

ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE

LA DÉRIVE DES ORGANISMES
DANS LES EAUX COURANTES (1)

M. BOURNAUD et M. THIBAUT*

*Biologie animale et Zoologie,
Université Lyon-I,
43, bd du 11-Novembre,
69621 Villeurbanne*

**Station d'Hydrobiologie, I. N. R. A.,
64200 Biarritz*

RÉSUMÉ

Le présent travail tente de synthétiser les données obtenues depuis une dizaine d'années sur la dérive (ensemble des organismes et débris emportés par le courant).

Une unité de mesure standard de la dérive peut être utilisée, l'*intensité de dérive*, exprimée par le nombre d'individus passant à travers 1 m² de section pendant 1 h. Tous les groupes aquatiques sont représentés, les plus abondants étant généralement les larves d'Éphéméroptères, Plécoptères, Diptères et les Gammarès. La densité de dérive, telle qu'elle a été définie par ELLIOTT est souvent de 0,1 à 1 organisme/m³ et varie beaucoup suivant la zone écologique considérée (stratification). La comparaison qualitative et quantitative avec le benthos peut permettre dans certains cas d'évaluer la proportion de benthos qui dérive à un instant donné. La distance de dérive est assez mal connue.

Les fluctuations nyctémérales de la dérive se manifestent pour la plupart des groupes par un maximum nocturne, en début de nuit (type *bigeminus*) ou en fin de nuit (type *alternans*). Quelques groupes sont au contraire diurnes. Des expériences ont montré la liaison de ces fluctuations avec l'activité (alimentation ou montée sur les pierres pendant la nuit). La lumière est le principal facteur synchronisateur de ce rythme. Des fluctuations saisonnières de la dérive sont liées aux cycles biologiques des espèces ou aux variations du débit.

Il n'apparaît jamais d'épuisement des zones amont par la dérive des organismes. Les phénomènes compensateurs sont à rechercher surtout dans une production suffisante du benthos mais aussi dans des déplacements actifs des organismes vers l'amont.

Mots-clés : *écologie eaux douces, milieu lotique, facteur courant, productivité, migrations et mouvements, rythmes d'activité, alimentation poissons.*

(1) Cet article représente une synthèse de la bibliographie arrêtée en 1970. Il recouvre une partie de la bibliographie analysée à l'occasion d'une thèse de Doctorat ès Sciences naturelles présentée par l'un de nous (M.B.) devant l'Université Lyon I.

* Adresse actuelle : Laboratoire de Zoologie, E.N.S.A., 65, rue de Saint-Brieuc, 35000 Rennes.

I. — INTRODUCTION

La dérive des organismes (vivants ou morts) des eaux courantes (*drift* des auteurs de langue anglaise et allemande) a donné lieu depuis longtemps à de nombreuses études ; ces dernières furent entreprises presque exclusivement dans la partie supérieure des cours d'eau à Salmonidés (Rhitron d'ILLIES et BOTOSANEANU, 1963). Les résultats de ces études portèrent d'abord sur des aspects partiels du phénomène ; ce n'est qu'à partir de 1960 que la liaison entre les différents aspects a commencé à être entrevue.

Le déplacement des invertébrés benthiques vers l'aval des cours d'eau est en effet mentionné depuis près d'une cinquantaine d'années notamment dans des études sur la nourriture des poissons (NEEDHAM, 1928 *a b* ; LEONARD, 1942) et sur le repeuplement des zones dénudées (ALLEE 1929 ; STEHR et BRANSON, 1938 ; MOON, 1940). Ces mouvements étaient en général associés par ces différents auteurs à l'arrachement fortuit des animaux par le courant, spécialement en période de crue. MÜLLER (1954 *a*) signale le premier la très grande importance quantitative de ces déplacements : 11 jours après le nettoyage sur 150 m et le changement du lit d'un ruisseau en Suède, plus de 4 millions d'organismes, pesant 4,550 kg, colonisaient à nouveau le fond, au début du mois de juin.

Par ailleurs, MOON et HARKER avaient remarqué, à l'aide d'expériences menées tant sur le terrain (MOON, 1940) qu'au laboratoire (HARKER, 1953 *b*) que les invertébrés (Éphéméroptères surtout) présentent un rythme d'activité circadien ; beaucoup de ces invertébrés présentent une activité locomotrice plus élevée la nuit. Pour MOON ces déplacements sont liés à l'alimentation alors que pour HARKER il s'agit d'un rythme endogène.

A partir de 1960, TANAKA (1960), WATERS (1962 *b*) puis MÜLLER (1963 *a, b et c*) observèrent que le déplacement vers l'aval varie considérablement au cours du nyctémère. MÜLLER (1963 *b*) montre expérimentalement le rôle du facteur lumière dans ce rythme. La liaison entre rythme d'activité locomotrice et mouvement de descente vers l'aval est alors faite et va dominer toutes les études ultérieures.

Le terme de dérive est couramment employé pour désigner ces phénomènes ; en fait le mot *drift* a déjà été utilisé en 1925 par Mc ATEE. La dérive recouvre une notion en réalité plus générale puisqu'elle est constituée par l'ensemble des animaux, végétaux et débris emportés par le courant. On distingue généralement une dérive inerte (particules minérales et débris végétaux, exuvies) et une dérive constituée d'organismes aquatiques vivants (invertébrés, poissons, végétaux comme les Diatomées) de loin la plus étudiée.

Les premières études, menées au moyen de récoltes sur le terrain, furent assez générales, puis elles se spécialisèrent, notamment en recourant à l'expérience en laboratoire. C'est ainsi que l'on a analysé les rythmes nycthémeraux et saisonniers, comparé la faune dérivante avec la faune benthique en place, recherché les compensations éventuelles par des mouvements vers l'amont, des cycles de colonisation ou la production des animaux benthiques. Toutefois les résultats obtenus sont souvent difficilement comparables, soit à cause des techniques de récolte (filets de formes variées et surtout de tailles de maille différentes) et de mesure de la dérive, soit à cause de caractères particuliers du cours d'eau ou de l'espèce considérée. On assiste à un intérêt accru, notamment au cours des 5 dernières années, où le nombre d'études consacrées à la dérive (dont la référence nous est connue) est de 6 en 1965, 7 en 1966, 9 en 1967, 16 en 1968, 13 en 1969, 14 en 1970. L'apport le plus important est fourni par les études de MÜLLER (Allemagne, Suède), WATERS (U. S. A.) et ELLIOTT (Grande-Bretagne).

HYNES (1970 *a*) freine l'optimisme excessif qu'a pu faire naître l'étude du phénomène de la dérive ; il fait remarquer qu'en fait la perte en organismes benthiques due à la dérive est relativement faible : 0,37 p. 100 par jour pour ELLIOTT (1967 *a*), et 1 p. 100 pour ULFSTRAND (1968). La faiblesse de ces pourcentages, associée à la connaissance très imparfaite de l'ampleur du mou-

vement vers l'amont, nous montre l'urgent besoin d'autres études, afin que son importance écologique puisse être pleinement évaluée. Pour ELLIOTT (1970 *b*), la dérive fait partie maintenant de toute étude d'invertébrés d'eau courante. Ainsi, l'étude de la dérive touche de multiples problèmes techniques (évaluation des densités d'organismes), écologiques (production, cycles biologiques, chaînes trophiques, facteurs de milieu) et éthologiques (rythme nyctéméral, taxis, activité locomotrice, migrations, déplacements) qui ne peuvent être étudiés l'un sans l'autre. Pour ces différentes raisons, il nous est apparu important de faire le point de l'état de nos connaissances sur le sujet en 1970.

II. — PROBLÈMES POSÉS PAR LA MESURE DE LA DÉRIVE

2. I. — *Techniques de prélèvements*

Il convient de se reporter à la synthèse d'ELLIOTT (1970 *b*) où sont décrits les modes de récoltes de la dérive et les filets ou tamis utilisés pour filtrer l'eau. Ce matériel va donc n'être que très brièvement présenté.

2. II. *Filets fixes immergés.*

2. III. *Type Surber.*

A ouverture rectangulaire, ces filets sont complètement immergés ou peuvent dépasser hors de l'eau, échantillonnant ainsi la dérive de surface. Ils sont les plus utilisés, notamment pour étudier la stratification verticale de la dérive.

2. II2. *Type filet à plancton.*

A ouverture circulaire, ils sont placés dans un cylindre métallique, toujours complètement immergés.

Ces deux types de filet sont munis ou non d'un dispositif de mesure de débit. De toute façon on peut connaître la quantité d'eau filtrée en mesurant la vitesse du courant à l'entrée du filet et la section de celui-ci. Cette dernière varie de 450 cm² (HOLT et WATERS, 1967) à 1 500 cm² (DENNERT *et al.*, 1969).

2. 12. *Filtrage par chute d'eau dans un filet ou un tamis.*

Ces filets ou tamis sont placés au-dessous d'une chute d'eau, alimentée par une partie ou la totalité du débit du cours d'eau. Le dispositif a pour avantage de capturer la totalité de la dérive présente (les organismes dérivants ne peuvent pas éviter le filet ou le tamis) sans que la présence du filet influence le débit. Plusieurs auteurs (MÜLLER, 1965 *a* ; KÜRECK, 1967 ; BISHOP, 1969) y ont adjoint des dispositifs prélevant automatiquement la dérive, par fraction horaire de 1 à 3 h en général.

2. 13. *Précautions à prendre.*

Certaines précautions sont indispensables pour permettre la comparaison des résultats. Le plus grand écueil réside dans le colmatage plus ou moins rapide des filets. Il faut donc vérifier constamment la régularité de l'écoulement de l'eau à travers les mailles. Or la taille de maille utilisée devra être la plus grande possible pour éviter ce colmatage et la plus petite possible de façon à retenir les organismes les plus petits, notamment les premiers stades larvaires, souvent très importants numériquement (WATERS, 1969 *a*). Les vides de maille couramment utilisés varient de 0,1 à 1 mm, apparemment sans aucune standardisation et sont soit carrés soit rectangulaires ; cela est particulièrement préjudiciable lors de la comparaison de la faune des invertébrés benthiques et dérivants dans un même cours d'eau. Les auteurs ont utilisé pour les filets de capture

de faune dérivante des tailles de maille le plus souvent supérieures à celles des filets de capture de la faune benthique, rarement égales (DIMOND, 1967 ; MC LAY, 1968 ; PETERKA, 1969).

S'il y a colmatage, un remous se produit à l'avant du filet ; la vitesse du courant y est ralentie et les animaux s'accumulent dans cette zone lente. Ce remous peut aussi être provoqué par un filet dont la longueur est trop courte comparativement à l'ouverture et à la taille de maille. Le rendement est alors considérablement diminué, dans des proportions d'ailleurs différentes suivant les organismes. Ainsi le rendement a pu être réduit au 1/10 (HALES et GAUFIN, 1969) pour un filet d'ouverture 1 800 cm² et de longueur 1,60 m. En cas de colmatage rapide, il convient d'augmenter la fréquence des relevés, ce qui a pour avantage supplémentaire de faciliter la mise en évidence des différents pics d'activité des organismes (ELLIOTT, 1969 b). Enfin la forme de la poche peut avoir une influence sur le rendement (WATERS, 1969 a).

Les prélèvements durent quelques minutes (5 pour PEARSON et FRANKLIN, 1968) à 3 h, suivant l'abondance de la dérive et les risques de colmatage et aussi suivant la précision que l'on désire dans l'étude du rythme nyctéméral (ELLIOTT, 1970 b).

Du fait de son importance quantitative pour de nombreux groupes, la dérive fournit une technique de récolte des invertébrés des eaux courantes très efficace (MÜLLER, 1966 b).

2. 2. — Méthodes de mesure

La première opération consiste à séparer animaux et débris constituant la dérive dans le but de procéder à une mesure quantitative (dénombrement, poids ou volume des animaux dérivants). Le procédé par flottation, par exemple dans le chlorure de calcium en solution saturée (BISHOP et HYNES, 1969 b) pour séparer les animaux des débris est peu usité ici, car les débris sont le plus souvent de nature végétale et de densité voisine de l'unité. Le triage sur le vivant quand il est possible est en fait le plus commode.

L'abondance du matériel a poussé certains auteurs à mettre au point des techniques de dilution facilitant le triage et le dénombrement des animaux. La difficulté est alors d'effectuer ces opérations sur un échantillon représentatif du prélèvement entier. BISHOP et HYNES (1969 a) procèdent à ce fractionnement sur une grille. WATERS (1969 b) a construit un « sous-échantillonneur » : un bac circulaire à 8 compartiments disposés en secteurs tourne à la vitesse de 50 tours/mn, tandis que le prélèvement en suspension en eau agitée est versé progressivement en un point fixe du bac tournant. Chacun des 8 secteurs contient à la fin 1/8 de l'échantillon. Les gros débris ou organismes sont enlevés au préalable.

Les auteurs procèdent ensuite sur les animaux, rarement simultanément à quatre types de mensurations menées de façon plus ou moins précises (à l'échelle du groupe, de la famille ou de l'espèce) : dénombrement, mesure de poids, de volume et de taille.

Le dénombrement a été réalisé le plus souvent. Cette opération, ajoutée à celle du triage, est longue et limite le nombre des prélèvements possibles.

La pesée, jointe au dénombrement, donne des précisions sur la biomasse ou la taille des organismes. On utilise le poids sec après 48 h de séchage à 38°C (BAILEY, 1966) ou à 70°C (ANDERSON et LEHMKUHL, 1968) ou plus souvent le poids frais, après 24 h de séchage à l'air dans des boîtes de Petri (BISHOP et HYNES, 1969 a) ou centrifugation légère (WATERS, 1966).

La mesure du volume (WATERS, 1962 a) et de la taille est d'utilisation moins commode.

Ces données numériques permettent alors d'apprécier l'importance de la dérive proprement dite.

Celle-ci a d'abord été exprimée en nombre d'individus (ou poids, ou volume) par unité de temps, dans un filet de capture donné : c'est le *taux de dérive* (drift rate) de WATERS (1969 a) et d'ELLIOTT (1970 b). Mais cette mesure n'est comparable d'un point à un autre que si l'on y adjoint la quantité d'eau filtrée. Cela élimine les effets perturbateurs dus aux changements de vitesse du courant et permet de connaître la quantité d'organismes dérivants en suspension dans un certain volume d'eau. Le nombre d'organismes dérivants par m³ d'eau filtrée ou le poids en

g/m³ ou le volume en cm³/m³ fournissent donc une seconde représentation de l'importance de la dérive. C'est ce qu'ELLIOTT (1967 b) appelle la *densité de dérive* (drift density), distincte du taux de dérive défini ci-dessus. Ce paramètre nécessite la mesure du débit ou de la vitesse du courant à l'entrée du filet de dérive. Quelques études ayant négligé ce point, il est impossible de comparer leurs résultats.

Il nous paraît souhaitable d'utiliser un concept intégrant les deux données précédentes (taux de dérive et densité de dérive) en prenant le *nombre d'individus par unité de temps et par unité de section*. Compte tenu des résultats obtenus sur le rythme nyctéméral de la dérive, il est indispensable que les prélèvements soient faits de façon continue sur un cycle de 24 heures. On appellera ainsi *intensité de la dérive* (I) le nombre d'organismes (*n*) qui passent par heure à travers 1 m² de section :

$$I = n/h/m^2 \text{ de section}$$

Cette expression de l'intensité de la dérive devrait faciliter tous les développements quantitatifs souhaités dans les études sur le phénomène, notamment les comparaisons des variations dans le temps et dans l'espace (variations saisonnières, nyctémérales, entre différents cours d'eau ou différentes stations d'un même cours d'eau, recherche des effets de la vitesse et du débit, etc.).

La connaissance de deux autres paramètres, le débit (D) du cours d'eau et sa profondeur moyenne (H) permet d'autres évaluations.

La connaissance du débit du cours d'eau permet de comparer des cours d'eau différents, ou deux sections différentes d'un même cours d'eau, par le nombre d'organismes dérivants/heure/section, exprimé par la densité (*d*) de la dérive, multipliée par le débit (D) du cours d'eau en m³/h, c'est ce qu'on pourrait appeler la *dérive totale* (I_T) exprimée ainsi :

$$I_T = d \times D$$

C'est une formule voisine de l'évaluation idéale préconisée par WATERS (1962 b, 1969 a) et BAILEY (1966) qui donnaient le taux de dérive quotidien par unité de débit.

Il est enfin intéressant de connaître l'importance de la dérive vis-à-vis de la densité de la faune benthique qui constitue la source d'approvisionnement du phénomène. Cette importance est donnée par le rapport entre la dérive totale I_T et la densité sur le fond (N) en nombre d'organismes par m². Cela correspond au nombre de m² de fond dont la faune est *théoriquement* totalement renouvelée en une heure dans le cours d'eau considéré. On pourrait appeler cette valeur l'*intensité de renouvellement* (I_R) en m² de benthos/heure.

$$I_R = \frac{I_T}{N}$$

La connaissance de la profondeur moyenne (H) permet d'obtenir une autre expression de la proportion des organismes soustraits momentanément au benthos par la dérive. On l'évalue en faisant le rapport du nombre d'organismes dérivant, donc en suspension, à un instant donné dans une colonne d'eau de *I m² de base*, soit *d* × H, sur la densité réelle du benthos, soit N (= densité mesurée du benthos) — *dH* (ELLIOTT, 1967 a). On pourrait appeler cette valeur (P) *taux de renouvellement* (ou *dérive instantanée*). Elle s'exprime ainsi, en pourcentage :

$$P = \frac{dH}{N - dH}$$

Cependant, dans la plupart des cas le nombre d'organismes en suspension (*dH*) au-dessus de 1 m² est négligeable par rapport à la densité sur le fond (N) (rapport de 1 à plusieurs milliers) et on pourrait utiliser la formule simplifiée :

$$P \text{ p. } 100 = \frac{dH}{N}$$

Il va sans dire que ces évaluations n'ont de sens que si les mesures d'intensité de dérive ont été répétées en suffisamment de points pour permettre une extrapolation à l'échelle du cours d'eau entier, compte tenu des variations que nous examinerons plus loin.

Le tableau 1 résume les différentes évaluations de la dérive, toutes centrées sur une seule mesure : la densité de la dérive.

Signalons enfin qu'ELLIOTT (1970 b) donne les premiers quelques éléments pour l'étude statistique de la dérive.

TABLEAU I

Évaluations quantitatives de la dérive

δ débit filtré par le filet (m^3/h)
 s section du filet (m^2)
 n nombre d'organismes dérivant
 N densité du peuplement benthique en nombre d'organismes/ m^2
 D débit moyen du cours d'eau en m^3/h
 H profondeur moyenne du cours d'eau en mètres

Appellation	Désignation	Calcul	Expression
Densité de dérive Taux de dérive	d t	$d \times \delta$	n/m^3 n/h
Intensité de dérive	I	$\frac{t}{s} = \frac{d \times \delta}{s}$	$n/h/m^2$ de section
Dérive totale	I_T	$d \times D$	$n/h/section$
Intensité de renouvellement	I_R	$\frac{I_T}{N} = \frac{d \times D}{N}$	m^2 de benthos/h
Taux de renouvellement (= dérive instantanée)	P	$\frac{dH}{N}$	p. 100

III. — MATÉRIEL DÉRIVANT

3. I. — Origine du matériel dérivant

Les eaux courantes transportent en suspension du matériel inerte ou vivant.

3. II. *Matériel inerte.*

Parmi le matériel inerte, il faut compter toutes les particules de matières minérales provenant des rives ou du fond des cours d'eau et affluents. WENINGER (1968) a particulièrement étudié cet aspect de la dérive dans 3 cours d'eau d'Autriche à substrats géologiques différents. Les éléments inorganiques sont constitués de sables et de limons, dont la granulométrie est conditionnée par le substrat géologique et la vitesse du courant ; les particules transportables sont de plus en plus grandes et lourdes à mesure que la vitesse du courant augmente (d'après NIELSEN (1950), à 300 cm/s un caillou de 18 cm peut être emporté).

Les éléments inertes organiques sont plus variés. Il s'agit surtout de débris végétaux d'origine terrestre (feuilles mortes, brindilles et morceaux de bois) et de cadavres animaux et détritiques divers tombant des rives. A ce matériel d'origine exogène s'ajoutent les débris des végétaux aquatiques, les cadavres et exuvies d'organismes aquatiques. Les débris végétaux dérivants peuvent servir

de support à des organismes qui leur sont attachés, bien qu'ANDERSON (1967) ne trouve pas de corrélation entre la dérive d'une larve de Trichoptère Limnephilide vivant normalement sur les tiges et les feuilles de Renoncule et la quantité de débris végétaux dérivant.

DENDY (1944) et WENINGER (1968) signalent les nombreuses *exuvies* transportées par la dérive ; ce dernier en donne une méthode de recensement : à l'aide d'un papier buvard passé à la surface de l'eau du bac de triage, les *exuvies* sont ramassées, puis séchées et dénombrées. ULFSTRAND (1968) montre que les *exuvies* sont plus abondantes près du fond et donnent ainsi une idée de la façon dont dérive le matériel mort de densité voisine de l'unité. La dérive des *exuvies* d'une larve de Plécoptère, *Diura nanseni* KMP. donne à TOBIAS et THOMAS (1967) un indice du rythme nyctéméral de la mue ou de la métamorphose. Il en est de même pour les *exuvies* de larves de Simulies dans le dispositif expérimental de KÜRECK (1969), où le nombre d'*exuvies* en dérive augmente après un réchauffement (et un maximum d'éclairement) journalier.

3. 12. *Matériel vivant.*

C'est bien entendu la dérive des organismes vivants (dérive organique des auteurs) qui a le plus retenu l'attention. Une distinction essentielle est à faire entre les organismes d'origine exogène (dérive d'origine terrestre) et ceux d'origine aquatique, le plus souvent benthique.

3. 121. *Organismes d'origine exogène.*

Les animaux terrestres sont pour la plus grande part tombés à l'eau par accident (par exemple à cause du vent dans les branches d'arbres surplombant le cours d'eau). Mais, localement, les insectes constituant des essaims au-dessus de l'eau, ou volant habituellement près de l'eau, peuvent constituer temporairement une part importante de la dérive. C'est le cas du Diptère *Bibio clavipes* (TOBIAS et THOMAS, 1967) et d'Empidides que nous avons personnellement capturés en grand nombre, plus de 5 000 en 4 h 1/2 dans un filet (voir aussi TREHEN, 1969), et de fourmis *Camponotus* (THOMAS, 1970 a). Le filet à dérive devient une technique d'analyse de la biologie de ces espèces (sex ratio, rythme, comportement reproducteur, essaimage, etc.).

La dérive d'organismes terrestres constitue souvent, notamment en été, une partie importante de la dérive totale : 95 p. 100 d'avril à août, dans la rivière Duddon en Angleterre (ELLIOTT et MINS-HALL, 1968). Habituellement la proportion est plus faible 8 p. 100 dans la dérive de surface (HUNT, 1965), 23 p. 100 en poids sec dans une rivière de Devon et 76 p. 100 dans ses affluents (BAILEY, 1966). Ceci montre une influence de la largeur du cours d'eau : plus ce dernier est de petite taille, plus il reçoit d'apports exogènes. Le maximum est en mai-juin. Cela dépend également de la nature des rives (cours d'eau en prairies, en forêts à feuilles caduques ou conifères). On peut signaler aussi les radeaux végétaux arrachés par les crues et transportant quelquefois de grandes quantités d'insectes terrestres.

3. 122. *Organismes d'origine aquatique.*

3. 1221. *Dérive de surface.*

Parmi les animaux dérivants d'origine aquatique, les subimagos et imagos aériens d'insectes constituent une catégorie d'organismes qui sont en train d'abandonner le milieu aquatique pour rejoindre le milieu terrestre. L'utilisation de filets relevés périodiquement permet de déterminer le rythme et la durée de l'émergence, de la période de vol et de la ponte, très variable selon les espèces et les régions (ELLIOTT, 1967 a, b, 1968 a ; TOBIAS et THOMAS, 1967 ; WATERS, 1968 ; KÜRECK, 1969 ; THOMAS, 1970 a). Une évaluation quantitative de ces captures est plus délicate, car on ne connaît pas en général la distance de dérive de ces insectes avant leur capture dans le filet, ce qui empêche d'attribuer les récoltes à une surface donnée du fond. Les stades ailés à l'émergence représentent jusqu'à 19 p. 100 de la dérive (2,5 p. 100 dans les affluents ; BAILEY, 1966) en mars-avril. Les Diptères y sont souvent bien représentés (BISHOP et HYNES, 1969 a).

3. 1222. *Dérive de pleine eau.*

WENINGER (1968) considère un « microdrift » constitué de microorganismes et d'animaux de très petite taille (Ciliés, Rotifères, Gastrotriches, etc.).

La partie la plus étudiée de la dérive d'organismes d'origine aquatique se déplaçant en pleine eau est constituée de larves aquatiques d'insectes à tous les stades ainsi que de tous les autres invertébrés aquatiques, de quelques vertébrés et de végétaux comme les Diatomées. Tous les groupes et certainement toutes les espèces d'un cours d'eau sont concernés peu ou prou par la dérive. Ce déplacement vers l'aval est si général qu'il a motivé un grand nombre d'études pour le phénomène lui-même.

3. 2. — *Importance de la dérive de pleine eau des organismes aquatiques dans les principaux groupes intéressés*

Examinons d'abord si tous les groupes sont présents dans la dérive avant d'étudier leur importance relative. Dans ce but il nous faudra considérer leur distribution quantitative dans la dérive et dans le benthos.

3. 21. *Groupes et espèces concernés (Annexe).*

Quatre groupes d'invertébrés forment la part la plus importante de la dérive : Éphéméroptères (en particulier les *Baetidae*), Plécoptères, Diptères (en particulier les larves de *Simulies*) et Crustacés Amphipodes (*Gammarus*). Les autres groupes sont représentés de façon variable selon les espèces.

Les proportions varient beaucoup suivant les cours d'eau et la saison considérée. Nous donnons à titre d'exemple les résultats obtenus dans 2 cours d'eau de la région lyonnaise à l'occasion de 6 relevés portant sur 24 h (fig. 1). L'Amby (A₁, A₂, A₃) est un cours d'eau calcaire (altitude du prélè-

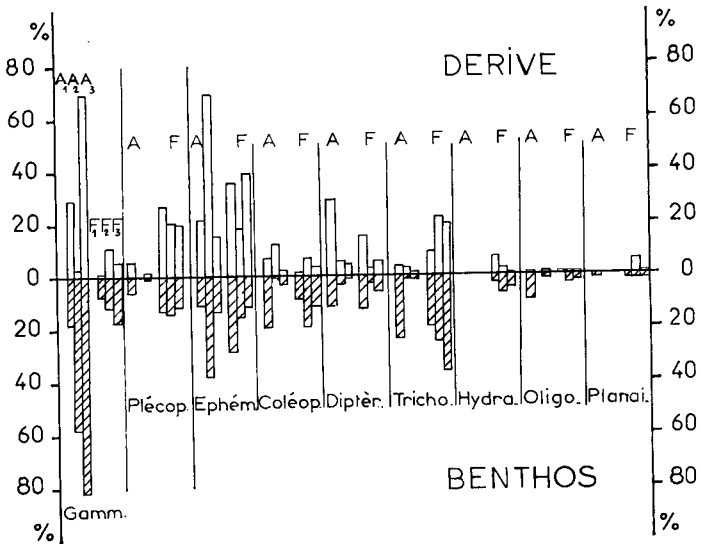


FIG. 1. — *Importance des groupes aquatiques dans le benthos et dans la dérive, en pourcentage du nombre total d'individus récoltés dans le benthos ou dans 24 h de dérive (Filets à maille de 0,5 mm)*

Récoltes dans l'Amby (A) à Optevoz (Isère) et dans le Furan (F) à Tarentaise (Loire).

Les groupes ne figurant pas sur ce graphique sont représentés par moins de 0,5 p. 100 dans le benthos et dans la dérive.

Amby	{	A 1	7-8/3/68	Furan	{	F 1	6-7/11/69
		A 2	28-29/11/68			F 2	14-15/5/70
		A 3	7-8/5/69			F 3	29-30/10/70

vement : 320 m) de l'île Crémieu (Isère) et le Furan (F₁, F₂, F₃) cours d'eau forestier (altitude du prélèvement : 900 m) du massif cristallin du Pilat dans la Loire. Les proportions trouvées représentent bien, dans leur variabilité, celles données par les auteurs.

D'après les auteurs, les *Éphéméroptères* sont représentés en grand nombre principalement par les larves nageuses des *Baetidae* (Annexe) qui constituent souvent la part la plus importante de la dérive. Puis viennent toutes les espèces rhéophiles, en particulier celles de la famille des *Heptageniidae*.

Toutes les familles de *Plécoptères* sont toujours bien représentées (parfois jusqu'à 84 p. 100 de la dérive dans ELLIOTT et MINSHALL, 1968) en particulier les *Nemouridae*.

La dérive des *Crustacés* est essentiellement composée de *Gammares*, et varie suivant le moment du cycle et la nature du cours d'eau (LEHMANN, 1967). Mais comme ces animaux sont souvent très abondants dans le benthos, ils constituent la plupart du temps une part importante de la dérive.

Les *Diptères* sont avant tout représentés par les larves de *Simulies*. Les Chironomides sont parfois très abondants : 47 p. 100 de la dérive (BISHOP et HYNES, 1969 a) dans un cours d'eau canadien, ainsi que les larves de Dixidés, du fait de leur mode de vie à tendance madicole.

Les quatre groupes précédents dominent largement, en nombre et en biomasse, dans les captures de faune dérivante.

Les *Coléoptères* aquatiques sont souvent assez abondants, notamment les *Dryopidae*, larves et imagos (BAILEY, 1966 ; BISHOP et HYNES, 1969 a). Leur rythme nyctéméral n'a été étudié que par BRUSVEN (1970).

Les *Trichoptères* ne peuvent être considérés de façon globale. En effet, les espèces à fourreau minéral lourd ne dérivent pratiquement pas, sauf dans les tout premiers stades. Par contre, les larves tisseuses de filets (*Hydropsychidae*) ou libres (*Rhyacophilidae*) sont souvent abondantes et représentent à elles seules la presque totalité du groupe, par exemple dans le Furan (fig. 1). Le groupe est encore peu étudié, d'autant plus qu'il faut pratiquement le considérer au niveau de l'espèce.

Les *Hydracariens* sont souvent négligés ou sous-estimés lorsque le vide de maille des filets est trop grand. Ils sont encore relativement peu étudiés sous le rapport de la dérive.

Les *Poissons*, les jeunes surtout, ont été signalés dans les filets de dérive. Dans le cas de *Salmo trutta* les jeunes alevins de l'année sont capturés peu après la sortie des gravières en avril, mai, juin en Angleterre (ELLIOTT, 1966) ou en mars-avril dans le Pays Basque (CUINAT, communication personnelle).

Les *algues unicellulaires* ont été étudiées dans le groupe des Diatomées (MÜLLER-HAECKEL, 1966).

Les autres groupes sont tous plus ou moins représentés dans la dérive, y compris les Mollusques fixés comme les Ancytes. Mais en général leur petit nombre ne permet pas de tirer de conclusions.

En fait, la plus grande partie des résultats expérimentaux utilisés pour l'explication du fonctionnement de la dérive ont été obtenus sur les *Gammares* et les *Baetidés*, et à un moindre degré sur les *Plécoptères* et les *Simulies*.

L'annexe donne les principales espèces ou groupes pour lesquels les auteurs fournissent des résultats relativement détaillés.

3. 22. Importance et modalités générales du phénomène.

Les quantités d'organismes dérivants sont très difficiles à comparer lorsque les auteurs n'en ont pas donné la même représentation standard : nombre d'individus ou poids par m³ d'eau filtrée par des filets ou tamis. Le rendement de ces derniers dépend en effet beaucoup de la position du dispositif, du débit de l'eau et du vide de maille utilisé. De plus ne sont comparables que les études portant au moins sur 24 h, du fait du rythme nyctéméral du phénomène. Seule la dérive de pleine eau est étudiée ici.

3. 221. *Importance quantitative.*

Pour *Gammarus fossarum*, LEHMANN (1967) enregistre une dérive moyenne de 1,28 (hiver) à 6,46 individus par m³ et arrive au total annuel de 625 000 individus dérivant au travers d'une section de ruisseau débitant 30-50 l/sec. MÜLLER (1966 b) étudiant de façon continue le même cours d'eau avec un débit comparable (le Breitenbach en Allemagne) avait capturé 300 000 organismes en 7 mois, dont 176 000 Gammarenses. Dans une rivière (débit 11 m³/s) PEARSON et FRANKLIN (1968) évaluent la dérive totale sur une section (en août) à 170 millions de larves de Baetidés et 10,9 millions de larves de Simulies par jour, soit respectivement 63,2 et 5,4 kg/jour, ou 188 larves de Baetidés et 12 larves de Simulies par m³. Mais il s'agit d'un maximum, une journée donnée, extrapolée à partir des résultats d'un seul filet. Dans un torrent de débit 0,34 m³/s, la dérive totale d'un Trichoptère Limnephilide serait de 20 000 à 160 000 individus par jour, soit 0,7 à 5,5 individus/m³, suivant le mois considéré (WATERS, 1968). En fait on trouve plus communément des valeurs de 0,1 à 1 organisme/m³ (BESCH, 1966, ELLIOTT, 1967 a). En Laponie, ULFSTRAND (1968) trouve de 1,90 à 4,93 animaux/m³, soit 2,5 à 8,3 millions par 24 h sur une section de 20 m de large.

3. 222. *Zonations de la dérive.*

3. 2221. *Zonation verticale et transversale.*

Ces évaluations de la dérive totale sur une section, très intéressantes à obtenir pour permettre les comparaisons avec le benthos, doivent tenir compte des *stratifications verticales et horizontales* de la dérive. En effet, la densité d'organismes aquatiques dérivants augmente en général lorsqu'on s'approche du fond (par exemple de 9 à 13 individus/m³, BESCH, 1966), bien qu'un rythme de migrations verticales puisse s'observer dans les fleuves : les animaux, montant près de la surface pendant la nuit, s'y trouvent ainsi plus nombreux que près du fond (KLJUTCHAREVA, 1963).

Comme le benthos est souvent différent près des rives (profondeur et courant plus faibles, vase) un gradient qualitatif et quantitatif de la dérive peut s'établir transversalement. ANDERSON (1967) montre ces différences dans le benthos pour un Trichoptère Limnephilide chez qui le pourcentage de larves inférieures à 3 mm par rapport à celles supérieures à 3 mm diminue du bord (96 p. 100) à 6 m des rives (42 p. 100), ce qui traduit une migration depuis les zones ripariales d'éclouaison jusqu'au centre du lit. La dérive qui, elle, se fait longitudinalement, ne traduit pas toujours ces variations (BESCH, 1966) mais de toute façon change en intensité. WATERS (1962 a) a établi des profils transversaux de la dérive très significatifs.

Il est donc prudent de considérer ces variations lors d'évaluations de la dérive totale sur une section.

3. 2222. *Zonation longitudinale.*

Des *variations longitudinales* peuvent intervenir, consécutives à des changements écologiques dans les caractéristiques du cours d'eau. Les zones calmes (« pools ») jouent le rôle de pièges et bassins de captures pour la dérive (NEEDHAM, 1930; BEAUCHAMP, 1932; DENDY, 1944; ELLIOTT 1967 a). Les filets à dérive peuvent d'ailleurs être utilisés pour tester le profil écologique longitudinal de la rivière, à condition d'opérer *au même moment* tout le long du cours, par exemple pour repérer des zones de pollutions (BESCH, 1966). Par contre, une étude des variations de la dérive dans le temps (journée ou année) doit être basée sur des relevés effectués strictement au même endroit.

3. 223. *Distance parcourue par la faune dérivante.*

L'importance écologique de la dérive sera conditionnée par la *distance* sur laquelle les organismes vont être emportés. Déjà DENDY (1944) avait observé dans un lac le transport d'organismes d'un torrent affluent jusqu'à 70 m de l'embouchure. On tente d'avoir une idée de cette distance par une méthode directe, le marquage, et une indirecte, par barrage du cours d'eau. LEHMANN (1967) utilisa les 2 techniques et conclut à des déplacements d'environ 2,5 m/jour pour *Gammarus fossarum*, mais il n'obtint ainsi qu'une résultante entre les mouvements vers l'amont et vers l'aval. *Gammarus zaddachi* dérive de 5 à 50 m en une nuit (50 p. 100 de recaptures) (DENNERT *et al.*,

1969). Si l'on barre complètement le cours d'eau à l'aide de filets, on arrête totalement la dérive. La distance aval à laquelle le taux de dérive est redevenu normal donne alors la distance maximale de provenance des animaux, tout au moins dans les quelques jours suivant l'établissement du barrage. Cette distance varie de 10-23 m (ELLIOTT, 1967 *a* ; Mc LAY, 1970) à 38 m (WATERS, 1965). Il semble donc que les organismes ne demeurent pas longtemps en pleine eau, la dérive étant un processus saltatoire. Malheureusement l'approche décrite plus haut ne permet pas encore de connaître avec précision les distances sur lesquelles sont emportés les animaux aquatiques au cours de leur vie. La connaissance de ces déplacements serait pourtant précieuse dans l'étude de l'incidence de la dérive sur la productivité et le déroulement des cycles biologiques dans les cours d'eau.

3. 224. Relation dérive-benthos.

Beaucoup d'auteurs ont cherché s'il existait une *relation quantitative entre la dérive et le benthos*, pour savoir si le taux de dérive pouvait être un indice de la biomasse benthique (= standing crop). Une première difficulté vient de la représentativité plus ou moins bonne des échantillons quantitatifs de benthos servant à la comparaison ; ces derniers ne donnent pas, sauf en milieu très homogène, une image fidèle et proportionnée de la variété des microbiotopes du fond. On a tendance à effectuer les prélèvements surtout sur les fonds de cailloux, plus faciles à recenser (MACAN, 1958 ; CUMMINS, 1962). Ainsi ELLIOTT (1967 *b*) montre que *Nemoura cambrica* et *Leptophlebia vespertina*, vivant sur la vase des rives, et *Brachyptera risi*, vivant dans les mousses, sont rares dans le benthos récolté, parce que mal échantillonnés, alors qu'ils sont communs dans la dérive. En fait, le filet à dérive capture des organismes susceptibles de provenir de milieux plus variés.

Quand on a ainsi évalué la densité des organismes benthiques au m² (jusqu'à 100 000 individus par m² dans les cours d'eau très riches) la proportion P des animaux benthiques qui dérivent à un instant donné (c'est notre dérive instantanée, § 2. 2., t. abl. 1) paraît très faible. A partir de récoltes effectuées sur le terrain ELLIOTT (1967 *b*) obtient un taux très bas : 0,004 à 0,036 p. 1 000 (1967 *a*) ou 0,1 p. 1 000 (1967 *b*) ; ce taux est plus élevé lors d'expériences en laboratoire : 0,3 p. 1 000 (ELLIOTT, 1967 *a*). Cette proportion est toujours faible, elle permet de comparer les aptitudes à dériver chez les différentes espèces ; parmi celles-ci, *Baetis rhodani* (Ephéméroptères) semble la plus abondante dans la dérive (THIBAUT, 1970).

Au laboratoire, ELLIOTT (1967) enregistre la dérive d'une population composée de Plécoptères (6 espèces), *Baetis* sp., *Helmis*, *Rhyacophila* (2 espèces) et *Hydropsyche*. Dans ses conditions expérimentales 13 à 14 p. 100 de la population dérive en 3 heures. S'il ne remet pas en jeu les individus emportés, 30 p. 100 de la population a disparu ainsi du 1^{er} au 3^e jour, puis 20 p. 100 de 4^e au 5^e et enfin 5 p. 100 du 6^e au 7^e jour. KURECK (1969) considère que 0,05 à 0,1 p. 100 d'une population de Simulies dérive en un jour. Enfin ULFSTRAND (1968) considère que 0,01 à 0,35 p. 100 du peuplement résidant participe à la dérive.

Ces taux sont des ordres de grandeur et la plupart des auteurs concluent à l'absence de corrélation entre les densités de la dérive et du benthos (MÜLLER, 1966 *b* ; ELLIOTT, 1967 *a* ; BISHOP et HYNES, 1969 *a*) ; il y a une relation entre la faune benthique et la faune dérivante mais sans plus, car la dérive n'apparaîtrait qu'au-dessus d'un certain seuil de population benthique (DIMOND, 1967). Pour ce dernier, la dérive semble en effet concerner le surplus de population benthique en place car, dans plusieurs ruisseaux ayant subi un traitement aux insecticides, la dérive revient, à un taux normal plus lentement que le benthos (trois ans au lieu d'un an). Pour DIMOND il y a proportionnalité entre la dérive et le benthos mais au-dessus d'un seuil de capacité biologique spécifique de ce dernier, ce qui rejoint l'opinion de WATERS.

Le taux de dérive est un indice de composition qualitative, et non pas quantitative, de la faune d'un cours d'eau (ELLIOTT et MINSHALL, 1968). Son évaluation est aussi un bon complément d'information pour l'étude des cycles biologiques et de la croissance, donnée par la taille des individus dérivants, souvent semblable dans le benthos et la dérive (ANDERSON, 1967), ou plus grande à certaines époques dans la dérive (THOMAS, 1969).

IV. — FLUCTUATIONS OBSERVÉES DANS LA DÉRIVE

4. 1. — *Fluctuations normales et exceptionnelles*

WATERS (1965) fut le premier à exprimer la différence entre ce qu'il appelle une « dérive catastrophique » et le phénomène régulier habituel. Il observe (1962 *b*) un accroissement brusque de la dérive de plusieurs groupes à certains moments de la journée, qui correspondent strictement au piétinement d'enfants traversant le cours d'eau en amont des filets (dérive des larves de Simulies multipliée par 10) ou à des averses (dérive des larves de Diptère *Dixa* multipliée par 50). Il est évident que ce phénomène purement mécanique de dérangement des organismes qui se trouvent ainsi emportés accidentellement par le courant doit être distingué de la dérive régulière. Nous l'appellerons *dérive exceptionnelle*.

Plusieurs facteurs peuvent en être responsables. Le plus souvent il s'agit d'une crue, qui augmente considérablement le débit, donc la vitesse du courant, décape les fonds, retourne les pierres et par conséquent déloge un grand nombre d'organismes de leurs retraites. Ce processus a été observé depuis longtemps (NEEDHAM, 1928 *b*, 1929; BEAUCHAMP, 1932; MOFFET, 1936; SURBER, 1937; ALLEN, 1951; MÜLLER, 1954 *b*) et était plus ou moins considéré comme le principal ou le seul motif de la dérive. PEARSON et FRANKLIN (1968) insistent sur l'effet temporaire des crues. Mc LAY (1968) montre une grosse augmentation de la dérive (surtout de larves d'Ephéméroptères, d'*Hydropsyche* et de Parnidés) 2 jours après la crue, correspondant à un dépeuplement du benthos. ELLIOTT (1967 *a*) n'observe la dérive des Ancyles que pendant les crues. La pluie induit également une augmentation temporaire de la dérive, par l'intermédiaire de l'accroissement du débit ou de la turbidité (WATERS, 1962 *b*) avec augmentation de la taille moyenne des individus (de 50 p. 100 pour *Baetis*) (ANDERSON et LEHMKUHL, 1968). Mc LAY (1968) signale aussi une augmentation de dérive nocturne après une crue. L'enlèvement de la nourriture allochtone par les crues peut être plus nuisible aux populations benthiques que la mortalité directe causée par la dérive exceptionnelle (ANDERSON et LEHMKUHL, 1968). La dérive « extrême » des *Niphargus* dans certaines sources situées sous couvert forestier, sans augmentation du débit et sans corrélation nette avec les précipitations, n'est pas expliquée (KURECK, 1967). Les observations d'ANDERSON et LEHMKUHL (1968) montrent une assez bonne corrélation entre le débit et la dérive exceptionnelle ($\times 3$ à 7 par temps de pluie), si bien que le nombre d'organismes par m^3 demeure à peu près constant.

D'autres facteurs, comme la débâcle des glaces (MACIOLEK et NEEDHAM, 1952; BROWN, CLOTHIER et ALFORD, 1953; O'DONNELL et CHURCHILL, 1954), ou l'épandage d'insecticides (DDT) (HOFFMAN et SURBER, 1948; SCOTT, 1961; COUTANT, 1964; DIMOND, 1967) peuvent être responsables de dérives exceptionnelles.

Les dérives exceptionnelles ont donc en commun leur relative soudaineté et leur apériodisme. Elles ne sont évidemment pas toujours faciles à distinguer de la dérive normale, au moins lorsqu'elles sont de faible amplitude.

4. 2. — *Fluctuations nycthémerales*

4. 21. *Observations.*

On s'est vite aperçu que la quantité d'organismes aquatiques capturés variait considérablement suivant l'heure des prélèvements, bien que les filets soient disposés toujours strictement de la même façon au même endroit. Depuis la découverte de ce phénomène par TANAKA (1960), WATERS (1962 *b*) et MÜLLER (1963 *a*), de très nombreux travaux lui ont été consacrés, permettant de classer les animaux aquatiques en 2 catégories: les uns (les plus nombreux) ont leur maximum de dérive pendant la nuit, les autres, assez rares, pendant le jour (Annexe). Les groupes à dérive fran-

chement diurne sont essentiellement les Ostracodes, les Oligochètes, des Limnephilides (*Oligophlebodes sigma* et *Psychoglypha alaskensis*), un Brachycentridé (*Brachycentrus americanus*), des larves et imagos de Coléoptères Parnidés, certaines espèces de Chironomides et Simulies (larves). Les autres groupes sont franchement nocturnes. Il faut bien entendu considérer à part les imagos d'insectes emportés par la dérive aussitôt après leur émergence; le rythme de leur dérive dépend du rythme de leur émergence qui est en général diurne pour les Éphéméroptères, beaucoup de Plécoptères, les Simulies, les Chironomides et certains Trichoptères (TOBIAS, 1967; THOMAS, 1970 a), nocturne pour de nombreuses espèces de Trichoptères.

Le rythme nycthéral de la dérive des espèces à maximum nocturne peut souvent se ranger dans le cadre des deux types de rythme d'activité définis par MÜLLER (1966 b) d'après ASCHOFF (1957) (fig. 2). Le premier rythme est dit « bigeminus ». Il est caractérisé par un maximum important

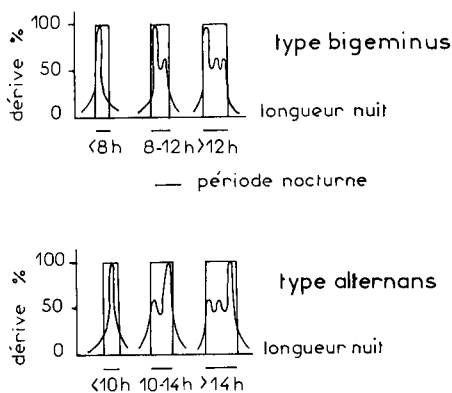


FIG. 2. — Deux types de rythme nycthéral de la dérive à maximums nocturnes (d'après MÜLLER, 1966 b)

en début de nuit. Si la longueur de la nuit le permet (voir aussi CHASTON, 1969 a), un 2^e puis un 3^e maximum plus faible sont discernables. ELLIOTT (1967 a) ne trouve que 2 maximums au cours d'une nuit expérimentale de 16 h avec des prélèvements effectués toutes les 3 heures. Rappelons que le nombre de pics d'activité peut dépendre de la durée des périodes d'échantillonnage (ELLIOTT, 1969 b). Le deuxième rythme (dit « alternans ») est inverse : le maximum principal est situé en fin de nuit, accompagné ou non de 1 ou 2 maximums secondaires en début et milieu de nuit. Les espèces diurnes peuvent aussi suivre ce schéma suivant que le maximum est en début ou fin de journée. Ces types de rythme ont été retrouvés dans un très grand nombre de cas, en particulier pour les espèces ou groupes ci-dessous (tabl. 2).

Il semble que le rythme « bigeminus » nocturne doive dominer, au moins à cause de l'abondance des espèces concernées, car la plupart des études sur la dérive totale montrent un maximum aussitôt après le coucher du soleil.

La dérive est souvent très importante la nuit par rapport au jour, surtout chez les Éphéméroptères et les Plécoptères; elle est par exemple multipliée par 80c chez *Baetis rhodani* et par 10 pour plusieurs espèces de Plécoptères (ELLIOTT et MINSHALL, 1968).

Parfois le rythme peut être masqué, soit que l'on considère un groupe composé de plusieurs espèces de rythmes différents, soit que des individus de même espèce mais de tailles différentes aient des rythmes différents. Ainsi les Trichoptères, qui ne montrent souvent qu'un rythme mal défini quand on considère le groupe entier, peuvent montrer des rythmes très nets à l'échelon de l'espèce (WATERS, 1962 b; ANDERSON, 1967; ELLIOTT, 1968 b); les larves de Brachycentrides *Amiocentropus aspilus* supérieures à 3 mm sont nocturnes tandis que les larves inférieures à 3 mm sont plutôt diurnes et le mélange de tous les membres de la population donne une dérive arythmique (ANDERSON, 1967). Il semble que les plus gros individus dérivent la nuit, comme le suggèrent ANDERSON

TABLEAU 2

Quelques exemples de types de rythmes nycthéméraux dans la dérive

	Type <i>Bigeminus</i>	Type <i>Alternans</i>
Nocturnes	Achètes <i>Herpobdella</i> <i>Glossiphonia</i> Amphipodes <i>Niphargus</i> <i>Gammarus</i> Éphéméroptères <i>Baetis rhodani</i> THIBAUT <i>Habroleptoides modesta</i>	Planaires <i>Polycelis cornuta</i> Éphéméroptères <i>Baetis rhodani</i> } MÜLLER (1) <i>B. vernus</i> } <i>B. vagans</i> WATERS Diptères <i>Eusimulium costatum</i>
Diurnes	Diatomées Trichoptères <i>Limnephilidae</i>	Hydracariens Ostracodes Trichoptères <i>Helicopsyche borealis</i> <i>Psychoglypha alaskensis</i>

(1) En fait MÜLLER (1966 b) ne sépare pas les larves des 2 espèces. Pour nous (M. T.), *B. rhodani* présente un rythme *bigeminus* typique de même que *B. gemellus* espèce voisine et toutes les autres espèces d'Éphéméroptères de son ruisseau.

et LEHMKUHL (1968) pour les Plécoptères, Diptères et Éphéméroptères : par exemple le poids sec moyen de *Paraleptophlebia* est de 40 mg le jour et 78 à 240 mg la nuit. Ceci est à rapprocher des résultats obtenus par ELLIOTT (1970 c) sur *Potamophylax cingulatus* (cf. § 422).

Dans les grandes rivières ou les fleuves, on a observé une « migration » de la dérive vers la surface pendant la nuit (KLJUTCHAREVA, 1963) mais ce point est fort peu étudié encore.

Il résulte de l'ensemble de ces observations que la dérive subit toujours un rythme nycthéméral et que toute évaluation devra porter sur un cycle de 24 heures.

4. 22. Liaison entre le rythme d'activité et la dérive.

Plusieurs études ont montré :

— que la plupart des animaux aquatiques déployaient un maximum d'activité la nuit (HARKER, 1953 b) ;

— que la recolonisation de plaques immergées était plus intense la nuit (MOON, 1940) ;

— que les larves de nombreux insectes (*Baetis*, *Nemoura*, *Leuctra*) se déplaçaient la nuit sur la face supérieure des pierres (HUBAULT, 1927).

Pour certains auteurs, cette activité était liée essentiellement à un rythme endogène (HARKER, 1953 b), pour d'autres elle pouvait être liée à la recherche de nourriture (MOON, 1940).

CHAPMAN et DEMORY (1963) ont montré que les larves de *Paraleptophlebia* se déplaçaient la nuit à la surface de pierres où elles se nourrissaient de Diatomées. ELLIOTT (1968 a) a observé cette migration au laboratoire et a pu le démontrer par analyse du contenu du tube digestif pour les larves de *Baetis rhodani*. Également au laboratoire, HUGHES (1970), étudiant la dérive et le déplacement vers l'amont de *Gammarus pulex*, a noté une diminution considérable de ces phénomènes lorsqu'il ajoutait de la nourriture.

ELLIOTT (1968 a) sépare, chez cinq espèces d'Éphéméroptères, l'activité locomotrice des larves (déjà étudiée par HARKER et mesurée par le nombre de mouvements en dix minutes) de leur migration à la surface des pierres. Ces larves (*B. rhodani*, *Ephemerella ignita*, *Rhithrogena semicolorata*, *Ecdyonurus venosus* et *Heptagenia lateralis*) montrèrent deux périodicités quotidiennes en eau courante, d'une part dans leur activité, d'autre part dans leur migration sur les pierres; ces deux types de mouvement sont nocturnes; le premier est contrôlé par une composante endogène, le second par une composante exogène (intensité lumineuse). Ces comportements locomoteurs sont fortement altérés quand le débit d'eau est arrêté; en effet ces larves présentent une thigmotaxie positive et une phototaxie négative en eau courante seulement et le rythme d'activité endogène de quatre espèces sur les cinq étudiées (*H. lateralis* est l'exception) change nettement quand le courant d'eau cesse.

Sur quatre espèces de Trichoptères étudiées par ELLIOTT (1970 a) trois montrent une activité nocturne (*Potamophylax cingulatus*, *Drusus annulatus* et *Odontocerum albicorne*) et une seule (*Anabolia nervosa*) diurne. Les deux périodicités apparaissent être contrôlées par une réponse directe à l'intensité lumineuse (facteur exogène) et, à la différence des Éphéméroptères étudiées précédemment, on peut noter ici l'absence d'une composante endogène. Ces larves se nourrissent pendant les périodes d'activité élevée. De plus, les larves d'*O. albicorne* ne se déplacent que la nuit si elles sont bien nourries, mais présentent une activité diurne relativement importante si elles ne le sont pas; chez cette espèce, le but de l'activité est bien la recherche de la nourriture.

Les travaux d'ELLIOTT montrent le parallélisme entre certaines activités des animaux et le phénomène de dérive, ce qui suggère d'ores et déjà que ces activités influent sur l'intensité de la dérive. D'ailleurs, les fluctuations nycthémerales observées dans la dérive ne sont pas sans rappeler les rythmes d'activité des organismes aquatiques. Ainsi beaucoup d'espèces qui ont une dérive nocturne importante vivent relativement inactives sous les pierres pendant le jour, et ne sont actives que la nuit, à la recherche de leur nourriture, que ce soit des carnivores en chasse ou des racleurs de substrat, sur la face supérieure des pierres là où le courant est le plus fort. On peut en déduire que cette situation favorise un balayage par le courant plus important pendant la nuit et serait la cause du rythme de la dérive.

Au cours de la dérive enregistrée expérimentalement au laboratoire, la présence d'un seul pic, 4 h après le début de l'obscurité, s'expliquerait, d'après BISHOP (1969), par une alimentation plus continue: dans la nature, le deuxième maximum viendrait d'une reprise d'activité après digestion partielle de la nourriture ingérée pendant le premier pic d'activité. Mais les quelques heures séparant les deux sont-elles suffisantes pour cela, notamment pour les carnivores? Le temps nécessaire dépend de la quantité de nourriture disponible et de la durée du transit alimentaire dans le tube digestif; des expériences seraient souhaitables pour vérifier ces hypothèses. On pourrait d'ailleurs penser également à une alternance de périodes d'activité et de fatigue (CHASTON, 1969 a).

A cet égard le filet à dérive constitue un véritable actographe de terrain.

Il convient de signaler enfin le cas des Diatomées (MÜLLER-HAECKEL, 1966) pour qui le maximum de dérive, en milieu de matinée, est en corrélation avec les activités d'assimilation et de division cellulaire, elles-mêmes liées à la lumière.

4. 23. Facteurs responsables du rythme nycthémeral.

On a cherché à savoir quel était le facteur synchronisateur de ce rythme (lumière ou température), à partir de quel seuil celui-ci pouvait jouer et enfin dans quelle mesure il s'agissait d'un rythme endogène.

4. 231. Lumière.

Étant donné que l'augmentation du nombre d'animaux dans la dérive quelle que soit la saison se produit quelques heures, parfois très rapidement (dans le cas *bigeminus*), après la tombée de la nuit, il est logique de penser que la lumière est le facteur déclenchant du phénomène. En fait, la lumière est le facteur le plus étudié et le plus actif. Les changements d'éclairement (nuages)

n'intervenant pas pendant la journée (HOLT et WATERS, 1967), une première indication peut être donnée sur le terrain par l'effet de la lune. Plusieurs auteurs ont trouvé un effet inhibiteur de la pleine lune (CASPER, 1951). Pour WATERS (1962 b), ANDERSON (1966) et BISHOP et HYNES (1969 b), celle-ci tend à supprimer le deuxième maximum de dérive chez *Gammarus pseudolimnaeus*. Mais ailleurs, ce second pic disparaît au contraire quand le ciel est couvert (ELLIOTT et MINSHALL, 1968). ANDERSON (1966) compare une nuit sombre et une nuit complète de pleine lune (en février, les autres conditions égales) et trouve une dérive d'Éphéméroptères, Plécoptères et Simuliés 3 fois moins forte en nombre dans le 2^e cas, et une proportion 2 fois moins forte de larves supérieures à 3 mm. Enfin BISHOP et HYNES (1969 a) confirment cet effet de l'éclairage lunaire. Mais ELLIOTT et MINSHALL (1968) considèrent que la lune n'a aucun effet sur l'intensité de la dérive, de même que CHASTON (1969 b).

De nombreux auteurs ont modifié expérimentalement, soit sur le terrain, soit au laboratoire, le photopériodisme et observé l'effet sur le rythme nyctéméral de la dérive. En obscurité complète, des larves de *Baetidae* (*Baetis rhodani* et *vernus*) conservent leur rythme normal pendant plusieurs jours (MÜLLER, 1965 b, 1966 b ; ELLIOTT, 1967 a) tandis que *Gammarus pulex* suit un seul jour le rythme auquel elle était préalablement adaptée, puis devient arythmique (MÜLLER, 1966 a). Dans le premier cas le rythme est dit endogène, dans le second il tend à être purement exogène. Mais dès qu'une photopériode quelconque (même 15 minutes) est établie, le taux de dérive la suit strictement. Des Gammarus en dérive sont même arrêtés par la lumière (HOLT et WATERS, 1967). En cas de nuit raccourcie la dérive tend à devenir plus forte par compensation, tandis que la lumière continue l'inhibe (ELLIOTT, 1967 a, b, 1968 a). Les expériences très précises d'ELLIOTT, (1968 a) sur *Baetis rhodani* montrent que le photopériodisme contrôle totalement le mouvement vertical des larves en direction de la surface des pierres (puisqu'en lumière ou obscurité continue le rythme de ces mouvements ne persiste pas). Il ne contrôle que partiellement le rythme d'activité des larves qui est, par contre, maintenu dans l'obscurité continue. Si cette observation est généralisable, elle démontre que la migration journalière sur les pierres, la plus étroitement liée au facteur lumière, est une des causes directes de la dérive.

Rappelons ici que la photopériode règle en grande partie le rythme d'émergence des imago d'insectes aquatiques et par conséquent leur dérive.

On a souvent rapproché cette activité nocturne de la phototaxie négative de nombreux organismes aquatiques, par exemple des larves d'Éphémères (HUGHES, 1966 ; ELLIOTT, 1967 a) notamment avant l'émergence ; c'est à notre avis le niveau de l'activité (photocinèse) qui varie avec l'éclairement plutôt qu'une orientation des déplacements par la lumière. En effet, beaucoup sont plutôt attirés par la lumière, à partir d'un certain seuil, tout en étant plus actifs dans l'obscurité (c'est le cas de Baetidés placés dans une cuvette éclairée d'un côté). La migration verticale, déplacement orienté, est donc à étudier séparément de l'influence de l'éclairement sur le niveau d'activité, comme l'a entrepris ELLIOTT (1968 a).

Le seuil d'éclairement au-dessous duquel la dérive commence à augmenter serait de 0,5 à 5 lux (ELLIOTT, 1967 b, 1970 a ; CHASTON, 1969 b) à la surface de l'eau, bien qu'il soit difficile de faire la relation avec ce que perçoivent les animaux sur le lit du cours d'eau (HOLT et WATERS, 1967). CHASTON (1969 b) a déterminé le seuil d'intensité lumineuse déclenchant la dérive dans les conditions naturelles (environ 1,6 lux) et au laboratoire (environ 7,2 lux). Il remarque également les changements saisonniers dans les seuils de l'intensité lumineuse (chute du seuil en hiver et élévation en été).

4. 232. Température.

L'action de la température est très difficile à séparer sur le terrain de celle de la photopériode, puisque les faibles variations de ce facteur en milieu lotique suivent un rythme voisin de celui de la lumière. Seul WATERS (1968) trouve une corrélation étroite entre la température de l'eau (passant de 6 à 9°C) et la dérive journalière d'un Trichoptère diurne, ainsi que PEARSON et FRANKLIN (1968) chez les Simulies. Par contre la dérive est identique à 5 et 15°C dans les expériences de BIS-

HOP (1969) en laboratoire. Ce facteur joue probablement davantage sur les variations saisonnières de la dérive (BISHOP et HYNES, 1969 *a*). Pour MÜLLER (1966 *b*) une température proche de 0°C inverse la dérive de *Baetidae* (nocturne en diurne) alors que pour ELLIOTT et MINSHALL (1968) ce phénomène ne se produit pas.

SCHWARZ (1970) remarque que la dérive de quelques espèces de Plécoptères est plus importante au printemps lorsque la température s'élève. WOJTAŁIK et WATERS (1970) ont montré expérimentalement l'action de la température sur la dérive de deux espèces d'invertébrés (*Gammarus pseudolimnaeus*, et *Baetis vagans*) en produisant différents régimes de température dans des rigoles expérimentales à l'intérieur d'un ruisseau naturel. L'élévation de la température n'agit pas sur le rythme de dérive mais elle affecte l'amplitude de la dérive à l'intérieur de la périodicité quotidienne. Toutefois, si *Baetis vagans* montre une augmentation du pic nocturne d'autant plus importante que la température est plus élevée, la dérive de *G. pseudolimnaeus* n'est pas affectée. Les variations thermiques ne jouent pas sur la dérive diurne. La dérive nocturne de *B. vagans* présente des pics successivement plus élevés au fur et à mesure que les différences de température sont plus grandes; ainsi elle est 4 fois plus élevée lors du pic maximal avec une différence de 8,3°C (2 500 individus/h), surtout en juillet et août.

4. 3. — *Fluctuations saisonnières et apériodiques*

4. 3.1. *Fluctuations saisonnières.*

La plupart des variations saisonnières de la dérive sont liées au cycle biologique des espèces. Lorsque les individus du benthos sont nombreux, donc de petite taille, ils sont en général bien représentés dans la dérive. L'intensité de la dérive nous permet de suivre cette évolution saisonnière.

MÜLLER (1970) trouve deux maximums périodiques annuels dans les nombres d'invertébrés présents dans la dérive :

- l'un peu avant le début de la période de vol,
- l'autre en automne ou au début de l'hiver, au moment de la période de croissance rapide des espèces.

Ainsi, THOMAS (1970 *c*) remarque que la dérive larvaire est maximale peu avant l'émergence des adultes chez trois espèces de Plécoptères, *Capnia atra*, *Siphonoperla burmeisteri* et *Amphine-mura standfussi*; pour PETERKA (1969) les périodes de dérive élevée correspondent à des périodes de prénymphe.

Un second cas est illustré par ELLIOTT (1967 *b* et 1968 *b*) et THOMAS (1970 *c*). La dérive des Trichoptères *Polycentropus flavomaculatus* et *Hydropsyche instabilis* passe de 5-20 habituellement à respectivement 141 et 62 individus par 4 000 m³ d'eau en mars. THOMAS observe ce maximum au moment de la croissance larvaire maximale, chez *Leuctra fusca*, *L. hippopus* et *Diura nanseni*; chez ces deux dernières espèces, les taux de dérive sont proportionnels à l'augmentation de longueur des larves.

Les fluctuations saisonnières de la dérive des larves de Simulies suivent celles de la dérive des Diatomées dont elles se nourrissent; de plus, le contenu du tube digestif des larves de Simulies varie dans la journée, parallèlement à la dérive des Diatomées (MÜLLER-HAECKEL et MÜLLER, 1970).

Les proportions des différentes espèces et l'âge des individus se modifiant, l'allure du rythme nycthéral peut varier au cours de l'année. Le maximum est par exemple en début de nuit de décembre à avril, en fin de nuit en juin (ELLIOTT et MINSHALL, 1968). La sex ratio des *Gammarus fossarum* varie en fonction du cycle vital, les ♀♀ ovigères dérivant peu (LEHMANN, 1967).

Signalons que *Polycelis cornuta* semble dériver davantage en hiver à 2°C (MÜLLER, 1966 *b*). Le facteur température, en agissant sur les cycles biologiques, va régler de ce fait les fluctuations saisonnières. Une augmentation brutale va notamment provoquer un envol massif de Simulies (KÚRECK, 1969).

McLay (1968) trouve une dérive plus faible en hiver en Nouvelle-Zélande, de même que Bailey (1966) dans une rivière du Devon (Grande-Bretagne).

4. 32. *Fluctuations apériodiques.*

Les fluctuations apériodiques concernent principalement les dérives exceptionnelles dues aux facteurs météorologiques, aux variations de débit, aux facteurs humains (McLay, 1968; Pearson et Franklin, 1968). Elles peuvent provoquer des dérives exceptionnelles (voir § 4. 1.).

La vitesse du courant, fonction du débit, semble très importante. En fait, à un moment donné c'est-à-dire en éliminant les variations d'intensité dues au déroulement du cycle biologique des espèces, la densité de dérive est constante par m^3 d'eau (Elliott, 1967 *ab*, 1968 *b*; Wenginger, 1968; Waters, 1969 *a*; Bishop et Hynes, 1969 *a*); cela signifie que l'intensité de la dérive sur une section sera en général fonction de la vitesse du courant (ou du débit). Toutefois, dans certains cas, si la vitesse diminue trop fortement, on assiste à une augmentation importante de la dérive diurne (entre 9 h et 12 h) qui devient inversement proportionnelle à la vitesse du courant. Minshall et Winger (1968) obtiennent ce résultat en détournant artificiellement une partie du cours d'eau de manière à réduire successivement la vitesse jusqu'à 44 puis 69 p. 100 de la vitesse initiale. Cette réduction semble augmenter l'activité des larves de *Baetis* et *Ephemerella*, alors que l'expérience est faite en période d'activité faible (le jour). « Souvent un individu prend appui sur une pierre ou une tige et nage vers le haut jusqu'à ce qu'il soit emporté par le courant. A ce moment, les mouvements de nage cessent et l'animal reste inactif pendant son ballottage par le courant. A d'autres moments les larves semblent « chevaucher » le courant en restant droites, avec des mouvements accidentels de nage, pendant toute la durée de l'observation. A maintes reprises, on observe des individus dérivants (...) sortir du courant et se poser sur quelques objets le long de la rive ou sur le fond. Invariablement, ils lâchent leur point d'appui au bout de quelques minutes et retournent dans le courant. » Ces observations directes de Minshall et Winger (1968) sont à rapprocher de celles de Madsen (1969) sur *Brachyptera risi*, dont les larves, plaquées contre le substrat quand elle sont exposées au courant, se dressent, se déplacent et montent vers la surface quand elles sont en eau calme. La cause de ces comportements pourrait être une diminution des facilités de respiration, qui provoquerait des mouvements, et par conséquent un balayage plus important par le courant. De même les expériences de Elliott (1968 *a*) sur le rythme d'activité de *Baetis rhodani* montrent une augmentation de l'activité locomotrice au-dessous de 5 cm/s et en eau calme (de 2,3-3,1 mouvements en 10 minutes pour 5-17 cm/s à 7,2-7,9 mouvements en eau calme). Enfin Thomas (1969) met en évidence une dérive importante d'*Asellus* alors que le courant ne dépasse jamais 5 cm/s.

Les mouvements rhéotaxiques sont différents en période d'éclairement et d'obscurité (Küreck, 1967). *Niphargus aquilex schellenbergi* est en effet rhéotaxique positif quand il est exposé à 100 lux et il se déplace en tous sens à l'obscurité. La remontée vers la source doit donc s'effectuer pendant le jour, alors que la dérive a lieu surtout pendant la nuit.

De toutes ces observations, il ressort que le courant, « moteur » responsable de la dérive, agit de façon purement mécanique à des vitesses moyennes et grandes (la dérive lui est proportionnelle) mais ses effets sur le comportement locomoteur deviennent prépondérants lorsque la vitesse devient très faible.

V. — DÉRIVE ET PRODUCTIVITÉ. ESSAI DE BILAN

5. 1. — Rôles de la dérive

5. 11. *Repeuplement.*

Le rôle le plus évident de la dérive ordinaire est le *repeuplement* des zones dénudées ou appauvries, notamment par les crues, ou simplement de l'aval à partir de la faune d'amont (Bailey, 1966; Lehmann, 1967). Ce fait participe à la dispersion naturelle des espèces, notamment pour

les larvules après l'éclosion (ANDERSON et LEHMKUHL, 1968). La recolonisation de plaques posées dans le lit d'un ruisseau (MOON, 1940) ou d'un lit de ruisseau entièrement curé au bulldozer (MÜLLER, 1966 *b*) s'effectue très rapidement à partir de la dérive. La densité sur le fond est même souvent supérieure à ce qu'elle était avant l'expérience (KENNEDY, 1955 ; MÜLLER, 1954 *a*). Ainsi après 11 jours, la biomasse sur le fond du Breitenbach était de 10,1 g/m², contre 4,1 g/m² avant le curage (MÜLLER, 1966 *b*). De même la recolonisation par les larves de *Baetis*, très mobiles, est de 300 p. 100 au bout de 24 h contre 90 p. 100 pour *Gammarus* : les larves de *Baetis* occupent d'abord les espaces laissés libres par *Gammarus*, l'équilibre entre les deux espèces s'établissant ensuite peu à peu. Paradoxalement une dérive recolonise plus efficacement si elle est faible ; deux semaines suffisent pour un retour à la normale (WATERS, 1964).

5. 12. *Source de nourriture.*

La dérive joue un rôle important en tant que source de nourriture pour les prédateurs aquatiques, tout particulièrement les Poissons Salmonidés. Elle a même d'abord été étudiée sous cet angle (NEEDHAM, 1928 *b* et 1929 ; SURBER, 1937 ; LEONARD, 1942 et IDE, 1942). En fait le terme dérive n'avait certainement pas le même sens que maintenant car l'importance de la dérive comportementale et ses variations quotidiennes et saisonnières étaient inconnues.

5. 121. *Plancton.*

Un cas particulier est représenté par le plancton lacustre transporté par les émissaires et utilisé par les Salmonidés (KRIEGSMANN, 1952 ; GEISLER, 1953 et NILSSON, 1957) et les animaux filtreurs comme les larves des Simulies ou les larves de Trichoptères tisseuses de filets, *Hydropsychidae* et *Polycentropodidae* (KNOPP, 1952 ; MÜLLER, 1954 *a*, 1955 et 1956 ; ILLIES, 1956 et BAILEY, 1966).

5. 122. *Dérive de surface.*

L'utilisation de la dérive de surface par les Salmonidés est connue depuis longtemps car elle est facile à mettre en évidence lors de l'analyse de leurs contenus stomacaux, puisqu'elle est constituée d'Arthropodes terrestres et d'Insectes émergents (NILSSON, 1957 ; HUNT, 1965 ; BAILEY, 1966 et CHASTON, 1968 *b* et 1969 *c*). Cette dérive présente des fluctuations saisonnières et quotidiennes importantes (HUNT, 1965 ; TUSA, 1969) liées pour une bonne part à l'environnement immédiat du cours d'eau. Ainsi dans Brule River (Wisconsin) les Éphéméroptères et Diptères émergents dérivent en grand nombre en été, et ils dominent dans les contenus stomacaux de truites, où ils constituent jusqu'à 98 p. 100 de la nourriture en août (HUNT, 1965). Dans Loucka Creek en Tchécoslovaquie, TUSA (1969) trouve un grand nombre d'insectes aériens d'origine aquatique et terrestre dans les estomacs de truites, et pratiquement pas dans la dérive ; il suppose que cette différence est due à la distribution transversale inégale des organismes : les insectes sont plus nombreux près des rives qu'au milieu du cours d'eau où étaient installés les filets à dérive (voir § 3. 2221.). Récemment JENKINS (1969) a montré que la truite (*Salmo trutta* et *Salmo gairdneri*) peut se nourrir la nuit aux dépens de la faune dérivante de surface, au moins l'été.

5. 123. *Dérive de pleine eau.*

L'utilisation à des fins alimentaires de la faune en dérive comportementale, à maximum le plus souvent nocturne, est plus controversée. BAILEY (1966) constate que l'abondance relative des groupes communs dans le benthos, la dérive et le tube digestif des Salmonidés est à peu près semblable. Pour CHASTON (1968 *b* et 1969 *c*) la dérive d'invertébrés aquatiques n'est pas exploitée comme source de nourriture par la truite mais cet auteur a travaillé en fait sur de petits échantillons de poissons d'âge 2 + ou supérieur. ELLIOTT (1967 *c* et 1970 *a*), travaillant dans le même cours d'eau, le Walla brook au sud-ouest de l'Angleterre, n'est pas d'accord avec les conclusions de CHASTON. Pour lui, les échantillons de poissons (plus nombreux) pris la nuit indiquent que la truite (âge 0 +, 1 +, 2 + et plus âgés) se nourrit dans les premières heures de la nuit pendant les mois d'été.

Il conclut que, la disponibilité des organismes benthiques s'accroissant la nuit, la truite utilise cette nourriture aisément disponible, soit à partir de la dérive, soit à partir du sommet des pierres. Il montre (1970 *a*) qu'une bonne corrélation existe entre les variations quotidiennes des invertébrés benthiques dans l'alimentation et dans la dérive. WATERS (1969 *a*) fait le bilan de la signification de la dérive pour les poissons : nourriture plus abondante et disponible, transportée sur le lieu de consommation, plus visible. Inversement une dérive élevée peut signifier une faible prédation par les poissons et une prédation importante pourrait faire sous-estimer le nombre de larves de grande taille dans la dérive, comme le suggèrent BISHOP et HYNES (1969 *a*). Ces derniers auteurs évaluent la perte de benthos due aux poissons dans une rivière canadienne à 6-8 fois la biomasse de ceux-ci (c'est le coefficient de maintenance — croissance = poids annuel de nourriture/biomasse), soit $3,82 \text{ g/m}^2 \times 6 \text{ à } 8 = 25 \text{ à } 30 \text{ g/m}^2/\text{an}$. L'apport par dérive, évalué en cet endroit à $70 \text{ g/m}^2/\text{an}$, pourvoit donc largement au remplacement du benthos mangé par les poissons (recolonisation). Ces auteurs semblent donc considérer la dérive des organismes aquatiques de grande taille comme une source de nourriture efficace, même en l'absence de la composante terrestre. Inversement, la dérive exceptionnelle, en emportant les débris allochtones, peut réduire ou supprimer temporairement les sources de nourriture (ANDERSON et LEHMKUHL, 1968). Ainsi la plupart des résultats récents concordent et montrent qu'il est plausible d'envisager une alimentation de la truite (des Salmonidés en général) aux dépens des invertébrés de la dérive comportementale, donc en période nocturne. Mais c'est tout le problème de l'alimentation des poissons qui se pose là, problème plus complexe qu'on ne l'a imaginé au premier abord. Pour le résoudre il ne suffit pas en effet d'inventorier les proies des contenus stomacaux mais il faut comparer ces proies à la faune benthique et dérivante, tenir compte des possibilités sensorielles du poisson et en particulier de son acuité visuelle, de ses rythmes d'activité ainsi que de la durée du transit dans le tube digestif.

JENKINS, FELDMETH et ELLIOTT (1970) ont montré expérimentalement que la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*) se nourrit la nuit aux dépens des invertébrés benthiques dérivants. De plus, KWAIN et MAC CRIMMON (1969) ont mis en évidence chez ce poisson une augmentation de l'acuité visuelle avec l'âge. Jusqu'à l'âge de 7 mois la truite ne fait pas de choix entre des emplacements d'ombre et de lumière ; ensuite elle choisit toujours les zones sombres. A 10 mois son seuil de lumière minimum varie de 0,01 à 0,005 lux et à 24 mois de 0,005 à 0,001 lux.

La truite présente un maximum annuel d'activité en juin près du cercle polaire (MÜLLER, 1969) ; pour SWIFT (1962 et 1964) en Grande-Bretagne elle présente un premier maximum d'activité en mai et juin, suivi quelquefois d'un second pic plus faible, en août ou pendant l'automne, qu'elle se nourrisse naturellement ou se nourrisse artificiellement. Pour cet auteur, l'activité est maximale le jour alors que pour CHASTON (1968 *c*) le maximum a lieu la nuit. Toutefois CHASTON (1969 *c*) remarque en été la présence d'un second pic, en période diurne, plus faible que le pic nocturne. MÜLLER (1969) montre la présence de changements de phases d'activité chez la truite près du cercle polaire, avec activité nocturne 6 mois par an et activité diurne 4 mois par an (été). Pour lui, ces changements d'activité ne sont pas liés au domaine subpolaire et se produisent à différentes latitudes géographiques.

5. 2. — Bilan des déplacements longitudinaux

L'importance de la dérive normale (§ 3. 22.) suggère de prime abord un dépeuplement possible des zones aval vers lesquelles sont emportés chaque jour des milliers d'organismes. Or, l'observation montre qu'il n'en est rien. LEHMANN (1967) considère même que la dérive n'est qu'une composante horizontale de mouvements locaux. WATERS (1965) montre cependant un dépeuplement sur 60 m. Deux facteurs de compensation peuvent intervenir : une *production de benthos suffisante* pour remplacer les pertes par dérive et (ou) des *déplacements compensateurs des organismes eux-mêmes vers l'amont*. Ces deux possibilités sont difficiles à étudier et mesurer ; elles commencent seulement à être approfondies.

5. 21. *Dérive et production benthique.*

L'idée que seule une production intense pouvait alimenter la dérive a d'abord conduit WATERS (1961) à tenter de faire du taux de la dérive un indice de productivité. En effet, au cours de l'étude de cinq cours d'eau de productivité croissante, cet auteur montre que la productivité n'est pas en corrélation avec la biomasse totale du benthos (= standing crop) mais seulement avec la biomasse des espèces polyvoltines (Gammare, Éphéméroptères, Simulies), exprimée en volume par surface de fond. Or la dérive exprimée en volume par heure est aussi en corrélation avec cette dernière biomasse. Elle pourrait donc servir d'*indice de productivité* pour le groupe des espèces polyvoltines, à taux de renouvellement (= turnover ratio) rapide, espèces qui sont d'ailleurs parmi les mieux représentées en nombre dans la dérive. Ceci est à rapprocher des observations de ELLIOTT (1967 b) qui montrent la corrélation entre les pics de dérive (en nombre d'individus) et les périodes de croissance rapide pour des larves d'Éphémères et Plécoptères (à l'entrée de l'hiver et en mars), où la production est intense. Poursuivant ses expériences sur *Baetis vagans*, WATERS (1962 a et 1966) fait intervenir le taux de dérive dans le calcul de la productivité annuelle, dans le cas particulier d'une zone rapide du cours d'eau dont il contrôle intégralement l'entrée et la sortie au moyen de filets et où les poissons prédateurs sont absents. Il compare ainsi la productivité moyenne annuelle B (en g/m²/jour) au moyen de 12 estimations mensuelles obtenues par 2 méthodes, la dérive intervenant seulement dans la deuxième.

1^o Méthode par le *taux de croissance*, où l'on a :

$$B = k\bar{P} \quad (1)$$

avec k = taux de croissance instantané (en g/g/jour)

$$= \log \left(\frac{\text{taille maximale à la fin d'un mois}}{\text{taille maximale au début d'un mois}} \right) / 30 \text{ j}$$

\bar{P} = densité moyenne de la population (en g/m²)

Il obtient : $B = 12,6 \text{ g/j}$ (moyenne annuelle) — il s'agit de poids frais de *Baetis vagans*, 1 gramme équivalant en moyenne à 4 000 individus.

2^o Méthode par la *dérive*, où l'on a :

$$B = P + (D_0 - D_1) + E \quad (2)$$

avec P = changement de densité benthique par jour (en g/m²/j)

$(D_0 - D_1)$ = accroissement dû à la dérive dans la zone étudiée (en g/m²/j)

D_0 = quantité de dérive journalière entrant dans la zone (filet amont)

D_1 = quantité de dérive journalière sortant de la zone (filet aval)

E = émergents (imagos capturés dans la dérive aval) (g/m²/j)

Il obtient : $B = 9,1 \text{ g/j}$ (moyenne annuelle).

La différence entre ces deux chiffres peut d'abord venir d'une sous-estimation de la productivité calculée par la méthode de la dérive (en partie parce que la mortalité et les imagos émergents non capturés ne sont pas inclus dans la formule (2)). Ensuite, bien que toutes deux supérieures en été, dérive et production ne sont pas en corrélation au cours de l'année, la dérive étant influencée par d'autres facteurs que la production (en général liés au cycle biologique des espèces, comme indiqué plus loin).

En résumé, les travaux de WATERS montrent que :

1^o la biomasse (= densité = standing crop) ne mesure aucunement la productivité, puisqu'elle demeure identique toute l'année, alors que la productivité augmente fortement en été.

2^o la dérive a un rapport partiel avec la productivité.

Bien entendu, il faudrait d'autres travaux de ce genre sur d'autres espèces et dans d'autres conditions pour préciser ces relations.

WATERS (1962 a, 1966) évalue la dérive à 0,01 — 0,5 g/m²/j, soit 1/100 à 1/3 de la biomasse suivant les époques. Ceci montre que, même si la dérive qui traverse une section de cours d'eau en un jour dépeuple l'équivalent d'une surface de fond relativement grande, le taux de dérive est faible vis-à-vis de la production journalière (9,1 à 12,6 g/m²/j) suivant les valeurs citées plus haut pour *Baetis vagans*, production qui n'aurait ainsi aucune peine à compenser les pertes subies par le benthos. Ceci est confirmé par les données de BISHOP et HYNES (1969 a) : production totale de 620 g/m²/an pour un enlèvement par dérive et prédation par les poissons de 100 g/m²/an.

Cependant ELLIOTT et MINSHALL (1968) émettent l'opinion que la dérive n'est pas un excès de production (DIMOND, 1967) c'est-à-dire ce qui dépasse la capacité biotique du milieu (BISHOP et HYNES, 1969 a), car, du fait de la distance de transport probablement très faible, les animaux ne sont pas enlevés d'une portion de cours d'eau. Cela rejoint le problème de compensation par mouvements de remontée vers l'amont.

5. 22. Déplacements compensateurs vers l'amont.

5. 221. Déplacements aériens.

Ces déplacements peuvent s'effectuer dans l'air par les *imagos d'Insectes aquatiques*. MÜLLER (1954 a, 1966 b) émit le premier l'hypothèse d'un cycle de colonisation où les ♀♀ ovigères d'insectes iraient pondre dans les zones amont, tandis que les larves aquatiques dériveraient petit à petit vers les zones aval où elles se métamorphoseraient. ROOS (1957) accrédita cette opinion par des observations détaillées (sur de nombreuses espèces d'insectes aquatiques) au moyen de pièges à deux directions (vers l'amont et vers l'aval) : les ♂♂ et ♀♀ immatures volaient dans les 2 directions tandis que les ♀♀ ovigères volaient uniquement vers l'amont. De même ULMER (1927), SCHÖNEMUND (1930), SAWYER (1950), HARRIS (1952), et DORRIS et COPELAND (1962) signalent des tendances à voler vers l'amont chez des Éphéméroptères et ELLIOTT (1969 b) chez *Seriscotoma personatum* (Trich. Sericostamatidae) ; WATERS (1968) montra également chez un Trichoptère Limnephilide que les ♀♀ remontent le cours d'eau au crépuscule pour pondre à la surface de l'eau en amont. LEHMANN (1970) cherche à voir, pour le Trichoptère *Philopotamus montanus*, si ce vol directionnel correspond bien à une tendance migratoire et si le nombre de ♀♀ qui l'effectue suffit pour aboutir à une concentration des pontes en amont. Au moyen de pièges et de captures à la main répartis le long du cours d'eau, il montre que :

- les imagos sont plus abondants vers l'embouchure,
- les ♀♀ sont 3 fois plus nombreuses que les ♂♂ en amont (sex-ratio à l'éclosion : 1/1),
- les jeunes ♀♀ immatures sont plus nombreuses en aval, celles prêtes à pondre se répartissent uniformément le long du cours et celles qui ont déjà pondu se rencontrent surtout en amont,
- les ♀♀ prêtes à pondre sont plus facilement capturées au piège qu'à la main, ce qui traduit leur plus grande activité de vol.

Ces faits soigneusement discutés par l'auteur, semblent bien indiquer une migration des ♀♀ qui iraient pondre en amont. Toutefois on aimerait voir la démonstration complétée par l'étude des densités des larves sur le fond et leurs taux de dérive le long du cours d'eau.

Le déterminisme de ces vols orientés est très mal connu. On pense à une anémotaxie, notamment dans des gorges où les vents dominants sont dirigés vers l'amont (LEHMANN, 1970) ; mais cela ne semble guère valable pour un cours d'eau de plaine. De même ELLIOTT (1967 a) pense que la direction de vol des Éphémères et Plécoptères correspond à la direction des vents dominants.

5. 222. Déplacements aquatiques.

De toute façon, le processus n'est certainement pas valable pour toutes les espèces qui dérivent et en particulier celles qui n'ont pas de stades aériens (Gammare). Les déplacements vers l'amont ont donc été recherchés dans le domaine *aquatique* lui-même. Déjà en 1930, NEAVE observa une remontée de 200 m par jour chez des larves de *Leptophlebia cupida* (Éphéméroptères) en migration de préémergence. MINCKLEY (1964) trouve chez *Gammarus bousfieldi*, soit par l'obser-

vation directe de mouvements lents le long des berges, soit par la capture de 10 000 individus en 4 minutes dans un filet de Surber maintenu à l'envers, des migrations importantes vers l'amont, dont il évalue la vitesse moyenne à 30-65 cm/j. WATERS (1965) n'observe pas de remontée de *Gammarus pseudolimnaeus*, mais son enceinte-piège était placée au milieu du cours d'eau, non près des berges. Puis MÜLLER (1966 b) imagine un piège en forme de nasse (fig. 3) destiné à capturer les *Gammarus pulex* en déplacement rhéopositif et à mesurer ainsi leur activité de déplacement vers l'amont (7 130 individus par 24 h) comparée à l'activité de dérive (3 553 individus par 24 h). HULTIN (1968) observa également en nombres très importants de tels mouvements chez *Gammarus pulex*, ainsi que THOMAS (1969), chez *Asellus coxalis septentrionis*. LEHMANN (1967) étudia à l'aide d'un dispositif perfectionné (capture électrique et marquage au ^{32}P) la dynamique des déplacements de *Gammarus fossarum* et arriva également à la conclusion que les mouvements vers l'aval (dérive) et vers l'amont (remontée par locomotion active) sont à peu près équivalents, compte tenu de ce que les déplacements vers l'amont peuvent être arrêtés par certains obstacles (barrages, petites

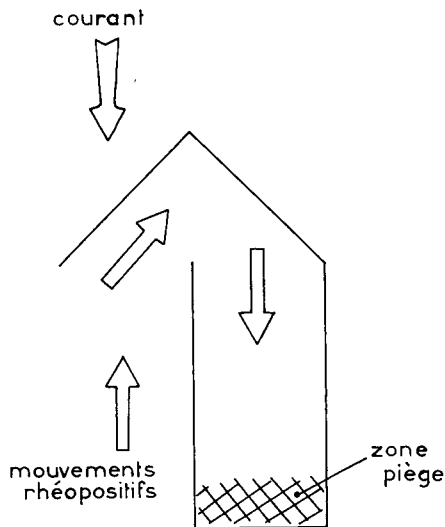


FIG. 3. — Plan d'un piège à Invertébrés benthiques en déplacement rhéopositif (d'après MÜLLER, 1966 b)

cascades, etc.). DENNERT *et al.* (1969) tentent également un bilan des déplacements anadromes et catadromes pour une espèce euryhaline vivant près de l'estuaire d'une petite rivière (la Slack, dans le Pas-de-Calais) : *Gammarus zaddachi*. Pour cette espèce univoltine, les jeunes repeuplent l'amont par remontée automnale, en profitant ou non des courants de marée. Ici la dépopulation a lieu en amont et la reproduction dans le bas cours. Ces auteurs utilisent le marquage à l'aide d'une peinture lumineuse. Enfin, HUGHES (1970) observe au laboratoire une remontée de 25 p. 100 pour l'effectif de *Gammarus pulex*, qui se déplace en rampant sur le fond dans un courant de 10 cm/s et parcourt 22 m à l'heure. La remontée cesse au moment de l'introduction de nourriture et devient bien plus faible dans un courant de 23 cm/seconde..

KÜRECK (1967), utilisant le marquage par des colorants vitaux dilués (rouge Congo), a pu montrer une migration de retour sous terre chez *Niphargus aquilex schellenbergi* dérivant hors de sources. La nourriture colorée est placée 2 et 8 m en aval de la source. Respectivement 7 et 6 individus sont ensuite repris en dérive, au griffon de la source, démontrant ainsi leur remontée en milieu souterrain après nourrissage dans le lit du ruisseau. De plus, lorsque tous les individus dérivant hors d'une source captée sont capturés pendant une longue période, leur nombre diminue progres-

sivement, ce qui suggère que la compensation doit avoir lieu uniquement par remontée active.

La remontée des Amphipodes semble donc être un phénomène important, bien qu'il ne soit pas facile de comparer son intensité avec celle de la dérivation.

La remontée des larves aquatiques d'insectes a été moins étudiée. Elle a été signalée chez des larves d'Éphéméroptères, en fin de développement larvaire (TRAYER, 1925 et NEAVE, 1930 chez *Leptophlebia cupida*; HARKER, 1953 *b* chez *Ecdyonurus venosus*; MACAN, 1957 chez *Rhithrogena semicolorata*). Trois études reprennent la question en 1969. SCHUMACHER (1969) introduit en octobre 70 larves d'*Hydropsyche instabilis* (Trich. Hydropsychidae) dans un cours d'eau qui en était auparavant dépourvu et il retrouve 12 d'entre elles 120 m en amont, en avril; puis il constate que la construction d'un barrage arrête la remontée. HULTIN, SVENSSON et ULFSTRAND (1969) étudient au moyen d'un piège orienté à échantillonnage automatique (HULTIN, 1968) les fluctuations saisonnières des déplacements vers l'amont. Pour toutes les espèces capturées (tabl. 3), les

TABLEAU 3

Principales espèces capturées en migration vers l'amont
(HULTIN, SVENSSON et ULFSTRAND, 1969)

Espèces	Maximum	Total capturé
<i>Nemoura flexuosa</i>	hiver	254
<i>Baetis rhodani</i>	été	833
<i>Velia caprai</i> (larves)	mai-juillet	260
<i>Potamophylax cingulatus</i>	mai-juillet	822
<i>Rhyacophila fasciata</i>	1/3 en août	32
<i>Elodes minuta</i>	mars-juin	144
<i>Platambus maculatus</i> (imago).....	mai-août	1 137

TABLEAU 4

Proportion (en p. 100) des différents groupes
participant aux mouvements vers l'aval (dérive) et vers l'amont
(d'après BISHOP et HYNES, 1969 *a* et *b*)

Groupes	Dérive	Mouvements vers l'amont
Coléoptères	1,4	4,7
(Diptères Chironomides)	(47,5)	(63,7)
Diptères (total)	51,6	67,1
Éphéméroptères	11,4	3,8
Plécoptères	3,3	1,5
Trichoptères	7,7	7,1
Autres groupes	21,7	15,3
Total.....	100,0	100,0
Par an pour une section :		
— nombre d'individus	55 · 10 ⁶	3,6 · 10 ⁶
— poids frais (en kg, après 24 h à l'air)	17,3	0,71

déplacements sont concentrés pendant une courte période du cycle, souvent avant la nymphose.

Enfin BISHOP et HYNES (1969 *b*) présentent au sujet de ces mouvements une importante étude dont le grand intérêt est d'avoir été menée conjointement avec celle de la dérive (1969 *a*), ce qui permet une comparaison fructueuse. Ils ont utilisé des boîtes pièges en gaze ou en bois (avec arrivée d'eau filtrée maintenant un courant normal dans les pièges) placées à trois endroits du lit (dont un près de la rive). La première conclusion, très importante, est que *toutes les espèces capturées dans la dérive effectuent des mouvements vers l'amont* (sauf la larve de Trichoptère *Philopotamus montanus*). Il est intéressant de comparer les proportions pour les différents groupes dans la dérive et dans les déplacements vers l'amont (tabl. 4).

Certains groupes sont particulièrement abondants dans les pièges à migration amont : ce sont les Coléoptères en général, les Chironomisés et les larves de *Polycentropus* (Trichoptères). Par contre, les Éphéméroptères et les Plécoptères participent assez peu à la remontée (sauf le Plécoptère *Allocafnia pygmaea*). Du point de vue quantitatif seulement 6,5 p. 100 de la dérive en nombre et 4 p. 100 en poids migrent vers l'amont. Ces mouvements sont donc somme toute relativement peu importants et fonctionneraient surtout, d'après les auteurs, comme mécanisme de repopulation des zones amont après dépeuplement accidentel par dérive exceptionnelle (crue).

5. 23. Conclusions.

En résumé les déplacements compensateurs vers l'amont semblent plus importants et généraux qu'on ne le croyait ; mais leur évaluation quantitative est encore incertaine, du fait que l'on ne connaît pas la *distance* de remontée des espèces. Les pièges utilisés, d'ailleurs comme pour la dérive, permettent en effet uniquement une évaluation du nombre d'individus en déplacement rhéopositif.

Quant au déterminisme de ces mouvements, on pense à la rhéotaxie positive (BOURNAUD, 1963), les réponses primaires au facteur courant étant le plus souvent positives chez les organismes d'eau courante. BISHOP et HYNES (1969 *b*) signalent également des déplacements dans le domaine hyporhéique.

Quoi qu'il en soit, comme le suggèrent différents auteurs (par exemple BISHOP et HYNES, 1969 *a*) la production benthique semble dans l'ensemble largement suffisante pour alimenter la dérive, et une compensation par recolonisation active par les organismes aquatiques ou par les irragos d'Insectes aquatiques n'est pas indispensable pour assurer le maintien des populations d'amont. Toutefois cette recolonisation pourrait prendre toute son importance après des dépeuplements temporaires en amont (crues) et compenser plus efficacement la dérive accidentelle.

VI. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

6. 1. — Différentes sortes de dérive

Le fait que l'intensité de la dérive varie au cours des 24 h oblige à considérer que le phénomène n'est pas purement un balayage accidentel par le courant, puisque celui-ci ne subit pas de variations nyctémérales régulières. C'est ce qui a incité MÜLLER à parler de *dérive active*, puisque le comportement en cause est capable de moduler son intensité. WATERS (1965) fit alors la distinction entre la dérive *constante* (= passive) se produisant notamment pendant la journée et provoquée par un balayage régulier, fortuit, des organismes, et la dérive *comportementale* s'effectuant la nuit, où les phénomènes passifs et actifs se superposent. Il faut dire que la distinction pratique entre les deux n'est pas toujours facile. ULFSTRAND (1968) considère d'ailleurs que le début et la fin de la dérive d'un individu donné dépend d'une participation active de l'animal, le mouvement lui-même étant passif.

6. 2. — Mécanisme de la dérive

Les différents facteurs examinés plus haut (§ 4 et 5) permettent cependant d'essayer d'élaborer un schéma du fonctionnement de ce phénomène (fig. 4). Le moteur de la dérive est toujours bien entendu le courant qui entraîne les organismes. Les variations observées viennent de la facilité plus ou moins grande avec laquelle les organismes se laissent entraîner (nous laissons de côté les dérives exceptionnelles provoquées souvent par des crues).

Mais certains facteurs tendent à freiner la dérive, en particulier tous ceux qui tendent à maintenir les organismes dans les eaux mortes (sous les pierres) et les couches-limites, où le courant (AMBÜHL, 1959), et par conséquent les risques de balayage, sont faibles. Il s'agit en particulier de la thigmotaxie positive et de la phototaxie négative qui tendent à faire pénétrer les organismes

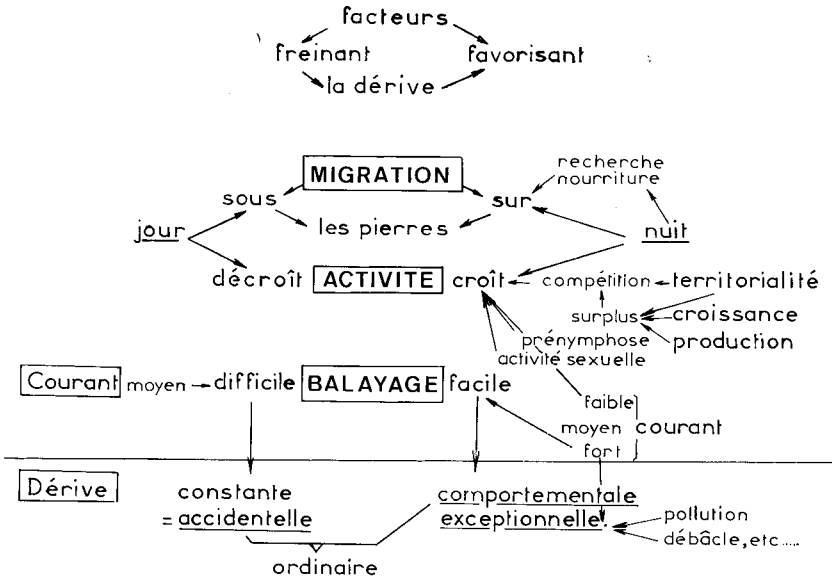


Fig. 4. — Schéma des mécanismes provoquant les fluctuations de la dérive

dans les fentes (WODSEDALEK, 1912), ainsi que la lumière qui fait diminuer la photocinèse et réduit ainsi l'activité locomotrice des animaux et les rend moins exposés à la force du courant. La réaction dorsale à la lumière pourrait aussi provoquer un « atterrissage » plus facile et rapide des individus emportés par le courant (HUGHES, 1966 ; ANDERSON et LEHMKUHL, 1968). Bien entendu, aucun organisme n'est jamais complètement soustrait aux effets du courant et cela explique l'existence d'une dérive constante, faible, quelles que soient les conditions, pour toutes les espèces.

D'autres facteurs tendent à augmenter la dérive. Il s'agit en particulier de tous ceux qui font que les organismes sont davantage exposés au courant, soit parce qu'ils se déplacent activement soit parce qu'ils migrent sur les pierres. C'est le cas de l'obscurité qui augmente l'activité et permet la migration sur les pierres, à la recherche de nourriture (CHAPMAN et DEMORY, 1963 ; Mc LAY, 1968), ce qui peut provoquer des bousculades en des lieux exposés au courant, surtout si la densité est forte. Interviennent ici la production et la croissance qui, en augmentant la densité, augmentent la compétition ou fournissent des surplus (DIMOND, 1967) qui n'arrivent pas à trouver d'espace vital et sont tout désignés pour être emportés en aval. Le phénomène est accentué chez les espèces possédant un territoire (ELLIOTT, 1968 b). Signalons que BISHOP et HYNES (1969 a) ne croient pas aux effets d'une compétition pour la place et la nourriture mais, puisque l'intensité moyenne de la dérive en 24 h est proportionnelle au débit, admettent néanmoins une modulation

par le contrôle de la lumière sur le rythme d'activité des invertébrés. Il semble donc bien que le dernier mot revienne au comportement.

L'activité peut encore être favorisée : par la lenteur du courant (activité respiratoire ou circulation dans des zones plus exposées comme la surface des pierres (HUGHES, 1970), par de mauvaises conditions, plus ou moins létales (pollution) qui diminuent la résistance des organismes, par des déplacements de recherche du lieu de nymphose ou du partenaire sexuel pour les ♂♂ de *Gammarus fossarum* qui dérivent beaucoup plus que les ♀♀ (LEHMANN, 1967) et d'*Asellus* (THOMAS, 1969). Mises à part les observations de MINSHALL et WINGER (1968), dans le cas particulier de courants ralentis, on ne connaît guère les modalités d'arrachage des organismes par le courant : il est possible que les organismes se laissent emporter « volontairement » (rhéopathie) ou que le décrochage soit uniquement accidentel, surprenant les animaux au cours de leurs déplacements rhéopositifs ou rhéonégatifs (LEHMANN, 1967). Il n'est guère utile d'épiloguer sur ces hypothèses, en l'absence d'observations ou expériences précises.

6. 3. — Importance de la dérive dans l'écologie des eaux courantes

6. 31. Recolonisation.

De nombreux auteurs admettent que la recolonisation de zones d'eau courante momentanément dénuées ou asséchées est réalisée grâce à la dérive. Toutefois, dans le cas de certaines espèces, la dérive ne permet pas d'expliquer cette recolonisation ; en effet les individus de ces espèces (Plécoptères par exemple) s'enfouissent dans les graviers et passent l'été en état de diapause (HYNES, 1970 b) et ne remontent qu'en automne alors que l'eau est revenue et la diapause accomplie. Néanmoins, dans tous les autres cas, la dérive joue un rôle prépondérant. De plus, en transportant sans cesse les organismes d'un point à un autre, la dérive tendrait non seulement à recoloniser, mais surtout à *homogénéiser* le fond du cours d'eau en mélangeant les populations. Ainsi les synusies correspondant à chaque unité du biotope reçoivent sans cesse un apport d'espèces venant des autres synusies, ce qui tend à atténuer leur personnalité. Elles garderaient néanmoins une individualité grâce à l'élimination des espèces qui ont rencontré au moins un de leurs facteurs limitants, d'où la possibilité d'une certaine zonation longitudinale des cours d'eau. On peut aussi considérer la dérive comme un facteur de *mortalité* en amenant les organismes dans un milieu qui ne leur convient pas (zones de pollution par exemple).

6. 32. Rapports dérive-benthos.

Une petite partie seulement des études porte simultanément, avec des moyens comparatifs, sur la faune benthique et la faune dérivante d'un même cours d'eau. De plus, les données concernant la faune benthique ne sont pas toujours représentatives du fond du cours d'eau, certains milieux étant mieux échantillonnés (fond de graviers et cailloux) que d'autres (blocs de pierre, parties calmes). La dérive paraît donc être un élément indispensable à toute étude de faune d'invertébrés d'eau courante et le filet à dérive constitue une excellente technique d'inventaire, surtout dans un cours d'eau à fond hétérogène.

On a pu montrer que certains groupes sont abondants à la fois sur le fond et dans la dérive (Gammare, Plécoptères, Éphéméroptères, Diptères) alors que d'autres le sont moins dans la dérive (animaux lourds ou fixés : Mollusques et Trichoptères à fourreau minéral par exemple). Parmi les premiers, certaines espèces dominent particulièrement dans la dérive (*Baetis vagans* et *B. rhodani* pour les Éphéméroptères). Quand les techniques utilisées le permettaient, une bonne comparaison a pu être établie entre les tailles des animaux présents à la fois dans la dérive et sur le fond. Mais, pour l'instant, on ne peut dégager une correspondance quantitative nette entre la faune benthique et la faune dérivante.

6. 33. Dérive et production.

Une controverse s'est élevée entre WATERS (1961) pour lequel la dérive serait un indice de production et ELLIOTT et HYNES pour lesquels la dérive ne peut représenter un indice de production.

Rappelons que WATERS (1961) a trouvé une corrélation entre la dérive des invertébrés polyvoltins et la production en Truites de 5 cours d'eau du nord des États-Unis. Pour cet auteur les animaux emportés constituent un surplus, un excédent de production au-dessus de la limite de capacité biologique spécifique (carrying capacity) du fond. DIMOND (1967) confirme l'opinion de WATERS et montre que la dérive est surtout abondante au-dessus d'un certain seuil de densité de population benthique. De son côté, ELLIOTT (1967) considère que la dérive est surtout importante pendant les périodes de croissance rapide qui peuvent permettre à la population de dépasser ce seuil.

La dérive n'est vraisemblablement pas un indice de production de la population benthique en place ; mais on peut penser qu'elle est liée à un surplus de production lorsque la population atteint son équilibre (DIMOND, 1967). La plupart du temps, la capacité biologique spécifique de la faune benthique reste à déterminer et les auteurs considèrent qu'il y a ou non une relation entre dérive et production suivant que le cours d'eau est en-dessus ou en-dessous de ce seuil.

Il n'est pas impossible enfin que les résultats exprimés de façons différentes, biomasse ou volume d'une part (WATERS), nombre d'individus d'autre part (ELLIOTT), taux ou densité de dérive, suggèrent des relations totalement différentes entre la dérive et la production.

6. 34. *Dérive et alimentation des Poissons.*

On sait depuis longtemps déjà que les poissons se nourrissent aux dépens de la dérive de surface. Ce n'est que depuis ces dernières années que l'utilisation de la dérive de pleine eau par ces prédateurs et plus particulièrement par les Salmonidés a été mise en évidence. En fait, le problème du rôle de la dérive dans l'alimentation ne pourra être mieux connu sinon résolu qu'en menant de pair des travaux de terrain et de laboratoire où s'interpénètrent l'écologie (étude des cycles de développement, des fluctuations de population), l'éthologie (étude des rythmes d'activité) et la physiologie (vitesse de digestion, assimilation, durée du transit dans le tube digestif).

6. 35. *Valeur synthétique de la dérive.*

La dérive est un facteur d'unité, de relation entre tous les mécanismes de l'écologie des eaux courantes : elle relie les différents biotopes, les différents facteurs, elle met en contact les synusies des différents habitats. Elle présente une périodicité nyctémérale et saisonnière nette, liée aux facteurs plus ou moins périodiques (lumière et température) et aux cycles de développement des animaux, eux-mêmes sous la dépendance de ces facteurs.

6. 4. — *Suggestions*

Si l'on veut avancer dans la connaissance du phénomène dérive, trois conditions nous paraissent indispensables :

6. 41. *Homogénéisation des techniques* (taille de maille et surtout les modes d'expression), sinon, comme nous l'avons vu tout au long de cet article, des difficultés d'interprétation presque insurmontables apparaîtront. Nous avons suggéré pour cela l'unité d'*intensité de dérive* (tabl. 1) qui inclut à la fois la notion de densité et de taux de dérive.

6. 42. *Un approfondissement des analyses* du phénomène sur une ou quelques espèces, en liaison avec une meilleure connaissance de la biologie de ces dernières (cycles de développement, croissance, alimentation, etc.).

6. 43. *Une expérimentation* plus intense, alternativement au laboratoire et sur le terrain, pour l'étude du déclenchement comportemental de la dérive, des effets de la densité de population, du rythme alimentaire, de la nature des espèces, etc.

Ces études pourraient être conduites pour l'essentiel sur des cours d'eau à Salmonides ; la dérive de quelques groupes y est encore mal connue (Coléoptères et Hydracariens essentiellement, Protozoaires et autres microorganismes). Enfin, un domaine encore presque totalement inexploré est celui du *potamon* (grandes rivières et fleuves).

Reçu pour publication en novembre 1972.

REMERCIEMENTS

Nous remercions sincèrement le Dr J. M. ELLIOTT, M. R. VIBERT et M. H. DECAMPS, qui ont bien voulu relire notre manuscrit et l'améliorer de leurs conseils.

SUMMARY

THE DRIFT OF ORGANISMS IN FLOWING WATER

The present work analyses and summarizes information obtained from about 10 years work on drift (the aggregate of organisms and debris carried downstream by the current).

Samples (2. 1) are taken either by means of a net placed at a fixed point in the stream (net mouth 300-1 800 cm², length 0.75-2.50 m, mesh width 0.1-1 mm) so as to catch all the drift, or by means of a sieve or net placed in a waterfall and sometimes provided with a recording apparatus which turns with a 24 hour cycle. The unit of measure, which is most convenient (2. 2) and most suitable for comparisons between stations, is the number of individuals drifting through a section of 1 m² during 1 h, or what we have called the *intensity of drift*. The weight or volume of organisms is also utilized.

In addition to mineral and organic particles (plant debris, dead bodies and *exuviae* of animals) carried along by the current, the drift is composed (3. 1) of living organisms, either of terrestrial origin (exogenous) or of aquatic origin (emerging imagines of insects and all benthic invertebrates). All the aquatic groups are involved, but the most abundant are usually gammarids and larvae of Ephemeroptera, Plecoptera and Diptera (annexe). A drift of 0.1 to 1 organism/m³ is most often found. But the drift rate is very variable especially because of vertical and horizontal stratification and according to the ecological zone under consideration (3. 222). A comparison between the composition of the benthos and drift (3. 224) can only be made if the density of organisms is estimated over some ground which is typical of the watercourse. It is then possible to compare the proportions of each group or species, and estimate the proportion of the benthos which drifts at a given instant (0.004 to 0.1 p. 100 in the field, 0.2 p. 100 in the laboratory). It can be generally stated that the rate of drift is an index of the qualitative, not quantitative, composition of the fauna in flowing water. The distance of drifting (3. 223) is not well known (several metres or tens of metres per day).

The diel fluctuations in drift (4. 2) have been frequently studied. Most of the animal groups involved in the drift have a nocturnal maximum, either at the beginning of the night (*bigeminus* type) or at the end of the night (*alternans* type). On the other hand, several groups (Diatoms, *Hydracarina*, some *Limnephilidae*) are diurnal. It has been shown experimentally that there is a parallel rhythm of locomotory activity in the case of larvae of Ephemeroptera and Trichoptera, and the maximum activity is also nocturnal, corresponding to the period of feeding. A movement onto the upper surface of stones takes place likewise at night. A greater activity and an increased exposure to current would be thus responsible for the more important nocturnal drift. For some authors, the moon inhibits drift; at decreasing illumination (twilight), the threshold for release into the drift varies from 0.5 to 5 lux; light is in fact the principal factor which synchronizes the rhythm. Seasonal variations in the drift (4. 3) are generally linked to the life cycle of the species. The drift also increases with flow. However, a reduced flow is able to produce an increase in drift (relationship with respiration?).

The continuous drift of organisms never appears to exhaust the upstream reaches (5). Therefore there exists a compensatory mechanism. Simultaneous measurements of drift and benthic production show that the first only depends partially on the second, and that in any case the production of the benthos is sufficient to supply the drift. Therefore the drift corresponds to excess production. Other compensatory mechanisms exist (5. 22) in the form of movements upstream; with the upstream flight of adults of insects, or with the upstream locomotory activity of aquatic organisms. The latter movements seem to be relatively important and common, but are far from attaining the amplitude of the drift.

Besides *exceptional drift*, *ordinary drift* corresponds to the superposition of two phenomena: one uncertain, constant, giving an *accidental drift* which is solely caused by accidental removal

of organisms by the current; and the other caused by the nocturnal locomotory behaviour of species to give a *behavioural drift*. The latter takes place at night for most groups and is affected by other factors connected with the life cycle (pre-emergence, sexual activity, growth).

The standardization of techniques and experimentation would make it possible to determine exactly the mechanisms of the phenomenon of drift, which is at the centre of the ecology of flowing waters.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. — Articles généraux sans références dans le texte

- BALL R. C., WOJTLAK T. A., HOOPER F. F., 1963. Upstream dispersion of radiophosphorus in a Michigan trout stream. *Pap. Mich. Acad. Sci.*, **48**, 57-64.
- CARL G. C., CLEMENS W. A., LINDSEY C. C., 1959. The fresh-water fishes of British Columbia. *Bt Col. Prov. Mus. Handbook*, **5**, 192 p.
- CHASTON I., 1968 a. Endogenous activity as a factor in invertebrate drift. *Arch. Hydrobiol.*, **64**, 3, 324-334.
- CUSHING C. E., Jr, 1964. An apparatus for sampling drifting organisms in streams. *J. Wildl. Mgmt.*, **28**, 3, 592-594.
- ELLIOTT J. M., 1965 a. Invertebrate drift in a mountain stream in Norway. *Norsk. ent.*, **13**, 97-99.
- ELLIOTT J. M., 1965 b. Daily fluctuations of drift invertebrates in a Dartmoor stream. *Nature, Lond.*, **205**, 4679, 1127-1129.
- ELLIOTT J. M., 1969 a. Life history and biology of *Sericostoma personatum* SPENCE (Trichoptera). *Oikos*, **20**, 1, 110-118.
- HALES D. C., 1968. The drift and distribution of aquatic insects in Trout Creek, Wasatch County, Utah. *Diss. Abstr.*, B, **28**, 7, 3101.
- HARKER J. E., 1953 a. Migration of nymphs of *Ecdyonurus torrentis*. *J. Anim. Ecol.*, **22**, 418.
- HOLT C. S., 1967. Effect of light intensity on the stream drift of *Gammarus pseudolimnaeus* BOUSFIELD and *Baetis vagans* MC DUNNOUGH in Valley Creek, Washington County, Minnesota. *Diss. Abstr.*, B, **27**, 4634.
- LENNON R. E., 1941. Drift-borne organisms in Pond Brook, Passaconaway N. H. *Univ. N. H. Extension Serv. Contrib.*, 2, *Biol. Inst.*
- LJAKHOV S. M., 1961. Entraînement par le courant des animaux benthiques dans la Volga, près de Knybychev, avant sa régulation (en russe). *Trudy vses. Gidrobiol. Obsch.*, S. S. S. R., **11**, 150-161.
- MUNDIE J. H., 1959. The diurnal activity of the larger invertebrates at the surface of La Ronge, Saskatchewan. *Can. J. Zool.*, **37**, 945-956.
- MUNDIE J. H., 1964. A sampler for catching emerging insects and drifting materials in streams. *Limnol. Oceanogr.*, **9**, 3, 456-459.
- PIECZYNSKI E., 1964. Analysis of numbers, activity and distribution of water mites (Hydracarina), and of some other aquatic invertebrates in the lake littoral and sublittoral. *Ekol. pol.*, A, **12**, 691-735.
- RUSSEV B., 1959. Vol de compensation pour la ponte de *Palingenia longicaudata* OLIV. (Éphém.) contre le courant du Danube (en russe). *C. R. Acad. bulg. Sci.*, **12**, 2, 165-168.

2. — Articles avec références dans le texte

- ALLEE W. C., 1929. Studies in animal aggregations: natural aggregations of the isopod, *Asellus communis*. *Ecology*, **10**, 14-36.
- ALLEN K. R., 1951. The Horokiwi stream. A study of a trout population. *New Zealand Mar. Dep. Fish. Bull.*, **10**, 1-231.
- AMBÜHL H., 1959. Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. *Schweiz. Z. Hydrol.*, **21**, 2, 133-264.
- ANDERSON N. H., 1966. Depressant effect of moonlight on activity of aquatic insects. *Nature, Lond.*, **209**, 319-320.
- ANDERSON N. H., 1967. Biology and downstream drift on some Oregon Trichoptera. *Can. Ent.*, **99**, 5, 507-521.
- ANDERSON N. H., LEHMKUHL D. M., 1968. Catastrophic drift of insects in a woodland stream. *Ecology*, **49**, 2, 198-206.
- ASCHOFF J., 1957. Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. *Naturwissenschaften*, **44**, 361-367.

- BAILEY R. G., 1966. Observations on the nature and importance of organic drift in a Devon river. *Hydrobiologia*, **27**, 3/4, 353-367.
- BEAUCHAMP R. S. A., 1932. Some ecological factors and their influence on competition between stream and lake-living triclads. *J. Anim. Ecol.*, **1**, 175-190.
- BERNER L., 1959. A tabular summary of the biology of North American mayfly nymphs (Ephemeroptera). *Bull. Fla. St. Mus. biol. Sci.*, **4**, 1-58.
- BESCH W., 1966. Driftnetzmethode und biologische Fließwasseruntersuchung. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **16**, 669-678.
- BISHOP J. E., 1969. Light control of aquatic insect activity and drift. *Ecology*, **50**, 3, 371-380.
- BISHOP J. E., HYNES H. B. N., 1969 a. Down-stream drift of the invertebrate fauna in a stream ecosystem. *Arch. Hydrobiol.*, **66**, 1, 56-90.
- BISHOP J. E., HYNES H. B. N., 1969 b. Upstream movements of the benthic invertebrates in the Speed River, Ontario. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **26**, 2, 279-298.
- BOURNAUD M., 1963. Le courant, facteur écologique et éthologique de la vie aquatique. *Hydrobiologia*, **21**, 1/2, 125-165.
- BROWN C. J. D., CLOTHIER W. D., ALFORD W., 1953. Observations on ice conditions and bottom organisms in the West Gallatin River, Montana. *Proc. Mont. Acad. Sci.*, **13**, 21-27.
- BRUSVEN M. A., 1970. Drift periodicity of some riffle beetles (Coleoptera, Elmidae). *J. Kansas entomol. Soc.*, **43**, 4, 364-371.
- CASPERS H., 1951. Rhythmische Erscheinungen in der Fortpflanzung von *Clunio marinus* (Dipt. Chiron.) und das Problem der lunaren Periodizität bei Organismen. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, **18**, 13.
- CHAPMAN D. W., DEMORY R. L., 1963. Seasonal changes in the food ingested by aquatic insect larvae and nymphs in two Oregon streams. *Ecology*, **44**, 140-146.
- CHASTON I., 1968 b. A study on the exploitation of invertebrate drift by brown trout (*Salmo trutta* L.) in a Dartmoor stream. *J. appl. Ecol.*, **5**, 3, 721-729.
- CHASTON I., 1968 c. Influence of light on activity of brown trout (*Salmo trutta*). *J. Fish. Res. Bd Canada* **25**, 6, 1285-1286.
- CHASTON I., 1969 a. A comparison of the activity patterns of the aquatic larvae *Protonemura meyeri* (Plecoptera) and *Chaoborus punctipennis* (Diptera). *Am. Midl. Nat.*, **82**, 1, 302-307.
- CHASTON I., 1969 b. The light threshold controlling the periodicity of invertebrate drift. *J. Anim. Ecol.*, **38**, 1, 171-180.
- CHASTON I., 1969 c. Seasonal activity and feeding pattern of brown trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream in relation to availability of food. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **26**, 8, 2165-2171.
- COUTANT C. C., 1964. Insecticide Sevin : effect of aerial spraying on drift of stream insects. *Science*, **146**, 420-421.
- CUMMINS R. W., 1962. An evaluation of some techniques of the collection and analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters. *Am. Midl. Nat.*, **67**, 2, 477-504.
- DENDY J. S., 1944. The fate of animals in stream drift when carried into lakes. *Ecol. Monogr.*, **14**, 333-357.
- DENHAM S. C., 1938. A limnological investigation of the West Fork of Common Branch of White River *Invest. Indiana Lakes Streams*, **1**, 17-71.
- DENNERT H. G., DENNERT A. L., KANT P., PINKSTER S., STOCK J. H., 1969. Upstream and downstream migrations in relation to the reproductive cycle and to environmental factors in the amphipod, *Gammarus zaddachi*. *Bijdr. Dierk.*, **39**, 11-43.
- DIMOND J. B., 1967. Evidence that drift of stream benthos is density related. *Ecology*, **48**, 5, 855-857.
- DORRIS T. C., COPELAND B. J., 1962. Limnology of the middle Mississippi River. III. — Mayfly populations in relation to navigation water-level control. *Limnol. Oceanogr.*, **7**, 2, 240-247.
- ELLIOTT J. M., 1966. Downstream movements of trout fry (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **23**, 1, 157-159.
- ELLIOTT J. M., 1967 a. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. *Arch. Hydrobiol.*, **63**, 2, 202-237.
- ELLIOTT J. M., 1967 b. The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. *J. Anim. Ecol.*, **36**, 2, 343-362.
- ELLIOTT J. M., 1967 c. The food of trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. *J. appl. Ecol.*, **4**, 1, 59-71.
- ELLIOTT J. M., 1968 a. The daily activity patterns of mayfly nymphs (Ephemeroptera). *J. Zool.*, **155**, 2, 201-221.
- ELLIOTT J. M., 1968 b. The life histories and drifting of Trichoptera in a Dartmoor stream. *J. Anim. Ecol.*, **37**, 3, 615-625.
- ELLIOTT J. M., 1969 b. Diel periodicity in invertebrate drift and the effect of different sampling periods. *Oikos*, **20**, 524-528.
- ELLIOTT J. M., 1970 a. Diel changes in invertebrate drift and the food of trout *Salmo trutta* L. *J. Fish. Biol.*, **2**, 161-165.
- ELLIOTT J. M., 1970 b. Methods of sampling invertebrate drift in running water. *Annls Limnol.*, **6**, 2, 133-159.
- ELLIOTT J. M., 1970 c. The diel activity patterns of caddis larvae (Trichoptera). *J. Zool.*, **160**, 279-290

- ELLIOTT J. M., MINSHALL G. M., 1968. The invertebrate drift in the river Duddon, English Lake District. *Oikos*, **19**, 1, 39-52.
- GEISLER R., 1953. Eine selbsttätige Brutanfütterungsanlage auch in Schleswig-Holstein. *Fischwirt*, **3**, 372-376.
- HALES D. C., GAUFIN A. R., 1969. Comparison of two types of stream insects drift nets. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 3, 459-461.
- HARKER J. E., 1953 b. The diurnal rhythm of activity of mayfly nymphs. *J. exp. Biol.*, **30**, 525-533.
- HARRIS J. R., 1952. *An angler's entomology*. London, Collins, XVI, 268 p.
- HEARD W. R., 1965. Limnetic cottid larvae and their utilization as food by juvenile sockeye salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **94**, 191-193.
- HOFFMAN C. H., SURBER E. W., 1948. Effects of an aerial application of wettable D.D.T. on fish and fish-food organisms in Back Creek, West Virginia. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **75**, 48-58.
- HOLT C. S., WATERS T. F., 1967. Effect of light intensity on the drift of stream invertebrates. *Ecology*, **48**, 2, 225-234.
- HUBAULT E., 1927. Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl. **9**, 1-388.
- HUGHES D. A., 1966. The role of responses to light in the selection and maintenance of microhabitat by the nymphs of two species of mayfly. *Anim. Behav.*, **14**, 17-33.
- HUGHES D. A., 1970. Some factors affecting drift and upstream movements of *Gammarus pulex*. *Ecology*, **51**, 2, 301-305.
- HULTIN L., 1968. A method of trapping freshwater Amphipoda migrating upstream. *Oikos*, **19**, 400-402.
- HULTIN L., SVENSSON B., ULFSTRAND S., 1969. Upstream movements of insects in a South Swedish small stream. *Oikos*, **20**, 2, 553-557.
- HUNT R. L., 1965. Surface-drift insects as trout food in the Brule River. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, **54**, 51-61.
- HYNES H. B. N., 1941. The taxonomy and ecology of the nymphs of British Plecoptera with notes on their adults and eggs. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **91**, 459-557.
- HYNES H. B. N., 1970 a. The ecology of stream insects. *Ann. Rev. Ent. U. S. A.*, **15**, 25-42.
- HYNES H. B. N., 1970 b. *The ecology of running waters*, 1 vol., 555 p. University Press, Liverpool.
- IDE F. P., 1942. Availability of aquatic insects as food of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. *Trans. N Am. Wildl. Conf.*, **7**, 442-450.
- ILLIES J., 1956. Seerausfluss-Biozönosen lappländischer Waldbäche. *Ent. Tidskr.*, **77**, 138-153.
- ILLIES J., BOTOSANEANU L., 1963. Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout au point de vue faunistique. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **12**, 1-57.
- JENKINS T. M., 1969. Night feeding of brown and rainbow trout in an experimental stream channel. *J. Fish. Res. Bd Canada*, **26**, 12, 3275-3278.
- JENKINS T. M., FELDMETH C. R., ELLIOTT G. V., 1970. Feeding of rainbow (*Salmo gairdneri*) in relation to abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *J. Fish. Res. Bd Canada*, **27**, 12, 2356-2361.
- KALLEBERG H., 1958. Observations on a stream tank of territoriality and competition in juvenile Salmon and Trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.). *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, **39**, 55-98.
- KENNEDY H. D., 1955. Colonization of a previously barren stream section by aquatic invertebrates and trout. *Prog. Fish. Cult.*, **17**, 119-122.
- KLJUTCHAREVA O. A., 1963. Au sujet de la descente et des migrations verticales journalières des Invertébrés du fond du fleuve Amour (en russe). *Zool. Zh.*, **42**, 11, 1601-1612.
- KNÖPP H., 1952. Studien zur Statik und zur Dynamik der Biozönose eines Teichausflusses. *Arch. Hydrobiol.*, **46**, 15-102.
- KRIEGSMANN F., 1952. Zur Besitzbeschaffung für Still- und Fließgewässer. *Allg. Fischztg.*, **77**, 453-455.
- KUBIČEK F., 1968. Organic drift of several streams. *Hydrobiologia*, **32**, 290.
- KÜRECK A., 1966. Schlüpfrythmus von *Diamesa arctica* (Diptera Chironomidae) auf Spitzbergen. *Oikos*, **17**, 276-277.
- KÜRECK A., 1967. Über die tagesperiodische Ausdrift von *Niphargus aquilex schellenbergi* KARAMAN aus Quellen. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **58**, 3, 247-262.
- KÜRECK A., 1969. Tagesrhythmen lappländischer Simuliden (Diptera). *Öcologia*, **2**, 385-420.
- KWAIN W. H., MC CRIMMON H. R., 1969. Further observations on the response of rainbow trout, *Salmo gairdneri* to overhead light. *J. Fish. Res. Bd Canada*, **26**, 12, 3233-3237.
- LEHMANN U., 1967. Drift und Populationsdynamik von *Gammarus pulex fossarum* KOCH. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **60**, 1, 227-274.
- LEHMANN U., 1970. Stromaufwärts gerichteter Flug von *Philopotamus montanus* (Trichoptera). *Öcologia*, **4**, 163-175.
- LEHMUKHL D. M., 1968. *Biology and downstream drift of some Oregon Ephemeroptera*. Thèse, 110 p.

- LEONARD J. W., 1942. Some observations on the winter feeding habits of brook trout fingerlings in relation to natural food organisms present. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **71**, 219-227.
- MACAN T. T., 1957. The life histories and migration of the Ephemeroptera in a stony stream. *Trans. Soc. Br. Ent.*, **12**, 129-156.
- MACAN T. T., 1958. Methods of sampling the bottom fauna in stony streams. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **8**, 21 p.
- MC ATEE W. L., 1925. Notes on drift, vegetable balls, and aquatic insects as a food product of inland waters. *Ecology*, **6**, 3, 288-302.
- MACIOLEK J. A., NEEDHAM P. R., 1952. Ecological effects of winter conditions on trout and trout foods in Convict Creek, California, 1951. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **81**, 202-217.
- MC LAY C. L., 1968. A study of drift in the Kakanui river, New Zealand. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, **19**, 2, 139-149.
- MC LAY C., 1970. A theory concerning the distance travelled by animals entering the drift of a stream. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **27**, 359-370.
- MADSEN B. L., 1966. On rytmsk aktivitet hos døgnfluenymfer. *Flora Fauna*, Silkeborg, **72**, 4, 148-154.
- MADSEN B. L., 1969. Reactions of *Brachyptera risi* (MORTON) nymphs to water current. *Oikos*, **20**, 95-100.
- MINKLEY W. L., 1964. Upstream movements of *Gammarus* (Amphipoda) in Doe Run Meade County, Kentucky. *Ecology*, **45**, 195-197.
- MINSHALL G. W., WINGER P. V., 1968. The effect of reduction in stream flow on invertebrate drift. *Ecology*, **49**, 3, 580-582.
- MOFFET J. W., 1936. A quantitative study of the bottom fauna in some Utah streams variously affected by erosion. *Bull. Univ. Utah biol. Ser.*, **3**, 1-33.
- MOON H. P., 1940. An investigation of the movements of freshwater invertebrate faunas. *J. Anim. Ecol.*, **9**, 76-83.
- MÜLLER K., 1954 a. Investigations on the organic drift in North Swedish Streams. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, **34**, 133-148.
- MÜLLER K., 1954 b. Die Drift in fließenden Gewässern. *Arch. Hydrobiol.*, **49**, 539-545.
- MÜLLER K., 1955. Produktionsbiologische Untersuchungen in Nord-schwedischen Fließgewässern. 3. Die Bedeutung des Seen und Stillwasserzonen für die Produktion in Fließgewässern. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, **36**, 148-162.
- MÜLLER K., 1956. Das produktionsbiologische Zusammenspiel zwischen See und Fluss. *Ber. limnol. Flusssstn Freudenthal*, **7**, 1-8.
- MÜLLER K., 1963 a. Temperatur und tagesperiodik der « organischen Drift » von *Gammarus pulex*. *Naturwissenschaften*, **50**, 11, 410-411.
- MÜLLER K., 1963 b. Diurnal rhythm in « organic drift » of *Gammarus pulex*. *Nature, Lond.*, **198**, 4882, 806-807.
- MÜLLER K., 1963 c. Tag-Nachtrhythmus von Baetidenlarven in der « Organischen Drift ». *Naturwissenschaften*, **50**, 161.
- MÜLLER K., 1965 a. An automatic stream drift sampler. *Limnol. Oceanogr.*, **10**, 3, 483-485.
- MÜLLER K., 1965 b. Field experiments on periodicity of freshwater invertebrates. In *Circadian Clocks*, 314-317. Ed. J. Aschoff, North Holland Publishing Co, Amsterdam.
- MÜLLER K., 1966 a. Zur Periodik von *Gammarus pulex*. *Oikos*, **17**, 207-211.
- MÜLLER K., 1966 b. Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, **56**, 1, 93-142.
- MÜLLER K., 1969. Jahreszeitliche Wechsel der 24 Stunde Periodik bei der Bachforelle (*Salmo trutta* L.) um Polarkreis. *Oikos*, **20**, 1, 166-170.
- MÜLLER K., 1970. Die Drift von Insektenlarven in Nord- und Mitteleuropa. *Österreichs Fischerei*, **23**, 5/6, 111-117.
- MÜLLER K., KÜRECK A., 1963. Zur Tagesperiodik von *Niphargus aquilex schellenbergi* KARAMAN. *Naturwissenschaften*, **50**, 579-580.
- MÜLLER-HAECKEL A., 1966. Diatomeendrift in Fließgewässern. *Hydrobiologia*, **28**, 1, 73-87.
- MÜLLER-HAECKEL A., MÜLLER K., 1970. Chronobiologie in Fließgewässern. *Österreichs Fischerei*, **23**, 5/6, 90-96.
- NEAVE F., 1930. Migratory habits of the mayfly *Blasturus cupidus* SAY. *Ecology*, **11**, 568-576.
- NEEDHAM P. R., 1928 a. A net for the capture of stream drift organisms. *Ecology*, **9**, 339-342.
- NEEDHAM P. R., 1928 b. A quantitative study of the fish food supply in selected areas. *Suppl., 17th Ann. Rept. N. Y. Cons. Comm.*, 192-284.
- NEEDHAM P. R., 1929. Quantitative studies of the fish food in selected areas. *Suppl., 18th Ann. Rept. N. Y. Cons. Co mm.*, 200-232.
- NEEDHAM P. R., 1930. Ecology of streams. *Biol. Lab. Long Island Biol. Ass.*, **2**, 3-6.
- NIELSEN A., 1950. The torrential invertebrate fauna. *Oikos*, **2**, 176-196.

- NILSSON N. A., 1957. On the feeding habits of trout in a stream of Northern Sweden. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, **38**, 154-166.
- O'DONNELL D. J., CHURCHILL W. S., 1954. Certain physical, chemical and biological aspects of the Brule River. Douglas County, Wisconsin. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, **43**, 201-255.
- PEARSON W. D., FRANKLIN D. R., 1968. Some factors affecting drift rates of *Baetis* and Simuliidae in a large river. *Ecology*, **49**, 1, 75-81.
- PEARSON W. D., KRAMER R. H., 1969. A drift sampler driven by a waterwheel. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 3, 462-465.
- PETERKA J. J., 1969. Distribution, standing crops and drift of benthic invertebrates in a small Wisconsin stream. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, **57**, 155-161.
- ROOS T., 1957. Studies on upstream migration in adult streamdwelling insects. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, **38**, 167-193.
- SAWYER F. E., 1950. Studies of the sherry spinner. *Salm. Trout Mag.*, **129**, 110-114.
- SCHMIDT H. W., 1969. Tages- und jahresperiodische Driftaktivität der Wassermilben (*Hydrachnellae*, Acari). *Ecologia*, **3**, 240-248.
- SCOTT D. O., 1961. Effects of D.D.T. spraying on aquatic insects in the Bitterroot River. *Completion Report U. S. Forest Serv.* 1-15.
- SHELDON Q. L., 1968. Drift, growth, and mortality of juvenile sculpins in Sagehen Creek, California. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **97**, 4, 495-496.
- SCHERER E., 1962. Phototaktisches Verhalten von Fließwasserinsektenlarven. *Naturwissenschaften*, **49**, 20, 477-478.
- SCHÖNEMUND E., 1930. Eintagsfliegen oder Ephemeroptera. In DAHL'S, *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile*, **19**, 1-60, Jena.
- SCHUMACHER H., 1969. Kompensation der Abdrift von Köcherfliegen-Larven (Insecta, Trichoptera). *Naturwissenschaften*, **56**, 378.
- SCHUMACHER H., 1970. Untersuchungen zur Taxonomie, Biologie und Ökologie einiger Köcherfliegenarten der Gattung *Hydropsyche* PICR. (Insecta, Trichoptera). *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrol.*, **55**, 4, 511-557.
- SCHWARZ P., 1970. Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Setipalpia*-Arten (Plecoptera). *Arch. Hydrobiol.*, **67**, 1, 103-140.
- STEH R. W. C., BRANSON J. W., 1938. An ecological study of an intermittent stream. *Ecology*, **19**, 294-310.
- SURBER E. W., 1937. Rainbow trout and bottom fauna production in one mile of stream. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **66**, 193-202.
- SWIFT D. R., 1962. Activity cycles in the brown trout (*Salmo trutta* L.). I.- Fish feeding naturally. *Hydrobiologia*, **20**, 3, 241-247.
- SWIFT D. R., 1964. Activity cycles in the brown trout (*Salmo trutta* L.). II.- Fish artificially fed. *J. Fish. Res. Bd Canada*, **21**, 1, 133-138.
- TANAKA H., 1960. On the daily change of the drifting of benthic animals in stream, especially on the types of daily change observed in taxonomic groups of insects. *Bull. Freshwat. Fish. Res. Lab. Tokio*, **9**, 13-24.
- THIBAUT M., 1970. Le déplacement vers l'aval des Invertébrés benthiques dans les cours d'eau à Salmonidés. *Plaisir Pêche*, **135**, 13-16.
- THOMAS E., 1969. Die Drift von *Asellus coxalis septentrionis* HERBST. *Oikos*, **20**, 231-247.
- THOMAS E., 1970 a. Die Oberflächendrifting im Kaltisjokk. *Österreichs Fischerei*, **23**, 5/6, 101-110.
- THOMAS E., 1970 b. Die Oberflächendrifting eines lappländischen Fließgewässers. *Oikos*, suppl. **13**, 45-64.
- THOMAS E., 1970 c. Die Drift von Plecopterenlarven in Beziehung zum larvalen Wachstum und zur Schlüpfzeit. *Oikos*, suppl. **13**, 65-69.
- TOBIAS W., 1967. Zur Schlüpfrythmik von Köcherfliegen (Trichoptera). *Oikos*, **18**, 1, 55-75.
- TOBIAS W., THOMAS E., 1967. Die Oberflächendrifting als Indikator periodischer Aktivitätsverläufe bei Insekten. *Ent. Z. Frankf. a M.*, **77**, 14, 153-168.
- TRAYER S. R., 1925. Observations on the ecology of the mayfly, *Blasturus cupidus*. *Can. Ent.*, **57**, 211-218.
- TREHEN P., 1969. Contribution à l'écologie des Diptères Empidides. II. -Description et analyse écologique des différents comportements de vol et de parade chez plusieurs espèces du genre *Hilara* MEIGEN. *Rev. Comp. anim.*, **3**, 1-24.
- TUSA I., 1969. On the feeding of the brown trout (*Salmo trutta* n. *fario* L.) in the course of day and night. *Zool. Listy*, **18**, 3, 275-284.
- 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.
- ULMER G., 1927. Verzeichnis der deutschen Ephemeropteren und ihrer Fundorte. *Konowia*, **6**, 240-241.
- WATERS T. F., 1961. Standing crop and drift of stream bottom organisms. *Ecology*, **42**, 532-537.
- WATERS T. F., 1962 a. A method to estimate the production rate of a stream bottom invertebrate. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **91**, 3; 243-250.

- WATERS T. F., 1962 *b*. Diurnal periodicity on the drift of stream invertebrates. *Ecology*, **43**, 2, 316-320.
- WATERS T. F., 1964. Recolonization of denuded stream bottom areas by drift. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **93**, 311-315.
- WATERS T. F., 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams. *Ecology*, **46**, 3, 327-334.
- WATERS T. F., 1966. Production rate, population density and drift of a stream invertebrate. *Ecology*, **47**, 595-605.
- WATERS T. F., 1968. Diurnal periodicity in the drift of a day-active stream invertebrate. *Ecology*, **49**, 1, 152-153.
- WATERS T. F., 1969 *a*. Invertebrate drift ecology and significance to stream fishes. In T. H. Northcote (ed). *Symp. Salmon and Trout in streams*. Mac Millan Lectures in Fisheries, 121-134, Univ. British Columbia, Vancouver.
- WATERS T. F., 1969 *b*. Sub-sampler for dividing large samples of stream invertebrate drift. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 813-815.
- WENINGER G., 1968. Vergleichende Drift-Untersuchungen an niederösterreichischen Fließgewässern (Flysch-, Gneiss-, Kalk-formation). *Schweiz. Z. Hydrol.*, **30**, 138-185.
- WODESDALEK J. E., 1912. Natural history and general behaviour of the Ephemeridae nymphs *Hep-tagenia interpunctata* (SAY). *Ann. ent. Soc. Am.*, **5**, 31-40.
- WOJTALK T. A., WATERS T. F., 1970. Some effects of heated water on the drift of two species of stream invertebrates. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **99**, 4, 782-788.
- WOLFF P., 1947. Lax och Laxöring i Kävlingeån. *Skr. Svenska Lax -o. Laxöringsför.*, **1**, 79-84.

ANNEXE

Groupes ou espèces dont la dérive a été étudiée

D maximum de dérive le jour	l : larve
N maximum de dérive la nuit	n : nymphe
	i : imago

DIATOMÉES

(D)	MÜLLER-HAECKEL, 1966, 1970 ; MÜLLER-HAECKEL, MÜLLER, 1970.
-----	------------------------------------------------------------

ACHÈTES

(N)	{ <i>Herpobdella</i> <i>Glossiphonia</i>	BESCH, 1966.
-----	---------------------------------------------	--------------

OLIGOCHÈTES

(D)	MINSHALL, WINGER, 1968 ; MC LAY, 1968.
-----	----------------------------------------

TURBELLARIES

(N)	<i>Polycelis cornuta</i> DALY.	MÜLLER, 1966 <i>b</i> ; WENINGER, 1968.
	<i>Planaria gonocephala</i> DUG.	MÜLLER, 1966 <i>b</i> .
	<i>Dugesia</i>	MINSHALL, WINGER, 1968.

MOLLUSQUES

Ancylidae	{ <i>Ancylastrum fluviatile</i> (MÜLL.) <i>Potamopyrgus jenkinsi</i> SMITH. }	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> ; BAILEY, 1966.
-----------	----------------------------------------------------------------------------------	----------------------------------------

OSTRACODES, COPÉPODES

(D)	(N)	BISHOP, HYNES, 1969 <i>a</i> .
-----	-----	--------------------------------

AMPHIPODES

- (N) *Niphargus aquilex schellenbergi* KAR. MÜLLER *et al.*, 1963; MÜLLER, 1966 *b*; KÜRECK, 1967.
 (N) *Gammarus pulex* L. WOLF, 1947; MÜLLER, 1963 *a, b*, 1966 *a b*; BAILEY, 1966; LEHMANN, 1967; WENINGER, 1968; ELLIOTT, MINSHALL, 1968; MÜLLER-HAECKEL, MÜLLER, 1970; HUGHES, 1970.
 (N) *Gammarus limnaeus* SMITH. WATERS, 1961, 1962 *b* 1964; HOLT, WATERS, 1967.
 (N) *Gammarus zaddachi* SEXT. DENNERT *et al.*, 1969.

ISOPODES

- (N) *Asellus coxalis* DOLLF. (*septentrionis* HERBST) THOMAS, 1969.

HYDRACARIENS

- (D) MÜLLER, 1966 *b*; BESCH, 1966; ELLIOTT, 1967 *a*; ELLIOTT, MINSHALL 1968;
 (D) WENINGER, 1968; BISHOP, HYNES, 1969 *a*; SCHMIDT, 1969.

HÉMIPTÈRES

- Corixidae (N) *Hesperocorixa* WATERS, 1962 *b*.
 (N) *Callicorixa producta* REUT. TOBIAS, THOMAS, 1967.

ÉPHÉMÉROPTÈRES

- (i. D, l. N) MC LAY, 1968; ELLIOTT, 1967 *b*, 1968 *a*; BISHOP, HYNES, 1969 *a*.
 Siphonuridae *Ameletus inopinatus* ETN. ULFSTRAND, 1968; THOMAS, 1970 *b*.
Siphonurus lacustris ETN. THOMAS, 1970 *b*.
 Baetidae (N) *Baetis* spp. BERNER, 1959; WATERS, 1961; BESCH, 1966; MADSEN, 1966; ANDERSON, LEHMKUHL, 1968; MINSHALL, WINGER, 1968; PEARSON, FRANKLIN, 1968; ULFSTRAND, 1968; WENINGER, 1968; BISHOP, HYNES, 1969 *a*.
 (i. D) { *Baetis pumilus* BURM. } THOMAS, 1970 *a, b*.
 (sub i. D, l. N) { *Baetis macani* KIMM. }
 { *Baetis subalpinus* BGTSS. }
Baetis rhodani PICT. SCHERER, 1962; MÜLLER, 1965 *a*, 1966 *b*; ELLIOTT, 1967 *a, b*, 1968 *a*; ELLIOTT, MINSHALL, 1968; ULFSTRAND, 1968; THOMAS, 1970 *a, b*.
Baetis fuscatus L. ULFSTRAND, 1968.
 (sub i. D) *Baetis vernus* CURT. MÜLLER, 1965 *a*, 1966 *b*.
 (sub i. D) *Baetis niger* L. ELLIOTT, 1967 *a, b*; THOMAS, 1970 *b*.
Baetis scambus ETN. ELLIOTT, 1967 *a, b*; ELLIOTT, MINSHALL, 1968.
Baetis pumilus BURM. ELLIOTT, 1967 *a, b*; ELLIOTT, MINSHALL, 1968; ULFSTRAND, 1968.
Baetis vagans MC DUNNOUGH WATERS, 1962 *a, b*, 1964, 1966; HOLT, WATERS, 1967.
Baetis lapponicus BGTSS. ULFSTRAND, 1968.
 { *Baetis temporalis* }
 { *Baetis tricaudatus* } LEHMKUHL, 1968.
 { *Baetis parvus* }
 Heptageniidae *Centroptilum luteolum* MÜLL. THOMAS, 1970 *b*.
Rhythrogena sp. BAILEY, 1966.
Ecdyonurus sp. }

		<i>Ecdyonurus joernensis</i> B.	THOMAS, 1970 <i>b</i> .
		<i>Ecdyonurus venosus</i> F.	ELLIOTT, 1967 <i>b</i> , 1968 <i>a</i> ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968; WENINGER, 1968.
Leptophlebiidae		<i>Rhithrogena semicolorata</i> CURT.	<i>Idem</i> .
		<i>Heptagenia lateralis</i> (CURT.)	ELLIOTT, 1968 <i>a</i> .
		<i>Heptagenia sulphurea</i> MÜLL.	THOMAS, 1970 <i>b</i> .
		<i>Paraleptophlebia</i> spp.	ANDERSON, LEHMKUHL, 1968; BISHOP, HYNES, 1969 <i>a</i> ; LEHMKUHL, 1968.
		<i>Paraleptophlebia submarginata</i> ST.	THOMAS, 1970 <i>b</i> .
		<i>Leptophlebia vespertina</i> L.	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , <i>b</i> .
		<i>Leptophlebia marginata</i> L.	THOMAS, 1970 <i>b</i> .
EphemereIIDae		<i>Habroleptoides modesta</i> HAG.	THIBAUT, 1970.
		<i>Ephemerella</i> spp.	MINSHALL, WINGER, 1968; BISHOP, 1969; BISHOP, HYNES, 1969 <i>a</i> .
	(sub i. D)	<i>Ephemerella ignita</i> PODA	MADSEN, 1966; ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , <i>b</i> , 1968 <i>a</i> ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968.
Caenidae		<i>Ephemerella aurivillii</i> BGTSS.	ULFSTRAND, 1968.
		<i>Caenis</i> spp.	BISHOP, HYNES, 1969 <i>a</i> .
		<i>Stenonema</i> sp.	BISHOP, 1969.

PLÉCOPTÈRES

(i. D)

Taeniopterygidae	(N)	<i>Taeniopteryx</i> sp.	ELLIOTT, 1967 <i>b</i> ; THOMAS, 1970 <i>c</i> .
	(N)	<i>Brachyptera risi</i> MORT.	BISHOP, HYNES, 1969 <i>a</i> . ELLIOTT, 1967 <i>b</i> ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968.
Nemouridae	(N)	<i>Amphinemura</i> sp.	BISHOP, HYNES, 1969 <i>a</i> .
	(N)	<i>Amphinemura sulcicollis</i> STEPH.	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , <i>b</i> ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968; THOMAS, 1970 <i>b</i> .
	(i. D)	<i>Amphinemura standfussi</i> RIS.	TOBIAS, THOMAS, 1967; THOMAS, 1970 <i>a</i> , <i>b</i> , <i>c</i> .
		<i>Amphinemura borealis</i> MORT.	ULFSTRAND, 1968.
	(N)	<i>Protonemura meyeri</i> PICT.	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , <i>b</i> ; CHASTON, 1969 <i>a</i> .
	(N)	<i>Nemoura</i> spp.	ANDERSON, LEHMKUHL, 1968; MINSHALL, WINGER, 1968; BISHOP, HYNES, 1969 <i>a</i> .
	(N)	<i>Nemoura cambrica</i> STEPH.	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> .
Leuctridae		<i>Nemoura cinerea</i> RETZ	THOMAS, 1970 <i>b</i> .
	(N)	<i>Leuctra inermis</i> KMP.	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , <i>b</i> ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968.
	(N)	<i>Leuctra hippopus</i> KMP.	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , <i>b</i> ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968; ULFSTRAND, 1968; THOMAS, 1970 <i>a</i> , <i>c</i> .
	(N)	<i>Leuctra moselyi</i> MORT.	ELLIOTT, MINSHALL, 1968.
	(N)	<i>Leuctra nigra</i> OL.	<i>Idem</i> .
	(l. N, i. D)	<i>Leuctra fusca</i> L.	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> ; TOBIAS, THOMAS, 1967; ELLIOTT, MINSHALL, 1968; ULFSTRAND, 1968; THOMAS, 1970 <i>a</i> , <i>c</i> .
Capniidae	(N)	<i>Capnia</i> sp.	ANDERSON, LEHMKUHL, 1968.
	(N)	<i>Capnia vidua</i> KLP.	ELLIOTT, MINSHALL, 1968.
	(N)	<i>Capnia atra</i> MORT.	ULFSTRAND, 1968; THOMAS, 1970 <i>c</i> .
Perlodidae	(N)	<i>Allocapnia pygmaea</i> BURM.	BISHOP, HYNES, 1969 <i>a</i> .
		<i>Isoperla</i> sp.	BAILEY, 1966.
	(N)	<i>Isoperla grammatica</i> POD.	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , <i>b</i> ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968; ULFSTRAND, 1968.
		<i>Perlodes microcephala</i> PICT.	ELLIOTT, 1967 <i>b</i> .
	(N)	<i>Diura nanseni</i> KMP.	TOBIAS, THOMAS, 1967; ULFSTRAND, 1968; THOMAS, 1970 <i>c</i> .
Perlidae	(N)	<i>Phasganophora</i> sp.	BISHOP, 1969.
Chloroperlidae		<i>Siphonoperla burmeisteri</i> PICT.	THOMAS, 1970 <i>b</i> , <i>c</i> .
		<i>Chloroperla</i> sp.	BAILEY, 1966.
	(N)	<i>Chloroperla torrentium</i> PICT.	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , <i>b</i> ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968.

TRICHOPTÈRES

		(ND)	MÜLLER, 1966 <i>b</i> ; ANDERSON, 1967; ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , 1968 <i>b</i> , 1970; WENIN- GER, 1968; BISHOP, 1969; BISHOP, HYNES, 1969 <i>a</i> . BAILEY, 1966.
Polycentropodidae		<i>Polycentropus</i> sp.	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , 1968 <i>b</i> ; THOMAS, 1970 <i>b</i> (i.).
	(N)	<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (PICT.)	ELLIOTT, 1968 <i>b</i> .
	(i. N)	<i>Polycentropus kingi</i> MCL.	ELLIOTT, 1968 <i>b</i> .
	(N)	<i>Plectrocnemia conspersa</i> (CURT.)	ELLIOTT, MINSHALL, 1968, ELLIOTT, 1968 <i>b</i> .
Philopotamidae		<i>Philopotamus montanus</i> (DON.)	THOMAS, 1970 <i>a</i> , <i>b</i> ; ELLIOTT, 1968 <i>b</i> .
Hydropsychidae	(i. D, l. N)	<i>Hydropsyche</i> sp.	DENDY, 1944; BAILEY, 1966; SCHUMA- CHER, 1970.
	(N)	<i>Hydropsyche instabilis</i> (CURT.)	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , 1968 <i>b</i> ; ELLIOTT, MIN- SHALL, 1968.
	(i. D)	<i>Hydropsyche saxonica</i> MCL.	THOMAS, 1970 <i>a</i> , <i>b</i> .
Rhyacophilidae		<i>Agapetus</i> sp.	BAILEY, 1966.
Glossosomatinae	(D)	<i>Agapetus fuscipes</i> CURT.	ANDERSON, 1967; MÜLLER-HAECKEL, MÜLLER, 1970.
	(N)	<i>Glossosoma intermedium</i> KLAP.	WATERS, 1962 <i>b</i> ; ULFSTRAND, 1968.
Rhyacophilinae	(N)	<i>Rhyacophila dorsalis</i> CURT.	BAILEY, 1966; ANDERSON, 1967; MC LAY 1968, 1970; MINSHALL, WINGER, 1968. ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , 1968 <i>b</i> ; ELLIOTT, MIN- SHALL, 1968.
		<i>Rhyacophila munda</i> MCL.	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> , 1968 <i>b</i> .
		<i>Rhyacophila nubila</i> ZETT.	TOBIAS, THOMAS, 1967; ULFSTRAND, 1968.
Hydroptilidae	(N)	<i>Orthotrichia</i> sp.	BISHOP, HYNES, 1969 <i>a</i> .
		<i>Hydroptila</i> sp.	BAILEY, 1966.
		<i>Oxyethira albiceps</i>	MC LAY, 1970.
Odontoceridae		<i>Odontocerum albicorne</i> (SCOP.)	ELLIOTT, 1970.
Helicopsychidae	(D)	<i>Helicopsyche borealis</i> HAG.	BISHOP, HYNES, 1969 <i>a</i> .
Leptoceridae		<i>Leptocerus</i> sp.	BAILEY, 1966.
Lepidostomatidae		<i>Lepidostoma hirtum</i> FABR.	THOMAS, 1970 <i>b</i> .
Goeridae		<i>Silo pallipes</i> FABR.	THOMAS, 1970 <i>b</i> .
Brachycentridae	(D)	<i>Brachycentrus americanus</i> BANKS	DENDY, 1944.
		<i>Amiocentropus aspilus</i> (ROSS) (< 3 mm D, > 3 mm N)	WATERS, 1968.
		<i>Apatania stigmatella</i> (ZETT.)	ANDERSON, 1967.
Limnephilidae		<i>Apatania</i> sp.	ULFSTRAND, 1968.
(D, larvules N)		<i>Potamophylax cingulatus</i> (STEPH.)	<i>Idem</i> .
		<i>Drusus annulatus</i> (STEPH.)	ELLIOTT, 1970.
		<i>Anabolia nervosa</i> CURT.	ELLIOTT, 1970.
		<i>Halesus digitatus</i> (SCHRK.)	<i>Idem</i> .
		<i>Limnephilus</i> sp.	THOMAS, 1970 <i>b</i> .
	(i. N)	<i>Chaetopteryx sahlbergi</i> MCL.	WATERS, 1962 <i>b</i> .
		<i>Chaetopteryx villosa</i> (FABR.)	TOBIAS, THOMAS, 1967; THOMAS, 1970 <i>b</i> .
	(D)	<i>Psychoglypha alaskensis</i> (BANKS)	ELLIOTT, 1967 <i>a</i> .
	(D)	<i>Oligophlebodes sigma</i> MILNE	ANDERSON, 1967.
Sericostomatidae	(i. D)	<i>Sericostoma personatum</i> SPENCE	WATERS, 1968.
			THOMAS, 1970 <i>a</i> , <i>b</i> .

COLÉOPTÈRES

Parnidae	(D)		MC LAY, 1968.
Gyrinidae	(N)	<i>Gyrinus opacus</i> SAHLB.	TOBIAS, THOMAS, 1967.

Helmidae	(N)		BAILEY, 1966 ; BRUSVEN, 1970 ; MC LAY, 1970.
	(l. i. N)	<i>Helmis maugei</i> BEDEL	ELLIOTT, 1967 a ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968.
	(N)	<i>Limnius tuberculatus</i> P. MÜLL.	ELLIOTT, MINSHALL, 1968.

DIPTÈRES

Simuliidae			BISHOP, HYNES, 1969 a. ANDERSON, LEHMKUHL, 1968 ; PEARSON, FRANKLIN, 1968 ; ULFSTRAND, 1968 ; KÜRECK, 1969 ; MÜLLER-HAECKEL, MÜLLER, 1970.
	(n. D, i. D)	<i>Simulium</i> spp.	WATERS, 1962 ; ELLIOTT, 1967 a ; ELLIOTT, MINSHALL 1968 ; MINSHALL, WINGER, 1968 ; BISHOP, HYNES, 1969 a. MÜLLER, 1966 b ; WENINGER, 1968.
Chironomides	(N) (ND)	<i>Eusimulium costatum</i> FRIED.	BAILEY, 1966 ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968, MC LAY, 1968, 1970 ; MINSHALL, WINGER, 1968 ; ULFSTRAND, 1968 ; BISHOP, HYNES, 1969 a ; PETERKA, 1969 ; THOMAS, 1970 (i. N).
Orthocladinae			ANDERSON, LEHMKUHL, 1968.
	(l. N, i. D)	<i>Diamesa arctica</i> (BOH.)	KÜRECK, 1966.
Tipulidae			BAILEY, 1966.
Dixidae	(N)		WATERS, 1962 b ; ELLIOTT, 1967 a ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968.

POISSONS

	(N)	<i>Cottus</i>	CLEMENS, LINDSEY, 1959 ; HEARD, 1965 ; SHELDON, 1968.
	(juv. N)	<i>Salmo trutta</i> L.	ELLIOTT, 1966 ; ELLIOTT, MINSHALL, 1968 ; MÜLLER, 1970 b.