

STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES

DU HAUT-RHÔNE FRANÇAIS

XXI

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DE *Barbus Barbus* (L. 1758) (POISSONS, CYPRINIDAE)

par M. M. KRAIEM *

INTRODUCTION

Le Barbeau commun *Barbus barbus* est le poisson le plus abondant en biomasse dans la plupart des grosses rivières européennes appartenant au type « zone à Barbeau supérieur » selon la classification de HUET (1949). Dans le Rhône, en amont de Lyon, sa population atteint 120 Kg/ha, soit près de 25 % de l'ichtyomasse globale qui est de l'ordre de 500 Kg/ha (KRAIEM, 1979). Le Barbeau est donc une composante clé de l'écosystème et un maillon important dans la chaîne trophique.

* Université de Tunis. Faculté des Sciences. Département des Sciences Biologiques et Géologiques. Campus du Belvédère, TUNIS, (Tunisie) et Département de Biologie animale et Zoologie, Univ. Cl.-Bernard, LYON I.

Quelques travaux ont traité du régime alimentaire du Barbeau (GYURKO et NAGY 1964, 1965 ; ZELINKA 1971 ; ADAMEK et OBRDLIK 1977). Nous allons essayer, comparativement à ces travaux, d'établir le spectre alimentaire du Barbeau du Haut-Rhône.

Cet article présente les résultats d'une année d'observations (juin 1977 - juillet 1978) sur l'alimentation du Barbeau avec les variations selon la taille, donc l'âge du poisson et le biotope où il se trouve.

I. DESCRIPTION DU HAUT-RHÔNE ET DES DIFFERENTS SECTEURS D'ETUDE

Le Haut-Rhône français s'étend de l'amont de la ville de Lyon jusqu'à la frontière suisse, suivant une direction Sud-Ouest - Nord-Est.

Deux sites d'étude ont été choisis sur ce parcours du Rhône : le secteur de Brégnyier-Cordon, où le fleuve conserve une configuration naturelle, et le Canal de Miribel qui est artificiel (fig. 1).

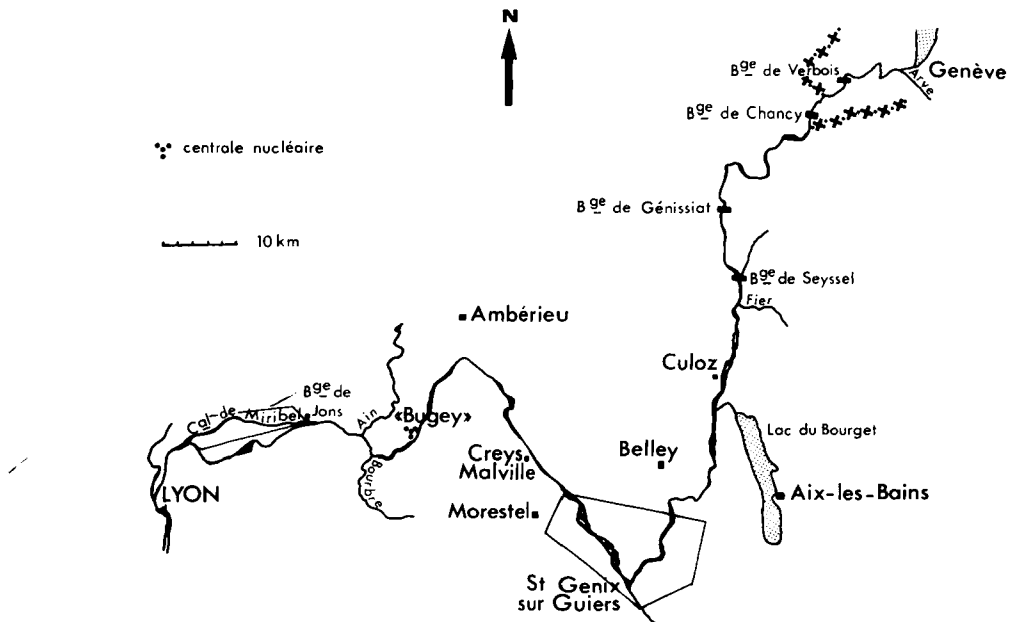


Fig. 1 : Carte du Haut-Rhône français. Les secteurs d'étude ont été encadrés. (D'après A.L. ROUX, 1976).

1) Le Rhône à Brégnyier-Cordon

Situé à environ 70 km en amont de Lyon, au niveau du coude que montre la figure 1, ce site s'étend sur une distance de 20 km environ. Il est marqué par la présence de deux grands types d'habitats :

— un extraordinaire lacs de bras appelés « îlons », en communication ou non avec le Rhône dans leur partie amont. Ce sont souvent des zones d'eau calme où la sédimentation est importante (souvent le fond est sableux et vaseux) ; le courant relativement faible permet le développement de quelques herbiers servant de refuge aux poissons ;

— le chenal principal, où le courant important et les fonds instables (graviers et galets) ne permettent pas l'implantation d'herbiers. Des enrochements sous forme de digues y sont parfois installés pour protéger les berges.

Avec sa pente modérée (0,6 ‰) et sa largeur moyenne de 200 m, ce secteur peut être classé dans la « zone à barbeau » d'après HUET (1949, 1962), juste à la limite entre la zone supérieure et la zone inférieure du même nom.

2) Le Canal de Miribel

Dans son parcours vers Lyon après la confluence de l'Ain, le Rhône est interrompu par le barrage de Jons, d'où il bifurque en deux branches : le canal de Miribel à droite et le canal de Jonage à gauche, longs de 18 km chacun. L'historique et l'objectif de cet aménagement sont décrits par WINGHART et CHABERT (1965).

En grande partie artificiel, le canal de Miribel fait donc perdre au fleuve sa propension naturelle à se partager en multiples bras et de ce fait à s'étaler sur plusieurs kilomètres de largeur. A travers les débris morainiques, il suit alors un parcours quasi-rectiligne avec un seul type d'habitat, à savoir un chenal courant sur un fond de graviers et de galets.

Large de 80 m en moyenne et ayant une pente de 4 ‰, le canal de Miribel se classe, quant à lui, dans la « zone à Ombre ».

3) Analyse biologique des deux sites

Les eaux du Haut-Rhône présentent à Brégnier-Cordon et dans le canal de Miribel pratiquement les mêmes caractères. Elles sont bien minéralisées, avec une conductivité qui varie entre 200 et 400 $\mu\text{mhos} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2}$ (ARALEPBP 1979), et possèdent une oxygénation supérieure à 70 ‰ de la saturation durant toute l'année. Cette qualité des eaux du Rhône contribue à la richesse des différentes biocénoses.

La végétation aquatique dans les 2 sites est représentée surtout par *Myriophyllum*, *Callitriche*, *Potamogeton*, *Ranunculus*, *Polygonum* et *Phragmites* (sur les bords).

En ce qui concerne la faune invertébrée échantillonnée par substrat artificiel (PERRIN, 1978), la figure 2 montre une nette similitude entre la faune du canal de Miribel et celle de Brégnier-Cordon, comme l'on pouvait s'y attendre. Notons que cette faune est assez riche (plus de 100 taxons), avec la plupart des grands groupes d'invertébrés aquatiques bien représentés et une bonne diversité spécifique, comme l'avaient déjà décrite PERRIN et ROUX (1978).

La structure des populations de poissons fera l'objet d'une publication ultérieure.

II. MATERIEL ET METHODES

1) Matériel

Soixante Barbeaux capturés par pêche électrique au cours de la période juin 1977 - juillet 1978 ont fait l'objet de cette étude. Ils comprennent trois lots de 20 individus. Le premier provient du canal de Miribel, le second et le troisième de Brégnier-Cordon et correspondent aux 2 faciès particuliers : les lônes et les digues installées dans le courant.

Ces différents lots sont, d'autre part, constitués pour une première moitié de jeunes Barbeaux (5 à 15 cm) et pour l'autre de Barbeaux âgés (25 à 40 cm). Ces deux groupes sont traités séparément pour chaque milieu.

2) Récolte et traitement des échantillons

Tout de suite après leur capture les Barbeaux destinés à l'étude du régime alimentaire sont tués, soit en les assommant, soit par immersion prolongée dans une

solution narcotique de MS.222, puis mesurés et pesés. Les tractus digestifs complets des adultes sont disséqués et conservés, en flacons individuels étiquetés, dans une solution formolée à 4 % pour arrêter les processus digestifs. Les jeunes sont conservés entiers.

Au laboratoire, les tractus digestifs fixés sont lavés ; on détache ensuite la partie comprise entre l'œsophage et la première boucle intestinale (le bulbe stomacal) et l'on extrait son contenu que l'on examine à la loupe binoculaire.

Chez le Barbeau comme chez de nombreux poissons munis de dents, qu'elles soient masticatrices ou pharyngiennes, les proies ingérées sont plus ou moins fortement fragmentées, ce qui rend parfois difficile leur identification précise, et plus encore leur dénombrement : celui-ci s'opère à partir des capsules céphaliques ou des segments thoraciques et abdominaux et par référence à du matériel intact prélevé dans les stations d'échantillonnage. De plus, dans cette première approche du problème, nous avons centré notre attention sur les grands groupes d'espèces plutôt que sur les espèces considérées individuellement.

3) Expression des résultats

Les résultats des dénombrements d'organismes sont présentés selon deux méthodes différentes décrites par HYNES (1950) :

— La méthode de fréquence numérique (ou abondance relative) : le nombre d'individus de chaque type d'aliment est présenté en pourcentage par rapport au nombre total d'organismes trouvés dans les tubes digestifs des poissons examinés.

— La méthode d'occurrence : elle exprime en pourcentage, par rapport à l'échantillon entier, le nombre de poissons dans lesquels un type d'aliment est observé. On peut rapprocher cette notion de celle de constance, et elle s'exprime d'ailleurs de la même façon :

$$Oc = \frac{a}{N} \cdot 100, \text{ avec } a = \text{nombre de prélèvements où le taxon est présent.}$$

N = nombre total de prélèvements.

III. RESULTATS

1) Composantes du spectre alimentaire du Barbeau du Rhône

Signalons tout d'abord que du fait des difficultés inhérentes à la détermination et la quantification de la composante végétale des contenus stomacaux, seule la fraction animale est dénombrée dans cette étude. La fraction végétale est comptée en présence ou absence.

Les données correspondant aux contenus stomacaux et représentées dans la figure 2 nous ont permis de distinguer, dans chacun des milieux considérés et pour chacun des groupes de poissons, des **composantes permanentes** constituées par un ensemble de taxons fondamentaux systématiquement représentés — bien que parfois par un petit nombre d'individus — et des **composantes occasionnelles** constituées par des taxons ou espèces plus rarement observés.

a) Composantes permanentes

Par leur fréquence numérique et leur occurrence, les larves de Diptères (surtout Chironomidæ et Simuliidæ), d'Ephéméroptères (surtout Heptageniidæ et Bætidæ), de Trichoptères (surtout Hydropsychidæ et Rhyacophilidæ) et les Nématodes sont les composantes essentielles du régime alimentaire du Barbeau.

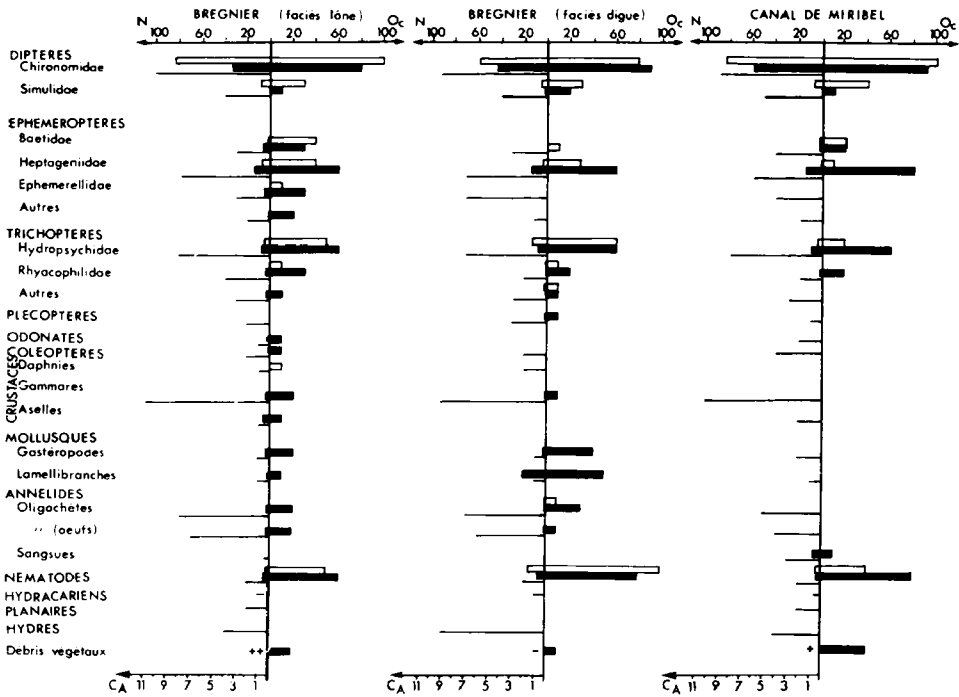


Fig. 2 : Spectre alimentaire des Barbeaux jeunes (bâtons blancs) et âgés (bâtons noirs), en relation avec la faune invertébrée benthique (traits noirs) des différents milieux du Rhône étudiés (cette dernière d'après PERRIN, 1978).

N = pourcentage moyen de la proie ingérée dans l'échantillon considéré.

Oc = pourcentage de Barbeaux de l'échantillon contenant un taxon donné.

CA = effectif de chaque taxon de la faune invertébrée exprimé en classe d'abondance selon l'échelle suivante :

- 1 = moyenne de 1 individu par prélèvement
- 2 = > 2 à 5 >
- 3 = > 6 à 10 >
- 4 = > 11 à 15 >
- 5 = > 16 à 30 >
- 6 = > 31 à 60 >
- 7 = > 61 à 120 >
- 8 = > 121 à 250 >
- 9 = > 251 à 500 >
- 10 = > 501 à 1 000 >
- 11 = > 1 001 à > 2 000 >

b) Composantes occasionnelles

Les Annélides Oligochètes, les Crustacés (*Gammarus* et *Asellus*) et les Mollusques Gastéropodes (*Ancylus*) et Lamellibranches (*Pisidium* et *Sphaerium*) sont parfois très abondants mais moins constants.

Les larves d'Ephéméroptères *Ephemerella* et *Pothamantus*, de Trichoptères à fourreaux (*Leptoceridæ* surtout), de Diptères *Tipulidæ*, de Plécoptères et d'Odonates, sont dans l'ensemble très peu fréquentes. Dans la catégorie des composantes occasionnelles, nous plaçons également les Sangsues trouvées dans un individu où elles représentaient la presque totalité des proies ingérées.

2) Variation du spectre alimentaire en fonction du milieu et comparaison avec la composition du benthos

La figure 2 montre une différence dans les spectres alimentaires selon les milieux considérés, et ceci concerne aussi bien les spectres de Barbeaux jeunes que ceux des âgés. On compte ainsi pour les individus jeunes 6 taxons dans l'échantillon du canal de Miribel et 8 et 9 taxons dans celui de Brégnier-Cordon, respectivement des faciès « digue » et « lône ». Quant aux individus âgés, on dénombre 8 taxons chez ceux du canal de Miribel et 14 et 18 chez ceux de Brégnier-Cordon, respectivement des faciès « digue » et « lône ».

Du point de vue qualitatif, les composantes permanentes sont les mêmes pour les poissons des différents milieux. Certaines sont abondantes dans le benthos, surtout Chironomidæ, Simulidæ, Heptageniidæ et Hydropsychidæ. Par contre, d'autres y paraissent plus rares : Bætidæ et Rhyacophilidæ dans les lônes de Brégnier-Cordon, Nématodes dans les trois faciès. Ce dernier groupe paraît mieux représenté dans les contenus stomacaux que dans les prélèvements du benthos. Trois explications sont alors possibles : soit les substrats artificiels leur sont défavorables, soit leur cuticule les protège et ralentit leur digestion par le poisson, soit enfin ils sont davantage consommés par ce dernier.

C'est au niveau des composantes occasionnelles que la différence peut être décelée. Celles-ci sont très peu représentées et presque absentes dans l'échantillon relatif au canal de Miribel où les Barbeaux ne consomment ni Plécoptères, ni Odonates, ni Crustacés supérieurs (*Gammarus* et *Asellus*), ni Mollusques, ni enfin Oligochètes. A Brégnier-Cordon ces composantes sont plus fréquentes et mieux représentées dans les contenus stomacaux. La figure 2 montre cependant que les groupes mentionnés sont présents en effectifs sensiblement équivalents dans le benthos des trois milieux. Par contre certaines différences dans le régime alimentaire peuvent être expliquées par la diversité des faciès. En effet on remarque, aussi bien dans les contenus stomacaux des Barbeaux que dans le benthos, d'une part la présence particulière d'espèces comme les Plécoptères (caractéristiques d'un milieu courant et oxygéné) dans le lot des poissons du faciès « digue » : des larves d'Odonates et des *Asellus* sont d'autre part présentes dans les Barbeaux et le benthos du faciès « lône ».

De plus, il est possible que des groupes comme les Hydres et les Planaires soient détruits au cours de leur ingestion, mais l'absence, dans les contenus stomacaux de Barbeaux, de certains groupes taxonomiques de la faune benthique présentée dans la figure 2 (comme les Mollusques, les Hydracariens, les larves de Plécoptères, de Coléoptères et d'Odonates) — et tout particulièrement à Miribel — montre que le spectre alimentaire de ce poisson ne reflète pas exactement la composition de la faune benthique.

3) Variation du spectre alimentaire en fonction de la taille

La figure 2 montre une nette différence dans la diversité du spectre alimentaire entre les individus jeunes et âgés et ceci dans les différents milieux considérés. On compte respectivement dans le canal de Miribel et dans les faciès « digue » et « lône » du Rhône à Brégnier-Cordon, 6, 8 et 9 taxons pour les jeunes, contre 8, 14 et 18 pour les Barbeaux âgés.

On remarque, en outre, que les spectres alimentaires de ces deux catégories de poissons présentent les mêmes composantes permanentes qui ont été précédemment énumérées. La différence entre les régimes alimentaires de ces deux groupes réside de nouveau au niveau des composantes occasionnelles.

Les contenus stomacaux des jeunes Barbeaux sont essentiellement constitués de phytoplancton (surtout *Navicula* et *Nitzschia*), de zooplancton (surtout *Daphnia*) et de micro-invertébrés benthiques (surtout larvules de Chironomes et d'Ephéméroptères). Ceux des individus âgés contiennent des larves de Plécoptères et d'Odonates, des Mollusques (Gastéropodes et Lamellibranches), des Crustacés supérieurs (Gammarés et Aselles) et des Annélides. De plus 1/3 de ces individus contenaient des débris végétaux (de macrophytes) représentant de 10 à 80 % du volume total du contenu stomacal. Il y a donc une corrélation entre la taille du poisson et celle de la proie ingérée. Ceci a aussi été vérifié pour les composantes permanentes dont les dimensions sont liées à la taille du poisson.

Par ailleurs 29 Barbeaux sur les 60 examinés (soit environ 50 %) contenaient des Acanthocéphales. Mademoiselle VAN MAREN (com. pers.) a déterminé ces parasites qui, dans le cas des Barbeaux du Rhône, appartiennent à deux espèces : *Pomphorhyncus lævis* principalement (présents dans 28 Barbeaux sur 29) et *Acanthocephalus anguillæ*, plus rare. La présence de la première espèce résulte de la consommation de Gammarés infestés servant d'hôtes intermédiaires à ces vers parasites que l'on trouve fixés ensuite dans la paroi intestinale des Barbeaux (MEYER, 1933 ; VAN MAREN, 1978). Quant aux *Acanthocephalus* ils se fixent dans la paroi intestinale de Barbeaux ayant consommé des Aselles, hôtes intermédiaires de ces parasites (MEYER, 1933).

Cependant plusieurs Barbeaux parasités ne contenaient ni Gammarés ni Aselles dans leurs contenus stomacaux. Leur infestation est la preuve d'une ingestion antérieure de ces Crustacés.

D'autre part, ces Acanthocéphales paraissent moins fréquents et moins nombreux chez les jeunes que chez les individus âgés. Ces derniers hébergent parfois plusieurs centaines d'entre eux. Quoi qu'il en soit les Barbeaux parasités restent apparemment en bonne santé.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les résultats que nous venons d'exposer sont bien approximatifs, compte tenu à la fois du nombre assez modeste d'échantillons de tractus digestifs examinés (60 au total) et des méthodes de calcul utilisées, surtout celle du dénombrement qui sous-estime la valeur des proies de grande taille, tandis qu'elle surestime celle des petits organismes. En l'occurrence, elle accorde autant d'importance à une larve d'Hydropsychidæ (# 1,5 cm et 50 mg) qu'à une larve de Chironomidæ (0,4 cm et 2 mg) ou de Simulidæ (0,5 cm et 4 mg). Tant qu'il ne s'agit que d'un travail dont l'objectif est la mise en évidence du régime alimentaire sous son aspect qualitatif, ces données sont acceptables. Dans des études de production de populations, où il s'agirait, par exemple, de rechercher la valeur de la ration journalière ou d'établir des bilans énergétiques, la méthode des poids serait plus adéquate.

D'après cette analyse, nous constatons que le régime alimentaire du Barbeau est assez diversifié. Dans le cas de nos prélèvements sur le Rhône, ce poisson paraît essentiellement zoophage. Son régime alimentaire présente une composante permanente constituée de larves de Diptères, d'Ephéméroptères, de Trichoptères et de Nématodes. A ceux-ci nous pouvons ajouter les Gammarés, en nous basant sur la fréquence et l'abondance des Acanthocéphales implantés dans l'intestin de ce poisson. La présence, en quantité variable, de débris végétaux et des algues filamenteuses rend difficile de préciser s'il s'agit d'éléments effectivement recherchés ou simplement ingérés accidentellement avec les proies animales, comme le pensent plusieurs auteurs (GYURKO et NAGY 1964 et 1935 ; HELLAWELL 1971).

D'autre part la taille des proies ingérées semble changer dans le régime alimentaire du Barbeau au cours de sa croissance. En effet les jeunes individus paraissent se nourrir exclusivement de proies de taille minime. Ils ont un régime alimentaire plutôt **planctonophage et microbenthophage**. Ce dernier tend à devenir essentiellement **benthophage** avec l'accroissement de la taille du poisson. GYURKO et NAGY (1964) observent aussi cette variation du régime alimentaire avec la taille chez les Barbeaux de la rivière Mures en Roumanie, dont les grands individus deviennent, en plus, piscivores.

Nous avons vu que la nourriture du Barbeau dans le Rhône est centrée sur 3 ou 4 types d'organismes. Cette observation ne pose-t-elle pas le problème tant controversé de la sélection d'aliments ?

Un fait est certain, la composition du spectre alimentaire du Barbeau ne reflète pas exactement la composition de la faune benthique.

En général, on admet l'existence d'une certaine sélection au niveau des groupes taxonomiques présents dans le milieu (BERG et GRIMANDI, 1966 ; RAE, 1967 ; MANN et ORR, 1969). Cette sélection pourrait aussi être le reflet des équipements morphologiques et sensoriels limitant l'accessibilité des proies et les potentialités des prédateurs. Nous croyons plus volontiers à un problème d'**accessibilité** qu'à un problème de **disponibilité**. Mais à notre avis ce phénomène serait plutôt le résultat de différences au niveau de l'habitat et du comportement des proies à l'égard des prédateurs, compte tenu du mode de recherche de la nourriture par ces derniers, plutôt dans le benthos ou plutôt dans la dérive.

Bien que la faune invertébrée apparaisse assez semblable dans les trois faciès considérés, le Barbeau n'y prélève pas les mêmes proies : son régime est plus varié dans les lônes de Brégnier ; il l'est un peu moins dans les digues et beaucoup moins dans le canal de Miribel. Des migrations alimentaires de brève durée sont possibles à Brégnier, permettant aux poissons l'exploitation de niches plus diverses, alors qu'elles sont impossibles dans le milieu isolé et homogène du canal de Miribel. Mais il se peut aussi qu'une sélection des invertébrés soit exercée par les substrats artificiels et que, quantitativement au moins, la faune des trois faciès s'avère plus différente qu'elle ne paraît ici.

Un fait particulièrement net ressort cependant : les Gammarus sont incontestablement abondants dans le canal de Miribel. Des prélèvements par carottage (benthomètre) sur le fond, le long des rives, effectués les 23.9.1977 et 26.10.1977, ont donné respectivement les densités de 41 et 65 individus/m² (rapport ARALEPBP, 1978). Or ces Gammarus ne sont pas du tout consommés ou le sont peu si l'on en juge par la présence des Acanthocéphales.

Au cours d'une pêche électrique effectuée de nuit par notre équipe de l'Université de Lyon, sur la rivière Ain (un affluent du Rhône), les Barbeaux ont presque tous été capturés en plein courant dans le chenal, alors que pendant la journée ils le sont généralement sous les souches et racines d'arbres ou bien derrière les blocs de rochers. Ceci nous a fait penser que ces poissons seraient doués d'une **activité nocturne**. L'ingestion nocturne des proies pourrait aussi expliquer leur fragmentation très poussée dans les estomacs de Barbeaux pêchés de jour.

Une étude de la variation de l'alimentation du Barbeau en fonction du rythme nycthéral pourrait élucider davantage ce problème.

RESUME

L'examen qualitatif de contenus stomacaux de Barbeaux du Haut-Rhône français met en évidence un régime alimentaire assez varié, essentiellement zoophage, avec une composante permanente constituée, par ordre de dominance décroissante, de larves de Diptères, d'Ephéméroptères, de Trichoptères et de Nématodes. Ce régime paraît, d'autre part, davantage lié à la taille, à l'âge du poisson et au faciès du cours d'eau, qu'à la

composition de la faune benthique. Le Barbeau est planctonophage et microbenthophage pendant son jeune âge ; il devient essentiellement benthophage en vieillissant.

SUMMARY

A qualitative analysis of the stomach contents of Barbels from the French upper Rhône river reveals a rather varied and essentially zoophagic diet, comprising in numerical order, firstly Diptera larvae, secondly Ephemeroptera larvae, thirdly Trichoptera larvae and fourthly Nematodes. Moreover, this diet seems more closely related to the size and the age of the fish, and to the biotope, than to the composition of the benthic invertebrate fauna.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMEK Z. et OBRDLIK P., 1977. Food of important Cyprinid species in the warmed barb-zone of the Oslava River. *Folia, Zoologica*, 26, (2), 177-182.
- A.R.A.L.E.P.B.P., 1978. Etude hydrobiologique du Canal de Miribel. Rapport, Univ. Lyon, 28 p.
- A.R.A.L.E.P.B.P., 1979. Etude hydrobiologique du Haut-Rhône dans le secteur de Brégnier-Cordon. Rapport, Univ. Lyon, 102 p.
- BERG A. et GRIMANDI E., 1966. Ecological relationships between planktonophagic fish species in the Lago Maggiore. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 16, 1065-1073.
- GYURKO S. et NAGY Z., 1964. Dinamica nutriti la Mreana (*Barbus b. L.*) din riul Mures. *Studii si certari.*, 3, (6), 169-180.
- GYURKO S. et NAGY Z., 1965. Dynamik der Ernährung des Semlings *Barbus meridionalis petenyi* Heckel. *Acta zoologica Acad. Scienciarum, Hungaria*, 11, 1-2.
- HELLAWELL I.M., 1971. The autoecology of the chub *Squalius cephalus* (L.), of the river Lugg and the Afon Llynfi. III. Diet and feeding habits. *Freshwat. Biol.*, 1, 369-387.
- HUET M., 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11, 3-4.
- HUET M., 1962. Influence du courant dans la distribution des poissons dans les eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 24, (2), 412-432.
- HYNES H.B.N., 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitus*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.*, 19, 36-58.
- KRAIEM M.M., 1979. Ecologie du Barbeau fluviatile *Barbus barbus* (L. 1758) (Poissons, Cyprinidæ) dans le Haut-Rhône Français. Thèse Doct. 3^e cycle Univ. Lyon I, 65 p.
- MANN R.K.H. et ORR D.R.O., 1969. A preliminary study of the feeding relationship of fish in hard water and soft water streams in Southern England. *J. Fish Biol.*, 1, 31-44.
- MEYER A., 1933. Acantocephala. In *Die Tierwelt Mitteleuropas* Leipzig, 1, (6), 1-40
- PERRIN J.F., 1978. Signification écologique des peuplements benthiques du Haut-Rhône français. Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Lyon I, 171 p.

- PERRIN J.F. et ROUX A.L., 1978. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. 6 - La macrofaune benthique du fleuve. Verh. Internat. Verein. Limnol., 20, 1494-1502.
- RAE B.B., 1967. The food of Cod in North Sea and West of Scotland grounds. Mar. Res., 1, 68 p.
- ROUX A.L., 1976. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. I - Présentation de l'étude. Bull. Ecol., 7, (4), 475-478.
- WINGHART J. et CHABERT J., 1965. Haut-Rhône à l'amont de Lyon : Etude hydraulique de l'île de Miribel-Jonage. La houille blanche, 7, 643-646.
- ZELINKA M., 1971. Competition food relations in a trout stream. Vertebrat. Zpr., 2, 95-101.