

QUINZE ANNÉES DE RECHERCHES SUR LA ZONATION DES COURS D'EAU: 1963-1978

REVUE COMMENTÉE DE LA BIBLIOGRAPHIE ET OBSERVATIONS PERSONNELLES ¹⁾

par

L. BOTOSANEANU

Institut de Zoologie Taxonomique (Musée Zoologique), Université d'Amsterdam, Pays-Bas

ABSTRACT

The paper published 1963 by Illies & Botosaneanu on "Problems and methods of the classification and ecological zonation of running waters", has attracted the attention of many hydrobiologists working on running waters; rather many of them used the system of longitudinal (vertical) zonation in their own studies, or/and critically discussed this method. An attempt is here made to critically review almost the entire bibliography on the subject published these last 15 years (about 50 titles). This review shows that meanwhile the theory of zonation has significantly developed, that it has vigorously stimulated research and discussion in different parts of the world, and that it is partly responsible for the progress achieved these last years by the rheobiological research. Original observations by the author during his research work in the Carpathians are also recorded.

Il y a en roumain un proverbe dont la traduction approximative serait la suivante: „un fou jette une pierre dans l'étang et mille sages y plongent pour la retrouver". La pierre c'est le travail publié en 1963 par Illies & Botosaneanu sur les „Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique", travail qui a suscité pas mal de discussions de la part des savants du monde des hydrobiologues. Ce travail ne représente d'ailleurs qu'un aboutissement de l'importante série de travaux dédiés, depuis le début des années 50, par des auteurs allemands et surtout par Illies, à l'élaboration d'un système de zonation longitudinale (verticale), et il se voulait aussi en quelque sorte un guide pour les recherches futures.

Il n'y a pas de place ici pour un exposé sur la théorie de la zonation, ces pages étant essentiellement dédiées à l'analyse succincte des travaux publiés à ce sujet depuis la parution de notre mémoire de 1963; il faudra cependant donner ici quelques points de repère. Conformément à cette théorie, une typologie ne peut opérer sur les cours d'eau considérés comme entités, mais bien sur des tronçons caractérisés par des particularités zoocénoti-

ques et abiotiques; cette thèse, qui est clairement soutenue, par exemple, dans les travaux de Berg 1948, Schmitz 1955, 1957 ou Illies 1953, 1955, 1961, représente la pierre fondamentale de la théorie de la zonation; les modifications que la faune enregistre le long d'un cours d'eau, ne sont pas si graduelles que celles des facteurs abiotiques, elles se produisent assez brusquement à certains endroits (par exemple au niveau des confluent de cours d'eau d'importance similaire), endroits qu'il est possible de considérer comme „Schwerpunkte mit soziologisch charakteristischer Artenverbindung" (Schmitz, 1957) et, en tenant compte de ces modifications, on peut réaliser une division biocénotique naturelle; si l'on compare entre eux des tronçons effectivement comparables de cours d'eau même situés dans des zones géographiques largement séparées, on constate non seulement une identité physiographique mais aussi une ressemblance marquée en ce qui concerne les peuplements: sont représentées des combinaisons comparables d'espèces, ou les mêmes „Lebensformtypen" (Remane, 1943; terme traduit en anglais par „Life forms"), même si l'hiatus du point de vue systématique devient de plus en plus béant à mesure que la distance s'accroît; ces tronçons (= zones) sont de vraies isocénoses (Balogh, 1958). Une „méthode d'analyse biocénotique des eaux courantes" a été mise au point, méthode statistique permettant la représentation graphique de la succession et du remplacement des faunes; ceci a permis de distinguer trois isocénoses universelle-

¹⁾ Cet article utilise partiellement le texte d'une conférence faite le 9 novembre 1975 à l'Institut des Sciences Naturelles de Besançon; ce texte a été substantiellement complété et mis au point à l'occasion d'un séjour à la Limnologische Flussstation de Schlitz (octobre 1978-janvier 1979), rendu possible grâce à un stipendium accordé par la Max-Planck-Gesellschaft.

ment valables dans les eaux courantes (Crenon, Rhithron, Potamon²)), isocénoses pouvant être sousdivisées; leurs biotopes respectifs (Crenal, Rhithral, Potamal) se caractérisent par l'amplitude des variations thermiques, la vitesse du courant, le débit, la nature et la structure du substrat, les particularités éco-physiologiques des espèces, ainsi que par une série de groupes d'animaux entrant régulièrement dans la composition de leurs peuplements.

Un travail qui doit certainement occuper une place à part dans cette analyse est celui de Steffan (1965). On s'en convaincra par l'énumération des objectifs que se propose ce mémoire: réduction au même dénominateur de la limnobiologie — et surtout de la rhéobiologie — et des autres branches de la biosociologie (en premier lieu de la phytosociologie); présentation des directions de recherche dans la biocénologie des eaux courantes, unification de la terminologie avec celle utilisée dans l'étude des milieux terrestres, coordination des recherches phyto- et zoosociologiques en rhéobiologie, enchâssement des données obtenues par cette branche, dans la monture d'une limnosociologie unitaire. Le travail est d'une lecture assez difficile, mais ceci ne justifie pas le fait qu'il soit passé pratiquement inaperçu. Pour Steffan, les auteurs de la théorie de la zonation verticale ont créé un „système typologique” universellement valable; l'unité fondamentale de ce système est l'isobiocénose (isorhéocénose); les subdivisions verticales (zones) des cours d'eau sont des stratotopes (peuplés par des stratocénoses); l'auteur critique la tendance qu'ont d'aucuns de nier toute possibilité de division et de classification biocénotique des communautés d'eau courante; il est d'avis que ceux-ci s'appuient dans leur considérations sur de fausses prémisses, qu'ils fondent leurs assertions sur des considérations autécologiques, qu'ils accordent trop d'importance au dynamisme des rhéocénoses.

²) Comme l'a montré Steffan (1965) la terminaison *-on* doit s'appliquer aux biocénoses (zonales dans notre cas), la terminaison *-al* aux biotopes (zones dans notre cas), la terminaison *-oen* aux complexes biotope + biocénose. Dans le présent article j'ai préféré corriger des termes parfois utilisés avec des terminaisons erronées par certains auteurs.

En 1963 nous n'avions pas soupçonné l'existence d'un intéressant travail paru un an plus tôt (Kuehne, 1962); dans celui-ci, de façon absolument indépendante par rapport à l'école européenne, ne sachant rien des efforts européens en vue de l'élaboration d'un système de zonation, l'auteur américain obtient des résultats absolument comparables. Dès 1945 (mais on cite aussi un travail de 1932) le géographe américain Horton avait classifié les cours d'eau d'un bassin hydrographique „by stream orders”; cette classification est basée sur la ramification du réseau: chaque fois que deux ruisseaux du même ordre confluent, ils forment un ruisseau de l'ordre immédiatement supérieur, tandis que l'ordre d'un ruisseau n'est pas modifié par l'apport d'un ruisseau d'ordre inférieur (certains auteurs dont Abell, 1961, ont modifié la „drainage analysis”, ou mentionné la possibilité de son utilisation dans les recherches biologiques). Le mérite de Kuehne est d'avoir vu les avantages pratiques de l'utilisation de ce système en hydrobiologie, car permettant de comparer des documents biologiques obtenus dans des régions distinctes du point de vue physiographique et géographiquement séparées, ou bien dans des tronçons différents du même bassin. Travaillant sur le bassin fort ramifié du Buckhorn Creek, l'auteur étudie la répartition des 28 espèces de poissons; les résultats sont remarquables: entre succession des poissons et „stream orders” on peut établir une nette corrélation; le nombre des espèces

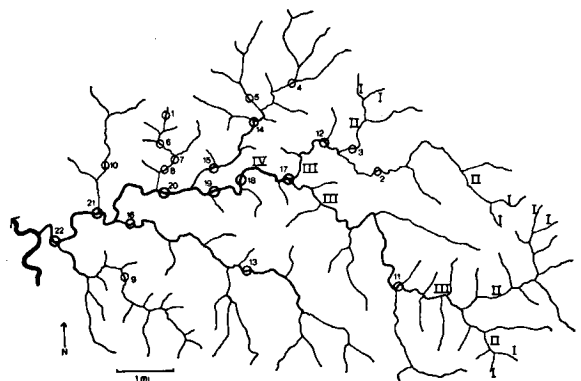


Fig. 1. Le bassin du Buckhorn Creek (Kentucky). Cercles et chiffres arabes indiquent les stations où les poissons ont été capturés, ces stations étant disposées „by stream orders”; les chiffres romains ont été utilisés pour désigner les „stream orders” (modifié d'après Kuehne, 1962).

„per order” augmente nettement; pour citer quelques exemples: sept espèces sont trouvées seulement en o. 4, quinze seulement en o. 3-4; une espèce habite à elle seule o. 1, elle est la plus abondante en o. 2-3, très rare en o. 4. L’auteur pense que la relation entre espèces et „stream orders” reflète l’adaptation à des conditions locales. Il reconnaît que l’utilité du système devrait être vérifiée par des recherches entreprises dans des régions diverses et par des chercheurs poursuivant des buts divers. Mentionnons que le travail ne semble pas avoir suscité beaucoup d’intérêt parmi les spécialistes américains travaillant sur des groupes du benthos des eaux courantes (certaines exceptions sont toutefois citées dans la Bibliographie du livre de Bishop, 1973).

„Toward a classification of lotic habitats”, voici un titre qui en dit long sur les intentions de l’auteur (Pennak, 1971). Celui-ci exprime des idées qui concordent parfaitement avec celles formulées par Illies & Botosaneanu 1963: (a) importance des „... ecologically similar clusters of species of widely separated lotic habitats”, des cours d’eau très distants entre eux géographiquement mais similaires du point de vue chimique et physique „will usually have faunas which are strikingly similar in their adaptations and in their phylogenetic and niche relationships ... strikingly parallel series of species having the same adaptations ...” (= principe des „Lebensformtypen”); (b) „we have long since discarded the idea of treating the whole stream or river as a single ecological entity ... and it is only stream segments, stream sections, or (preferably) stream habitats which may be properly compared and contrasted from place to place”; (c) il y a un certain nombre d’habitats lotiques *atypiques* qui ne rentrent pas dans un quelconque schéma de classification. Mais Pennak considère que, pour une classification des eaux courantes, plutôt que de s’appuyer sur des „taxonomic biological criteria” il faut prendre en considération une série de paramètres physiques et chimiques qui peuvent être universellement, rapidement et aisément mesurés ou déterminés³⁾

³⁾ Ceci est d’ailleurs l’idée maîtresse du travail de caractère fort pragmatique de Persoone.

„with the knowledge that widely separated streams and rivers having very similar non-biological features will usually have parallel and ecologically similar faunas”; 13 tels paramètres sont choisis, un tableau est présenté dans lequel 2-6 classes sont établies pour chaque paramètre et l’expérience de l’auteur lui permet de formuler des constatations intéressantes sur les limites entre lesquelles chaque paramètre varie dans la nature et sur les critères permettant de séparer les classes. Une lecture attentive de l’article m’a convaincu qu’il n’y a pas de différence fondamentale entre ce système et celui d’Illies & Botosaneanu, et que la plupart des idées de Pennak peuvent parfaitement être incorporées à la théorie de la zonation verticale, surtout pour enrichir sa partie concernant l’utilisation des facteurs abiotiques dans la délimitation et la caractérisation des zones.

Il faudra mentionner dans ce contexte le travail publié par Straškraba (1966); cet auteur étudie la répartition des invertébrés dans deux ruisseaux de Silésie, sans avoir pris connaissance de la méthode d’analyse biocénotique d’Illies. Il procède de la manière suivante: 11 (et respectivement 8) stations sont étudiées; on utilise les notions de „changes” (nombre d’espèces qui paraissent ou qui disparaissent entre deux stations successives ou bien dont l’abondance se modifie brusquement à ce niveau), de „transits” (nombre d’espèces distribuées dans les deux stations successives, sans qu’il y ait une modification considérable dans leur abondance), ainsi que le rapport entre changes/transits. Quand la valeur de ce rapport est grande (nombreux „changes”) ceci indique des modifications profondes, et vice-versa. Ceci permet de diviser les ruisseaux en 5 (respectivement en 4) zones et de calculer un „coefficient de différence” entre les zones délimitées.

On peut faire des spéculations sur l’idée: comment la théorie de la zonation longitudinale aurait pu aider certains auteurs (auxquels elle restait apparemment inconnue à la date de l’élaboration de leur travail) à ordonner leurs résultats obtenus sur la classification des eaux courantes d’une zone géographique déterminée? Cette question peut parfaitement se poser à propos d’un intéressant travail de Beck (1965) sur les cours d’eau de Floride, et

la réponse est que cette théorie aurait certainement pu lui rendre service; l'auteur déclare: „... it is possible, by selecting odd and virtually unique examples, to propose an almost endless list of possible lotic habitats. It is the purpose of the present paper to delineate a simple, basic classification in which major stream types are recognized and, perhaps, may be made recognizable to others” ;les cinq types de cours d'eau qu'il reconnaît en Floride sont plutôt des „reaches of water courses”; en se référant, par exemple, à Suwannee River, avec sa succession de quatre zones distinctes, il déclare: „... We have a choice of considering the Suwannee either as four rivers, or as a single river with four recognizable and widely duplicated reaches. Obviously the latter is the only possible choice”.

Une contribution digne d'intérêt à l'étude de la zonation verticale des réseaux lotiques est celle apportée par le travail de Steffan (1972). Dans notre mémoire de 1963 nous avons montré clairement que notre schéma devrait obligatoirement être complété par un schéma particulier aux réseaux arctiques typiques dont l'eau provient essentiellement de la fonte des glaciers et des neiges ainsi qu'aux réseaux à caractère alpin et subalpin, dont l'origine se trouve — en Europe — au-dessus de 1600-1800 m. Je montrerai par la suite que plusieurs auteurs travaillant ultérieurement ont reconnu, à leur tour, la nécessité d'un tel amendement.

Les „points sur les i” ont été mis précisément par Steffan dans le travail que je viens de citer. L'auteur considère l'écosystème des „glacier brooks” comme différant nettement, par ses particularités abiotiques et biotiques, du Crenocoen et du Rhithrocoen; absence presque totale de substances organiques ou anorganiques en solution dans l'eau, donc absence constante de production photo-autotrophe, peuplement typique dans sa composition spécifique et constitué uniquement de consommateurs primaires dont les ressources trophiques sont d'origine allochtone, tout ceci prouve l'existence de biocénoses distinctes, désignées comme Kryon (Meta- et Hypokryon). Le problème de savoir: qu'est-ce qui se passe quand un réseau du type Kryal atteint la limite supérieure de la forêt,

donc quand il pénètre en moyenne montagne, n'est pas abordé par l'auteur.

Les problèmes de la zonation et de la classification occupent une place modeste dans le très solide travail de Ulfstrand (1968) dédié, lui-aussi, aux cours d'eau de Laponie. Une conclusion principale de ce travail, c'est que „the running waters of Lapland have a great many important properties in common and can therefore under certain conditions be regarded as constituting one biotope” (ce biotope étant assimilé par l'auteur au Rhithral). Une idée fort intéressante: la relative prééminence du périphyton sur le détritus — comme ressource trophique essentielle — pourrait représenter encore un trait distinctif permettant de séparer le Rhithral et le Potamal. Mais une parenthèse s'impose pour souligner que deux malentendus se sont fait place dans le travail: premièrement, l'auteur ne semble pas avoir réalisé que, dans le système de zonation longitudinale, les facteurs physiographiques et ceux faunistiques ont été conjointement utilisés pour caractériser des complexes biotope + biocénose; deuxièmement, quand il déclare que „Faunistic criteria ... are not generally useful outside a restricted geographic region”, l'auteur montre ne pas avoir compris la validité générale de l'utilisation des „Lebensformtypen” dans la caractérisation des diverses zones.

Et il est utile de faire mention ici-même d'un travail intéressant, certes, mais dont les résultats sont faussés à cause d'un malentendu. Dans leur travail de 1970, Elgmork & Saether étudient un cours d'eau de haute montagne depuis son origine dans les névés (3.800 m alt. environ) jusqu'à la limite supérieure de la forêt (3.300 m alt.). La description des stations ainsi que la faune de celles-ci, montrent de façon péremptoire qu'il s'agit de situations rentrant parfaitement dans le schéma du Kryal-Kryon, les auteurs constatent l'existence d'une zonation, ils font un effort afin de délimiter correctement les zones (en prenant en considération l'autécologie des espèces, les aspects qualitatifs et quantitatifs de leur distribution), ils établissent d'intéressantes correspondances entre la succession de leurs espèces et les associations caractérisant les catégories de cours d'eau de haute montagne proposées par Thienemann, 1925 (Gletscherbach, Hochgebirgsbach ...), mais ensuite ils appliquent

de façon mécanique le schéma de zonation, et leur essai de démontrer que leurs zones pourraient être assimilées à l'Eucrenon, au Hypocrenon, à l'Epithron, est peu convaincant.

Une régularité s'impose de plus en plus: la grande diversité rhithro- et potamobiologique des zones tempérées en dessous de la limite supérieure de la forêt, fait place à une uniformité caractéristique dès qu'on a dépassé la limite forestière supérieure, et c'est toujours l'uniformité qui attend le chercheur se déplaçant vers la zone arctique.

D'assez nombreux travaux portant sur des systèmes lotiques d'Europe et différant beaucoup entre eux par leur envergure, par leur degré d'originalité et par l'acuité de leur esprit critique, ont été nettement marqués par l'existence du schéma de zonation proposé dans sa forme la plus complète dans notre mémoire de 1963; et ceci soit que les auteurs aient pris ce schéma comme point de départ dans leurs tentatives de vérifier si une zonation existe, si elle se présente dans ses aspects „typiques” ou non, soit qu'ils aient abouti à quelque chose de plus ou moins ressemblant à ce schéma, leurs recherches étant amorcées sans option théorique définie. Soulignons le fait que la méthode de travail a été parfois effectivement celle préconisée par les auteurs du schéma de zonation, mais que parfois c'est de manière différente, et parfois plus ou moins empirique, que le problème a été abordé.

Pour l'analyse qui suit, ces travaux sont pragmatiquement groupés dans l'ordre suivant: Europe Centrale, Carpates, Pyrénées, Méditerranée occidentale, Péninsule des Balkans, Méditerranée orientale, Tien-Chân, Afrique du Sud, contrées tropicales d'Amérique du Sud, d'Asie, d'Afrique, des Antilles.

Un volumineux travail de Starmühlner (1969) est dédié au plus important cours d'eau de la Wienerwald: 70 km depuis la source frontale (700 m alt.) jusqu'au Danube (150 m alt.). Le travail comprend une minutieuse analyse des facteurs abiotiques, de la flore et de l'ensemble de la faune dans les 19 stations choisies. La méthode de l'analyse biocénotique d'Illies n'est pas utilisée, mais cette lacune est compensée par le „flair” et

l'intuition de l'auteur ainsi que par la quantité de documents rassemblés. Les zones suivantes sont reconnues et caractérisées (y compris par leur faune): Quellbezirk ou Eucrenal, Quellbäche ou Hypocrenal, Obere Salmonidenregion ou Epirithral, Mittlere Salmonidenregion ou Metarithral, Äschenregion ou Hyporithral, Barbenregion ou Epipotamal (le Danube représentant le Metapotamal). On ne passe pas sous silence certaines „dissonances” par rapport au schéma „typique”, provoquées par certaines particularités locales (exemple: la pénétration d'eaux thermales ou polluées dans la zone de l'Ombre = Hyporithral, détermine l'installation, sur un certain trajet, d'un caractère d'Epipotamal). Il est un peu regrettable de savoir que c'est seulement le cours d'eau axial qui a été étudié, et non le bassin.

Et voici un travail (Ribaut, 1966) dont les résultats me semblent importants pour la théorie de la zonation verticale. C'est une étude hydrographique-hydrologique et une étude piscicole complète de tous les cours d'eau du Canton de Vaud (mais les invertébrés n'ont pas été pris en considération). Un objectif principal poursuivi par l'auteur est la délimitation de zones piscicoles; ceci est, selon l'auteur, réalisable par deux procédés: (a) l'un basé sur les caractéristiques physiques, hydrologiques, du cours d'eau (Huet et sa „Règle des pentes”); (b) le second basé sur l'analyse biocénotique des cours d'eau (Illies) à son tour fondée sur l'inventaire de la faune. Pour l'auteur, il est évident que cette dernière technique permet une meilleure connaissance du cours d'eau et de ses propriétés biologiques, que c'est la méthode idéale pour effectuer la zonation d'un cours d'eau en toute connaissance de cause. Toujours pour citer presque textuellement l'auteur: le problème délicat réside dans l'établissement précis des limites de deux zones piscicoles; dans deux cas ce problème est facilement résolu: lorsqu'il y a un changement brusque de pente et lorsqu'on se trouve à un point de confluence, Illies & Botosaneanu soulignent à juste titre les répercussions de la rencontre de cours d'eau, spécialement de même importance, sur les biocénoses (des exemples concrets sont fournis par l'auteur pour ces deux cas). L'auteur souligne, par ailleurs, qu'il y a des cas quand „la notion de limite précise n'a ... plus de

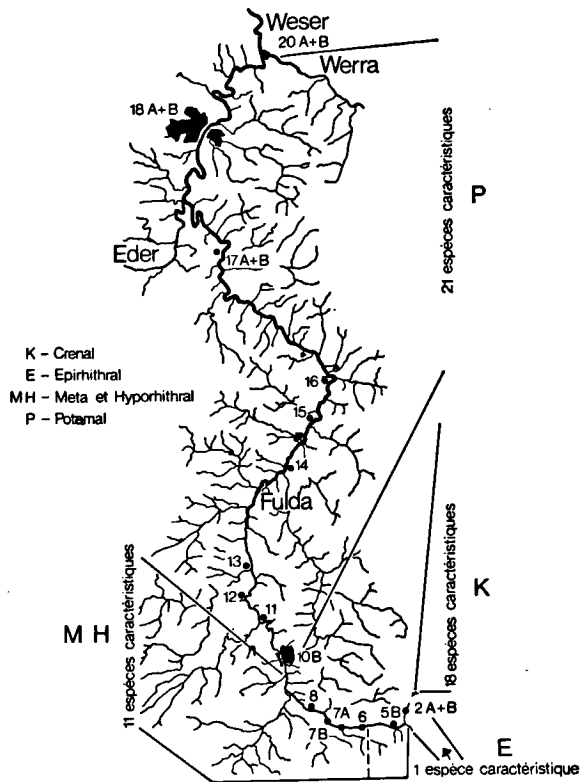


Fig. 2. Zonation du bassin de la Fulda, Allemagne, basée sur la distribution des chironomides et principalement des espèces caractéristiques (modifié d'après Lehmann, 1971).

sens, puisqu'on passe graduellement d'une zone dans une autre zone" (cette conclusion est tirée de l'étude de la répartition des poissons, mais on peut se demander si une analyse de l'ensemble de la faune ne l'aurait pas modifiée?).

Mentionnons maintenant le travail de Lehmann (1971), réalisé sur la faune de Chironomides de la Fulda, à une époque où la pollution avait fort sérieusement marqué cette rivière. Le fait qu'on ait utilisé un groupe si important (128 espèces ont été effectivement utilisées par l'auteur) et si négligé, est vraiment positif. Pour définir les biocénoses, l'auteur met l'accent d'une part sur les espèces caractéristiques, d'autre part sur les combinaisons d'espèces („stets sich wiederholenden, gleichen Artenkombinationen"). Si on se fonde sur les espèces caractéristiques, 3 sections du réseau peuvent être séparées: Crenal, Rhithral, et Potamal; le Crenal est fort bien individualisé; le Rhithral a beaucoup moins d'espèces caractéristiques, et il est fort marqué par la pollution, qui ne permet

plus de distinguer des sous-divisions (mais au moins une espèce caractéristique de l'Epirhithral existait avant 1952); ce que l'auteur désigne comme Potamal, est évidemment un Epipotamal.

La faune d'insectes d'un ruisseau du bassin de la Fulda a fait l'objet d'un travail nettement imprégné des idées de la théorie de la zonation (Werner & Werner, 1968).

Le travail de Sowa (1965) a pour objet l'étude d'un ruisseau des Carpates (9 km de longueur, 6 stations se succédant de 720 à 305 m alt.). L'auteur est d'avis que par utilisation du coefficient de similarité faunistique de Czekanowski on peut obtenir des résultats similaires à ceux obtenus par utilisation des „essais de courbes" d'Illies; en analysant les peuplements d'Ephéméroptères, Plécoptères et Coléoptères à l'aide de ce coefficient, il constate l'existence de deux groupes bien distincts de stations et de zoocénoses: les stations 1 et 2 correspondent à la région des „spring trickles" (mais des différences sont signalées entre sources et ruisselets de sources), les stations 3, 4 et 5 correspondent à un Epirhithral typique; probablement à cause de certaines particularités thermiques il y a des difficultés pour caractériser la station 6, mais celle-ci présente cependant une considérable ressemblance avec le Metarhithral de la Fulda; il est enfin sous-entendu que la rivière Sola, dans laquelle se jette le ruisseau, pourrait appartenir au Hyporhithral.

Beaucoup plus compréhensif est le travail publié par Sowa en 1975 (synthèse de ses recherches sur les Ephéméroptères des Carpates de Pologne); un vaste matériel, taxonomiquement fort bien étudié et en provenance de nombreux cours d'eau (différence d'altitude entre la station la plus basse et la plus haute: plus de 1400 m) a été analysé. L'auteur est particulièrement intéressé par la distribution des espèces le long des cours d'eau; le degré de similarité entre deux stations, concernant la composition spécifique, a été déterminé par la formule de Jaccard. On arrive à la conclusion que la zonation longitudinale ne peut être réalisée exclusivement sur la base des différences dans la composition spécifique, et que — pour distinguer les différentes communautés — un élément quantitatif (la succession des espèces dominantes) doit être aussi pris en considération:

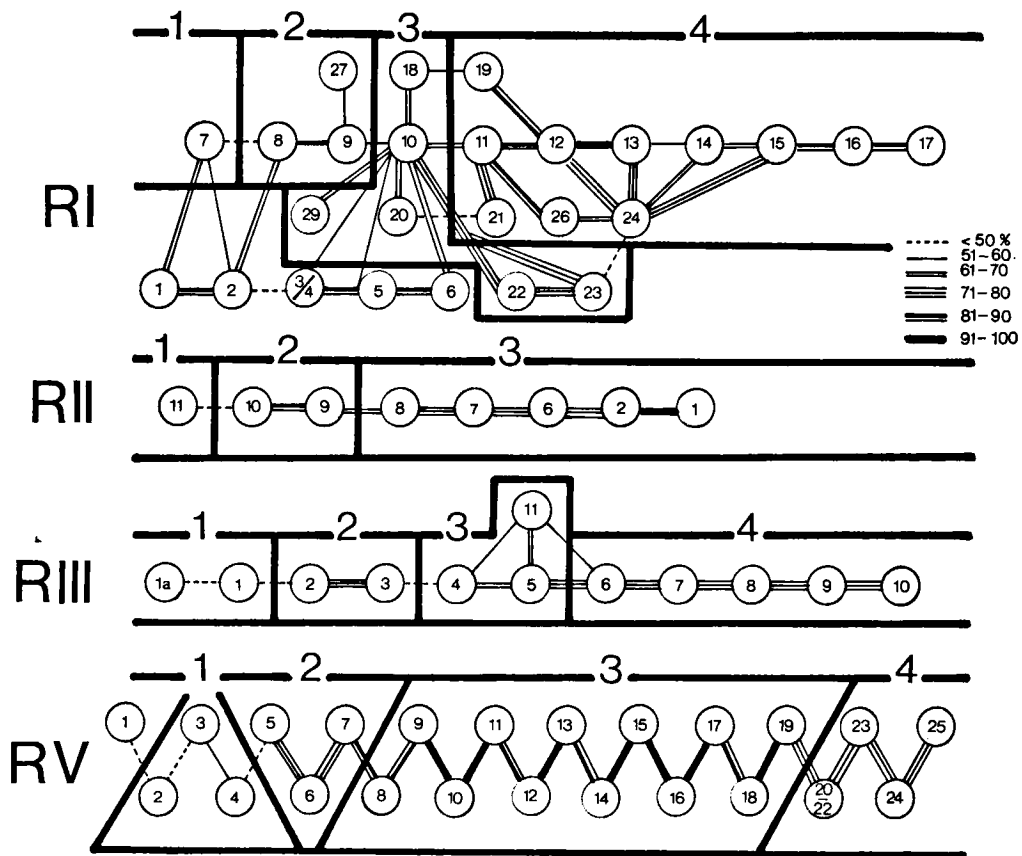


Fig. 3. Schéma représentant les similitudes entre les faunes d'éphéméroptères (espèces dominantes) des stations voisines (chiffres à l'intérieur des cercles), dans les bassins de 4 rivières des Carpates polonaises (RI-II-III-V); le degré de similitude est indiqué par des traits d'aspect différent (v. légende en haut à droite). Les traits épais séparant des groupes de stations, indiquent des zones longitudinales (d'après Sowa, 1975).

„Those from the neighbouring stations in which the prevalence of the number of taxonomically different dominants over common dominants occurred, were considered to belong to two different zones, in spite of the fact that in some cases they still demonstrated a fairly great species similarity” (ces résultats sont présentés dans la fig. 7 du travail). Ceci permet de distinguer dans les réseaux typiques de la région étudiée, cinq zones longitudinales „being inhabited by different mayfly communities as to species composition and dominance structure”. Pour chacune de ces zones, l'auteur fournit de nombreuses données sur les limites altitudinales, les distances par rapport aux sources frontales, la largeur des cours d'eau, une série de particularités régionales représentant des exceptions, le nombre d'espèces, les espèces dominantes les plus caractéristiques et d'autres formes

dominantes ou sous-dominantes, etc. En dépit du fait qu'il n'y a aucune référence au système de zonation selon Illies & Botosaneanu (1963), il me semble possible d'homologuer les zones de Sowa: 0 au Crenal, 1 à l'Epirhithral, 2 au Metarhithral (même la sousdivision de cette zone en 2a et 2b, correspond à une nécessité que j'ai moi-même entrevue lors de mes recherches dans les Carpates!), 3 à l'Hyporhithral (?), 4 à l'Epipotamal (?), et 5 au Metapotamal. Mais le problème des correspondances réelles vaut la peine d'être plus profondément analysé.

L'étude, entreprise sur une sérieuse base taxonomique, d'un ruisseau partiellement pollué des Beskides, permet à Szczesny (1974) d'y distinguer un Epirhithral, avec division possible en deux sous-zones, dont la première montre une légère influence du Hypocrenal.

Bien que réalisé toujours dans les Carpates, le travail de Oláh (1967) sera ici seulement mentionné: il est important d'analyser ce travail dans un autre contexte (p. 130).

Dans un travail de thèse dont seulement un succinct résumé a été photocopié (Arion, 1973), le procédé de l'analyse biocénétique d'Illies est suivi dans l'étude d'une rivière de Moldavie. On identifie les zones suivantes: Eucrenal, les trois sous-divisions du Rhithral, Epipotamal; à l'exception de la source, les zones ne sont pas délimitées de manière très tranchante. Les zones piscicoles se superposent aux zones délimitées en tenant compte des six groupes d'invertébrés retenus pour l'analyse; il y a corrélation entre ces zones et la variation des facteurs du milieu abiotique; les valeurs de l'abondance relative des 6 groupes d'invertébrés retenus, ne font que renforcer le schéma ainsi obtenu.

Tant que nous en sommes encore aux Carpates, je vais présenter certaines observations préliminaires que j'avais réalisées lors de longues années de recherches de terrain, sur la zonation des eaux courantes des Mts. Apuseni ou de Bihar, des Mts. du Banat, des Carpates méridionales, des Mts. du Buzău, des Carpates orientales, des Mts. de Bukovine et du Maramureș (donc de l'ensemble des Carpates de Roumanie) ainsi que — dans une mesure plus restreinte — des sous-Carpates et des Plateaux et Plaines de Transylvanie et de Valachie.

Le but que je m'étais proposé, à savoir une monographie limnologique d'un important bassin hydrographique Carpato-Vallaque, a dû être abandonné; et l'important matériel accumulé (principalement des Trichoptères) doit être considéré comme perdu pour la science.

Partout dans les Carpates, dans la forêt d'épicéas aussi bien que dans celle de feuillus, le réseau lotique s'articule, bien entendu dans les grands traits seulement, suivant un schéma dichotomique, dont les points nodaux sont indiqués par des „confluences principales”; dans les différents massifs sont présentes les zones I-IV, ou I-V, ou bien I-VI; un chercheur à expérience peut établir généralement sans difficultés l'appartenance d'un cours d'eau des forêts carpatiques à une certaine zone. Voici quelques exemples choisis parmi mes observations.

Bassin du Arieș (Mts. Apuseni). A l'origine des deux rivières portant le nom d'Arieș, se trouvent des eaux de la zone sous-alpine (Biharia, 1800 m d'altitude maximum); mais, dès que le réseau pénètre dans la forêt, il devient très typique et fort ramifié (nombreux cours d'eau des zones I, II, III, qui alimentent une série de ruisseaux importants — zone IV —, dont je cite, pour l'Arieșul Mare: Disghitul, Arieșul Arieșenilor et Gârda Seacă; ceux-ci confluent à Gârda. Ces grands ruisseaux donnent naissance, après leur confluent, à deux rivières de montagne typiques (zone V) qui sont l'Arieș Mare et l'Arieș Mic; à Cîmpeni ces deux rivières confluent pour former l'Arieș proprement dit, cours d'eau typique de la zone VI, qui garde ce caractère sur l'ensemble de son trajet, jusqu'à ce qu'il se jette, à Turda, dans le Mureș (rivière de la zone VII).

Bassin de la Jada (Mts. Apuseni). Prend naissance à Stîna de-Vale par rassemblement de quelques ruisseaux (zone IV) qui sont à leur tour alimentés par certains réseaux constitués de cours d'eau des zones I, II, III: il s'agit de Pîrîul de la Izvorul Minunilor, de Pîrîul Poienii et Pîrîul de la Groapa Onii. A 3 km en aval de Stîna de Vale, le ruisseau Jada conflue avec un autre grand ruisseau (Cîrligati, zone IV), et prend ainsi naissance une typique rivière de montagne (zone V) dont le caractère ne se modifie plus jusqu'à ce qu'il se jette dans le Criș (qui est ici une rivière typique de la zone VI).

La Plavișevita (Banat). La Plavișevita (affluent du Danube dans le défilé de Cazane) est un ruisseau — zone IV; à 6 km en amont du confluent avec le Danube, ce ruisseau se divise en quelques courtes branches à débit différent, et qui conduisent à leur tour à une série de réseaux typiques (zones I-II-III) dont l'origine se trouve à 600 m d'altitude environ, sous la Culmea Znamănuui.

Bassin de la Bega (Banat). Aux environs de Rușchita, dans les forêts du massif Poiana Ruscăi, prennent naissance de nombreux réseaux (zones I-II-III) dont l'eau se réunit pour alimenter le ruisseau Căprișorii (zone IV); au lieu-dit „Intre Ape”, celui-ci conflue avec un ruisseau d'importance similaire, et c'est une petite rivière de montagne (Bega Luncanilor, zone V) qui en ressort; à Curtea, Bega Luncanilor conflue avec une autre petite rivière de montagne (Bega Poenilor); à partir de cet endroit, la rivière (Bega) possède les particularités de la zone VI, mais elle les perd bien avant de se jeter dans la Theiss, car elle devient, sur la majeure partie de son trajet, un canal navigable.

Vallée du Delghiu, bassin du Buzău (Mts. du Buzău). Dans les forêts en dessous de la crête du massif de Ciucas, se forment de nombreux petits réseaux constitués de cours d'eau des zones I-II-III; à 1000 m d'altitude environ, le ruisseau Delghiu (zone IV) est constitué par la réunion de ces réseaux; le Delghiu s'unit à Vama Buzăului avec un cours d'eau plus ou moins de la même taille (Buzăul Mare), ce qui donne une rivière de montagne (le Buzău proprement dit, zone V); celui-ci garde son caractère longtemps, avant de devenir une rivière de la zone VI (l'endroit exact n'a pas été déterminé).

Vallée du Chiril, bassin de la Bistrita (Carpates Orientales). A 1400 m d'altitude environ, dans les forêts recouvrant le massif du Rarău aux environs du chalet touristique du même nom, se constituent de nombreux réseaux typiques (zones I-II-III) qui alimentent le ruisseau Chirilul (zone IV); celui-ci se jette dans la rivière de montagne Toancele (zone V), qui, à son tour, devient un affluent de la Bistrita (zone VI).

Vallée du Wasser (Maramureș). Dans la zone montagneuse la plus septentrionale de Roumanie une série de réseaux typiques (zones I-II-III) se forme, qui engendrent, par leur réunion, le ruisseau Comanul (zone IV); après le confluent de ce ruisseau, au lieu-dit Coman, avec un cours d'eau à peu près similaire, c'est une typique rivière de montagne (le Wasser, zone V) qui prend naissance; à son tour, le Wasser se jette dans le Vișeu, qui est, au point de confluence, une rivière typique de la zone VI.

Dans les zones alpines et subalpines des Carpates, entre 2500 et 1800 m (1500 m), la situation est radicalement différente: les réseaux lotiques ne se laissent pas subordonner au „schéma typique”. On peut distinguer ici entre: les eaux des cuvettes glaciaires; les torrents alpins et respectivement subalpins, qui reçoivent leur eau des cuvettes glaciaires; les petits cours d'eau parcourant les prés subalpins. Ce réseau est beaucoup moins régulièrement organisé, il n'y a pas de vraie zonation, on constate une remarquable uniformité de l'aspect biologique. De nombreuses espèces sont caractéristiques pour les réseaux alpins-subalpins, il y a aussi des associations caractéristiques, mais pas de zonation. Mais, dès leur pénétration dans la forêt de conifères, ces cours d'eau ont rapidement tendance à se subordonner aux „réseaux typiques” (les torrents alpins-subalpins deviennent des cours d'eau de la zone IV ou de la zone V).

Pour donner un exemple de bassin hydrographique dont l'origine se trouve aux altitudes maximum des Carpates, et qui devient tributaire du Danube après avoir traversé toutes les zones d'altitudes et de relief de la Roumanie, je vais choisir le bassin du Argeș. L'origine du Argeș est à trouver d'une part dans des lacs de cuvette glaciaire (Căltun à 2150 m, Capra à 2250 m, Buda à 2030 m, Podu Giurgiului à 2250 m), d'autre part dans des rhéocrènes dont l'eau jaillit juste en dessous de la crête principale du massif de Făgăraș (et dont quelques-uns sont à plus de 2300 m d'altitude). Prennent ainsi naissance des réseaux alpins, qui alimentent en eau des torrents alpins-subalpins comme Izvoru Căltun, Paltinu, Capra, Buda, Podu Giurgiului, Moldoveanu, Izvoru Mircii; il s'agit de nombreuses sources rhéocrènes, de ruisselets (du type „rigole” ou non), de petits torrents sur pente accentuée. A 1500 m d'altitude environ, c'est à dire dès l'entrée dans la forêt d'épicéas, il se produit une rapide modification de la situation. A 1300 m environ, les grands torrents (Capra et respectivement Izvoru Mircii — qui perd dorénavant son nom pour devenir la Buda), après avoir vu leur débit doublé par l'apport d'autres torrents importants (comme Piscu Negru et, respectivement, Buda), traversent maintenant la forêt compacte d'épicéas et prennent de plus en plus le caractère de rivières de montagne. Entre 1300 et 800 m, sur le versant sud bien boisé du massif de Făgăraș, de très nombreux „réseaux typiques” (cours d'eau des zones I-IV) s'individualisent (par exemple les eaux drainant les

massifs Lipitorile, Măneasa et Mîndra, les bassins Cumpenita-Cumpăna, Oticu etc.), et ces „réseaux typiques” alimentent à leur tour les deux rivières de Ve zone. A Cumpăna-Argeș (800 m d'altitude) les deux rivières de montagne confluaient (à présent la situation se trouve considérablement modifiée du fait de l'existence d'un grand lac de barrage), pour former la rivière Argeș, qui présentait — à peu près dès sa naissance — le caractère d'une rivière de la zone VI. Cette rivière traversait des montagnes boisées (forêt de hêtres), en continuant de capter de nombreux réseaux constitués d'eaux des zones I-IV (par exemple: Valea Rea, Valea cu Pești, Valea Lupului); après avoir traversé des gorges, l'Argeș arrive à Căpătineni-Corbeni (600 m alt.) dans la zone collinaire des Sous-Carpates, et il garde jusqu'à Pitești son caractère de rivière de la zone VI. C'est après un confluent principal (avec une rivière de zone similaire, la rivière Doamnei, qui apporte du versant Sud du Făgăraș un débit d'eau similaire à celui du Argeș proprement-dit) que l'Argeș devient la grande rivière de zone collinaire et de plaine (zone VII), qui se jette dans le Danube après avoir reçu l'eau de nombreux réseaux lotiques (autochtones ou allochtones) des zones collinaires ou de plaine traversées. La longueur approximative des diverses zones est la suivante: zone alpine-subalpine jusqu'à 1500 m d'altitude: 6-7 km; zone V: 14-15 km; zone VI: 85 km; zone VII: 225 km. La longueur des cours d'eau de la zone I varie de quelques cm à quelques dm; celle des eaux de la zone II, de quelques dm à quelques m; celle des eaux de la zone III peut atteindre quelques dizaines ou quelques centaines de m; celle de la zone IV se mesure en km.

Radicalement différente est aussi la situation dans les zones collinaires déboisées, ainsi que dans les plateaux et plaines. Les cours d'eau allochtones (originaires de „réseaux lotiques typiques”, et qui ont pris le caractère de rivière de la zone VI vers la limite inférieure de la forêt de montagne), peuvent garder ce caractère sur une certaine distance aussi dans les zones collinaires ou dans les plateaux, mais c'est comme rivières de la zone VII qu'ils transversent ensuite les régions de plaine. Les cours d'eau autochtones de ces régions s'organisent seulement de manière exceptionnelle en petits réseaux présentant une certaine zonation; mais normalement il s'agit seulement d'insertions plus ou moins atypiques dans les cours de rivières allochtones.

Il y a des espèces ⁴⁾ caractérisant plus ou moins bien chaque zone d'un réseau lotique typique des Carpates; voici une liste certainement incomplète des Trichoptères pouvant — d'après mon expérience — caractériser les zones I-VII dans les Carpates.

⁴⁾ Dans les listes qui suivent, je ne fais pas de distinction entre „espèces caractéristiques” et „espèces constamment dominantes”.

Eaux au dessus de la limite supérieure de la forêt: *Rhyacophila kimminsiana* Bots., *R. fagarashiensis* Bots., *Limnephilus coenosus* Curt., *Isogamus lineatus* Klap., *Chionophylax mindszentii* Schm., *Allogamus dacicus* Schm., *Drusus romanicus* Mur. & Bots., *Lithax niger* Hag.

Eaux des zones I + II (Crenal): *Rhyacophila laevis* Pict., *Stactobia maclachlani* Kimm., *Wormaldia occipitalis occipitalis* Pict., *W. pulla* McL., *Plectrocnemia minima* Klap., *Lype phaeopa* Steph., *Tinodes polifurcatus* Bots., *Apatania moiasi* Bots., *A. carpathica* Schm., *Micropterna* spp., *Thremma anomalum* McL., *Crunoecia monospina* Bots., *Adicella filicornis* Pict., *Beraea pullata* Curt., *Ernodes articularis* Pict., *Ernodes vicina* Hag., *Helicopsyche bacescui* Orgh. & Bots.

Eaux de la zone III (Epirhythral): *Synagapetus iridipennis* McL., *S. moselyi* Ulm., *Wormaldia occipitalis occipitalis* Pict., *Beraemyia hrabei* Mayer.

Eaux de la zone IV (Metarhythral): *Rhyacophila bageni* McL., *R. mocsaryi* Klap., *R. tristis* Pict., *Philopotamus montanus* Don., *P. variegatus* Scop., *Wormaldia subnigra* McL., *Tinodes rostocki* McL., *Hydropsyche instabilis* Curt., *Potamophylax latipennis* Curt., *P. nigricornis* Pict., *Melampophylax nepos* McL., *Drusus brunneus* Klap., *Sericostoma flavicorne* Schneid., *Odontocerum albicorne* Scop., *Leptocerus bilineatus* L.

Eaux de la zone V (Hyporhythral): *R. valkanovi* Bots., *Glossosoma boltoni* Curt., *Agapetus comatus* Pict., *Agapetus rectigonopoda* Bots., *Brachycentrus montanus* Klap., *Micrasema minimum* McL., *Potamophylax luctuosus* Pill., *Eclisopteryx dalecarlica* Kol., *Silo piceus* Brau., *Sericostoma flavicorne* Schneid., *Odontocerum albicorne* Scop.

Eaux de la zone VI (Epipotamal): *Agapetus delicatulus* McL., *A. laniger* Pict., *Stactobiella ulmeri* Silt., *Hydroptila simulans* Mos., *Allotrichia pallicornis* Eat., *Cheumatopsyche lepida* Piot., *Polycentropus multiguttatus* Curt., *Psychomyia pusilla* Fbr., *Brachycentrus subnubilus* Curt., *Oligoplectrum maculatum* Fourcr., *Halesus tessellatus* Ramb., *Goera pilosa* Fbr., *Lasiocephala basalis* Kol., *Lepidostoma hirtum* Fbr., *Leptocerus annulicornis* Steph.

Eaux de la zone VII (Metapotamal): *Hydropsyche* spp. ex gr. *guttata*, surtout *bulgaromanorum* Mal., *Setodes punctatus* Fbr.

Bien entendu, il serait facile de rédiger des listes d'espèces caractérisant d'une part le Rhithral (III + IV + V), d'autre part le Potamal (VI + VII).

D'amples travaux dédiant des chapitres au problème de la zonation, ont été publiés sur l'hydrobiologie des Pyrénées, plus exactement sur les Plécoptères et sur les Coléoptères (Berthélemy, 1964 et surtout 1966), ainsi que sur les Trichoptères (Décamps, surtout 1967, mais aussi 1968).

Avec Berthélemy (1966) nous sommes devant une étude de la répartition des Plécoptères, *Hydraena* et *Elminthidae* dans plusieurs cours d'eau du bassin de la Garonne, depuis 2400 m environ jusqu'à Toulouse. Dans le chapitre de synécologie, on s'appuie sur une série de „groupements de

référence" (dans des stations spécialement choisies), groupements au sein desquels on distingue entre les espèces abondantes et les autres espèces; ces groupements de référence sont comparés, et on utilise à cette fin le nombre d'espèces communes à deux groupements. Nulle part n'est utilisée la méthode des „essais de courbes" permettant de mettre en évidence les zones et les biocénoses zonales. Voici deux des conclusions de l'auteur: „Beaucoup de chercheurs abordent la synécologie avec une mentalité de systématicien: ils admettent, a priori, l'existence d'un nombre fini d'unités discrètes qu'ils se proposent d'inventarier"; „Le grand mérite du schéma d'Illies et Botosaneanu est de s'appuyer sur la structure même des réseaux hydrographiques". Pour Berthélemy, il est hors de doute que, pour un système hydrographique déterminé, le changement d'ordre à l'arrivée d'un affluent de même importance constitue une bonne limite faunistique, mais on ne peut en conclure que les communautés d'eau courante peuvent être réparties en un nombre déterminé de zones distinctes. „L'importance des discontinuités formées par les confluents principaux pour la délimitation de chaque écosystème particulier n'est pas en cause. Mais il reste à prouver que ces discontinuités se situent à la même étape du remplacement d'amont en aval des espèces les unes par les autres ... Cette dernière hypothèse paraît a priori improbable quand on considère le manque de régularité des réseaux hydrographiques". Pour préciser ce point important, l'auteur distingue entre: (1) Sériations parallèles des espèces benthiques dans les divers cours d'eau, de l'amont vers l'aval; (2) discontinuités, souvent situées aux confluents principaux, „qui permettent de distinguer des zones dans chaque cours d'eau"; (3) coïncidences entre ces limites dans l'ensemble des cours d'eau; et il conclut en affirmant que seule l'existence des deux premiers points a été démontrée (j'avoue n'avoir pas toujours pu exactement pénétrer la pensée de l'auteur). Une importance toute particulière, égale à celle du débit, est accordée aux limites altitudinales: „... les concordances entre les faunes de portions de cours d'eau de même ordre, ne me paraissent exactes que dans des limites altitudinales très restreintes", un intéressant exemple est analysé, mais on arrive à la conclusion qu'une „déli-

vellation de 500 m ... est au moins aussi importante qu'une multiplication du débit par dix" (ce qui est contredit par tout ce que j'ai pu voir, et par les observations de bien d'autres auteurs). Il s'ensuit, selon Berthélemy, que le système de zonation longitudinale s'adapte mieux à des massifs anciens en dômes ou en plateaux de l'Europe hercynienne, qu'à une montagne comme les Pyrénées. Pour ce qui est des „limites biogéographiques d'application", il me semble qu'il n'a pas réfléchi au fait que les zones de ce système représentent des isorhéocénoses, et que personne n'a jamais pu prétendre, par exemple, que l'Epipotamon pourrait être constitué des mêmes espèces en Europe Centrale et en Nouvelle Zélande! Somme toutes, les observations critiques de Berthélemy sont parmi les plus pénétrantes qui aient été formulées à l'égard de la zonation; il serait intéressant de savoir si ses idées ne sont pas modifiées en fonction des contributions parues dans l'intervalle, et qui ont pu préciser ou „ciseler" une série de notions.

La substance des travaux de Décamps est fournie par l'étude des Trichoptères du bassin de la Garonne (1968) et plus spécialement de ceux d'une vallée occupant une position centrale dans la chaîne pyrénéenne, et dont de très nombreuses stations situées entre 2500 et 500 m alt. ont fourni le matériel (1967). Dans ce dernier travail l'abondance est représentée par classes, des „espèces fondamentales" sont choisies d'après leur fréquence dans les classes d'abondance les plus élevées, on fait un essai d'établir l'„affinité cénotique entre espèces fondamentales" et des „noyaux d'affinité", on aboutit à un certain nombre de „groupements" d'espèces, et on établit une „corrélation entre groupements". Dans le travail de 1968, six „grands types de distribution dans le bassin de la Garonne" sont définis, appuyés sur des listes utiles pour une comparaison avec d'autres chaînes montagneuses d'Europe. Un appareil statistique élaboré, ainsi qu'une représentation graphique suggestive sont utilisés. Pour la Vallée d'Aure, on constate l'existence de deux types de peuplement, dont le premier vit en haute montagne dans les milieux les plus froids (proportion d'endémiques et de boréo-alpins importante), tandis que le deuxième s'est établi en basse et moyenne montagne, pour ne remonter au-dessus de 1600-1800

m que dans les stations les moins froides (espèces à répartition géographique plus étendue); et on conclut à l'importance prépondérante des régimes thermiques dans la localisation des groupements, notamment en haute montagne: „Les milieux aquatiques d'altitude ont surtout été caractérisés par des différences dans les régimes thermiques, dues au mode d'alimentation, à l'exposition ou à la durée d'enneigement. Les ruptures de pente créent d'autre part des variations importantes dans les vitesses de courant. Ces facteurs jouent un rôle essentiel dans la répartition des larves de Trichoptères en haute montagne" (d'intéressantes observations sont fournies sur les ruisseaux principaux de deux vallons différents du massif de Néouvielle: les successions d'amont vers l'aval dans ces ruisseaux — dont les largeurs sont comparables et les altitudes semblables — se montrent totalement différentes). Du point de vue de la théorie de la zonation, une des conclusions les plus importantes de l'auteur est que — comme cela avait d'ailleurs été signalé par Illies & Botosaneanu, 1963 — dans un bassin prenant ses sources au dessus de 2000 m d'altitude il n'y a pas une zonation unique comme dans les réseaux de moyenne montagne: „La distribution des Trichoptères du bassin de la Garonne montre, à côté d'un premier type de zonation de basse et moyenne altitude, des séries différentes à partir de la haute montagne". Le problème de savoir comment les eaux originaires de haute montagne influencent les peuplements des réseaux de moyenne montagne dont elles deviennent tributaires, préoccupe l'auteur, qui considère cette influence comme très marquée et persistante — plus marquée et plus persistante que je ne l'ai trouvée, par exemple, dans les Carpates; voici un sujet d'importance, qui devrait encore faire l'objet d'observations comparatives si exactes que possibles.

L'intérêt du travail de Kiener & Ollier (1970) réside principalement dans le fait que c'est un réseau côtier méditerranéen (700-0 m alt.) qui a été étudié, avec sa grande hétérogénéité des aspects le long du cours. Les auteurs se proposent de „repandre l'esprit du travail d'Illies et Botosaneanu", et de découper le cours d'eau en tronçons, caractérisés par l'ensemble de leur peuple-

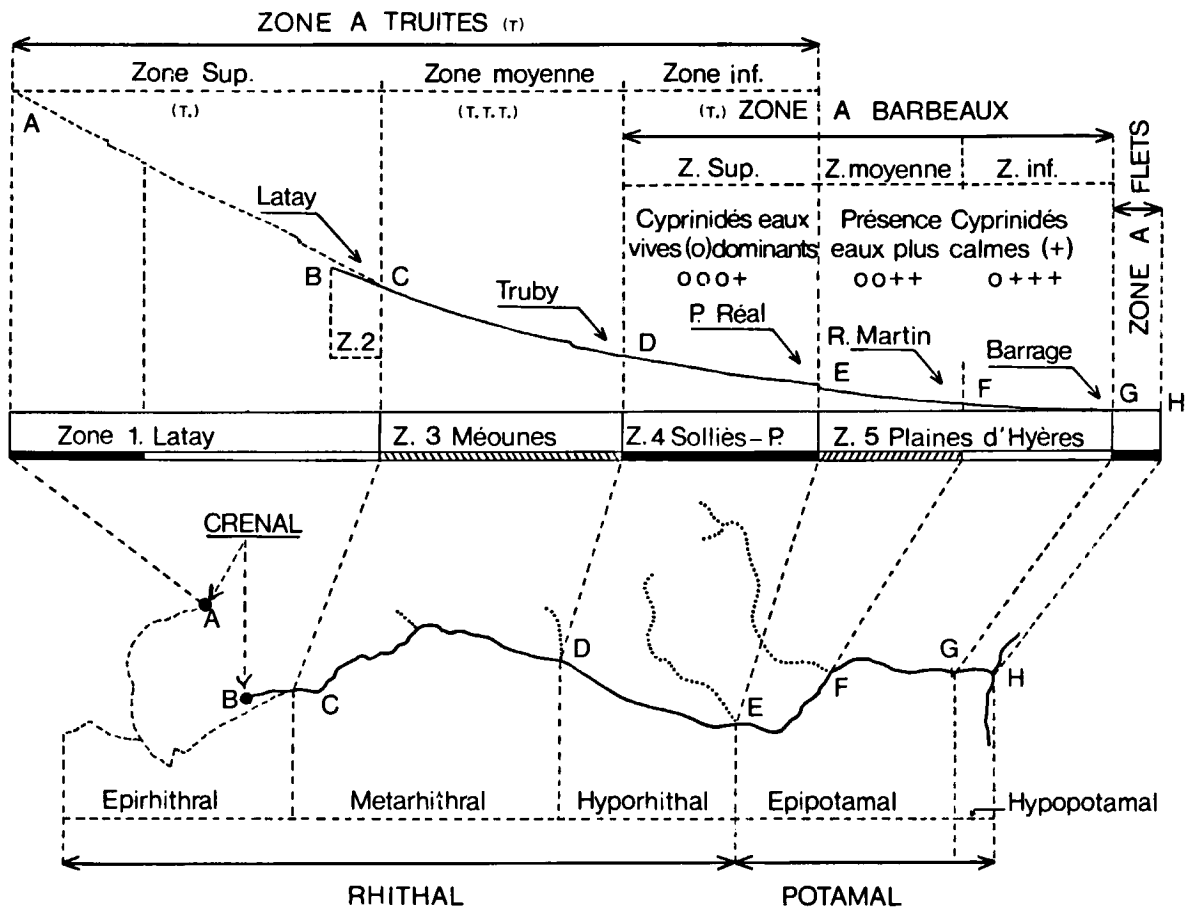


Fig. 4. Zonation biocénétique dans le bassin du Gapeau, France (modifié d'après Kiener & Ollier, 1970).

ment d'invertébrés et poissons). Deux grandes zones piscicoles sont délimitées; on utilise la méthode des „essais de courbes” qui permet de délimiter, au sein de ces zones piscicoles, les cinq zones suivantes: Crenal, Epirhithral, Metarhithral, Hyporhithral (pour la partie d'eau douce) et Hypopotamal (pour celle saumâtre); mais l'accent est aussi mis sur certaines particularités propres à un cours d'eau euméditerranéen.

Un travail considérable en rapport avec la théorie de la zonation longitudinale, est celui réalisé par Giudicelli (1968) en Corse Centrale; il s'agit de l'étude d'une grande partie du réseau hydrographique du Tavignano — deuxième rivière de Corse par son importance; le secteur étudié est de 35 km environ, 13 stations sont échelonnées, entre 150-2000 m alt. sur le cours d'eau axial, et de nombreuses autres stations ont été choisies sur divers affluents (sources, ruisseaux) de ce cours

axial. J'ai eu le privilège d'accompagner l'auteur sur le terrain, en 1968, et de voir de près ce réseau dans son magnifique cadre naturel. Une particularité du travail qu'il faut encore souligner: le réseau est peu ramifié, l'auteur a choisi d'étudier séparément le cours axial (ayant son origine dans un lac de haute montagne, et non dans des sources) et certains de ses affluents. Dès le début de son chapitre de biocénétique, l'auteur déclare qu'il lui semble dangereux d'utiliser des biotopes pré-établis pour délimiter les biocénoses, qu'il est préférable d'aborder le problème „dans un esprit neuf, affranchi de toute théorie”. Il utilisera donc une méthode fondée sur la composition faunistique globale, qui tient compte du degré de ressemblance entre les peuplements des diverses stations (le coefficient de Jaccard permet d'évaluer le degré d'affinité faunistique entre les stations comparées deux à deux); ce calcul met en évidence la succes-

sion altitudinale de 5 groupements faunistiques ou biocénoses, dans le cours axial; ces „zones de peuplement” sont numérotées de 1 à 5 de l'aval vers l'amont et bien caractérisées sous l'aspect physiographique. Il est facile de constater que la zone 1 appartient au Potamal, les quatre autres au Rhithral. Mais, à l'intérieur de chaque zone le peuplement est loin d'être homogène, en raison de l'importance très variable que prennent les populations des diverses espèces: d'où la nécessité pour l'auteur d'aborder les problèmes de la fréquence et de l'abondance, en fonction desquelles il distingue des espèces fondamentales, constantes, accessoires, et sporadiques (la faune des cinq „zones biocénotiques” est analysée en utilisant ces quatre groupes). On s'applique maintenant à individualiser cinq zones: d'après leur faune globale, puis d'après les espèces caractéristiques (la première approche permet de mettre en évidence „les écarts”, donc l'importance des discontinuités faunistiques). Le problème que se pose maintenant l'auteur, est de savoir quelle est la signification des zones du cours d'eau axial par rapport au schéma de zonation d'Illies & Botosaneanu; s'il est clair que le Crenal n'est pas représenté dans l'axe Restonica-Tavignano, que la zone la plus inférieure appartient au Potamal, et que les 4 autres zones sont assimilables au Rhithral (tout concorde pour aboutir à cette conclusion: graphique des pentes, régime thermique, peuplement), on considère qu'il n'est pas possible de répondre objectivement à la question de savoir si les quatre zones supérieures correspondent aux subdivisions du Rhithral (la zone 5 — la plus supérieure — serait d'ailleurs en dehors des limites d'application de ce schéma); la simple comparaison des faunes (si différentes entre la Corse et l'Europe Centrale!) n'apporte, bien sûr, rien de significatif; d'autre part, la notion de biocénose distincte devient plus évidente lorsque les conditions de milieu changent brusquement, et certains confluent principaux (Restonica-Tavignano, Restonica-Cavacchio) se montrent être des limites fort tranchantes entre biocénoses; mais ce sont là les seuls confluent principaux de la Restonica, l'auteur soulignant encore qu'il s'agit d'un réseau de type monoaxial, absolument différent des réseaux bien ramifiés, que dans un drainage monoaxial la

rencontre du cours d'eau principal avec des affluents d'ordre inférieur ne semble avoir d'influence sur la faune que si les différences de débit entre les deux sont inférieures à un certain seuil, et que „probablement les cours d'eau du type monoaxial réclament un schéma particulier” (il me semble que plusieurs résultats obtenus par Giudicelli dans l'analyse du peuplement des affluents — voir plus loin — infirment cette dernière affirmation). Cette analyse du peuplement des affluents a été conduite d'après la même méthode d'analyse biocénotique, les résultats obtenus font ressortir l'originalité des peuplements des sources par rapport à ceux des ruisseaux (intéressants résultats obtenus dans l'étude du Crenon, et qui correspondent parfaitement à mes propres observations dans les Carpates: aux altitudes supérieures, interdépendance assez marquée entre la faune des sources et celle du cours principal, l'indépendance des sources s'accroissant à mesure qu'on descend, pour devenir totale dans les zones les plus basses). En ce qui concerne les ruisseaux étudiés, la situation est complexe, parfois confuse, et les différences les plus marquées entre le „schéma typique de zonation” et les observations de l'auteur, se font jour précisément quand se pose l'épineux problème de la place de ces ruisseaux dans le schéma: selon Giudicelli, le principe conformément auquel des cours d'eau ou des portions de cours d'eau appartenant à une même zone présentent entre eux les plus grandes affinités faunistiques, n'est nullement confirmé par l'étude faunistique comparée de ces ruisseaux (ceci mène à l'acceptation de l'idée de Berthélemy sur l'importance primordiale de l'altitude). Et cependant „... l'écologie comparée des espèces entrant dans le peuplement des divers affluents ... fournit des indices qui justifient un début d'application du schéma type à notre réseau” (sont ainsi trouvées des espèces caractéristiques pour l'Epirhithron, pour Epirhithron + Metarhithron, et, ce qui plus est, certains indicateurs permettent d'établir des équivalences écologiques entre certains affluents et certaines portions du cours d'eau principal, d'où la possibilité d'incorporer certaines zones de la Restonica au schéma type de zonation: zones 4 + 5 homologuées à l'Epirhithral, zone 3 au Metarhithral).

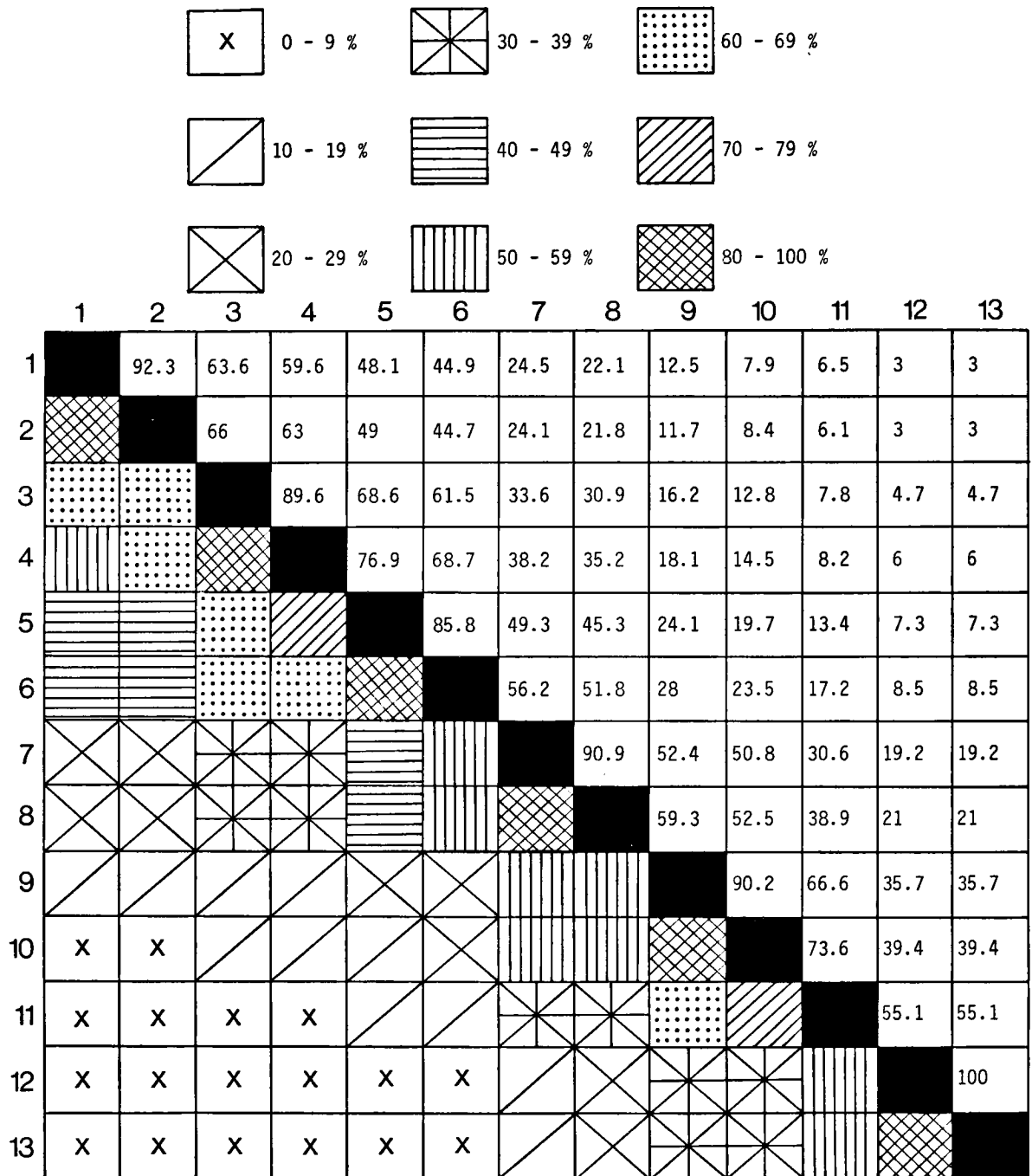


Fig. 5. Tableau d'affinité faunistique des stations du cours d'eau axial de la Restonica (Corse); mise en évidence de 5 biocénoses. En haut: représentation graphique des divers coefficients de ressemblance (modifié d'après Giudicelli, 1968).

Parmi les conclusions formulées dans ce remarquable travail: toute étude biocénétique comporte une difficulté majeure, la délimitation des communautés, et cette difficulté est encore plus grande pour les eaux courantes; mais ceci ne justifie point le scepticisme à outrance d'auteurs pour lesquels de tels obstacles vouent à l'échec les recherches biocénétiques dans le domaine des eaux courantes; „Dans l'état actuel de nos connaissances, les confluences principales constituent les meilleures limites pour les biocénoses zonales. Le principal mérite du schéma de zonation d'Illies et Botosaneanu est d'être basé sur un élément concret et bien défini, la structure des réseaux hydrographiques. Une zonation qui met en cause des facteurs ... tels que la température, la teneur en substances dissoutes etc. ... est certainement plus difficile à réaliser. En effet, les espèces n'ont pas toutes leur répartition déterminée par le même facteur ou par le même groupe de facteurs"; ceci détermine l'auteur à douter du fait que la découverte de successions d'espèces indicatrices (si intéressantes soient-elles) puisse représenter la solution du problème, car „l'avantage d'une zonation basée sur la totalité de la faune est de révéler, d'emblée, des milieux globalement différents”.

Les problèmes de la zonation n'occupent nullement une position centrale dans le travail de Russev (1966). La Maritza est la plus grande rivière de la Péninsule des Balkans (320 km en territoire bulgare seulement, environ 100 affluents plus importants). On délimite „de manière orientative”, comme le dit l'auteur, les zones successives de la Maritza (mais, à en juger d'après les photos présentées, il est possible que l'auteur se soit parfois trompé en attribuant certains tronçons à certaines zones).

Nettement inspiré par notre mémoire de 1963, le travail de Filipović (1969) porte sur un ruisseau du massif Kopaonik de Serbie, qui prend sa source au-dessus de 1700 m alt. pour se jeter dans l'Ibar à 400 m alt., après un parcours de 21 km. Seize stations ayant été fixées, plusieurs facteurs abiotiques ont été soumis à l'analyse et le grand nombre de prélèvements qualitatifs et quantitatifs a fourni les Plécoptères, Ephéméroptères et Trichoptères (pas toujours déterminés de façon irréprochable),

sur lesquels l'auteur applique fidèlement la méthode d'analyse biocénétique. Tout ceci permet de diviser le cours d'eau en quatre „zones biocénétiques” (zone des sources, supérieure, moyenne et inférieure), qui correspondent en principe aux zones physiographiques et dont chacune est caractérisée par une combinaison distincte d'espèces. Les limites entre zones ne paraissent pas être très tranchantes; par contre, Crenon et Rhithron sont des biocénoses bien distinctes (on considère les „complexes zonaux” au sein du Rhithron comme étant des „synusies”). L'auteur souligne les particularités historiques et faunistiques de ce massif balkanique. Elle montre aussi que „sans vouloir nier l'importance décisive et prépondérante des confluences comme points nodaux où s'effectue l'interruption de la continuité du gradient des facteurs abiotiques, les changements du gradient

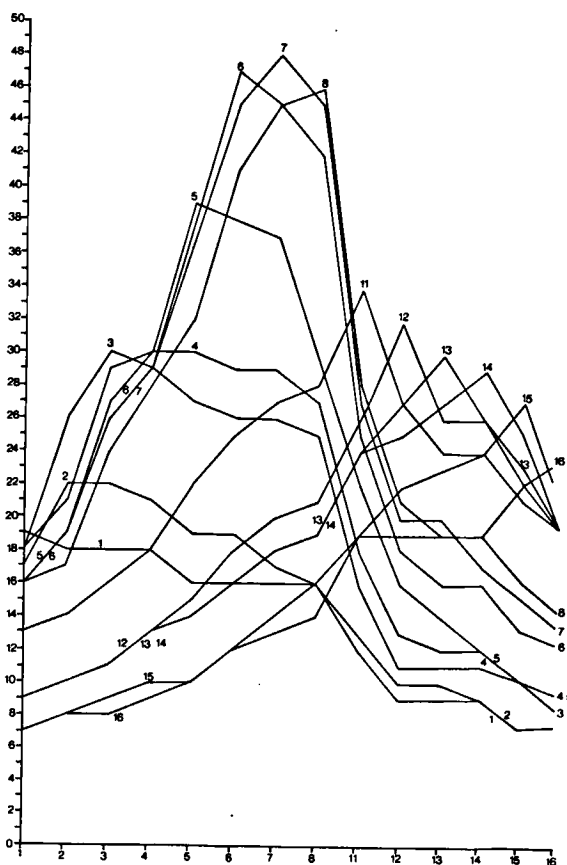


Fig. 6. Courbes représentant la composition spécifique (Artengefüge) entre les stations 1 et 16 du ruisseau Lisinski (Serbie). D'après Filipović, 1969.

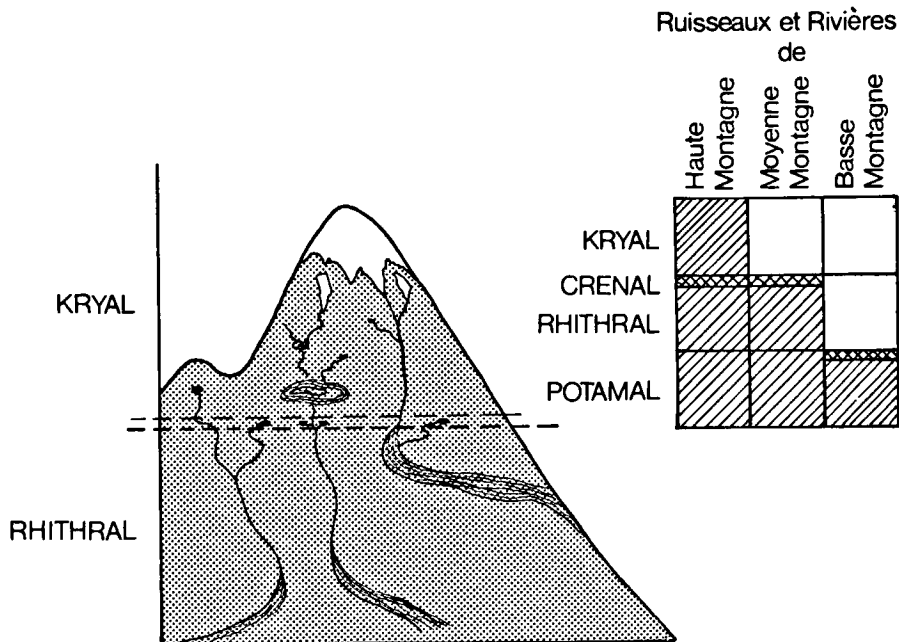


Fig. 7. „Zonation des écosystèmes d'eau courante et plus spécialement des ruisseaux et rivières de haute montagne” (modifié d'après Kownacka & Kownacki, 1972).

de ces facteurs peuvent à l'occasion survenir aussi à d'autres points du trajet d'un cours d'eau” (exemples: modification de l'aspect lithologique, de la pente, de la vitesse du courant).

Le travail de Marinković-Gospodnetić (1966) a été effectué sur un ruisseau de Mts. de Bosnie, long de 5 km et à pente fort accusée; neuf stations ont été examinées; il y a dans ce réseau un seul confluent principal: un affluent débouche dans le ruisseau entre les stations 4 et 5. La distribution de 29 espèces de Trichoptères, et particulièrement celle de 11 espèces de *Rhyacophila*, a été étudiée dans ses aspects quantitatifs aussi; on constate que les espèces se laissent grouper de la manière suivante: (I) espèces présentes uniquement dans le cours supérieur, (II) espèces limitées au cours inférieur, (III) espèces distribuées un peu partout; or, la limite entre les groupes I et II se trouve exactement entre les stations 4 et 5 et c'est toujours ici — donc au niveau du confluent principal — que l'on constate une modification frappante de la densité des populations de toutes les espèces habitant le ruisseau. Les deux zones correspondent peut-être, d'après l'auteur, au Hypocrenal et à

l'Epirhithral; cette zonation pourrait s'expliquer par la brusque modification du débit, par celle du régime thermique, etc.

En dépit de contradictions et d'imprécisions, la note de Kownacka & Kownacki (1972) fournit quelques éléments intéressants. Des observations réalisées dans les Tatras, dans le Caucase et dans les Balkans, permettent de reconnaître l'existence: (1) de ruisseaux et rivières de haute montagne, au-dessus de la limite de la forêt (limite qui, évidemment, varie avec la latitude), et dont l'association est toujours bien individualisée, correspondant au Kryon de Steffan; (2) de ruisseaux et rivières de moyenne montagne, qui correspondent, d'après les auteurs „aux classifications d'Illies et Botosaneanu” (des observations ont été faites qui pourraient éventuellement être interprétées comme preuves de la radicale modification des communautés aux endroits où les réseaux de haute montagne s'articulent à ceux de moyenne montagne); (3) de rivières et ruisseaux de plaine (mais il est clair pour nous que ces cours d'eau rentrent parfaitement dans le „schéma typique” de zonation). Les mêmes auteurs (Kownacka & Kownacki,

1973) s'occupent de la zonation de ruisseaux de la Stara Planina (Bulgarie), on y fait une distinction, biologiquement fondementée, entre réseaux de moyenne montagne ayant leurs sources frontales dans la forêt, et parties supérieures de réseaux dont les sources se trouvent vers 2150 m alt.; mais il ne m'est pas possible de comprendre ce que les auteurs ont voulu dire en assimilant les „montane streams" à l'Epirhithral, et les „submontane streams" au Metarhithral.

D'un intérêt tout spécial sont les observations publiées par Malicky (1975, 1977) et réalisées lors de ses voyages en Crète, dans d'autres îles égéennes, au Chypre (ainsi qu'en Grèce continentale). En Crète et dans d'autres îles égéennes (exceptions: Euboea, Naxos) il n'y a pas de zonation: il n'y a pas de Crenal (dans les sources seulement une faune de ruisseau appauvrie), il n'y a pas de Potamal (aucun système n'est suffisamment développé en longueur, et même le peuplement du cours inférieur de ruisseaux qui atteignent une largeur assez considérable, et dont le débit dépasse 1000 l/sec en septembre, ne se distingue pas de celui des segments supérieurs des mêmes ruisseaux). Par-contre, au Chypre (Mts. de Troodos) il est parfaitement possible de distinguer — en se basant uniquement sur les Trichoptères — au moins trois zones: une zone inférieure, jusqu'à 800 m alt., dominée par des Hydroptilidae + *Agapetus caucasicus*; une zone développée entre ca. 1000-1400 m, caractérisée par un nombre relativement élevé d'espèces, dont la plupart disparaissent plus bas; enfin, les sources froides des sommets du Troodos, avec une faune crénobie pauvre mais bien individualisée. Ceci permet à l'auteur de formuler la conclusion que „... Die Längszonierung eines Fliessgewässers nicht fiktiv, sondern real in Form von longitudinal angeordneten, voneinander unabhängigen, wenn auch räumlich stark verzahnten Lebensgemeinschaften des Benthos besteht". Il est probable que ces observations encore préliminaires gagneront beaucoup en profondeur quand on disposera d'identifications pour l'ensemble des groupes. Les archipels de Méditerranée orientale permettront certainement d'obtenir des données intéressantes sur les relations entre l'insularité et le phénomène de la zonation des eaux courantes.

Avec les travaux de Brodski & Omorov (1972, 1973), nous franchissons les limites de l'Europe pour obtenir une première image sur la situation dans les cours d'eau des montagnes d'Asie. Deux cours d'eau du versant N et respectivement S du Tien-Chân ont été étudiés depuis les glaciers d'origine (à 3000 ou à 4000 m d'altitude) et jusque dans la steppe, au pied de la montagne. Le travail est réalisé dans un esprit neuf, le point de départ n'est pas le système de zonation réalisé en Europe Centrale. Il y est tenu compte de plusieurs facteurs abiotiques ainsi que de la faune de Chironomides, Deutérophlébiides, Blépharocérides, Trichoptères et Ephéméroptères, et on arrive à une succession de sept zones (présentant des différences de détail entre les versants N et S), zones qui — selon moi — peuvent être assimilées aux sous-divisions reconnues en Europe pour le Kryal, le Crenal, le Rhithral, auxquels vient s'ajouter l'Epipotamal. D'après les auteurs, un tel schéma pourrait s'avérer valable pour l'ensemble des zones montagneuses de l'Himalaya, du Karakoram, du Hindou-kouch.

Quelques lignes devront être dédiées maintenant à des travaux réalisés en dehors des limites de la Région Holarctique. Le travail de Harrison (1965) apporte une précieuse contribution à la connaissance des aspects sous lesquels se présentent le Rhithron (Rhithral) et le Potamon (Potamal) en Afrique du Sud, sur la relation entre altitude et latitude et son influence sur l'ampleur du Rhithron et du Potamon; le système de zonation d'Illies se montre fort utile dans l'étude des réseaux lotiques d'Afrique du Sud; c'est surtout de l'étude du Great Berg River que cette conclusion a été dégagée. Par ailleurs, Chutter (1970) a étudié un bassin extrêmement différent de celui du Great Berg River, car il prend ses sources à 2000 m d'altitude pour irriguer un haut plateau, et son régime est radicalement influencé par les énormes quantités de limon et de sable charriées surtout lors des crues; la zonation des ruisseaux et des rivières est inspirée des travaux de Moon, elle tient compte en premier lieu du facteur que je viens de mentionner („source zone", „eroding zone", „stable" — et „unstable depositing zones"), mais un essai est aussi fait de comparer ces résultats aux ceux obtenus par d'autres chercheurs en matière de zonation.

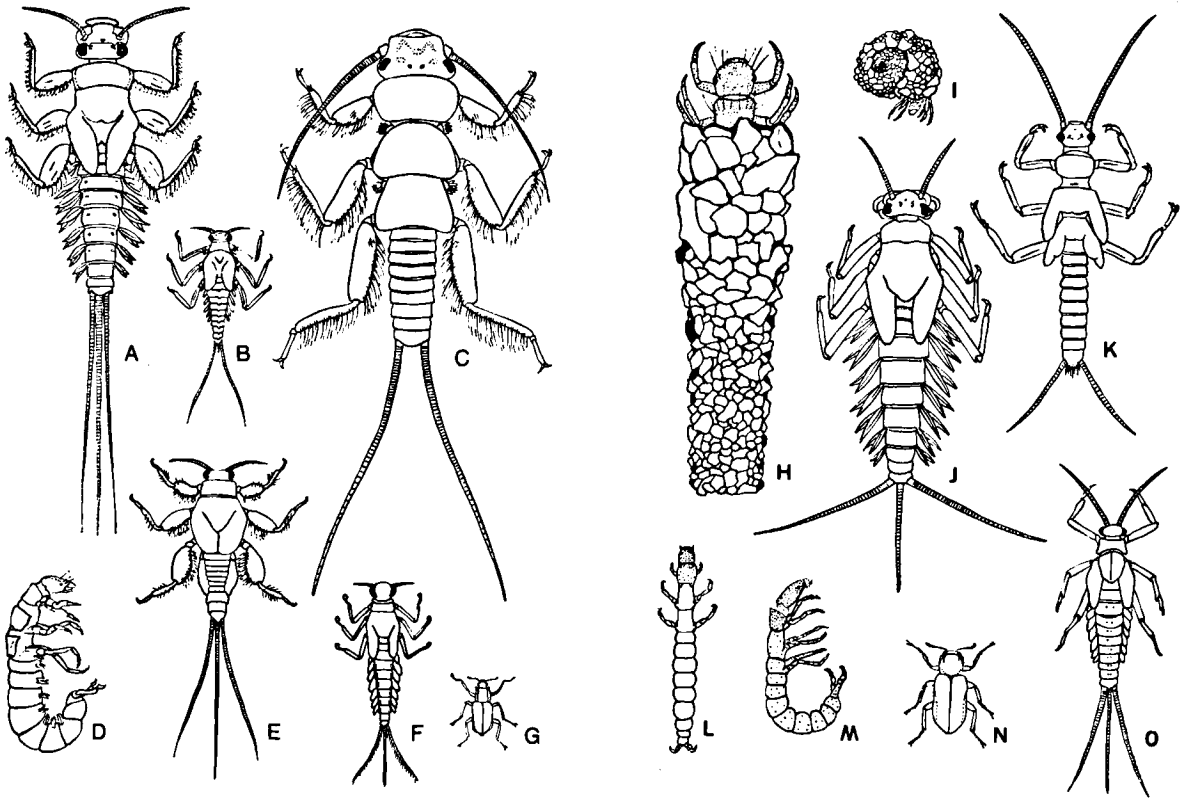


Fig. 8. Quelques représentants typiques de la faune de la Huallaga, tributaire péruvien de l'Amazone. A-G, Epipotamal — St. V et VI (A, *Thraulodes* sp.; B, *Baetodes* sp.; C, *Anacroneuria* sp.; D, *Smicridea* sp.; E, *Leptobryphes* sp.; F, genre inconnu de Baetidae; G, *Microcyloepus huallagae* Steff.). H-O, Rhythral — St. I et II (H, *Magellomyia illiesi* Marl.; I, *Heliocopsyche angelae* Marl.; J, *Atalophlebia* sp.; K, *Claudioperla tigrina* Enderl.; L, *Atopsyche* sp.; M, *Chimarrha* sp.; N, *Macrelmia peruana* Hint.; O, *Baetis* sp.). D'après Illies, 1964.

Un travail d'Illies publié en 1964 représente un premier jalon planté dans le domaine de la zonation verticale dans les contrées tropicales. L'étude de six stations qui se succèdent entre 4100 m et 600 m d'altitude le long d'un affluent péruvien de l'Amazone, permet à l'auteur de conclure à l'existence d'une limite tranchante entre Rhithral et Potamal, limite située à 2500 m d'altitude environ; le Rhithral ne peut plus être subdivisé, le Potamal est représenté par l'Epipotamal, et c'est dans ce travail même que Illies présente ses considérations bien connues actuellement, sur l'extension altitudinale différente du Rhithron (Rhithral) et du Potamon (Potamal) en fonction de la latitude. C'est d'ailleurs ce travail qui est utilisé en tant que terme de comparaison par Hynes (1971); le cours d'eau choisi par Hynes est l'Arima River de Trinidad; dix stations situées entre 550 m et

17 m d'altitude ont été prospectées, ce sont surtout les hétéroptères aquatiques qui ont retenu l'attention de l'auteur; une modification graduelle de la composition de la faune est constatée de 550 à 30 m d'altitude, mais entre les deux stations les plus inférieures (entre 30 et 17 m) il se produit un changement brusque qui correspondrait, peut-être, à la limite Rhithron-Potamon; cette limite serait donc située incomparablement plus bas que dans le cas de la Huallaga étudiée par Illies, et l'auteur en tire la conclusion suivante: „Il paraît que le facteur réellement important est la pente et par conséquent la nature du radier, et que l'altitude per se — qui se traduit en définitive par la température — représente un autre facteur qui influe sur le réseau ... L'endroit où se produit une modification marquée dans la faune, est celui où le ruisseau de zone collinaire rencontre la

plaine, et, sous les tropiques, ceci ne se passe pas toujours à des altitudes considérables" ⁵⁾).

Bishop (1973a; voir aussi 1973b) est l'auteur d'une massive monographie limnologique d'un ruisseau malais, étude certainement handicapée, pour sa partie concernant la zonation: (a) par le fait qu'un fragment seulement du réseau a été étudié: la source frontale du réseau est à 1051 m alt., mais la station la plus haute étudiée par l'auteur est à 233 m seulement, cependant que la station la plus basse est à 40 m alt. environ et à ca. 24 km en aval de la source frontale (toute la partie inférieure du réseau — plus de 68 km — n'ayant pas fait l'objet de prélèvements et d'observations); (b) par les déterminations en général au niveau générique ou supragénérique, avec de trop nombreuses lacunes et incertitudes. Les eaux du tronçon de réseau étudié appartiennent à sept „stream orders”, cinq stations ont été choisies pour le prélèvement des invertébrés. L'auteur constate des changements radicaux dans la composition de la faune le long du cours d'eau; les données concernant le nombre d'espèces présentes dans chaque station sont traitées par la méthode d'Illies, ceci permettant de grouper les stations I-II et respectivement IV-V, tandis que III garde un caractère de transition (des noms sont donnés au trois „zones” reconnues „based primarily on abiotic features but with characteristic biotic communities as well”, et un essai peu convaincant est fait pour homologuer les différents fragments du réseau aux zones d'Illies & Botosaneanu, ce système de zonation lui apparaissant „with further modifications at several important points ... applicable to the Gombak”). Bishop a, certes, raison en affirmant que l'application rigide de la limite Rhithral/Potamal dans les contrées équatoriales, tracée par Illies à plus de 2000 m, placerait l'ensemble du Gombak dans le Potamal, mais le malheur c'est que l'étude d'un tronçon de réseau situé entre 233 et 39 m alt. ne permet de toute évidence pas des considérations solides sur la limite R/P dans la région intertropicale. Il me semble que l'auteur n'a pas réalisé les différences fondamentales entre les principes et buts de la zonation et ceux de la

classification des choriotoques — choriocénoses, et qu'il n'a pas une idée de l'importance de l'utilisation de la notion de „Lebensformtypen” dans une caractérisation universellement valable des zones.

Le titre du travail de Statzner (1975) est très suggestif: „Zur Longitudinalzonierung eines Zentralafrikanischen Fließgewässersystems unter besonderer Berücksichtigung der Köcherfliegen”. Il s'agit d'un réseau lotique du Zaïre, qui s'étend sur 64 km et traverse quatre zones de végétation bien distinctes, les quinze stations s'étalant entre 2450 et 850 m alt. Les déterminations sont souvent au niveau générique, de la sous-famille ou de la famille; presque toutes les considérations finales sont fondées sur des données de biomasse. On se propose (formulation qui me semble assez curieuse) „die verschiedenen Abschnitte des Tschinganda/Luhoho in das von terrestrischen Ökologen aufgestellte System der Biozönosen ... einzuordnen”, et ceci permet à l'auteur de distinguer: (a) une biocénose de la source; (b) une biocénose qui peut être désignée comme Rhithron; (c) entre a et b, donc dans les ruisselets de source (curieusement homologués à l'Epirhithral!), on constate l'existence d'une „Saumbiozönose” (ecotone), il y a interpénétration des espèces de a et b, mais aussi deux espèces caractéristiques; (d) une autre „Saumbiozönose” semble peupler les segments du réseau succédant au Rhithral, mais ici — et encore plus en aval — la situation est, selon l'auteur, difficilement caractérisable.

A mon avis, la contribution la plus pénétrante à l'étude de la zonation dans la région intertropicale humide, est celle de Harrison & Rankin (1976), en dépit du fait que l'étude porte sur une petite île à faune d'eau courante relativement appauvrie. L'auteur se penche sur les opinions différentes exprimées par les divers auteurs (Bishop, Harrison, Hynes, Illies), surtout à propos de la limite Rhithral/Potamal, et il se pose surtout la question: quelle est la situation réelle de la zonation des réseaux lotiques des régions subtropicales et tropicales humides, qui ont leur origine en dessous de la limite de 2000 m alt. (à St. Vincent, aucun cours d'eau ne peut naître à plus de 1200 m). La réponse est originale. Tous les ruisseaux de la forêt humide des montagnes de St. Vincent ont des eaux claires, substrata avec fort peu de limon,

⁵⁾ D'après M. le Prof. J. Illies (in litt.), il est vraisemblable que l'ensemble du cours d'eau étudié par Hynes appartienne au Potamal!

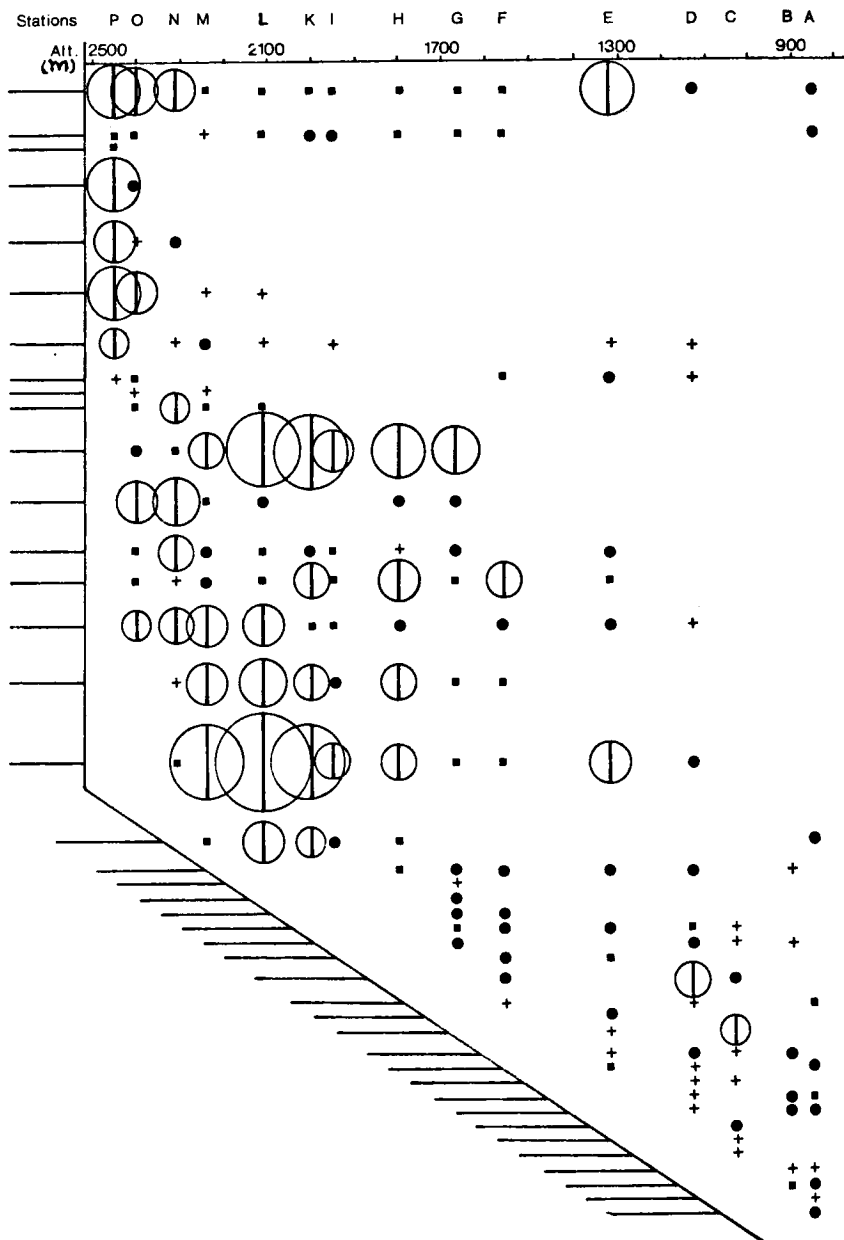


Fig. 9. Distribution quantitative des Trichoptères dans 15 stations du système Tshinganda — Luhoho, Zaïre. Les espèces sont indiquées par des traits, à gauche. + = participation de moins de $0,16^0/00$ par rapport au total des exemplaires capturés; ● = $0,16^0/00-1^0/00$; ■ = $1^0/00-4,19^0/00$; en ce qui concerne les cercles, leur diamètre est proportionnel à l'importance de la participation (modifié d'après Statzner, 1975).

températures hautes mais ne dépassant pas 23°C et avec des variations diurnes de quelques degrés seulement, faune composée en principe d'espèces „warm-adapted” mais appartenant aux mêmes familles que celles trouvées par Harrison (1965) ou par Illies (1964) en Pérou comme montrant une prédilection pour „cold rhithric conditions”.

Les auteurs pensent donc que, pour ces régions, le Rhithral (Rhithron) est vraiment confiné aux altitudes supérieures à 2000 m. „However, the existence of upper zones of tropical and subtropical rivers in mountains arising below (this) rhithric boundary but which exhibit true montane conditions and support a true montane but warm-

adapted fauna must be recognized. We suggest the term «pseudorhithron» ...»; à St. Vincent, ce Pseudorhithral est suivi par un vrai Epipotamal, la faune de ce dernier pouvant exploiter des ressources nouvelles (croûtes d'algues sur les substrata pierreux) et pouvant survivre à des variations de la température pouvant dépasser 30°C (les facteurs dont dépend la limite Pseudorhithral/Potamal sont analysés). „To a remarkable extent the pseudorhithric fauna mirrors the eurhithric of similar latitude, showing the same sort of differences between itself and its own potamic fauna as does its co-latitudinal eurhithric fauna”.

Je me pose maintenant la question de savoir si, dans le cas des réseaux de région intertropicale humide ayant leur origine à plus de 2000 m alt., il n'est pas possible de retrouver un Pseudorhithral intercalé entre le vrai Rhithral (sensu Illies) et le Potamal?

Plusieurs études faunistiques, écologiques et biogéographiques dédiées à des groupes d'insectes amphibiotiques ainsi qu'aux amphipodes, ont certains rapports avec la théorie de la zonation verticale et il convient de les signaler ici. C'est le cas des travaux de Knight & Gaufin (1966, 1967); celui de 1966 est un essai particulièrement probant d'établir les relations entre distribution des Plécoptères et altitude dans un réseau des Rocky Mountains. Le système de zonation a offert à Serratosio (1972) un cadre qui s'est avéré utile pour la systématisation de la riche information écologique obtenue par cet auteur lors de ses minutieuses recherches sur les Chironomides Diamesini et surtout sur ceux du SE de la France. C'est ce qu'on peut dire aussi à propos du travail, d'envergure beaucoup plus modeste, que publie Braasch (1971) sur les Plécoptères de l'Oberlausitz. La terminologie du système de zonation longitudinale est amplement utilisée et se montre fort à sa place dans la caractérisation écologique succincte et précise des espèces, dans le travail de Caspers & al. (1977) sur les Trichoptères des eaux courantes du Eifel. Par contre, dans son travail de 1972, Mecom ne s'appuie sur aucun schéma zonal, mais il distingue cinq zones altitudinales fort bien caractérisées par les aspects qualitatifs et quantitatifs de la répartition des Trichoptères, et il constate aussi

l'existence d'un „high altitude group” et d'un „low altitude group”, séparés à 2350 m alt. environ. Seul travail a été dédié à un groupe de Crustacés, celui de Stock (1972) utilise le système de zonation longitudinale pour ordonner d'intéressantes observations sur la distribution des Amphipodes (Gammaridae) dans les eaux courantes de la Corse: tandis que des Gammaridés Niphargiens peuplent l'Eucrenal et l'Hypocrenal, les zones III-VI sont dépourvues d'Amphipodes (une explication de cette situation est fournie), et ceux-ci réapparaissent parfois dans le Metapotamal, où ils sont représentés par *Echinogammarus fluminensis*, espèce pouvant pénétrer aussi dans la zone oligohaline.

Les notes critiques sont rarement absentes des travaux que nous venons de passer en revue, elles s'adressent à un détail ou à un autre de la théorie de la zonation, mais dans un petit nombre de publications la possibilité et l'opportunité mêmes d'une telle zonation sont énergiquement contestées. Dans un travail comme celui de 1967, Vaillant revient, une fois de plus, sur les idées qu'il avait déjà exposées dans d'autres publications: une zonation fondée sur l'ensemble de la faune est im-

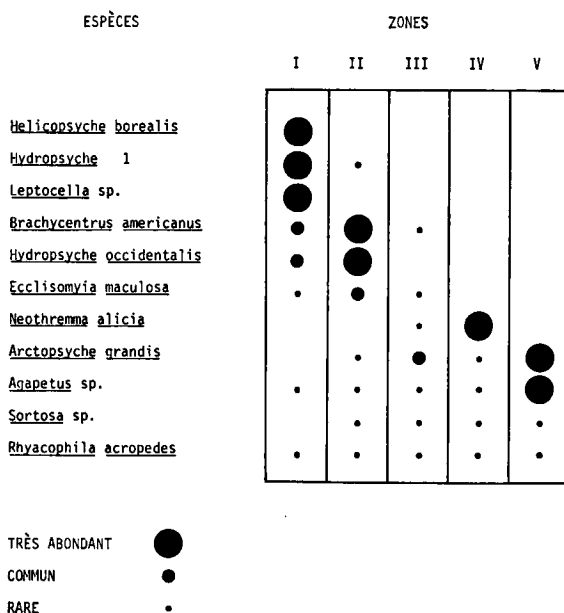


Fig. 10. Abondance relative des espèces de Trichoptères dans les 5 zones altitudinales reconnues (bassin du St. Vrain River, Colorado). D'après Mecom, 1972.

possible; ce qui est réalisable, c'est une „zonation” fondée sur le remplacement d'espèces indicatrices le long du cours d'eau (et plusieurs remarquables exemples de telles successions d'espèces sont trouvés par l'auteur dans le groupe des Diptères, comme l'avait fait Berthélemy, 1964, pour les Plecoptères et Coléoptères); le facteur responsable pour ces successions est le facteur limites extrêmes de la température, d'ailleurs plus aisément utilisable car „son action peut être dissociée de celle des autres facteurs”.

J'ai gardé „pour la bonne bouche” le travail de Thorup (1966); on verra pourquoi. L'auteur considère le système de zonation d'Illies comme ayant été élaboré sur de fausses bases, les zones se présentant dans la Fulda telles qu'elles se présentent ... uniquement à cause de la pollution (!); ce système ne peut pas être utilisé en dehors des „montagnes d'Allemagne méridionale” (!?); les cours d'eau ne peuvent être classifiés que par description des substrats, car „... ce sont les différents types de substrats qui génèrent les différences entre la faune de deux zones” (!); „... ces types de substrats peuvent être nommés biotopes car ils sont bien définis et supportent des communautés animales ayant des espèces caractéristiques typiques” (mais cette affirmation n'empêche pas l'auteur de formuler aussi la suivante: „... il est difficile de trouver un certain nombre d'espèces qui soient utilisables en tant qu'espèces caractéristiques pour un certain substrat ...” (!); „... établir des communautés animales et décrire ces communautés par des listes détaillées de la faune, ne peut pas avoir une utilité pratique pour d'autres chercheurs ...” (!); „Si nous voulons élaborer un système de biocénoses utilisable partout dans le monde, nous devrions ... utiliser le substrat comme facteur écologique fondamental, et non la zone du ruisseau [„stream zone” dans l'original] pour délimiter le biotope” (!).

Et où l'auteur a-t-il puisé cette série de conclusions si tranchantes, qui, à mon avis, se passent de commentaire? Dans l'observation de trois sources du Danemark, ni plus ni moins.

Il est très instructif de comparer les conclusions du travail précédemment cité, avec celles du travail fort original et pénétrant de Oláh (1967), qui est

malheureusement resté presque inaperçu. C'est le système d'un ruisseau des Mts. Zemplén, en Hongrie, qui a été étudié. Le but principal que se propose l'auteur, est l'étude minutieuse de la distribution des divers substrata dans le radier, des facteurs qui déterminent cette distribution et son dynamisme, des microassociations caractérisant les substrata et donc les différentes mosaïques. Il y réussit de façon remarquable, en utilisant un procédé menant à la présentation des résultats concernant l'abondance et la fréquence des espèces, sous l'aspect de „séries” d'espèces réalisées d'après le degré d'„attachment” à un certain substrat. Cependant, l'auteur insiste sur le fait que les mosaïques de substrata avec leurs associations animales sont toujours subordonnées aux zones, et que les facteurs principaux qui modèlent et remodelent en permanence la structure de ces mosaïques sont le débit et la vitesse du courant, facteurs essentiels aussi dans la délimitation des zones; le même substrat se distingue, dans des zones différentes, non seulement par des aspects quantitatifs du peuplement, mais aussi par des aspects qualitatifs, donc par des espèces caractéristiques (de suggestifs exemples sont donnés pour la manière dont se présentent les „séries” d'espèces de Trichoptères sur les différents substrata dans les diverses zones).

Le moment est arrivé de formuler quelques conclusions. Il me semble évident que la théorie de la zonation longitudinale ou verticale élaborée en Allemagne il y a 20 ans environ, a vigoureusement stimulé la recherche et les discussions un peu partout dans le monde, et qu'elle est dans une importante mesure responsable de l'essor enregistré ces dernières années par la recherche rhéobiologique. Les travaux assez nombreux que j'ai cités vont de l'acceptation sans limites à la négation totale. Ainsi, le danger de voir cette théorie devenir une „cage pour les idées”, s'est montré illusoire. Le schéma de zonation s'est montré élastique, capable d'assimiler une grande quantité d'information, au fur et à mesure des découvertes, perfectible, susceptible de gagner en profondeur, en raffinement. Evidemment, on parle en synécologie des cours d'eau un autre langage que celui des chercheurs qui abordent les problèmes depuis

TABLEAU I

 Distribution des Trichoptères dans le système d'un ruisseau des Zemplén Mts. (Hongrie).
 D'après Oláh, 1967.

Espèces	St.	Eu-, Hypocrenal					Epi-rhithral		Metarhithral			
		1	5	7	8	x	y	2	3	6	9	10
<i>Rhyacophila septentrionis</i> McL.								+	+	+	+	+
<i>Rhyacophila tristis</i> Pict.								+		+	+	
<i>Rhyacophila pubescens</i> Pict.											+	
<i>Glossosoma conformis</i> Neb.								+	+	+		+
<i>Agapetus comatus</i> Pict.										+	+	
* <i>Synagapetus armatus</i> McL.			+	+		+						
* <i>Synagapetus moselyi</i> Ulm.					+			+				
<i>Philopotamus montanus</i> Don.				+				+	+	+		
<i>Wormaldia o. occipitalis</i>		+			+	+		+	+			
<i>Plectrocnemia conspersa</i> Curt.								+	+		+	
* <i>Plectrocnemia brevis</i> McL.						+						
<i>Polycentropus irroratus</i> Curt.								+	+			
* <i>Tinodes rostocki</i> McL.					+							
<i>Hydropsyche pellucidula</i> Curt.											+	
<i>Hydropsyche instabilis</i> Curt.										+		+
* <i>Oligotricha ruficrus</i> Scop.												
<i>Beraea pullata</i> Curt.			+					+	+			
<i>Beraea maurus</i> Curt.								+				
<i>Beraeodes minuta</i> L.											+	
<i>Ernodes articularis</i> Pict.								+				
<i>Athripsodes bilineatus</i> L.										+	+	+
* <i>Adicella filicornis</i> Pict.				+		+						
<i>Grammotaulius atomarius</i> Fbr.												
<i>Limnephilus ignavus</i> McL.												
<i>Limnephilus griseus</i> L.										+		
<i>Limnephilus lunatus</i> Curt.												
<i>Limnephilus vittatus</i> Fbr.										+		
<i>Limnephilus marmoratus</i> Curt.											+	
<i>Anabolia laevis</i> Zett.											+	
* <i>Rhadicleptus alpestris</i> Kol.								+				
<i>Potamophylax nigricornis</i> Pict.		+	+	+	+	+	+	+				
<i>Potamophylax rotundipennis</i> Brau.								+	+	+	+	
<i>Stenophylax permistus</i> McL.								+	+	+		+
<i>Drusus</i> sp.								+	+			
<i>Halesus digitatus</i> Schrk.										+	+	+
* <i>Halesus tessellatus</i> Ramb.										+		
<i>Micropterna lateralis</i> Steph.		+										
<i>Goera pilosa</i> Fbr.										+	+	
<i>Silo pallipes</i> Fbr.								+	+	+	+	+
<i>Silo piceus</i> Brau.										+	+	
<i>Crunoecia irrorata</i> Curt.			+			+						
<i>Lithax obscurus</i> Hag.			+					+	+		+	
<i>Lepidostoma hirtum</i> Fbr.										+		
<i>Notidobia ciliaris</i> L.										+		

des positions purement autécologiques: les successions d'espèces ne peuvent pas remplacer la zonation longitudinale. Pas mal de discussions ont été suscitées par le problème de savoir quel est le facteur déterminant de la zonation; personne n'a

jamais affirmé que c'est la brusque et considérable modification du débit au niveau des confluent principaux qui représente per se ce facteur: il faut penser en termes de modification du complexe inextricable de facteurs abiotiques, accompagnant

cette modification de la masse d'eau véhiculée. L'idée qu'une classification des substrats et de leurs peuplements (choriotopes-choriocénoses) serait supérieure à une zonation, est parfaitement dénuée de fondement: suivant la nature de l'objet, l'orientation et le but de la recherche, on peut utiliser l'une ou l'autre de ces méthodes — ou bien les deux à la fois (mais, bien entendu, les choriotopes-choriocénoses étant subordonnés aux stratotopes — stratocénoses, en l'espèce aux zones); ceci n'exclut nullement la possibilité d'une approche nettement différente des problèmes ⁶⁾, telle que celle qui est à la base du travail de Verneaux (1973), et d'ailleurs il me semble qu'il n'y a pas d'incompatibilité entre ces deux approches apparemment si distinctes.

Une preuve convaincante qu'il en est vraiment ainsi, me semble apportée par le travail de Giudicelli & Talin (1977) dont la substance est représentée par l'étude fort soignée des Coléoptères aquatiques (62 espèces) surtout dans le réseau hydrographique Restonica-Tavignano (voir Giudicelli, 1968), les nombreuses stations s'égrenant entre 15-2000 m alt. On emploie d'une part l'analyse des structures biocénétiques en faisant usage de l'analyse factorielle des correspondances — méthode Benzecri et Cordier appliquée à l'étude des eaux courantes par exemple dans le travail de Verneaux que je viens de mentionner; et, d'autre part, la méthode de la zonation verticale. L'analyse factorielle permet d'établir les „affinités coenotiques” (affinités entre les stations) ou les „affinités spécifiques” (entre espèces). Les résultats sont parfaitement convergents, quatre communautés de Coléoptères peuvent être reconnues: le groupement I caractérise l'Épipotamon (12 espèces exclusives, 9 préférées), le groupement II caractérise l'Hyporhithron (2 exclusives, 4 préférées), le groupement III est caractéristique du Metarhithron et de l'Epirhithron d'altitude moyenne (2 exclusives, 6 préférées), le groupement IV est caractéristique de l'Epirhithron d'altitude ainsi que du Crenon (7 exclusives, 5 préférées).

⁶⁾ Macan (1963) a certainement raison d'affirmer: „Some believe that all available forces should be concentrated in one place on any particular problem ... my belief is that an attack in different ways from different sides is likely to prove profitable more quickly”.

Et j'ajouterai pour finir, que, pour moi, cette histoire de classification et de zonation des eaux courantes est une bonne illustration de la célèbre formule de Kant („Anschauungen ohne Begriffe sind blind, Begriffe ohne Anschauungen sind leer”), ainsi traduite par le philosophe roumain Negulescu: „Les faits particuliers, s'ils ne sont pas éclairés par des idées générales, restent aveugles; par ailleurs, les idées générales, si leurs cadres ne sont pas remplis de faits particuliers, restent vides”.

BIBLIOGRAPHIE

- ABELL, D. L., 1961. The role of drainage analysis in biological work on streams. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, **14**: 533-537.
- ARION, Elena, 1973. Zonarea biocenotică a râului Moldova de la izvor la vărsare. Résumé Thèse de Doctorat, Université de Bucarest.
- BALOGH, J., 1958. *Lebensgemeinschaften der Landtiere.* (Akademie-Verlag, Berlin).
- BECK, W. M., 1965. The streams of Florida. *Bull. Florida State Mus., biol. Sci.*, **10** (3): 91-126.
- BERG, K., 1948. Biological Studies on the River Susaa. *Folia limnol. Scand.*, **4**: 1-203.
- BERTHÉLEMY, C., 1964. La zonation des Plécoptères et des Coléoptères dans les cours d'eau des Pyrénées. *Gewässer und Abwässer*, **34/35**: 77-79.
- , 1966. Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (Hydraena et Elminthidae) des Pyrénées. *Annales de Limnologie*, **2** (2): 227-438.
- BISHOP, J. E., 1973a. Limnology of a small Malayan River Sungai Gombak. *Monogr. Biol.*, **22**: 1-485 (Junk, The Hague).
- , 1973b. Observations on the vertical distribution of the benthos in a Malaysian stream. *Freshw. Biol.*, **3** (2): 147-156.
- BRAASCH, D., 1971. Zur Plecopterenfauna der Oberlausitz. *Abhandl. Ber. Naturk. Görlitz*, **46** (9): 1-12.
- BRODSKI, K. A. & E. O. OMOROV, 1972. [Zonation verticale écologo-faunistique des ruisseaux de montage du Tien-Chân] (en russe). *Doklady Akad. Nauk S.S.S.R.*, **206** (3): 759-762.
- & —, 1973. [Vertical differentiation of the Tien-Shan torrents, based on the distribution of the guide water insects] (en russe, résumé anglais). *Gydrobiol. Zh.*, **9** (2): 40-51.
- CASPERS, N., I. MÜLLER-LIEBENAU & W. WICHARD, 1977. Köcherfliegen (Trichoptera) der Fließgewässer der Eifel. *Gewässer und Abwässer*, **62/63**: 111-120.
- CHUTTER, F. M., 1970. Hydrobiological Studies in the Catchment of Vaal Dam, South Africa, 1. River zonation and the benthic fauna. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **55** (3): 445-494.
- DÉCAMP, H., 1967. Ecologie des Trichoptères de la Vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Anns. Limnol.*, **3** (3): 399-577.
- , 1968. Vicariances écologiques chez les Trichoptères des Pyrénées. *Anns. Limnol.*, **4** (1): 1-50.

- ELGMORK, K. & O. R. SAETHER, 1970. Distribution of invertebrates in a high mountain brook in the Colorado Rocky Mountains. Univ. Colorado Stud., (Biol.) **31**: 1-55.
- FILIPOVIĆ, Desanka, 1969. Recherches biocénologiques d'un cours d'eau salmonicole de montagne balkanique (Serbie). *Ekologija* (Beograd), **4** (1): 61-90.
- GIUDICELLI, J., 1968. Recherches sur le peuplement, l'écologie et la biogéographie d'un réseau hydrographique de la Corse Centrale, Tome I, Tome II. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille.
- GIUDICELLI, J. J. & J. TALIN, 1977. Recherches sur les peuplements de Coléoptères d'eau courante en Corse. *Ecol. Mediterr.*, **3**: 33-54.
- HARRISON, A. D., 1965. River zonation in Southern Africa. *Arch. Hydrobiol.*, **61** (3): 380-386.
- HARRISON, A. D. & J. J. RANKIN, 1976. Hydrobiological studies of eastern Lesser Antillean Islands, 1. St. Vincent: Freshwater habitats and water chemistry. 2. St. Vincent: Freshwater fauna — its distribution, tropical river zonation and biogeography. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. **50** (Monogr. Beiträge 1, resp. 2/3): 96-144, resp. 275-311.
- HORTON, R. E., 1945. Erosional development of streams and their drainage basins; hydrophysical approach to quantitative morphology. *Bull. geol. Soc. Am.*, **56**: 275-370.
- HYNES, H. B. N., 1971. Zonation of the invertebrate fauna in a West Indian stream. *Hydrobiologia*, **38** (1): 1-8.
- ILLIES, J., 1953. Die Besiedlung der Fulda (insbes. das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung. *Beit. limnol. Flussstat.* Freudenthal, **5**: 1-28.
- , 1955. Der biologische Aspekt der limnologischen Fließwassertypisierung. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. **22**: 337-346.
- , 1961. Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **46**: 205-213.
- , 1964. The invertebrate fauna of the Huallaga, a peruvian tributary of the Amazon river, from the sources down to Tingo Maria. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, **15**: 1077-1083.
- ILLIES, J. & L. BOTOSANEANU, 1963. Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. Soc. int. Limnol.*, **12**: 1-57.
- KIENER, A. & J. OLLIER, 1970. Contribution à l'étude écologique et biologique de la rivière le Gapeau (Var). *Hydrobiologia*, **36** (2): 189-251.
- KNIGHT, A. W. & A. R. GAUFIN, 1966. Altitudinal distribution of stoneflies (Plecoptera) in a Rocky Mountain drainage system. *Journ. Kansas ent. Soc.*, **39** (4): 668-675.
- & —, 1967. Stream type selection and associations of stoneflies (Plecoptera) in a Colorado River drainage system. *Journ. Kansas ent. Soc.*, **40** (3): 347-352.
- KOWNACKA, Marta & A. KOWNACKI, 1972. Vertical distribution of zoocenoses in the streams of the Tatra, Caucasus and Balkan Mts. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, **18**: 742-750.
- KOWNACKI, A. & Marta KOWNACKA, 1973. The distribution of the bottom fauna in several streams of the Middle Balkan in the summer period. *Acta Hydrobiol. (Kraków)*, **15** (3): 295-310.
- KUEHNE, R. A., 1962. A classification of streams, illustrated by fish distribution in an eastern Kentucky Creek. *Ecology*, **43** (4): 608-614.
- LEHMANN, J., 1971. Die Chironomiden der Fulda (systematische, ökologische und faunistische Untersuchungen). *Arch. Hydrobiol.*, Monogr. Beitr., Suppl. **37** (4): 466-555.
- MACAN, T. T., 1963. *Freshwater Ecology* (Longmans, London).
- MAITLAND, P. S., 1966. *Studies on Loch Lomond, 2. The fauna of the River Endrick* (Blackie & Son, Glasgow). (non vidi!).
- MALICKY, H., 1975. Bericht über das Forschungsprojekt „Ökologische Untersuchungen an eumediterranen Fließgewässern. Arb. biol. Stat. Lunz, **859**: 1-23.
- , 1977. Übersicht über Ökologie und Zoogeographie der Binnenwassertiere der Ägäischen Inseln. *Biol. Gallo-Hell.*, **6** (2): 171-238.
- MARINKOVIĆ-GOSPODNETIĆ, Mara, 1966. The distribution of the Caddis-Flies populations in a small mountain stream. *Verh. internat. Ver. Limnol.*, **16** (3): 1693-1695.
- MECOM, J. O., 1972. Productivity and distribution of Trichoptera larvae in a Colorado mountain stream. *Hydrobiologia*, **40** (2): 151-176.
- OLÁH, J., 1967. Untersuchungen über die Trichopteren eines Bachsystems der Karpaten (neue Erklärung des Mosaikmuster — „mosaic pattern“ — Prinzipien in Flusswassertiergemeinschaften). *Acta Biol. Debrecina*, **5**: 71-91.
- PENNAK, R. W., 1971. Toward a classification of lotic habitats. *Hydrobiologia*, **38** (2): 321-334.
- PERSOONE, G. (sans date de parution). Proposal for a biotypological classification of watercourses in the European communities. Final report (lithographié).
- REMANE, A., 1943. Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Oekologie. *Biol. generalis*, **17**: 164-182.
- RIBAUT, J. P., 1966. Les poissons du canton de Vaud (Suisse), 1. Poissons des cours d'eau. *Mém. Soc. Vaud. Sci. nat.*, **14** (3) (no. 87): 69-128.
- RUSSEV, B., 1966. Hydrobiologische Untersuchungen der Marica, 1 (en bulgare, résumé allemand). *Die Fauna Thrakiens*, **3**: 231-291 (Institut Zoologique, Sofia).
- SCHMITZ, W., 1955. Physiographische Aspekte der limnologischen Fließgewässertypen. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl., **22**: 510-523.
- , 1957. Die Bergbach Zoozönosen und ihre Abgrenzung, dargestellt am Beispiel der oberen Fulda. *Arch. Hydrobiol.*, **53**: 465-498.
- SERRA-TOSIO, B., 1972. Ecologie et biogéographie des Diamesini d'Europe (Diptera, Chironomidae). *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, **63**: 5-175.
- SOWA, R., 1965. Ecological characteristics of the bottom fauna of the Wielka Puszca stream. *Acta Hydrobiol. (Kraków)*, **7**, Suppl. 1: 61-92.
- , 1975. Ecology and biogeography of Mayflies (Ephemeroptera) of running waters in the Polish part of the Carpathians, 1. Distribution and quantitative analysis. *Acta Hydrobiol. (Kraków)*, **17** (3): 223-297.
- STARMÜHLNER, F., 1969. Die Schwechat, ein Beitrag zur Kenntnis der Fließgewässer der Wiener Umgebung. (Verlag Notring, Wien).
- STATZNER, B., 1975. Zur Longitudinalzonierung eines zentralafrikanischen Fließgewässersystems unter besonderer Berücksichtigung der Köcherfliegen. *Arch. Hydrobiol.*, **76** (2): 153-180.

- STEFFAN, A. W., 1965. Zur Statik und Dynamik im Ökosystem der Fließgewässer und zu den Möglichkeiten ihrer Klassifizierung. *Biozoologie, Bericht über das internationale Symposium in Stolzenau/Weser (1960)*: 65-110 (Junk, The Hague).
- , 1972. Zur Produktionsökologie von Gletscherbächen in Alaska und Lappland. *Verhandl.-ber. Deutsch Zool. Ges., 65. Jahres-Versamml. (Gustav Fischer Verlag)*.
- STOCK, J. H., 1972. Les Gammaridae (Crustacés Amphipodes) des eaux douces et saumâtres de Corse. *Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam*, **2** (19): 197-220.
- STRAŠKRABA, M., 1966. On the distribution of the macrofauna and fish in two streams, Lucina and Morávka. *Arch. Hydrobiol.*, **61** (4): 515-536.
- SZCZESNY, B., 1974. The effect of sewage from the town of Kryniczanka on the benthic invertebrate communities of the Kryniczanka stream. *Acta Hydrobiol. (Kraków)*, **16** (1): 1-29.
- THIENEMANN, A., 1925. Die Binnengewässer Mitteleuropas. *Binnengewässer*, **1**: 1-255.
- THORUP, J., 1966. Substrate type and its value as a basis for the delimitation of bottom fauna communities in running waters. *Spec. Publ. Pymatuning Lab. Ecol. (Univ. Pittsburg)*, **4**: 59-74.
- ULFSTRAND, S., 1968. Benthic animal communities in Lapland streams. A field study with particular reference to Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, and Diptera Simuliidae. *Oikos, Suppl.*, **10**: 1-120.
- VAILLANT, F., 1967. Sur le choix des espèces indicatrices pour une zonation des eaux courantes. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, **57-58**: 7-15.
- VERNEAUX, J., 1973. Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs — essai de biotypologie. *Thèse de Doctorat, Université de Besançon*.
- WERNER, E. & H. WERNER, 1968. Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera und Coleoptera vom Geisbach bei Bad Hersfeld. *Gewässer Abwässer*, **47**: 20-30.

Reçu le 23 février 1979