

Interaction périphyton-benthos en milieu acidifi Periphyton-benthos interaction in acidified freshwaters

D. Planas et G. Moreau

Volume 2, numéro 4, 1989

URI : <https://id.erudit.org/iderudit/705045ar>

DOI : <https://doi.org/10.7202/705045ar>

[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

Planas, D. & Moreau, G. (1989). Interaction périphyton-benthos en milieu acidifi. *Revue des sciences de l'eau / Journal of Water Science*, 2(4), 607–619. <https://doi.org/10.7202/705045ar>

Résumé de l'article

Plusieurs études relevées dans la littérature expliquent l'augmentation de la biomasse du périphyton aux bas pH par la diminution de la prédation par le benthos, les larves herbivores paraissant être les plus sensibles à l'acidification. Cependant cette hypothèse n'a pas reçu de vérification expérimentale directe. La présente étude analyse l'évolution de la biomasse et de la production périphytique en présence et en absence de macrobenthos à deux valeurs de pH, soit $6,3 \pm 0,1$ et $4,2 \pm 0,2$. Pour ce faire nous avons travaillé en conditions semi-naturelles, dans des canaux artificiels alimentés par un ruisseau. Des plaques de céramique non vernie étaient introduites dans des cylindres de plexiglas transparent. Après le début de l'acidification, la moitié des cylindres étaient fermés avec du filet de Nyltex à maille de 160 μm . Bien que ce dispositif d'exclusion ne se soit pas avéré totalement efficace, des différences notables sont observables entre cylindres ouverts et fermés en condition acidifiée. Après un mois d'acidification, il y a dans les cylindres fermés une accumulation de biomasse, une réduction de la production et un rapport P/B très faible; situation caractéristique d'une réduction de la pression de broutage selon le modèle de Lamberti et Moore. L'évolution de la biomasse et de la production périphytique en condition acidifiée semble donc être dépendante de la réduction du broutage.

Interaction périphyton-benthos en milieu acidifié

Periphyton-benthos interaction
in acidified freshwaters

D. PLANAS (1), G. MOREAU (2)

RÉSUMÉ

Plusieurs études relevées dans la littérature expliquent l'augmentation de la biomasse du périphyton aux bas pH par la diminution de la prédation par le benthos, les larves herbivores paraissant être les plus sensibles à l'acidification. Cependant cette hypothèse n'a pas reçu de vérification expérimentale directe. La présente étude analyse l'évolution de la biomasse et de la production périphytique en présence et en absence de macrobenthos à deux valeurs de pH, soit $6,3 \pm 0,1$ et $4,2 \pm 0,2$. Pour ce faire nous avons travaillé en conditions semi-naturelles, dans des canaux artificiels alimentés par un ruisseau. Des plaques de céramique non vernie étaient introduites dans des cylindres de plexiglas transparent. Après le début de l'acidification, la moitié des cylindres étaient fermés avec du filet de Nyltex à maille de $160 \mu\text{m}$. Bien que ce dispositif d'exclusion ne se soit pas avéré totalement efficace, des différences notables sont observables entre cylindres ouverts et fermés en condition acidifiée. Après un mois d'acidification, il y a dans les cylindres fermés une accumulation de biomasse, une réduction de la production et

(1) Département des Sciences Biologiques. UQAM. C.P. 8888, Succ "A", Montréal, Québec, H3C 3P8, Canada.

(2) Département de Biologie. Université Laval. Cité Universitaire, Québec, G1K 7P4, Canada.

un rapport P/B très faible ; situation caractéristique d'une réduction de la pression de broutage selon le modèle de Lamberti et Moore. L'évolution de la biomasse et de la production périphtyque en condition acidifiée semble donc être dépendante de la réduction du broutage.

Mots clés : *Benthos, périphtyton, broutage, acidification.*

SUMMARY

Many studies attribute the increased biomass of periphyton at low pH to a decrease in grazing by benthic invertebrates. Herbivorous larvae appear to be the most sensitive to acidification. However this hypothesis has not received direct experimental verification. The present study analyses the evolution of periphytic biomass and production in the presence and absence of macrobenthos at two pH values, $6,3 \pm 0,1$ and $4,2 \pm 0,2$. The study was carried out in semi-natural conditions, using artificial troughs fed by a nearby stream. Unglazed ceramic tiles were placed in transparent plexiglass cylinders. Once acidification had begun, half the cylinders were closed with $160 \mu\text{m}$ mesh nytex screen. Although this exclusion device was not completely effective, notable differences were observed between the open and closed cylinders in the acidified conditions. After a month of acidification the closed cylinders showed an accumulation of biomass, a decrease in production and a very low P/B ratio ; these conditions are characteristic of a reduced grazing pressure according to the Lamberti and Moore model. The evolution of periphytic biomass and production in acidified conditions would thus appear to be determined to some extent by reduced grazing.

Key-words : *Benthos, periphyton, grazing, acidification.*

INTRODUCTION

Un des effets les plus saillants des réponses des écosystèmes aquatiques à l'acidification est le développement massif des algues dans le littoral des lacs et le lit des rivières (LAZAREK, 1982 ; STOKES, 1984 ; TURNER *et al.*, 1987). A cette grande abondance d'algues correspond une augmentation de la biomasse seule (MULLER, 1980 ; HENDREY, 1982) ou de la biomasse et de la production (HENDREY, 1976 ; PARENT *et al.*, 1986).

Nous avons déjà établi que dans des conditions expérimentales, l'acidification favorisait l'apparition d'algues acidobiontes (PLANAS *et al.*, 1989) et que la décomposition de la matière organique allochtone était

réduite (ALLARD et MOREAU, 1985), deux facteurs pouvant influencer le développement de la biomasse périphytique. Cependant d'autres causes ont été évoquées pour expliquer cet accroissement de biomasse, soit une plus grande disponibilité des éléments nutritifs, soit une réduction de la pression de broutage (voir les revues de HENDREY, 1982 et STOKES, 1986).

En milieu lotique la plus grande disponibilité des éléments nutritifs a été démontrée par PLANAS et MOREAU (1986) et, plus récemment, une analyse au microscope électronique à balayage de la microstructure du périphyton (PLANAS *et al.*, 1989) apporte indirectement des arguments en faveur du rôle du broutage dans l'augmentation de la biomasse. En effet, selon cette étude, la structure des communautés est différente en milieu acidifié par rapport au témoin. A bas pH l'organisation du périphyton est tridimensionnelle, alors qu'à un pH proche de la neutralité on observe une organisation bidimensionnelle normalement caractéristique des stades pionniers de la succession, selon PATRICK (1977) et HOAGLAND *et al.* (1982) entre autres. Cette différence d'organisation structurelle semble être la conséquence d'une diminution des brouteurs potentiels dans le milieu acidifié : Ephéméroptères et Orthocladiiés. Les genres de ces deux taxons sensibles à la baisse de pH sont des collecteurs de dépôts s'attaquant à la partie de la communauté la plus facilement exploitable.

Pour confirmer le rôle du broutage par des observations directes, des expériences d'exclusion des brouteurs ont été réalisées dans des canaux alimentés par un ruisseau typique du bouclier canadien, région sensible aux précipitations acides. Les relations de types densité dépendantes sont encore assez mal connues en milieux lotiques (SHIOZAWA, 1983 ; HART, 1983 ; GREGORY, 1983 ; ALLAN, 1983). Toutefois LAMBERTI et MOORE (1984) ont proposé un modèle mettant en relation la densité des brouteurs avec la biomasse et la production du périphyton. Selon ce modèle si la densité des brouteurs est basse et la prédation légère, la biomasse des algues est élevée et leur production est intermédiaire. Inversement, quand la densité des herbivores est élevée et le broutage très intense, la biomasse et la production sont faibles. Dans une situation de broutage intermédiaire on trouverait une production et une biomasse élevées.

Ce modèle permet donc les prédictions suivantes :

- dans les conditions expérimentales où les brouteurs seront exclus la biomasse du périphyton sera très élevée et sa production faible, quel que soit le pH ;
- dans les conditions naturelles, en présence de brouteurs, la biomasse sera plus faible et la production plus élevée.

Il faut toutefois souligner que c'est l'évolution de l'importance relative de la biomasse et de la production qui devra être prise en considération et non les valeurs absolues de ces variables puisque celles-ci peuvent être modifiées par l'acidification qui provoque une plus grande disponibilité du phosphore (PLANAS et MOREAU, 1986 ; HALL *et al.*, 1987).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les expériences ont été réalisées avec un dispositif expérimental constitué par une boîte d'alimentation et une série de canaux tel que décrit par SERODES *et al.* (1984). Sur un substrat de roches granitiques (de 2 à 4 cm de diamètre) on a déposé des cylindres de plexiglass transparent contenant des plaques de céramique non vernie d'une surface de 2,5 cm².

Après trois semaines de colonisation deux canaux ont été acidifiés à un pH de 4.2 ± 0.2 (H₂SO₄ 3.5 N) et un autre a été conservé comme témoin au pH naturel du ruisseau alimentant les canaux, soit $6,3 \pm 0,1$. Vingt-quatre heures après le début de l'acidification la moitié des cylindres ont été fermés, aux deux extrémités, avec un filet de Nytex à maille de 160 µm.

Après 15 jours, un mois et deux mois d'acidification des prélèvements ont été faits pour déterminer les variables suivantes : chlorophylle *a*, par extraction à l'acétone et dosage selon la méthode de LORENZEN (1966) ; production primaire selon la méthode au ¹⁴C en suivant la procédure décrite dans PARENT *et al.* (1986) ; éléments nutritifs selon STAINTON *et al.* (1974). Les orthophosphates des sédiments ont été analysés en employant la méthode de MAYER et WILLIAMS (1981). Le nombre de plaques prélevées pour les mesures biologiques a été de 5.

Les tests statistiques employés ont été ceux de Mann-Whitney pour les comparaisons entre traitements et de Kruskal-Wallis pour les comparaisons multiples (ZAR, 1974).

RÉSULTATS

Le phosphore réactif soluble (PRS) dans l'eau est en moyenne deux fois plus élevé à bas pH que dans le témoin (tableau 1). A la fin de l'expérience les concentrations en orthophosphates (P-PO₄³⁻) des sédiments s'accumulant dans les canaux sont plus faibles dans les canaux acidifiés que dans le témoin (tableau 1). Le carbone inorganique dissous (CID) est toujours nettement moins abondant dans les canaux acidifiés que dans le témoin (tableau 1). L'azote (N-NIT) ne présente pas de différences notables entre le témoin et les canaux acidifiés (tableau 1).

Avant l'acidification la biomasse périphtyque n'est pas statistiquement différente entre les canaux avec des concentrations de chlorophylle *a* aux alentours de 18 mg m⁻². Pour les 15 jours suivants le début de l'acidification, il n'y a pas de différences significatives entre les traitements (acidifié, non acidifié) ou la condition expérimentale (cylindres fermés ou ouverts) ; dans tous les cas la concentration de chlorophylle *a* augmente aux alentours de 35 mg m⁻² (figure 1).

Tableau 1. - pH et concentrations en éléments nutritifs dans l'eau et orthophosphate dans les sédiments. (Moyenne pour six prélèvements = X, écart-type = \pm , valeurs minimales et maximales observées pour tous les prélèvements = () . Un seul prélèvement de sédiments a été fait à la fin de l'expérience).

Table 1. - pH and nutrient concentrations in water. and orthophosphate in the sediments. (Mean of six sampling dates = X ; standard deviation = \pm , minimum and maximum values observed for all sampling dates = (). A single sediment sample was taken at the end of the experiment).

Eau	Acide		Témoin	
	X	Etendue distribution	X	Etendue distribution
pH	4.18 \pm 0.20	(4.00 - 4.7)	6.31 \pm 0.14	(6.20 - 6.5)
CID(mg l ⁻¹)	0.59 \pm 0.22	(0.30 - 0.90)	0.98 \pm 0.16	(0.80 - 1.2)
P-PRS(μ m)	0.11 \pm 0.06	(0.03 - 0.24)	0.06 \pm 0.03	(0.03 - 0.10)
N-NIT(μ m)	1.93 \pm 0.08	(1.46 - 2.27)	1.65 \pm 0.35	(1.40 - 1.89)
Sédiments				
P-PO ₄ ³⁻ (g g ⁻¹)	1719 \pm 21		1797 \pm 19	

Ce n'est qu'après un mois d'acidification que les cylindres fermés du canal acidifié présentent une concentration de chlorophylle *a* environ 2,5 fois supérieure (différence hautement significative) à celle des cylindres fermés ou ouverts du canal témoin et à celle des cylindres ouverts des canaux acidifiés (figure 1). Cette situation se maintient jusqu'à la fin de l'expérience.

L'abondance relative des pheopigments (rapport pheopigments/chlorophylle *a*) ne présente pas de différence significative entre les canaux dans les conditions naturelles. Après 15 jours et un mois d'acidification les pheopigments sont légèrement plus abondants dans les cylindres ouverts des canaux acidifiés et témoin, mais la différence n'est statistiquement significative que dans le premier cas. Inversement à la fin de l'expérience les produits de dégradation de la chlorophylle *a* sont beaucoup plus importants dans les cylindres fermés du canal acidifié (figure 2).

Au niveau de la production les seules différences statistiquement significatives sont observables un mois après le début de l'acidification avec une production plus élevée dans le canal témoin (figure 3).

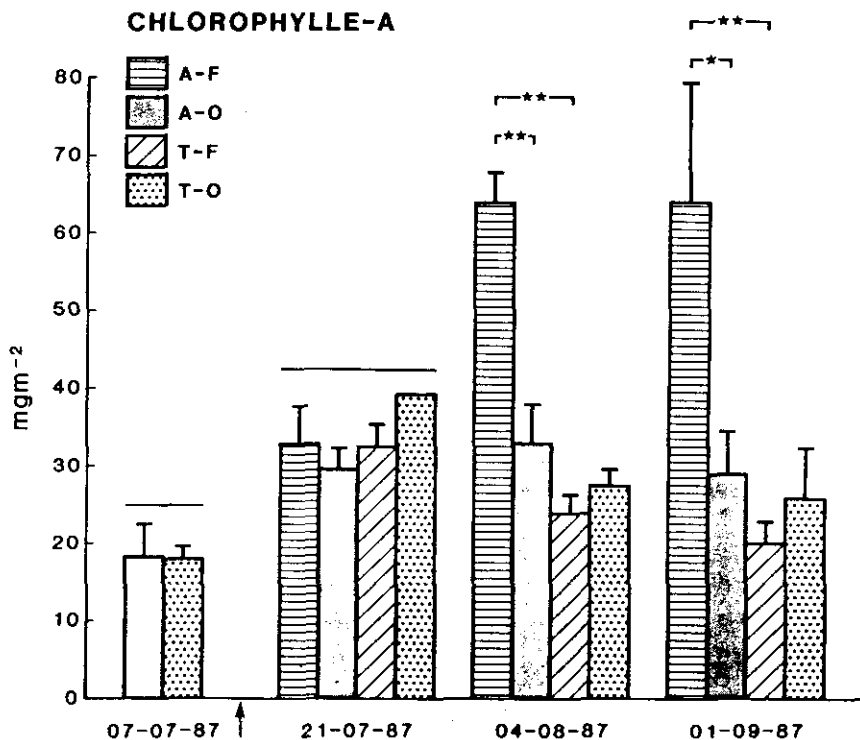


Figure 1. - Evolution de la biomasse, telle que mesurée par la chlorophylle *a*, dans les canaux acidifiés et témoin : avant acidification et en présence et absence du macrobenthos lors de l'acidification. La flèche indique le début de l'acidification. A = canaux acidifiés ; T = canal témoin ; A-O = cylindres ouverts dans les canaux acidifiés ; A-F = cylindres fermés dans les canaux acidifiés ; T-O = cylindres ouverts dans le canal témoin ; T-F = cylindres fermés dans le canal témoin.

Figure 1. - Biomass evolution (measured as chlorophyll *a*) in the acidic and control troughs : before acidification and in the presence or absence of macrobenthos during acidification. The arrow indicates the beginning of acidification. A = acidified troughs ; T = control trough ; A-O = open cylinder in acidified trough ; A-F = closed cylinder in acidified trough ; T-O = open cylinder in control trough ; T-F = closed cylinder in control trough.

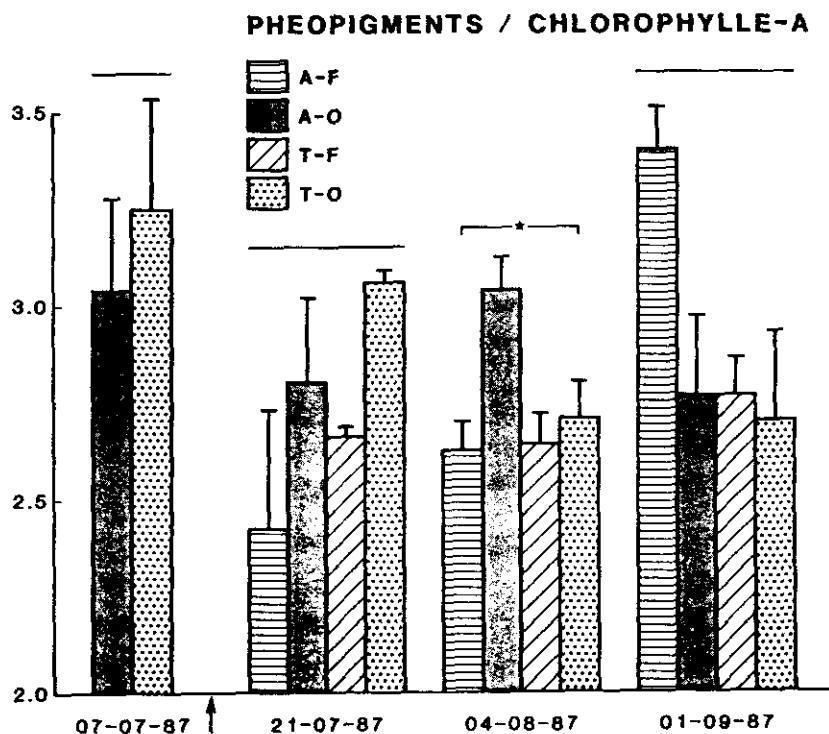


Figure 2. - Evolution du rapport pheopigments/chlorophylle a dans les canaux acidifiés et témoin avant l'acidification et en présence et absence du macrobenthos lors de l'acidification. Les symboles sont identiques à ceux de la figure 1.

Figure 2. - Evolution of the pheopigment/chlorophyll a ratio in the acidified and control troughs before acidification and in the presence and absence of macrobenthos during acidification. For symbols see figure 1 caption.

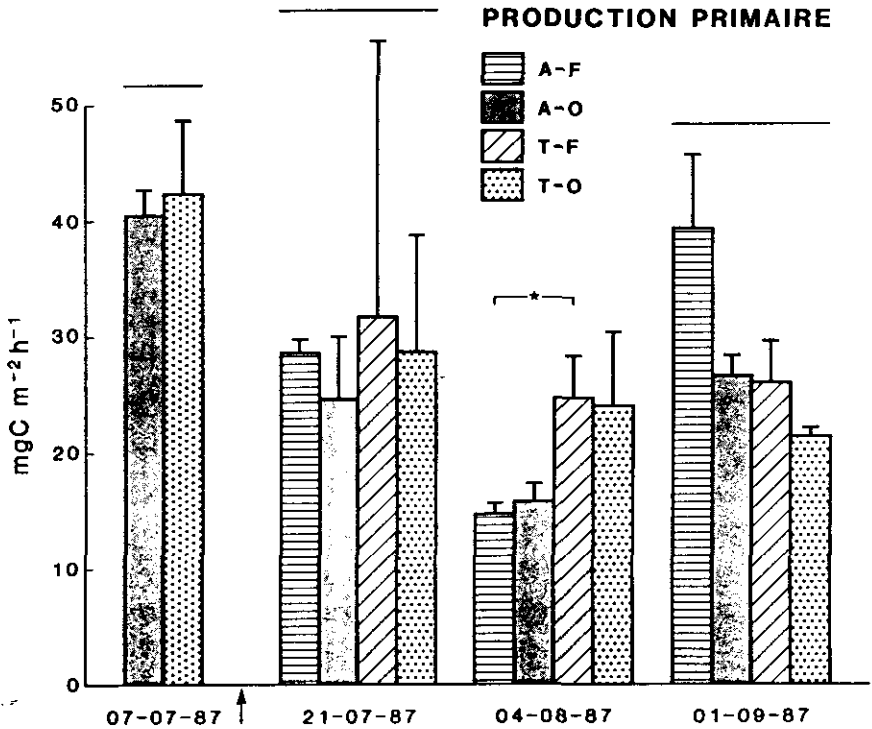


Figure 3. - Evolution de la production primaire dans les canaux acidifiés et témoin avant l'acidification et en présence et absence du macrobenthos lors de l'acidification. Les symboles sont identiques à ceux de la figure 1.

Figure 3. - Evolution of the primary production in the acidified and control troughs before acidification and in the presence or absence of macrobenthos during acidification. For symbols see figure 1 caption.

Le taux de renouvellement de la biomasse (P/B), exprimé sous la forme du rapport production primaire/chlorophylle *a* (figure 4), est identique pour les divers canaux dans les conditions naturelles. Quinze jours après le début de l'expérience ce taux baisse dans tous les canaux et il n'y a pas de différence significative entre ceux-ci. Un mois après le début de l'acidification, le rapport P/B baisse fortement dans les cylindres ouverts et fermés en condition acidifiée et il est alors statistiquement différent de celui des cylindres du canal témoin qui se maintiennent au même niveau que lors du prélèvement précédent. Pour le dernier prélèvement il n'y a plus de différences significatives entre canaux témoin et acidifiés et pour ces derniers le rapport P/B a augmenté.

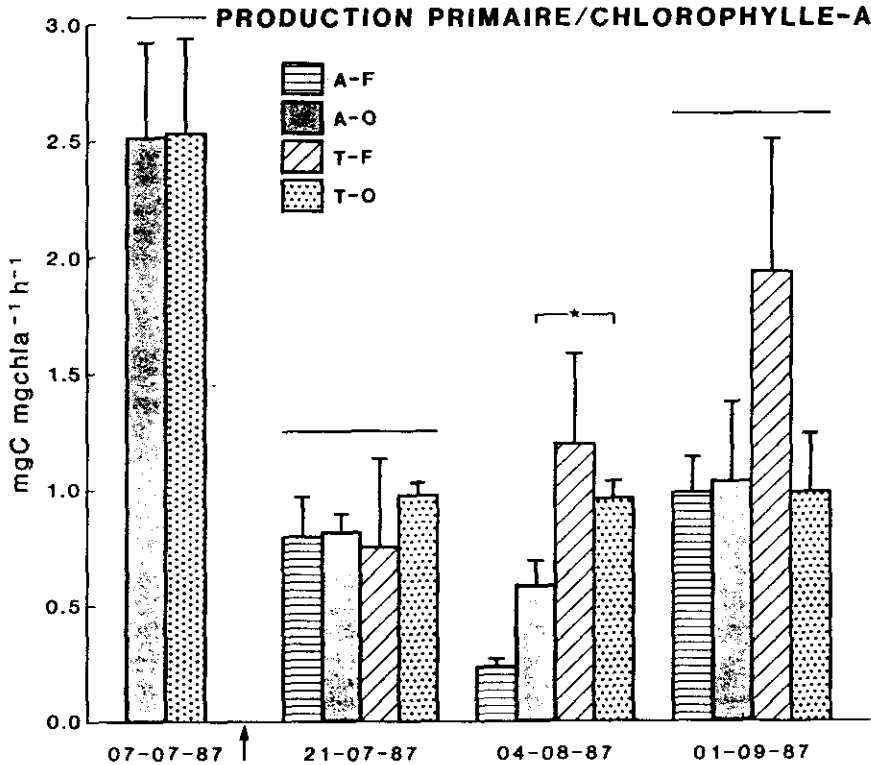


Figure 4. - Evolution du rapport P/B (production primaire/ chlorophylle a) dans les canaux acidifiés et témoin avant l'acidification et en présence et absence du macrobenthos lors de l'acidification. Les symboles sont identiques à ceux de la figure 1.

Figure 4. - Evolution of the P/B ratio (primary production/ chlorophyll a) in the acidified and control troughs before acidification and in the presence or absence of macrobenthos during acidification. For symbols see figure 1.

DISCUSSION

Les réponses à l'acidification, de la biomasse, et surtout de la production périphtyque diffèrent de celles obtenues précédemment dans des conditions expérimentales similaires (PARENT *et al.*, 1986). Dans l'étude actuelle l'augmentation de la biomasse en milieu acidifié est plus faible (2,7 fois contre 10 fois) et surtout la production augmente peu et uniquement un mois après le début de l'acidification dans le canal témoin.

Ces différences ne sont pas attribuables aux éléments nutritifs puisque l'augmentation de disponibilité du PRS et la réduction du carbone inorganique dissous en milieu acidifié sont comparables pour les deux expériences. En revanche, des changements sont observables dans la composition spécifique du périphyton. Dans les expériences antérieures les diatomées dominaient dans les conditions acides alors que dans le cas présent, ce sont des algues vertes filamenteuses Zygnematales (données non publiées). Ce changement des algues dominantes peut être provoqué par de légères modifications des conditions abiotiques des conditions expérimentales, soit des températures moyennes plus élevées (17° C contre 13° C pour l'expérience précédente) et une légère diminution de turbulence de l'écoulement due à l'installation des cylindres de plexiglas. Le plus faible taux de croissance des algues vertes, par rapport à celui des diatomées, expliquerait alors que la réaction à l'acidification n'est, dans le cas présent, observable qu'au niveau de la biomasse et non à celui de la production. Ces différences de réaction entre les deux séries d'expériences confirment l'importance des facteurs physiques pour l'évolution de la biomasse périphytique (Mc INTIRE, 1968 ; ROUNICK et GREGORY, 1981 ; HORNER *et al.*, 1983) ainsi que l'importance de la relation entre la taille des organismes et leur activité métabolique (PETERS, 1983).

Indépendamment de ces variations dans l'intensité de la réponse au niveau de la biomasse et de la production, l'effet du broutage sur la communauté périphytique peut être analysé, soit à l'aide du modèle de LAMBERTI et MOORE (1984) décrivant l'évolution de la biomasse, de la production et donc du rapport P/B des communautés périphytiques en fonction de l'intensité du broutage, soit en suivant l'accumulation des pheopigments qui, selon JACOBY (1987), indique une réduction du broutage.

Selon le modèle de LAMBERTI et MOORE l'absence de différence significative, pour ces trois variables, entre cylindres ouverts et fermés du témoin, implique que la pression de broutage est identique. Effectivement des observations faites à la fin de l'expérience ont révélé que, malgré la fermeture des cylindres, l'exclusion du benthos n'était pas complète. De petits oligochètes et nématodes se trouvaient à l'intérieur de ceux-ci, soit qu'ils aient réussi à pénétrer à travers les mailles, soit que des pontes ou de très jeunes individus y aient été emprisonnés.

En revanche l'évolution temporelle des trois variables, dans les canaux acidifiés et témoin, est conforme aux prédictions du modèle de LAMBERTI et MOORE. Avant l'acidification la communauté de tous les canaux est caractérisée par une forte production (environ 40 mg C m⁻² h⁻¹), une faible biomasse (environ 18 mg m⁻²) et un rapport P/B élevé, situation caractéristique d'une pression de broutage modérée. Lors du second prélèvement, 15 jours plus tard, l'évolution observée : réduction de la production (environ 28 mg C m⁻² h⁻¹), augmentation de la biomasse (environ 33 mg m⁻²) et forte réduction du rapport P/B, va dans le sens d'une réduction du broutage. Cependant l'homogénéité des réponses, quel que soit le traitement (acidifié ou témoin) ou les conditions (cylindres ouverts ou fermés), permet d'avancer qu'il s'agit là plus d'une évolution temporelle des communautés qu'une réponse aux conditions expérimentales. ALLARD et MOREAU (1987) ont d'ailleurs observé, dans des conditions expérimentales analogues, un mois de traitement était nécessaire pour que les effets de l'acidification soient observables sur la densité des organismes benthiques.

Après un mois d'acidification la forte accumulation de biomasse, la diminution de la production et le très faible rapport P/B dans les cylindres acidifiés fermés indiquent une forte réduction du broutage résultant de la combinaison des effets toxiques de l'abaissement du pH et du procédé d'exclusion.

Dans les cylindres acidifiés ouverts il n'y a pas d'accumulation de biomasse, mais la production et le rapport P/B diminuent par rapport au prélèvement précédent, indiquant aussi une réduction du broutage mais certainement plus faible et ne pouvant être attribuée qu'aux effets toxiques de l'acidification. Là aussi ces résultats coïncident avec les observations faites sur le benthos (ALLARD et MOREAU, 1987) et données non publiées pour l'expérience présente, soit une forte réduction du nombre d'organismes benthiques en condition acidifiée.

Dans les cylindres témoins les changements sont peu prononcés et se résument à une légère diminution de la biomasse et à une augmentation du rapport P/B. L'absence de différence entre cylindres ouverts et fermés confirme que le procédé d'exclusion du benthos n'a pas été complètement efficace.

Après deux mois d'expérience la biomasse se maintient au même niveau et la production et le rapport P/B augmentent dans les deux types de cylindres des canaux acidifiés. Ces changements pourraient indiquer une légère augmentation du broutage provenant du développement d'espèces résistantes à l'acidification, mais l'on ne doit pas exclure une stimulation par le phosphore qui est légèrement plus abondant en milieu acidifié (PLANAS et MOREAU, 1986). Dans le canal témoin l'évolution notée au prélèvement précédent se poursuit.

L'évolution temporelle de la biomasse, de la production et du rapport P/B est donc, en général, en accord avec le modèle de LAMBERTI et MOORE et indique que l'augmentation de biomasse et de production du périphyton des milieux acidifiés est due à une diminution du broutage.

En revanche, il ne semble pas que l'accumulation des produits de dégradation de la chlorophylle, tel que pheopigments, puisse être un bon indicateur de l'absence de broutage. En effet, dans le cas présent, et contrairement à ce qui a été avancé par JACOBY (1987), le rapport pheopigments/chlorophylle a est toujours similaire, à une exception près, dans les cylindres ouverts et fermés.

Les conclusions découlant de l'emploi du modèle de LAMBERTI et MOORE concordent avec ce que l'on connaît de l'évolution de la communauté benthique en milieu acidifié : celle-ci est en effet caractérisée par une réduction du nombre total d'organismes et particulièrement des collecteurs (ALLARD et MOREAU, 1987). Une évolution comparable a été observée pour la présente expérience, en particulier pour les éphéméroptères et les orthocladines dont l'abondance est réduite d'environ 2.5 fois dans les conditions acides (données non publiées).

Bien que le procédé d'exclusion du benthos que nous avons employé ne ce soit pas avéré totalement efficace, nous pouvons conclure que la disparition, ou la réduction d'abondance, des organismes brouteurs benthiques, détermine l'augmentation de la biomasse et de la production de la communauté périphytique.

Cependant comme nous avons établi par ailleurs que l'acidification augmentait la disponibilité du phosphore, il est vraisemblable que cet

accroissement d'élément nutritif agisse conjointement à la réduction du broutage. Pour l'instant il n'apparaît pas possible d'établir l'importance relative de ces deux facteurs.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce au support financier du Conseil des recherches en sciences naturelles et en génie du Canada et du Fonds pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche du Québec. On remercie également Chantal Douville, Danny Bussièrre et Patricia Wickham pour leur assistance dans les travaux sur le terrain et au laboratoire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLAN J.D. (1983). Predators-Prey relationships in stream. P. 191-230. In : J.R. BARNES et G.W. MINSHALL (eds). *Stream Ecology. Application and Testing Ecological Theory*. Plenum Press. New-York.
- ALLARD M., MOREAU G. (1987). Effects of experimental acidification on a lotic macroinvertebrates community. *Hydrobiologia*, 144 : 37-49.
- ALLARD M., MOREAU G. (1985). Short-term effects on the metabolism of lotic communities following experimental acidification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 : 1676-1680.
- GREGORY S.V. (1983). Plant-herbivore interactions in stream ecosystems. P. 157-189. In : J.R. BARNES et G.W. MINSHALL (eds). *Stream Ecology. Application and Testing Ecological Theory*. Plenum Press. New-York.
- HALL R.J., DRISCOLL C.T., LIKENS G.E. (1987). Importance of hydrogen ions and aluminium in regulating the structure and function of stream ecosystems : an experimental test. *Freshwater Biol.*, 18 : 17-25.
- HART D.D. (1983). The importance of competitive interactions within stream populations and communities. P. 99-136. In : J.R. BARNES et G.W. MINSHALL. *Stream Ecology. Application and Testing Ecological Theory*. Plenum Press. New-York.
- HENDREY G.R. (1976). Effects of pH on growth of periphyton algae in artificial streams channels. Acid precipitation. Effects on Forest and Fish Project. Rep. IR 25/76. Aas, Norway. 50 p.
- HENDREY G.R. (1982). Effects of acidification on aquatic primary producers. Acid Rain/Fisheries. American Fisheries Society, Bethesda. Maryland.
- HOAGLAND K.D., ROEMER S.C., ROSCWISKI J.R. (1982). Colonization and community structure of two periphyton assemblages with emphasis on the diatoms (*Encyrtariophyceae*). *Am. J. Bot.*, 69 : 188-213.
- HORNER R.R., WELCH E.B., VEENSTRA R.B. (1983). Development of nuisance periphytic algae in a laboratory streams in relation to enrichment and velocity. P. 121-134. In : R.G. Wetzel (ed.), *Periphyton of Freshwater Ecosystems. Developments in Hydrobiology. No 17*. Dr W. Junk Publishers. The Hague.
- JACOBY J.M. (1987). Alterations in periphyton characteristics due to grazing in a Cascade foothill stream. *Freshwater Biol.*, 18 : 495-508.
- LAMBERTI G.A., MOORE J.W. (1984). Aquatic insects as primary consumers. P. 164-195. In : V.H. Resh et D.M. Rosenberg (eds). *The Ecology of Aquatic Insects*. Praeger Special Studies. Praeger Scientific. New-York.

- LAZAREK S. (1982). Structure and functioning of a cyanophyton mat community in an acidified lake. *Can. J. Bot.* 60 : 2235-2240.
- LORENZEN C.J. (1976). Determination of chlorophyll and pheopigments : spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 343-346.
- MAYER T., WILLIAMS J.D. (1981). Modified procedure for determining the forms of phosphorus in freshwater sediments. Tech. Bull. 119. National Water Research Institute. Inland Water Directory. Burlington. Ontario 8 p.
- McINTIRE C.D. (1968). Structural characteristics of benthic algal communities in laboratory streams. *Ecology*, 49 : 520-537.
- MULLER P. (1980). Effects of artificial acidification on the growth of periphyton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 355-363.
- PARENT L., ALLARD M., PLANAS D., MOREAU G. (1986). The effects of short-term and continuous experimental acidification on biomass and production of running water periphytic algae. P. 48-61. In : B.G. Isom, S.D. Denis et J.M. Bates (eds.). *Impact of Acid Rain and Deposition in Aquatic Systems*. ASTM. STP. 928 Philadelphia.
- PATRICK R. (1977). Ecology of freshwater diatoms and diatoms communities. P. 284-232. In : D. Werner (ed.). *The biology of Diatoms. Botanical Monograph*, 13. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- PETERS R.H. (1983). *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press. Cambridge. 324 pp.
- PLANAS D., MOREAU G. (1986). Reaction of lotic periphyton to experimental acidification. *Water, Air and Soil Pollut.*, 30 : 681-686.
- PLANAS D., MOREAU G., ALLARD M., LAPIERRE L. (1989). Periphytic structural response to experimental acidification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46 : 827-835.
- ROUNICK J.S., GREGORY S.V. (1981). Temporal changes in periphyton standing crop during an unusually dry winter in streams of the western Cascades, Oregon. *Hydrobiologia*, 83 : 197-205.
- SERODES J.B., MOREAU G., ALLARD M. (1984). Dispositif experimental pour l'étude de divers impacts sur la faune benthique d'un cours d'eau. *Water Res.*, 18 : 95-101.
- SHIOZAWA D.K. (1983). Density independence versus density dependence in streams p. 55-77. In : J.R. Barnes et G.W. Minshall. *Stream Ecology. Application and Testing Ecological Theory*. Plenum Press. New-York.
- STAINTON M.P., CAPEL M.J., ARMSTRONG F.A.J. (1974). The chemical analysis of freshwater. *Fish. Mar. Serv. Misc. Spec. Publ. 25*. Ottawa. Ontario. 166 p.
- STOKES P.M. (1984). pH-related changes in attached algal communities of soft-water lakes. P. 43-61. In : G.R. Hendrey (ed.). *The Early Biotic Responses to Advancing Lake Acidification*. Butterworth Publishers. Boston.
- STOKES P.M. (1986). Ecological effects of primary producers in aquatic systems. *Water, Air and Soil Pollut.*, 30 : 421-438.
- ZAR J.H. (1974). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Inc. New Jersey, 620 p.