ephemerella major</i>	0,84*
<i>Ecdyonurus venosus</i>	0,04
<i>Habroleptoïdes modesta</i>	0,63
<i>Rhyacophila dorsalis</i>	0,95**
<i>Agapetus spp.</i>	0,77
<i>Tinodes rostocki</i>	0,72
<i>Hydropsyche spp.</i>	0,92
<i>Odontocerum albicorne</i>	0,98**

** = $p < 0,01$; * = $p < 0,05$.

populations peuvent être mis en évidence dans notre étude: les modifications exceptionnelles des facteurs abiotiques et l'existence probable d'une régulation dépendante de la densité.

Les crues d'intensité peu commune apparaissent comme des éléments perturbateurs réduisant considérablement l'abondance de la plupart des espèces. La crue de juillet 1980 est exceptionnelle à double titre, d'une part pour son intensité et d'autre part, pour la saison à laquelle elle a eu lieu. L'été est une saison généralement dépourvue de ce type d'événement et beaucoup d'invertébrés benthiques se trouvent à ce moment au stade d'oeufs ou de larvules. Les stades juvéniles seraient plus sensibles aux courants violents que les stades larvaires plus âgés. La plupart des espèces possèdent cependant une grande capacité pour reconstituer assez rapidement un niveau normal de population. Des exemples comparables de changements importants dans la structure et l'abondance des populations d'invertébrés suite à des modifications exceptionnelles des paramètres abiotiques (fortes crues, sécheresse,...) ont été rapportés pour d'autres rivières (HYNES, 1958; LADLE & BASS, 1981; CANTON *et al.*, 1984; MOLLES, 1985) avec généralement la reconstitution rapide des populations après de tels événements (LADLE & BASS, 1981; CANTON *et al.*, 1984). Le caractère spécifique des variations est illustrée dans le Samson par *Gammarus fossarum*. Alors que la majorité des taxa répondent aux crues par une forte réduction d'abondance, cet Amphipode présente son optimum d'effectifs au cours des années qui suivent les crues. Cette espèce dérive facilement mais présente une très large micro-distribution, elle se retrouve depuis les zones les plus rapides jusqu'aux zones protégées où la vitesse du courant est quasi nulle (M. INGELREST, non publié). L'hypothèse suivante peut être proposée; au

cours d'une crue, *Gammarus fossarum* dérive rapidement des zones lotiques mais se réfugie dans les zones les plus lenticules à partir desquelles il peut recoloniser tous les micro-habitats. Profitant de la diminution de la compétition inter-spécifique suite à la réduction d'abondance des autres espèces rhéophiles, le crustacé développe ainsi des populations importantes. Un effet bénéfique des crues sur les populations de *Gammarus* sp. a été mentionné dans d'autres études (ROUX, 1981). Au cours des années présentant des variations saisonnières normales de débit, la communauté benthique montre dans son ensemble une bonne stabilité bien que certaines espèces présentent des variations significatives. Dans de telles conditions, des mécanismes régulateurs dépendants de la densité pourraient agir au niveau de certaines espèces. Un rôle significatif des facteurs dépendants de la densité a été observé dans une série d'études expérimentales où les densités d'invertébrés étaient modifiées artificiellement et la réponse des populations observées (PECKARSKY, 1979; PECKARSKY & DODSON, 1980; McAULIFFE, 1983 & 1984; HART, 1985). La mise en évidence de mécanismes comparables au niveau des populations naturelles est plus délicate. HILDREW (1977) suggère que la densité des larves du trichoptère *Hydropsyche* sp. serait limitée par une compétition pour les sites où ces larves peuvent tisser leurs filets. Dans le Samson, nous avons observé une corrélation linéaire significative, chez 6 espèces sur 11 testés, entre le taux de mortalité et le logarithme de la densité initiale. Ce résultat est compatible avec l'existence de mécanismes régulateurs dépendants de la densité au niveau des populations naturelles. D'autre part, le délai d'une année observée dans la reconstitution suite aux crues, des populations de plusieurs prédateurs par rapport à la grande partie des invertébrés pourrait traduire une régulation des populations des espèces prédatrices par le stock de proies disponibles. Un tel type de régulation a été reconnu chez les Planaires (REYNOLDS, 1977; PATTEE, 1982).

En conclusion, cette étude fournit des éléments qui soutiennent l'existence à la fois des mécanismes dépendants et indépendants de la densité dans la dynamique des populations naturelles d'invertébrés benthiques. Les variations imprévisibles et d'amplitude exceptionnelle des facteurs abiotiques provoquent sans aucun doute des perturbations de structures et d'abondance mais dans des conditions plus stables, avec des variations saisonnières habituelles de ces paramètres abiotiques, des mécanismes dépendants de la densité pourraient régulariser l'abondance de certaines espèces. Il est possible dès lors de proposer une hiérarchie des facteurs environnementaux avec d'une part, une importance prioritaire aux événements abiotiques exceptionnels agissant comme des facteurs perturbateurs indépendants de la densité et d'autre part, un rôle secondaire des facteurs biotiques de type régulateur tels que la compétition inter- et intra-spécifique et dont l'action est dépendante de la densité.

Références

- CANTON, S.P., CLINE, L.D., SHORT, R.A. & WARD, J.V., 1984. The macroinvertebrates and fish in a Colorado stream during a period of fluctuating discharge. *Freshwater Biology*, 14: 311-316.
- COLBO, M.H., 1985. Variation in larval black fly populations at three sites in a stream system over five years (Diptera: Simuliidae). *Hydrobiologia*, 121: 77-82.
- DRAKE, C.M., 1982. Seasonal dynamics of Chironomidae (Diptera) on the Bulrush *Schoenoplectus lacustris* in a chalk stream. *Freshwater Biology*, 12: 225-240.
- ELLIOTT, J.M., 1982. A quantitative study of the life cycle of the case building caddis *Odontocerum albicorne* (Trichoptera: Odontoceridae) in a Lake District stream. *Freshwater Biology*, 12: 241-255.
- HART, D.D., 1985. Causes and consequences of territoriality in a grazing stream insect. *Ecology*, 66: 404-414.
- HILDREW, A.G., 1977. Ecological aspects of life history in some net-spinning Trichoptera. In: CHRICHTON, M.I. (Editor) Proceeding of the 2nd international Symposium of Trichoptera. Dr. W. Junk B.V., The Hague, pp; 269-281.
- HYNES, H.B.B., 1958. Effect of drought of the fauna of a small mountain stream in Wales. *Verhandlungen internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 13: 826-833.
- LADLE, M. & BASS, J.A.B., 1981. The ecology of a small chalk stream and its responses to drying during drought conditions. *Archiv für Hydrobiologie*, 90: 448-466.
- LAVANDIER, P., 1981. Cycle biologique, croissance et production de *Rhithrogena loyolaea* Navas (Ephemeroptera) dans un torrent Pyrénéen de haute montagne. *Annales de Limnologie*, 17: 163-179.
- McAULIFFE, J.R., 1983. Competition, colonization patterns, and disturbance in stream benthic communities. In: BARNES, J.R. & MINSHALL, G.W. (Editors), *Stream ecology: application and testing of general ecological theory*, Plenum Press, N.Y., pp 137-156.
- McAULIFFE, J.R., 1984. Competition for space, disturbance, and the structure of a benthic stream community. *Ecology*, 65: 894-908.
- MOLLES, M.C., 1985. Recovery of a stream invertebrate community from a flash flood in Tesuque Creek, New Mexico. *Southwestern Naturalist*, 30: 279-288.
- MOSS, R., WATSON, A. & OLLASON, J., 1982. Animal population dynamics. Chapman and Hall, London.
- PATTEE, E., 1982. Compétition et coexistence chez les planaires. Rôle des facteurs biologiques et abiotiques. *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, 3: 259-272.
- PECKARSKY, B.L., 1979. Biological interactions as determinants of the distribution of benthic invertebrates within the substrate of stony streams. *Limnology and Oceanography*, 24: 59-68.
- PERKARSKY, B.L. & DODSON, S.I., 1980. An experimental analysis of biological factors contributing to stream community structure. *Ecology*, 61: 1283-1290.
- REYNOLDSON, T.B., 1977. The population dynamics of *Dugesia polychroa* (Schmidt) (Turbellaria Tricladida) in a recently-constructed Angelsey pond. *Journal of animal Ecology*, 46: 63-77.
- ROSILLON, D., 1984. Dynamique des populations des macroinvertébrés benthiques d'une rivière salmonicole (le Samson): Approche des facteurs régulateurs. Thèse de Doctorat, Namur. 197 p.
- ROSILLON, D., 1985. Seasonal variations in the benthos of a chalk stream, the River Samson, Belgium. *Hydrobiologia*, 126: 253-262.
- ROSILLON, D., 1986. Life cycle, growth, mortality and production of *Ephemerella major* Klapalek (Ephemeroptera) in a trout stream of Belgium. *Freshwater Biology*, 16: 269-279.
- ROSILLON, D., 1987. About the separation of benthos from stream samples. *Archiv für Hydrobiologie*, 110: 469-475.
- ROSILLON, D. & MAQUET, B. 1989. Fluctuations des paramètres abiotiques d'un écosystème lotique (le Samson) au cours d'une période de 6 ans. *Tribune du Cebedeau*.
- ROUX, A.L., 1981. Dynamique de populations de crustacés et qualité de l'eau. In: HOESTLANDT, H. (Editor), *Dynamique de populations et qualité de l'eau*, Gauthiers. Villars, Paris, pp. 139-160.
- SCHIOZAWA, D.K., 1983. Density independence versus density dependence in streams. In: BARNES, J.R. & MINSHALL, G.W. (Editors), *Stream ecology: application and testing of general ecological theory*, Plenum Press, N.Y., pp. 137-156.
- WRIGHT, J.F., 1978. Seasonal and between year variation in the chironomid larvae of a chalk stream. *Verhandlungen internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 20: 2647-2651.
- WRIGHT, J.F., HILEY, P.D. & BERRIE, A.D., 1981. A 9-year study of the life cycle of *Ephemera danica* Mull. (Ephemeroptera) in the River Lambourn, England. *Ecological Entomology*, 6: 321-331.

Dominique ROSILLON
UNECED, FNDP
Rue de Bruxelles 61
B-5000 Namur