HAL
open science

Biodiversité et fonctionnement de cours d'eau forestiers de tête de bassin : effet de l'acidification anthropique et d'une restauration

Jean-Marc Baudoin

To cite this version:

Jean-Marc Baudoin. Biodiversité et fonctionnement de cours d'eau forestiers de tête de bassin : effet de l'acidification anthropique et d'une restauration. Ecologie, Environnement. Université Paul Verlaine - Metz, 2007. Français. NNT : 2007METZ047S . tel-01749028

HAL Id: tel-01749028

https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01749028v1

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ DE LORRAINE

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

Laboratoire des Interactions
Ecotoxicologie, Biodiversité, Ecosystèmes
(L.I.E.B.E.) UMR CNRS 7146

Ecole Doctorale
Sciences et Ingénierie des
Ressources Procédés Produits Environnements
RP2E

THESE

Présentée à l'Université Paul Verlaine en vue de l'obtention du grade de :

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PAUL VERLAINE - METZ

Discipline : Ecologie

Spécialité : Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

par

Jean-Marc BAUDOIN

Biodiversité et fonctionnement de cours d'eau forestiers de tête de bassin : Effet de l'acidification anthropique et d'une restauration

Soutenue le **19 Juin 2007** devant la commission d'examen :

Directeur de thèse : **François GUEROLD –** Professeur, Université Paul Verlaine

Rapporteurs : **Eric CHAUVET –** Directeur de Recherche CNRS, EcoLab Toulouse

Michel LAFONT - Directeur de Recherche, CEMAGREF LDSA Lyon

Examinateurs : **Stephan HÄTTENSCHWILER –** Chargé de Recherche CNRS, CEFE Montpellier

Arturo ELOSEGI – Maître de Conférences, Université du Pays Basque Bilbao (Espagne)

Philippe USSEGLIO-POLATERA – Maître de Conférences, Université Paul Verlaine

à Julien Calmet, Christian Baudoin et Ernest Bernard,

dont l'humanité et l'amour de la nature resteront à jamais gravés en moi…

Remerciements

Je tiens à remercier en priorité mes parents Christiane (encore merci pour la relecture du manuscrit) et Patrick, ma sœur Sylvia, mes frères Jean-Patrick et Alexandre, mes amis Vincent FELTEN, François PAPAYOU, Christian PIGNON et Guillaume TIXIER, sans lesquels je n'aurais probablement pas achevé ce travail, malgré la profonde passion qu'il suscita en moi. Je vous remercie du fond du cœur de votre soutien et de m'avoir porté à bout de bras, face aux adversités qui ont émaillé ces années de thèse…

Je remercie très chaleureusement mon directeur de thèse, M. le Professeur François GUEROLD, d'être tout d'abord venu me chercher au MNHN de Paris pour m'offrir un sujet de doctorat aussi excitant (si tu en doutes encore, saches que je n'ai aucun regret !), d'avoir ensuite tout mis en œuvre pour mener à bien ce travail, de m'avoir fait confiance et laissé une large autonomie, de m'avoir confié des tâches scientifiques extra-universitaires enrichissantes, de m'avoir présenté des êtres humains passionnés et passionnants (scientifiques ou non), d'avoir partagé tant de connaissances naturalistes avec moi, de m'avoir fait découvrir la beauté ensorcelante des espaces naturels vosgiens, et pour tous les moments (bons et moins bons) que nous avons passés ensemble et que je n'oublierai jamais…

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à M. Jean-Claude MORETEAU pour m'avoir accueilli au sein du laboratoire, pour son humanité et sa bienveillance envers moi, ainsi que pour son exceptionnelle pédagogie qui, il y a maintenant quelques années, fit renaître en moi le plus vif intérêt pour les sciences de la vie.

Je voudrais faire part de ma profonde reconnaissance à M. Eric CHAUVET, pour m'avoir accueilli au CNRS de Toulouse, pour m'avoir fait découvrir le monde exaltant et la beauté (pour moi jusqu'alors insoupçonnée) des hyphomycètes aquatiques, pour ses conseils avisés, pour son soutien, pour nos discussions enrichissantes et pour m'avoir fait l'honneur d'accepter d'être rapporteur de ce travail.

Mes plus vifs remerciements vont également à M. Michel LAFONT qui m'a fait la grande faveur de partager son savoir scientifique, en acceptant d'être rapporteur de cette thèse.

Conjointement je souhaite remercier M. Arturo ELOSEGI, M. Stephan HÄTTENSCHWILER et M. Philippe USSEGLIO-POLATERA, dont la participation à mon jury me fait le plus grand honneur.

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'une ACI « Ecologie quantitative » et d'un programme de recherche pluridisciplinaire sur la restauration des écosystèmes terrestres et aquatiques. Je tiens donc à remercier très fortement et très sincèrement l'ensemble des partenaires qui l'ont soutenu, et sans lesquels rien de tel n'aurait été possible : L'Office National des Forêts, le Conseil Général des Vosges, le Conseil Régional de Lorraine, la DIREN Lorraine, l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, la DSF, la DRAF, la DERF, l'Université de Metz, l'INRA, le CNRS, le Ministère de la recherche, le Ministère de l'agriculture et de la pêche, les communes et les associations.

Je ne peux que crier un ERNORME MERCI à M. Philippe WAGNER pour m'avoir accompagné et soutenu durant nos innombrables et périlleuses sorties de terrain, pour ses immenses qualités professionnelles, pour sa résistance physique et morale face au froid et notamment au gel du matériel et de nos corps, aux interminables marches dans la neige, aux embourbements du camion bleu et aux explosions de treuille, pour sa bonne humeur inaltérable et communicative, pour nos soirées inoubliables à l'auberge de l'abbaye et chez Coco Braun, pour notre complicité humoristique, pour nos discussions passionnées, pour tous tes conseils et pour tant d'autres choses… Tu es devenu bien plus qu'un collègue de travail durant toutes ces années et je suis heureux aujourd'hui de te compter parmi mes amis…

Un très grand merci également à M. Philippe ROUSSELLE qui m'a fortement soulagé dans mon travail, en acceptant tout d'abord de me former aux analyses physico-chimiques, puis de prendre le relais en réalisant l'intégralité de celles-ci. Sans vous, je ne sais pas très bien comment j'aurais fait pour ne plus passer mes nuits au laboratoire, au retour du terrain. Je vous remercie pour vos multiples créations (logiciels informatiques et dispositifs expérimentaux) et vos nombreux dépannages qui ont grandement facilité la mise en œuvre de mes recherches. Je te remercie aussi pour ton humour (ça y est, je t'ai tutoyé !!!) un peu plus fin que celui de François !

Je tiens à faire part de toute ma reconnaissance à M. Didier LAMBRIGOT et Mme Sophie MANZI que j'ai eu le plaisir de rencontrer à Toulouse, et qui m'ont très fortement aidé en réalisant la quasi-totalité des dosages d'ergostérol.

Je remercie très affectueusement Mlle Nathalie KLEINEN pour tous ses coups de main, notamment concernant les harassantes démarches administratives, pour tous ses conseils (de travail et autres), pour la relecture (pourtant fastidieuse) de ce manuscrit, pour sa douce folie que j'aime tant et pour tous les bons moments partagés…

Conjointement, j'exprime toute ma reconnaissance à Mme Catherine DRUI, la seconde fée de notre secrétariat, qui m'a si souvent épaulé face à la paperasserie (congrès, ordres de mission…) et dont le « bonjour snear » jovial, me redonnait le sourire.

Un grand merci à M. Etienne MOHRAIN dont le professionnalisme a grandement facilité l'organisation de mes enseignements de TP. Merci pour ta bonne humeur, ton soutien et ta discrétion (dis ? T'en as parlé à personne de mon plongeon involontaire dans le ruisseau de Vallières, devant tout un groupe L3 ?).

Je tiens à remercier très fortement l'ensemble des enseignant-chercheurs qui m'ont gratifié d'une rare disponibilité, de leur soutien et de leur précieuse expérience, tant sur le plan scientifique au cours de mes travaux de recherche, que sur celui de la pédagogie durant mon poste d'ATER. Je remercie ainsi plus particulièrement M. Jean-Nicolas BEISEL (le complexe monde des statistiques s'est éclairci, votre pédagogie est communicative, je n'oublierai pas vos encouragements, votre rire qui résonne encore dans les couloirs du laboratoire, ni notre stage à Languimbert qui restera l'une de mes plus belles expériences d'enseignement), M. Philippe USSEGLIO-POLATERA (grâce à vous j'ai réussi à simplifier l'enseignement des analyses multidimensionnelles qui, pour de nombreux étudiants, étaient souvent proches d'une entrée dans la Twilight Zone… Je n'oublierai pas votre sympathie, vos encouragements et tous les bons moments que nous avons passés ensemble au cours des congrès internationaux, avec la charmante compagnie de Maïa et de Virginie), Mme Laure GIAMBERINI (merci pour tous vos encouragements et votre bienveillance. Ah oui ! Aussi, je promets de ne plus vous piquer discrètement de vaisselle), M. Serge MULLER (merci pour votre soutien et le partage de vos immenses compétences naturalistes), M. Gérard MASSON (merci pour votre soutien et nos souvenirs teintés d'humour lors des pêches et des TP sur le Mirgenbach), Mme Delphine ARAN (merci pour vos conseils, vos encouragements et votre sourire), M. Lionel LEGLIZE (merci pour tous vos coups de main, votre soutien et votre exemplaire galanterie que je tente de prendre pour modèle), M. Marc PARANT (merci pour votre bienveillance et même si nos goûts sont un peu différents, pour notre passion partagée de la musique qui, quoiqu'en dise l'inégalable Serge Gainsbourg, est tout au moins l'art majeur de nos cœurs), M. Pascal POUPIN (merci pour votre sympathie et tout le matériel que vous m'avez si souvent prêté) et M. Jean-Claude PIHAN (merci pour votre bienveillance et votre humour, malgré certaines circonstances parfois délicates).

Une mention très spéciale à M. Simon DEVIN que j'ai eu le plaisir de côtoyer bien avant qu'il ne devienne Maître de Conférences. Ce serait vraiment très long de détailler les nombreuses

fois où tu m'es venu en aide durant cette année (ta capacité de partage de connaissances et ta disponibilité sont immenses), alors je me contenterai d'un ENORME MERCI, et j'espère que j'aurai le plaisir de continuer à te voir en dehors du laboratoire pour perpétuer nos sorties, nos découvertes musicales et nos débats politiques enflammés… J'en profite pour remercier et embrasser affectueusement Mlle Sandrine PAIN qui a partagé une partie de ses années de doctorat avec moi et qui deviendra prochainement Mme DEVIN (tu as choisi avec beaucoup de goût, de conserver la même thématique patronymique, car oui, comme le disait un certain M. Schivardi: « le vin c'est pas de l'alcool, c'est un aliment… »). Je vous félicite encore une fois, et je vous souhaite très sincèrement tous mes vœux de bonheur.

Je remercie également l'ensemble des personnes du laboratoire et de la scolarité de l'université, avec qui j'ai eu le plaisir de travailler durant toutes ces années et qui me sont si souvent venues en aide. Plus particulièrement je voudrais remercier Mme Antoinette MEYER (merci pour tous vos coups de main, votre sympathie et votre « main verte » qui a permis d'agrémenter si harmonieusement le laboratoire de plantes magnifiques), Mme Valérie GRZYBOWSKI (merci pour la qualité d'organisation des plannings d'enseignement, pour votre aide et votre sourire), Mme Nathalie NAUER (merci pour votre sympathie, pour la qualité de votre travail, et je vous demande pardon d'avoir si souvent contribué à l'état déplorable de ma salle de travail…), M. Jean-François POINSAINT (merci pour vos qualités de bricolage hors du commun et votre jovialité inaltérable), Mme Maryline GEORGEN (je ne vous ai connu que sur le tard, mais je vous remercie très chaleureusement pour avoir tant facilité l'organisation de cette fin de thèse), Mme Mireille OLLIVIER (Merci de m'avoir toujours si bien tenu informé de toutes les évolutions concernant les sources de documentations scientifiques, l'organisation du laboratoire et les opportunités intéressantes… Et pardon de ne pas avoir été le plus rapide des étudiants pour répondre à vos mails…), Mme Marie-Christine PELTRE (notamment pour toutes vos informations concernant l'AFL).

Un très très très très GRAND MERCI à mes potes, frères et sœurs de galère doctorale pour un nombre incalculable de choses et pour tous les moments inoubliables (bons et moins bons) que nous avons passés ensemble au laboratoire, en congrès, ou en dehors de tout contexte scientifique (très en dehors) : en particulier (et par ordre alphabétique) à Anatole (y a rien de plus con qu'un mouton), Anne-So (t'es réchauffé), Arnaud (Salut à toi !), Aurélie (putain ça caille dans les vosges), Caroline (une ptite blagounette), Chaff (C'est la poule qui pond l'œuf mais c'est le coq qui a mal au cul), Edwige (je connais quelqu'un à qui il est arrivé exactement la même

chose), Ingrid (c'est comme ça, ç'est écrit), Julien (Vive la LCR mon pote !), Karine (salut les minous), Manu (Jack Daniel's, sorts de ce corps !), Pierre (la douleur est un état d'esprit), Virginie (un ptit surber ?), à mon collègue de Toulouse : Antoine avec qui j'ai partagé plein de bons moments et de discussions stimulantes (une ptite infusion maison pour Christian ?), à mes collègues de Nancy : Nico qui m'a beaucoup aidé face à la complexité de l'hydrologie et de la géochimie (prêt pour une autre petite absinthe en république tchèque) et Théodora, et enfin aux vétérans du DEA Biodiv de Paris : Céline Clabaut (parfois le hasard fait bien les choses…, « j'espère toutefois que l'on ne comptera pas seulement sur lui pour se revoir, malgré la distance géographique ») et Matthieu Boulesteix (toujours un pur gars, « à très bientôt j'espère, mon pote »).

Une mention très particulière à mes trois compères et amis avec qui j'ai pratiquement tout partagé durant ces longues années : Guillaume, Sam et Vince. Je n'oublierai jamais toutes les aventures que nous avons traversées ensemble et notre soutien mutuel constant. Puisse la vie nous garder toujours aussi soudés !

Merci enfin, à toutes celles et ceux qui ont de près ou de loin contribué à l'avancé de ce travail :

- *A ma Famille que j'aime tant, avec une pensée particulière pour mon filleul « le petit Paul » et pour ma Grand-Mère Léa qui m'a recueilli plusieurs fois en Haute-Saône et « ravigoté » quand dans les Vosges il faisait froid.*
- *une spéciale dédicace à Karim, Vanessa, Sabrina, Omar, Laurent, Tom, Nora, la Felten-Vinot Family, Stepha, Rachid, Yacin, Anne-Charlotte, Mohamed, Florence, Vincent –7, Jeff, Chouts, Annabelle, Cedric, Sim et à SuEaR…*
- *à Mme Sylvie GUEROLD pour son hospitalité, sa douceur et son sourire, à Jean-Lou GUEROLD ainsi que M. et Mme Alphonse GUEROLD avec qui j'ai passé d'inoubliables (et parfois improbables) instants dans les Vosges. Votre humanité et votre joie de vivre sont salvatrices.*
- *à M. Olivier DANGLES que j'ai eu le plaisir de connaître alors que je n'étais encore qu'un étudiant de Licence. Ta vision scientifique, ta pédagogie et ta sympathie ne sont sans doute pas étrangères à l'orientation de mes recherches…*
- *à François Nowicki dont la poésie des photographies naturalistes et l'humour réchauffent le coeur.*

- *aux hommes de terrain de l'ONF que j'ai eu le plaisir de côtoyer : M. Gui GEHAIN et M. LEBLOND*
- *à M. DELACOTE pour nous avoir toujours facilité l'accès à son terrain lors de nos prélèvements et pour sa sympathie.*
- *Aux étudiants de L3 et M1 à qui j'ai eu le plaisir d'enseigner mes modestes connaissances. Merci pour votre curiosité et la constante bonne ambiance que vous faisiez reigner. Ca donne envie de s'investir…*
- *à tout le personnel de l'hôpital Central et Bon-Secours et au Docteur Dequidt que j'espère, malgré tout ce que je leur dois et leur humanité, ne plus revoir trop souvent…*

Enfin, merci, un grand merci, à la beauté et à la biodiversité des Vosges…

« En gros, leur idée c'était de détruire les forêts et de les remplacer par des voitures. Ce n'était pas un projet conscient et réfléchi ; c'était bien pire. Ils ne savaient pas du tout où ils allaient, mais y allaient en sifflotant – après eux, le déluge (ou plutôt, les pluies acides). Pour la première fois dans l'histoire de la planète Terre, les humains de tous les pays avaient le même but : gagner suffisamment d'argent pour pouvoir ressembler à une publicité. Le reste était secondaire, ils ne seraient pas là pour en subir les conséquences ». **Frédéric Beigbeder** (99 francs, 2000)

Table des matières

Partie I : Introduction 1

I. Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes 2

I.1. Généralités et Concepts 2

I.2. Evidences expérimentales et stratégies futures 4

II. Fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin 6

II.1 Contexte 6

II.2 Processus fondamentaux 6

II.3 Organismes impliqués 7

II.3.1 Hyphomycètes aquatiques 7

II.3.2 Bactéries 8

II.3.3 Invertébrés benthiques 9

III. L'Acidification anthropique des écosystèmes : un problème passé, présent et futur 11

III.1. Origines et Mécanismes physico-chimiques 11

III.1.1. Emission, transformation et déposition 11

III.1.2 Acidification des écosystèmes 12

III.2. Dégradations biologiques des écosystèmes acidifiés : Constats et Solutions 13

III.2.1. Effets délétères sur la biodiversité 13

III.2.2. Effet sur le processus de décomposition des litières 19

III.2.3. Restauration des écosystèmes acidifiés 22

III.3. Conclusion 27

IV. Problématique 28

Partie II : Sites d'étude 29

I. Présentation du massif vosgien 31

I.1. Situation Géographique 31

I.2. Géologie 31

I.3. Climat 31

I.4. Pédologie 34

I.5. Végétation 34

I.6. Hydrographie 37

I.7. Empreinte physico-chimique des ruisseaux vosgiens 37
II. Opération d'épandage aérien d'amendements calco-magnésiens 40
II.1. Contexte 40
II.2. Mise en œuvre technique 41
II.2.1. Bassins versants amendés 41
II.2.2. Origine et composition des amendements 41
II.2.3. Opération d'amendement 42
III. Caractérisation des stations sélectionnées 43
III.1. Choix et localisation des stations 43
III.2. Caractérisation physico-chimique de l'état d'acidification des stations 47
III.2.1. Matériel et méthodes 47
III.2.2 Résultats 51
III.2.3 Discussion 56
IV. Conclusion 60

Partie III: Effet de l'acidification anthropique et d'une restauration des bassin-versants sur le fonctionnement des cours d'eau 61
Avant-propos : 62
I. Evaluation du fonctionnement des ruisseaux 63
I.1. Matériels et méthodes 63
I.1.1 Stratégie expérimentale 63
I.1.2. Sites d'étude 63
I.1.3. Dégradation des litières de feuilles 64
I.1.4. Analyse des données 67
I.2. Résultats 68
I.2.1. Décomposition des litières dans les six ruisseaux avant amendement 69
I.2.2. Décomposition des litières dans les six ruisseaux après amendement des bassin-versants de LG et BE 74
I.3. Discussion 86
I.3.1. Enseignements apportés par l'expérience pré-chaulage (AN1) 86
I.3.2. Enseignements apportés par l'expérience post-chaulage (AN2) 89
I.3.1. Synthèse 91
II. Paramètres physiques et chimiques de contrôle 95

II.1. Matériel et méthode 95
II.2. Résultats 96
II.3. Discussion 101
III. Conclusion 102

Partie IV: Hyphomycètes aquatiques associés aux litières 105
Avant-propos : 106
I. Matériels et méthodes : 107
I.1. Biomasse fongique 108
I.2. Production conidienne et structure des communautés fongiques 109
I.3. Analyses des données 110
II. Résultats 112
II.1. Biomasse fongique 112
II.2. Production conidienne 115
II.3. Assemblages d'espèces et diversité des hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre 118
II.4. Influence des paramètres physico-chimiques 126
II.4.1. Biomasse fongique 126
II.4.2. Productions conidiennes 128
II.4.3. Diversité des Hyphomycètes aquatiques 130
II.4.4. Hyphomycètes aquatiques et vitesse de décomposition des litières 133
III. Discussion 137

Partie V: Macro-invertébrés benthiques associés aux litières 154
Avant-propos : 155
I. Matériels et méthodes 156
I.1. Analyse des échantillons 156
I.1.1. Richesse spécifique, diversité fonctionnelle et abondance 156
I.1.2. Biométrie 158
I.2. Analyses des données 159
II. Résultats 160
II.1. Assemblage et structure des communautés de macro-invertébrés benthiques associés aux litières de hêtre 160

II.1.1. Assemblages taxonomiques des communautés 160
II.1.2. Structure des communautés au cours du processus de dégradation des litières .. 166
II.2. Influence des communautés de macro-invertébrés benthiques associées aux litières de hêtre sur les taux de dégradation 173
III. Discussion : 177
III.1. Diversité et structure des communautés d'invertébrés associées aux litières 177
III.2 Influence des communautés d'invertébrés associées aux litières sur le processus de dégradation ? 181

Synthèse et Perspectives..... 185
I. Restauration des cours d'eau acidifiés par amendement de leur bassin-versant : une solution tangible?..... 186
II. Biodiversité et Fonctionnement des cours d'eau : nouveaux concepts, implications en milieu acidifié et généralisations 188
III. L'acidification anthropique des écosystèmes : un modèle écologique pour de nouvelles perspectives de recherche 195

Bibliographie:..……..198

Liste des tableaux

Tableau II.1: Représentation schématique de la stratégie adoptée dans cette étude 44

Tableau II.2 : Description générale des 6 stations sélectionnées. Les données de profondeur et de largeur correspondent aux valeurs moyennes mesurées sur chaque station. 45

Tableau II.3 : Valeurs moyenne (n=9) des principaux paramètres utilisés comme descripteurs de la qualité physico-chimique des six ruisseaux, durant la période d'étude précédant les amendements (1 précédé des initiales du cours d'eau) et celle leur succédant (2 précédé des initiales du cours d'eau). Les valeurs indiquées entre parenthèses désignent les minimums et maximums rencontrés durant chaque phase d'expérimentation….52

Tableau III.1 : Taux de décomposition des feuilles de hêtre durant l'AN1, calculés à l'aide des modèles linéaires, exponentiels et degrés-jours. k = taux de décomposition ; r^2 = coefficient de détermination. Toutes les régressions sont significatives. Pour chaque modèle et chaque type de sac, des lettrines différentes en exposant indiquent des différences significatives (P<0.05). 70

Tableau III.2 : Taux de décomposition des feuilles d'aulne durant l'AN1, calculés à l'aide des modèles linéaires, exponentiels et degrés-jours. k = taux de décomposition ; r^2 = coefficient de détermination. Toutes les régressions sont significatives. Pour chaque modèle et chaque type de sac, des lettrines différentes en exposant indiquent des différences significatives (P<0.05). 72

Tableau III.3 : Taux de décomposition des feuilles de hêtre durant l'AN2, calculés à l'aide des modèles linéaires, exponentiels et degrés-jours. k = taux de décomposition ; r^2 = coefficient de détermination. Toutes les régressions sont significatives. Pour chaque modèle et chaque type de sac, des lettrines différentes en exposant indiquent des différences significatives (P<0.05). 76

Tableau III.4 : Taux de décomposition des feuilles d'aulne durant l'AN2, calculés à l'aide des modèles linéaires, exponentiels et degrés-jours. k = taux de décomposition ; r^2 = coefficient de détermination. Toutes les régressions sont significatives. Pour chaque modèle et chaque type de sac, des lettrines différentes en exposant indiquent des différences significatives (P<0.05). 82

Tableau III.5 : Comparaison des résultats de l'AN1 aux données de la littérature, concernant la décomposition des feuilles de différentes espèces végétales, au sein de cours d'eau acidifiés par les dépôts atmosphériques. k_r : taux de décomposition exponentiel des feuilles dans le cours d'eau neutre de référence et k_a : taux de décomposition exponentiel des feuilles dans le(s) ruisseau(x) acidifié(s). 87

Tableau III.6 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des taux de décomposition linéaires. 97

Tableau IV.1 : Résultat de l'ANOVA réalisée sur les quantités d'ergostérol mesurées dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition de l'AN1. 113

Tableau IV.2 : Résultat de l'ANOVA réalisée sur les quantités d'ergostérol mesurées dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition de l'AN2. 114

Tableau IV.3 : Résultat de l'ANOVA réalisée sur les productions conidiennes mesurées dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition de l'AN1. 115

Tableau IV.4 : Résultat de l'ANOVA réalisée sur les productions conidiennes mesurées dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition de l'AN2. 117

Tableau IV.5 : Résultats des ANOVA à deux champs réalisées sur l'évolution des richesses fongiques dans les 6 ruisseaux, au cours de la période précédant les amendements (AN1) et de celle leur succédant (AN2)… 121

Tableau IV.6 : Liste taxonomique (en présence/absence) des Hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre, inventoriés au cours de l'expérience de décomposition de l'AN1 (initiales du ruisseau suivies du chiffre 1) et de l'AN2 (initiales du ruisseau suivies du chiffre 2). Le nom des espèces uniquement présentes dans les ruisseaux témoins neutres, est précédé du signe "*" et celui des espèces qui n'ont été observées que dans les ruisseaux acides est précédé du signe "°"..... 125

Tableau IV.7 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des concentrations en ergostérol, utilisant les valeurs moyennes et les valeurs de stress des différents paramètres physico-chimiques comme variables explicatives. 126

Tableau IV.8 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des concentrations en ergostérol, utilisant les valeurs moyennes des différents paramètres physico-chimiques comme variables explicatives..... 126

Tableau IV.9 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des productions conidiennes, utilisant les valeurs moyennes et les valeurs de stress des différents paramètres physico-chimiques comme variables explicatives. 128

Tableau IV.10 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des richesses spécifiques en hyphomycètes aquatiques, utilisant les valeurs moyennes et les valeurs de stress des différents paramètres physico-chimiques comme variables explicatives..... 130

Tableau IV.11 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des richesses spécifiques en hyphomycètes aquatiques, utilisant les valeurs moyennes des différents paramètres physico-chimiques comme variables explicatives. 131

Tableau IV.12 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par le modèle PLS des taux de décomposition linéaires, utilisant les différents paramètres fongiques mesurés comme variables explicatives. 135

Tableau IV.13 : Résultats de la régression pas à pas réalisée sur les taux de décomposition linéaires (n=12) en fonction des 11 prédicteurs sélectionnés par analyse PLS de 52 variables fongiques. 135

Tableau V.1 : Classes de taille définies par la longueur totale du corps et utilisées pour les différents taxons considérés comme déchiqueteurs. 158

Tableau V.2: Liste en présence/absence des taxons recensés dans chaque ruisseau au cours de chaque période d'étude (AN1: 1 succédant aux initiales du cours d'eau et AN2: 2 succédant aux initiales du cours d'eau). Le statut attribué à chaque taxon en fonction des trois grands ensembles trophiques que nous avons prédéfinis est indiqué dans la colonne "Groupe Trophique", avec 1 = déchiqueteur plécoptère (DP), 2 =autre déchiqueteur (AD+) et 3 = non déchiqueteur (ND)……..164

Tableau V.3 : Principaux résultats des ANOVA de Kruskal-Wallis et des tests post-hoc réalisés sur les communautés d'invertébrés associées aux litières au cours de chaque période d'étude. Les principales différences entre l'AN1 et l'AN2 sont indiquées en surbrillance. Les résultats significatifs (P<0,05) apparaissent en « gras » et ceux proches de la significativité en « italique »……...167

Tableau V.4 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par la modélisation PLS des taux de décomposition linéaires, utilisant 24 variables représentatives de la structure fonctionnelle et de la diversité des communautés d'invertébrés associées aux litières. 173

Tableau V.5 : Résultats de la régression pas à pas réalisée sur les taux de dégradation (n=12) en fonction des 11 prédicteurs sélectionnés par analyse PLS de 25 paramètres relatifs aux communautés de macro-invertébrés associés aux litières de hêtre. 175

Tableau VI.1 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par la modélisation PLS des taux de décomposition linéaires, utilisant 77 variables représentatives de la structure fonctionnelle et de la diversité des communautés d'invertébrés et d'hyphomycètes aquatiques associées aux litières. 189

Tableau VI.2 : Résultats de la régression pas à pas réalisée sur les taux de décomposition linéaires (n=12) en fonction des 11 prédicteurs sélectionnés par analyse PLS de 77 paramètres relatifs aux communautés de macro-invertébrés et d'hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre. 191

Liste des figures

Figure I.1 : Représentation graphique des principaux modèles reliant la biodiversité au fonctionnement des écosystèmes (d'après Naeem, Loreau et al. 2002)..... 4

Figure I.2 : Spores de différentes espèces d'hyphomycètes aquatiques issues de feuilles en décomposition dans un cours d'eau vosgien. (1) *Tetrachaetum elegans*, (2) *Flagellospora curvula*, (3) deux *Clavariopsis aquatica* et (4) *Casaresia sphagnorum*. Avec A=50µm..... 8

Figure I.3: Représentation schématique des principaux mécanismes et acteurs de la décomposition des litières dans les cours d'eau (CPOM : matière organique particulaire grossière, FPOM : matière organique particulaire fine et DOM : matière organique dissoute). 10

Figure I.4. Principaux mécanismes physico-chimiques impliqués dans la formation de dépôts atmosphériques acides (adapté d'après Carmichael, Peter et al. 1991; Campbell & Lee 1996)..... 12

Figure I.5: Relation entre la richesse taxonomique des macro-invertébrés benthiques et le pH moyen de 41 cours d'eau vosgiens (d'après Guérold et al. 2000). 15

Figure I.6: Évolution hypothétique des relations trophiques et structurales, au sein d'écosystèmes lotiques soumis au processus d'acidification. Le diamètre des disques est proportionnel à l'abondance de chaque groupe et l'épaisseur des flèches à l'intensité des interactions (d'après Hildrew, 1996)..... 17

Figure I.7 : Représentation schématique des différentes hypothèses pouvant expliquer le ralentissement des taux de décomposition de la matière organique allochtone, après acidification anthropique des écosystèmes... 21

Figure I.8 : Evolution des émissions de SO2, NOx , et NH3 en Tg (million de tonnes) par an, en Europe de 1980 à 2002. Les projections pour 2010 et 2020 ont été réalisées par le CMEI à l'aide du modèle IIASA BL (Source EMEP, 2004)..... 23

Figure II.1 : Localisation et relief du massif vosgien (adapté de Nedeltcheva 2005)..... 30

Figure II.2.a : Géologie des Vosges du sud (d'après Nedeltcheva 2005)..... 32

Figure II.2.b : Carte géologique simplifiée et sensibilité à l'acidification des sols du massif vosgien (d'après Party 1999). 33

Figure II.3 : Précipitations moyennes annuelles dans le massif vosgien (d'après Bénichou & Le Breton 1987).35

Figue II.4 : pH du sol au pas de 1 km², déduit des valeurs indicatrices des relevés floristiques par les techniques du krigeage (d'après Gégout & Piedallu 2002) 36

Figure II.5 : Principaux types de végétation dans le massif vosgien (source IFEN 2000)……38

Figure II.6 : Evolution depuis 1960 du pH et de l'alcalinité des eaux de source captées sur grès vosgien (I), conglomérat (II) et grès argileux (III). (d'après Probst, Party et al. 1999). 37

Figure II.7 : Gamme d'ANC de 394 ruisseaux échantillonnés dans le département des Vosges à l'étiage automnal en 1995 (d'après Guérold, Boudot et al. 1997)..... 39

Figure II.8 : Opération de chaulage du bassin versant de la Basse des Escaliers en octobre 2003..... 42

Figure II.9 : Localisation des 6 stations sélectionnées pour cette étude. (a) : Situation géographique au niveau du massif vosgien, (b) : Stations des Vosges gréseuses, (c) : Stations des Vosges cristallines. Les couleurs

figurants sur les linéaires de cours d'eau indiquent l'état d'acidification : non acidifié (bleu), acidifié et amendé en 2003 (mauve), acidifié non amendé (rouge). 44

Figure II.10 : Photographies des 6 sites d'étude (Hiver 2003/2004). 46

Figure II.11 : Chronologie schématique des différentes phases d'expérimentation de terrain réalisées dans le cadre de notre étude. Chaque période sera chronologiquement abrégée « AN1 » et « AN2 » dans la suite de ce manuscrit. 48

Figure II.12 : Analyses en Composantes Principales des variables physico-chimiques des 6 stations étudiées. On distinguera, (1) les résultats obtenus pour l'AN1, (2) ceux acquis pour l'AN2 et (3) les résultats de l'analyse combinée des deux périodes d'étude. Avec, (a) la carte factorielle présentant le positionnement des différentes stations selon les axes sélectionnées, (b) le cercle des corrélations des variables analysées et (c) l'histogramme des valeurs propres. Sur chaque carte factorielle, les figurés ronds représentent les centres de gravité des cours d'eau s'écoulant sur grès et les carrés ceux des ruisseaux s'écoulant sur granite, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en hachuré les ruisseaux acides amendés en octobre 2003. 50

Figure III.1 : Accumulation de litière dans le ruisseau de la Basse des Escaliers. 61

Figure III.2 : Différents types de sacs à litière. (a) sacs GM d'aulne et de hêtre. (b) sacs FM d'aulne. 65

Figure III. 3 : Sacs de feuilles installés dans les ruisseaux (a) du Tihay, (b) de la Maix et (c) de Longfoigneux, durant la campagne 2002/2003. 66

Figure III.4: Evolution temporelle de la perte de masse (en % de MSSC restante) des feuilles de hêtre, placées dans les deux types de sacs (en haut : GM et en bas : FM) et exposées dans les 6 ruisseaux d'étude (à gauche : substratum gréseux et à droite : substratum granitique) durant 124 jours au cours de l'AN1. Les différents figurés représentent la moyenne ± écart-type, des quatre réplicats prélevés à chaque date d'échantillonnage, avec en blanc les témoins neutres, en noir les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant sera chaulé en octobre 2003. 70

Figure III.5 : Evolution temporelle de la perte de masse (en % de MSSC restante) des feuilles d'aulne, placées dans les deux types de sacs (en haut : GM et en bas : FM) et exposées dans les 6 ruisseaux d'étude (à gauche : substratum gréseux et à droite : substratum granitique) durant 124 jours au cours de l'AN1. Les différents figurés représentent la moyenne ± écart-type, des quatre réplicats prélevés à chaque date d'échantillonnage, avec en blanc les témoins neutres, en noir les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant sera chaulé en octobre 2003. 72

Figure III.6 : Evolution temporelle de la perte de masse (en % de MSSC restante) des feuilles de hêtre, placées dans les deux types de sacs (en haut : GM et en bas : FM) et exposées dans les 6 ruisseaux d'étude (à gauche : substratum gréseux et à droite : substratum granitique) au cours de l'AN2 et durant 108 jours. Les différents figurés représentent la moyenne ± écart-type, des quatre réplicats prélevés à chaque date d'échantillonnage, avec en blanc les témoins neutres, en noir les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé. 76

Figure III.7 : Cinétiques de décomposition des feuilles de hêtre placées dans les sacs GM, obtenues au cours des deux périodes d'étude dans chacun des six ruisseaux. Figurés noirs et lignes pointillées : AN1, figurés blancs et lignes continues : AN2. Un astérisque indique une différence significative entre les cinétiques des

deux périodes d'étude, à la fois pour les modèles exprimés en jours et en degrés-jours (ANCOVA, $P < 0.05$)..... 78

Figure III.8 : Cinétiques de décomposition des feuilles de hêtre placées dans les sacs FM, obtenues au cours des deux périodes d'étude dans chacun des six ruisseaux. Figurés noirs et lignes pointillées : AN1, figurés blancs et lignes continues : AN2. Un astérisque indique une différence significative entre les cinétiques des deux périodes d'étude, à la fois pour les modèles exprimés en jours et en degrés-jours (ANCOVA, $P < 0.05$)..... 79

Figure III.9 : Evolution temporelle de la perte de masse (en % de MSSC restante) des feuilles d'aulne, exposées dans les 6 ruisseaux d'étude (à gauche : substratum gréseux et à droite : substratum granitique) au cours de l'AN2 et durant 64 jours pour les sacs GM (en haut) et 108 jours pour les sacs FM (en bas). Les différents figurés représentent la moyenne ± écart-type, des quatre réplicats prélevés à chaque date d'échantillonnage, avec en blanc les témoins neutres, en noir les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé..... 82

Figure III.10 : Cinétiques de décomposition des feuilles d'aulne placées dans les sacs GM, obtenues au cours des deux périodes d'étude dans chacun des six ruisseaux. Figurés noirs et lignes pointillées : AN1, figurés blancs et lignes continues : AN2. Un astérisque indique une différence significative entre les cinétiques des deux périodes d'étude, à la fois pour les modèles exprimés en jours et en degrés-jours (ANCOVA, $P < 0.05$)..... 83

Figure III.11 : Cinétiques de décomposition des feuilles d'aulne placées dans les sacs FM, obtenues au cours des deux périodes d'étude dans chacun des six ruisseaux. Figurés noirs et lignes pointillées : AN1, figurés blancs et lignes continues : AN2. Un astérisque indique une différence significative entre les cinétiques des deux périodes d'étude, à la fois pour les modèles exprimés en jours et en degrés-jours (ANCOVA, $P < 0.05$)..... 84

Figure III.12 : Comparaison de l'aspect général des feuilles d'aulne d'un sachet de litière GM, après 83 jours d'immersion dans le ruisseau acide LG (droite) et son témoin neutre TH (gauche), au cours de l'AN1. ... 86

Figure III.13 : Feuille de peuplier (*Populus tremuloides* Michx.) offerte à des larves de trichoptères (Limnephilidae) durant 108 heures. La colonisation fongique a été préalablement restreinte au niveau de quatre zones, après application (2 jours) de patchs circulaires contenant différentes cultures d'hyphomycètes aquatiques. Les surfaces consommées correspondent aux zones colonisées. D'après Arsuffi & Suberkropp (1985). 92

Figure III.14 : représentation schématique de différentes hypothèses pouvant expliquer l'évolution du processus de dégradation des litières, après acidification puis restauration d'un cours d'eau. 94

Figure III.15 : Résultats des régressions PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection de chaque modèle (VIP). La barre noire représente la variable la plus importante de chaque modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7). 97

Figure III.16 : Régressions simples de type y = a/x+b, entre les concentrations moyennes en aluminium total des cours d'eau et les taux de décomposition des feuilles. 99

Figure III.17 : Importances des différentes variables physico-chimiques dans la projection de chaque modèle (VIP), obtenues par régression PLS après transformation de la variable Altot. 100

Figure IV.1 : Spores.de différentes espèces d'hyphomycètes aquatiques (*in* Gulis, Marvanova et al. 2005).... 105

Figure IV.2 : Représentation schématique du traitement des filets GM contenant des feuilles de hêtre, en vue des analyses fongiques…….107

Figure IV.3 : Représentation de la structure chimique de la molécule d'ergostérol (d'après Gessner, Bärlocher et al. 2003)..... 108

Figure IV.4 : Evolution temporelle de la quantité d'ergostérol présente dans les feuilles de hêtre des sacs GM, au cours de l'expérience de décomposition de l'AN1. Les différents figurés représentent à chaque date, la quantité moyenne mesurée sur les quatre réplicats ± écart-type, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant fut ultérieurement amendé..... 112

Figure IV.5 : Concentration moyenne d'ergostérol (+ écart-type) mesurée dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition pré-amendement (AN1). En blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant fut ultérieurement amendé. Des lettrines différentes indiquent des différences significatives entre ruisseaux (ANOVA, test posthoc de Tukey, $P<0,05$)..... 113

Figure IV.6: Evolution temporelle de la quantité d'ergostérol présente dans les feuilles de hêtre des sacs GM, au cours de l'expérience de décomposition de l'AN2. Les différents figurés représentent la quantité moyenne mesurée sur les quatre réplicats ± écart-type, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé..... 114

Figure IV.7 : Concentration moyenne d'ergostérol (+ écart-type) mesurée dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition post-amendement (AN2). En blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé. Des lettrines différentes indiquent des différences significatives entre ruisseaux (ANOVA, test posthoc de Tukey, $P<0,05$)..... 115

Figure IV.8 : Evolution temporelle des productions conidiennes associées au feuilles de hêtre immergées dans les six ruisseaux, au cours de l'AN1 (à gauche) et de l'AN2 (à droite). Les différents figurés représentent les productions moyennes estimées à chaque date sur 4 réplicats ± écart-type, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude..... 116

Figure IV.9 : Taux de sporulation moyen mesurés dans les six ruisseaux au cours de chaque période d'étude (à gauche : AN1 et à droite : AN2). Les différents figurés représentent les productions conidiennes moyennes de chaque cours d'eau + écart-type, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude. Sur chaque graphique, des lettrines différentes indiquent des différences significatives (ANOVA, posthoc de Tukey, $P<0,05$)..... 117

Figure IV.10 : Ordination NMDS des assemblages d'hyphomycètes aquatiques associés aux feuilles de hêtre en décomposition, dans les six ruisseaux au cours de l'AN1 (basée sur les taux moyens de sporulation de chaque espèce). Les figurés ronds représentent les ruisseaux drainant des bassin-versants gréseux et ceux de forme carrée les ruisseaux s'écoulant sur granite, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant fut ultérieurement amendé..... 118

Figure IV.11 : Ordination NMDS des assemblages d'hyphomycètes aquatiques associés aux feuilles de hêtre en décomposition, dans les six ruisseaux au cours de l'AN2 (basée sur les taux moyens de sporulation de chaque espèce). Les figurés ronds représentent les ruisseaux drainant des bassin-versants gréseux et ceux de forme carrée les ruisseaux s'écoulant sur granite, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé. 119

Figure IV.12 : Ordination NMDS des assemblages d'hyphomycètes aquatiques associés aux feuilles de hêtre en décomposition, dans les six ruisseaux au cours de chaque période d'étude (basée sur les taux moyens de sporulation de chaque espèce). Le chiffre "1" succédant les initiales de chaque ruisseau correspond aux données de l'étude pré-chaulage et le chiffre "2" à celles de la période post-amendement. Les figurés ronds représentent les ruisseaux drainant des bassin-versants gréseux et ceux de forme carrée les ruisseaux s'écoulant sur granite, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont la bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude. 120

Figure IV.13 : Evolution temporelle de la richesse spécifique des hyphomycetes aquatiques associés aux litières de hêtre immergées dans les six sites d'étude. Les graphiques situés à gauche représentent les résultats de la période précédent les épandages (AN1) et ceux de droite, les résultats de la période post-chaulage (AN2), avec en haut les ruisseaux s'écoulant sur grès et en bas ceux drainant des bassin-versants granitiques. Les figurés blancs symbolisent les cours d'eau neutres, les noirs représentent les témoins acides et les gris les cours d'eau acides amendés entre les deux périodes d'étude. 121

Figure IV.14 : Richesse spécifique moyenne des hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre immergées dans les six ruisseaux, au cours de chaque période d'étude (à gauche : AN1 et à droite : AN2). Les différents figurés représentent les richesses moyennes de chaque cours d'eau + écart-type, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude. Sur chaque graphique, des lettrines différentes indiquent des différences significatives (ANOVA, posthoc de Tuhey, P<0,05)..... 122

Figure IV.15 : Evolution de la richesse totale des hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre dans les six sites d'étude, au cours de l'AN1 (a) et de l'AN2 (b). Les différents figurés représentent le nombre total cumulé d'espèces différentes observées dans chaque cours d'eau, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude..... 124

Figure IV.16 : Résultats des régressions PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection (VIP) de chaque modèle construit à partir des concentrations en ergostérol. La barre noire représente la variable la plus importante de chaque modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7). 127

Figure IV.17 : Relation entre la concentration en ergostérol des feuilles de hêtre et la concentration moyenne en aluminium total (log-transformée), mesurées dans les six ruisseaux au cours de chaque période d'étude (AN1 et AN2). Les figurés noirs représentent les concentrations moyennes d'ergostérol et les figurés blancs, les concentrations maximales, mesurées pour chaque ruisseau au cours de chaque période d'étude (N=12). Les 2 régressions présentées sont significatives (P<0.05). 128

Figure IV.18 : Résultats des régressions PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection (VIP) de chaque modèle construit à partir des productions conidiennes. La barre noire représente la variable la plus importante de chaque modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7). 129

Figure IV.19 : Relation entre les productions moyennes et maximales de spores (log-transformées) et la concentration minimale en cations basiques (log-transformée) mesurée dans les six ruisseaux au cours de chaque période d'étude (AN1 et AN2). Les figurés noirs représentent les productions conidiennes moyennes et les figurés blancs, les productions conidiennes maximales, mesurées pour chaque ruisseau au cours de chaque période d'étude (N=12). Les 2 régressions présentées sont significatives (P<0.05). 130

Figure IV.20 : Résultats des régressions PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection (VIP) de chaque modèle construit à partir des richesses en hyphomycètes. La barre noire représente la variable la plus importante de chaque modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7). 132

Figure IV.21 : Evolution de la richesse moyenne (figurés noirs) et de la richesse totale (figurés blancs) des hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre, en fonction de la concentration moyenne en aluminium total (a) et du pH moyen (b) des 6 ruisseaux, mesurés au cours de chaque période d'étude (N=12). Toutes les régressions présentées sont significatives (P<0.05). 132

Figure IV.22 : Résultats de la régression PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection (VIP) du modèle construit pour les taux de décomposition linéaires. La barre noire représente la variable la plus importante du modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7). 134

Figure IV.23 : modèle logistique de type dose-réponse expliquant la vitesse de décomposition des feuilles de hêtre en fonction de la richesse totale en hyphomycètes des ruisseaux. La régression présentée est significative (F=195,49 ; P<0.001). 136

Figure IV.24 : Relation entre le pH moyen des cours d'eau et la richesse spécifique des hyphomycetes aquatiques (d'après Bärlocher & Rosset, 1981) 142

Figure IV.25 : Représentation graphique simplifiée de l'Hypothèse Discontinue. 148

Figure V.1 : Larves de *Limnephilidae* (Trichoptère) associées aux litières dans les ruisseaux du Tihay et de Longfoigneux (Photographies : P. WAGNER). 154

Figure V.2 : Ordination NMDS des assemblages de macro-invertébrés benthiques associés aux feuilles de hêtre en décomposition, dans les six ruisseaux au cours de chaque période d'étude (basée sur les abondances moyennes de chaque espèce). Le chiffre "1" succédant les initiales de chaque ruisseau correspond aux données de l'étude pré-chaulage et le chiffre "2" à celles de la période post-amendement. Les figurés ronds représentent les ruisseaux drainant des bassin-versants gréseux et ceux de forme carrée, les ruisseaux s'écoulant sur granite ; avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont la bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude. 161

Figure V.3. : Richesse taxonomique totale associée aux litières, concernant l'ensemble des invertébrés (Total), les invertébrés déchiqueteurs (TD), les non-déchiqueteurs (ND), les déchiqueteurs plécoptères (DP) et les autres déchiqueteurs (AD+), dans chaque cours d'eau et au cours de chaque période d'étude. Les figurés blancs représentent les ruisseaux témoins neutres, les noires les témoins acides et les gris ceux dont le bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude. Les résultats obtenus au cours de l'AN1 sont figurés par des aires pleines et ceux de l'AN2 par des aires mouchetées. 162

Figure V.4. : Comparaison des richesses moyennes (a), des abondances moyennes (b) et des biomasses moyennes (c) de déchiqueteurs, associées aux litières dans chaque ruisseau (ruisseaux témoins neutres en blanc, acides chaulés en gris et acides témoins en noir) et au cours de chaque période d'étude (AN1 : aire pleine, AN2 : aire mouchetée). Les invertébrés ont été regroupés en 3 catégories, TD : déchiqueteurs totaux, DP : plécoptères déchiqueteurs et AD- : autres déchiqueteurs sans gammaridae. 168

Figure V.5 : Biomasses relatives moyennes des macroinvertébrés associés aux litières, dans les six ruisseaux et au cours des deux périodes d'étude. Les invertébrés ont été regroupés en 3 cathégories : ND = non déchiqueteurs, DP = déchiqueteurs plécoptères et AD+ = autres déchiqueteurs (Trichoptères, Tipulidae, Gammaridae). Les proportions de chaque groupe sont exprimées en pourcentage de contribution à la biomasse moyenne d'invertébrés de chaque paquet. Les résultats obtenus au cours de l'AN1 sont indiqués par le chiffre "1" qui succède les initiales de chaque ruisseau, et ceux de l'AN2 par le chiffre "2". Les différences significatives observées au sein de chaque ruisseau entre les deux périodes d'étude sont figurées par le symbole "*" (ANOVA suivie d'un test posthoc de tukey, $P<0,05$) 171

Figure V.6 : Evolution de la présence des trois classes de taille des larves de Trichoptère du genre *Potamophylax* associées aux litières, au cours des deux expériences de décomposition (AN1 à gauche et AN2 à droite) et dans les six ruisseaux. Classe 1 = stade I et II, Classe 2 = stade III et IV et Classe 3 = stade V ou plus. . 172

Figure V.7 : Résultats de la régression PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection (VIP) du modèle construit pour les taux de décomposition linéaires des feuilles de hêtre. La barre noire représente la variable la plus importante de chaque modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7). Smoy : richesse moyenne, Stot : richesse totale, Ab moy : abondance moyenne, M moy : biomasse moyenne. 174

Figure VI.1 : relation de type dose-réponse établie entre la diversité des hyphomycètes aquatiques et la vitesse de décomposition des litières 188

Figure VI.2 : Résultats de la régression PLS montrant l'importance des 12 premières variables informatives dans la projection (VIP) du modèle construit pour les taux de décomposition linéaires des feuilles de hêtre. La barre noire représente la variable la plus importante et les barres grises les 11 premières variables importantes (VIP>1). 190

Figure VI.3 : Régression entre le taux de décomposition linéaire des feuilles de hêtre mesuré dans les ruisseaux (-k observé) et le taux de décomposition théorique (-k théorique) proposé par le modèle de régression pas à pas, basé sur la diversité des hyphomycètes et la biomasse moyenne des déchiqueteurs AD- associés aux litières. Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95%. 191

Figure VI.4 : Evolution de la biomasse des déchiqueteurs AD- en fonction de la richesse totale des hyphomycètes aquatiques. 192

Figure VI.5 : relation hypothétique entre la diversité des hyphomycètes et la vitesse de décomposition des litières. Larges flèches vertes = influences et fines flèches noires = augmentations. 193

Figure VI.6: Interactions trophiques hypothétiques dans les cours d'eau neutres et les cours d'eau acidifiés (adapté d'après Hildrew, 1992). L'épaisseur des flèches est proportionnelle à l'intensité des interactions. L'aire des figurés représente l'importance des éléments trophiques considérés (abondance, biomasse ou diversité). 195

Laboratoire des Interactions
Ecotoxicologie, Biodiversité, Ecosystèmes
(L.I.E.B.E.) UMR CNRS 7146

Ecole Doctorale
Sciences et Ingénierie des
Ressources Procédés Produits Environnement
RP2E

THESE

Présentée à l'Université Paul Verlaine en vue de l'obtention du grade de :

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PAUL VERLAINE - METZ

Discipline : Ecologie

Spécialité : Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

par

Jean-Marc BAUDOIN

Biodiversité et fonctionnement de cours d'eau forestiers de tête de bassin : Effet de l'acidification anthropique et d'une restauration

Soutenue le **19 Juin 2007** devant la commission d'examen :

Directeur de thèse : **François GUEROLD –** Professeur, Université Paul Verlaine

Rapporteurs : **Eric CHAUVET –** Directeur de Recherche CNRS, EcoLab Toulouse

Michel LAFONT - Directeur de Recherche, CEMAGREF LDSA Lyon

Examinateurs : **Stephan HÄTTENSCHWILER –** Chargé de Recherche CNRS, CEFE Montpellier

Arturo ELOSEGI – Maître de Conférences, Université du Pays Basque Bilbao (Espagne)

Philippe USSEGLIO-POLATERA – Maître de Conférences, Université Paul Verlaine

Partie I :

Introduction

I. Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes

I.1. Généralités et Concepts

Par leurs activités physiques et métaboliques à la surface de la terre, plus d'un trillion (10^{12}) d'organismes vivants en constante interaction mutuelle et avec leur biotope, participent chaque année au transfert de plusieurs centaines de millions de tonnes d'éléments, à travers l'atmosphère, l'hydrosphère et la lithosphère (Naeem, Loreau et al. 2002). Ces processus biogéochimiques déterminent la fertilité des sols, la qualité de l'air et de l'eau, ainsi que l'abondance et la diversité des ressources biologiques (Lovelock 1979; Butcher, Charlson et al. 1992; Schlesinger 1997). Ainsi, le fonctionnement des écosystèmes contrôle la disponibilité des « biens et des services » pour l'Humanité et l'ensemble des êtres vivants (pour revue Myers 1996 ; Daily, Söderqvist et al. 2000).

De récentes synthèses prédisent d'importants bouleversements des écosystèmes, suite aux changements globaux d'origine anthropique qui sont aujourd'hui effectifs ou paraissent inéluctables (Sala, Chapin et al. 2000). Ces derniers incluent notamment : les changements climatiques, les émissions de polluants atmosphériques, les modifications du paysage, ainsi que les invasions biologiques (Adams & Wall 2000). L'une des conséquences de ces modifications anthropiques est sans doute, la crise d'extinction d'espèce la plus brutale que la Terre n'aie jamais connu (Pimm 2001; Raven 2002).

Face à ce constat alarmant, la compréhension des relations existant entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes s'est muée en un axe majeur des recherches en écologie du début du XXIème siècle. Ce phénomène traduit la crainte de l'Homme de voir disparaître simultanément, certaines fonctions des écosystèmes indispensables à sa survie et les espèces qui les dirigent.

Conceptuellement, plus de 50 modèles ont été proposés pour expliquer l'effet d'une diminution de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes (Schläpfer & Schmid 1999), dont six ont été majoritairement retenus par les écologistes (pour revue Naeem, Loreau et al. 2002) (**Figure I.1**) :

- ***L'hypothèse linéaire*** : Une relation positive de type linéaire existerait entre la richesse spécifique et le fonctionnement d'un écosystème ; une fonctionnalité

nulle correspondant à l'absence d'espèce et une fonctionnalité maximale à la diversité la plus élevée.

- ***L'hypothèse de redondance*** : Cette hypothèse met en avant la redondance fonctionnelle de certaines espèces à partir d'un certain niveau de richesse. Ainsi les disparitions d'espèces n'ont dans un premier temps que peu d'effet sur le fonctionnement des écosystèmes, tant que celles qui subsistent, maintiennent les processus fondamentaux.
- ***L'hypothèse Idiosyncrasique*** : Cette hypothèse considère qu'il existe un effet globalement positif de la biodiversité, mais elle précise que l'identité de chaque espèce influence différemment le fonctionnement de l'écosystème et que chacune d'elles réagit d'une façon qui lui est propre, en fonction de la structure de la communauté (arrivée ou perte d'une espèce).
- ***L'hypothèse « clé de voûte »*** : Elle soulève l'importance fonctionnelle primordiale de certaines espèces, alors que la plupart des autres sont redondantes. C'est alors plus la disparition de ces espèces clé de voûte qui est dommageable pour le fonctionnement des écosystèmes, que l'érosion de la biodiversité dans sa globalité.
- ***L'hypothèse du rivet*** : Chaque espèce joue un rôle important dans l'écosystème comme autant de rivets maintenant la structure d'un objet complexe. Chaque perte d'espèce fragilise l'édifice qui s'effrite en perdant aléatoirement de plus ou moins gros éléments, puis finit par s'effondrer totalement.
- ***L'hypothèse discontinue*** : Bien que régulièrement représentée graphiquement, cette hypothèse est rarement décrite précisément dans la littérature (ex : Naeem, Loreau et al. 2002). Elle suggère toutefois qu'il existe une relation de type dose-réponse entre la richesse spécifique et le fonctionnement des écosystèmes. Un nombre minimal d'espèces semble ainsi nécessaire pour activer les processus, qui augmentent alors en intensité avec l'arrivée de nouvelles espèces, puis finissent par se stabiliser à un niveau maximal, avec la redondance des fonctionnalités.

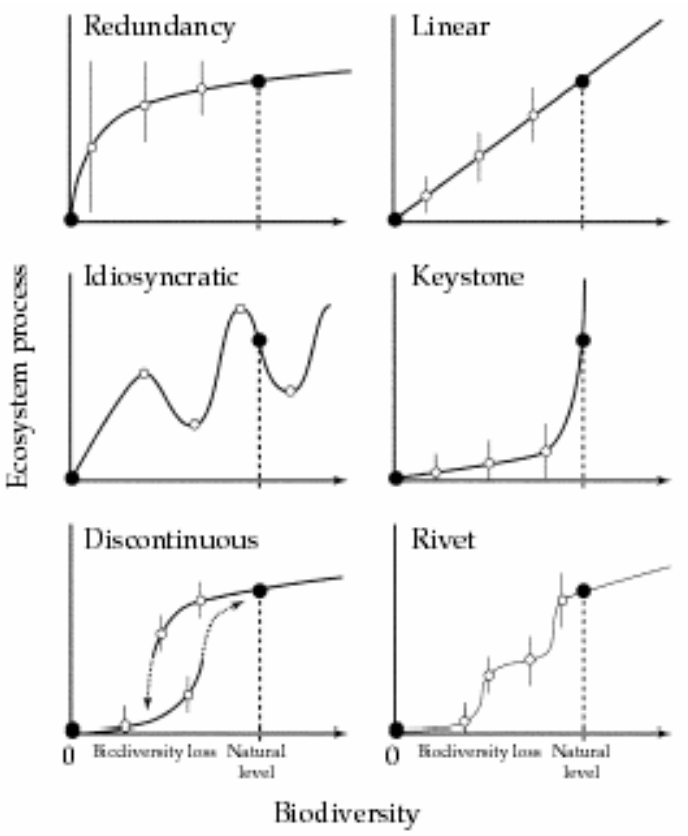


Figure I.1 : Représentation graphique des principaux modèles reliant la biodiversité au fonctionnement des écosystèmes (d'après Naeem, Loreau et al. 2002).

Le mécanisme hypothétique qui sous-tend l'effet positif de la diversité, à travers tous ces modèles, est généralement la facilitation entre espèce et la complémentarité des niches écologiques. Cependant, la diversité de ces hypothèses n'est-elle fonction que de l'hétérogénéité des biotopes à la surface du globe, ou existe-t-il une architecture consensuelle qui dirige le fonctionnement de tous les écosystèmes ? Seule l'expérimentation du réel et l'observation du vivant permettra de confirmer ou d'infirmer ces hypothèses.

I.2. Evidences expérimentales et stratégies futures

Les premières évidences révélant une relation forte entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, sont venues des expérimentations réalisées sur les écosystèmes terrestres et en particulier sur les prairies (Naeem, Thompson et al. 1994; Tilman, Knops et al. 1997; Hector, Schmid et al. 1999; Schmid, Hector et al. 2002). Ainsi, les nombreuses études réalisées en milieu terrestre ont explicitement suggéré qu'une réduction du nombre d'espèces affecte sévèrement le fonctionnement des écosystèmes (Kinzig, Pacala et al. 2002; Loreau, Naeem et al. 2002). Cette relation aujourd'hui majoritairement admise et généralisée, préoccupe grandement la communauté scientifique internationale.

Cependant, l'évaluation du fonctionnement a majoritairement été appréhendée sous l'aspect de la productivité des végétaux en milieu contrôlé (Loreau 2000) et de nombreuses questions demeurent (Adams & Wall 2000; Covich, Austen et al. 2004; Giller, Hillebrand et al. 2004). Des remarques ont notamment été soulevées quant à la validité de ces observations en milieu naturel, sur d'autres biomes, d'autres écosystèmes, appliquées à des processus plus complexes ; et à la compréhension des mécanismes qui entrent en jeux (Giller, Hillebrand et al. 2004).

Il est surprenant que les écosystèmes aquatiques aient initialement reçu si peu d'attention, alors qu'ils ont certainement subi la part la plus importante des pressions anthropiques, accompagnée de réductions massives de leur diversité biologique (Wall, Palmer et al. 2001; Malmqvist & Rundle 2002). En outre, Covich et al. (2004) déclarent que les organismes aquatiques semblent constituer des sujets d'étude particulièrement importants, compte tenu de leurs fortes diversités et de leurs implications dans les cycles de matières et les flux d'énergie. Enfin, Giller et al. (2004) précisent que l'extension aux écosystèmes aquatiques des recherches s'intéressant spécifiquement aux relations biodiversité-fonctionnement, offrirait un cadre de travail particulièrement intéressant pour la généralisation et la compréhension des relations préalablement proposées en milieux terrestres.

Aujourd'hui, bien qu'encore trop marginal, ce type d'études se développe peu à peu (Cardinale, Palmer et al. 2002; Jonsson, Dangles et al. 2002; Bärlocher & Corkum 2003; Jonsson & Malmqvist 2003; Dangles & Malmqvist 2004; Gessner, Inchausti et al. 2004; Dang, Chauvet et al. 2005), et plusieurs d'entre elles confirment l'effet positif de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Cependant la grande majorité de celles-ci a été réalisée en laboratoire et ne manipule l'effet diversité qu'à travers un petit nombre d'espèces.

Par ailleurs, qu'ils résultent d'études réalisées en milieu terrestre ou aquatique, les résultats récents se heurtent souvent à la complexité des mécanismes et au manque d'informations concernant la fonctionnalité des espèces et leur amplitude d'action dans les processus mis en jeux. Ils soulèvent le besoin crucial d'une approche structurale, fonctionnelle et intégrative des écosystèmes pour les recherches futures (Giller, Hillebrand et al. 2004), et l'utilisation de protocoles clairement définis, afin d'éviter tout effet additif ou parasite pouvant brouiller les interprétations statistiques (Huston 1997; Fukami, Naeem et al. 2001; Schmid, Hector et al. 2002; Morin & McGrady-Steed 2004).

II. Fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin

II.1 Contexte

Bien qu'ayant initialement suscité peu d'attention, le fonctionnement des cours d'eau de premier ordre (*cf.* Strahler 1952) influence fortement l'ensemble des eaux courantes continentales. En effet, leurs connections au sein des réseaux hydrographiques guident la formation et la qualité originelle des cours d'eau d'ordre supérieure (River Continuum Concept : Vannote, Minshall et al. 1980). D'autre part, bien que leur superficie soit individuellement restreinte, leur surface cumulée représente plus de 70% du réseau hydrographique, à l'échelle des bassins versants. En outre, ils contribuent fortement à la régulation des régimes hydriques, à l'exportation de sédiment, à la rétention de nutriments, à la prise en charge de matière organique terrestre et à l'acquisition des caractéristiques chimiques des eaux de l'aval. Enfin, en raison de leur localisation géographique, ces écosystèmes devraient être peu soumis aux perturbations anthropiques directes (urbanisation, agriculture, effluents industriels, etc…) et donc représenter d'importantes ressources en eau potable, ainsi que des zones refuges pour de nombreuses espèces polluo-sensibles (Lowe & Likens 2005).

En l'absence d'altération, ces écosystèmes apparaissent ainsi, comme de formidables réservoirs, pourvoyeurs de biens et de services écologiques (Meyer & al. 2003). A ce propos, Lowe & Likens (2005) déclarent que le fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin représente un enjeu majeur pour la gestion de la ressource en eau et l'orientation des recherches futures sur la biodiversité.

II.2 Processus fondamentaux

Ces écosystèmes aquatiques sont en grande majorité des ruisseaux forestiers, où les contraintes écologiques (ombrage important, mais aussi faibles températures, fort courant et forte amplitude du régime hydrique) sont à l'origine d'une très faible productivité primaire (Minshall 1967; Fisher & Likens 1973).

De fait, il est généralement admis que la principale source d'énergie intégrant ces systèmes est constituée par les apports de matière organique allochtone d'origine terrestre

(Vannote, Minshall et al. 1980). Ces derniers peuvent même contribuer à la quasi-totalité des flux de carbone du système (Fisher & Likens 1973; Moore, Berlow et al. 2004). Cette particularité leur confère ainsi, un fonctionnement original basé sur l'hétérotrophie.

L'incorporation de la matière organique au milieu aquatique se fait majoritairement sous forme de feuilles mortes (70 à 80%), au moment de l'abscission en automne (Webster, Wallace et al. 1995). Les organismes aquatiques décomposeurs et détritivores (microflore fongique, bactéries et invertébrés déchiqueteurs) jouent un rôle fondamental dans la transformation de la matière organique et la distribution du carbone au sein des différents maillons du réseau trophique (Webster & Benfield 1986; Suberkropp 1998; Gessner, Chauvet et al. 1999). La décomposition des litières est donc un processus-clé qui dirige le fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin (Allan 1995; Gessner, Suberkropp et al. 1997; Hieber & Gessner 2002; Moore, Berlow et al. 2004).

II.3 Organismes impliqués

II.3.1 Hyphomycètes aquatiques

Parmi les micro-organismes décomposeurs, les hyphomycètes aquatiques sont certainement les plus largement impliqués dans ce processus (*cf* pour revue : Suberkropp 1998 et Bärlocher 1992). Il s'agit de champignons aquatiques découverts par Ingold en 1942 (Ingold 1942), qui représentent en fait, des formes asexuées (espèces anamorphiques) de champignons supérieurs (essentiellement Ascomycètes et Basidiomycètes). Le plus souvent d'aspect pluriradié ou sigmoïde (cf. Gulis, Marvanova et al. 2005 (voir **Figure I.2**), les spores de ces champignons sont particulièrement adaptées au transport hydraulique et présentent la singularité de produire des mucilages à leurs extrémités, leur permettant d'adhérer aux surfaces foliaires. En outre, ces espèces sont capables de croître à de très faibles températures (Suberkropp 1998). Ainsi, les hyphomycétes aquatiques paraissent particulièrement adaptés à la colonisation des feuilles mortes et de la matière organique particulaire grossière (>1 mm = CPOM), dans les cours d'eau forestiers de tête de bassin.

D'autre part, ces organismes produisent une variété d'enzymes extracellulaires, capable de dégrader la majorité des polymères structuraux des végétaux (notamment cellulose, pectine et xylan) (Suberkropp & Klug 1980; Chamier 1985). Certaines études ont montré que par leur seule activité enzymatique, ces champignons aquatiques peuvent contribuer à près de 50% de la perte de masse foliaire, au sein des écosystèmes des régions

tempérées (Baldy & Gessner 1997; Gessner, Suberkropp et al. 1997; Baldy, Chauvet et al. 2002).

Par ailleurs, les hyphomycètes participent également de façon indirecte à la décomposition de la matière organique, en interagissant avec le deuxième grand groupe de décomposeurs que sont les macro-invertébrés déchiqueteurs. En effet, ces derniers semblent consommer préférentiellement les litières conditionnées par les hyphomycètes aquatiques, qui enrichissent les surfaces foliaires en azote et les rendent ainsi beaucoup plus appétantes (Bärlocher 1985; Webster & Benfield 1986; Suberkropp 1992). En outre, l'attrait des litières pourrait être modulé en fonction des espèces fongiques qui s'y développent. En effet, Arsuffi & Suberkropp (1985) ont démontré en laboratoire que les invertébrés déchiqueteurs étaient également capables de sélectionner préférentiellement les parties colonisées par certaines espèces de champignon.

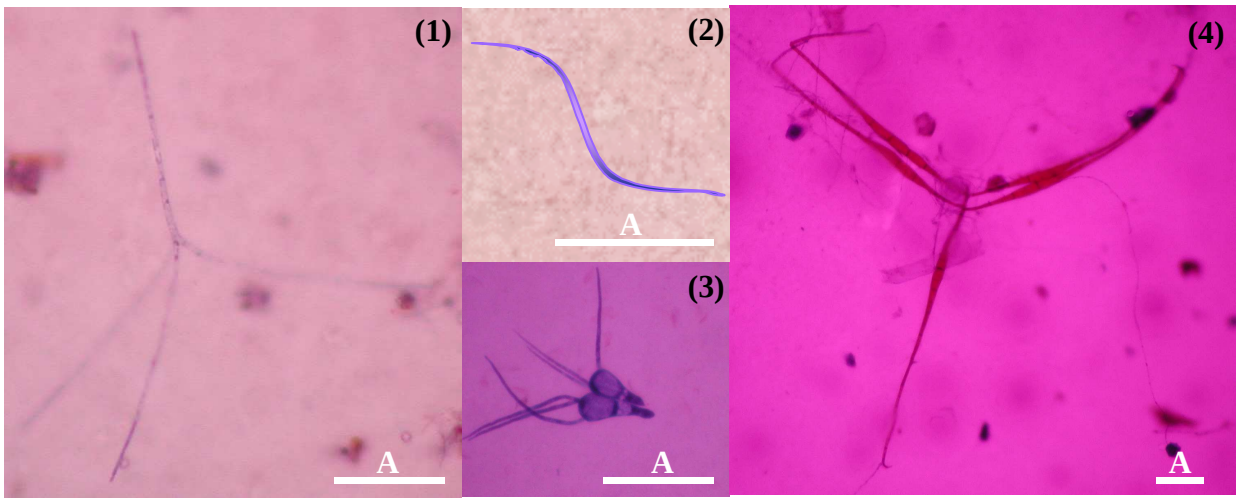


Figure I.2 : Spores de différentes espèces d'hyphomycètes aquatiques issues de feuilles en décomposition dans un cours d'eau vosgien. (1) *Tetrachaetum elegans*, (2) *Flagellospora curvula*, (3) deux *Clavariopsis aquatica* et (4) *Casaresia sphagnorum*. Avec A=50µm.

II.3.2 Bactéries

Le second groupe microbien impliqué dans la dégradation des litières est celui des bactéries. Bien que leur contribution à la biomasse microbienne totale ne dépasse pas 5% sur les surfaces foliaires (Hieber & Gessner 2002), leur rôle est fondamental pour la minéralisation de cette matière, dans la seconde phase du processus. En effet, au cours de la décomposition des litières, la biomasse et la productivité des bactéries sont négativement corrélées à la taille des particules, à l'inverse des champignons. Si le compartiment fongique

domine clairement les communautés microbiennes au niveau des feuilles et des CPOM, les bactéries les supplantent sur les petites surfaces que représente la matière organique particulaire fine (FPOM = 1mm à 0.45µm) (Suberkropp 1998). Elles interviennent ainsi principalement secondairement (Gessner & Chauvet 1994; Baldy, Gessner et al. 1995; Suberkropp 1998), en exploitant les ressources plus fines, produites par les autres acteurs de la décomposition (champignons et invertébrés).

II.3.3 Invertébrés benthiques

Lorsque l'on considère l'action des invertébrés au sein du processus de dégradation de la matière organique allochtone, il est essentiel de considérer leur assignation à certains groupes trophiques (par groupe trophique, nous entendrons la définition des GFT de Merritt & Cummins (1996), complétée par les études de contenus digestifs portées à notre connaissance).

En effet, les invertébrés les plus directement impliqués dans ce processus sont les invertébrés déchiqueteurs. Il s'agit essentiellement de larves d'insectes et de crustacés, dont le régime alimentaire est basé sur l'assimilation des biomasses foliaires, de façon spécialisée (ex : *Séricostoma personatum* et *Potamophylax cingulatus*) ou plus opportuniste chez certaines espèces généralistes (ex : *Gammarus fossarum* et *Leuctra sp*). Leur contribution à la décomposition des litières est double : par ingestion, assimilation et production de fèces d'une part, et par fragmentation de la matière et production de pseudo-fèces d'autre part (Webster, Benfield et al. 1999). Bien que les feuilles sénescentes constituent une ressource nutritive pauvre et difficilement assimilable, les invertébrés déchiqueteurs sont étroitement liés aux apports de litière qui influencent particulièrement le développement ontogénique des espèces les plus spécialisées (Cummins, Wilzbach et al. 1989; Roeding & Smock 1989). Si certaines espèces disposent d'adaptations métaboliques particulières (ex : enzymes digestives spécialisées), les invertébrés détritivores bénéficient principalement du conditionnement microbien et en particulier de l'action des hyphomycètes aquatiques (voir paragraphe II.3.1). En outre, les déchiqueteurs sont également capables d'assimiler certaines enzymes fongiques qui continuent d'agir dans leur tube digestif (Suberkropp 1998).

Ainsi, leur action semble pouvoir être modulée par le compartiment fongique, comme le démontre leur préférence alimentaire (voir paragraphe II.3.1). Les hyphomycètes étant ingérés conjointement aux surfaces foliaires, ils peuvent être considérés à la fois comme une ressource trophique pour les invertébrés, et comme des espèces facilitant leur efficacité dans ce processus. Les invertébrés déchiqueteurs induisant fréquemment plus de 50 % de la perte

de masse foliaire en région tempérée (Cuffney, Wallace et al. 1990; Hieber & Gessner 2002), la considération de cette facilitation apparaît comme étant de première importance.

Enfin, si l'on considère la décomposition de la matière organique dans sa globalité, les invertébrés collecteurs participent également à ce processus, mais de façon plus marginale. La matière organique particulaire produite par les hyphomycètes et les invertébrés déchiqueteurs constitue une part importante des ressources trophiques utilisées par ces organismes. Ils ne participent donc pas directement à la fragmentation de la matière, mais interviennent secondairement en exploitant les particules organiques préalablement transformées par les autres acteurs du processus de décomposition.

On ne considère donc généralement que les seuls invertébrés déchiqueteurs, lorsque l'on s'intéresse à la fragmentation de la matière organique allochtone.

Ces différentes particularités soulignent les travaux de Gessner & Chauvet (2002) qui déclarent qu'une évaluation des taux et des modalités de décomposition des litières permet d'appréhender de façon pertinente l'intégrité fonctionnelle des cours d'eau de tête de bassin et d'évaluer de façon intégrative l'effet de perturbations sur le fonctionnement de tels écosystèmes.

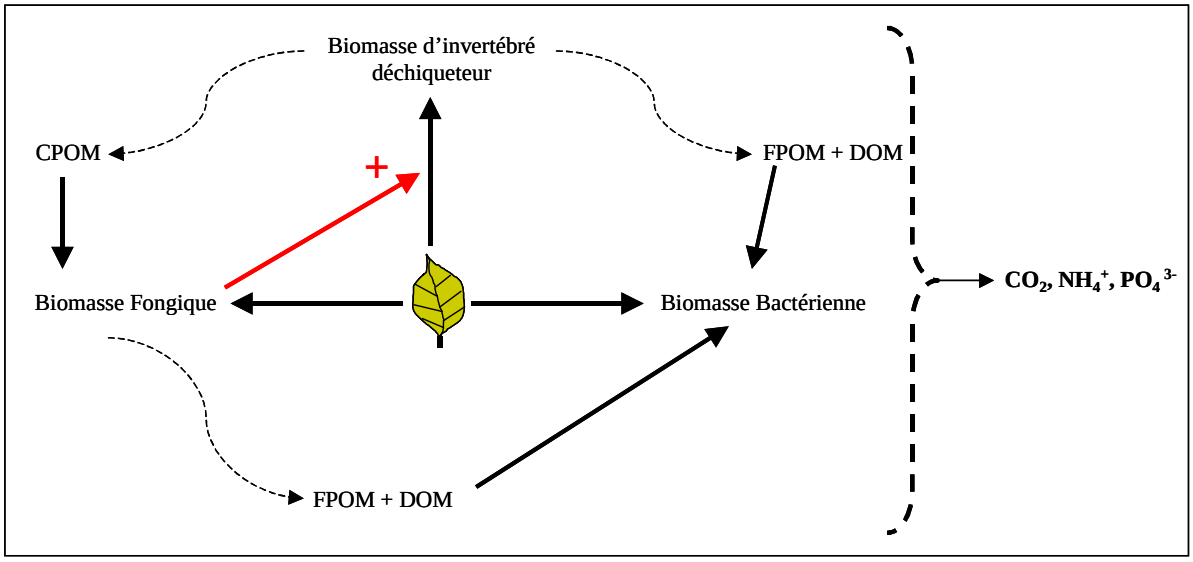


Figure I.3: Représentation schématique des principaux mécanismes et acteurs de la décomposition des litières dans les cours d'eau (CPOM : matière organique particulaire grossière, FPOM : matière organique particulaire fine et DOM : matière organique dissoute).

III. L'Acidification anthropique des écosystèmes : un problème passé, présent et futur

III.1. Origines et Mécanismes physico-chimiques

III.1.1. Emission, transformation et déposition

L'acidification anthropique des écosystèmes est générée par l'émission de certains polluants gazeux dans l'atmosphère, pouvant être véhiculés sur de longues distances par les masses d'air (voir revues de Campbell & Lee 1996 ; Driscoll, Lawrence et al. 2001) (**Figure I.4**).

Ces polluants sont émis principalement sous forme de dioxyde de soufre (SO_2) et d'oxydes d'azote (NO_x) issues de la combustion d'énergie fossile (charbon, pétrole et dérivés) et d'ammoniaque (NH_3) résultant essentiellement des activités agricoles (amendements azotés et lisiers). Après émission, ces composés sont pris en charge et transportés par les masses d'air, parfois sur de très longues distances. Les oxydes de soufre et d'azote (SO_2, NO_x) y subiront une série de transformations chimiques complexes, aboutissant à la formation d'acides forts H_2SO_4 et HNO_3. L'ammoniaque sera quant à lui transformé dans l'atmosphère en ammonium (NH_4^+) sous forme simple et/ou sous forme d'aérosols. Son pouvoir acidifiant se manifestera après dépôt et oxydation par les bactéries du sol en nitrate (NO_3^-).

L'ensemble de ces polluants acidifiants véhiculés par les masses d'air, gagnera ensuite les écosystèmes *via* trois types de dépôts (Irwin 1989) :

- Dépôts humides : vulgarisés sous le terme de « pluie acide », ils englobent l'ensemble des précipitations pluvieuses et neigeuses.
- Dépôts occultes : essentiellement représentés sous la forme de brouillards.
- Dépôts secs : constitués par les poussières, les gaz et les aérosols qui se déposent sur les écosystèmes, en l'absence de précipitations.

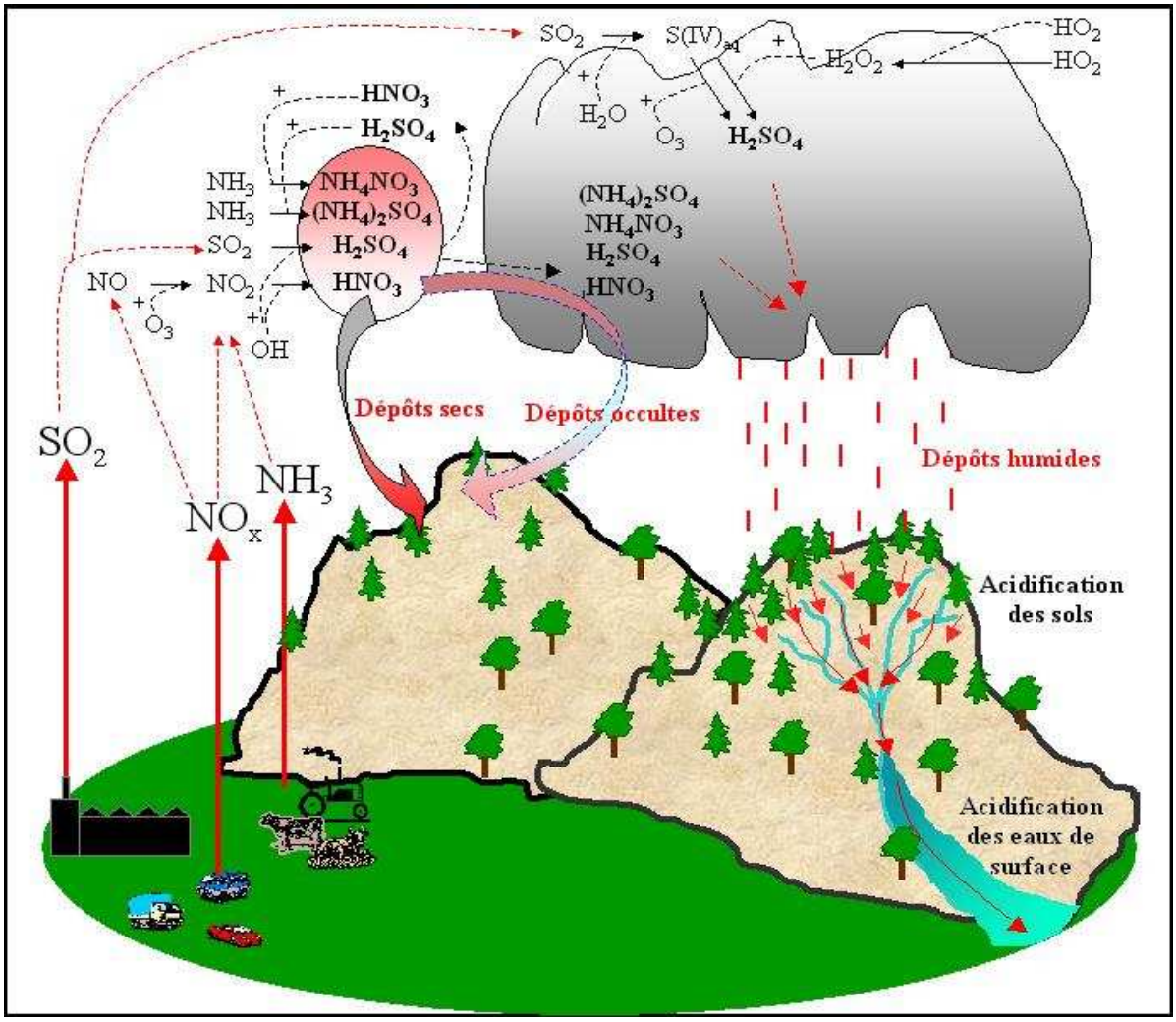


Figure I.4. Principaux mécanismes physico-chimiques impliqués dans la formation de dépôts atmosphériques acides (adapté d'après Carmichael, Peter et al. 1991; Campbell & Lee 1996).

III.1.2 Acidification des écosystèmes

N.B. : *Les mécanismes d'acidification des écosystèmes ayant été clairement détaillés et richement documentés dans les manuscrits successifs de Guérold 1992; Dangles 2000; Felten 2003 et Tixier 2004, nous n'aborderons que sommairement cette partie et nous renvoyons le lecteur aux travaux de ces différents auteurs, pour de plus amples précisions.*

Les apports d'acides forts issus de la pollution atmosphérique affectent les écosystèmes terrestres avec une intensité qui est fonction de la capacité d'échange cationique (C.E.C.) des sols où ils se déposent. En effet, plus le substrat est pauvre en cations basiques moins il est capable de tamponner les adjonctions acidifiantes. Les dépôts atmosphériques qui s'accumulent sur des sols où la roche mère est faiblement carbonatée (essentiellement

granitiques et siliceuses), conduisent plus particulièrement au lessivage rapide des cations basiques (particulièrement Ca et Mg) et à leur remplacement par les ions H^+ déposés et par certains métaux (en particulier Al^{3+}) mobilisés par dissolution de la roche mère (Cronan & Schofield 1990 ; Boudot, Maitat et al. 2000 ; Driscoll, Lawrence et al. 2001). L'acidification des sols se caractérise ainsi classiquement par un appauvrissement en cations basiques et un enrichissement en ions H^+ et Al^{3+}, d'autant plus rapide que la capacité du sol à neutraliser les acides est faible. En outre, bien que les caractéristiques édaphiques initiales soient déterminantes, ce processus peut être modéré ou exacerbé par la végétation présente et son mode de gestion (Sullivan, McMartin et al. 1996 ; Binkley & Hogberg 1997 ; Nisbet 2001).

D'autre part, l'acidification des sols d'un bassin versant conduit progressivement à celle des eaux de surface qui le drainent (Charles 1991 ; Probst, Party et al. 1999). En effet, les cours d'eau s'écoulant sur des roches mères faiblement minéralisées sont récepteurs, après saturation des sols, des ions H^+, Al^{3+}, SO_4^{2-} et NO_3^- en excès (Charles 1991 ; Driscoll, Baker et al. 1980). Cet enrichissement s'accompagne d'une déminéralisation progressive, appariée au lessivage des sols en cations basiques (Gobran & Bosatta 1988 ; Likens, Driscoll et al. 1998).

La physico-chimie des eaux acidifiées se caractérise classiquement par une diminution du pH (liée à l'enrichissement en ions H+) et une chute de la Capacité à Neutraliser les Acides (ANC) consécutive au lessivage des cations basiques (Charles 1991). Elle s'accompagne suivant la nature de la roche mère, d'une augmentation plus ou moins forte de la concentration de certains métaux, en particulier de l'aluminium (Cronan & Schofield 1990). Enfin, l'une des particularités de cette pollution est que son origine atmosphérique a engendré l'altération d'écosystèmes aquatiques, pourtant situés en amont de toute perturbation anthropique directe, et notamment celle de nombreux cours d'eau de tête de bassin.

III.2. Dégradations biologiques des écosystèmes acidifiés : Constats et Solutions

III.2.1. Effets délétères sur la biodiversité

III.2.1.a. Généralités

Les phénomènes d'acidification des écosystèmes apparaissent dès le 19ème siècle, avec la succession des deux premières révolutions industrielles, caractérisées par le développement

de nouvelles industries et l'utilisation massive d'énergies fossiles (charbon, pétrole et dérivés) (Gorham 1998; Munton 1998). Cependant, il faudra attendre la fin des années 1950, pour que des études scientifiques révèlent les effets délétères de l'acidification sur les organismes vivants, et en l'occurrence sur les populations de poissons (Dannevig 1959, voir revue de Gorham 1998). Toutefois, ce n'est qu'à partir des années 1970, marquées par une prise de conscience politique et scientifique croissante de l'ampleur économique et biologique des problèmes engendrés, qu'un nombre important d'études démontrent sans ambiguïté les effets de l'acidification sur l'ensemble des biocénoses aquatiques (voir revues de Muniz 1991 ; Driscoll, Lawrence et al. 2001 ; Gorham 1998 ; Lake, Palmer et al. 2000). Cette abondante littérature produite essentiellement au cours des trois dernières décennies s'est attachée à détailler les effets directs et indirects de l'acidification, notamment sur les micro-organismes (Chamier and Tipping 1997 ; Bärlocher and Rosset 1981 ; Niederlehner & Cainrs 1990), les bryophytes (Stephenson, Studlar et al. 1995; Thiébault, Vanderpoorten et al. 1998), les algues (Muller 1980 ; Meegan & Perry 1996), les macrophytes (Farmer 1990), le phytoplancton et le zooplancton (Schindler 1994; Klug, Fischer et al. 2000), les invertébrés benthiques (voir pour revue Tixier 2004), les amphibiens (Beattie and Tyler-Jones 1992 ; Harte & Hoffman 1994 ; Christensen, Pauli et al. 2004), les poissons (Leivestad & Muniz 1976 ; Schindler, Mills et al. 1985 ; Heard, Sharp et al. 1997), les oiseaux (Ormerod, Bull et al. 1988 ; Buckton, Brewin et al. 1998 ; Hames, Rosenberg et al. 2002), et les mammifères (Mason & Macdonald 1989).

III.2.1.b. Effets sur les macro et micro-organismes aquatiques des cours d'eau de têtes de bassin

III.2.1.b.1. Invertébrés

Concernant les écosystèmes aquatiques de tête de bassin, outre les études sur les populations piscicoles, nombreuses sont celles qui se sont intéressées aux macro-invertébrés benthiques. Si des effets marqués affectant l'abondance restent très discutés (Hall, Likens et al. 1980; Kimmel, Murphey et al. 1985; Feldman & Connor 1992; Kobuszewski & Perry 1993; Smock & Gazzera 1996), elles mettent unanimement en exergue, une érosion de la diversité (Guérold, Boudot et al. 2000 ; Driscoll, Lawrence et al. 2001; Dangles, Malmqvist et al. 2004; Bowman, Somers et al. 2006) (**Figure I.5**). L'ensemble des groupes faunistiques est touché, même si les variations de sensibilité inter et intra-générique sont amples. Certaines études *in situ* ont permis de dégager l'acido-sensibilité globale de différents taxons (Sutcliffe

& Hildrew 1989 ; Guérold 1992 ; Tixier 2004). Ainsi, les Ephéméroptères, les Crustacés et les Mollusques sont classiquement considérés comme les groupes les plus sensibles (Okland & Okland 1986) et les Plécoptères comme celui le plus tolérant (Sutcliffe & Carrick 1973 ; Dobson & Hildrew 1992 ; Griffith & Perry 1993 ; Ledger & Hildrew 2001). Cependant au sein même des Plécoptères, Tixier & Guérold (2005) mettent clairement en évidence une réduction de la diversité taxonomique lorsque la détermination est poussée à un niveau spécifique précis, soulignant ainsi les problèmes méthodologiques liés à la détermination et à ses biais. Cette étude ne remet toutefois pas en cause la dominance numérique de certains plécoptères en milieu acidifié, et introduit même pour la première fois la notion d'espèces « acido-bénéficiaires » dans la littérature.

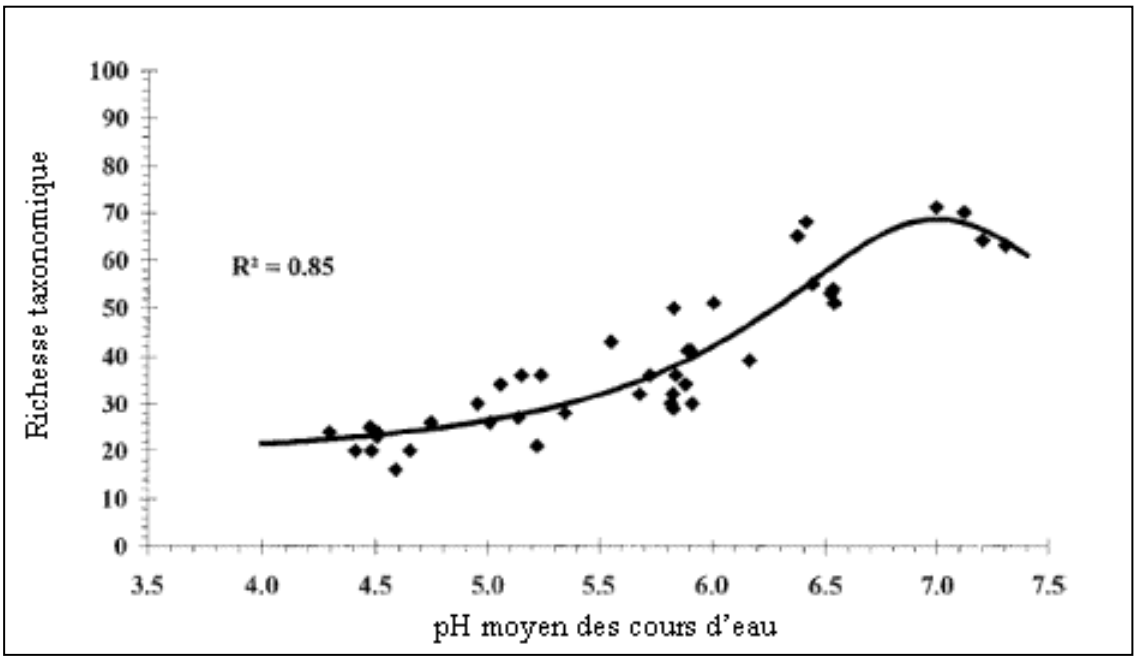


Figure I.5: Relation entre la richesse taxonomique des macro-invertébrés benthiques et le pH moyen de 41 cours d'eau vosgiens (d'après Guérold et al. 2000).

D'autre part, si l'on considère les invertébrés en terme de groupe fonctionnel trophique (définis selon Merritt & Cummins 1996), les écosystèmes acidifiés se caractérisent classiquement par la disparition des taxons « herbivores » (racleurs/brouteurs), la diminution de la richesse taxonomique des collecteurs, l'augmentation de l'abondance des prédateurs en dépit de la disparition de certaines espèces, et enfin, la très nette dominance numérique des invertébrés déchiqueteurs au sein des taxons résistants (Sutcliffe & Hildrew 1989 ; Griffith & Perry 1993 ; Kobuszewski & Perry 1993 ; Hildrew 1996 ;Guérold, Boudot et al. 2000, Ledger & Hildrew 2000; Ledger & Hildrew 2005). Toutefois, certaines études insistent sur la

réduction de la diversité spécifique des déchiqueteurs en condition acide, malgré leur relative abondance (Dangles & Guérold 1999; Dangles, Malmqvist et al. 2004).

Plusieurs hypothèses non exclusives ont été avancées, pour tenter d'expliquer ces profonds bouleversements affectant la structure des communautés d'invertébrés benthiques, en milieu acidifié (Sutcliffe & Hildrew 1989) (**Figure I.6**):

- Hypothèse toxicologique : Elle met en avant les effets délétères de la chimie des eaux acidifiées sur la physiologie des organismes (Felten & Guérold 2001; Felten, Baudoin et al. 2006; Felten & Guérold 2006).

- Hypothèse trophique : Elle soulève les effets de potentielles modifications qualitatives et/ou quantitatives des ressources alimentaires, sur la composition et la structure des communautés d'invertébrés (Hildrew 1996; Ledger & Hildrew 2000; Ledger & Hildrew 2001; Woodward & Hildrew 2002; Woodward, Jones et al. 2002; Ledger & Hildrew 2005; McIntosh, Greig et al. 2005).

- Hypothèse du contrôle par la prédation : Elle explicite les effets indirects de la disparition des poissons et de leur emprise trophique sur les communautés benthiques (Hildrew, Townsend et al. 1984; Schofield, Townsend et al. 1988; Hildrew 1996; Woodward & Hildrew 2002; McIntosh, Greig et al. 2005).

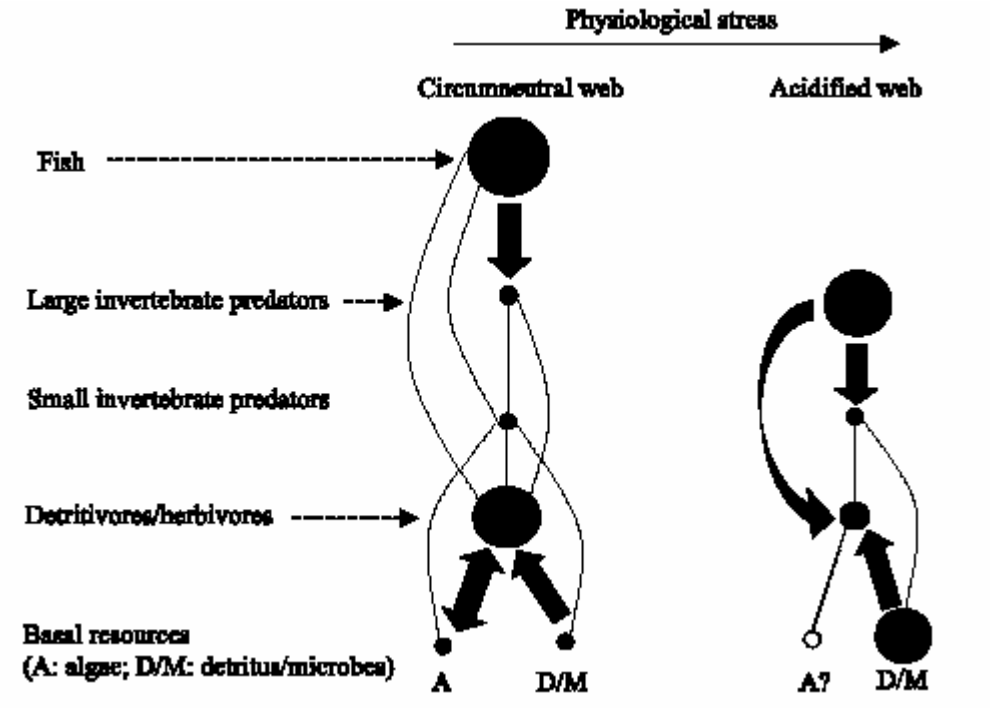


Figure I.6: Évolution hypothétique des relations trophiques et structurales, au sein d'écosystèmes lotiques soumis au processus d'acidification. Le diamètre des disques est proportionnel à l'abondance de chaque groupe et l'épaisseur des flèches à l'intensité des interactions (d'après Hildrew, 1996).

III.2.1.b.2. Micro-organismes

Bien que le compartiment bactério-fongique joue un rôle important au sein du processus de décomposition de la matière organique allochtone (cf. paragraphe II), la littérature relative aux effets de l'acidification sur ces micro-organismes demeure très pauvre.

Les rares travaux réalisés s'accordent toutefois, à démontrer les effets délétères de l'acidification sur les communautés bactériennes (Maltby 1996b). Ils mettent notamment en évidence, une réduction de leur abondance (Groom & Hildrew 1989), allant parfois jusqu'à leur complète disparition des surfaces foliaires détritiques (Jones 1986; Chamier 1987). De plus, une diminution des biomasses bactériennes (Osgood & Boylen 1990; Meegan, Perry et al. 1996) ainsi qu'une réduction de leur activité (Palumbo, Mulholland et al. 1987 Mulholland, Palumbo et al. 1987 Groom & Hildrew 1989) ont également été établies.

Etonnamment, très peu de travaux relatifs aux hyphomycètes aquatiques ont été réalisés en milieu acidifié, et d'autant moins en condition naturelle. Cependant, quelques traits généraux semblent pouvoir être dégagés.

Les études réalisées en laboratoire et en milieu naturel mettent unanimement en exergue, une réduction de la sporulation en milieu acidifié (Hall, Likens et al. 1980; Chamier,

Sutcliffe et al. 1989; Groom & Hildrew 1989; Chamier & Tipping 1997; Suberkropp 2001). Certains paramètres physico-chimiques comme le pH, l'ANC (Suberkropp 2001) et les concentrations en aluminium (Chamier, Sutcliffe et al. 1989; Groom & Hildrew 1989; Chamier & Tipping 1997) paraissent significativement corrélés aux taux de sporulation des champignons et/ou au nombre de spores présentes dans les cours d'eau. A ce sujet, Hall, Driscoll et al. émettaient dès 1985, l'hypothèse d'une toxicité de l'aluminium sur la physiologie des champignons, par interférence dans les mécanismes cellulaires d'échanges d'ions.

Concernant l'évolution des biomasses fongiques, la littérature est controversée et oppose principalement les résultats obtenus par acidification expérimentale, à ceux acquis en milieu naturel. En effet, certains auteurs constatent une diminution significative des biomasses associées aux litières immergées dans des cours d'eau acides (Griffith & Perry 1994), alors que d'autres (Rosset & Bärlocher 1985 ; Van Frankenhuyzen, et al. 1985) concluent à une augmentation marquée des biomasses mycéliennes, après acidification en laboratoire. Toutefois, Bärlocher (1992) privilégie la thèse d'une augmentation des biomasses fongiques, sans écarter la probabilité d'une toxicité des métaux en milieux naturels acidifiés, et en particulier celle de l'aluminium.

Si l'on s'intéresse à l'activité enzymatique des hyphomycètes aquatiques, les résultats sont également contradictoires. Même si les études effectuées en laboratoire semblent révéler que les exoenzymes fongiques (essentiellement hydrolytiques et cellulolytiques) possèdent des optimums d'activité en condition acide (Suberkropp & Klug 1980; Sinsabauch, Benfield et al. 1981; Chamier 1985), l'ensemble des études réalisées *in situ*, démontrent une diminution de leur activité (Hildrew, Townsend et al. 1984b; Griffith, Perry et al. 1995) ou de leur production (Jenkins & Suberkropp 1995; Chamier & Tipping 1997) en milieu acide.

Enfin, aucune étude expérimentale ne s'est spécifiquement intéressée aux effets de l'acidification anthropique des écosystèmes aquatiques, sur la diversité taxonomique des hyphomycètes. Seule la synthèse de Chamier (1992) propose, après analyse de la littérature, une probable relation entre la diversité fongique et le pH des cours d'eau, et plus particulièrement, une réduction de la richesse spécifique en milieu acidifié. Laissant ainsi entrevoir un effet délétère de l'acidification des eaux de surface, Chamier précise toutefois l'hétérogénéité des méthodes d'évaluation de la richesse (*i.e.* feuilles en décomposition, filtration d'eau de rivière, « récolte d'écume ») et la nécessité de plus amples recherches. De façon surprenante, cette étude préliminaire n'inaugurera pas la voie vers une évaluation de l'impact de l'acidification, sur la diversité des communautés d'hyphomycètes.

III.2.2. Effet sur le processus de décomposition des litières

Les apports de matière organique allochtone joue un rôle fondamental dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques hétérotrophes (voir paragraphe II). En outre, les études récentes soulignent de plus en plus fréquemment l'importance de l'évaluation des processus de dégradation de la matière organique, pour comprendre l'organisation et le fonctionnement des écosystèmes, orientant ainsi de façon novatrice les recherches en écologie (Moore, Berlow et al. 2004; Carlisle & Clements 2005). A ce titre, l'étude de la décomposition des litières semble particulièrement adaptée, à l'appréhension de l'impact potentiel de l'acidification sur le fonctionnement des cours d'eau (cf. Dangles, Gessner et al. 2004).

Ainsi, une forte réduction des taux de décomposition des litières en milieu acide a classiquement été mise en évidence (Burton, Stanford et al. 1985; Chamier 1987; Mulholland, Palumbo et al. 1987; Groom & Hildrew 1989; Griffith & Perry 1993; Griffith, Perry et al. 1995; Dangles & Guérold 1998; Lake, Palmer et al. 2000; Niyogi, Lewis et al. 2001; Dangles, Gessner et al. 2004). Certains paramètres physico-chimiques apparaissent alors fréquemment, fortement corrélés à la vitesse de décomposition, notamment en ce qui concerne le pH et l'ANC (Mulholland, Palumbo et al. 1987; Suberkropp & Chauvet 1995; Dangles & Guerold 2001a), ainsi que les concentrations en aluminium (Chamier, Sutcliffe et al. 1989; Dangles, Gessner et al. 2004).

Cependant, la plupart des études réalisées sur la décomposition des feuilles en milieu acide sont restées descriptives et plusieurs hypothèses (**Figure I.7**) s'affrontent pour expliquer l'implication des différentes communautés de détritivores et de décomposeurs, dans ce ralentissement (Maltby 1996a) :

- <u>Hypothèse « invertébrés déchiqueteurs »</u> : Certains auteurs privilégient l'impact de l'acidification sur les macro-invertébrés benthiques pour justifier la réduction de la vitesse de décomposition des litières. L'effet invoqué est généralement une diminution de la diversité des déchiqueteurs et principalement la perte de certaines espèces fortement impliquées dans la dégradation, comme *Gammarus fossarum*, *Lepidostoma* ou *Sericostoma* (Jonsson & Malmqvist 2000; Jonsson, Dangles et al. 2002; Dangles, Gessner et al. 2004; Dangles, Malmqvist et al. 2004; Kobayashi & Kagaya 2005). Cela pourrait expliquer pourquoi les taux de décomposition ne diminuent pas au sein de certains cours d'eau, dont l'acidité est d'origine organique et naturelle en Suède. En effet, suite au maintien de communautés d'invertébrés

déchiqueteurs diversifiés, adaptés au cours de l'évolution aux conditions d'acidité naturelle, les fonctionnalités des écosystèmes seraient conservées (Collier, Ball et al. 1990; Dangles, Malmqvist et al. 2004).

- Hypothèse « microbienne » : D'autres auteurs favorisent les effets délétères de l'acidification sur le compartiment bactério-fongique, pour expliquer le ralentissement du processus de décomposition de la matière organique (cf. Maltby 1996a). En effet, cela serait d'autant plus important que les bactéries et surtout les hyphomycètes aquatiques interviennent à la fois de façon directe sur la dégradation, et indirecte en augmentant l'appétence des litières pour les invertébrés.

Enfin, une troisième hypothèse a été récemment suggérée. Elle met en évidence les modifications trophiques survenues après modification structurale des communautés d'invertébrés (Ledger & Hildrew 2000; 2001; 2005).

- Nous choisirons ici de la nommée Hypothèse « niche vacante » : En effet, certains invertébrés classiquement considérés comme « déchiqueteurs », se maintiennent en milieu acidifié (essentiellement Leuctridae et Nemouridae) et y dominent les communautés en terme d'abondance. Cela laisserait présager que les flux d'énergie des cours d'eau acide, sont principalement dirigés par les liens détritivores/détritus, bien que paradoxalement la dégradation de la matière organique allochtone diminue. Ledger & Hildrew ont ainsi récemment démontré que ces organismes déchiqueteurs sont en fait des généralistes, capables d'utiliser d'autres ressources trophiques (algues) et de remplacer la niche laissée vacante, suite à la disparition des herbivores (Ledger & Hildrew 2000; 2001; 2005). Il n'est toutefois pas clairement établi si ce comportement opportuniste est relatif à l'absence de la compétition des herbivores, à la disparition de la pression de prédation des poissons ou suite à la diminution d'appétence des feuilles. Cependant, ce changement de régime alimentaire et plus généralement de niche écologique, serait si important qu'il pourrait rendre les écosystèmes résistants, à toute recolonisation potentielle des herbivores spécifiques (brouteurs et racleurs) après restauration (Ledger & Hildrew 2005).

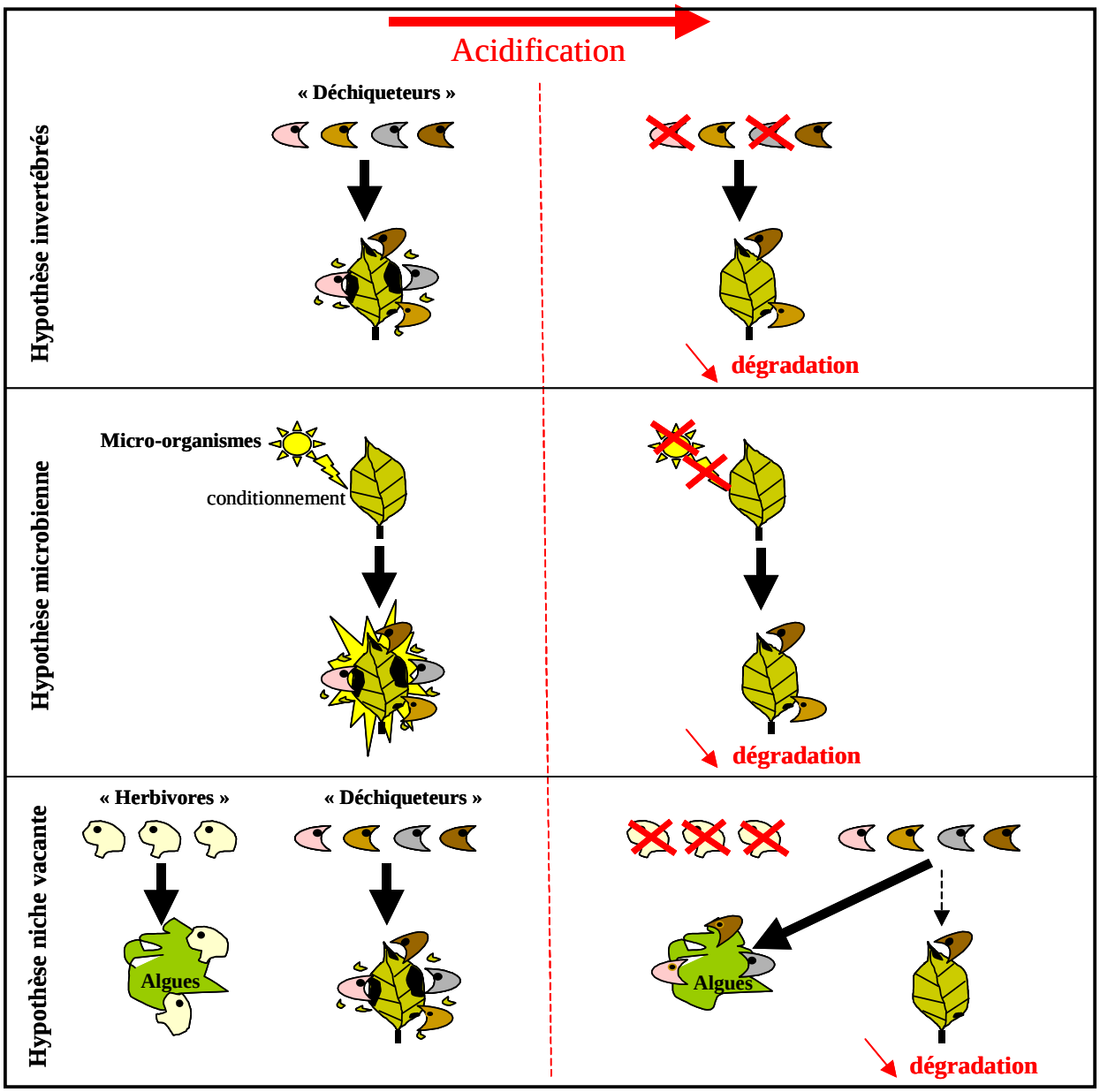


Figure I.7 : Représentation schématique des différentes hypothèses pouvant expliquer le ralentissement des taux de décomposition de la matière organique allochtone, après acidification anthropique des écosystèmes.

III.2.3. Restauration des écosystèmes acidifiés

III.2.2.1. Réduction des émissions de polluants acidifiants

Face au constat alarmant des effets délétères de l'acidification anthropique sur les écosystèmes terrestres et aquatiques, et leurs répercussions économiques éventuelles, les gouvernements européens membres de l'UNECE signent le 13 Novembre 1979 à Genève, la Convention sur la Pollution Atmosphérique Transfrontalière à Longue Distance (Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution ou C.L.R.T.A.P.). Les signataires s'engagent alors à réduire leurs émissions de polluants dans l'atmosphère, en s'appuyant sur différentes mesures (d'initiatives nationales ou communautaires) qu'ils devront mettre en place. Le premier acte effectif de réduction issu du CLRTAP, verra le jour 6 ans plus tard à Helsinki, sous le nom de Protocole Sulfure ou Protocole 30%. Ainsi en 1985, les pays concernés hypothèquent une réduction d'au moins 30% de leurs émissions de SO_2 d'ici 1993. Suivront alors plusieurs protocoles relatifs aux différents polluants atmosphériques acidifiants (i.e. Sofia 1988, Oslo 1994, Göteborg 1999), jusqu'à ce jour (Kakebeeke, Björkbom et al. 2004). De même, quelques années plus tard, l'Amérique du Nord entame une démarche similaire. En effet, les Etats-Unis initient et ratifient en 1990 « The Clean Air Act Amendment », qui vise à réduire de 40% les émissions acidifiantes par rapport à celles de 1980, à raison de 10 millions de tonnes de SO_2 par an. Le Canada intègrera ce programme en signant en 1991 « The Air Quality Agreement » qui en plus des émissions de SO_2, considère celles de NOx. Enfin, ces deux Nations acteront également en signant (avec les pays membres du CLRTAP) le protocole de Sofia sur les émissions de NOx en 1988.

Ainsi, cette prise de conscience politique internationale marque le début d'une réduction importante des rejets de certains polluants atmosphériques, par les nations industrialisées occidentales (Economic Commission For Europe 2004 ; EMEP 2004) (voir **Figure I.8**), et la diminution consécutive des dépôts acides sur les écosystèmes en Europe (Downing, Vincent et al. 1995; Reynolds, Lowe et al. 1999) et aux Etats-Unis (Lynch, Bowersox et al. 2000). Ces mesures ont été relativement efficaces, puisque l'on note en Europe, une réduction de 61% des émissions de dioxyde de souffre, de 26% de celles d'oxydes d'azote, et de 24% de celles d'ammoniaque entre 1980 et 2002. On remarquera toutefois que les diminutions concernant les composés azotés ne seront effectives qu'à partir de 1990.

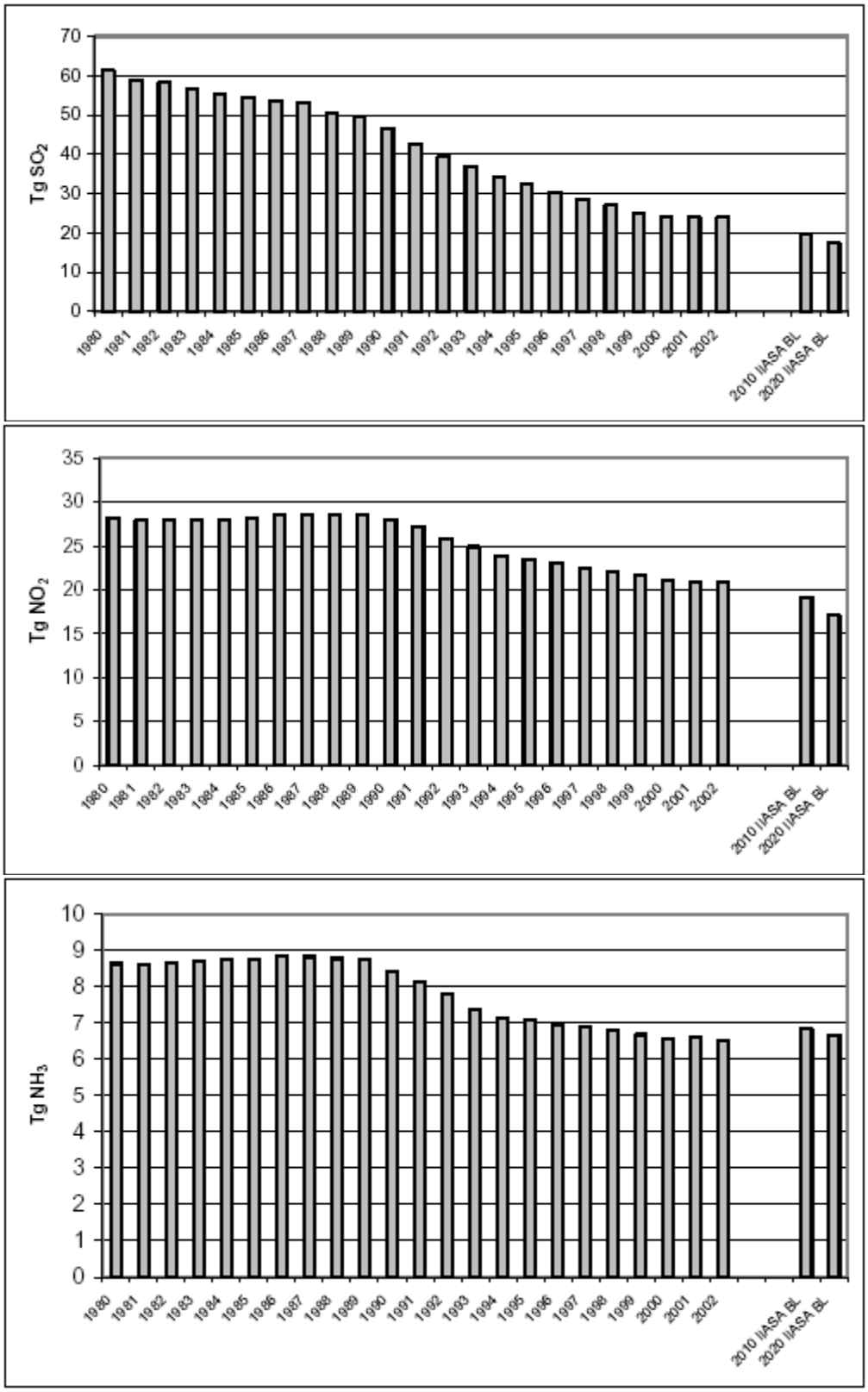


Figure I.8 : Evolution des émissions de SO2, NOx , et NH3 en Tg (million de tonnes) par an, en Europe de 1980 à 2002. Les projections pour 2010 et 2020 ont été réalisées par le CMEI à l'aide du modèle IIASA BL (Source EMEP, 2004).

III.2.2.2. Restauration des écosystèmes ?

Malgré ces efforts et l'optimisme des scientifiques à la fin des années 1980 (Driscoll, Likens et al. 1989), la restauration tant espérée des écosystèmes est rapidement apparue comme lente et laborieuse (Hildrew & Ormerod 1995; Lancaster, Real et al. 1996; Likens, Driscoll et al. 1996; Bradley & Ormerod 2002); la situation tendant même localement à se détériorer.

Ce retard, voir annihilation de restauration chimique, semble imputable à l'action conjointe de différents facteurs :

- La sous-évaluation du rôle des composés azotés (Sullivan, Eilers et al. 1997; Bush, Lammel et al. 2001; Hill, Skeffington et al. 2002; Driscoll, Whitall et al. 2003b; Lepori, Barbieri et al. 2003a; Larssen 2005) ainsi que la difficulté à en estimer et contrôler les quantités émises hors industrie (Campbell & Lee 1996; Driscoll 2003; Driscoll, Whitall et al. 2003), et notamment la part attribuable à l'agriculture et à l'augmentation constante du parc automobile (Hedin & Likens 1996).
- La diminution conjointe des dépôts alcalins sur les écosystèmes qui résulte paradoxalement des mesures de limitation d'émissions de polluants dans l'atmosphère. En effet, les poussières alcalines neutralisent en partie certaines émissions, et leur réduction conduirait à ce qu'en proportion, les apports de protons ne décroissent pas suffisamment (Skeffington & Brown 1992; Hedin, Granat et al. 1994; Likens, Driscoll et al. 1996; Lawrence, David et al. 1999; Stoddard, Jeffries et al. 1999; Johnson, Ruiz-Méndez et al. 2000; Gimeno, Marin et al. 2001).
- L'émergence de nouveaux pays industrialisés et leur consommation massive d'énergies fossiles (Abate 1995; McCormick 1998; Plant, Smith et al. 2000; Feng, Miao et al. 2002; Li & Gao 2002; Badami 2004).
- L'effet exacerbant du « réchauffement global » (Schindler, Curtis et al. 1996), et plus particulièrement la ré-acidification des cours d'eau suite aux périodes de sécheresse (Laudon, Dillon et al. 2004; Bowman, Somers et al. 2006). Notons à ce propos, que l'élévation des concentrations en CO_2 dans l'atmosphère contribue à une acidification préoccupante des Océans (Orr, Fabry et al. 2005).

Au sein même des écosystèmes aquatiques témoignant d'améliorations chimiques consistantes, la restauration biocénotique semble régulièrement soumise à un processus de résilience ou de résistance. Ce phénomène pourrait être imputable aux modifications

profondes de la structure des communautés d'organismes en milieu acidifié, évoquée par Ledger & Hildrew (2005). Cependant, il convient également de considérer les limites de dispersion et donc de recolonisation de chaque espèce acido-sensible (Weatherley & Ormerod 1992; Rundle, Weatherley et al. 1995; Buckton, Brewin et al. 1998). Enfin, la fréquence d'épisodes acides, même très ponctuels, annihile tout espoir de maintien de ces espèces, avant récupération chimique complète des écosystèmes dégradés (Lepori, Barbieri et al. 2003b; Felten, Baudoin et al. 2006).

Ainsi, dans un tel contexte, il est probable que l'acidification anthropique continue de détériorer les écosystèmes, au cours des prochaines décennies (Driscoll, Lawrence et al. 2001; Likens, Butler et al. 2001; Likens 2004; Bowman, Somers et al. 2006; van Vuuren, Cofala et al. 2006).

III.2.2.3. Solution alternative : « la restauration forcée » ?

Face aux effets délétères de l'acidification anthropique des écosystèmes, certains pays dépendant économiquement fortement de leurs ressources halieutiques et forestières, ont envisagé dès la fin des années 1970, l'emploi de solutions curatives plus rapides que les seules restrictions d'émissions, pour tenter de préserver leur patrimoine. Elles consistent à appliquer sur les écosystèmes terrestres et/ou aquatiques dégradés, des broyats de roches calcaires (majoritairement de dolomie), afin de compenser les pertes de cations basiques et de neutraliser les dépôts acidifiants. La Suède fit office de précurseur en lançant en 1976 les premières campagnes d'amendements, vulgarisées sous le terme de « chaulage » (pour revue Henrikson & Brodin 1995). Ce pays a ainsi amendé plus de 6000 lacs et 10000 Km de rivières, à raison de près de 150 000 tonnes de roche calcaire par an (Schindler 1997). Malgré le coût important de telles opérations, d'autres pays ont également employé des méthodes similaires (sur des surfaces toutefois moins importantes), comme la Norvège, la Finlande, l'Ecosse, l'Allemagne, le Canada ou les Etats-Unis.

Initialement appliqués directement sur les eaux de surface, ces amendements ont unanimement engendré une augmentation du pH, de l'ANC et des concentrations de calcium, tout en réduisant celles d'aluminium (Wilander, Andersson et al. 1995; Schindler 1997; Hall Jr, Macneale et al. 2001). Cette amélioration du chimisme des eaux a ainsi permis la recolonisation, la réintroduction et le maintien de certaines espèces de poissons (essentiellement de salmonidés) (Degerman, Henrikson et al. 1995; Simmons, Cieslewicz et al. 1996; Schindler 1997; Ghosh 2003; Hesthagen & Larsen 2003). Cependant cette technique comporte divers inconvénients. En effet, elle nécessite des amendements réguliers tous les 3-5

ans (Schindler 1997), et les résultats concernant les autres organismes aquatiques sont plus contrastés. Le chaulage direct des eaux peut notamment produire un choc calcique sur les populations microbiennes (Gahnström 1995), des blooms algaux et conduire à l'élimination de certaines espèces végétales acidophiles (Larsson 1995). Concernant les invertébrés benthiques, les résultats restent contradictoires, certains auteurs observant un enrichissement des communautés, alors que d'autres ne notent aucune évolution et constatent même parfois une détérioration (pour revue : Schindler 1997; Bradley & Ormerod 2002). L'une des hypothèses expliquant ces dernières observations, soulève l'inefficacité des amendements directs pour compenser totalement les évènements acides de forte ampleur. En effet, le « chaulage » des eaux ne limite pas les apports issus de leur bassin versant acidifié. Ainsi, des stress acides ponctuels peuvent déstabiliser les organismes les plus sensibles et la précipitation régulière des métaux lourds sur le fond des lacs et des rivières, pourrait engendrer une toxicité pour la faune aquatique, soit directement pour les organismes benthiques, soit indirectement par dissolution après ré-acidification, pour l'ensemble des biocénoses (Andersen & Pempkowiak 1999; Bradley & Ormerod 2002; Lydersen & Löfgren 2002).

Ainsi, une méthode alternative moins brutale a été proposée ultérieurement. Elle consiste à amender, non pas spécifiquement les eaux de surface, mais le bassin versant dans son ensemble. La remédiation est alors envisagée de façon plus intégrative, par restauration des sols, puis consécutivement des eaux qui les drainent. Bien que cette technique ait été initialement jugée moins efficace, car moins spontanée (Dickson & Brodin 1995), elle permet d'espérer des effets sur de longues durées, de l'ordre de 40 à 50 ans (Hindar, Wright et al. 2003). D'autre part le chaulage de l'intégralité d'un bassin-versant peut contribuer à réduire l'impact des évènements acides et notamment l'apport de métaux lourds, au niveau des eaux de surface (Bradley & Ormerod 2002; Hindar, Wright et al. 2003). En ce qui concerne les effets de telles manipulations sur les organismes vivants, les études sont encore peu nombreuses et très récentes. Elles soulignent toutefois, les probables effets bénéfiques sur la vitalité des forêts et la présomption d'une recolonisation des invertébrés benthiques, suite à l'amélioration chimique des milieux aquatiques. Cependant, seule l'apparition temporaire d'espèces acido-sensibles a été rapportée à ce jour (Bradley & Ormerod 2002; Hindar, Wright et al. 2003). Enfin, aucune étude à notre connaissance, ne semble s'être intéressée aux effets du chaulage de bassin-versants, sur le fonctionnement des cours d'eau.

Ainsi, bien que les amendements calcaires aient permis de sauvegarder certaines populations piscicoles, ils ne constituent pas à eux seuls, une alternative satisfaisante aux

problèmes d'acidification (Henrikson & Brodin 1995; Schindler 1997; Bradley & Ormerod 2002). Plus certainement, l'application modérée d'amendements calco-magnésiens sur les bassins versants, pourrait permettre de soutenir une restauration naturelle, suite aux réductions d'émissions acidifiantes. En outre, cela limiterait l'impact des stress acides épisodiques, sans bouleverser les biocénoses qui, au niveau des zones sensibles, sont naturellement celles de milieux pauvres.

III.3. Conclusion

Les caractéristiques propres aux mécanismes d'acidification anthropique et en particulier le transport sur de longues distances de cette pollution diffuse, ont conduit à l'altération drastique d'écosystèmes aquatiques pourtant situés en marge de toute perturbation humaine directe, notamment au niveau de nombreux ruisseaux de tête de bassin. Cette pollution chimique présente la singularité d'atteindre les linéaires de cours d'eau dès leur source, hypothéquant ainsi toute recolonisation biologique potentielle, par dérive des organismes aquatiques. Enfin, malgré d'importants efforts consentis, les sociétés humaines se heurtent à la complexité des mécanismes de restauration. Ainsi, les précipitations acides sont sans doute le premier changement global historiquement recensé, qui par l'étendue géographique et l'intensité de ces effets délétères, a fait prendre conscience à l'Homme de son impact sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes.

IV. Problématique

Dans les Vosges, le processus d'acidification se poursuit depuis plus de 40 ans et il est improbable que la seule diminution des dépôts atmosphériques acides, puisse permettre à court terme un retour vers un fonctionnement normal des écosystèmes forestiers touchés. Face à cette situation, un programme de recherche pluridisciplinaire a été entrepris (Office National des Forêts, Université de Metz, I.N.R.A., C.N.R.S., Conseil Général des Vosges, D.I.R.E.N. Lorraine, D.S.F., Agence de l'Eau Rhin-Meuse). Il vise à étudier la restauration des écosystèmes terrestres et aquatiques de deux bassins versants acidifiés, par épandages aériens d'amendements calco-magnésiens.

Ce cadre formel nous offre l'opportunité de travailler en milieux naturels, sans adjonction de pressions anthropiques directes. Dans ce contexte, nous nous attacherons plus particulièrement, d'une part à préciser les effets de l'acidification (perturbation clairement identifiée et reconnue pour son emprise délétère sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes), et d'autre part à analyser les allocations d'une restauration physico-chimique potentielle des écosystèmes aquatiques, à la fois sur :

- le **fonctionnement** des cours d'eau de tête de bassin, à travers l'étude de la décomposition des litières.
- les communautés d'**hyphomycètes aquatiques**, et en particulier sur leur diversité, dont l'évaluation est déficitaire dans la littérature.
- les macro-invertébrés benthiques et en particulier sur les biomasses et la diversité des **invertébrés déchiqueteurs**.

In fine, ces résultats seront exploités, afin de **relier les variations de la diversité fongique et celles des invertébrés déchiqueteurs, à un processus clé** (la dégradation de la matière organique allochtone) qui guide le fonctionnement des écosystèmes aquatiques lotiques de tête de bassin. Pour cela, nous présupposons que le degré d'acidification et la restauration potentielle des cours d'eau, peuvent être utilisés comme des outils permettant de **manipuler la biodiversité en milieu naturel**.

Partie II :

Sites d’étude

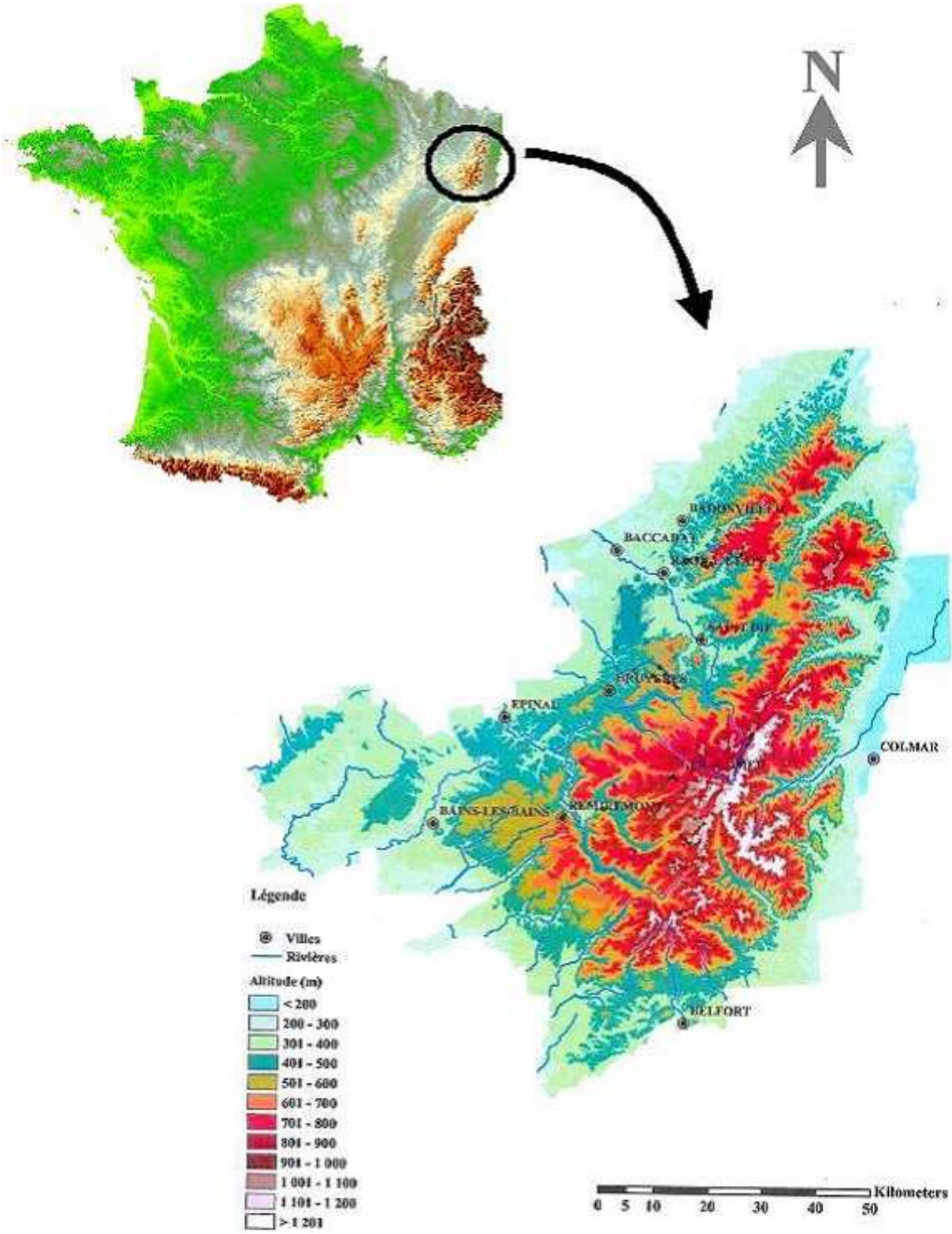


Figure II.1 : Localisation et relief du massif vosgien (adapté de Nedeltcheva 2005)

I. Présentation du massif vosgien

I.1. Situation Géographique

Les Vosges forment un massif de moyenne montagne, situé au nord-est de la France. L'altitude moyenne y est de 500 m et les plus hauts sommets ne dépassent pas 1500 m (Grand Ballon 1423 m) (**Figure II.1**). L'orientation principale du massif est dominée par une faible inclinaison nord-ouest vers le plateau lorrain, et des pentes beaucoup plus abruptes, dirigées vers le sud-est et le fossé rhénan. Ce massif s'étend sur environ 120 km de longueur (du Territoire de Belfort au sud, au pays de Bitche au nord), et 60-80 km de largeur (du plateau lorrain à l'ouest, au fossé rhénan à l'est), pour une surface totale de près de 6000 Km².

I.2. Géologie

Il s'agit d'un massif ancien dont la genèse commence à l'aire primaire, suite au plissement hercynien. Il subira ensuite d'importants bouleversements (*i.e.* érosion à l'ère secondaire, soulèvement suite à l'orogenèse alpine à la fin du secondaire et au début du tertiaire, fracture et effondrement au milieu du tertiaire, arasement et dépôts glacières du quaternaire), à l'origine d'une géologie complexe surtout dans la partie sud du massif et à l'échelle de certains bassins versants (**Figure II.2.a**). On peut cependant distinguer deux grands ensembles de roches mères silicatées qui dominent le massif : des roches gréseuses, principalement au nord et à l'ouest, et des roches cristallines (gneiss, schiste et granite) au sud et à l'est. Au sein de ces deux grands groupes, de nombreux types de roches sont naturellement très pauvres en cations basiques, rendant ainsi les sols qui s'y développent particulièrement sensibles au processus d'acidification anthropique (**Figure II.2.b**).

I.3. Climat

Le climat des Vosges est de type montagnard inférieur et est soumis aux influences océaniques et continentales, dont l'intensité varie localement. Les moyennes annuelles de

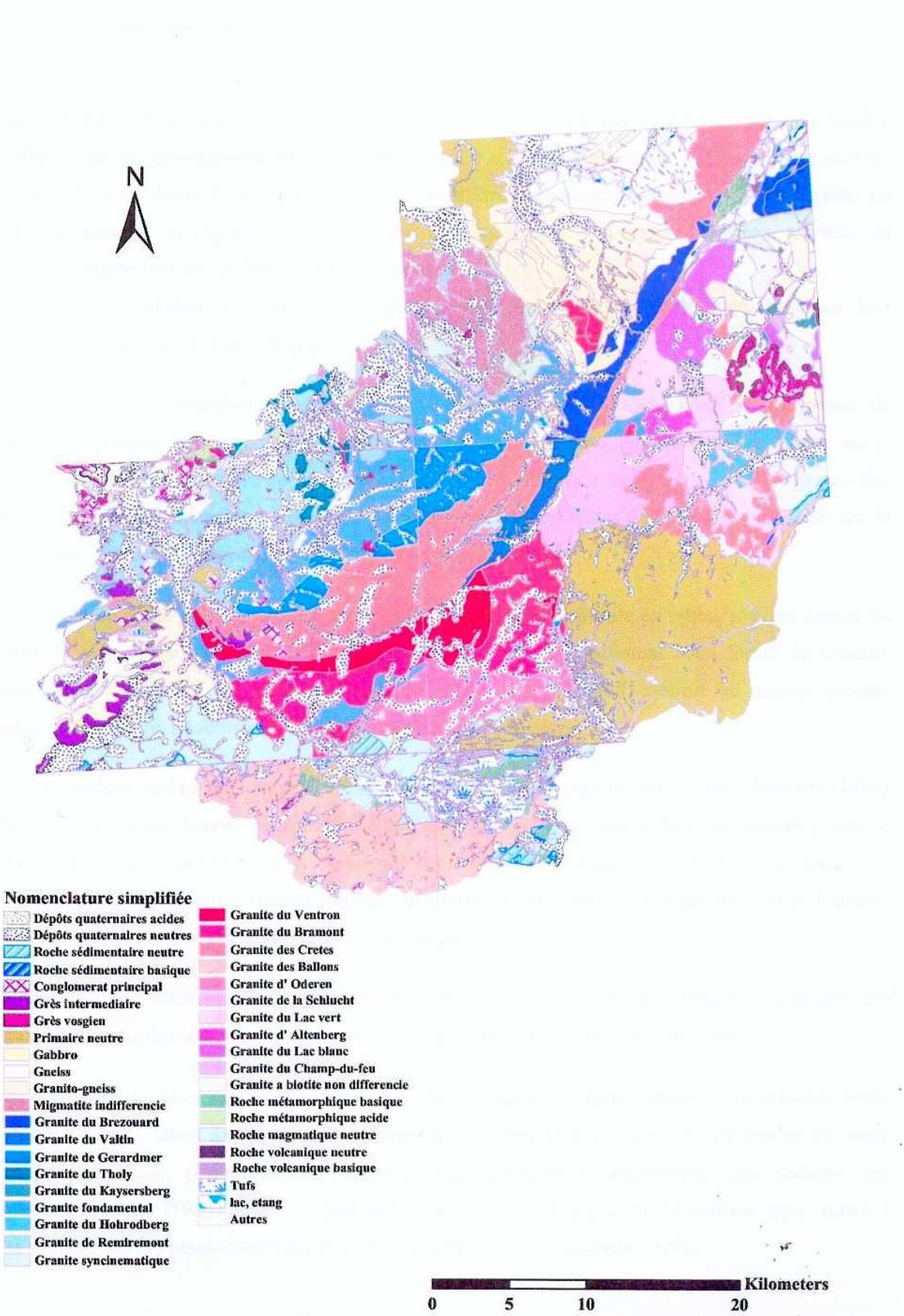


Figure II.2.a : Géologie des Vosges du sud (d'après Nedeltcheva 2005)

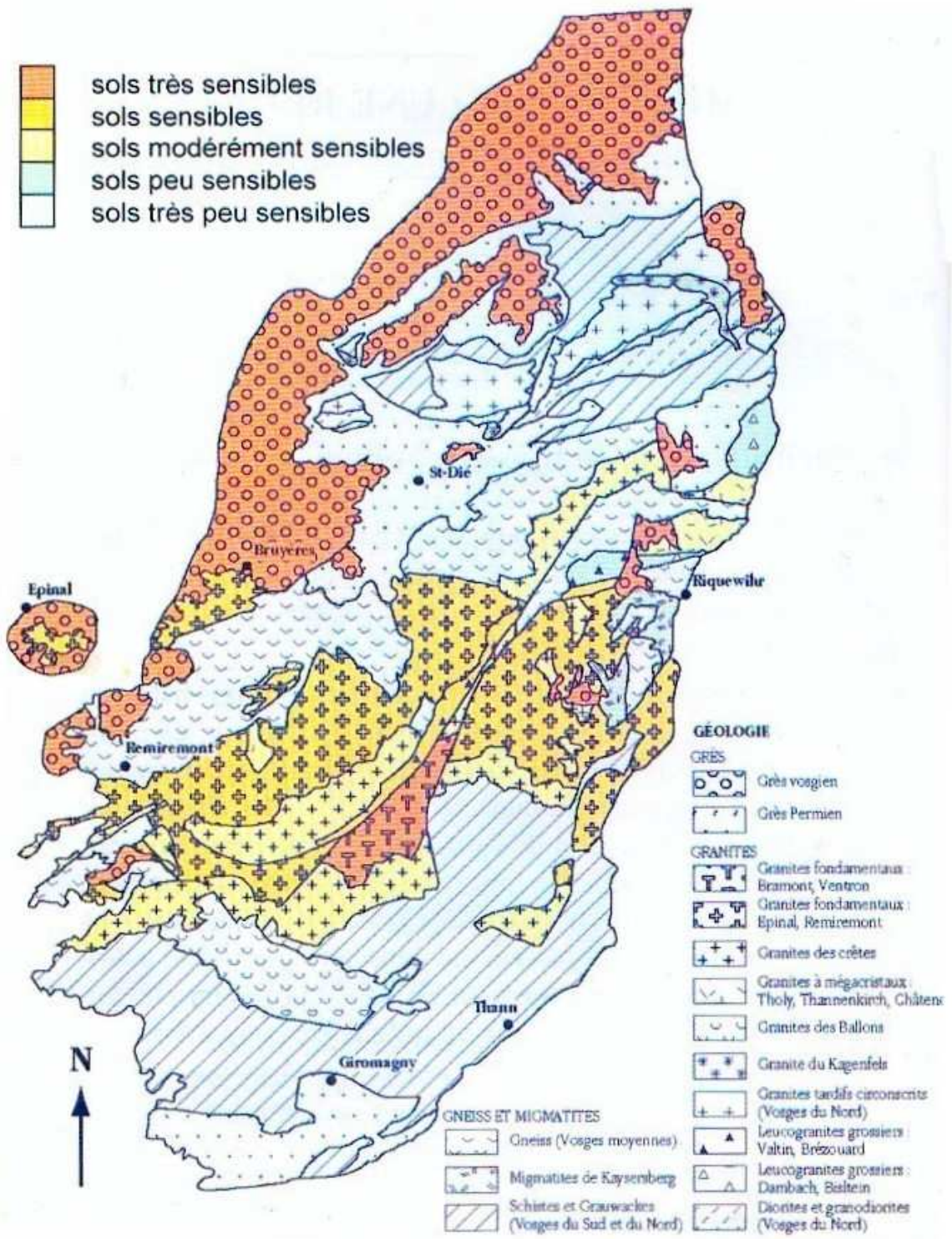


Figure II.2.b : Carte géologique simplifiée et sensibilité à l'acidification des sols du massif vosgien (d'après Party 1999).

température ne dépassent pas 8°C à 600 m d'altitude et celles des précipitations bien qu'abondantes (supérieures à 1000 mm sur la quasi-totalité du massif), présentent d'importantes disparités (entre 500 et 2400 mm) (**Figure II.3**). En effet, ces dernières varient naturellement avec l'altitude, mais se renforcent également du nord vers le sud du massif (Nedeltcheva 2005). A ce propos, Nedeltcheva (2005) considère que la pluviométrie est un facteur majeur, influençant le degré d'acidification des cours d'eau vosgiens, d'autant plus fortement que la roche mère est originellement pauvre en minéraux altérables.

I.4. Pédologie

La géologie (roche pauvre et présence de crassins), le climat (température faible et pluviosité importante), ainsi que la végétation présente et son mode de gestion (végétation acidophile et sylviculture de résineux), sont à l'origine de la formation de sols présentant divers degrés d'acidité : des brunisols aux podzosols (Baize & Girard 1995).

Globalement, les sols les plus acides s'étendent du nord à l'ouest, en passant par le centre du massif (**Figure II.4**). Ainsi, les Vosges présentent une large gamme de sols particulièrement sensibles à l'acidification anthropique (**Figure II.2.b**).

I.5. Végétation

La végétation de ce massif est caractérisée par l'importance du couvert forestier (**Figure II.5**). Celui-ci est dominé par la présence naturelle de sapinière-hêtraies, typiques de l'étage montagnard moyen. Toutefois, il est intéressant de noter que de nombreuses parcelles déboisées et utilisées pour l'agriculture (essentiellement prairie) jusqu'au milieu du XIXème siècle, ont fréquemment subi l'aménagement de pessières productives, depuis cette époque. Ainsi, la proportion d'épicéas (*Picea abies*) peut largement supplanter celles des autres espèces dans certains secteurs. D'autre part, la présence de hêtres (*Fagus sylvatica*), principale espèce caducifoliée du massif, augmente fortement à l'étage montagnard supérieur (900-1100 m). Enfin, aux plus hautes altitudes, la plupart des sommets sont couverts de landes et de pelouses. La strate herbacée est quant à elle, caractérisée par une flore acidophile : myrtille (*Vaccinium myrtillus*), luzule (*Luzula* spp.), canche (*Deschampsia flexuosa*), callune (*Calluna vulgaris*).

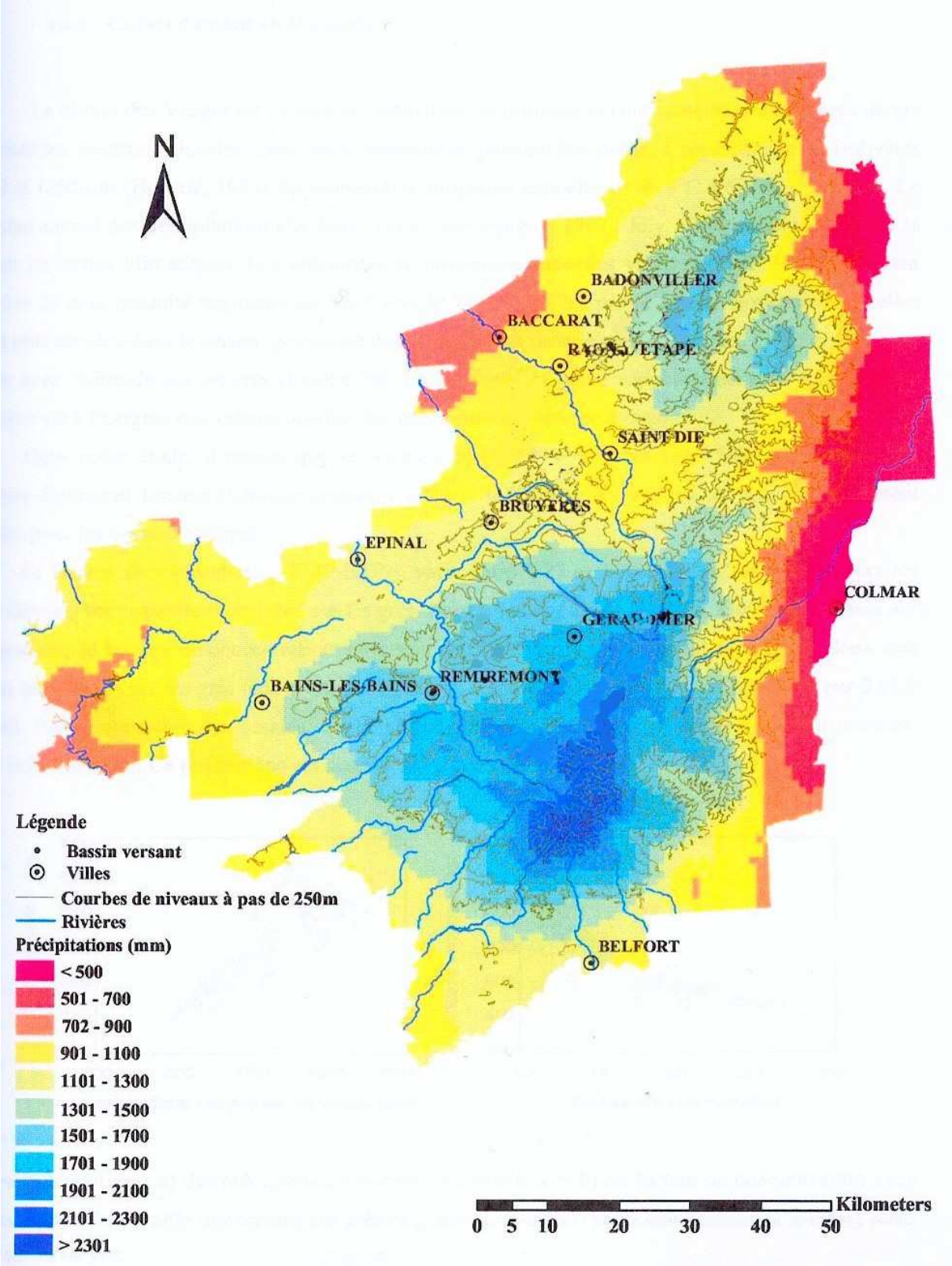
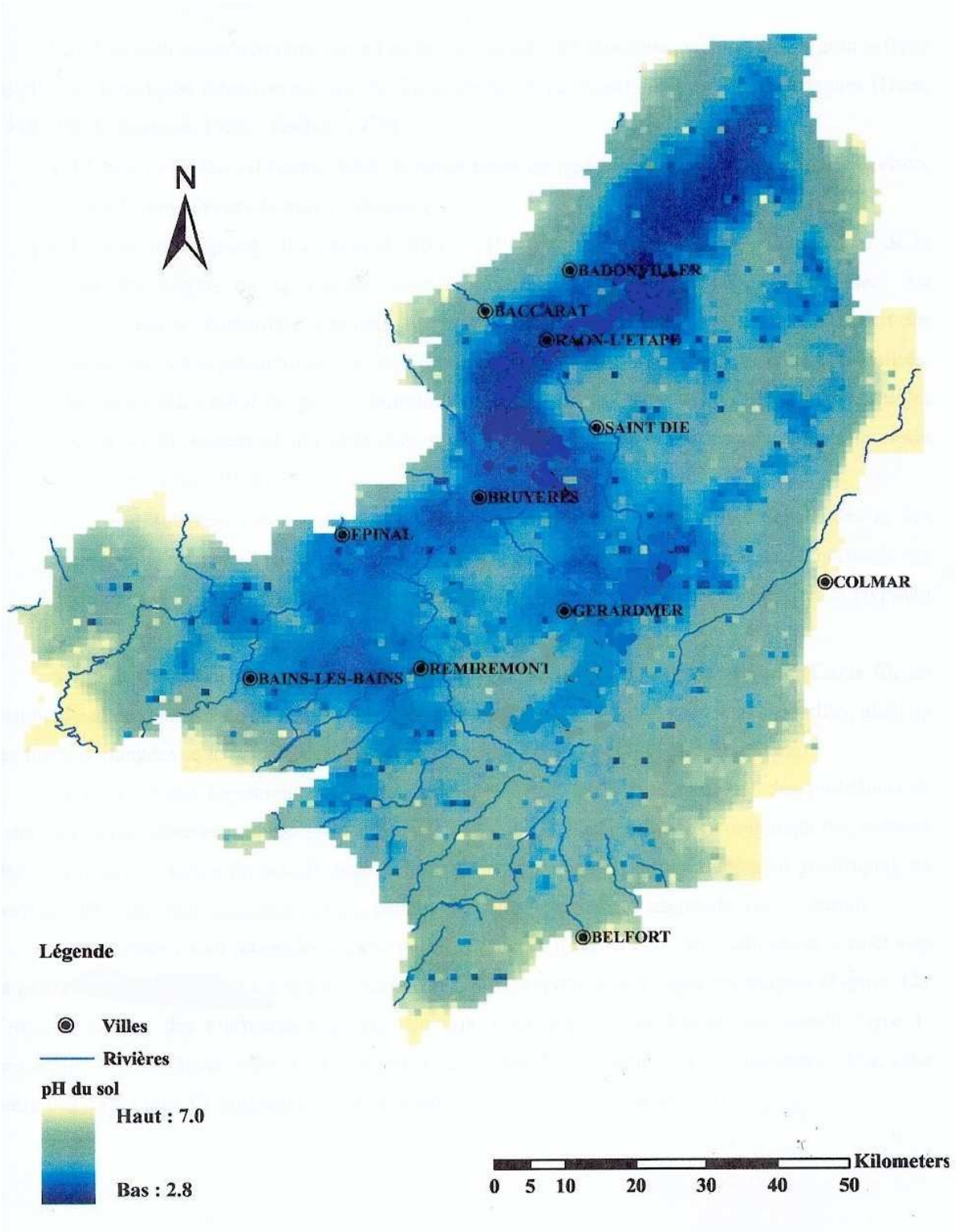


Figure II.3 : Précipitations moyennes annuelles dans le massif vosgien (d'après Bénichou & Le Breton 1987).



Figue II.4 : pH du sol au pas de 1 km², déduit des valeurs indicatrices des relevés floristiques par les techniques du krigeage (d'après Gégout & Piedallu 2002)

I.6. Hydrographie

Le réseau hydrographique vosgien est largement dominé par de petits bassins versants forestiers drainés par des cours d'eau de premiers ordres. Les systèmes d'ordres supérieurs et notamment les plus grandes rivières se développent essentiellement sur le versant ouest (Moselle et Meurthe).

I.7. Empreinte physico-chimique des ruisseaux vosgiens

Les diverses composantes environnementales du massif des Vosges, font des cours d'eau qui le drainent, des écosystèmes particulièrement sensibles à l'acidification anthropique (pour de plus amples informations, se référer à la thèse de Nedeltcheva 2005, dont le sujet porte spécifiquement sur cette thématique). Ils se caractérisent principalement par leur nature oligotrophe, leur minéralisation étant d'autant plus faible qu'ils s'écoulent sur substratum granitique. L'analyse spatiale des caractéristiques physico-chimiques des cours d'eau vosgiens, met en évidence leur vulnérabilité face au processus d'acidification et l'étendue géographique des dégradations actuellement observables (Guérold, Boudot et al. 1997, Nedeltcheva 2005) (**voir Figure II.7**). En outre, l'étude des données historiques disponibles (Probst, Dambrine et al. 1990 ; Probst, Party et al. 1999 ; Angeli 2006), confirme l'origine anthropique de l'acidification des ruisseaux vosgiens et révèle l'intensité de leur altération physico-chimique qui se poursuit depuis plus de 40 ans (**voir Figure II.6**).

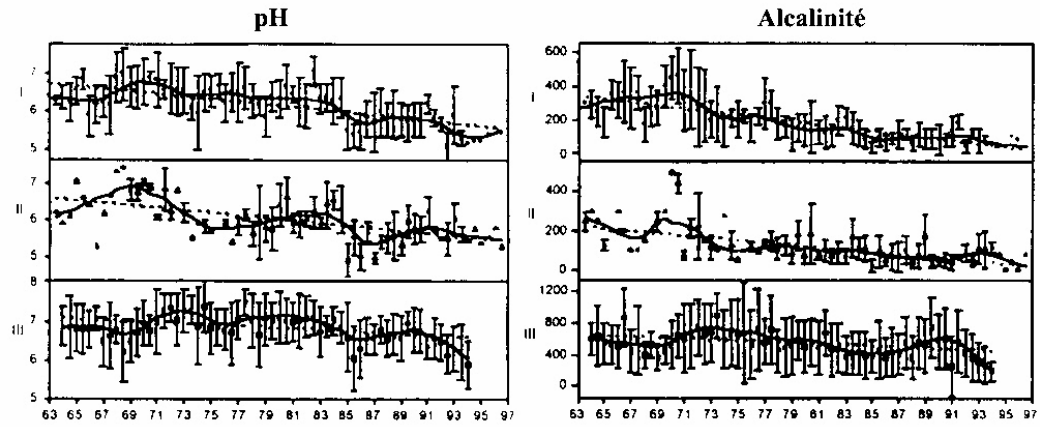


Figure II.6 : Evolution depuis 1960 du pH et de l'alcalinité des eaux de source captées sur grès vosgien (I), conglomérat (II) et grès argileux (III). (d'après Probst, Party et al. 1999).

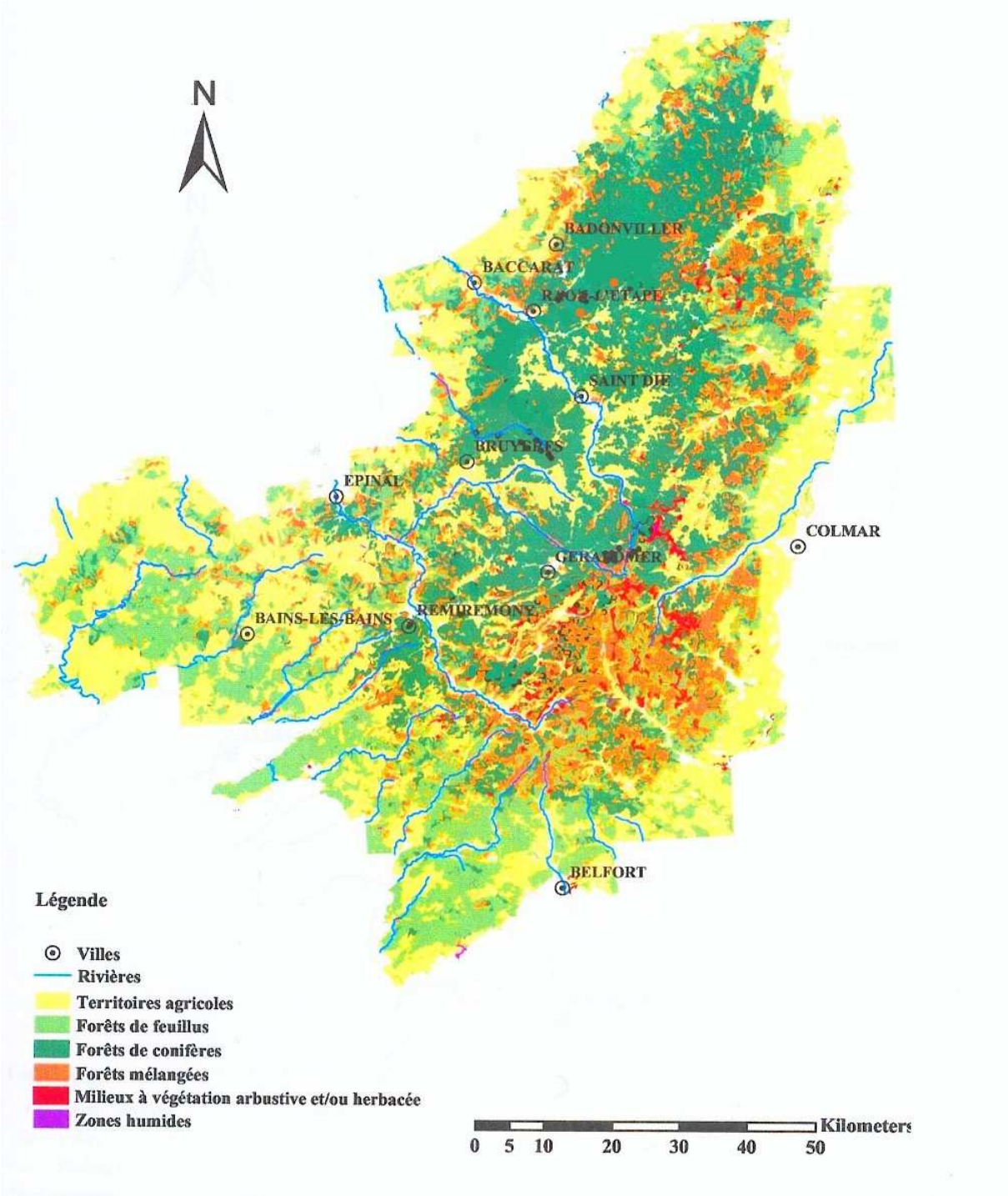


Figure II.5 : Principaux types de végétation dans le massif vosgien (source IFEN 2000)

Enfin, les études les plus récentes ne notent toujours aucune amélioration au niveau des écosystèmes dégradés (tant d'un point de vue physico-chimique que biologique) (Tixier 2004 ; Angeli 2006). Au contraire, l'acidification se poursuit et la tendance semble même s'aggraver (Angeli 2006), notamment au niveau des Hautes Vosges granitiques, où l'on observe une déminéralisation constante et préoccupante de l'ensemble des cours d'eau (Tixier 2004).

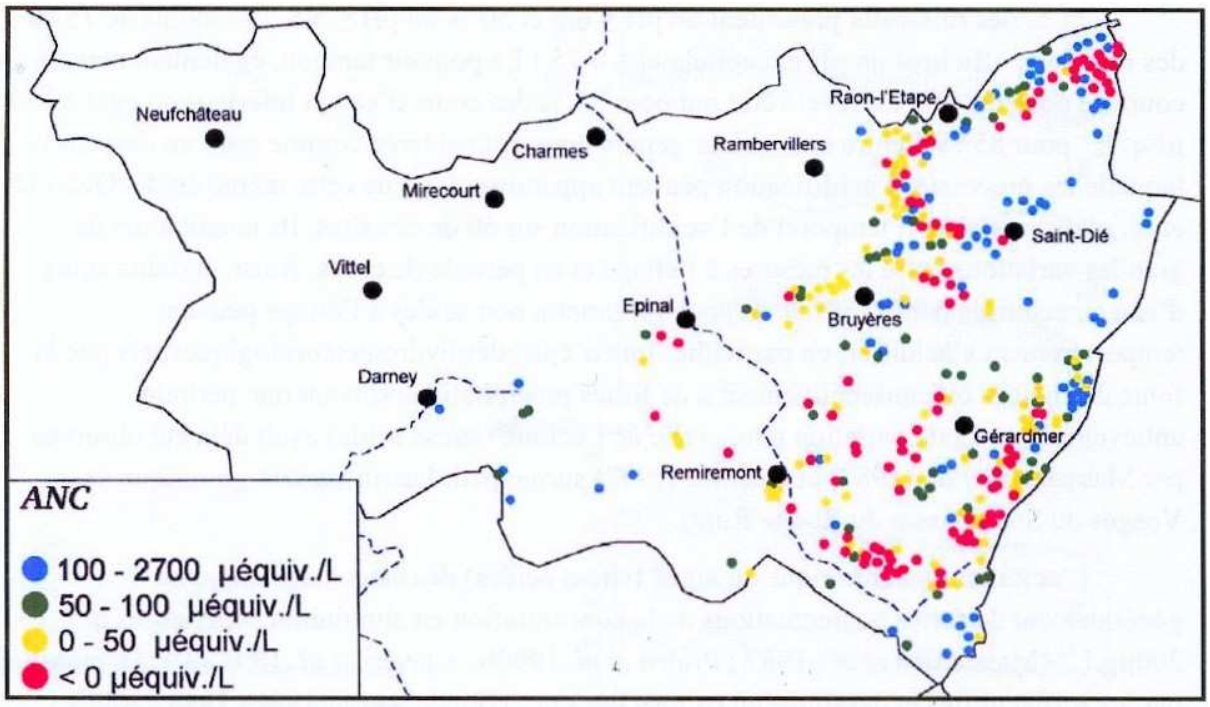


Figure II.7 : Gamme d'ANC de 394 ruisseaux échantillonnés dans le département des Vosges à l'étiage automnal en 1995 (d'après Guérold, Boudot et al. 1997)

II. Opération d'épandage aérien d'amendements calco-magnésiens

II.1. Contexte

Face à l'évolution alarmante du processus d'acidification dans les Vosges, l'O.NF., en collaboration avec l'Université Paul Verlaine de Metz (L.B.F.E.), l'Université de Nancy, l'I.N.R.A. (B.F.E) et le C.N.R.S. (L.I.M.O.S.), a entrepris de restaurer par épandage aérien d'amendements calco-magnésiens, deux bassins versants forestiers situés respectivement dans les Vosges gréseuses et les Vosges cristallines. Ce projet constitue une première nationale et a bénéficié du soutien financier de nombreux partenaires dont : le Conseil Général des Vosges, le Conseil Régional de la Lorraine, la DIREN Lorraine, l'Agence de l'eau Rhin-Meuse et le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche.

Il vise principalement à étudier les effets d'une telle remédiation, sur :

- La santé des peuplements forestiers
- La qualité des sols
- La physico-chimie des cours d'eau
- La qualité biologique (biodiversité) et le fonctionnement des ruisseaux.

Les réponses apportées au niveau des écosystèmes terrestres et aquatiques seront déterminantes, quant à une éventuelle extension de ces pratiques au cours des prochaines années.

II.2. Mise en œuvre technique

II.2.1. Bassins versants amendés

Compte tenu de l'hétérogénéité géologique des Vosges (voir paragraphe I.2) et donc de la potentielle différence de réponse des écosystèmes suivant cette spécificité, deux bassins versants ont été choisis, respectivement sur socle gréseux (caractéristique du nord du massif) et sur socle granitique (caractéristique du centre et du sud du massif).

L'un des sites est localisé sur le versant ouest de la Tête de Blanches Roches (partie sud du massif du Donon), sur un substratum gréseux. Il s'agit d'un petit bassin versant forestier acidifié, drainé par le ruisseau de la « **Basse des Escaliers** ». L'autre site qui s'étend sur le versant ouest de la Tête du Broche (partie ouest du massif du Ventron), est un bassin versant forestier granitique qui est drainé par le ruisseau de « **Longfoigneux** ». (voir **Figure II.9**)

II.2.2. Origine et composition des amendements

Il s'agit d'un mélange de roches broyées, principalement constitué de :

- Roches calcaires du Muschelkalk et Dolomies, issues de la carrière de Empfingen (Allemagne, Forêt Noire).
- Gypse, issue de la carrière de Trichtingen (Allemagne, Forêt Noire).
- Potasses d'Alsace.
- Phosphates israéliens.

Ces produits ont été contrôlés vis à vis de leur teneur en métaux lourds et la composition chimique du mélange est la suivante :

- 70 % de $CaCO_3$
- 17 % de $MgCO_3$
- 10 % de $CaSO_4$ (utilisé comme traceur)
- 3 % de KCl (utilisé comme traceur)

II.2.3. Opération d'amendement

L'opération d'amendement a été réalisée par épandage aérien héliporté (entreprise GESSOFOR S.A., Belgique), et s'est déroulée du 6 au 22 octobre 2003, sur l'ensemble des 122.6 hectares du bassin versant de la Basse des Escaliers et des 75.8 hectares de celui de Lonfoigneux, à raison d'environ 2,5 t/ha (**Figure II.8**).

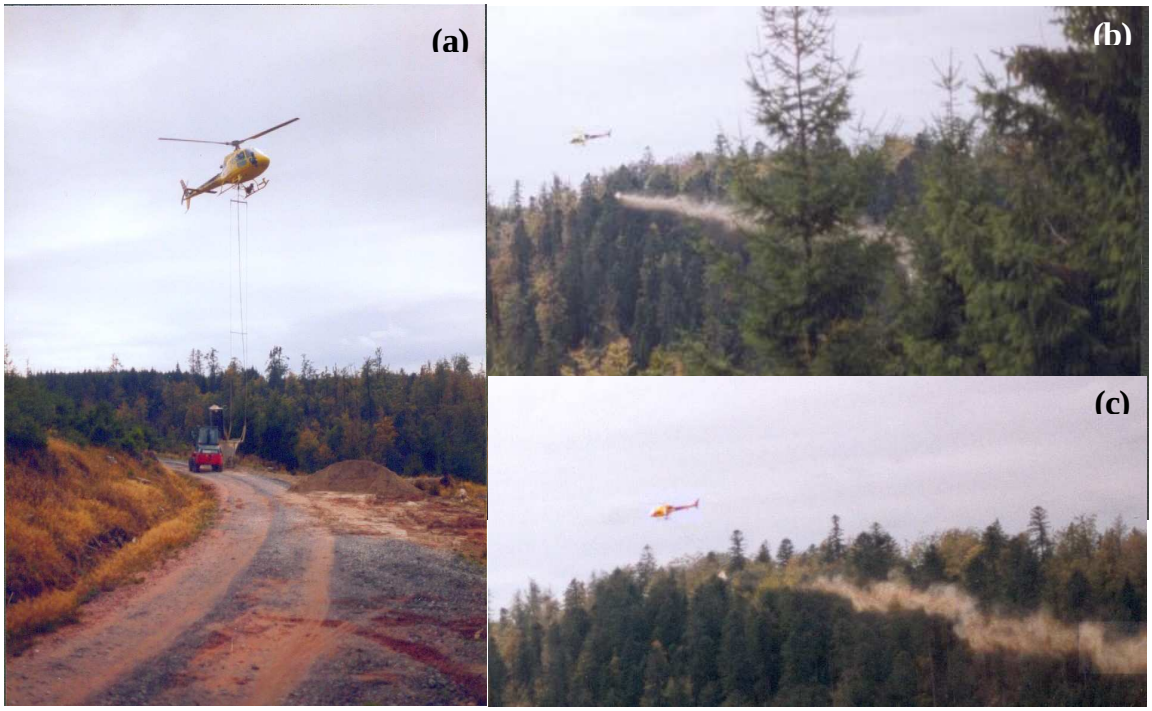


Figure II.8 : Opération de chaulage du bassin versant de la Basse des Escaliers en octobre 2003.
(a) chargement du produit dans la nacelle d'épandage. (b) et (c) : Epandage héliporté des amendements.

III. Caractérisation des stations sélectionnées

III.1. Choix et localisation des stations

Deux bassins versants vosgiens acidifiés ont fait l'objet d'amendements calco-magnésiens en octobre 2003, afin de restaurer leur qualité écologique (chapitre II). Ainsi, notre étude s'attachera plus particulièrement, à suivre l'évolution physico-chimique et biologique de deux stations, respectivement localisées sur le ruisseau de la Basse des Escaliers et sur celui de Longfoigneux. Afin de discerner clairement l'amplitude de cette restauration potentielle, les caractéristiques de quatre stations supplémentaires ont également été analysées. Il semble en effet judicieux d'appréhender chaque modification, non seulement par comparaison dynamique (avant/après épandage), mais aussi par confrontation des résultats obtenus à ceux de stations de référence. L'utilisation de témoins additionnels permet notamment de discriminer les effets d'évènements parasites potentiels et de préciser qualitativement les évolutions survenant après traitement. Pour chaque ensemble géologique (grès et granite), deux cours d'eau non amendés ont donc été sélectionnés, afin de disposer à la fois d'un ruisseau témoin non acide et d'un ruisseau témoin acide par secteur.

Le choix de ces quatre stations de référence est relatif à certaines particularités des bassins versants chaulés. En effet, chaque cours d'eau restauré présente la singularité de disposer d'un ruisseau « jumeau » drainant un bassin versant acidifié adjacent, respectivement celui du ruisseau de Gentil Sapin sur grès et du ruisseau de Wassongoutte sur granite. En outre, dans un rayon de moins de 4 km par rapport à chacune des stations amendées, s'écoule un ruisseau non acidifié. Les Vosges étant une véritable mosaïque géologique, elles présentent l'avantage de disposer dans certains secteurs, de bassins versants où affleurent des roches mères plus riches en cations basiques et donc moins favorables au développement de processus d'acidification. Deux cours d'eau témoins non acides ont donc été étudiés parallèlement : le ruisseau de La Maix sur grès et celui du Tihay sur granite.

La localisation précise de chacune des 6 stations sélectionnées, est spécifiée sur la **Figure II.9**

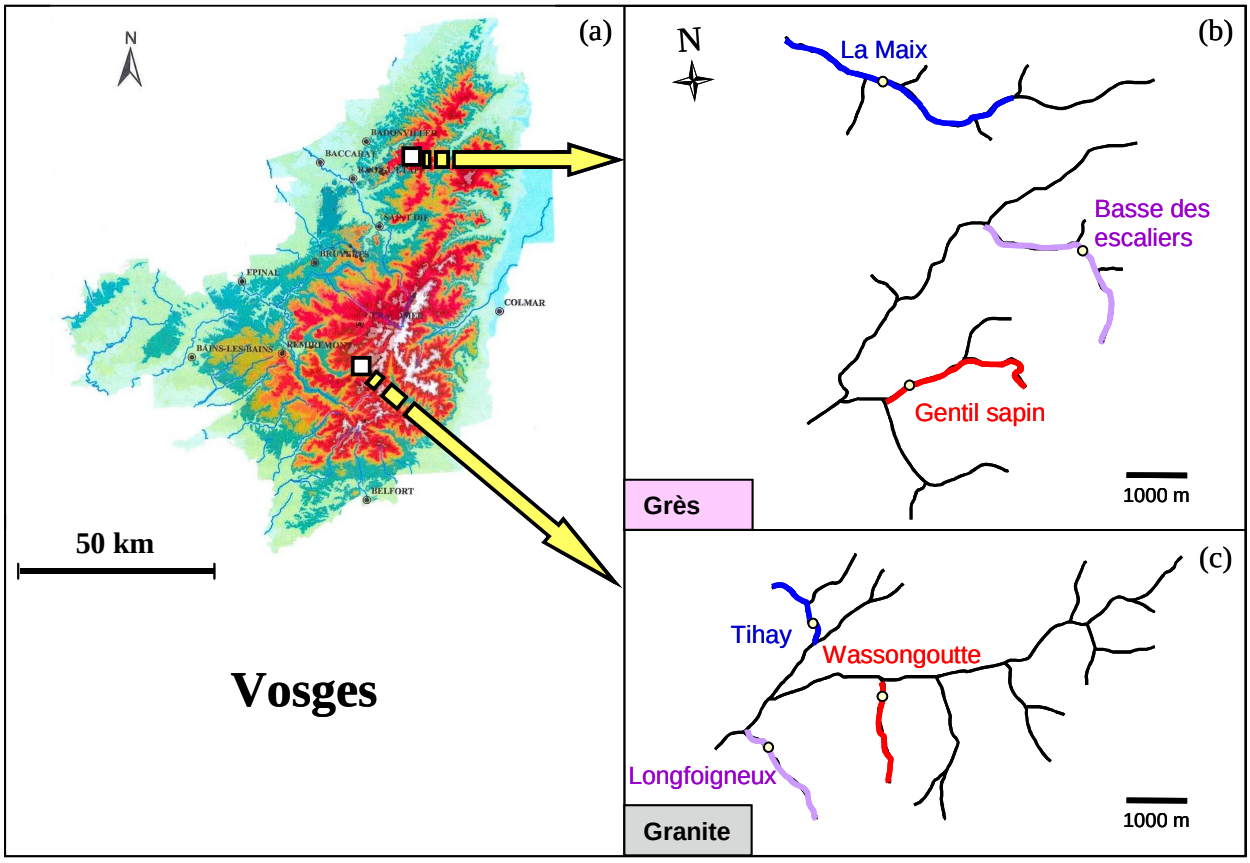


Figure II.9 : Localisation des 6 stations sélectionnées pour cette étude. (a) : Situation géographique au niveau du massif vosgien, (b) : Stations des Vosges gréseuses, (c) : Stations des Vosges cristallines. Les couleurs figurants sur les linéaires de cours d'eau indiquent l'état d'acidification : non acidifié (bleu), acidifié et amendé en 2003 (mauve), acidifié non amendé (rouge).

Ce travail de recherche concernera donc l'étude de six ruisseaux vosgiens, selon le protocole suivant :

Tableau II.1: Représentation schématique de la stratégie adoptée dans cette étude

Type de cours d'eau	Secteur Géologique	
	Vosges gréseuses	Vosges cristallines
Ruisseau acide amendé	Basse des Escaliers (**BE**)	Lonfoigneux (**LG**)
Ruisseau " témoin acide " non amendé	Gentil Sapin (**GS**)	Wassongoutte (**WA**)
Ruisseau " témoin neutre " non amendé	La Maix (**LM**)	Tihay (T**H**)

Par la suite, nous utiliserons les initiales des cours d'eau figurant entre parenthèses dans le **tableau II.1**, pour s'y référer.

Les six stations sélectionnées présentent une certaine homogénéité tant sur le plan de leur morphologie que de la végétation qui domine chaque bassin versant. Il s'agit en effet de six petits torrents de moyenne montagne (voir **Figure II.10**), où le Hêtre (*Fagus sylvatica*) est l'essence caducifoliée qui domine largement, à la fois les bassins et la ripisylve. Les apports exogènes de litière sont ainsi caractérisés par la très forte abondance de feuilles de hêtre. Elles représentent l'une des principales sources d'énergie intégrant les ruisseaux, bien que les aiguilles de conifères constituent classiquement, une part importante des biomasses de débris organiques détritiques, dans les cours d'eau vosgiens (Dangles 2000). En outre, l'ensemble des sites d'études est situé en amont de toute perturbation anthropique directe (urbanisation, industrie, agriculture), à l'exception de la gestion forestière qui reste toutefois modérée dans ces secteurs. Cependant, concernant la station de la Basse des Escaliers, bien que la végétation riveraine soit relativement bien conservée, on peut remarquer que la strate arborescente est en partie absente du versant nord du bassin, en raison des ravages dus aux scolytes (*Ips typographus*), à la « tempête de 1999 » et à l'abroutissement régulier d'une importante population de cerf. La végétation du versant nord est ainsi caractérisée par une strate herbacée où domine la canche flexueuse (*Descampsia flexuosa*). Néanmoins, selon Nys & al. (2004), cette spécificité ne permet pas de discriminer la station de la Basse des Escaliers des autres stations sur grès, sur la base de leur végétation.

Enfin, l'homogénéité morphologique entre stations est d'autant plus forte au sein de chaque ensemble géologique. En effet, lorsque l'on considère les cours d'eau s'écoulant sur grès, le relief est généralement moins accidenté et les pentes plus douces que sur granite.

Les caractéristiques physiques de chacune des stations sont ainsi résumées dans le **tableau II.2** (ci-dessous).

Tableau II.2 : Description générale des 6 stations sélectionnées. Les données de profondeur et de largeur correspondent aux valeurs moyennes mesurées sur chaque station.

Station	Roche mère	Ordre	Alt. (m)	Dist. à la source (m)	Prof. (m)	Larg. (m)	Pente (%)	Végétation rivulaire
LM	Grès permien	2	400	4900	0.55	2.2	6	*A. alba, F. sylvatica, A. glutinosa,* prairie
BE	Grès vosgien	1	770	1800	0.4	2	8	*A. alba, F. sylvatica, P. abies,* pelouse
GS	Grès vosgien	1	550	2700	0.55	2.4	10	*A. alba, F. sylvatica, P. abies, A. pseudoplatanus*
TH	Granites des crètes	1	660	1100	0.45	2	20.2	*A. alba, F. sylvatica, A. glutinosa,* prairie
LG	Granites du Ventron	1	730	1030	0.45	2	23.3	*A. alba, F. sylvatica, A. glutinosa*
WA	Granites du Ventron	1	670	1437	0.45	2	23.7	*A. alba, F. sylvatica, A. glutinosa*

Basse des Escaliers

Gentil Sapin

La Maix

Wassongoutte

Le Tihay

Longfoigneux

Figure II.10 : Photographies des 6 sites d'étude (Hiver 2003/2004).

III.2. Caractérisation physico-chimique de l'état d'acidification des stations

Dans ce paragraphe, nous n'aborderons l'évolution des principaux paramètres physico-chimiques qu'au cours de notre période d'étude. En effet, cette partie est uniquement destinée à la caractérisation des 6 stations durant nos expérimentations, l'analyse détaillée de l'impact du chaulage sur la chimie des eaux, faisant l'objet d'un travail de doctorat spécifique (Voir Angeli, 2006).

III.2.1. Matériel et méthodes

III.2.1.a. Chronologie

Notre étude peut être scindée en deux grands ensembles temporels (**Figure II.11**). En effet, une première période d'expérimentation a été mise en place du 08 janvier 2003 au 11 juin 2003, afin de caractériser l'état initial des écosystèmes précédant les amendements. Une seconde phase d'expérimentation lui succéda près d'un an plus tard. Elle débuta deux mois après les dernières opérations d'épandage aérien et s'étendit du 30 décembre 2003 au 26 mai 2004. Cette seconde période d'étude a été mise en place, afin d'appréhender, le cas échéant, les premiers effets d'une restauration des écosystèmes. Le choix de ces deux périodes d'acquisition des caractéristiques physico-chimiques des cours d'eau, est relatif au déroulement des études de décomposition des litières, sur lequel elles sont synchronisées et que nous aborderons dans la troisième partie de ce manuscrit.

III.2.1.b Mesures et dosages des paramètres physico-chimiques des eaux

La température a été enregistrée toutes les heures dans chaque cours d'eau et durant chaque période d'étude, à l'aide d'enregistreurs automatiques étanches (*Stowaway Tidbit*, Prosensor, précision +/-0.2°C), immergés dans les 6 ruisseaux en début d'expérimentation. La température moyenne ainsi que les degrés-jours cumulés au sein des six stations ont ensuite été calculés respectivement pour chacune des périodes.

Lors des visites sur le terrain (tri-mensuelle à mensuelle), un échantillon de 1L d'eau de chaque ruisseau a été prélevé dans des bouteilles en polyéthylène (en prenant soin d'éviter la formation de bulles d'air), conservé dans une glacière durant le transport et maintenu à 4°C

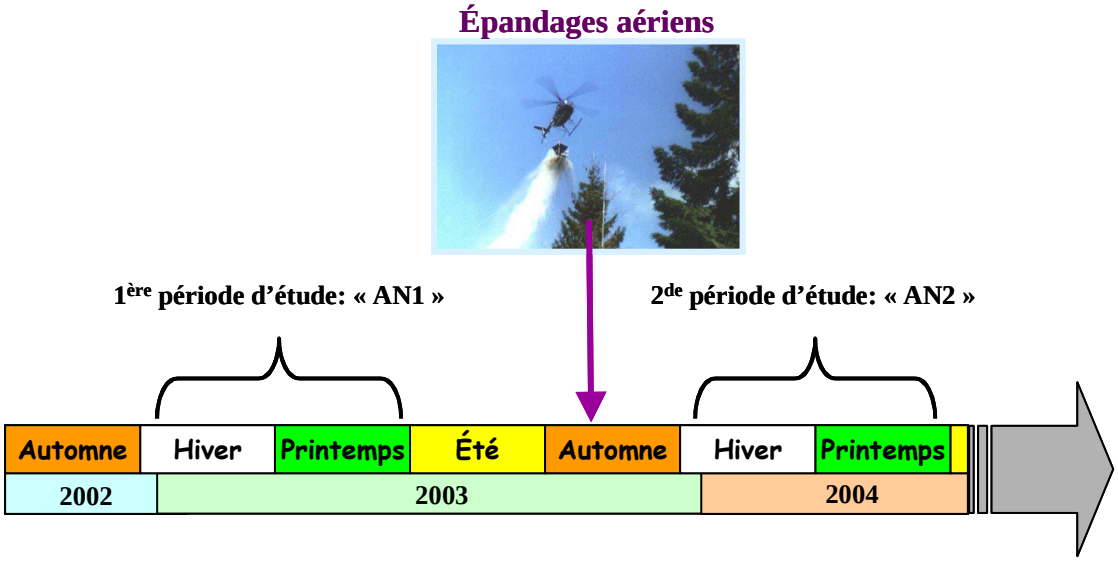


Figure II.11 : Chronologie schématique des différentes phases d'expérimentation de terrain réalisées dans le cadre de notre étude. Chaque période sera chronologiquement abrégée « AN1 » et « AN2 » dans la suite de ce manuscrit.

en chambre froide et à l'obscurité jusqu'à analyse en laboratoire (48 heures maximum après prélèvement).

Des mesures de pH et de conductivité (à 25°C) ont ainsi été réalisées pour chaque échantillon en poste fixe, respectivement à l'aide d'un pH mètre sous agitation (*Microprocessor pH meter 3000*, WTW) et d'un conductimètre (*Metrohm Herisau Conductometer E518*, Herisau Switzerland). L'alcalinité (A.N.C.) a été déterminée par titration de Gran (1952). Les concentrations en anions majeurs Cl^-, NO_3^- et SO_4^{2-} ont été analysées par dosage en chromatographie ionique (*Dionex 1500i* sur colonne *AS4ASC*, Sunnyvale, USA). Les différentes concentrations cationiques ont quant à elles été déterminées après acidification à 0.2 % (HNO_3 Normapur) des échantillons d'eau prélevée. Celles des cations basiques, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Na^+ et K^+, ont été mesurées par spectrophotométrie d'absorption atomique en flamme (*Aanalyst 100*, Perkin Elmer), les analyses de Ca^{2+} et Mg^{2+} étant effectuées après ajout préalable de lanthane (2 %) (afin de faciliter leur atomisation en les décomplexant). Enfin, les concentrations en aluminium total ont été déterminées par spectrophotométrie d'absorption atomique à four graphite (*Varian SpectrAA-300*, GTA 96).

III.2.1.c. Analyse des données

Afin d'établir les caractéristiques physico-chimiques qui définissent le mieux chaque ruisseau et lui confèrent son identité, les stations ont été ordonnées et groupées, en réalisant

une Analyse en Composantes Principales (ACP). Une attention particulière a notamment été portée quant au statut acido-basique de chaque cours d'eau. Dans un premier temps, une analyse préliminaire a été réalisée en utilisant les données relatives à l'ensemble des paramètres, afin de déterminer puis d'éliminer les variables non informatives ou redondantes. Dans un second temps, certains paramètres ont été groupés afin de créer de nouvelles catégories plus représentatives de l'état d'acidification des cours d'eau. Les concentrations des anions NO_3^- et SO_4^{2-} ont donc été sommées, ainsi que celles de l'ensemble des cations basiques (Ca^{2+}, Mg^{2+}, Na^+ et K^+). L'ACP finale est subséquemment réalisée, sur les six variables suivantes : pH, ANC, conductivité, concentration totale en cations basiques (Σ CB), concentration totale en sulfates+nitrates ($[SO_4^{2-+} + NO_3^-]$), et concentration en aluminium total (Al tot).

Cette procédure a été appliquée au jeu de données de l'AN1, puis à celui de l'AN2 et enfin, en traitant conjointement les données des deux périodes d'étude. Cette dernière analyse fut ainsi réalisée comme s'il s'agissait de 12 cours d'eau différents, afin de visualiser les évolutions potentielles d'une année sur l'autre et notamment l'intensité de l'effet du chaulage.

L'ensemble des calculs et des graphiques a été effectué à l'aide du logiciel ADE 4.0 (Thioulouse, Chessel et al. 1997).

D'autre part, notre plan d'analyse est basé sur la méthode BACI (Before-After-Control-Impact) (Stewart-Oaten, Murdoch et al. 1986) qui permet d'évaluer l'impact d'un traitement, en éliminant les effets parasites potentiels d'autres facteurs, par comparaison à l'évolution de témoins non traités. Cette procédure permet en outre, de minimiser le problème des pseudo-réplicats récurant en écologie (Solazzi, Nickelson et al. 2000), et offre l'opportunité de réaliser des analyses de variance pour chaque paramètre mesuré, en comparant l'état pré-traitement à l'état post-traitement (ANOVA, Paine 1996). Ainsi, l'évolution des principaux paramètres caractérisant l'état d'acidification (pH, ANC, Conductivité, Ca^{2+}, Mg^{2+} et Aluminium total) des cours d'eau, a été analysée en réalisant pour chacun d'eux, une ANOVA suivie de tests posthoc LSD, en considérant les différences significatives pour $p<0.05$. Cette procédure a été réalisée indépendamment pour chaque triplet de ruisseaux (amendé, témoin acide, témoin neutre) correspondant à chaque ensemble géologique. L'approche globale sous-tendant, est ainsi de caractériser chaque modification survenant dans un ruisseau amendé par comparaison au témoin acide, et d'analyser conjointement si cette évolution peut permettre un rapprochement des nouvelles conditions, à celles du témoin neutre. Les calculs et les graphiques ont été réalisés à l'aide du logiciel STATISTICA 6 (Statsoft).

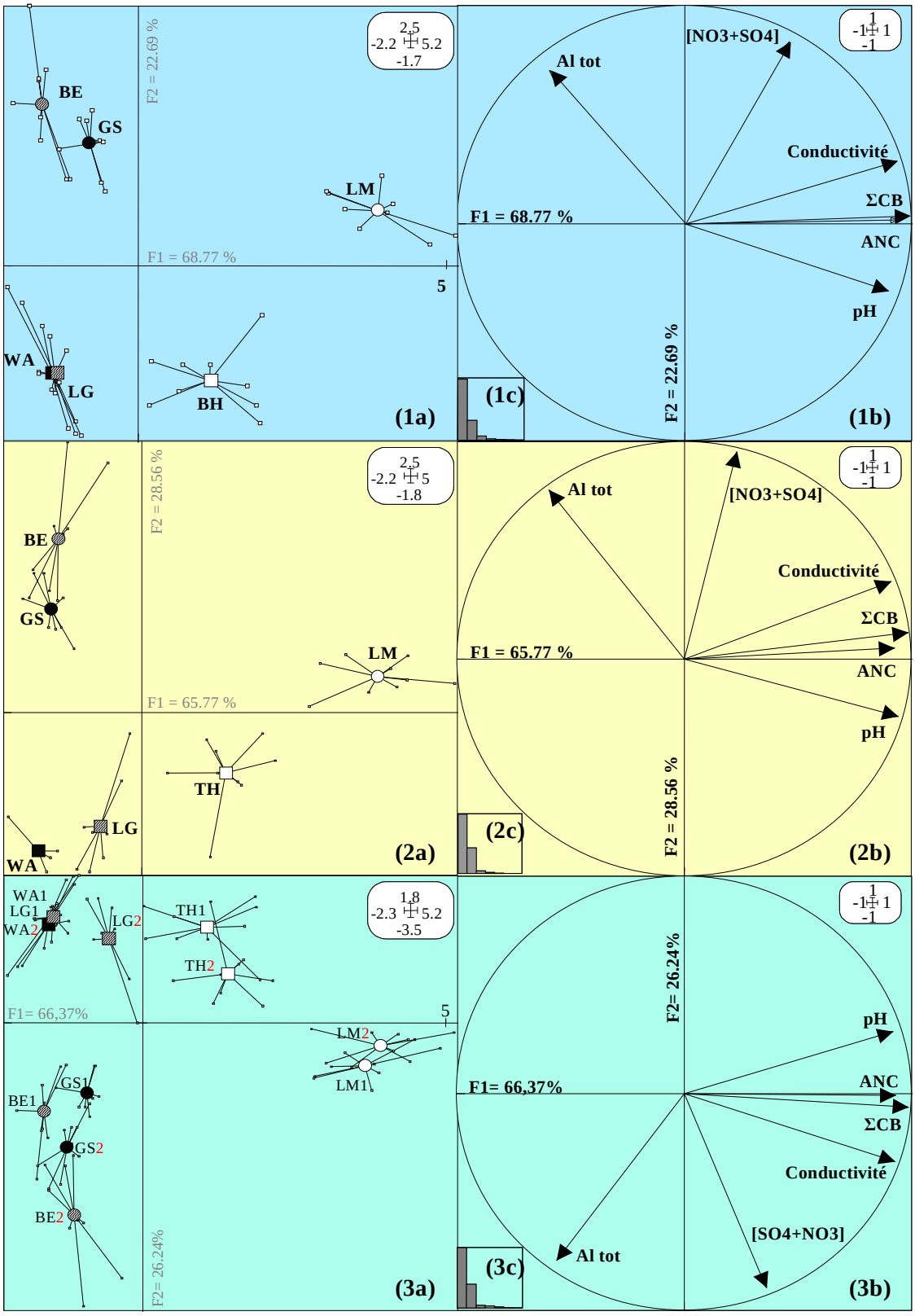


Figure II.12 : Analyses en Composantes Principales des variables physico-chimiques des 6 stations étudiées. On distinguera, (1) les résultats obtenus pour l'AN1, (2) ceux acquis pour l'AN2 et (3) les résultats de l'analyse combinée des deux périodes d'étude. Avec, (a) la carte factorielle présentant le positionnement des différentes stations selon les axes sélectionnées, (b) le cercle des corrélations des variables analysées et (c) l'histogramme des valeurs propres. Sur chaque carte factorielle, les figurés ronds représentent les centres de gravité des cours d'eau s'écoulant sur grès et les carrés ceux des ruisseaux s'écoulant sur granite, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en hachuré les ruisseaux acides amendés en octobre 2003.

III.2.2 Résultats

Les valeurs moyennes des différents paramètres physico-chimiques mesurés sur les 6 stations et durant les deux phases d'expérimentation, sont données dans le **Tableau II.3**.

Les résultats des trois ACP réalisées sont présentés sur la **Figure II.12,** où l'on distinguera **(1)** ceux obtenus pour l'AN1, **(2)** ceux acquis pour l'AN2 et **(3)** les résultats de l'analyse combinée des deux périodes d'étude. D'autre part, les lettres associées à chacun de ces numéros désignent invariablement, **(a)** la carte factorielle présentant le positionnement des différentes stations selon les axes sélectionnées, **(b)** le cercle des corrélations des variables analysées et **(c)** l'histogramme des valeurs propres.

Quel que soit le traitement réalisé, les deux premiers axes ont été systématiquement sélectionnés en raison de leurs valeurs propres supérieures à 1 et de la rupture de pente qui leur succède (**Figures II.12 1c, 2c et 3c**). En outre, les 6 variables physico-chimiques injectées dans ces différentes analyses, apparaissent comme étant informatives dans les trois plans F1xF2 présentés. Ils expriment plus de 90 % de la variance totale (**Figure II.12 1b, 2b et 3b**), indiquant ainsi la robustesse des 3 représentations. D'autre part, l'axe F1 est principalement défini par l'ANC et la concentration en cations basiques des cours d'eau, puis secondairement par leur pH et leur conductivité. L'axe F2 est quant à lui essentiellement corrélé aux concentrations cumulées de sulfates-nitrates, et subsidiairement à celles d'aluminium. Ainsi, l'axe F1 exprime principalement « *le degré d'acidification des cours* » d'eau, alors que l'axe F2 semble surtout refléter « *la nature des roches mères* » qui influence certaines concentrations ioniques. La signification des axes F1 et F2 est pleinement conservée pour les 3 analyses ; seul le sens de la corrélation de l'axe F2 dans l'analyse conjointe des deux périodes d'étude (**Figure II.12.3b**) est symétriquement inversé à celui des 2 premières ACP (le sens de la représentation graphique étant aléatoirement proposé par le logiciel).

Ainsi, l'analyse de la carte factorielle de la période d'étude pré-chaulage, présentée **Figure II.12.1a,** fait apparaître des différences marquées dans le positionnement des 6 stations. En effet, l'axe F1 qui exprime plus de 68 % de la variance totale, sépare clairement les cours d'eau témoins non acides (partie droite du graphique), de l'ensemble des cours d'eau acidifiés (partie gauche du graphique). Les 22,69 % additionnels de la variance sont révélés par l'axe F2 qui délimite nettement l'ensemble formé par les cours d'eau s'écoulant sur granite, tous situés dans la moitié inférieure du graphique, de ceux s'écoulant sur grès, situés dans la moitié supérieure. La position des cours d'eau suivant cet axe révèle le fait qu'à un

Tableau II.3 : Valeurs moyenne (n=9) des principaux paramètres utilisés comme descripteurs de la qualité physico-chimique des six ruisseaux, durant la période d'étude précédant les amendements (1 précédé des initiales du cours d'eau) et celle leur succédant (2 précédé des initiales du cours d'eau). Les valeurs indiquées entre parenthèses désignent les minimums et maximums rencontrés durant chaque phase d'expérimentation.

Sites		LM1	LM2	BE1	BE2	GS1	GS2	TH1	TH2	LG1	LG2	WA1	WA2
pH		7.1 (6.4-7.7)	7.3 (6.9-7.5)	4.3 (3.8-4.5)	4.6 (4.3-5.0)	4.6 (3.9-4.9)	4.5 (4.2-4.7)	6.6 (5.8-7.6)	6.7 (6.5-7.0)	5.1 (4.2-5.8)	5.6 (5.3-5.9)	4.9 (4.0-5.4)	4.9 (4.8-5.3)
Conductivité	**($\mu S_{25}.cm^{-1}$)**	81 (73-100)	82 (68-96)	33 (28-39)	43 (34-58)	35 (31-39)	36 (31-41)	51 (29-75)	61 (41-83)	15 (13-18)	29 (19-38)	15 (13-16)	16 (14-18)
ANC	**($\mu eq.L^{-1}$)**	379 (260-590)	495 (341-683)	-33 (-58--21)	-24 (-31--6)	-18 (-48--8)	-28 (-65--18)	89 (32-194)	75 (41-127)	-6 (-14-3)	6 (-6-14)	-7 (-13-0)	-12 (-22--3)
Cl^-	**($mg.L^{-1}$)**	1.36 (1.27-1.48)	1.49 (1.33-1.76)	0.77 (0.69-0.92)	2.10 (0.95-4.98)	1.09 (0.99-1.19)	1.26 (1.10-1.50)	5.92 (1.37-12.5)	8.85 (4.33-16.30)	0.78 (0.73-0.84)	3.03 (1.04-3.86)	0.78 (0.66-0.90)	0.92 (0.75-1.19)
$NO3^-$	**($mg.L^{-1}$)**	4.04 (3.51-4.35)	3.99 (3.56-4.40)	3.15 (2.30-3.63)	3.94 (2.82-4.67)	5.28 (4.79-5.83)	5.80 (5.44-6.14)	2.50 (1.11-3.44)	4.88 (1.66-6.73)	0.89 (0.26-1.46)	1.10 (0.36-1.59)	0.99 (0.35-1.42)	1.10 (0.74-1.46)
SO_4^{2-}	**($mg.L^{-1}$)**	6.53 (5.55-7.33)	5.90 (4.88-6.47)	5.15 (4.33-5.51)	7.10 (5.96-8.76)	4.81 (4.23-5.06)	4.61 (3.51-5.06)	2.78 (2.52-3.15)	2.67 (2.08-3.14)	2.76 (2.58-3.05)	4.12 (3.44-6.08)	2.69 (2.60-2.82)	2.81 (2.12-3.60)
Ca^{2+}	**($mg.L^{-1}$)**	6.98 (6.15-8.24)	6.16 (4.87-8.30)	0.68 (0.61-0.75)	1.70 (1.10-3.54)	1.35 (0.90-1.60)	1.07 (0.85-1.33)	2.74 (1.73-3.52)	2.42 (1.88-3.08)	0.56 (0.38-1.00)	1.64 (0.59-2.96)	0.52 (0.41-0.70)	0.43 (0.40-0.51)
Mg^{2+}	**($mg.L^{-1}$)**	3.73 (3.13-4.41)	3.59 (2.76-4.53)	0.26 (0.22-0.27)	0.54 (0.37-0.91)	0.61 (0.43-0.68)	0.49 (0.34-0.64)	1.37 (0.81-2.25)	1.33 (1.15-1.59)	0.22 (0.19-0.29)	0.51 (0.35-0.75)	0.29 (0.19-0.94)	0.18 (0.14-0.25)
Na^+	**($mg.L^{-1}$)**	1.04 (0.98-1.17)	0.98 (0.92-1.05)	0.61 (0.52-0.73)	0.82 (0.55-2.17)	0.77 (0.65-0.85)	0.77 (0.65-0.90)	3.73 (1.79-6.64)	4.63 (2.67-7.88)	1.16 (0.98-1.41)	1.39 (1.22-1.56)	1.32 (1.07-1.84)	1.16 (0.87-1.41)
K^+	**($mg.L^{-1}$)**	1.60 (1.50-1.67)	1.39 (1.28-1.63)	0.76 (0.67-0.91)	1.10 (0.66-2.22)	1.08 (0.90-1.14)	0.94 (0.84-1.07)	0.43 (0.29-0.68)	0.42 (0.29-0.55)	0.11 (0.08-0.15)	0.28 (0.09-0.63)	0.19 (0.10-0.50)	0.15 (0.10-0.22)
Al_{tot}	**($\mu g.L^{-1}$)**	55.0 (10.5-148.1)	43.8 (10.0-178.2)	651.6 (315.9-960.4)	876.4 (648.7-1 115.2)	378.7 (102.4-540.1)	660.8 (393.3-924.1)	48.7 (9.90-150.4)	42.6 (11.1-150.0)	221.1 (124.4-376.0)	117.8 (13.9-300.0)	211.6 (92.4-406.6)	224.8 (140.8-584.9)
Température	**°C**	6.5 (3.7-10.7)	6.2 (4.7-7.8)	4.3 (0.7-10.3)	3.8 (1.9-6.0)	4.7 (0.2-12.1)	5.4 (1.2-10.5)	4.8 (0.4-13.1)	3.7 (1.1-7.4)	3.5 (0.0-11.4)	2.6 (0.7-5.5)	3.2 (0.0-11.5)	2.2 (0.1-5.4)

pH donné, les ruisseaux s'écoulant sur un bassin versant granitique sont toujours caractérisés par des concentrations ioniques plus faibles, notamment en sulfate et en nitrate, mais aussi en aluminium, que celles des cours d'eau drainant des roches mères gréseuses (**Tableau II.3**). D'autre part, la position de chaque cours d'eau ultérieurement amendé (BE et LG), par rapport à celle de son témoin acide (respectivement GS et WA) apparaît tout à fait remarquable. En effet, au sein de chaque paire « ruisseau acide amendé/ruisseau acide témoin », la proximité du positionnement des stations témoigne d'une très forte similarité physico-chimique. Cela est d'autant plus fort sur granite, où les positions des centres de gravité de WA et LG se superposent presque parfaitement.

Par ailleurs, la **Figure II.12.2a** qui présente les résultats obtenus après amendements des bassins versants de BE et LG, montre une carte factorielle dont les caractéristiques sont assez similaires à celles de la **Figure II.12.1a** décrites ci-dessus. En effet, l'axe F1 qui représente 65,77 % de la variance totale, sépare clairement les cours d'eau suivant leur acidité, et l'axe F2 qui exprime les 28,56 % résiduels, fractionne la carte factorielle en deux ensembles reflétant la nature de la roche mère. La position de chaque station respectivement l'une par rapport à l'autre est alors relativement semblable à celle de la **Figure II.12.1a**. Ainsi, l'ACP réalisée sur les données physico-chimiques de l'AN2 ne permet pas de rapprocher par leur positionnement, les deux cours d'eau acides amendés BE et LG, dans le plan F1xF2. En outre, la position de BE est très proche de celle de son témoin acide GS, et le degré d'acidification exprimé par l'axe F1 ne permet pas de distinguer les deux ruisseaux. Concernant la seconde station acide amendée, les résultats sont relativement plus marqués. En effet, la position de LG se discerne nettement de celle de son témoin acide WA. Bien que LG soit plutôt confiné à la moitié gauche du graphique, ce ruisseau acide amendé semble occuper désormais une position intermédiaire entre celle de WA et celle du témoin neutre TH. Plus globalement, quatre ensembles peuvent être distingués suivant l'axe F1 : un groupe formé par les ruisseaux acides BE, GS et WA dont la position du centre de gravité est presque parfaitement alignée suivant cet axe, puis le ruisseau amendé LG, le témoin non acide TH et enfin le témoin neutre sur grès LM. Ainsi, LG semble adopter une position marginale par rapport aux autres cours d'eau acides dans le plan F1xF2 de l'ACP de l'AN2.

Ces observations peuvent être confirmées et précisées par les résultats de l'analyse conjointe des deux périodes d'étude, dont la carte factorielle est présentée **Figure II.12.3a**. Les chiffres 1 et 2 succédant chaque initiale de ruisseau, désignent respectivement les caractéristiques acquises pour l'AN1 et l'AN2. De façon générale, les cours d'eau sont toujours clairement discriminés par leur statut acido-basique en fonction de l'axe F1 (exprimant 66.37 % de la

variance totale) et par la nature de la roche mère suivant l'axe F2 (26.24 % de la variance totale). Les ruisseaux témoins non acides occupent des positions très proches d'une année sur l'autre, et semblent ainsi conserver des caractéristiques physico-chimiques quasi-similaires. Concernant les cours d'eau acides s'écoulant sur substrat gréseux, leur position suivant l'axe F1, que leur bassin versant ait été amendé ou non, est presque identique. Les coordonnées des centres de gravité de BE2 et GS2 sur cet axe, s'insèrent plus précisément dans l'intervalle mineur qui sépare celles de BE1 et GS1. Le degré d'acidification de ces ruisseaux apparaît donc relativement stable d'une période d'étude à l'autre. On notera toutefois, qu'il existe un décalage du centre de gravité de BE, mais aussi de GS suivant l'axe F2. Cela semble résulter d'une augmentation des concentrations de sulfates, de nitrates et d'aluminium dans ces deux ruisseaux acides, lors de la période d'étude post-chaulage (voir Tableau II.3). Par ailleurs, concernant les ruisseaux acides drainant des roches mères granitiques, la carte factorielle met en évidence une remarquable similarité des caractéristiques physico-chimiques de WA1, WA2 et LG1, dont les centres de gravité se chevauchent. LG2 se sépare ainsi très clairement de cet ensemble, sur cette figure. Caractérisé par de plus fortes concentrations en cations basiques et valeurs d'ANC suivant l'axe F1, il occupe une position extrême par rapport à l'ensemble des ruisseaux acides et semble glisser en direction du secteur où gravite le témoin neutre TH, sur la carte factorielle. Après amendement, LG se singularise donc non seulement par une évolution de ses caractéristiques intrinsèques (Figure 3a), mais aussi par rapport aux autres cours d'eau acides (Figure 2a) et particulièrement au témoin acide WA dont il était très proche avant chaulage (Figure 1a). Comparativement, les deux témoins (LM et GS) de BE présentent des diminutions significatives de leurs concentrations en calcium et en magnésium, ces dernières restant stables dans les témoins de LG. Durant la période post-chaulage, BE et LG se distinguent ainsi significativement de leur témoin acide respectif, à la fois par leur conductivité et leur concentration calco-magnésienne. Toutefois, ils n'atteignent pas les valeurs de leurs témoins neutres LM et TH, dont ils demeurent éloignés. Après amendements, plusieurs ressemblances s'expriment donc entre les ruisseaux BE et LG, à la fois par certaines évolutions physico-chimiques intrinsèques et par rapport à celles de leurs témoins respectifs.

Cependant, la station LG se singularise, par une élévation significative de son pH et de son ANC, ainsi que par une diminution marquée des concentrations en aluminium total (-103.3 μg/L), entre les deux périodes d'études. Ces trois paramètres restent stables dans le témoin neutre TH (pas de différence entre TH1 et TH2) et le témoin acide WA (pas de différence entre WA1 et WA2), ce qui confère à LG2 une position intermédiaire entre ces ruisseaux, dont il est significativement différent ($p<0.05$).

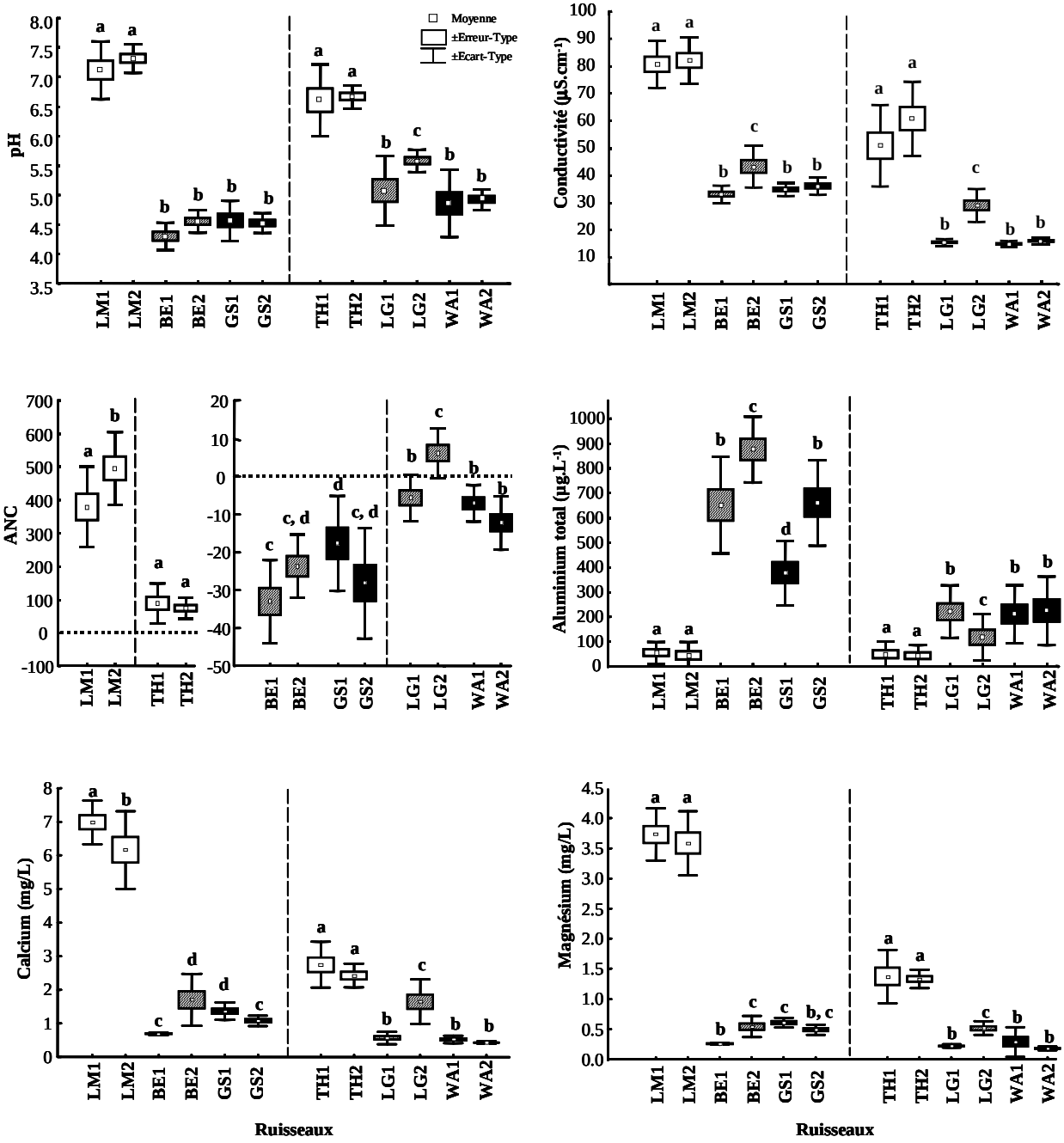


Figure II.13 : Représentation graphique de type « boîte à moustaches » des principaux paramètres d'acidification mesurés dans les 6 ruisseaux avant (« 1 » précédé des initiales du cours d'eau) et après (« 2 » précédé des initiales du cours d'eau) amendements des bassins versants de LG et BE. Chaque rectangle représente la valeur moyenne +/- erreur-type qui sur fond blanc désigne les témoins neutres, sur fond rayé les ruisseaux acides amendés et sur fond noir les témoins acides. Les différences significatives entre les deux périodes d'étude et entre chaque cours d'eau sont indiquées indépendamment pour chaque ensemble géologique (grès à gauche et granite à droite) par des lettrines différentes, après réalisation d'une ANOVA suivie d'un test posthoc LSD ($p<0,05$).

Comparativement, BE ne présente aucune augmentation de pH et d'ANC après amendement, ses concentrations en aluminium augmentent même significativement de plus de 200 µg/L de moyenne. Par ces caractéristiques, BE semble suivre une évolution similaire à celle de son témoin acide GS, malgré le chaulage de son bassin versant.

En outre, LG2 devient le seul ruisseau acide étudié, à présenter un pH moyen supérieur à 5,5, une valeur moyenne d'ANC positive et une concentration moyenne en aluminium inférieure à 200 µg/L.

En conclusion, Les deux ruisseaux acides amendés présentent une augmentation de leur minéralisation résultant d'un enrichissement en ions calcium et magnésium, suite aux opérations d'épandage. Ces modifications sont accompagnées uniquement dans LG, par une augmentation de pH et d'ANC, ainsi que par une diminution marquée des concentrations moyennes d'aluminium total. Chacune de ces évolutions confère à LG, une position intermédiaire entre son témoin acide dont il se discrimine, et son témoin neutre dont il reste significativement différent.

III.2.3 Discussion

L'analyse des caractéristiques physico-chimiques des 6 stations témoigne de l'importance de la géologie des bassins versants, quant à leur acquisition. La séparation du massif vosgien en deux grands ensembles (granitique et gréseux) est notamment clairement mise en évidence par les différentes ACP réalisées. Elles soulignent la spécificité des ruisseaux s'écoulant sur substrat granitique qui possèdent à pH équivalent, une minéralisation toujours nettement inférieure à celle pouvant être rencontrée sur grès. La nature de la roche mère et plus exactement sa richesse en éléments minéraux altérables, est ainsi déterminante.

D'autre part, des concentrations plus importantes en nitrates, et surtout en sulfates ont également été observées dans les ruisseaux de l'ensemble gréseux, au cours de notre étude. Cette autre spécificité ne semble pas résulter d'une différence de composition minérale entre les deux ensembles géologiques, ni de dépôts atmosphériques (passés ou présents) plus conséquents sur l'un ou l'autre des secteurs. Comme l'énonce Angeli (2006) dans son travail de doctorat, les quantités de dépôts acidifiants ne paraissent pas pouvoir expliquer les différences observées aujourd'hui, entre les ruisseaux des bassins versants granitiques et gréseux. Plus certainement, la porosité des roches mères et le temps de résidence des eaux qui

en découle, constituent les explications les plus pertinentes, d'après cet auteur. Son travail porte sur les mêmes bassins versants que les nôtres et utilisent à la fois des données historiques et des données acquises de 2003 à fin 2005. Il y démontre que compte tenu des crassins présents sur granite, l'essentielle des écoulements se fait latéralement à travers les fines couches de sol (de l'ordre de 40 cm) et par les fissures du socle rocheux, avec des temps de résidence maximaux des eaux relativement courts, de l'ordre de 1 à 2 ans. Au contraire, sur grès la porosité reste très importante à plus de 6-7 mètres (probablement jusqu'à près de 50 mètres) et draine ainsi les eaux plus en profondeur. Le temps de résidence, beaucoup plus long, y est ainsi évalué à 17-20 ans.

Compte tenu de cette hétérogénéité du massif vosgien, les concentrations en sulfates et en nitrates, mesurées dans les ruisseaux s'écoulant sur granite, résulteraient de dépôts récents, alors que celles des cours d'eau sur grès témoigneraient des dépôts survenus au cours des années 1980 (Angeli com. perso.). L'évolution historique des émissions de polluants atmosphériques acidifiants (voir introduction) couplée à cette asynchronisation de la réponse chimique des ruisseaux, serait donc à l'origine des différences observées aujourd'hui, entre les bassins versants granitiques et gréseux. Cette spécificité souligne l'intérêt d'analyser simultanément et comparativement, les effets d'amendements calco-magnésiens sur des ruisseaux acides drainant à la fois des bassins versants granitiques et des bassins versants gréseux.

D'autre part, il semble que le choix des différents témoins utilisés pour chaque ensemble géologique se soit révélé judicieux. En effet, les caractéristiques physico-chimiques traduites par les différentes ACP réalisées, ont clairement mis en évidence la forte similarité existant avant chaulage, entre chaque station acide amendée et sa station acide témoin. En outre, l'interprétation de l'effet des amendements est facilitée par la séparation nette qui délimite l'ensemble des ruisseaux acides et celui des témoins neutres, ainsi que par la globale stabilité des témoins d'une période d'étude à l'autre (**Figure II.12 et Figure II.13**).

L'enrichissement des milieux aquatiques amendés en cations basiques Ca et Mg, paraît donc clairement résulter des opérations d'épandage, à la fois par dissolution des produits tombés directement dans l'eau et/ou par réception des éléments minéraux transportés par les solutions du sol. Comme l'indiquent les résultats exprimés par la **Figure II.13**, les deux ruisseaux des bassins versants amendés, sont également les seuls à présenter des modifications de conductivité entre l'AN1 et l'AN2. L'élévation des concentrations en

calcium et en magnésium dans BE et LG, semble donc explicitement engendrer l'augmentation consécutive de la conductivité, observée dans ces deux cours d'eau traités.

De telles modifications des caractéristiques physico-chimiques des ruisseaux sont classiquement observées après restauration de bassins versants acidifiés (Bradley & Ormerod 2002; Hindar, Wright et al. 2003). Cependant, ces changements s'accompagnent généralement d'une augmentation nette du pH, de l'ANC, ainsi que d'une diminution marquée des concentrations en aluminium. De telles tendances ont clairement été identifiées dans LG. L'ANC redevient positive et le pH augmente significativement, attestant ainsi d'une meilleure neutralisation des ions H+, suite aux amendements. Les concentrations en aluminium chutent quant à elles en dessous de 200µg/L, et témoignent de la diminution des apports en provenance du bassin versant. Cette valeur est d'ailleurs généralement admise comme seuil de toxicité pour les organismes aquatiques et pourrait présager de l'installation de conditions plus favorables à une potentielle recolonisation biologique.

En revanche, concernant le ruisseau BE qui s'écoule sur substrat gréseux, aucune modification de pH ou d'ANC ne se dégage après chaulage. Les concentrations en aluminium augmentent même fortement durant l'AN2, en suivant la même évolution que le témoin acide GS. L'effet des apports en cations basiques apparaît beaucoup plus faible et surtout, ne semble pas contrôler les flux d'ions H^+ et d'aluminium en provenance du bassin versant. Ainsi, la restauration du bassin versant de BE ne semble pas pleinement effective à court terme. L'une des hypothèses pouvant expliquer ce phénomène serait que les produits déposés sur les sols par épandage aériens soient encore en transite dans le substrat. Les augmentations de concentration en cations basiques et de conductivité ne traduiraient ainsi que la seule dissolution des produits tombés directement dans l'eau, lors des opérations héliportées. Cette hypothèse est confirmée par l'étude à plus long terme d'Angeli (2006), qui met en évidence que seule une infime part des traceurs utilisés et donc des apports calco-magnésiens, a été retrouvée au niveau du ruisseau, et cela essentiellement durant les quelques mois qui ont suivi les épandages.

Ces résultats préliminaires laissent entrevoir un retard de réponse et/ou une dilution insidieuse des effets de l'amendement sur substrat gréseux, par transport du produit sur d'importantes surfaces d'aquifères, qui ont en outre accumulé de très fortes quantités de dépôts atmosphériques acidifiants depuis plusieurs décennies.

En revanche, et bien que la restauration physico-chimique du ruisseau Longfoigneux ne permette pas l'installation de conditions identiques à celle d'un cours d'eau neutre, elle apparaît beaucoup plus précoce, et permet à ce ruisseau de se dégager des conditions d'acidité extrêmes qui y étaient précédemment rencontrées.

IV. Conclusion

Les Vosges sont un massif montagneux dont la géologie contribue fortement à la genèse de sols pauvres en cations basiques, particulièrement sensibles aux processus d'acidification anthropique. L'ampleur des dépôts de polluants atmosphériques résultant des dernières révolutions industrielles européennes, semble y avoir fortement dégradé les écosystèmes terrestres et aquatiques. Parmi ceux-ci, les nombreux bassins versants forestiers qui caractérisent le massif, sont sévèrement altérés depuis plus de quatre décennies. En dépit des mesures internationales de réduction des émissions acidifiantes, aucune restauration physico-chimique ni biologique n'est apparue. Au contraire, une inquiétante déminéralisation des cours d'eau semble s'y poursuivre. Face à cette situation une action concertée de restauration par épandages aériens d'amendement calco-magnésien, a été effectuée sur deux bassins versants forestiers acidifiés. Les résultats préliminaires de cette étude indiquent que la géologie est déterminante quant à la réponse physico-chimique des écosystèmes aquatiques. En effet, les évolutions sur substrat granitique témoignent d'une restauration précoce d'ampleur modérée, alors que celles sur grès annoncent un temps de latence incertain avant une quelconque amélioration.

Nous étudierons ainsi dans la suite de ce document, six ruisseaux présentant des degrés d'acidification contrastés, durant deux périodes d'expérimentation, s'étalant chacune sur plus de 5 mois et espacées l'une de l'autre d'une année. Entre les deux périodes d'études, deux bassins versants acidifiés ont été chaulés. Cependant, seul le ruisseau acide Longfoigneux présente de consistantes améliorations physico-chimiques après restauration. Les effets drastiques de l'acidification sur la biodiversité et sur le fonctionnement des cours d'eau forestiers étant clairement établis (*cf* Introduction), ce cadre nous offrira l'opportunité d'en analyser les potentielles variations inter et intra ruisseaux. Nous nous attacherons plus particulièrement dans la suite de ce manuscrit, à évaluer l'intégrité fonctionnelle des différents ruisseaux et d'en déduire les hypothétiques relations biodiversité-fonctionnement qui la gouverne.

Partie III

Effet de l'acidification anthropique et d'une restauration des bassin-versants sur le fonctionnement des cours d'eau

Figure III.1 : Accumulation de litière dans le ruisseau de la Basse des Escaliers.

Avant-propos :

Le « fonctionnement des écosystèmes » est un concept qui englobe une grande variété de notions, incluant notamment les propriétés, les biens et les services écologiques (Hooper, Chapin et al. 2005). Par le terme « fonctionnement », nous entendrons plus particulièrement, les activités, les processus ou les propriétés des écosystèmes qui sont influencés par leurs biocénoses (Naeem, Loreau et al. 2002). Il s'agit fondamentalement, des flux de matières et d'énergie générés par les bio-transformations dans les écosystèmes. Ce sont ces processus biogéochimiques qui déterminent la fertilité des sols, la qualité de l'air et de l'eau, et finalement la viabilité des écosystèmes, des biomes et de la Terre elle-même (Lovelock 1979; Butcher, Charlson et al. 1992; Schlesinger 1997).

En outre, à cette assertion classique du terme « fonctionnement écologique », ma vision plus personnelle correspond à « ***l'ensemble des processus biogeochimiques qui interviennent dans les cycles de la matière et les flux d'énergie, et qui permettent "in fine" à chacune des espèces naturellement présentes dans un écosystème de s'y maintenir, ou offrent la potentialité au climax de s'établir***».

Notre étude vise plus particulièrement, à préciser les effets de l'acidification et à étudier l'impact d'une restauration des ruisseaux, sur l'un de ces processus fonctionnels fondamentaux : « la décomposition de la matière organique allochtone ». Volontairement, l'intégrité structurale des différents acteurs de la décomposition ne sera pas abordée dans cette partie, les données relatives aux hyphomycètes aquatiques et aux macro-invertébrés benthiques étant traitées séparément, dans les *Parties IV* et *V* respectivement.

I. Evaluation du fonctionnement des ruisseaux

I.1. Matériels et méthodes

I.1.1 Stratégie expérimentale

Dans la *Partie I*, nous avons précisé que la décomposition de la matière organique allochtone est un processus fondamental qui dirige le fonctionnement des cours d'eau forestiers de tête de bassin, et que l'intégrité fonctionnelle de ces écosystèmes peut être appréhendée de façon pertinente par une évaluation des taux de décomposition des litières.

L'étude de la décomposition de la matière organique allochtone a ainsi été réalisée en utilisant la technique des sachets de feuilles, déjà employée précédemment dans les rivières vosgiennes par Olivier Dangles (Dangles & Guérold 1998; 1999; Dangles 2000; Dangles & Guérold 2000; Dangles & Guerold 2001a; b; Dangles, Guerold et al. 2001; Dangles 2002; Dangles & Chauvet 2003; Dangles, Gessner et al. 2004; Dangles & Malmqvist 2004; Dangles, Malmqvist et al. 2004). Dans notre étude, cette méthode a toutefois été harmonisée avec le protocole préconisé par le projet européen RIVFUNCTION (http://www.ladybio.ups.tlse.fr/rivfunction/), dont l'objectif principal est de développer un outil de diagnostique performant, permettant d'appréhender la qualité écologique des cours d'eau en termes fonctionnels.

En outre, l'évaluation d'un effet potentiel du « chaulage » des bassin-versants de BE et LG, a plus particulièrement été réalisée en adoptant le « design » de la méthode BACI (*cf Partie II*). La décomposition des litières au sein de ces deux ruisseaux traités a donc été appréhendée à la fois de façon dynamique (avant et après amendement) et par comparaison à leurs témoins acides et neutres respectifs.

I.1.2. Sites d'étude

L'expérience a été effectuée sur les six ruisseaux (LM, BE, GS, TH, LG et WA) présentés dans la *Partie II*. Une description détaillée de chaque station ainsi que des principales évolutions des caractéristiques physico-chimiques observées après amendement des bassin-versants de BE et LG, y sont également données. Rappelons toutefois que les témoins de BE sont les ruisseaux LM et GS et que ceux de LG sont les cours d'eau TH et WA (voir **Tableau II.1**).

I.1.3. Dégradation des litières de feuilles

I.1.3.a Choix des essences

Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et l'aulne (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) sont les deux essences végétales qui ont été sélectionnées pour réaliser cette étude. Ce choix résulte notamment de certaines caractéristiques propres au secteur d'étude. En effet, le hêtre domine la strate arborescente caducifoliée du massif vosgien et les apports de feuilles mortes au niveau des cours d'eau (**Figure III.1**). En outre, bien que moins abondant au niveau des sites d'étude, l'aulne est une espèce caractéristique de la ripisylve européenne et est commun le long des ruisseaux vosgiens. Ces deux essences présentent d'autre part, la particularité de posséder des vitesses de décomposition naturellement différentes, à tendance lente pour le hêtre et relativement rapide pour l'aulne (Petersen & Cummins 1974). Cette spécificité résulte essentiellement de la structure et de la composition chimique des feuilles, notamment en lignine et en azote. L'emploi de ces deux essences contrastées permet donc d'appréhender le processus de dégradation des litières de façon plus générale quant à la nature des feuilles.

I.1.3.b Conception des dispositifs expérimentaux, installation *in situ*, et traitement des échantillons en laboratoire

Au moment de l'abscission en automne, des feuilles sénescentes de hêtre et d'aulne ont été récoltées sur les arbres situés à proximité des sites d'études. Une attention particulière a été portée sur la qualité de ce matériel biologique, afin d'éviter les feuilles parasitées ou partiellement dégradées par des organismes non aquatiques (*e.g.* bactéries, champignons, invertébrés). De retour au laboratoire les litières ont été étalées sur des bâches plastifiées pendant 24 heures afin de prévenir la formation de moisissures, puis placées dans des caisses ajourées pour un séchage à l'air ambiant jusqu'à masse constante. Une telle étude de décomposition des litières menée sur 6 cours d'eau, requiert la récolte d'une importante quantité de feuilles. Près de 2 kilogrammes en masse sèche de chacune des essences ont été nécessaires pour chaque période d'étude, ce qui représente plus de 35 000 feuilles de hêtre !

Des paquets de litières ont ensuite été confectionnés pour chacune des essences, en plaçant 5g (± 0.05) de feuilles séchées à l'air libre, dans deux types différents de filets rectangulaires (15 x 20 cm). Chaque masse de feuilles pesée a été précisément répertoriée et chaque sac a été identifié à l'aide d'un label plastifié. Précisons qu'après chaque pesée, les feuilles sèches ont été légèrement humidifiées par vaporisation d'eau distillée, afin de faciliter leur introduction dans les sacs et d'éviter toute fragmentation de ce fragile matériel. Les deux

modèles de dispositifs sont constitués d'une part de filets « **grosses mailles** » (abrégés **GM** dans la suite de ce document) construits à l'aide de grillage plastique souple d'un vide de maille de 10 mm, et d'autre part de filets « **fines mailles** » (abrégés **FM** dans la suite de ce document) formés d'une toile de nylon de 0.5 mm de vide de maille. L'objectif expérimental sous-jacent est de permettre l'accès des invertébrés aquatiques et notamment des gros déchiqueteurs aux sacs de feuilles GM et d'exclure leur présence au sein des sacs FM. Les deux types de filet furent fermés par une couture de fil de nylon, de manière à obtenir des paquets d'aspect tétraédrique (**Figure III.2**). Cette conformation assure une bonne circulation de l'eau et un arrangement aléatoire plus naturel des feuilles.

Quelques heures avant leur installation sur le terrain, l'ensemble des sachets de feuille a été humidifié à l'aide d'eau distillée, afin d'éviter tout endommagement durant le transport. 28 sacs GM et 28 sacs FM de chacune des essences ont ensuite été insérés dans chaque cours d'eau (soit au total 672 sacs), au début de l'hiver. Ils furent solidement sécurisés par un fil de fer gainé de plastique, relié aux troncs ou aux racines des arbres riverains. Les liens ont été ancrés par de gros blocs de pierre, stabilisant ainsi les sacs de feuilles au fond des ruisseaux. Ces dispositifs expérimentaux ont été installés dans des zones d'accumulation potentielle de litière, à fort brassage d'eau, et garantissant une immersion constante à l'étiage (**Figure III.3**).

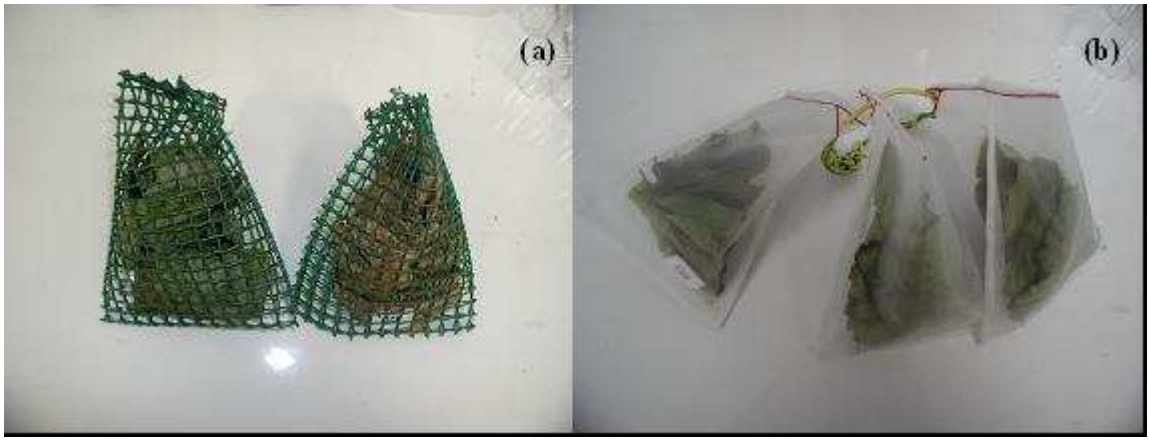


Figure III.2 : Différents types de sacs à litière. (a) sacs GM d'aulne et de hêtre. (b) sacs FM d'aulne.

A chaque campagne de prélèvement, quatre réplicats de chaque type de filet et de chaque espèce végétale ont été collectés dans chacun des cours d'eau étudiés. Ils ont été immédiatement et individuellement placés dans des sacs plastiques « zip » avec de l'eau du ruisseau correspondant, et conservés dans des glacières pendant le transport. Sept litres d'eau supplémentaires ont également été prélevés pour le traitement ultérieur des litières.

De retour au laboratoire, les feuilles de chaque filet ont été rincées une à une, avec de l'eau du cours d'eau d'origine, afin d'être débarrassées des invertébrés, des dépôts de matière organique et des particules minérales. Dans chaque sac GM, cinq feuilles furent alors sélectionnées aléatoirement et deux disques ont été découpés dans chacune d'elles, pour réaliser les analyses relatives aux hyphomycètes (voir *Partie IV*). Les feuilles découpées ont été replacées avec celles de leur paquet d'origine.

Figure III. 3 : Sacs de feuilles installés dans les ruisseaux (a) du Tihay, (b) de la Maix et (c) de Longfoigneux, durant la campagne 2002/2003.

Les litières de chaque sac (GM et FM), ont ensuite été séchées à 105 °C pendant 48 h et pesées précisément à 0,1 mg près (après utilisation les disques de feuille subirent le même traitement). Enfin, chaque lot de feuilles a été finement broyé et un aliquot de 500 mg fut

prélevé, puis minéralisé au four à moufle durant 4 heures à 550°C, afin de déterminer la masse sèche sans cendre (MSSC).

Par ailleurs, dix sacs FM additionnels de chaque essence ont été conservés au laboratoire avant l'installation sur le terrain. Quatre d'entre eux ont été utilisés pour déterminer la perte de masse attribuable au « lessivage » (*leaching*), en les immergeant dans un bac de 20 L soumis à un flux continu d'eau déchlorée durant 24 heures. Les six autres ont permis d'estimer les masses sèches (48 heures à 105°C) et MSSC (4 heures à 550°C) initiales de tous les sacs de feuilles.

I.1.3.c Chronologie de l'étude

Comme présentée dans la *Partie II*, notre étude se scinde en deux grands ensembles temporels. Une première période d'expérimentation a été mise en place avant chaulage des bassin-versants, les sachets de feuilles ayant été implantés dans les 6 stations le 08 janvier 2003. Une seconde phase de suivi de la décomposition des litières s'est déroulée à partir du 30 décembre 2003, afin d'appréhender les évolutions post-amendement. A l'aide des connaissances acquises lors des précédentes expériences de décompositions de litière réalisées sur le secteur d'étude (Dangles 2000) et d'un modèle prédictif de dégradation de feuilles de type exponentiel, plusieurs dates de prélèvement (jusqu'à 7 pour les sacs GM) ont été définies (chacune d'elles étant affinée et réajustée constamment, en fonction des résultats acquis au cours de l'expérience) afin de disposer idéalement des échantillons correspondant à 20 %, 35 %, 50 % et 70 % de perte de masse (en MSSC) dans les sacs GM des ruisseaux témoins neutres.

I.1.4. Analyse des données

L'acquisition des données de perte de masse exprimées en MSSC, a permis d'établir les cinétiques de décomposition de chacune des essences, pour chaque type de mailles et pour chacun des six ruisseaux. Trois modèles de régression classiquement utilisés, ont été ajustés aux données de perte de masse, afin d'appréhender au mieux les cinétiques de chaque essence et de calculer leurs taux de décomposition ($\boldsymbol{k}$), en présence ($\boldsymbol{k_{GM}}$) ou non ($\boldsymbol{k_{FM}}$) de macro-invertébrés benthiques :

- Un **modèle linéaire** de forme $\boldsymbol{m_t = m_0 - k.t}$, où $\boldsymbol{m_t}$ est la MSSC restante de feuilles, au temps $\boldsymbol{t}$ exprimé en jours, et $\boldsymbol{m_0}$ est la MSSC initiale de litière avant immersion.

- Un **modèle exponentiel** de la forme $\boldsymbol{m_t = m_o.e^{-k.t}}$ (Petersen & Cummins 1974). Ce modèle est le plus couramment utilisé dans la littérature.
- Un autre modèle linéaire de la forme $\boldsymbol{m_t = m_0 - k.d}$, où $\boldsymbol{d}$ est le nombre de degrés-jours cumulés au temps $\boldsymbol{t}$ et que nous nommerons par la suite « **modèle degrés-jours** ». Il permet de vérifier et d'éliminer tout effet éventuel de la température.

Pour chaque période d'étude (AN1 et AN2), les taux de décomposition **k** des 6 ruisseaux ont été comparés. Cette procédure a été répétée afin de confronter les six cinétiques obtenues pour chaque modèle, chaque essence et chaque type de mailles, en réalisant une analyse de covariance (ANCOVA) suivie d'un test posthoc de Tukey (Zar 1996). Une transformation logarithmique préalable des données a permis de comparer les « k » calculés à l'aide du modèle exponentiel. Les différences sont considérées comme significatives, lorsque $P < 0{,}05$. Enfin, au sein de chaque ruisseau, différentes cinétiques de décomposition ont été confrontées deux à deux pour chacun des modèles, en utilisant une ANCOVA. Cette procédure a été appliquée lors de la comparaison des taux de décomposition des deux types de sacs (GM et FM), de chacune des essences (hêtre et aulne) ainsi que des deux périodes d'étude (AN1 et AN2). Cette dernière analyse permet d'appréhender les évolutions intra-ruisseau, pouvant potentiellement survenir après amendement des bassin-versants. Toutes les différences ont été considérées comme significatives, lorsque $P < 0{,}05$.

I.2. Résultats

Les cinétiques de décomposition du hêtre dans les six cours d'eau et pour les deux types de filet, sont présentées sur la **Figure III.4** pour l'AN1 et la **Figure III.6** pour l'AN2. Les coefficients de dégradations calculés à l'aide des différents modèles et les résultats des comparaisons statistiques sont donnés pour le hêtre dans le **Tableau III.1** et **III.3,** respectivement pour l'AN1 et l'AN2. Les courbes de dégradation de l'aulne sont présentées pour les six ruisseaux, sur la **Figure III.5** pour l'AN1 et la **Figure III.9** pour l'AN2. Les taux de décomposition calculés pour cette essence, ainsi que les résultats des tests statistiques sont donnés dans le **Tableau III.2** pour la période pré-chaulage et le **Tableau III.4** pour la période post-chaulage. Enfin, les résultats relatifs aux comparaisons des cinétiques de l'AN1 et de l'AN2 sont présentés pour chaque ruisseau par la **Figure III.7** pour le hêtre des sacs GM, la **Figure III.8** pour le hêtre des sacs FM, la **Figure III.10** pour l'aulne des sacs GM et la **Figure III.11** pour l'aulne des sacs FM.

I.2.1. Décomposition des litières dans les six ruisseaux avant amendement

I.2.1.a. Litières de hêtre

Les cinétiques de décomposition des feuilles de hêtre dans les sacs GM font apparaître d'importantes différences entre les ruisseaux témoins neutres et l'ensemble des ruisseaux acides (**Figure III.4**). La perte de masse (MSSC) n'excède pas 16 % dans les cours d'eau acides, alors qu'elle dépasse 40 % dans LM et 90 % dans TH après 123 jours d'immersion. Le modèle qui s'ajuste le mieux aux données de perte de masse est globalement le modèle linéaire, pour lequel les taux de décomposition varient de -0,0045 g.jours^{-1} dans LG à -0,0285 g.jours^{-1} dans TH. Le modèle exponentiel révèle des coefficients de détermination sensiblement identiques au modèle linéaire pour cinq des six ruisseaux, mais semble relativement moins bien adapté à la description de la cinétique de décomposition des feuilles dans TH. Le modèle « degrés-jours » exprime quant à lui des coefficients de détermination beaucoup plus faibles, notamment concernant les 6 cours d'eau acides.

Cependant, quel que soit le modèle utilisé, les analyses de covariance révèlent des différences significatives entre les six ruisseaux (**Tableau III.1**). Les vitesses de décomposition dans les cours d'eau témoins neutres sont toujours significativement supérieures à celles des quatre stations acides, avec des valeurs 2 à 16 fois plus fortes en fonction du modèle et des cours d'eau considérés (3,4 à 14,5 fois, pour le modèle exponentiel classiquement utilisé dans la littérature). Les ruisseaux acides BE, GS, LG et WA présentent quant à eux des cinétiques très proches et des taux de décomposition qui ne se distinguent pas significativement. D'autre part, si l'on compare les résultats obtenus dans les deux témoins neutres, la dégradation des feuilles de hêtre s'avère plus rapide dans TH que dans LM (2 à 4 fois plus rapide suivant le modèle considéré). Toutefois, cette différence est essentiellement attribuable à la perte de masse considérable (60 %) observée dans TH, entre 83 et 124 jours d'immersion. La décomposition des litières de hêtre semble donc s'accélérer après environ trois mois d'exposition dans ce ruisseau.

Concernant les sacs de litière FM, les cinétiques de décomposition sont particulièrement bien décrites par les modèles exponentiels et linéaires (r^2>0,92) qui s'ajustent nettement mieux aux données de pertes de masse que le modèle « degrés-jours » et pour lesquels seul le ruisseau LM se distingue significativement des quatre cours d'eau acides, par des vitesses de décomposition de 1,6 à 2 fois plus rapides.

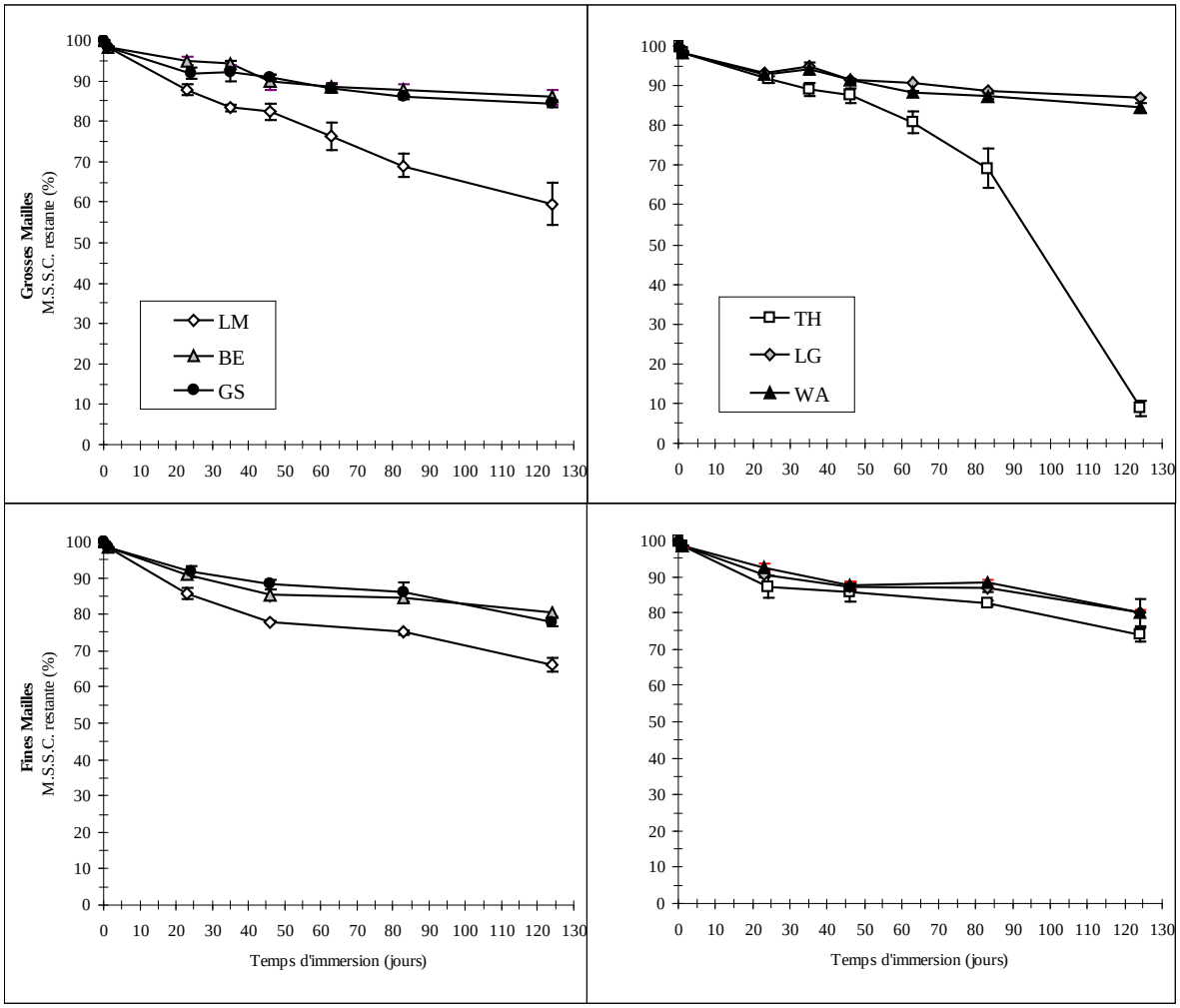


Figure III.4: Evolution temporelle de la perte de masse (en % de MSSC restante) des feuilles de hêtre, placées dans les deux types de sacs (en haut : GM et en bas : FM) et exposées dans les 6 ruisseaux d'étude (à gauche : substratum gréseux et à droite : substratum granitique) durant 124 jours au cours de l'AN1. Les différents figurés représentent la moyenne ± écart-type, des quatre réplicats prélevés à chaque date d'échantillonnage, avec en blanc les témoins neutres, en noir les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant sera chaulé en octobre 2003.

Tableau III.1 : Taux de décomposition des feuilles de hêtre durant l'AN1, calculés à l'aide des modèles linéaires, exponentiels et degrés-jours. k = taux de décomposition ; r^2 = coefficient de détermination. Toutes les régressions sont significatives. Pour chaque modèle et chaque type de sac, des lettrines différentes en exposant indiquent des différences significatives (P<0.05).

	Hêtre-AN1											
	Modèle exponentiel				Modèle linéaire				Modèle degrés-jours			
Ruisseaux	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2
LM	0.0041^{a}	0.993	0.0024^{a}	0.947	0.0143^{a}	0.979	0.0085^{a}	0.927	0.0022^{a}	0.946	0.0012^{b}	0.8643
BE	0.0012^{b}	0.878	0.0012^{b}	0.953	0.0051^{b}	0.870	0.0048^{b}	0.944	0.0011^{b}	0.693	0.0009^{b}	0.8288
GS	0.0013^{b}	0.898	0.0012^{b}	0.929	0.0054^{b}	0.884	0.0050^{b}	0.933	0.0011^{b}	0.704	0.0008^{b}	0.8140
TH	0.0160^{c}	0.677	$0.0020^{a,b}$	0.963	0.0285^{c}	0.837	$0.0075^{a,b}$	0.967	0.0067^{c}	0.991	0.0012^{b}	0.9301
LG	0.0011^{b}	0.884	0.0012^{b}	0.959	0.0045^{b}	0.873	0.0048^{b}	0.958	0.0011^{b}	0.639	0.0009^{b}	0.8565
WA	0.0013^{b}	0.926	0.0013^{b}	0.943	0.0054^{b}	0.914	0.0053^{b}	0.945	0.0014^{b}	0.614	0.0011^{b}	0.8658

Cette différence s'efface lorsque l'on considère la température (modèle degrés-jours), et aucune différence significative n'est alors observable entre les six cours d'eau. La dégradation des feuilles de hêtre dans les filets FM ne permet donc pas de distinguer clairement les ruisseaux neutres, des ruisseaux acides. Après 124 jours d'immersion, la masse de feuilles restante est toujours de près de 66 % dans LM, de 74% dans TH et dépasse 78 % dans l'ensemble des ruisseaux acides.

Par ailleurs, au sein des cours d'eau neutres LM et TH, les taux de décomposition des feuilles de hêtre mesurés dans les sacs GM sont toujours significativement différents de ceux mesurés dans les sacs FM, et ce, quel que soit le modèle considéré (ANCOVA, $P<0.05$). Les résultats apparaissent donc très contrastés en fonction du type de mailles utilisé dans les stations témoins neutres. Ils se caractérisent par des vitesses de dégradation beaucoup plus rapides dans les sacs GM (k_{FM}/k_{GM}= 1,7-8). En revanche, de telles différences n'ont jamais été observées dans les quatre ruisseaux acides (ANCOVA, $P>0.05$). La vitesse de décomposition des litières y est équivalente dans les deux types de filets, celle-ci restant très faible et n'excédant pas - 0.0054 g.jours^{-1} (calculé à l'aide du modèle linéaire).

I.2.1.b. Litières d'aulne

Comme présupposé, l'aulne est une essence bien moins réfractaire que le hêtre et se décompose beaucoup plus rapidement. Quel que soit le modèle, le type de mailles et le ruisseau considéré, les taux de dégradation sont fortement supérieurs à ceux des feuilles de hêtre (de 1,7 à 14 fois) (**Tableau III.1** *vs* **Tableau III.2**). Les différences entre les cinétiques des deux essences sont significatives pour chaque ruisseau et chaque type de mailles (ANCOVA, $P<0.05$). Après environ 60 jours d'immersion seulement, la masse de feuilles d'aulne restant au sein des sacs GM est inférieure à 8 % de la masse initiale dans les ruisseaux témoins neutres, alors que celle des feuilles de hêtre représente encore plus de 70 %. Au terme de l'expérience, les 5 grammes d'aulne sont entièrement dégradés dans les sacs GM de ces deux cours d'eau et la perte de masse dépasse 50 % dans l'ensemble des ruisseaux acides et même 75 % au niveau des deux sites sur granite (LG et WA). Concernant les sacs FM, près de 50 % de la masse initiale des litières disparaît après 124 jours d'immersion, dans les cours d'eau acides. Cette perte de masse dépasse 80 % dans LM et 75 % dans TH.

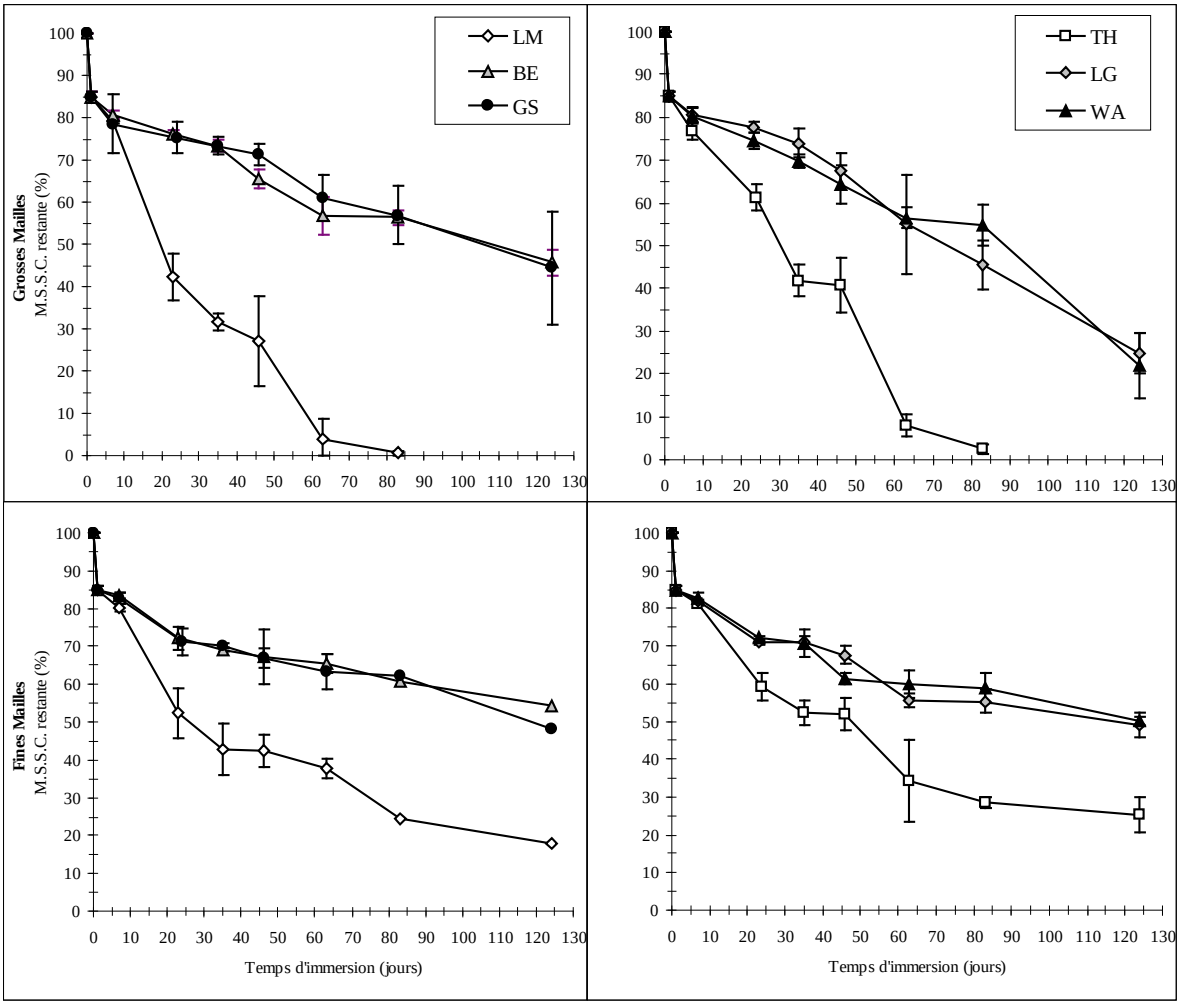


Figure III.5 : Evolution temporelle de la perte de masse (en % de MSSC restante) des feuilles d'aulne, placées dans les deux types de sacs (en haut : GM et en bas : FM) et exposées dans les 6 ruisseaux d'étude (à gauche : substratum gréseux et à droite : substratum granitique) durant 124 jours au cours de l'AN1. Les différents figurés représentent la moyenne ± écart-type, des quatre réplicats prélevés à chaque date d'échantillonnage, avec en blanc les témoins neutres, en noir les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant sera chaulé en octobre 2003.

Tableau III.2 : Taux de décomposition des feuilles d'aulne durant l'AN1, calculés à l'aide des modèles linéaires, exponentiels et degrés-jours. k = taux de décomposition ; r^2 = coefficient de détermination. Toutes les régressions sont significatives. Pour chaque modèle et chaque type de sac, des lettrines différentes en exposant indiquent des différences significatives (P<0.05).

	Aulne-AN1											
	Modèle exponentiel				Modèle linéaire				Modèle degrés-jours			
Ruisseaux	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2
LM	0.0571^a	0.901	0.0129^a	0.949	0.0497^a	0.914	0.0253^a	0.812	0.0089^a	0.899	0.0038^a	0.744
BE	0.0046^b	0.839	0.0039^b	0.888	0.0136^b	0.787	0.0122^b	0.830	0.0030^b	0.619	0.0027^a	0.695
GS	0.0055^b	0.941	0.0046^b	0.929	0.0153^b	0.887	0.0138^b	0.883	0.0032^b	0.786	0.0028^a	0.766
TH	0.0409^a	0.894	0.0110^a	0.924	0.0476^a	0.958	0.0242^a	0.837	0.0162^c	0.857	0.0042^a	0.556
LG	0.0099^b	0.951	0.0049^b	0.905	0.0223^c	0.960	0.0147^b	0.858	0.0064^d	0.844	0.0037^a	0.609
WA	0.0099^b	0.890	0.0046^b	0.895	0.0215^c	0.936	0.0140^b	0.841	0.0068^d	0.822	0.0035^a	0.520

Bien que ces résultats résultent d'un processus plus rapide, les cinétiques de décomposition des feuilles d'aulne témoignent, comme celles du hêtre, de disparités importantes entre ruisseaux (**Figure III.5**). En effet, la dégradation des litières est significativement ralentie dans les sacs GM placés dans les ruisseaux acides, quel que soit le modèle utilisé (**Tableau III.2**) (ralentie de 4,1 à 12,4 fois pour le modèle exponentiel). Les régressions linéaires et exponentielles procurent les meilleurs ajustements, avec globalement un léger avantage au modèle linéaire. LM et TH expriment des taux de décomposition voisins, toujours plus de deux fois supérieurs à ceux des quatre ruisseaux acides. Au sein de ces derniers, le modèle linéaire permet de différencier deux groupes de cours d'eau, les sites gréseux (BE et GS) se distinguant significativement des sites granitiques (LG et WA) par des vitesses de dégradation plus faibles. Concernant le modèle degrés-jours, les résultats sont équivalents à ceux du modèle linéaire, mais ils permettent en outre, de séparer les deux témoins neutres. En effet, à l'instar des feuilles de hêtre, le taux de décomposition des litières d'aulne dans TH apparaît significativement supérieur à celui de LM.

Concernant les cinétiques de décomposition des feuilles d'aulne placées dans les sacs FM, les résultats sont très proches de ceux des sacs GM (**Figure III.5**). L'évolution temporelle de la perte de masse apparaît nettement plus rapide, au sein des ruisseaux LM et TH. Les modèles exponentiels et linéaires présentent les meilleurs ajustements et révèlent des différences significatives entre ruisseaux acides et ruisseaux neutres. Bien que bénéficiant de coefficients de détermination beaucoup plus faibles, les régressions obtenues à l'aide du modèle degrés-jours sont significatives. Les taux de décomposition ainsi calculés restent plus forts au sein des deux ruisseaux neutres, mais les différences statistiques s'effacent entre les six cours d'eau. Semblablement aux feuilles de hêtre, la décomposition des litières d'aulne dans les filets FM ne permet donc pas de discriminer clairement les ruisseaux acides des ruisseaux neutres, lorsque les résultats sont exprimés en degrés-jours.

Enfin, dans chacun des deux cours d'eau neutres, les taux de décomposition mesurés dans les sacs GM sont significativement différents de ceux mesurés dans les sacs FM (ANCOVA, $P<0.05$), quel que soit le modèle utilisé. Des différences significatives ont également été obtenues pour les deux ruisseaux acides LG et WA, à l'aide des modèles exponentiels et linéaires (ANCOVA, $P<0.05$). En revanche, aucune différence n'est observable entre les deux types de mailles, concernant les cours d'eau BE et GS.

I.2.1.c. Synthèse

Pour les six ruisseaux étudiés, l'ensemble des modèles ajustés et les deux types de sacs utilisés, la décomposition des feuilles de hêtre est toujours significativement plus lente que celle des feuilles d'aulne.

Pour ces deux essences, le modèle linéaire est globalement le plus performant pour appréhender la décomposition dans les sacs GM, et est équivalent au modèle exponentiel en ce qui concerne les sacs FM.

Quelle que soit la nature des feuilles, la dégradation dans les filets GM des cours d'eau acides est significativement plus lente que celle des cours d'eau neutres. Ce résultat est tout aussi marqué sur grès que sur granite, et témoigne au sein de chaque triplet de cours d'eau (témoin acide, témoin neutre, ruisseau ultérieurement amendé), d'importantes différences entre ruisseaux acides et ruisseaux neutres, ainsi qu'une forte homogénéité entre chaque cours d'eau acide ultérieurement amendé (BE et LG) et son cours d'eau acide témoin (GS et WA).

Par ailleurs, pour les deux essences étudiées, le contraste est moins marqué entre les taux de décomposition mesurés dans les sacs FM. Même si la vitesse de dégradation des litières reste supérieure dans LM et TH, les différences entre ruisseaux acides et ruisseaux neutres ne sont pas toujours significatives et ce, particulièrement lorsque le « modèle degrés-jours » est utilisé.

Enfin, indépendamment de l'essence considérée, la dégradation des feuilles immergées dans les deux ruisseaux neutres est toujours significativement plus rapide dans les sacs GM que dans les sacs FM. De telles tendances semblent nettement moins marquées au sein des quatre cours d'eau acides. En effet, la vitesse de décomposition des feuilles de hêtre y est équivalente dans les deux types de sacs, et concernant les litières d'aulne, seuls les ruisseaux acides LG et WA présentent des différences substantielles.

I.2.2. Décomposition des litières dans les six ruisseaux après amendement des bassin-versants de LG et BE

I.2.2.a. Litières de hêtre

D'une manière relativement similaire à l'étude réalisée au cours de l'AN1, les cinétiques de décomposition des feuilles de hêtre placées dans les sacs GM font apparaître d'importantes différences entre les six ruisseaux étudiés (**Figure III.6**). Le modèle qui

s'ajuste le mieux aux données de perte de masse est également le modèle linéaire, pour lequel les taux de décomposition varient de -0,0052 g.jours^{-1} dans WA à -0,0231 g.jours^{-1} dans TH (**Tableau III.3**).

Cependant, une évolution importante est observable au niveau du ruisseau LG, dont le bassin versant a été amendé en octobre 2003, soit trois mois avant le début de cette nouvelle expérience de décomposition. En effet, contrairement à ce qui avait été observé durant l'AN1, la cinétique de décomposition des feuilles de hêtre immergées dans LG, se positionne désormais entre celle de son témoin neutre TH et celle de son témoin acide WA (**Figure III.6**). De plus, les taux de décomposition k_{GM} mesurés dans LG sont significativement différents de ceux de l'ensemble des ruisseaux acides, quel que soit le modèle considéré (**Tableau III.3**). La dégradation des litières de hêtre apparaît sensiblement plus rapide dans ce cours d'eau amendé, puisque la perte de masse dépasse 32 % après 108 jours d'immersion, alors qu'elle n'excède pas 18 % dans les autres ruisseaux acides. La vitesse de décomposition des litières de hêtre placées dans LG reste toutefois inférieure et significativement différente de celles des deux ruisseaux neutres (modèle linéaire et exponentiel). Cette tendance s'estompe lorsque les résultats sont exprimés en degrés-jours, les taux de décomposition apparaissant identiques dans LG et dans son témoin neutre TH. D'autre part, comme au cours de l'AN1, le modèle degrés-jours donne des vitesses de dégradation plus rapide dans le témoin TH que dans le témoin LM.

Concernant le ruisseau BE qui draine le bassin-versant gréseux chaulé, l'évolution de la perte de masse des feuilles de hêtre placées dans les sacs GM reste très proche et se superpose presque parfaitement à celle de son témoin acide GS. Quel que soit le modèle utilisé, les taux de décomposition mesurés dans BE sont identiques à ceux de son témoin acide GS et sont significativement différents de ceux de son témoin neutre LM. La vitesse de décomposition des feuilles immergées dans BE est également semblable à celle mesurée dans le ruisseau acide WA, mais elle se distingue de celle observée dans l'autre ruisseau amendé LG (P<0,05), tout comme elle demeure significativement inférieure à celles mesurées dans les deux ruisseaux neutres LM et TH. Ainsi, les différences observées entre les cinétiques des six ruisseaux sont semblables durant les deux périodes d'étude, exceptés pour LG qui présente alors un taux de décomposition dans les sacs GM, intermédiaire entre ceux des trois autres ruisseaux acides (BE, GS et WA) et ceux des deux cours d'eau neutres (LM et TH).

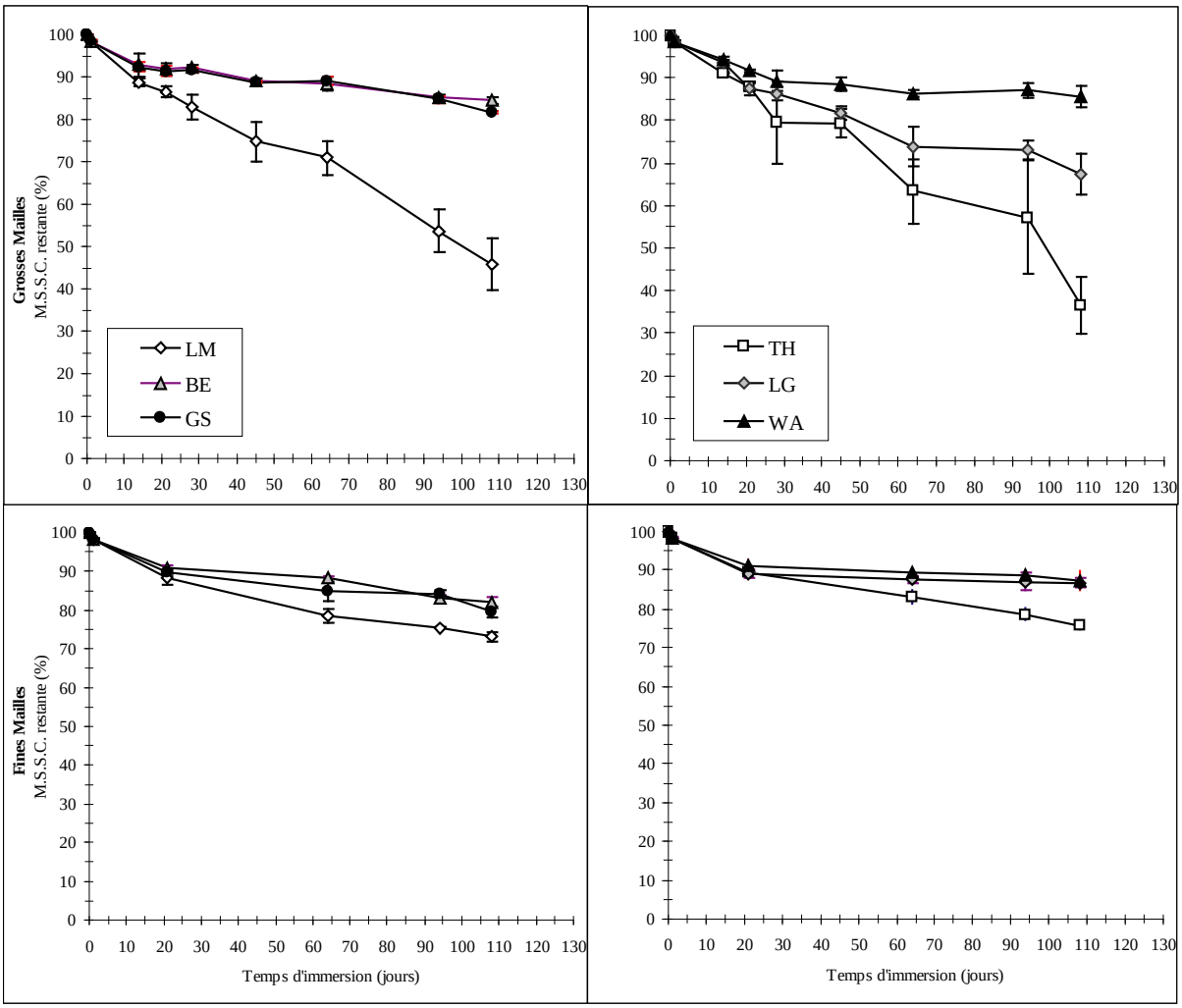


Figure III.6 : Evolution temporelle de la perte de masse (en % de MSSC restante) des feuilles de hêtre, placées dans les deux types de sacs (en haut : GM et en bas : FM) et exposées dans les 6 ruisseaux d'étude (à gauche : substratum gréseux et à droite : substratum granitique) au cours de l'AN2 et durant 108 jours. Les différents figurés représentent la moyenne ± écart-type, des quatre réplicats prélevés à chaque date d'échantillonnage, avec en blanc les témoins neutres, en noir les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé.

Tableau III.3 : Taux de décomposition des feuilles de hêtre durant l'AN2, calculés à l'aide des modèles linéaires, exponentiels et degrés-jours. k = taux de décomposition ; r^2 = coefficient de détermination. Toutes les régressions sont significatives. Pour chaque modèle et chaque type de sac, des lettrines différentes en exposant indiquent des différences significatives (P<0.05).

	Hêtre-AN2											
	Modèle exponentiel				Modèle linéaire				Modèle degrés-jours			
Ruisseaux	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2
LM	0.0067^{a}	0.981	0.0023^{a}	0.870	0.0209^{a}	0.989	0.0091^{a}	0.946	0.0034^{a}	0.990	$0.0015^{a,b}$	0.9742
BE	0.0014^{b}	0.888	0.0012^{b}	0.864	0.0057^{b}	0.870	0.0050^{b}	0.864	0.0016^{b}	0.869	$0.0014^{a,b}$	0.9567
GS	0.0016^{b}	0.904	0.0014^{b}	0.927	0.0065^{b}	0.887	0.0055^{b}	0.715	0.0012^{b}	0.817	0.0009^{b}	0.8713
TH	0.0079^{a}	0.916	0.0018^{a}	0.834	0.0231^{a}	0.961	0.0077^{a}	0.991	0.0067^{c}	0.974	0.0022^{a}	0.9916
LG	0.0035^{c}	0.953	0.0007^{b}	0.962	0.0127^{c}	0.963	0.0031^{b}	0.922	0.0051^{c}	0.939	$0.0013^{a,b}$	0.8517
WA	0.0013^{b}	0.749	0.0005^{b}	0.907	0.0052^{b}	0.737	0.0022^{b}	0.888	0.0025^{b}	0.728	$0.0013^{a,b}$	0.9258

Cette réactivation du processus de décomposition dans LG est confirmée par les comparaisons entre les deux périodes d'étude (**Figure III.7**). Elles mettent en évidence des différences significatives entre les cinétiques de décomposition observées dans LG durant l'AN1 et durant de l'AN2. Que les résultats soient exprimés en jours ou en degrés-jours, la dégradation des feuilles de hêtre dans les sacs GM apparaît plus rapide dans ce ruisseau au cours de la période post-amendement. Entre l'AN1 et l'AN2, le taux de décomposition y est multiplié par 2,8 si l'on considère le modèle linéaire et par 4,6 pour le modèle degrés-jours. Comparativement, aucune variation significative n'intervient entre les deux périodes d'étude au sein de ses deux témoins TH et WA qui présentent des cinétiques identiques d'une année sur l'autre.

Concernant le second bassin-versant amendé, aucune différence n'est observable dans BE entre l'AN1 et l'AN2. La décomposition des feuilles de hêtre reste également stable dans son témoin acide GS. En revanche, une légère mais significative augmentation de la vitesse de dégradation des feuilles intervient dans LM au cours de la seconde période d'étude.

Si l'on considère les litières placées dans les paquets FM, les cinétiques de décomposition demeurent remarquablement identiques d'une année sur l'autre (**Figure III.8**).

Enfin, si les taux de décomposition mesurés dans les sacs GM sont comparés à ceux des sacs FM, seuls les cours d'eau LM, TH et LG présentent des différences significatives (ANCOVA, $P < 0.05$). LG est donc le seul ruisseau acide montrant une vitesse de décomposition des feuilles de hêtre plus rapide dans les sacs GM que dans les sacs FM

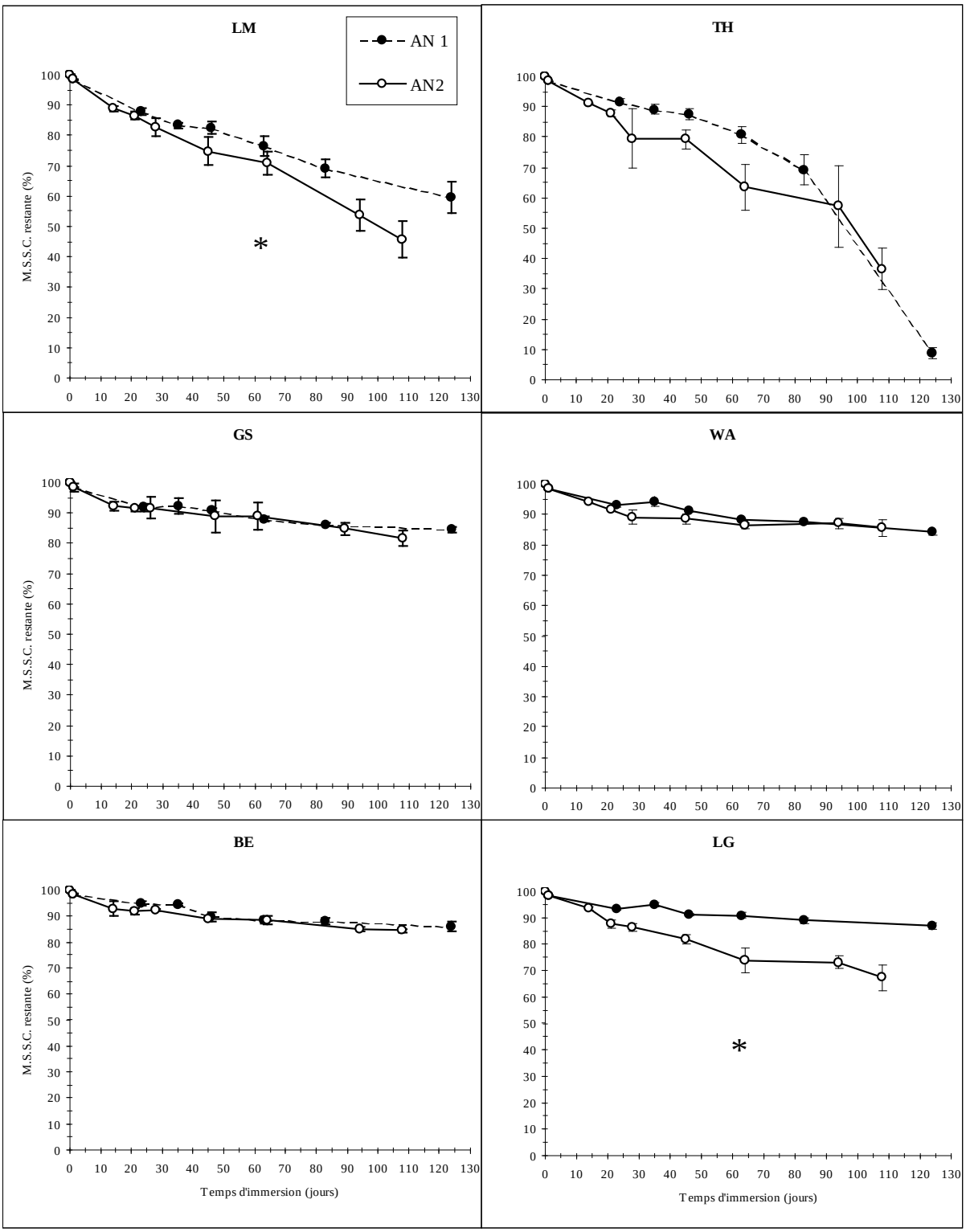


Figure III.7 : Cinétiques de décomposition des feuilles de hêtre placées dans les sacs GM, obtenues au cours des deux périodes d'étude dans chacun des six ruisseaux. Figurés noirs et lignes pointillées : AN1, figurés blancs et lignes continues : AN2. Un astérisque indique une différence significative entre les cinétiques des deux périodes d'étude, à la fois pour les modèles exprimés en jours et en degrés-jours (ANCOVA, $P < 0.05$).

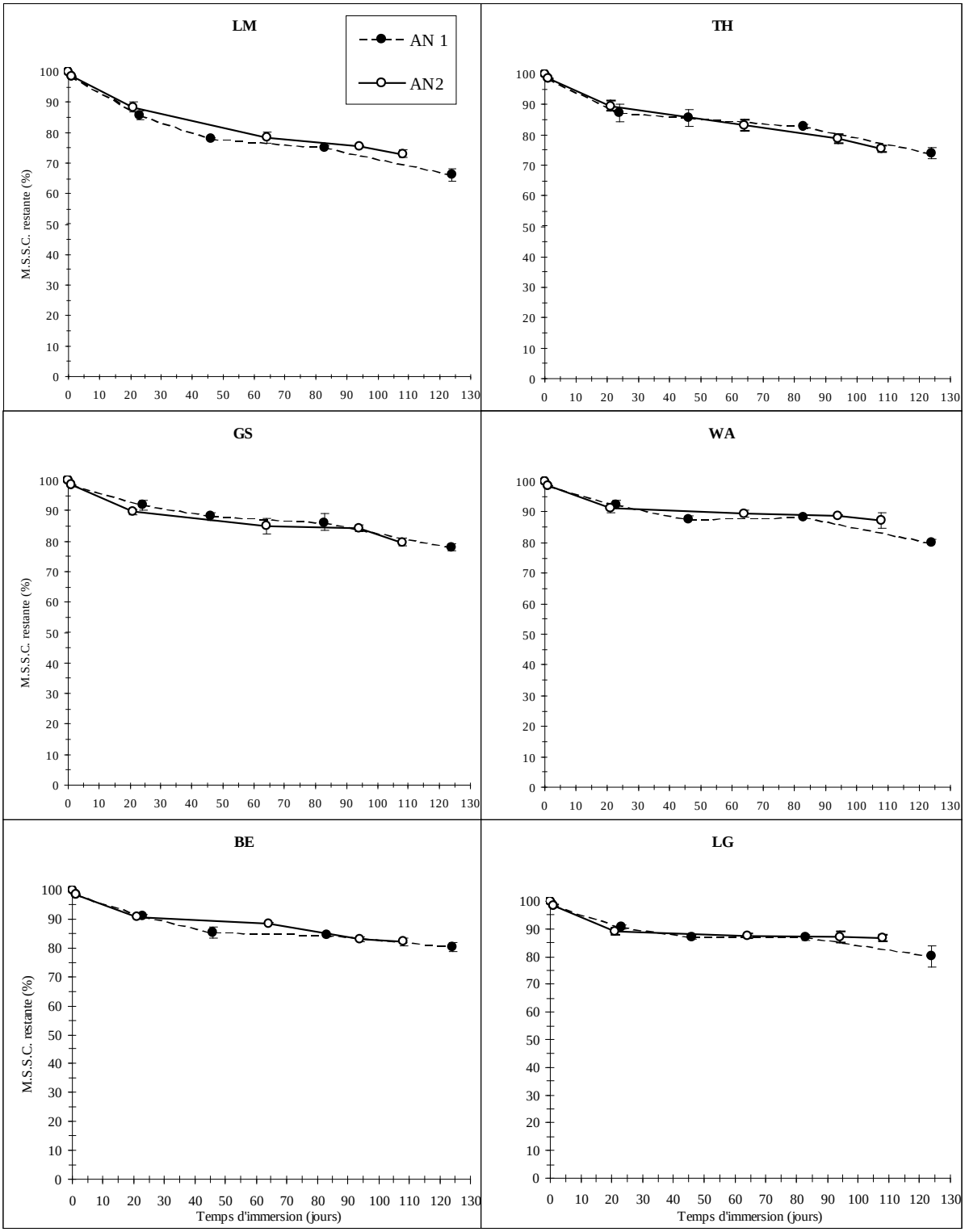


Figure III.8 : Cinétiques de décomposition des feuilles de hêtre placées dans les sacs FM, obtenues au cours des deux périodes d'étude dans chacun des six ruisseaux. Figurés noirs et lignes pointillées : AN1, figurés blancs et lignes continues : AN2. Un astérisque indique une différence significative entre les cinétiques des deux périodes d'étude, à la fois pour les modèles exprimés en jours et en degrés-jours (ANCOVA, $P < 0.05$).

I.2.2.b. Litières d'aulne

Les résultats obtenus au cours de l'AN1 ayant montrés des vitesses de décomposition plus rapides que celles qui avaient été estimées à l'aide du modèle prédictif, la dégradation des feuilles d'aulne a été suivie sur une période plus courte au cours de l'AN2, soit 64 jours

Comme nous l'avions déjà observé durant la période pré-chaulage, les taux de décomposition des litières d'aulne restent fortement supérieurs à ceux des feuilles de hêtre, quel que soit le modèle, le type de mailles et le ruisseau considéré ($k_{aulne/}k_{hêtre}$ = 2,1-16).

Les cinétiques de dégradation des feuilles d'aulne placées dans les sacs GM, montrent toujours d'importants contrastes entre les ruisseaux acides et les ruisseaux neutres (**Figure III.9**). Les taux de décomposition varient de -0,0221 g.jours^{-1} dans BE à -0,0855 g.jours^{-1} dans TH (**Tableau III.4**) si l'on considère le modèle linéaire, qui avec le modèle exponentiel (de -0.0072 g.jours^{-1} dans BE à -0.0656 g.jours^{-1} dans TH) fournit les meilleurs ajustements. Cependant les différences entre les cinétiques des six ruisseaux ne sont pas strictement identiques à celles de l'AN1. En effet, dans le ruisseau LG, l'évolution temporelle de la perte de masse des feuilles placées dans les sacs GM est intermédiaire entre celle de son témoin neutre (TH) et celle de son témoin acide (GS). Toutefois, bien que la vitesse de décomposition calculée pour ce ruisseau amendé (pour chaque modèle) soit supérieure à celles des trois autres ruisseaux acides, elle ne se distingue pas significativement de celle de son témoin WA.

Concernant le cours d'eau BE dont le bassin-versant a également été amendé, la cinétique de dégradation des feuilles placées dans les paquets GM est très proche de celle de son témoin acide GS. En outre, aucune différence significative n'est observable entre les taux de décomposition mesurés dans BE, GS et WA, et ce, indépendamment du modèle considéré. Ce ruisseau présente même les vitesses de dégradation les plus faibles au sein des sacs GM.

D'autre part, les comparaisons des résultats obtenus au cours des deux périodes d'étude pour les filets GM (AN2 *vs* AN1), ne révèlent des différences significatives que pour le ruisseau amendé sur granite LG (**Figure III.10**). Entre l'AN1 et l'AN2, les taux de décomposition y apparaissent multipliés par 1,6 si l'on considère le modèle exponentiel, à 2,5 pour le modèle degrés-jours. Ainsi, à l'instar de ce que nous avons observé pour les litières de hêtre, l'amendement semble se traduire par une accélération de la décomposition des feuilles d'aulne dans le ruisseau LG. Toutefois, cet accroissement semble légèrement moins marqué (*i.e.* augmentation de 2,8 à 4,6 fois des taux de décomposition $k_{GM,}$ suivant le modèle considéré pour les feuilles de hêtre). En outre, contrairement aux évolutions présentées dans ce ruisseau pour les feuilles de hêtre, l'augmentation de la vitesse de décomposition des feuilles d'aulne au cours de l'AN2, ne permet pas de discriminer nettement LG, des autres

ruisseaux acides. Enfin, le témoin neutre TH présente également des vitesses de dégradation plus rapide au cours de l'AN2 pour les modèles exponentiels et linéaires, mais ces résultats ne sont pas confirmés par le modèle degrés-jours.

Concernant les sacs de litières FM, les cinétiques obtenues sont très proches de celles de l'AN1 (**Figure III.9** *vs* **Figure III.5**). Les ruisseaux neutres se distinguent en effet de l'ensemble des cours d'eau acides, que leur bassin-versant ait été chaulé ou non. Ces différences s'effacent toutefois, lorsque les données sont exprimées en degrés-jours. Des résultats identiques avaient déjà été observés au cours de l'AN1.

Ces constatations sont confirmées par la comparaison des deux périodes d'étude, aucune différence n'étant mise en évidence entre les cinétiques de l'AN1 et celles de l'AN2, quel que soit le ruisseau (**Figure III.11**).

Enfin, la comparaison des taux de décomposition dans les sacs GM et les sacs FM, révèle des différences significatives dans les cours d'eau LM, TH, LG et GS (ANCOVA, $P < 0.05$).

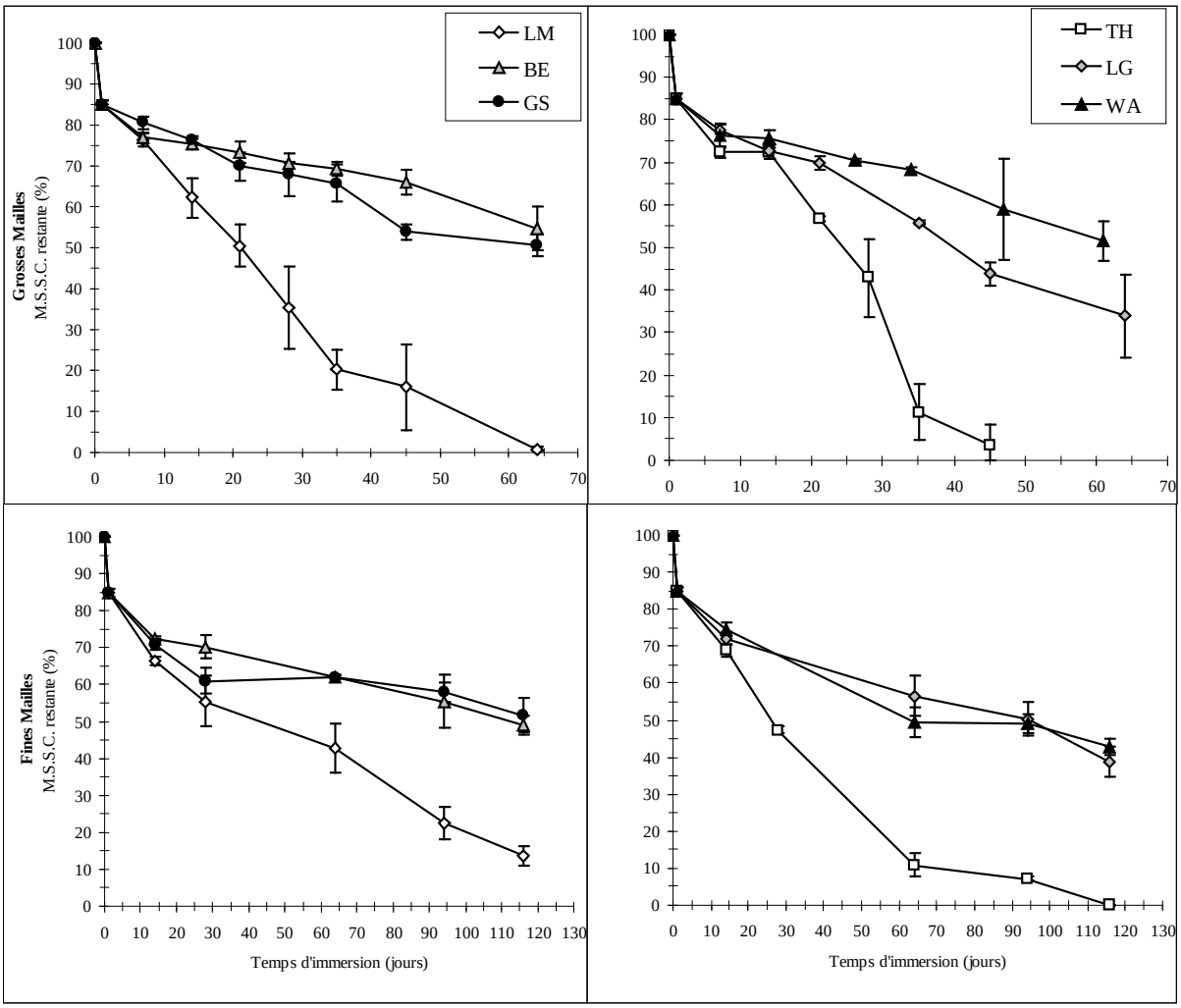


Figure III.9 : Evolution temporelle de la perte de masse (en % de MSSC restante) des feuilles d'aulne, exposées dans les 6 ruisseaux d'étude (à gauche : substratum gréseux et à droite : substratum granitique) au cours de l'AN2 et durant 64 jours pour les sacs GM (en haut) et 108 jours pour les sacs FM (en bas). Les différents figurés représentent la moyenne ± écart-type, des quatre réplicats prélevés à chaque date d'échantillonnage, avec en blanc les témoins neutres, en noir les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé.

Tableau III.4 : Taux de décomposition des feuilles d'aulne durant l'AN2, calculés à l'aide des modèles linéaires, exponentiels et degrés-jours. k = taux de décomposition ; r^2 = coefficient de détermination. Toutes les régressions sont significatives. Pour chaque modèle et chaque type de sac, des lettrines différentes en exposant indiquent des différences significatives (P<0.05).

	Aulne-AN2											
	Modèle exponentiel				Modèle linéaire				Modèle degrés-jours			
Ruisseaux	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2	$-k_{GM}$	r^2	$-k_{FM}$	r^2
LM	0.0653^{a}	0.870	0.0148^{a}	0.967	0.0642^{a}	0.936	$0.0272^{a,c}$	0.946	0.0104^{a}	0.939	0.0047^{a}	0.950
BE	0.0072^{b}	0.864	0.0045^{b}	0.918	0.0221^{b}	0.802	0.0133^{b}	0.864	0.0059^{b}	0.797	$0.0038^{a,b}$	0.869
GS	0.0096^{b}	0.927	0.0038^{b}	0.774	0.0280^{b}	0.878	0.0115^{b}	0.715	0.0074^{b}	0.857	0.0022^{b}	0.640
TH	0.0656^{a}	0.834	0.0288^{c}	0.974	0.0855^{a}	0.953	0.0409^{a}	0.923	0.0233^{d}	0.941	0.0123^{c}	0.934
LG	0.0155^{b}	0.976	0.0063^{b}	0.951	0.0386^{b}	0.939	$0.0172^{b,c}$	0.922	0.0157^{c}	0.933	$0.0072^{a,c}$	0.919
WA	0.0088^{b}	0.907	0.0060^{b}	0.927	0.0259^{b}	0.853	$0.0171^{b,c}$	0.888	$0.0112^{a,b,c}$	0.784	$0.0076^{a,c}$	0.883

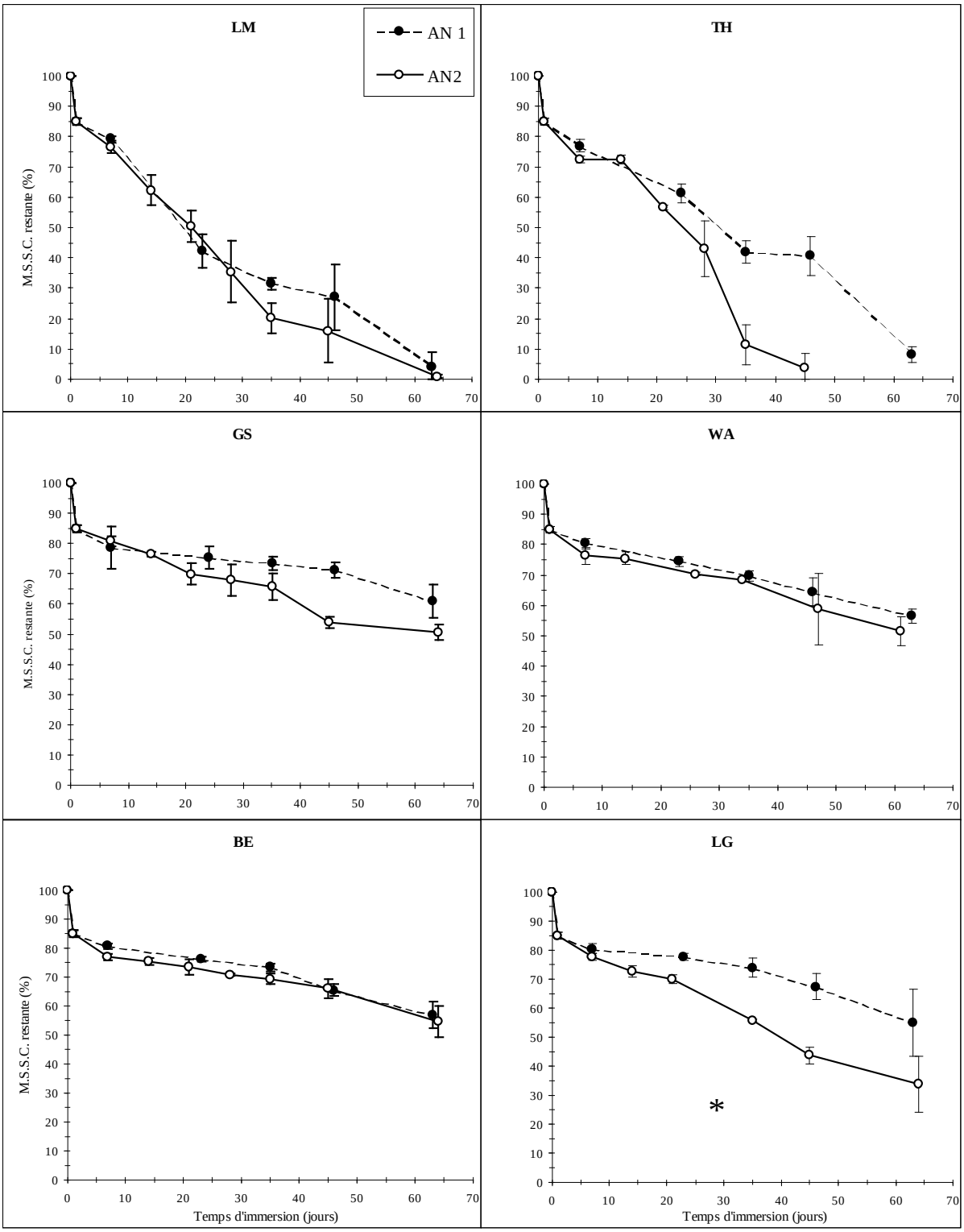


Figure III.10 : Cinétiques de décomposition des feuilles d'aulne placées dans les sacs GM, obtenues au cours des deux périodes d'étude dans chacun des six ruisseaux. Figurés noirs et lignes pointillées : AN1, figurés blancs et lignes continues : AN2. Un astérisque indique une différence significative entre les cinétiques des deux périodes d'étude, à la fois pour les modèles exprimés en jours et en degrés-jours (ANCOVA, $P < 0.05$).

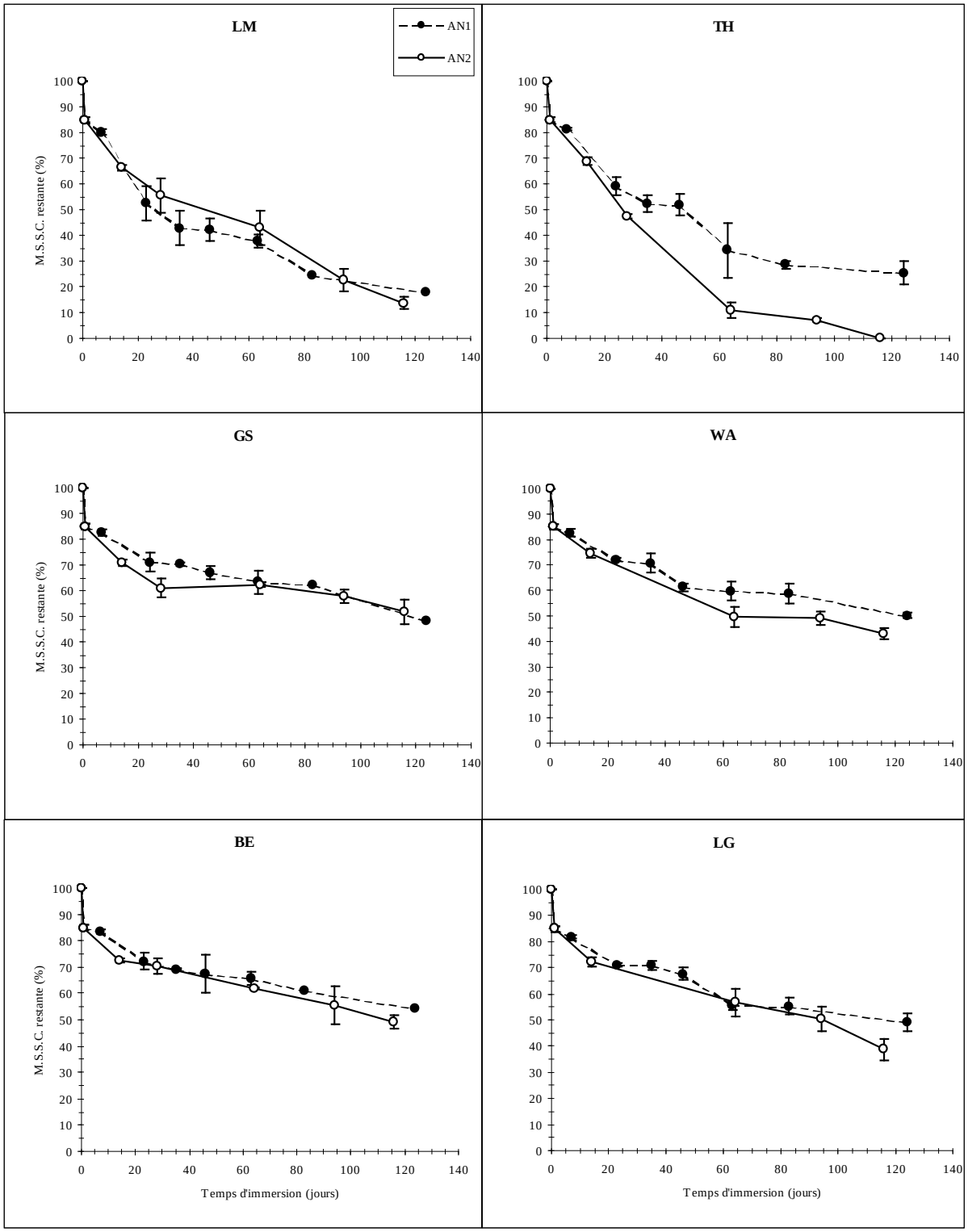


Figure III.11 : Cinétiques de décomposition des feuilles d'aulne placées dans les sacs FM, obtenues au cours des deux périodes d'étude dans chacun des six ruisseaux. Figurés noirs et lignes pointillées : AN1, figurés blancs et lignes continues : AN2. Un astérisque indique une différence significative entre les cinétiques des deux périodes d'étude, à la fois pour les modèles exprimés en jours et en degrés-jours (ANCOVA, $P < 0.05$).

I.2.2.c. Synthèse

Quelle que soit l'essence considérée, les cinétiques de dégradation au sein des sacs GM présentent toujours des différences significatives entre les six ruisseaux étudiés. Toutefois, des évolutions importantes ont été observées concernant le ruisseau LG, dont le bassin-versant a été amendé. La vitesse de décomposition des feuilles de hêtre placées dans les sacs GM est notamment plus rapide dans ce cours d'eau, durant la période post-chaulage. Elle se différencie ainsi significativement, à la fois de celle de son témoin WA et de celles des autres ruisseaux acides. La dégradation des litières de hêtre immergées dans LG apparaît alors, comme étant intermédiaire entre celle de son témoin neutre (TH) et celle de son témoin acide (WA). Comparativement, aucune évolution n'est observable d'une période d'étude à l'autre, au sein des ruisseaux TH et WA.

En outre, les taux de décomposition des feuilles d'aulne augmentent également significativement dans les sacs GM immergés dans LG après amendement, mais de façon moins importante que pour les litières de hêtre. Bien que les cinétiques de dégradation des feuilles d'aulne placées dans les sacs GM, soient significativement plus rapides dans LG au cours de l'AN2, ces évolutions ne permettent pas de le différencier des autres ruisseaux acides, au risque de 5 %.

Concernant le ruisseau BE, aucun effet potentiel du chaulage ne semble observable. Les cinétiques de dégradation des deux essences dans les sacs GM restent analogues à celles de son témoin acide GS et ne présentent pas d'évolution entre l'AN1 et l'AN2. D'autre part, les taux de décomposition des feuilles de hêtre immergées dans BE sont à la fois significativement différents de ceux mesurés dans les ruisseaux neutres (LM et TH) et dans l'autre ruisseau traité LG. Après amendement de leurs bassin-versants, la décomposition des litières placées dans les sacs grosses mailles semble donc réagir de façon très différente dans les cours d'eau LG et BE.

Lorsque l'on considère la décomposition des feuilles dans les filets FM, les résultats de l'AN2 sont très proches de ceux de l'AN1 et aucun ruisseau ne présente d'évolution remarquable. Quelle que soit l'essence utilisée, les taux de décomposition sont plus rapides au sein des cours d'eau neutres pour les modèles linéaires et exponentiels, et ces différences s'estompent lorsque les résultats sont exprimés en degrés-jours.

Enfin, alors que seuls les ruisseaux neutres présentaient des différences significatives en fonction du type de sac utilisé (GM *vs* FM) pour la dégradation des litières de hêtre, LG témoigne également d'une décomposition plus rapide dans les filets GM au cours de l'AN2.

I.3. Discussion

I.3.1. Enseignements apportés par l'expérience pré-chaulage (AN1)

De grandes différences ont été mises en évidence entre le processus de décomposition des feuilles d'aulne et de hêtre, quels que soient le degré d'acidité du ruisseau, le type de mailles utilisé et le modèle considéré ($k_{aulne}/k_{hêtre}$= 1,7-14). Ces résultats confirment le caractère réfractaire des feuilles de hêtre et les propriétés de décomposition rapide des feuilles d'aulne (Petersen & Cummins 1974). Ils corroborent les résultats antérieurs obtenus par O. Dangles (2000) dans le même secteur géographique ($k_{aulne}/k_{hêtre}$= 4-8) et illustrent le fait que la qualité des litières influence fortement l'activité des organismes décomposeurs (Royer & Minshall 2001; Wardle, Bonner et al. 2002; Leroy & Marks 2006; Swan & Palmer 2006).

Bien que ces deux espèces végétales possèdent des vitesses de décomposition différentes, les résultats de l'AN1 montrent sans équivoque un ralentissement drastique du processus de dégradation des litières dans les ruisseaux acidifiés, ce qui laisse supposer une modification majeure du flux de matières dans ces derniers (**Figure III.12**).

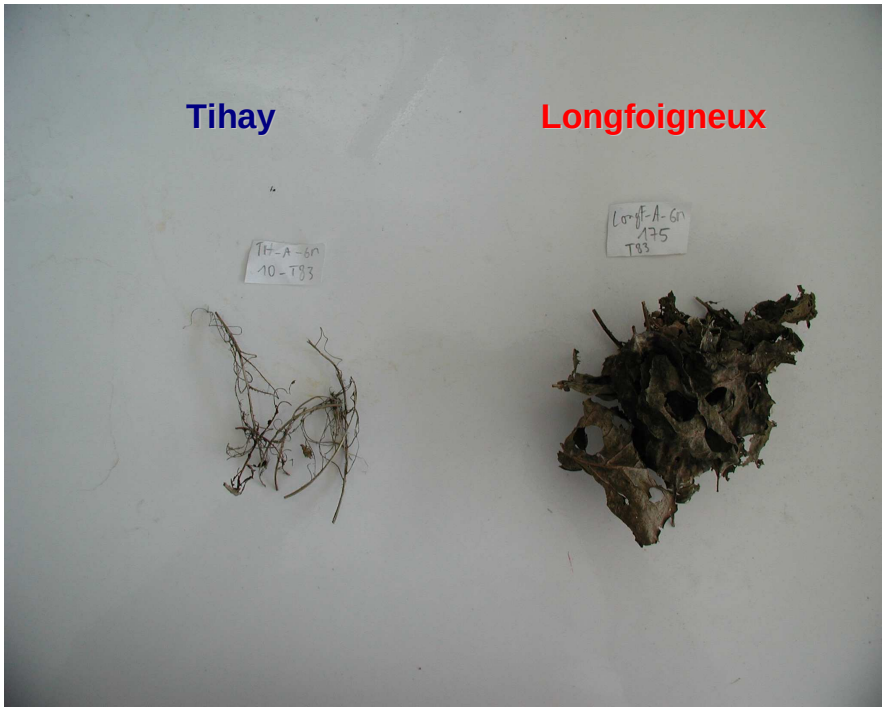


Figure III.12 : Comparaison de l'aspect général des feuilles d'aulne d'un sachet de litière GM, après 83 jours d'immersion dans le ruisseau acide LG (droite) et son témoin neutre TH (gauche), au cours de l'AN1.

Une telle réduction de la décomposition des litières a classiquement été mise en évidence dans les cours d'eau acidifiés, que cette pollution soit d'origine atmosphérique (**Tableau III.5**) ou minière (Niyogi, Lewis et al. 2001; Siefert & Mutz 2001). Les rapports k_r/k_a (k_r : taux de décomposition exponentiel des feuilles dans le cours d'eau neutre de référence et k_a : taux de décomposition exponentiel des feuilles dans le ruisseau acidifié) calculés au cours de l'AN1, varient de 3,4 à 14,5 pour le hêtre et de 4,1 à 12,4 pour l'aulne. Ils confirment les résultats de la littérature et en particulier ceux de Dangles (Dangles & Guérold 1998; Dangles 2000; Dangles & Guérold 2001a; Dangles, Gessner et al. 2004), en montrant un effet sévère de l'acidification sur la décomposition des feuilles sénescentes, et ce, quelle que soit l'espèce végétale considérée.

Tableau III.5 : Comparaison des résultats de l'AN1 aux données de la littérature, concernant la décomposition des feuilles de différentes espèces végétales, au sein de cours d'eau acidifiés par les dépôts atmosphériques. k_r : taux de décomposition exponentiel des feuilles dans le cours d'eau neutre de référence et k_a : taux de décomposition exponentiel des feuilles dans le(s) ruisseau(x) acidifié(s).

Site d'étude	pH moyen des cours d'eau impactés	Essence utilisée	k_r/k_a	Source bibliographique
Grytdalsbekken, Norvège	4,8	*Betula sp.*	1,7	Traaen (1980)
Pennsylvanie, Etats-Unis	4,2	*Fraxinus americana*	1,3	Kimmel et al. (1985)
Adirondacks, Etats-Unis	4,5	*Acer saccharum*	1,8	Mulholland et al. (1987)
Lake District, Angleterre	4,9-5,5	*Alnus glutinosa*	3,7-5,1	Chamier (1987)
Lake District, Angleterre	"	*Quercus robur*	1,2-1,5	"
Appalaches, Etats-Unis	4,3	*Acer rubrum*	6,4	Griffith & Perry (1993)
Appalaches, Etats-Unis	"	*Quercus alba*	8,7	"
Appalaches, Etats-Unis	4,3	*Acer rubrum*	2,5	Griffith et al. (1995)
Appalaches, Etats-Unis	"	*Quercus alba*	1,5	"
Appalaches, Etats-Unis	"	*Liriodendron tulipifera*	1,4	"
Appalaches, Etats-Unis	4,2	*Acer rubrum*	1,3	Meegan et al. (1996)
Appalaches, Etats-Unis	"	*Quercus alba*	1,1	"
Appalaches, Etats-Unis	"	*Liriodendron tulipifera*	1,1	"
Vosges, France	4,5	*Fagus sylvatica*	9	Dangles & Guérold (1998)
Vosges, France	4,6-5,2	*Alnus glutinosa*	2,9-7,2	Dangles (2000)
Vosges, France	4,6-5,3	*Fagus sylvatica*	9,6-19,3	Dangles & Guérold (2001)
Vosges, France	4,6	*Fagus sylvatica*	20	Dangles et al. (2004)
Vosges, France	4,3-5,1	*Fagus sylvatica*	3,4-14,5	notre étude AN1
Vosges, France	"	*Alnus glutinosa*	4,1-12,4	notre étude AN1

Lorsque la température est prise en compte grâce au modèle degrés-jours, les différences entre ruisseaux restent hautement significatives. Notre expérience montre que la température ne permet pas d'expliquer les différences observées au niveau des sacs GM et donc, que la décomposition des litières y est contrôlée de façon prépondérante par les paramètres d'acidité de l'eau. Des observations similaires ont également été rapportées par Meegan, Perry et al. (1996); Rowe, Meegan et al. (1996) et Dangles, Gessner et al. (2004)

Concernant l'effet de l'acidification des cours d'eau sur la dégradation des litières dans les filets FM, les résultats sont beaucoup moins marqués. Bien que les taux de décomposition soient toujours supérieurs dans les ruisseaux neutres, les écarts s'estompent lorsque le modèle degrés-jours est utilisé. Ainsi l'acidification des ruisseaux semble avoir un effet marqué sur la dégradation des feuilles dans les sacs GM, alors que la température s'avère plus influente dans les sacs FM. Ces résultats suggèrent que dans nos sites d'étude, l'acidification ralentisse indirectement la dégradation des litières, en diminuant principalement l'efficacité des invertébrés déchiqueteurs. Cela ne signifie pas que les communautés microbiennes ne soient pas affectées, mais plutôt que leur efficacité en terme de décomposition, est sensiblement moins touchée par l'acidification que celle des invertébrés.

En outre, les cours d'eau LM et TH présentent pour les deux essences, des cinétiques de dégradation dans les sacs FM qui sont toujours significativement différentes de celles obtenues dans les sacs GM. Comparativement, la décomposition des litières de hêtre est statistiquement identique dans les deux types de filets en milieu acide, ce qui semble indiquer que les invertébrés n'y consomment plus les feuilles de cette essence. Concernant les litières d'aulne, les cours d'eau BE, GS, LG et WA présentent des taux de décomposition sensiblement plus élevés dans les sacs GM et deux d'entre eux révèlent des différences significatives entre les deux types de filets. La fragmentation de cette essence par les invertébrés apparaît donc réduite en milieu acidifié, mais il semble qu'elle puisse se maintenir et induire des vitesses de dégradation plus rapides que par la seule action des micro-organismes. Comme le proposent Gessner & Chauvet (2002), le calcul des rapports k_{GM}/k_{FM} (du modèle exponentiel) peut être utilisé pour une appréciation mécanistique plus fine. En effet, les rapports k_{GM}/k_{FM} mesurés dans les ruisseaux acides sont proches de 1 pour le hêtre (et toujours <1.1) alors qu'ils sont en moyenne de 1,6 pour l'aulne (et toujours $\geq 1,2$). Ces ratios confirment donc qu'en milieu acide, les invertébrés déchiqueteurs ne consomment plus les feuilles de hêtre, mais qu'ils maintiennent néanmoins, une activité détritivore au niveau des feuilles d'aulne. L'acidification semble donc affecter le processus de dégradation des litières, en réduisant principalement l'efficacité des invertébrés déchiqueteurs, et ce, d'autant plus que l'essence est réfractaire.

Cependant, pour expliquer cette altération fonctionnelle des écosystèmes acidifiés, ces résultats ne permettent pas, en l'état, de renforcer l'hypothèse « invertébrés déchiqueteurs » au détriment des hypothèses « microbienne » ou « niche vacante » (voir *Partie I : Introduction*). En effet, la diminution de l'activité des déchiqueteurs peut aussi bien résulter d'une altération de leurs communautés, que d'un changement de niche écologique ou d'une

diminution de l'appétence des feuilles suite à une modification des communautés microbiennes. Les différences observées entre les deux essences laissent toutefois entrevoir, un effet non négligeable de la qualité nutritionnelle des feuilles et par conséquent, de leur appétence.

D'autre part, les résultats de l'AN1 révèlent une forte homogénéité fonctionnelle entre les ruisseaux acides ultérieurement amendés (BE et LG) et leurs témoins acides respectifs (GS et WA), ainsi qu'un contraste saisissant entre les cours d'eau neutres et les cours d'eau acides. Ces caractéristiques confirment le choix judicieux des témoins et devraient permettre une interprétation plus aisée des résultats post-chaulage.

I.3.2. Enseignements apportés par l'expérience post-chaulage (AN2)

Les résultats obtenus durant la seconde période d'étude permettent de confirmer ceux de l'AN1 et d'apporter certaines précisions. De façon attendue, dans l'ensemble des cours d'eau et pour les deux types de filets utilisés, le processus de décomposition des feuilles d'aulne apparaît toujours nettement plus rapide que celui des feuilles de hêtre ($k_{aulne}/k_{hêtre}$ = 2,1-16).

Les cinq cours d'eau LM, TH, BE, GS et WA présentent très peu d'évolution physico-chimique entre l'AN1 et l'AN2 (voir *Partie II*), et conjointement le processus de décomposition des litières y est relativement stable. En effet, les taux de décomposition des deux essences dans les sacs GM, restent significativement plus faibles dans les cours d'eau acides BE, GS et WA comparés à leur témoin neutre respectif. Les effets de l'acidification demeurent moins perceptibles dans les filets FM et tout particulièrement avec le modèle degrés-jours.

Quelle que soit l'essence considérée, les ruisseaux LM et TH témoignent toujours d'importantes dissimilitudes entre les cinétiques de dégradation obtenues dans les deux types de sacs (GM *vs* FM), alors qu'une certaine homogénéité persiste pour le hêtre dans BE, GS et WA et que des écarts significatifs subsistent pour l'aulne dans certains ruisseaux acides. L'ensemble de ces résultats confirme un effet drastique de l'acidification sur le fonctionnement des ruisseaux qui s'exprime d'avantage sur l'efficacité des invertébrés déchiqueteurs que sur celle des micro-organismes.

En outre, l'impact du chaulage sur le fonctionnement des cours d'eau, apporte des informations complémentaires. En effet, le seul ruisseau présentant des évolutions importantes concernant le processus de dégradation des litières au cours de l'AN2, est le cours d'eau LG, dont le bassin-versant granitique a été amendé entre les deux périodes d'étude. Il

est également le seul à montrer une amélioration sensible de ses caractéristiques physico-chimiques et notamment une diminution significative de l'acidité de l'eau (augmentation du pH moyen) et des concentrations en aluminium total, entre l'AN1 et l'AN2 (*cf. Partie II*). Comparativement, le ruisseau BE dont le bassin-versant gréseux a également été amendé, ne présente ni amélioration physico-chimique rapide, ni signes de restauration fonctionnelle. Ces incongruences confirment que l'efficacité du chaulage des bassin-versants est modulée par la nature de la roche mère, et qu'un lien fort existe entre l'acidité des ruisseaux et leur fonctionnement.

Les résultats obtenus pour LG au cours de la période post-chaulage révèlent une reprise du processus de dégradation des feuilles de hêtre et d'aulne dans les sacs GM. L'augmentation des taux de décomposition des feuilles de hêtre qui en résulte, confère à ce cours d'eau un statut intermédiaire entre celui de son témoin acide et celui de son témoin neutre, dont il se rapproche fortement. A ce propos Dangles & Guérold (2001a) ont montré que la décomposition des litières de hêtre augmentait rapidement, au-dessus d'un seuil situé à pH 5,5. Hors au cours de l'AN2, le pH moyen de LG a augmenté significativement pour atteindre une valeur de pH = 5,6. Nos résultats soutiennent donc l'hypothèse d'un seuil de pH proche de 5.5, constituant une véritable charnière pour la dégradation des litières de hêtre. En revanche, bien que le processus de dégradation des feuilles d'aulne soit plus rapide dans LG au cours de la deuxième année, il ne permet pas de discriminer significativement LG des autres ruisseaux acides. Pour un même modèle, l'augmentation de la dégradation des feuilles entre les deux périodes d'étude, est environ deux fois plus importante pour le hêtre que pour l'aulne. Ainsi, la restauration de LG semble avoir un effet plus marqué sur la fragmentation de l'essence la plus réfractaire, dans les filets GM.

Comparativement, aucune évolution n'est observable concernant la décomposition des feuilles dans les filets FM, quelle que soit l'espèce végétale. L'augmentation de la dégradation des litières dans les sacs GM semble donc essentiellement attribuable à l'activité alimentaire des invertébrés détritivores. Le fait que LG présente des taux de décomposition significativement différents dans les deux types de filets vient renforcer cette hypothèse. Ce ruisseau devient notamment le seul cours d'eau acide, à présenter de telles dissemblances pour le hêtre, indiquant qu'une consommation de cette essence par les invertébrés déchiqueteurs pourrait être rétablie. L'ensemble de ces évolutions observées après amendement, suggère que l'amélioration de la qualité chimique de l'eau permette une restauration sensible du fonctionnement de cet écosystème. L'augmentation du processus de

dégradation des litières semble essentiellement attribuable à une meilleure efficacité des invertébrés déchiqueteurs, d'autant plus marquée que l'essence est réfractaire.

I.3.1. Synthèse

Cette étude met en évidence le rôle majeur de l'acidité de l'eau qui semble contrôler la vitesse de décomposition de la matière organique allochtone. Les résultats apportés par le chaulage du bassin-versant de LG, mettent en outre en exergue la forte réactivité du processus fondamental de dégradation des litières. Ce dernier semble s'altérer aussi fortement lorsque l'acidité augmente, qu'il se restaure rapidement lorsqu'elle diminue, et ce, de façon d'autant plus intense que l'essence est réfractaire. Ces variations fonctionnelles semblent essentiellement résulter de l'activité des invertébrés déchiqueteurs, et leur amplitude modulée par la qualité des ressources détritiques. Bien que ces résultats soient essentiellement descriptifs, plusieurs hypothèses peuvent être confrontées pour tenter d'expliquer nos observations :

- Hypothèse « invertébrés déchiqueteurs »(**Figure III.14.a**): Bien qu'elle puisse expliquer la diminution de la dégradation des litières en milieu acidifié, il est peu probable qu'une modification de la structure des communautés d'invertébrés détritivores affecte plus une essence qu'une autre. Si seuls les invertébrés déchiqueteurs varient en terme d'abondance et/ou de richesse avec l'acidification et la restauration des cours d'eau, la cinétique de décomposition des feuilles d'aulne dans LG devrait être au moins aussi proche de celle de son témoin neutre (TH), que nous avons pu l'observer pour les litières de hêtre. Hors concernant la dégradation des feuilles d'aulne, LG reste significativement différent de son témoin neutre et ne se distingue pas des autres ruisseaux acides.
- Hypothèse « invertébrés déchiqueteurs spécialistes »(**Figure III.14.b**): Nous avons formulé cette nouvelle hypothèse pour tenter d'expliquer les différences observées entre les deux essences. En effet, certains déchiqueteurs spécifiques d'un type de feuille pourraient disparaître d'un milieu après son acidification et le recoloniser après une restauration. Bien que de telles spécialisations existent entre certains invertébrés et leurs plantes nourricières, en particulier concernant de nombreux lépidoptères terrestres, elles n'ont jamais été observées à notre connaissance, au sein des invertébrés détritivores aquatiques. Au contraire, leur régime alimentaire est plutôt omnivore et à caractère opportuniste (Cummins 1973; Wallace & Webster 1996; Wallace, Eggert et al. 1997). D'autre part l'omnivorie domine les communautés benthiques, particulièrement lorsque la qualité des ressources basales est faible (HilleRisLambers, van de Koppel et al. 2006).

➢ Hypothèse « niche vacante » (**Figure III.14.c**) : Cette hypothèse s'appuie sur la disparition des herbivores pour expliquer la diminution de la dégradation des litières qui serait consécutive au remplacement de cette niche laissée vacante par les détritivores. Au vu de nos résultats, cela implique que les herbivores réapparaissent après restauration et que les déchiqueteurs reprennent leur activité de fragmentation des feuilles. Cependant cette théorie ne permet pas d'expliquer les évolutions différentes que nous avons observées entre les deux essences.

➢ Hypothèse « microbienne » (**Figure III.14.d**) : Aucun impact sévère de l'acidification n'a été révélé au niveau des sacs FM, quelle que soit l'essence utilisée. L'incidence directe d'une modification des communautés microbiennes est donc peu probable pour expliquer la réduction du processus de dégradation des litières. Toutefois, un effet de l'acidification sur les hyphomycètes pourrait induire une modération de l'appétence des feuilles et donc indirectement, une diminution de leur fragmentation par les invertébrés. Après acidification les déchiqueteurs délaisseraient les litières pour d'autres ressources plus nutritives, comme par exemple l'utilisation des algues proposée par Ledger & Hildrew (2000; 2001; 2005). Cependant, cette hypothèse ne peut à elle seule expliquer l'augmentation plus importante observée pour le hêtre après restauration du ruisseau LG. Sans modification des communautés de macro-invertébrés, un retour proche de l'état initial devrait être observé pour les deux essences. C'est pourquoi nous proposons une dernière hypothèse que nous nommerons « Hypothèse fongique intermédiaire ».

➢ Hypothèse fongique intermédiaire (**Figure III.12.e**) : Les hyphomycètes aquatiques apparaissent comme étant de première importance pour la fragmentation des feuilles par les invertébrés, en augmentant fortement leur appétence. La simple observation visuelle de l'expérience réalisée par Arsuffi & Suberkropp (1985) illustre clairement l'intensité de cette relation (**Figure III.13**).

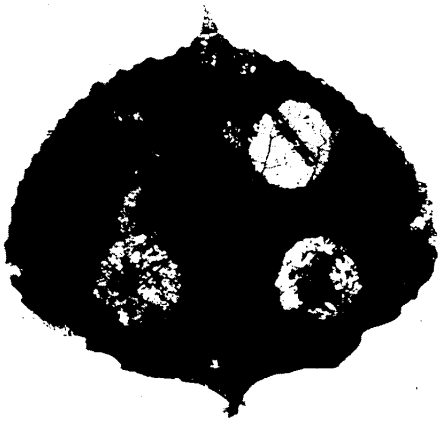


Figure III.13 : Feuille de peuplier (*Populus tremuloides* Michx.) offerte à des larves de trichoptères (Limnephilidae) durant 108 heures. La colonisation fongique a été préalablement restreinte au niveau de quatre zones, après application (2 jours) de patchs circulaires contenant différentes cultures d'hyphomycètes aquatiques. Les surfaces consommées correspondent aux zones colonisées. D'après Arsuffi & Suberkropp (1985).

Sachant que ces champignons aquatiques enrichissent les surfaces foliaires en azote (Bärlocher 1985; Webster & Benfield 1986; Suberkropp 1992), peuvent doubler leur taux de protéines (Kaushik & Hynes 1968; 1971), modifient leur structure et produisent des enzymes digestives assimilables par les invertébrés (Suberkropp 1998), il semble justifié de considérer que leur présence est d'autant plus importante pour les déchiqueteurs, que l'essence est nutritivement pauvre. A ce propos, les travaux de Gessner & Chauvet (1994) soutiennent ce rôle prépondérant des hyphomycètes et mettent en évidence l'importance de la composition initiale en lignine des feuilles. En milieu acidifié de fortes réductions d'activité des déchiqueteurs ont d'ailleurs été mises en évidence, de façon plus prononcée sur des essences réfractaires comme le hêtre (Groom & Hildrew 1989; Dangles & Guerold 2001a; b; Dangles 2002). Ainsi dans notre expérience, l'augmentation de la palatabilité des litières par les hyphomycètes, serait plus déterminante pour la dégradation des feuilles de hêtre que pour celle des feuilles d'aulne. Si l'acidification annule ou réduit fortement cette propriété des communautés fongiques, il n'apparaîtrait pas surprenant que les invertébrés délaissent cette ressource, en limitant principalement la consommation des essences les plus réfractaires et en complétant leur alimentation par d'autres ressources plus intéressantes. Si après restauration d'un ruisseau, seules les communautés fongiques se rétablissent rapidement (les communautés d'invertébrés déchiqueteurs restant identiques à celles des autres ruisseaux acides), l'augmentation d'appétence induite serait essentiellement bénéfique à la fragmentation de l'espèce la plus réfractaire. Ainsi l'altération du processus de dégradation des litières dans les cours d'eau acides, refléterait d'avantage des diminutions d'appétence lorsque l'essence est pauvre, et des modifications des communautés de déchiqueteurs lorsque sa qualité nutritionnelle est originellement forte (avec ou sans champignons).

Notre étude semble donc privilégier cette dernière hypothèse, toutefois seule l'analyse structurale des communautés d'hyphomycetes et de macro-invertébrés associés aux litières, permettra de l'éprouver et de la vérifier.

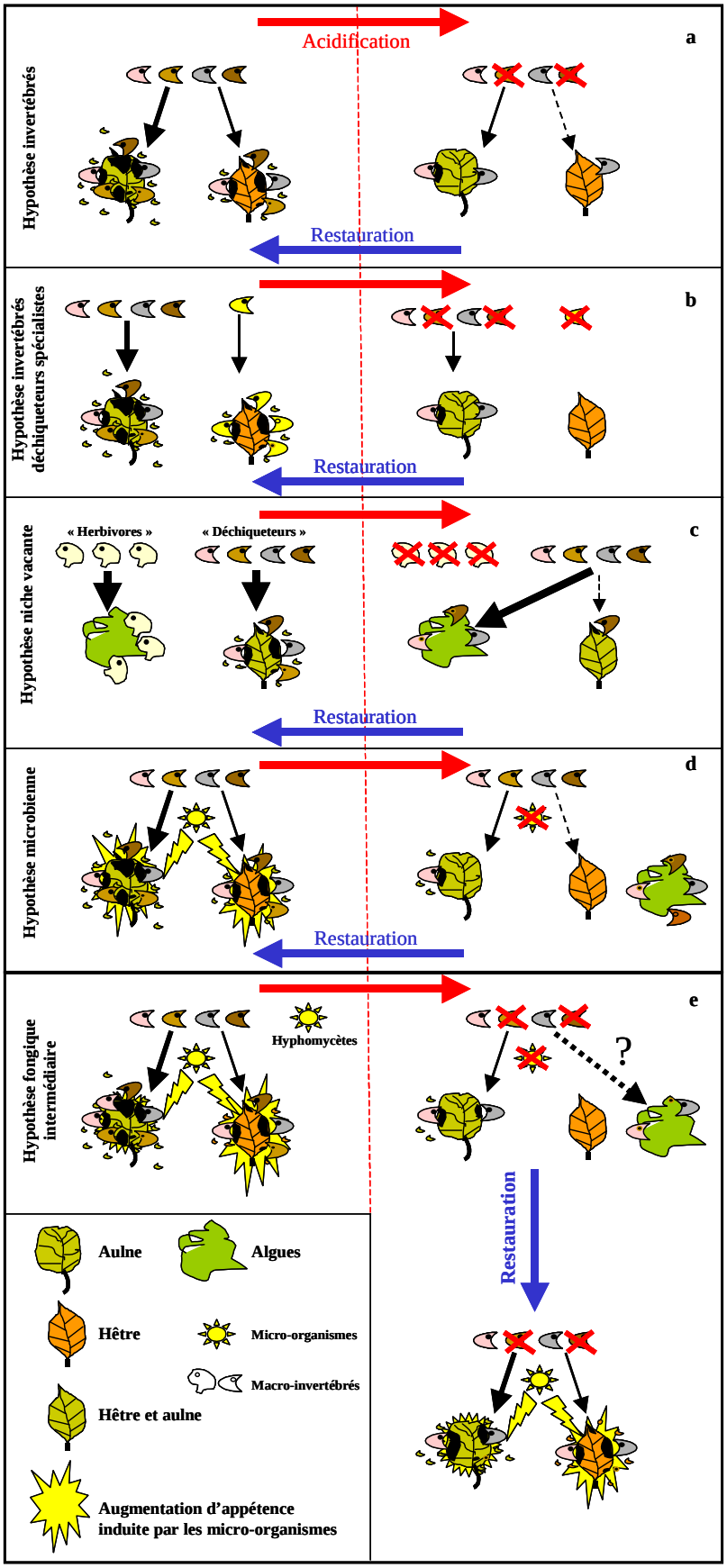


Figure III.14 : représentation schématique de différentes hypothèses pouvant expliquer l'évolution du processus de dégradation des litières, après acidification puis restauration d'un cours d'eau.

II. **Paramètres physiques et chimiques de contrôle**

Notre étude de décomposition des litières a mis en évidence un effet délétère de l'acidification sur le fonctionnement des cours d'eau. En outre, la restauration d'un des bassin-versants acidifiés, semble avoir engendrée un rétablissement substantiel du processus de dégradation des litières. La chimie des ruisseaux est donc apparue déterminante au niveau de nos sites d'étude. Elle dirige vraisemblablement indirectement le processus de dégradation de la matière organique allochtone, en influençant l'efficacité des communautés de décomposeurs. Plusieurs auteurs ont montré un effet important du pH sur la décomposition des feuilles (Mulholland, Palumbo et al. 1987; Suberkropp & Chauvet 1995; Dangles & Guerold 2001a), toutefois d'autres paramètres physico-chimiques varient avec l'acidité des cours d'eau et sont conditionnés par la nature de la roche mère au niveau de nos sites d'étude (*cf Partie I*). Il semble donc difficile d'établir « *a priori* », le ou les facteurs les plus influents révélés par notre étude. D'autre part, de nombreux paramètres physiques comme la température (Petersen & Cummins 1974; Irons, Oswood et al. 1994), l'altitude (Fabre & Chauvet 1998) ou la pente des cours d'eau (Chergui & Pattee 1988; Heard, Schultz et al. 1999), apparaissent déterminant dans la littérature.

Nous avons donc cherché à évaluer l'effet des différents paramètres physiques et chimiques mesurés au cours de notre étude, sur les taux de dégradation des litières, à modéliser la réponse et à dégager le ou les facteurs de contrôle les plus influents.

II.1. Matériel et méthode

Les données relatives aux deux périodes d'étude ont été réunies pour cette analyse. Ayant fourni les meilleurs ajustements, les taux de décomposition utilisés sont ceux du modèle linéaire. Les 12 coefficients de dégradation déterminés pour chaque essence et chaque type de sacs (k_{GM}hêtre, k_{FM}hêtre, k_{GM}aulne, k_{FM}aulne) ont été confrontés aux 13 variables environnementales suivantes (les valeurs utilisées sont les valeurs moyennes): pH, ANC, conductivité (Cond), somme des cations basiques (CB), concentration en aluminium total (Altot), concentration en sulfates (SO4), concentration en nitrates (NO3), degrés-jours cumulés (T°), pente, altitude (Alt.), distance de la source à la station (dist. source), profondeur (prof.), largeur (larg.).

Un modèle prédictif décrivant la vitesse de décomposition des litières à partir des facteurs environnementaux a ainsi été construits, à l'aide d'une régression **PLS** (*Partial Least Squares*). Cette méthode d'analyse de plus en plus usitées en écologie (Zhang, Malmqvist et al. 1998; Malmqvist, Zhang et al. 1999; Jonsson, Malmqvist et al. 2001; Dangles, Gessner et al. 2004; Lepori, Palm et al. 2005), bénéficie de nombreux avantages, comparée aux autres régressions linéaires multiples. Elle permet notamment d'utiliser un nombre de descripteurs supérieur au nombre d'observations, d'intégrer les auto-corrélations entre variables et de tolérer les données manquantes. En outre, les PLS permettent d'explorer finement la structure et la complexité du modèle produit, en mesurant sa validité (Q^2), en évaluant l'importance relative des différentes variables explicatives et en identifiant le sens des relations. Cette méthode hybride entre ACP et régressions multiples, combine les variables explicatives (x) en une ou plusieurs composantes indépendantes qui décrivent mieux la variable dépendante (y). La significativité statistique du modèle et des composantes est exprimée par la valeur $\boldsymbol{Q^2}$ qui représente la proportion de variabilité expliquée. Une composante ou un modèle est considéré comme significatif lorsque $\boldsymbol{Q^2}$ est supérieur à une valeur critique $\boldsymbol{Q^2 limit = 0.097}$. Cette constante des modèles PLS correspond à $\boldsymbol{P<0.05}$. D'autre part, la pertinence individuelle des prédicteurs d'un modèle, est donnée par l'importance des variables dans la projection (**VIP**). Les variables les plus importantes sont celles qui témoignent d'une valeur **VIP > 1**. Elles peuvent être considérées comme influentes jusqu'à une valeur seuil **VIP > 0.7** (Eriksson, Johansson et al. 1999).

Dans notre analyse, les taux de décomposition ont été utilisés comme variable dépendante (y) et les 13 facteurs environnementaux, comme variables indépendantes explicatives (x). Les variables qui le nécessitaient ont été log-trasformées pour s'approcher des conditions de normalité, en accord avec le test de Kolmogorov-Smirnov. Toutes les régressions PLS ont été réalisées à l'aide du logiciel SIMCA-P 9.0 (Umetrics AB).

Enfin, les données relatives aux variables les plus influentes ont été explorées plus finement, afin de déterminer si des régressions non-linéaires permettaient d'améliorer fortement les ajustements. Si tel était le cas, les analyses PLS ont été renouvelées après transformation de la ou des variables explicatives.

II.2. Résultats

La validité des modèles et des différentes composantes sélectionnées est donnée dans le **Tableau.III.6.** Les VIP des différentes variables sont présentées pour chaque modèle, sur la **Figure III.15**.et la **Figure III.17**.

Modèles	Composantes	R^2X	$R^2X(cum)$	R^2Y	$R^2Y(cum)$	Q^2	$Q^2(cum)$
	1	0.48	0.48	0.64	0.64	0.38	0.38
k_{GM}hêtre	2	0.32	0.80	0.18	0.83	0.37	0.61
	3	0.08	0.88	0.08	0.91	0.31	0.73
k_{FM} hêtre	1	0.56	0.56	0.76	0.76	0.69	0.69
	2	0.22	0.79	0.08	0.84	0.19	0.75
	1	0.46	0.46	0.68	0.68	0.41	0.41
k_{GM}aulne	2	0.29	0.75	0.20	0.88	0.35	0.61
	3	0.09	0.84	0.09	0.97	0.54	0.82
	1	0.45	0.45	0.64	0.64	0.36	0.36
k_{FM}aulne	2	0.34	0.79	0.18	0.82	0.26	0.53
	3	0.08	0.87	0.11	0.93	0.24	0.64

Tableau III.6 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des taux de décomposition linéaires.

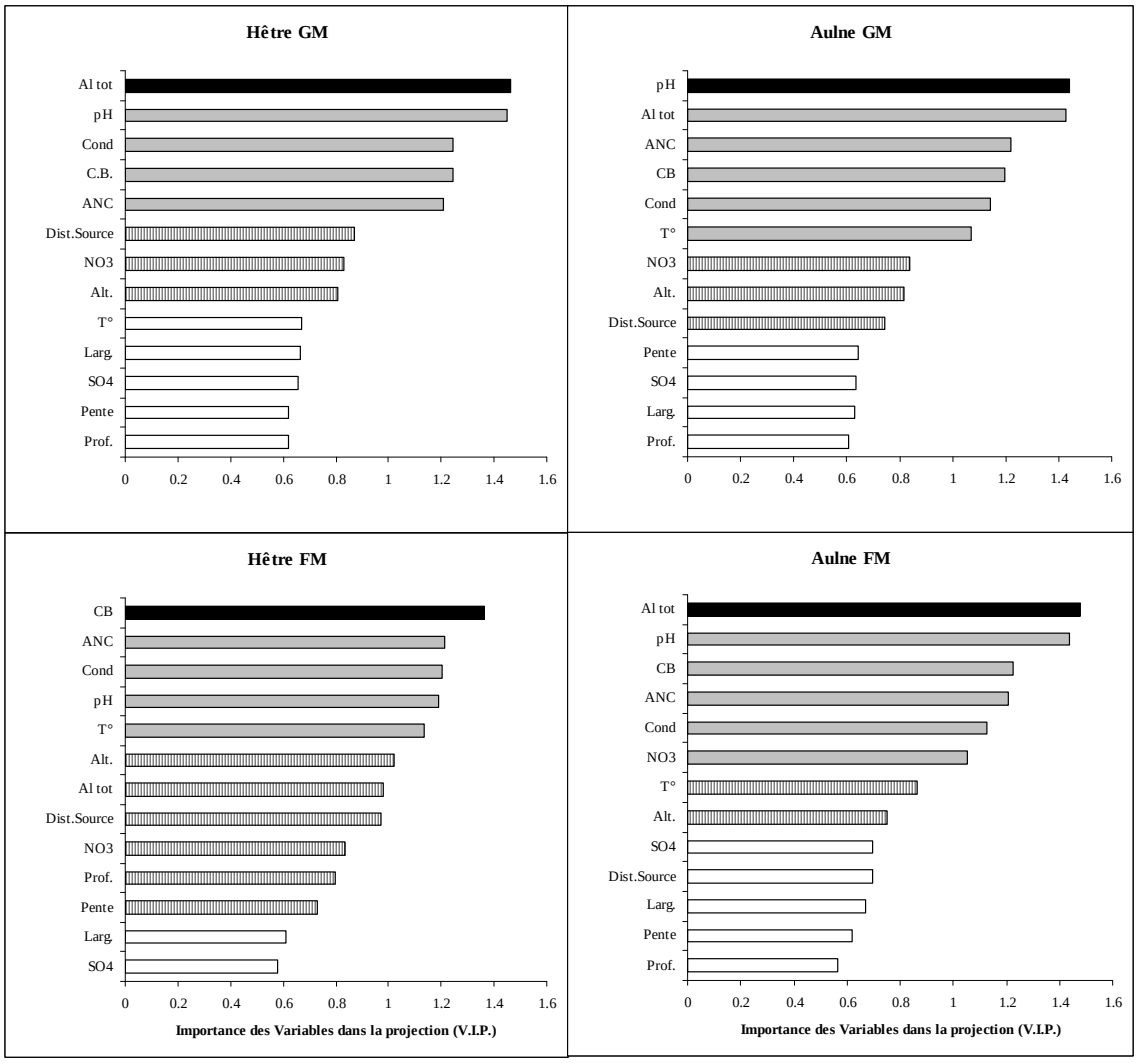


Figure III.15 : Résultats des régressions PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection de chaque modèle (VIP). La barre noire représente la variable la plus importante de chaque modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7).

Les analyses PLS ont permis de produire quatre modèles hautement significatifs (Q^2_{cum}>>0.097). Le modèle obtenu pour le k_{GM} du hêtre est constitué de trois composantes significatives (Q^2_{cum}=0.73 ; 1^{ére} composante Q^2= 0.38, 2ème composante Q^2=0.37 et 3ème composante Q^2=0.31) et explique plus de 91% de la variance des taux de décomposition (r^2y) (**Tableau III.6**). La variable la plus importante est représentée par la concentration moyenne en aluminium total (VIP=1.47), suivie de très près par le pH moyen des cours d'eau (VIP=1.45) (**Figure III.15**). Ces deux variables se distinguent assez nettement des autres paramètres et apparaissent comme les facteurs principaux du modèle. D'autre part, l'ensemble des prédicteurs importants est essentiellement constitué de variables physico-chimiques relatives au statut acido-basique des ruisseaux (i.e. pH, ANC, conductivité, concentration en aluminium, concentration en cations basiques), toutes corrélées positivement aux taux de décomposition, à l'exception de l'aluminium. Les paramètres physiques semblent moins fondamentaux et la température ne paraît pas être un facteur influant, pour modéliser la dégradation des litières de hêtre dans les sacs GM.

Le modèle obtenu pour le k_{GM} de l'aulne est très proche de celui du hêtre, et est constitué de trois composantes significatives (Q^2_{cum}=0.82 ; 1^{ére} composante Q^2= 0.41, 2ème composante Q^2=0.35 et 3ème composante Q^2=0.54). Il explique plus de 97% de la variance, et la variable la plus importante est le pH (VIP=1.44), immédiatement suivie par la concentration en aluminium (VIP=1.43). Les principaux facteurs de contrôle sont également relatifs au statut acido-basique des cours d'eau, mais la température apparaît également comme étant une variable importante.

Concernant les modèles obtenus pour la décomposition des litières dans les sacs FM, celui de l'aulne est très proche de ceux des sacs GM, et en particulier du modèle décrit pour le hêtre. En effet, il résulte de trois composantes significatives (Q^2_{cum}=0.64 ; 1^{ére} composante Q^2= 0.36, 2ème composante Q^2=0.26 et 3ème composante Q^2=0.24), explique près de 93% de la variance et la variable la plus importante est la concentration en aluminium (VIP=1.48). Le pH est la seconde variable la plus influente du modèle (VIP=1.44) et les meilleurs prédicteurs sont essentiellement relatifs au statut acido-basique des ruisseaux.

Enfin le modèle prédisant la décomposition des feuilles de hêtre dans les filets FM est légèrement différent des trois autres. Il est décrit par seulement deux composantes significatives (Q^2_{cum}=0.75 ; 1^{ére} composante Q^2= 0.69, 2ème composante Q^2=0.19), explique plus de 84% de la variance, et le paramètre le plus important est la concentration en cations basiques (VIP=1.36). Bien que le degré d'acidification des ruisseaux transparaisse une fois de

plus à travers les variables importantes, la concentration en aluminium est plus secondaire (VIP=0.98) dans ce modèle.

Ainsi quelle que soit l'essence considérée et le type de sac utilisé, la vitesse de dégradation des litières semble principalement contrôlée par des variables relatives au processus d'acidification des cours d'eau, et majoritairement aux valeurs de pH et aux concentrations en aluminium total. Parmi ces facteurs, l'aluminium est le seul à influencer négativement les modèles.

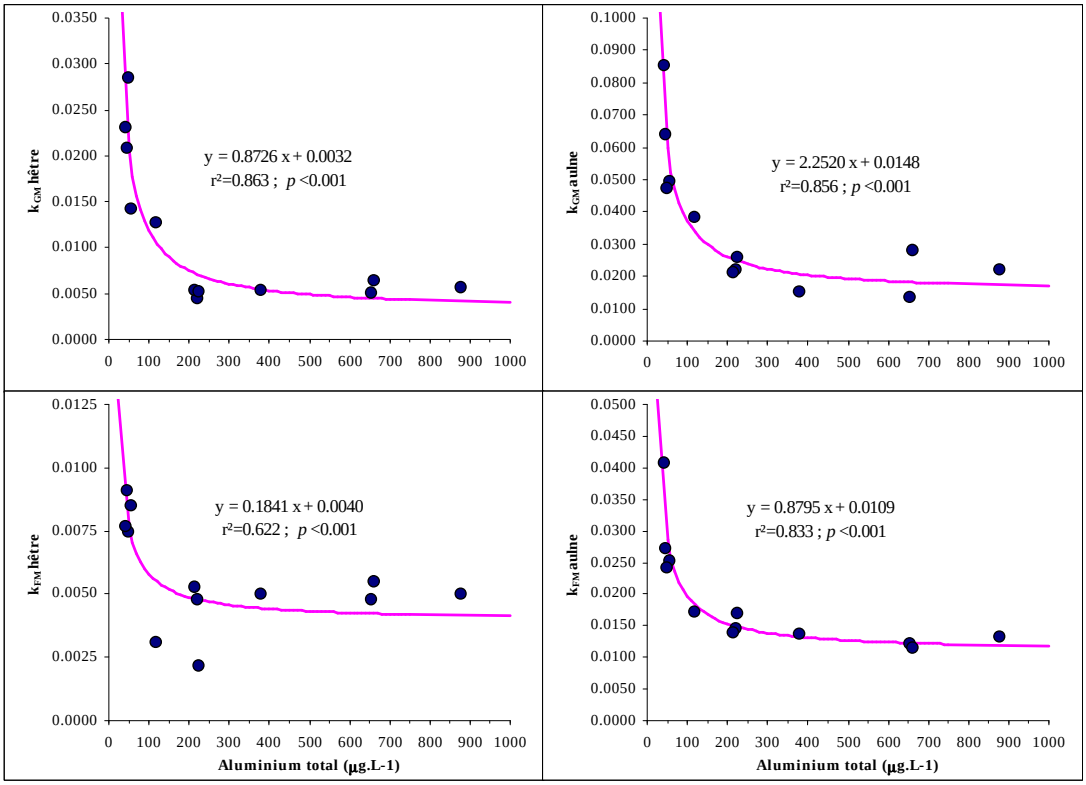


Figure III.16 : Régressions simples de type y = a/x+b, entre les concentrations moyennes en aluminium total des cours d'eau et les taux de décomposition des feuilles.

Si les variables les plus importantes de chaque modèle sont sélectionnées et analysées séparément (pH, ANC, Altot, CB, Cond., T° et NO3), il apparaît que des régressions simples non linéaires permettent de décrire plus finement les différents taux de décomposition, en fonction des concentrations en aluminium. En effet, la part de variance (r^2) expliquée par l'aluminium total est fortement augmentée par un modèle de régression simple non linéaire de type « y=a/x+b » (**Figure III.16**), quels que soient les taux de décomposition évalués. Une seconde analyse PLS a donc été réalisée en transformant les concentrations en aluminium total (Altot.), en une nouvelle variable Altot2=1/Altot.

Les quatre modèles établis sont hautement significatifs (Q^2>>0.097) et la part de variance expliquée augmente, par rapport aux précédents modèles. Les VIP de chaque modèle sont présentées sur la **Figure III.17**. La variable Altot2 apparaît nettement comme étant la plus importante pour le k_{GM} du hêtre (VIP=1.58), le k_{GM} de l'aulne (VIP=1.54)et le k_{FM} de l'aulne (VIP=1.57). Concernant le k_{FM} du hêtre, la concentration en cations basiques reste la variable la plus importante (VIP=1.33), mais la VIP de l'aluminium augmente fortement (VIP=1.21) et devient la seconde variable influençant fortement le modèle.

Le processus de dégradation des litières semble donc particulièrement soumis aux variations chimiques induites par l'acidification des cours d'eau et principalement aux concentrations en aluminium total.

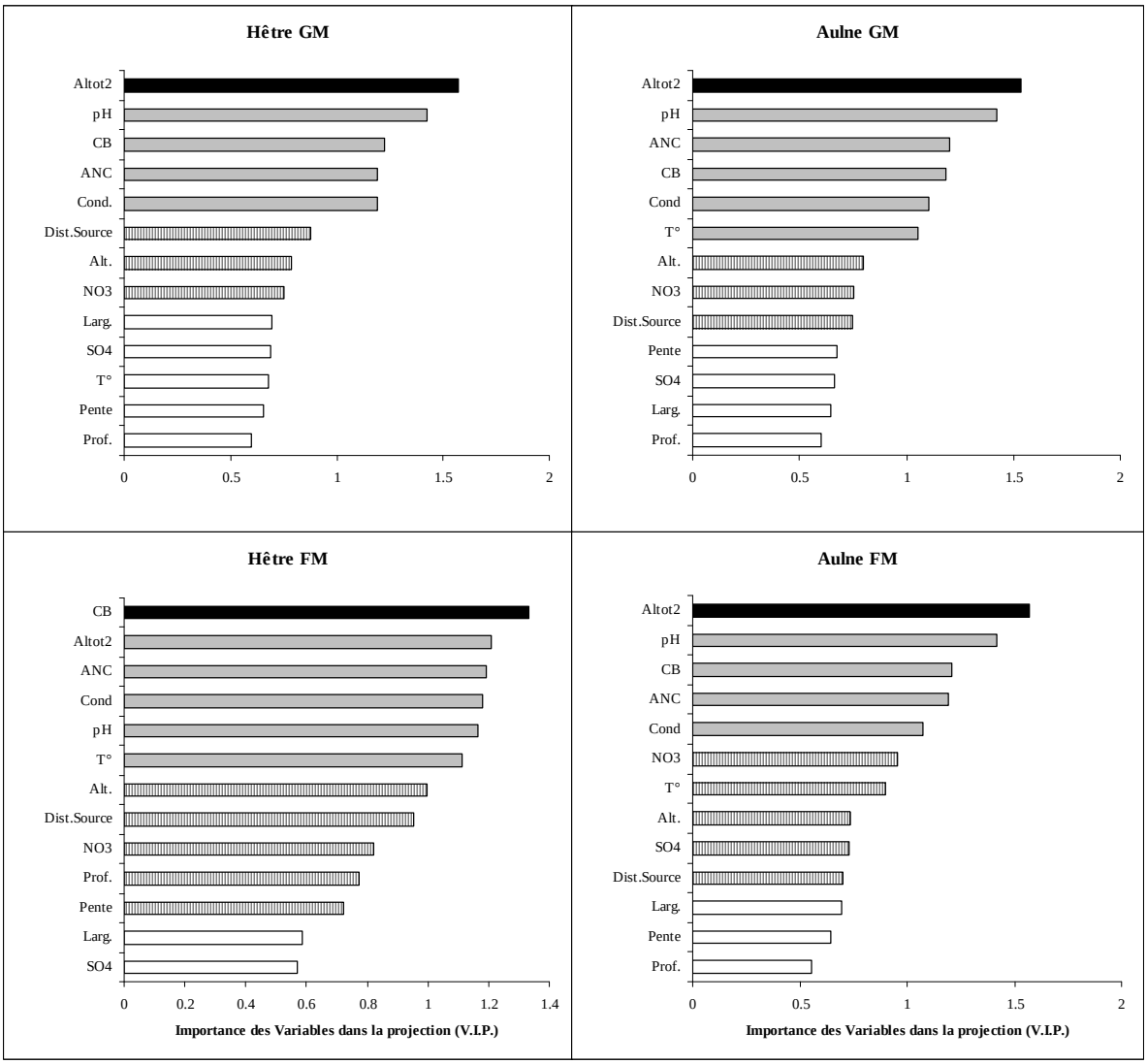


Figure III.17 : Importances des différentes variables physico-chimiques dans la projection de chaque modèle (VIP), obtenues par régression PLS après transformation de la variable Altot.

II.3. Discussion

Les analyses par régression PLS ont permis de modéliser les taux de décomposition en fonction des variables chimiques et physiques des cours d'eau, quelle que soit la nature de l'essence (faiblement ou fortement décomposable) et le mode de dégradation favorisé dans ce processus (k_{FM} : strictement microbien, k_{GM} : micro-organismes et invertébrés). Un effet mineur des caractéristiques physiques des ruisseaux a été mis en évidence par l'ensemble des modèles. Ce résultat résulte probablement de la proximité géographique et de la similarité de fascies entre les sites d'étude, particulièrement au sein de chaque ensemble géologique. Cela nous permet d'éliminer l'hypothèse d'un effet parasite caché de ces variables, pour expliquer les différences observées entre les cinétiques de décomposition des six ruisseaux. En revanche, l'impact drastique de la physico-chimie des cours d'eau est confirmé par notre analyse. Quatre variables fortement influencées par le degré d'acidification des cours d'eau ressortent de façon prépondérante de toutes les analyses. Il s'agit du pH, de l'ANC, de la concentration en cations basiques et surtout des concentrations en aluminium total. Elles apparaissent déterminantes à la fois pour construire les modèles prédictifs de la dégradation des feuilles dans les sacs GM et dans les sacs FM. En outre, toutes ces variables évoluent significativement après amendement du bassin-versant de LG et nos modélisations soutiennent la vraisemblance d'une restauration fonctionnelle dans ce ruisseau. Les concentrations en aluminium apparaissent comme étant le facteur de contrôle principal du processus de dégradation des litières, au niveau de nos sites d'étude. Ce résultat suggère que l'aluminium puisse être considéré comme une variable majeure pour expliquer les réductions de décomposition en milieu acidifié, confirmant ainsi les observations antérieures de Chamier, Sutcliffe et al. (1989) et de Dangles, Gessner et al. (2004).

III. Conclusion

Le fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin apparaît sévèrement affecté par le processus d'acidification anthropique des écosystèmes. Une forte réduction des taux de décomposition des litières a été mise en évidence dans les ruisseaux acidifiés. Cette altération fonctionnelle semble essentiellement attribuable à un effet indirect de l'acidification qui réduirait principalement l'efficacité des invertébrés déchiqueteurs. Toutefois, ces organismes détritivores paraissent réagir de façon différente en fonction de la qualité nutritive des feuilles, et un effet sous-jacent des communautés microbiennes sur l'activité des déchiqueteurs est privilégié par nos analyses.

D'autre part, les régressions PLS ont confirmé le rôle majeur des modifications physico-chimiques qui accompagnent classiquement l'acidification des cours d'eau, et en particulier celui des concentrations en aluminium. Cette variable influence négativement la vitesse de décomposition des litières et semble déterminante pour modéliser la réponse des écosystèmes, que l'activité des invertébrés soit considérée ou non dans ce processus. Hors, les effets toxiques de ce métal sur les organismes aquatiques sont bien documentés (Driscoll, Baker et al. 1980), notamment concernant les communautés de décomposeurs : bactéries, hyphomycètes et macro-invertébrés (Sutcliffe & Hildrew 1989 ; Chamier, Sutcliffe et al. 1989 ; Hall, Driscoll et al. 1985 ; Mulholland, Driscoll et al. 1992 ; Chamier & Tipping 1997). Nos résultats semblent donc mettre en exergue un effet drastique de l'acidification sur la vitesse de décomposition des litières, plus particulièrement par un contrôle indirect de l'aluminium sur l'efficacité des organismes impliqués dans ce processus fondamental.

Le rôle majeur des concentrations en aluminium permet en outre d'expliquer, le rétablissement fonctionnel observé dans le ruisseau Longfoigneux. Après amendement, ce cours d'eau présente en effet, une diminution significative de ses concentrations en aluminium, en dessous du seuil de toxicité généralement admis pour les organismes aquatiques (200 $\mu g.L^{-1}$). D'autre part, dans les cours d'eau dont l'acidité est naturelle, la toxicité de l'aluminium et des autres métaux est annihilée par complexation à la matière organique dissoute. Hors, l'une des particularités de ces écosystèmes acidifiés est que leur fonctionnement ne semble guère perturbé par l'acidité (Dangles, Malmqvist et al. 2004). Nos résultats privilégient l'hypothèse d'un rôle clé de la toxicité de l'aluminium, parmi celles

énoncées par Dangles, Malmqvist et al. (2004) Le contrôle exercé par ce métal sur la décomposition des litières, clairement mis en évidence par notre étude, pourrait permettre d'expliquer les spécificités fonctionnelles observées, à la fois dans les cours d'eau naturellement acides, dans ceux dont l'acidité résulte des dépôts atmosphériques et dans les ruisseaux acides restaurés.

Partie IV

Hyphomycètes aquatiques associés aux litières

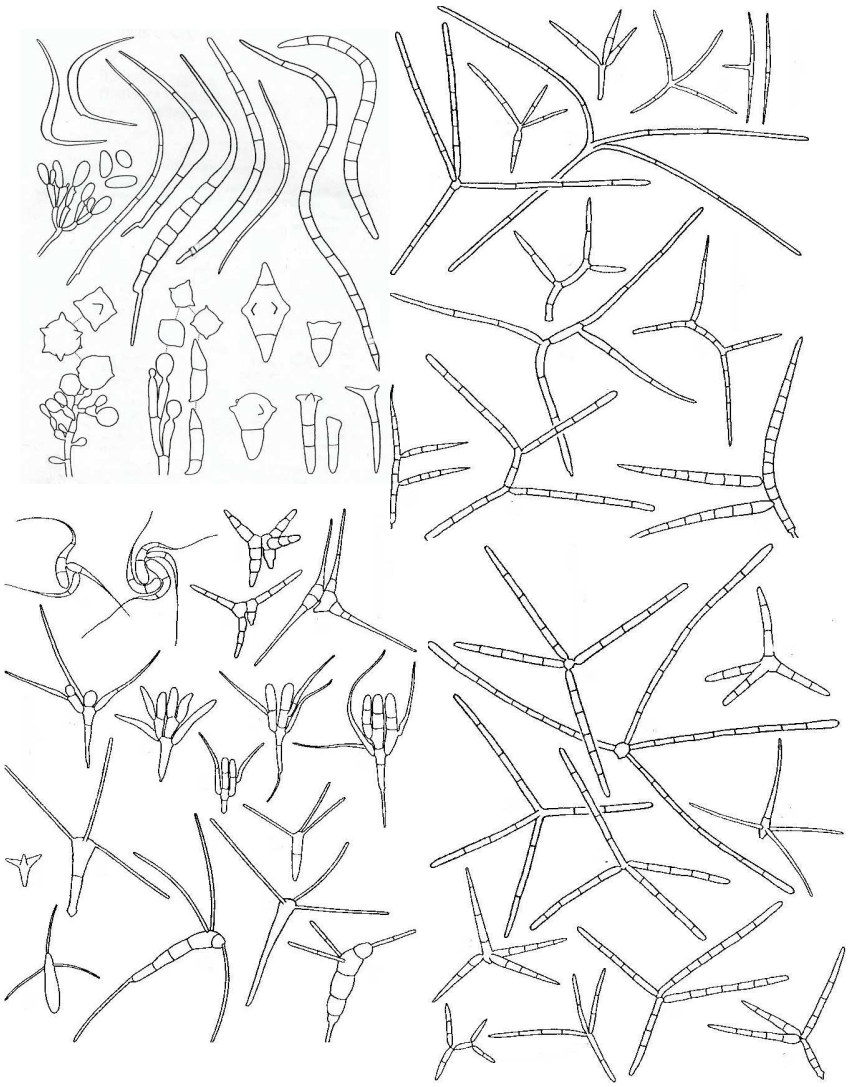


Figure IV.1 : Spores.de différentes espèces d'hyphomycètes aquatiques (*in* Gulis, Marvanova et al. 2005)

Avant-propos :

Comme nous l'avons développé précédemment, les hyphomycètes aquatiques sont des micro-organismes qui jouent un rôle fondamental dans le processus de dégradation des feuilles sénescentes. Leur contribution est plurielle, puisqu'elle résulte à la fois de leur activité directe et de leur interaction complexe avec les invertébrés déchiqueteurs. Dans cette partie nous nous attacherons donc à décrire les communautés fongiques des différents ruisseaux et c'est avec une attention particulière que nous analyserons les relations pouvant exister entre ce compartiment et les processus fonctionnels évalués précédemment. Toutefois, la décomposition rapide et sous-estimée des feuilles d'aulnes au cours de l'AN1, nous a contraint à limiter très fortement les analyses fongiques dans les ruisseaux neutres pour cette essence. Compte tenu de ce manque de matériel biologique, de la dominance des feuilles de hêtre au niveau des apports de litière dans les cours d'eau vosgiens de tête de bassin, de l'importance des interactions champignons/invertébrés et du caractère chronophage des différentes analyses, nous avons choisi de privilégier l'étude des hyphomycètes aquatiques associés aux feuilles de hêtre dans les sacs GM.

I. Matériels et méthodes :

Les analyses quantitatives et qualitatives des communautés d'hyphomycètes aquatiques associées aux litières ont été réalisées au cours des deux expériences de décomposition (AN1 et AN2) présentées précédemment et dans les six sites d'étude (LM, BE, GS, TH, LG et WA). A chaque date de prélèvement, quatre réplicats de chaque type de filet et de chaque essence furent collectés, afin de déterminer les cinétiques de perte de masse foliaire dans chacun des cours d'eau (*Partie III*). Parallèlement, les feuilles de hêtre des sacs GM ont été utilisées pour l'analyse des communautés fongiques associées aux litières. Ainsi, à chaque campagne d'échantillonnage et pour chacun des six ruisseaux, cinq feuilles de hêtre ont été aléatoirement sélectionnées dans chaque paquet GM. Elles furent ensuite soigneusement rincées avec de l'eau de leur ruisseau respectif et deux disques contigus de 12 mm de diamètre ont été découpés sur chaque surface foliaire à l'aide d'emporte-pièce, en évitant la nervure centrale. Ainsi parmi les dix disques produits à partir de chaque sac de feuilles, cinq d'entre eux ont été immédiatement placés dans des pochettes plastiques « zip » et congelés à –80°C, en vue de l'évaluation ultérieure des biomasses fongiques. Les cinq autres ont été utilisés pour induire des sporulations, afin d'analyser les productions conidiennes et les assemblages d'espèces (**Figure IV.2**).

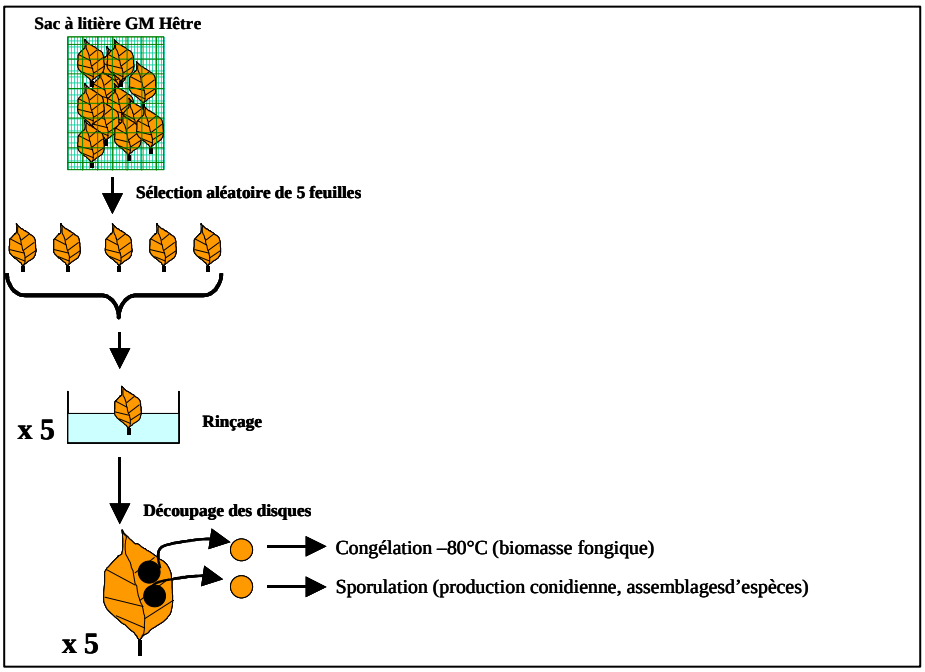


Figure IV.2 : Représentation schématique du traitement des filets GM contenant des feuilles de hêtre, en vue des analyses fongiques.

Toutefois, la structure des feuilles de hêtre étant très dégradée dans TH au cours de l'AN1 après 123 jours d'immersion, les disques n'ont pas pu être découpés et consécutivement les analyses fongiques n'ont pas été réalisées pour cette dernière date, dans ce cours d'eau.

I.1. Biomasse fongique

Les biomasses d'hyphomycètes aquatiques se développant sur les litières de hêtre ont été déterminées par la méthode de dosage de l'ergostérol (Gessner, Bärlocher et al. 2003). Cette molécule indicatrice (**Figure IV.3**) est un stérol constitutif de la membrane des hyphomycètes aquatiques et des autres champignons supérieurs. Elle est présente en concentration relativement constante dans ces organismes, et est absente chez les plantes vasculaires, chez les Chytridiomycetes, chez les Oomycètes, ainsi que chez les autres champignons « inférieurs ». Ce stérol présente en outre la particularité de posséder une voie d'absorption unique dans l'ultraviolet (avec un maximum à 282 nm), permettant sa quantification par chromatographie liquide à haute pression (HPLC). Ces différentes caractéristiques font du dosage de l'ergostérol l'une des techniques les plus communément utilisée pour quantifier les biomasses d'hyphomycètes aquatiques (Gessner, Bärlocher et al. 2003).

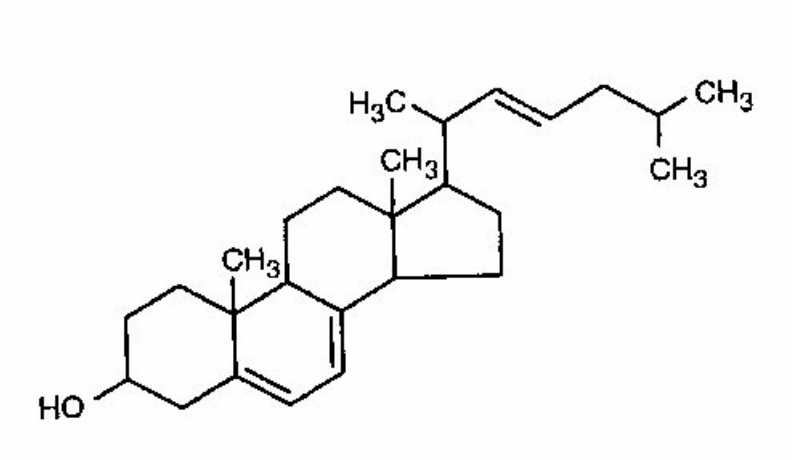


Figure IV.3 : Représentation de la structure chimique de la molécule d'ergostérol (d'après Gessner, Bärlocher et al. 2003).

Au cours de notre étude, la méthode décrite par Gessner & Schmitt (1996) a été utilisée et légèrement modifiée (en utilisant un autre type de cartouche de purification) afin de faciliter et de réduire le temps de manipulation (Lecerf 2005). Initialement, les 5 disques

congelés de chaque paquet de feuilles ont été lyophilisés puis pesés à 0,1 mg près, avant la procédure d'extraction de l'ergostérol. Celle-ci s'effectue tout d'abord par saponification des stérols, en immergeant les disques dans un mélange méthanol-hydroxyde de potassium (5 mL) durant 30 minutes à 80°C. La solution est ensuite acidifiée (1 mL HCl 0,65N) et un aliquot de 3 mL est purifié par gravitation sur des cartouches SPE (Waters Oasis HLB 60 mg 3cc). Après séchage des colonnes, l'ergostérol est récupéré par ajout de 1,4 mL d'isopropanol. Enfin, la teneur en ergostérol de l'extrait est dosé par HPLC (injection : 10 µL ; détection : 282 nm ; flux : 1,4 mL/min ; température : 33°C). Les biomasses fongiques associées aux litières ont été exprimées en masse d'ergostérol par MSSC de feuille.

I.2. Production conidienne et structure des communautés fongiques

L'analyse des productions de spores (sporulations) obtenues à partir de litières immergées dans des cours d'eau, est une méthode performante pour évaluer la capacité reproductive, la composition et la diversité des communautés fongiques (Gessner, Bärlocher et Chauvet, 2003). En effet, la plupart des espèces produisent des spores de formes caractéristiques qui permettent leur identification par simple observation visuelle, sans nécessité de mise en culture. En outre, on considère généralement que la production de spores des différentes espèces d'hyphomycètes aquatiques est corrélée à leur activité, et donc que leur taux de sporulation reflète leur implication dans le processus de décomposition des litières auxquelles elles sont associées (Gessner, Bärlocher et al. 2003). Ainsi, à chaque date de prélèvement, cinq des dix disques de feuilles fraîchement découpés dans chacun des filets, ont été utilisés pour induire des sporulations. Ils furent pour cela, immédiatement immergés dans des erlenmeyers contenant 25 mL d'eau de leur ruisseau d'origine, préalablement débarrassée de toute fraction de mycélium et de spores par filtration (filtres de fibre de verre de porosité 0.7 µm - Whatman GF/F), puis placés sous agitation orbitale (100 rpm) durant 48 heures à 10°C. Après incubation, les sporulations ont été individuellement transvasées sans les disques, dans des tubes à centrifuger de 50 mL. Les rondelles de feuilles et les parois des Erlenmeyers ont ensuite été rincées à l'eau distillée (3 x 2 mL) afin de déloger les conidies résiduelles. Les eaux de rinçage ont été combinées aux solutions de spores, 2 mL de formol (37 %) ont été ajoutés pour fixer les sporulations et le volume fut ajusté à 35 mL avec de l'eau distillée. Les tubes ont été conservés à l'obscurité jusqu'à analyse. En outre, les disques de feuille ont été séchés (105°C, 48h), pesés à 0,1 mg près et leur MSSC a été déterminée.

Ultérieurement, chaque suspension conidienne a été transférée dans des béchers avec 1 mL d'une solution de Triton X-100 (0,5%) et placée sous agitation magnétique pendant 10 minutes. Un aliquot (4-8 mL) a ensuite été prélevé et filtré sur membrane de cellulose (diamètre : 25 mm, porosité : 5 µm). Les spores ont alors été observées au microscope optique, après coloration à l'aide d'une solution de bleu tripan (0,1% dans de l'acide lactique) et montage du filtre entre lame et lamelle. Les spores de chaque espèce furent ainsi déterminées par leur forme (Chauvet 1989; Gulis, Marvanova et al. 2005) et comptées en scannant la totalité de la surface de chaque filtre. Enfin, les taux de sporulation (conidie.mg $MSSC^{-1}$.$jours^{-1}$) associés à chaque sac de feuilles prélevé ont été calculés en globalité et pour chaque espèce identifiée.

I.3. Analyses des données

Au cours de chaque période d'étude, les biomasses, les productions conidiennes ainsi que les richesses spécifiques d'hyphomycètes aquatiques, observées au sein de chacun des six ruisseaux ont été calculées, puis comparées en réalisant une ANOVA à deux champs, suivie d'un test posthoc de Tukey et en considérant les différences comme significatives lorsque $P<0,05$. En outre, les évolutions post-amendement ont été évaluées en opérant une ANOVA à un champ et en considérant chaque cours d'eau lors de chaque période d'étude, comme une entité propre. Les 12 ruisseaux ont ensuite été comparés en utilisant un test posthoc de Tukey (différences significatives pour $P<0,05$). Les variables qui le nécessitaient ont été log-transformées afin de respecter les conditions d'homoscédacité.

Une analyse **NMDS** (Non-metric multidimentional scaling) a été réalisée afin d'appréhender les différences existant entre les assemblages d'espèces des différents ruisseaux (SPSS 12.0 for Windows). Cette méthode d'ordination est une procédure robuste pour l'analyse des données écologiques (Minchin 1987). La matrice de calcul a été réalisée en utilisant le coefficient de **Bray-Curtis**, afin de quantifier les dissimilitudes entre sites d'étude, basées à la fois sur l'abondance et l'occurrence des taxons (Clarke & Warwick 1994). L'analyse NMDS s'efforce de maximiser l'ajustement entre les dissimilitudes mesurées et la distance entre les points projetés sur un plan, comprenant un nombre de dimensions prédéfinies (Legendre & Legendre 1998; Legendre & Marti 1999). La robustesse de la représentation est estimée à partir d'une fonction de **stress** qui varie entre **0 et 1**, les valeurs proches de 0 indiquant un bon ajustement. En utilisant les coordonnées de chaque site sur chaque dimension spatiale, les axes des représentations NMDS ont été corrélés (corrélation de

Spearman) aux différents paramètres physico-chimiques mesurés, afin d'identifier les variables potentiellement explicatives (Hawkins, Hogue et al. 1997).

En outre, des régressions PLS (pour plus de détail sur ce type d'analyse, voir Partie III) ont été réalisées afin d'évaluer les facteurs physico-chimiques influençant le plus la biomasse, la production conidienne et la diversité des hyphomycètes aquatiques dans les ruisseaux. Le type de relation existant avec le ou les paramètres de contrôle les plus importants de chaque modèle, a été exploré plus finement à l'aide du logiciel Tablecurve (version v1.11, Jandel Scientific).

Enfin, une analyse par régression PLS a également été utilisée pour déterminer les facteurs fongiques contrôlant le plus fortement les taux de décomposition des feuilles de hêtre, parmi les variables suivantes : biomasse moyenne, biomasse maximale, production moyenne de spore, production maximale de spore, production conidienne moyenne de chaque espèce, richesse taxonomique moyenne et richesse taxonomique totale (nombre total d'espèces apparaissant au cours du processus de décomposition dans chaque cours d'eau). Dans un second temps, les variables désignées comme les plus importantes par l'analyse PLS, ont été sélectionnées pour tenter de modéliser les taux de décomposition des litières de hêtre, à l'aide d'une régression pas à pas (logiciel MINITAB, version 14, *MINITAB* 2004).

Toutes les régressions PLS ont été réalisées à l'aide du logiciel SIMCA-P 9.0 (Umetrics AB). Les variables qui le nécessitaient ont été log-transformées pour s'approcher des conditions de normalité, en accord avec le test de Kolmogorov-Smirnov. Enfin, quelle que soit l'analyse effectuée, les richesses taxonomiques utilisées ont été calculées en excluant les espèces indéterminées.

II. Résultats

II.1. Biomasse fongique

L'évolution temporelle des quantités d'ergostérol associées aux feuilles de hêtre immergées dans les six cours d'eau au cours de l'AN1, est présentée sur la **Figure IV.4** et les quantités moyennes calculées sur l'ensemble de cette expérience de décomposition sont exposées pour chaque ruisseau sur la **Figure IV.5**.

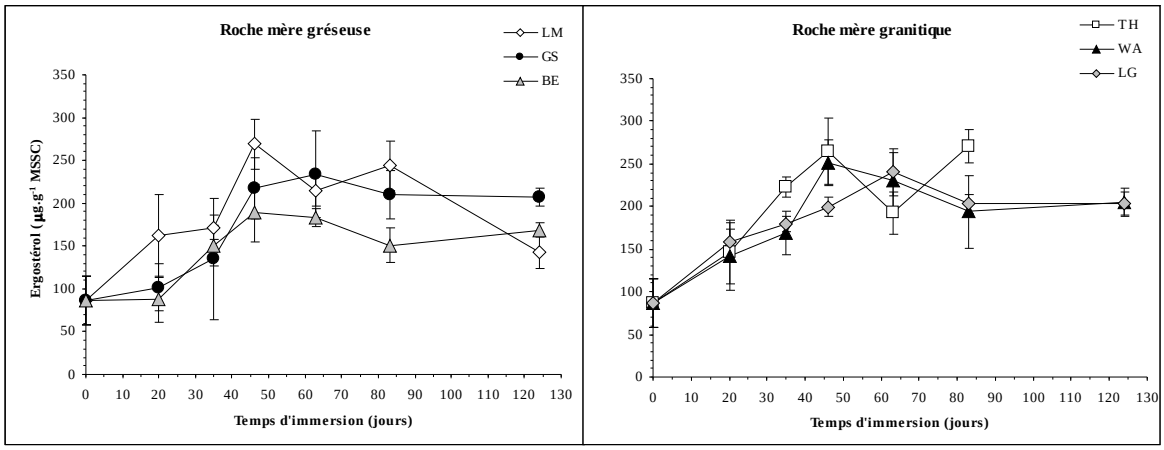


Figure IV.4 : Evolution temporelle de la quantité d'ergostérol présente dans les feuilles de hêtre des sacs GM, au cours de l'expérience de décomposition de l'AN1. Les différents figurés représentent à chaque date, la quantité moyenne mesurée sur les quatre réplicats ± écart-type, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant fut ultérieurement amendé.

Les résultats de l'ANOVA montrent un effet du temps d'immersion, de l'identité des ruisseaux et de l'intéraction « Temps x Ruisseaux » (**Tableau IV.1**). Initialement, les feuilles sèches contiennent une quantité relativement importante d'ergostérol, de 86,8 ± 28,0 $\mu g.g^{-1}$ MSSC à t_0. Cette teneur augmente significativement dans tous les cours d'eau (Test de Tukey, $P<0,05$) après 35 jours d'immersion et atteint un maximum entre 46 et 63 jours. Cependant, la présence d'un pic classique n'est pas clairement mise en évidence, les concentrations restant relativement importantes après 63 jours (>140 $\mu g.g^{-1}$ MSSC), excepté dans LM.

Tableau IV.1 : Résultat de l'ANOVA réalisée sur les quantités d'ergostérol mesurées dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition de l'AN1.

Effets	F	*P*
Temps	38.73	< 0,001
Ruisseaux	12.32	< 0,001
Intéraction	2.36	< 0,01

Les cinétiques des différents ruisseaux sont très proches les unes des autres, et seul le cours d'eau BE se distingue significativement des deux témoins LM et TH, lors du prélèvement réalisé après 83 jours d'exposition (test de Tukey, $P<0,05$). En outre, les teneurs moyennes évaluées sur l'ensemble de l'expérience de décomposition sont légèrement plus élevées dans les ruisseaux neutres (200,6 $\mu g.g^{-1}$ MSSC dans LM et 219,5 $\mu g.g^{-1}$ MSSC dans TH), mais ne se différencient significativement (**Figure IV.5**) que du ruisseau acide BE (155,2 $\mu g.g^{-1}$ MSSC ; ANOVA, $P<0,05$).

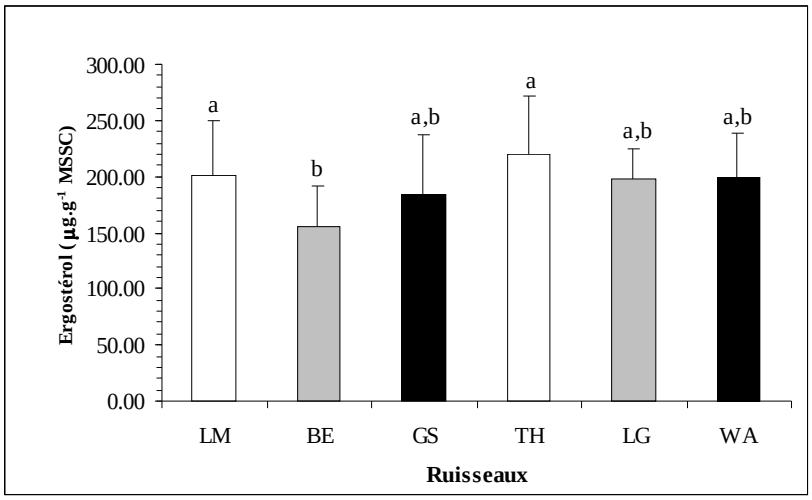


Figure IV.5 : Concentration moyenne d'ergostérol (+ écart-type) mesurée dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition pré-amendement (AN1). En blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant fut ultérieurement amendé. Des lettrines différentes indiquent des différences significatives entre ruisseaux (ANOVA, test posthoc de Tukey, $P<0,05$).

Si l'on observe l'évolution temporelle des quantités d'ergostérol associées aux feuilles de hêtre dans les six cours d'eau au cours de l'AN2 (**Figure IV.6**) ainsi que les quantités moyennes mesurées dans chaque ruisseau sur l'ensemble de cette expérience de décomposition (**Figure IV.7**), les résultats sont sensiblement identiques à ceux de l'AN1. En effet, bien que les pics d'ergostérol apparaissent beaucoup plus marqués et plus précoces que

durant la période d'étude pré-chaulage, les cinétiques des différents ruisseaux restent très proches les unes des autres et aucune différence significative n'est mise en évidence, entre les six ruisseaux à chaque date de prélèvement (**Tableau IV.2**).

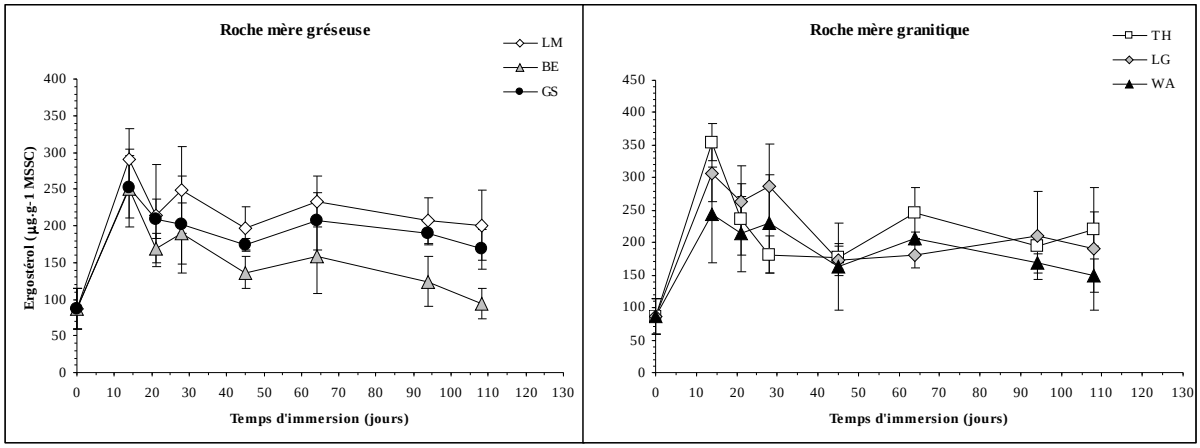


Figure IV.6: Evolution temporelle de la quantité d'ergostérol présente dans les feuilles de hêtre des sacs GM, au cours de l'expérience de décomposition de l'AN2. Les différents figurés représentent la quantité moyenne mesurée sur les quatre réplicats ± écart-type, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé.

Tableau IV.2 : Résultat de l'ANOVA réalisée sur les quantités d'ergostérol mesurées dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition de l'AN2.

Effets	**F**	***P***
Temps	10.31	< 0,001
Ruisseaux	17.97	< 0,001
Intéraction	1.07	n.s.

D'autre part, les concentrations moyennes en ergostérol mesurées dans les ruisseaux neutres (227,2 µg.g^{-1} MSSC dans LM et 229,9 µg.g^{-1} MSSC dans TH), demeurent uniquement différentes de celles du cours d'eau amendé BE (160,6 µg.g^{-1} MSSC ; ANOVA, test posthoc de Tukey, P<0,05). Ce dernier se distingue également de l'autre ruisseau traité LG (test de Tukey, P<0,05) qui présente la concentration moyenne la plus forte en ergostérol (230,4 µg.g^{-1} MSSC), au cours de cette expérience post-chaulage (**Figure IV.7**). Cette différence significative entre BE et LG est la seule évolution marquée, observable au cours de l'AN 2.

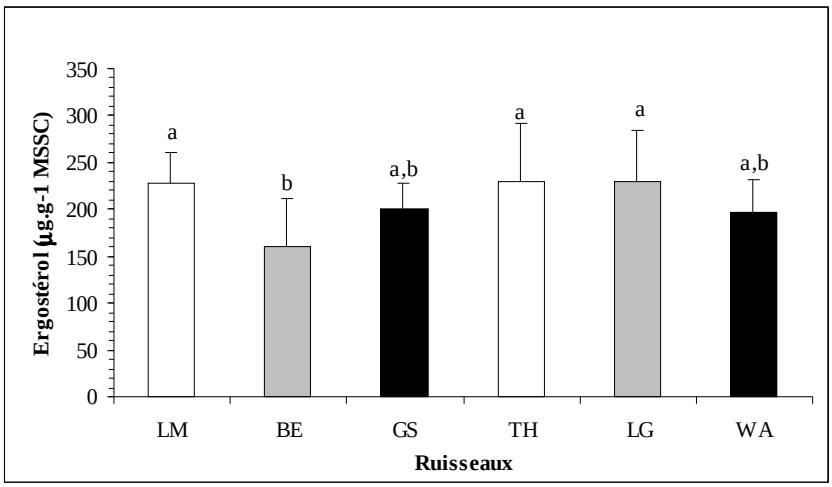


Figure IV.7 : Concentration moyenne d'ergostérol (+ écart-type) mesurée dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition post-amendement (AN2). En blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé. Des lettrines différentes indiquent des différences significatives entre ruisseaux (ANOVA, test posthoc de Tukey, $P<0,05$).

Enfin, aucune différence significative n'est perceptible, lorsque l'on compare pour chaque ruisseau, les concentrations moyennes en ergostérol évaluées au cours des deux périodes d'étude (ANOVA, test de Tukey, $P>0,99$).

II.2. Production conidienne

Quelle que soit la période d'étude considérée, aucune spore n'a été observée à t_0 après incubation de disques de litière sèche. Au cours de l'AN1 (**Figure IV.8** gauche) les productions conidiennes augmentent rapidement dans LM, dès 23 jours d'immersion (404,7 spores.mg MSSC^{-1}.jours^{-1}) et atteignent un pic après 46 jours d'exposition dans ce ruisseau (658,7 spores.mg MSSC^{-1}.jours^{-1})

Tableau IV.3 : Résultat de l'ANOVA réalisée sur les productions conidiennes mesurées dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition de l'AN1.

Effets	F	*P*
Temps	12.59	< 0,001
Ruisseaux	95.61	< 0,001
Intéraction	10.15	< 0,001

LM présente des taux de sporulation nettement supérieurs et significativement différents de ceux des autres ruisseaux, durant la quasi-totalité de cette expérience de décomposition (ANOVA, test de Tukey, $P<0,05$) et plus précisément à T_{23}, T_{35}, T_{46} et $T_{83.}$ Les productions conidiennes dans LM ne deviennent inférieures à celles des ruisseaux acides qu'à la dernière date de prélèvement, où elles chutent fortement.

L'autre témoin neutre TH ne se distingue des ruisseaux acides à aucune date et présente un pic de sporulation nettement plus faible (44,5 spores.mg $MSSC^{-1}$.$jours^{-1}$), après 63 jours d'immersion. Les productions conidiennes demeurent très faibles jusqu'à 83 jours d'immersion (pas plus de 20,1 spores.mg $MSSC^{-1}$.$jours^{-1}$) dans tous les ruisseaux acides et ne commencent à augmenter qu'après 123 jours d'exposition, à la fin de l'expérience. Ainsi, le taux de sporulation moyen mesuré dans LM au cours de l'AN1 (258,5 spores.mg $MSSC^{-1}$.$jours^{-1}$) est significativement différent (ANOVA, posthoc de Tukey, $P<0,001$) des faibles productions moyennes évaluées dans les cinq autres cours d'eau (ne dépassant pas 22,1 spores.mg $MSSC^{-1}$.$jours^{-1}$ dans le témoin acide GS) (**Figure IV.9** gauche).

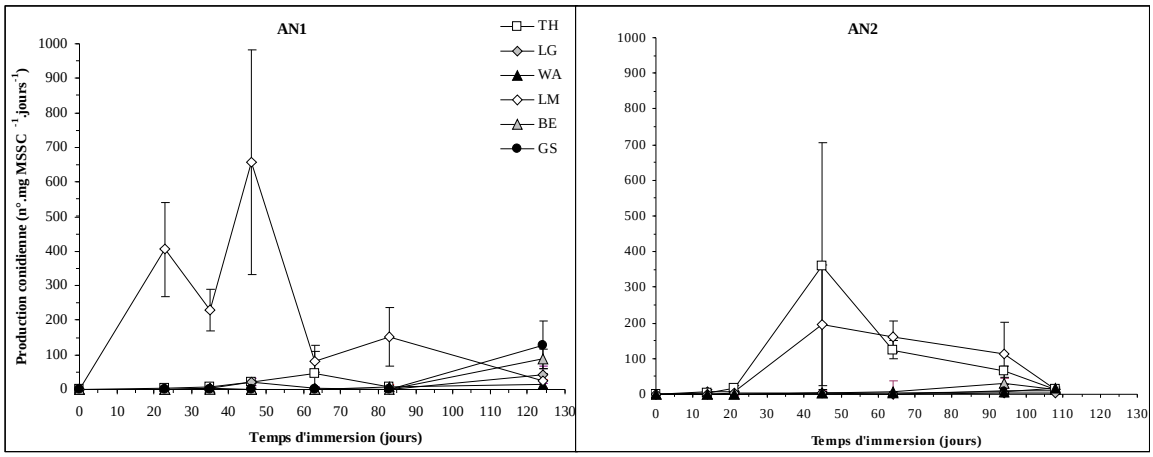


Figure IV.8 : Evolution temporelle des productions conidiennes associées au feuilles de hêtre immergées dans les six ruisseaux, au cours de l'AN1 (à gauche) et de l'AN2 (à droite). Les différents figurés représentent les productions moyennes estimées à chaque date sur 4 réplicats ± écart-type, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude.

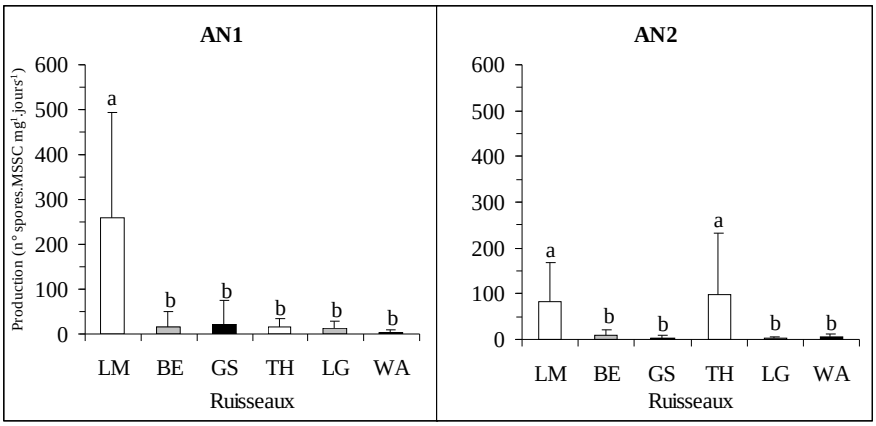


Figure IV.9 : Taux de sporulation moyen mesurés dans les six ruisseaux au cours de chaque période d'étude (à gauche : AN1 et à droite : AN2). Les différents figurés représentent les productions conidiennes moyennes de chaque cours d'eau + écart-type, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude. Sur chaque graphique, des lettrines différentes indiquent des différences significatives (ANOVA, posthoc de Tukey, $P<0,05$).

Durant la seconde période d'étude qui a succédé aux amendements des bassin-versants de BE et LG (AN2), les résultats ne diffèrent légèrement que dans les ruisseaux témoins neutres (**Figure IV.8** droite). En effet, TH présente des taux de sporulation plus forts qu'au cours de l'AN1 et un pic synchrone à celui de LM, après 45 jours d'immersion (194,4 spores.mg MSSC^{-1}.jours^{-1} dans LM et 359,5 spores.mg MSSC^{-1}.jours^{-1} dans TH). Les productions conidiennes associées aux feuilles de hêtre de ces deux ruisseaux neutres, sont supérieures et significativement différentes de celles des quatre ruisseaux acides, de 21 à 94 jours d'immersion (ANOVA, posthoc de Tukey, $P<0,05$).

Tableau IV.4 : Résultat de l'ANOVA réalisée sur les productions conidiennes mesurées dans les six ruisseaux au cours de l'expérience de décomposition de l'AN2.

Effets	**F**	***P***
Temps	5.64	< 0,001
Ruisseaux	7.63	< 0,001
Intéraction	2.75	< 0,001

D'une façon similaire à ce qui avait été observé dans LM au cours de l'AN1, les productions chutent fortement dans les deux cours d'eau neutres, à la dernière date de l'expérience post-amendement (après 108 jours d'exposition). Les taux de sporulation moyens exprimés dans ces deux ruisseaux (82,2 spores.mg MSSC^{-1}.jours^{-1} dans LM et 97,0 spores.mg MSSC^{-1}.jours^{-1} dans TH) sont significativement différents de ceux mesurés dans GS, BE, WA et LG (ne dépassant pas 9,0 spores.mg MSSC^{-1}.jours^{-1} dans BE) (**Figure IV.9** droite). En

outre, les productions conidiennes moyennes mesurées dans les quatre ruisseaux acides ne se distinguent pas les unes des autres, en dépit des amendements. Enfin, la comparaison des deux périodes d'étude ne révèle aucune différence significative (ANOVA, posthoc de Tukey, $P>0,72$), quel que soit le ruisseau considéré.

II.3. Assemblages d'espèces et diversité des hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre

Les trois analyses NMDS réalisées (**Figures IV.10, IV.11 et IV.12**) révèlent de faibles valeurs de stress qui témoignent de la forte robustesse des représentations. Celle obtenue à partir des sporulations de l'AN1 (**Figure IV.10**) montre une ségrégation nette des cours d'eau, dévoilant ainsi des différences importantes entre leurs assemblages d'espèces. La position des ruisseaux suivant l'axe 1 est fortement corrélée (corrélation de Spearman, $P<0,05$) au pH (r=0,89), à l'ANC (r = 0,89) et aux concentrations en aluminium (r = -0,89). Cette dimension sépare clairement les cours d'eau acides (à gauche) et les cours d'eau neutres (à droite). L'axe 2 est quant à lui corrélé aux concentrations en sulfates (r = 0.83) et permet de discriminer nettement, les ruisseaux drainant des roches mères granitiques (en bas) et ceux s'écoulant sur substrat gréseux (en haut). Cette configuration est très proche de celle de l'ACP réalisée sur la physico-chimie des cours d'eau, durant cette même période (*cf.* Partie II, Figure II.12).

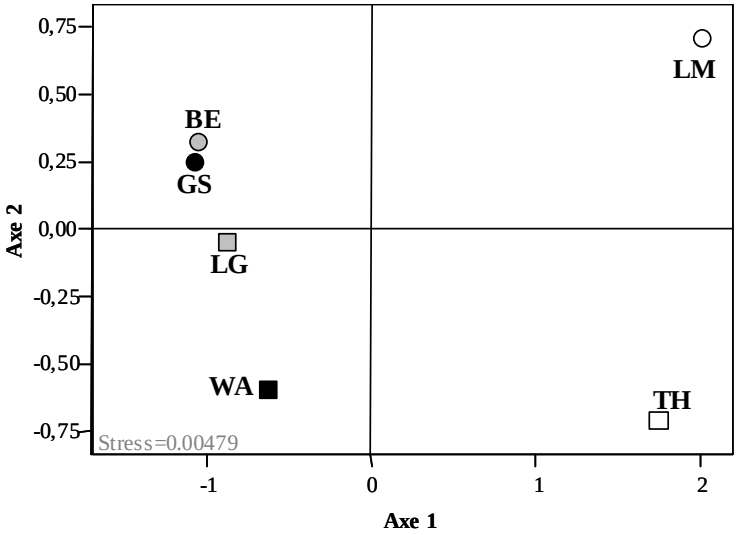


Figure IV.10 : Ordination NMDS des assemblages d'hyphomycètes aquatiques associés aux feuilles de hêtre en décomposition, dans les six ruisseaux au cours de l'AN1 (basée sur les taux moyens de sporulation de chaque espèce). Les figurés ronds représentent les ruisseaux drainant des bassin-versants gréseux et ceux de forme carrée les ruisseaux s'écoulant sur granite, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant fut ultérieurement amendé.

L'analyse effectuée sur les sporulations de la période post-amendement (**Figure IV.11**) produit une configuration légèrement différente de celle de l'AN1. Les ruisseaux semblent toujours se répartir en fonction de leur statut acido-basique suivant l'axe 1 qui est essentiellement corrélé aux concentrations en aluminium (r = -0,89). En revanche, l'axe 2 n'est corrélé à aucun paramètre physico-chimique et ne semble plus mettre en évidence la nature de la roche mère des ruisseaux. Il permet toutefois, de discriminer le ruisseau LG, dont le bassin-versant a été amendé. Ce dernier adopte une position originale, en marge des autres ruisseaux acides. Ainsi, les assemblages d'hyphomycètes aquatiques associés aux feuilles de hêtre dans LG, semblent adopter une structure particulière qui les différencient de ceux des trois autres cours d'eau acides.

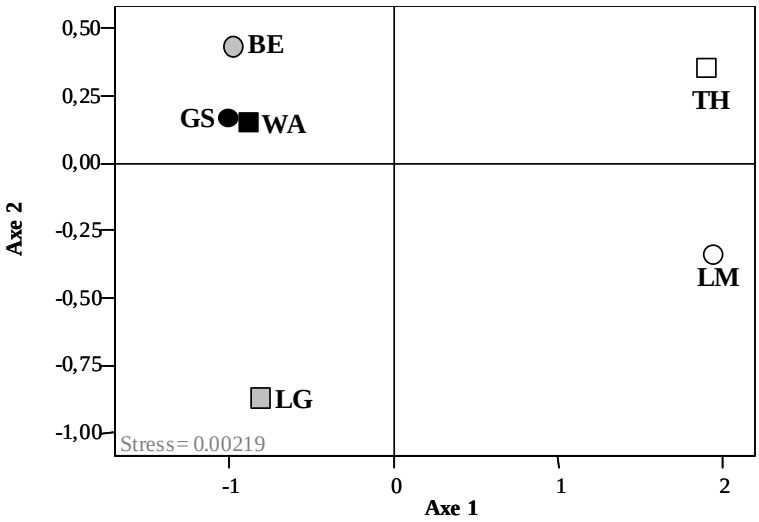


Figure IV.11 : Ordination NMDS des assemblages d'hyphomycètes aquatiques associés aux feuilles de hêtre en décomposition, dans les six ruisseaux au cours de l'AN2 (basée sur les taux moyens de sporulation de chaque espèce). Les figurés ronds représentent les ruisseaux drainant des bassin-versants gréseux et ceux de forme carrée les ruisseaux s'écoulant sur granite, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé.

Cette observation est confirmée par l'analyse combinée des deux périodes d'étude (**Figure IV.12**). En effet, la représentation obtenue permet de discerner trois ensembles distincts de cours d'eau, sur la base de leur assemblage d'espèce. Le premier regroupe les témoins neutres appréhendés au cours des deux périodes d'étude (partie droite de la représentation). Le second (partie gauche du graphique) rassemble les ruisseaux acides BE, GS et WA évalués au cours des deux expériences de décomposition, ainsi que le ruisseaux LG avant amendement de son bassin-versant (LG1). Enfin, le dernier ensemble est composé d'un seul cours d'eau et individualise plus précisément le ruisseau LG, évalué après les épandages

(LG2). La position des ruisseaux suivant l'axe 1 est fortement corrélée aux concentrations en aluminium (r = -0,97), ainsi qu'au pH (r = 0,94) et à l'ANC (r = 0,94). Cette dimension permet de séparer principalement les témoins neutres, cantonnés à la partie droite du graphique, et les ruisseaux acides positionnés à gauche. L'axe 2 n'est corrélé à aucun paramètre physico-chimique, mais semble cependant discriminer nettement les communautés fongiques associées aux feuilles de hêtre immergées dans LG après amendement (LG2). La position de LG2 s'y distingue à la fois de celle des trois autres ruisseaux acides quelle que soit la période d'étude considérée, et de la position qu'il adoptait lui-même avant les amendements (LG1).

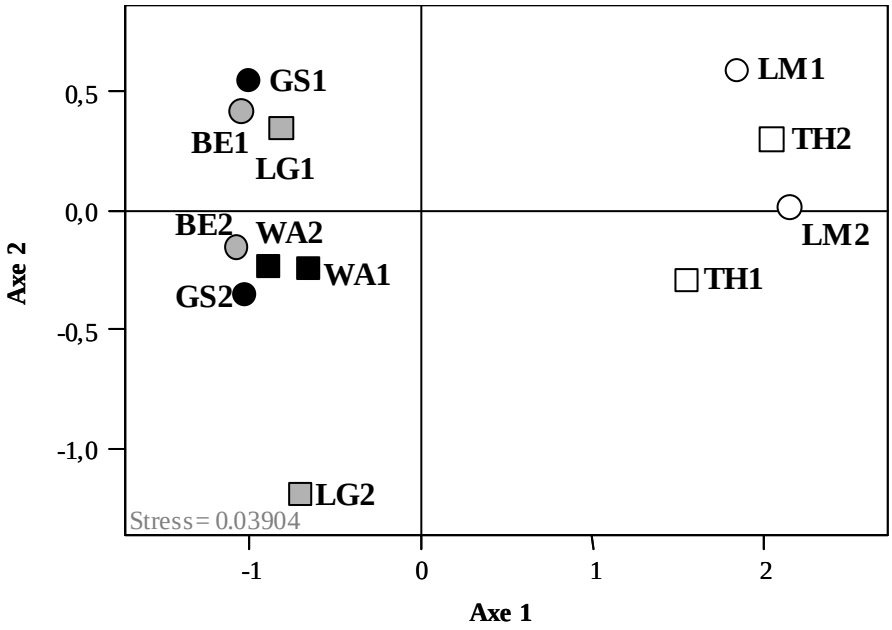


Figure IV.12 : Ordination NMDS des assemblages d'hyphomycètes aquatiques associés aux feuilles de hêtre en décomposition, dans les six ruisseaux au cours de chaque période d'étude (basée sur les taux moyens de sporulation de chaque espèce). Le chiffre "1" succédant les initiales de chaque ruisseau correspond aux données de l'étude pré-chaulage et le chiffre "2" à celles de la période post-amendement. Les figurés ronds représentent les ruisseaux drainant des bassin-versants gréseux et ceux de forme carrée les ruisseaux s'écoulant sur granite, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont la bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude.

Un examen de la diversité taxonomique des hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre, dans les différents ruisseaux et au cours des deux périodes d'étude, permet d'appréhender plus finement les différences mises en évidence par les analyses NMDS. Quelle que soit la période d'étude, l'évolution temporelle de la richesse spécifique des

hyphomycetes aquatiques, montre notamment des dissimilitudes importantes entre les ruisseaux neutres et les ruisseaux acides (**Figure IV.13**).

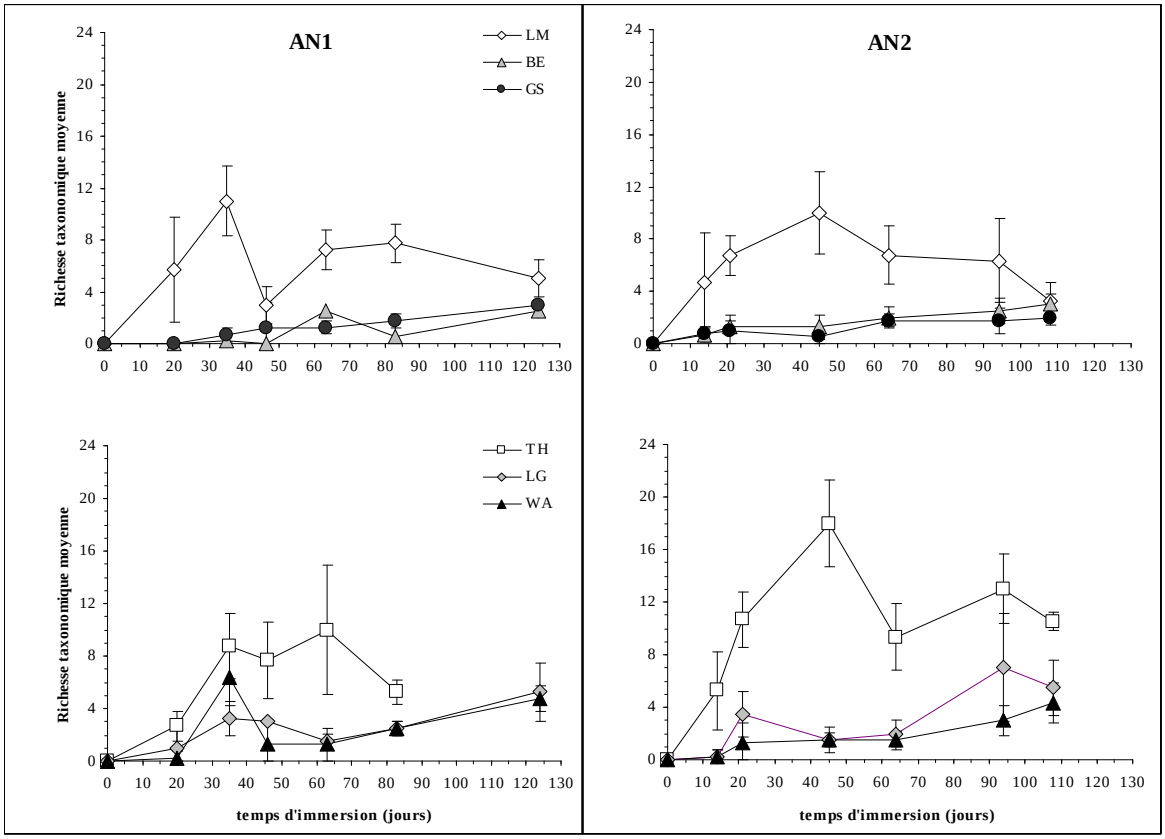


Figure IV.13 : Evolution temporelle de la richesse spécifique des hyphomycetes aquatiques associés aux litières de hêtre immergées dans les six sites d'étude. Les graphiques situés à gauche représentent les résultats de la période précédent les épandages (AN1) et ceux de droite, les résultats de la période post-chaulage (AN2), avec en haut les ruisseaux s'écoulant sur grès et en bas ceux drainant des bassin-versants granitiques. Les figurés blancs symbolisent les cours d'eau neutres, les noirs représentent les témoins acides et les gris les cours d'eau acides amendés entre les deux périodes d'étude.

Tableau IV.5 : Résultats des ANOVA à deux champs réalisées sur l'évolution des richesses fongiques dans les 6 ruisseaux, au cours de la période précédant les amendements (AN1) et de celle leur succédant (AN2).

Période d'étude	Effets	F	*P*
	Temps	14,64	< 0,001
AN1	Ruisseaux	67,56	< 0,001
	Intéraction	4,40	< 0,001
	Temps	15,89	< 0,001
AN2	Ruisseaux	62,71	< 0,001
	Intéraction	3,03	< 0,001

Les ANOVA réalisées sur chaque période d'étude révèlent un effet important de l'identité des ruisseaux (**Tableau IV.5**). Le nombre moyen d'espèces associées aux feuilles de hêtre augmente rapidement dans les ruisseaux neutres, atteint un pic entre 30 et 60 jours d'immersion et diminue progressivement en fin de décomposition. Les cinétiques de LM et TH ne montrent aucune différence significative entre elles. En revanche quelle que soit la période d'étude considérée, les quatre cours d'eau acides présentent globalement des richesses spécifiques moyennes beaucoup plus faibles, qui se distinguent de celles de leur témoin neutre sur la quasi-totalité des temps d'immersion (ANOVA, posthoc de Tukey, P<0,05) et qui augmentent principalement en fin d'expérience. Ces quatre ruisseaux acides ne se distinguent pas les uns des autres, et ce, quelle que soit la date de prélèvement (ANOVA, posthoc de Tukey, P>0,05).

En outre, la diversité moyenne des hyphomycètes évaluée dans chaque ruisseau, sur la totalité de chaque expérience de décomposition, montre des différences significatives entre les témoins neutres et les ruisseaux acides (**Figure IV.14**), mais aucune dissemblance n'est observable pour chaque cours d'eau, d'une période d'étude à l'autre (ANOVA, posthoc de Tukey, *P*>0,21).

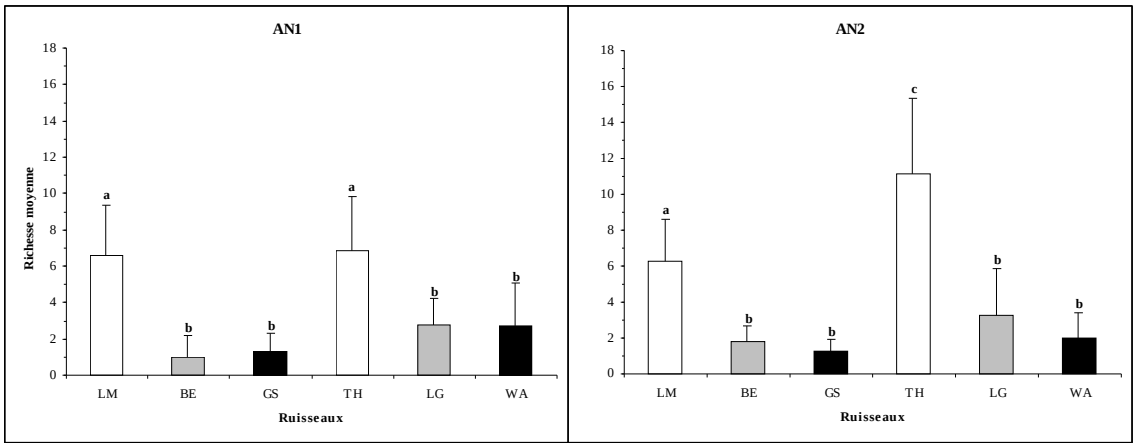


Figure IV.14 : Richesse spécifique moyenne des hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre immergées dans les six ruisseaux, au cours de chaque période d'étude (à gauche : AN1 et à droite : AN2). Les différents figurés représentent les richesses moyennes de chaque cours d'eau + écart-type, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude. Sur chaque graphique, des lettrines différentes indiquent des différences significatives (ANOVA, posthoc de Tuhey, P<0,05).

En revanche, si l'on considère le nombre total d'espèces qui interviennent dans le processus de dégradation des feuilles de hêtre immergées dans chaque cours d'eau, certaines évolutions sont clairement perceptibles. Après les deux expériences de décomposition menées dans les six sites d'étude, 46 espèces d'hyphomycètes aquatiques ont été identifiées (**Tableau IV.6**). La colonisation fongique augmente rapidement dans les témoins neutres au cours de l'AN1 (**Figure IV.15.a**), pour atteindre une richesse totale de 25 espèces dans LM et 27 espèces dans TH. Les quatre ruisseaux acides témoignent d'une dynamique beaucoup plus faible pour cette même période, et la diversité ne dépasse pas 15 espèces dans WA. Au cours de l'AN2 (**Figure IV.15.b**), le nombre d'espèces différentes se succédant durant le processus de décomposition, est toujours important dans les deux témoins neutres. La richesse totale atteint 30 espèces dans LM et 32 dans TH. La colonisation fongique dans BE, GS et WA, reste faible durant cette seconde période d'étude et la diversité totale ne dépasse pas 12 espèces dans BE. En revanche, les analyses réalisées après les opérations d'amendement, se singularisent par une importante augmentation de la diversité totale des hyphomycètes aquatiques dans LG. La colonisation fongique y suit une dynamique intermédiaire entre celles des cours d'eau neutres et celles des autres ruisseaux acides, et 24 espèces ont été répertoriées. La richesse totale atteint ainsi une valeur proche de celles des témoins neutres et se distingue nettement de celles des autres ruisseaux acides, ainsi que de la diversité que ce ruisseau présentait avant les épandages aériens (15 espèces). Au cours de l'expérience post-amendement, ce ne sont pas moins de 10 nouvelles espèces qui sont apparues dans LG. Il s'agit plus précisément d'*Anguillospora crassa, Anguillospora filiformis, Dendrospora tenella, Lemonniera filiformis, Mycocentrospora acerina, Mycocentrospora angulata, Tricladium angulatum, Tricladium chaetocladium, Tricladium splendens* et *Varicosporium giganteum*. Parmi celles-ci, les quatre espèces suivantes : *Mycocentrospora angulata, Tricladium angulatum, Tricladium chaetocladium* et *Tricladium splendens,* n'ont été observées que dans les deux cours neutres par ailleurs. On peut ainsi noter que les espèces du genre *Tricladium* ont uniquement été recensées dans les ruisseaux neutres et dans le ruisseau LG après amendements de son bassin-versant. D'autre part, *Lemoniera filiformis* s'est développée dans LG après les épandages et n'est présente que dans ce cours d'eau. Aucune spore de *Tripospermum camelopardus* n'a quant à elle été retrouvée dans LG au cours de la seconde période d'étude.

Concernant BE dont le bassin-versant gréseux a également été amendé entre les deux périodes d'étude, les évolutions au cours de l'AN2 sont moins importantes. La richesse spécifique totale augmente légèrement, mais elle reste très proche de celle de son témoin

acide GS. On peut toutefois noter l'arrivée de 6 nouveaux taxons dans ce ruisseau, après les épandages. Parmi celles-ci, deux espèces sont apparues simultanément dans BE et LG (*Anguillospora crassa* et *Mycocentrospora acerina*) et n'ont été observées que dans ces deux cours d'eau.

En outre, sur l'ensemble des deux périodes d'études, 16 espèces n'ont jamais été recensées dans les quatre cours d'eau acides (Tableau IV.5 signalées par *****), alors que 3 espèces leur semblent au contraire inféodées (Tableau IV.5 signalées par °). Enfin, les assemblages d'espèce sont nettement dominés par *Clavariopsis aquatica* dans les ruisseaux neutres (de 48,24% des spores produites dans TH2 à 85,10% dans LM2) et par *Flagellospora curvula* dans les quatre ruisseaux acides (de 67,92% dans LG2 à 98,85% dans BE1). L'abondance relative des spores produites par chacune de ces espèces dominantes, varie très peu entre les deux périodes d'étude dans chacun des ruisseaux, exceptée dans LG où les spores de *Flagellospora curvula* ne représentent que 67,92% des productions connidiennes après les épandages, alors qu'elles en occupaient plus de 92 % préalablement.

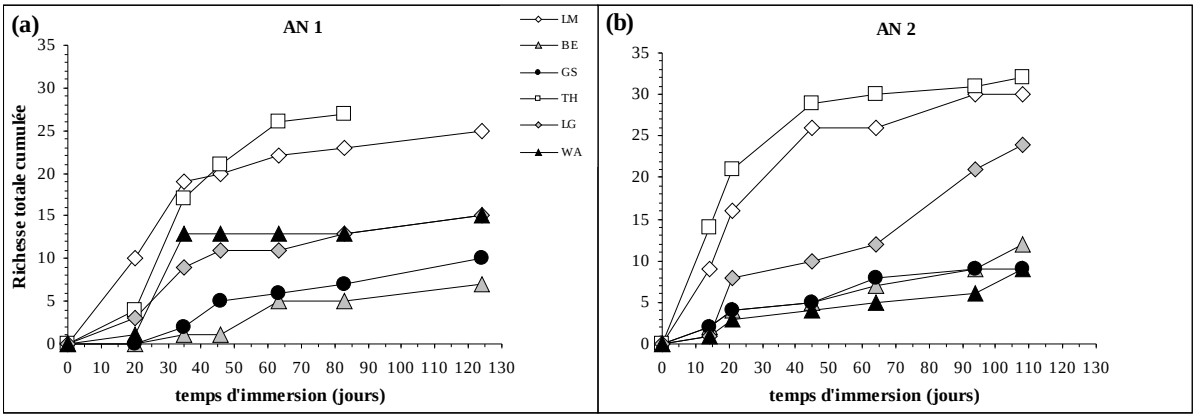


Figure IV.15 : Evolution de la richesse totale des hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre dans les six sites d'étude, au cours de l'AN1 (a) et de l'AN2 (b). Les différents figurés représentent le nombre total cumulé d'espèces différentes observées dans chaque cours d'eau, avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont le bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude.

Tableau IV.6 : Liste taxonomique (en présence/absence) des Hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre, inventoriés au cours de l'expérience de décomposition de l'AN1 (initiales du ruisseau suivies du chiffre 1) et de l'AN2 (initiales du ruisseau suivies du chiffre 2). Le nom des espèces uniquement présentes dans les ruisseaux témoins neutres, est précédé du signe "*" et celui des espèces qui n'ont été observées que dans les ruisseaux acides est précédé du signe "°".

Espèce	LM1	BE1	GS1	TH1	LG1	WA1	LM2	BE2	GS2	TH2	LG2	WA2
Alatospora acuminata Ingold	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Alatospora flagellata (Gönczöl) Marvanová	+			+	+		+			+	+	
**Alatospora pulchella* Marvanová	+			+			+			+		
Anguillospora crassa Ingold								+			+	
Anguillospora filiformis Greathead	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+
Anguillospora furtiva Webster & Descals				+			+	+				
Anguillospora longissima (Sacc. & Syd.) Inglod				+	+				+	+	+	
Angulillospora rosea Webster & Descals	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Articulospora tetracladia Ingold	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
°Casaresia sphagnorum Gonz. Frag.		+	+		+	+		+	+		+	+
Clavariopsis aquatica De Wild.	+			+	+	+	+			+	+	
Clavatospora longibrachiata (Ingold) Marvanová & Nilsson	+			+	+	+	+			+	+	+
**Culicidospora aquatica* Petersen	+											
**Culicidospora gravida* Petersen	+			+			+			+		
°*Dendrospora tenella* Descals & Webster			+			+					+	
Flagellospora curvula Ingold	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Fontanospora eccentrica (Petersen) Dyco			+		+		+	+			+	+
Fontanospora fusiramosa Marvanová					+		+		+	+	+	
**Gyoerffyella gemellipara* Marvanová							+					
Heliscella stellata (Ingold & Cox) Marvanová & Nilsson	+			+		+				+		
°*Heliscina campanulata* Marvanová						+						
**Heliscus lugdunensis* Sacc. & Thérry							+			+		
**Lemonniera aquatica* De Wild.	+			+			+			+		
Lemonniera filiformis Petersen ex Marvanová & Descals											+	
Lemonniera terrestris Tubaki	+		+	+	+	+	+			+	+	+
**Lunulospora curvula* Ingold				+			+			+		
Mycocentrospora acerina (Hartig) Deighton								+			+	
Mycocentrospora angulata (Petersen) Iqbal				+			+			+	+	
**Mycofalcella calcarata Marvanová*, Om-Kalth. & Webster				+						+		
**Pleuropedium multiseptatum* Marvanová & Descals				+								
Stenocladiella neglecta (Marvanová & Descals) Marvanová & Descals	+				+		+			+	+	
Tetrachaetum elegans Ingold	+	+		+		+	+			+		
Tetracladium marchalianum De Wild.	+		+	+	+	+				+	+	
**Tetracladium furcatum Descals*							+					
Tricladium angulatum Ingold	+						+			+	+	
Tricladium chaetocladium Ingold	+			+			+			+	+	
**Tricladium patulum* Marvanová & Marvan	+						+			+		
Tricladium splendens Ingold	+			+			+			+	+	
Tripospermum camelopardus Ingold, Dann & McDougall			+	+	+	+	+		+			
Tripospermum myrti (Lind) Hughes								+		+		
**Tumularia aquatica* (Ingold) Descals & Marvanová	+			+			+			+		
**Tumularia tuberculata* (Gönczöl) Descals & Marvanová	+			+			+			+		
**Varicosporium elodea* Kegel										+		
Varicosporium giganteum Crane								+		+	+	+
**Varicosporium macrosporum* Nawawi	+											
**Ypsilina graminea* Inglod, McDougall & Dann	+			+			+			+		
Conidie filiforme indéterminée ≤ 60 µm	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Conidie filiforme indéterminée 60-120 µm	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Conidie filiforme indéterminée > 120 µm	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Conidie triradiée indéterminée		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Conidie tetraradiée indéterminée				+	+	+				+	+	+
Autres formes indéterminées									+			
Nombre total de taxons inventoriés	**28**	**11**	**13**	**32**	**20**	**20**	**34**	**16**	**14**	**37**	**29**	**14**
Total sans les taxons indéterminés	**25**	**7**	**10**	**27**	**15**	**15**	**30**	**12**	**9**	**32**	**24**	**9**

II.4. Influence des paramètres physico-chimiques

Les analyses PLS ont été réalisées en utilisant les valeurs moyennes de chaque paramètre physico-chimique mesuré et les valeurs obtenues en période de stress acide, comme variables explicatives.

II.4.1. Biomasse fongique

Deux analyses PLS ont été effectuées. La première utilise les concentrations moyennes d'ergostérol comme variable dépendante et la seconde, la concentration maximale d'ergostérol (pic d'ergostérol) mesurée dans chaque ruisseau au cours de chaque période d'étude (**Tableau IV.7**).

Tableau IV.7 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des concentrations en ergostérol, utilisant les valeurs moyennes et les valeurs de stress des différents paramètres physico-chimiques comme variables explicatives.

Modèles	Composantes	R^2X	R^2X(cum)	R^2Y	R^2Y(cum)	Q^2	Q^2(cum)
Concentration moyenne en ergostérol	1	0.53	0.53	0.55	0.55	0.46	0.46
Concentration maximale en ergostérol (pic)	1	0.57	0.57	0.46	0.46	0.21	0.21

Les analyses PLS ont permis de produire deux modèles significatifs (Q^2_{cum}>0.097). Ils sont tous deux constitués d'une seule composante significative (Q^2=0.46 et Q^2=0.21 respectivement) qui explique plus de 46% de la variance des concentrations en ergostérol (r^2y). Dans chacun des modèles, la concentration en aluminium apparaît comme étant une variable de première importance. Cependant quelle que soit la variable dépendante considérée, les variables explicatives sont fortement redondantes (les valeurs moyennes et les valeurs de stress de chaque paramètre se succédant systématiquement). Ainsi, une seconde analyse a été réalisée pour chacune des variables dépendantes, en utilisant uniquement les valeurs moyennes des paramètres physico-chimiques comme variables explicatives (**Tableau IV.8**).

Tableau IV.8 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des concentrations en ergostérol, utilisant les valeurs moyennes des différents paramètres physico-chimiques comme variables explicatives.

Modèles	Composantes	R^2X	R^2X(cum)	R^2Y	R^2Y(cum)	Q^2	Q^2(cum)
Concentration moyenne en ergostérol	1	0.50	0.50	0.56	0.56	0.48	0.48
	2	0.37	0.87	0.12	0.69	0.11	0.54
Concentration maximale en ergostérol (pic)	1	0.55	0.55	0.45	0.45	0.19	0.19
	2	0.29	0.84	0.19	0.64	0.16	0.32
	3	0.09	0.93	0.18	0.82	0.30	0.52

Les deux modèles produits apparaissent plus robustes (Q^2_{cum}=0.54 pour la concentration moyenne en ergostérol et Q^2_{cum}=0.52 pour le pic d'ergostérol) que les précédents. En outre, la part de variance expliquée est fortement augmentée. Elle atteint 69 % pour la concentration moyenne en ergostérol et plus de 82 % concernant le pic d'ergostérol.

Quel que soit le modèle considéré, la variable la plus importante est représentée par la concentration moyenne en aluminium total (VIP=1.53 concernant la concentration moyenne en ergostérol et VIP=1.20 concernant le pic d'ergostérol), suivie par le pH moyen des cours d'eau (**Figure VI.16**). La concentration moyenne en aluminium total se distingue assez nettement des autres paramètres et apparaît comme étant le facteur principal des modèles. En outre, elle est corrélée négativement aux concentrations moyennes et maximales d'ergostérol.

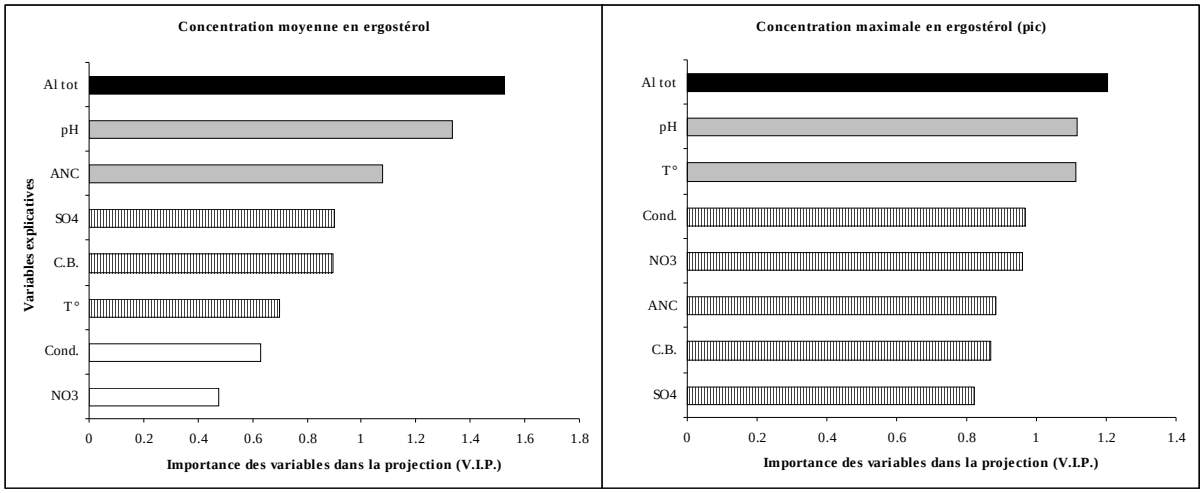


Figure IV.16 : Résultats des régressions PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection (VIP) de chaque modèle construit à partir des concentrations en ergostérol. La barre noire représente la variable la plus importante de chaque modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7).

D'autre part, si l'on ne considère que ce paramètre, des régressions linéaires significatives peuvent être mises en évidence, à la fois avec les concentrations moyennes et les concentrations maximales en ergostérol des feuilles de hêtre (**Figure IV.17**). Les relations obtenues mettent en évidence une diminution progressive de la concentration moyenne en ergostérol des feuilles et de l'amplitude du pic correspondant à la biomasse maximale des hyphomycètes, avec l'augmentation de la concentration moyenne en aluminium des cours d'eau. Ainsi, ce paramètre semble être particulièrement important pour prédire l'évolution de la biomasse des hyphomycètes aquatiques associés aux litières

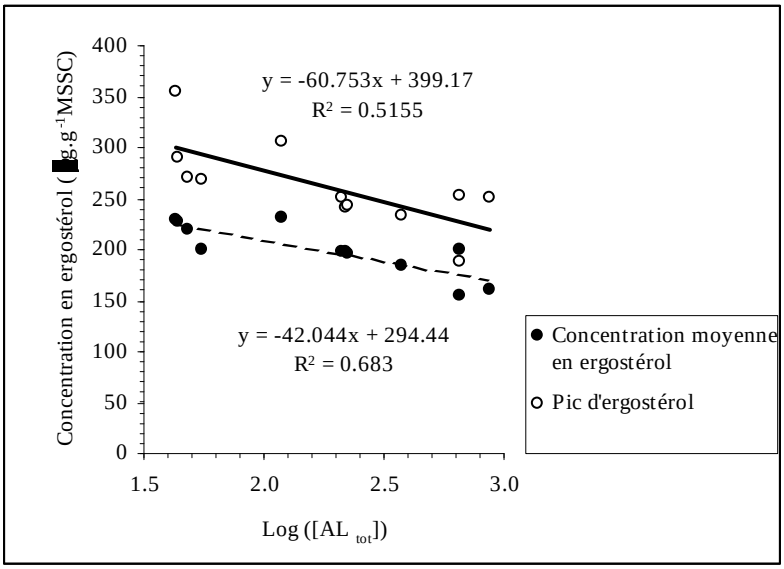


Figure IV.17 : Relation entre la concentration en ergostérol des feuilles de hêtre et la concentration moyenne en aluminium total (log-transformée), mesurées dans les six ruisseaux au cours de chaque période d'étude (AN1 et AN2). Les figurés noirs représentent les concentrations moyennes d'ergostérol et les figurés blancs, les concentrations maximales, mesurées pour chaque ruisseau au cours de chaque période d'étude (N=12). Les 2 régressions présentées sont significatives (P<0.05).

II.4.2. Productions conidiennes

Deux analyses PLS ont été effectuées, en utilisant respectivement les productions conidiennes moyennes et les productions conidiennes maximales (pic de sporulation) mesurées dans chaque ruisseau au cours de chaque période d'étude, comme variable dépendante (**Tableau IV.9**). Elles ont permis de produire deux modèles significatifs (Q^2_{cum}>0.097), constitués d'une seule composante (Q^2=0.33 et Q^2=0.30 respectivement). Le premier explique 64% de la variance des productions moyennes de spores et le second, près de 60% de la variance des productions conidiennes maximales.

Tableau IV.9 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des productions conidiennes, utilisant les valeurs moyennes et les valeurs de stress des différents paramètres physico-chimiques comme variables explicatives.

Modèles	Composantes	R^2X	R^2X(cum)	R^2Y	R^2Y(cum)	Q^2	Q^2(cum)
Productions conidiennes moyennes	1	0.61	0.61	0.64	0.64	0.33	0.33
Productions conidiennes maximales (pic de sporulation)	1	0.61	0.61	0.60	0.60	0.30	0.30

Quel que soit le modèle considéré, la variable la plus importante est représentée par la concentration minimale en cations basiques (C.B. stress), mesurée au cours de chaque période d'étude (VIP=1.32 concernant les productions conidiennes moyennes et VIP=1.33 concernant le pic de sporulation) (**Figure IV.18**). Ce paramètre de stress se distingue nettement des autres variables explicatives et apparaît comme étant le facteur principal des modèles. Il est corrélé positivement aux productions conidiennes moyennes et maximales, contrairement aux concentrations en aluminium qui présentent par ailleurs, des V.I.P. relativement faibles (<1) dans ces modèles.

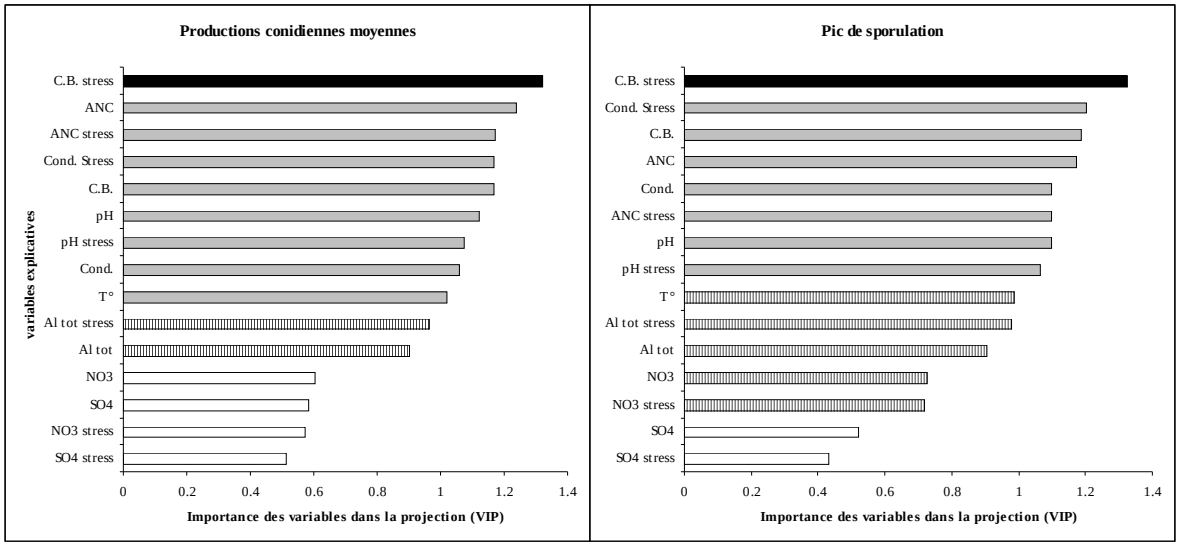


Figure IV.18 : Résultats des régressions PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection (VIP) de chaque modèle construit à partir des productions conidiennes. La barre noire représente la variable la plus importante de chaque modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7).

En outre, lorsque l'on considère spécifiquement la concentration minimale en cations basiques de chaque ruisseau au cours de chaque période d'étude, des régressions linéaires significatives peuvent être mises en évidence, à la fois avec le taux moyen et maximal de sporulation des hyphomycètes associés aux feuilles de hêtre (**Figure IV.19**).

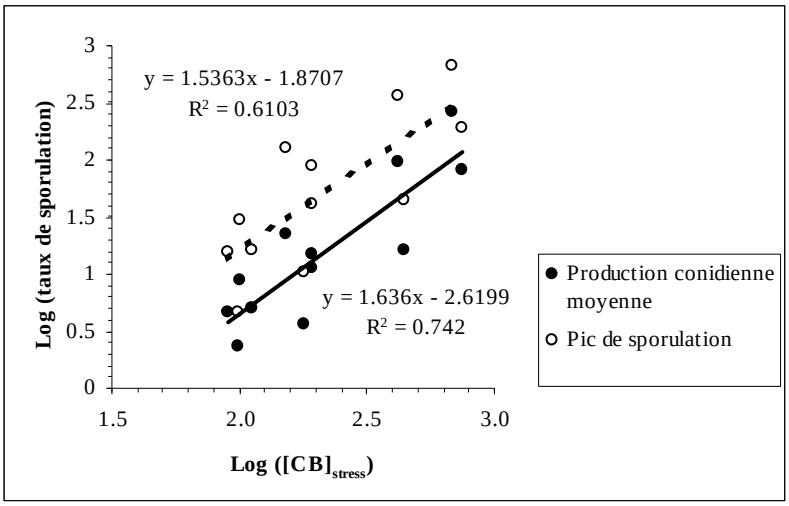


Figure IV.19 : Relation entre les productions moyennes et maximales de spores (log-transformées) et la concentration minimale en cations basiques (log-transformée) mesurée dans les six ruisseaux au cours de chaque période d'étude (AN1 et AN2). Les figurés noirs représentent les productions conidiennes moyennes et les figurés blancs, les productions conidiennes maximales, mesurées pour chaque ruisseau au cours de chaque période d'étude (N=12). Les 2 régressions présentées sont significatives ($P<0.05$).

Plus la concentration en cations basiques reste forte en période de stress, plus la production conidienne moyenne et l'amplitude du pic de sporulation sont importantes. Ainsi, la concentration minimale en cations basiques atteinte au cours du processus de décomposition, pourrait exercer un contrôle sur la capacité reproductive des hyphomycètes, au sein de nos sites d'étude.

II.4.3. Diversité des Hyphomycètes aquatiques

Deux analyses PLS ont été effectuées, en utilisant respectivement la richesse moyenne et la richesse totale des hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre dans chaque ruisseau, comme variable dépendante (**Tableau IV.10**).

Tableau IV.10 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des richesses spécifiques en hyphomycètes aquatiques, utilisant les valeurs moyennes et les valeurs de stress des différents paramètres physico-chimiques comme variables explicatives.

Modèles	Composantes	R^2X	R^2X(cum)	R^2Y	R^2Y(cum)	Q^2	Q^2(cum)
Richesse moyenne	1	0.58	0.58	0.74	0.74	0.57	0.57
	2	0.26	0.85	0.12	0.86	0.19	0.65
	3	0.09	0.93	0.08	0.94	0.42	0.80
Richesse totale	1	0.58	0.58	0.79	0.79	0.68	0.68
	2	0.28	0.86	0.09	0.88	0.21	0.74

Les analyses PLS ont permis de produire deux modèles hautement significatifs (Q^2_{cum}>>0.097). Le modèle obtenu pour la richesse moyenne est constitué de trois composantes significatives (Q^2_{cum}=0.80 ; 1^{ére} composante Q^2= 0.57, 2ème composante Q^2=0.19 et 3ème composante Q^2=0.42) et explique plus de 94% de la variance (r^2y). Celui obtenu pour la richesse totale comporte quant à lui deux composantes significatives (Q^2_{cum}=0.74 ; 1^{ére} composante Q^2= 0.68 et 2ème composante Q^2=0.21) et explique plus de 88% de la variance. Dans chacun des modèles, la concentration moyenne en aluminium total apparaît comme étant la variable la plus importante. Cependant quelle que soit la variable dépendante considérée, les variables explicatives sont fortement redondantes (les valeurs moyennes et les valeurs de stress de chaque paramètre se succédant systématiquement). Ainsi, une seconde analyse a été réalisée pour chacune des variables dépendantes, en utilisant uniquement les valeurs moyennes des paramètres physico-chimiques comme variables explicatives (**Tableau IV.11**).

Tableau IV.11 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par les modèles PLS des richesses spécifiques en hyphomycètes aquatiques, utilisant les valeurs moyennes des différents paramètres physico-chimiques comme variables explicatives.

Modèles	Composantes	R^2X	R^2X(cum)	R^2Y	R^2Y(cum)	Q^2	Q^2(cum)
	1	0.58	0.58	0.72	0.72	0.53	0.53
Richesse moyenne	2	0.28	0.86	0.13	0.85	0.18	0.61
	3	0.07	0.93	0.08	0.93	0.36	0.75
	1	0.58	0.58	0.76	0.76	0.64	0.64
Richesse totale	2	0.29	0.87	0.11	0.87	0.25	0.73
	3	0.06	0.93	0.05	0.93	0.16	0.77

Ces nouvelles analyses ont permis de produire deux modèles qui demeurent très robustes (Q^2_{cum}>>0.097). Ils sont tous deux constitués de trois composantes significatives et expliquent plus de 93% de la variance. Quel que soit le modèle considéré, la variable la plus importante est représentée par la concentration moyenne en aluminium total (VIP=1.28 pour la richesse moyenne et VIP=1.35 pour la richesse totale), suivie de très près par le pH moyen des cours d'eau (VIP=1.23 pour la richesse moyenne et VIP=1.33 pour la richesse totale) (**Figure IV.20**). Ces deux variables se distinguent assez nettement des autres paramètres et apparaissent comme étant les facteurs principaux des modèles.

Si l'on s'intéresse spécifiquement à chacun de ces deux paramètres, des relations non-linéaires hautement significatives peuvent être mises en évidence, à la fois avec la richesse moyenne et la richesse totale des hyphomycètes aquatiques (**Figure IV.21**). Ces dernières varient notamment avec la concentration moyenne en aluminium total des cours d'eau, en suivant une fonction inverse de type « y=a/x+b ». Ainsi, plus la concentration en aluminium est élevée, plus les diversités taxonomiques sont faibles.

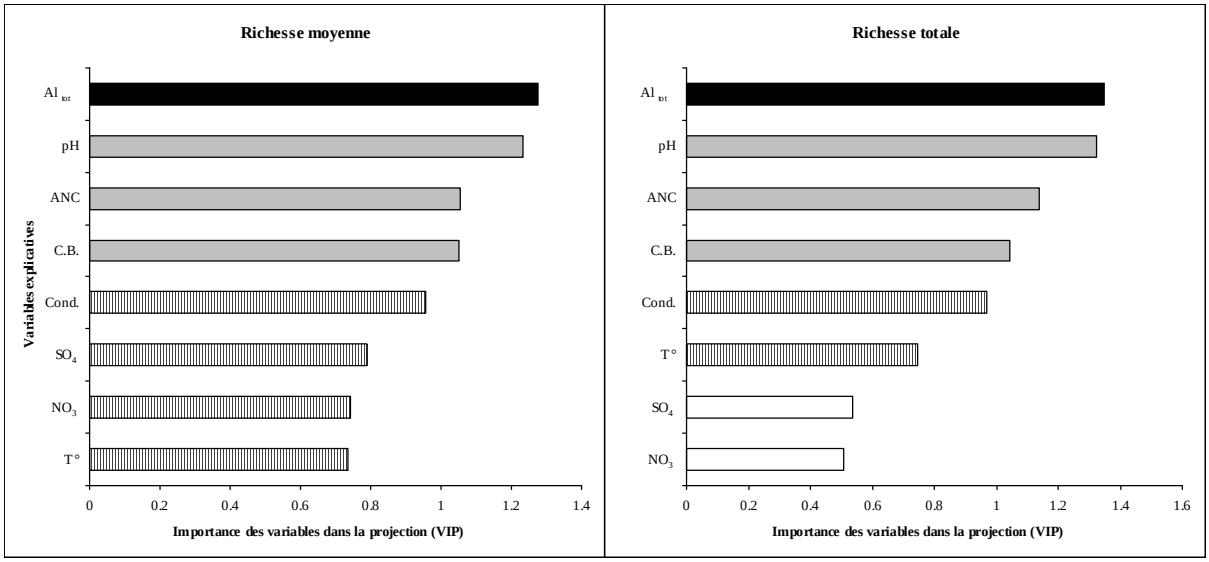


Figure IV.20 : Résultats des régressions PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection (VIP) de chaque modèle construit à partir des richesses en hyphomycètes. La barre noire représente la variable la plus importante de chaque modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7).

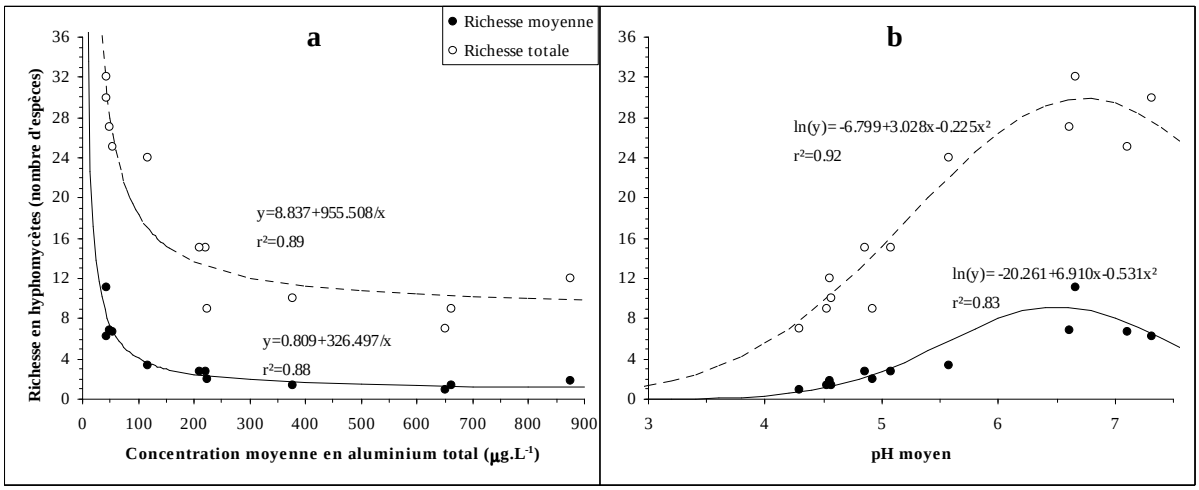


Figure IV.21 : Evolution de la richesse moyenne (figurés noirs) et de la richesse totale (figurés blancs) des hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre, en fonction de la concentration moyenne en aluminium total (a) et du pH moyen (b) des 6 ruisseaux, mesurés au cours de chaque période d'étude (N=12). Toutes les régressions présentées sont significatives (P<0.05).

Il semble en outre exister une « valeur seuil » proche de 200 $\mu g.L^{-1}$ d'aluminium, en dessous de laquelle les richesses moyennes et totales augmentent très rapidement. La diversité spécifique des hyphomycètes aquatiques étant inévitablement limitée par le nombre de taxons existant dans la région biogéographique considérée, la relation mise en évidence pourrait vraisemblablement correspondre à la partie décroissante d'une courbe dose/réponse, entre la concentration en aluminium et la richesse taxonomique des cours d'eau.

D'autre part, le nombre moyen et le nombre total d'espèces d'hyphomycètes aquatiques observés au cours du processus de décomposition des feuilles de hêtre, semblent varier en fonction du pH moyen des ruisseaux, en suivant une courbe unimodale. Ainsi, les richesses taxonomiques moyennes et totales seraient maximales pour une valeur de pH située entre 6,5 et 6,7, et s'effondreraient progressivement de part et d'autre, à la fois en condition acide et en condition basique.

Ainsi l'évolution du degré d'acidité des ruisseaux et l'enrichissement en aluminium qui peut en résulter, semblent être des paramètres physico-chimiques contrôlant fortement la diversité des hyphomycètes aquatiques.

II.4.4. Hyphomycètes aquatiques et vitesse de décomposition des litières

Le taux de décomposition linéaire des feuilles de hêtre, calculé pour chaque ruisseau lors de chaque période d'étude (n=12), a été utilisé comme variable dépendante de l'analyse PLS. Les différents paramètres fongiques mesurés (biomasse moyenne, biomasse maximale, production moyenne de spores, production maximale de spores, production conidienne moyenne de chaque espèce, richesse taxonomique moyenne et richesse taxonomique totale), ont, quant à eux, été utilisés comme variables explicatives. Cependant au cours de l'AN1, les expérimentations relatives aux hyphomycètes aquatiques n'ont pas pu être effectuées pour le ruisseau TH, au-delà de 83 jours d'exposition (voir Matériels et Méthodes). Ainsi, avant d'être injecté dans la matrice PLS, le taux de décomposition linéaire des feuilles de hêtre immergées dans TH, a été recalculé sur 83 jours pour cette période d'étude.

L'analyse a permis de produire un modèle hautement significatif (**Tableau IV.12**), constitué de deux composantes (Q^2_{cum}=0.86 ; 1^{ére} composante Q^2= 0.77 et 2ème composante Q^2=0.38) et expliquant plus de 98% de la variance (r^2y).

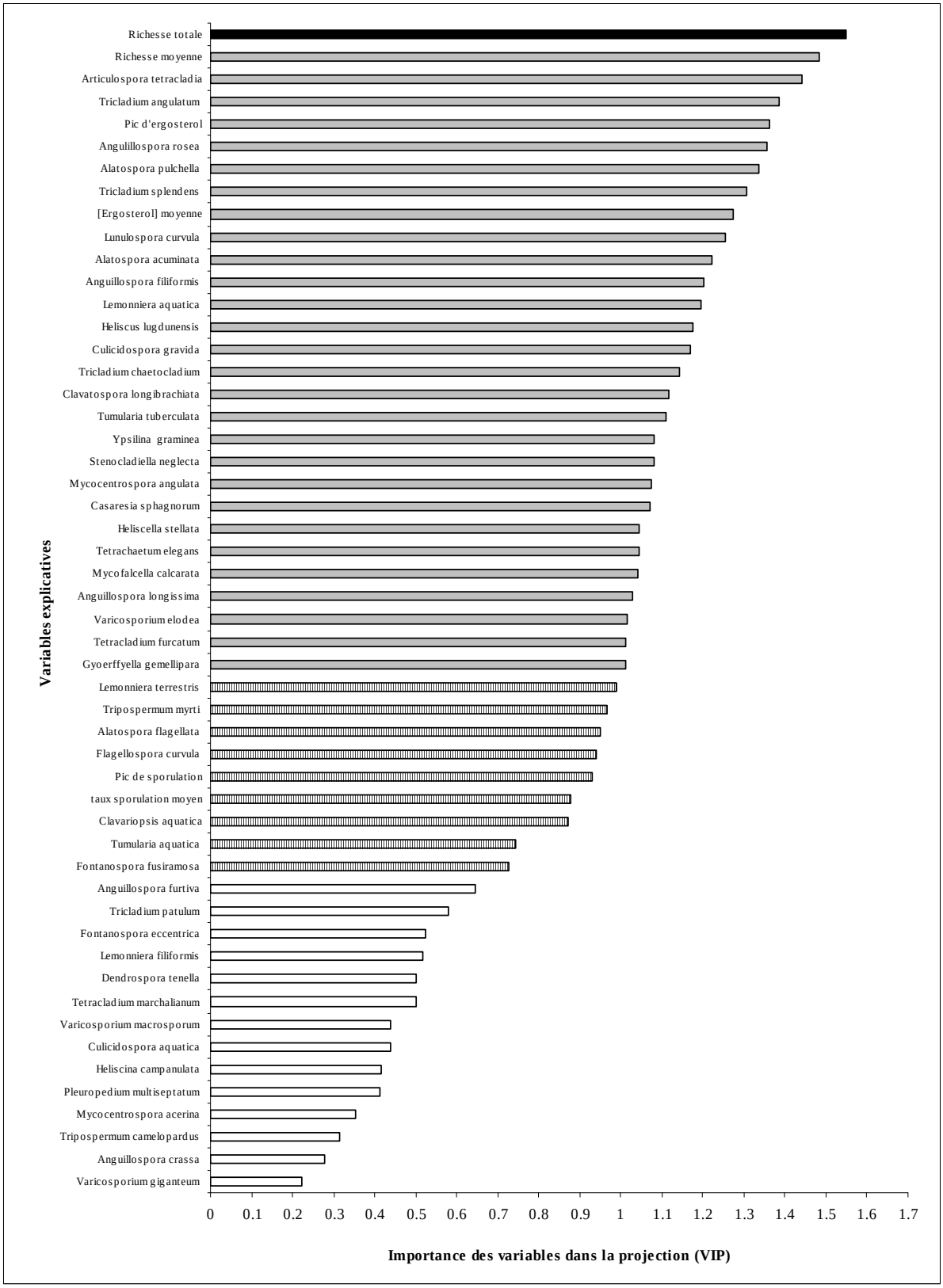


Figure IV.22 : Résultats de la régression PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection (VIP) du modèle construit pour les taux de décomposition linéaires. La barre noire représente la variable la plus importante du modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7).

Tableau IV.12 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par le modèle PLS des taux de décomposition linéaires, utilisant les différents paramètres fongiques mesurés comme variables explicatives.

Modèle	Composantes	R^2X	$R^2X(cum)$	R^2Y	$R^2Y(cum)$	Q^2	$Q^2(cum)$
Taux de décomposition linéaire (-k)	1	0.41	0.41	0.88	0.88	0.77	0.77
	2	0.15	0.55	0.10	0.98	0.38	0.86

La variable la plus importante est représentée par la richesse totale des hyphomycètes aquatiques (VIP=1.55), suivie par la richesse moyenne (VIP=1.48) et la production moyenne de spores de l'espèce *Articulospora tetracladia* (VIP=1.44) (**Figure IV.22**). La richesse totale se distingue nettement des autres paramètres, notamment du pic d'ergostérol (VIP=1.36), de la concentration moyenne en ergostérol (VIP=1.28), du pic de sporulation (VIP=0.93) et de la production conidienne moyenne (VIP=0.88). Elle apparaît comme le facteur principal du modèle et est corrélée positivement aux taux de décomposition.

Dans un second temps, une régression pas à pas modélisant la réponse du coefficient de décomposition en fonction de différents paramètres fongiques, a été réalisée. La variable dépendante comprend 12 valeurs, correspondant aux taux de décomposition calculés pour les six ruisseaux au cours des deux périodes d'étude. Ainsi, les 11 variables explicatives présentant les VIP les plus fortes dans le modèle PLS, ont été sélectionnées comme prédicteurs (n-1=11).

Les résultats de cette analyse (**Tableau IV.13**) montrent que le premier prédicteur sélectionné est la richesse totale des hyphomycètes aquatiques. Elle explique à elle seule 88,4% de la variance des taux de décomposition. L'addition d'un second paramètre permet d'améliorer significativement la régression. Il s'agit de la production conidienne moyenne d'*Articulospora tetracladia*. En effet, la combinaison des deux prédicteurs permet d'expliquer près de 95,4% de la variance des taux de décomposition des feuilles de hêtre.

Tableau IV.13 : Résultats de la régression pas à pas réalisée sur les taux de décomposition linéaires (n=12) en fonction des 11 prédicteurs sélectionnés par analyse PLS de 52 variables fongiques.

Prédicteurs	Etape	P	R^2
1=Richesse totale	Prédicteur1	0.000005	0.884
2=*Articulospora tetracladia*	Prédicteur1+Prédicteur2	0.005174	0.954

Les résultats successifs de l'analyse PLS et de la régression pas à pas, tendent donc à indiquer le rôle majeur de la richesse totale des hyphomycètes aquatiques, sur la vitesse de décomposition des litières de hêtre. En outre, parmi les différentes espèces qui apparaissent au

cours du processus de dégradation des litières, la production de spores d'*Articulospora tertracladia,* semble avoir un effet prépondérant sur la vitesse de décomposition qui s'additionne à celui de la richesse totale.

Enfin, si l'on explore plus finement la relation qui existe entre la richesse totale et les taux de décomposition, une relation non-linéaire hautement significative peut être mise en évidence (**Figure IV.23**). La régression obtenue est une fonction logistique dose-réponse qui explique près de 99% de la variance. Ainsi, la diversité spécifique des hyphomycètes aquatiques permet à elle seule, de prédire avec précision l'évolution de la vitesse de dégradation des feuilles de hêtre. Les taux de décomposition restent proches d'une valeur de 0.0053 g.jours^{-1} jusqu'à une richesse totale « charnière » située entre 15 et 20 espèces, au-delà de laquelle l'efficacité du processus augmente fortement avec l'arrivée de nouvelles espèces, puis finit par se stabiliser à un niveau maximal proche de 0.0320 g.jours^{-1}. Il existerait deux point d'inflexion principaux dans ce modèle, correspondant d'une part à la richesse minimale permettant d'induire un processus de dégradation biologique (environ 20 espèces) et d'autre part, à une richesse optimale (environ 40 espèces) au dessus de laquelle les taux de décomposition se stabilisent.

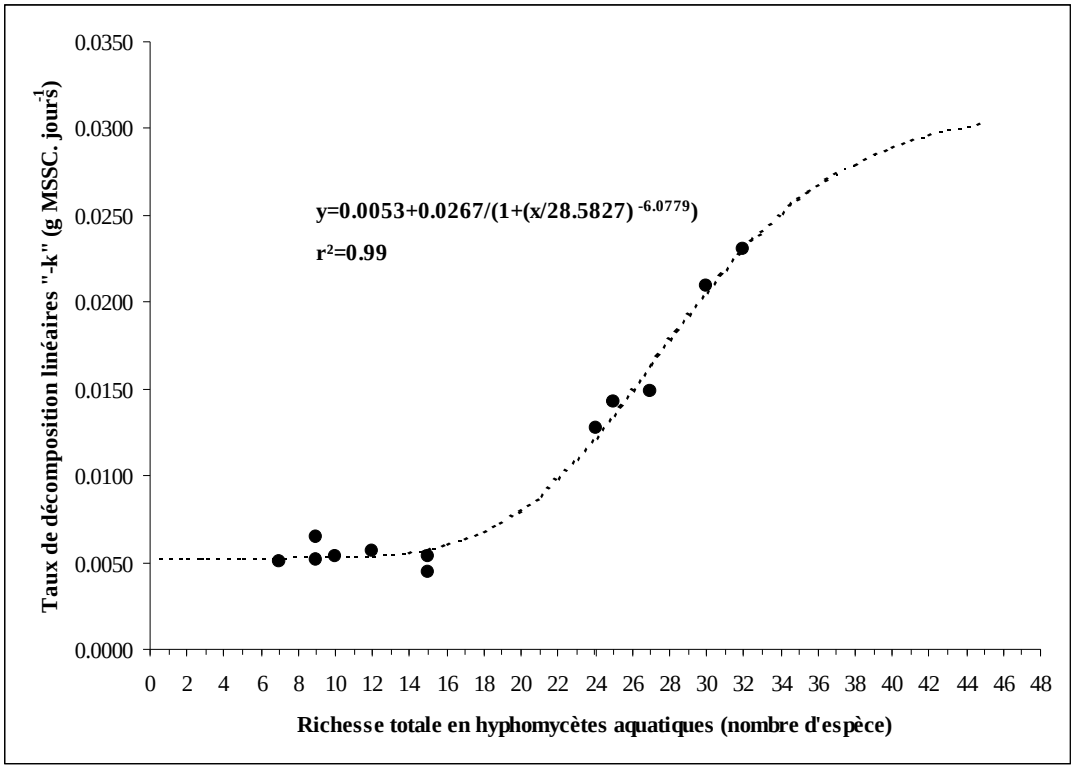


Figure IV.23 : modèle logistique de type dose-réponse expliquant la vitesse de décomposition des feuilles de hêtre en fonction de la richesse totale en hyphomycètes des ruisseaux. La régression présentée est significative (F=195,49 ; P<0.001).

III. Discussion

Si de nombreuses études se sont intéressées aux effets de l'acidification anthropique sur les biocénoses aquatiques, très peu d'entre elles se sont focalisées sur les hyphomycètes. Malgré la nécessité de plus amples recherches suscitée par divers auteurs (Chamier 1992; Suberkropp 2001), la littérature reste pauvre et la disparité des méthodes d'évaluation des communautés fongiques, ainsi que l'hétérogénéité des milieux expérimentaux utilisés (milieu naturel *vs* expérimentation en laboratoire, diversité des caractéristiques environnementales des écosystèmes naturels analysés) rendent les généralisations délicates, à partir de meta-analyse.

L'originalité des « sites ateliers » utilisés dans notre étude, ainsi que celle du « design » expérimental adopté, semblent en revanche beaucoup plus propices à la prise en charge de ces questions. En effet, les six ruisseaux échantillonnés présentent des caractéristiques environnementales très similaires, ne sont soumis à aucune autre perturbation anthropique que la pollution atmosphérique et ont été analysés conjointement, en utilisant des méthodes expérimentales analogues. Ces particularités permettent d'explorer de façon robuste les effets de l'acidification sur les communautés d'hyphomycètes aquatiques. En outre, l'amélioration physico-chimique rapide du ruisseau acide LG après amendement, procure l'avantage de pouvoir confronter certaines hypothèses.

Biomasse des hyphomycètes aquatiques

Concernant l'évolution des biomasses fongiques, notre étude révèle que la concentration en ergostérol est relativement importante sur les feuilles de hêtre en début d'expérience, et est suivie d'une augmentation significative après 15 à 35 jours d'immersion, dans tous les ruisseaux et au cours des deux périodes d'étude. Aucune spore n'a été observée à t_0 et ce phénomène s'explique classiquement par la présence initiale de champignons terrestres qui disparaissent rapidement au profit des hyphomycètes aquatiques (Bärlocher 1992a). D'autre part, la présence d'un pic marqué d'ergostérol n'apparaît pas clairement, particulièrement au cours de l'AN1. Après une première phase d'augmentation, les biomasses fongiques semblent plutôt diminuer lentement, voir marquer une certaine stabilité. Ce type d'évolution n'est pas exceptionnelle et pourrait être une caractéristique liée à l'utilisation de feuilles de hêtre. En effet, des observations de même nature ont déjà été rapportées par

Gessner & Chauvet (1994) et par Dangles & Chauvet (2003), concernant des litières de hêtre immergées dans des cours d'eau de tête de bassin.

En outre, les cinétiques des concentrations en ergostérol des six ruisseaux sont très proches les unes des autres et les analyses réalisées au cours des deux périodes d'étude ne montrent pas d'effet marqué de l'acidification sur les biomasses fongiques. Nos résultats corroborent ainsi les observations de Dangles & Chauvet (2003), au niveau de 5 ruisseaux vosgiens présentant divers degrés d'acidité. En revanche, ils contrastent avec les diminutions significatives de biomasse, mises en évidence par Griffith & Perry (1994) et Griffith, Perry et al. (1995) en milieu acidifié (respectivement évaluée par dosage des concentrations en ergostérol et en ATP, de litières de différentes espèces végétales). Cette apparente ambivalence pourrait toutefois résulter de certaines caractéristiques physico-chimiques, propres aux stations analysées dans ces deux dernières études. En effet, les expériences de Griffith & Perry (1994) et Griffith, Perry et al. (1995) ont été réalisées respectivement sur 3 et 4 cours d'eau de Virginie (USA), où la concentration moyenne en nitrate du ruisseau neutre utilisé, était au moins 7 fois plus forte que celle du ruisseau le plus acide. Hors, Suberkropp & Chauvet (1995) ont montré que la concentration en nitrate était un paramètre déterminant, corrélé positivement aux biomasses fongiques. Ainsi, les diminutions observées par Griffith & Perry (1994) et par Griffith, Perry et al. (1995) pourraient plus résulter de la diminution des concentrations en nitrate que de celles du pH. A ce propos, Dangles & Chauvet (2003) s'interrogeaient sur la stabilité des biomasses fongiques observée en milieu acidifié et proposaient que ce phénomène puisse résulter d'une compensation des effets délétères de l'acidification, par les concentrations relativement importantes en nitrates mesurées dans le ruisseau le plus acide. Les résultats de notre étude permettent d'écarter cette hypothèse, puisque le ruisseau le plus acide (BE) témoigne tout au plus de concentrations en nitrates proches de celle du témoin LM et que les deux ruisseaux acides s'écoulant sur granite (LG et WA) expriment comparativement, des valeurs très faibles (Partie II. : Tableau II.3).

D'autre part, nos résultats s'opposent également, aux fortes augmentations de biomasse mycélienne constatées par d'autres auteurs, après acidification en laboratoire (Rosset & Bärlocher 1985 ; Van Frankenhuyzen, et al. 1985). Il faut cependant préciser que ces études atteignent rapidement leurs limites, lorsqu'il s'agit de transposer leurs résultats aux écosystèmes naturels. Chamier (1992) ne disait-elle pas à leur propos : « *They may be misleading as trying to establish the natural history of the elephant from seeing one sitting up on a drum in a circus eating currant buns*". Elle soulevait notamment les problèmes liés à l'utilisation de tampon phosphate dans les milieux de culture et à son effet bénéfique potentiel

sur les hyphomycètes, à l'utilisation de substrats très éloignés des litières comme source de carbone, ainsi qu'aux larges changements de pH du milieu résultant de l'activité métabolique des champignons.

Bien que notre étude ne mette pas clairement en évidence un effet de l'acidification sur les biomasses fongiques, une partie des résultats exhorte toutefois à tempérer l'hypothèse d'une absence totale d'impact. Il faut notamment remarquer que le ruisseau BE (qui est également le plus acide), révèle une diminution significative de ses concentrations moyennes en ergostérol au cours des deux années successives d'expérimentation, comparé aux deux témoins neutres. C'est également par rapport à ce ruisseau présentant les plus fortes concentrations en aluminium total qu'un éventuel effet positif du chaulage de LG pourrait être observé. En effet, alors qu'aucune différence n'était observable entre ces deux cours d'eau au cours de l'AN1, les feuilles immergées dans LG après amendement, contiennent significativement plus d'ergostérol que celles exposées dans BE. En outre, la relation significative observée entre la concentration en aluminium et celle d'ergostérol semble mettre en évidence une diminution progressive des biomasses avec l'augmentation de la solubilisation de ce métal dans les ruisseaux. Au-delà d'une certaine concentration, un effet délétère significatif de l'aluminium ne peut donc être totalement écarté. Comparativement, Duarte, Pascoal et al. (2004) ont étudié en microcosmes, les effets de concentrations croissantes en Zinc sur les biomasses fongiques (basées sur les concentrations en ergostérol) associées à des litières d'aulne, préalablement inoculées dans la rivière Este (nord du Portugal) au niveau de sa source. Après 25 jours d'exposition, les résultats sont très proches des nôtres. Aucune différence significative n'est observable, mais on peut néanmoins remarquer une diminution progressive des biomasses fongiques avec l'augmentation des concentrations en zinc.

En finalité, notre étude ne montre pas d'effet marqué de l'acidification sur la biomasse des hyphomycètes aquatiques, toutefois, une réduction substantielle consécutive à un relargage important de métaux lourds, ne peut être totalement exclue dans les milieux naturels présentant une roche mère riche en ces composés et un degré d'acidité anthropique important.

Production conidienne

Les taux moyens de sporulation présentés au cours des deux périodes d'étude dans les 4 ruisseaux acides apparaissent relativement faibles comparés à ceux observés dans la littérature, pour différentes espèces de litière immergées dans des cours d'eau de tête de bassin. Ce constat est particulièrement frappant, comparé aux résultats présentés par Gessner

& Chauvet (1994) pour le hêtre (760 spores.mg^{-1}.jours^{-1}). Une importante réduction de la sporulation des hyphomycètes en milieu acidifié a été rapportée par différents auteurs (Iqbal 1976; Hall, Likens et al. 1980; Chamier, Sutcliffe et al. 1989; Groom & Hildrew 1989; Chamier & Tipping 1997; Suberkropp 2001).

Cependant, si dans notre étude les productions conidiennes des 4 ruisseaux acides apparaissent significativement différentes de celles du ruisseau neutre LM, elles ne se distinguent pas de celles du second témoin TH au cours de l'AN1. D'autre part, malgré une amélioration de la qualité physico-chimique de LG après les opérations d'amendement, aucune différence significative n'est observable dans ce cours d'eau, concernant la capacité reproductive des hyphomycètes. En somme, nos résultats ne s'opposent pas strictement à ceux de la littérature, mais ils les nuancent. En effet, les analyses PLS ont mis en évidence le rôle majeur de la concentration minimale en cations basiques que peut atteindre un cours d'eau en période de stress et il existe une relation linéaire significative entre ce paramètre et le taux moyen et maximal de sporulation des hyphomycètes.

Ainsi, ce n'est pas directement l'acidité des ruisseaux qui semble fondamentale, mais les faibles concentrations en cations basiques qui accompagnent l'acidification anthropique des écosystèmes aquatiques. Plusieurs études ont précédemment montré que la sporulation était un paramètre physiologique qui réagissait très fortement aux facteurs de stress (e.g. pollution organique : Raviraja, Sridhar et al. 1998 ; métaux lourds : Abel & Bärlocher 1984; Duarte, Pascoal et al. 2004 ; faible concentration en nutriments inorganiques : Suberkropp & Chauvet 1995). La diminution de la capacité reproductive des hyphomycètes, imputée à l'acidification dans la littérature, pourrait en définitive masquer l'effet d'une diminution sévère de la concentration en cations basiques. Cela expliquerait les faibles sporulations observées à la fois dans les ruisseaux acides suite à l'altération marquée de leurs concentrations cationiques, dans le ruisseau LG qui reste soumis à certains épisodes de stress après amendement, et dans le ruisseau TH qui peut présenter à certaines périodes, des concentrations très faibles en calcium (1,73 mg.L^{-1}) et en magnésium (0,81 mg.L^{-1}). Bien qu'étant proche de la neutralité, TH est un ruisseau très peu minéralisé qui s'écoule sur une roche mère cristalline relativement pauvre et qui exprime des concentrations moyennes en calcium et en magnésium au moins 2,5 fois plus faibles que celles de LM. Outre de très faibles productions conidiennes associées aux litières de hêtre au cours de l'AN1, TH présentait d'ailleurs très peu de spores en suspension dans la colonne d'eau, comparé au ruisseau LM (données non publiées, observation microscopique après filtration de 500 mL d'eau des ruisseaux, au cours de l'AN1).

Dès 1976, Iqbal pressentait l'importance de la minéralisation sur la sporulation et plus tard, Suberkropp (2001) mettra clairement en évidence une corrélation positive entre l'alcalinité des cours d'eau et le taux de sporulation des hyphomycètes impliqués dans la dégradation des litières. Il semble donc probable que le calcium soit un élément déterminant pour la physiologie des champignons. En effet, de par son rôle essentiel dans les mécanismes cellulaires (protéines, perméabilité membranaire), la diminution du calcium en milieux aqueux inhibe l'activité physiologique des hyphomycètes et augmente la toxicité des métaux lourds présents (Chamier 1992; Gadd 1993; Duarte, Pascoal et al. 2004).

Il n'apparaît pas alors très surprenant que des diminutions marquées de sporulation soient systématiquement observées dans les ruisseaux présentant des concentrations en cations basiques très faibles, et donc dans les cours d'eau faiblement minéralisés et/ou acidifiés.

Assemblage d'espèces

L'impact le plus sévère de l'acidification anthropique sur les hyphomycètes aquatiques mis en évidence par notre étude, est sans nul doute la forte modification des assemblages d'espèces. Ce phénomène s'exprime clairement à travers les différentes analyses NMDS réalisées et se traduit principalement par un effondrement de la richesse spécifique totale des hyphomycètes aquatiques dans les ruisseaux acides (de 45% à 74% si l'on exclu LG après restauration). En synthétisant les données des deux périodes d'étude, il apparaît que 40% des espèces associées aux feuilles de hêtre dans les cours d'eau témoins neutres, n'ont jamais été observées dans les quatre ruisseaux acides.

Nos résultats apportent donc une réponse aux questions soulevées par Chamier (1992) et confortent ses suppositions (voir introduction), en montrant un effet drastique de l'acidification anthropique sur la diversité des hyphomycètes aquatiques. Bien qu'ils apparaissent pionniers, de sérieux indices les corroborant étaient déjà observables il y a plus de 25 ans. Après avoir déterminé la richesse en hyphomycètes de deux ruisseaux du Jura suisse (eau dure et pH moyen de 8,36 et 8,44) et de deux ruisseaux de la Forêt Noire en Allemagne (eau douce et pH de 6,49 et 7,28), Bärlocher & Rosset proposaient en effet dès 1981 (en couplant leurs données à celles des rares études mettant à la fois à disposition la richesse taxonomique et les caractéristiques physico-chimique des stations analysées) une relation entre la diversité des hyphomycètes et le pH moyen des cours d'eau (**Figure IV.24**). Celle-ci était très proche de celle que nous avons mise en évidence dans notre étude, à la fois par sa distribution unimodale et son optimum de richesse spécifique correspondant à un pH

moyen voisin de 6,7. Les auteurs restèrent toutefois prudents quant à la robustesse de ces résultats, en précisant qu'il ne s'agissait à ce stade que d'une suggestion et que d'autres études étaient nécessaires. En effet, il paraissait indispensable de disposer d'un maximum d'informations sur les caractéristiques environnementales de l'ensemble des cours d'eau analysés et d'utiliser une méthode standardisée d'évaluation des communautés fongiques, afin de vérifier que le pH était bien le facteur déterminant et qu'aucun autre effet sous-jacent ne pouvait être incriminé.

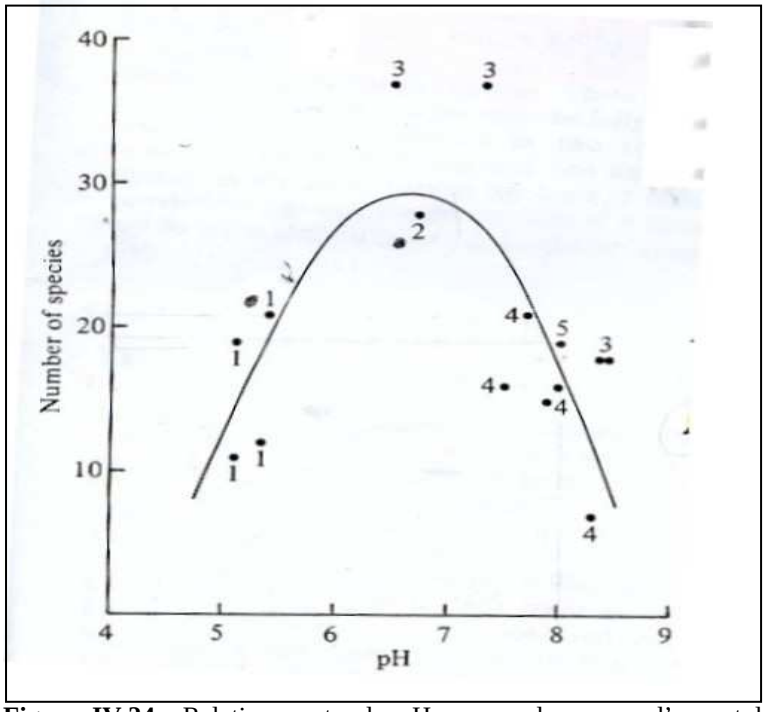


Figure IV.24 : Relation entre le pH moyen des cours d'eau et la richesse spécifique des hyphomycetes aquatiques (d'après Bärlocher & Rosset, 1981)

Etonnamment, cette étude préliminaire n'amorça pas le développement d'une thématique très prolifique, visant à évaluer l'impact de l'acidification anthropique sur la diversité des communautés d'hyphomycètes. Seul Félix Bärlocher présenta en 1987, les résultats du suivi de 26 cours d'eau européens et nord-américains caractérisés par une large gamme de pH (pH 5,4 – 8,4). Il y démontra que la richesse des hyphomycètes paraissait finalement stable entre pH 5 et pH 7 et s'effondrait au-delà de cette dernière valeur. Préoccupé alors par cette érosion de la diversité dans les eaux les plus alcalines, il conclut même cet article par : « ***Their tolerance of low pH values makes aquatic hyphomycetes one of the rare groups of stream organisms that may actually benefit from the effects of acid rain*** ».

Bien que le débat ne fut pas définitivement tranché, cette étude dont les conclusions s'opposent aux nôtres, est restée jusqu'à aujourd'hui la principale référence. D'autres auteurs ont pourtant évalué la diversité fongique dans des milieux aux pH contrastés et ont laissé transparaître des résultats contradictoires (Iqbal & Webster 1977; Hall, Likens et al. 1980; Shearer & Webster 1985; Chamier 1987; Groom & Hildrew 1989; Chauvet 1991; Suberkropp & Chauvet 1995; Weyers & Suberkropp 1996). En effet, en mettant en relation les caractéristiques physico-chimiques et la richesse taxonomique au sein de chacune de ces études, une convergence très nette des résultats apparaît, sous la forme d'une diminution du nombre d'espèces dans les stations acidifiées.

En outre, Suberkropp & Chauvet (1995) ont montré que le pH et l'alcalinité étaient des paramètres physico-chimiques importants, semblant guider la diversité des hyphomycètes au sein de leurs sites d'étude. En condition d'acidité extrême du milieu (pollution minière d'une rivière), López-Archilla, González et al. (2004) iront même jusqu'à observer la disparition complète des hyphomycètes aquatiques. La littérature existante confirme donc majoritairement l'hypothèse initiale de Bärlocher & Rosset (1981) et les résultats de notre étude. Cependant, la plupart de ces auteurs ont tempéré ce constat, en invoquant la possibilité de l'effet sous-jacent d'autres paramètres (*e.g.* végétation riparienne, nitrates, position des stations dans le continuum hydrologique…). Le réel problème reste l'absence d'études spécifique et souvent le manque de données physico-chimiques et/ou environnementales précises. Par sa spécificité, notre étude apporte donc pour la première fois une réponse claire, en montrant que l'acidification anthropique des cours d'eau conduit, comme pour beaucoup d'autres organismes aquatiques, à une altération drastique de la diversité des hyphomycètes.

Les résultats obtenus dans le ruisseau LG après amendement, consolident d'autant plus l'assise de notre analyse. En effet, la restauration de ce cours d'eau a engendré une augmentation spectaculaire de la diversité spécifique des hyphomycètes aquatiques. Dix nouvelles espèces y sont apparues au cours de l'AN2, conférant à ce ruisseau une richesse totale, proche de celle observée dans les témoins neutres. En milieu terrestre, une augmentation rapide de la diversité fongique a également été observée par Coughlan, Dalpe et al. 2000 après « chaulage » de sol forestier, concernant des champignons mycorrhiziens associés aux érables (*Acer saccharum* Marsh). Les hyphomycètes aquatiques disposent quant à eux, de certaines adaptations qui leur permettent de survivrent dans les sols, les feuilles et les racines des arbres, à proximité des cours d'eau (Bärlocher 1992d). Cette particularité leur permet notamment de résister aux périodes de sécheresse et pourrait potentiellement expliquer la rapide recolonisation d'un ruisseau acide après restauration.

Ainsi, l'amélioration physico-chimique de LG aurait permis l'installation de conditions favorables à la réapparition d'au moins dix espèces, dont le développement avait probablement été, jusque là, réprimé par l'acidification des sols et de l'eau. Parmi celles-ci, les espèces du genre *Tricladium* semblent avoir particulièrement profitées des amendements, puisqu'elles sont communes dans les témoins neutres, absentes des ruisseaux acides et que trois d'entre elles sont apparues dans LG après les opérations d'épandages calco-magnésiens. Comparativement, les assemblages d'espèces observés dans BE sont peu modifiés après chaulage ; la richesse totale reste proche de celles des deux témoins GS et WA et de celles observées dans l'ensemble des ruisseaux acides au cours de l'AN1.

Les opérations d'amendement des bassin-versants ont donc permis d'initier une recolonisation fongique des ruisseaux acides, d'autant plus importante que la restauration physico-chimique fut efficace. Ces résultats soulignent les liens étroits qui semblent exister entre le degré d'acidité des ruisseaux et la diversité des hyphomycètes aquatiques.

Bien plus que le simple impact du pH, les analyses PLS ont permis de mettre en évidence le rôle majeur de l'aluminium dans ce phénomène. Ce paramètre apparaît en effet comme étant le facteur principal contrôlant la richesse des hyphomycètes aquatiques, et si la diversité fongique varie en fonction du pH en suivant une courbe unimodale, la relation hautement significative établie avec la concentration en aluminium total indique un effet dose-réponse évident. En milieu aquatique acidifié, une toxicité combinée des protons H^+ et de la concentration en aluminium a été démontrée concernant différentes espèces d'invertébrés (Felten & Guérold 2004; 2006 ; Appelberg 1985), comme pour d'autres organismes tels que les poissons (Masson, Guérold et al. 2002), les macrophytes (Farmer 1990) ou les algues (Havens & Decosta 1987; Claesson & Törnqvist 1988). Les métaux lourds affectent généralement les communautés fongiques, en réduisant leur diversité et en sélectionnant les espèces résistantes/tolérantes (Gadd 1993). Bien que secondaire, l'effet du pH semble également déterminant dans notre étude. Toutefois, le lien étroit qui existe entre l'acidité et la solubilisation des métaux lourds, pourrait potentiellement dissimuler l'expression redondante des effets toxiques de l'aluminium.

En outre, le rôle majeur de ce métal permet de mieux comprendre l'apparente ambivalence entre nos résultats et ceux de Bärlocher (1987). En effet, il est important et intéressant de noter que les cours d'eau acides analysés par Bärlocher, sont des ruisseaux dont l'acidité était « naturelle » et d'origine organique (Chamier 1992). Hors, dans de tels milieux, les acides organiques complexent l'aluminum pour former des espèces non toxiques. La richesse des communautés fongiques (37-41 espèces) observées par Bärlocher dans les

milieux les plus acides (pH 5,4-6,2) refléterait l'origine organique de l'acidité des cours d'eau et l'absence de toxicité métallique.

Les résultats contradictoires émanant de l'ensemble de la littérature, pourrait ainsi résulter de la non-considération de l'origine de l'acidité des écosystèmes étudiés (minérale *vs* organique). Comme l'avaient déjà démontré Dangles, Malmqvist et al. (2004) concernant les macro-invertébrés benthiques, la diversité des hyphomycètes aquatiques se maintiendrait à de hauts niveaux, dans les systèmes naturellement acides où les espèces présentes tolèrent de faibles pH, alors que dans les milieux dégradés par l'acidification anthropique, la diversité fongique s'effondrerait en raison de la toxicité des métaux lourds. Dans nos systèmes acidifiés, les fortes concentrations en aluminium total (212-876 $\mu g.L^{-1}$ et DOC < 2,3 mg L^{-1}) ne permettraient qu'aux espèces les plus tolérantes de subsister.

A ce propos, outre la disparition de nombreuses espèces, nos résultats montrent également une modification de l'espèce dominante, en fonction du statut du cours d'eau. Cela se manifeste plus précisément, par le remplacement de *Clavariopsis aquatica*, qui domine la production conidienne dans les ruisseaux neutres (48.24% à 85.10%), par *Flagellospora curvula* dans les ruisseaux acides (67.92% à 98.85%). Cette dernière contribue également majoritairement à la production de spores (82%) du ruisseau le plus acide (Alabama, ruisseau de tête de bassin nommé Yellow, pH 6.1) étudié par Suberkropp & Chauvet (1995), à celle d'un ruisseau pollué par des effluents organiques et caractérisé par de très faibles taux d'O_2 dissout (Portugal, rivière Ave, site L6) dans l'étude de Pascoal & Cassio (2004), et fait partie des 4 espèces qui se maintiennent dans les sites fortement pollués (pollution organique) qui ont été analysés par Raviraja, Sridhar et al. (1998) en Inde (rivière Nethravathi). En outre, dans l'étude menée par Duarte, Pascoal et al. (2004) sur les effets du zinc, le taxon qui domine les sporulations est constitué de petites spores filiformes indéterminées, dont la description pourrait correspondre à de très petites conidies de *F. curvula*. Claudia Pascoal (com. perso., PLPF 2005) a également observé ce type de spores en abondance, au niveau de sites très dégradés et j'ai pu remarquer, pour ma part, que la taille de *F.curvula* avait tendance à diminuer avec l'augmentation de la concentration en aluminium des cours d'eau. Cette espèce pourrait donc être particulièrement résistante à divers types de pollution. Concernant l'acidification anthropique, l'absence d'effet marqué sur les biomasses fongiques, pourrait révéler que des espèces comme *F.curvula* sont un peu comme certaines espèces de plécoptères (Tixier & Guérold 2005), des espèces « acido-bénéficiaires ». Il est d'ailleurs remarquable, de constater qu'après chaulage du ruisseau LG, la contribution relative de

l'espèce *F.curvula* diminue brutalement, en passant de 92% à environ 68% de la production moyenne de spores, alors qu'elle reste stable dans les autres ruisseaux acides.

Ainsi, l'acidification anthropique des écosystèmes aquatiques conduit à une érosion drastique de la diversité des hyphomycètes aquatiques, ne laissant subsister que les rares espèces tolérant de fortes concentrations en aluminium. Certaines d'entre elles pourraient être des espèces acido-bénéficiaires, ce qui pourraient expliquer le maintient de biomasses mycéliennes équivalentes à celles observées dans les ruisseaux neutres.

Hyphomycètes aquatiques et décomposition des litières

Les résultats de notre étude magnifient le lien étroit qui existe entre les communautés d'hyphomycètes aquatiques et le processus de décomposition des litières. Les régressions linéaires multiples ont notamment permis de mettre en évidence, l'effet positif et prépondérant de la diversité fongique sur la vitesse de dégradation des feuilles de hêtre. La richesse spécifique semble supplanter tout autre paramètre fongique (biomasse, production de spores) et tout effet « identité d'espèce », même si le taux de sporulation d'*Articulospora tetracladia* (cette espèce étant présente dans les tous les cours d'eau) joue probablement un rôle additif substantiel.

Cette hypothèse est confortée par la relation non linéaire qui a été établie entre la vitesse de dégradation des feuilles de hêtre et la richesse spécifique (**Figure IV.23**). La diversité fongique explique plus de 99% de la variance de ce processus, en suivant un modèle logistique de type dose-réponse. Elle explique à la fois la diminution des taux de décomposition dans les ruisseaux acides suite à l'altération des communautés d'hyphomycètes, et la restauration fonctionnelle partielle de LG, après amendements et recolonisation fongique.

Depuis quelques années, l'appréhension des relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes est devenu l'un des principaux « challenge » en écologie. Le fait qu'une érosion de la diversité des biocœnoses puisse affecter l'efficacité des processus fonctionnels d'un écosystème, apparaît aujourd'hui comme une évidence grandissante (Hector, Schmid et al. 1999; Tilman, Reich et al. 2001; Loreau, Naeem et al. 2002), même si les mécanismes sous-jacents ne sont pas toujours clairement identifiés (Zak, Holmes et al. 2003). A ce propos, Lawler, Armesto et al. (2002) précisent que ces lacunes résultent globalement, d'un manque d'analyses conjointes de la biodiversité et des processus fonctionnels des écosystèmes. A notre connaissance, notre étude est la première à mettre en relation la biodiversité et la décomposition des litières, le long d'un gradient de stress

environnemental. Elle apporte de nouveaux éléments, permettant de comprendre comment l'érosion de la biodiversité peut affecter le fonctionnement des écosystèmes. D'autre part, elle complémente les premiers arguments en faveur de la validité des modèles « fongiques » dans les relations biodiversité/fonctionnement, proposés antérieurement concernant les champignons mycorrhiziens (Heijden, Klironomos et al. 1998; Coughlan, Dalpe et al. 2000).

En outre, la relation très significative établie entre le taux de décomposition et la richesse des hyphomycètes aquatiques, souligne le rôle probablement fondamental de la diversité de ces micro-organismes dans les flux de matières et d'énergie. Elle apporte des informations importantes face au manque considérable d'attention portée sur les relations entre la diversité des décomposeurs et le recyclage de la matière (Kinzig, Pacala et al. 2002; Wardle, Bonner et al. 2002), processus pourtant fondamental et primordial au sein de tous les écosystèmes.

La combinaison d'un nombre croissant d'espèces semble manifestement augmenter l'efficacité fonctionnelle des communautés et en particulier la vitesse de décomposition des feuilles de hêtre. Ces observations sustentent les hypothèses de « partitionnement des niches écologiques » et de « facilitation entre espèces », classiquement proposées pour expliquer les effets de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes (Loreau 2000; Hooper, Chapin et al. 2005). Bärlocher (1992a) imaginait dès 1992 ce type de relation, concernant d'une part l'activité cellulolytique des enzymes de différentes espèces de champignons (facilitation) et d'autre part l'utilisation de composés foliaires distincts par différentes espèces d'hyphomycètes aquatiques (partitionnement). De tangibles indices de facilitation entre deux espèces d'hyphomycètes, ont été rapportés ultérieurement par Treton, Chauvet et al. (2004), et les effets sur la décomposition des litières pourraient être importantes.

La relation que nous avons mise en évidence entre la diversité des hyphomycètes et le processus de dégradation de la matière organique allochtone correspond plus particulièrement à « l'hypothèse discontinue » (voir introduction et **Figure IV.25**). Initialement, ce modèle « dose-réponse » évoluerait comme une fonction « puissance » et le premier point d'inflexion de la courbe correspondrait au nombre minimal d'espèces d'hyphomycètes, nécessaire pour garantir une dégradation biologique efficiente des litières. Dans le cadre de notre étude, ce nombre serait proche de vingt espèces et permettrait de dépasser un taux de décomposition (0,0053 g MSSC.jour^{-1} pour les feuilles de hêtre) représentant théoriquement, la perte de masse imputable à la seule abrasion physique et au lessivage.

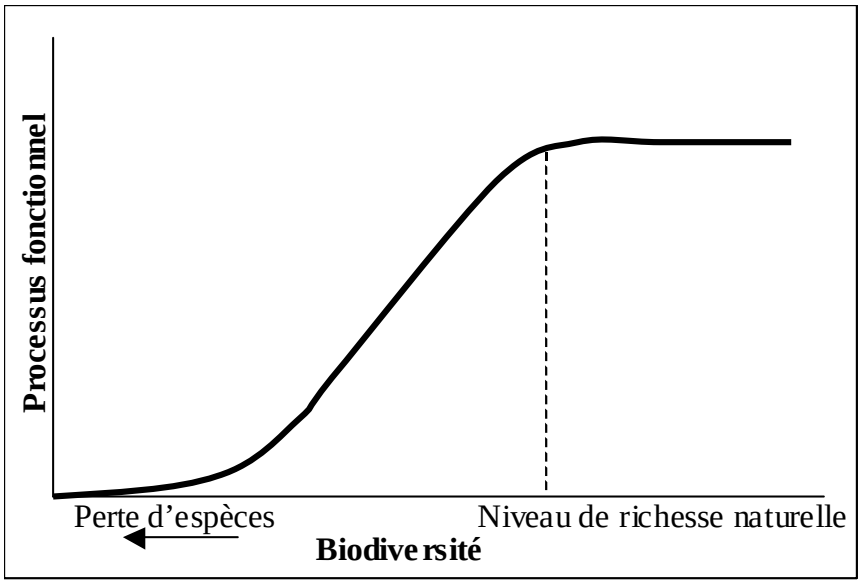


Figure IV.25 : Représentation graphique simplifiée de l'Hypothèse Discontinue.

Au-delà de cette richesse minimale, le processus augmenterait rapidement et de façon relativement linéaire avec l'arrivée de nouvelles espèces au sein de la communauté fongique. Cette évolution soutient l'hypothèse d'une complémentarité des niches écologiques chez les hyphomycètes, ainsi qu'une facilitation entre espèces.

Enfin, cette courbe tendrait à atteindre une asymptote après un second point d'inflexion qui correspondrait au nombre optimal d'espèces permettant d'accéder à l'efficacité maximale de décomposition. Ce niveau de diversité spécifique serait d'une quarantaine d'espèces, pour un coefficient de dégradation de 0.0320 g MSSC.jour^{-1} pour les feuilles de hêtre. Au-delà de cette valeur, une certaine redondance fonctionnelle apparaîtrait avec l'arrivée de nouvelles espèces et la vitesse de décomposition se maintiendrait à ce plafond.

Il est intéressant de noter que la gamme d'efficacité du processus de décomposition biologique des litières, proposée par ce modèle, correspondrait à une gamme de diversité fongique de 20 à 40 espèces, et que cet intervalle semble réaliste puisqu'en milieu naturel, les communautés fongiques sont composées classiquement de 20 à 60 espèces (Bärlocher 1992a).

D'autre part, le concept de ce modèle est relativement simple et facilement compréhensible. Il pourrait par exemple, être comparé au fonctionnement d'une entreprise de production de pâtisseries industrielles. En l'absence d'employés cette usine ne fonctionnerait pas. Avec l'arrivée de quelques manutentionnaires, certaines parties de la chaîne de production pourraient être mise en marche, sans qu'aucune viennoiserie ne puisse néanmoins sortir de cette usine désorganisée, en manque de main-d'œuvre et de travailleurs qualifiés.

Progressivement, l'embauche d'ouvriers spécialisés permettrait de mettre en marche certaines machines indispensables à la conception du produit (pétrisseuse, four…). D'autres, plus généralistes, s'emploieraient à assurer tant bien que mal le lien entre les différentes chaînes et les premiers croissants commenceraient à être produits, à une cadence toutefois très faible. Puis peu à peu, l'incorporation de nouveaux employés aux compétences diverses permettrait de faciliter le travail de certains ouvriers et de développer d'autres activités essentielles au bon fonctionnement de l'entreprise. Avec l'augmentation de la masse salariale, la vitesse de production ne cesserait de s'accroître, jusqu'à ce que tous les postes soient pourvus. Enfin, passé cette capacité optimale de l'entreprise, l'embauche de nouveaux ouvriers serait sans effet sur la vitesse de production.

Dang, Chauvet et al. (2005) ont étudié en microcosme, les effets de la diversité fongique sur la décomposition de litières d'aulne (*Alnus glutinosa*) et de chêne (*Quercus robur* L.). Etonnamment cette étude ne révèle aucune relation entre la richesse de ces « communautés expérimentales » d'hyphomycètes et la perte de masse foliaire. Contradictoirement, Bärlocher & Corkum (2003) ont réalisé des manipulations très similaires sur des feuilles de chêne et ont observé un effet positif de la diversité fongique. Ils y suggèrent une relation de complémentarité entre les cinq espèces d'hyphomycètes utilisées, sans qu'un effet « identité d'espèce » ne puisse être totalement écarté. D'autres expérimentations ont été réalisées en microcosme par Duarte, Pascoal et al. (2006), en utilisant quatre espèces d'hyphomycètes et des litières d'aulne. Bien que la richesse influence significativement la production de spores et la biomasse des communautés fongiques dans cette étude, seule l'identité des espèces semble avoir un effet sur la décomposition des litières. Les informations apportées par ces trois études en laboratoire apparaissent donc relativement floues et parfois antagonistes.

- « Comment expliquer alors cette ambivalence et pourquoi n'observe-t-on pas une relation aussi claire que celle que nous avons mise en évidence en milieu naturel ? » -

L'une des explications est sans doute le faible nombre d'espèces utilisées au cours de ces études en microcosme. En effet, Dang, Chauvet et al. (2005) sont les auteurs qui ont manipulé la plus grande diversité d'hyphomycètes aquatiques et celle-ci ne combinait que 8 espèces. Hors de telles « communautés expérimentales » sont très éloignées de la richesse des communautés naturelles des régions tempérées. Un réel biais dans l'intensité et la direction des réponses pourrait donc être induit par un « sampling effect ». Cependant ce problème reste difficilement solvable, puisqu'il semble difficile de manipuler plus de 15 espèces, simultanément en laboratoire (Bärlocher 1992a).

D'autre part, si une complémentarité existait entre les hyphomycètes aquatiques, celle-ci pourrait se manifester dans l'espace (différentes parties de la feuille) mais aussi dans le temps (succession d'espèces au cours de la transformation de la matière foliaire), comme le suggère la dynamique de colonisation fongique des feuilles au cours de leur décomposition (Bärlocher 1992a; Gessner, Thomas et al. 1993). L'adjonction simultanée de différentes espèces en microcosme pourrait donc engendrer une « promiscuité artificielle» et des interactions très différentes de celles qui s'établissent naturellement dans les écosystèmes.

En outre, ces trois expériences réalisées en microcosme ont respectivement fait varier la diversité des hyphomycètes de 1à 4 espèces (Duarte, Pascoal et al. 2006), de 1 à 5 espèces (Bärlocher & Corkum 2003) et de 1 à 8 espèces (Dang, Chauvet et al. 2005). En comparant ces gammes de diversité à celle de notre étude, nous pouvons remarquer qu'elles correspondent à la partie « sans effets fonctionnels » de notre modèle ; c'est à dire à un niveau de richesse spécifique inférieure au seuil d'une vingtaine d'espèces qui semble nécessaire pour induire une décomposition biologique efficiente. Ce seuil pourrait être qualifié de « ***diversité fonctionnelle*** ». Ainsi, la manipulation d'un trop petit nombre d'espèces ne permettrait pas d'observer le réel effet de la diversité fongique qui commence à se manifester significativement au-dessus de cette valeur.

L'ensemble de ces éléments rappelle à quel point il semble difficile, de généraliser les observations faites en dehors des écosystèmes.

Néanmoins, une autre expérience de décomposition a été conduite en milieu naturel, au sein de cours d'eau présentant des richesses en hyphomycètes aquatiques différentes (Bärlocher & Graça 2002). Aucune différence significative ne semble observable entre les taux de décomposition du groupe constitué par les ruisseaux les plus riches (en moyenne 42,5 espèces) et ceux du groupe des ruisseaux les plus pauvres (36,7 espèces). Les auteurs ont conclu en une absence d'effet de la diversité fongique. Toutefois il est intéressant de remarquer que la faible gamme de diversité employée dans cette étude, correspond à la phase asymptotique de notre modèle, c'est à dire à une diversité fonctionnellement optimale. Ainsi, en injectant de telles richesses dans notre modèle, la différence induite entre les taux de décomposition ne serait que de 0.002 g.jour $^{-1}$ et donc très vraisemblablement non-significative.

Notre étude montre donc qu'il semble important de travailler sur une large gamme de diversité (allant des communautés les plus dépeuplées à celles qui présentent les diversités les plus fortes en milieu naturel) lorsque l'on souhaite en appréhender les conséquences sur un processus fonctionnel. En outre la tendance logistique de notre modèle laisse entrevoir que la

simplification des communautés étudiées, pourrait être à l'origine de nombreux artefacts et contradictions dans la littérature.

D'autre part, il me parait réducteur et hasardeux, de ne considérer qu'un seul compartiment biologique lorsque l'on appréhende un processus fonctionnel qui, dans les milieux naturels des régions tempérées, fait intervenir d'autres acteurs (*e.g.* invertébrés et bactéries). Comme beaucoup d'autres processus, le recyclage de la matière organique est un phénomène particulièrement complexe qui est souvent évalué de façon simplifiée dans la littérature. Lorsque l'on souhaite appréhender l'impact de la diversité des hyphomycètes aquatiques sur la dégradation de la matière organique, il serait notamment judicieux de considérer les interactions avec les invertébrés déchiqueteurs. La production de FPOM disponibles pour les bactéries et les invertébrés collecteurs est un autre mécanisme essentiel, mais il résulte plus de l'action fragmentaire des hyphomycètes et donc de leur activité directe de décomposeur (production de FPOM = perte de masse foliaire).

Etant donné que nos dispositifs expérimentaux ont été conçus pour permettre l'accès des invertébrés au cœur des sacs GM, le contrôle exercé par la diversité fongique pourrait résulter de la contribution propre des hyphomycètes à la décomposition des litières, mais également des interactions hyphomycètes/invertébrés déchiqueteurs.

De nombreuses études antérieures ont indubitablement montré que les assemblages de déchiqueteurs étaient modifiés dans les cours d'eau soumis au processus d'acidification anthropique et que leur contribution à la dégradation de la matière organique pouvait y être réduite (Groom & Hildrew 1989; Hieber & Gessner 2002). Toutefois, aucune relation n'a été clairement démontrée entre la diversité des invertébrés déchiqueteurs et l'efficacité du processus de dégradation des litières (Dangles, Gessner et al. 2004). Plusieurs auteurs supportent l'hypothèse que quelques espèces « clé » contribuent fortement et de façon disproportionnée à la dégradation des feuilles (Dangles & Guerold 2001b; Jonsson, Dangles et al. 2002; Dangles & Malmqvist 2004; Carlisle & Clements 2005). Au contraire, nos résultats mettent clairement en avant le rôle fondamental de la diversité fongique dans ce processus fonctionnel.

Hors, les hyphomycètes aquatiques jouent un rôle essentiel et pluriel pour les invertébrés déchiqueteurs (pour revue : Suberkropp 1992; 1998). Leur conditionnement augmente notamment la qualité nutritive des litières. En outre, à l'exception de la digestion des protéines foliaires par le genre *Tipula*, les déchiqueteurs sont mal équipés pour assimiler les morceaux de feuilles qu'ils ingèrent. Ils sont ainsi capables de sélectionner les parties colonisées par les champignons et de conserver des enzymes fongiques actives dans leur tube

digestif. La présence des hyphomycètes n'augmente d'ailleurs pas seulement la palatabilité des feuilles, mais aussi la croissance et la survie des invertébrés. Suivant l'espèce de déchiqueteur considérée, des préférences différentes semblent s'établir en fonction des espèces d'hyphomycètes. L'espèce la plus appétente est notamment celle qui assure la meilleure croissance du déchiqueteur, mais elle n'est pas forcément la plus active en ce qui concerne la dégradation fongique. Ces interactions spécifiques complexes entre invertébrés et hyphomycètes suggèrent que la diversité fongique pourrait être à l'origine d'une augmentation de la consommation et/ou d'un partitionnement des ressources par les déchiqueteurs. Lecerf, Dobson et al. (2005) ont d'ailleurs récemment montré qu'une augmentation de la richesse des hyphomycètes colonisant des feuilles de chêne, semblait induire une accélération de leur consommation par *Gammarus fossarum* Koch. en microcosme.

Ainsi, si l'on considère le modèle logistique que nous avons établi entre la diversité fongique et le processus de décomposition, le seuil de « diversité fonctionnel » que nous avons proposé pourrait également correspondre au nombre minimal d'espèces d'hyphomycètes nécessaire pour initier une activité alimentaire des invertébrés déchiqueteurs. L'arrivée de nouveaux champignons pourrait ensuite induire une plus forte appétence des feuilles (meilleure qualité nutritive et augmentation de la diversité des enzymes fongiques assimilables), mais également une plus large gamme de ressources intéressantes pour une plus large diversité d'invertébrés (partitionnement). Enfin la phase asymptotique du modèle correspondrait à l'optimisation de l'activité déchiquetrice des communautés d'invertébrés par les hyphomycètes.

En reprenant l'exemple d'une entreprise de pâtisseries industrielles, il serait nécessaire de disposer d'un minimum de salariés pour transformer la farine (peu digeste en l'état) en aliment plus appétant. La production resterait initialement faible et la qualité gustative des produits peu attractive, mais les premiers consommateurs assureraient un écoulement minimal de la marchandise. Avec l'embauche de nouveaux ouvriers, les cadences de production augmenteraient, la qualité des produits s'améliorerait et la présence de certains spécialistes (pâtissiers, chocolatiers, confiseurs) permettrait de diversifier les produits (croissants, brioches, éclairs, tartes…). Ainsi, la consommation augmenterait non seulement de part l'amélioration de la qualité du produit, mais aussi grâce à leur diversification en adéquation avec les préférences alimentaires de chacun. Enfin, l'entreprise arrivant à une production optimale capable de sustenter l'ensemble de la population, la consommation de pâtisserie stagnerait à son taux maximal, malgré l'arrivée de nouveaux employés.

Cette partie de notre étude a montré sans équivoque, une relation dose-réponse entre la diversité des hyphomycètes aquatiques et le processus de décomposition des feuilles de hêtre. Toutefois nous proposons que cet effet de la diversité puisse se manifester non seulement par l'action directe de ces organismes sur la perte de masse foliaire, mais aussi par un emboîtement fonctionnel étroit avec les autres acteurs de la décomposition, et en particulier les invertébrés déchiqueteurs. Cela suggère d'autre part, une succession d'effets en cascades.

Partie V

Macro-invertébrés benthiques

associés aux litières

Figure V.1 : Larves de *Limnephilidae* (Trichoptère) associées aux litières dans les ruisseaux du Tihay et de Longfoigneux (Photographies : P. WAGNER).

Avant-propos :

Les macro-invertébrés benthiques sont omniprésents dans les écosystèmes aquatiques d'eau douce des régions tempérées. Ils contribuent fortement à la biodiversité de ces systèmes, à la fois par l'importante diversité d'espèces qu'ils représentent et la variété de niches écologiques qu'ils occupent. Cette diversité fonctionnelle leur confère un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes (Covich, Palmer et al. 1999).

Dans cette partie, nous nous attacherons plus particulièrement à identifier les relations potentielles entre la vitesse de dégradation des litières et les assemblages d'invertébrés qui leurs sont associées. Nous tenterons notamment de dégager des mécanismes qui permettraient d'expliquer le ralentissement observé en milieu acidifié et l'amélioration significative observée dans le ruisseau amendé LG. Pour cela, nous porterons une attention plus particulière aux invertébrés considérés comme « déchiqueteurs ».

En outre, cette partie concernera uniquement les assemblages d'invertébrés associés aux feuilles de hêtre.

I. Matériels et méthodes

I.1. Analyse des échantillons

Les peuplements d'invertébrés benthiques associés aux sacs de feuilles de hêtre ont été appréhendés au cours des deux expériences de dégradation (AN1 et AN2) et dans les six sites d'étude (LM, BE, GS, TH, LG et WA). A chaque campagne de prélèvement, les invertébrés ont été soigneusement séparés des litières et récupérés dans un tamis (mailles : 0.125 mm), au moment du rinçage des feuilles en laboratoire. Les sacs plastiques « zip » utilisés durant le transport ont été vidés de leur contenu dans le tamis, rincés et inspectés minutieusement afin de déloger les individus pouvant s'être extrait des paquets de feuilles. L'ensemble des animaux ainsi récupérés furent alors rapidement placés dans des piluliers indiquant l'identité du paquet d'origine et fixés dans de l'alcool à 70 %. Ultérieurement, les invertébrés ont été triés, déterminés et mesurés sous loupe binoculaire (grossissement 10 à 100 fois, LEICA MZ 12).

I.1.1. Richesse spécifique, diversité fonctionnelle et abondance

Les identifications ont été réalisées avec la précision la plus forte possible en fonction des connaissances acquises au niveau des secteurs d'étude (Guérold 1992; Dangles 2000; Felten 2003; Tixier 2004) et à l'aide de différents ouvrages de détermination (Aubert 1959; Elliott, Humpesch et al. 1988; Studeman, Landolt et al. 1992 ; Richoux 1982; Lafont 1983; Dethier 1985; Dethier & Haenni 1986; Waringer & Graf 1997; Tachet, Bournaud et al. 2003). Les identifications ont été poussées au niveau spécifique à chaque fois que cela était possible, particulièrement concernant les taxons déchiqueteurs. Toutefois, la détermination à l'espèce de certains Plécoptères et en particuliers de certaines larves de *Leuctra, Nemoura et Protonemura*, s'avère très délicate et nécessite une forte expérience. Ces taxons ont donc été déterminés le plus souvent au genre. En outre, la plupart des Trichoptères Limnephilidae présentent des caractères anatomiques peu développés en dessous des stades III (en particulier concernant la coloration, la pilosité et la sclérification). Ainsi, seules les larves des stades supérieurs à III ont généralement été identifiées à l'espèce.

Afin d'appréhender plus spécifiquement les communautés sous un angle fonctionnel, une seconde méthode de classification a été adoptée en parallèle. En effet, en dehors de l'évaluation classique de la diversité globale des invertébrés (richesse taxonomique), il nous est apparu que leur assignation à certains groupes fonctionnels permettrait d'optimiser la puissance de l'analyse. Les paquets de feuilles ne constituent pas seulement une ressource alimentaire utilisable par les invertébrés déchiqueteurs, mais aussi un micro-habitat (Dobson, Hildrew et al. 1992) pour de nombreuses espèces, ainsi qu'un filtre « piégeur » de matière organique particulaire dérivante (CPOM et FPOM), constituant elle-même une ressource intéressante pour divers invertébrés (Dangles, Guerold et al. 2001). Ainsi nous avons tenté de classer chaque taxon, dans l'une des deux catégories suivantes: les déchiqueteurs (TD) et les non déchiqueteurs (ND). Pour cela nous avons utilisé l'approche des **G**roupes **F**onctionnels **T**rophiques (GFT) proposée par Merritt & Cummins (1996) et fondée principalement sur le mode d'alimentation des invertébrés, la synthèse de deux traits biologiques (« type de nourriture » et « mode d'alimentation ») proposés par Tachet, Bournaud et al. (2003), et surtout les études de régime alimentaire réalisées par Dangles (2000) et Tixier (2004). En considérant les résultats de ces deux derniers auteurs, nous n'avons considéré comme déchiqueteurs, que les seuls invertébrés dont la dépendance alimentaire vis à vis des CPOM était supérieure ou égale à 30%. Notre méthode d'analyse a donc consisté à combiner l'approche GFT et RTU (Ressource Trophique Utilisée), comme l'ont proposé Minshall (1988) et Dangles (2000).

Souhaitant affiner encore cette analyse, nous avons subdivisé le groupe des déchiqueteurs en plusieurs sous-ensembles. En effet, il est classiquement admis que les écosystèmes acidifiés sont caractérisés par une forte abondance de Plécoptères (Sutcliffe & Carrick 1973) et notamment de Filipalpia déchiqueteurs (e.g. Leutridae et Nemouridae), en dépit d'un ralentissement de la dégradation de la matière organique (Ledger & Hildrew 2000; 2001; 2005). Ainsi, nous avons subdivisé le groupe des déchiqueteurs en deux sous-ensembles : les déchiqueteurs plécoptères (DP) et les autres déchiqueteurs (AD), essentiellement représentés par des Trichoptères, des Tipulidae et des Gammaridae au sein de nos sites d'étude. Enfin, Dangles et al. (Dangles & Guerold 2001a; b; Dangles, Gessner et al. 2004) ont montré que l'espèce *Gammarus fossarum* semblait jouer un rôle déterminant dans le processus de dégradation des litières. Ainsi, afin de vérifier cette hypothèse, les autres déchiqueteurs ont été subdivisés, en incluant (AD+) ou non (AD-) l'espèce *Gammarus fossarum*.

L'ensemble de nos analyses a donc été réalisé, à la fois sur la totalité des invertébrés associés aux litières (TOT) et pour chacun des sous-ensembles définis (TD, DP, AD+, AD-, ND). Précisons également que pour tous les calculs relatifs à la richesse taxonomique, les taxons indéterminés n'ont été comptabilisés qu'en l'absence totale d'individus de niveau taxonomique plus faible (par exemple si aucun *Potamophylax* n'était déterminé à l'espèce dans un cours d'eau donné, le taxon *Potamophylax sp* a été pris en compte).

En outre, toutes les abondances ont été recalculées en rapportant l'abondance brute de chaque taxon et de chaque groupe trophique présent dans un paquet, à la masse sèche sans cendre (MSSC) restante de feuilles de hêtre du paquet considéré. Ainsi les abondances ont été pondérées et exprimées en nombre d'individus par gramme de MSSC de feuille restante. Cette technique permet de minimiser les biais induits par l'effet substrat des feuilles, lorsque l'on compare des cours d'eau présentant des vitesses de décomposition différentes, et donc des biomasses de feuilles différentes pour un même temps d'immersion.

I.1.2. Biométrie

Pour chacun des 4 groupes définis précédemment (DP, AD-, ND et *Gammarus fossarum* pour le calcul de AD+), les invertébrés ont été séchés à l'étuve (80°C, 48 heures), pesés à 0.01 mg près, puis brûlés au four à moufle (550°C, 4 heures), afin de déterminer leur masse en MSSC. Comme pour le calcul des abondances pondérées, les biomasses de chaque groupe d'invertébrés ont été pondérées par la MSSC de feuille restante de chaque paquet. Elles ont donc été exprimées en mg de MSSC d'invertébrés par mg de MSSC de feuille restante.

Les invertébrés déchiqueteurs ont, par ailleurs, été mesurés et regroupés par classe de taille (longueur : capsule céphalique ↔ extrémité de l'abdomen, **Tableau V.1**).

Tableau V.1 : Classes de taille définies par la longueur totale du corps et utilisées pour les différents taxons considérés comme déchiqueteurs.

Taxons	Petite taille	Taille moyenne	Grande taille
Capnia vidua	<2 mm	2-6 mm	>6 mm
Leuctra sp	<2 mm	2-6 mm	>6 mm
Amphinemura sulcicollis	<2 mm	2-4 mm	>4 mm
Nemoura sp	<2 mm	2-6 mm	>6 mm
Nemurella picteti	<2 mm	2-6 mm	>6 mm
Protonemura sp	<2 mm	2-6 mm	>6 mm
Trichoptères déchiqueteurs	Stade I et II	Stade III et IV	Stade V (V à VIII pour Sericostoma)
Tipula maxima	<10 mm	10-30 mm	>30 mm
Gammarus fossarum	<3 mm	3-6 mm	>6 mm

I.2. Analyses des données

Une analyse **NMDS** a été réalisée, afin de révéler les différences existant entre les assemblages d'invertébrés des différents ruisseaux (SPSS 12.0 for Windows), au cours des deux périodes d'étude. Les coordonnées de chaque site sur chaque axe de la représentation NMDS ont été corrélées (corrélation de Spearman) aux différents paramètres physico-chimiques mesurés, afin d'identifier les variables potentiellement explicatives (Hawkins, Hogue et al. 1997).

Les richesses taxonomiques moyennes, les abondances moyennes et les biomasses moyennes ont été calculées, à la fois pour la totalité des invertébrés (TOT) et pour chacun des sous-ensembles définis précédemment (TD, DP, AD+, AD-, ND). Nous avons alors tenté de comparer ces différentes variables, afin d'évaluer les différences entre cours d'eau et les évolutions potentielles après amendement des bassins-versants de BE et LG. Malgré des transformations de type logarithmique des différentes variables testées, nous n'avons pu respecter les conditions d'homoscédasticité nécessaires pour entreprendre une ANOVA classique à deux champs (Zar 1996). Ainsi, nous avons considéré et codé chaque ruisseau au cours de chaque période d'étude, comme une entité indépendante (ex : LM1 et LM2) et nous en avons comparé les richesses, biomasses et abondances moyennes d'invertébrés, en réalisant une ANOVA de Kruskal-Wallis (STATISTICA 7). Les différences ont été considérées comme significatives lorsque $P<0,05$.

Enfin, une analyse par régression PLS a été utilisée, afin de déterminer quelles étaient les caractéristiques principales des communautés d'invertébrés, pouvant potentiellement expliquer les différences observées entre les vitesses de dégradation des litières dans les différents ruisseaux. La régression PLS a été réalisée à l'aide du logiciel SIMCA-P 9.0 (Umetrics AB). Les variables qui le nécessitaient ont été log-transformées pour s'approcher des conditions de normalité, en accord avec le test de Kolmogorov-Smirnov. Dans un second temps, les 11 variables désignées comme les plus importantes par l'analyse PLS, ont été sélectionnées pour tenter de modéliser les taux de dégradation des litières de hêtre, à l'aide d'une régression pas à pas (logiciel MINITAB).

II. Résultats

II.1. Assemblage et structure des communautés de macro-invertébrés benthiques associés aux litières de hêtre

II.1.1. Assemblages taxonomiques des communautés

Les analyses NMDS réalisées respectivement pour l'AN1 et l'AN2 présentent des configurations très similaires. Ainsi nous avons choisi de ne présenter que les résultats obtenus pour l'analyse combinée des deux périodes d'étude (**Figures V.2).** La représentation obtenue s'accompagne d'une faible valeur de stress qui témoigne de sa forte robustesse. Elle ségrégue clairement différents ensembles de ruisseaux, révélant ainsi des différences entre les assemblages d'invertébrés. La position des ruisseaux suivant l'axe 1 est principalement corrélée (corrélation de Spearman, $P<0,05$) à la conductivité (r = 0,76) et à la concentration en cations basiques (r = 0,71), ainsi que plus secondairement au pH (r = 0.66), à l'ANC (r = 0.66) et à la concentration en aluminium total (r = 0.61). Cette dimension sépare essentiellement les cours d'eau acides (à gauche) et les cours d'eau neutres (à droite). L'axe 2 est uniquement corrélé aux concentrations en sulfates (r = 0.79) et permet de discriminer les ruisseaux drainant des roches mères granitiques (en bas), de ceux s'écoulant sur substrat gréseux (en haut). Cette configuration est très proche de celle des ACP réalisées sur la physico-chimie des cours d'eau et de la représentation NMDS obtenue pour les assemblages d'espèces de champignons au cours de l'AN1.

En outre, les évolutions post-amendement des positions de LG et BE suivant l'axe 1, ne montrent aucun rapprochement vers leur témoin neutre respectif (TH et LM). Au contraire, il semble que ces deux cours d'eau s'en éloignent suivant cet axe et que l'ensemble des ruisseaux acides s'alignent autour d'une même position, au cours de l'AN2. Les assemblages d'invertébrés associés aux litières de BE et LG semblent donc conserver des caractéristiques proches de celles des autres ruisseaux acides et demeurer très éloignées de celles des cours d'eau neutres.

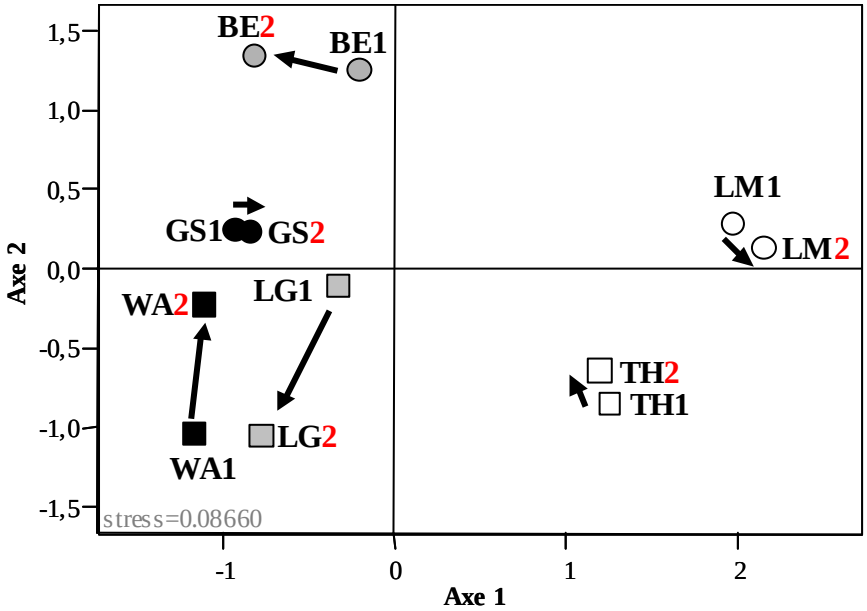


Figure V.2 : Ordination NMDS des assemblages de macro-invertébrés benthiques associés aux feuilles de hêtre en décomposition, dans les six ruisseaux au cours de chaque période d'étude (basée sur les abondances moyennes de chaque espèce). Le chiffre "1" succédant les initiales de chaque ruisseau correspond aux données de l'étude pré-chaulage et le chiffre "2" à celles de la période post-amendement. Les figurés ronds représentent les ruisseaux drainant des bassin-versants gréseux et ceux de forme carrée, les ruisseaux s'écoulant sur granite ; avec en blanc les témoins neutres, en noire les témoins acides et en gris les ruisseaux dont la bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude.

L'une des principales différences qui peut être mise en évidence entre les assemblages taxonomiques des différents ruisseaux, concerne leur richesse taxonomique totale. La liste en présence / absence des 97 taxons recensés (tous ruisseaux confondus) au cours des deux périodes d'étude est présentée dans le **Tableau V.2.** Le statut attribué à chaque taxon en fonction des trois grands ensembles trophiques que nous avons prédéfinis (DP, AD+ et ND), y est également précisé. La diversité totale des assemblages d'invertébrés associés aux litières apparaît très fortement réduite dans les ruisseaux acides (**Figure V.3**, **Total**), comparée à celle de leur témoin neutre respectif (de -55% dans BE1 à -69% dans BE2). La richesse totale s'effondre notamment de façon drastique (de -58% dans BE1 à -78% dans GS2), en ce qui concerne les taxons non déchiqueteurs (**Figure V.3, ND**). Ceci résulte principalement de la disparition de l'ensemble des Ephéméroptères, des Plécoptères Perlidae et de certains Perlodidae (genre *Isoperla*, *Perla* et *Perlodes*), de plusieurs familles de Trichoptères (Brachycentridae, Glossosomatidae, Goeridae, Hydropsychidae, Odontoceridae et Psychomyiidae), de plusieurs famille de Diptères (Athericidae, Psychodidae, Rhagionidae et

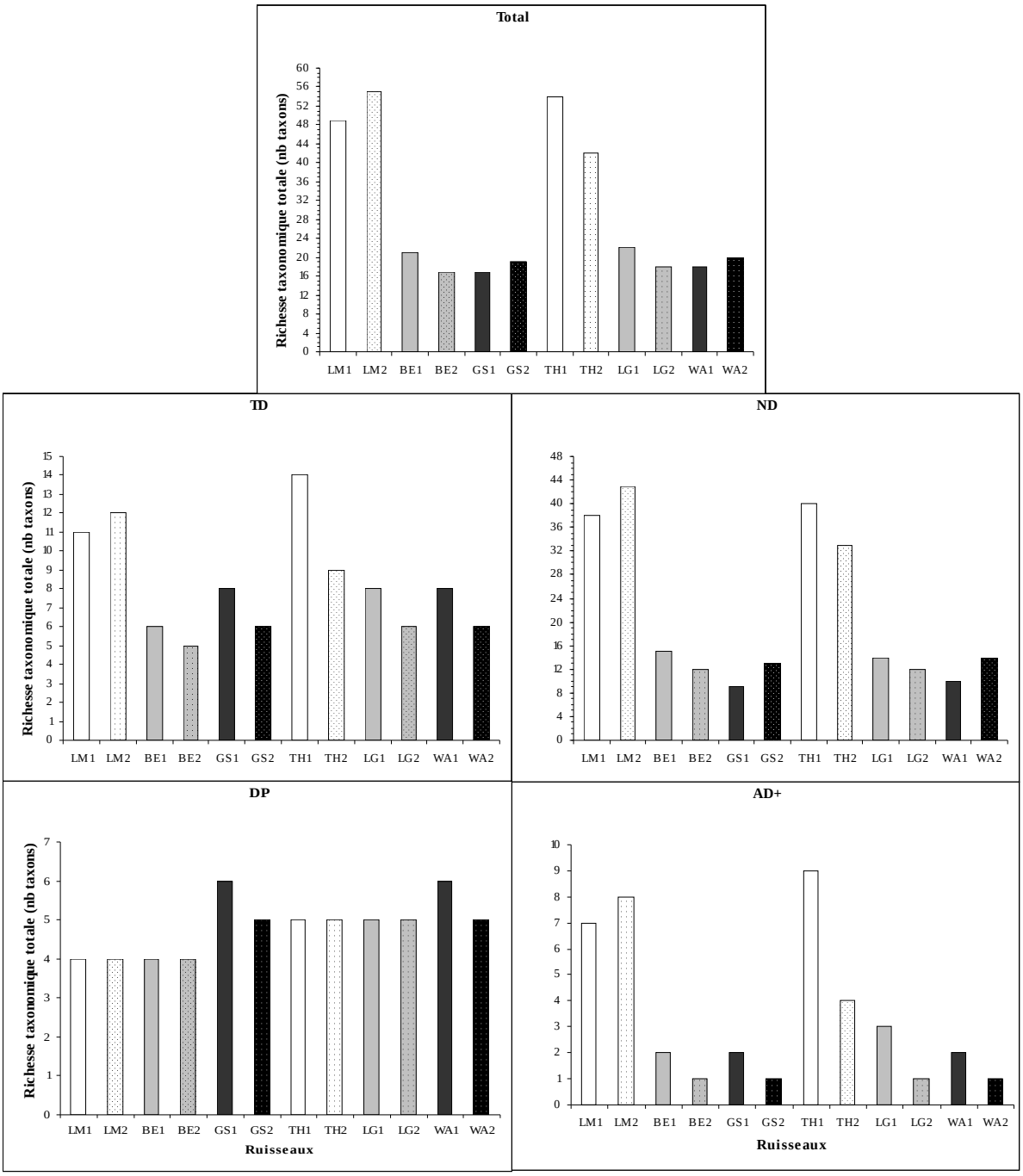


Figure V.3. : Richesse taxonomique totale associée aux litières, concernant l'ensemble des invertébrés (Total), les invertébrés déchiqueteurs (TD), les non-déchiqueteurs (ND), les déchiqueteurs plécoptères (DP) et les autres déchiqueteurs (AD+), dans chaque cours d'eau et au cours de chaque période d'étude. Les figurés blancs représentent les ruisseaux témoins neutres, les noires les témoins acides et les gris ceux dont le bassin-versant a été amendé entre les deux périodes d'étude. Les résultats obtenus au cours de l'AN1 sont figurés par des aires pleines et ceux de l'AN2 par des aires mouchetées.

Tabanidae), des Coléoptères Hydraenidae, de la plupart des Elmidae (genres *Elmis*, *Esolus* et *Oulimnius*) et de l'ensemble des Mollusques (Gasteropoda et Bivalvia).

Une réduction importante mais légèrement moins marquée, est également observée au sein des invertébrés déchiqueteurs (de -27% dans GS1 à –58% dans BE2). Cette altération ne résulte pas d'une érosion de la diversité des plécoptères déchiqueteurs (**Figure V.3, DP**), pour lesquels la richesse taxonomique demeure sensiblement identique dans l'ensemble des ruisseaux et même parfois légèrement plus forte dans certains cours d'eau acidifiés (GS1 et WA1). En revanche, des différences marquées se révèlent au sein du groupe des autres déchiqueteurs (**Figure V.3., AD+**), les ruisseaux acides apparaissant beaucoup moins diversifiés que leur témoin neutre respectif (-67% dans LG1 à –88% dans BE2). La richesse taxonomique des ruisseaux acides y dépasse rarement deux espèces et il s'agit pour l'essentiel d'espèces appartenant au genre *Potamophylax*. En outre, différentes familles de Trichoptères déchiqueteurs sont totalement absentes des cours d'eau acides (Brachycentridae pour *Micrasema longulum*, Lepidostomatidae et Leptoceridae), tout comme les Diptères Tipulidae et le crustacé *Gammarus fossarum*. Notons toutefois que ce Gammaridae est également absent du ruisseau neutre TH.

D'autre part, l'effet du chaulage n'engendre aucune augmentation de la richesse taxonomique totale et ce, pour aucun des groupes trophiques analysés. Au contraire, la deuxième année d'expérimentation se caractérise plutôt par une légère diminution de la richesse taxonomique totale du groupe AD+ dans BE et LG. Toutefois, il semble peu probable que cette diminution puisse être attribuée à un effet du chaulage, puisque le même phénomène se manifeste conjointement dans les ruisseaux TH, GS et WA. En outre cette diminution concerne majoritairement des espèces de Trichoptères Limnephilinae qui sont difficilement différentiables durant les premiers stades larvaires. Il paraît ainsi difficile d'exclure la possibilité que certains Limnephilinae indéterminés au cours de l'AN2, puissent potentiellement correspondre aux espèces manquantes.

Ainsi quelle que soit la période d'étude considérée, l'ensemble des ruisseaux acides se caractérise par une diversité taxonomique nettement plus faible que celle des témoins neutres, à l'exception des plécoptères déchiqueteurs lorsque l'on considère les différents groupes trophiques analysés.

Tableau V.2 : Liste en présence/absence des taxons recensés dans chaque ruisseau au cours de chaque période d'étude (AN1: 1 succédant aux initiales du cours d'eau et AN2: 2 succédant aux initiales du cours d'eau). Le statut attribué à chaque taxon en fonction des trois grands ensembles trophiques que nous avons prédéfinis est indiqué dans la colonne "Groupe Trophique", avec 1 = déchiqueteur plécoptère (DP), 2 =autre déchiqueteur (AD+) et 3 = non déchiqueteur (ND).

CLASSE	ORDRE	FAMILLE	Genre/Espèce	Groupe trophique	LM1	BE1	GS1	TH1	LG1	WA1	LM2	BE2	GS2	TH2	LG2	WA2
INSECTA	EPHEMEROPTERA	Baetidae	*Baetis sp*	*3*	+			+			+			+		
INSECTA	EPHEMEROPTERA	Ephemerellidae	*Ephemerella mucronata* (BENGTSSON, 1909)	*3*	+						+					
INSECTA	EPHEMEROPTERA	Heptageniidae	*Electrogena sp*	*3*	+			+								
INSECTA	EPHEMEROPTERA	Leptophlebidae	*Habrophlebia lauta* EATON, 1884	*3*	+			+								
INSECTA	EPHEMEROPTERA	Leptophlebidae	*Habroleptoïdes confusa* SARTORI & JACOB, 1986	*3*	+			+			+			+		
INSECTA	EPHEMEROPTERA	Leptophlebidae	*Paraleptophlebia sp*	*3*	+			+			+					
INSECTA	PLECOPTERA	Capniidae	*Capnia vidua* KLAPALEK, 1904	*1*	+		+	+		+	+			+		
INSECTA	PLECOPTERA	Chloroperlidae	*Siphonoperla torrentium* (PICTET, 1842)	*3*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
INSECTA	PLECOPTERA	Leuctridae	*Leuctra sp*	*1*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
INSECTA	PLECOPTERA	Nemouridae	*Amphinemura sulcicollis* (STEPHENS, 1835)	*1*			+	+	+	+		+	+	+	+	+
INSECTA	PLECOPTERA	Nemouridae	*Nemoura sp*	*1*	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
INSECTA	PLECOPTERA	Nemouridae	*Nemurella picteti* KLAPALEK 1909	*1*		+	+		+	+		+	+		+	+
INSECTA	PLECOPTERA	Nemouridae	*Protonemura sp*	*1*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
INSECTA	PLECOPTERA	Perlidae	*Dinocras cephalotes* (CURTIS, 1827)	*3*	+						+					
INSECTA	PLECOPTERA	Perlodidae	*Diura bicaudata* (LINNAEUS, 1758)	*3*		+										
INSECTA	PLECOPTERA	Perlodidae	*Isoperla sp*	*3*	+			+			+			+		
INSECTA	PLECOPTERA	Perlodidae	*Perla marginata* (PANZER, 1799)	*3*										+		
INSECTA	PLECOPTERA	Perlodidae	*Perlodes microcephala* (PICTET, 1842)	*3*	+			+			+					
INSECTA	PLECOPTERA	Perlodidae	*ind*	*3*	+											
INSECTA	PLECOPTERA	Taeniopterygidae	*Brachyptera sp*	*3*	+			+		+				+	+	+
INSECTA	TRICHOPTERA	Brachycentridae	*Micrasema longulum* McLACHLAN, 1876	2							+					
INSECTA	TRICHOPTERA	Brachycentridae	*Micrasema minimum* McLACHLAN, 1876	*3*	+			+								
INSECTA	TRICHOPTERA	Glossosomatidae	*Agapetus fuscipes* CURTIS, 1834	*3*				+								
INSECTA	TRICHOPTERA	Glossosomatidae	*Synagapetus moselyi* (ULMER, 1938)	*3*							+			+		
INSECTA	TRICHOPTERA	Goeridae	*Lithax niger* (HAGEN, 1859)	*3*				+			+					
INSECTA	TRICHOPTERA	Goeridae	*Silo pallipes* (FABRICIUS, 1781)	*3*							+					
INSECTA	TRICHOPTERA	Hydropsychidae	*Hydropsyche angustipennis* (CURTIS, 1834)	*3*				+						+		
INSECTA	TRICHOPTERA	Hydropsychidae	*Hydropsyche instabilis* (CURTIS, 1834)	*3*				+								
INSECTA	TRICHOPTERA	Hydropsychidae	*Hydropsyche siltalai* DÖHLER, 1963	*3*							+			+		
INSECTA	TRICHOPTERA	Hydropsychidae	*Hydropsyche tenuis* NAVAS, 1932	*3*				+								
INSECTA	TRICHOPTERA	Hydropsychidae	*Hydropsyche sp*	*3*	+			+								
INSECTA	TRICHOPTERA	Lepidostomatidae	*Crunoecia irrorata* (CURTIS, 1834)	2	+			+			+			+		
INSECTA	TRICHOPTERA	Leptoceridae	*Adicella reducta* (McLACHLAN, 1865)	2				+								
INSECTA	TRICHOPTERA	Limnephilidae	*Acrophylax zerberus* BRAUER, 1867	2		+		+								
INSECTA	TRICHOPTERA	Limnephilidae	*Drusus annulatus* (STEPHENS, 1837)	*3*								+				
INSECTA	TRICHOPTERA	Limnephilidae	*Potamophylax cingulatus* (STEPHENS, 1837)	2	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+
INSECTA	TRICHOPTERA	Limnephilidae	*Potamophylax latipennis* (CURTIS, 1834)	2				+	+		+					
INSECTA	TRICHOPTERA	Limnephilidae	*Potamophylax luctuosus* (PILLER & MITTERPACHER, 1783)	2	+		+	+			+					
INSECTA	TRICHOPTERA	Limnephilidae	*Potamophylax rotundipennis* (BRAUER, 1857).	2	+			+								
INSECTA	TRICHOPTERA	Limnephilidae	*Potamophylax sp*	2	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
INSECTA	TRICHOPTERA	Limnephilidae	*Limnephilinae ind*	2	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+
INSECTA	TRICHOPTERA	Odontoceridae	*Odontocerum albicorne* (SCOPOLI, 1763)	*3*							+			+		
INSECTA	TRICHOPTERA	Philopotamidae	*Philopotamus variegatus* (SCOPOLI, 1763)	*3*			+									
INSECTA	TRICHOPTERA	Polycentripodidae	*Plectrocnemia conspersa* (CURTIS, 1834)	*3*		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
INSECTA	TRICHOPTERA	Polycentripodidae	*Plectrocnemia geniculata* McLACHLAN, 1871	*3*				+								
INSECTA	TRICHOPTERA	Polycentripodidae	*Plectrocnemia sp*	*3*		+			+	+						
INSECTA	TRICHOPTERA	Psychomyiidae	*Tinodes sp*	*3*	+			+								

INSECTA	TRICHOPTERA	Rhyacophilidae	*Rhyacophila evoluta* McLACHLAN, 1879	*3*	+	+									
INSECTA	TRICHOPTERA	Rhyacophilidae	*Rhyacophila laevis* PICTET, 1834	*3*							+				
INSECTA	TRICHOPTERA	Rhyacophilidae	*Rhyacophila philopotamoïdes* McLACHLAN, 1879	*3*		+	+		+	+		+			
INSECTA	TRICHOPTERA	Rhyacophilidae	*Rhyacophila tristis* PICTET, 1834	*3*	+						+			+	
INSECTA	TRICHOPTERA	Rhyacophilidae	*Hyporhyacophila*	*3*		+		+	+						
INSECTA	TRICHOPTERA	Sericostomatidae	*Sericostoma personatum* (KIRBY & SPENCE, 1826)	2	+			+	+	+	+			+	
INSECTA	DIPTERA	Athericidae	*Ibisia marginata* (FABRICIUS, 1781)	*3*	+			+			+			+	
INSECTA	DIPTERA	Ceratopogonidae	*Ceratopogoninae*	*3*	+			+	+		+		+	+	+	+
INSECTA	DIPTERA	Chironomidae	*ind*	*3*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
INSECTA	DIPTERA	Empididae	*Clinocerinae*	*3*	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
INSECTA	DIPTERA	Empididae	*Hemedrominae*	*3*							+	+		+		
INSECTA	DIPTERA	Limoniidae	*Dicranota sp*	*3*		+							+	+		+
INSECTA	DIPTERA	Limoniidae	*Eriopteriini ind*	*3*											+	
INSECTA	DIPTERA	Limoniidae	*Eriopteriini: Hexatoma sp*	*3*							+			+		
INSECTA	DIPTERA	Limoniidae	*Limoniini ind*	*3*							+		+		+	
INSECTA	DIPTERA	Limoniidae	*Pediciini ind*	*3*	+	+		+	+		+			+		
INSECTA	DIPTERA	Limoniidae	*Scleroprocta*	*3*							+					
INSECTA	DIPTERA	Psychodidae	*Berdeniella sp*	*3*	+			+			+			+		
INSECTA	DIPTERA	Rhagionidae	*ind*	*3*							+					
INSECTA	DIPTERA	Simulidae	*ind*	*3*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
INSECTA	DIPTERA	Tabanidae	*ind*	*3*							+					
INSECTA	DIPTERA	Tipulidae	*Tipula maxima* PODA, 1761	2	+			+			+			+		
INSECTA	COLEOPTERA	Dryopidae	*Agabus*	*3*									+			
INSECTA	COLEOPTERA	Dysticidae	*Hydaticus sp*	*3*				+								
INSECTA	COLEOPTERA	Dysticidae	*Llybius*	*3*		+				+						
INSECTA	COLEOPTERA	Elmidae	*Elmis sp*	*3*	+			+						+		
INSECTA	COLEOPTERA	Elmidae	*Esolus sp*	*3*	+			+			+			+		
INSECTA	COLEOPTERA	Elmidae	*Limnius sp*	*3*	+			+			+		+	+		
INSECTA	COLEOPTERA	Elmidae	*Oulimnius sp*	*3*	+			+			+			+		
INSECTA	COLEOPTERA	Hydraenidae	*Hydraena gracilis* GERMAR,1824	*3*							+			+		
INSECTA	COLEOPTERA	Scirtidae	*Elodes sp*	*3*	+						+			+		+
INSECTA	ODONATA	Cordulegasteridae	*Cordulegaster boltoni* (DONOVAN, 1807)	*3*												+
INSECTA	MEGALOPTERA	Sialidae	*Sialis fuliginosa* Pictet, 1836	*3*								+	+			
CRUSTACEA	AMPHIPODA	Gammaridae	*Gammarus fossarum* KOCH, 1835	2	+						+					
ARACHNIDA	HYDRACARINA	ind	*ind*	*3*	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
GASTEROPODA	MESOGASTROPODA	Ancylidae	*Ancylus fluviatilis* MÜLLER 1774	*3*				+								
GASTEROPODA	MESOGASTROPODA	Hydrobiidae	*Bythinella sp*	*3*	+			+			+			+		
GASTEROPODA	MESOGASTROPODA	Planorbidae	*Anisus*	*3*							+					
GASTEROPODA	MESOGASTROPODA	Planorbidae	*Gyraulus*	*3*				+			+					
GASTEROPODA	MESOGASTROPODA	Valvatidae	*Valvata sp*	*3*	+			+			+			+		
BIVALVIA	EULAMELLIBRANCHIA	Sphaeriidae	*Pisidium sp*	*3*	+						+					
CLITTELATA (OLIGOCHAETA)	HAPLOTAXIDA	Lumbricidae	*Eiseniella tetraedra* (SAVIGNY, 1826)	*3*				+			+					
CLITTELATA (OLIGOCHAETA)	HAPLOTAXIDA	Lumbricidae	*ind*	*3*	+	+		+	+		+			+	+	+
CLITTELATA (OLIGOCHAETA)	HAPLOTAXIDA	Haplotaxidae	*Haplotaxis sp*	*3*	+											
CLITTELATA (OLIGOCHAETA)	LUMBRICULIDA	Lumbriculidae	*ind*	*3*	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
CLITTELATA (HIRUDINAE)	GNATHOBDELLIDA	Hirudidae	*Haenopsis sanguisuga* (LINNAEUS, 1758)	*3*	+			+								
CLITTELATA (HIRUDINAE)	PHARYNGOBDELLIDA	Erpobdellidae	*Erpobdella sp*	*3*							+					
TURBELLARIA	TRICLADIDA	Polycelidae	*Polycelis felina*	*3*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NEMATODA	ind	ind	*ind*	*3*	+			+	+			+				

II.1.2. Structure des communautés au cours du processus de dégradation des litières

Les principaux résultats des ANOVA de Kruskal-Wallis (et des tests post-hoc associés) réalisées sur les variations de richesses, d'abondances et de biomasses d'invertébrés, au cours de chaque expérience de décomposition, sont présentés de façon synthétique dans le **Tableau V.3.** Les résultats obtenus pour les déchiqueteurs sont conjointement illustrés par la **Figure V.4**.

III.1.2.a. Caractéristiques initiales

Au cours de l'AN1, les ruisseaux acides LG, GS et WA présentent des abondances, des biomasses et des richesses moyennes d'invertébrés associées aux litières qui se distinguent clairement des valeurs plus importantes observées dans de leur témoin neutre respectif (**Tableau V.3, TOT**). Cette tendance s'efface pour BE1 qui ne présente aucune différence significative avec LM1. En outre, les comparaisons inter-secteur sont plus équivoques. En effet, tout comme BE1, LG1 ne se distingue pas du témoin neutre LM1 en ce qui concerne la biomasse et la diversité des invertébrés totaux. Il semble donc difficile de généraliser et de proposer un pattern global de l'ensemble des communautés d'invertébrés associées aux litières qui permette de discerner clairement les ruisseaux acides, des ruisseaux neutres.

Si l'on s'intéresse plus spécifiquement aux communautés de déchiqueteurs au cours de l'AN1 (**Tableau V.3-TD** et **Figure V.4-TD a, b et c**), aucun trait global ne se dégage des comparaisons entre les ruisseaux acides et les ruisseaux neutres. On peut toutefois remarquer que les ruisseaux LG1, GS1 et WA1 se distinguent des deux témoins neutres ($P<0,01$), par des biomasses de déchiqueteurs nettement inférieures. Bien que le ruisseau BE1 présente également une biomasse moyenne de déchiqueteurs relativement faible, elle ne se distingue pas significativement de celles des ruisseaux LM1 et TH1.

Cette tendance est d'autant plus accentuée, lorsque l'on ne considère que le groupe des déchiqueteurs plécoptères (DP). Aucunes différences ne se dégagent lorsque l'on compare les caractéristiques des communautés de DP des ruisseaux acides LG1, GS1 et WA1, à celles du témoin neutre LM1 (**Tableau V.3-DP** et **Figure V.4-DP a, b et c)**. Dans BE1, elles apparaissent même plus diversifiées et se caractérisent par des abondances et des biomasses associées plus fortes ($P<0,01$).

Tableau V.3 : Principaux résultats des ANOVA de Kruskal-Wallis et des tests post-hoc réalisés sur les communautés d'invertébrés associées aux litières au cours de chaque période d'étude. Les principales différences entre l'AN1 et l'AN2 sont indiquées en surbrillance. Les résultats significatifs (*P*<0,05) apparaissent en « gras » et ceux proches de la significativité en « italique ».

			TOT			TD			DP			AD+			AD-		
			Abondance	Biomasse	Richesse	Abondance	Biomasse	Richesse	Abondance	Biomasse	Richesse	Abondance	Biomasse	Richesse	Abondance	Biomasse	Richesse
LG	LG1	LM1	**0.0034**	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0030**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0000**	**0.0001**	**0.0011**	n.s.	n.s.	n.s.
		BE1	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0280**	n.s.	n.s.	***0.0514***	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
		GS1	n.s.	n.s.	**0.0235**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
		TH1	**0.0019**	**0.0017**	***0.0550***	n.s.	**0.0026**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0072**	***0.0579***	**0.0085**	**0.0043**	**0.0305**
		WA1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0087**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	LG2	LM2	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0043**	**0.0025**	**0.0004**	n.s.	n.s.	**0.0252**
		BE2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0022**	**0.2348**	n.s.	**0.0086**	n.s.	n.s.	**0.0006**	n.s.	**0.0418**
		GS2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
		TH2	**0.0002**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0331**	**0.0008**	**0.0002**	**0.0004**	**0.0002**	**0.0005**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
		WA2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0068**	n.s.	n.s.
	LG1 vs LG2		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0057**	n.s.	**0.0169**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
BE	BE1	LM1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0000**	**0.0010**	**0.0001**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0224**	n.s.	**0.0140**
		GS1	**0.0001**	n.s.	n.s.	**0.0000**	**0.0447**	**0.0478**	**0.0000**	**0.0004**	**0.0005**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
		TH1	n.s.	n.s.	**0.0175**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0010**	**0.0010**	**0.0004**	**0.0000**	**0.0004**	**0.0001**
		WA1	**0.0000**	n.s.	n.s.	**0.0000**	n.s.	n.s.	**0.0000**	**0.0011**	**0.0158**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	BE2	LM2	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0001**	**0.0000**	**0.0000**	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**
		GS2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
		TH2	n.s.	**0.0037**	**0.0000**	n.s.	**0.0154**	**0.0000**	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0025**	**0.0001**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**
		WA2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	BE1 vs BE2		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0085**	n.s.	n.s.	**0.0099**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
TH	TH1	LM1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0300**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
		GS1	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0378**	**0.0000**	**0.0001**	n.s.	**0.0116**	n.s.	**0.0005**	**0.0008**	**0.0001**	**0.0000**	**0.0003**	**0.0000**
		WA1	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0004**	**0.0000**	**0.0120**	**0.0068**	**0.0302**	n.s.	***0.0507***	***0.1000***	**0.0281**	**0.0023**	***0.0800***	**0.0143**
	TH2	LM2	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0199**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0100**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
		GS2	n.s.	**0.0000**	**0.0000**	**0.0159**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0370**	**0.0062**	**0.0000**	**0.0018**	**0.0002**	**0.0005**	**0.0001**	**0.0001**	**0.0001**
		WA2	**0.0023**	**0.0000**	**0.0000**	n.s.	**0.0000**	**0.0000**	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0001**	**0.0004**	**0.0001**	**0.0000**	**0.0001**	**0.0000**
	TH1 vs TH2		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
LM	LM1	GS1	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0002**	**0.0000**	**0.0013**	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0095**	n.s.	**0.0140**
		WA1	**0.0000**	**0.0015**	**0.0002**	**0.0000**	**0.0000**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0000**	**0.0021**	**0.0004**	n.s.	n.s.	n.s.
	LM2	GS2	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**
		WA2	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	n.s.	n.s.	n.s.	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**
	LM1 vs LM2		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
WA	WA1	GS1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	WA2	GS2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	WA1 vs WA2		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
GS	GS1 vs GS2		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
ANOVA de Kruskal-Wallis		*H*	**149.027**	**153.099**	**182.418**	**146.133**	**157.652**	**146.464**	**93.130**	**75.412**	**93.774**	**199.249**	**177.512**	**183.118**	**163.560**	**136.077**	**151.431**
		P	**0.0001**	**0.0001**	**0.0001**	**0.0001**	**0.0001**	**0.0001**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0000**	**0.0001**	**0.0001**	**0.0001**	**0.0001**	**0.0001**	**0.0001**

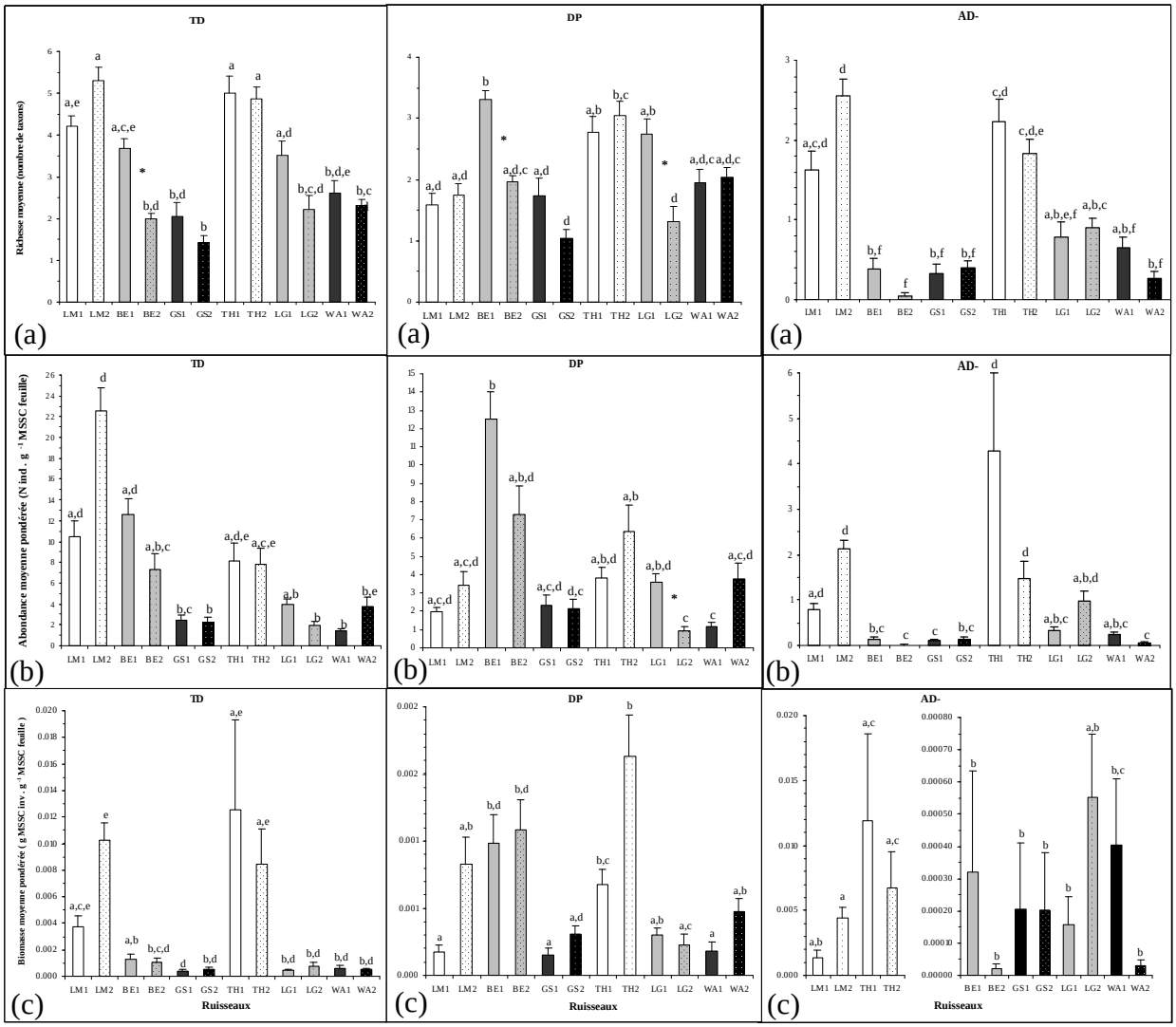


Figure V.4. : Comparaison des richesses moyennes (a), des abondances moyennes (b) et des biomasses moyennes (c) de déchiqueteurs, associées aux litières dans chaque ruisseau (ruisseaux témoins neutres en blanc, acides chaulés en gris et acides témoins en noir) et au cours de chaque période d'étude (AN1 : aire pleine, AN2 : aire mouchetée). Les invertébrés ont été regroupés en 3 catégories, TD : déchiqueteurs totaux, DP : plécoptères déchiqueteurs et AD- : autres déchiqueteurs sans gammaridae.

En revanche, si l'on exclut les communautés de plécoptères déchiqueteurs de cette analyse, des tendances plus nettes se dégagent (**Tableau V.3-AD+** et **AD-)**. En effet les ruisseaux acides présentent des richesses et des biomasses moyennes d'autres déchiqueteurs, toujours nettement inférieures à celles des témoins neutres. Ces différences sont toutes significatives ou proches de la significativité. Notons toutefois, que toutes les différences de biomasse entre les ruisseaux acides et LM1 s'effacent lorsque l'espèce *Gammarus fossarum* (qui n'est présente que dans LM) est exclue de l'analyse. Comparativement, le témoin neutre TH dispose quant à lui, de communautés d'autres déchiqueteurs qui ne sont composées que de Trichoptères et de *Tipula maxima* (AD-). Malgré l'absence de Gammaridae, ce cours d'eau se

distingue à la fois par des richesses, des abondances et des biomasses moyennes d'AD- nettement plus fortes que celles des ruisseaux acides (significativité $P<0,05$, exceptée pour Biomasse WA1 vs TH1 où $P<0,08$).

III.1.2.b. Evolutions post-amendement

Lorsque l'on compare les résultats obtenus au cours des deux périodes d'études, certaines modifications semblent intervenir au sein des ruisseaux amendés. Ainsi ces derniers sont les seuls à présenter des différences significatives intra-ruisseau entre les deux années d'expérimentation. Les principales évolutions inter et intra-ruisseau observées, sont indiquées en surbrillance dans le **Tableau V.3** et illustrées par la **Figure V.4**. Ces changements concernent essentiellement les taxons déchiqueteurs. On observe notamment une diminution significative de la richesse moyenne en taxons déchiqueteurs (TD) dans BE (BE1 *vs* BE2, $P<0.01$), qui se différencie alors de celles observées dans les ruisseaux neutres (LM2 et TH2) ($P<0.00001$) et qui devient identique à celle de son témoin acide GS2. Après amendement, BE montre une diminution conjointe de l'abondance et de la biomasse des déchiqueteurs totaux qui, bien qu'elle ne soit pas intrinsèquement significative (BE1 *vs* BE2), est suffisante pour induire une distinction par rapport à LM2 ($P<0,0001$) et un rapprochement de GS2 ($P=1$). Un phénomène relativement proche est observable dans LG2, où contrairement à ce qui avait été observé au cours de l'AN1, l'abondance et la richesse moyenne des déchiqueteurs totaux se distinguent significativement de celles de son témoin neutre TH2 ($P<0,05$). Comparativement les biomasses de déchiqueteurs restent relativement stables dans TH au cours des deux années.

La structure des communautés de déchiqueteurs semble donc évoluer conjointement dans les deux ruisseaux dont les bassins-versants furent amendés. Ces modifications se caractérisent essentiellement par une diminution de la richesse et de l'abondance des déchiqueteurs totaux, qui se traduit par une différentiation nette avec les cours d'eau neutres et par un regroupement des ruisseaux acides.

Cette tendance semble notamment résulter de modifications importantes au sein des Plécoptères déchiqueteurs (DP). BE et LG présentent en effet, des diminutions significatives lorsque l'on compare le nombre moyen de taxons DP présents dans les paquets de feuilles entre les deux périodes d'étude (BE1 > BE2, $P<0.01$ et LG1 > LG2, $P<0.05$). Cette réduction de la diversité moyenne s'accompagne d'une diminution de l'abondance moyenne des DP dans les deux cours d'eau, bien qu'elle ne soit significative que dans LG (LG1 *vs* LG2, $P<0.01$). Comparativement à leurs témoins respectifs, les évolutions sont d'autant plus

marquantes. En effet, alors qu'aucunes différences n'étaient observables au cours de l'AN1 entre LG et TH, les diminutions observées dans LG après amendement conduisent à une différentiation significative des deux ruisseaux, à la fois en terme de richesse (P<0,0005), d'abondance (P<0,0005) et de biomasse moyenne (P<0,0005) de déchiqueteurs plécoptères associés aux litières. De façon similaire, alors que BE présentait de très fortes valeurs d'abondance, de richesse et de biomasse qui le différentiait significativement à la fois de LM, de GS et de WA avant chaulage, il ne se distingue plus d'aucun des six ruisseaux au cours de l'AN2.

En outre, LG présente également des modifications importantes concernant le groupe des autres déchiqueteurs (AD-). En effet, bien qu'aucune différence significative intrinsèque ne soit décelée par l'ANOVA entre les deux périodes d'étude, la biomasse moyenne d'AD- est plus que triplée, et la richesse ainsi que l'abondance augmentent légèrement. De part ces évolutions, LG devient le seul ruisseau acide (quelle que soit la période d'étude considérée) à ne plus se distinguer significativement de TH, en ce qui concerne le groupe AD-. C'est également la seule évolution observée au sein des communautés d'invertébrés des ruisseaux amendés, dont la tendance soit positive.

Lorsque l'on analyse la structure des communautés d'invertébrés en considérant la biomasse relative de chaque groupe trophique défini, les évolutions observées dans LG sont particulièrement explicites (**Figure V.5**). Nous pouvons ainsi remarquer que les communautés d'invertébrés associées aux litières sont dominées par les autres déchiqueteurs AD+ (Gammaridae inclus) dans les ruisseaux neutres (>47%), alors que les proportions les plus importantes sont occupées par les non déchiqueteurs (ND) dans l'ensemble des ruisseaux acides (>55%), à l'exception de LG2. Après amendement, ce ruisseau présente en effet, une augmentation significative de la biomasse relative des AD+ (P<0,001), au détriment d'une diminution significative des ND (P<0,01). Sa structure se rapproche alors fortement de celle des ruisseaux neutres, avec une biomasse d'AD+ qui représente, à elle seule, plus de 55% de la biomasse totale d'invertébrés associés aux litières.

Ces modifications sont implicitement liées aux Trichoptères déchiqueteurs, puisque aucun Tipulidae n'a été recensé dans ce ruisseau. L'analyse par classe de taille révèle plus précisément l'origine probable de ces évolutions. En effet, des modifications intéressantes ont été observées concernant le genre *Potamophylax*.(**Figure V.6**).

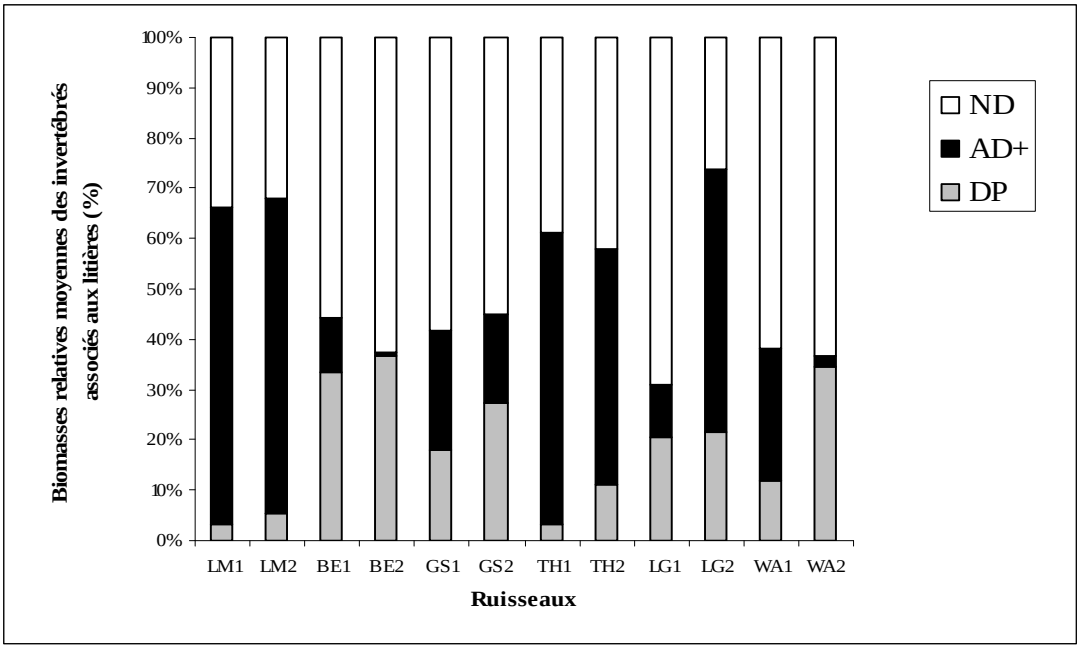


Figure V.5 : Biomasses relatives moyennes des macroinvertébrés associés aux litières, dans les six ruisseaux et au cours des deux périodes d'étude. Les invertébrés ont été regroupés en 3 cathégories : ND = non déchiqueteurs, DP = déchiqueteurs plécoptères et AD+ = autres déchiqueteurs (Trichoptères, Tipulidae, Gammaridae). Les proportions de chaque groupe sont exprimées en pourcentage de contribution à la biomasse moyenne d'invertébrés de chaque paquet. Les résultats obtenus au cours de l'AN1 sont indiqués par le chiffre "1" qui succède les initiales de chaque ruisseau, et ceux de l'AN2 par le chiffre "2". Les différences significatives observées au sein de chaque ruisseau entre les deux périodes d'étude sont figurées par le symbole "*" (ANOVA suivie d'un test posthoc de tukey, $P<0,05$)

Dans les ruisseaux acides BE, GS et WA, les espèces du genre *Potamophylax* associées aux litières sont essentiellement représentées par des individus de petites tailles (classe 1), moins fréquemment par des larves de stade III et IV (classe 2), et beaucoup plus rarement par des larves de stades V (classe 3). Au contraire, les larves de stades V associées aux litières dans LM et TH sont présentes durant la quasi-totalité du processus de dégradation, et plusieurs classes de taille différentes cohabitent régulièrement au sein des paquets de feuilles. Au cours de l'AN1, le ruisseau LG présente des caractéristiques identiques à celles des autres ruisseaux acides et aucune larve de stade V n'a été observée. En revanche, durant l'expérience post-amendement, des larves de *Potamophylax* de stade V colonisent régulièrement les paquets de feuilles et plusieurs classes de tailles cohabitent durant le processus de décomposition. Cette structuration en classes de taille des espèces de *Potamophylax* associées aux litières de LG2, devient ainsi très proche de celle des ruisseaux neutres.

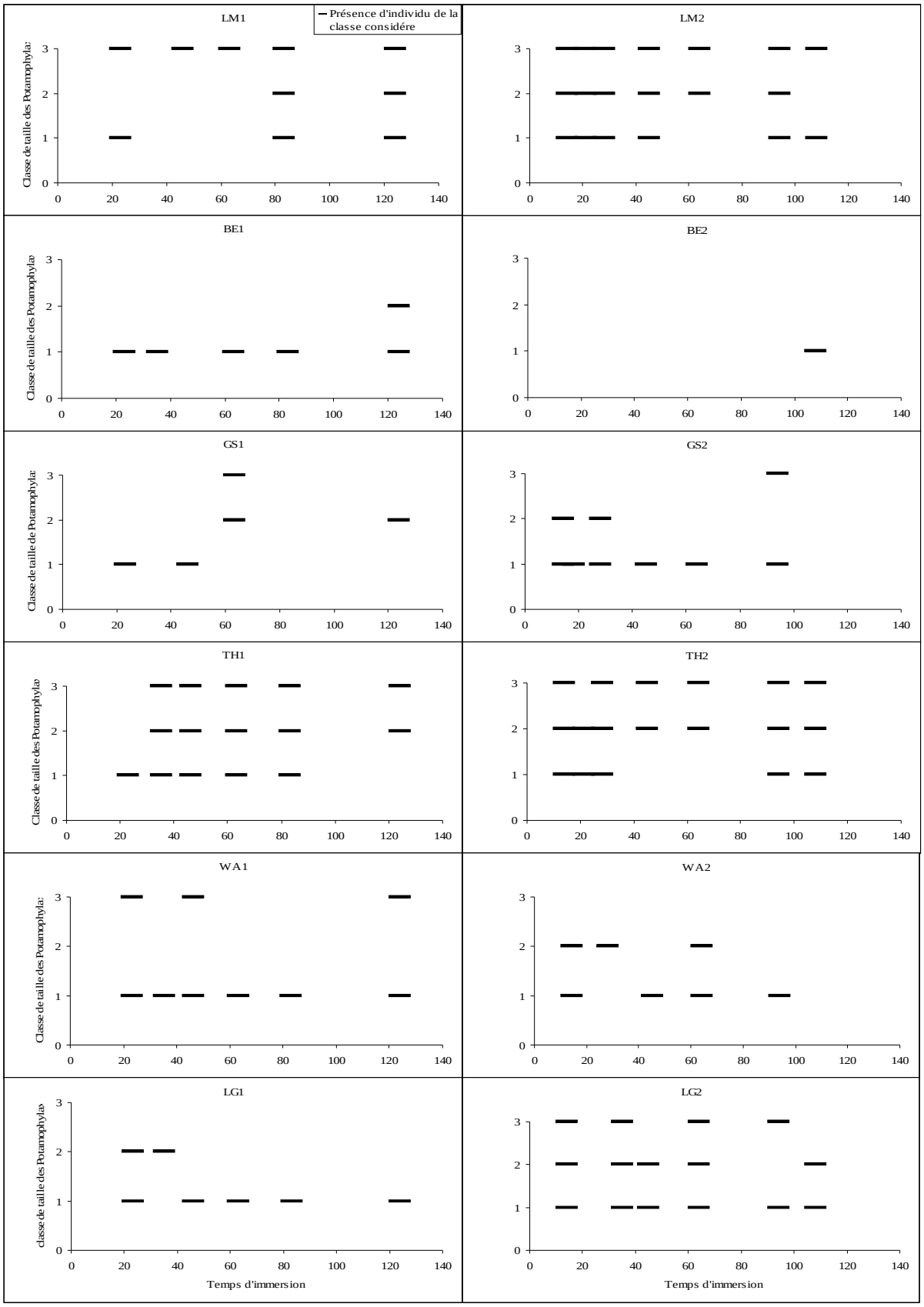


Figure V.6 : Evolution de la présence des trois classes de taille des larves de Trichoptère du genre *Potamophylax* associées aux litières, au cours des deux expériences de décomposition (AN1 à gauche et AN2 à droite) et dans les six ruisseaux. Classe 1 = stade I et II, Classe 2 = stade III et IV et Classe 3 = stade V ou plus.

II.2. Influence des communautés de macro-invertébrés benthiques associées aux litières de hêtre sur les taux de dégradation

Le taux de dégradation linéaire des feuilles de hêtre, calculé pour chaque ruisseau lors de chaque période d'étude (n=12), a été utilisé comme variable dépendante d'une analyse PLS. Les 22 variables étudiées pour caractériser les communautés d'invertébrés ont quant à elles été injectées dans la matrice, en tant que variables potentiellement explicatives. Il s'agit pour chacun des groupes analysés (invertébrés totaux : TOTAL, non déchiqueteurs : ND, déchiqueteurs totaux :TD, déchiqueteurs plécoptères : DP, déchiqueteurs sans les plécoptères : AD+, déchiqueteurs sans les plécoptères et sans les gammaridae : AD-) de l'abondance moyenne (Abmoy), de la richesse taxonomique moyenne (Smoy), de la biomasse moyenne (Mmoy) et de la richesse taxonomique totale (Stot) pour laquelle seul AD+ a été considéré dans la catégorie autres déchiqueteurs (en richesse totale, AD+ et AD- ne présente qu'une différence de 1 taxon dans LM que nous avons jugée insignifiante). Au vu des différences observées entre les ruisseaux acides et les ruisseaux neutres, ainsi que des évolutions constatées dans LG après amendement concernant la structure en classes de taille des larves du genre Potamophylax, les trois variables suivantes ont été ajoutées aux 22 précédentes : Abondance moyenne des larves de la classe 1 (Ab moy pot1), abondance moyenne des larves de classe 2 (Ab moy Pot 2) et abondance moyenne des larves de classe 3 (Ab moy pot3).

L'analyse a permis de produire un modèle hautement significatif (**Tableau V.4**), constitué d'une seule composante (Q^2_{cum}=0.85) et expliquant près de 88% de la variance (r^2y), à partir de ces seules données biologiques.

Tableau V.4 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par la modélisation PLS des taux de décomposition linéaires, utilisant 24 variables représentatives de la structure fonctionnelle et de la diversité des communautés d'invertébrés associées aux litières.

Modèle	Composantes	R^2X	R^2Y	Q^2
Taux de décomposition linéaire (-k)	1	0.676	0.879	0.851

La variable la plus importante (VIP= 1,243) est représentée par la biomasse moyenne (en g de MSSC d'invertébrés par g de MSSC de feuille) des déchiqueteurs AD+ (Trichoptères déchiqueteurs, Tipulidae et Gammaridae) (**Figure V.7**). Toutefois l'importance de cette variable est sensiblement identique à celles de la biomasse moyenne de l'ensemble des déchiqueteurs (TD, VIP=1,242) et de la biomasse moyenne de l'ensemble des invertébrés (TOT, VIP=1,233). En outre, d'autres variables semblent contribuer à la cohérence du modèle.

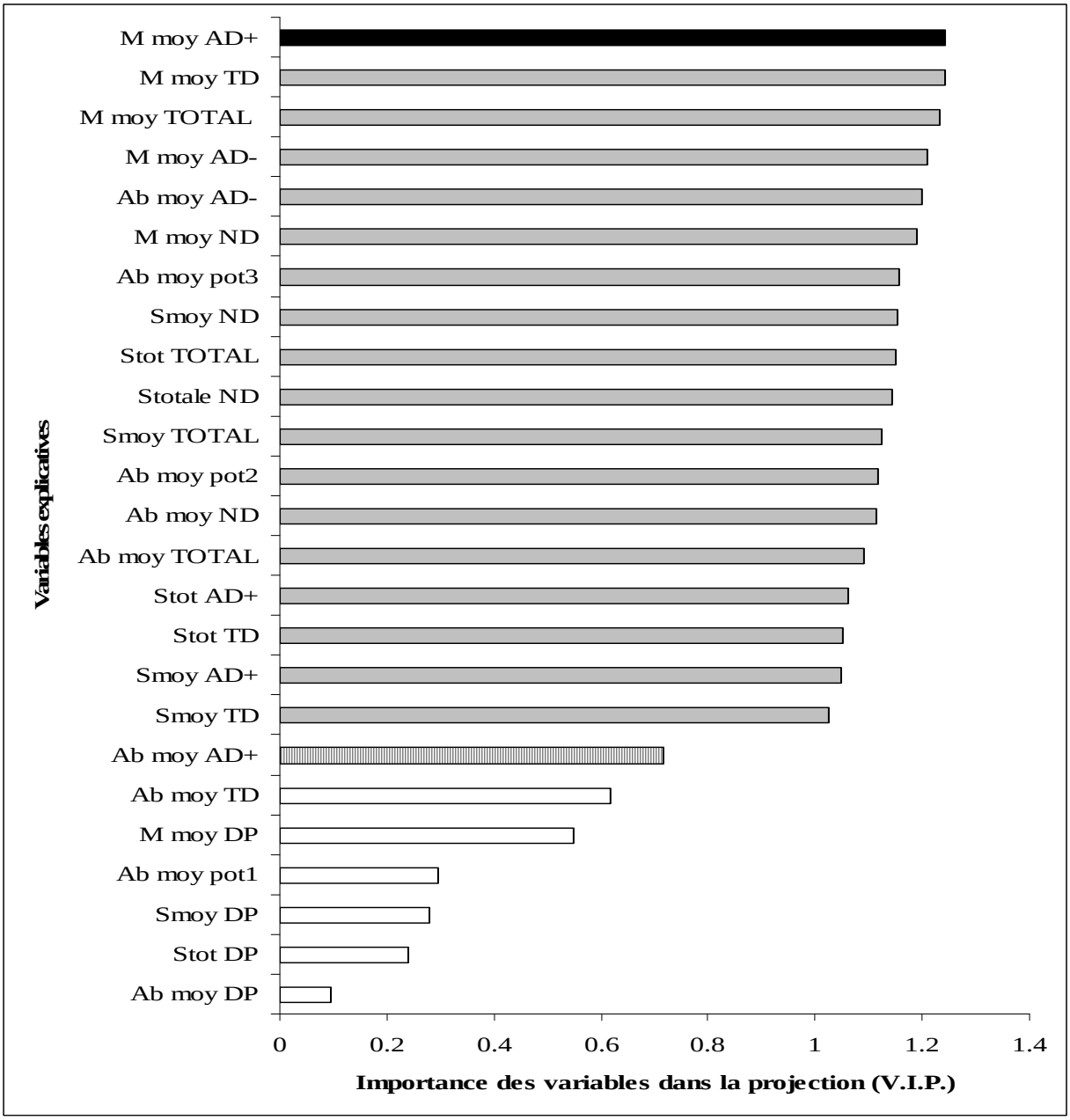


Figure V.7 : Résultats de la régression PLS montrant l'importance des différentes variables dans la projection (VIP) du modèle construit pour les taux de décomposition linéaires des feuilles de hêtre. La barre noire représente la variable la plus importante de chaque modèle, les barres grises les autres variables importantes (VIP>1), les barres hachurées les variables considérées comme influentes (VIP>0.7) et les barres blanches les variables sans effet majeur sur le modèle (VIP≤0.7). Smoy : richesse moyenne, Stot : richesse totale, Ab moy : abondance moyenne, M moy : biomasse moyenne.

Etonnamment, alors que la biomasse moyenne des déchiqueteurs AD+ présente la VIP la plus forte, l'abondance moyenne des AD+ est nettement moins importante (VIP=0,72). Notons également que l'abondance moyenne des larves de Potamophylax de classe 3 paraît

particulièrement influente, alors que celle des larves de classe 1 est sans effet majeur sur le modèle. Ces résultats soulignent probablement, l'importance de la taille et de la masse des individus des espèces déchiqueteuses AD+ qui colonisent les paquets de feuilles, c'est-à-dire, les variations de leur contribution à la fragmentation en fonction de leur cycle de vie.
En outre, le regroupement de l'ensemble des variables liées aux déchiqueteurs plécoptères au sein des variables sans importances majeurs, apparaît tout à fait remarquable.

Dans un second temps, nous avons cherché à éclaircir les résultats de l'analyse PLS, afin de déterminer si une ou quelques variables prépondérantes permettaient à elles seules, de prédire les taux de dégradation observés dans les ruisseaux. Une régression pas à pas a été réalisée en sélectionnant comme prédicteurs, les 11 variables explicatives (n-1=11) présentant les VIP les plus fortes dans le modèle PLS.
Les résultats de cette analyse (**Tableau V.5**) montrent que la biomasse moyenne des déchiqueteurs AD+ explique à elle seule près de 91% de la variance des taux de dégradation, sans qu'aucune addition supplémentaire d'autres paramètres ne permette d'améliorer significativement la régression.

Tableau V.5 : Résultats de la régression pas à pas réalisée sur les taux de dégradation (n=12) en fonction des 11 prédicteurs sélectionnés par analyse PLS de 25 paramètres relatifs aux communautés de macro-invertébrés associées aux litières de hêtre.

Prédicteurs	Etape	P	R^2
1=M moy AD+	Prédicteur1	0.0001	0.9099

La **Figure V.8** présente la relation entre les taux de décomposition mesurés dans les 6 ruisseaux au cours des deux périodes d'études et ceux calculés à partir du modèle linéaire théorique, basé sur la biomasse des invertébrés déchiqueteurs AD+ associés aux litières. La régression illustre la haute significativité du modèle et démontre par son alignement presque parfait sur une relation y=x, que le processus de décomposition pourrait être fortement dépendant de la biomasse des AD+.

Les résultats successifs de l'analyse PLS et de la régression pas à pas, mettent donc clairement en évidence le rôle majeur jouer par la biomasse moyenne des invertébrés déchiqueteurs non plécoptères (AD+) associés aux litières. Ce phénomène semble détaché du rôle de l'abondance de ces taxons. Il s'appuie donc essentiellement sur un effet de la biomasse, qui résulte probablement de la présence d'individus morphologiquement plus imposants.

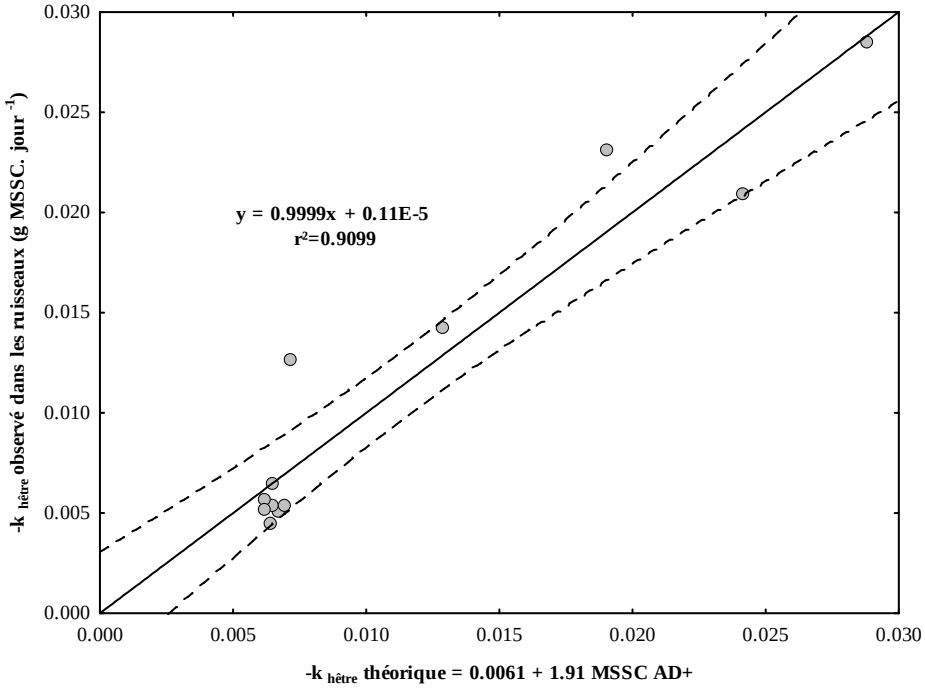


Figure V.8 : Régression entre le taux de dégradation linéaire des feuilles de hêtre mesuré dans les ruisseaux (-k observé) et le taux de décomposition théorique (-k théorique) proposé par le modèle de régression pas à pas et basé sur la biomasse moyenne des déchiqueteurs AD+ associés aux litières. Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95%.

III. Discussion :

III.1. Diversité et structure des communautés d'invertébrés associées aux litières

Nos résultats mettent en évidence, une érosion marquée de la richesse taxonomique totale des invertébrés associés aux litières dans les ruisseaux acides. Ils corroborent l'appauvrissement global des peuplements de macro-invertébrés benthiques, classiquement rapporté dans les cours d'eau européens et nord américains affectés par l'acidification anthropique (Sutcliffe & Carrick 1973; Okland & Okland 1986; Feldman & Connor 1992; Guérold 1992; Kobuszewski & Perry 1993 ; Guérold, Boudot et al. 2000 ; Driscoll, Lawrence et al. 2001; Dangles, Malmqvist et al. 2004; Bowman, Somers et al. 2006). Lorsque l'on subdivise les communautés associées aux litières en fonction de leur dépendance trophique vis à vis des litières (ND *vs* TD), la diversité totale des taxons non-déchiqueteurs associés aux litières semblent particulièrement altérée au sein des sites acidifiés. Ce phénomène résulte classiquement de l'acido-sensibilité de nombreux taxons et de la disparition subséquente de classes et d'ordres entiers (gastéropodes, bivalves, éphéméroptères ; Okland & Okland 1986), ainsi que de nombreuses familles de trichoptères, de coléoptères, de diptères ou de plécoptères (Guérold, Vein et al. 1993), parmi lesquels on observe généralement la plupart des taxons herbivores racleurs d'algues benthiques (Ledger & Hildrew 2000)

Nos résultats révèlent que la diversité taxonomique des déchiqueteurs est également touchée, bien que l'intensité de l'appauvrissement taxonomique soit légèrement moins importante. Il nous est alors apparu essentiel de distinguer les plécoptères déchiqueteurs des autres déchiqueteurs. En effet, même si Hildrew (1996) considère que les peuplements des ruisseaux acides sont basés sur les communautés de déchiqueteurs, ce phénomène résulte essentiellement de la dominance des Plécoptères Filipalpia dans les assemblages d'espèces associées aux litières des ruisseaux acides (Dobson & Hildrew 1992; Dangles, Gessner et al. 2004). Ces plécoptères semblent particulièrement tolérants face à l'acidification (Sutcliffe and Carrick 1973 ; Griffith and Perry 1993 ; Ledger and Hildrew 2001). Tixier & Guérold (2005) ont ainsi démontré que certaines espèces de Filipalpia pouvaient même être considérées comme « acido-bénéficiaires ». Notre étude confirme ces observations, en montrant que la

richesse taxonomique des déchiqueteurs plécoptères des ruisseaux acides est identique et même parfois supérieure à celles des témoins neutres.

En revanche la diversité totale des autres déchiqueteurs associés aux litières est fortement réduite, confirmant ainsi les observations de Dangles & Guérold (1999). Ce phénomène résulte probablement de l'effet sous-jacent de l'élévation des concentrations en protons et de l'aluminium, qui affectent la physiologie de certains déchiqueteurs comme les gammaridae et les trichoptères (Herrmann, Degerman et al. 1993; Felten & Guérold 2001). La résistance de certains trichoptères déchiqueteurs particulièrement efficaces comme les Limnephilidae a toutefois été démontrée (Sutcliffe & Hildrew 1989) et leur présence est confirmée au sein de nos sites d'étude.

Des informations complémentaires peuvent être dégagées lorsque l'on analyse la structure des communautés d'invertébrés associées aux litières au cours de l'AN1. Si aucun trait général ne semble pouvoir être mis en évidence lorsque l'on considère les communautés dans leur globalité, la discrimination des plécoptères des autres déchiqueteurs apporte des indications intéressantes. Nos résultats montrent en effet que dans les ruisseaux acides, les communautés d'autres déchiqueteurs (gammaridae, tipulidae et trichoptères) se caractérisent par une diversité moyenne et des biomasses moyennes plus faibles que celles des ruisseaux neutres. Comparativement, les communautés de déchiqueteurs plécoptères des cours d'eau acides se différentient peu de celles des témoins neutres et présentent même parfois des diversités, des abondances ou des biomasses plus importantes. Le ruisseau le plus acide (BE) semble d'ailleurs compenser en partie, l'altération de ses communautés d'AD+ par des communautés de DP dont la biomasse, l'abondance et la diversité sont plus fortes que celles de son témoin neutre. Une discrimination des Filipalpia au sein des taxons déchiqueteurs semble donc beaucoup plus informative qu'un traitement global de l'ensemble des taxons. Dangles, Gessner et al. (2004) ont d'ailleurs étudié 25 cours d'eau où l'abondance, la biomasse et la diversité des invertébrés déchiqueteurs associés à des litières de hêtre, ne semblaient présenter aucune relation significative avec les paramètres d'acidité mesurés. S'étonnant de ce résultat, il proposèrent que ce phénomène puisse en partie résulter de la résistance des communautés de plécoptères déchiqueteurs en milieu acidifié, ce qui souligne également l'utilité de traiter séparément ces derniers.

L'impact le plus important de l'acidification des cours d'eau sur la structure des communautés d'invertébrés, révélé par notre étude, semble donc se manifester par une diminution de la biomasse et de la richesse moyenne des taxons AD+ présents dans les paquets de feuille au cours du processus de dégradation.

En outre, les évolutions observées après les opérations d'amendement des bassin-versants de LG et BE, confirment cette analyse et apporte certaines précisions. Concernant la diversité taxonomique totale, aucun effet bénéfique ne semble se dégager. La richesse taxonomique totale n'augmente dans aucun des deux ruisseaux amendés et aucune espèce acido-sensible n'est apparue au cours de l'AN2. Ces résultats n'apparaissent pas surprenant concernant le ruisseau BE dont la qualité physico-chimique ne présente aucune amélioration consistante. En revanche, le ruisseau LG aurait potentiellement pu accueillir différentes espèces modérément sensibles. Il faut toutefois considérer le maintien de stress acides épisodiques dans ce cours d'eau (cf Partie II) qui pourrait limiter l'installation de certaines espèces (Lepori, Barbieri et al. 2003b; Felten, Baudoin et al. 2006). En outre, notre étude n'a débuté que quelques mois après les opérations d'amendements. Elle apparaît ainsi particulièrement précoce et ne peut être considérée que comme une étude préliminaire lorsque l'on s'intéresse à la recolonisation des écosystèmes aquatiques par les macro-invertébrés. Il convient en effet de considérer les limites de dispersion et donc de recolonisation de chaque espèce acido-sensible (Weatherley & Ormerod 1992; Rundle, Weatherley et al. 1995; Buckton, Brewin et al. 1998) et d'évaluer les effets de la restauration des écosystèmes sur un plus long terme. A ce propos, Bradley & Ormerod (2002) ont étudié durant près de 10 ans la restauration biologique de 3 cours d'eau acides du Mid-Wales (Angleterre), après amendement de leurs bassin-versants. Ils n'observent toutefois que des effets modestes sur les communautés de macro-invertébrés, qui se caractérisent par l'apparition transitoire de taxons acido-sensibles. Ces faibles modifications de diversité et le caractère éphémère des récolonisations observées, ont été attribués par les auteurs au maintient de stress acides épisodiques dans les ruisseaux chaulés. Il nous semble toutefois également nécessaire de considérer l'hypothèse proposée par Ledger & Hildrew (2005), concernant la possibilité d'une résilience des communautés, relative au maintient des modifications profondes de leur structure fonctionnelle, engendrées par leur acidification passée.

A ce propos, et bien qu'elle ne se focalise que sur les communautés associées aux litières, notre étude permet d'apporter de nouvelles conceptions relevant des évolutions structurales observées dans les ruisseaux amendés. En effet, des modifications importantes semblent s'opérer dans les cours d'eau BE et LG. Elles concernent principalement les taxons déchiqueteurs, pour lesquels on observe une diminution conjointe de l'abondance et de la richesse moyenne au sein des litières, comparée à celle de leurs témoins. Ces diminutions semblent plus particulièrement résulter de celles observées au niveau du groupe des déchiqueteurs plécoptères, pour lesquels les évolutions paraissent d'autant plus marquées. Il

convient toutefois de demeurer prudent quant à l'évocation d'un éventuel effet délétère du chaulage, et traiter séparément les résultats de ces deux ruisseaux, afin de ne pas en travestir l'interprétation. Rappelons notamment que les amendements n'ont conduit à aucune restauration physico-chimique de BE. Ce ruisseau ne présente aucune augmentation de pH après amendement et il se caractérise même par une augmentation significative de la concentration en aluminium total qui atteint au cours de l'AN2 une valeur moyenne importante (876,4 $\mu g.L^{-1}$). En outre, si des diminutions significatives de la richesse moyenne des déchiqueteurs totaux et des déchiqueteurs plécoptères apparaissent entre les deux années dans ce cours d'eau, elles s'accompagnent d'une diminution globale de la richesse et de l'abondance de tous les invertébrés (quel que soit le groupe considéré) lorsque l'on compare l'ensemble des évolutions à celles de ses témoins LM et GS. Les taxons « autres déchiqueteurs » disparaissent même presque totalement, puisqu'un seul spécimen du genre *Potamophylax* y a été répertorié au cours de l'AN2. On assiste donc à une altération globale des communautés associées aux litières de BE (exceptée en ce qui concerne la biomasse des plécoptères déchiqueteurs) au cours de l'AN2, qui résulte probablement de l'augmentation des concentrations en aluminium.

En revanche LG a exprimé des modifications chimiques consistantes, consécutives aux amendements réalisés (augmentation du pH moyen, forte baisse des concentrations en aluminium total). La richesse moyenne et l'abondance des Filipalpia y a diminué significativement au cours de l'AN2, mais comparé à BE, ce phénomène s'accompagne de modifications au sein du groupe des « autres déchiqueteurs » (qui est essentiellement composé par des trichoptères dans ce ruisseau), dont les caractéristiques deviennent proches de celles des communautés de son témoin neutre (TH), à la fois en terme de richesse moyenne, d'abondance et de biomasse. En outre l'analyse de la contribution relative de chaque catégorie à la biomasse des invertébrés associés aux litières, révèle que les assemblages sont dominés par les « autres déchiqueteurs » dans les ruisseaux neutres et par les « non déchiqueteurs » dans les ruisseaux acides. Hors, après amendement LG devient le seul ruisseau, à présenter des modifications significatives de cette structure. Elles se caractérisent par une diminution de la biomasse des ND et par une augmentation de celle des AD+. LG présente alors un spectre structural proche de celui des ruisseaux neutres, avec des communautés nettement dominées par les AD+ en terme de biomasse (>55%).

L'évolution de la structure des classes de taille des larves du genre *Potamophylax* est probablement une bonne illustration de ce changement (qui ne peut être lié qu'aux trichoptères déchiqueteurs présents dans ce ruisseau). En effet, LG est le seul ruisseau acide à

présenter des modifications consistantes au cours de l'AN2, et plus particulièrement la présence répétée de larve de stade V au sein des litières. Ces caractéristiques sont à la fois très proches de celles des ruisseaux neutres et très éloignées de celles des ruisseaux acides. Ce n'est pas l'arrivée de nouvelles espèces qui semblent alors remarquable dans ce cours d'eau partiellement restauré, mais l'apparition de larves plus massives, appartenant à des espèces qui étaient déjà présentes. Ce phénomène peut s'expliquer par deux hypothèses principales :

- Une augmentation de l'attraction des paquets pour ces grosses larves après chaulage (appétence)
- Une meilleure croissance des larves au sein de ces paquets après chaulage.

Ces hypothèses sous-tendent insidieusement une influence des communautés fongiques associées aux feuilles. En outre l'apparition de ces larves semble s'accompagner d'un recul des communautés de plécoptères déchiqueteurs et de la biomasse des non-déchiqueteurs au sein des paquets. Cette constatation pourrait ainsi indiquer une modification du rôle fonctionnel des litières pour les invertébrés (habitat *vs* ressource alimentaire).

Ces résultats prennent une dimension particulière au vu de l'augmentation de la diversité des hyphomycètes aquatiques et de la vitesse de décomposition des litières dans ce ruisseau au cours de l'AN2.

III.2 Influence des communautés d'invertébrés associées aux litières sur le processus de dégradation ?

Les résultats de la modélisation PLS des taux de décomposition et de la régression pas à pas mettent en exergue le rôle important joué par la biomasse des « déchiqueteurs non plécoptères » (AD+). Cet effet « biomasse » dépasse tout effet possible de la diversité des déchiqueteurs. Un rôle secondaire de la diversité face à celui de la biomasse des déchiqueteurs s'oppose aux résultats d'études récentes qui se sont principalement tournées vers la recherche d'un effet de la diversité sur la vitesse de dégradation en milieu aquatique (Jonsson & Malmqvist 2000; Jonsson, Malmqvist et al. 2001). Toutefois Dangles, Gessner et al. (2004) et Dangles & Malmqvist (2004) minimisent également un effet prépondérant de la diversité des déchiqueteurs. Il faut en outre préciser qu'étonnamment, très peu d'études expriment la biomasse des déchiqueteurs en fonction de la biomasse de feuille restante. Pourtant les litières et leur persistance dans les cours d'eau jouent un rôle d'habitat important (Dobson, Hildrew et

al. 1992) et la masse ainsi que la surface des amas de feuilles influencent considérablement la colonisation, et donc la biomasse des invertébrés associés (Ruetz, Newman et al. 2002; Ruetz, Breen et al. 2006).

En outre, notre analyse montre que la diversité semble jouer un rôle mineur face à celui de la biomasse, même si les déchiqueteurs plécoptères sont considérés indépendamment des autres déchiqueteurs. On peut cependant remarquer que l'ensemble des variables liées aux déchiqueteurs plécoptères (diversité totale et moyenne, abondance et biomasse) est sans effet majeur sur le modèle PLS du taux de dégradation. Bien que ce résultat puisse paraître surprenant, compte tenu de leur assignation classique au groupe fonctionnel des déchiqueteurs, des études antérieures ont montré que leur rôle pouvait être réduit en milieu acide (Hieber & Gessner 2002), particulièrement concernant des essences récalcitrantes comme le hêtre (Groom & Hildrew 1989; Dangles & Guerold 2001a; b; Dangles 2002). A cet égard, plusieurs études de régime alimentaire menées en milieux acides ont montré que les Filipalpia étaient plutôt opportunistes et pouvaient développer des comportements alimentaires proches de ceux de taxons herbivores (Ledger & Hildrew 2000; Ledger & Hildrew 2001; 2005)

Bien que les nombreux travaux de Dangles (Dangles & Guérold 1998; Dangles & Guérold 2000; Dangles & Guerold 2001a; b; Dangles 2002; Dangles, Gessner et al. 2004; Dangles & Malmqvist 2004) relativisent un effet strict de la diversité des déchiqueteurs, ils mettent fortement en exergue le rôle de l'identité de certaines espèces, et en particulier de celui de *Gammarus fossarum*. Ainsi, le ralentissement observé en milieu acide résulterait principalement de l'absence de cette espèce. Nos résultats conduisent à reconsidérer cette hypothèse, puisque si cette espèce joue probablement un rôle important, ça présence ne semble pas indispensable au bon fonctionnement des ruisseaux. En effet, le cours d'eau neutre TH présente des taux de décomposition du même ordre (et même parfois supérieurs) que ceux mesurés dans LM, alors que cette espèce d'amphipode y est absente. Le ruisseau amendé LG montre, quant à lui, qu'une augmentation sensible du processus de décomposition peut s'opérer, sans que cette espèce ne recolonise le milieu, simplement à partir des quelques espèces de trichoptères limnephilinae présentes.

Par ailleurs, si la biomasse des déchiqueteurs non plécoptères semble primordiale, leur abondance n'apparaît que très peu influente. De même, l'abondance des larves de *Potamophylax* de stade V semble importante dans le modèle, alors que celle des stades IV et III l'est un peu moins et que celle des stades II et I est sans influence. Ces résultats soutiennent ceux observés au sein du ruisseau LG après amendement, et suggèrent que le

stade de développement des invertébrés présents dans les paquets, puisse être encore plus important que la biomasse des invertébrés au sens strict du terme. Cela signifierait que l'effet biomasse mis en évidence, dissimulerait en fait celui de la présence de larves plus imposantes au sein des amas de litières. Cette hypothèse s'oppose aux expériences réalisées par Dangles, Gessner et al. (2004), sur l'importance de la taille des déchiqueteurs.

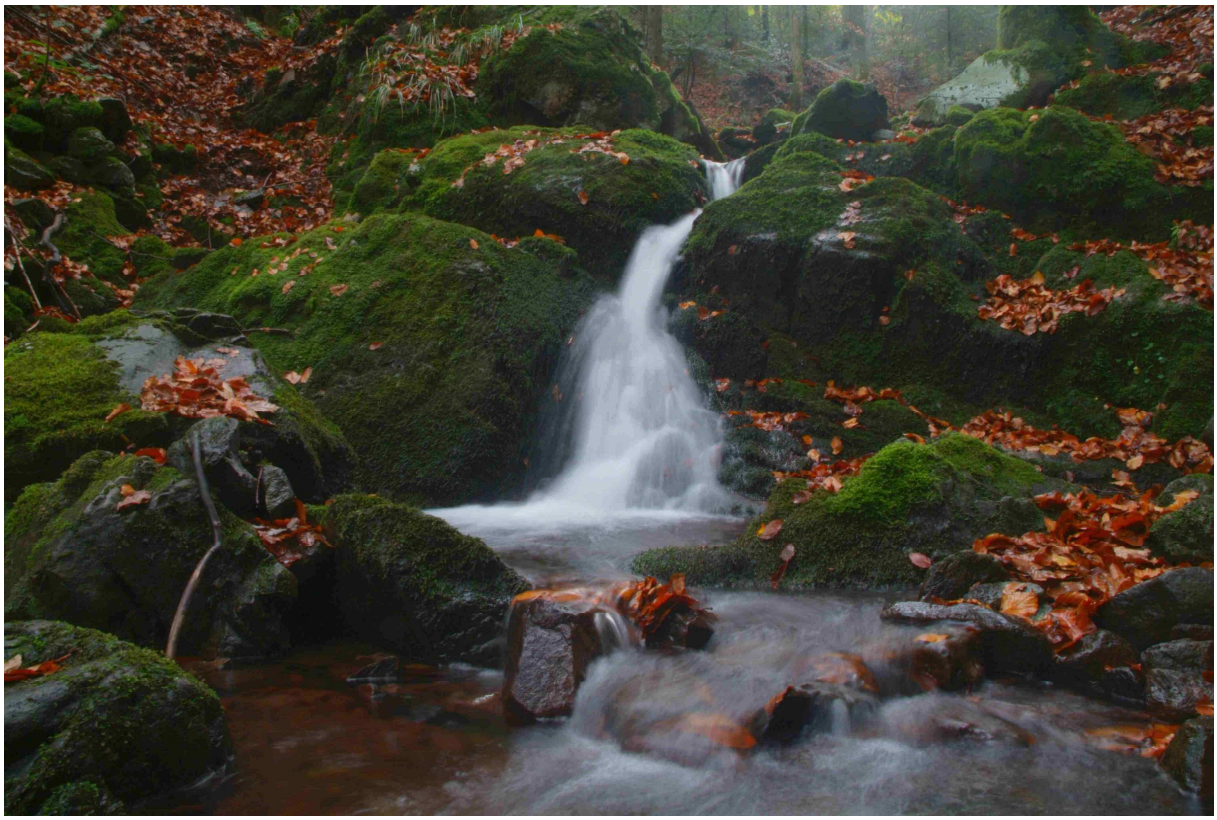
Pourtant des corrélations entre l'augmentation de la biomasse de différentes espèces de trichoptères déchiqueteurs et la vitesse de dégradation des litières ont déjà été mises en évidence en milieu naturel (pour revue voir Dangles 2000), ainsi que des variations d'efficacité déchiqueteuse de certains gammaridae, en fonction des stades de développement (Sutcliffe, Carrick et al. 1981; Chamier 1991).

En outre, notre hypothèse soutient l'idée simple que l'étude des cycles vie des invertébrés déchiqueteurs, peut permettre une meilleure compréhension des mécanismes de dégradation des litières (Iversen 1988; Cummins, Wilzbach et al. 1989; Roeding & Smock 1989; Grubbs & Cummins 1996). Cela ne sous-entend pas seulement que l'efficacité d'utilisation d'une ressource puisse varier avec l'augmentation de la taille des individus, mais également que des évolutions importantes de régime alimentaire puissent s'opérer au cours du développement ontogénique d'une espèce (Dobson 2004).

Nos résultats nous conduisent également à considérer de façon différentielle le rôle des litières, en fonction de l'acidité des ruisseaux. Les amas de litières procurent à la fois un habitat et une ressource alimentaire aux macro-invertébrés benthiques (Dobson, Hildrew et al. 1992; Richardson 1992; Dudgeon & Wu 1999). Hors, nous avons démontré que les litières des cours d'eau acide présentaient des assemblage d'espèces dominés par des taxons non-déchiqueteurs en terme de biomasse et par une forte abondance de plécoptères Filipalpia, alors que ceux des ruisseaux neutres et du ruisseaux restauré LG étaient dominés par la forte biomasse du groupe des « autres déchiqueteurs ». Ainsi, nous proposons que les paquets de feuilles dans les ruisseaux acides jouent principalement un rôle d'habitat, celui d'une ressource trophique indirecte par filtration et accumulation de FPOM (Dangles, Guerold et al. 2001) et celui de substrat de développement algal (Dudgeon & Wu 1999), disponible pour les taxons non-déchiqueteurs ainsi que pour les Filipalpia. En revanche les litières des ruisseaux neutres seraient davantage considérées par les invertébrés, comme une ressource trophique assimilable par fragmentation des surfaces foliaires. Ces différences d'utilisation des litières par les invertébrés permettraient également d'expliquer les différences observées concernant la vitesse de décomposition.

En outre, la coïncidence observée entre l'arrivée de larves de *Potamphylax* de stade V et l'augmentation de la vitesse de dégradation dans LG après chaulage, ainsi que la relation mise en évidence avec la biomasse des autres déchiqueteurs, suggèrent que l'appétence des litières ait augmenté dans LG au cours de l'AN2 et que l'activité déchiqueteuse ait été ré-initiée. De plus, lorsque l'on considère les relations qui ont été mises en évidence entre la diversité fongique et la vitesse de décomposition, l'hypothèse d'un effet de la richesse de ces communautés microbiennes apparaît progressivement en filigrane.

Synthèse et Perspectives



I. Restauration des cours d'eau acidifiés par amendement de leur bassin-versant : une solution tangible?

Notre étude a démontré que des modifications sensibles de la physico-chimie des cours d'eau acides pouvaient être apportées par des amendements calco-magnésiens à l'échelle du bassin-versant (pour de plus amples détails, se référer à Angeli 2006). Ces évolutions paraissent toutefois tributaires de la géologie du site traité. Cette dernière gouverne fondamentalement les processus géochimiques et hydrologiques qui détermineront l'amplitude et la rapidité de la réponse, c'est à dire la restauration espérée de la qualité chimique des eaux. Les roches mères perméables comme les grès, semblent offrir un espoir limité quant à des effets rapides et importants, compte tenu de la complexité du transfert des eaux à travers leur bassin-versant (peut-être plusieurs décennies). En revanche sur granite, la présence de crassin parait engendrer une réponse beaucoup plus intense et presque instantanée, en raison des écoulements latéraux importants qui induisent un transfert relativement rapide des eaux.

Ainsi, le ruisseau de la *Basse des Escaliers* n'a pas présenté d'évolution physico-chimique marquée, suite aux opérations d'amendement. Ses caractéristiques restent celles d'un ruisseau particulièrement altéré par l'acidification anthropique et l'espoir d'une mitigation de ses effets délétères ne semble envisageable qu'à plus long terme.

En revanche, les caractéristiques édaphiques du bassin-versant du ruisseau *Longfoigneux* semblent avoir permis d'initier une restauration rapide et partielle de la physico-chimie des eaux, en dépit d'une CEC initiale particulièrement faible. Elle se caractérise par une augmentation significative du pH, de l'ANC, de la conductivité, de la concentration en cations basiques et par une diminution importante de la concentration en aluminium total. Il apparaît toutefois nécessaire d'évaluer ces effets à plus long terme afin d'en mesurer la perpétuation et donc le réel bénéfice de telles mesures d'épandage.

Concernant les communautés aquatiques qui peuplent ces écosystèmes, nous avons dans un premier temps précisé les effets de l'acidification anthropique sur les communautés fongiques. Etonnamment ces questions n'avaient été que très peu abordées et restaient particulièrement floues. En outre, l'impact potentiel de l'acidification sur la diversité de ces organismes n'avait jamais été concrètement évalué, en dépit de l'implication fondamentale de ces micro-organismes dans les processus fonctionnels qui gouvernent le fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin.

Nous avons ainsi montré que le principal effet de l'acidification anthropique sur les communautés d'hyphomycètes aquatiques était une altération drastique de leur diversité (de -45% à –74% comparé aux ruisseaux neutres), érosion qui semble principalement résulter des effets délétères de l'aluminium sur ces organismes.

Toutefois les résultats obtenus dans le ruisseau *Longfoigneux* après chaulage sont assez étonnants particulièrement encourageants concernant ces champignons aquatiques. Il semble en effet que les hyphomycètes soient particulièrement réactifs face à une modification de la qualité physico-chimique de l'eau. Malgré une incapacité de migration par l'aval compte tenu du mode de dispersion passif des spores par le courant, une restauration importante de la diversité des communautés fongiques est apparue. L'amélioration de la qualité de l'eau et particulièrement la diminution des concentrations en aluminium, ont permis l'installation de nouvelles espèces dont certaines semblaient caractéristiques des ruisseaux neutres, et d'atteindre une richesse totale proche de celle des ruisseaux les plus diversifiés. Il est probable que cette recolonisation soit issue de la persistance de certaines formes de résistance au niveau des sols et des racines des arbres situés aux environs du ruisseau. Ces résultats soulignent la formidable plasticité du monde du vivant et la capacité parfois insoupçonnée de la vie à reprendre ses droits en dépit d'agressions anthropiques aussi multiples qu'intenses.

Concernant les macro-invertébrés benthiques nos résultats ont confirmé l'importante réduction de la richesse naturelle de leur communauté en milieu acidifié et le bouleversement profond de leur structure fonctionnelle. De façon non surprenante, la restauration physico-chimique du ruisseau *Longfoigneux* n'a engendré le retour d'aucune espèce acido-sensible et la diversité totale n'a pas augmenté. Il convient toutefois de considérer les capacités de dispersions de chaque espèce à partir des écosystèmes non acidifiés et le temps minimal nécessaire à toute recolonisation potentielle, ainsi que la fréquence des épisodes acides résiduels qui peuvent annihiler les efforts de recolonisation et le maintien de nombreuses espèces. Cependant, compte tenu de la mosaïque géologique originale que représente le massif vosgien, il existe quelques écosystèmes préservés et diversifiés à proximité des sites acidifiés, tel le ruisseau du Tihay, qui représentent des zones refuges à partir desquelles une dispersion est possible.

D'autre part si la diversité des communautés de macro-invertébrés benthiques ne semble pas bénéficier à court terme des effets des amendements, il existe en revanche des modifications de la structure des communautés associées aux litières. Elles se caractérisent principalement par une augmentation de la présence des grosses larves de trichoptères déchiqueteurs qui dominent les assemblages par leur biomasse, au détriment d'une diminution

de celle des taxons des autres groupes trophiques. Cette nouvelle structure du ruisseau partiellement restauré semble caractéristique de celle des ruisseaux neutres, et laisse ainsi entrevoir des modifications fonctionnelles substantielles.

A cet égard, l'un des résultats majeurs de notre étude est sans doute la restauration fonctionnelle du ruisseau *Longfoigneux*. En effet le processus de décomposition des litières augmente considérablement et présente une efficacité intermédiaire entre celle des ruisseaux acides et celle des ruisseaux neutres. Cette récupération n'est donc pas complète, mais une modification fonctionnelle semble s'amorcer dans ce cours d'eau, pourtant caractérisé préalablement, comme tous les autres ruisseaux acides, par un arrêt presque total de ce processus fondamental.

Ainsi les premiers résultats de la restauration des cours d'eau vosgiens acidifiés par épandages aériens d'amendements calco-magnésiens, témoignent d'une amélioration physico-chimique et biologique sensible qui laisse entrevoir de formidables espoirs, en dépit de l'absence actuelle de réponse au niveau des Vosges gréseuses (*Basse des Escaliers*).

II. Biodiversité et Fonctionnement des cours d'eau : nouveaux concepts, implications en milieu acidifié et généralisations

Une relation entre la diversité des communautés d'hyphomycètes et la vitesse de dégradation des litières a été mise en évidence. Elle propose un modèle non-linéaire de type dose-réponse entre la diversité de ces organismes et le processus fonctionnel évalué (**Figure VI.1**).

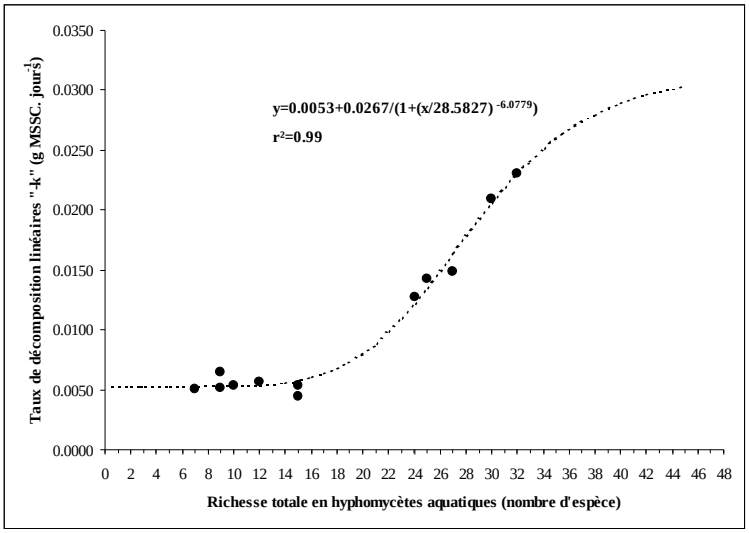


Figure VI.1 : relation de type dose-réponse établie entre la diversité des hyphomycètes aquatiques et la vitesse de décomposition des litières

Ce type de relation a rarement été proposé dans la littérature. Il repose sur l'effet d'un nombre minimal d'espèces nécessaire pour induire une activation du processus. Nous avons nommé cette diversité minimale « ***diversité fonctionnelle*** ». Au-delà de cette valeur le processus augmenterait progressivement avec l'arrivée de nouvelles espèces puis finirait par se stabiliser à un niveau optimal correspondant à l'occupation des niches écologiques disponibles et à l'arrivée d'espèces redondantes. Si ce modèle s'avérait commun dans les écosystèmes, il permettrait d'expliquer certaines disparités observées entre les études qui se sont intéressées à ces questions. En effet, en fonction de la gamme de diversité que l'on fait varier et du processus considéré, le résultat peut aussi bien correspondre à celui d'un modèle sans effet, espèce clé, linéaire ou redondant. Les études réalisées en milieu naturel paraissent ainsi particulièrement intéressantes car elles limitent le « sampling effetc ». Ce type d'études basé sur l'observation *in situ*, devrait être d'avantage encouragé afin d'apporter les informations qui permettront d'envisager un jour de répondre à ces questions.

Notre étude a également montré que la biomasse des taxons déchiqueteurs à l'exception des Filipalpia, influençait la vitesse de dégradation des litières. Il paraît alors difficile de discerner l'importance des communautés de déchiqueteurs, de celle des communautés fongiques.

Une dernière régression PLS a donc été réalisée en utilisant l'ensemble des données biologiques de notre étude (invertébrés et hyphomycètes), afin de déterminer les facteurs influençant le plus fortement le processus de décomposition des litières de hêtre. 77 variables différentes ont ainsi été testées.

L'analyse a permis de produire un modèle hautement significatif (**Tableau VI.1**), constitué de deux composantes (Q^2_{cum}=0.87) et expliquant près de 99% de la variance (r^2y), à partir de ces données biologiques.

Tableau VI.1 : Part de variance expliquée (r^2x et r^2y) et part de variation de la variable dépendante prédite (Q^2) par la modélisation PLS des taux de décomposition linéaires, utilisant 77 variables représentatives de la structure fonctionnelle et de la diversité des communautés d'invertébrés et d'hyphomycètes aquatiques associées aux litières.

Modèle	Composantes	R^2X	$R^2X(cum)$	R^2Y	$R^2Y(cum)$	Q^2	$Q^2(cum)$
Taux de décomposition linéaire (-k)	1	0.44	0.44	0.93	0.93	0.82	0.82
	2	0.11	0.55	0.06	0.99	0.27	0.87

Les 12 VIP les plus informatives ont été représentées sur la **Figure VI.2.** La variable la plus importante est la diversité totale des hyphomycètes (VIP= 1,45). Elle se dégage des autres variables explicatives et est suivie par l'abondance moyenne du groupe formé par les Tipulidae et les Trichoptères déchiqueteurs (Ab moy AD-), ainsi que par leur biomasse moyenne (M moy AD-).

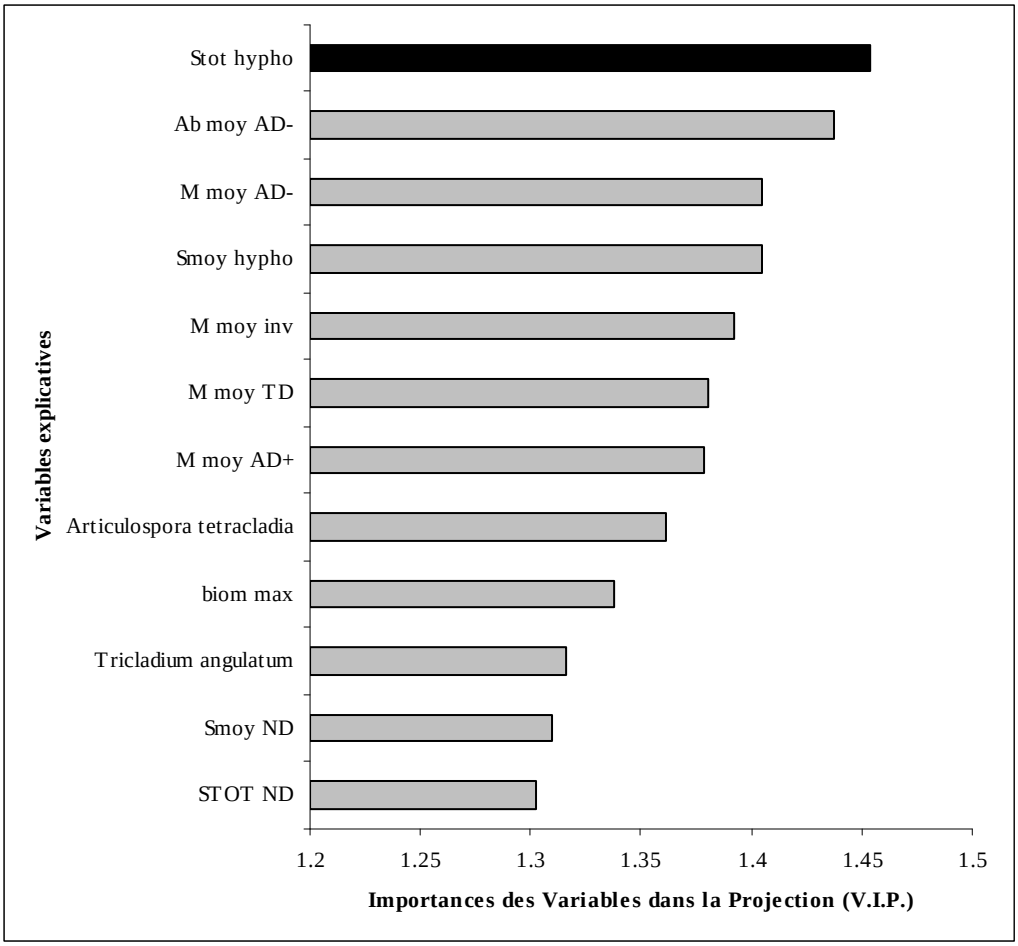


Figure VI.2 : Résultats de la régression PLS montrant l'importance des 12 premières variables informatives dans la projection (VIP) du modèle construit pour les taux de décomposition linéaires des feuilles de hêtre. La barre noire représente la variable la plus importante et les barres grises les 11 premières variables importantes (VIP>1).

Dans un second temps, nous avons cherché à éclaircir les résultats de l'analyse PLS, afin de déterminer si une ou plusieurs variables prépondérantes permettaient à elles seules, de prédire les taux de décomposition observés dans les ruisseaux. Une régression pas à pas a été réalisée en sélectionnant comme prédicteurs, les 11 variables explicatives (n-1=11) présentant les VIP les plus élevées dans le modèle PLS.

Les résultats de cette analyse (**Tableau VI.2**) montrent que la richesse totale des hyphomycètes aquatiques est encore le paramètre principal et que son association à la biomasse moyenne des AD-, permet d'expliquer près de 97% de la variance des taux de décomposition.

Tableau VI.2 : Résultats de la régression pas à pas réalisée sur les taux de décomposition linéaires (n=12) en fonction des 11 prédicteurs sélectionnés par analyse PLS de 77 paramètres relatifs aux communautés de macro-invertébrés et d'hyphomycètes aquatiques associés aux litières de hêtre.

Prédicteurs	Etape	P	R^2
1=Stot hypho	Prédicteur1	0.0001	88.4
2= M moy AD-	Prédicteur1+ Prédicteur2	0.001	95.64

La **Figure VI.3** présente la relation entre les taux de décomposition mesurés dans les 6 ruisseaux au cours des deux périodes d'études et ceux calculés à partir du modèle de régression pas à pas, basé sur la diversité totale des hyphomycètes et la biomasse des invertébrés déchiqueteurs AD- associés aux litières. Elle illustre la haute significativité de ce modèle, permet d'expliquer l'augmentation de la vitesse de décomposition dans le ruisseau *Lonfoigneux* et démontre que le processus de décomposition semble être très fortement dépendant de cette relation.

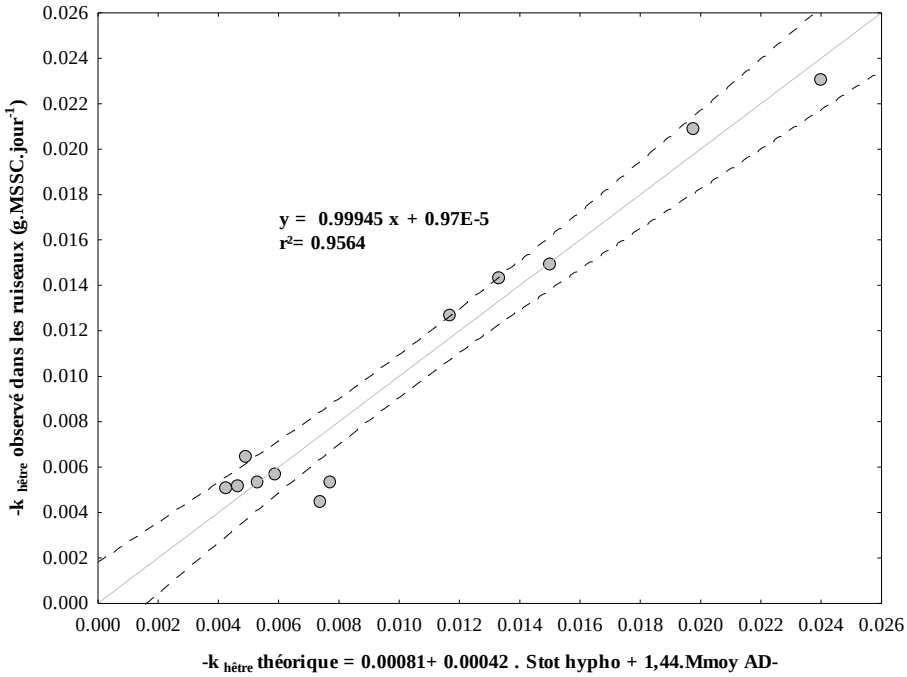


Figure VI.3 : Régression entre le taux de décomposition linéaire des feuilles de hêtre mesuré dans les ruisseaux (-k observé) et le taux de décomposition théorique (-k théorique) proposé par le modèle de régression pas à pas, basé sur la diversité des hyphomycètes et la biomasse moyenne des déchiqueteurs AD- associés aux litières. Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95%.

Les résultats successifs de l'analyse PLS et de la régression pas à pas, mettent donc une fois de plus en évidence le rôle majeur de la diversité des hyphomycètes aquatiques. Il semble en outre exister une complémentarité avec la biomasse des déchiqueteurs du groupe AD- (Trichoptères+Tipulidae). Ainsi, lorsque l'on met en relation la biomasse de ces déchiqueteurs avec la diversité fongique (**Figure VI.4**), une relation de type exponentiel significative (P<0.01) est obtenue.

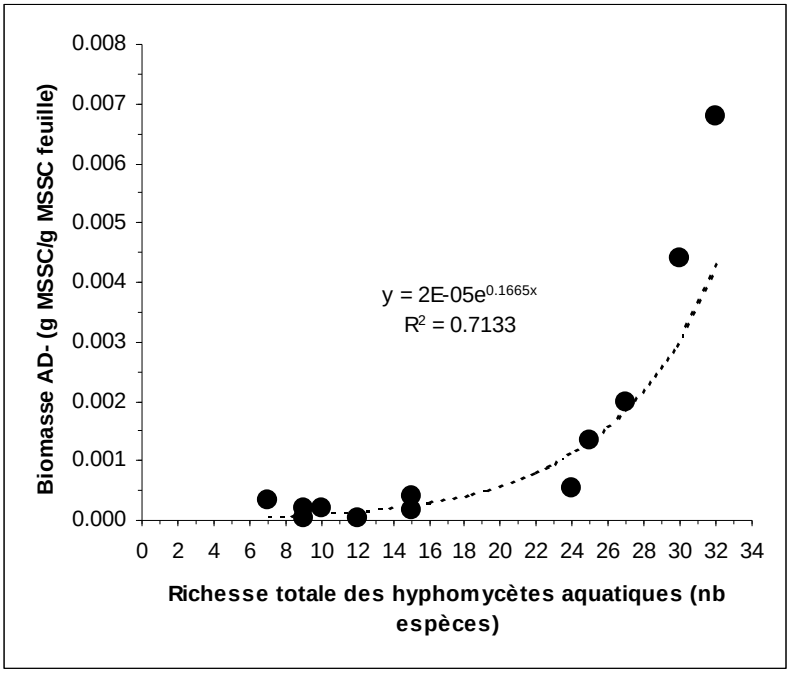


Figure VI.4 : Evolution de la biomasse des déchiqueteurs AD- en fonction de la richesse totale des hyphomycètes aquatiques.

La biomasse des AD- qui dans nos cours d'eau est majoritairement composée de trichoptères déchiqueteurs, serait donc fortement dépendante de la diversité des hyphomycètes aquatiques. L'ensemble de ses relations et le rôle primordial de la diversité fongique sur la décomposition des litières, confirme ainsi l'hypothèse que nous formulions dans la ***Partie IV***.

En effet, le seuil de « ***diversité fonctionnelle*** » que nous avons proposé concernant la richesse des hyphomycètes aquatiques, pourrait également correspondre au nombre minimal d'espèces nécessaire pour initier une activité alimentaire des invertébrés déchiqueteurs. L'arrivée de nouveaux champignons pourrait ensuite induire une plus forte appétence des feuilles et assurer une meilleure croissance des larves, ainsi qu'une plus large gamme de ressources intéressantes disponible pour une diversité plus importante de trichoptères. Enfin la

phase asymptotique du modèle correspondrait à l'optimisation de l'activité de ces communautés d'invertébrés par les hyphomycètes.

Bien que cette considération apparaisse novatrice, de nombreux indices étaient déjà présents dans la littérature. En effet, la quasi-totalité des informations est présente dans la synthèse de Suberkropp 1992. On relèvera notamment qu'il a été démontré (le plus souvent sur des larves de trichoptères) que :

- Les champignons affectent l'appétence des feuilles.
- Les invertébrés sont capables de choisir les parties colonisées par certaines espèces.
- Suivant l'espèce de déchiqueteur considérée, la préférence pour une espèce fongique peut être différente.
- L'espèce d'hyphomycète qui est préférée assure la meilleure croissance du déchiqueteur.
- Le développement et la survie des déchiqueteurs semblent dépendre des espèces de champignons présentes.

Les résultats de la littérature soutiennent donc fortement notre hypothèse, mais il semble étonnant que l'effet de la diversité fongique sur la décomposition des litières n'ai jamais été abordé sous cet angle. On peut ainsi résumer cette théorie sous l'aspect conceptuel de la **Figure VI.5.**

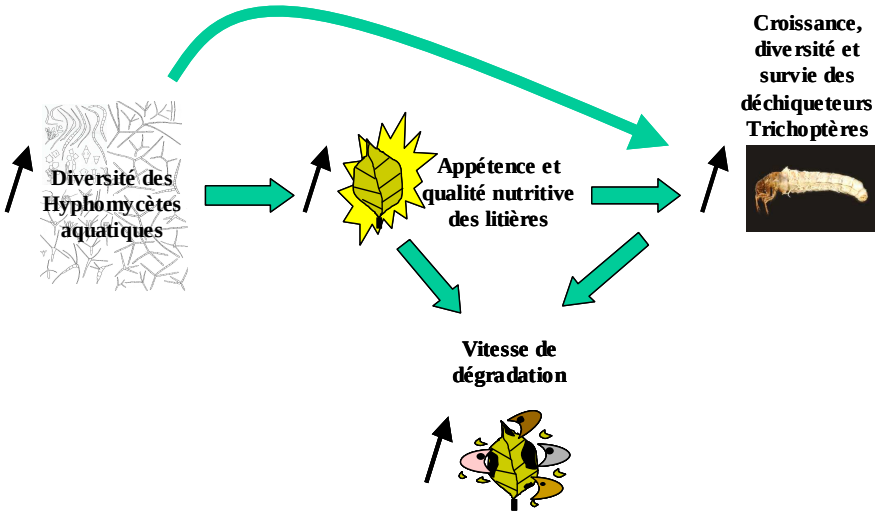


Figure VI.5 : relation hypothétique entre la diversité des hyphomycètes et la vitesse de décomposition des litières. Larges flèches vertes = influences et fines flèches noires = augmentations.

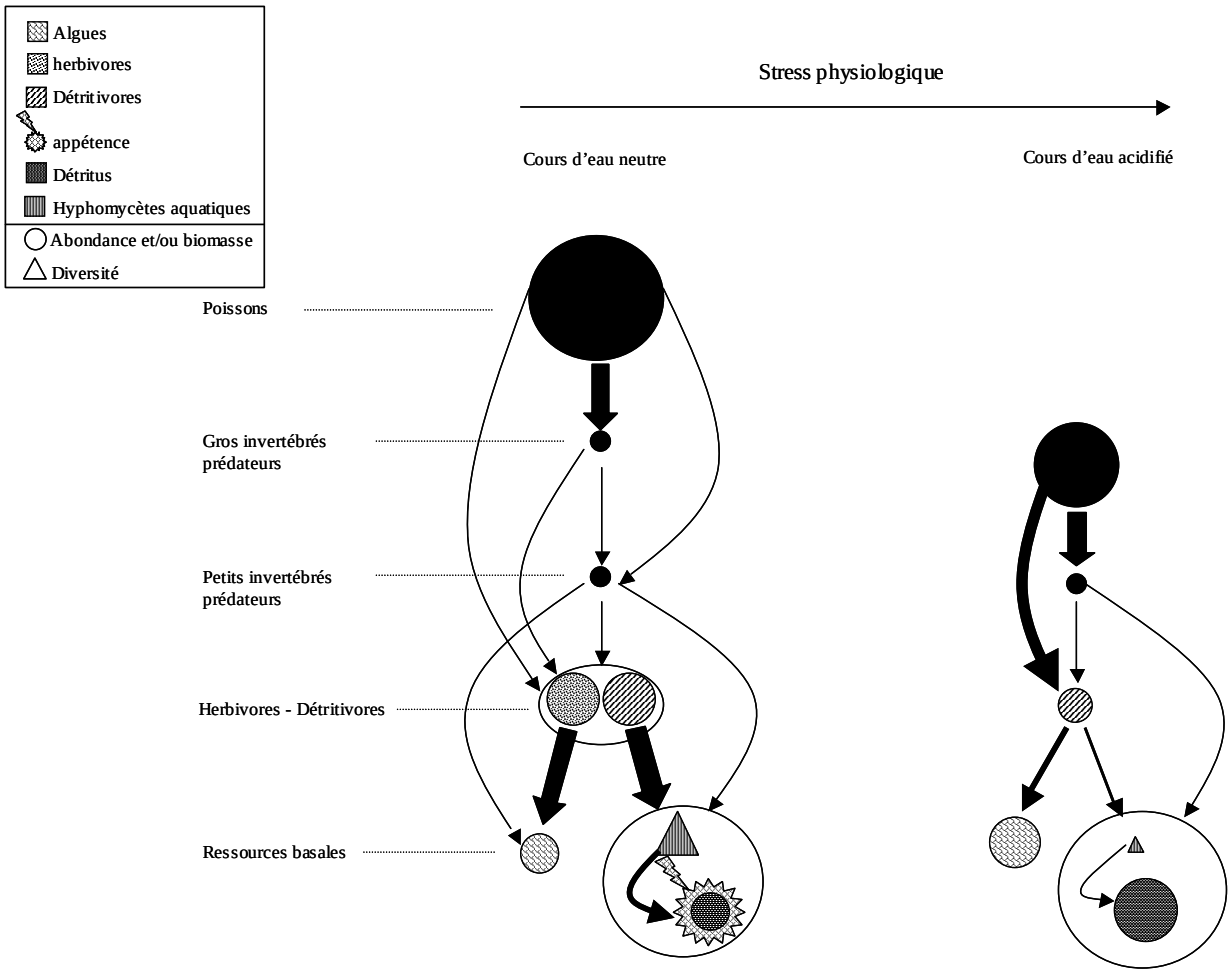
Concernant la restauration fonctionnelle du ruisseau *Longfoigneux*, les enseignements de l'ensemble de notre étude nous permettent de confirmer l'hypothèse que nous avions nommée dans la ***Partie III*** : « ***hypothèse fongique intermédiaire*** », c'est-à-dire une restauration par modification des communautés fongiques, sans modification de la diversité des déchiqueteurs.

Plus généralement, notre étude soutient **l'hypothèse "microbienne"** pour expliquer le ralentissement du processus de décomposition en milieu acidifié. En outre, la faible qualité nutritive des feuilles résultant de l'altération de la diversité fongique, pourrait également expliquer le fait que certaines espèces d'invertébrés déchiqueteurs acido-tolérants comme les Filipalpia, développent un comportement d'herbivore en utilisant les algues des ruisseaux acides comme ressource trophique (Ledger & Hildrew 2000; Ledger & Hildrew 2001; 2005). Ainsi, l'acidification favoriserait certaines espèces non seulement de part leur résistance physiologique aux stress induits, mais également par leur capacité d'utilisation d'autres ressources lorsque les propriétés nutritives de la principale source de nourriture (eg. matière organique allochtone) diminuent. Cette considération souligne fortement **« *l'hypothèse trophique* »** concernant l'altération des ruisseaux acides et plus généralement l'importance de l'effet des ressources trophiques sur la disparition de certaines espèces (Hildrew 1996; Ledger & Hildrew 2000; Ledger & Hildrew 2001; WOODWARD & HILDREW 2002; WOODWARD, JONES et al. 2002; Ledger & Hildrew 2005; MCINTOSH, GREIG et al. 2005).

Les nouvelles évidences suggérées par notre étude, nous permettent de proposer un nouveau réseau trophique hypothétique dans les ruisseaux acides et les ruisseaux neutres (**Figure VI.6**). Cela sous-entend que l'érosion de la diversité de certaines communautés pourrait avoir des effets en cascades sur d'autres communautés et sur le fonctionnement global des écosystèmes.

En conclusion, nos résultats dévoilent les conséquences importantes d'une altération de la diversité fongique sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques, non seulement dans le cadre de l'acidification des écosystèmes, mais également de toute autre perturbation anthropique de l'environnement. En outre, elle souligne la complexité des effets de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes.

Enfin, la protection des écosystèmes aquatiques non perturbés et la compréhension des mécanismes qui permettent le maintien chez les hyphomycètes aquatiques de formes de résistance, paraissent cruciales lorsque l'on envisage la restauration de tels écosystèmes.



.

Figure VI.6: Interactions trophiques hypothétiques dans les cours d'eau neutres et les cours d'eau acidifiés (adapté d'après Hildrew, 1992). L'épaisseur des flèches est proportionnelle à l'intensité des interactions. L'aire des figurés représente l'importance des éléments trophiques considérés (abondance, biomasse ou diversité).

III. L'acidification anthropique des écosystèmes : un modèle écologique pour de nouvelles perspectives de recherche

A travers ce travail de recherche et en dehors du contexte précis de notre étude, l'acidification anthropique des écosystèmes m'est apparue comme un modèle écologique particulièrement pertinent pour appréhender les questions liées aux relations « ***Biodiversité/Fonctionnement*** » et aux « ***Changements globaux*** ».

Par l'ampleur des quantités émises dans l'atmosphère et leur transport sur de longues distances par les masses d'air, les polluants acides ont en effet affecté de nombreux écosystèmes terrestres et aquatiques à travers l'hémisphère nord, et leurs impacts s'étendent aujourd'hui à de nouvelles zones géographiques suite au développement industriel des pays émergents. L'acidification des écosystèmes est sans doute l'une des perturbations

anthropiques dont les répercutions se manifestent aux plus larges échelles géographiques et au niveau des zones naturelles les plus préservées (situées en marge de toutes perturbations anthropiques directes). Tout comme le réchauffement climatique, elle constitue à ce titre un modèle de changement global induit par l'Homme, dont l'intensité et la rapidité affectent fortement la biodiversité et bouleversent le fonctionnement des écosystèmes. Les préoccupations qu'elle souleva durant plusieurs décennies au sein des communautés scientifiques et politiques occidentales, en font par ailleurs, l'une des problématiques écologiques les plus richement documentées. Elle offre ainsi, un « formidable » champ expérimental pour des études de terrain où la perturbation est clairement identifiable, ses mécanismes connus et ses effets sur les communautés d'organismes importants. L'acidification anthropique permet notamment d'étudier en milieu naturel, les effets de l'érosion de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Le degré d'acidification variable des milieux permet en outre de disposer d'un véritable potentiomètre de diversité biologique. Enfin, les écosystèmes restaurés s'avèrent être des outils précieux permettant d'affiner la compréhension des mécanismes mis en jeu, d'évaluer la réversibilité d'une altération de la biodiversité et des processus fonctionnels, ainsi que l'efficacité des stratégies à adopter en fonction des écosystèmes et des biocénoses étudiés.

Dans le cadre de notre étude, la mise en place de protocoles de réintroduction d'espèces au sein des écosystèmes restaurés, n'offrirait-elle pas d'importantes perspectives, particulièrement concernant les hyphomycètes aquatiques ?

Bibliographie

Abate, T. (1995). "Swedish scientists take acid-rain research to developing nat." Bioscience **45**(11): 738-740.

Abel, T.&F. Bärlocher (1984). "Effects of Cd on aquatic hyphomycetes." Applied and Environmental Microbiology **48**: 245-251.

Adams, G. A.&D. H. Wall (2000). "Biodiversity above and below the surface of soils and sediments: Linkages and implications for global change." Bioscience **50**(12): 1043.

Allan, J. D. (1995). Stream ecology. Structure and function of running waters, Chapman & Hall.

Andersen, D. O.&J. Pempkowiak (1999). "Sediment content of metals before and after lake water liming." The Science of the Total Environment: 107-118.

Angeli, N. (2006). Evolution historique des eaux de sources dans les Vosges et essais de remédiation par amendement calcaire. BEF (INRA) et LIMOS (CNRS). Nancy.

Appelberg, M. (1985). "Changes in haemolymph ion concentrations of *Astacus astacus* L. and *Pacifastacus leniusculus* (Dana) after exposure to low pH and aluminum." Hydrobiologia **121**: 19-25.

Arsuffi, T. L.&K. Suberkropp (1985). "Selective feeding by caddisfly (Trichoptera) detritivores on leaves with fungal colonized patches." Oikos **45**: 50-58.

Aubert, J. (1959). "Insecta Helvetica Fauna 1. Plecoptera." Ed. Soc. Entomol. Suisse: 139.

Badami, M. G. (2004). "Environmental policy-making in a difficult context: motorized two-wheeled vehicle emissions in India." Energy Policy **32**(16): 1861-1877.

Baize, J. P.&M. C. Girard (1995). Référentiel pédologique, INRA**:** 332.

Baldy, V., E. Chauvet, et al. (2002). "Microbial dynamics associated with leaves decomposing in the mainstem and a floodplain pond of a large river." Aquatic Microbial Ecology **28**: 25-36.

Baldy, V.&M. O. Gessner (1997). "Towards a budget of leaf litter decomposition in a first-order woodland stream." Comptes Rendues de l'Académie des Sciences Paris, Série III, Sciences de la vie/Life Sciences **320**: 747-758.

Baldy, V., M. O. Gessner, et al. (1995). "Bacteria, fungi, and the breakdown of leaf litter in a large river." Oikos **74**(1): 93-102.

Bärlocher, F. (1985). "The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates." Botanical Journal of the Limnean Society **91**: 83-94.

Bärlocher, F. (1987). "Aquatic hyphomycete spora in 10 streams of New Brunswick and Nova Scotia." Canadian Journal of Botany **65**: 76-79.

Bärlocher, F. (1992a). Community Organization. *in* The Ecology of Aquatic Hyphomycetes. F. Bärlocher. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag**:** 38-69.

Bärlocher, F. (1992b). The ecology of aquatic hyphomycetes. Berlin, Germany, Springer-Verlag.

Bärlocher, F. (1992c). Human Interference. *in* The Ecology of Aquatic Hyphomycetes. F. Bärlocher. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag**:** 173-181.

Bärlocher, F. (1992d). Recent Developments in Stream Ecology and Their Relevance to Aquatic Mycology. The Ecology of Aquatic Hyphomycetes. F. Bärlocher. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag**:** 16-37.

Bärlocher, F.&M. Corkum (2003). "Nutrient enrichment overwhelms diversity effects in leaf decomposition by stream fungi." Oikos **101**(2): 247-252.

Bärlocher, F.&M. A. S. GRACA (2002). "Exotic riparian vegetation lowers fungal diversity but not leaf decomposition in Portuguese streams." Freshwater Biol **47**(6): 1123-1135.

Bärlocher, F.&J. Rosset (1981). "Aquatic hyphomycete spora of two Black Forest and two swiss Jura streams." The British Mycological Society **76**(3): 479-483.

Beattie, R. C.&R. Tyler-Jones (1992). "The effects of low pH and Aluminium on breeding success in the Frog *Rana temporia*." Journal of Herpetology **26**(4): 353-360.

Bénichou, P.&O. Le Breton (1987). "Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques." La Météorologie **7**(9): 23-34.

Binkley, D.&P. Hogberg (1997). "Does atmospheric deposition of nitrogen threaten Swedish forests?" Forest Ecology and Management **92**(1-3): 119-152.

Boudot, J.-P., O. Maitat, et al. (2000). "Soil solutions and surface water analysis in two contrasted watersheds impacted by acid deposition, Vosges mountains, N.E. France: interpretation in terms of Al impact and nutrient imbalance." Chemosphere **41**(9): 1419-1429.

Bowman, M. F., K. M. Somers, et al. (2006). "Temporal response of stream benthic macroinvertebrate communities to the synergistic effects of anthropogenic acidification and natural drought events." Freshwater Biology **47**: 161-171.

Bradley, D. C.&S. J. Ormerod (2002). "Long-term effects of catchment liming on invertebrates in upland streams." Freshwater Biol **47**(1): 161-171.

Buckton, S. T., A. Brewin, et al. (1998). "The distribution of dippers, *Cinclus cinclus* (L.), in the acid-sensitive region of Wales, 1984-95." Freshwater Biol **39**(2): 387-396.

Burton, T. M., R. M. Stanford, et al. (1985). "Acidification effects on stream biota and organic matter processing." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **42**: 669-675.

Bush, G., G. Lammel, et al. (2001). "Forest ecosystems and changing patterns of nitrogen input and acid deposition today and in the future based on a scenario." Environmental Science and Pollution Research International **8**(2): 95-102.

Butcher, S. S., R. J. Charlson, et al. (1992). Global Biogeochemical Cycles. London, Academic Press.

Campbell, G.&D. Lee (1996). "Atmospheric deposition of sulphur and nitrogen species in the U.K." Freshwater Biol **36**(1): 151-167.

Campbell, G. W.&D. S. Lee (1996). "Atmospheric deposition of sulfur and nitrogen species in the U.K." Freshwater Biology **36**: 151-167.

Cardinale, B. J., M. A. Palmer, et al. (2002). "Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation." Nature **415**: 426-429.

Carlisle, D. M.&W. H. Clements (2005). "Leaf litter breakdown, microbial respiration and shredder production in metal-polluted streams." Freshwater Biol **50**(2): 380-390.

Carmichael, G. R., L. K. Peter, et al. (1991). "The stem-II regional scale acid deposition and photochemical oxidant model-I. An overview of model development and applications." Atmospheric Environment **10**: 2077-2090.

Chamier, A. C. (1985). "Cell war degrading enzymes of aquatic hyphomycetes: a review." Botanical Journal of the Limnean Society **91**: 67-81.

Chamier, A. C. (1987). "Effect of pH on microbial degradation of leaf litter in seven streams of the English Lake District." Oecologia **71**: 491-500.

Chamier, A. C. (1991). "Cellulose digestion and metabolism in the freshwater amphipod Gammarus pseudolimnaeus Bousfield." Freshwater Biol **25**: 33-40.

Chamier, A. C. (1992). Water Chemistry.*in* The Ecology of Aquatic Hyphomycetes. F. Bärlocher. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag**:** 152-172.

Chamier, A. C., D. W. Sutcliffe, et al. (1989). "Changes in Na, K, Ca, Mg and Al content of submerged leaf litter, related to ingestion by amphipod *Gammarus pulex* (L.)." Freshwater Biology **21**: 181-189.

Chamier, A.-C.&E. Tipping (1997). "Effects of aluminium in acid streams on growth and sporulation of aquatic hyphomycetes." Environmental Pollution **96**(3): 289-298.

Charles, D. F. (1991). Acidic deposition and Aquatic Ecosystems. Regional Case Studies. New York, Springer-Verlag.

Chauvet, E. (1989). Production, flux et décomposition des litières en milieu alluvial. Dynamique et rôle des hyphomycètes aquatiques dans le processus de décomposition, Université de Toulouse.

Chauvet, E. (1991). "Aquatic hyphomycete distribution in South-Western France." Journal of Biogeography **18**: 699-706.

Chergui, H.&E. Pattee (1988). "The effect of water current on the decomposition of dead leaves and needles." Verh. Int. Ver. Limnol. **23**: 1294-1298.

Christensen, J. R., B. D. Pauli, et al. (2004). "Effect of pH on African clawed frog (Xenopus laevis) sperm mobility." Canadian Journal of Zoology **82**(4): 555-564.

Claesson, A.&L. Törnqvist (1988). "The toxicity of aluminium to two acido-tolerant green algae." Water Research **22**(8): 977-983.

Clarke, K. R.&R. M. Warwick (1994). Change in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation. UK, Natural Environment Research Council.

Collier, K. J., O. J. Ball, et al. (1990). "Do organic and anthropogenic acidity have similar effects on aquatic fauna?" Oikos **59**: 33-38.

Coughlan, A. P., Y. Dalpe, et al. (2000). "Soil pH-induced changes in root colonization, diversity, and reproduction of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi from healthy and declining maple forests." Canadian Journal of Forest Research **30**: 1543-1554.

Covich, A. P., M. C. Austen, et al. (2004). "The Role of Biodiversity in the Functioning of Freshwater and Marine Benthic Ecosystems." Bioscience **54**(8): 767.

Covich, A. P., M. A. Palmer, et al. (1999). "The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems." Bioscience **49**(2): 119.

Cronan, C. S.&C. L. Schofield (1990). "Realtionships between aqueous aluminium and acidic deposition in forested watershed of North America and Northern Europe." Environmental Science & Technology **24**: 1100-1105.

Cuffney, T. F., J. B. Wallace, et al. (1990). "Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams." Freshwater Biology **23**: 281-299.

Cummins, K. W. (1973). "Trophic relations of aquatic insects." Annual Review of Entomology **18**: 183-206.

Cummins, K. W., M. A. Wilzbach, et al. (1989). "Shredders and riparian vegetation." Bioscience **39**: 24-30.

Daily, G. C., T. Söderqvist, et al. (2000). "The value of nature and the nature of value." Science **289**: 395-396.

Dang, C. K., E. Chauvet, et al. (2005). "Magnitude and variability of process rates in fungal diversity-litter decomposition relationships." Ecology Letters **8**(11): 1129-1137.

Dangles, O. (2000). Approche du fonctionnement de ruisseaux forestiers soumis à des processus d'acidification: Décomposition des litières, rôle des macro-invertébrés benthiques et application vers une gestion conservatoire. UFR Sci.FA - Ecotoxicolie, Biodiversité et Santé Environnementale. Metz, Université de Metz**:** 198 p.

Dangles, O. (2002). "Functional plasticity of benthic macroinvertebrates: Implications for trophic dynamics in acid streams." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **59**(9): 1563.

Dangles, O.&E. Chauvet (2003). "Effects of stream acidification on fungal biomass in decaying beech leaves and leaf palatability." Water Research **37**(3): 533-538.

Dangles, O., M. O. Gessner, et al. (2004). "Impact of stream acidification on litter breakdown: implication for assessing ecosystem functioning." Journal of Applied Ecology **41**: 365-378.

Dangles, O.&F. Guerold (2001a). "Influence of shredders in mediating breakdown rates of beech leaves in circumneutral and acidic forest streams." Archiv Fur Hydrobiologie **151**(4): 649-666.

Dangles, O.&F. Guerold (2001b). "Linking shredders and leaf litter processing: Insights from an acidic stream study." International Review of Hydrobiology **86**(4-5): 395-406.

Dangles, O.&F. Guérold (1998). "A comparative study of beech leaf breakdown, energetic content, and associated fauna in acidic and non-acidic streams." Archiv Fur Hydrobiologie **144**: 25-39.

Dangles, O.&F. Guérold (1999). "Impact of headwater stream acidification on the structure of macroinvertebrate communities." Int. Rev. Ges. Hydrobiol. **84**: 287-297.

Dangles, O., F. Guerold, et al. (2001). "Role of transported particulate organic matter in the macroinvertebrate colonization of litter bags in streams." Freshwater Biology **46**(5): 575-586.

Dangles, O.&B. Malmqvist (2004). "Species richness-decomposition relationships depend on species dominance." Ecology Letters **7**(5): 395-402.

Dangles, O., B. Malmqvist, et al. (2004). "Naturally acid freshwater ecosystems are diverse and functional: evidence from boreal streams." Oikos **104**(1): 149-155.

Dangles, O. J.&F. Guérold (2000). "Structural and functional responses of benthic macroinvertebrates to acid precipitation in two forested headwater streams (Vosges Mountains, northeastern France)." Hydrobiologia **418**: 25-31.

Dannevig, A. (1959). "Nedborens innflytelse pa surhet og pa fiskebestanden." Jeger og Fisker **88**: 116-118.

Degerman, E., L. Henrikson, et al. (1995). The effects of liming on aquatic fauna. *in* Liming of Acidified Surface Waters. L. Henrikson &Y. W. Brodin. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag**:** 221-266.

Dethier, M. (1985). "Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Hétéroptères aquatiques et ripicoles, genres et principales espèces." Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon **54**(10): 250-292.

Dethier, M.&J. P. Haenni (1986). "Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Planipennes, Megaloptères et Lépidoptères à larves aquatiques." Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon **55**(6): 201-224.

Dickson, W.&Y. W. Brodin (1995). Strategies and methods for freshwater liming. *in* Liming of Acidified Surface Waters. L. Henrikson &Y. W. Brodin. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag**:** 81-116.

Dobson, M. (2004). "Freshwater crabs in Africa." Freshwater Forum **21**: 3-26.

Dobson, M.&A. G. Hildrew (1992). "A test of resource limitation among shredding detritivores in low order streams in southern England." Journal of Animal Ecology **61**: 69-71.

Dobson, M., A. G. Hildrew, et al. (1992). "Enhancing litter retention in streams. Do altered hydraulics and habitat area confound field experiments?." Freshwater Biology **28**(1): 71-79.

Downing, C. E. H., K. J. Vincent, et al. (1995). "Trends in wet and dry deposition of sulphur in the United Kingdom." Water Air and Soil Pollution **85**: 659-664.

Driscoll, C. T. (2003). "Elevated inputs of reactive nitrogen in the environment: Causes, consequences, and controls." Bioscience **53**(4): 311.

Driscoll, C. T., J. P. Baker, et al. (1980). "Effect of aluminium speciation of fish in dilute acide waters." Nature **284**: 161-164.

Driscoll, C. T., G. B. Lawrence, et al. (2001a). "Acidic deposition in the Northeastern United States: Sources and inputs, ecosystem effects, and management strategies." Bioscience **51**(3): 180.

Driscoll, C. T., G. B. Lawrence, et al. (2001b). "Acidic deposition in the northeastern United States: Sources and inputs, ecosystem effects, and management strategies." Bioscience **51**(3): 180-198.

Driscoll, C. T., G. E. Likens, et al. (1989). "Changes in the chemistry of surface water: 25 year results at the Hubbard Brook Experimental Forest, NH." Environmental Science & Technology **23**: 137-143.

Driscoll, C. T., D. Whitall, et al. (2003a). "Nitrogen pollution in the northeastern United States: Sources, effects, and management options." Bioscience **53**(4): 357.

Driscoll, C. T., D. Whitall, et al. (2003b). "Nitrogen Pollution: Source and Consequences in the US Northeast." Environment **45**(7): 8.

Duarte, S., C. Pascoal, et al. (2004). "Effects of Zinc on Leaf Decomposition by Fungi in Streams: Studies in Microcosms." Microbial Ecology **48**: 366-374.

Duarte, S., C. u. Pascoal, et al. (2006). "Aquatic hyphomycete diversity and identity affect leaf litter decomposition in microcosms." Oecologia **V147**(4): 658-666.

Dudgeon, D.&K. K. Y. Wu (1999). "Leaf litter in a tropical stream: food or substrate dor macroinvertebrates?" Archiv Fur Hydrobiologie **146**(1): 65-82.

Economic Commission For Europe (2004). CLEARING THE AIR: 25 yeras of the Convention on Long-range Transboundary Air Pollution. Geneva, United Nations.

Elliott, J. M., U. H. Humpesch, et al. (1988). Larvae of the British Ephemeroptera: a key with ecological notes.

EMEP (2004). Etat Des Données d'Emission, Nations Unies**:** 62.

Eriksson, L., E. Johansson, et al. (1999). Introduction to Multi- and Megavariate Data Analysis Using Projection Methods (PCA and PLS). Umea, Sweden, Umetrics.

Fabre, E.&E. Chauvet (1998). "Leaf breakdown along an altitudinal stream gradient." Archiv Fur Hydrobiologie **141**(167-179).

Farmer, A. M. (1990). "The effects of lake acidification on aquatic macrophytes - a review." Environmental Pollution **65**: 219-240.

Feldman, R. S.&E. F. Connor (1992). "The relationship between pH and community structure of invertebrates in streams of the Shenandoah National Park, Virginia, USA." Freshwater Biology **27**: 261-276.

Felten, V. (2003). Effets de l'acidification des ruisseaux vosgiens sur la biologie, l'écologie et l'écophysiologie de Gammarus fossarum Koch, 1835 (Crustacea Amphipoda): Approche intégrée à différents niveaux d'organisation. LBFE. Metz, Université de Metz**:** 337.

Felten, V., J. M. Baudoin, et al. (2006). "Physiological recovery from episodic acid stress does not mean population recovery of Gammarus fossarum." Chemosphere - **65**: 988-998.

Felten, V.&F. Guérold (2001). "Hyperventillation and loss of hemolymph Na+ and Cl- in the freshwater amphipod Gammarus fossarum exposed to acid stress: a preliminary study." Diseases of Aquatic Organisms **45**: 77-80.

Felten, V.&F. Guérold (2004). "Haemolymph [Na^+] and [Cl^-] loss in *Gammarus fossarum* exposed *in situ* to a wide range of acidic streams." Diseases of Aquatic Organisms **61**: 113-121.

Felten, V.&F. Guérold (2006). "Short-term physiological responses to a severe acid stress in three macroinvertebrate species: A comparative study." Chemosphere **63**: 1427-1435.

Feng, Z. W., H. Miao, et al. (2002). "Effects of acid deposition on terrestrial ecosystems and their rehabilitation strategies in China." J. Environ. Sci. **14**(2): 227-233.

Fisher, S. G.&G. E. Likens (1973). "Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: An integrative approach to stream ecosystem metabolism." Ecol. Monogr. **43**: 421-439.

Fukami, T., S. Naeem, et al. (2001). "On similarity among local communities in biodiversity experiments." Oikos **95**: 340-348.

Gadd, G. M. (1993). "Interactions of fungi with toxic metals." New Phytologist **124**(1): 25-60.

Gahnström, G. (1995). The effects of liming on microbial activity and decomposition of organic material. Liming of Acidified Surface Waters. L. Henrikson &Y. W. Brodin. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag**:** 179-189.

Gégout, J. C.&C. Piedallu (2002). cartographie automatique des stations forestières du massif vosgien. Nancy, Convention de recherche ECOFOR/ENGREF n°2000.43.ENGREF**:** 37.

Gessner, M. O., F. Bärlocher, et al. (2003). "Qualitative and quantitative analyses of aquatic hyphomycetes in streams." Freshwater Mycology **Fungal Diversity Research Series 10**: 127-157.

Gessner, M. O.&E. Chauvet (1994). "Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter." Ecology **75**: 1807-1817.

Gessner, M. O.&E. Chauvet (2002). "A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity." Ecological Aplications **12**: 498-510.

Gessner, M. O., E. Chauvet, et al. (1999). "A perspective on leaf litter breakdown in streams." Oikos **85**: 377-384.

Gessner, M. O., P. Inchausti, et al. (2004). "Biodiversity effects on ecosystem functioning: insights from aquatic systems." Oikos **104**(3): 419-422.

Gessner, M. O.&A. L. Schmitt (1996). "Use of solid-phase extraction to determine ergosterol concentrations in plant tissue colonized by fungi." Applied and Environmental Microbiology **62**: 415-419.

Gessner, M. O., K. Suberkropp, et al. (1997). Decomposition and biomass: freshwater and marine habitats. *in* The Mycota: Vol. IV: environmental and microbial relationships. W. D.T. &S. B. Berlin, Springer-Verlag**:** 304-322.

Gessner, M. O., M. Thomas, et al. (1993). "Stable successional patterns of aquatic hyphomycetes on leaves decaying in a summer cool stream." Mycological Research **97**: 163-172.

Ghosh, M. (2003). "Effect of liming on a fish population in an acidified lake: a simple mathematical model." Applied Mathematics and Computation **135**(2-3): 553-560.

Giller, P. S., H. Hillebrand, et al. (2004). "Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments." Oikos **104**(3): 423-436.

Gimeno, L., E. Marin, et al. (2001). "How effective has been the reduction of SO2 emissions on the effect of acid rain on ecosystems?" The Science of The Total Environment **275**(1-3): 63-70.

Gobran, G. R.&E. Bosatta (1988). "Cation depletation rate as a mesure of soil sensitivity to acidic deposition: theory." Ecological Modelling **40**: 25-36.

Gorham, E. (1998). "Acid deposition and its ecological effects: a brief history of research." Environmental Science & Policy **1**(3): 153-166.

Griffith, M. B.&S. A. Perry (1993). "Colonization and Processing of Leaf-Litter by Macroinvertebrate Shredders in Streams of Contrasting Ph." Freshwater Biology **30**(1): 93-103.

Griffith, M. B.&S. A. Perry (1994). "Fungal Biomass and Leaf-Litter Processing in Streams of Different Water Chemistry." Hydrobiologia **294**(1): 51-61.

Griffith, M. B., S. A. Perry, et al. (1995). "Leaf litter processing and exoenzyme production on leaves in streams of different pH." Oecologia **102**: 460-466.

Groom, A. P.&A. G. Hildrew (1989). "Food quality for detritivores in streams of contrasting pH." Journal of Animal Ecology **58**: 863-881.

Grubbs, S.&K. W. Cummins (1996). "Linkages between forest composition and shredder voltinism." Archiv Fur Hydrobiologie **137**.

Guérold, F. (1992). L'Acidification des cours d'eau: Impact sur les peuplements de macro-invertébrés benthiques - Application au massif vosgien. Metz, Université de Metz**:** 251.

Guérold, F., J. P. Boudot, et al. (2000). "Macroinvertebrate community loss as a result of headwater stream acidification in the Vosges Mountains (N-E France)." Biodiversity and Conservation **9**(6): 767-783.

Guérold, F., J. P. Boudot, et al. (1997). "Evaluation de l'état d'acidfication des cours d'eu du département des Vosges. Conseil Général des Vosges, Rapport de convention N° 14/95C." 55p.

Guérold, F., D. Vein, et al. (1993). "Impact de l'acidification des ruisseaux vosgiens sur la biodiversité de la macrofaune benthique." Ecology **316**: 1388-1392.

Gulis, V., L. Marvanova, et al. (2005). An illustred key to the common temperate species of aquatic hyphomycetes. *in* Methods for Studying Litter Decomposition. M. A. S. Graca, F. Bärlocher &M. O. Gessner. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers**:** 130-153.

Hall Jr, R. O., K. H. Macneale, et al. (2001). "Biogeochemical responses of two forest streams to a 2-month calcium addition." Freshwater Biology **46**(3): 291-302.

Hall, R. J., C. T. Driscoll, et al. (1985). "Physical, chemical and biological consequences of episodic aluminium additions to a stream." Limnology and Oceanography **30**: 212-220.

Hall, R. J., G. E. Likens, et al. (1980). "Experimental acidification of a stream in the Hubbard brook experimental forest, New Hampshire." Ecology **6**(14): 976-989.

Hames, R. S., K. V. Rosenberg, et al. (2002). "Adverse effects of acid rain on the distribution of the Wood Thrush Hylocichla mustelina in North America." Proc. Natl. Acad. Sci. USA **99**(17): 11235-11240.

Harte, J.&E. Hoffman (1994). "Acidification and Salamander recruitement." Bioscience **44**(3): 125-125.

Havens, K. E.&J. Decosta (1987). "The role of aluminium contamination in determining phytoplankton and zooplankton responses to acidification." Water, Air, & Soil Pollution **V33**(3): 277-293.

Hawkins, C. P., J. N. Hogue, et al. (1997). "Channel Morphology, Water Temperature, and Assemblage Structure of Stream Insects." Journal of the North American Benthological Society **16**(4): 728-749.

Heard, R. M., W. E. Sharp, et al. (1997). "Episodic acidification and changes in fish diversity in pennsylvania headwater streams." T. Am. Fish. Soc. **123**: 977-984.

Heard, S. B., G. A. Schultz, et al. (1999). "Mechanical abrasion and organic matter processing in a Iowa stream." Hydrobiologia **400**: 179-186.

Hector, A., B. Schmid, et al. (1999). "Plant diversity and productivity experiments in European grasslands." Science **286**: 1123-1127.

Hedin, L. O., L. Granat, et al. (1994). "Steep declines in atmospheric base cations in regions of Europe and North America." Nature **367**: 351-354.

Hedin, L. O.&G. E. Likens (1996). "Atmospheric dust and acid rain: emissions of acidic air pollutants have fallen dramatically. Why is acid rain still a problem? Atmospheric dust may be part of the answer." Scientific American **275**(6): 88.

Heijden, M. G. A. v. d., J. N. Klironomos, et al. (1998). "Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity." Nature **396**(6706): 69.

Henrikson, L.&Y. W. Brodin (1995). Liming of surface waters in Sweden - a synthesis. Liming of Acidified Surface Waters. L. Henrikson &Y. W. Brodin. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag**:** 1-39.

Herrmann, J., E. Degerman, et al. (1993). "Acid-Stress Effects on Stream Biology." Ambio **22**(5): 298-307.

Hesthagen, T.&B. M. Larsen (2003). "Recovery and re-establishment of Atlantic salmon, Salmo salar, in limed Norwegian rivers." Fisheries Management and Ecology **10**(2): 87-95.

Hieber, M.&M. O. Gessner (2002). "Contribution of stream detrivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates." Ecology **83**(4): 1026-1038.

Hildrew, A. G. (1996). Food webs and species interaction. *in* River Biota: Diversity and Dynamics. G. Petts &P. Calow. London, Blackwell Sci.**:** 123-144.

Hildrew, A. G.&S. J. Ormerod (1995). Acidification: causes, consequences and solutions. *in* The Ecological Basis for River Management. D. M. H. A. J. D. Ferguson. Chichester, John Wiley & Sons Ltd**:** 147-160.

Hildrew, A. G., C. R. Townsend, et al. (1984a). "Community structure in some southern English streams, the influence of species interactions." Freshwater Biology **14**: 297-310.

Hildrew, A. G., C. R. Townsend, et al. (1984b). "Cellulolytic decomposition in streams of contrasting pH and its relationship with invertebrate community structure." Freshwater Biology **14**: 323-328.

Hill, T. J., R. A. Skeffington, et al. (2002). "Recovery from acidification in the Tillingbourne catchment, southern England: catchment description and preliminary results." The Science of the Total Environment: 81-97.

HilleRisLambers, R., J. van de Koppel, et al. (2006). "Persistence despite omnivory: benthic communities and the discrepancy between theory and observation." Oikos **113**(1): 23-32.

Hindar, A., R. Wright, et al. (2003). "Effects on stream water chemistry and forest vitality after whole-catchment application of dolomite to a forest ecosystem in southern Norway." Forest Ecology and Management **180**: 509-525.

Hooper, D. U., F. S. Chapin, et al. (2005). "Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge." Ecological Monographs **75**(1): 3.

Huston, M. A. (1997). "Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating function of biodiversity." Oecologia **110**: 449-460.

Ingold, C. T. (1942). "Aquatic hyphomycetes of decaying alder leaves." Transaction of the British Mycological Society **25**: 339-417.

Iqbal, S. H. (1976). "Effect of pH on Sporulation of Freshwater Hyphomycetes." Biologia **22**(1): 143-153.

Iqbal, S. H.&J. R. Webster (1977). "Aquatic hyphomycete spora of some Dartmoor streams." Trans. Brit. Mycol. Soc. **69**: 233-241.

Irons, J. G., M. W. Oswood, et al. (1994). "Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important?" Freshwater Biology **32**(2): 401-411.

Irwin, J. G. (1989). "Acid rain: Emissions and deposition." Archive of Environmental Contamination and Toxicology **18**: 95-107.

Iversen, T. M. (1988). "Secondary production and trophic relationships in a spring invertebrate community." Limnology and Oceanography **33**: 582-592.

Jenkins, A.&K. Suberkropp (1995). "The influence of water chemistry on the enzymatic degradation of leaves in streams." Freshwater Biology **33**: 245-253.

Johnson, C. E., J. J. Ruiz-Méndez, et al. (2000). "Forest soil chemistry and terrain attributes in a Catskills watershed." Soil Science Society of America Journal **64**: 1804-1814.

Jones, J. G. (1986). Bacteria in soft acid streams. *in* Acidification problems of freshwaters: trophic relationships. D. W. Sutcliffe, Freshwater Biol. Assoc. Rep.**:** 29-31.

Jonsson, M., O. Dangles, et al. (2002). "Simulating species loss following perturbation: assessing the effects on process rates." Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences **269**(1495): 1047-1052.

Jonsson, M.&B. Malmqvist (2000). "Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects." Oikos **89**(3): 519-523.

Jonsson, M., B. Malmqvist, et al. (2001). "Leaf litter breakdown rates in boreal streams: does shredder species richness matter?." Freshwater Biology **46**(2): 161-171.

Jonsson, M.&B. r. Malmqvist (2003). "Mechanisms behind positive diversity effects on ecosystem functioning: testing the facilitation and interference hypotheses." Oecologia **134**(4): 554-559.

Kakebeeke, W., L. Björkbom, et al. (2004). Fruits of the cold war: The Sulphur Protocol. *in* CLEARING THE AIR: 25 years of the Convention on Long-range Transboundary Air Pollution. J. Sliggers &W. Kakebeeke. New York and Geneva, United Nations**:** 167.

Kaushik, N. K.&H. B. N. Hynes (1968). "Experimental study on the role of autumn-shed leaves in aquatic environments." J. Ecol. **56**: 229-243.

Kaushik, N. K.&H. B. N. Hynes (1971). "The fate of the dead leaves that fall into streams." Archiv Fur Hydrobiologie **68**: 465-515.

Kimmel, W. G., D. J. Murphey, et al. (1985). "Macroinvertebrate community structure and detritus pocessing rates in two Southwestern Pennsylvania streams acidified by atmospheric deposition." Hydrobiologia **124**: 97-102.

Kinzig, A. P., S. W. Pacala, et al. (2002). The functional consequences of biodiversity: Empirical progress and theoretical extensions. Princeton (NJ), Princeton University Press.

Klug, J. L., J. M. Fischer, et al. (2000). "Compensatory dynamics in planktonic community responses to pH perturbations." Ecology **81**(2): 387-398.

Kobayashi, S.&T. Kagaya (2005). "Hot spots of leaf breakdown within a headwater stream reach: comparing breakdown rates among litter patch types with different macroinvertebrate assemblages." Freshwater Biology **50**(6): 921-929.

Kobuszewski, D. M.&S. A. Perry (1993). "Aquatic Insect Community Structure in an Acidic and a Circumneutral Stream in Appalachian Mountains of West-Virginia." Journal of Freshwater Ecology **8**(1): 37-45.

Lafont, M. (1983). "Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Annélides Oligochètes." Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon **52**: 108-135.

Lake, P. S., M. A. Palmer, et al. (2000). "Global change and the biodiversity of freshwater ecosystems: Impacts on linkages between above-sediment and sediment biota." Bioscience **50**(12): 1099.

Lancaster, J., M. Real, et al. (1996). "Monitoring temporal changes in the biology of acid waters." Freshwater Biol **36**(1): 179-201.

Larssen, T. (2005). "Model Prognoses for Future Acidification Recovery of Surface Water in Norway Using Long-Term Monitoring Data." Environmental Science & Technology **39**(20): 7970.

Larsson, S. (1995). The effects of liming on aquatic flora. *in* Liming of Acidified Surface Waters. L. Henrikson &Y. W. Brodin. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag**:** 193-216.

Laudon, H., P. J. Dillon, et al. (2004). "Climate-induced episodic acidification of streams in central Ontario." Environmental Science & Technology **38**(22): 6009.

Lawler, S. P., J. J. Armesto, et al. (2002). How relevant to conservation are studies linking biodiversity and ecosystem functioning? *in* The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions. A. P. Kinzig, S. W. Pacala &D. Tilman. Princeton, Princeton University Press**:** 294-313.

Lawrence, G. B., M. B. David, et al. (1999). "Soil calcium status and the response of stream chemistry to changing acidic deposition rates in the Catskill Mountains of New York." Ecological Aplications **9**: 1059-1072.

Lecerf, A. (2005). Perturbations anthropiques et fonctionnement écologique des cours d'eau de tête de bassin: Etude du processus de décomposition des litières. LADYBIO (UMR 5172 CNRS-UPS). Toulouse, Université Paul Sabatier Toulouse III**:** 167.

Lecerf, A., M. Dobson, et al. (2005). "Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems." Oecologia **V146**(3): 432-442.

Ledger, M. E.&A. G. Hildrew (2000). "Herbivory in an acid stream." Freshwater Biology **43**(4): 545-556.

Ledger, M. E.&A. G. Hildrew (2001). "Growth of an acid tolerant stonefly on epilithic biofilms from streams of contrasting pH." Freshwater Biology **46**: 1457-1470.

Ledger, M. E.&A. G. Hildrew (2005). "The ecology of acidification and recovery: changes in herbivore-algal food web linkages across a stream pH gradient." Environmental Pollution Recovery from acidificationin the UK: Evidence from 15 years of acid waters monitoring **137**(1): 103-118.

Legendre, P.&L. Legendre (1998). Numerical Ecology. Amsterdam.

Legendre, P.&J. A. Marti (1999). "Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments." Ecological Monographs **69**(1): 1-24.

Leivestad, H.&I. P. Muniz (1976). "Fish kill at low pH in a Norwegian river." Nature **259**: 391-392.

Lepori, F., A. Barbieri, et al. (2003a). "Causes of episodic acidification in Alpine streams." Freshwater Biol **48**(1): 175-189.

Lepori, F., A. Barbieri, et al. (2003b). "Effects of episodic acidification on macroinvertebrate assemblages in Swiss Alpine streams." Freshwater Biol **48**(10): 1873-1885.

Lepori, F., D. Palm, et al. (2005). "Effects of stream restoration on ecosystem functioning: detritus retentiveness and decomposition." Journal of Applied Ecology **42**(2): 228-238.

Leroy, C. J.&J. C. Marks (2006). "Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates." Freshwater Biology **51**(4): 605-617.

Li, W.&J. Gao (2002). "Acid deposition and integrated zoning control in china." Environmental Management **30**(2): 169-182.

Likens, G. E. (2004). "Biogeochemistry: Some opportunities and challenges for the future." Water, Air, & Soil Pollution **4**: 5-24.

Likens, G. E., T. J. Butler, et al. (2001). "Long- and short-term changes in sulphate deposition: Effect of the 1990 Clean Air Act Amendments." Biogeochemistry **52**: 1-11.

Likens, G. E., C. T. Driscoll, et al. (1996). "Long-term effects of acid rain: response and recovery of a forested ecosystem." Science **272**: 244-246.

Likens, G. E., C. T. Driscoll, et al. (1998). "The biogeochemistry of calcium at Hubbard Brook." Biogeochemistry **41**: 89-173.

López-Archilla, A. I., A. E. González, et al. (2004). "Ecological study of the fungal populations of the acidic Tinto River in southwestern Spain." Canadian Journal of Microbiology **50**(11): 923.

Loreau, M. (2000). "Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances." Oikos **91**(1): 3-17.

Loreau, M., S. Naeem, et al. (2002). Biodiversity and Ecosystems Functioning: Synthesis and Perspectives. Oxford (UK), Oxford University Press.

Lovelock, J. (1979). Gaia: A New Look at Life on Earth, Oxford University Press.

Lowe, W. H.&G. E. Likens (2005). "Moving Headwater Streams to the Head of the Class." Bioscience **55**(3): 196.

Lydersen, E.&S. Löfgren (2002). "Potential effects of metals in reacidified limed water bodies in Norway and Sweden." Environmental Monitoring and Assessment **73**(2): 155-178.

Lynch, J. A., V. Bowersox, et al. (2000). "Changes in sulphate deposition in eastern USA following implementation of phase I of Title IV of the Clean Air Act Amendments of 1990." Atmospheric Environment **34**: 1665-1680.

Malmqvist, B.&S. D. Rundle (2002). "Threats to th running water ecosystems of the world." Environmental Conservation **29**: 134-153.

Malmqvist, B., Y. Zhang, et al. (1999). "Diversity, distribution and larval habitats of North Swedish blackflies (Diptera: Simuliidae)." Freshwater Biology **42**(2): 301-314.

Maltby, L. (1996a). Detritus processing. *in* River Biota: Diversity and Dynamics. G. Petts &P. Calow. London, Blackwell Sci.**:** 145-167.

Maltby, L. (1996b). Heterotrophic microbes. *in* River Biota: Diversity and Dynamics. G. Petts &P. Calow. London, Blackwell Sci.**:** 165-194.

Mason, C. E.&S. M. Macdonald (1989). "Acidification and otter (*Lutra lutra*) distribution in scotland." Water Air and Soil Pollution **43**: 365-374.

Masson, N., F. Guérold, et al. (2002). "Use of blood parameters in fish to assess acidic stress and chloride pollution in French running waters." Chemosphere **47**: 467-473.

McCormick, J. (1998). "Acid pollution." Environment **40**(3): 16.

McIntosh, A. R., H. S. Greig, et al. (2005). "Top-down and bottom-up influences on populations of a stream detritivore." Freshwater Biology **50**(7): 1206-1218.

Meegan, S., S. Perry, et al. (1996). "Detrital processing in streams exposed to acidic precipitation in the Central Appalachian Mountains." Hydrobiologia **339**(1 - 3): 101-110.

Meegan, S. K.&S. A. Perry (1996). "Periphyton communities in headwater streams of different water chemistry in the Central Appalachian Mountains." Journal of Freshwater Ecology **11**(3): 247-256.

Merritt, R. W.&K. W. Cummins (1996). Trophic relations of macroinvertebrates. *in* Methods in Stream Ecology. F. R. Hauar &G. A. Lamberti. London, England, Academic Press Inc.

Meyer, J. L.&e. al. (2003). Where Rivers Are Born: The Scientifi Imperative for Defending Small Streams and Wetlands. Washington (DC), Sierra Club.

Minchin, P. R. (1987). "An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination." Vegetatio **69**: 89-107.

Minshall, G. W. (1967). "Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland springbrook community." Ecology **48**: 139-149.

Minshall, G. W. (1988). "Stream ecosystem theory: a global perspective." Journal of the North American Benthological Society **7**: 263-288.

Moore, J. C., E. L. Berlow, et al. (2004). "Detritus, trophic dynamics and biodiversity." Ecology Letters **7**(7): 584-600.

Morin, P. J.&J. McGrady-Steed (2004). "Biodiversity and ecosystem functioning in aquatic microbial systems: a new analysis of temporal variation and diversity-predictability relations." Oikos **104**: 458-466.

Mulholland, P. J., C. T. Driscoll, et al. (1992). "Relathionships between stream acidity and bacteria, macroinvertebrates, and fish: a comparison of north temperate mountain streams, USA." Hydrobiologia **239**: 7-24.

Mulholland, P. J., A. V. Palumbo, et al. (1987). "Effects of acidification on leaf decomposition in streams." Journal of National American Benthologal Society **6**: 147-158.

Muller, P. (1980). "Effects of artificial acidification on the growth of periphyton." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **37**: 355-363.

Muniz, J. P. (1991). "Freshwater acidification: Its effects on species and communities of freshwater microbes, plants and animals." Proceedings of the Royal Society of Edinburgh **97B**: 227-254.

Munton, D. (1998). "Dispelling the myth of the acid rain story." Environment **40**: 4-34.

Myers, N. (1996). "Environmental services of biodiversity." Proc. Natl. Acad. Sci. USA **93**: 2764-2769.

Naeem, S., M. Loreau, et al. (2002). Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. *in* Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives. M. Loreau, S. Naeem &P. Inchausti. Oxford, Oxford University Press**:** 3-11.

Naeem, S., L. J. Thompson, et al. (1994). "Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems." Nature **368**: 734-737.

Nedeltcheva, T. (2005). Analyse spatiale de la composition chimique des ruisseaux vosgiens. INRA-B.E.F. Nancy, Université Henri Poincaré-Nancy 1**:** 225.

Niederlehner, B. R.&J. J. Cainrs (1990). "Effects of increasing acidity on aquatic protozoan communities." Water Air and Soil Pollution **52**: 183-196.

Nisbet, T. R. (2001). "The role of forest management in controlling diffuse pollution in UK forestry." Forest Ecology and Management **143**: 215-226.

Niyogi, D. K., W. M. Lewis, et al. (2001). "Litter breakdown in mountain streams affected by mine drainage: biotic mediation of abiotic controls." Ecological Aplications **11**: 506-516.

Nys, C.&e. al. (2004). Etat initiale des écosystèmes forestiers: Bassins versants de Cornimont et du Val de Senones, INRA Nancy, ONF.

Okland, J.&K. A. Okland (1986). "The effects of acid deposition on benthic animals in lakes and streams." Experientia **42**: 471-486.

Ormerod, S. J., K. R. Bull, et al. (1988). "Egg mass and shell thickness in dipper Cinclus cinclus in relation to stream acidity in Wales and Scotland." Environmental Pollution **55**: 107-121.

Orr, J. C., V. J. Fabry, et al. (2005). "Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms." Nature **437**(7059): 681.

Osgood, M.&C. W. Boylen (1990). "Seasonal variations in bacterial communities in Adirondack streams exhibiting pH gradients." Microbial Ecology **20**: 211-230.

Paine, M. D. (1996). "REPEATED MEASURES DESIGNS." Environmental Toxicology and Chemistry **15**(9): 1439-1441.

Palumbo, A. V., P. J. Mulholland, et al. (1987). "Microbial communities on leaf material protected from macroinvertebrate grazing in acidic and circumneutral streams." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **44**: 1064-1070.

Party, J. P. (1999). Acidification des sols et des eaux de surface des écosystèmes forestiers français. Université de Strasbourg**:** 247.

Pascoal, C.&F. Cassio (2004). "Contribution of Fungi and Bacteria to Leaf Litter Decomposition in a Polluted River." Appl. Environ. Microbiol. **70**(9): 5266-5273.

Petersen, R. C.&K. W. Cummins (1974). "Leaf processing in a woodland stream." Freshwater Biology **4**: 343-368.

Pimm, S. L. (2001). The World according to Pimm. New York.

Plant, J., D. Smith, et al. (2000). "Environmental geochemistry at the global scale." Journal of the Geological Society **157**: 837-849.

Probst, A., E. Dambrine, et al. (1990). "Influence of acid atmospheric inputs on surface water chemistry and mineral fluxes in a declining spruce stand within a small granitic catchment (Vosges Massif, France)." Journal of Hydrology **116**(1-4): 101-124.

Probst, A., J. P. Party, et al. (1999). "Evidence of springwater acidification in the Vosges Mountains (North-East of France): Influence of bedrock buffering Capacity." Water Air and Soil Pollution **114**: 395-411.

Raven, P. H. (2002). "Science, sustainability and the human prospect." Science **297**: 954-958.

Raviraja, N. S., K. R. Sridhar, et al. (1998). "Breakdown of Ficus and Eucalyptus leaves in an organically polluted river in India: fungal diversity and ecological functions." Freshwater Biol **39**(3): 537-545.

Reynolds, B., J. D. Lowe, et al. (1999). "Acid deposition in Wales, the results of the 1995 Welsh acid water survey." Environ. Poll. **105**: 251-266.

Richardson, J. S. (1992). "Food, microhabitat, or both? Macroinvertebrate use of leaf accumulations in a montane stream." Freshwater Biology **27**(2): 169-176.

Richoux, P. (1982). "Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Coléoptères aquatiques (genres: adultes et larves)." Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon **51**(4,8,9): 105-304.

Roeding, C. E.&L. A. Smock (1989). "Ecology of macroinvertebrate shredders in a low-gradient sandy-bottomed stream." J. N. Am. Benthol. Soc. **8**: 149-161.

Rosset, J.&F. Bärlocher (1985). "Aquatic Hyphomycetes: Influence of pH, Ca^{2+}, and HCO_3 on growth *in vitro*." Trans. Brit. Mycol. Soc. **84**: 137-145.

Rowe, J. M., S. K. Meegan, et al. (1996). "Comparison of leaf processing rates under different temperature regimes in three headwater streams." Freshwater Biology **36**(2): 277-288.

Royer, T. V.&G. W. Minshall (2001). "Effects of nutrient enrichment and leaf quality on the breakdown of leaves in a hardwater stream." Freshwater Biology **46**(5): 603-610.

Ruetz, C. R., M. J. Breen, et al. (2006). "Habitat structure and fish predation: effects on invertebrate colonisation and breakdown of stream leaf packs." Freshwater Biology **51** : 797-806.

Ruetz, C. R., R. M. Newman, et al. (2002). "Top-down control in a detritus-based food web: fish, shredders, and leaf breakdown." Oecologia **132**: 307-315.

Rundle, S. D., N. S. Weatherley, et al. (1995). "The effects of catchment liming on the chemistry and biology of upland Welsh streams: testing model predictions." Freshwater Biology **34**: 165-175.

Sala, O. E., F. S. Chapin, et al. (2000). "Global biodiversity scenarios for the year 2100." Science **287**(5459): 1770.

Schindler, D. W. (1994). Changes caused by acidification to the biodiversity, productivity and biogeochemical cycles on lakes. *in* Acidification of Freshwater Ecosystems: Implication for the Futur. W. R. F. Steinberg C.E.W. Chichester (UK), John Wiley & Sons**:** 153-164.

Schindler, D. W. (1997). "Liming to restore acidified lakes and streams: A typical approach to restoring damaged ecosystems?" Restoration Ecology **5**: 1-6.

Schindler, D. W., P. J. Curtis, et al. (1996). "Consequences of climate warming and lake acidification for UV-B penetration in North American boreal lakes." Nature **379**: 705-708.

Schindler, D. W., K. H. Mills, et al. (1985). "Long-term ecosystem stress: Effects of years of experimental acidification." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **37**: 342-354.

Schläpfer, F.&B. Schmid (1999). "Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results." Ecological Applications **9**: 893-912.

Schlesinger, W. H. (1997). Biogeochemistry. San Diego, Academic Press.

Schmid, B., A. Hector, et al. (2002). The design and analysis of biodiversity experiments. *in* Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. M. Loreau, S. Naeem &P. Inchausti, Oxford University Press**:** 61-78.

Schofield, C. L., C. R. Townsend, et al. (1988). "Predation and the prey community of a headwater stream." Freshwater Biology **20**: 249-259.

Shearer, C. A.&J. R. Webster (1985). "Aquatic hyphomycete communities in the River Teign. I. Longitudinal distribution patterns." Trans. Brit. Mycol. Soc. **84**: 489-501.

Siefert, J.&M. Mutz (2001). "Processing of leaf litter in acid waters of the post-mining landscape in Lusatia, Germany." Ecological Engineering **17**(2-3): 297-306.

Simmons, K. R., P. G. Cieslewicz, et al. (1996). "Limestone Treatment of Whetstone Brook, Massachusetts. II. Changes in the Brown Trout (Salmo trutta) and Brook Trout (Salvelinus fontinalis) Fishery." Restoration Ecology **4**(3): 273-283.

Sinsabauch, R. L., E. F. Benfield, et al. (1981). "Cellulase activity associated with the decomposition of leaf litter in a woodland stream." Oikos **36**: 184-190.

Skeffington, R. A.&D. J. A. Brown (1992). "Timescales of Recovery from Acidification - Implications of Current Knowledge for Aquatic Organisms." Environmental Pollution **77**(2-3): 227-234.

Smock, L. A.&S. B. Gazzera (1996). "Effects of experimental episodic acidification on a southeastern USA blackwater stream." Journal of Freshwater Ecology **11**(1): 81-90.

Solazzi, M. F., T. E. Nickelson, et al. (2000). "Effects of increasing winter rearing habitat on abundance of salmonids in two coastal Oregon streams." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **57**(5): 906.

Stephenson, S. L., S. M. Studlar, et al. (1995). "Effects of acidification on bryophyte communities in west Virginia mountain streams." Journal of Environmental Quality **24**: 116-125.

Stewart-Oaten, A., W. W. Murdoch, et al. (1986). "Environmental impact assessment: 'pseudo-replication' in time?" Ecology **67**: 929-940.

Stoddard, J. L., D. S. Jeffries, et al. (1999). "Regional trends in aquatic recovery from acidification in North America and Europe." Nature **401**: 575-578.

Strahler, A. N. (1952). "Dynamic basis of geomorphology." Geol. Soc. Am. Bull. **63**: 923-938.

Studeman, D., P. Landolt, et al. (1992). "Insecta Helvetica Fauna 9. Ephemeroptera." Ed. Soc. Entomol. Suisse: 175.

Suberkropp, K. (1992). Interaction with invertebrates. *in* The ecology of aquatic hyphomycetes. F. Bärlocher. Berlin. Germany, Springer-Verlag**:** 118-134.

Suberkropp, K. (1998). Microorganisms and Organic Matter Decomposition. *in* River ecology an management: Lessons from the Pacific Coastal Ecoregion. R. J. Naiman &R. E. Bilby. New York (USA), Springer-Verlag**:** 120-143.

Suberkropp, K. (2001). "Fungal Growth, Production, and Sporulation during Leaf Decomposition in Two Streams." Applied and Environmental Microbiology **67**(11): 5063-5068.

Suberkropp, K.&E. Chauvet (1995). "Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: Influence of water chemistry." Ecology **76**(5): 1433-1445.

Suberkropp, K.&J. M. Klug (1980). "The maceration of deciduous leaf litter by aquatic hyphomycetes." Canadian Journal of Botany **58**: 1025-1031.

Sullivan, T. J., J. M. Eilers, et al. (1997). "Increasing role of nitrogen in the acidification of surface waters in the Adirondack Mountains, New York." Water, Air, & Soil Pollution **95**: 313-336.

Sullivan, T. J., B. McMartin, et al. (1996). "Re-examination of the role of landscape change in the acidification of lakes in the Adirondack Mountains, New York." The Science of the Total Environment **183**: 231-248.

Sutcliffe, D. W.&T. R. Carrick (1973). "Studies on mountain streams in the English Lake district." Freshwater Biology **3**: 437-462.

Sutcliffe, D. W., T. R. Carrick, et al. (1981). "Effects of diet, body size, age and temperature on growth rates in the amphipod *Gammarus pulex*." Freshwater Biol **11**: 183-214.

Sutcliffe, D. W.&A. G. Hildrew (1989). INVERTEBRATE COMMUNITIES IN ACID STREAMS. Acid Toxicity and Aquatic Animals. R. Morris, E. W. Taylor, D. J. A. Brown &J. A. Brown. Campbridge, England, Campbridge University Press**:** 13-29.

Swan, C.&M. Palmer (2006). "Composition of speciose leaf litter alters stream detritivore growth, feeding activity and leaf breakdown." Oecologia **147**(3): 469-478.

Tachet, H., M. Bournaud, et al. (2003). Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie. Paris.

Thiébault, G., A. Vanderpoorten, et al. (1998). "Bryological patterns and streamwater acidification in the Vosges mountains (N.E. France): an analysis tool for the survey of acidification processes." Chemosphere **36**(6): 1275-1289.

Thioulouse, J., D. Chessel, et al. (1997). "ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software." Statistics and Computing **7**: 75-83.

Tilman, D., J. M. H. Knops, et al. (1997). "The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes." Science **277**: 1300-1302.

Tilman, D., P. Reich, et al. (2001). "Diversity and productivity in a long-term grassland experiment." Science **294**: 843-845.

Tixier, G. (2004). L'acidification anthropique des eaux de surface: Effets sur les communautés de macro-invertébrés benthiques. Autoécologie et réponse d'espèces caractéristiques des ruisseaux de tête de bassin des Vosges. L.B.F.E. METZ, Paul Verlaine**:** 270.

Tixier, G.&F. Guérold (2005). "Plecoptera response to acidification in several headwater streams in the Vosges Mountains (northeastern France)." Biodiversity and Conservation **14**(6): 1525-1539.

Treton, C., E. Chauvet, et al. (2004). "Competitive interaction between two aquatic hyphomycete species and increase in leaf litter breakdown." Microbial Ecology **48**: 439–446.

Van Frankenhuyzen, K., G. H. Geen, et al. (1985). "Direct and indirect effect of low pH on the transformation of detrital energy by the shredding caddisfly, Clistoronia magnifica (Banks) (Limnephilidae)." Canadian Journal of Zoology **63**: 2298-2304.

van Vuuren, D. P., J. Cofala, et al. (2006). "Exploring the ancillary benefits of the Kyoto Protocol air pollution in Europe." Energy Policy **34**(4): 444.

Vannote, R. L., G. W. Minshall, et al. (1980). "The river continuum concept." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **37**: 130-137.

Wall, D. H., M. A. Palmer, et al. (2001). "Biodiversity in Critical Transition Zones between Terrestrial, Freshwater, and Marine Soils and Sediments: Processes, Linkages, and Management Implications." Ecosystems **4**(5): 418 - 420.

Wallace, J. B., S. L. Eggert, et al. (1997). "Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs." Science **277**(5322): 102.

Wallace, J. B.&J. R. Webster (1996). "The role of macroinvertebrates in stream ecosystem." Ann. Rev. Entomol. **41**(115-139).

Wardle, D. A., K. I. Bonner, et al. (2002). "Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores." Functional Ecology **16**(5): 585-595.

Waringer, J.&W. Graf (1997). Atlas der österreichischen köckerfliegenlarven. Autria.

Weatherley, N. S.&S. J. Ormerod (1992). "The biological response of acidic streams to catchment liming compared to the changes predicted from stream chemistry." Journal of Environmental Management **34**: 105-115.

Webster, J. R.&E. F. Benfield (1986). "Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems." Annual Review of Ecology and Systematics **17**: 567-594.

Webster, J. R., E. F. Benfield, et al. (1999). "What happens to allochthonous material that falls into streams? A synthesis of new and published information from Coweeta." Freshwater Biology **41**(4): 687-705.

Webster, J. R., J. B. Wallace, et al. (1995). Organic processes in streams of the eastern United States. *in* River and stream ecosystems. C. E. Cushing, G. W. Minshall &K. W. Cummins. Amsterdam, Elsevier**:** 117-187.

Weyers, H. S.&K. Suberkropp (1996). "Fungal and bacterial production during the breakdown of yellow poplar leaves in two streams." Journal of the North American Benthological Society **15**: 408-420.

Wilander, A., P. Andersson, et al. (1995). The effects of liming on water chemistry. Liming of Acidified Surface Waters. L. Henrikson &Y. W. Brodin. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag**:** 125-170.

Woodward, G.&A. G. Hildrew (2002). "Food web structure in riverine landscapes." Freshwater Biology **47**(4): 777-798.

Woodward, G., J. I. Jones, et al. (2002). "Community persistence in Broadstone Stream (U.K.) over three decades." Freshwater Biology **47**(8): 1419-1435.

Zak, D. R., W. E. Holmes, et al. (2003). "Plant diversity, soil microbial communities and ecosystem function : are there any links?" Ecology **84**(8): 2042-2050.

Zar, J. H. (1996). Biostatistical Analysis. Englawood Cliffs, NJ.

Zhang, Y., B. Malmqvist, et al. (1998). "Ecological processes affecting community structure of blackfly larvae in regulated and unregulated rivers: a regional study." Journal of Applied Ecology **35**(5): 673-686.

Travaux Scientifiques

Communications:

- **Août 2005 : Symposium for European freshwater Sciences 4 – Cracovie - POLOGNE.**
  Communication orale : "Does catchment liming enhance leaf litter breakdown in streams?"
  BAUDOIN JM, GUEROLD F, CHAUVET E, WAGNER P, ROUSSELLE P.
  (Classé 8ème au palmarès des 10 meilleures communications étudiantes)

- **Juillet 2005 : 4th International Meeting on Plant Litter Processing in Freshwaters – Toulouse - FRANCE.**
  Communication orale : "Response of fungal diversity to stream acidification and consequences for the integrity of ecosystem process".
  BAUDOIN JM, GUEROLD F, CHAUVET E, WAGNER P, ROUSSELLE P.

- **Juin 2005 : Acid Rain 2005 – 7th International Conference on Acid Deposition – Prague - REPUBLIQUE TCHEQUE.**
  Communication affichée :"Consequences of headwater stream acidification on aquatic fungi biodiversity"
  BAUDOIN JM, GUEROLD F, CHAUVET E, WAGNER P, ROUSSELLE P

- **Mai 2005 : Séminaire annuel de la Zone Atelier Moselle – Champenoux.**
  Communication orale : « Effet des amendements calco-magnésiens sur la dégradation des litières dans les cours d'eau vosgiens ».
  GUEROLD F, BAUDOIN JM, CHAUVET E, WAGNER P, ROUSSELLE P

- **Août 2004 : S.I.L. XXIX Congress – Lahti - FINLANDE.**
  Communication orale : "Does freshwater acidification lead to a loss of fungi diversity?"
  BAUDOIN JM, GUEROLD F, CHAUVET E, WAGNER P, ROUSSELLE P

- **Février 2004 : Séminaire annuel de la Zone Atelier Moselle – Metz.**
  Communication orale : « Analyse et évolution de la Biodiversité dans le cadre de la ZAM, un exemple : Processus de décomposition de la matière organique allochtone dans les ruisseaux forestiers : effet de l'acidification des eaux de surface dans le haut bassin de la Moselle ».
  GUEROLD F, BAUDOIN JM

- **Décembre 2003 : Congrès de L'Association Française de Limnologie (A.F.L.) – Metz - France**
  Communication orale : «Effet de l'acidification des eaux de surface sur la diversité des hyphomycètes aquatiques associés aux processus de dégradation de la matière organique ».
  BAUDOIN JM, GUEROLD F, CHAUVET E, WAGNER P, ROUSSELLE P

Publications:

- « **Physiological recovery from episodic acid stress does not mean population recovery of Gammarus fossarum** » - FELTEN V, BAUDOIN JM, GUEROLD F (2006) – ***Chemosphere*** - ***65***: 988-998.

- « **Freshwater Acidification, Lowers Fungal Diversity And Impairs Leaf Litter Processing** » - Baudoin JM[1], Guérold F[1]., Felten V[3]., Chauvet E[4]., Wagner P[2]., Rousselle P[2]. (soumise au journal **Microbial Ecology**).

Expérience d'enseignement et d'encadrement

- **A**ttaché **T**emporaire d'**E**nseignement et de **R**echerche (A.T.E.R.) à l'Université de Metz, du 1er septembre **2005** au 31 août **2007** (en cours):

  * **Enseignements** destinés à des étudiants de niveau Bac + 2 à + 4, des disciplines suivantes :
  - Ecosystèmes aquatiques (biodiversité et fonctionnement)
  - Bioévaluation de la qualité de l'environnement
  - Evaluation de la biodiversité et expertise écologique
  - Bioindicateurs de l'impact à différentes échelles d'intégration biologiques
  - Dynamique des populations et des communautés, modélisation
  - Faunistique
  - Etho-écologie
  - Méthodologie scientifique
  - Biogéographie

  * **Montage, organisation et encadrement d'un stage** de 3 jours au « pays des étangs » (Moselle) destiné aux étudiants de Licence 3ème année.

- Co-encadrement de différents stagiaires de 2002 à 2007: (MASTER Ecotoxicité & Biodiversité, D.E.A. Sciences Agronomiques, D.E.S.U., IUT).

Expérience en tant qu'expert scientifique auprès d'instances départementales

- **Représentant des organismes scientifiques** au sein du **C**onseil **D**épartemental de la **C**hasse et de la **F**aune **S**auvage (C.D.C.F.S) de **Moselle**, en tant que **titulaire** (2004-2006).

- **Expert Rapaces** au sein du CDCFS, en ce qui concerne les demandes de détention, transport, utilisation et de désairage de rapaces pour la chasse au vol (2004-2006).

Résumé - Abstract

Biodiversité et fonctionnement de cours d'eau forestiers de tête de bassin : effet de l'acidification anthropique et d'une restauration

Face à la crise actuelle d'extinction des espèces, la compréhension des mécanismes reliant la biodiversité au fonctionnement des écosystèmes est devenue primordiale. Malgré une réduction des émissions atmosphériques de SO_2 et NO_x, l'acidification des eaux de surface demeure une cause majeure d'érosion de la biodiversité. Cette situation est préoccupante dans les Vosges, où une restauration par épandages aériens d'amendements a été adoptée comme alternative potentielle. 2 bassin-versants ont ainsi fait l'objet d'apports calco-magnésiens. La proximité d'écosystèmes acidifiés, restaurés et sains offre l'opportunité d'étudier, *in situ*, les relations biodiversité/fonctionnement. La décomposition de la MO allochtone dont les principaux acteurs sont les hyphomycètes aquatiques et les invertébrés détritivores, représente un processus clé du fonctionnement des cours d'eau de tête de bassin. Une expérience de dégradation de feuilles a été réalisée dans 6 ruisseaux présentant différents degrés d'acidité, avant et après amendement de 2 d'entre eux. Nos résultats montrent que l'acidification affecte la vitesse de dégradation des litières, ainsi que les communautés de détritivores et de décomposeurs, en particulier la diversité des hyphomycètes. L'amélioration chimique d'un ruisseau amendé, s'est rapidement accompagnée d'une recolonisation fongique et d'une restauration fonctionnelle partielle. Une relation entre la richesse en hyphomycètes et les taux de décomposition a été mise en évidence. Leur diversité influencerait ce processus, en augmentant l'appétence des litières pour certains déchiqueteurs. L'hypothèse d'un réseau trophique dépendant de la richesse fongique a été proposée.

Mots clés : biodiversité, dégradation des litières, hyphomycètes aquatiques, invertébrés déchiqueteurs, acidification, chaulage.

Biodiversity and functioning of forested headwater streams : effect of acidification and restoration

Facing the current species extinction, the comprehension of mechanisms linking biodiversity to ecosystem functioning has become essential. Despite a reduction of SO_2 and NO_x atmospheric emissions, acidification of surface waters remains a major cause of biodiversity erosion. This situation is worrying in the Vosges Mountains, where air spreading of improvements was adopted like a potential alternative. Hence, 2 catchments have received calco-magnesian inputs. Proximity of acidified, restored and healthy ecosystems can provide opportunities to investigate biodiversity/function relationships, *in situ*. Allochthonous organic matter decomposition which is mainly mediated by aquatic hyphomycetes and detritivore invertebrates, represents a key process driving the functioning of headwater streams. A leaf breakdown experiment was conducted in 6 streams characterized by different acidification levels, before and after that two of them were limed. Our results show that acidification affect leaf breakdown rate, as well as detritivores and decomposers communities, particularly hyphomycetes diversity. The water quality improvement of one limed stream was rapidly accompanied by fungal recolonization and partial functional recovery. Our findings reveal a significant relationship between aquatic hyphomycete richness and breakdown rate. Their diversity could enhance this process by increasing litter palatability for certain shredders. A hypothetical "fungal diversity dependent" food web linkage was proposed.

Key words: biodiversity, litter breakdown; aquatic hyphomycetes, shredders, acidification, liming.