

Flux des particules grossières de matière organique allochtone et autochtone dans un bras mort du Rhône

H. Chergui

Volume 2, numéro 4, 1989

URI : <https://id.erudit.org/iderudit/705043ar>

DOI : <https://doi.org/10.7202/705043ar>

[Aller au sommaire du numéro](#)

Éditeur(s)

Université du Québec - INRS-Eau, Terre et Environnement (INRS-ETE)

ISSN

0992-7158 (imprimé)

1718-8598 (numérique)

[Découvrir la revue](#)

Citer cet article

Chergui, H. (1989). Flux des particules grossières de matière organique allochtone et autochtone dans un bras mort du Rhône. *Revue des sciences de l'eau*, 2, (4), 565-585. <https://doi.org/10.7202/705043ar>

Résumé de l'article

Les flux de matière organique particulaire allochtone et autochtone ont été suivis dans la Lône des Pêcheurs. Leur estimation quantitative et qualitative rend compte de l'impact de l'écotone rives sur le fonctionnement du système aquatique. Dans ce bras mort, les apports allochtones semblent plus importants que dans d'autres systèmes, comme les ruisseaux forestiers mentionnés par la littérature.

Pour l'estimation des flux de matière organique particulaire nous avons utilisé, comme moyen d'échantillonnage, des bacs de plastique rectangulaires déposés sur le fond; en plus nous avons procédé à des prélèvements par benne.

Le plus grand apport de feuilles terrestres a lieu en novembre, le plus grand apport de bois et autres débris en avril et dans les mois qui suivent, probablement par suite des crues. Au niveau de la lône, on note une différence entre les parties amont et aval.

A surface égale, les apports grossiers (feuilles mortes et bois) sont plus abondants en amont, les éléments en voie de désintégration sont, au contraire, plus nombreux en aval. Cette différence est principalement due à la proportion des rives par rapport à la surface du plan d'eau et probablement aussi à la vitesse de dégradation de ces apports dans les deux stations. Ceci nous amène donc à penser qu'il existerait un gradient décroissant de matière organique grossière de l'amont de la lône vers l'aval.

La biocénose aquatique est alimentée d'abord par les macrophytes immergés à décomposition rapide (été, automne), puis par les feuilles terrestres et les macrophytes émergés (hiver, printemps).

L'analyse de la structure des invertébrés aquatiques montre la relation entre ces apports, particulièrement les feuilles mortes, et la biomasse des dilacérateurs et des collecteurs.

Flux des particules grossières de matière organique allochtone et autochtone dans un bras mort du Rhône

The flow of coarse particulate
allochthonous and autochthonous organic matter
in a side arm of the River Rhone

H. CHERGUI

RÉSUMÉ

Les flux de matière organique particulaire allochtone et autochtone ont été suivis dans la Lône des Pêcheurs. Leur estimation quantitative et qualitative rend compte de l'impact de l'écotone rives sur le fonctionnement du système aquatique. Dans ce bras mort, les apports allochtones semblent plus importants que dans d'autres systèmes, comme les ruisseaux forestiers mentionnés par la littérature.

Pour l'estimation des flux de matière organique particulaire nous avons utilisé, comme moyen d'échantillonnage, des bacs de plastique rectangulaires déposés sur le fond ; en plus nous avons procédé à des prélèvements par benne.

Le plus grand apport de feuilles terrestres a lieu en novembre, le plus grand apport de bois et autres débris en avril et dans les mois qui suivent, probablement par suite des crues. Au niveau de la lône, on note une différence entre les parties amont et aval.

A surface égale, les apports grossiers (feuilles mortes et bois) sont plus abondants en amont, les éléments en voie de désintégration sont, au contraire, plus nombreux en aval. Cette différence est principalement due à la proportion des rives par rapport à la surface du plan d'eau et probablement aussi à la vitesse de dégradation de ces apports dans les deux stations. Ceci nous amène donc à penser qu'il existerait un gradient décroissant de matière organique grossière de l'amont de la lône vers l'aval.

La biocénose aquatique est alimentée d'abord par les macrophytes immergés à décomposition rapide (été, automne), puis par les feuilles terrestres et les macrophytes émergés (hiver, printemps).

L'analyse de la structure des invertébrés aquatiques montre la relation entre ces apports, particulièrement les feuilles mortes, et la biomasse des dilacérateurs et des collecteurs.

Mots clés : *écotone rives, matière organique particulaire allochtone, matière organique particulaire autochtone, bras mort, faune benthique.*

SUMMARY

This study concerns a side arm of the River Rhone, 20 km upstream from the city of Lyons, southeastern France. The arm opens into the channel of the river downstream, but it is closed and fed by groundwater upstream. Terrestrial particulate organic matter enters the water through the ecotone of the banks. This flow and that of carbon, nitrogen and phosphorus were measured, using sediment traps and a grab, by the monthly sedimentation of allochthonous organic matter on the bottom, corrected for the time of exposure under the water. The input seemed to be somewhat greater than in the temperate woodland streams described in the literature.

The greatest input of terrestrial leaves occurred in November, the greatest input of wood and other debris in April, presumably as a consequence of the flooding of the undergrowth. The arm was narrower upstream than downstream (respectively 10-25 and 60-80 m in width). Though the banks were equally and densely forested, the bottom sediment received more coarse particulate matter upstream, and this matter was equally distributed. In contrast, less organic matter was deposited along the banks downstream and still less in the middle of the arm, where partially decomposed matter was more abundant. These differences may be explained by the ratio between the banks and the water area, by a certain transport during the floods, and by the faster processing of particulate matter closer to the channel. Hence there seems to be a decreasing gradient of particulate organic matter as one goes downstream along the arm.

The heterotrophic communities in the arm were fed successively by the decay of autochthonous submerged macrophytes such as *Potamogeton* in summer and autumn, then by that of terrestrial

leaves (mostly alder, poplar and willow with respectively fast, medium and slow processing velocities) and emergent macrophytes such as *Phragmites*, during winter and spring.

A comparison of invertebrate biomass and community structure shows that shredders and collectors are more numerous in winter and spring, while terrestrial leaves are being processed.

Key-words : *ecotone of the banks, allochthonous particulate organic matter, autochthonous particulate organic matter, side arm, benthic fauna.*

INTRODUCTION

Les apports de matière organique allochtone, constitués de feuilles mortes, de brindilles, de débris de bois et autres débris organiques d'origine terrestre en provenance de la végétation riveraine, constituent une source d'énergie et de matière organique détritique très importante pour les écosystèmes aquatiques (HYNES 1975, HALL et BAKER 1977, SEDELL et TRISKA 1977, SAUNDERS 1980, BIRD et KAUSHIK 1981, SEDELL et LUCHESSA 1982, TRISKA *et al.* 1982, CUMMINS *et al.* 1983, SEDELL et FROGGATT 1984).

Dans les petits ruisseaux forestiers, la mesure quantitative de ces apports a fait l'objet de plusieurs investigations (FISHER et LIKENS 1973, PETERSEN et CUMMINS 1974, POST et CRUZ 1977, CRUZ et POST 1977, BILBY et LIKENS 1980), de même que leur rôle dans l'écologie du système (NELSON et SCOTT 1962, DARNELL 1964, MINSHALL 1967, COFFMAN *et al.* 1971, KAUSHIK et HYNES 1971). HYNES (1970) considère que ces apports allochtones sont d'une importance capitale dans la productivité totale des environnements lotiques. NELSON et SCOTT (1962) trouvent dans la rivière du Middle Oconee en Géorgie que ces apports constituent 66 % de la totalité du matériel consommé par les consommateurs primaires. De même, MINSHALL (1967) estime que les détritiques feuillus d'origine allochtone constituent une source de nourriture plus importante que la composante autochtone du système dans le Morgan Creek (Kentucky).

Dans les grands systèmes fluviaux, vu la complexité de leur structure (interrelations fonctionnelles entre le chenal principal, ses chenaux secondaires et ses bras morts) et les échanges d'énergie et de matière organique qui peuvent se faire entre les différents compartiments du système, peu d'études se sont intéressées à évaluer la part de la production alimentée par ces apports allochtones (MATHEWS et KOWALCZEWSKI 1969).

Dans le cadre des diverses études menées sur le grand fleuve Rhône, il conviendrait de mieux cerner l'origine des flux d'énergie qui le traversent : flux de l'amont vers l'aval (dérive) et/ou latéraux (par les rives du fleuve ou des bras morts). Dans cette étude, nous commencerons par une évaluation quantitative et qualitative des apports allochtones végétaux dans l'un des compartiments du système : les bras morts, qui constituent une réserve de matière organique détritique (CHERGUI et PATTEE, sous presse). Nous essayerons, ensuite, de voir le rôle de ces

apports dans le maintien des communautés benthiques, en comparant l'évolution de la biomasse des invertébrés aquatiques (alimentés par cette source d'énergie) et les entrées mensuelles de matière organique au système.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Echantillonnage des apports de matière organique végétale

L'un des problèmes majeurs de l'estimation des apports allochtones aux eaux douces est leur échantillonnage. L'estimation de ces apports nécessiterait un échantillonnage tridimensionnel : apports verticaux (chute des feuilles à partir de la végétation riveraine), apports longitudinaux (apports de l'amont à l'occasion de la dérive), apports latéraux (tout ce qui est transporté latéralement, soit par le vent, soit au moment des crues).

Que ce soit pour les apports verticaux, longitudinaux ou latéraux, le matériel végétal allochtone finit, tôt ou tard, par tapisser le fond du système. Notre idée était donc de n'échantillonner que ce qui parvient sur le fond et qui constitue en fait la résultante des trois apports (verticaux, latéraux et longitudinaux). Ceci pose évidemment quelques problèmes pratiques, mais donne une image représentative de ce qui parvient réellement dans les eaux.

Comme outil d'échantillonnage, nous avons utilisé des bacs de plastique rectangulaires de 50 x 30 x 10 cm posés sur le fond. Ces bacs sont percés sur les côtés, ce qui permet de chasser l'eau au moment de leur retrait. Chaque bac est lesté afin d'éviter qu'il ne flotte, puis attaché à l'aide de fils de nylon très résistants (résistance du fil 20 kg) à la végétation riveraine. La disposition des fils et l'équilibrage des bacs permet leur retrait de l'eau sans les renverser.

En plus de l'échantillonnage par ces bacs, nous avons procédé à des prélèvements par benne (15 x 15 cm d'ouverture).

Cette étude a été réalisée dans un bras mort ouverts sur le fleuve : la lône des Pêcheurs (coordonnées I.G.H. Montluel 815,4 x 2093,9), d'une longueur d'environ 2 km et d'une profondeur moyenne de 1 à 2 m. L'eau y paraît stagnante la plupart du temps, mais nous utiliserons les termes amont et aval par analogie avec le sens de l'écoulement dans le chenal principal. La lône est alimentée par deux types d'eaux : en amont l'eau phréatique (nappe phréatique environnante tributaire du sous-écoulement du Rhône), en aval l'eau du fleuve. Ce bras mort longe le Rhône sur sa rive gauche et y débouche à l'amont immédiat du barrage E.D.F. de Jons. Il subit donc, non seulement les fluctuations naturelles du fleuve, mais aussi celles provoquées par les manoeuvres de ce barrage. Ces variations du niveau peuvent y induire des courants de flux et de reflux.

Un gradient de la teneur en carbone organique particulière affecte les couches superficielles des sédiments selon l'axe longitudinal de la lône, depuis le secteur aval influencé par les alluvions détritiques du Rhône à faible teneur en matière organique (< 2 % de carbone orga-

nique, effet de confluence) jusqu'à la zone amont où la présence d'abondants hélrophytes et hydrophytes se conjugue au rétrécissement du chenal pour favoriser l'édification d'un sol tourbeux. Les nombreuses études dont le secteur a fait l'objet sont résumées dans ROUX *et al.* 1982.

Deux stations ont été retenues dans cette lône (figure 1) :

- Le Gué, situé aux 2/3 supérieurs de la lône, station d'une longueur de 400 m et d'une largeur de 10 à 25 m. Sur le fond vaseux poussent des *Ceratophyllum demersum*. Les Potamots (*Potamogeton natans*) et les Phragmites (*Phragmites communis*) sont abondants ; la nupharaie s'y trouve représentée par *Nuphar luteum* et *Nymphaea alba*. Cette station est particulièrement soumise aux courants d'équilibrage entre la lône et le cours principal du Rhône.

- La Ferrande, station la plus proche du confluent avec le Rhône. Elle possède un chenal d'eau libre bordé de barres de Phragmites sur la rive gauche.

La campagne de prélèvements s'étend de décembre 1986 à décembre 1987. Les points sont répartis comme suit (figure 1) :

- Dans le Gué, nous avons utilisé les bacs comme moyen d'échantillonnage. Ceux-ci sont disposés en deux séries : une première série (10 bacs) est située à 2 m de la rive sud densément boisée (la distance séparant deux bacs successifs étant de 10 m), et une deuxième série est située à 5 m de la rive. Nous avons également utilisé une benne à titre de comparaison.

- Dans la Ferrande, vu la largeur du plan d'eau (60 à 80 m), nous avons utilisé la benne comme moyen d'échantillonnage. Les points de prélèvement (représentant chacun une surface équivalente à celle d'un bac, soit 7 coups de benne) sont disposés au hasard, mais également en deux séries : une première près de la rive (à une distance de 1 à 3 m) et une deuxième loin de la rive (à une distance variant de 20 à 30 m).

La profondeur de l'eau aux points d'échantillonnage variait entre 0,5 et 1 m dans le Gué et entre 0,2 et 1 m dans la Ferrande.

Les bacs, au nombre de 15 à 20, sont laissés sur le fond du Gué pendant un mois, après lequel ils sont relevés. Leur contenu est recueilli, puis ils sont remis en place. Dans la Ferrande, les prélèvements à la benne ont lieu avec la même fréquence, à des emplacements repérés sur le terrain par des piquets de bois plantés dans le sédiment ; afin de ne recueillir que les éléments sédimentés pendant un mois, chacun des emplacements avait été soigneusement dégagé avec un balai métallique au début du travail, puis dès la réalisation de chaque prélèvement.

Le contenu de chaque bac et de chaque benne est vidé dans un sac de plastique étanche et numéroté.

Une fois arrivé au laboratoire, le contenu de chaque sac est traité comme suit :

- Séparation du matériel échantillonné en 4 catégories : feuilles terrestres - débris et brindilles de bois - algues, mousses et macrophytes aquatiques - autres débris.

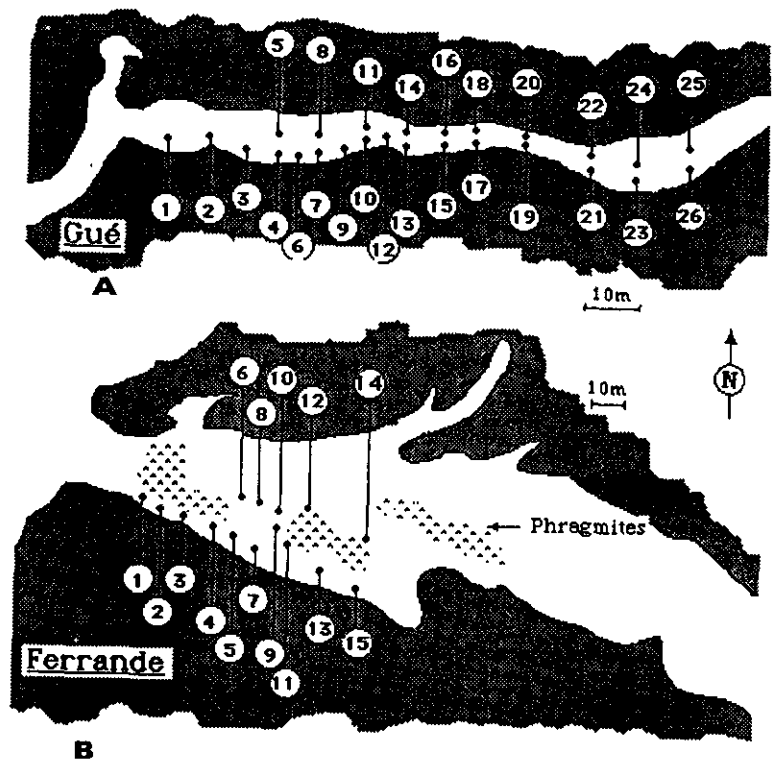
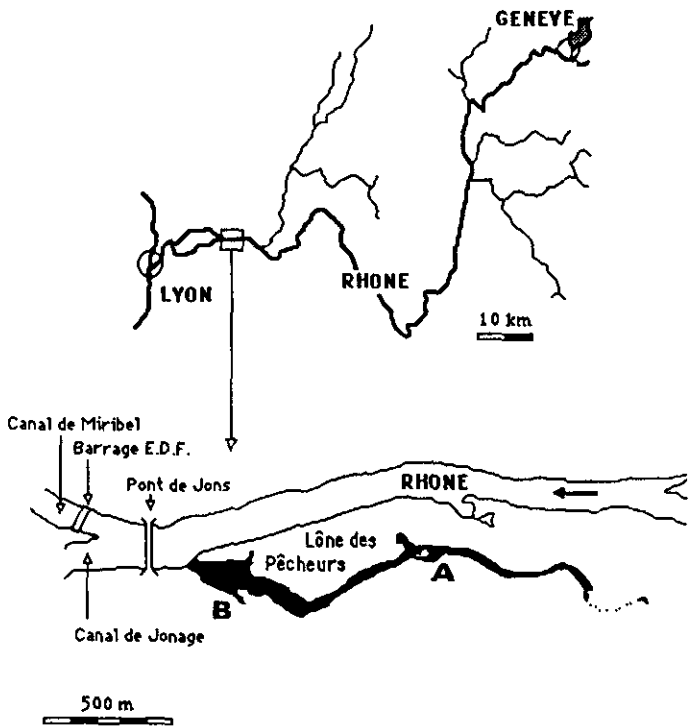


Figure 1. - Disposition des points de prélèvement dans la Lône des Pêcheurs.

Figure 2. - Location of the sampling points in the side arm called Lône des Pêcheurs.

- Lavages répétés afin d'éliminer les grains de sable et le limon.
- Séchage du matériel échantillonné à l'étuve à 40 °C pendant 48 heures.
- Pesée à 0,2 mg près, de chaque catégorie après passage dans un dessiccateur.
- Pour la composante foliaire, les espèces dominantes sont triées, identifiées et pesées séparément.

Afin de permettre une comparaison quantitative des apports dans les deux stations, 6 points ont été échantillonnés à la benne dans le Gué, en même temps que les 6 prélèvements par les bacs. Des comparaisons statistiques (analyse de variance) entre les deux techniques d'échantillonnage réalisées simultanément dans le Gué pendant un an, ont permis de constater que :

- Au niveau des composantes foliaire allochtone et "autres débris", il n'existe aucune différence significative ($p = 0,901$ et $0,981$ respectivement) entre l'échantillonnage par la benne et l'échantillonnage par les bacs.
- Au niveau du bois, il existe des différences significatives ($p = 0,012$) entre la benne, qui sous-estime cette composante à 30 %, et les bacs. Ceci est certainement dû aux faibles dimensions de la benne, incapable d'échantillonner les grands débris de bois.
- Au niveau de la composante autochtone, il existe également des différences significatives ($p = 0,043$) entre la benne et les bacs. La benne donne une surestimation de 20 %. En effet, dans les bacs, on ne récolte que ce qui tombe réellement sur le fond, alors qu'avec la benne on risque, en plus, d'arracher certaines espèces de macrophytes, d'algues ou de mousses qui peuvent pousser sur le fond entre deux périodes d'échantillonnage.

Dans la comparaison des deux stations, nous avons utilisé un coefficient correctif afin de tenir compte des apports de bois et d'éléments autochtones qui auraient pu être échantillonnés par les bacs dans la Ferrande. Ce coefficient a été appliqué à la Ferrande après avoir été calculé comme suit :

pour le bois : $P_b = P_B - 0,3 P_B$ soit $P_b = 1/0,7 P_b$
 pour les éléments autochtones : $P_b = P_B + 0,2 P_B$ soit $P_b = 1/1,2 P_b$
 avec P_B = poids qui aurait pu être prélevé par les bacs et P_b = poids prélevé par la benne.

Estimation des apports de matière organique et d'azote, de phosphore et de carbone

Les prélèvements étant effectués tous les mois, le séjour moyen des échantillons est donc de deux semaines.

Afin d'estimer de manière quantitative les apports allochtones et les éléments autochtones, nous avons tenu compte du pourcentage moyen du poids perdu pendant leur séjour dans l'eau. Pour les feuilles, dont on connaît la courbe de décomposition (CHERGUI et PATTEE, sous presse),

ce pourcentage perdu pendant un séjour de deux semaines dans l'eau, a été calculé pour chacune des 3 espèces majeures et ajouté à la quantité échantillonnée. Il est de 12,8, 10,3 et 7,3 % pour l'Aulne, le Peuplier et le Saule respectivement. Pour les autres composantes (sauf le bois dont la décomposition est très lente) un pourcentage moyen de 15 %, tenant compte de la rapidité de dégradation des éléments autochtones, a été pris en compte.

La contribution des principales espèces de feuilles (Aulne, Peuplier et Saule) dans le budget d'azote, de phosphore et de carbone du système est déterminée approximativement, par évaluation de leurs poids au moment où ils parviennent dans l'eau (en tenant compte pour chaque espèce du pourcentage du poids perdu pendant son séjour dans l'eau) et par évaluation de leur contenu moyen en ces éléments à cette date. L'azote total avait été déterminé par la méthode Kjeldahl, le phosphore total par colorimétrie après minéralisation (RODIER 1984), et enfin le carbone organique total avec un analyseur de type DC 80 DOHRMANN/XERTEX.

Etude de la faune benthique

Parallèlement à l'estimation des apports, nous avons procédé à un échantillonnage de la faune aquatique à l'aide de substrats artificiels de ficelle, analogues à ceux utilisés par RICHARDOT-COULET *et al.* (1986) et posés sur le fond. Ces substrats sont constitués d'une enveloppe de grillage plastifié (25 x 10 x 5 cm, mailles : 2 cm) contenant chacun une même quantité de corde. Le temps de pose a été fixé à un mois, d'une part pour faire coïncider la date des prélèvements des apports végétaux et ceux de la faune, et d'autre part pour permettre une large colonisation des substrats par la macrofaune aquatique. Chaque substrat est maintenu en place par un fil de nylon relié à un élément fixe du rivage (branchage). Au moment de son retrait de l'eau, il est immédiatement glissé dans un sac de plastique étanche afin d'éviter le départ de la faune benthique. Le matériel contenu dans le substrat est prélevé par rinçage le jour-même au laboratoire. Une fois la macrofaune identifiée, tous les individus sont pesés, après un séjour de 24 heures à l'étuve à 110° C.

RÉSULTATS

Débit

La courbe du débit (figure 2) est construite à partir des valeurs moyennes journalières communiquées par E.D.F.. L'année d'étude (86-87) se révèle être une année moyenne, sans crue spectaculaire, ni étiage sévère. Le niveau le plus élevé est atteint en juin ($2235 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), le plus faible en août ($260 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$).

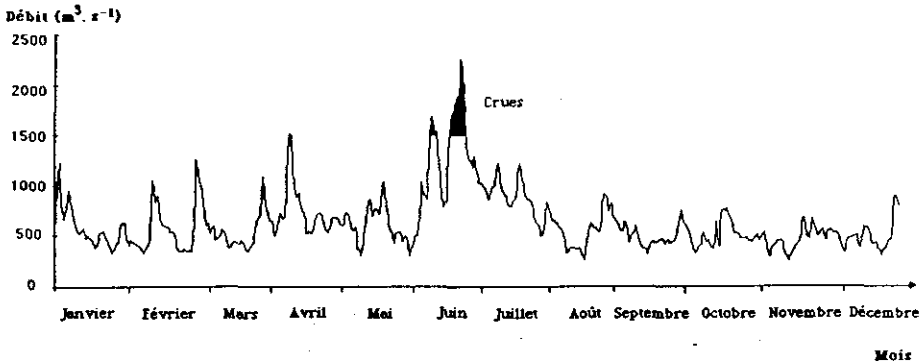


Figure 2. - Débits journaliers du Rhône enregistrés au niveau de Jons (1987). La zone en noir indique les débits pour lesquels le secteur de la Lône est entièrement repris par le fleuve.

Figure 2. - Daily discharge of the Rhone in the Jons district (1987). The black zone indicates the discharge for which the river flows over its banks and over the arm.

Apports bruts de matière organique végétale

Les apports mensuels de matière organique allochtone, constitués essentiellement de feuilles mortes et de débris de bois, sont résumés dans les figures 3 et 4. Le tableau 1 donne la liste des espèces arbustives les plus représentées dans les prélèvements. L'Aulne, le Peuplier et le Saule, en plus du Hêtre dans la Ferrande, sont les plus souvent récoltés, quel que soit le point de prélèvement. Ils colonisent effectivement les berges et les versants. Etant donné la contribution majeure de ces espèces (87 % à 90 % des apports feuillus dans la Ferrande et le Gué respectivement), nous considérons comme mineures les autres espèces.

Tableau 1. - Principales espèces feuillues récoltées dans le Gué et la Ferrande.

Table 1. - The main species of leaves found in the Ford (upstream station) and the Ferrande (downstream station).

Gué	Ferrande
Aulne (<i>Alnus glutinosa</i>)	Aulne (<i>Alnus glutinosa</i>)
Peuplier (<i>Populus nigra</i>)	Peuplier (<i>Populus nigra</i>)
Saule (<i>Salix</i> sp.)	Hêtre (<i>Fagus sylvatica</i>)
Aubépine (<i>Crataegus</i> sp.)	Saule (<i>Salix</i> sp.)
Cornouiller (<i>Cornus</i> sp.)	Fusain (<i>Evonymus europaeus</i>)
Clématite (<i>Clematis</i> sp.)	Tilleul (<i>Tilia</i> sp.)
Frêne (<i>Fraxinus</i> sp.)	
Chèvrefeuille (<i>Lonicera</i> sp.)	
Noisetier (<i>Corylus</i> sp.)	

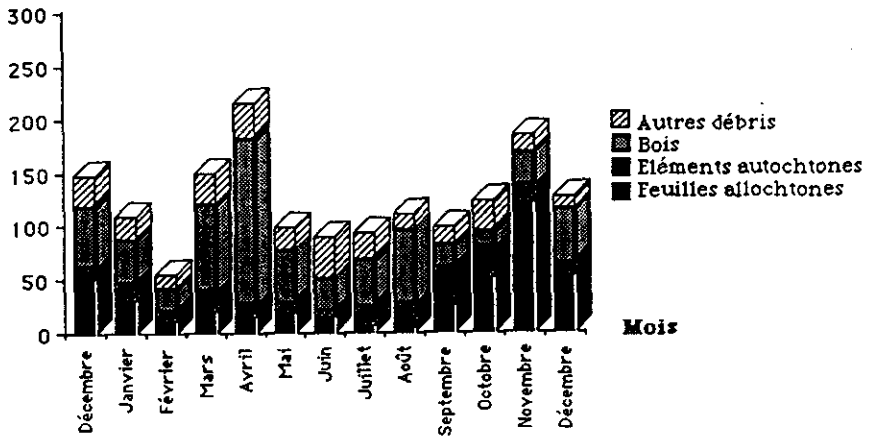
P.S (g. m⁻²)

Figure 3. - Dépôts mensuels moyens de matière organique végétale à la station Gué (année 1987).

P.S. : Poids sec.

Figure 3. - Mean monthly deposit of plant organic matter (other debris, wood, autochthonous matter, allochthonous leaves) in the upstream station of the side arm (1987).

P.S. : Dry weight.

Dans le Gué, l'allure générale de la courbe exprimant les apports de matière organique végétale au système (figure 3) montre une évolution saisonnière assez marquée. Ils sont plus importants en automne et au printemps, avec des pics atteignant 216 et 183 g.m⁻² en avril et en novembre respectivement.

La figure 4 montre que le pic de novembre est dû essentiellement à la chute des feuilles qui atteignent 120,8 g.m⁻². Le second pic, enregistré au mois d'avril, est dû aux apports de débris de bois (154,2 g.m⁻²). Ceux-ci proviennent, sans doute, d'une part de la chute des branchages à partir de la végétation riveraine, et d'autre part de l'effet de la crue printanière (1500 m³.s⁻¹).

La composante autochtone, constituée essentiellement de macrophytes aquatiques, d'algues et de mousses, est relativement faible de décembre 1986 jusqu'à juin 1987 (avec des valeurs variant de 8,1 à 19,5 g.m⁻²). A partir de fin juin, la quantité de macrophytes aquatiques morts récoltée dans les bacs commence à augmenter pour atteindre un pic de 34,8 g.m⁻² au mois de septembre. Cette période (fin été - début automne) correspond en effet à la période de sénescence des macrophytes dans les stations étudiées. Le peuplement périphytique récolté (Algues et Mousses) est plus diversifié et important pendant la période froide (de décembre à mars) et plus pauvre pendant la période chaude. Cette situation pourrait être liée à la chute des feuilles de la strate arborescente de la ripisylve dont la décomposition doit entraîner un enrichissement de l'eau en sels nutritifs capable de favoriser le développement, en hiver, d'une couverture algale plus dense. En été, la faible pénétration de la lumière (surtout au niveau des points de pré-

lèvements proches de la rive), conséquence de la densité du couvert végétal, inhibe la prolifération des communautés d'algues.

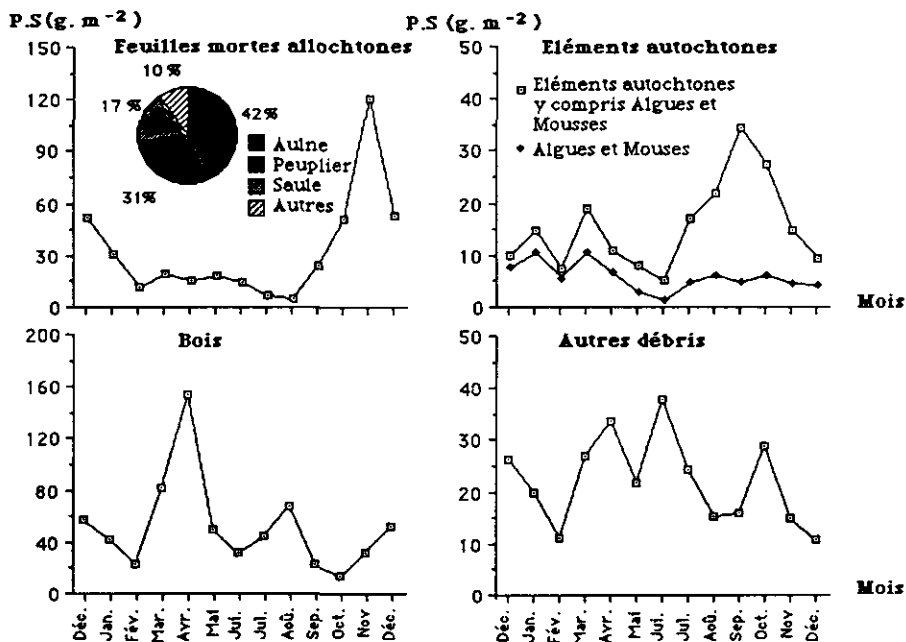


Figure 4. - Détail des dépôts mensuels à la station Gué.
P.S. : Poids sec.

Figure 4. - The different categories of deposit in the upstream station. Allochthonous dead leaves (alder, poplar, willow and other species), autochthonous matter (total deposit, algae and moss alone), wood, other debris.
P.S. : Dry weight.

La composante "autres débris", constituée à la fois d'éléments allochtones et autochtones plus ou moins décomposés (tiges, racines, fruits, débris de feuilles non identifiés), pourrait être influencée par les débits du Rhône : les deux principaux pics (33,7 et 37,9 g.m⁻²) enregistrés à la fin des mois d'avril et de juin, correspondent aux deux grandes crues subies par cette station. Rappelons que, pour des valeurs de débit supérieures à 1500 m³.s⁻¹, le secteur de la Lône des Pêcheurs est entièrement repris par les eaux du fleuve. Ceci laisse supposer l'existence de flux d'échange de matière organique végétale entre le sous-bois du lit majeur, les bras morts du fleuve et son chenal principal.

Dans la Ferrande, bien que les prélèvements soient faits d'une manière différente de celle du Gué (utilisation de la benne comme moyen d'échantillonnage au lieu des bacs), les apports organiques végétaux semblent suivre une évolution comparable (figure 5).

La composante foliaire allochtone est faible durant toute l'année, sauf en automne où elle atteint un pic de 62,2 g.m⁻² au mois de novembre (figure 6). Les débris de bois montrent une distribution saisonnière

assez régulière avec des valeurs plus élevées au mois d'avril (62,8 g.m⁻²). La composante autochtone, constituée en grande partie par des phragmites (tiges et feuilles), relativement abondants dans cette station, est plus importante en fin d'été (28,0 et 33,8 g.m⁻² en septembre et octobre respectivement). Enfin, comme dans le Gué, la composante "autres débris" est fortement liée aux débits du Rhône : les forts apports enregistrés fin avril et fin juin (49,2 et 52,4 g.m⁻² respectivement) coïncident avec les grandes crues du fleuve.

P.S (g. m⁻²)

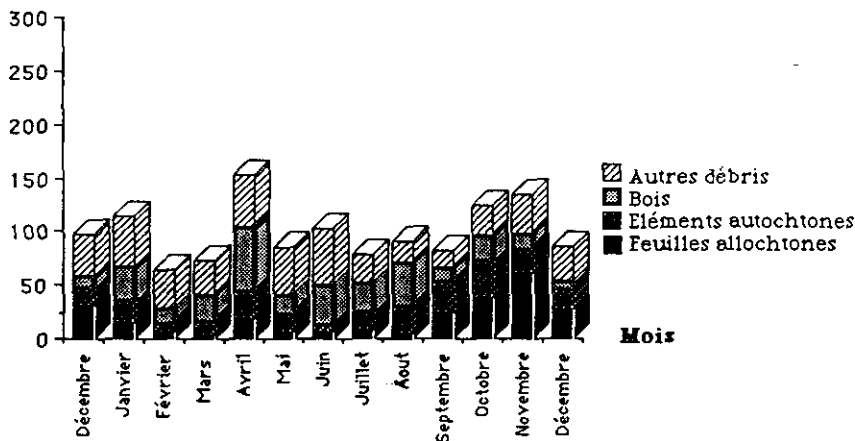


Figure 5. - Dépôts mensuels de matière organique végétale à la station Ferrande (année 1987).
P.S. : Poids sec.

Figure 5. - Mean monthly deposit of plant organic matter in the downstream station of the side arm (1987). Same captions as in Figure 3.
P.S. : Dry weight.

Comparaison des deux stations (figure 7) après correction des données de la Ferrande comme indiqué dans les méthodes

Les apports allochtones sont légèrement plus importants dans le Gué que dans la Ferrande. Les moyennes mensuelles relatives dans le Gué et la Ferrande sont respectivement de l'ordre de 33 et 20 g.m⁻² pour les feuilles mortes, 52 et 34 g.m⁻² pour le bois.

Si on compare, d'une station à l'autre, les points de prélèvement situés près de la rive, on note une différence au niveau des apports allochtones (feuilles mortes et bois) entre le Gué (où les apports moyens mensuels sont de l'ordre de 91 g.m⁻²) et la Ferrande (68 g.m⁻²).

Dans la station Gué, les apports de feuilles d'une part et de bois d'autre part, se répartissent de façon relativement homogène sur tout le fond et on ne note aucune différence entre les points situés à 2 m de la rive (moyenne mensuelle relative = 37,6 g.m⁻² pour les feuilles

et 53,8 g.m⁻² pour le bois) et ceux situés à 5 m (moyenne mensuelle relative = 31,0 g.m⁻² pour les feuilles et 50,0 g.m⁻² pour le bois). Dans cette station, la largeur du plan d'eau ne dépasse par 10 m et la proportion des rives est relativement importante par rapport à la surface du plan d'eau.

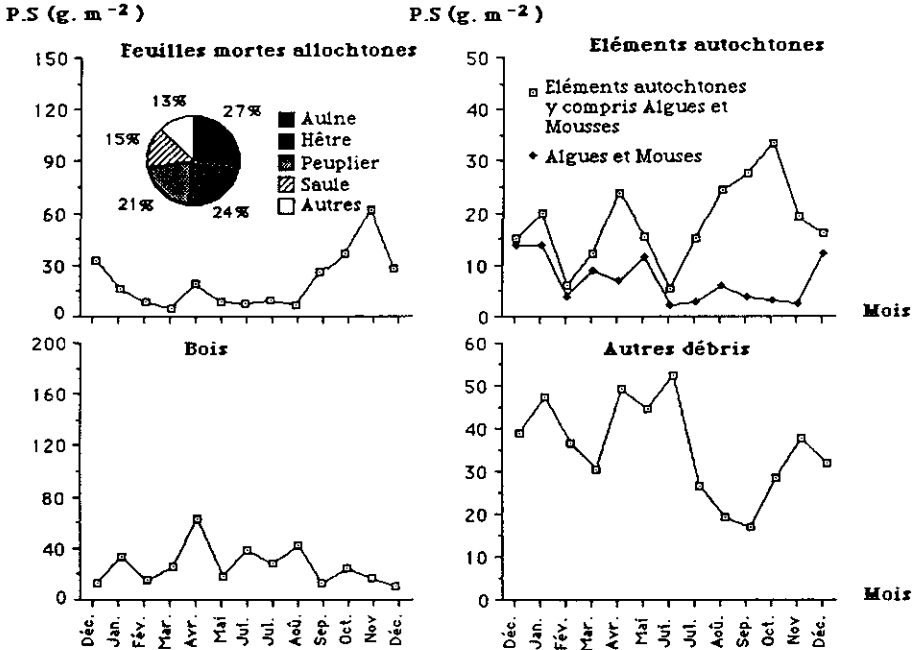


Figure 6. - Détail des dépôts mensuels moyens à la station Ferrande.

P.S. : Poids sec.

Figure 6. - The different categories of deposit in the downstream station. Same captions as in Figure 4.

P.S. : Dry weight.

Dans la Ferrande au contraire, on note une nette différence, surtout au niveau de la composante foliaire, entre les points situés près de la rive (où la moyenne mensuelle relative des apports de feuilles est de l'ordre de 28,0 g.m⁻²) et ceux situés loin de la rive (12,0 g.m⁻²). Par contre pour le bois, aucune différence significative n'est enregistrée.

Au niveau de la composante autochtone, aucune différence n'est enregistrée entre les deux stations. La composante "autres débris", constituée de débris organiques végétaux plus ou moins décomposés, semble nettement plus abondante dans la Ferrande que dans le Gué.

On note donc des différences entre les parties amont et aval de la lône en ce qui concerne les apports par unité de surface :

- Les apports allochtones (feuilles mortes et bois) qui constituent la matière organique grossière du système, sont plus abondants dans le Gué, station la plus éloignée du fleuve.

- Les détritits plus ou moins décomposés, qui évoluent vers la matière organique fine, sont, au contraire, plus abondants dans la Ferrande, station la plus proche du chenal principal du fleuve.

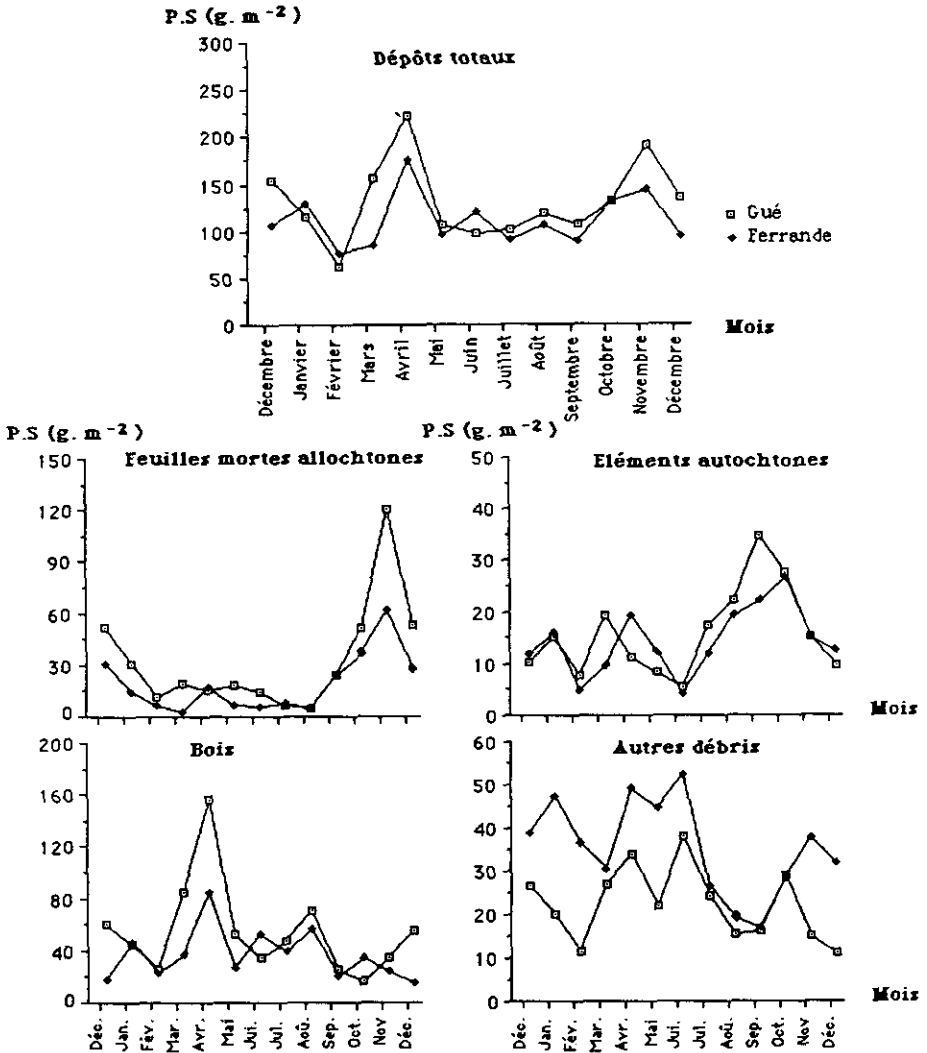


Figure 7. - Comparaison des dépôts mensuels de matière organique végétale à la station Gué et à la station Ferrande, ces derniers corrigés pour la méthode de prélèvement.

P.S. : Poids sec.

Figure 7. - A comparison of the monthly deposits of plant organic matter in the upstream and downstream stations of the side arm. The data for the downstream station have been corrected for the sampling method as explained in the text.

P.S. : Dry weight.

Estimation des apports de matière organique végétale et d'azote, de phosphore et de carbone

Les apports moyens mensuels et journaliers de matière organique végétale sont résumés dans le tableau 2.

Tableau 2. - Estimation ($\text{g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ et $\text{g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) des apports moyens de matière organique végétale. Données corrigées pour leur séjour dans l'eau, comme indiqué dans le texte.

Table 2. - An estimation ($\text{g.m}^{-2}.\text{month}^{-1}$ and $\text{g.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$) of the mean input of vegetable organic matter (allochthonous leaves, wood, autochthonous matter, other debris). The data have been corrected for the time of exposure in the water, as explained in the text.

Gué

	Feuilles allochtones	Bois	Eléments autochtones	Autres débris	Total
$\text{g.m}^2.\text{mois}^{-1}$	39,16	51,90	18,78	26,12	135,96
$\text{g.m}^2.\text{j}^{-1}$	1,30	1,73	0,62	0,87	4,53

Ferrande

	Feuilles allochtones	Bois	Eléments autochtones	Autres débris	Total
$\text{g.m}^2.\text{mois}^{-1}$	23,38	34,08	17,22	41,62	116,31
$\text{g.m}^3.\text{j}^{-1}$	0,78	1,14	0,57	1,38	3,87

Les quantités estimées d'azote, de phosphore et de carbone apportées par les feuilles des trois principales essences (Aulne, Peuplier et Saule), sont indiquées dans le tableau 3. Il faut noter que nous n'avons pas tenu compte, dans les calculs, de la contribution des autres composantes allochtones (autres feuilles, bois, fruits, etc...) dans le budget d'azote, de phosphore et de carbone.

Evolution de la biomasse animale (figure 8)

La biomasse totale amorce une remontée en hiver, puis baisse sensiblement pendant les mois d'été. Sur l'ensemble de l'année, l'amplitude des variations paraît importante. Si l'on se souvient des valeurs du débit et notamment des crues d'avril et de juin, on remarque que les faibles biomasses correspondent souvent à des prélèvements ayant subi une crue.

Tableau 3. - Estimation des apports moyens en N, P et C dûs aux feuilles des trois principales espèces (Aulne, Peuplier et Saule).

Table 3. - An estimation of the mean amount ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{month}^{-1}$) of N, P and C entering the water with the leaves of the three main species, alder, poplar and willow.

	Gué			Ferrande		
	N	P	C	N	P	C
$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mois}^{-1}$	0,216	0,013	6,033	0,53	0,031	14,47

Biomasse animale
(mg de poids sec / substrat)

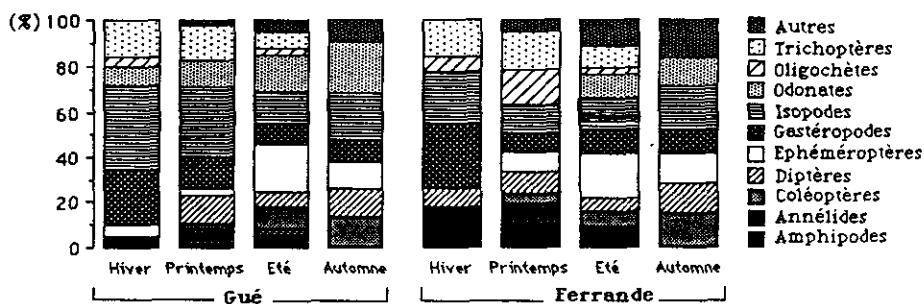
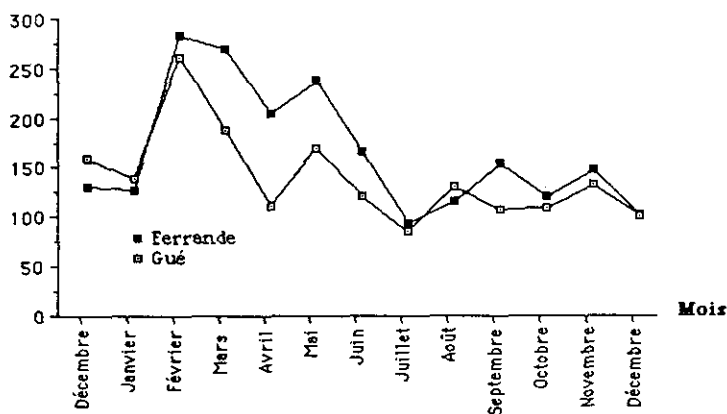


Figure 8. - Evolution de la biomasse totale et de la structure des peuplements d'invertébrés aquatiques au cours du temps dans le Gué et la Ferrande (année 1987).

Figure 8. - Total biomass (mg dry weight per artificial substrate) and population structure of the aquatic invertebrate community during the year 1987 in the upstream and downstream stations of the side arm.

Au niveau de la structure du peuplement, les communautés benthiques ne sont pas stables. La richesse taxonomique dans les deux stations étudiées est minimale durant la période hivernale, avec une nette dominance des dilacérateurs (Isopodes et Trichoptères) et des Gastéropodes, et maximale en été avec une dominance des brouteurs (Ephéméroptères, en particulier les Heptageniidae et Baetidae) (figure 8).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

De nombreux travaux indiquent que les apports de matière organique allochtone conditionnent, en partie, le maintien des communautés animales peuplant les cours d'eaux (BROWN 1961, NELSON et SCOTT 1962, HYNES 1970, EGGLESHAW 1964 et 1968, MINSHALL 1967, FISHER et LIKENS 1973, CUMMINS 1973, WILLIAMS et HYNES 1974, HYNES *et al.* 1976, CUMMINS et KLUG 1979, LUSH et HYNES 1973, HERBEST 1980, CUMMINS *et al.* 1984). Ces apports sont plus importants dans les petits cours d'eaux forestiers, où, comme nous l'avons déjà vu, leur contribution dans le budget énergétique total des communautés aquatiques a été estimée entre 50 et 90 % (CUMMINS *et al.* 1966, FISHER et LIKENS 1973, REICE 1974, CRUZ et POST 1977, POST et CRUZ 1977), mais diminuent avec l'augmentation de la surface du plan d'eau par rapport aux rives.

La mesure quantitative des apports allochtones dans les petits ruisseaux forestiers, a fait l'objet de plusieurs investigations. FISHER et LIKENS (1973) trouvent $1,70 \text{ g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ (soit $6,039 \text{ kcal.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) dans le ruisseau du Bear Brook. Ces auteurs considèrent que 99,8 % de l'énergie présente dans le système est d'origine allochtone, 43,6 % provenant des feuilles de la strate arbustive et arborescente de la ripisylve, 25,3 % provenant de la matière organique dissoute dans le sol et amenée dans le cours d'eau par le ruissellement des eaux de pluie, et enfin 30,9 % ayant son origine dans la partie amont. PETERSEN et CUMMINS (1974) estiment ces apports à $5,0 \text{ g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ ($25 \text{ kcal.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$). POST et CRUZ et CRUZ et POST (1977), trouvent $1,07$ et $1,105 \text{ g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ ($5,35$ et $5,52 \text{ kcal.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) dans un ruisseau de 3ème ordre dans la plaine du Mississippi. BILBY et LIKENS (1980), estiment les apports allochtones à $1,5 \text{ g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ ($7,5 \text{ kcal.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) de litière dans le ruisseau forestier Hubbard Brook.

Dans les grands systèmes fluviaux, de pareilles études sont très rares. MATHEWS et KOWALCZEWSKI (1969) estiment à $0,048 \text{ g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ les entrées de matière organique dans la Tamise (soit $6,039 \text{ kcal.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$).

Dans le bras mort que nous avons étudié ici, les valeurs trouvées (feuilles allochtones + bois) sont relativement élevées : $3,03$ et $1,91 \text{ g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ dans le Gué et la Ferrande respectivement (soit $15,15$ et $9,55 \text{ kcal.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ en considérant qu'il y a 5 kcal.g^{-1} de litière : CRUZ et POST 1977). Ceci est peut-être dû aux techniques d'échantillonnage. Dans la plupart des études citées plus haut, les auteurs n'échantillonnent, en général, que ce qui tombe directement dans le système (composante verticale) à partir de la végétation riveraine, négligeant les apports latéraux (transport par le vent ou par les crues) et longitudinaux (transport de l'amont vers l'aval). L'échantillonnage sur le fond (par les bacs ou par la benne) tient compte de ces trois composantes, puisque quelle que soit l'origine des apports (verticaux, laté-

raux ou longitudinaux), ils finissent par tapisser le fond. Cet échantillonnage donne donc une image plus représentative de ce qui parvient réellement dans le système.

Ces apports de matière organique allochtone sont constitués essentiellement de feuilles mortes et de débris de bois. Les valeurs moyennes respectives pour le Gué et la Ferrande sont de 1,3 et 0,8 $\text{g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ pour les feuilles mortes et 1,7 et 1,1 $\text{g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ pour le bois. Pour FISHER et LIKENS (1973), la litière des forêts adjacentes représente 43,6 % de l'entrée annuelle d'énergie. Dans cette litière, 66 % sont constitués par des feuilles mortes, dont 21 % sont transportés par le vent, le reste tombant directement dans l'eau. Les branches et les débris de bois représentent 19,5 % de la litière parvenant dans l'eau. REICE (1974) trouve que les entrées de matière organique qui comptent pour 44,2 % de l'énergie totale consommée par les ruisseaux sont constituées de la litière des forêts avoisinantes, dont 66 % sont des feuilles mortes, le reste étant des débris de bois. Dans nos résultats, on remarque que les apports en bois sont légèrement plus élevés que les apports feuillus.

La distribution de ces matières organiques allochtones varie d'un cours d'eau à un autre, et au sein même d'un cours d'eau en fonction de la distance séparant le point de prélèvement de la rive. Il apparaît que les petits ruisseaux forestiers contiennent beaucoup de matière organique (NAIMAN et SEDELL 1979) car ils possèdent des structures de rétention, plus particulièrement des accumulations de débris de bois, qui peuvent constituer des petits barrages capables de retenir la matière organique. Dans les grands plans d'eau, plus on s'éloigne des rives, plus la quantité de matière organique végétale allochtone diminue. C'est le cas de la Ferrande, où on note une différence, surtout au niveau de la composante feuillue, entre les points de prélèvement situés près de la rive et ceux situés loin de la rive.

De plus, en comparant, d'une station à l'autre, les deux zones de bordure, on note une nette différence au niveau des apports allochtones. A surface égale, ceux-ci sont plus importants dans le Gué que dans la Ferrande. La densité de la végétation riveraine étant assez voisine dans les deux stations, cette différence pourrait être attribuée à une dispersion plus grande (liée à la largeur du plan d'eau) par le vent ou tout autre mécanisme de transport, ou à une dégradation plus rapide dans la Ferrande (station la plus proche du chenal principal du fleuve). En effet, en comparant la composante "autres débris" pour les deux stations, on observe, dans la Ferrande, une accumulation plus importante des détritiques plus ou moins décomposés.

La majeure partie des apports allochtones entre dans l'eau en automne et au printemps. Les deux principaux pics sont enregistrés, l'un en novembre, constitué essentiellement de feuilles mortes, et l'autre en avril, constitué de bois. POST et CRUZ (1977) trouvent des résultats similaires mais quantitativement plus faibles. La moyenne de la litière totale entrant dans leur ruisseau d'étude est comprise entre un minimum de 15 $\text{g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ en mai et des maximums de 50 $\text{g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ et 55 $\text{g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ en avril et novembre respectivement, les deux pics de la production de litière étant : celui d'avril constitué essentiellement de brindilles de bois (83 % de la litière totale de ce mois) et celui de novembre constitué surtout de feuilles mortes (75 % de la litière totale de ce mois). Les mêmes résultats ont été signalés par CRUZ et POST (1977).

Toutes ces comparaisons nous montrent qu'il y a une accumulation plus grande de matière organique détritique dans les bras morts du Rhône que dans les ruisseaux.

L'examen de la biomasse des communautés benthiques permet d'en dégager la structure et de la comparer à l'importance des apports allochtones et/ou autochtones de matière organique.

Les Coléoptères Elmidae, organismes indicateurs de milieu riche en matière organique, sont bien représentés dans les communautés benthiques des deux stations durant la période automnale. De même, le nombre élevé, en période printanière, de larves d'Oligochètes dans la Ferrande et de Chironomes dans le Gué, est sans doute en rapport avec une accumulation importante de matière organique détritique.

L'analyse, sur le plan trophique, de la structure des invertébrés aquatiques, montre la dominance des Dilacérateurs (ou Fragmenteurs) et des Collecteurs (tous deux se nourrissant de feuilles en décomposition) pendant les périodes hivernale et printanière, durant lesquelles l'accumulation de matériel détritique est importante, et la dominance des Brouteurs (organismes utilisant la production primaire autochtone) pendant la période estivale, durant laquelle les apports allochtones de matière organique sont réduits.

Outre cette corrélation entre les apports allochtones et la faune benthique, la chute des feuilles et leur décomposition entraîne, d'une part un apport d'éléments nutritifs (azote, phosphore et carbone) et un enrichissement des eaux en matières organiques dissoutes (dû au phénomène du lessivage), et d'autre part une meilleure luminosité favorisant ainsi un développement, en hiver, d'une couche algale importante. Cette prolifération algale hivernale est une contribution au budget énergétique de l'écosystème. De nombreux invertébrés utilisent cette production primaire, en particulier les Gastéropodes qui sont relativement abondants pendant la période hivernale (figure 8). La prolifération des Algues benthiques, en particulier dans la Ferrande, peut expliquer le maintien du peuplement malacologique pendant l'hiver.

La qualité et l'abondance des organismes benthiques, qui constituent la majeure partie de l'alimentation des espèces piscicoles présentes dans le milieu, semblent donc liées à l'apport de nourriture qui peut être ramenée aux deux types : production primaire autochtone et apports organiques allochtones.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BILBY R.E., LIKENS G.E. (1980). Importance of organic debris dams in the structure and function of stream ecosystems. *Ecology*, 61 : 1107-1113.

BIRD G.A., KAUSHIK N.K. (1981). Coarse particulate organic matter in streams. In : LOCK M.A., DUDLEY D.W. (eds), *Perspectives in running water ecology*, Plenum Publishing Corporation, 41-68.

BROWN D.S. (1961). The food of the larvae of *Cloeon dipterum* L. and *Baetis rhodani* (Pict.) (Insecta, Ephemeroptera). *J. Anim. Ecol.* 30 : 55-75.

CHERGUI H., PATTEE E.. The processing of leaves of trees and aquatic macrophytes in the network of the River Rhone. *Internat. Revue ges. Hydrobiol.* In press.

- COFFMAN W.P., CUMMINS K.W., WUYCHECK J.C. (1971). Energy flow in a woodland stream ecosystem. I. Tissue support trophic structure of the autumnal community. *Arch. Hydrobiol.*, 68 : 232-276.
- CRUZ A.A. de la, POST H.A. (1977). Production and transport of organic matter in a woodland stream. *Arch. Hydrobiol.*, 80 : 227-238.
- CUMMINS K.W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Ann. Rev. Ent.*, 18 : 183-206.
- CUMMINS K.W. (1974). Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, 24 : 631-641.
- CUMMINS K.W., KLUG M.J. (1979). Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 10 : 147-172.
- CUMMINS K.W., KOFFMAN W.P., ROFF P.A. (1966). Trophic relationships in small woodland streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 16 : 627-638.
- CUMMINS K.W., MINSHALL G.W., SEDELL J.R., CUSHING C.E., PETERSEN R.C. (1984). Stream ecosystem theory. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1818-1827.
- CUMMINS K.W., SEDELL J.R., SWANSON F.J., MINSHALL G.W., FISHER S.G., CUSHING C.E., PETERSEN R.C., VANNOTE R.L. (1983). Organic matter budgets for stream ecosystems : problems in their evaluation. In : BARNES J.R., MINSHALL G.W. (eds), *Stream Ecology : Testing General Ecological Theory*. Plenum, N.Y., 399 p.
- DARNELL R.M. (1964). Organic detritus in relation to secondary production in aquatic communities. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 462-470.
- EGGLISHAW H.J. (1964). The distributional relationships between the bottom fauna and plant detritus. *J. Anim. Ecol.*, 33 : 463-476.
- EGGLISHAW H.J. (1968). The quantitative relationship between bottom fauna and plant detritus in streams of different calcium concentrations. *J. Appl. Ecol.*, 5 : 731-740.
- FISHER S.G., LIKENS G.E. (1973). Energy flow in Bear Brook, New Hampshire : an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.*, 43 : 421-439.
- HALL J.D., BAKER C.O. (1977). Biological impacts of organic debris in Pacific Northwest streams. In : *Logging Debris in Streams Workshop*, Oregon State University, Corvallis, 13 p.
- HERBEST G.N. (1980). Effects of burial on food value and consumption of leaf detritus by aquatic invertebrates in a woodland forest stream. *Oikos*, 35 : 411-425.
- HYNES H.B.N. (1970). *The Ecology of Running Waters*. University of Toronto Press, 555 p.
- HYNES H.B.N. (1975). The stream and its valley. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1-15.
- HYNES H.B.N., WILLIAMS D.D., WILLIAMS N.E. (1976). Distribution of the benthos within the substratum of a Welsh mountain stream. *Oikos*, 27 : 307-310.
- KAUSHIK N.K., HYNES H.B.N. (1971). The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.*, 68 : 465-515.
- LUSH D.L., HYNES H.B.N. (1973). The formation of particles in freshwater leachates of dead leaves. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 968-977.
- MATHEWS C.P., KOWALCZEWSKI A. (1969). The disappearance of leaf litter and its contribution to production in the river Thames. *J. Ecol.*, 57 : 543-552.
- MINSHALL G.W. (1967). Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland spring brook community. *Ecology*, 48 : 139-149.
- NAIMAN R.J., SEDELL J.R. (1979). Benthic organic matter as a function of stream order in Oregon. *Arch. Hydrobiol.*, 87 : 404-422.
- NELSON D.J., SCOTT D.C. (1962). Role of detritus in the productivity of a rock outcrop community in a piedmont stream. *Limnol. Oceanogr.*, 7 : 396-413.
- PETERSEN R.C., CUMMINS K.W. (1974). Leaf processing in a woodland stream. *Freshwat. Biol.*, 4 : 343-368.
- POST A.H., CRUZ A.A. de la (1977). Litter fall, litter decomposition and flux of particulate organic material in a coastal plain stream. *Hydrobiologia*, 55 : 201-207.
- REICE S.R. (1974). Environmental patchiness and the breakdown of leaf litter in a woodland stream. *Ecology*, 55 : 1271-1282.
- RICHARDOT-COULET M., CHESSEL D., BOURNAUD M. (1986). Typological value of the benthos of old beds of a large river. Methodological approach. *Arch. Hydrobiol.*, 107 : 363-383.

- RODIER J. (1984). *L'analyse de l'eau*, 7ème éd. Dunod, Paris. 1365 p.
- ROUX A.L. (ouvrage collectif publié sous la direction de) (1982). *Cartographie polythématique appliquée à la gestion écologique des eaux. Étude d'un hydrosystème fluvial : le Haut Rhône français*. Edit. CNRS, Centre région. Publ. Lyon, 116 p.
- SAUNDERS G.W. (1980). Organic matter and decomposition. In : LE CREN E.D., Mc CONNEL R.M.L. (eds.), *The Functioning of Freshwater Ecosystems*, IBP 22, Cambridge, 588 p.
- SEDELL J.R., FROGGATT J.L. (1984). Importance of streamside forests to large rivers : the isolation of the Willamette River, Oregon, U.S.A., from its floodplain by snagging and streamside forest removal. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1828-1834.
- SEDELL J.R., LUCHESSA K.J. (1982). Using the historical record as an aid to salmonid habitat enhancement. In : ARMAN-TRCUT N.B. (ed.). *Proc. of a Symp. on Acquisition and Utilization of Aquatic Habitat Inventory Information* 28-30, October 1981, Portland, OR. West Div. Amer. Fish. Soc. Bethesda, MD.
- SEDELL J.R., TRISKA F.J. (1977). Biological consequences of large organic debris in Northwest streams. In : *Logging Debris in Streams, II : Forest Extension Workshop*, 21-22 March 1977, Oregon State University, Corvallis, 10 p.
- TRISKA F.J., SEDELL J.R., GREGORY S.V. (1982). Coniferous forest stream. In : EDMONDS R.L. (ed.). *Analysis of coniferous forest ecosystems in the Western United States*. US/IBP Synthesis Series, 14 : 293-332.
- WILLIAMS D.D., HYNES H.B.N. (1974). The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshwat. Biol.*, 4 : 233-256.