HAL
open science

L' acidification anthropique des eaux de surface : effets sur les communautés de macro invertébrés benthiques : autoécologie et réponses d'espèces caractéristiques des ruisseaux de tête de bassin des Vosges

Guillaume Tixier

To cite this version:

Guillaume Tixier. L' acidification anthropique des eaux de surface : effets sur les communautés de macro invertébrés benthiques : autoécologie et réponses d'espèces caractéristiques des ruisseaux de tête de bassin des Vosges. Biologie animale. Université Paul Verlaine - Metz, 2004. Français. NNT : 2004METZ033S . tel-01750022

HAL Id: tel-01750022

https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01750022v1

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

UNIVERSITE DE METZ

L.B.F.E.

Laboratoire 'Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes'

RP2E

UNIVERSITE Paul Verlaine METZ
S.C.D.
N in. 20040985
Cote S/M3 04/33
mag-rouge

THESE

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

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE METZ

Mention : Sciences de la Vie

Option : Hydrobiologie

par

Guillaume TIXIER

L'acidification anthropique des eaux de surface
Effets sur les communautés de macro invertébrés benthiques
Autoécologie et réponses d'espèces caractéristiques des ruisseaux de tête de bassin des Vosges

Soutenue le 7 Septembre 2004

Directeur de Thèse	**François GUEROLD**	Maître de Conférences, Université de Metz
Rapporteurs	**Pierre LAVANDIER**	Professeur, Université de Toulouse
	Michel LAFONT	Directeur de Recherches, Cemagref, Lyon
Examinateurs	**Jean-Claude MORETEAU**	Professeur, Université de Metz
	Michel SARTORI	Docteur, directeur du Musée Cantonal de Zoologie de Lausanne
	Etienne DAMBRINE	Directeur de Recherches, I.N.R.A Nancy (Champenoux)

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE DE METZ
031 536358 2

PPN 098946587

UNIVERSITE DE METZ

L.B.F.E.

Laboratoire 'Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes'

RP2E

UNIVERSITE Paul Verlaine METZ
S.C.D.
2004098 S
Cote S/Mg 04/33
mag. rouge

THESE

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

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE METZ

Mention : Sciences de la Vie

Option : Hydrobiologie

par

Guillaume TIXIER

L'acidification anthropique des eaux de surface
Effets sur les communautés de macro invertébrés benthiques
Autoécologie et réponses d'espèces caractéristiques des ruisseaux de tête de bassin des Vosges

Soutenue le 7 Septembre 2004

Directeur de Thèse	**François GUEROLD**	Maître de Conférences, Université de Metz
Rapporteurs	**Pierre LAVANDIER**	Professeur, Université de Toulouse
	Michel LAFONT	Directeur de Recherches, Cemagref, Lyon
Examinateurs	**Jean-Claude MORETEAU**	Professeur, Université de Metz
	Michel SARTORI	Docteur, directeur du Musée Cantonal de Zoologie de Lausanne
	Etienne DAMBRINE	Directeur de Recherches, I.N.R.A Nancy (Champenoux)

A mon grand-père, ma grand-mère, mon vieil ami….

Remerciements

Ces remerciements s'adressent à toutes les personnes qui ont contribué à l'élaboration de ce travail aussi bien par leur aide technique, morale et parfois physique...

*Je tiens tout d'abord à exprimer ma plus profonde gratitude à Mr François Guérold pour m'avoir proposé ce sujet et dirigé au sein de son équipe. Ses conseils et ses encouragements m'ont permis d'acquérir la première arme du chercheur.....**la patience** !*

Je remercie également Messieurs Jean-Claude Pihan et Jean-Claude Moreteau de m'avoir accueilli et donné les moyens d'effectuer ce travail au laboratoire EBSE/LBFE.

Toute ma reconnaissance va à Messieurs Michel Lafont et Pierre Lavandier pour avoir accepté de juger ce travail en la qualité de rapporteur. Que Messieurs Michel Sartori et Etienne Dambrine soient également assurés de toute ma gratitude pour m'avoir fait l'honneur d'être membres du jury.

Mes plus vifs remerciements s'adressent également à Messieurs Jean Nicolas Beisel et Philippe Usseglio-Polatera pour leurs conseils éclairés (il fallait beaucoup de lumière) notamment en matière de statistiques (je ne vous embêterai plus, promis).

Je tiens tout particulièrement à exprimer mon plus grand respect et des remerciements aussi profonds que leurs connaissances, aux personnes qui m'ont entouré notamment lors de la détermination de la faune. Leur engouement et parfois leur acharnement dans cet exercice ont révélé en moi bien plus qu'un plaisir, une véritable passion. Cette admiration s'adresse directement à Messieurs Gilles Jacquemin, Denis Vein, Alain Thomas, F. Vaillant, Gérard Masselot et Raoul Gerend.

Il est grand temps de remercier aussi tous les techniciens et personnels IATOS du laboratoire qui ont fait et feront toujours leur maximum pour faciliter la tâche aux étudiants.
Je parle évidemment de :
- Mr Philippe Wagner ou « mon mentor » avec qui j'ai appris l'expérience du terrain et entre autre comment survivre quand on est piégé dans la glace...
- Mr Philippe Rousselle dont je remercie la patience et le calme face à mes « pétages » de câbles (câbles du pH mètre et de l'ordinateur.....)
- Mr Etienne Morhain pour sa disponibilité sans faille et ses conseils avisés sur le « dressage » du spectrophotomètre d'absorption atomique.
- Mr Jean François Poinsaint pour sa bonne humeur et ses talents de bricoleur qui défient les lois de la science.
- Mme Mireille Olivier pour sa gentillesse et sa disponibilité à la documentation (sans oublier la petite fiche...)
- Nathalie Kleinen et Catherine Drui pour m'avoir expliquer 1 fois, 2 fois, 3 fois.....(après je sais plus) les affres de la paperasserie administrative, et oui chez moi c'est pas de l'inné et encore moins de l'acquis...
- Mme Antoinette Meyer pour sa patience et le mythique « BONJOUR GUILLAUME ! » matinal qui vous met la gagne pour la journée.

Je souhaite également souligner la joie et la sympathie que j'ai eues à côtoyer les maîtres de conférence du laboratoire Laure Gamberini, Gabrielle Thiebault, Gérard Masson, Lionel Leglize et Marc Parant.

Ce n'est pas sans émotions que je tiens à exprimer ce grand MERCI à tous les étudiants et les amis qui m'ont supporté (dans les deux sens du terme je pense) pendant ces longues années et avec lesquels j'ai pu partager les joies autant que les peines.

Honneur aux demoiselles avec...
La surprenante Karine, les touchantes Sandrine et Cendrine, la curieuse Edwige, la joyeuse Virginie, la sympathique Véronique, l'extravagante Stéphanie, la gentille Marie, la relaxe Patricia et les nouvelles Aurélie et Caroline.

Et dans le rôle des poilus.....
Le super Simon, le grand Arnaud, le speed Manu, le paisible Antoine (dit tonio ou lulu pour les intimes), le sympathique Damien, l'accro Alan (avec ardillon), le rigolo Olivier, le déjanté Mathieu et les deux affreux (en tout affectif) Olivier D. et François.

Sans oublier les stagiaires que j'ai pu côtoyer ou enrôler : Pierre Antoine, Nassera, Delphine, Stéphane, Lionel.

Une mention spéciale pour remercier un trio particulier, compagnons quotidiens de terrain, de paillasse et d'ordinateur, qui par leurs soutiens, leurs conseils et leurs encouragements de tous les instants ont su éclairer un chemin bien sombre et m'ont permis de puiser dans d'insoupçonnables ressources pour mener à bien ma quête...
Je remercie Jean Marc, Samuel et Vincent.

J'exprime le plus beau des sentiments à ma compagne pour sa patience, son soutien et son dévouement sans faille tout au long de cette longue épreuve.
Je tiens aussi à me faire pardonner auprès de la famille Ensminger de mes innombrables retards causés pour 99% par les manip' au labo. Je n'ai plus aucune excuse dorénavant...

Enfin merci à ma famille, ma mère, mon père, ma sœur, mes cousines et mes grands parents qui ont été présents et m'ont soutenu dans les moments difficiles. Je suis fier de pouvoir enfin répondre à leur question récurrente « as-tu fini ta thèse ? » ET BIEN OUI !

Un dernier merci aux 169 948 invertébrés benthiques pour leur sacrifice sans lequel rien de tout cela ne serait arrivé...

SOMMAIRE

Introduction 1

PARTIE I.
L'ACIDIFICATION ANTHROPIQUE DES EAUX DOUCES SUPERFICIELLES : UN PHENOMENE D'AMPLEUR INTERNATIONALE ENCORE D'ACTUALITE.

I.1 Origines 2

I.2Mécanismes 2

I.2.1 Transport et transformation 2

I.2.2 Dépôts 3

I.3 Effet sur les écosystèmes 4

I.3.1 Acidification des sols 4

I.3.1.1 Le rôle de la végétation 4

I.3.3 Acidification des eaux 5

I. 3.3.1 Zones à risque 5

I.4 Conséquences générales de l'acidification 7

I.4.1 La détérioration du patrimoine architectural 7

I.4.2. Distribution d'eau et norme de potabilité 7

I.4.3. Les biocénoses 8

I.5. La lutte anti-acidification 9

I.5.1 Historique 9

I.5.2 La prise de conscience politique 9

I.5.3 Les programmes d'actions coopératifs de la CLTAP 10

I.6 Etat actuel : un monde à deux vitesses dans une situation qui reste préoccupante 11

PARTIE II.
CARACTERISATION DU SITE D'ETUDE

II.1 Présentation du massif vosgien 16
- **II.1.1 Géographie** 16
- **II.1.2 Géologie** 16
- **II.1.3 Pédologie** 18
- **II.1.4 Climat** 18
- **II.1.5 Milieux naturels, Végétation** 18
- **II.1.6 Hydrographie** 19
- **II.1.7 Activités industrielles** 19

II.2 Acidification dans les Vosges 20
- **II.2.1 Mise en évidence et travaux scientifiques** 20
- **II.2.2 Les dépôts atmosphériques sur le massif** 21
  - **II.2.2.1 Contexte et source de variations** 21
  - **II.2.2.2 Evolution** 23

- **II.2.3 Importance de l'acidification dans les cours d'eau des Vosges. Les Vosges du Sud : un contexte particulier ?** 26
  - **II.2.3.1 Etat d'acidification des cours d'eau des Vosges** 26
  - **II.2.3.2 Evolution et distinction de 3 zones** 30

II. 3 Les sites d'étude 32
- **II.3. 1 Caractérisation Physique** 32
  - **II.3.1.1 Localisation** 32
  - **II.3.1.2 Géologie et pédologie** 34
    - *i. Le Bassin versant du Rouge Rupt* 34
    - *ii. Le Bassin versant du Haut Rupt* 36
  - **II.3.1.3 Pluviométrie** 36
  - **II.3.1.4 Régime Hydrologique** 38
  - **II.3.1.5 Régime thermique** 38

- **II.3.2 Caractérisation Chimique** 40
  - **II.3.2.1 Méthodologie** 40
  - **II.3.2.2 Evolution spatiale des paramètres chimiques** 42
  - **II.3.2.3 Evolution temporelle des paramètres chimiques** 44
  - **II.3.2.4 Comparaison des paramètres chimiques avec les études précédentes** 48
    - *i. Comparaisons à 10 ans d'intervalle sur les stations RR, GC et BI* 48
    - *ii. Evolution de 1997 à 2001 dans les stations RR, BR, MR et HR* 51
  - **II.3.2.5 Conclusion** 54

PARTIE III.
LES PEUPLEMENTS DE MACROINVERTEBRES ET L'ACIDIFICATION :
ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE ET OBJECTIF DE L'ETUDE

III. 1 Analyse bibliographique 54

III.1.1 Acido-sensibilité des taxons 54

III.1.2 De la perturbation chimique à la perturbation de l'édifice biologique : 3 possibilités 57

III.1.2.1 Possibilité toxicologique 57

III.1.2.2 Possibilité trophique 58

i. Hétérotrophie 59

ii. Autotrophie 60

III.1.2.3 Possibilité concernant les relations de prédation / compétition 61

III. 2 Objectif de l'étude des macroinvertébrés 62

PARTIE IV.
EFFET DE L'ACIDIFICATION SUR LES PEUPLEMENTS DE MACROINVERTEBRES

IV. 1 Matériels et méthodes 63
IV.1.1 Echantillonnage des stades aquatiques 63
IV.1.1.1 Sites d'étude 63
IV.1.1.2 Campagnes de prélèvements 63
IV.1.1.3 Micro-habitats 63
IV.1.1.4 Prélèvements 65
IV.1 2 Echantillonnage d'imagos 66
III.1.2.1 Sites d'étude 66
IV.1.2.2. Campagnes 66
IV.1.2.3 Prélèvements 66
IV.1. 3 Analyse des échantillons : Tri et identification 67
IV.1.3.1 Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères 67
i. Larves 67
ii. Imagos 67
IV.1.3.2 Diptères, Coléoptères et autres groupes 68

IV. 2 Expression des résultats 69
IV.2.1 Variables et indices de structure 69
IV.2.2 Les analyses multivariées 69
IV.2.2.1 L'analyse en composantes principales (ACP) 70
IV.2.2.2 L'analyse factorielle des correspondances (AFC) 70
i. AFC « globale »: 70
ii. AFC « effet temporel » : 70
iii. AFC « effet substrat » : 70
iv. AFC « effet station » : 70
IV.2.3 Matrice de corrélation de Pearson 71

IV.3 RESULTATS 71
IV.3.1 Peuplement global de la zone biogéographique 71
IV.3.2 Comparaison générale entre stations : effets de l'acidification 76
IV.3.2.1 Indices globaux de structure des communautés 76
IV.3.2.2 Evolution temporelle des indices de structure des communautés 78
i. Richesse taxonomique (S) 78
ii. Densité (D) 79
iii. Diversité de Shannon et équitabilité (H', Eq) 81

IV.3.2.3 Variation des indices dans les différents substrats échantillonnés.....83
i. Cercle des corrélations.....83
ii. Plan factoriel des stations.....83
iii. Plan factoriel des substrats.....85
iv Plan factoriel des substrats selon le degré d'acidification des station...85
IV.3.2.4 Etude des principaux groupes faunistiques dans les stations.....88
i. Richesse taxonomique.....88
ii. Densité.....91
IV.3.3 Etude de la composition taxonomique globale des 6 stations : variabilité spatiale, micro spatiale et temporelle.....95
IV.3.3.1 Mise en évidence et hiérarchisation des effets sur la variabilité des peuplements.....95
IV.3.3.2 Effet station : composition taxonomique globale.....97
IV.3.3.3 Effet du substrat.....101
IV.3.3.4 Effet temporel.....109
IV.3.4 Acido-sensibilité des taxons.....115
IV.3.5 Le cas particulier des Plécoptères.....117
IV.3.5.1 Richesse taxonomique.....117
IV.3.5.2 Abondance.....118

IV.4. Discussion.....121

PARTIE V.
ETUDE DES POPULATIONS DE CERTAINES ESPECES PRESENTANT DES SENSIBILITÉS DIFFERENTES A L'ACIDIFICATION (INFLUENCE DE L'ACIDIFICATION A UN NIVEAU POPULATIONNEL)

V.1 Dynamique des populations 130
V.1.1 Choix des espèces 130
V.1.2 Méthodologie 131
V.1.2.1 Cycle biologique 131
i. Mesures 131
ii. Classes de taille 131
iii. Cycles vitaux 132
V.1.2.2 Evolution numérique 132
V 1.2.3 Relation allométrique 132
IV.1.2.4 Croissance pondérale 132
V.1.2.5 Production secondaire 133
V.1.2.6 Micro répartition 134
V.1.2.7 Biométrie des insectes adultes 135
V.1.3 RESULTATS 136
V.1.3.1 Plécoptères 136
***Amphinemura sulcicollis* (Stephens, 1835)** 136
i. Cycle biologique, évolution numérique 136
ii. Allométrie, croissance pondérale 136
iii. Production 140
iv. Micro répartition 142
v. Taille moyenne des adultes 143
***Brachyptera seticornis* (Klapalek, 1902)** 143
i. Cycle biologique, évolution numérique 143
ii. Allométrie, croissance pondérale 144
iii. Production 147
iv. Micro répartition 148
iv. Taille moyenne des adultes : 150
***Leuctra nigra* (Olivier, 1811)** 151
i. Cycle biologique, évolution numérique 151
ii. Allométrie, croissance pondérale 152
iii. Production 156
iv. Micro répartition 156
v. Taille moyenne des adultes 158
***Siphonoperla torrentium* (Pictet, 1842)** 159

i. Cycle biologique, évolution numérique 159
ii. Allométrie, croissance pondérale 159
iii. Production 163
iv. Micro répartition 163
v. Taille moyenne des adultes 165
V.1.3.2 Trichoptères 166
***Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763)** 166
i. Cycle biologique, évolution numérique 166
ii. Allométrie, croissance pondérale 169
iii. Production : 171
iv. Micro répartition 171
***Drusus annulatus* (Stephens, 1837)** 173
i. Cycle biologique, évolution numérique 173
ii. Allométrie, croissance pondérale 174
iii. Production 177
iv. Micro répartition 178
***Sericostoma personatum* (Kirby & Spence, 1826)** 180
i. Cycle biologique, évolution numérique 180
ii. Allométrie, croissance pondérale 183
iii. Production 184
iv. Micro répartition 186
***Glossosoma conformis* (Neboiss, 1963)** 187
i. Cycle biologique, évolution numérique 187
ii. Allométrie, croissance pondérale 187
iii. Production 191
iv. Micro répartition 193
V.1.3.3 Ephéméroptères 194
***Baetis alpinus* (Pictet, 1843) & *Baetis melanonyx* (Pictet, 1843)** 194
i. Cycle biologique, évolution numérique 194
ii. Allométrie, croissance pondérale 198
iii. Production 201
iv. Micro répartition 203
***Baetis rhodani* (Pictet, 1843)** 205
i. Cycle biologique, évolution numérique 205
ii. Allométrie, croissance pondérale 206
iii. Production 209
iv. Micro répartition 210
***Baetis vernus* Curtis, 1834** 212
i. Cycle biologique, évolution numérique 212
ii. Allométrie, croissance pondérale 212
iii. Production 216
iv. Micro répartition 216

IV.1.3.4 Diptères 218
Prosimulium rufipes (Meigen, 1830) 218
i. Cycle biologique, évolution numérique 218
ii. Allométrie, croissance pondérale 221
iii. Production 222
iv. Micro répartition 224
IV.1.4 Discussion 224

V.2 Etude des régimes alimentaires 236
V.2.1 Méthodologie 236
V.2.1.1 Choix des espèces et des individus 236
V.2.1.2 Analyse des contenus digestifs 238
V.2.1.3 Analyse statistique 238
V.2.2 Résultats 239
V.2.2.1 Plécoptères 239
- *Amphinemura sulcicollis* (Stephens, 1835) 239
- *Brachyptera seticornis* (Klapalek, 1902) 241
- *Leuctra nigra* (Olivier, 1811) 244
- *Siphonoperla torrentium* (Pictet, 1842) 246
V.2.2.2 Trichoptères 249
- *Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763) 249
- *Drusus annulatus* (Stephens, 1837) 251
V.2.2.3 Ephéméroptères 254
- *Baetis vernus* Curtis, 1834 254
V.3.3 Discussion 256

PARTIE VI.
SYNTHESES ET PERSPECTIVES ..... 264 - 270

Liste des figures

Figure 1 : Principaux mécanismes physico-chimiques atmosphériques impliqués dans le processus d'acidification (d'après Howells *et al.*, 1990 ; Carmichael *et al.*, 1991 ; modifié par Felten 2003).....3
Figure 2 : Représentation simplifiée des principales conditions nécessaires pour que se développent des processus d'acidification.....6
Figure 3 : Effets des pluies acides sur une statue du château de Herten. Photographie à 60 ans d'intervalle.....7
Figure 4 : Evolution des émissions de NOx et de SO2 en Amérique du Nord et en Europe (OECD).....12
Figure 5 : Projections des futures émissions de SO_2 en Europe, Etats Unis-Canada et Asie.....15
Figure 6 : Zones présentant un risque potentiel d'acidification en France (d'après Party, 1999).....16
Figure 7 :Cartographie des différents types de roches et des sensibilités à l'acidification des sols forestiers vosgiens (d'après Party, 1999).....17
Figure 8 : Concentration moyenne des agents acidifiants en excès (ex : concentrations non marines) et rapport $NO_3^-/SO_4^=$ (ex) dans les pluies en fonction de l'origine des masses d'air sur le Donon (d'après Colin *et al.*, 1989).....21
Figure 9 : Variation dans la composition chimique (mg/L) des gouttelettes d'eau des nuages en relation avec l'origine des masses d'air arrivant dans les Vosges. A : Sud-Ouest, B : Ouest, C : Nord-Ouest, D : Nord, E : Nord-Est, F : Est (d'après Derexel, 1991).....22
Figure 10 : Concentrations moyennes mensuelles en polluants atmosphériques (SO_2, NO_2, NO) dans le bassin du Strengbach au cours de l'année 1986(d'après Probst *et al.*, 1990b).....23
Figure 11 : Relations entre les concentrations moyennes en H^+, SO_4^{2-}, NO_3^-, NH_4^+ dans les précipitations et l'altitude, pendant un épisode hivernal (d'après Probst *et al.*, 1990b).....23
Figure 12 : Evolution 1993 à 2001 du pH et des concentrations moyennes pondérées par la pluviosité de différents composés dans les pluviolessivats dans les 2 sites situés dans le massif vosgien.....24
Figure 13 : Evolution 1993 à 2001 des dépôts annuels de différents composés des pluviolessivats mesurés sur les sites d'Abreschviller et de Guebviller (68). Données ULRICH E., réseau RENECOFOR.....24
Figure 14 : Carte du massif vosgien représentant les charges critiques d'acidité pour 38 bassins versants et les zones géologiques correspondantes (d'après Party *et al.*, 1995).....27
Figures 15a,b : Evolution à long terme du pH et de l'alcalinité de 26 sources drainant 3 types de grès différents I. grès siliceux (n=10).II. grès siliceux et conglomérats (n=7). III. Grès argileux (n=9) (d'après Probst *et al.* 1999).....27
Figure 16 : Gamme de pH des 394 ruisseaux échantillonnés dans le département des Vosges à l'étiage automnal en 1995 (d'après Guérold *et al.*, 1997).....29
Figure 17 : Gamme d'A.N.C des 394 ruisseaux échantillonnés dans le département des Vosges à l'étiage automnal en 1995 (d'après Guérold et al., 1997).....29
Figure 18 : Evolution de 1993 à 2001 des concentrations en calcium et en Magnésium ($mg.L^{-1}$) dans les solutions du sol à 20 et 70 cm de profondeur à **Abreschviller** dans le massif des Vosges. L'axe X donne des numéros de périodes. Chaque période dure 4 semaines (première période n°3=30/12/1992-27/01/1993 ; dernière période 119=5/12/2001-2/1/2002).....30
Figure 19 : Evolution de 1993 à 2001 des concentrations en calcium et en Magnésium ($mg.L^{-1}$) dans les solutions du sol à 20 et 70 cm de profondeur à **Guebviller** dans le massif des Vosges. L'axe X donne des numéros de périodes. Chaque période dure 4 semaines (première période n°3=30/12/1992-27/01/1993 ; dernière période 119=5/12/2001-2/1/2002). (Données de ULRICH E., réseau RENECOFOR).....30
Figure 20 : Situation géographique des 6 stations d'étude dans le massif des Vosges.....31
Figure 21 : Photographie des 6 stations d'étude : Bihay, Grand-clos, Rouge Rupt du bassin versant du Rouge Rupt et Haut Rupt, Moyen Rupt et Bas Rupt du bassin versant du Haut Rupt.....33
Figures 22a,b,c,d,e: Enneigement (hiver 1999-00a, 2000-01c,2001-02e) et pluviométrie (année 2000b et 2001d) journaliers à la station météorologique de Gérardmer.....35
Figures 23a,b,c,d : Evolution des profondeurs relatives mesurées dans les stations BI, RR, HR et BR du 1/2/2000 au 6/1/2002.....37
Figure 24 : Evolution des températures de l'eau en degrés jours cumulés dans les 6 stations d'étude du 20/04/01 au 20/04/02.....39
Figures 25a,b,c,d,e,f,g,h: Graphique du type boîte à moustaches représentant les variations des principaux paramètres chimiques dans les 6 stations étudiées. Le rectangle comprend 75 % des valeurs mesurées, les barres représentent les valeurs maximales et minimales et les marques horizontales les valeurs médianes.....43
Figures 26a,b,c,d : Evolution des paramètres pH, ANC, conductivité et Al total dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt.....45

Figures 27a,b,c,d : Evolution des paramètres pH, ANC, conductivité et Al total dans les stations du bassin versant du Haut Rupt.....46
Figures 28a,b,c,d : Comparaisons des valeurs de Sulfates , conductivité, magnésium et pH entre les périodes de 1991-92 à 2000-01 dans les stations BI, GC et RR. 49
Figures 29a,b,c,d : Evolution des valeurs de sulfates (a), conductivité (b), magnésium (c) et pH (d) de 1997 à 2001 dans les stations HR, MR et BR.....51
Figures 30 a,b,c,d,e: Représentation photographique des 5 substrats échantillonnés a) Blocs, b) Galets/graviers, c) Sables, d) Bryophytes, e) Litières.....64
Figures 31a,b : Evolution de la richesse taxonomique globale au cours des 10 campagnes d'échantillonnage dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt (a) et du Haut Rupt (b).....80
Figures 32a,b : Evolution des densités globales au cours des 10 campagnes d'échantillonnage dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt (a) et du Haut Rupt (b).....80
Figures 33a,b : Evolution de l'indice de diversité de Shannon au cours des 10 campagnes d'échantillonnage dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt (a) et du Haut Rupt (b).....80
Figures 34a,b,c,d: Résultats de l'ACP normée. a. histogramme des valeurs propres. b. Cercle des corrélations des indices. c. plan factoriel des stations .d. plan factoriel des substrats. 82
Figure 34e: Plan factoriel des relevés regroupés par substrats et par degré d'acidification des stations.....84
Figure 35 : Richesse taxonomique relative (en %) des différents groupes faunistiques présents dans les 6 stations d'étude. 88
Figures 36a,b,c,d,e,f,g,h : Richesse taxonomique totale absolue des Ephéméroptères a), Plécoptères b), Trichoptères c), Coléoptères d), Diptères e), Mollusques f), Oligochètes g) et « Autres » h) dans les 6 stations d'étude.....89
Figure 37 : Densité moyenne relative (en %) des différents groupes faunistiques présents dans les 6 stations d'étude.....91
Figures 38 a,b,c,d,e,f,g,h : Densité moyenne des Ephéméroptères a), Plécoptères b), Trichoptères c), Coléoptères d), Diptères e), Mollusques f), Oligochètes g), Autres h).....93
Figures 39 a,b,c,d : Résultats de l'AFC de l'ensemble des prélèvements a. Histogramme des valeurs propres b. Plan factoriel des relevés regroupés par stations c. par campagnes d. par substrats.....96
Figures 40 a,b,c : Résultats de l'AFC globale sur le peuplement des 6 stations d'étude. a. Histogramme des valeurs propres b. Plan factoriel des stations c. Plan factoriel des taxons.....98
Figure 41 : Classement de l'ensemble des taxons selon leur sensibilité au gradient d'acidification d'après leur position sur l'axe F1 de l'AFC.....100
Figures 42 a,b,c,d : Résultats de l'AFC « effet substrat » a. Histogramme des valeurs propres b. Plan factoriel des relevés regroupés par station c. par substrat. d. Plan factoriel des taxons.....102
Figure 43 : Plan factoriel des relevés regroupés par station de même degré d'acidification. Illustration de la méthode de détermination des écarts entre la position des relevés des stations de même degré d'acidification sur le gradient F1.....105
Figures 44 a,b,c : Ecarts relatifs entre les positions des relevés des stations sur l'axe F1 de l'AFC « effet substrat » regroupés par degré d'acidité. a . Ecarts entre la position moyenne des stations non acides et acides b. entre les stations non acides et moyennement acides c. entre les stations moyennement acides et acides.....106
Figure 45 : Ecarts entre les positions des relevés des stations non acides et moyennement acides distribuées sur l'axe F1 de l'AFC « effet substrat » séparées par bassin versant.....106
Figure 46 : Ecarts entre les positions des relevés des stations non acides et moyennement acides distribuées sur l'axe F1 de l'AFC « effet substrat » séparées par bassin versant.....106
Figures 47a,b : Plan factoriel défini par F1 et F3 a. relevés regroupés par substrats b. plan factoriel des taxons.....108
Figures 48 a,b,c,d : Résultats de l'AFC « effet date » a. Histogramme des valeurs propres b. Plan factoriel des relevés regroupés par station c. par campagne. d. Plan factoriel des taxons.....110
Figure 49 : Plan factoriel des relevés regroupés par station de même degré d'acidification. Illustration de la méthode de détermination des écarts entre la position des relevés des stations de même degré d'acidification sur le gradient F1.....112
Figures 50a,b,c : Ecarts relatifs entre les positions des relevés des stations distribués sur l'axe F1 de l'AFC « effet temporel » regroupées par degré d'acidité. a . Ecarts entre la position moyenne des relevés des stations non acides et acides b. entre les stations non acides et moyennement acides c. entre les stations moyennement acides et acides.....113
Figure 51 : Ecarts entre les positions des relevés des stations non acides et moyennement acides distribuées sur l'axe F1 séparées par bassin versant.....113

Figure 52 : Ecarts entre les positions des relevés des stations moyennement acides et acides distribuées sur l'axe F1 séparées par bassin versant....113
Figure 53 : Abondance relative (%) des principales espèces des genres *Protonemura* et *Leuctra* dans les 6 stations d'étude séparées par bassin versant....120
Figure 54 : Représentation des stations en fonction de leurs valeurs de diversité faunistique et fonctionnelle...122
Figure 55 : Exemple de représentation de la mesure de la largeur de la capsule céphalique au grossissement x40 chez *B.alpinus*....131
Figure 56 : Exemple de représentation de la mesure de la largeur maximale du pronotum au grossissement x40 chez *G.conformis*....131
Figure 57a : Cycle de vie et évolution des densités de *A. sulcicollis* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....137
Figure 57b : Cycle de vie et évolution des densités de *A. sulcicollis* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....138
Figure 58 : Relation allométrique pour *Amphinemura sulcicollis* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique....139
Figure 59a : Croissance pondérale des populations de *Amphinemura sulcicollis* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....139
Figure 59b : Croissance pondérale des populations de *Amphinemura sulcicollis* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....139
Figure 60 : Principales tendances observées dans l'évolution des densités des individus par groupe de taille (p, m et g) en fonction des stations dans chaque bassin versant pour *A. sulcicollis*....141
Figure 61a : Cycle de vie et évolution des densités de *B. seticornis* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....145
Figure 61b : Cycle de vie et évolution des densités de *B. seticornis* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....146
Figure 62 : Relation allométrique pour *B. seticornis* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique....144
Figure 63a Croissance pondérale des populations de *Brachyptera seticornis* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....147
Figure 63b Croissance pondérale des populations de *Brachyptera seticornis* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....147
Figure 64 : Principales tendances observées de l'évolution des densités des individus par groupe de taille (p, m et g) en fonction des stations dans chaque bassin versant pour *B.seticornis*....149
Figure 65: Corrélation entre la taille moyenne des adultes mâles et femelles de *B. seticornis* et les densités larvaires dans les stations correspondantes....151
Figure 66a : Cycle de vie et évolution des densités de *L. nigra* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....153
Figure 66b : Cycle de vie et évolution des densités de *L. nigra* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....154
Figure 67 : Relation allométrique pour *L. nigra* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique....152
Figure 68a : Croissance pondérale des populations de *Leuctra nigra* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....155
Figure 68b : Croissance pondérale des populations de *Leuctra nigra* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....155
Figure 69 : Comparaison de la distribution de *L. nigra* dans les substrats Sables et Litières de l'ensemble des stations en fonction de la taille des individus. Des lettrines différentes indiquent des différences significatives entre les tailles pour un même substrat (Test ANOVA de Kruskal Wallis, test U de Mann Whitney p<0,05)...157
Figure 70 : Principales tendances observées de l'évolution des densités des individus par groupe de taille (p, m et g) en fonction des stations dans chaque bassin versant chez *L. nigra*....157
Figure 71a : Cycle de vie et évolution des densités de *S. torrentium* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....161
Figure 71b : Cycle de vie et évolution des densités de *S. torrentium* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....162
Figure 72 : Relation allométrique pour *S. torrentium* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique....160
Figure 73a : Croissance pondérale des populations de *S. torrentium* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....160

Figure 73b : Croissance pondérale des populations de *S. torrentium* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....160
Figure 74 : Comparaison de la distribution de *S. torrentium* dans les substrats Sables et Litières de l'ensemble des stations en fonction de la taille des individus. Des lettrines différentes indiquent des différences significatives entre les tailles pour un même substrat (Test ANOVA de Kruskal Wallis, test U de Mann Whitney p<0,05)...164
Figure 75: Corrélation entre la taille moyenne des adultes femelles de *S. torrentium* et les densités larvaires dans les stations correspondantes....166
Figure 76a : Cycle de vie et évolution des densités de O. albicorne dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....167
Figure 76b : Cycle de vie et évolution des densités de *O. albicorne* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....168
Figure 77 : Relation allométrique pour *O. albicorne* établie à partir des stades larvaires....169
Figure 78a : Croissance pondérale des populations de *O. albicorne* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....170
Figure 78b : Croissance pondérale des populations de *O. albicorne* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....170
Figure 79 : Principales tendances observées de l'évolution des densités des individus en fonction du groupe de taille (p, m et g) dans chacune des stations chez *O. albicorne*....172
Figure 80a : Cycle de vie et évolution des densités de D. annulatus dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....175
Figure 80b : Cycle de vie et évolution des densités de *D. annulatus* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....176
Figure 81 : Relations allométriques pour *D. annulatus* établie à partir des stades larvaires et de la largeur du pronotum....174
Figure 82a : Croissance pondérale des populations de *D. annulatus* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....177
Figure 82b : Croissance pondérale des populations de *D. annulatus* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....177
Figure 83a : Cycle de vie et évolution des densités de *S. personatum* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....181
Figure 83b : Cycle de vie et évolution des densités de *S. personatum* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....182
Figure 84 : Relation allométrique pour *S. personatum* établie à partir des stades larvaires....183
Figure 85a : Croissance pondérale des populations de *S. personatum* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....183
Figure 85b : Croissance pondérale des populations de *S. personatum* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....183
Figure 86 : Principales tendances observées de l'évolution des densités des individus en fonction du groupe de taille (p, m et g) dans chacune des stations chez *S. personatum*....185
Figure 87a : Cycle de vie et évolution des densités de *G. conformis* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....189
Figure 87b : Cycle de vie et évolution des densités de *G. conformis* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....190
Figure 88 : Relations allométriques pour *G. conformis* établies dans chacun des deux bassins versants à partir des stades larvaires....188
Figure 89a : Croissance pondérale des populations de *G. conformis* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....188
Figure 89b : Croissance pondérale des populations de *G. conformis* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....188
Figure 90a : Cycle de vie et évolution des densités de *B. alpinus* et de *B. melanonyx* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....195
Figure 90b : Cycle de vie et évolution des densités de *B. alpinus* et de *B. melanonyx* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....196
Figure 91a : Photographie en microscopie optique au grossissement x400 de la « dent » de la mandibule droite d'un individu *B. melanonyx*....197
Figure 91b : Photographie en microscopie optique au grossissement x400 de la « dent » de la mandibule droite d'un individu *B. alpinus*....197
Figure 92 : Relations allométriques pour la génération d'hiver et la génération d'été de *B. alpinus* établies à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique....198

Figure 93a : Croissance pondérale des populations de *B. alpinus* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....199
Figure 93b : Croissance pondérale des populations de *B. alpinus* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....199
Figure 94 : Relation allométrique pour *B. melanonyx* établies à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique....200
Figure 95 :Croissance pondérale des populations de *B. melanonyx*....200
Figure 96a : Cycle de vie et évolution des densités de *B. rhodani* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....207
Figure 96b : Cycle de vie et évolution des densités de *B. rhodani* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....208
Figure 97 : Relation allométrique pour *B. rhodani* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique....206
Figure 98a : Croissance pondérale des populations de *B. rhodani* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....206
Figure 98b : Croissance pondérale des populations de *B. rhodani* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....206
Figure 99a : Cycle de vie et évolution des densités de *B. vernus* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....213
Figure 99b : Cycle de vie et évolution des densités de *B. vernus* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....214
Figure 100 : Relation allométrique pour *B. vernus* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique....215
Figure 101a : Croissance pondérale des populations de *B. vernus* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....215
Figure 101b : Croissance pondérale des populations de *B. vernus* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....215
Figure 102a : Cycle de vie et évolution des densités de (*P. rufipes)* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....219
Figure 102a : Cycle de vie et évolution des densités de (*P. rufipes)* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....220
Figure 103 : Relation allométrique pour *Prosimulium (rufipes)* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique....221
Figure 104a : Croissance pondérale des populations de *P. (rufipes)* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt....221
Figure 104b : Croissance pondérale des populations de (*P. rufipes)* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt....221
Figure 105 : Valeurs moyennes de l'indice de concentration de Simpson appliqué aux distributions dans les substrats des individus des 3 groupes de taille p, m et g de P. (rufipes) pour l'ensemble des stations d'étude. Des lettrines différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs moyennes de l'indice de Simpson par taille (Test U Mann Whitney p<0,05)....223
Figures 106 a,b,c,d,e,f,g : Représentation photographique en microscopie optique à différents grossissements des principaux items rencontrés lors de l'analyse des contenus digestifs: a) débris animales, b) débris ligneux grossiers, c) détritus organiques fins, d) débris de Bryophytes, e) algues filamenteuses, f) diatomées, g) minéraux....237
Figures 107, 108,109,110 : Régime alimentaire de *A. sulcicollis* par groupe de taille et en globalité dans les stations RR, GC, BI....240
Figures 111, 112,113,114 : Régime alimentaire de *B. seticornis* par groupe de taille et en globalité dans les stations BR, MR, HR....242
Figures 115, 116,117,118 : Régime alimentaire de *L. nigra* par groupe de taille et en globalité dans les stations BR, MR, HR....245
Figures 119, 120,121,122 : Régime alimentaire de *S. torrentium* par groupe de taille et en globalité dans les stations RR, GC, BI....247
Figures 123, 124,125,126 : Régime alimentaire de *O. albicorne* par groupe de taille et en globalité dans les stations RR, GC, BI....250
Figures 127, 128,129,130 : Régime alimentaire de *D. annulatus* par groupe de taille et en globalité dans les stations BR, MR, HR....252
Figures 131, 132,133,134 : Régime alimentaire de *B. vernus* par groupe de taille et en globalité dans les stations BR, MR, HR....255

Figure 135 : Bloom d'algues vertes filamenteuses sur les galets et les blocs dans le Rouge Rupt. (Avril 2003).....**259**
Figures 136, 137, 138, 139 : Régime alimentaire de *Epeorus sylvicola* (fig 136 HR, 137 BI) et de *B. seticornis* (fig 138 HR, 139 BR) séparés par groupe de taille.....**261**
Figures 140 a, b, c : Photographie en microscopie optique au grossissement x 200 d'un contenu digestif de a) *E. sylvicola* , b) *B.seticornis* et c) d'un prélèvement d'épilithon sur nos stations (station HR).....**262**

Liste des tableaux

Tableau 1 : Importance du recouvrement des différentes essences présentes sur le massif vosgien.....**19**
Tableau 2 : Comparaison entre le pH et les concentrations moyennes (µeq.L^{-1}) des ions dans les précipitations collectées dans les Vosges du Nord entre 1973-1974 et 1989-1991 (d'après Bourrié (1978) et Dambrine & Nourrisson (1992)).....**23**
Tableau 3 : Distribution du pH des sources (n = 220) selon le type de roche et des ruisseaux (n = 150) du côté Ouest des Vosges, échantillonnés au cours de l'année 1992 (d'après Probst *et al.*, 1999).....**28**
Tableau 4 : Caractéristiques physiques principales des 6 stations d'étude.....**34**
Tableau 5 : Modalités de rétrocalcul du régime thermique des ruisseaux Grand Clos, Bas Rupt et Haut Rupt....**39**
Tableau 6 : Caractéristiques générales du régime thermique des 6 stations d'étude.....**39**
Tableau 7 : Méthodologie utilisée pour l'analyse en laboratoire des différents paramètres chimiques des échantillons d'eau.....**41**
Tableau 8 : Valeurs moyennes (n=32) des paramètres chimiques des 6 stations d'étude mesurées entre février 2000 et janvier 2002.....**41**
Tableau 9 : Synthèse des données disponibles sur les paramètres chimiques des 6 stations d'étude.....**48**
Tableau 10 : Comparaison des valeurs des paramètres chimiques entre les périodes d'études (1991-92 / 2000-2001) dans les stations BI, GC et RR. Test t de comparaison des moyennes pour échantillons indépendants (t significatif à p≤ 0,05).....**50**
Tableau 11 : Evolution des paramètres chimiques durant la période de 1997 - 2001 dans les stations HR, MR, BR et RR. Analyse de corrélation de Pearson (r significatif à p≤ 0,05).....**52**
Tableau 12 : Superficie relative (%) des principaux substrats et dimensions des 6 stations d'étude. **65**
Tableau 13: Caractéristiques physiques et chimiques de la station de référence Meurthe incluse dans les prélèvements d'imagos.....**66**
Tableau 14 : Durée moyenne et totale d'échantillonnage des adultes sur les 7 stations.....**67**
Tableau 15 : Ouvrages d'identification utilisés pour les différents groupes faunistiques rencontrés.....**68**
Tableau 16 : Liste faunistique globale en présence/absence des 6 stations d'étude et de la Meurthe..... **72-75**
Tableau 17 : Répartition des taxons dans les 15 groupes faunistiques.....**71**
Tableau 18 : Indices globaux de richesse taxonomique **S tot**, (« **Rob. S tot** » représente la robustesse sur la richesse taxonomique c'est à dire le nombre de taxons représentés par au moins 2 individus), de densité moyenne pondérée **D**, de diversité moyenne **H' moy.** et d'équitabilité moyenne **Eq moy.** des 6 stations d'étude. +/- représente l'écartype à la valeur moyenne de l'indice. Des lettrines différentes représentent des différences significatives entre les variables (ANOVA et test post hoc de Tuckey p<0.05).....**77**
Tableau 19 : Résultats des corrélations linéaires (Pearson) entre les paramètres chimiques descripteurs du niveau d'acidification et les indices de richesse, densité, diversité et équitabilité. (Corrélations significatives marquées à p< 0,05 ; n = 6).....**78**
Tableau 20 : Matrice de corrélation (Pearson) entre la richesse taxonomique des différents groupes faunistiques et les paramètres chimiques descripteurs de l'acidification. (Corrélations significatives marquées à p< 0,05 ; n = 6).....**90**
Tableau 21 : Matrice de corrélation (Pearson) entre les densités des différents groupes faunistiques et les paramètres chimiques descripteurs de l'acidification. (Corrélations significatives marquées à p< 0,05 ; n=6)....**92**
Tableau 22 : Taxons présentant une corrélation significative à p<0.05 avec 1, 2, 3 ou les 4 paramètres descripteurs de l'acidification (pH, ANC, conductivité, Aluminium total). Les taxons marqués en gras sont ceux présentant une corrélation positive avec l'augmentation des conditions d'acidification Les autres présentent une corrélation négative.....**115**
Tableau 23 : Nombre de corrélations significatives pour chacun des 4 paramètres descripteurs de l'acidification.....**116**
Tableau 24 : Résultats des corrélations linéaires (Pearson) entre les principaux descripteurs de l'acidification et la richesse taxonomique des Plécoptères.....**118**
Tableau 25 : Taxons Plécoptères présentant une corrélation significative à p<0,05 avec 1, 2, 3 ou les 4 paramètres descripteurs de l'acidification retenus. Les taxons marqués en gras sont ceux présentant une corrélation négative avec l'augmentation des conditions d'acidification Les autres présentent une corrélation positive.....**119**
Tableau 26 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Amphinemura. sulcicollis* dans les différentes stations aux différentes périodes. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA p<0,05).....**140**

Tableau 27 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *Amphinemura sulcicollis* dans les 6 stations d'étude.....**140**
Tableau 28 : Densités relatives de *A. sulcicollis* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 p<0,05). λ : indice de concentration de Simpson.....**141**
Tableau 29 : Densités relatives des individus de *A. sulcicollis* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à p<0,05.....**141**
Tableau 30 : Moyenne (± E.T) de la longueur totale de l'aile antérieure droite des individus mâles et femelles de *A. sulcicollis* capturés dans chaque station. Les différences sont reconnues significatives à p<0,05 (ANOVA et Test post hoc de Tuckey).....**143**
Tableau 31 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Brachyptera seticornis* dans les différentes stations. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, p<0,05).....**147**
Tableau 32 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *Brachyptera seticornis* dans les 6 stations.....**148**
Tableau 33 : Densités relatives de *Brachyptera seticornis* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à p<0,05). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.....**149**
Tableau 34 : Densités relatives des individus de *Brachyptera seticornis* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à p<0,05.....**149**
Tableau 35 : Moyenne (± E.T) de la longueur totale de l'aile antérieure droite des individus mâles et femelles de *B. seticornis* capturés dans chaque station. Les différences sont reconnues significatives à p<0,05 (ANOVA et Test post hoc de Tuckey). Des lettrines différentes entre stations indiquent des tailles moyennes significativement différentes.....**150**
Tableau 36 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1})de *Leuctra nigra* dans les différentes stations aux différentes périodes de croissance. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, p<0,05).....**155**
Tableau 37 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *L.nigra* dans les 6 stations d'étude.....**156**
Tableau 38 : Densités relatives de *L.nigra* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du X^2 à p<0,05). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.....**157**
Tableau 39 : Densités relatives des individus de *L. nigra* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à p<0,05.....**157**
Tableau 40 : Moyenne (± E.T) de la longueur totale de l'aile antérieure droite des individus mâles et femelles de *L. nigra* capturés dans chaque station. Les différences sont reconnues significatives à p<0,05 (ANOVA et Test post hoc de Tuckey). Des lettrines différentes entre stations indiquent des tailles moyennes significativement différentes.....**158**
Tableau 41 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Siphonoperla torrentium* dans les différentes stations aux différentes périodes de croissance. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, p<0,05).....**160**
Tableau 42 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *S. torrentium* dans les 6 stations d'étude.....**163**
Tableau 43 : Densités relatives de *S. torrentium* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du X^2 à p<0,05). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.....**164**

Tableau 44 : Densités relatives des individus de *S. torrentium* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à p<0,05.....**164**
Tableau 45 : Moyenne (± E.T) de la longueur totale de l'aile antérieure droite des individus mâles et femelles de *S. torrentium* capturés dans chaque station. Les différences sont reconnues significatives à p<0,05 (ANOVA et Test post hoc de Tuckey). Des lettrines différentes entre stations indiquent des tailles moyennes significativement différentes.....**165**
Tableau 46 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Odontocerum albicorne* dans les différentes stations aux différentes périodes de croissance. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, p<0,05).....**170**
Tableau 47 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *O.albicorne* dans les 6 stations d'étude.....**171**
Tableau 48 : Densités relatives de *O.albicorne* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du X^2 à p<0,05). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.....**172**
Tableau 49 : Densités relatives des individus de *O.albicorne* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à p<0,05.....**172**
Tableau 50 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Drusus annulatus* dans les différentes stations. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, p<0,05).....**177**
Tableau 51 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *D.annulatus* dans les 6 stations d'étude.....**178**
Tableau 52 : Densités relatives de *D.annulatus* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du X^2 à p<0,05). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.....**179**
Tableau 53 : Densités relatives des individus de *D.annulatus* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à p<0,05.....**179**
Tableau 54 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Sericostoma personatum* dans les différentes stations aux différentes périodes de croissance. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, p<0,05).....**184**
Tableau 55 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *S. personatum* dans les 6 stations d'étude.....**184**
Tableau 56 : Densités relatives de *S. personatum* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du X^2 à p<0,05). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.....**185**
Tableau 57 : Densités relatives des individus de *S. personatum* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à p<0,05.....**185**
Tableau 58 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Glossosoma conformis* dans les différentes stations aux différentes périodes de croissance. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, p<0,05).....**191**
Tableau 59 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *G. conformis* dans les 6 stations d'étude.....**191**
Tableau 60 : Matrice de corrélation linéaire (Pearson) entre la production de *G. conformis* et les principaux paramètres descripteurs de l'acidification. Les corrélations sont significatives à p<0,05.....**192**

Tableau 61 : Densités relatives de *G. conformis* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à p<0,05). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.....**193**
Tableau 62 : Densités relatives des individus de *G. conformis* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à p<0,05.....**193**
Tableau 63 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Baetis alpinus* dans les différentes stations pour les générations d'hiver et d'été. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, p<0,05).....**199**
Tableau 64 : Taux de croissance pondérale spécifique K (µg.jour-1)de *Baetis melanonyx* dans les différentes stations. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, p<0,05)...201
Tableau 65 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations d'hiver et d'été de *B. alpinus* dans les 6 stations d'étude.....**201**
Tableau 66 : Matrice de corrélations linéaires (Pearson) entre les productions de la génération d'hiver, de la génération d'été et de la production totale de *Baetis alpinus* avec les principaux paramètres descripteurs de l'acidification des stations. Les corrélations sont significatives à p<0,05.....**202**
Tableau 67 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *B. melanonyx* dans les 6 stations **202**
Tableaux 68a,b : Densités relatives de *B. alpinus* et *B. melanonyx* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à p<0,05). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du X^2 .λ : indice de concentration de Simpson.....**204**
Tableaux 69a,b : Densités relatives des individus de *B. alpinus* et *B. melanonyx* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à p<0,05.....**204**
Tableau 70 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Baetis rhodani* dans les différentes stations pour les générations d'hiver et d'été. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA p<0,05).....**209**
Tableau 71 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations d'hiver et d'été de *B. rhodani* dans les 6 stations d'étude.....**209**
Tableau 72 : Matrice de corrélations linéaires (Pearson) entre les productions de la génération d'hiver, de la génération d'été, la production totale de *Baetis rhodani* et les principaux paramètres descripteurs de l'acidification des stations. Les corrélations sont significatives à p<0,05.....**210**
Tableau 73 : Densités relatives de *B. rhodani* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à p<0,05). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.....**211**
Tableau 74 : Densités relatives des individus de *B. rhodani* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à p<0,05.....**211**
Tableau 75 : Taux de croissance pondérale spécifiques K (µg.jour^{-1}) de *Baetis vernus* dans les différentes stations. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA p<0,05)...**215**
Tableau 76 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations d'hiver et d'été de *B. vernus* dans les 6 stations d'étude.....**216**
Tableau 77 : Matrice de corrélation linéaire (Pearson) entre la production de *B. vernus* et les principaux paramètres descripteurs de l'acidification. Les corrélations sont significatives à p<0,05.....**216**
Tableau 78 : Densités relatives de *B. vernus* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à p<0,05). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.....**217**

Tableau 79 : Densités relatives des individus de *B. vernus* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$ **217**
Tableau 80 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Prosimulium (rufipes)* dans les différentes stations. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA $p<0,05$) **222**
Tableau 81 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations d'hiver et d'été de *P. (rufipes)* dans les 6 stations d'étude **222**
Tableau 82 : Densités relatives de *P. (rufipes)* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson **223**
Tableau 83 : Densités relatives des individus de *P. (rufipes)* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$ **223**
Tableau 84a : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par station (Test post hoc de Tuckey) de la taille des individus sur la proportion des différents items ingérés chez *A. sulcicollis* **239**
Tableau 84b : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par groupe de taille (Test post hoc de Tuckey) des stations sur la proportion des différents items ingérés chez *A. sulcicollis* **241**
Tableau 85a : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par station (Test post hoc de Tuckey) de la taille des individus sur la proportion des différents items ingérés chez *B. seticornis* **243**
Tableau 85b : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par groupe de taille (Test post hoc de Tuckey) des stations sur la proportion des différents items ingérés chez *B. seticornis* **243**
Tableau 86a : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par station (Test post hoc de Tuckey) de la taille des individus sur la proportion des différents items ingérés chez *L. nigra* **244**
Tableau 86b : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par groupe de taille (Test post hoc de Tuckey) des stations sur la proportion des différents items ingérés chez *L. nigra* **246**
Tableau 87a : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par station (Test post hoc de Tuckey) de la taille des individus sur la proportion des différents items ingérés chez *S. torrentium* **248**
Tableau 87b : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par groupe de taille (Test post hoc de Tuckey) des stations sur la proportion des différents items ingérés chez *S. torrentium* **248**
Tableau 88a : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par station (Test post hoc de Tuckey) de la taille des individus sur la proportion des différents items ingérés chez *O. albicorne* **249**
Tableau 88b : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par groupe de taille (Test post hoc de Tuckey) des stations sur la proportion des différents items ingérés chez *O. albicorne* **251**
Tableau 89a : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par station (Test post hoc de Tuckey) de la taille des individus sur la proportion des différents items ingérés chez *D. annulatus* **253**
Tableau 89b : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par groupe de taille (Test post hoc de Tuckey) des stations sur la proportion des différents items ingérés chez *D. annulatus* **253**
Tableau 90a : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par station (Test post hoc de Tuckey) de la taille des individus sur la proportion des différents items ingérés chez *B. vernus* **254**
Tableau 90b : Résultats des tests statistiques de l'effet global (ANOVA) et par groupe de taille (Test post hoc de Tuckey) des stations sur la proportion des différents items ingérés chez *B. vernus* **256**
Tableau 91 : Nombre d'espèces d'invertébrés ayant un statut de protection totale en France par arrêté ministériel (d'après Fiers *et al.*, 1997) **265**
Tableau 92 : Nombre d'espèces inscrites dans les Annexes II[1] et IV[2] de la Directive Habitats Faune-Flore[3] (d'après Fiers *et al.*, 1997) **266**

INTRODUCTION GENERALE

Depuis le début du siècle dernier et la première révolution industrielle, l'économie et la société mondiale ont connu un essor rapide et très important qui se poursuit encore aujourd'hui. L'expansion croissante de l'homme et de ses activités ont alors engendré des bouleversements aussi rapides que profonds de son environnement. Parmi ceux ci, les plus importants mais également les plus influents à l'échelle mondiale s'inscrivent désormais dans le cadre des grands changements globaux tel que le réchauffement de la planète ou l'érosion de la biodiversité.

L'acidification des écosystèmes terrestres et aquatiques, connue depuis les années 1970, fait partie des perturbations anthropiques générées par la pollution atmosphérique résultant du développement industriel et de la combustion des énergies fossiles qui lui est associée. Reconnue comme étant un problème écologique majeur par la communauté scientifique, l'acidification a surtout marqué les esprits en raison de la localisation des milieux affectés (*i.e* loin des zones d'activités et d'émissions de polluants) mais également de l'érosion drastique de la biodiversité dans les écosystèmes aquatiques.

Cependant, malgré une littérature très abondante au sujet de la perte de biodiversité de la faune aquatique, il est surprenant de constater d'une part que relativement peu de travaux ont adopté des niveaux de détermination poussés et d'autre part que l'autoécologie des espèces a été très peu considérée. De fait, les études sur l'acidification des eaux de surface ayant pour objet d'appréhender les répercussions de la diminution de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes sont demeurées rares. Pourtant, l'analyse des relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes est devenue un thème majeur au cœur de l'actualité scientifique en écologie (Tilman *et al.* 1997 ; Tilman, 1999 ; Wall, 1999 ; Cardinale *et al.* 2002). Chaque espèce étant un acteur de l'écosystème, la définition précise de ses caractéristiques autoécologiques est indispensable pour comprendre son rôle (niche écologique) et pouvoir appréhender les perturbations de l'écosystème au niveau fonctionnel.

Ce travail propose de préciser les effets de l'acidification des cours d'eau sur la composition et la structure des communautés de macroinvertébrés benthiques et surtout d'apporter des connaissances fondamentales sur l'écologie de certaines espèces caractéristiques des écosystèmes d'eau courante des Vosges. Ces recherches se placent à l'interface entre des études précédemment réalisées sur les communautés de macroinvertébrés benthiques (Guérold, 1992 ; Dangles, 2000 ; Felten, 2003) et sur le fonctionnement des écosystèmes (Dangles, 2000). En outre, elles sont d'autant plus intéressantes qu'elles s'impliquent dans l'espoir de la mise en marche des processus de recolonisation biologique des écosystèmes, suite aux récentes réductions de la pollution atmosphérique à l'échelle internationale et à une restauration chimique attendue des milieux.

Cette étude présente d'abord une définition du processus d'acidification anthropique et dresse un bilan actuel de son étendue et de son évolution dans le monde. Dans une 2ème partie, l'analyse s'appuie plus particulièrement sur la situation dans le massif des Vosges. Afin de préciser les objectifs de l'étude, une 3ème partie est consacrée à l'analyse bibliographique des effets de l'acidification sur la macrofaune benthique. Ces effets sont alors approfondis au niveau des communautés et des taxons dans deux bassins versants des Vosges. Enfin, une 5ème partie est consacrée à l'étude de l'autoécologie de certaines espèces, en terme de leur histoire de vie et de leur régime alimentaire en relation avec le phénomène d'acidification et à leurs possibles implications dans les processus de recolonisation.

PARTIE I.

L'ACIDIFICATION ANTHROPIQUE DES EAUX DOUCES SUPERFICIELLES :

UN PHENOMENE D'AMPLEUR INTERNATIONALE ENCORE D'ACTUALITE.

I.1 Origines

L'acidification anthropique des écosystèmes a pour principale origine la pollution atmosphérique résultant des émissions de certains polluants à effets acidifiants (Odèn, 1976 ; Irwin & Williams, 1988 ; Mason, 1992). Parmi ceux-ci, le dioxyde de Soufre (SO_2) et les oxydes d'Azote (NOx) jouent un rôle déterminant. Leurs origines anthropiques résultent principalement de la combustion des énergies fossiles (charbon et dérivés, pétrole et dérivés) par les centrales thermiques, les industries, les véhicules automobiles ou encore les foyers d'habitation. Les sources d'émissions se situent donc en grande majorité dans les pays industrialisés de l'hémisphère Nord. Toutefois, certaines activités naturelles peuvent également engendrer des quantités non négligeables de ces composés ; c'est le cas notamment des émissions volcaniques pour les SO_2 et des décharges électriques lors des orages pour les NOx. D'autres composés représentant une part plus modeste peuvent participer au processus d'acidification comme les rejets d'azote sous forme d'ammoniac NH_3 ou d'ammonium NH_4^+, résultant majoritairement des activités humaines.

I.2 Mécanismes

I.2.1 Transport et transformation

Selon le type d'émission, les polluants se retrouvent dans l'atmosphère à différentes altitudes. Ils sont ensuite pris en charge par les masses d'air qui selon les courants et les phénomènes météorologiques (pluie, vent, température, pression) peuvent transporter ces polluants sur des distances plus ou moins importantes allant d'une échelle locale à une échelle régionale, continentale et même mondiale ce qui permet de parler de transport transfrontalier à longue distance (Odèn, 1976). Le temps de séjour des composés dans l'atmosphère est donc variable et va déterminer l'importance des processus de transformation qu'ils vont subir. En effet, durant leur séjour dans les masses d'air, des réactions chimiques faisant intervenir l'eau, l'ozone O_3, des radicaux libres OH, des peroxydes d'hydrogène (H_2O_2) et des PAN (peroxy-acyl-nitrates) présents dans l'atmosphère vont aboutir à la formation des acides forts en l'occurrence l'acide sulfurique H_2SO_4 et nitrique HNO_3 sous formes aqueuses ou d'aérosols (Howells, 1989).

I.2.2 Dépôts

Les acides ainsi formés sont transférés vers les écosystèmes via trois types de dépôts (Irwin, 1989) :

- les dépôts humides plus connus sous le terme de « pluies acides » englobant l'ensemble des précipitations pluvieuses et neigeuses. Ce terme est toutefois impropre car la pluie est naturellement acide en raison de la dissolution du gaz carbonique de l'air ce qui conduit à un pH moyen de 5,4 à 5,6 dans des conditions normales (Buchdahl, 2000). Toutefois, lors du phénomène d'acidification, les dépôts humides peuvent atteindre des valeurs nettement inférieures à pH<5
- les dépôts secs constitués par les poussières, les gaz et les aérosols qui se déposent en l'absence de précipitations. Ils peuvent se déposer directement sur la végétation ou sur le manteau neigeux. Ils sont ensuite lessivés par les pluies ou la fonte des neiges (Probst *et al.*, 1992 , 1990a)
- les dépôts occultes représentés majoritairement par les brouillards et la rosée.

L'ensemble des mécanismes impliqués dans le processus d'acidification depuis l'émission jusqu'au dépôt est représenté par la figure 1.

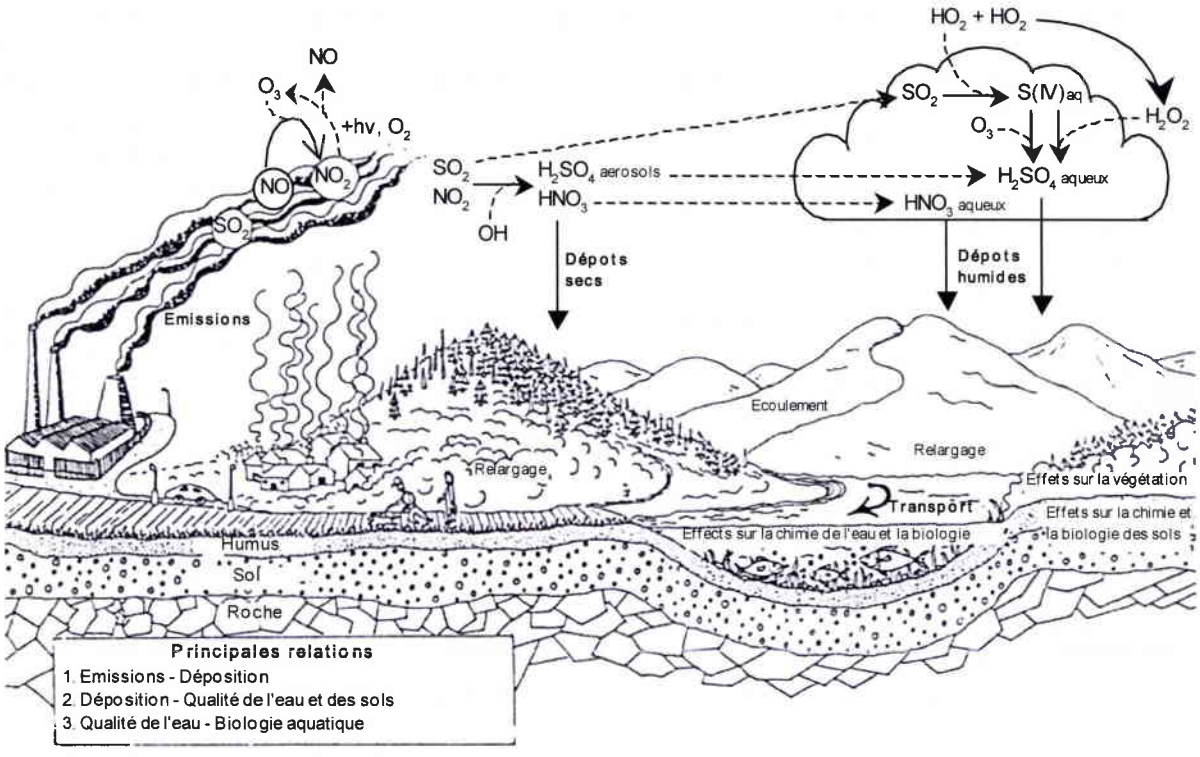


Figure 1 : Principaux mécanismes physico-chimiques atmosphériques impliqués dans le processus d'acidification (d'après Howells *et al.*, 1990 ; Carmichael *et al.*, 1991 ; modifié par Felten 2003).

I.3 Effet sur les écosystèmes

I.3.1 Acidification des sols

L'altération de l'équilibre acido-basique naturel du sol dépend de différents facteurs parmi lesquels la quantité des apports en agents acidifiants et la nature des sols sont déterminantes.
Les sols possèdent une capacité d'échange cationique (C.E.C) plus ou moins importante selon les quantités de cations basiques (ex : Ca^{2+}, Mg^{2+}, K^{+}) présents. Ces cations sont fixés aux particules argileuses ou à la matière organique qui portent les charges négatives du sol. On peut distinguer les sols non carbonatés peu riches en cations basiques et les sols riches en composés carbonatés et donc en cations basiques.

Sur sols non carbonatés, se développant notamment sur granite et grès, l'apport d'agents acidifiants en excès entraîne la désorption des cations basiques des minéraux argileux ou des matières organiques du sol où ils sont fixés, puis leur lessivage (Reuss *et al.*,1987 ; Lawrence *et al.*, 1999 ; Edwards *et al.*, 2002). Ils sont alors remplacés par l'acidité échangeable représentée par les ions H^{+} provenant des acides et par les ions Al^{3+} mobilisés par la dissolution des roches en conditions acides (Berthelsen *et al.*, 1994 ; Boudot *et al.*, 1996 , 2000). Ce processus d'acidification est d'autant plus rapide que le rapport entre les quantités d'agents acidifiants apportées et la capacité d'échange cationique du sol est élevé.

Sur sols carbonatés, la C.E.C est très importante et la quantité de cations basiques échangeables est telle que les apports d'agents acidifiants ne sont jamais en excès et sont totalement tamponnés. L'équilibre de ces sols n'est pas modifié et ne bascule donc pas dans un processus d'acidification.

I.3.1.1 Le rôle de la végétation

La végétation et son mode de gestion peut jouer un rôle majeur dans le processus d'acidification (Sullivan *et al.*, 1996 ; Nisbet, 2001). En effet, elle participe naturellement à l'équilibre chimique du sol. Les arbres au cours de leur vie absorbent une grande quantité d'éléments nutritifs dont les cations basiques. Ceux ci sont alors restitués progressivement lors de la chute des feuilles à l'automne et surtout à la mort de l'arbre lors de la dégradation du bois. Par ailleurs, cette dégradation provoque également d'un côté une certaine acidité d'ordre organique mais de l'autre des matières humiques qui sont fixatrices des éléments cationiques augmentant la CEC.

La surexploitation forestière amène à un déséquilibre de ce cycle (Landman & Bonneau, 1995) par :

- l'exportation des éléments nutritifs contenus dans les troncs d'arbres qui dès lors ne retournent plus dans le sol.

- les coupes à blancs qui peuvent dénaturer les sols et provoquer la perte d'éléments nutritifs qui ne sont plus retenus mais entraînés par les pluies.

- Les plantations massives de résineux et notamment d'épicéas qui peuvent également aggraver le processus d'acidification par 2 particularités importantes :
  - ils possèdent une surface folière présente toute l'année, extrêmement développée, qui agit comme un véritable filtre de la basse atmosphère et concentre les dépôts secs et occultes qui, une fois lessivés constitue un apport supplémentaire au sol (Harriman& Morrison, 1982 ; Shibata & Sakuma, 1996 ; Puhr *et al.*, 2000)
  - pour les épicéas tout particulièrement, il a été montré que leur système racinaire et leurs litières avaient un impact acidifiant sur les eaux superficielles des sols (Friberg *et al.*, 1998 ; Ormerod, 1986 ; Augusto *et al.*, 1998).

I.3.3 Acidification des eaux

La chimie des eaux est fortement corrélée aux caractéristiques des sols et des roches qu'ils drainent (Kähkönen, 1996 ; Thornton & Dise, 1998). De fait, l'acidification des eaux résulte majoritairement de l'acidification des sols du bassin versant.

Les cations basiques, lessivés dans un premier temps lors de l'acidification des sols, sont ensuite drainés par l'écoulement superficiel puis pris en charge par le réseau hydrographique. Le lessivage des cations basiques entraîne donc une carence dans les sols puis dans l'eau (Gobran & Bosatta, 1988 ; Lawrence *et al.*, 1999). Le lessivage des cations basiques s'accompagne d'un relarguage des anions acides SO_4^{2-} et NO_3^- en excès (Kawakami *et al.*, 2001 ; Edwards *et al.*, 2002). Au cours du processus d'acidification, les eaux de surface sont donc de moins en moins « alimentées » en cations basiques via les sols et de plus en plus par les protons et l'aluminium qui vont saturer la solution du sol au fur et à mesure des apports (Krug & Frinck 1983 ; Reuss *et al.* 1987).

Les eaux acides sont donc caractérisées par une faible minéralisation résultant principalement de la carence en cations majeurs (Leuven *et al.*, 1992 ; Norton *et al.*, 1999) conjuguée à une capacité tampon de l'eau insuffisante voire nulle (Henriksen, 1979 ; Briker & Rice, 1989 ; Kirchner, 1996). D'autre part, l'augmentation des ions H^+ en solution entraîne naturellement une chute du pH et une augmentation de la concentration en aluminium sous la forme la plus mobile Al^{3+} à mesure que la diminution du pH s'accentue (Campbell *et al.*, 1983 ; Lydersen, 1990).

I. 3.3.1 Zones à risque

Compte tenu de la spécificité de son mode de transport, la pollution atmosphérique acide, ignorant les frontières, est susceptible d'altérer toutes les régions de l'hémisphère Nord. Toutefois, certaines conditions ou prédispositions doivent être réunies (figure 2):

1. Apports de dépôts atmosphériques acides en quantité suffisante
2. Substratum géologique « acide » difficilement altérable, associé à un sol de type podzol.
3. Couvert végétal de type résineux

D'autres facteurs concernant le climat, la topographie et l'histoire du bassin versant (Past land use) ou encore les pratiques sylvicoles, peuvent être déterminants mais leur contribution relative apparaît difficile à appréhender.

L'un des éléments les plus marquants relatifs aux zones touchées, concerne sans nul doute leur localisation. En effet, elles correspondent à des secteurs naturels peu ou pas perturbés par des activités agricoles, industrielles ou urbaines, là où l'on pourrait logiquement s'attendre à trouver des écosystèmes de qualité, caractéristiques des conditions écologiques locales. Dans le massif vosgien, il s'agit typiquement de l'amont des bassins versants forestiers.

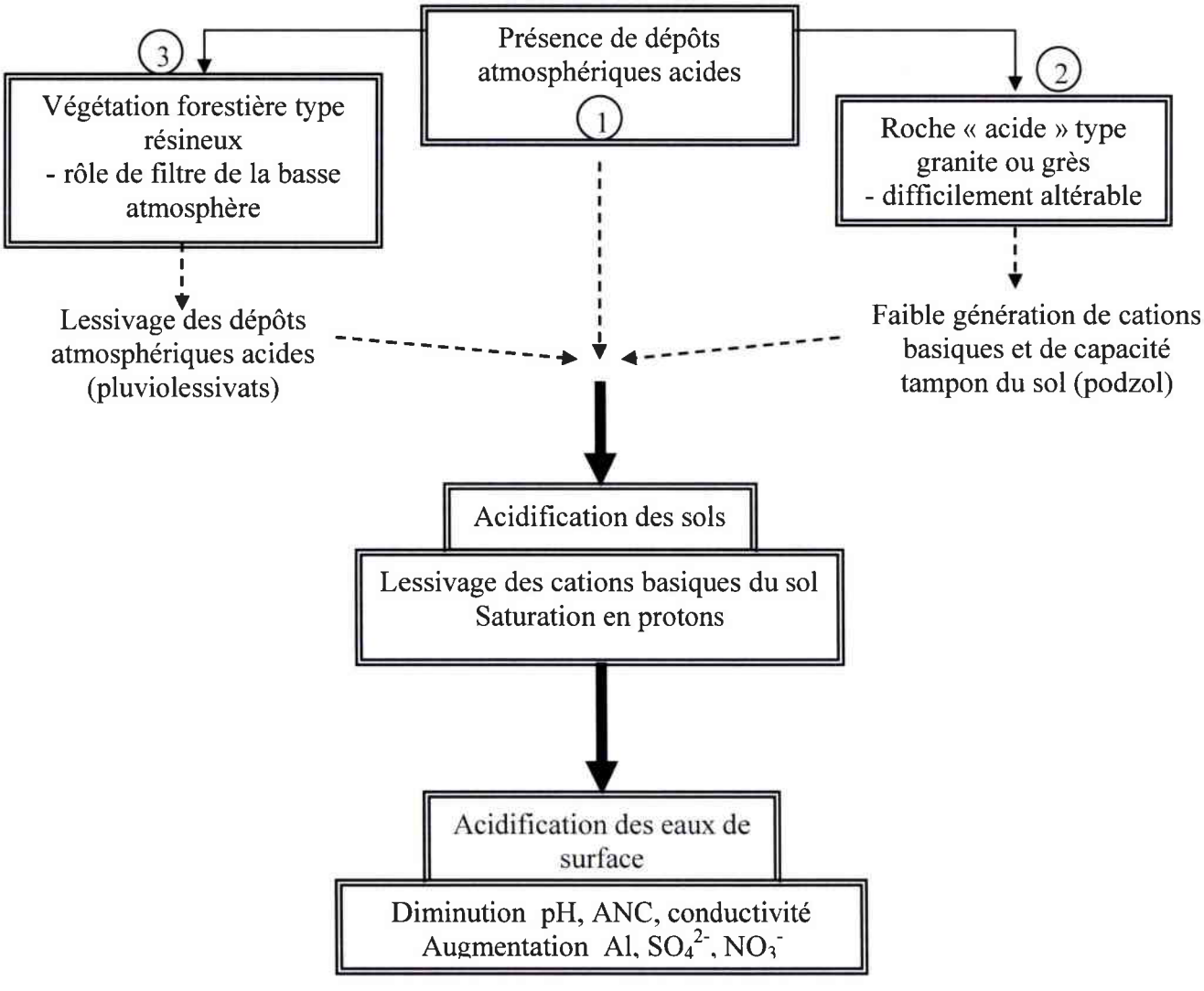
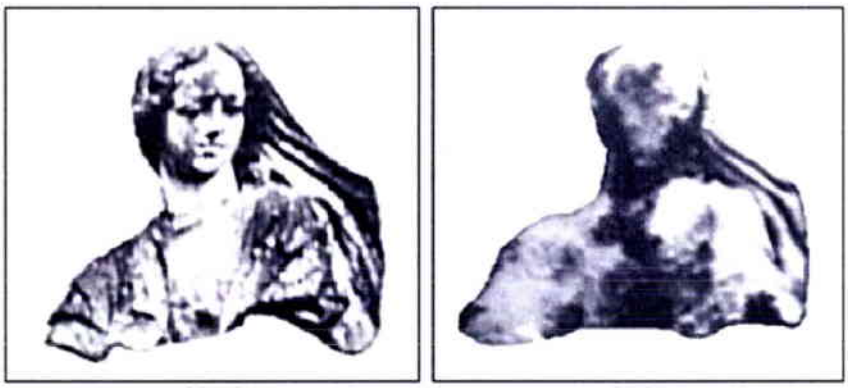


Figure 2 : Représentation simplifiée des principales conditions nécessaires pour que se développent des processus d'acidification.

I.4 Conséquences générales de l'acidification

I.4.1 La détérioration du patrimoine architectural

Les retombées acides provoquant une dissolution des roches, on peut constater une altération plus ou moins rapide des bâtiments et autres monuments bâtis en fonction des roches utilisées dans leur construction. Ainsi, il existe certains exemples remarquables de dégradation de monuments comme les sculptures du château de Herten en Allemagne dont les photographies à 60 ans d'intervalle révèlent l'importance des dégradations.



1908 1969

Source : Persson (1982)

Figure 3 : Effets des pluies acides sur une statue du château de Herten. Photographie à 60 ans d'intervalle.

I.4.2. Distribution d'eau et norme de potabilité

L'acidité de l'eau induit une solubilisation des métaux dont leur concentration peuvent le cas échéant, dépasser les valeurs guides et seuils des eaux de consommation. La contamination des eaux potables par certains métaux peut alors s'avérer dangereuse pour l'homme (Gerhardsson *et al.*, 1994). C'est le cas notamment de l'aluminium présent dans les roches (valeur seuil CEE 200µg/L) et du Plomb (valeur seuil CEE 50µg/L). Constituant encore les canalisations d'eau dans les foyers jusque dans les années 1980, dans certaines régions de France, le cas du plomb est éloquent.

Ainsi, dans les Vosges, Dambrine *et al.* (1998b), ont mesuré, lors d'une étude de la qualité des eaux chez les particuliers, des concentrations atteignant près de 5000 µg/L dans des eaux ayant séjournées toute une nuit dans les canalisations. Durant la journée, les concentrations continuaient d'être très élevées et nettement supérieures à la valeur seuil. Remarquons que même sans considérer les concentrations en métaux, le pH à lui seul peut présenter un facteur hors norme (Valeur seuil CEE 5,5<pH<9). L'acidification des eaux de surface peut alors engendrer un problème réel de santé publique.

I.4.3. Les biocénoses

Les conséquences les plus marquantes de l'acidification anthropique se font ressentir sans nul doute au niveau de la biodiversité aussi bien animale que végétale. En effet, il ressort des différentes études sur les biocénoses, une érosion quasi généralisée de la biodiversité de l'ensemble des compartiments biologiques. Cette érosion est d'autant plus alarmante qu'elle se manifeste dans des secteurs de référence où les biocénoses sont caractéristiques. Plusieurs synthèses font état de l'importance des perturbations écologiques entraînées par l'acidification anthropique (Ravera, 1987 ; Muniz, 1991).

Il a ainsi été constaté des effets délétères sur les microorganismes bactériens et fongiques du sol (Niederlehner & Cairns, 1990 ; Vanhala *et al.*, 1996 ; Pennanen *et al.*, 1998) comme des milieux aquatiques (Winterbourn *et al.*, 1985 ,1992 ; Palumbo *et al.*, 1987 ; Planas *et al.*, 1989 ; Ledger & Hildrew, 1998), et sur les microorganismes phytoplanctoniques (Almer *et al.*, 1974 ; Stokes, 1986) comme zooplanctoniques (voir revue de Brett, 1989).

Au niveau des communautés de macroinvertébrés aquatiques, les études ont été très nombreuses et ce point particulier sera longuement développé dans la partie III. Par ailleurs, d'autres études ont démontré l'érosion de la biodiversité chez les macroinvertébrés terrestres (Dmowska, 1993 ; Paoletti & Bressan, 1996 ; Cárcamo & Parkinson, 2001).

Des effets nocifs ont été détectés également chez les vertébrés comme l'appauvrissement global des stocks de poissons (Leivestad & Muniz, 1976 ; Heard *et al.*, 1997 ; Hesthagen *et al.*, 1999), des perturbations de la reproduction et/ou de la nutrition chez les amphibiens (Beattie & Tyler-Jones, 1992 ; Harte & Hoffman, 1994 ; Horne & Dunson, 1995) et les oiseaux (Scheuhammer, 1991; Ormerod *et al.*, 1988 ; Buckton *et al.*, 1998). Il a également été rapporté une régression de certaines espèces de mammifères en raison des effets indirects de l'acidification sur leurs ressources alimentaires comme chez la Loutre et l'Elan (Mason & Macdonald, 1989; Glooschenko *et al.*, 1988).

Au niveau des végétaux, l'acidification provoque un changement qui s'accompagne d'une réduction de la richesse spécifique chez les algues périphytiques (Muller, 1980 ; Planas *et al.*, 1989, Meegan & Perry, 1996), les Bryophytes (Stephenson *et al.*, 1995 ; Thiébaut *et al.* 1998) et d'une modification de la communauté macrophytique en milieux aquatiques (Grahn, 1986 ; Farmer, 1990 ; Thiébaut, 1997).

Au niveau terrestre, on retiendra surtout l'importance des études sur l'acidification comme co-facteur du dépérissement des forêts (Abrahamsen *et al.*, 1977 ; Pitelka & Raynal, 1989 ; Schulze & Freer-Smith, 1991 ; Nilsson & Wiklund, 1992 ; Nouchi, 1993 ; Landmann & Bonneau, 1995 ; Van Leeuwen *et al.*, 2000 ; Nellemann & Thomsen, 2001) et de sa faune associée (Schreiber & Newman, 1988).

I.5. La lutte anti-acidification

I.5.1 Historique

De la fin du 19 ème siècle avec les travaux de Smith en 1852 et 1872 et jusqu'au milieu du 20 ème siècle avec ceux de Gorham en 1955 (cf Gorham, 1998), les pionniers de l'étude du phénomène d'acidification anthropique n'ont pas suscité un grand intérêt auprès de la communauté scientifique comme des pouvoirs publics malgré certaines de leurs observations préoccupantes. Ce n'est qu'en 1968 que les travaux d'Odén en Suède (cf Gorham, 1998) renversent la situation en suggérant que la pollution atmosphérique acide transportée au delà des frontières sur des milliers de kilomètres pourrait engendrer des dommages d'une importance jusqu'alors sous estimée, et ce sur l'ensemble des écosystèmes aquatiques et terrestres voir sur la santé humaine. Portée par cette vague d'inquiétude, se crée alors The United Nations Conference on Human Environment, la première conférence internationale sur le sujet à Stockholm en 1971.

Dès lors, de nombreuses études sont initiées dans les pays Scandinaves comme aux Etats-Unis et au Canada afin de préciser les causes et les conséquences du processus d'acidification anthropique. C'est à partir des années 70 que l'on pointe alors du doigt les précipitations acides comme responsables du dépérissement des forêts tempérées de l'hémisphère Nord et de la disparition des stocks de poissons dans certains grand lacs.

I.5.2 La prise de conscience politique

Devant l'étendue du phénomène, du désastre écologique et des répercussions économiques, les gouvernements des principaux pays européens concernés mettent en place sous l'égide de la Commission Economique pour l'Europe des nations Unies (UNECE), la Convention sur la Pollution Atmosphérique Transfrontalière à Longue Distance (Convention on Long-range Transboundary Air pollution) ou CLTAP en 1979 à Genève. Cette convention constitue donc à l'époque le premier instrument légal de lutte contre les problèmes de pollution atmosphérique à un niveau international. Signée par 34 pays et par la communauté européenne lors de sa création en 1979, elle entre ensuite en vigueur en 1983 et prévoit alors pour les états signataires un processus pour la négociation de mesures de réduction de certains polluants atmosphériques dans le cadre de protocoles ayant force exécutoire. Suivent alors une succession de 8 protocoles, dont 5 concernent les émissions de gaz à effets acidifiants :

- ✓ **1984** : **Protocoles de Genève** sur le financement à long terme du programme coopératif pour la surveillance et l'évaluation de la transmission à longue portée des polluants de l'air en Europe (EMEP)
- ✓ **1985** : **Protocole de Helsinki** sur la réduction des émissions de Soufre ou leur flux transfrontalier d'au moins 30 %.
- ✓ **1988** : **Protocoles de Sofia** concernant le contrôle des émissions des oxydes d'azote ou de leur flux transfrontalier.

- ✓ **1994** : **Protocoles d'Oslo** sur la réduction supplémentaire des émissions de Soufre
- ✓ **1999** : **Protocole de Göteborg** concernant la diminution de l'acidification, l'eutrophisation et de l'Ozone troposphérique.

Ce dernier protocole fixe un plafond sur les quantités émises dans l'atmosphère de 4 polluants : le Soufre, les oxydes d'azote, les composés organiques volatiles et l'ammoniac. D'ici 2010, il prévoit notamment la réduction globale de 63 % des émissions de Soufre et de 41% des émissions de NOx par rapport aux taux relevés en 1990 qui avaient déjà diminué de presque 50 % pour le Soufre dans les pays signataires du protocole de Helsinki. L'ensemble des réductions de ce nouveau protocole, une fois atteint, devrait alors conduire à diminuer en Europe la superficie des zones, où les niveaux d'acidification sont critiques, de 93 millions d'hectares en 1990 à 15 millions d'hectares.

Hormis la CLTAP et les protocoles qui lui sont issus, il convient de mentionner le **Protocole de Kyoto** crée en 1997 qui compte parmi les plus importants protocoles jamais programmés par les Nations Unies rassemblant les délégués de 160 pays. Il fait suite à la convention cadre sur le changement climatique adoptée à l'issue du **sommet de la Terre de Rio** en 1992. Moins spécifique que les protocoles issus de la CLTAP vis à vis des gaz à effets acidifiants, il a pour objectif principal la réduction des émissions de gaz à effet de serre mais dont certains contribuent également au processus d'acidification. Malgré des débuts très chaotiques et le retrait des Etats Unis, 119 pays ont tout de même ratifié le protocole de Kyoto en novembre 2003 ce qui reste encore malheureusement insuffisant pour sa mise en vigueur, en attendant la ratification notamment par la Russie,

I.5.3 Les programmes d'actions coopératifs de la CLTAP

Pour fixer les principes généraux de cette coopération internationale pour la réduction de la pollution atmosphérique, la convention qui rattache aujourd'hui 48 pays dont les Etats Unis et le Canada[1] a mis en place un cadre institutionnel rassemblant la politique et la recherche. Le corps exécutif est composé de 3 groupes de travail dont l'un est spécialisé sur les effets de la pollution atmosphérique. Ils comportent 6 programmes de coopération internationale (ICP) qui fournissent des informations sur le degré et l'ampleur géographique des impacts sur la santé humaine et l'environnement des principaux polluants atmosphériques, tels que les oxydes de soufre et d'azote, l'ozone et les métaux lourds. Ces six programmes, soutenus par la recherche, identifient et surveillent les secteurs les plus en danger en considérant les dommages à la santé humaine, aux écosystèmes terrestres et aquatiques et aux matériaux. La plus grande partie de ce travail concerne donc l'évaluation et la surveillance des effets de l'acidification à long terme.

Parmi ces programmes, on distingue un programme spécifique aux écosystèmes aquatiques : « The International Cooperative Programme on Assessment and Monitoring of Acidification of Rivers and Lakes » ou **ICP Waters.**

[1] Les Etats Unis et le Canada disposent par ailleurs d'un amendement sur la réduction de la pollution atmosphérique, le Clean Air Act (1990) dont l'application est coordonnée au niveau de chaque état par la Environmental Pollution Agency (EPA).

Les objectifs de l'ICP Waters sont d'évaluer, sur une base régionale, le degré et l'ampleur géographique de l'acidification des eaux de surface. Les données rassemblées devraient fournir des informations sur les rapports dose/effet dans différentes conditions et corréler les changements des dépôts acides avec le statut physique, chimique et biologique des lacs et des rivières. Le programme est coordonné par l'institut norvégien pour la recherche sur l'eau (NIVA) à Oslo. Les données chimiques de plus de 200 bassins versants dans 25 pays en Europe et en Amérique du Nord (Etats-Unis et Canada) sont disponibles dans la base de données du NIVA. La surveillance des rivières et des lacs par l'ICP Waters inclut les paramètres chimiques et biologiques. Tous les constituants chimiques principaux sont inclus dans le programme analytique et sont utilisés pour dégager des tendances à long terme de qualité de l'eau. Les compartiments biologiques étudiés sont les diatomées, les invertébrés benthiques et plus récemment les poissons. Pour environ la moitié des sites étudiés, des données biologiques ont été rapportées et sont employées pour des évaluations de dose/effet.
Un système de contrôle de la qualité des données chimiques et biologiques existe au sein même du programme. Les contrôles chimiques établis en 1987 s'établissent sous forme d'intercalibration internationale entre les différents laboratoires des différents pays. En 1998, ces intercalibrations ont impliqué 43 laboratoires de 20 pays. Les intercalibrations des données biologiques sur le même principe ont, elles, débuté en 1992.

I.6 Etat actuel : un monde à deux vitesses dans une situation qui reste préoccupante

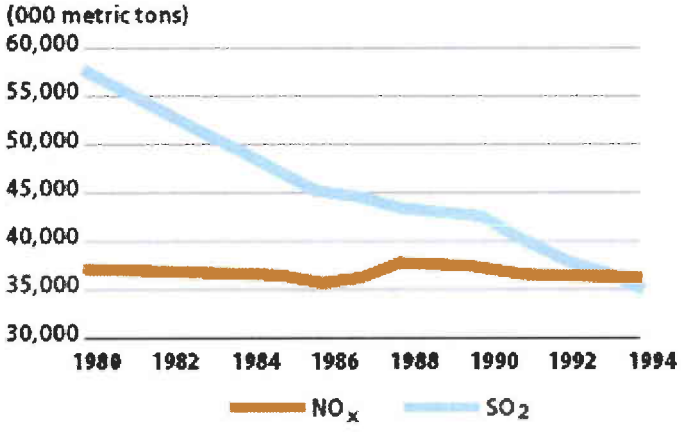
Suite aux mesures de réductions des émissions de gaz à effets acidifiants prises par les Nations Unies dans les années 80, les rejets de SO_2 dans le monde ont considérablement diminué. On estime que la réduction atteint globalement 60% depuis 1980 avec cependant certaines inégalités entre les pays. En effet, la réduction pour les Etats Unis est estimée de 20 à 30 % seulement entre 1980 et 1995 (Shannon, 1999) contre 60 à 70% entre 1980 et 1998 pour le Royaume Uni (Hill *et al.*, 2002).

Les réductions des émissions de NOx en revanche ont été globalement bien moins spectaculaires et plus tardives.

Source : Spurgeon, 1997

La tendance est tout de même à la baisse depuis les années 1990 et d'après Wright *et al.* (2001), la réduction aurait atteint près de 20 % pour l'ensemble des principaux pays industrialisés Européens entre 1990 et 1998.

La figure 4 présente l'importance des réductions des émissions de Soufre par rapport aux oxydes d'azote dans le monde entre 1980 et 1994.



Source: Organisation for Economic Co-Operation and Development (OECD), *OECD Environmental Data Compendium 1997* (OECD, Paris, 1997); The Swedish Secretariat on Acid Ray, Acid News 5 (Int Försurningssekratariatet, 1996), p. 14.

Figure 4 : Evolution des émissions de NOx et de SO2 en Amérique du Nord et en Europe (OECD)

Faisant suite à la forte diminution des émissions, une réduction des dépôts de Soufre dans les écosystèmes a été constatée très rapidement de façon unanime par la communauté scientifique et se poursuit encore aujourd'hui dans les divers pays touchés par l'acidification (Dillon *et al.*, 1988 ; Wright & Hauhs, 1991 ; Hovmand & Kemp, 1996 ; Bouchard, 1997 ; Jenkins *et al.*, 1998 ; Lynch *et al.*, 2000 ; Löfgren *et al.*, 2001 ; Laudon & Bishop, 2002).

Ces premiers résultats ainsi que l'émergence rapide de quelques exemples ponctuels de restauration spontanée des écosystèmes (Gunn & Keller, 1990) ont encouragé, dès le début des années 1990, un certain optimisme tant d'un point de vue scientifique que politique sur l'évidence d'une restauration rapide des écosystèmes. Toutefois, certains scientifiques aux résultats plus nuancés ont continué tout au long des années 90 d'insister sur la nécessité de poursuivre les efforts de réductions des émissions de polluants (Keller *et al.*, 1992 ; Soulsby *et al.*, 1995 , 1997). En effet, plusieurs questions restaient en suspend quant à la réussite globale du processus de restauration spontanée des écosystèmes et notamment sur les différentes capacités de stockage des sols et donc du temps de résilience des polluants atmosphériques dans les sols (Skeffington & Brown, 1992). Ainsi en 1994, Draper lors d'une conférence canadienne réunissant les représentants du gouvernement, de l'industrie et des agences de la santé et de l'environnement avait énoncé prudemment à juste titre que :

« The assumption has been that the problem is solved, in reality, we took only a first step and we still have a long way to go » (In: Spurgeon, 1997)

Aussi, près de 20 ans après le premier protocole de Helsinki, on constate que les améliorations quant à la qualité des écosystèmes ont été, et sont encore à l'heure actuelle, perçues de façon très inégales.

Dans la grande majorité des études réalisées sur la restauration des écosystèmes acidifiés, la tendance est principalement à l'observation d'une régression des sulfates qui est

néanmoins plus faible que celle attendue compte tenu de l'importance de la réduction des dépositions (Stoddart *et al.*, 1999 ; Löfgren *et al.*, 2001 ; Fölster & Wilander, 2002).

Une restauration de la qualité chimique des écosystèmes aquatiques dans le sens d'une augmentation du pH et de l'alcalinité (ANC) a été observée dans certains pays européens (Skjelkvåle & Henriksen, 1995 ; Stoddard *et al.*, 1999 ; Harriman *et al.*, 2001 ; Prechtel *et al.*, 2001 ; Fölster *et al.*, 2003) alors qu'aucune augmentation n'est observée dans certains secteurs d'Amérique du Nord (Driscoll & Van Dreason, 1993 ; Bouchard, 1997 ; Stoddart *et al.*, 1999 ; Lawrence, 2002) ou la situation a même empiré ponctuellement (Couture, 1995).

En outre, il apparaît dans certaines régions une déminéralisation croissante des sols et des eaux qui contribue à augmenter les effets néfastes du pH et de l'aluminium comme en France (Guérold, 1999), en Europe centrale (Alewell *et al.*, 2001 ; Hruška *et al.*, 2002) ou encore aux Etats Unis (Driscoll *et al.*, 2001).

Par ailleurs, même si les prémices de recolonisation par certaines espèces acidosensibles sont rapportés ici ou là dans les lacs (Schindler, 1987 ; Keller *et al.*, 1992 ; Snucins *et al.*, 2001 ; Tipping *et al.*, 2002 ; Vrba *et al.*, 2003) plus qu'en rivières (Raddum & Fjellheim, 1995 ; Soulsby *et al.*, 1995 ; Raddum *et al.*, 2001), peu d'études font état d'une réelle restauration biologique accompagnant, lorsqu'elle a lieu, une restauration des conditions chimiques.

Plusieurs phénomènes ont été identifiés comme responsables de cette latence des processus de restauration. La différence entre la baisse des concentrations de Soufre dans l'air par rapport à celle dans l'eau serait due à l'important stock de sulfates résidant encore dans les sols des bassins versants acidifiés qui, selon certains auteurs, pourrait entraîner un retard conséquent dans la restauration des écosystèmes sur plusieurs décennies là où les sols ont une capacité de stockage très importante (Skeffington & Brown, 1992 ; Alewell *et al.*, 2000 ; Alewell, 2001). De plus, les fortes réductions des émissions de Soufre se sont accompagnées de réductions des poussières alcalines émises par les mêmes sources minimisant ainsi l'impact bénéfique des rejets sur les écosystèmes (Lynch *et al.*, 1995 ; Hedin & Likens, 1996 ; Likens *et al.*, 1996). Par ailleurs, il semblerait que la part prise par les rejets et les dépôts de NOx ait été largement sous estimée vis à vis du processus d'acidification (Wright & Hauhs, 1991 ; Sullivan *et al.*, 1997). Les rejets de NOx qui sont aujourd'hui légèrement supérieurs aux rejets soufrés dans les pays d'Europe et d'Amérique du Nord sont soupçonnés alors d'aggraver de façon importante l'acidification des sols et des eaux (Kaste *et al.*, 1997 ; Kawakami *et al.*, 2001 ; Wright *et al.*, 2001).

Appréhendant un très long rétablissement spontané chimique et biologique des écosystèmes aquatiques, certaines équipes scientifiques en coopération le plus souvent avec les professionnels de la pêche et de la gestion forestière ont mené des expériences de restauration forcée des écosystèmes aquatiques par apport d'amendement à base de carbonate de calcium.

Ce procédé appelé plus communément chaulage ou « liming » a été ponctuellement testé et étudié dans la plupart des pays touchés par l'acidification sur les écosystèmes forestiers aussi bien qu'aquatiques (Ormerod, *et al.* 1990 ; Smallidge, *et al.* 1993 ; Andersson, 1995 ; Newton

et al., 1996 ; Dangles, 2000). Toutefois, c'est en Suède qu'il a été réalisé à très grande échelle dès 1977 sur les lacs et les rivières (Svenson *et al.*, 1995).

Les études chimiques montrent toutes en général une restauration de la qualité des eaux en relation avec la quantité des amendements (Henrikson & Brodin, 1995). Néanmoins, si le chaulage a donné d'assez bons résultats concernant les populations de poissons notamment en Suède (Nyberg *et al.*, 1986), en revanche, la réponse des autres compartiments biologiques et notamment celle des macroinvertébrés, est très contrastée selon les études. Certains auteurs en effet n'observent aucune amélioration significative quant aux peuplement de macroinvertébrés (Herrmann & Svensson, 1995 ; Lancaster *et al.*, 1996 ; Bradley & Ormerod, 2002) contrairement à d'autres études mettant en évidence la recolonisation par certains taxons (Fjellheim & Raddum, 1992 ; Bradt, 1996).

Néanmoins, parmi les études mettant en évidence le retour de certaines espèces, force est de constater que le chaulage n'a pas encore permis un retour à des conditions initiales d'avant acidification (Weatherley, 1988 ; Appelberg & Svenson, 2001).

Ainsi, certains auteurs restent très pessimistes quant à l'application du chaulage et Henriksen déjà en 1985 déclarait notamment que :

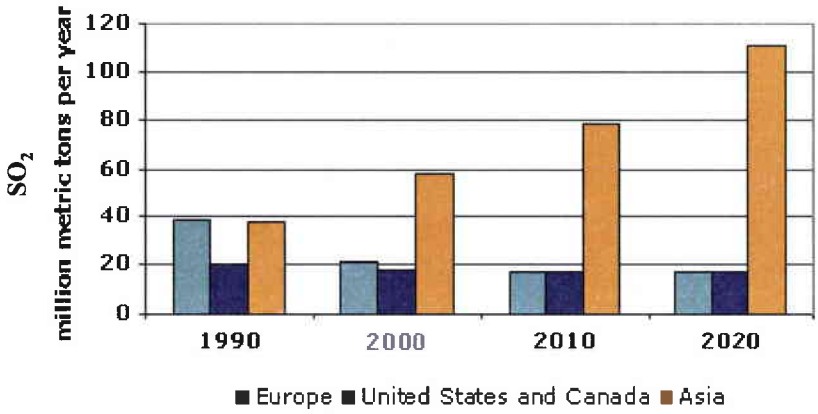
« Liming offer no solution at a regional scale, it is not the symptoms but the causes of acidification that must be attacked."

Plus inquiétant encore, si le problème d'acidification et la pollution atmosphérique ont été pris « à bras le corps » dans les pays industrialisés en Europe et en Amérique du Nord, en revanche il est à redouter un retour en force de l'acidification mondiale provoqué par les pays en plein essor économique et démographique.

En effet, dès 1989, Rodhe fait un bilan des émissions et des dépôts de polluants atmosphériques acides dans le monde. Il identifie alors le continent asiatique et surtout la Chine comme étant non seulement le 3 ème continent le plus polluant en matière de rejet de Soufre et d'Azote dans l'atmosphère mais également l'un des plus sensibles quant au processus d'acidification de ses sols. Il encourage alors vivement la communauté scientifique à se tourner vers les pays d'Asie mais aussi de l'hémisphère Sud (Amérique du Sud, Australie) afin de préciser l'importance du phénomène dans ces pays.

Ainsi, à l'heure où les études étaient tournées vers le suivi et la restauration des zones acidifiées en Europe et en Amérique du Nord, les premières études sur la découverte des pluies acides et des processus d'acidification émergeaient donc en Asie et se poursuivent encore à l'heure actuelle sur le continent asiatique.

Par la nature de ses sols, c'est la partie Sud-ouest de la Chine qui a majoritairement inquiété les Scientifiques (Zhao *et al.*, 1988 ; Seip *et al.*, 1995 ; Larssen *et al.*, 1998 ; Tao & Feng, 2000) ; mais le phénomène de pluies acides touche également la partie Nord du pays (Feng *et al.*, 2001). Le processus d'acidification a aussi été révélé dans bien d'autres pays du continent comme en Corée (Chung *et al.*, 1996 ; Lee *et al.*, 2000) en Indonésie (Gillett *et al.*, 2000) ou encore au Népal (Renshaw *et al.*, 1997). Globalement, Arndt *et al.* (1997) mentionnaient que le Japon, la Thailande, l'Inde, le Bangladesh, Taiwan, les Philipines, la Malaisie, le Vietnam et encore l'Est de la Chine risquaient fortement d'être touchés si les émissions de polluants en Asie continuaient de la sorte.



Source: Downing et al. 1997.

Figure 5 : Projections des futures émissions de SO_2 en Europe, Etats Unis-Canada et Asie.

En effet, à l'inverse des pays européens et d'Amérique les émissions de gaz à effets acidifiants sont en constante augmentation notamment en Chine. L'expansion économique actuelle et la confiance continue vouée au charbon et au pétrole comme carburant primaire dans ces pays sont susceptibles d'augmenter les pluies acides en Asie dans les 20 décennies à venir. Selon un rapport déjà ancien, les émissions de SO_2 en Asie seraient en passe d'être aussi importantes que celles de l'Amérique du Nord et l'Europe combinées et les émissions continueraient d'accroître rapidement (Downing *et al.*, 1997). D'ici 2020, les émissions asiatiques de SO_2 pourraient alors atteindre le chiffre record de 110 millions de tonnes par an si aucune mesure restrictive n'est rapidement prise (figure 5). Aussi, l'urgence du phénomène a encouragé plusieurs auteurs à publier récemment certaines stratégies quant à la réduction des émissions de polluants atmosphériques en Asie (Mohan & Kumar, 1998 ; Wang *et al.*, 2000).

L'acidification anthropique des écosystèmes est un des problèmes environnementaux majeurs depuis les dernières décennies. A l'instar du changement climatique, il s'inscrit dans les changements globaux mais ayant des effets régionaux. De par son mode d'expansion, il peut occasionner d'importants dommages à l'échelle locale, régionale et internationale sur la santé humaine aussi bien que sur les écosystèmes terrestres et aquatiques. Le « challenge of acid rain » si bien évoqué par Mohnen en 1988 a été relevé par les principaux pays responsables du phénomène en réalisant des efforts considérables, concrétisés très rapidement et avec vigueur quant aux réductions des émissions des polluants atmosphériques. Toutefois, le phénomène d'acidification est toujours d'actualité, la complexité du processus et de ses interactions avec les écosystèmes récepteurs ayant globalement fait échec à la volonté restauratrice aussi bien scientifique que politique. En outre, il est à craindre un nouvel épisode acide d'ampleur internationale si les pays occidentaux ne font pas au plus vite bénéficier de leur expérience les pays en plein essor du continent asiatique. Dans ce contexte, la poursuite des recherches sur l'ensemble des processus du phénomène d'acidification est donc indispensable.

PARTIE II.

CARACTERISATION DU SITE D'ETUDE

La position géographique de la France ainsi que les caractéristiques édaphiques dans de nombreuses régions amènent à une situation moins dramatique des processus d'acidification que dans certains pays voisins Scandinaves. Toutefois plusieurs régions isolées possèdent des caractéristiques géologiques prédisposant à une sensibilité forte à l'acidification (figure 6). Parmi elles, les Vosges sont certainement l'une des plus propices à l'installation des processus d'acidification.

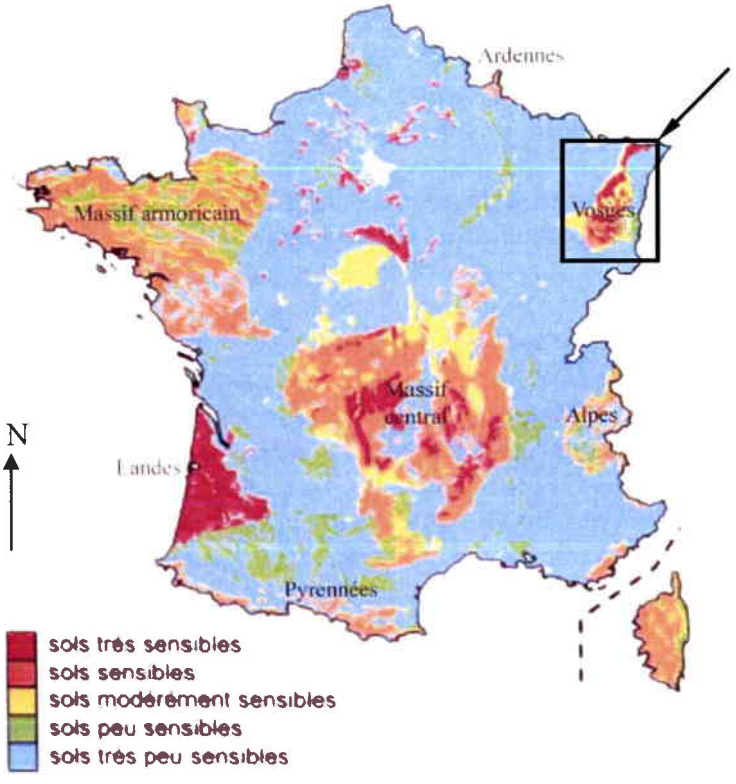


Figure 6 : Zones présentant un risque potentiel d'acidification en France (d'après Party, 1999)

II.1 Présentation du massif vosgien

II.1.1 Géographie

Le massif vosgien s'étend sur environ 6000 km² dans le Nord-Est de la France. Il est délimité au Nord par le pays de Bitche et au Sud par le territoire de Belfort. Le versant Ouest est relativement peu incliné et les pentes sont douces vers le plateau Lorrain contrairement au versant Est qui possède des pentes beaucoup plus abruptes, dominant le fossé rhénan (Probst *et al.*, 1999).

II.1.2 Géologie

C'est un massif ancien dont la formation provient dans un premier temps du plissement hercynien apparu à l'ère primaire (-300 millions d'années). Erodé durant l'ère secondaire, il s'est soulevé surtout dans sa partie Sud avec l'orogenèse alpine à la fin du

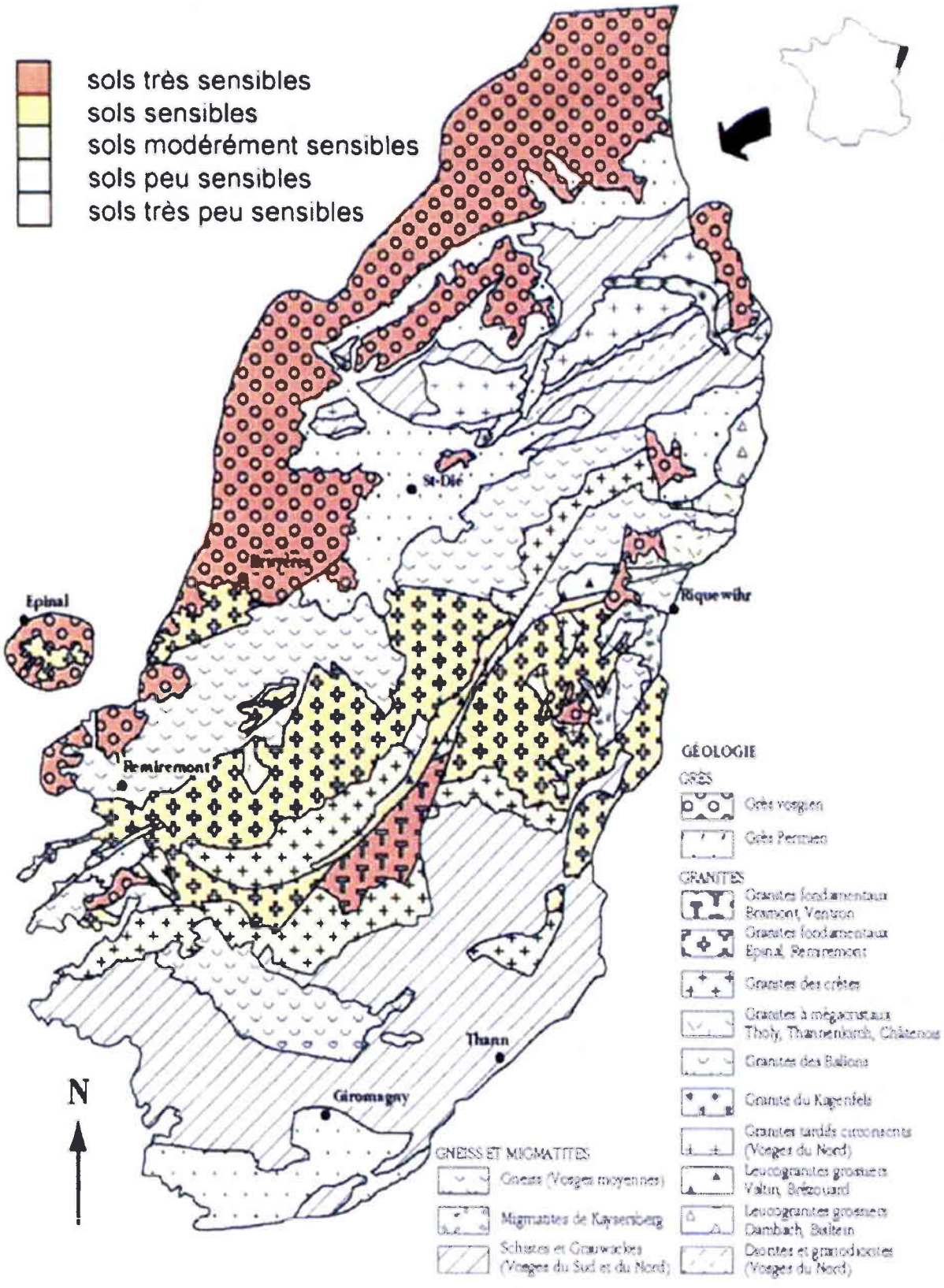


Figure 7 : Cartographie des différents types de roches et des sensibilités à l'acidification des sols forestiers vosgiens (d'après Party, 1999)

secondaire et au début du tertiaire. Au milieu du tertiaire, les pressions exercées sur le socle hercynien l'ont fait effondrer laissant place à l'Est au massif de la forêt Noire, à l'Ouest au massif vosgien et en son milieu à la plaine d'Alsace.

Conséquence de la succession de ces grands bouleversements géologiques, le massif vosgien est composé d'une mosaïque de roches. Même si on trouve certaines zones où affleurent quelques liserés calcaires du côté alsacien notamment, c'est en très grande majorité des roches silicatées qui dominent le sous bassement des Vosges. On en distingue principalement deux groupes, les roches gréseuses présentent au Nord et à l'Ouest et les roches métamorphiques cristallines (gneiss, schistes et granite) au Sud, à l'Est ainsi qu'au Centre du massif où elles sont recouvertes en partie par des dépôts glaciaires du Quaternaire (Party *et al.*, 1995). Ces deux types de roches granitiques et gréseuses, majoritaires sur le massif sont des roches dites « acides » du fait de leur faible capacité tampon et de leur pauvreté en minéraux. Elles constituent de ce fait les zones sensibles au processus d'acidification dans le massif vosgien (figure 7).

II.1.3 Pédologie

Les sols vosgiens sont majoritairement de type « acides », variant du sol brun au podzol (plus acide). La formation de ces sols dépend de différents paramètres que sont la nature de la roche mère, la végétation, le climat, la topographie mais aussi l'utilisation ancienne de ces sols par l'homme (agriculture, sylviculture, pâtures) qui joue une grande influence sur leur composition actuelle et leur sensibilité à l'acidification (Landmann, 1991, Dambrine *et al.*, 1995). Ce dernier phénomène a peut-être été largement sous estimé dans les Vosges qui possèdent une histoire très riche quant à l'occupation des sols par l'homme, notamment en ce qui concerne la déforestation, nettement plus étendue au début du XX ème siècle qu'elle ne l'est aujourd'hui (Koerner *et al.*, 1999).

II.1.4 Climat

Le climat est globalement de type océanique sous l'influence des vents d'Ouest mais à tendance continentale voire montagnarde sur les Hautes Vosges. Le massif est relativement bien arrosé et les précipitations annuelles atteignent en moyenne 1500 mm au centre mais dépassent les 2000 mm sur la ligne des crêtes. La nivosité moyenne annuelle se situe autour de 25 à 30 % sur les sommets et atteint les 80 % en février-mars (Pihan, 1987).

II.1.5 Milieux naturels, Végétation

Les Vosges possèdent une diversité importante de milieux naturels remarquables liée au relief, aux variations géologiques spatiales et aux particularités climatiques elles-mêmes conditionnées par la topographie, l'altitude et l'exposition.

Ainsi, on y trouve par exemple de nombreuses tourbières à Sphaignes dominantes ou des pelouses d'altitude sur les crêtes.

Toutefois, c'est le milieu forestier qui domine le massif, couvrant environ 50 % des zones sur roches cristallines et gréseuses. Cinq essences occupent 94,8% de la surface forestière gérée par l'O.N.F dans les Vosges (tableau 1).

Tableau 1 : Importance du recouvrement des différentes essences présentes sur le massif vosgien.

ESSENCE	RECOUVREMENT % de la surface forestière		
sapin pectiné	32,7		
épicéa	14,8	56,90%	
pin sylvestre	9,4		**94,8%**
hêtre	24,4	37,90%	
chêne	13,5		
autres feuillus	2,5		
autres résineux	2,7		

Source : O.N.F

La forêt naturelle est représentée par la hêtraie sapinière (*Fagus sylvatica* L. et *Abies alba* Mill.) mais l'épicéa (*Picea abies* Karst) a été très largement planté sur le massif depuis 1850 si bien qu'il représente la deuxième plus importante essence des Vosges cristallines et des Hautes Vosges gréseuses après le sapin (Compte rendu O.N.F 1998). Ces nouvelles plantations d'épicéas, rentables pour la sylviculture se sont réalisées sur des parcelles anciennement utilisées par l'agriculture sous forme de pâturages, prairies ou cultures très répandus à l'époque sur le massif (Koerner *et al.*, 1999).

II.1.6 Hydrographie

Le réseau hydrographique du massif vosgien est composé en majorité de ruisseaux d'ordre 1 à 2, drainant de petits bassins versants forestiers. Les cours d'eau de plus grand gabarit sont bien moins nombreux et surtout localisés sur le versant Ouest du massif avec le bassin de la Moselle (le plus grand) et de la Meurthe. Le versant Est est drainé par de plus petites rivières telles la Bruche, la Fecht et la Thur.

II.1.7 Activités industrielles

Outre la sylviculture qui a vu développer d'innombrables scieries dans les vallées vosgiennes au XIX ème siècle (on en compte plus d'une vingtaine sur la rivière Moselle dans le département des Vosges), de nombreuses autres activités industrielles comme les industries textiles, les tanneries et plus récemment des papeteries se sont massivement implantées dans les vallées, bénéficiant d'une importante ressource en eau. Ces industries ont utilisé ou utilisent encore l'eau pour produire de l'électricité, émaillant ainsi le réseau hydrographique de canaux de dérivation alimentant des micro-centrales.

Une large majorité de ces industries n'est plus en activité aujourd'hui laissant la place à une autre forme d'anthropisation du massif constituée par les activités touristiques florissantes d'hiver et d'été (sport d'hiver, activités nautiques, randonnées, pêche…).

De part ses caractéristiques naturelles surtout géologiques, pédologiques, climatiques et hydrographiques, le massif vosgien sur son versant lorrain présente de fortes prédispositions à l'apparition du phénomène d'acidification anthropique des eaux de surface, déjà très peu productives naturellement. De plus, l'intense activité industrielle au siècle dernier et plus récemment les activités anthropiques touristiques sur le massif ne peuvent que renforcer l'inquiétude sur l'état de santé actuel des écosystèmes aquatiques de cette région.

II.2 Acidification dans les Vosges.

II.2.1 Mise en évidence et travaux scientifiques.

C'est Bourrié (1978) qui le premier met en évidence l'existence de pluies acides sur le massif vosgien et analyse la qualité de certaines sources et ruisseaux. Puis suivent les travaux de Fritz (1982) et Fritz *et al.* (1984) sur l'importance des apports acides et l'incidence des pluies acides sur la chimie de cours d'eau dans la vallée de Munster.

Au même moment, les premiers signes de dépérissement forestiers se font sentir dans les Vosges, conduisant à la mise en place du programme DEFORPA en 1984 par les ministères de l'Environnement, de l'Agriculture et de la Forêt, et le ministère de la Recherche et de la Technologie, afin de dégager l'importance de la pollution atmosphérique dans l'apparition de ce phénomène (Landmann, 1991).

Enfin, Massabuau *et al.* (1987) puis Probst *et al.* (1990a) mettent franchement en évidence le lien entre les dépôts acides et l'existence de ruisseaux acides (pH $\leq$ 5) totalement dépourvus de populations de truites fario (*Salmo trutta fario*), espèce pourtant caractéristique de ces cours d'eau.

A partir de ce moment et devant l'inquiétude au niveau local et régional du phénomène d'acidification, une prise de conscience collective des scientifiques sur les conséquences écologiques, économiques mais aussi sur la santé publique conduit à l'élaboration de nombreuses études sur le secteur vosgien.

Ces études se focalisent d'une part au niveau de l'impact sur les sols (Boudot *et al.*, 1996, 2000 ; Dambrine *et al.*, 1998a ; Fichter *et al.*, 1998) et de la mobilisation de l'aluminium (Boudot *et al.*, 1994 , 1995), mais d'autre part au niveau de l'impact des dépôts acides (Probst *et al.*, 1990b , 1992 , 1995) et de la géologie et des sols (Thomas *et al.*, 1999 ; Probst *et al.*, 1999) sur la chimie des milieux aquatiques. La contamination métallique dans les eaux associée à l'acidification est mise en évidence par Clavéri *et al.* (1993, 1995) alors qu'au même moment les études de Party *et al.* (1993, 1995) et Party (1999) proposent une cartographie des charges critiques des polluants atmosphériques dans les Vosges.

Au niveau de l'impact sur le compartiment biologique, outre les études poursuivies sur le dépérissement forestier (Landmann, 1995), des études se développent alors sur les macrophytes aquatiques (Thiebaut, 1997 ;Thiebaut *et al.*, 1998), sur les communautés de

macroinvertébrés benthiques (Guérold, 1992 ; Guérold et al., 1995b, 2000 ; Dangles & Guérold, 2000), sur la dégradation de la matière organique allochtone (Dangles, 2000 ; Dangles & Guérold 2001a, 2001b) et enfin sur l'effet au niveau de la physiologie des organismes, notamment les macroinvertébrés (Felten, 1999 , 2003 ; Felten & Guérold, 2001) et les poissons (Massabuau, 1985 ; Masson *et al.*, 2002).

II.2.2 Les dépôts atmosphériques sur le massif

II.2.2.1 Contexte et source de variations

Par sa situation géographique, le massif vosgien constitue la première barrière importante pour les masses d'air océaniques, poussées par les vents d'Ouest dominants de l'Hémisphère Nord. Ces flux d'Ouest amènent le plus souvent des systèmes dépressionnaires entraînant la grande majorité des précipitations pluvieuses. En revanche, les systèmes anticycloniques sont fréquemment apportés lors de flux de Sud en été par l'anticyclone des Açores ou bien lors des flux d'Est le plus souvent en hiver.

Par une étude sur la composition chimique des précipitations pluvio-neigeuses des masses d'air présentes sur le massif vosgien (col du Donon), Colin *et al.* (1989) démontrent une nette différence de l'acidité entre les différentes masses d'air du Nord Est, du Sud et de l'Ouest. Ainsi, ils mettent en évidence une acidité accrue des précipitations sous l'influence des masses d'air du Nord Est, tant en concentrations de protons qu'en concentrations de traceurs de polluants acides SO_4^{2-} et NO_3^- (figure 8).

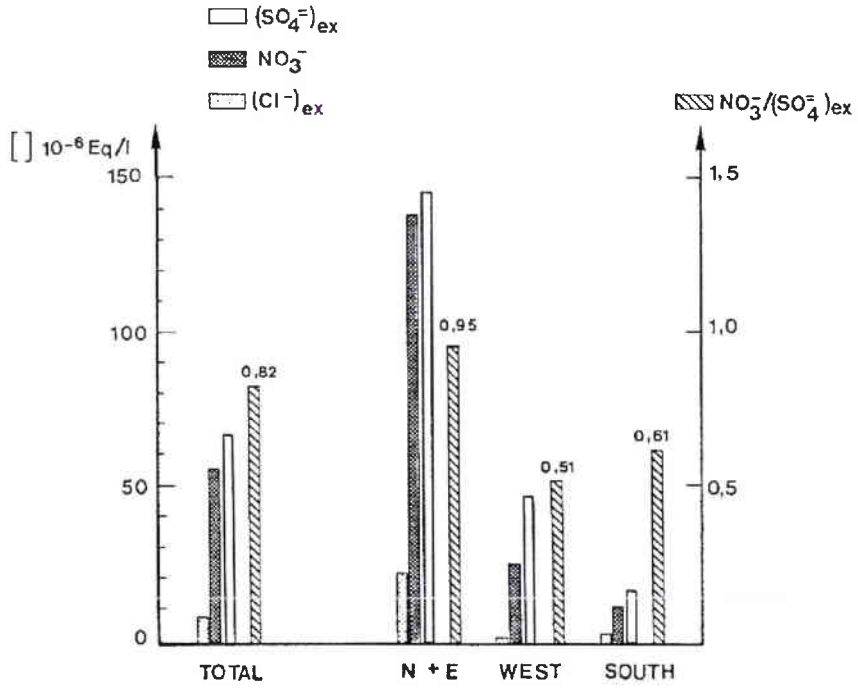


Figure 8 : Concentration moyenne des agents acidifiants en excès (ex : concentrations non marines) et rapport $NO_3^-/SO_4^=$ (ex) dans les pluies en fonction de l'origine des masses d'air sur le Donon (d'après Colin *et al.*, 1989).

Ils attribuent alors cette acidité au caractère fortement industrialisé des régions du Nord Est de l'Europe. Cette observation est confirmée par les données de Derexel (1991) qui analyse la composition chimique des gouttelettes d'eau dans les nuages associés aux différentes masses d'air sur les Vosges (figure 9).

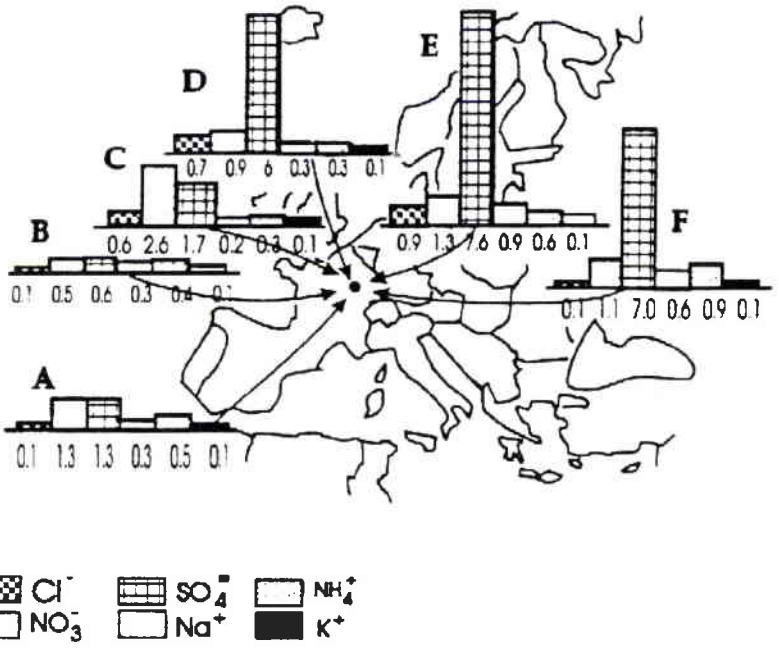


Figure 9 : Variation dans la composition chimique (mg/L) des gouttelettes d'eau des nuages en relation avec l'origine des masses d'air arrivant dans les Vosges. A : Sud-Ouest, B : Ouest, C : Nord-Ouest, D : Nord, E : Nord-Est, F : Est (d'après Derexel, 1991).

La concentration en acides diffère grandement selon le type d'apports (cf. Partie I). Ainsi, Colin *et al.* (1989) notent une augmentation significative de l'acidité dans les précipitations neigeuses par rapport aux pluies ce qui était préalablement observé par Munn & Rodhe (1971) et par Raynor & Haynes (1982). Probst *et al.* (1992) soulignent l'importance des dépôts occultes et secs dans les Vosges en remarquant que les précipitations hors couvert forestier comprennent 5 fois moins d'agents acides que les pluviolessivats en forêts dans la région Nord du massif Vosgien (Bassin du Strengbach (68)).

La quantité des apports d'ions dérivant des polluants atmosphériques est également très variable en fonction de la saison et de l'altitude. A ce propos, Probst *et al.* (1990b) notent d'une part que si les concentrations de SO_2 et NOx dans l'air sont assez faibles en été, elles sont nettement supérieures en hiver et que d'autre part la concentration en ions dans les pluies est positivement corrélée avec l'altitude (figures 10 et 11).

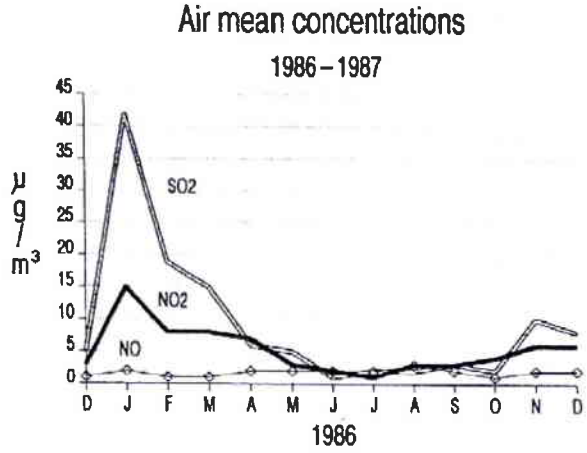


Figure 10 : Concentrations moyennes mensuelles en polluants atmosphériques (SO_2, NO_2, NO) dans le bassin du Strengbach au cours de l'année 1986 *(d'après Probst* et al., *1990b).*

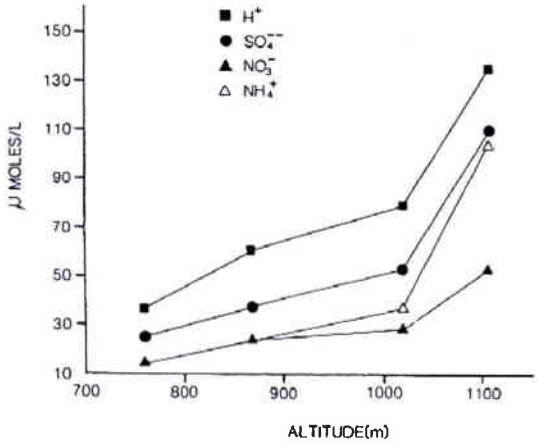


Figure 11 : Relations entre les concentrations moyennes en H^+, SO_4^{2-}, NO_3^-, NH_4^+ dans les précipitations et l'altitude, pendant un épisode hivernal (d'après Probst *et al.*, 1990b).

II.2.2.2 Evolution

D'après les données de Ulrich & Williot (1993), reprises par Dambrine *et al.* (1995), les Vosges constituent en 1990 une des régions de France les plus touchées par les précipitations acides avec des valeurs médianes de pH à 4,6 ; les dépôts moyens en protons étant évalués entre 300 et 490 eq. ha^{-1} .an^{-1}. Sur trois années (1989-1992) de mesures des apports acides par les précipitations hors couvert végétal et par les pluviolessivats, Dambrine *et al.* (1995) évaluent les dépôts en SO_4^{2-} et en NO_3^- à environ 12 kg ha^{-1} .an^{-1} sur le massif des Vosges du Nord.

Toutefois, avec la tendance globale à la baisse des émissions des gaz acidifiants à partir des années 1970, une étude comparative de Dambrine *et al.* (1995) sur la chimie des précipitations dans les Vosges entre les données de Bourrié (1973-1974) et de Dambrine & Nourrisson (1992) montre un pH en légère remontée par rapport aux années 70 alors que diminuent les SO_4^{2-} et les cations (tableau 2). Néanmoins, les auteurs nous mettent en garde sur la validité de cette comparaison en soulignant que les méthodes d'analyse et les sites étudiés étaient légèrement différents.

Tableau 2 : Comparaison entre le pH et les concentrations moyennes (µeq.L^{-1}) des ions dans les précipitations collectées dans les Vosges du Nord entre 1973-1974 et 1989-1991 (d'après Bourrié (1978) et Dambrine & Nourrisson (1992)).

	pH	NH_4	Na	K	Mg	Ca	Cl	NO_3	SO_4
1973-1974 (47 events)	4.19	26	17	3	6	16	20	26	94
1989-1991 (33 events)	4.62	38	14	8	4	13	22	31	52

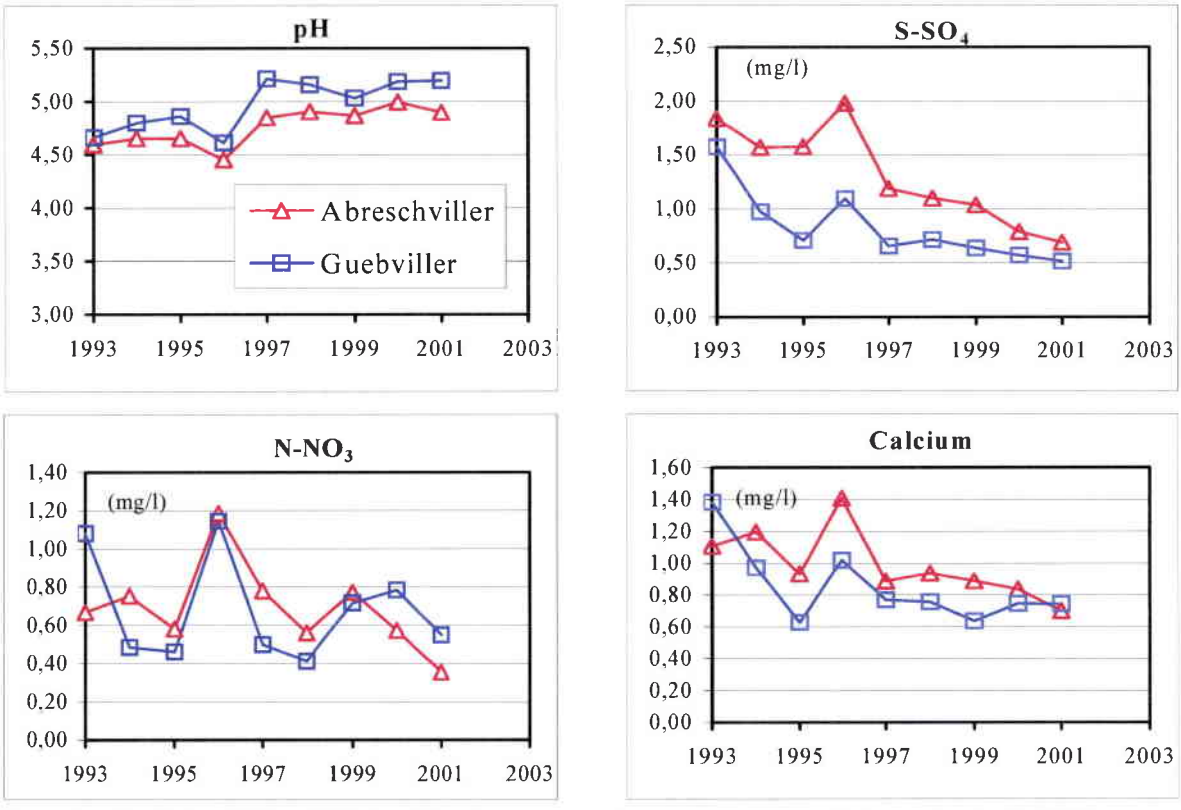


Figure 12 : Evolution 1993 à 2001 du pH et des concentrations moyennes pondérées par la pluviosité de différents composés dans les pluviolessivats dans les 2 sites situés dans le massif vosgien.

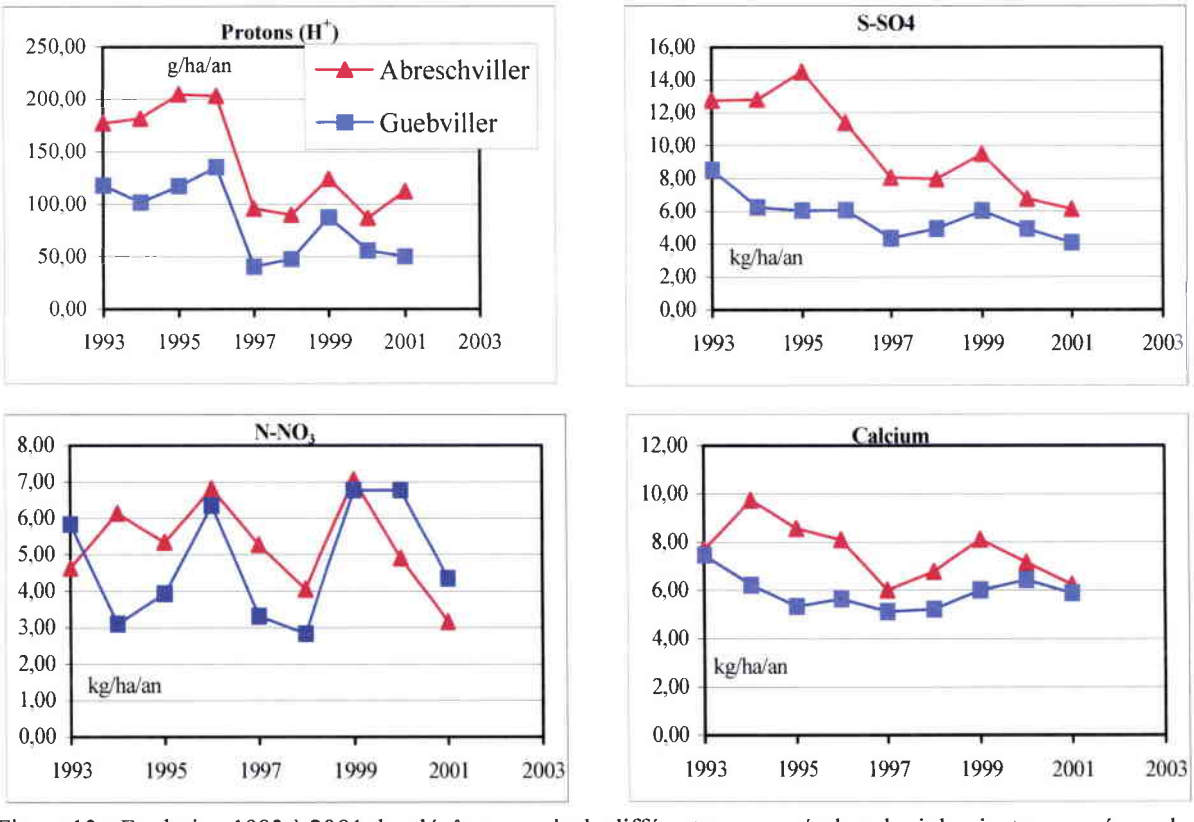


Figure 13 : Evolution 1993 à 2001 des dépôts annuels de différents composés des pluviolessivats mesurés sur les sites d'Abreschviller et de Guebviller (68). Données ULRICH E., réseau RENECOFOR

Probst *et al.* (1995), par un suivi de la composition chimique des précipitations hors couvert végétal entre 1986 et 1991 sur un même site (Bassin du Strengbach (68)) confirment une diminution des apports en H^+ et SO_4^{2-} au cours du temps mais signalent parallèlement une diminution de la quantité de pluie sur cette période pouvant être à l'origine de ce phénomène. Les auteurs reconnaissent alors la nécessité d'étudier ces tendances sur une durée plus longue.

Plus récemment, Boudot *et al.* (2000) comparent les quantités de dépôts humides mesurées sur la période 1994 et 1997 dans le bassin de la Mortagne avec celles réalisées entre 1987 et 1991 sur le même secteur. Les résultats montrent alors une diminution très marquée des dépôts de SO_4^{2-} de 76-86 $mmol.m^{-2}.an^{-1}$ à 28-36 $mmol.m^{-2}.an^{-1}$ et des NO_3^- de 110-117 à 30-57 $mmol.m^{-2}.an^{-1}$. Cependant, la diminution des apports en protons H^+ se révèle bien plus faible et nettement plus variable sur l'année entre 46-90 $mmol.m^{-2}.an^{-1}$ de 1987 à 1991 à 24-81 $mmol.m^{-2}.an^{-1}$ de 1994 à 1997. Parallèlement, ces diminutions s'accompagnent d'une baisse importante des apports en calcium (Ca^{2+}) de 39-52 à 13-20 $mmol.m^{-2}.an^{-1}$.

Hormis ces quelques études ponctuelles, il existe depuis 1993, des données du réseau RENECOFOR (REseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers) permettant de réaliser un suivi avec plus de constance des évolutions temporelles des dépôts de polluants atmosphériques. Ces données sont disponibles sur quatre sites forestiers situés en Alsace Lorraine dont 2 sur le massif des Vosges.

La figure 12 montre l'évolution du pH et des concentrations moyennes de différents composés dans les pluviolessivats sur les 2 sites du massif Vosgien, à Abreschviller dans les Vosges du Nord et Guebwiller dans les Vosges du Sud. On observe une augmentation généralisée du pH et conjointement une diminution nette du sulfate SO_4^{2-} et du calcium en 9 ans dans les 2 sites. L'évolution des dépôts annuels (figure 13) montre la même diminution significative des protons et des sulfates dans les 2 sites. Les dépôts de calcium ne diminuent significativement qu'à la station Abreschviller.

Si le massif vosgien constitue une des régions de France les plus touchée par les dépôts acides, elle ne fait pas exception à la tendance observée au niveau de l'hémisphère Nord, à savoir principalement la diminution des dépôts de sulfates, et dans une moindre mesure des protons, correspondant à l'effort de réduction des émissions de SO_2 par les pays signataires des protocoles. Il est important de remarquer, en contrepartie, la diminution de Ca^{2+}, traceur des émissions de poussières alcalines émises en même temps que les rejets acidifiants.

II.2.3 Importance de l'acidification dans les cours d'eau des Vosges. Les Vosges du Sud : un contexte particulier ?

II.2.3.1 Etat d'acidification des cours d'eau des Vosges

Les caractéristiques géologiques, pédologiques et climatiques du massif des Vosges (voir paragraphe II.1) expliquent le caractère oligotrophe naturel des cours d'eau de tête de bassin. Le pH y est naturellement légèrement acide, les eaux peu minéralisées et peu productives. La mise en évidence d'une acidification d'origine anthropique peut donc se révéler délicate et discutable dans certains secteurs.

C'est pourquoi, après les premières mises en évidence ponctuelles d'une acidification anormale dans les Vosges, Probst *et al.* (1990a), désirant dresser un premier bilan de l'étendue de l'acidification anthropique sur le massif, se basent en partie sur la disparition des populations de truites sans cause apparente, remarquée par les sociétés de pêches locales afin de choisir les cours d'eau d'étude. Les résultats sont éloquents. Sous l'influence des précipitations atmosphériques acides, sur 39 ruisseaux échantillonnés à l'automne 1988 et au printemps 1989, 15 sont franchement acides (pH< 5,6) et présentent un chimisme atypique dominé par les ions d'origines acides (H^+, Al^{3+}, SO_4^{2-}, NO_3^-). Au cours de cette étude, Probst *et al.* mettent en cause deux paramètres environnementaux influant sur l'acidification marquée de ces ruisseaux ; d'une part, les forêts de résineux importantes sur le massif qui captent en toutes saisons les polluants atmosphériques et d'autre part, les roches mères silicatées pauvres en cations basiques et en minéraux altérables que constituent le grès et le granite.

Une autre étude menée par Party *et al.* (1995), confrontant les données des dépôts atmosphériques acides et les données de physico-chimie des 39 ruisseaux étudiés précédemment par Probst *et al.* (1990a), confirme que les charges critiques en protons sont plus faibles dans deux régions géologiquement différentes à savoir les bassins granitiques et gréseux au Nord et Nord-Ouest et au Centre Sud du massif (figure 14). De plus, elle souligne l'effet négatif des forêts de résineux et de l'abrasion glaciaire des sols, et à l'inverse, le pouvoir tampon bénéfique des dépôts morainiques dans certains secteurs Centre et Sud du massif.

La mise en évidence d'une acidification accrue dans les Vosges a pu être vérifiée également en comparant des données anciennes sur la chimie des sources d'eau potable réalisée depuis les années 1960 par le département de l'Environnement et de la Santé du Ministère de la Santé (Probst *et al.*, 1999). Ce suivi réalisé sur 26 sources situées au Nord Ouest du massif sur divers types de grès dénote en 30 ans une baisse de 8% à 18% du pH sur grès argileux et grès pauvre en base respectivement (figure 15a). Le pouvoir tampon exprimé par l'ANC diminue alors de 30% à 90% respectivement sur le même type de roche (figure 15b). La perte d'alcalinité est nettement plus forte et également plus précoce sur le grès pauvre en base (à partir de 1970) par rapport au grès argileux (à partir de 1980).
Au cours de cette même étude, un état de l'acidification de 220 sources et 150 ruisseaux sur l'ensemble du massif (granite et grès) est établi en 1992. Les résultats synthétisés dans le tableau 3 montrent à l'époque que 20 % des sources sur grès, 26 % sur granite et 22 % des ruisseaux échantillonnés sur tout le massif présentent un pH moyen <5,6.

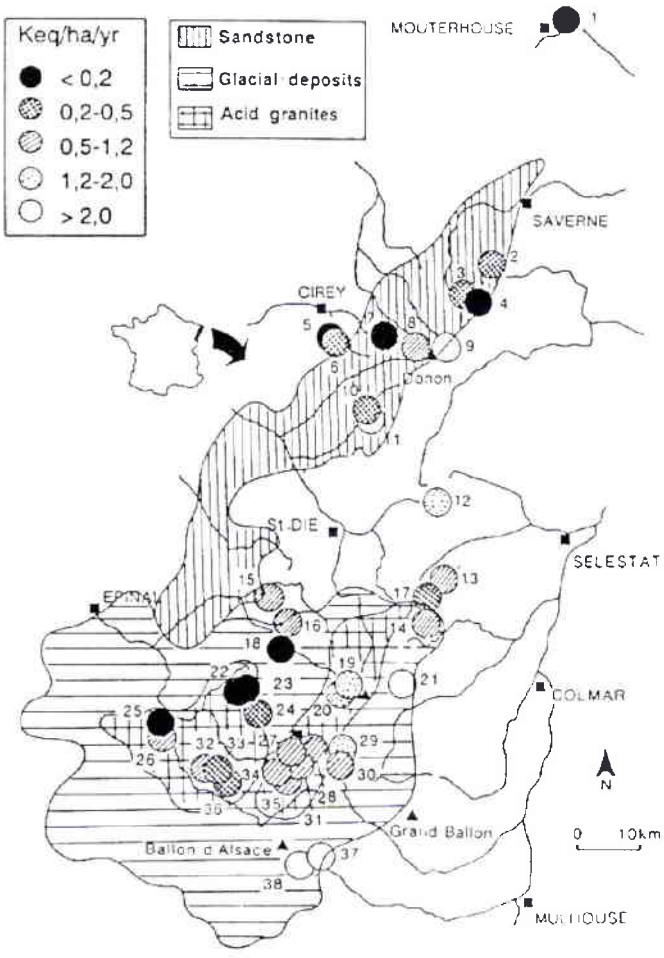
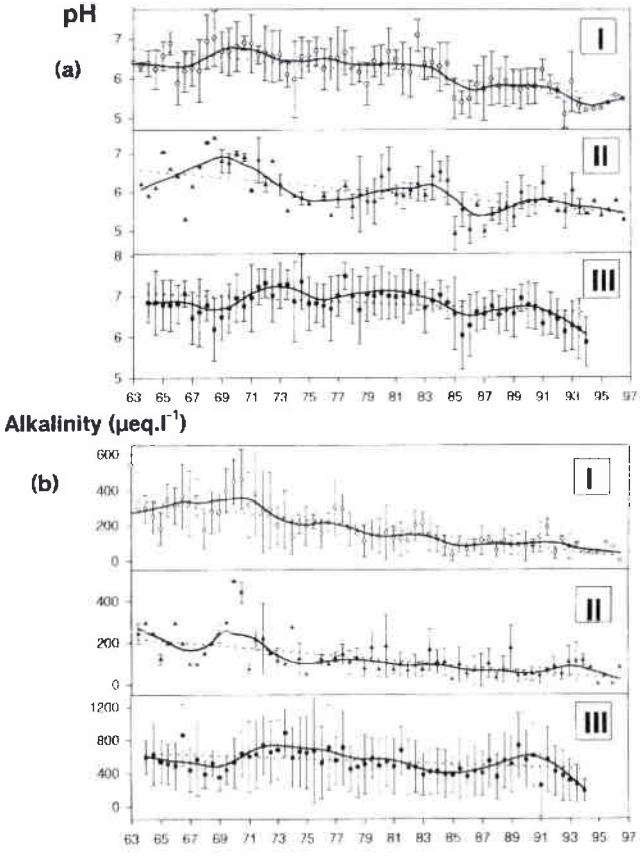


Figure 14 : Carte du massif vosgien représentant les charges critiques d'acidité pour 38 bassins versants et les zones géologiques correspondantes (d'après Party *et al.*, 1995).



Figures 15a,b : Evolution à long terme du pH et de l'alcalinité de 26 sources drainant 3 types de grès différents I. grès siliceux (n=10).II. grès siliceux et conglomérats (n=7). III. Grès argileux (n=9) (d'après Probst *et al.*, 1999).

Tableau 3 : Distribution du pH des sources (n = 220) selon le type de roche et des ruisseaux (n = 150) du côté Ouest des Vosges, échantillonnés au cours de l'année 1992 (d'après Probst *et al.*, 1999).

Region		Selected set	pH in 1992				
			< 5.0	5.0–5.6	5.6–6.2	6.2–6.8	> 6.8
Springwaters							
Sandstones	n	162	2	31	65	38	26
	%	*30*	1	19	40	24	16
Acid Granites	n	58	0	15	19	17	7
	%	*10*	-	26	33	29	12
Total	n	220	2	46	84	55	33
	%	*40*	1	21	38	25	15
Streamwaters							
Total	n	150	9	25	42	62	13
	%	*31*	6	16	28	41	9

A la demande du Conseil général des Vosges, Guérold *et al.* à l'automne 1995 analysent la composition chimique à l'étiage de 394 ruisseaux répartis dans le département des Vosges, choisis en fonction de leur caractéristiques géologiques prédisposant à un processus d'acidification anthropique (Guérold *et al.*, 1997). Leur rapport dresse un bilan encore plus alarmant de l'étendue de l'acidification. Les figures 16 et 17 ci-contre représentent respectivement le pH et l'ANC des 394 ruisseaux vosgiens échantillonnés sur le massif vosgien en période d'étiage, c'est à dire lorsque les conditions chimiques sont les plus optimistes du point de vue de l'acidité.

75 % des ruisseaux présentent un pH ≤ 6,5 et 50 % un pH ≤ 5,5. Pas moins de 15 % des ruisseaux affichent un pH exceptionnel ≤ 4,75 ! Le pouvoir tampon, également mesuré au cours de cette étude s'est révélé être nul pour 35 % des cours d'eau et inférieur ou égal à 150 μEq. L^{-1} pour 85 % d'entre eux, valeur généralement considérée comme seuil en dessous de laquelle les processus d'acidification peuvent apparaître. Lors de cette même étude, Guérold *et al.* réalisent un suivi temporel de l'acidification sur 60 de ces sites. Ils notent alors de grandes variations entre les mesures à l'étiage et en période de crues. Ainsi, certains cours d'eau caractérisés par des pH et un pouvoir tampon non acides à l'étiage peuvent temporairement s'acidifier, en particulier lors d'épisodes hydrométéorologiques tels que la fonte des neiges ou consécutivement à de fortes précipitations suivant une période anticyclonique. Cette variation temporelle de l'acidité (stress acide) avait déjà été observée par Massabuau *et al.* (1987) et Guérold (1992) sur un petit bassin versant granitique des Vosges du Sud (Bassin du Rouge Rupt).

L'acidification chronique ou aiguë (stress acides) des eaux s'accompagne généralement de fortes augmentations de la concentration en aluminium supérieures à 200μg.L^{-1} (Massabuau *et al.*, 1987 ; Probst *et al.*,1990b ; Clavéri *et al.*,1993 , 1995), mobilisé par les sols acidifiés et désaturés en cations basiques (Boudot *et al.*, 1994 , 1995 , 2000). L'acidification des eaux, fortement dépendante de l'acidification des sols se traduit également dans les Vosges par une diminution des cations basiques majeurs comme le calcium Ca^{2+} et le magnésium Mg^{2+} qui peuvent atteindre des concentrations inférieures à 1 mg. L^{-1} (Guérold, 1992, 1999 ; Guérold *et al.*, 1997).

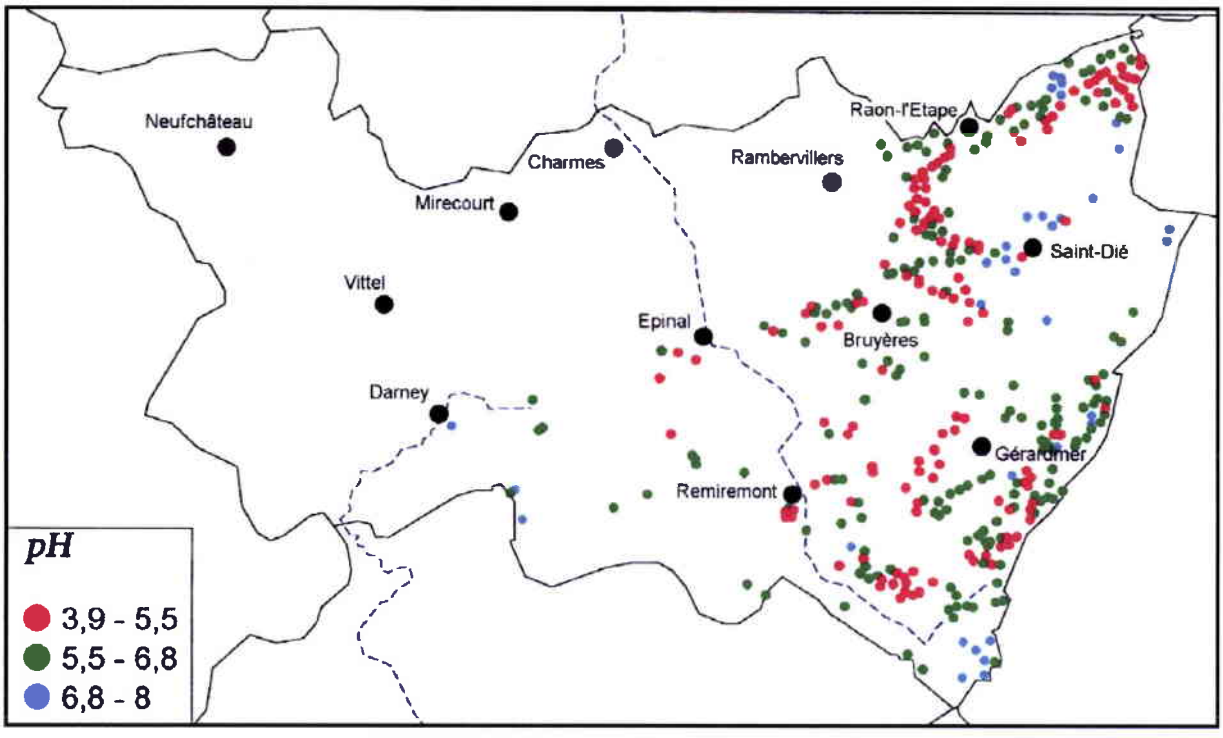


Figure 16 : Gamme de pH des 394 ruisseaux échantillonnés dans le département des Vosges à l'étiage automnal en 1995 (d'après Guérold *et al.*, 1997).

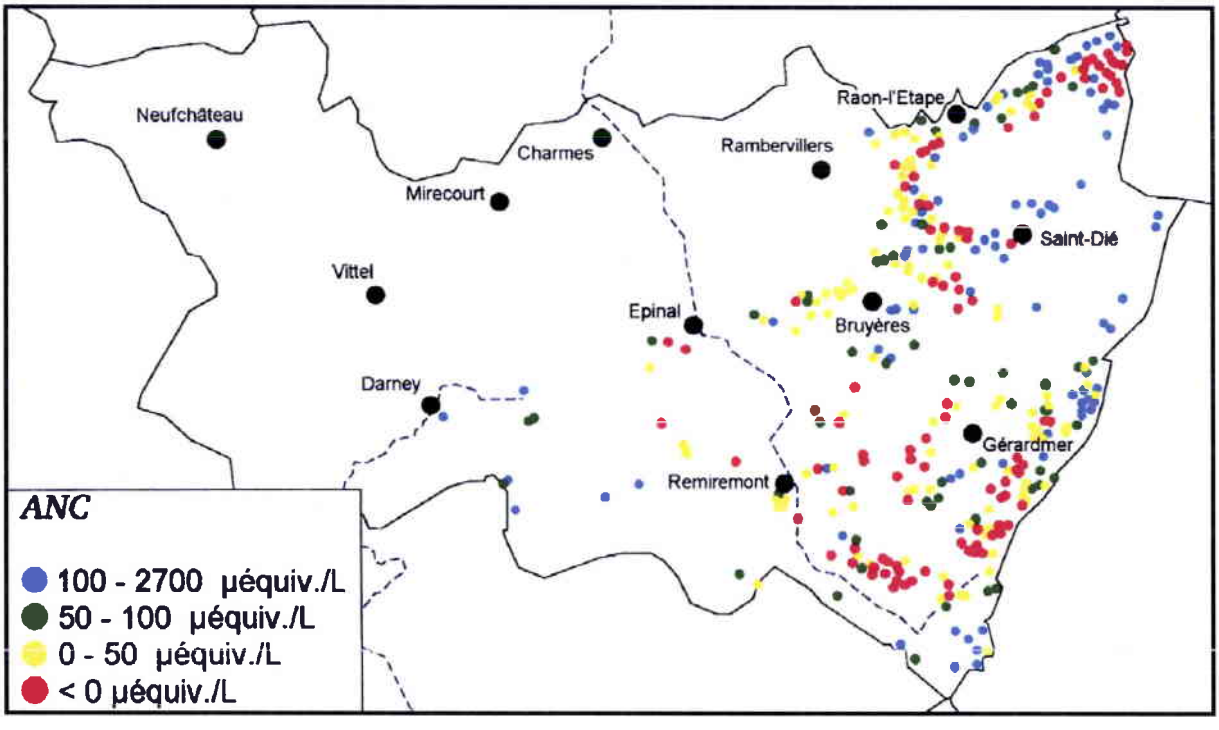


Figure 17 : Gamme d'A.N.C des 394 ruisseaux échantillonnés dans le département des Vosges à l'étiage automnal en 1995 (d'après Guérold *et al.*, 1997).

II.2.3.2 Evolution et distinction de 3 zones

Suite aux réductions récentes des émissions de gaz à effets acidifiants (principalement les SO_2), les nombreuses études réalisées sur la régression attendue du phénomène d'acidification, ont montré des réponses variées des écosystèmes aquatiques à travers le monde (voir Partie I). Qu'en est-il précisément dans les Vosges ?

Si les retombées atmosphériques d'agents acides se sont fait sentir surtout au niveau des sulfates (SO_4^{2-}) (voir paragraphe II. 2.2.2), la restauration tant attendue de la qualité chimique des cours d'eau des Vosges est plutôt mitigée. En effet, bien que Probst *et al.* (1995) et Guérold (1999) notent une réduction significative des sulfates et une stabilisation voire une légère récupération du pH et du pouvoir tampon (ANC), leur inquiétude provient de la diminution continue des cations basiques majeurs Ca^{2+} et Mg^{2+} et en conséquence de la conductivité. Cette perte s'explique en partie par les réductions des poussières alcalines en même temps que les rejets polluants et par l'épuisement des réserves de ces cations dans les sols. En effet, les figures 17 et 18, tirées des données du réseau RENECOFOR montrent la diminution continue des stocks de calcium et de magnésium dans les sols dans les deux stations dans les régions d'Abreschviller et de Guebviller.

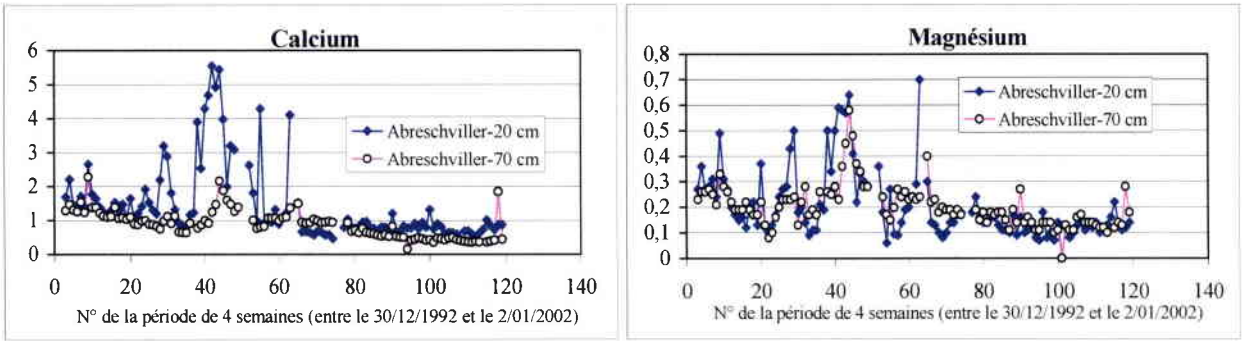


Figure 18 : Evolution de 1993 à 2001 des concentrations en calcium et en Magnésium ($mg.L^{-1}$) dans les solutions du sol à 20 et 70 cm de profondeur à **Abreschviller** dans le massif des Vosges. L'axe X donne des numéros de périodes. Chaque période dure 4 semaines (première période n°3=30/12/1992-27/01/1993 ; dernière période 119=5/12/2001-2/1/2002)

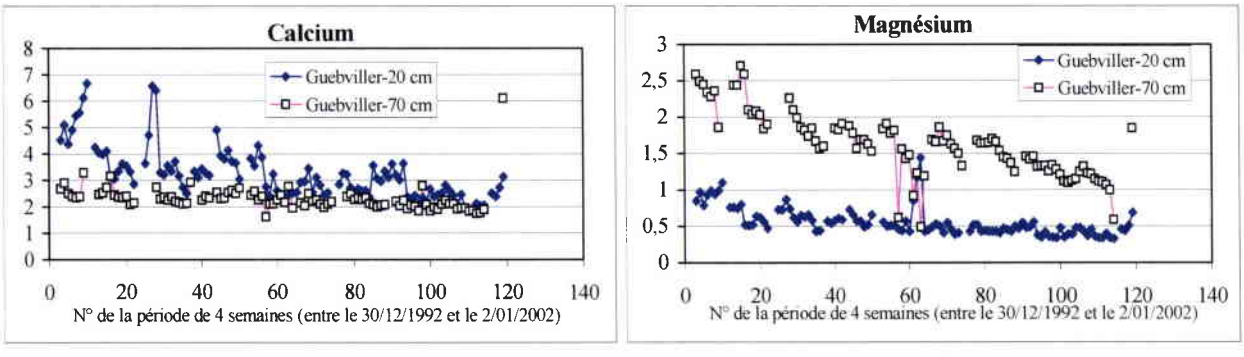


Figure 19 : Evolution de 1993 à 2001 des concentrations en calcium et en Magnésium ($mg.L^{-1}$) dans les solutions du sol à 20 et 70 cm de profondeur à **Guebviller** dans le massif des Vosges. L'axe X donne des numéros de périodes. Chaque période dure 4 semaines (première période n°3=30/12/1992-27/01/1993 ; dernière période 119=5/12/2001-2/1/2002). (Données de ULRICH E., réseau RENECOFOR)

2 0 2 4 Kilomètres

N
W E
S

Station HR # Station BI

Station MR # Station GC

Station BR # Station RR

Figure 20 : Situation géographique des 6 stations d'étude dans le massif des Vosges

Cette déminéralisation semble être accrue dans la zone granitique des Vosges où les sources et les ruisseaux souffrent déjà d'une très faible minéralisation. En effet, d'après Thiébaut *et al.* (2003), les ruisseaux du massif vosgien peuvent se différencier en trois groupes selon leurs caractéristiques chimiques notamment au niveau de la minéralisation (conductivité) et du taux de sulfates. Ces trois groupes correspondent à trois zones du massif, les Vosges du Nord, les Vosges du Sud et le massif du Donon possédant des caractéristiques générales (géologiques, pédologiques, climatiques, altitude) différentes.

Les ruisseaux des Vosges du Nord sur grès argileux possèdent les taux les plus élevés de sulfate et de minéralisation, les ruisseaux des Vosges du Sud sur granite, les valeurs les plus faibles et le massif du Donon sur grès pauvres en cations basiques, des valeurs intermédiaires.

L'étendue de l'acidification dans le massif vosgien est préoccupante. C'est la seule région de France reconnue comme étant majoritairement affectée par l'acidification. Un grand nombre de bassins versants, bien qu'encore préservés des activités anthropiques, sont touchés avec toutes les conséquences que cela peut engendrer sur la biodiversité, l'économie locale et la santé publique. Les récentes études sur l'évolution du phénomène ne sont pas très rassurantes et malgré les dispositions prises au niveau international, le cas du massif vosgien ne semble pas pour l'instant évoluer vers une amélioration spontanée.

II. 3 Les sites d'étude

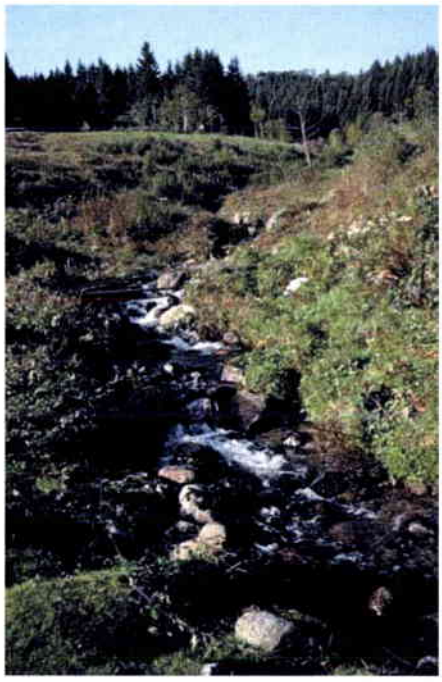
II.3. 1 Caractérisation Physique

II.3.1.1 Localisation

L'ensemble de notre étude a été réalisé dans 6 stations localisées sur 6 cours d'eau des Vosges du Sud. La situation géographique des stations est présentée figure 20 ci contre. Les cours d'eau appartiennent à deux bassins versants distants d'environ 6 km..

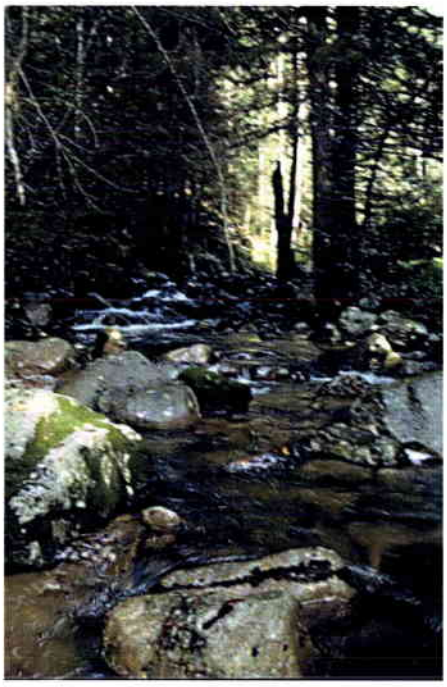
- le bassin versant du Rouge Rupt comprenant le ruisseau du **Rouge Rupt** (station **RR**), le ruisseau du **Grand Clos** (station **GC**) et le ruisseau du **Bihay** (station **BI**).

- le bassin versant du Haut Rupt comprenant le ruisseau du **Haut Rupt** (station **HR**), du **Moyen Rupt** (station **MR**) et du **Bas Rupt** (station **BR**).



Station du Bihay

Station du Grand-Clos



Station du Rouge Rupt

Station du Haut Rupt

Station du Moyen Rupt

Station du Bas Rupt

Figure 21 : Photographie des 6 stations d'étude : Bihay, Grand-clos, Rouge Rupt du bassin versant du Rouge Rupt et Haut Rupt, Moyen Rupt et Bas Rupt du bassin versant du Haut Rupt.

Une représentation photographique de chaque station est exposée figure 21 ci-contre alors que leurs principales caractéristiques physiques sont résumées dans le tableau 4 suivant.

Tableau 4 : Caractéristiques physiques principales des 6 stations d'étude.

Code	RR	GC	BI	BR	MR	HR
Station	Rouge Rupt	Grand Clos	Bihay	Bas Rupt	Moyen Rupt	Haut Rupt
Latitude N	47°58'28"	47°58'47"	47°58'50"	48°02'17"	48°02'24"	48°02'41"
Longitude E	6°53'19"	6°52'35"	6°52'32"	6°52'54"	6°52'55"	6°53'37"
Ordre	2	1	1	1	1	2
Pente %	9,9	20,8	21,1	10,8	10	13,2
Altitude (m)	675	650	660	845	850	855
Distance à la source (m)	4300	1850	1800	880	1000	1100
Largeur (min-max) (m)	3,0 - 5,5	1,4 - 2,6	1,3 - 2,5	1,0 - 1,7	1,0 - 1,8	1,2 - 3,3
Profondeur moyenne (m)	0,65	0,4	0,45	0,4	0,45	0,55
Végétation riveraine dominante	*Abies alba* *Fagus sylvatica*	*Abies alba* Friche	Prairie *Abies alba*	*Abies alba* *Fagus sylvatica*	*Abies alba* *Fagus sylvatica*	*Abies alba* *Fagus sylvatica*

Note : Dans la suite du manuscrit, les stations seront désormais nommées par le code station.

Les caractéristiques physiques des 6 stations sont relativement proches tant sur le plan morphologique que sur celui des conditions environnementales.
Les stations ont été choisies d'après les connaissances déjà acquises lors d'études précédentes sur leur état d'acidification (Guérold, 1992 ; Dangles, 2000). Toutes les stations sont situées en tête de bassin, en amont de toute perturbation anthropique directe. Seule l'exploitation forestière est présente mais elle ne semble pas avoir d'effets remarquables à l'amont de nos stations (pas de coupes à blancs, stockage du bois). La violente tempête de décembre 1999 n'a pas non plus modifié gravement l'environnement forestier des bassins versants des cours d'eau étudiés.

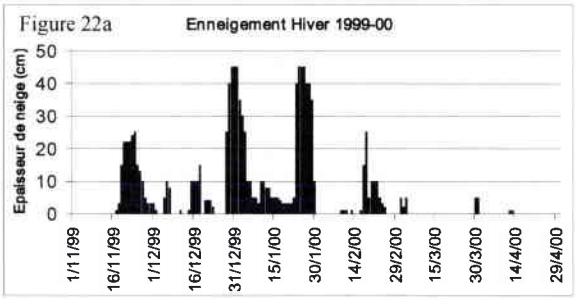
II.3.1.2 Géologie et pédologie

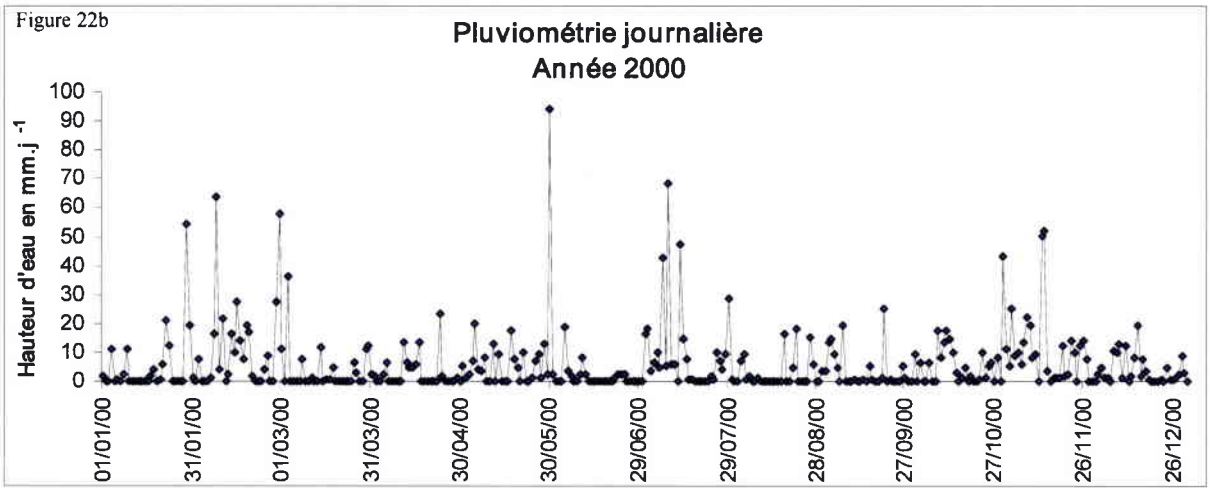
L'ensemble des 6 cours d'eau draine un substratum granitique. Toutefois, si on regarde de plus près la composition du substratum granitique, on s'aperçoit qu'il présente des variations spatiales dans sa composition minéralogique, surtout relativement à la teneur en SiO_2 et en minéraux renfermant des cations basiques MgO et CaO. On distingue alors différents types de granite présentant des sensibilités variables à l'acidité (Mansuy, 1992).

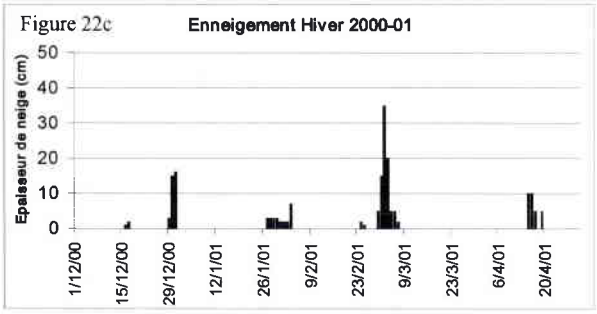
i. Le Bassin versant du Rouge Rupt

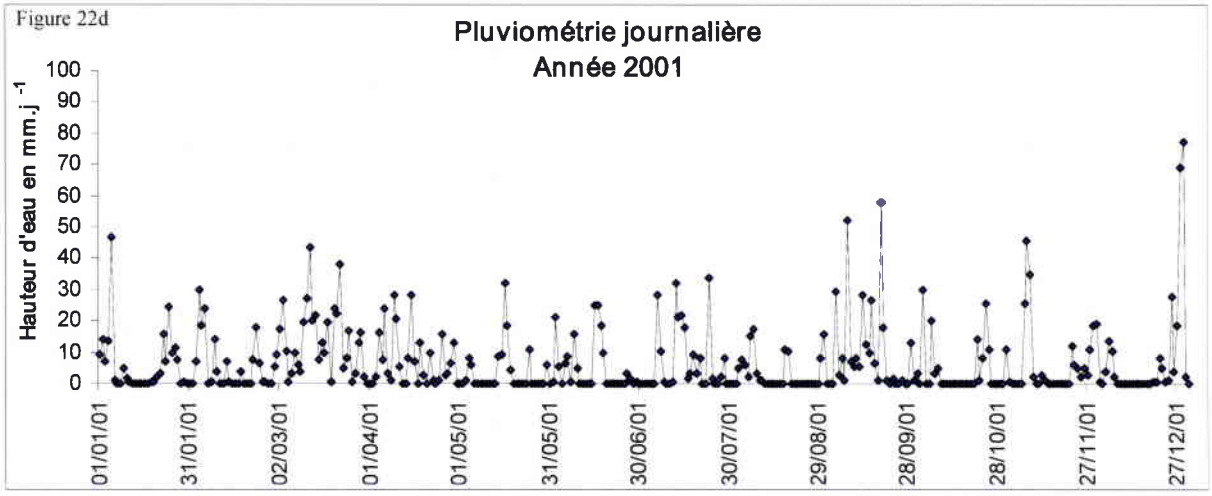
Le bassin versant du Rouge Rupt présente 4 types de granites à la composition minéralogique différente (Mansuy, 1992). Chacun des 3 cours d'eau choisis dans ce bassin draine un type de granite différent.

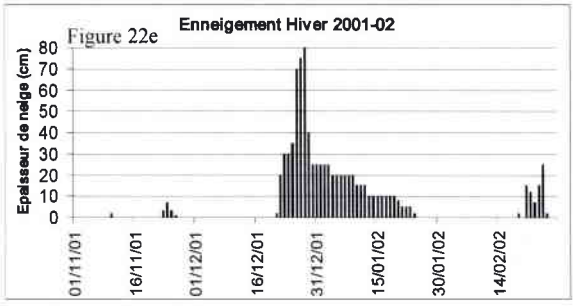
- le ruisseau du Rouge Rupt est situé à la fois sur les granites du Ventron et du Bramont. Ce sont des granites dits « acides » car ils présentent des teneurs relativement faibles











Figures 22a,b,c,d,e: Enneigement (hiver 1999-00a, 2000-01c, 2001-02e) et pluviométrie (année 2000b et 2001d) journaliers à la station météorologique de Gérardmer.

en minéraux du type CaO (de 0,26 à 1,16%) et MgO de (0,59 à 1,35 %) pour des teneurs fortes en SiO2 (≈ 70%)

- le ruisseau du Grand Clos se situe sur le granite du Valtin, lui aussi de type « acide » car également très faible en minéraux du type CaO (0,49%) et MgO (0,29 %).
- le ruisseau du Bihay à l'inverse, est situé sur le « granite des crêtes » qui présente les caractéristiques minéralogiques les plus « basiques » grâce notamment à des teneurs en CaO et MgO supérieures (respectivement de 3,62 et 5,33 %).

ii. Le Bassin versant du Haut Rupt

Le bassin versant du Haut Rupt présente principalement 2 types de granite, l'un commun avec le bassin versant du Rouge Rupt à savoir le granite des crêtes, et l'autre propre à ce bassin : le granite de Gérardmer.

- les ruisseaux du Bas Rupt et du Moyen Rupt coulent sur le « granite de Gérardmer ». Ce granite est très siliceux (24 à 29 % de quartz) mais contient peu de CaO (0,7 à 1,4 %).
- le ruisseau du Haut Rupt est situé également sur le granite de Gérardmer au niveau de notre station, mais toute sa partie amont se retrouve sur le "granite des crêtes", plus riches en CaO et MgO.

Les sols de ces 2 bassins versants varient du type podzolique sur les granites les plus acides (granite du Ventron et granite de Gérardmer) aux sols bruns acides sur le granite des crêtes.

II.3.1.3 Pluviométrie

Les quantités journalières des précipitations pluvieuses et neigeuses ainsi que des mesures journalières de l'épaisseur du manteau neigeux ont été relevées dans deux stations météorologiques du réseau de METEO France situées à proximité des sites d'étude :

- Station Gérardmer, à proximité du bassin versant du Haut Rupt (3 km).
- Station La Bresse, à proximité du bassin versant du Rouge Rupt (3 km).

Les données ont été recueillies sur les deux années consécutives 2000 et 2001. Les mesures étant très proches dans les deux stations au cours des deux années, seules les données de la station Gérardmer (les plus complètes) sont présentées figures 22 ci-contre.
La pluviométrie annuelle est relativement importante sur les sites d'étude et dépasse les 2000 mm. L'année 2000 (figure 22b) cumule 2100 mm et l'année 2001 (figure 22d) cumule 2400 mm de hauteur d'eau. Les précipitations de l'année 2001 sont plus importantes mais mieux réparties dans l'année. L'année 2001 est marquée par des pluies abondantes au printemps et à l'automne et par des épisodes pluvieux ponctuels orageux au printemps et en été, notamment les 30/05/00, 9/07/00 et 13/07/00.

Figures 23a,b,c,d: Évolution des profondeurs relatives mesurées dans les stations BI, RR, HR et BR du 1/2/2000 au 6/1/2002

Figure 23a

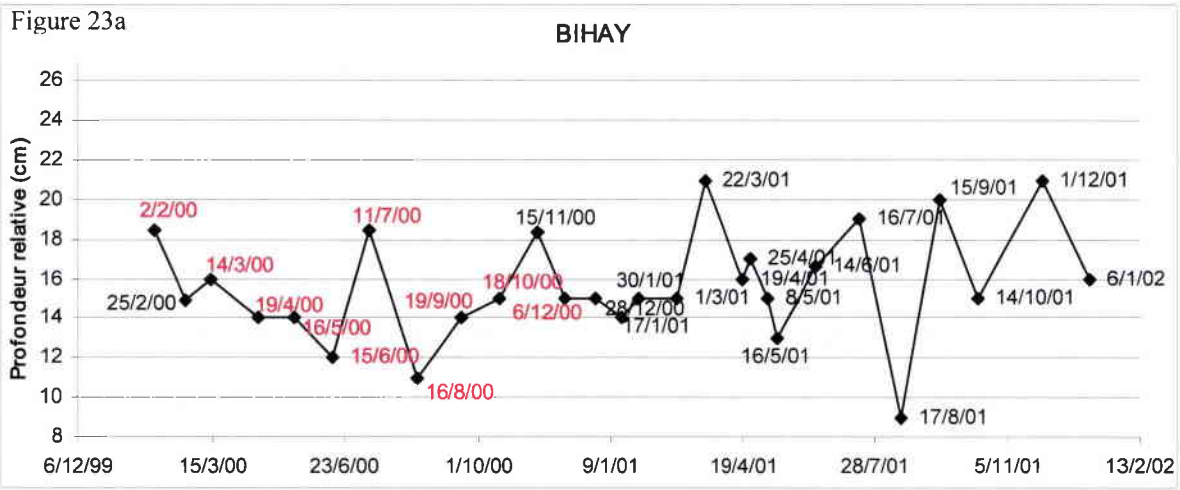


Figure 23b

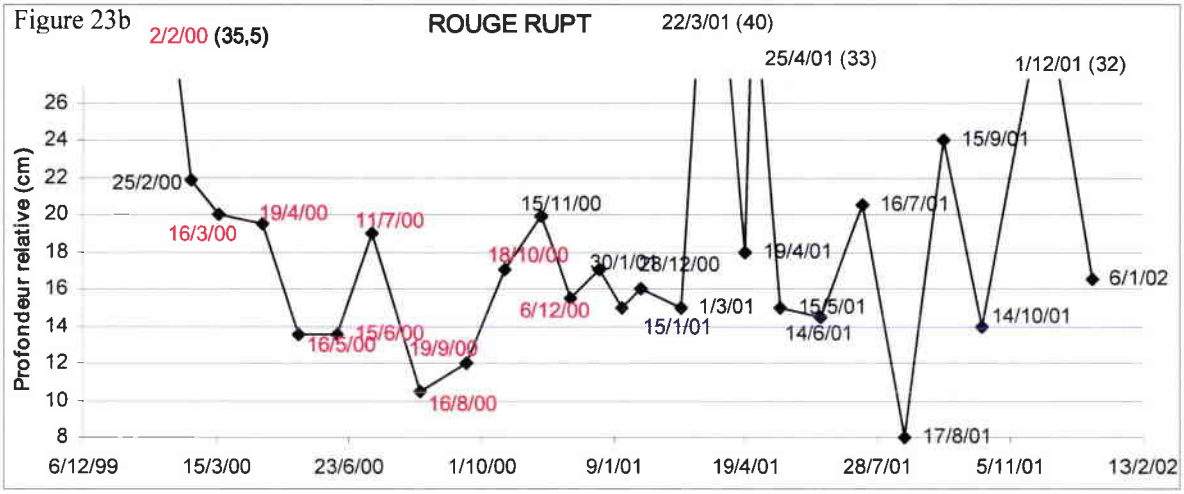


Figure 23c

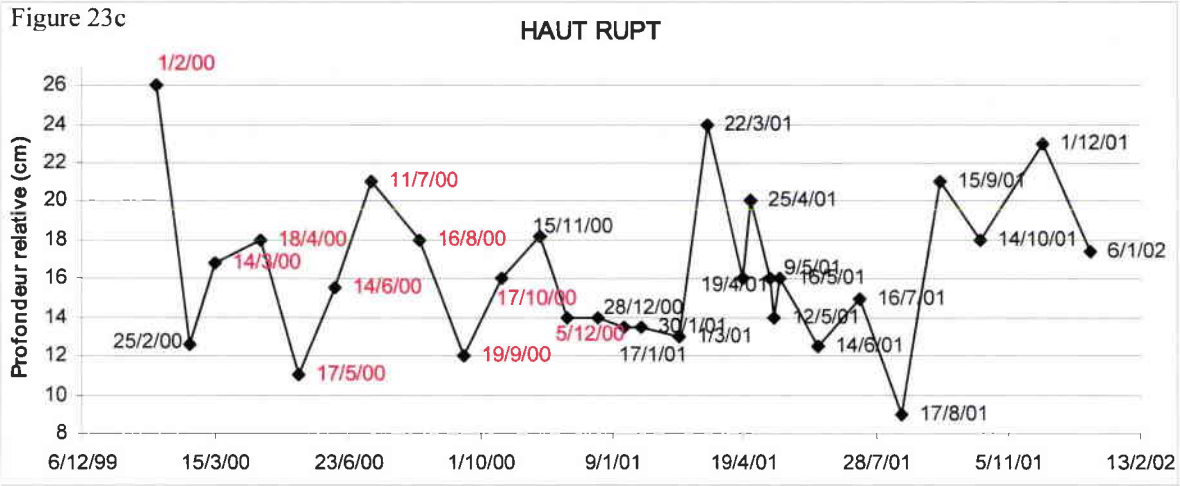
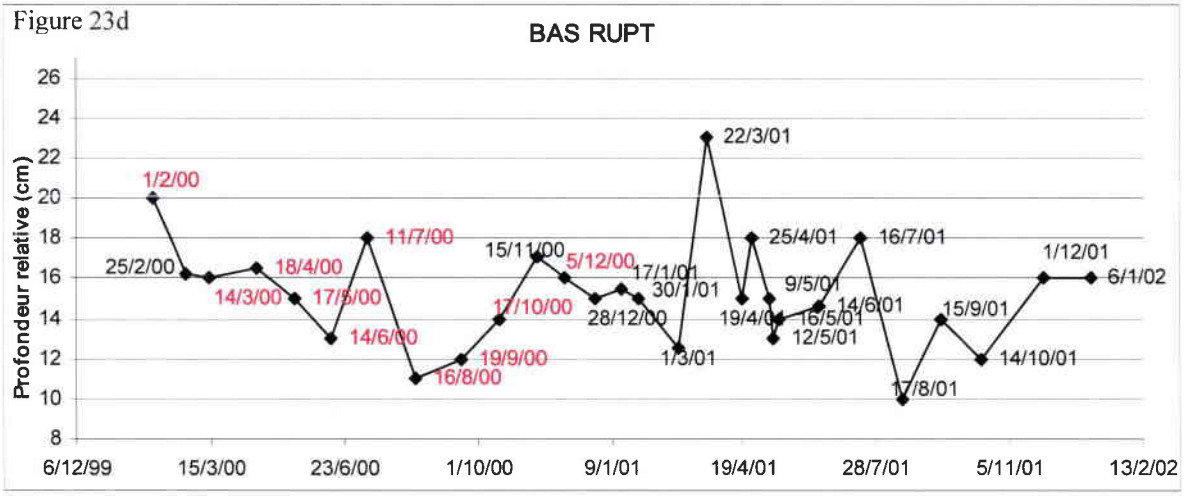


Figure 23d



L'enneigement est important durant l'hiver 99-00 (figure 22a) avec 96 jours de neige pour seulement 33 l'hiver suivant (figure 22c) et 59 pour l'hiver 2001-02 (figure 22e).
On note en général que le manteau neigeux ne reste jamais épais très longtemps et que la fonte est en général très brutale notamment durant l'hiver 1999-00. Le manteau passe par exemple d'une épaisseur de 45 cm à 10 cm de neige en 4 jours du 1/01/00 au 5/01/00 et de 40 cm à 0 cm du 28/01/00 au 31/01/00. Ces fontes importantes se produisent lors d'un redoux accompagné de fortes précipitations pluvieuses. Ces évènements peuvent avoir des conséquences importantes sur le régime hydrologique des cours d'eau de tête de bassin étudiés en provoquant des crues brutales et de forte intensité.

II.3.1.4 Régime Hydrologique

Les variations du régime hydrologique peuvent avoir des conséquences très importantes d'une part sur la chimie des ruisseaux et d'autre part sur les communautés de macroinvertébrés benthiques. Il nous paraissait donc indispensable de disposer d'indications sur le régime hydrologique des cours d'eau étudiés. Ne disposant pas de mesures de débit sur ces têtes de bassin, nous avons procédé à des mesures de la hauteur d'eau sur des repères naturels (aplomb de blocs, dalles). Ces données, sans permettre une étude poussée du débit, permettent d'apporter une information sur les variations des niveaux d'eau lors des échantillonnages d'eau et de macroinvertébrés.

Pour chaque bassin versant, les hauteurs d'eau de deux stations sur trois (un ruisseau d'ordre 1 et un ruisseau d'ordre 2) sont présentées ci-contre figures 23a,b,c,d respectivement pour BI, RR, HR et BR. Les dates de mesure des hauteurs d'eau sont indiquées sur les graphiques.

Le régime hydrologique se caractérise par de nombreuses périodes de hautes eaux, correspondant à la fonte brutale de l'important manteau neigeux surtout en fin d'hiver (2/02/00, 22/03/01 et 25/04/01), à des orages en été (11/7/00, 16/7/01, 15/09/01) ou encore à des épisodes pluvieux importants comme les 15/11/00 et 1/12/01. A l'inverse, les périodes d'étiage sont remarquables surtout au mois d'août (16/08/00 et 17/8/01).

Les variations des niveaux d'eau sont relativement synchrones entre les ruisseaux, même si les réponses aux différents épisodes météorologiques ne sont pas forcément d'égale intensité entre eux. C'est le cas par exemple du ruisseau du Rouge Rupt et de l'importance des périodes de fonte des neiges (2/02/00 et 22/03/01 et 25/04/01) par rapport aux épisodes pluvieux (orages les 11/07/00 et 15/09/01) dans la magnitude des crues.

II.3.1.5 Régime thermique

Les régimes thermiques des ruisseaux Rouge Rupt, Bihay et Moyen Rupt ont été déterminés par mesure en continu (1 mesure / heure) de la température de l'eau sur un cycle annuel du 20/04/2001 au 20/04/2002. Les mesures ont été réalisées à partir de thermomètres « mouchards » (Stowaway Tidbit TBI 32-05+37, Prosensor). Les régimes thermiques des 3 autres ruisseaux Grand Clos, Bas Rupt et Haut Rupt ont été déterminés par rétrocalcul (tableau 5) à partir des mesures contrôles réalisées ponctuellement sur l'année dans l'ensemble des 6 ruisseaux (boîtier WTW).

Tableau 5 : Modalités de rétrocalcul du régime thermique pour les ruisseaux Grand Clos, Bas Rupt et Haut Rupt.

Ruisseau	Rétrocalcul à partir de	N valeurs	r^2 rétrocalcul
Grand Clos	Bihay	16	0,983
Bas Rupt	Moyen Rupt	19	0,994
Haut Rupt	Moyen Rupt	20	0,980

Les caractéristiques générales du régime thermique des 6 stations d'étude calculées sur la période 20/04/01 à 20/04/02 sont présentées dans le tableau 6 suivant.

Tableau 6 : Caractéristiques générales du régime thermique des 6 stations d'étude.

	BI	GC	RR	HR	MR	BR
T°C moyenne	8,07	7,00	7,03	6,40	6,65	6,41
T°C max enregistrée	19,81	17,19	17,90	16,63	15,9	16,51
T°C min enregistrée	0,06	0,05	-0,12	-1,11	-0,14	-1,00
Degrés jours cumulés total (°C)	2951	2561	2573	2340	2431	2345

Les 3 stations du bassin versant du Haut Rupt sont très proches du point de vue des caractéristiques générales de leur régime thermique. La station MR présente toutefois les amplitudes thermiques les moins fortes et une température moyenne légèrement plus élevée.
Les caractéristiques du régime thermique de GC et de RR sont proches et comparables à celles des stations du bassin versant du Haut Rupt bien que ces dernières soient légèrement plus faibles en raison de leur altitude en moyenne plus élevée.
La station BI est légèrement différente avec des températures globalement plus élevées (1,37 °C en moyenne) entraînant par conséquent un total annuel de degrés jours cumulés plus proches des 3000°C que des 2500 °C qui constitue la moyenne pour les autres stations.

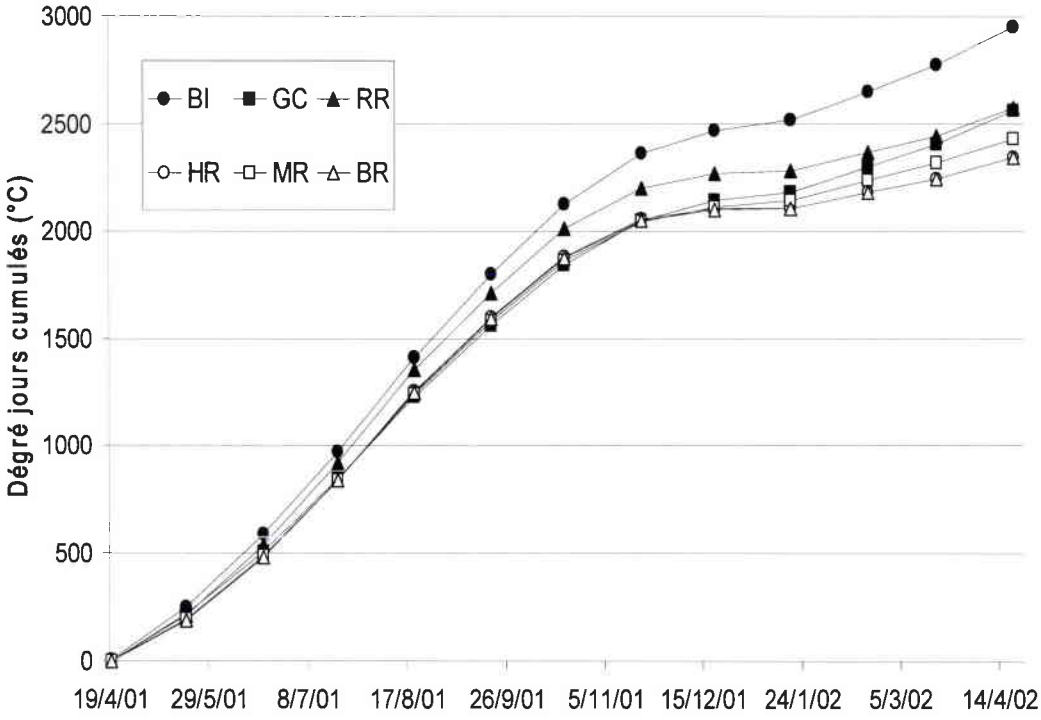


Figure 24 : Evolution des températures de l'eau en degrés jours cumulés dans les 6 stations d'étude du 20/04/01 au 20/04/02.

Le régime thermique des 6 stations (figure 24) se caractérise par une augmentation régulière des degrés jours cumulés d'avril à octobre puis par un fléchissement en hiver de novembre à février avant l'amorce d'une nouvelle augmentation printanière à partir de mars. Les 6 stations présentent une augmentation de degrés jours cumulés globalement similaire. La station BI présente toutefois l'augmentation la plus forte traduisant des températures globalement plus élevées, notamment en hiver où l'écart s'accroît plus fortement et où le fléchissement de la courbe est moins net que pour les autres ruisseaux.

Les 6 stations, bien qu'appartenant à deux bassins versants distincts, présentent des caractéristiques physiques relativement proches. Exemptes de toutes activités anthropiques, elles sont toutes situées dans la zone épirhitral en tête de bassin versant forestier. Toutefois, les variations à très faible échelle dans la mosaïque géologique du massif vosgien sont susceptibles d'entraîner des différences de sensibilité au processus d'acidification au sein des 6 stations d'étude.

II.3.2 Caractérisation Chimique

II.3.2.1 Méthodologie

De février 2000 à janvier 2002, des prélèvements d'eau pour l'analyse chimique ont été effectués à 32 reprises dans chacune des 6 stations étudiées.

Chaque échantillon d'eau a été prélevé dans un flacon de 500 ml en polyéthylène préalablement nettoyé au laboratoire avec de l'eau déminéralisée acidifiée, rincé une première fois avec de l'eau nanopure au laboratoire puis avec de l'eau du ruisseau *in situ*. L'échantillonnage s'est effectué dans le courant principal du ruisseau, face au courant en s'assurant qu'aucune bulle d'air ne subsiste dans le flacon afin d'éviter les échanges air-eau susceptibles de modifier les caractéristiques chimiques de l'eau du flacon (pH notamment).
Les échantillons ont été ensuite ramenés au laboratoire en glacières puis placés en chambre froide (4°C à l'obscurité). Dans les 48 heures suivant le prélèvement, l'ensemble des analyses chimiques à l'exception de l'aluminium et des cations a été réalisé au laboratoire. La méthodologie de chaque analyse est synthétisée dans le tableau 7.

L'oxygène dissous a également fait l'objet de mesures lors de chaque campagne d'échantillonnage. Toutefois, les concentrations sont toujours très élevées et à saturation (100%) du fait de l'important brassage des eaux dans ces milieux torrenticoles. Ce paramètre, loin d'être négligeable ne peut toutefois pas constituer un facteur limitant pour la distribution de la faune dans nos stations.

Remarque : Les premières analyses de pH et conductivité ont été également mesurées sur le terrain (boîtier WTW) afin de contrôler la validité des mesures réalisées en laboratoire. La mesure du pH et de la conductivité *in situ* étant très longue et délicate (étalonnage), l'analyse en laboratoire a donc ensuite été préférée.

Tableau 7 : Méthodologie utilisée pour l'analyse en laboratoire des différents paramètres chimiques des échantillons d'eau.

Paramètre	Unité	Pré traitement	Méthodologie / *Appareillage de mesures*
pH	-	-	*Microprocessor pH meter 3000 WTW*
A.N.C	$\mu eq.L^{-1}$	-	Titration de Gran
Conductivité $_{20°C}$	$\mu S.cm^{-1}$	-	*Conductometer E518 Methrohm Herisan*
Cl^-	$mg.L^{-1}$	-	Chromatographie ionique *DIONEX 1500i colonne AS4A SC*
NO_3^-	$mg.L^{-1}$	-	Chromatographie ionique *DIONEX 1500i colonne AS4A SC*
SO_4^{2-}	$mg.L^{-1}$	-	Chromatographie ionique *DIONEX 1500i colonne AS4A SC*
Ca^{2+}	$mg.L^{-1}$	Acidification à 0,2% (HNO_3 Normapur) + Lanthane (La) à 2%	Spectro. Abs. Atom. en flamme *Perkin Elmer Aanalyst 100*
Mg^{2+}	$mg.L^{-1}$	Acidification à 0,2% (HNO_3 Normapur) + Lanthane (La) à 2%	Spectro. Abs. Atom. en flamme *Perkin Elmer Aanalyst 100*
Na^+	$mg.L^{-1}$	Acidification à 0,2% (HNO_3 Normapur) + Lanthane (La) à 2%	Spectro. Abs. Atom. en flamme *Perkin Elmer Aanalyst 100*
K^+	$mg.L^{-1}$	Acidification à 0,2% (HNO_3 Normapur) + Lanthane (La) à 2%	Spectro. Abs. Atom. en flamme *Perkin Elmer Aanalyst 100*
Al $_{total}$	$\mu g.L^{-1}$	Acidification à 0,2% (HNO_3 Normapur)	Spectro. Abs. Atom. à four graphite *Varian SPECTRAA 300 GTA 96*

Tableau 8 : Valeurs moyennes (n=32) des paramètres chimiques des 6 stations d'étude mesurées entre février 2000 et janvier 2002.

Bassin versant	Rouge Rupt			Haut Rupt		
Station	BI	GC	RR	HR	MR	BR
pH	6,49	5,76	5,15	6,23	5,79	4,98
Conductivité $_{25°C}$ ($\mu S.cm^{-1}$)	36,3	17,0	13,8	22,3	17,3	16,1
A.N.C ($\mu eq.L^{-1}$)	134,5	22,4	1,4	92,0	28,0	-3,0
Al total ($\mu g.L^{-1}$)	69	105	235	138	181	271
Ca^{2+} ($mg.L^{-1}$)	2,79	1,17	0,71	1,63	1,19	0,86
Mg^{2+} ($mg.L^{-1}$)	1,07	0,39	0,18	0,78	0,49	0,37
Na^+ ($mg.L^{-1}$)	2,55	1,05	1,04	1,42	1,09	0,95
K^+ ($mg.L^{-1}$)	0,39	0,29	0,17	0,48	0,24	0,18
NO_3^- ($mg.L^{-1}$)	2,30	1,28	0,80	0,55	0,85	1,03
SO_4^{2-} ($mg.L^{-1}$)	2,77	3,03	2,30	2,27	2,78	2,85
Cl^- ($mg.L^{-1}$)	2,74	0,70	0,65	1,24	0,74	0,74

II.3.2.2 Evolution spatiale des paramètres chimiques

Les valeurs moyennes des différents paramètres chimiques sont données dans le tableau 8.

Une première analyse des valeurs moyennes de pH, A.N.C, conductivité et Aluminium permet de distinguer 3 groupes de cours d'eau de niveau d'acidité différent.

- les stations **BI** et **HR** présentent des valeurs conformes à des ruisseaux « non acides » des Vosges. Les valeurs de pH, bien que légèrement acides, sont typiques des cours d'eau sur granite et supérieures à 6,2. Les valeurs d'ANC et les conductivités sont les plus élevées des 6 ruisseaux.
- les stations **RR** et **BR** à l'inverse présentent des valeurs de pH proches de 5, une conductivité faible < 20 µS.cm-1 et un pouvoir tampon (ANC) quasiment nul pour RR voir déficitaire pour BR. Les concentrations en aluminium sont à l'inverse les plus fortes (>200µg.L^{-1}). Ils présentent toutes les caractéristiques de ruisseaux « acides ».
- les stations **GC** et **MR** présentent des valeurs très proches et intermédiaires de pH (≈ 5,8), conductivité (≈ 17µS.cm^{-1}) et ANC (22,4 et 28,0 µEq.L^{-1} respectivement). Ces 2 stations sont qualifiées de « moyennement acides »

Les valeurs d'aluminium semblent présenter des différences entre bassins versants. En effet, si on observe un net gradient d'aluminium avec le niveau d'acidité global des ruisseaux d'un même bassin versant, les concentrations dans le bassin versant du Haut Rupt sont plus importantes que pour celui du Rouge Rupt. Cette différence s'explique par les variations dans la composition minéralogique du granite de Gérardmer par rapport aux granites du bassin versant du Rouge Rupt.

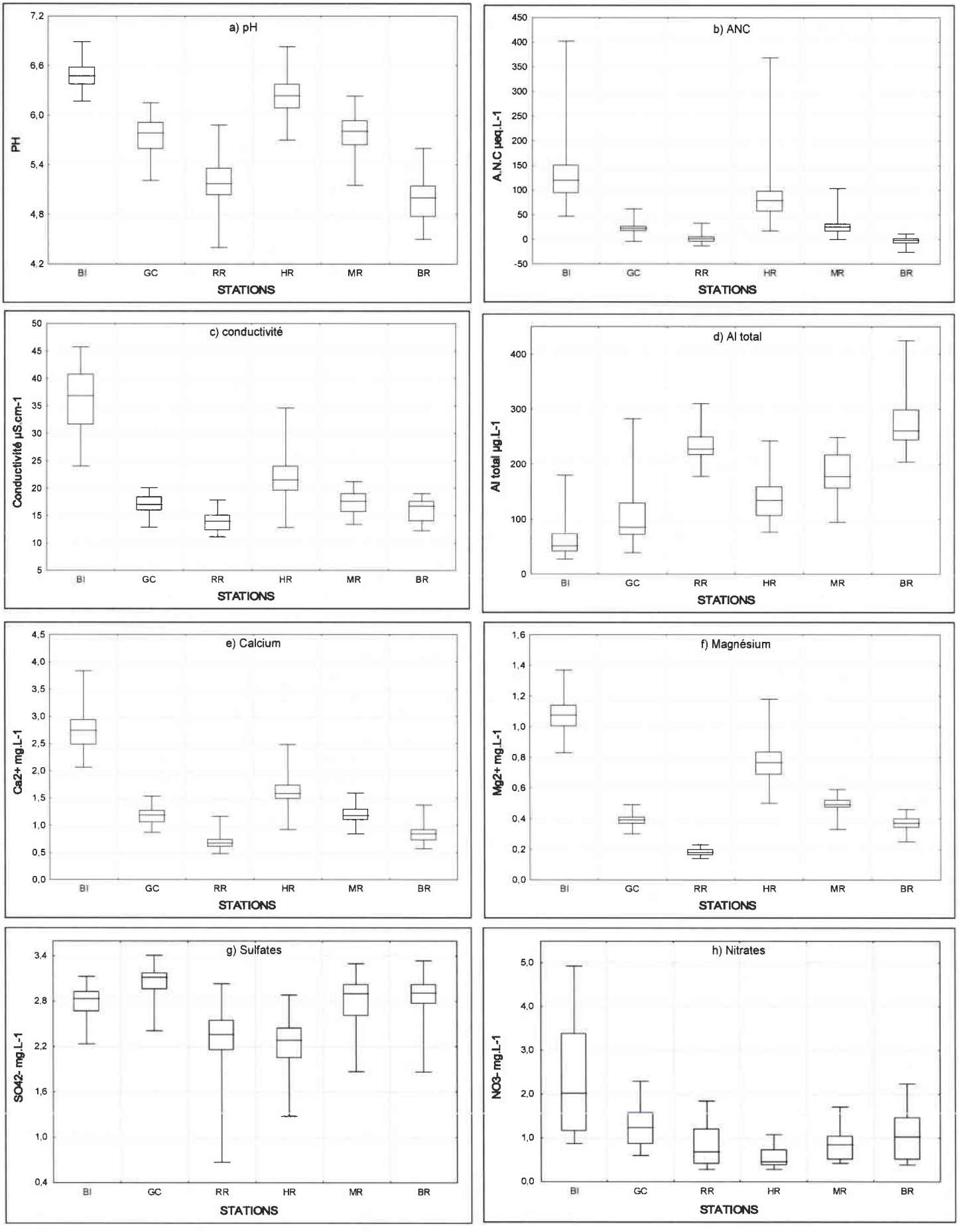
La baisse de la conductivité moyenne avec le niveau d'acidité traduit la diminution des concentrations moyennes en cations (Ca^{2+}, Mg^{2+}, K^{+}, Na^{+}).

Les moyennes des concentrations en nitrates sont relativement faibles dans les 6 cours d'eau, bien que légèrement plus élevées dans la station BI ce que peut traduire son environnement moins forestier en comparaison des autres stations.

Les moyennes des concentrations en SO_4^{2-}, traceurs des retombées atmosphériques acides sont sensiblement comparables entre les 6 cours d'eau (entre 2,27 et 3,03 mg.L^{-1}).

Un graphique de type « boîte à moustaches », réalisé sur l'ensemble des 32 campagnes de mesures nous renseigne sur la variabilité des différents paramètres chimiques des 6 stations étudiées (figures 25). Cette information est importante sachant que l'acidification peut se traduire sous une forme chronique (ruisseau acidifié en permanence) comme sous une forme aiguë, caractérisée par des stress acides ponctuant un chimisme le reste du temps non acide (Gee & Stoner, 1988 ; Tranter *et al.*, 1994 ; Guérold *et al.*, 1997 ; Felten, 2003).

Le pH (figure 25a) présente des amplitudes variant de 1,5 unités au maximum pour la station acide RR à 0,7 unités au minimum pour la station non acide BI. Pour les deux stations acides, RR présente des valeurs extrêmes de pH à la fois les plus élevées (5,9) mais aussi les plus faibles (jusqu'à 4,4) par rapport à BR (5,6 contre 4,5 respectivement). Il est à noter que la



Figures 25a,b,c,d,e,f,g,h: Graphique du type boîte à moustaches représentant les variations des principaux paramètres chimiques dans les 6 stations étudiées. Le rectangle comprend 75 % des valeurs mesurées, les barres représentent les valeurs maximales et minimales et les marques horizontales les valeurs médianes.

station non acide HR présente des valeurs minimales atteignant 5,7 contrairement à la station BI dont le pH ne diminue pas en dessous de 6,2. De fait, la station HR subit ponctuellement des stress acides de faible amplitude.

Le pouvoir tampon (ANC) (figure 25b) varie de façon assez importante dans les stations. Les 2 stations acides présentent des valeurs oscillant principalement entre –30 et +30 $\mu eq.L^{-1}$. Les stations moyennement acides ont des valeurs toujours positives atteignant au maximum 103 $\mu eq.L^{-1}$ dans la station MR pour seulement 62 µeqL-1 dans la station GC. Pour les deux stations non acides, les variations de l'ANC sont assez fortes avec des valeurs pouvant être élevées par rapport à la moyenne (369 $\mu eq.L^{-1}$ pour HR et jusqu'à 402 $\mu eq.L^{-1}$ pour BI). Pour la station HR, parallèlement aux valeurs faibles de pH, la valeur minimale mesurée de l'A.N.C atteint seulement 17,6 $\mu eq.L^{-1}$ ce qui correspond à des valeurs inférieures à la moyenne des stations moyennement acides.

La conductivité(figure 25c), globalement influencée par les cations majeurs Ca^{2+} et Mg^{2+} (figure 25d,e) présente une variabilité plus élevée dans les deux stations de référence par rapport aux stations acidifiées. Le graphique permet de bien visualiser l'écart des valeurs de conductivité entre la station de référence BI et les autres stations.

Concernant l'aluminium deux observations sont remarquables (figure 25f). D'une part, les variations des concentrations dans les stations acides sont plus élevées dans BR que dans RR. D'autre part, la station GC, bien que possédant une moyenne relativement faible (105 $\mu g.L^{-1}$), présente des valeurs pouvant être fortes, atteignant celles de la station acide RR (valeur maximum 283 $\mu g.L^{-1}$).

Les sulfates (figure 25g) présentent les valeurs les plus faibles dans les deux stations RR et HR. Quant aux nitrates (figure 25h), ils caractérisent la station BI où l'amplitude des concentrations est assez forte même si les valeurs restent faibles (valeurs maximales mesurées $< 5\ mg.L^{-1}$).

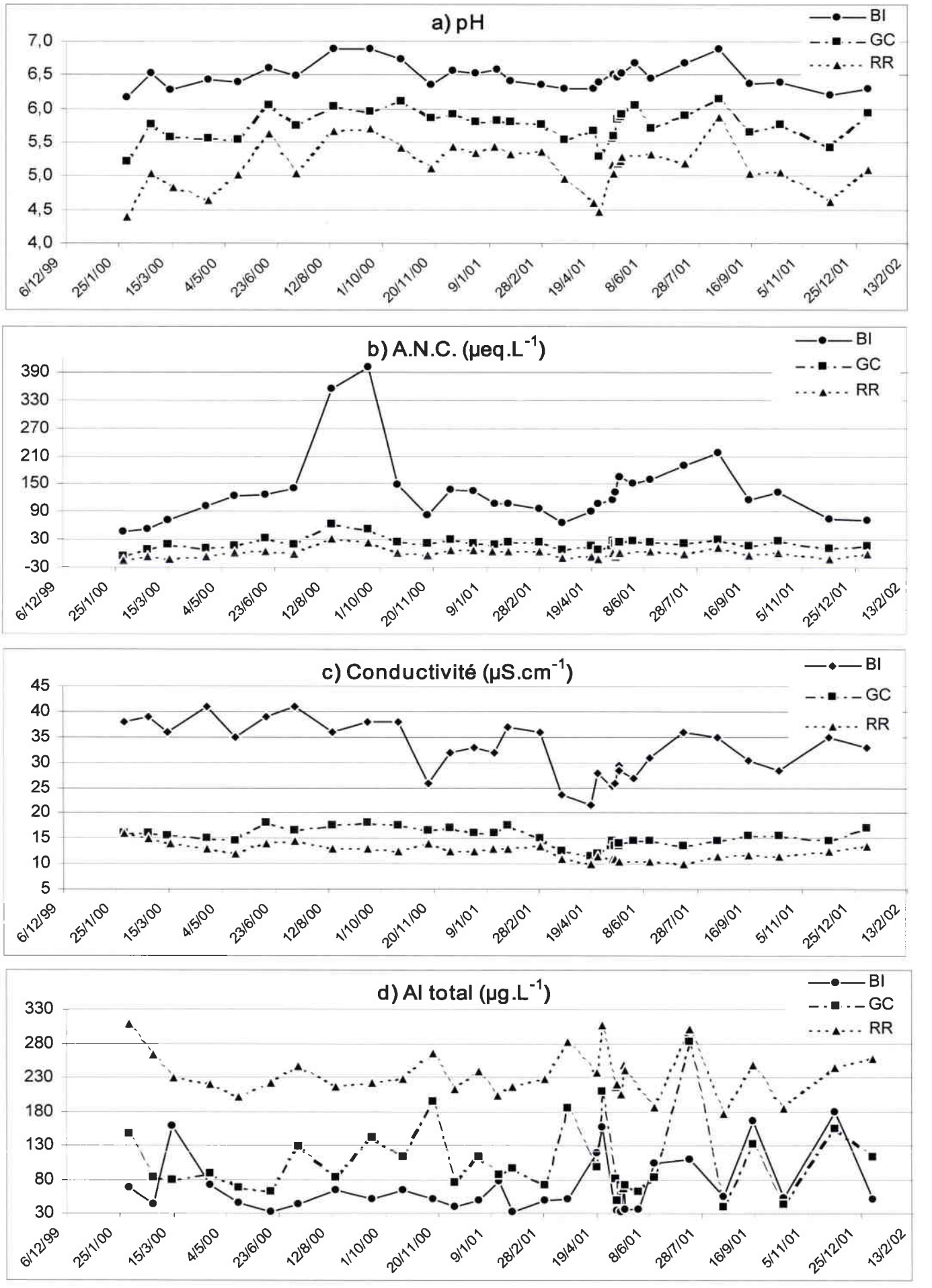
II.3.2.3 Evolution temporelle des paramètres chimiques

Les figures 26 et 27 suivantes donnent l'évolution temporelle des principaux paramètres descripteurs de l'acidification à savoir, pH, A.N.C, conductivité et aluminium dans les 6 stations d'étude regroupées par bassin versant.

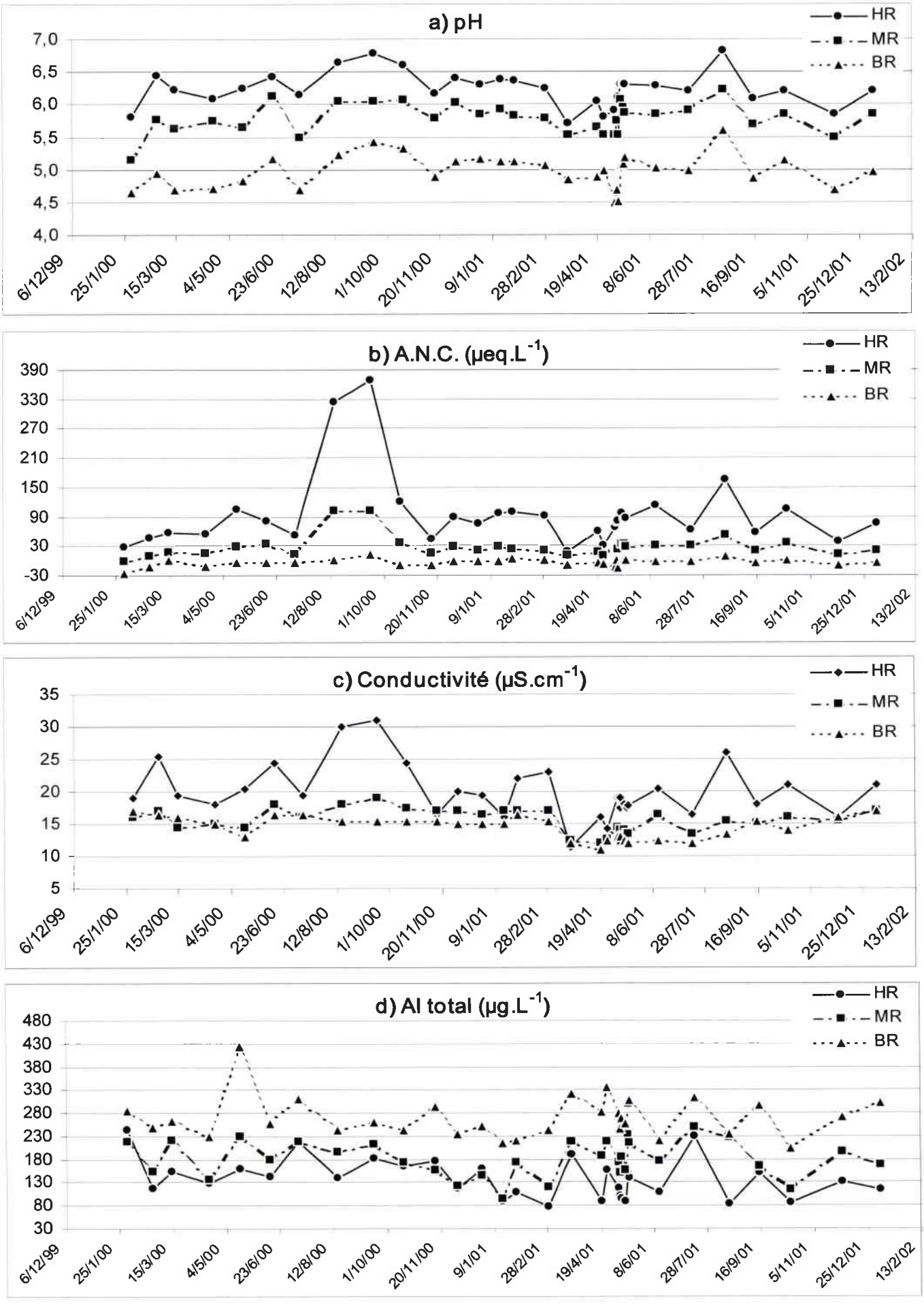
Des quatre paramètres présentés, le pH (figures 26a et 27a) montre l'évolution la plus synchrone entre les 6 ruisseaux des deux bassins versants.

En recoupant les valeurs de pH avec les profondeurs relatives (voir II..3.1.4 Régime Hydrologique), on remarque que le pH présente les valeurs les plus élevées à l'étiage, en période estivale. Les chutes de pH à l'inverse correspondent à des crues soit en période de fonte des neiges, soit lors d'orages en été. Il apparaît ainsi 7 baisses marquées du pH qui correspondent à 7 crues les 2/2/00, 11/7/00, 15/11/00, 22/03/01, 25/04/01, 15/09/01 et 1/12/01.

Les variations de conductivité sont surtout marquées dans les ruisseaux non acides, les faibles valeurs correspondant généralement à des périodes de hautes eaux. Ainsi, durant la période d'étude, il existe deux fortes diminutions de la conductivité dans les deux stations



Figures 26a,b,c,d : Evolution des paramètres pH, ANC, conductivité et Al total dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt.



Figures 27a,b,c,d : Evolution des paramètres pH, ANC, conductivité et Al total dans les stations du bassin versant du Haut Rupt.

non acides correspondent à un fort épisode pluvieux en novembre 2000 et à la fonte de neige en mars 2001 (voir II.3.1.3 pluviométrie).

La conductivité dans les stations acidifiées, nettement plus faible, est remarquablement stable. Cette stabilité est renforcée par de très faibles valeurs. Il existe malgré tout une diminution marquée pour la campagne de mars 2001 durant la période de crue provoquée par la fonte des neiges.

Nettement corrélé au pH, le pouvoir tampon (A.N.C), est plus élevé lors de l'étiage estival (période de août et septembre 2000 et de mai à août 2001). Ceci est particulièrement remarquable dans les stations non acides où l'ANC atteint des valeurs très importantes lors du premier été (369 $\mu eq.L^{-1}$ pour HR ; 402 $\mu eq.L^{-1}$ pour BI). L'augmentation lors du second été est plus durable mais moins conséquente (164 $\mu eq.L^{-1}$ pour HR ; 217 $\mu eq.L^{-1}$ pour BI). Dans les stations acidifiées, l'ANC varie conformément aux stations non acides mais avec des valeurs beaucoup plus faibles ce qui confère cette apparente stabilité sur les graphiques.

L'évolution temporelle de l'aluminium total suit globalement le régime hydrologique comme les précédents paramètres et se caractérise par une augmentation nette de la concentration en période de crue.

Le niveau d'acidité des cours d'eau varie principalement avec le régime hydrologique lui-même dépendant de la saison et des apports en eau. En période d'étiage, les eaux de ruisseau provenant des horizons profonds des sols et des arènes, l'infiltration de l'eau est donc plus profonde avec un temps de séjour dans les sols plus long. L'eau rencontre ainsi des conditions plus favorables à sa neutralisation (Dambrine *et al.*, 1998b). En revanche en période de crues, provoquées lors d'un orage (stress estival) ou d'une fonte brutale des neiges (stress hivernaux et printaniers), l'infiltration est minimum. Les pluviolessivats du couvert forestier ou l'eau de neige très chargée en acides se retrouvent alors très rapidement dans le cours d'eau.

Si les 6 stations diffèrent peu par leurs caractéristiques physiques générales, la différence de sensibilité de leur substratum géologique à l'acidification suffit à engendrer des modifications chimiques importantes en terme d'acidité et de minéralisation de l'eau. Ces caractéristiques présentent un intérêt expérimental évident puisqu'elles permettent de réaliser des études sur des sites très comparables à l'exception de leur niveau d'acidification. Ainsi, chacun des deux bassins versants étudiés comprend un ruisseau acidifié, un ruisseau moyennement acidifié et un ruisseau non acidifié, ce dernier pouvant potentiellement servir de référence aux deux autres.

II.3.2.4 Comparaison des paramètres chimiques avec les études précédentes

A partir des études réalisées préalablement par Guérold (1992) et Dangles (2000), il est possible d'établir une évolution de l'état d'acidification des stations depuis les 10 dernières années.

L'ensemble des informations dont nous disposons sur les 6 stations est synthétisé dans le tableau 9.

Tableau 9 : Synthèse des données disponibles sur les paramètres chimiques des 6 stations d'étude.

Station	BI			GC			RR			HR			MR			BR		
Année	91-92	97-99	00-01	91-92	97-99	00-01	91-92	97-99	00-01	91-92	97-99	00-01	91-92	97-99	00-01	91-92	97-99	00-01
N valeurs	16	-	26	16	-	26	16	18	26	-	18	26	-	17	26	-	17	26
pH	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X
Conductivité	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X
A.N.C	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X
Al total	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X
Ca^{2+}	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X
Mg^{2+}	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X
Na^{+}	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X
K^{+}	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X
NO_3^-	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X
SO_4^{2-}	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X
Cl^-	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	-	X	X

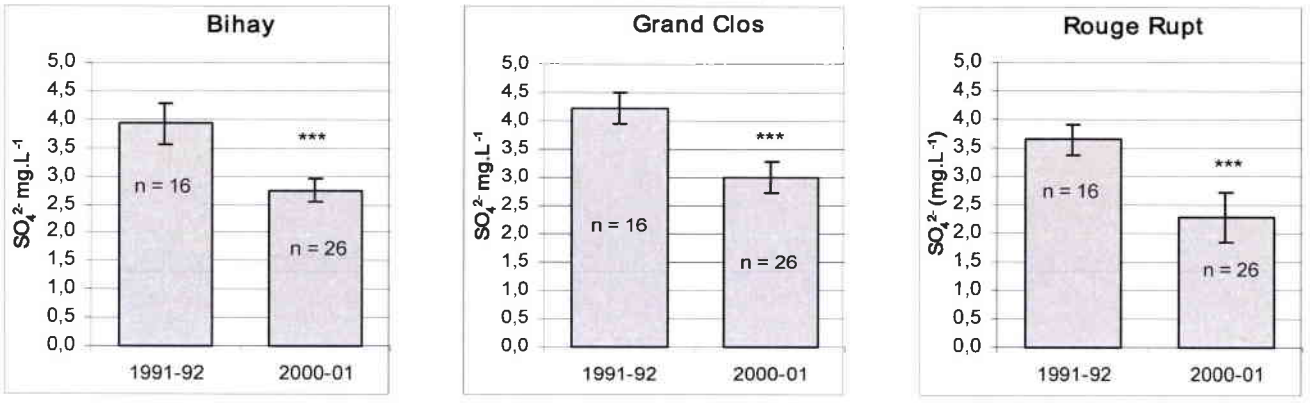
X : Données disponibles
Année 91-92 : campagnes d'avril 1991 à juin 1992 (Guérold 1992)
Année 97-99 : campagnes de décembre 1997 à novembre 1999 (Dangles 2000)
Année 00-01 : campagnes de février 2000 à janvier 2002 (Etude actuelle)

La comparaison entre les dates est rendue possible car les stations étudiées sont rigoureusement les mêmes et les échantillons d'eau ont été analysés de la même façon avec le même matériel (voir tableau 7). De plus, les campagnes de prélèvement pour chaque étude ont été effectuées régulièrement à toutes les saisons, selon des conditions aléatoires du régime hydrologique afin d'éviter, dans la comparaison, le biais introduit par un effet saisonnier.

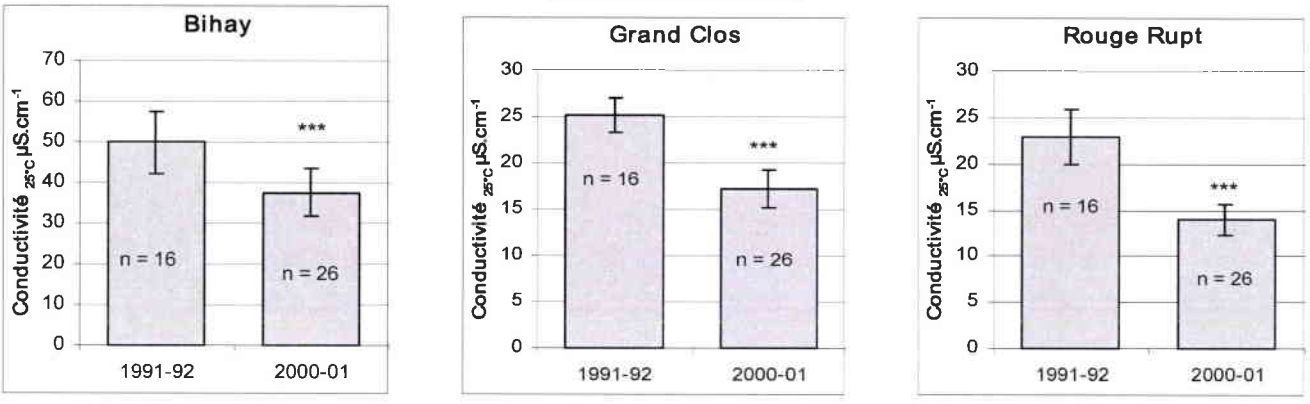
i. Comparaisons à 10 ans d'intervalle sur les stations RR, GC et BI

Les données de Guérold (1992) nous permettent d'établir des comparaisons de l'ensemble des paramètres chimiques sur les stations RR, GC et BI entre la période 1991-1992 et 2000-2001. Les comparaisons sont réalisées à l'aide d'un test t pour échantillons indépendants. Les résultats sont présentés dans le tableau 10 suivant et illustrés par les figures 28.

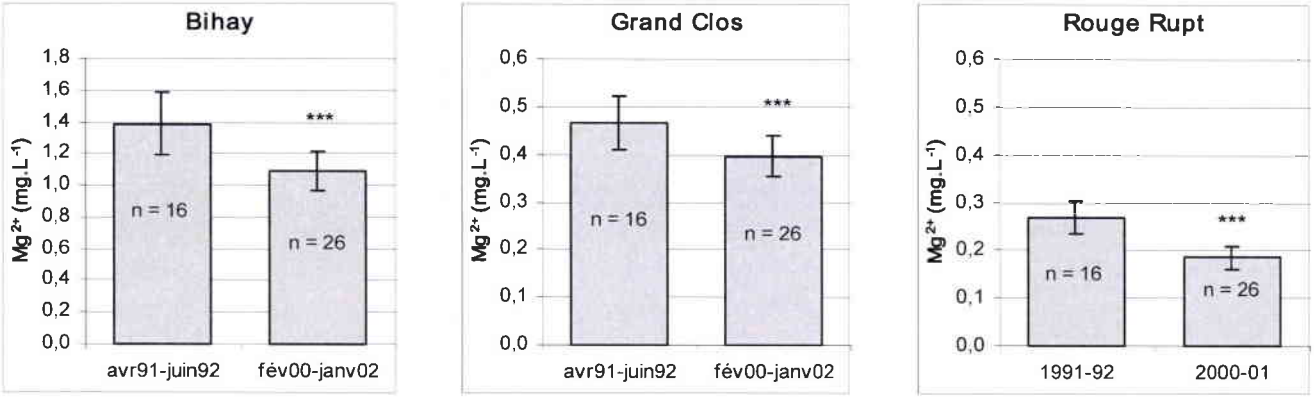
a) Sulfates



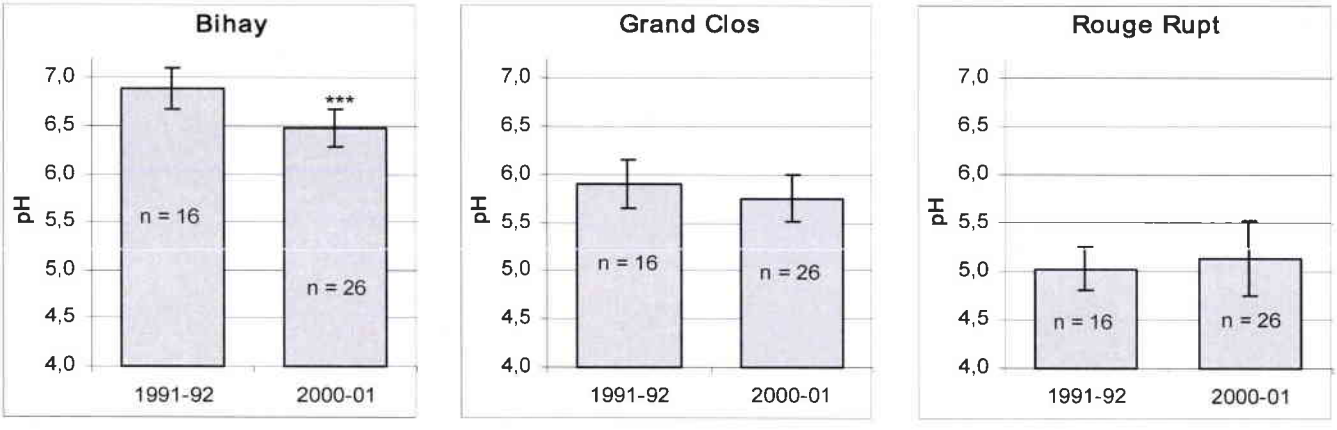
b) Conductivité



c) Magnésium



d) pH



Figures 28a,b,c,d : Comparaisons des valeurs de Sulfates , conductivité, magnésium et pH entre les périodes de 1991-92 à 2000-01 dans les stations BI, GC et RR.

Tableau 10 : Comparaison des valeurs des paramètres chimiques entre les périodes d'études (1991-92 / 2000-2001) dans les stations BI, GC et RR. Test t de comparaison des moyennes pour échantillons indépendants (t significatif à $p \leq 0,05$).

Station 1991-92 / 2000-01	BI	GC	RR
pH	t = 6,43 ; p< 0,001	ns.	ns.
Cond.	t = 5,92 ; p< 0,001	t = 12,77 ; p< 0,001	t = 12,50 ; p< 0,001
A.N.C	ns.	ns.	t = -3,59 ; p< 0,001
Al total	ns.	t = 2,11 ; p = 0,041	t = 2,82 ; p = 0,007
Ca^{2+}	ns.	t = 2,05 ; p = 0,047	t = 3,41 ; p = 0,002
Mg^{2+}	t = 5,87 ; p< 0,001	t = 4,57 ; p< 0,001	t = 9,67 ; p< 0,001
Na^{+}	ns.	t = 4,31 ; p< 0,001	t = 4,78 ; p< 0,001
K^{+}	t = 5,43 ; p< 0,001	t = 4,86 ; p< 0,001	t = 6,10 ; p< 0,001
NO_3^-	ns.	ns.	t =2,76 ; p = 0,009
SO_4^{2-}	t = 13,32 ; p<0,001	t = 14,13 ; p< 0,001	t = 11,25 ; p< 0,001

Le premier résultat marquant est la diminution significative des sulfates et de la conductivité dans toutes les stations.

La diminution des sulfates (figure 28a) est légèrement plus importante dans la station acide RR et atteint 37%. La réduction des sulfates dans les deux autres stations BI et GC reste tout de même forte, autour de 30%.

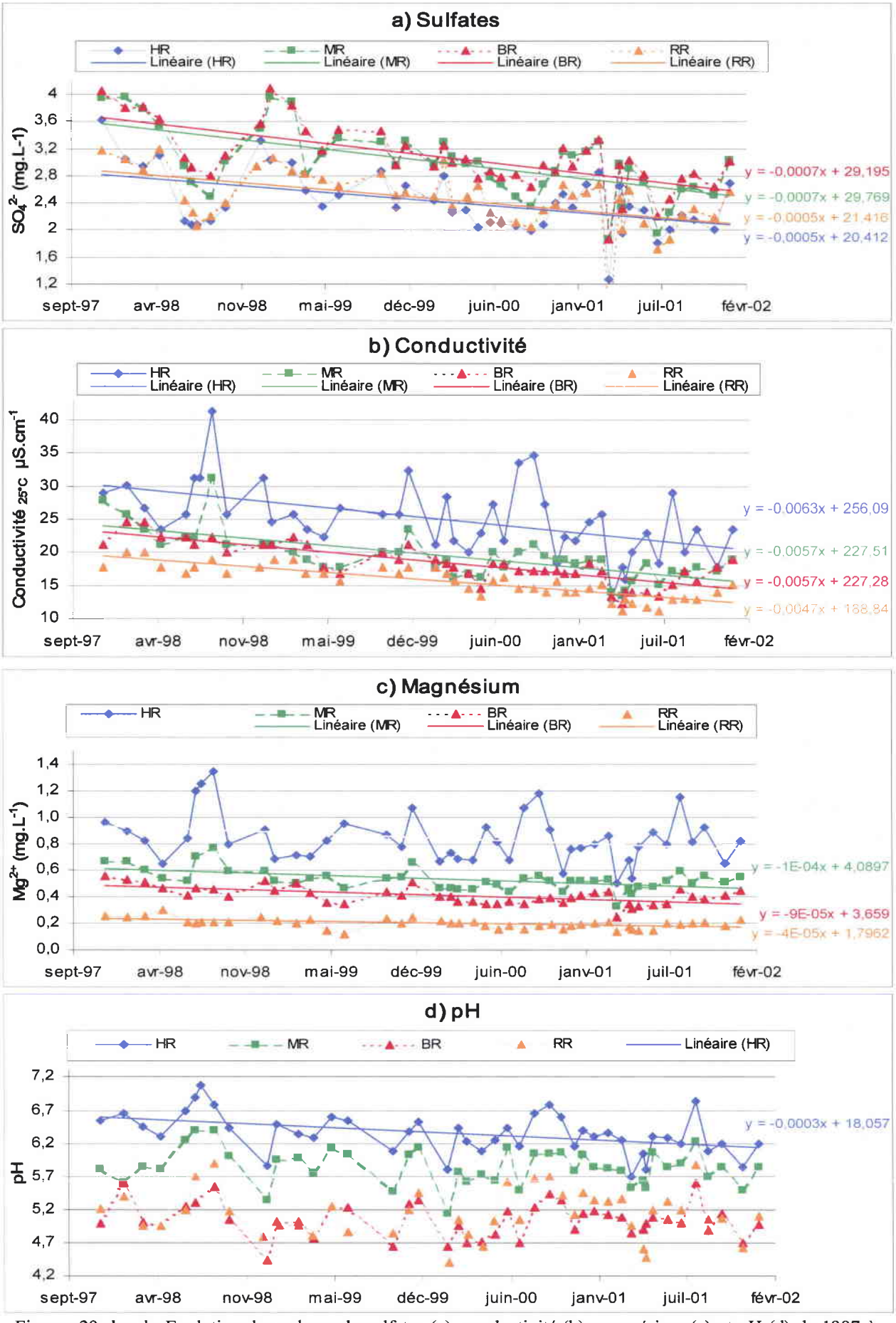
La diminution de la conductivité (figure 28b) est également la plus importante dans la station RR et s'élève à 38,9%. A l'inverse, la station non acide BI présente la diminution la moins forte sur la période mais atteint tout de même 24,8%.

Parallèlement, il existe une forte réduction des concentrations des cations majeurs et notamment de K^+ et de Mg^{2+} (figure 28c) qui diminuent jusque 52 et 32 % respectivement dans la station RR.

Il est à noter également la diminution du pH (figure 28d) dans la station non acide BI uniquement qui correspond à une perte d'environ 0,5 unités. En revanche, seule la station acide RR présente une augmentation significative de l'ANC.

ii. Evolution de 1997 à 2001 dans les stations RR, BR, MR et HR.

Les données de Dangles (2000) nous permettent d'apprécier l'évolution de l'ensemble des paramètres chimiques sur les stations RR, BR, MR et HR durant la période 1997-2001. Les évolutions ont été testées à l'aide d'une analyse de corrélation linéaire (Pearson). Les résultats sont présentés dans le tableau 11 et illustrés par les figures 29



Figures 29a,b,c,d : Evolution des valeurs de sulfates (a), conductivité (b), magnésium (c) et pH (d) de 1997 à 2001 dans les stations HR, MR et BR.

Tableau 11 : Evolution des paramètres chimiques durant la période de 1997 - 2001 dans les stations HR, MR, BR et RR. Analyse de corrélation de Pearson (r significatif à $p \leq 0,05$).

Station 1997-2001	HR	MR	BR	RR
pH	r = -0,421 ; p = 0,006	ns.	ns.	ns.
Cond.	r = -0,499 ; p = 0,001	r = -0,715 ; p< 0,001	r = -0,812 ; p< 0,001	r = -0,862 ; p< 0,001
A.N.C	ns.	ns.	ns.	ns.
Al total	ns.	ns.	ns.	r = -0,402 ; p = 0,010
Ca^{2+}	ns.	r = -0,358 ; p = 0,020	r = -0,432 ; p = 0,005	r = -0,402 ; p = 0,010
Mg^{2+}	ns.	r = -0,525 ; p< 0,001	r = -0,653 ; p< 0,001	r = -0,518 ; p = 0,001
Na^{+}	r = -0,349 ; p = 0,024	r = -0,534 ; p< 0,001	r = -0,623 ; p< 0,001	r = -0,693 ; p< 0,001
K^{+}	ns.	ns.	ns.	ns.
NO_3^-	r = -0,406 ; p = 0,008	ns.	ns.	ns.
SO_4^{2-}	r = -0,542 ; p< 0,001	r = -0,632 ; p< 0,001	r = -0,680 ; p< 0,001	r = -0,564 ; p< 0,001

Comme précédemment, il apparaît une diminution marquée des sulfates et de la conductivité dans les stations BR, MR et HR depuis 1997. En outre, la réduction déjà très forte des valeurs de sulfates et de conductivité dans la station RR par rapport à 1991 se poursuit également depuis 1997.

La réduction des sulfates (figure 29a) est similaire et plus importante dans les stations MR et BR où elle est en moyenne de 0,26 $mg.L^{-1}$ par an par rapport à 0,18 $mg.L^{-1}$ par an dans la station HR. Bien que moins significative du fait de l'importante variabilité, la diminution de la conductivité (figure 29b) est en revanche légèrement plus forte dans la station non acide HR et s'élève à 2,3$\mu S.cm^{-1}$ par an en moyenne contre 2,1 $\mu S.cm^{-1}$ par an dans les stations MR et BR.

Il apparaît comme précédemment, une réduction des cations majeurs Ca^{2+} et Mg^{2+} (figure 29c) mais uniquement significative dans les stations MR et BR. Les diminutions sont très significatives et atteignent respectivement 73 et 33 $\mu g.L^{-1}$ par an pour Ca^{2+} et Mg^{2+} entre 1997 et 2001 dans la station acide BR et 37 $\mu g.L^{-1}$ dans la station MR. En outre, comme observé précédemment entre 1991 et 2001 dans la station RR, elles semblent se poursuivre depuis 1997.

Il est étonnant de ne pas retrouver cette réduction des cations au niveau de la station non acide HR dont la diminution de la conductivité est forte. En effet, bien qu'effectives, les diminutions ne sont pas significatives dans la station non acide HR du fait de l'importante variabilité des concentrations entre les périodes 1991-92 et 2000-01. Par ailleurs, il est à noter que les concentrations en Na^{+} diminuent significativement dans toutes les stations y compris la station non acide HR alors que les concentrations en K, ne sont pas significativement différentes.

Enfin, comme précédemment, il apparaît une diminution significative du pH (figure 29d) uniquement dans la station non acide. La station HR perd alors en moyenne 0,1 unités pH par an entre 1997 et 2001.

II.3.2.5 Conclusion

En raison des importantes réductions des émissions de SO_2 à l'échelle mondiale, la concentration en sulfates dans les écosystèmes aquatiques soumis à l'acidification subit une baisse quasi généralisée (Stoddart *et al.*, 1999 ; Löfgren *et al.*, 2001 ; Fölster & Wilander, 2002). La diminution est également linéaire et très significative dans nos 6 ruisseaux d'étude depuis plusieurs années et semble se poursuivre encore à l'heure actuelle. Cependant, comparativement à la tendance observée par plusieurs autres scientifiques (Skjelkvåle & Henriksen, 1995 ; Harriman *et al.*, 2001 ; Prechtel *et al.*, 2001 ; Fölster *et al.*, 2003), l'acidité *sensu stricto*, traduite par le pH et l'ANC reste globalement constante dans les stations acidifiées même si une légère remontée de l'ANC est significative dans la station du RR entre 1991 et 2001.

Par ailleurs, il apparaît de façon alarmante une constante déminéralisation, qui touche non seulement nos stations d'étude acidifiées, mais l'ensemble du massif des Hautes Vosges granitiques (voir II 3.), laquelle s'accompagne généralement d'une diminution inquiétante des concentrations de cations basiques. Ces observations corroborent alors les récentes tendances enregistrées dans d'autres régions d'Europe soumises à l'acidification (Alewell *et al.*, 2001 ; Hruška *et al.*, 2002). Cette information semblait avoir été jusqu'alors nettement sous estimée par certaines études plus optimistes sur la restauration des écosystèmes aquatiques acidifiés (Stoddart *et al.*, 1999). Pourtant, la continuité du phénomène de déminéralisation notamment dans nos stations acidifiées peut avoir des conséquences dramatiques si l'on tient compte que l'eau distillée de laboratoire, impropre à la vie, affiche une conductivité d'environ 1 $\mu S.cm^{-1}$! En effet, certaines valeurs de conductivité mesurées dans la station RR par exemple atteignent alors seulement 11 ou 12 $\mu S.cm^{-1}$ lors de l'année 2001 pour une moyenne annuelle de 14$\mu S.cm^{-1}$ alors qu'elle était de 18 $\mu S.cm^{-1}$ en 1998 et de 23 $\mu S.cm^{-1}$ il y a dix ans.

Cette baisse de la concentration des cations basiques a été diagnostiquée comme résultant notamment de la réduction des émissions de poussières alcalines parallèlement à celle des émissions soufrées (Lynch *et al.*, 1995 ; Hedin & Likens, 1996 ; Likens *et al.*, 1996).

En outre, non seulement la déminéralisation touche également de façon significative les stations de référence non acides BI et HR, mais ces dernières semblent aussi atteints par une baisse significative du pH. En effet, le ruisseau du Bihay a perdu en moyenne 0,5 unité pH en 10 ans. L'effet est encore plus remarquable sur le ruisseau du Haut Rupt qui a perdu en moyenne 0,1 unité pH par an entre décembre 1997 et janvier 2002. Ces ruisseaux seraient-ils en cours d'acidification ?

Les temps de rétention des écosystèmes et notamment des sols, jugés comme principaux responsables de la latence de la restauration chimique dans certaines régions acidifiées (Skeffington & Brown, 1992 ; Alewell *et al.*, 1999 ; Alewell, 2001) pourraient ils également jouer un rôle dans la poursuite du phénomène d'acidification dans des zones jusqu'ici plus résistantes ?

De plus amples études seraient à développer non seulement sur les cours d'eau déjà identifiés comme étant acidifiés mais également sur ceux considérés comme non acides.

PARTIE III.

LES PEUPLEMENTS DE MACROINVERTEBRES ET L'ACIDIFICATION :

ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE ET OBJECTIF DE L'ETUDE

III. 1 Analyse bibliographique

III.1.1 Acido-sensibilité des taxons

Afin d'évaluer l'effet de l'acidification des eaux courantes sur les compartiments biologiques, une majorité de scientifiques s'est d'abord focalisée sur le compartiment piscicole pour des raisons économiques évidentes (Beamish & Harvey, 1972 ; Jensen & Snekvik, 1972 ; Beamish *et al.*, 1975 ; Leivestad & Muniz, 1976 ; Schofield, 1976 ; Grande *et al.*, 1978). Ce n'est que dans un second temps que les macroinvertébrés ont retenu leur attention.

En effet, les macroinvertébrés benthiques sont largement et depuis longtemps utilisés dans l'évaluation et le suivi de la qualité des eaux douces (Kolkwitz & Marsson, 1908 ; Woodiwiss, 1964 ; Cairns, 1974). Ils sont omniprésents dans tous les milieux aquatiques et représentés par un grand nombre d'espèces aux exigences écologiques variées. Ainsi, les macroinvertébrés intègrent et répondent à un large panel de perturbations aussi bien physiques que chimiques, chroniques ou accidentelles (Hellawell, 1986 ; Abel, 1989). De plus, se situant à différents niveaux d'organisation du réseau trophique, depuis les consommateurs primaires jusqu'aux prédateurs, ils jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (Covich *et al.*, 1999).

Les premières études reliant l'acidité de l'eau aux invertébrés benthiques concernent quelques travaux ponctuels réalisés soit en laboratoire sur la sensibilité de quelques espèces de macroinvertébrés (Stickney, 1922 ; Bell & Nebeker, 1969), soit sur le terrain par des observations écologiques (liste faunistique) sur des sites naturellement acides (Jewell, 1922 ; Cowles & Schwitalla, 1923 ; Shoup, 1948 ; Bick *et al.*, 1953).

Depuis les années 1970 et la découverte de l'ampleur de l'acidification des eaux de surface, de nombreuses études à l'échelle de l'hémisphère Nord font état de l'importance des conséquences du phénomène sur le compartiment des macroinvertébrés benthiques.

Des études pionnières en Europe, notamment en Angleterre (Sutcliffe & Carrick, 1973 Townsend *et al.*, 1983), en Ecosse (Harriman & Morrison, 1982), en Allemagne (Matthias, 1983), en Suède (Wiederholm & Erikson, 1977), en Norvège (Raddum & Fjellheim, 1984) mais aussi en Amérique du Nord (Hall *et al.*, 1980 ; Peterson *et al.*, 1985) font état de l'appauvrissement général de la macrofaune benthique dans les ruisseaux et rivières affectés par l'acidification.

Ces premières études, comme bien d'autres relatives à la composition de la faune dans les milieux acidifiés, montrent que tous les groupes faunistiques sont affectés, mais à des degrés très divers. Les Ephéméroptères, les Crustacés et les Mollusques sont alors considérés comme les groupes les plus sensibles à l'acidité de l'eau (Okland & Okland, 1986).

Harriman & Morrison (1982), Matthias (1983) ou encore Peterson *et al.* (1985) relatent des réductions très significatives des populations d'Ephéméroptères dans les ruisseaux acides. Cependant, des différences de sensibilité existent à l'intérieur même de cet ordre. Certains taxons (famille ou genre) sont considérés comme très acido-sensibles comme les genres *Baetis* (Raddum & Fjellheim, 1984) et *Ephemerella* (Fiance, 1978 ; Willoughby & Mappin, 1988) ou la famille des *Heptageniidae* (Guérold, 1992 ; Guérold *et al.*, 2000). En revanche,

certains taxons comme *Leptophlebia sp* (Mackay & Kersey, 1985 ; Harmanen, 1980) ou encore *Siphlonurus sp* (Harmanen, 1980) ont été rapportés comme étant relativement acido-tolérants en Europe, pouvant persister à des pH <5,0.

Les Crustacés présentent une sensibilité comparable aux Ephéméroptères. De nombreuses études en milieux acidifiés, attestent de la forte régression de taxons tels que les Amphipodes *Gammarus pulex* et *G. fossarum* (Sutcliffe et Carrick, 1973 ; Matthias, 1983 ; Wade *et al.*, 1989 ; Schimmer *et al.*, 1991 ; Orendt, 1998) ou bien encore les Décapodes du genre *Orconectes* (Malley, 1980 ; Berill *et al.*, 1987 ; Siewert & Buck, 1991) et *Astacus* (Okland & Okland, 1986). Toutefois, Mills & Schindler (1986) remarquent que la sensibilité des écrevisses peut dépendre des taxons en rappelant par exemple que le genre *Cambarus* est particulièrement résistant. De la même façon, l'isopode *Asellus* semble faire exception et peut survivre à des pH <5,0 (Okland K.A., 1980)

Les études sur les Mollusques, montrent que ceux-ci sont très peu représentés en milieux lacustres faiblement tamponnés et acides (Okland J., 1980). Des différences de sensibilité peuvent naturellement exister entre les taxons et notamment entre les Bivalves Sphaeriidae plus sensibles que les gastéropodes.

En milieu lotique, la forte sensibilité des genres *Pisidium, Sphaerium* et *Ancylus* est largement documentée (Matthias, 1983 ; Hämäläinen & Huttunen, 1990 ; Ventura & Harper, 1996 ; Orendt, 1998 ; Tierney *et al.*, 1998 ; Raddum & Skejelkvale, 2001).

Concernant les autres groupes de macroinvertébrés benthiques, si leurs réponses à l'acidité est moins radicale, elle n'en est pas moins conséquente.

Les Trichoptères, par leur diversité élevée, dévoilent des taxons aussi bien tolérants que très sensibles à l'acidité. Raddum & Fjellheim (1984) considèrent ainsi le genre *Hydropsyche* comme le représentant le plus sensible des Trichoptères. Si Vuori (1995) confirme l'acido-sensibilité très nette de ce taxon, il y discerne cependant des différences au sein des espèces. D'autres taxons comme *Sericostoma personatum* (Townsend *et al.*, 1983 ; Hämäläinen & Huttunen, 1990 ; Friberg *et al.*, 1998 ; Thomsen & Friberg, 2002), les Philopotamidae dont *P. montanus* (Engblom & Lingbell, 1984 ; Friberg *et al.*, 1998) et les Glossossomatidae (Townsend *et al.*, 1983 ; Raddum *et al.*, 1988) sont également rapportés comme absents des milieux les plus acides. A l'inverse, certains taxons Rhyacophilidae et Limnephilidae sont considérés par quelques études comme acido-tolérants (Sutcliffe & Carrick, 1973 ; Diamond *et al.*, 1987 ; Hämäläinen & Huttunen, 1990)

Toutefois, la littérature est nettement plus copieuse à reconnaître la forte acido-tolérance des Polycentropodidae avec notamment le genre *Plectrocnemia*, retrouvé même en abondance dans les milieux acidifiés (Suttcliffe & Carrick, 1973 ; Sutcliffe & Hildrew, 1989 ; Matthias, 1983 ; Raddum & Fjeillheim, 1984 ; Ventura & Harper, 1996 ; Friberg *et al.*, 1998 ; Tierney *et al.*,1998 ; Ledger & Hildrew, 2000a ; Thomsen & Friberg, 2002). En outre, selon Larsen *et al.* (1996), *Cyrnus flavidus* un autre Polycentropodidae, possèderait également un optimum à pH nettement acide.

Parmi les Diptères, quelques études notent une acido-sensibilité de certains taxons tels les Empididae et Athericidae (Lepori *et al.*, 2003) ou encore une acido-tolérance chez *Dicranota* (Diamond *et al.*, 1987). Cependant, la très grande majorité des études concernent les Chironomidae et les Simuliidae. Les Chironomidae représentent une famille extrêmement vaste. A titre d'exemple, plus de 550 espèces sont connues uniquement pour les îles Britanniques (Manley *et al.*, 2001). En lac, une détermination générique à partir des capsules céphaliques conduit déjà à un très large panel de réponses (Crisman, 1986) pouvant être également très contrastées suivant les régions. En effet, Crisman *et al.* (1980) observent une augmentation de la diversité des chironomes dans des lacs acidifiés de Floride. A l'inverse, Raddum (1980) et Raddum & Saeter (1981) observent une baisse significative de la diversité dans les lacs norvégiens.

Par ailleurs, en milieu lotique, une détermination spécifique facilitée par la collecte des exhuvies conduit Orendt (1999) ou encore Manley *et al.* (2001) à des tentatives de classification des espèces selon leur niveau d'acido-sensibilité pour des essais de biomonitoring. En outre, plusieurs études montrent que la sous famille des Orthocladiinae est particulièrement affectée par l'acidité en milieu expérimental (Allard & Moreau, 1987b ; Hall *et al.*, 1980). D'un autre côté, Mackay & Kersey (1985) notent l'abondance de *Tanypodinae* et de *Chironomini* dans les rivières acides d'Ontario.

Pour les Simuliidae, Chmielewski & Hall (1992) dénotent une sensibilité différente chez 5 espèces. Par ailleurs, Hall *et al.* (1980) et Kratz *et al.* (1994) concluent à un drift important de cette famille lors d'épisodes acides. Néanmoins de nombreuses études montrent une tolérance assez généralisée des Simuliidae vis à vis de l'acidité (Hall *et al.*, 1988 ; MacKay & Kersey, 1985 ; Simpson *et al.*, 1985 ; Wade *et al.*, 1989).

Les Plécoptères sont généralement considérés comme le groupe le plus tolérant à l'acidité. Sutcliffe & Carrick (1973), lors de leur étude, qualifient même les communautés de macroinvertébrés des ruisseaux acides de « Plecopteran community ». Depuis, cette observation a été très largement confirmée par de nombreux autres auteurs (Minshall & Minshall, 1978 ; Townsend *et al.*, 1983; Hall *et al.*, 1987 ; Griffith & Perry, 1993 ; Tierney *et al.*, 1998 ; Ledger & Hildrew, 2001 ; Thomsen & Friberg, 2002). Toutefois, ces observations s'appliquent majoritairement aux Nemouroidea car plusieurs taxons parmi les Perloidea sont rapportés comme acido-sensibles. C'est le cas de Perlidae du genre *Perla* et *Dinocras* (Harmanen, 1980; Schimmer *et al.*, 1991 ; Guérold *et al.*, 2000) et certains Perlodidae comme *Isoperla sp*, *Perlodes sp* ou encore *Diura nanseni* (Stoner *et al.*, 1984; Hämäläinen & Huttunen, 1990 ; Larsen *et al.*, 1996).

Relativement peu de références traitent du cas des Coléoptères et de l'acidification. Il faut souligner que contrairement au milieu terrestre, ce groupe est bien moins représenté dans les milieux aquatiques, surtout lotiques. Toutefois, des études globales concluent en majorité à l'acido-sensibilité de la famille des Elmidae (Townsend *et al.*, 1983 ; Rutt *et al.*, 1989 ; Smith *et al.*, 1990 ; Hämäläinen & Huttunen, 1990 ; Tierney *et al.*, 1998) avec cependant une exception remarquée pour *Oulimnius tuberculatus* (Stoner *et al.*, 1984 ; Ventura & Harper, 1996). D'après Simpson *et al.* (1985), les Elmidae pourraient être faiblement représentés en milieu acide et finiraient par disparaître dans les milieux les plus acidifiés. Cependant une

autre famille assez importante, celle des Dytiscidae, serait relativement acido-tolérante d'après Diamond *et al.* (1987) et pourrait tolérer des pH entre 4,5 et 5,5.

En ce qui concerne les vers, les Oligochètes possèdent une tolérance à l'acidité variant avec les groupes et les espèces et si certains taxons sont observés à des pH < 4 (Kerekes *et al.*, 1984), d'autres études montrent qu'à l'inverse, la diversité des Oligochètes diminue avec les faibles valeurs de pH en rivières et en lacs (Wiederholm & Erikson, 1977 ; Havas & Hutchinson, 1982 ; Kullberg, 1992). Parmi les Planaires, la littérature reconnaît la sensibilité de *Crenobia sp* (Lepori *et al.*, 2003) et de *Dugesia gonocephala* (Matthias, 1983 ; Schimmer *et al.*, 1991) mais Kerekes *et al.* (1984) attestent de la présence d'autres planaires à des pH très nettement acides.

Peu de données concernent les Odonates qui sont globalement considérés comme relativement acido-tolérants (Larsen *et al.*, 1996 ; Orendt, 1998 ; Herrmann, 2001) ainsi que les mégaloptères majoritairement représentés par *Sialis sp* (Larsen *et al.*, 1996 ; Last *et al.*, 2002).

III.1.2 De la perturbation chimique à la perturbation de l'édifice biologique : 3 possibilités.

Si la très grande majorité des scientifiques s'accorde à dire que la diversité est moindre en milieu acidifié, c'est surtout d'un point de vue de la richesse taxonomique. En effet, les résultats concernant l'abondance de la faune benthique sont plus contrastés. Certaines études montrent une réduction très nette de l'abondance globale des macroinvertébrés benthiques dans les milieux acidifiés (Hall *et al.*, 1980 ; Kimmel *et al.*, 1985 ; Feldman & Connor, 1992). A l'inverse, d'autres ne remarquent qu'une faible différence voire aucune (Kobuszewski & Perry, 1993 ; Smock & Gazzera, 1996).
Certains auteurs justifient alors l'absence de différence, au niveau de l'abondance, par le remplacement possible des espèces acido-sensibles par des espèces acido-tolérantes (Hall & Ide, 1987) ; d'autres par la diminution de la compétition interspécifique et donc l'augmentation de l'abondance de certains taxons résistants comme les Plécoptères détritivores (Hildrew *et al.*, 1984).

Afin d'expliquer les conséquences de l'acidification observées sur la faune benthique, 3 hypothèses générales ont été avancées (Sutcliffe & Hildrew, 1989). Ces hypothèses bien sûr ne sont pas exclusives et interagissent certainement entre elles et de manière différente selon les conditions.

III.1.2.1 Possibilité toxicologique

La première possibilité considère l'effet direct des caractéristiques chimiques particulières des eaux acidifiées sur la physiologie des organismes conduisant à des états subléthaux et létaux.
A ce sujet, il a été montré assez largement chez les poissons que de fortes concentrations en Aluminium et en protons dans l'eau provoquent des lésions branchiales (Karlsson-Norrgren *et al.*, 1986 ; Leino *et al.*, 1987 ; Tietge *et al.*, 1988 ; Verbost *et al.*, 1995 ; Ledy, 1998).

Ces lésions sont à la fois visibles comme des inflammations ou des oedèmes et invisibles comme des changements de fluidité et de perméabilité membranaire (Wood, 1989 ; Rosseland & Staurnes, 1994). Les lésions branchiales entraînent des perturbations de la respiration bien sûr mais aussi et principalement de la régulation ionique chez l'organisme (Massabuau, 1985 ; Frick, 1990). En effet, les protons et les ions aluminium peuvent s'accumuler dans les branchies (Vuori, 1996a,b ; McCahon *et al.* 1989 ; McCahon & Pascoe, 1989) et remplacer les ions Ca^{2+} par exemple, qui jouent un rôle fondamental dans le bon fonctionnement des pompes ioniques des tissus épithéliales (McWilliams, 1980 ; Hunn, 1985). Les perturbations de la régulation ionique se traduisent alors par une fuite des ions Na^{+} et Cl^{-} plasmatiques de l'organisme et parallèlement le plus souvent une entrée d'eau pouvant même entraîner un gonflement. Ces phénomènes sont une des causes majeures de la mort des organismes exposés à un milieu acidifié selon Brakke *et al.* (1994).

Des observations similaires ont été réalisées sur quelques espèces de macroinvertébrés benthiques acido-sensibles. Chez les taxons les plus sensibles c'est à dire les Crustacés comme les écrevisses (Morgan & MacMahon, 1982 ; Appelberg, 1985) et les gammares (Rupprecht, 1992, Felten & Guérold, 2001 ; Felten, 2003), les Mollusques (Malley *et al.*, 1988, Pynnönen, 1990 , 1991) et les Insectes Ephéméroptères (Herrmann, 1987 ; Frick, 1990 ; Rowe *et al.*, 1988 , 1989) bien sûr mais aussi chez certains taxons Plécoptères (Lechleitner *et al.*, 1985, Guérold *et al.*, 1995a ; Favrel, 1998, Felten, 1999), Trichoptères (Felten, 1999) et Hétéroptères (Witters *et al.*, 1984, Vangenechten *et al.*, 1989). En revanche chez les taxons acido-tolérants, aucune perturbation physiologique particulière n'a été observée lors de leur exposition en laboratoire à des milieux acidifiés (Potts & Fryer, 1979 ; Berill *et al.*, 1987 ; Hollett *et al.*, 1986).

Il est à noter que la sensibilité d'un même organisme aux eaux acidifiées peut varier au cours de sa vie, en fonction des étapes de son développement. En effet, les jeunes stades sont susceptibles d'être plus sensibles aux conditions chimiques du milieu (Allard & Moreau, 1987a ; Bernard *et al.*, 1990 ; Camargo, 1995). En outre, Bell dès 1971, constate que la période d'émergence représente aussi une étape particulièrement sensible chez les insectes aquatiques soumis à stress acide. D'autres études, notamment chez les Crustacés, s'accordent à dire que les phases de mues, par les bouleversements physiologiques qu'elles engendrent, sont critiques et constituent les étapes où la sensibilité des invertébrés est maximale (France, 1987 ; Wheatly & Gannon, 1995).

III.1.2.2 Possibilité trophique

La deuxième possibilité, appelée « the food hypothesis » par Sutcliffe et Hildrew (1989) avance l'hypothèse d'une modification des ressources alimentaires du milieu pouvant induire ainsi certains changements de la composition et de la structure des communautés de macroinvertébrés benthiques. Cette hypothèse émerge lors de la prise en considération de l'aspect fonctionnel des macroinvertébrés benthiques dans l'écosystème.

En effet dès 1973, Sutcliffe et Carrick remarquent que tous les taxons considérés comme « herbivores » font défaut dans les ruisseaux acidifiés alors qu'ils sont abondants dans les milieux de référence. Dans une étude similaire, Townsend *et al.* (1983), s'intéressant à la structure des communautés en milieu acide notent la présence de macroinvertébrés

collecteurs, prédateurs et déchiqueteurs et l'absence des racleurs / brouteurs ainsi que des filtreurs selon la classification de Cummins (1973).

Depuis, d'autres études attestent de manière générale de la modification de la structure trophique des communautés en milieu acide et de l'absence des racleurs / brouteurs contre la dominance des taxons broyeurs détritivores (Mulholland *et al.*, 1992 ; Griffith & Perry, 1993 ; Kobuszewski & Perry, 1993 ; Kimmel *et al.*, 1996).

L'acidification des eaux de surface altère l'écosystème à tous les niveaux trophiques (voir I. 4.3 Les biocénoses). Les ressources trophiques à la base de la chaîne alimentaire des écosystèmes aquatiques sont soit de nature hétérotrophe (exogène) par la décomposition de la matière organique allochtone soit autotrophe (endogène) via la production primaire autochtone. Dans le premier cas, le flux de matière et d'énergie entrant dans la chaîne trophique a pour base majoritairement les litières de feuilles provenant de la ripisylve alors que l'autotrophie a pour base les macrophytes, bryophytes et autres algues (unicellulaires et pluricellulaires).

i. Hétérotrophie

Dans les ruisseaux forestiers de tête de bassin, il est admis que les apports organiques allochtones constituent une très large partie de l'énergie entrant dans le réseau trophique (Minshall, 1967 ; Fisher & Likens, 1973). Les processus de dégradation qui en découlent, constituent une énergie de base très importante pour l'écosystème tout entier (Maltby, 1996).

En milieu acidifié, différentes études ont révélé une réduction marquée de la vitesse de dégradation de la matière organique allochtone (Kimmel *et al.*, 1985 ; Groom & Hildrew, 1989 ; Mulholland *et al.*, 1992 ; Dangles, 2000). Cette réduction a été largement attribuée à un moindre conditionnement de la matière par la microflore bacterio-fongique (Minshall & Minshall, 1978 ; Palumbo *et al.*, 1987 ; Mullolhand *et al.*, 1987) induisant alors une nourriture moins appétente pour les macroinvertébrés déchiqueteurs responsables pour partie de la dégradation de la matière allochtone (Groom & Hildrew 1989). Ces modifications du flux de matière pourraient avoir une incidence sur la structure des communautés des macroinvertébrés benthiques dépendant de cette ressource en terme d'abondance, notamment des déchiqueteurs mais aussi indirectement des filtreurs et des collecteurs (Ventura & Harper, 1996).

Il paraît toutefois surprenant que la majorité des études n'observe pas de réduction de l'abondance des broyeurs détritivores ou des déchiqueteurs dans les écosystèmes acidifiés alors que le conditionnement de la matière organique semble leur offrir une matière organique allochtone de moins bonne qualité. Toutefois, si l'abondance des broyeurs n'est pas dépendante des conditions d'acidification, la richesse des taxons en revanche apparaît réduite (Dangles & Guérold, 1999). A cet égard, certaines espèces de Plécoptères Nemouridae et Leuctridae souvent abondants dans les milieux acidifiés sont considérés comme déchiqueteurs (Cummins, 1973), bien que certaines études de leur régime alimentaire aient montré depuis qu'ils étaient plutôt opportunistes (Dangles, 2002 ; Ledger & Hildrew, 2000 a,b). Leurs exigences sur la qualité de la ressource en détritus organiques grossiers sont donc susceptibles d'être moins fortes et leur efficacité moins grande (Dangles & Guérold, 2001a,b).

Par ailleurs, en raison du ralentissement de la dégradation, d'autres études avancent l'hypothèse d'une meilleure disponibilité à défaut d'une meilleure qualité de la ressource pour les broyeurs en milieu acides (Townsend & Hildrew, 1988 ; Dobson & Hildrew, 1992 ; Kobuszewski & Perry, 1993).

ii. Autotrophie

Dans les milieux lotiques de tête de bassin, le compartiment autotrophe est majoritairement représenté par l'épilithon. Il est constitué d'un mélange d'algues benthiques unicellulaires (diatomées) ou non (ex : algues filamenteuses) et d'une matrice bacterio-fongique constituant un liant (Winterbourn *et al.*, 1985). Il représente une part importante de la ressource des taxons dits racleurs ou brouteurs, majoritairement absents des cours d'eau acidifiés, d'où l'hypothèse de la diminution de la qualité où quantité du biofilm comme étant responsable de leur disparition.

Ainsi, en ce qui concerne les algues, la littérature rapporte des résultats très contrastés quant à leur abondance, leur biomasse et la production en milieu acide. Si certains auteurs observent une réduction générale (Maurice *et al.*, 1987 ; Collier & Winterbourn, 1990 ; Kinross *et al.*, 2000), d'autres au contraire signalent une augmentation (Mulholland *et al.*, 1986 ; Planas & Moreau, 1989) ou d'autres encore n'observent pas de tendance marquée (Winterbourn *et al.*, 1992). Cependant, il en est tout autrement en ce qui concerne la composition et la richesse spécifique des algues benthiques. En effet, les études s'accordent généralement sur la réduction de la richesse spécifique et le changement de composition taxonomique vers une flore exclusivement acidophile aussi bien en lacs (Muller, 1980 ; Stokes, 1986 ; Turner *et al.*, 1991) qu'en rivières (Mulholland *et al.*, 1986 ; Kwandrans, 1993 ; Meegan & Perry, 1996).

En outre, d'autres études ont montré que le biofilm a une structure différente et que le compartiment fongique du biofilm dans les ruisseaux acidifiés est très appauvri voire absent (Winterbourn *et al.*, 1985 ; Ledger & Hildrew, 1998). Ainsi, la disparition de certaines algues et l'appauvrissement du biofilm dans les écosystèmes aquatiques acidifiés pourraient procurer une faible ressource nutritive pour les brouteurs et racleurs comme les Ephéméroptères et les Mollusques gastéropodes (Winterbourn *et al.*, 1985 ; Ormerod *et al.*, 1987 ; Sutcliffe & Hildrew, 1989 ; Genter, 1995 ; Ledger & Hildrew, 2001). Cette hypothèse est confortée, au moins pour *Ephemerella ignita*, par l'étude de Willoughby & Mappin (1988) qui conclut alors à l'acido-tolérance du taxon d'un point de vue toxicologique mais à sa disparition par la moindre disponibilité de la ressource algale en milieu acide.

Si les modifications des ressources épilithiques générées par l'acidification peuvent être la cause de bouleversements dans la communauté de macroinvertébrés, elles pourraient également en être les conséquences par le biais de la disparition de certaines espèces herbivores, intolérantes à l'acidité de l'eau. Ainsi, plusieurs études ont souligné un sur-développement de certaines espèces d'algues benthiques (algues vertes filamenteuses) et attribuent ce phénomène à la disparition des taxons « herbivores » (Planas & Moreau, 1989).

III.1.2.3 Possibilité concernant les relations de prédation / compétition

La troisième raison évoquée pour expliquer de la modification des communautés concerne les changements dans les relations proies / prédateurs en milieu acidifié.
Les poissons, considérés comme super prédateurs dans les milieux aquatiques, exercent un contrôle de la chaîne trophique et notamment sur les invertébrés (Paine, 1966). Leur régression ou leur disparition, largement rapportée en milieux acides peut induire des modifications importantes dans les niveaux trophiques inférieurs.

Cette hypothèse a été soutenue d'abord par Eriksson *et al.* (1980) qui rapportent une augmentation des larves de *Chaoborus* dans les lacs acidifiés de Suède résultant d'une moindre prédation par l'absence des poissons prédateurs. Puis, Bendell & McNicol (1987) confirment les observations de Eriksson par une expérimentation dans 18 lacs en Ontario. Ils concluent que l'abondance et la richesse du nekton sont très supérieures dans les lacs acidifiés sans poissons et attribuent ces modifications de l'assemblage des invertébrés aux changements des relations proies / prédateurs (poissons) plutôt qu'aux conditions chimiques de l'eau. De la même façon, Carbone *et al.* (1998) proposent que si certains taxons Ephéméroptères notamment, disparaissent en raison de la toxicité des eaux, l'augmentation de l'abondance des Odonates et des Diptères résulte de mécanismes indirects liés à la diminution de la prédation par les poissons.

En rivières, des observations similaires rapportent notamment une augmentation des taxons prédateurs considérés comme « large predators species » par Hildrew *et al.* (1984) dans des rivières du Royaume Uni, jouant le rôle de top prédateurs à la place des poissons. Dans ce sens, la dominance du prédateur acido-tolérants *Plectrocnemia* en milieux acides, largement documentée (cf. paragraphe 1.1), serait en partie due à l'absence d'un de ces principaux prédateurs qu'est la truite (Schofield *et al.*, 1988).

La structure et la composition des communautés ont été relativement bien étudiées dans différentes conditions d'acidification et dans différentes régions de l'hémisphère Nord. De ces études ont émergé 3 hypothèses générales pour expliquer les nombreuses modifications de composition et de structure des communautés d'invertébrés. Les conséquences de l'acidification ont donc été abordées du point de vue de la perte de la biodiversité bien sûr, mais également du point de vue de la perturbation du fonctionnement de l'écosystème. Ceci concerne la simplification du réseau trophique et les conséquences au niveau de la dégradation de la matière organique allochtone et du développement algal.

III. 2 Objectif de l'étude des macroinvertébrés

Comme nous l'avons vu précédemment, si l'accent a bien été mis sur les causes de la disparition des espèces acido-sensibles, **quels effets les processus d'acidification des eaux de surface peuvent-ils avoir sur les espèces supposées « acido-tolérantes » ?** Le fait que des espèces ne disparaissent pas dans les milieux acidifiés ne signifient pas pour autant qu'il n'y ait pas d'effets. Les études écotoxicologiques n'ont pas révélé de perturbations particulières de leur physiologie, mais **qu'en est il de leur écologie ? leurs cycles vitaux en sont il modifiés ? leurs croissances ralenties ? leurs habitudes alimentaires changées ? Existe t-il des adaptations écologiques particulières en réponse à l'acidité de l'eau et/ou à la modification des ressources ? Les niches écologiques des espèces tolérantes sont elles modifiées ? si oui, quelles conséquences cela pourrait-il induire concernant une possible recolonisation des espèces acido-sensibles ?** Autant de questions dont certaines réponses, encore trop rares dans la littérature, sont indispensables pour appréhender les processus de réhabilitation.

Dans un premier temps, une étude « classique » de **la structure et de la composition globale de la communauté de macroinvertébrés et de ses variations temporelles et spatiales nous permettra de statuer sur l'effet de l'acidification dans les stations étudiées puis de préciser et de comparer l'acido-sensibilité des taxons présents à partir des connaissances acquises notamment par la bibliographie.**

Dans un deuxième temps, nous étudierons alors de façon plus détaillée **l'autécologie de certaines espèces de macroinvertébrés et les conséquences de l'acidification notamment au niveau de leur histoire de vie et leur régime alimentaire en milieu naturel.**

En résumé, nos trois objectifs principaux sont :

- d'étudier l'effet global de l'acidification et de ses variations temporelles et spatiales sur la structure et la composition des communautés de macroinvertébrés.
- de préciser l'acido-sensibilité des taxons dans nos conditions d'étude.
- d'étudier l'effet potentiel de l'acidification au niveau de l'histoire de vie et du régime alimentaire de certains taxons persistants en milieu acide.

PARTIE IV.

EFFET DE L'ACIDIFICATION SUR LES PEUPLEMENTS DE MACROINVERTEBRES

Cette partie propose d'approfondir l'effet global de l'acidification sur la structure et la composition des communautés de macroinvertébrés dans nos conditions d'étude, en abordant davantage les variations temporelles et microspatiales. Elle permettra ensuite de déterminer le statut des taxons au sein de la communauté et en fonction de leur acido-sensibilité, étape notamment indispensable, afin de pouvoir étudier l'autoécologie de certaines espèces en relation avec l'acidification.

IV. 1 Matériels et méthodes

Pour l'étude des communautés d'invertébrés, deux types de prélèvements ont été réalisés :

- prélèvements des stades aquatiques
- prélèvements des imagos Plécoptères, Trichoptères et Ephéméroptères.

IV.1.1 Echantillonnage des stades aquatiques.

IV.1.1.1 Sites d'étude

Les prélèvements des stades aquatiques ont été réalisés dans les 6 stations d'étude décrites précédemment BI, GC et RR du bassin versant du Rouge Rupt et HR, MR et BR du bassin versant du Haut Rupt. D'après leur caractérisation chimique, nous avons pu bénéficier de 2 replicats de cours d'eau non acide BI/HR, moyennement acide GC/MR et acide RR/BR.

IV.1.1.2 Campagnes de prélèvements

Une série de 10 campagnes de prélèvement de la faune aquatique a été réalisée de février à décembre 2000 ; les 1er février, 14 mars, 19 avril, 16 mai, 15 juin, 11 juillet, 16 août, 19 septembre, 17 octobre et 5 décembre.

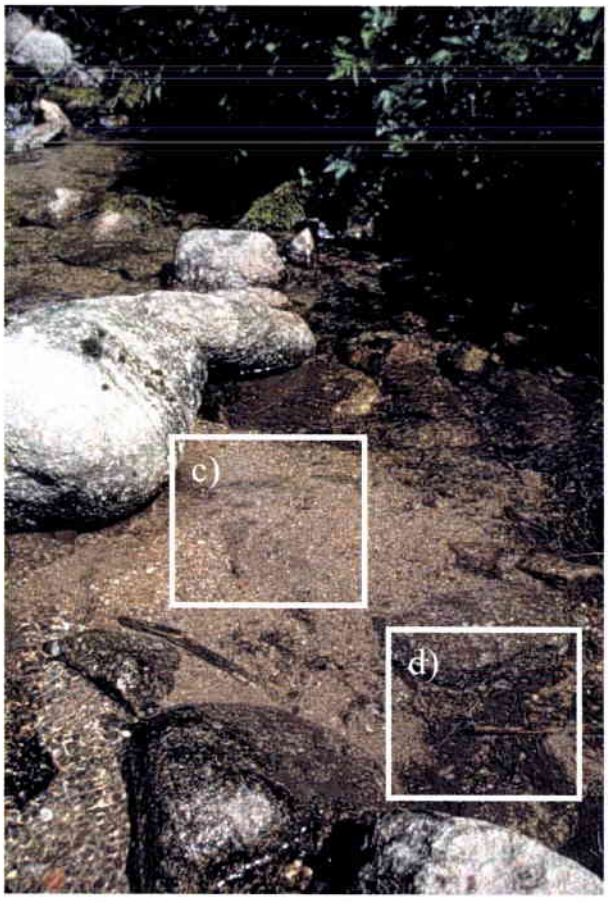
IV.1.1.3 Micro-habitats

Afin de prélever un échantillon le plus représentatif possible de la communauté de macroinvertébrés présente à chaque campagne, nous avons choisi de procéder à un échantillonnage par micro-habitats. Ainsi, nous avons déterminé 5 substrats majoritaires (figures 30), définissant 5 micro-habitats principaux, communs aux 6 stations d'étude selon les critères suivants :

1) Substrat **Blocs**/ Vitesse de courant moyenne à forte/ Profondeur faible à moyenne (5 cm - 30 cm) (figure 30a)
2) Substrat **Galets-graviers**/ Vitesse de courant moyenne à forte/ Profondeur faible (5 cm- 20 cm) (figure 30b)
3) Substrat **Sables**/ Vitesse de courant nulle/ Profondeur Moyenne à Forte (30 cm- 60 cm) (figure 30c)

Substrat Blocs

Substrat Galets/graviers



Substrat Sables et Litières

Substrat Bryophytes

Figures 30 a,b,c,d,e: Représentation photographique des 5 substrats échantillonnés a) Blocs, b) Galets/graviers, c) Sables, , d) Litières. e) Bryophytes

4) Substrat **Litières**/ Vitesse de courant nulle/ Profondeur moyenne à forte (30 cm- 60 cm) (figure 30d)
5) Substrat **Bryophytes**/ Vitesse de courant forte/ Profondeur faible (5 cm - 20 cm) (figure 30e)

La superficie relative de chaque substrat a été évaluée au printemps 2003 sur chacune des 6 stations. Pour ce faire, nous avons d'abord divisé la station en tronçons de 10 m de linéaire. Ensuite, sur plusieurs tronçons choisis aléatoirement, la surface du cours d'eau a été quadrillée en carré de 4m² (2m x 2m) à l'aide de décamètres. Finalement, la superficie relative de chaque substrat a été évaluée à l'intérieur de chaque carré ainsi défini. Les moyennes des superficies relatives des substrats ainsi que la superficie totale quadrillée pour chaque station sont présentées dans le tableau 12.

Tableau 12 : Superficie relative (%) des principaux substrats et dimensions des 6 stations d'étude.

Superficie %	Rouge Rupt	Grand Clos	Bihay	Bas Rupt	Moyen Rupt	Haut Rupt
Sables	8,7	16,0	10,8	4,0	6,2	10,1
Litières	1,5	4,4	1,9	4,0	2,0	1,2
Bryophytes	6,6	8,2	11,5	31,0	11,5	18,8
Blocs	68,4	47,4	47,1	37,0	52,3	48,7
Galets-graviers	14,8	24,0	14,9	18,5	28,0	21,2
Dalles	0,0	0,0	13,7	5,5	0,0	0,0
Total	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Surface quadrillée (m²)	192,0	68,0	84,0	40,0	60,0	68,0
Longueur station (m)	40	40	50	40	60	40
Largeur moy (m)	8,0	2,3	2,1	1,9	2,0	3,7

La surface à quadriller a été déterminée en fonction de l'homogénéité du lit du cours d'eau vis à vis de la distribution des micro-habitats et en fonction de la largeur de la station. Ainsi, la superficie quadrillée pour le ruisseau du Rouge Rupt est nettement supérieure aux autres ruisseaux, à l'inverse, le ruisseau du Bas Rupt présente la surface quadrillée la plus faible.

IV.1.1.4 Prélèvements

Les prélèvements ont été effectués en utilisant un échantillonneur de type « Surber » muni d'un cadre de dimension 25,8 cm x 33,8 cm et d'un filet de 280 µm de vide de maille. Chaque habitat été échantillonné une fois par campagne à l'exception des Blocs. Ce micro-habitat majoritaire dans les ruisseaux de tête de bassin étudiés (voir tableau 12), a été échantillonné en double à chaque occasion. A chaque campagne, l'échantillonnage pour un ruisseau s'est donc effectué au total sur 0,523 m².

Chaque prélèvement au Surber (i.e. 1 habitat dans 1 station à 1 date) a été conservé dans un bidon en polyéthylène de 2 litres, formolé à environ 5% puis ramené au laboratoire.

Note : Pour l'habitat comprenant le substrat Blocs, échantillonné en double, les deux prélèvements ont été rassemblés.

IV.1 2 Echantillonnage d'imagos

III.1.2.1 Sites d'étude

Les prélèvements d'imagos ont été réalisés sur les mêmes stations que les prélèvements des stades aquatiques auxquelles nous avons ajouté une station supplémentaire sur le cours d'eau de la Meurthe située à proximité du bassin versant du Haut Rupt (10 km). La station Meurthe a fait l'objet des mêmes campagnes d'analyse chimique de l'eau que les 6 stations d'étude. Elle est considérée comme une station de référence non acide et présente les caractéristiques physiques et chimiques suivantes (tableau 13).

Tableau 13: Caractéristiques physiques et chimiques de la station de référence Meurthe incluse dans les prélèvements d'imagos.

Code	Ruisseau	Latitude N	Longitude E	Ordre	Distance à la source (m)	Altitude (m)	Largeur min - max (m)	Profondeur moyenne (m)	Pente %	Végétation riveraine
ME	Meurthe	48°04'50"	7°00.5'2"	2	3200	860	2,0 - 3,8	0,5	12,5	Prairie, *Abies alba* *Acer pseudoplatanus*

Code	pH	Conductivité 25°C (µS.cm-1)	A.N.C (µeq.L-1)	Al total (µg.L-1)	Ca^{2+} (mg.L-1)	Mg^{2+} (mg.L-1)	Na^{+} (mg.L-1)	K^{+} (mg.L-1)	NO_3^- (mg.L-1)	SO_4^{2-} (mg.L-1)	Cl^- (mg.L-1)
ME	6,35	69,3	119,6	25	3,87	1,30	6,71	0,36	1,97	3,52	12,22

IV.1.2.2. Campagnes

Un échantillonnage par chasses à vue a été réalisé toutes les 2 semaines à partir du 1er février 2000 jusqu'au 5 décembre 2000 représentant un total de 22 campagnes.

IV.1.2.3 Prélèvements

Les chasses à vue ont été effectuées à l'aide d'un parapluie japonais, d'un filet entomologiste et de pinces souples.

- Le parapluie japonais a été utilisé dans les fougères, les carex, les buissons et autres arbustes sur chaque berge de la station, dans un couloir de 30 à 40 m de large de part et d'autre du ruisseau.
- Le filet entomologiste a permis la capture des insectes volant au-dessus de l'eau.
- Enfin, de nombreux insectes ont été prélevés directement à vue à l'aide des pinces souples en scrutant les troncs d'arbres ou les blocs rocheux émergés présents sur la station.

Les individus capturés ont été directement conservés dans l'alcool à 70% puis rapportés au laboratoire pour détermination. La durée des chasses à vue a été chronométrée et une attention particulière a été donnée afin d'exercer un effort de capture comparable sur chaque station, en tenant compte cependant de la densité de la ripisylve et de la longueur de la station. Ainsi, le temps moyen de chasse à vue pour chaque station est donné dans le tableau 14.

Tableau 14 : Durée moyenne et totale d'échantillonnage des adultes sur les 7 stations.

	Rouge rupt	Gd clos	Bihay	Bas rupt	Moyen rupt	Haut rupt	Meurthe
Temps moyen de capture	40 min	40 min	58 min	33 min	36 min	39 min	45 min
Temps total de capture	830 min	850 min	1220 min	670 min	750 min	815 min	945 min

Le temps de capture est le plus important pour la station BI (1220 min) car elle possède effectivement la densité de ripisylve la moins importante. A l'inverse, la station BR dont le temps de capture est le plus faible possède la densité de ripisylve la plus forte pour la taille de la station la plus faible augmentant ainsi les chances (potentiel) de capture.

IV.1. 3 Analyse des échantillons : Tri et identification

Au laboratoire, tous les macro-invertébrés de chaque prélèvement aquatique ont été triés du reste de l'échantillon sous loupe binoculaire à un grossissement variant de 6,4 à 40 fois (Olympus Wild M3), puis conservés dans l'alcool à 70%. Tous les invertébrés ont ensuite été identifiés à l'aide d'une loupe binoculaire d'un grossissement variant de 10 à 100 fois (LEICA.MZ 12).

Les taxons ont été identifiés en fonction :

- des objectifs de notre étude.
- des connaissances scientifiques déjà à disposition sur le secteur.
- des connaissances scientifiques applicables sur le secteur.

IV.1.3.1 Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères

i. Larves

Ces 3 ordres bénéficient de connaissances scientifiques relativement bien établies en matière d'identification en comparaison de la majorité des autres groupes de macro invertébrés benthiques, notamment dans la région étudiée.

Les taxons appartenant à ces trois ordres ont donc été (sauf en de rares exceptions) déterminés à l'espèce lorsque les stades larvaires étaient suffisamment avancés. Ainsi, les jeunes stades, en particulier pour les Trichoptères (*Limnephilinae*, *Hydropsyche*) et les Plécoptères (*Protonemoura*, *Leuctra*) n'ont pas pu être identifiés.

ii. Imagos

Tous les imagos mâles capturés lors des chasses à vue ont été énumérés et déterminés à l'espèce. En revanche, les individus femelles de plusieurs taxons étant quasiment indéterminables au niveau spécifique, les femelles des genres *Nemoura* et *Isoperla* (Plécoptères), *Baetis* et *Rhitrogena* (Ephéméroptères), *Hydropsyche* (Trichoptères) n'ont pas pu bénéficier d'une détermination plus poussée.

IV.1.3.2 Diptères, Coléoptères et autres groupes

Les Diptères constituent un ordre très diversifié, comprenant de nombreux taxons. Les connaissances scientifiques en terme d'identification en sont d'autant plus variées. En effet, si certains taxons bénéficient de travaux scientifiques relativement approfondis comme les Athericidae (Thomas, 1974), les Simuliidae (Clergue-Gazeau, 1991), de nombreuses autres familles restent plus méconnues ou nécessitent à elles seules un travail à part entière comme les Empididae, Limoniidae et autres Chironomidae par exemple. Le niveau d'identification des Diptères a donc varié selon la famille considérée.

En ce qui concerne les Coléoptères et les autres groupes tels les Planaires, Mollusques, Crustacés, Mégaloptères, Hétéroptères et Odonates, l'identification a été poussée au genre ou à l'espèce. Les Oligochètes, quant à eux, n'ont pas fait l'objet d'une détermination poussée et l'identification s'est faite au niveau de la famille.

Les ouvrages utilisés pour l'identification des taxons des divers groupes faunistiques sont présentés dans le tableau 15 suivant

Tableau 15 : Ouvrages d'identification utilisés pour les différents groupes faunistiques rencontrés.

Groupe taxonomique	Ouvrage d'identification
Ephéméroptères	Elliott *et al.* 1988; Nagel 1989; Studemann *et al.* 1992; Bauernfeind 1994 a,b; Tachet *et al.* 2000
Plécoptères	Despax 1951; Illies 1955; Aubert 1959; Hynes 1967; Nagel 1989; Tachet *et al.* 2000
Trichoptères	Malicky 1983; Pothin 1985; Nagel 1989; Wallace *et al.* 1990; Pitsch 1993; Edington & Hildrew 1995; Waringer & Graf 1997; Tachet *et al.* 2000
Diptères	Davies 1968; Thomas 1974; Nagel 1989; Clergue-Gazeau 1991; Vergon & Bourgeois 1993; Tachet *et al.* 2000
Coléoptères	Richoux 1982; Nagel 1989; Tachet *et al.* 2000
Hétéroptères	Dethier 1985; Tachet *et al.* 2000
Mégaloptères	Dethier & Haenni 1986; Nagel 1989; Tachet *et al.* 2000
Mollusques	Mouthon 1982; Nagel 1989; Tachet *et al.* 2000
Oligochètes	Lafont 1983; Nagel 1989; Tachet *et al.* 2000
Planaires	Nagel 1989; Tachet *et al.* 2000
Crustacés	Nagel 1989; Tachet *et al.* 2000
Nématodes	Tachet *et al.* 2000

Certaines déterminations ont nécessité une confirmation par des spécialistes. Ainsi, les Ephéméroptères notamment du genre Baetidae ont été vérifiés par Mr Jacquemin G. (Université de Nancy), les Trichoptères par Mr Vein D. (I.N.P.L, Nancy) et les Coléoptères (Dytiscidae et Hydrophilidae) par Mr Gerend R. (Société Lorraine d'Entomologie). Pour les Diptères, l'effort d'identification a porté plus particulièrement sur les larves de Limoniidae, Tipulidae, Athericidae avec l'aide de Mr Thomas A. (Université de Toulouse) et sur les larves de la famille des Psychodidae avec l'aide de Mr. Pr. Vaillant F. (Université de Grenoble).

IV. 2 Expression des résultats

IV.2.1 Variables et indices de structure

Les indices de structure utilisés permettent d'apporter une première information globale sur l'organisation de la communauté des macroinvertébrés dans les différentes stations échantillonnées :

- la richesse taxonomique (**S**) représente le nombre de taxons identifiés

- la densité (**D**) représente le nombre de macroinvertébrés par unité de surface. Elle s'exprime soit en m^2 pondéré par la représentativité des substrats dans la station soit en m^2 par substrat échantillonné

- la diversité de Shannon et Weaner (1949) (**H'**) est une valeur tenant compte à la fois du nombre de taxons et l'abondance de chacun d'entre eux selon la relation :

$$\mathbf{H'} = \sum_{i=0}^{S} (p_i \cdot \log_2 p_i)$$

où $p_i = q_i / Q$ est la proportion d'individus de l'espèce i

- l'équitabilité de Pielou (**Eq**) est une valeur comprise entre 0 et 1 exprimant la répartition des effectifs dans les différents taxons.

$$\mathbf{Eq} = H' / \log_2 S$$

où $\log_2 S$ exprime la diversité maximale.

IV.2.2 Les analyses multivariées

Compte tenu de l'importance du jeu de données établi (6 stations, 10 campagnes, 300 relevés), nous avons opté pour des analyses multivariées afin de révéler un certain nombre d'effets (temps, habitat) sur la structure des communautés et la distribution des taxons. Les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel ADE4.

Les effets des différentes variables ont été déterminés à partir de la méthode par les regroupements centroïdes puis testés par un test de permutation du logiciel ADE4 (à 10 000 permutations). Les variabilités étant très importantes dans l'ensemble des analyses, les différences entre les centres de gravité des différentes modalités ont été testées par les tests non paramétriques de Kruskall Wallis (comparaison globale) et de Mann Whitney (comparaison 2 à 2) à partir des coordonnées des points sur les axes des plans factoriels. Les différences ont été considérées comme significatives à $p<0,05$. L'interprétation s'est faite sur la base de ces tests.

IV.2.2.1 L'analyse en composantes principales (ACP)

Une ACP normée a été utilisée afin de dégager les caractéristiques structurales des communautés de macroinvertébrés pour les différents substrats des stations. L'ACP a été réalisée à partir des indices de structure calculés pour chacun des prélèvements (4 indices x 300 relevés). Les densités prises en compte sont les densités non pondérées. Les valeurs de l'indice de densité D ont été transformées $\log_2 (X)$ afin de limiter les écarts d'ordre de grandeur avec les valeurs des autres indices.

IV.2.2.2 L'analyse factorielle des correspondances (AFC)

Les AFC ont permis de dégager les effets du substrat, du temps et l'effet station à partir des listes faunistiques (en abondance) établies pour chaque prélèvement.

i. AFC « globale »:

Elle a été réalisée à partir des densités pondérées de chaque taxon dans chacun des prélèvements après transformations $\log_2 (X + 1)$. Seuls les taxons représentés par au moins 3 individus capturés sur l'ensemble des prélèvements ont été inclus dans l'analyse (163 taxons x 300 relevés).

ii. AFC « effet temporel » :

Elle a été réalisée à partir des densités pondérées de chaque taxon pour chaque date et par station après transformations $\log_2 (X + 1)$. Seuls les taxons représentés par au moins 3 individus capturés sur l'ensemble des prélèvements et présents dans au moins 2 stations ont été inclus dans l'analyse (141 taxons x 60 relevés).

iii. AFC « effet substrat » :

Elle a été réalisée à partir des densités moyennes non pondérées de chaque taxon pour chaque substrat et par station après transformations $\log_2 (X + 1)$. Seuls les taxons représentés par au moins 3 individus capturés sur l'ensemble des prélèvements et présents dans au moins 2 stations ont été inclus dans l'analyse (141 taxons x 30 relevés).

iv. AFC « effet station » :

Elle a été réalisée à partir des densités moyennes pondérées de chaque taxon pour chaque station après transformations $\log_2 (X + 1)$. Seuls les taxons représentés par au moins 3 individus capturés sur l'ensemble des prélèvements ont été inclus dans l'analyse (163 taxons X 6 stations).

IV.2.3 Matrice de corrélation de Pearson

Des matrices de corrélations linéaires ont été réalisées (logiciel STATISTICA) confrontant les différents indices de structure des communautés aux paramètres chimiques descripteurs de l'acidification.

De plus, une matrice de corrélations linéaires de Pearson a été réalisée confrontant les densités moyennes pondérées des taxons représentés par au moins 3 individus au total et présents dans au moins 2 stations, avec les valeurs moyennes des principaux paramètres descripteurs de l'acidification des stations.
Les corrélations ont été considérées significatives à $p<0,05$.

IV.3 RESULTATS

IV.3.1 Peuplement global de la zone biogéographique

Au cours de l'étude, nous avons déterminé 218 unités taxonomiques, tous prélèvements confondus. La liste en présence / absence des 218 taxons est présentée dans les pages suivantes (tableau 16). Les unités taxonomiques sont réparties en 15 groupes faunistiques majeurs des milieux aquatiques. Le tableau 17 donne la répartition du nombre des taxons dans les 15 groupes faunistiques.

Tableau 16 : Répartition des taxons dans les 15 groupes faunistiques.

	Nombre taxons
Ephéméroptères	18
Plécoptères	46
Trichoptères	70
Coléoptères	12
Diptères	48
Mégaloptères	1
Hétéroptères	2
Odonates	1
Crustacés	2
Mollusques	6
Planaires	3
Oligochètes	6
Achètes	1
Hydracariens	1
Nematodes	1
Total	218

Le peuplement relatif aux 6 stations d'étude est largement dominé par les insectes et notamment par l'ordre des Trichoptères avec 70 taxons ce qui correspond à plus de 30 % de l'ensemble des taxons. Toutefois le niveau taxonomique diffère entre certains groupes. Ainsi, les Diptères présentent 48 taxons mais seulement 13 ont été identifiés à l'espèce.

Tableau 17 : Liste faunistique globale en présence/absence des 6 stations d'étude et de la Meurthe

Unité taxonomique	BI	GC	RR	HR	MR	BR	ME *
Ephéméroptères							
Epeorus sylvicola (PICTET, 1865)	+/+	./+	./+	+/+	1/.		/+
Rhitrogena semicolorata (CURTIS, 1834)	+/+	./+		+/+	+/.		/+
Ecdyonurus venosus (FABRICIUS, 1775)	1/.			+/1			/+
Electrogena lateralis (CURTIS, 1834)	+/.						
Baetis alpinus (PICTET, 1843)	+/.	+/.	+/.	+/1	+/.	+/.	
Baetis melanonyx (PICTET, 1843)	+/.			+/.	+/.		
Baetis rhodani (PICTET, 1843)	+/+	+/.	+/.	+/.	+/.		/+
Baetis vernus CURTIS, 1834	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	
Alainites muticus (LINNAEUS, 1758)	+/.	1/.		+/.	+/.	1/.	
Nigrobaetis niger (LINNAEUS, 1761)				+/.			
Baetis	+/+	+/.	1/+	+/+	+/+	+/.	/+
Habroleptoïdes confusa SARTORI & JACOB, 1986	+/.			+/.			/1
Habrophlebia lauta EATON, 1884	+/+			+/.			
Leptophlebiidae	+/1			+/.			
Seratella ignita (PODA, 1761)	+/+		1/.	+/1	1/.	1/.	/+
Ephemerella mucronata (BENGTSSON, 1909)				+/.		1/.	
Ameletus inopinatus EATON, 1887			+/.	+/.	+/1		
Siphlonurus lacustris (EATON, 1870)				./1			/+
Plécoptères							
Perla marginata (PANZER, 1799)	+/+						
Perla bipunctata PICTET, 1842							/1
Dinocras cephalotes (CURTIS, 1827)	1/.						/+
Perlodes microcephala (PICTET, 1842)	+/+	+/1		+/+	+/1		/+
Diura bicaudata (LINNAEUS, 1758)			1/+		+/.	+/+	
Siphonoperla torrentium (PICTET, 1842)	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	/+
Isoperla oxylepis (DESPAX, 1936)	+/+	./1		./+	./1		/+
Isoperla rivulorum (PICTET, 1842)				./1			/1
Isoperla	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	/+
Taeniopteryx hubaulti AUBERT, 1946				+/+			/+
Brachyptera seticornis (KLAPALEK, 1902)	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	/+
Brachyptera risi (MORTON, 1896)	./+	./1	+/+				
Brachyptera			+/.				
Amphinemura sulcicollis (STEPHENS, 1835)	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	/+
Nemurella picteti KLAPALEK 1909	+/1	+/1	+/.	+/+	+/+	+/+	/+
Nemoura cinerea (RETZIUS, 1783)	./+				./+	./+	/1
Nemoura marginata (PICTET, 1836)	./+	./1	./1	./+	./+	./+	/1
Nemoura avicularis MORTON 1894	./1		./1	./1			/1
Nemoura cambrica (STEPHENS, 1835)	./1			./1			
Nemoura fluviceps KLAPALEK, 1902	./1						
Nemoura flexuosa AUBERT, 1949							/1
Nemoura	+/+	+/.	+/1	+/+	+/+	+/+	/+
Protonemura nimborum RIS, 1902	1/.	+/.	./1	+/+	+/+	+/+	/+
Protonemura praecox (MORTON, 1894)	+/+	+/+		+/+			/+
Protonemura meyeri (PICTET, 1842)	+/+	+/+	+/+	+/+			/1
Protonemura intricata RIS, 1902	+/+	./+	1/.	+/+	./+	./+	/+
Protonemura lateralis (PICTET, 1841)	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	/+
Protonemura fumosa RIS, 1902	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	/+
Protonemura nitida (PICTET, 1841)	+/+	+/+	+/1	+/+	+/+	1/+	/+
Protonemura	+/.	+/.	+/.	+/+	+/.	+/.	
Capnia vidua KLAPALEK, 1904	1/.	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	/+
Leuctra prima KEMPNY, 1899	+/+	./+	./+	+/+	+/+	1/+	/+
Leuctra pseudosignifera AUBERT, 1954	./+	./+	./+	./+	./+	+/+	/+
Leuctra inermis KEMPNY, 1899	+/+	1/+	+/+	+/+	./+	./+	/+
Leuctra nigra OLIVIER, 1811	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	/+
Leuctra aurita NAVAS, 1919	1/+	./+		./+	./+		/+
Leuctra cingulata KEMPNY, 1899	./+	./+	./+	./+	./+	+/+	/+
Leuctra alpina KÜHTREIBER, 1934	./+	./+					/+
Leuctra autumnalis AUBERT 1948	./1			./+	./+	./+	/+
Leuctra fusca (LINNAEUS, 1758)	./1		./+				/+
Leuctra hippopus KEMPNY, 1898	./+	./+	./+	./+		./1	/+
Leuctra albida KEMPNY, 1899			./1	./1			/+
Leuctra digitata KEMPNY, 1899				./+	./1		/+
Leuctra gp fusca	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	
Leuctra gp hippopus / inermis	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	
Leuctra	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	

	BI	GC	RR	HR	MR	BR	ME *
Trichoptères							
Rhyacophila evoluta McLACHLAN, 1879	+/1	+/+	+/.	+/+	+/1	+/1	/1
Ryacophila praemorsa McLACHLAN, 1879	1/.	+/+	+/1	1/+	+/+	+/+	/+
Rhyacophila laevis PICTET, 1834					+/.		
Rhyacophila obliterata McLACHLAN, 1863	+/+	+/+	+/+	+/+	1/+	./+	/+
Rhyacophila dorsalis (CURTIS, 1834)	1/1		+/1	+/.		1/.	
Rhyacophila aquitanica McLACHLAN, 1879	+/.			+/+	+/+	+/.	/+
Rhyacophila tristis PICTET, 1834	+/+	+/+		+/+	+/.	+/.	/+
Rhyacophila fasciata HAGEN, 1859				./1	./1	./1	
Philopotamoïdes centralis SCHMID, 1970	+/+	+/+	+/.	+/.	+/+	+/+	
Rhyacophila	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	
Hydropsyche dinarica MARINKOVIC, 1979	+/.			+/.	+/.		
Hydropsyche pellucidula (CURTIS, 1834)	1/.						
Hydropsyche tenuis NAVAS, 1932	+/.	1/.		+/.	+/.		
Hydropsyche fulvipes (CURTIS, 1834)	+/.						
Hydropsyche instabilis (CURTIS, 1834)	+/.						
Hydropsyche angustipennis (CURTIS, 1834)	+/.						
Hydropsyche siltalai DÖHLER, 1963	+/.		+/.				
Hydropsyche	+/+	+/1	1/.	+/+	+/1	1/.	
Sericostoma personatum (KIRBY & SPENCE, 1826)	+/+	+/.	+/.	+/1	+/+	+/.	/+
Odontocerum albicorn e (SCOPOLI, 1763)	+/+	+/1	+/.	+/.	+/.	+/+	/1
Philopotamus ludificatus McLACHLAN, 1878	+/+	+/+		+/+	+/+	./1	/+
Philopotamus montanus (DONOVAN, 1813)	1/1			./1	./1		/+
Philopotamus variegatus (SCOPOLI, 1763)	./+	1/+	./+	./1	./+		/+
Philopotamus	+/.	+/.		+/.	+/.	1/.	
Wormaldia occipitalis (PICTET, 1834)	./1	./+			./+	1/+	
Plectrocnemia conspersa (CURTIS, 1834)	+/.	+/1	+/.	+/.	+/1	+/+	
Plectrocnemia geniculata McLACHLAN, 1871		+/.	+/.		+/.	+/.	
Plectrocnemia		+/.	1/.		1/.	+/.	
Lithax niger (HAGEN, 1859)	+/+	+/+		+/+	+/+	1/1	/1
Silo pallipes (FABRICIUS, 1781)	+/.	+/.		+/.		1/.	/+
Goeridae	+/.	+/.		+/.	+/.		
Crunoecia irrorata (CURTIS, 1834)	+/+	+/.	1/.	1/+	+/+	+/1	
Micrasema minimum McLACHLAN, 1876	+/+	+/.	1/.	+/1		+/.	/+
Micrasema longulum McLACHLAN, 1876	+/+	+/.	+/.	+/+	1/.		/+
Glossossoma conformis NEBOISS, 1963	+/+	+/1	1/.	+/1	+/1		/+
Glossossoma intermedium (KLAPALEK, 1892)				+/.			/1
Agapetus fuscipes CURTIS, 1834	+/+	+/.	1/.	+/.	+/.		
Ptilocolepus granulatus (PICTET, 1834)	+/+	+/+	+/.	+/+	+/+	+/+	/+
Stactobia moselyi KIMMINS, 1949	+/.	1/.		+/.	+/.	+/.	
Tinodes rostocki McLACHLAN, 1878	+/+	1/.			+/.		
Tinodes assimilis McLACHLAN, 1865	1/+						
Berea maurus (CURTIS, 1834)	+/+	./1			./1		
Berea	+/.			1/.	1/.		
Adicella reducta (McLACHLAN, 1865)	+/.	+/1	./1	+/.			
Adicella filicornis (PICTET, 1834)	./+			./1	1/.	1/.	
Anomalopteryx chauviniana (STEIN, 1874)			1/1				
Drusus annulatus (STEPHENS, 1837)	+/1	+/+	+/.	+/+	+/1	+/+	/+
Drusus discolor (RAMBUR, 1842)	1/.	1/1	1/1	+/1	+/1	+/.	/+
Drusus chrysotus (RAMBUR, 1842)						./1	
Ecclisopteryx dalecarlica KOLENATI, 1848				+/.			/1
Hydatophylax infumatus (McLACHLAN, 1865)				+/.			
Potamophylax cingulatus (STEPHENS, 1837)	+/.	+/1	+/.	+/+	+/1	+/1	
Potamophylax luctuosus (PILLER & MITTERPACHER, 1783)	+/1		+/.	+/.		1/.	
Potamophylax	+/.	+/.	+/.	+/.	+/1	+/.	
Halesus digitatus (SCHRANK, 1781)	+/.			+/.			/+
Halesus rubricollis (PICTET, 1834)		1/.					
Halesus	+/.	+/.	1/.	+/.			
Annitella obscurata (McLACHLAN, 1876)	+/.						
Parachiona picicornis (PICTET, 1834)	1/+				1/1		
Chaetopteryx villosa (FABRICIUS, 1789)	+/+	+/+	+/+	+/+	+/.	+/.	/+
Chaetoperygopsis maclachlani STEIN, 1874	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	/+
Pseudopsilopteryx zimmeri (McLACHLAN, 1876)		+/1	+/1	+/1	+/1	+/.	/+
Apatania eatoniana McLACHLAN, 1880	./1						
Apatania fimbriata (PICTET, 1834)							/+
Limnephilus sparsus CURTIS, 1834	./1						
Limnephilus centralis CURTIS, 1834	./1						/+

	BI	GC	RR	HR	MR	BR	ME *
Limnephilus auricula CURTIS, 1834				./1			
Stenophylax permistus McLACHLAN, 1895						./1	
Micropterna lateralis (STEPHENS, 1834)						./1	
Limnephilinae	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	+/.	
Coléoptères							
Esolus spp	+	+	+	+	+	+	
Elmis spp	+	+	+	+	+	+	
Limnius spp	+	+	+	+	+	+	
Dryops sp	+						
Hydraena gracilis GERMAR,1824	+	+	+	+	+	+	
Limnebius cf. truncattelus (THUNBERG, 1794)	+						
Helodes spp	+	+	+	+	+	+	
Oreodytes sp	+	+	+	+	+		
Agabus guttatus (PAYKULL, 1798)	1		1			+	
Platambus maculatus (LINNAEUS, 1758)			+	+			
Anacaena globulus (PAYKULL, 1798)	1	+	+	1		+	
Hydrophilidae					1	1	
Diptères							
Liponeura cinerascens LOEW, 1844	+	+	1	+	+	+	
Ibisia marginata (FABRICIUS, 1781)	+	+	1	+	+	+	
Rhagionidae	1			1			
Dolichopodidae			+	1		+	
Tabanidae	+						
Tipulidae	+	+	+	+	+	+	
Tipula maxima PODA, 1761	+			1			
Tipula (savtshenkia) ALEXANDER, 1966			1	1	1	+	
Eloeophila	+	+	+	+	+	+	
Hexatoma	+	+	+	+			
Austrolimnophila	1	1		+			
Pedicia rivosa (LINNAEUS, 1758)	+	+	+		+	+	
Pediciini	1				+	+	
Dicranota	+	+	+	+	+	+	
Molophilus		1		1		1	
Ormosia spp		1	1				
Rhypholophus	+						
Eriopterini					+	1	
Antocha vitripennis (MEIGEN, 1830)	+					1	
Limoniinae sp1		+		+	+	+	
Limoniinae sp2				+			
Limoniini				1		1	
Limoniidae		+	1	1			
Limnophora	+						
Clinocerinae	+	+	+	+	+	+	
Hemedromïnae	+	+	+	+	+	+	
Syrphidae		1		+			
Ceratopogoninae	+	+	+	+	+	+	
Atrichopogon sp	+	1	+		1	1	
Berdeniella unispinosa (TONNOIR, 1919)	+			+	+	+	
Berdeniella magniseta	+			+	+		
Berdeniella granulosa	+			+	+		
Berdeniella ramosa	+			+	+		
Pericoma pseudoexquisita TONNOIR, 1940	+	+	+				
Pericoma blandula EATON, 1893	+						
Ulomyia	+	+		+	+		
Saraiella sp	1						
Threticus				+			
Dixa	+	+		1	1		
Dixella sp	1						
Simulini	+	+	+	+	+	+	
Prosimulium (rufipes) (MEIGEN, 1830)	+	+	+	+	+	+	
Thaumaleidae	+	+	1	+	+	+	
Orthocladiinae	+	+	+	+	+	+	
Tanypodinae	+	+	+	+	+	+	
Diamesinae			+	+	+	1	
Tanytarsini	+	+	+	+	+	+	
Chironomini	+	+	+	+	+	+	

	BI	GC	RR	HR	MR	BR	ME *
Mégaloptères							
Sialis fuliginosa Pictet, 1836	./1	./+	./1	+/1		1/.	
Hétéroptères							
Gerris sp	1						
Velia sp		1			1	+	
Odonates							
Cordulegaster boltoni (DONOVAN, 1807)	+	+	1	1			
Crustacés							
Gammarus fossarum KOCH, 1835				+			
Niphargus			1				
Mollusques							
Ancylus fluviatilis MÜLLER 1774	+			+			
Pisidium	+			+	+	+	
Planorbidae	+	+	1	1	+	1	
Bythinella viridis (POIRET, 1801)	+	+		+	+	+	
Bythinella sp 2	+	+		+	1	+	
Valvata sp	+	+			+		
Planaires							
Polycelis felina (DALYELL, 1814)	+	+	+	+	+	+	
Dugesia sp	+						
(Phagocata vitta) (DUGES, 1830)	+	+	+	+	+	+	
Oligochètes							
Lumbriculidae	+	+	+	+	+	+	
Enchytraiedae	+	+	+	+	+	+	
Eiseniella tetraedra (SAVIGNY, 1826)	+	+	+	+	+	1	
Naididae	+	+	+	+	+	+	
Tubificidae	+			+			
Haplotaxis sp		+	+	+	1	+	
Achètes							
Haemopis sanguisuga (LINNAEUS, 1758)	1						
Hydracariens							
Hydracariens	+	+	+	+	+	+	
Nematodes							
Mermithidae	+	+	+	+	+	+	
Richesse totale	189	153	144	178	160	145	

x / x : larves / adultes (aeriens)

ME* : ne concerne que des prélèvements d'insectes adultes aériens (/ x)

+ : présence

1 : un individu capturé

Il est probable que les Diptères seraient alors majoritaires si tous les taxons étaient identifiés au niveau spécifique comme c'est le cas pour les Trichoptères. Le peuplement est également caractérisé par une importante richesse taxonomique en Plécoptères avec 46 taxons dont 39 espèces identifiées. Parmi elles, le genre *Leuctra* compte à lui seul 12 espèces sur les 15 répertoriées en Lorraine.

C'est un peuplement typique de l'épirhitron avec plusieurs espèces caractéristiques de ce niveau typologique telles que *Baetis alpinus* et *Ephemerella mucronata* pour les Ephéméroptères, *Taeniopteryx hubaulti*, *Capnia nigra* ou *Nemurella pictetii* pour les Plécoptères, *Philopotamoïdes centralis*, *Drusus annulatus* ou *Berea maurus* pour les Trichoptères, *Hydraena gracilis* pour les Coléoptères, *Liponeura cinerascens* pour les Diptères ou encore *Polycelis felina* pour les Planaires.

Nombre des espèces identifiées sont largement répandues dans la zone Paléarctique Ouest, et sont présentes sur les îles britanniques, dans les pays nordiques ou encore dans les pays d'Europe centrale.

Il est à noter quelques espèces remarquables pour le région Lorraine voire pour la France. C'est le cas de *Ameletus inopinatus* EATON, 1887 qui pour la France n'est citée que dans quelques stations des Vosges : La Meurthe, La Petite Meurthe et le Moyen Rupt (Jacquemin G., comm.pers). La présence de cette espèce dans le Rouge Rupt et le Haut Rupt déterminée dans cette étude constitue donc deux stations supplémentaires importantes. D'autres espèces sont mentionnées pour la première fois en Lorraine, c'est le cas des Trichoptères *Adicella filicornis* PICTET 1834 et *Rhyacophila laevis* PICTET 1834 (Vein D., comm. Pers.) et du Plécoptère *Perla bipunctata* PICTET 1842 capturé en 1 exemplaire mâle dans la station Meurthe (observation personnelle).

Au niveau des deux bassins versants, le peuplement est relativement homogène dans sa composition taxonomique. Le bassin versant du Rouge Rupt compte 194 taxons identifiés contre 181 dans le bassin versant du Haut Rupt. Considérant l'ensemble des taxons, 74 % sont communs aux 2 bassins versants et plus de 83 % si l'on ne considère que les taxons représentés par au moins 3 individus. De ce fait, si nos analyses tiennent compte distinctement de la réponse de chaque bassin versant, il nous est apparu également possible d'un point de vue faunistique de regrouper les stations par degré d'acidification et donc ainsi de travailler sur 2 réplicats par niveau d'acidification pour dégager des tendances globales : 2 stations non acides (BI, HR), 2 stations moyennement acides (GC, MR) et 2 acides (RR, BR).

IV.3.2 Comparaison générale entre stations : effets de l'acidification

L'analyse comparative des communautés a été réalisée uniquement à partir des prélèvements aquatiques. Les captures d'imagos ont toutefois permis une précieuse aide à la confirmation des déterminations des formes larvaires mais ont été exclues de cette analyse.

IV.3.2.1 Indices globaux de structure des communautés

Le tableau 18 présente les valeurs des principaux indices descripteurs des communautés des 6 stations d'étude.

Tableau 18 : Indices globaux de richesse taxonomique **S tot**, (« **Rob. S tot** » représente la robustesse sur la richesse taxonomique c'est à dire le nombre de taxons représentés par au moins 2 individus), de densité moyenne pondérée **D** , de diversité moyenne **H' moy.** et d'équitabilité moyenne **Eq moy.** des 6 stations d'étude. +/- représente l'écart-type à la valeur moyenne de l'indice. Des lettrines différentes représentent des différences significatives entre les variables (ANOVA et test post hoc de Tuckey $p<0.05$).

	BI	GC	RR	HR	MR	BR
S tot.	156	114	104	144	119	109
Rob S tot.	136	100	80	130	103	86
S moy.	81+/-5,8 ^{a}	56+/-6,6 ^{b,c}	45+/-3,3 ^{d}	77+/-7,7 ^{a}	62+/-5,7 ^{b}	53+/-4,7 ^{c,d}
$D_{N\ moy./m^2}$	7934+/-1869 ^{a}	3561+/-1608 ^{b}	2571+/-1089 ^{b}	5867+/-2445 ^{a}	3595+/-784 ^{b}	2932+/-917 ^{b}
H' moy.	4,17+/-0,35 ^{a,b}	3,80+/-0,37 ^{a,c}	3,43+/-0,30 ^{c}	4,22+/-0,43 ^{a,b}	4,33+/-0,22 ^{b}	3,96+/-0,28 ^{a,b}
Eq moy.	0,662+/-0,058 ^{a,b}	0,660+/-0,061 ^{a,b}	0,629+/-0,056 ^{a}	0,678+/-0,070 ^{a,b}	0,731+/-0,033 ^{b}	0,697+/-0,047 ^{a,b}

La richesse taxonomique totale des stations varie de 104 pour la station RR à 156 pour BI soit un écart maximum de près de 33 %. L'écart entre BI et GC est légèrement plus faible et atteint 27 %. Dans l'autre bassin versant, les stations HR et BR affichent un écart de 24 % de la richesse taxonomique globale (respectivement 144 contre 109). L'écart entre HR et MR reste cependant nettement plus faible et n'atteint que 17 %.

En tenant compte de la robustesse, les stations HR, MR, BI et GC perdent seulement entre 10 % et 13 % de leur richesse taxonomique totale mais pour les deux stations les plus acidifiées BR et RR, la perte s'élève respectivement à 21 et 23 %. Dans ces conditions, les écarts entre les stations non acidifiées ou légèrement acidifiées et les stations les plus acides s'accroît nettement et atteint jusqu'à 44 % entre BI et RR et plus de 30 % entre le HR et MR. Ces écarts importants rejoignent ceux observés entre les richesses moyennes des stations, calculées sur les 10 campagnes. Si les richesses taxonomiques moyennes des stations de même degré d'acidité ne diffèrent pas significativement, en revanche, elles sont significativement différentes entre groupes de stations de degré d'acidité différent à l'exception de la station GC dont la richesse taxonomique moyenne n'est pas différente de celle de la station acide BR.

Les différences au niveau des densités moyennes par m² sont nettement plus marquées entre les stations non acides et les autres stations acidifiées. On observe par exemple le double d'invertébrés au m² dans la station HR par rapport aux stations les plus acides (BR et RR) et jusqu'au triple dans la station BI ! En revanche, aucune différence significative n'est établie entre les stations moyennement acides (MR et GC) et les stations acides (BR et RR).

Les valeurs des indices de diversité suivent les mêmes tendances que précédemment avec des valeurs élevées pour les stations non acides mais plus faibles (de 0,7 unités) pour les autres stations acidifiées à l'exception toutefois de MR. Cette station bien que plus pauvre en richesse taxonomique et en densité possède une diversité faunistique légèrement supérieure aux stations non acides. En effet, elle compense par la valeur d'équitabilité la plus importante. La communauté est donc plus pauvre mais moins inégale en terme de distribution d'abondance. Toutefois, le test ANOVA ne différencie de façon significative la diversité et l'équitabilité moyenne qu'entre les stations RR et MR.

Le tableau 19 résume les niveaux de corrélation entre les différents indices utilisés et le pH, l'ANC, la conductivité, l'aluminium total.

Tableau 19 : Résultats des corrélations linéaires (Pearson) entre les paramètres chimiques descripteurs du niveau d'acidification et les indices de richesse, densité, diversité et équitabilité. (Corrélations significatives marquées à $p < 0,05$; $n = 6$)

		S tot.	Rob S tot.	S moy.	$D_{N\ moy./m^2}$	H' moy.	Eq moy.
pH	r	0,9155*	0,9571**	0,9206**	0,9000*	0,6256	0,0472
		p=,010	p=,003	p=,009	p=,015	p=,184	p=,929
A.N.C	r	0,992***	0,9694***	0,9567**	0,9932***	0,5604	-0,0714
		p=,000	p=,001	p=,003	p=,000	p=,247	p=,893
Cond.	r	0,9224**	0,8622*	0,8683*	0,9678**	0,4911	-0,0792
		p=,009	p=,027	p=,025	p=,002	p=,323	p=,881
Al_{total}	r	-0,7477	-0,8066	-0,7334	-0,7724	-0,3755	0,1557
		p=,087	p=,052	p=,097	p=,072	p=,463	p=,768

En confrontant ces premiers résultats avec les caractéristiques chimiques des stations, il existe des corrélations linéaires significatives ($p < 0,05$) à hautement significatives ($p < 0,001$) entre les principaux paramètres descripteurs du niveau d'acidification pH, ANC, conductivité et les indices de richesse taxonomique et de densité moyenne. En revanche, les relations ne sont pas significatives avec l'aluminium au seuil $p < 0,05$. De plus, il n'y a pas de relations significatives avec les valeurs de diversité (totale et moyenne) et d'équitabilité en raison principalement du caractère particulier de la station MR.

Les communautés de macroinvertébrés sont caractérisées par une érosion marquée de la biodiversité taxonomique dans les stations moyennement acidifiées et surtout dans les stations acidifiées. Les écarts de densités sont également très importants dès les conditions moyennement acides par rapport aux milieux de référence. Les indices de diversité ne révèlent toutefois pas les mêmes différences entre les 6 stations mais distinguent la station MR par une diversité et une équitabilité moyennes les plus élevées.

IV.3.2.2 Evolution temporelle des indices de structure des communautés

i. Richesse taxonomique (S)

Les figures 31a,b présentent l'évolution de la richesse taxonomique globale dans les cours d'eau des bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement au cours des 10 campagnes de prélèvement effectuées de février à décembre 2000.
La richesse taxonomique des 6 stations fluctue relativement peu dans le temps. Aussi, le coefficient de variation associé à la richesse taxonomique moyenne reste très faible, de 7% au minimum pour BI et de 12% au maximum dans la station GC.

Dans les deux bassins versants, la station de référence présente systématiquement au cours du temps une richesse taxonomique nettement supérieure aux cours d'eau acidifiés. Bien que l'écart soit nettement plus faible, la richesse taxonomique des stations moyennement acidifiées est également systématiquement plus élevée que celle des stations acides bien qu'en certaines occasions elles soient équivalentes (en mars pour GC et RR ; en août pour MR et BR). Alors que certaines stations telles HR et MR présentent une augmentation de leur richesse taxonomique en période estivale lorsque les conditions physico-chimiques sont les plus favorables du point de vue de l'acidité, aucune relation significative entre l'évolution de la richesse taxonomique et les paramètres chimiques descripteurs de l'acidification au cours du temps n'a pu être mise en évidence au sein des stations.

ii. Densité (D)

Les figures 32a,b font apparaître des variations relativement importantes de densités au cours du temps dans les 6 stations. Ainsi, les coefficients de variation sont élevés et varient du minimum au maximum dans les deux stations moyennement acides (de 22% au minimum pour la station MR à 45% au maximum pour la station GC).

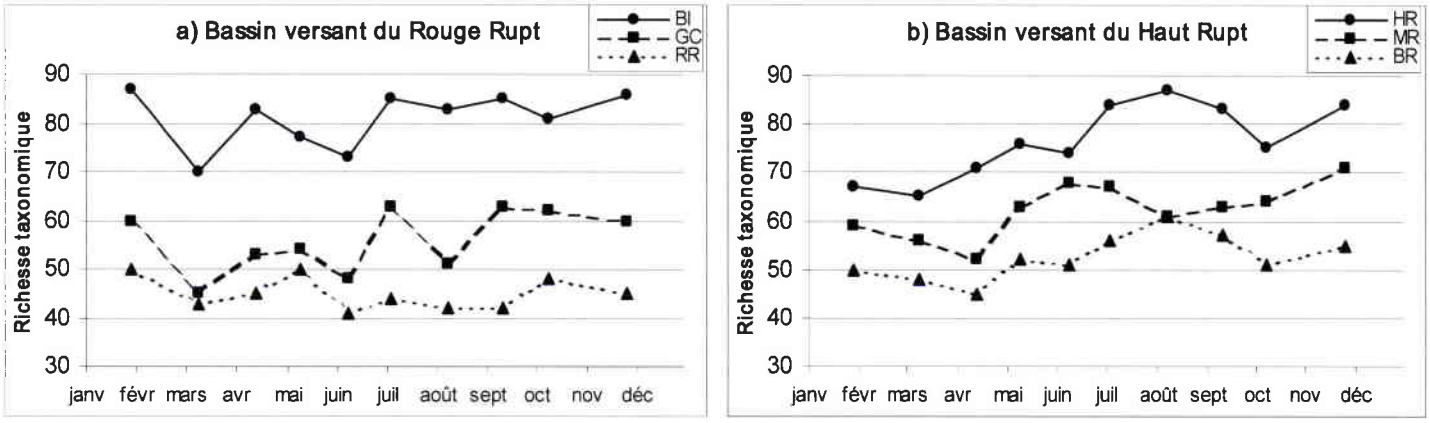
Deux pics de densités apparaissent en août à l'étiage uniquement dans les stations non acides HR (11253 ind/m²) et BI (11625 ind/m²) ce qui leur confère à cette période un écart très important avec les densités dans les stations acidifiées. L'analyse de la composition des communautés à chaque campagne révèle que ces pics correspondent d'une part à une forte augmentation de la densité des *Orthocladiinae* et des *Simuliini* dans les prélèvements et d'autre part, à l'apparition massive des secondes générations de certaines espèces d'Ephéméroptères du genre *Baetis* (*B. rhodani, B. alpinus*).

L'augmentation des densités au printemps sur la station GC (7459 ind/m²) et dans une moindre mesure RR (3468 ind/m²) correspond à une forte augmentation de la densité des *Orthocladiinae* et des Oligochètes. La diminution observée de mai à juin semble être due à la première vague d'émergence massive des Plécoptères printaniers. Dans ces 2 mêmes stations, il apparaît également une augmentation automnale des densités résultant des éclosions des pontes de l'été (*Brachyptera seticornis* et *Amphinemura sulcicollis* notamment).

La station BR présente la même tendance que pour RR et GC avec tout de même un décalage dans les pics de densités printaniers (plus précoces) et automnaux (plus tardifs). Pour la station MR en revanche, nous n'observons pas de pic printanier ce qui lui confère une stabilité remarquable des densités globales de février à octobre avant l'augmentation en décembre correspondant aux éclosions des pontes estivales.

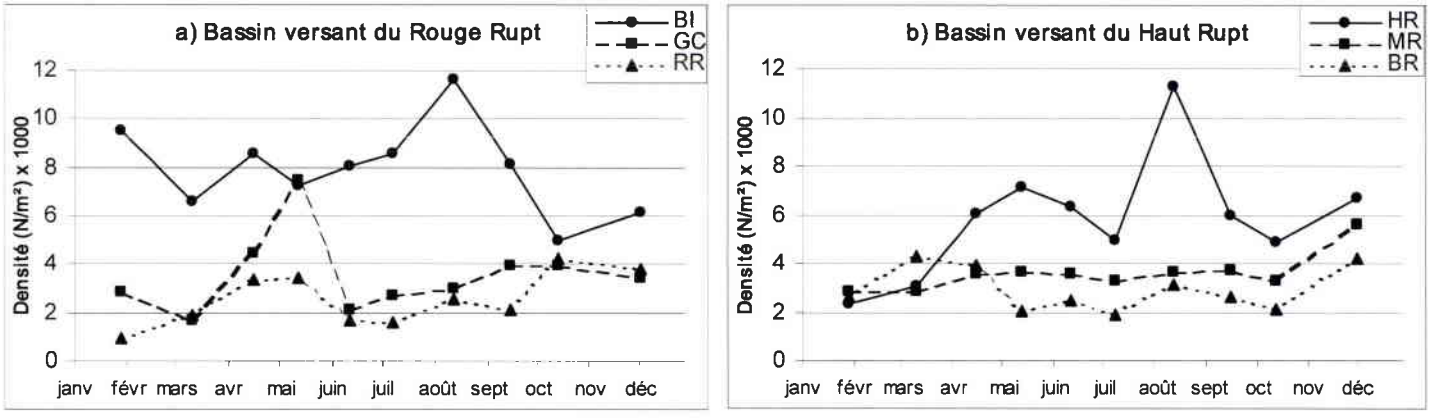
D'après la comparaison avec le régime hydrologique, il semblerait que l'effet perturbateur des crues ne soit perceptible que pour la station HR dont les densités chutent lors des fortes crues enregistrées en février à la fonte des neiges et en juillet lors d'orage (Voir II.3.1.4 régime hydrologique). Comme mentionné pour la richesse taxonomique, aucune relation significative caractéristique entre l'évolution des densités et des paramètres chimiques descripteurs de l'acidification au cours du temps n'a pu être mise en évidence dans les 6 stations.

Richesse taxonomique



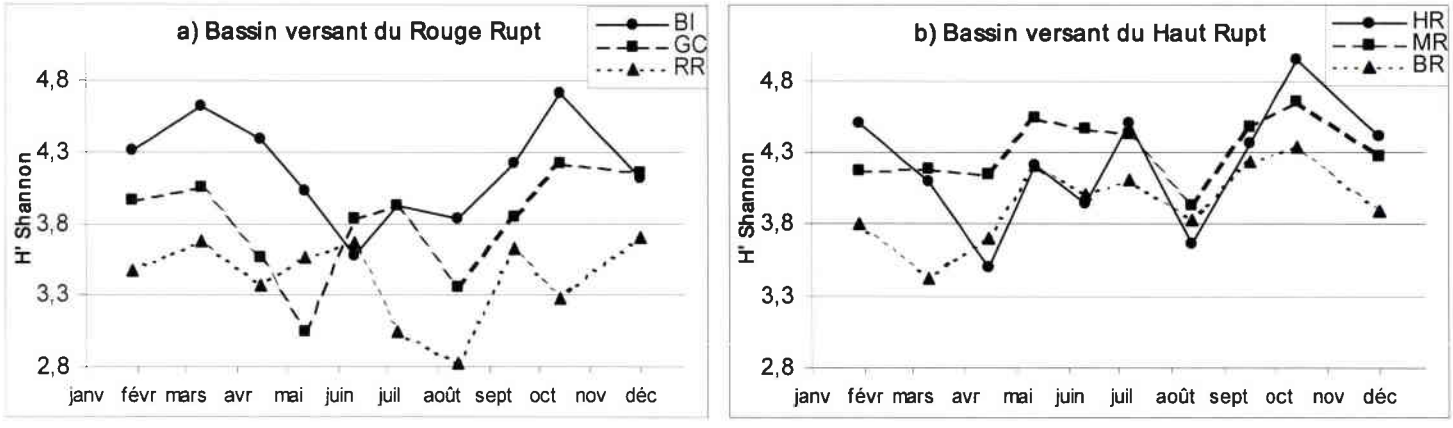
Figures 31a,b : Evolution de la richesse taxonomique globale au cours des 10 campagnes d'échantillonnage dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt (a) et du Haut Rupt (b).

Densité



Figures 32a,b : Evolution des densités globales au cours des 10 campagnes d'échantillonnage dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt (a) et du Haut Rupt (b).

Diversité de Shannon



Figures 33a,b : Evolution de l'indice de diversité de Shannon au cours des 10 campagnes d'échantillonnage dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt (a) et du Haut Rupt (b).

iii. Diversité de Shannon et équitabilité (H', Eq)

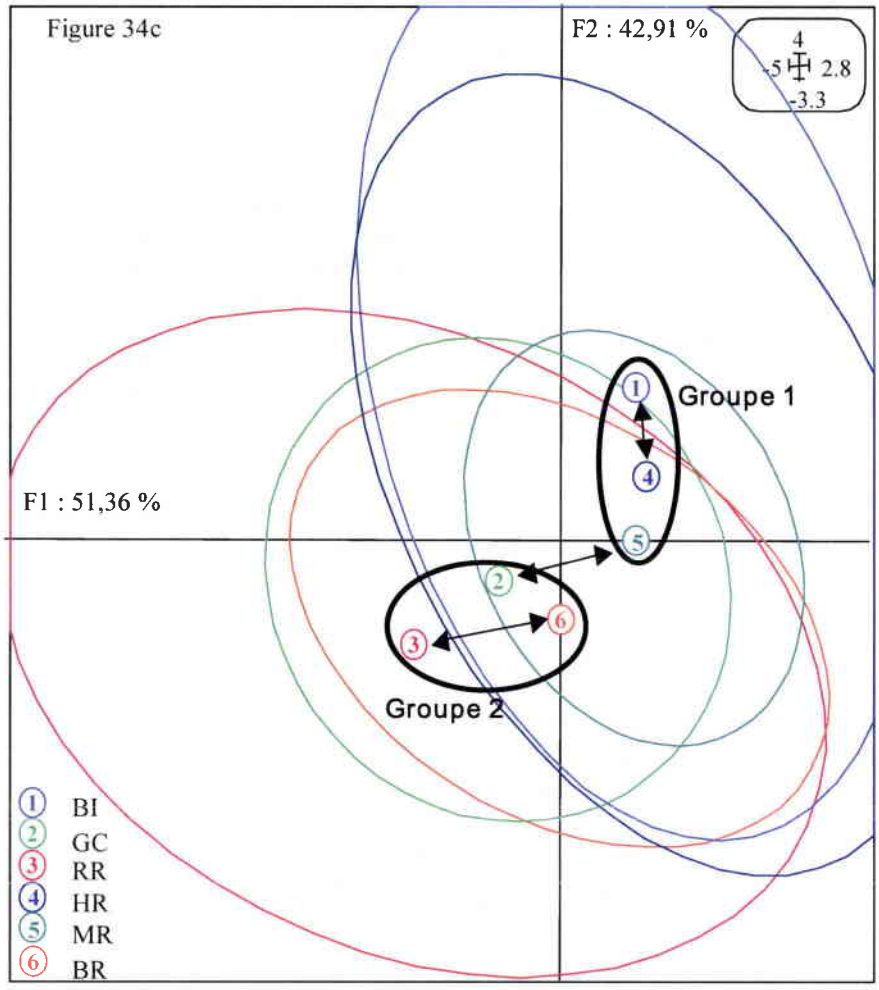
Sur l'année échantillonnée, les évolutions temporelles de l'indice de diversité de Shannon et de l'indice d'équitabilité de Pielou présentent les mêmes tendances. Aussi nous avons choisi de présenter uniquement l'évolution temporelle par bassin versant concernant l'indice de diversité de Shannon (figures 33a,b). Bien que l'évolution de la diversité soit difficilement interprétable, certaines observations sont intéressantes.

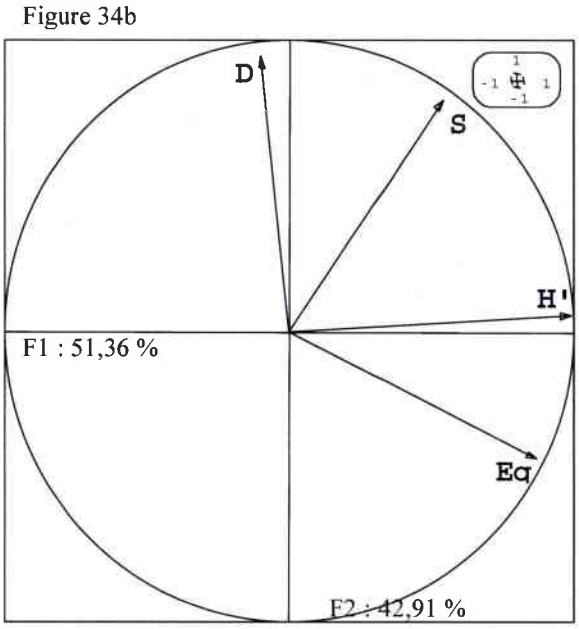
D'une part, l'ensemble des 6 stations présente une évolution de la diversité comparable durant la deuxième moitié de l'année (de juillet à décembre) lorsque les conditions chimiques sont les moins acides. Elle se caractérise par une chute de juillet à août plus ou moins marquée selon les stations et notamment assez peu dans la station BI, suivie d'une augmentation très nette à l'automne avant une nouvelle diminution à l'entrée de l'hiver.

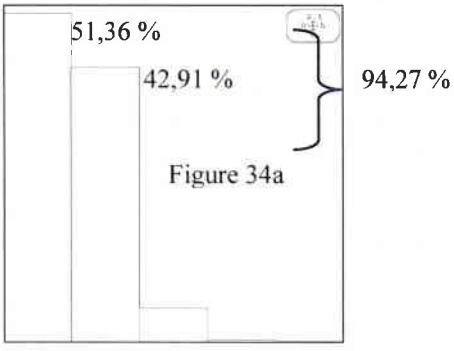
D'autre part, la diversité lors de la première moitié de l'année (hiver et printemps) est en revanche assez contrastée d'une station à l'autre. En effet, dans le bassin versant du Rouge Rupt, les stations BI et GC qui se caractérisent par une diversité élevée à la sortie de l'hiver subissent une forte diminution au printemps. Toutefois, elle s'accentue jusqu'en juillet pour BI alors qu'elle remonte en début d'été (juin, juillet) dans GC. La diversité de la station RR en revanche assez constante jusqu'à juin chute fortement en juillet. Pour les stations du bassin versant du Haut Rupt, la diversité augmente au début de l'été après une forte diminution au printemps (mai) dans la station HR.

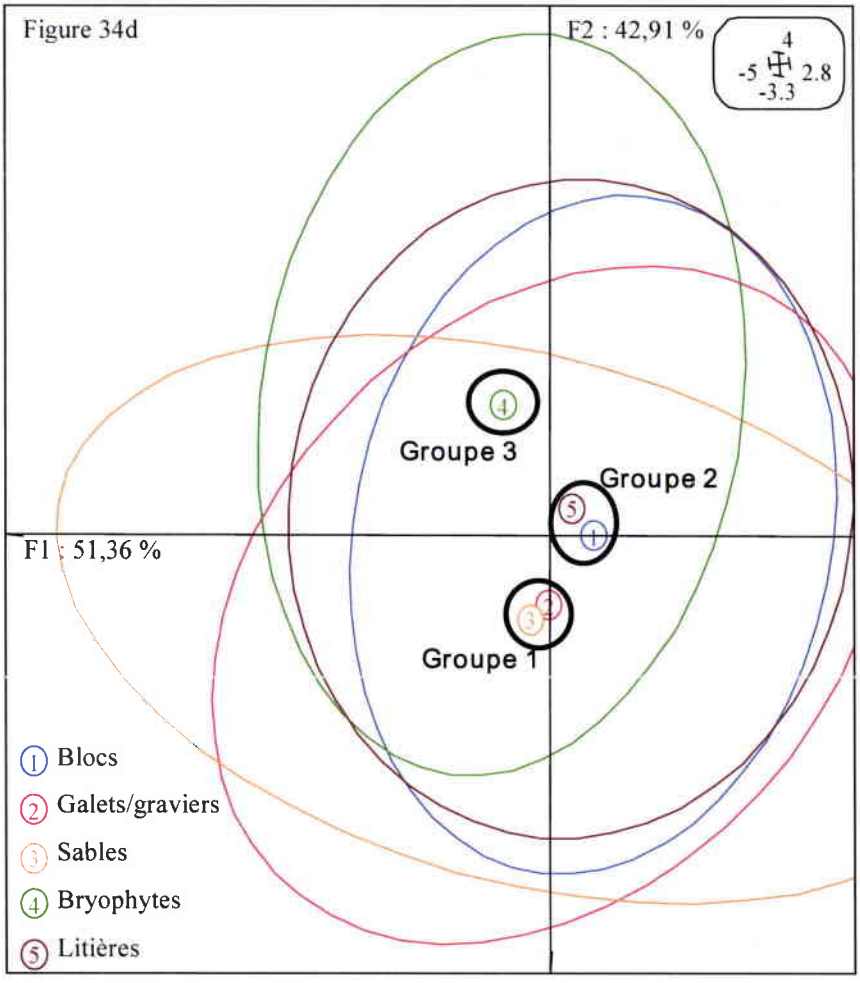
Les écarts de diversité sont les plus contrastés dans le bassin versant du Haut Rupt car la station HR présente le coefficient de variation de la diversité le plus élevé (10,2 %), à l'inverse des stations BR et surtout MR dont les évolutions restent proches et les coefficients de variation les plus faibles des 6 stations (7,1 % et 5,1 % respectivement).

L'évolution temporelle de la richesse taxonomique est assez constante dans toutes les stations. Elle est systématiquement plus variable dans les stations non acides que moyennement acides et acides. L'évolution temporelle des densités révèle dans les stations acidifiées l'absence de pics similaires à ceux enregistrés au mois d'août pour les deux stations non acides. L'évolution de la diversité dans les stations est très contrastée durant la première moitié de l'année (printemps) mais très semblable à la fin de l'été où elle chute et à l'automne où elle remonte. Par ailleurs, on retiendra que la station du MR possède la plus grande stabilité des indices de densité et de diversité et que la station HR au contraire possède des densités sensibles aux phénomènes hydrologiques et la variabilité de la diversité la plus élevée.









Figures 34a,b,c,d: Résultats de l'ACP normée. a. histogramme des valeurs propres. b. Cercle des corrélations des indices. c. plan factoriel des stations .d. plan factoriel des substrats.

IV.3.2.3 Variation des indices dans les différents substrats échantillonnés

Les résultats de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) sont exposés figures 34. Elle présente l'histogramme des valeurs propres de l'analyse (figure 34a) le cercle des corrélations des indices de structure (figure 34b), le plan factoriel des relevés regroupés par stations (figure 34c), le plan factoriel des relevés regroupés par substrats (figure 34d).

D'après l'histogramme des valeurs propres, les deux premières valeurs cumulées représentent plus de 94% de l'inertie totale (51,36 % sur l'axe F1 et à 42,91% sur l'axe F2).

i. Cercle des corrélations

Sur le cercle des corrélations, on remarque que les 4 indices présentent chacun un poids équivalent dans l'analyse. L'axe F1 est nettement défini par l'indice de diversité et dans une moindre mesure par l'indice d'équitabilité. L'axe F2 est, lui, fortement défini par la densité et secondairement par la richesse taxonomique.

ii. Plan factoriel des stations

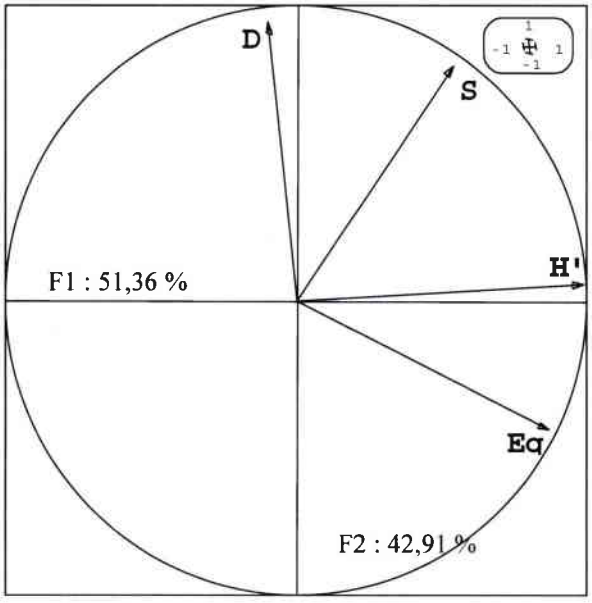
Dans le plan factoriel [F1 x F2] des stations (figure 34c), 2 groupes de 3 stations (en noir) se dégagent au lieu des 3 groupes comme nous pouvions le supposer correspondant aux 3 degrés d'acidification. Ce regroupement s'explique par le comportement différent des stations moyennement acides GC et MR (en vert sur le plan).

En effet, le premier groupe (groupe 1) est constitué de la station MR qui se rapproche des deux stations non acides BI et HR. A l'inverse, le groupe 2 rassemble la station GC avec les deux stations les plus acides RR et BR. Les deux groupes 1 et 2 sont nettement différenciés sur les deux axes F1 et F2 (Test U de Mann Whitney, $p<0,001$) ce qui traduit une diminution généralisée des valeurs des indices du groupe 2 par rapport au groupe 1.

En outre, pour chaque degré d'acidification, les stations diffèrent selon le bassin versant. Les stations non acides BI et HR (en bleu) se différencient selon l'axe F2 et donc plutôt selon la densité d'invertébrés dans les relevés (Test U de Mann Whitney, $p < 0,05$) plus élevée dans la station BI. En revanche, les stations moyennement acides et acides se différencient par le bassin versant selon l'axe F1 (Test U de Mann Whitney, $p< 0,001$) et donc majoritairement selon un gradient de diversité, laquelle est moins marquée dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt.

Les ellipses représentant la dispersion de 95 % des points autour des centres de gravité, permettent de visualiser la variabilité des indices de structure au sein des relevés des différentes stations. Elles tendent à mettre en évidence une variabilité plus forte dans les deux stations non acides suivant un gradient de densité. Par contre, les stations les plus acides possèdent également une variabilité très importante des relevés surtout dans la station RR mais suivant un gradient d'équitabilité. En revanche, la variabilité des indices est la moins élevée pour les deux stations moyennement acides MR et GC.

Figure 34b bis



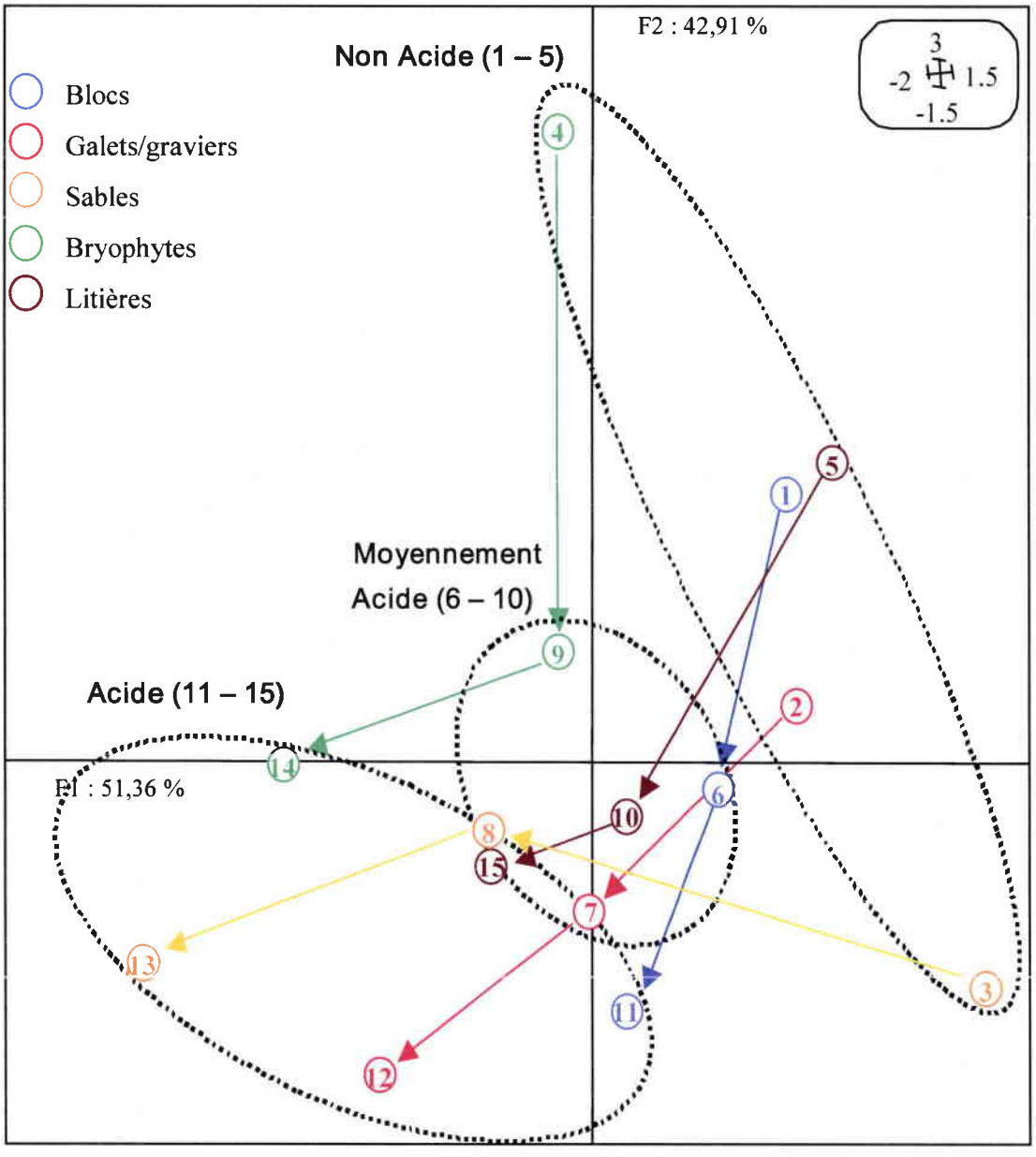


Figure 34e : plan factoriel des relevés regroupés par substrats et par degré d'acidification des stations

iii. Plan factoriel des substrats

Sur le plan factoriel [F1 x F2] des relevés regroupés par substrats (figure 34d), il apparaît assez nettement 3 groupes (en noir) qui se différencient selon l'axe F1 et F2 (Test de Kruskall Wallis, p<0,001). Un premier groupe (groupe 1) rassemble les substrats Galets/Graviers et Sables, le groupe 2 est constitué des substrats Blocs et Litières et le groupe 3 du substrat Bryophytes.

C'est surtout la densité qui discrimine les substrats entre eux. En effets, les substrats Galets/graviers et Sables qui se différencient des deux autres groupes sur l'axe F2 (Test U de Mann Whitney, p<0,001) sont surtout caractérisés par les plus faibles valeurs de densités. A l'inverse, le substrat Bryophytes (groupe 3) se différencie fortement des autres sur l'axe F2 (Test U de Mann Whitney, p<0,001) par des densités plus élevées. En outre, les substrats Blocs et Litières (groupe 2) qui présentent des valeurs de densités intermédiaires se différencient sensiblement des Bryophytes (groupe 3) sur l'axe F1 (Test U de Mann Whitney, p<0,001) et affichent alors des valeurs de diversité et d'équitabilité plus élevées.

Les ellipses permettent de rendre compte d'une variabilité très élevée pour tous les substrats selon l'ensemble des indices à l'exception du substrat Sables où l'indice d'équitabilité semble prépondérant.

iv Plan factoriel des substrats selon le degré d'acidification des stations

Le plan factoriel regroupant les relevés en fonction du degré d'acidification des stations et selon les substrats est représenté par la figure 34e ; chaque couleur de flèches est associée à un substrat. Les flèches suivent le sens de l'augmentation du degré d'acidification. Deux observations intéressantes en ressortent :

- La première concerne la dispersion sur le plan des substrats dans les stations de même degré d'acidification (cercle en pointillés). Cette dispersion apparaît forte dans les stations non acides, nettement plus faible dans les stations moyennement acides puis à nouveau plus forte dans les stations les plus acides.

Dans les stations non acides, la différenciation des substrats se fait très nettement selon l'axe F2 (Test de Kruskall Wallis, p<0,001) traduisant un gradient croissant de densité du mésohabitat Sables (3) aux Bryophytes (4). Bien que significative, la différenciation se fait secondairement selon l'axe F1 (Test de Kruskall Wallis, p<0,01). Elle révèle que la richesse est plus caractéristique des substrats Blocs (1) et Litières (5) alors que la diversité caractérise en revanche les Galets/Graviers (2) et l'équitabilité plutôt le substrats Sables (3).

Dans les stations moyennement acides en revanche, il n'existe pas de différence significative des substrats selon l'axe F1 (Test de Kruskall Wallis, p = 0,2353). Seule, une différenciation s'exprime selon l'axe F2 (Test de Kruskall Wallis, p<0,01) traduisant surtout une différence au niveau de la densité dans les substrats. Toutefois, cette différence n'est significative que vis à vis du substrat Bryophytes (9). En effet, en excluant les Bryophytes de l'analyse, la différence entre les autres substrats n'est plus significative (Test de Kruskall Wallis, p= 0,655).

Dans les stations acides, une première différentiation des substrats se fait sur l'axe F1 (Test de Kruskall Wallis, p<0,05) mettant en évidence le contraste entre les substrats Blocs (11) et Sables (13) du point de vue de la diversité et de l'équitabilité. Une deuxième différentiation plus marquée se fait selon l'axe F2 (Test de Kruskall Wallis, p<0,001) qui rend compte de la plus forte densité dans les Bryophytes (14) par rapport aux substrats Galets/graviers (12) d'une part et d'autre part de l'importance de la richesse taxonomique dans les Litières (15) à l'inverse des substrats Galets/Graviers (12) et Sables (13).

- La deuxième observation intéressante concerne l'effet du gradient d'acidification qui se traduit de manière différente pour chacun des substrats (voir les flèches).

Pour le substrat Bryophytes (en vert sur le plan) qui est principalement caractérisé par des densités élevées, une acidification moyenne se traduit principalement par une chute très importante de la densité ce qui s'exprime de manière très significative sur F2 (Test U de Mann Whitney, p<0,001 entre (4) – (9)).

Pour les substrats Blocs et Galets/Graviers (en bleu et rouge respectivement sur le plan), la différenciation entre les stations non acides et moyennement acides se fait également significativement sur l'axe F2 (Test U de Mann Whitney, p<0,001 (1) – (6) et p <0,05 (2) – (7) respectivement). Cependant, la réduction est plus marquée au niveau de la richesse que de la densité, surtout pour les Galets/Graviers.

Le substrat Litières (en marron sur le plan) présente une différence sur l'axe F1 comme sur F2 (Test U de Mann Whitney p <0,05 et p<0,001 respectivement entre (5) – (10)), traduisant une réduction globale surtout des indices de richesse et diversité.

Enfin le substrat Sables (en orange sur le plan) montre une forte réduction de la diversité et surtout de l'équitabilité en milieu moyennement acidifié selon l'axe F1 (Test U de Mann Whitney p<0,001 entre (3) –(8)). En outre, le substrat Sables possède la particularité de présenter également une différence significative selon F2 (Test U de Mann Whitney p<0,01) allant dans le sens d'une augmentation de la densité en milieu moyennement acidifié.

La différence entre les stations moyennement acidifiées et les stations les plus acides semble globalement plus faible.

Pour le substrat Litières en tout cas, elle n'est significative ni sur l'axe F1, ni sur F2 (Test U de Mann Whitney, p=0,152, p=0,149 respectivement entre (10) – (15)). Même si nous pouvons observer des différences selon la richesse taxonomique dans les substrats Galets/graviers et selon la diversité dans les Sables, aucune différence n'est significative selon l'axe F1 (Test U de Mann Whitney, p=0,130, p=0,213 respectivement entre (7) – (12) et (8) – (13)) et sur l'axe F2 (Test U de Mann Whitney, p=0,074, p=0,070 respectivement). Des différences significatives apparaissent uniquement pour les substrats Bryophytes, et Blocs sur l'axe F2 (Test U de Mann Whitney, p<0,05 ; p<0,01 respectivement entre (9) – (14) et (6) – (11)) non plus au niveau de la densité mais majoritairement dans le sens d'une diminution de la richesse et de la diversité.

En résumé, il existe un remaniement des caractéristiques structurales associées aux substrats selon le gradient d'acidité. En effet, dans les stations non acides, les substrats sont

bien caractérisés par les indices. Les bryophytes affichent les densités les plus élevées, les Blocs et les Litières sont caractérisés par des fortes richesses et diversité, le substrat Galets/graviers s'individualise selon la diversité uniquement et enfin le substrat Sables selon l'équitabilité. En milieu moyennement acide, les fortes réductions de tous les indices entraînent une absence de différenciation marquée des substrats qui présentent alors tous, sauf pour les Bryophytes, des valeurs globalement comparables. En revanche dans les stations les plus acides, une nouvelle différenciation des substrats s'effectue différemment des stations non acides pour les substrats minéraux. En effet, le substrat Blocs bascule alors du substrat caractérisé principalement par la richesse en stations non acides au substrat présentant l'équitabilité la plus forte dans les stations acides. De la même façon, le substrat Galets/graviers bascule du substrat caractérisé par sa diversité en milieu non acide au substrat présentant les densités les plus faibles en milieu acides. Enfin le substrat Sables possède la caractéristique du substrat avec la plus forte équitabilité en milieu non acide et à l'inverse le substrat ayant l'équitabilité la moins forte en milieu acide.

Remarque :

On peut s'interroger toutefois sur la signification de ce résultat et notamment sur la diminution de la différenciation des substrats dans les stations moyennement acides. En effet, ceci est obtenu en regroupant les stations selon leur niveau d'acidification alors qu'elles présentent des différences selon le bassin versant, différences qui les divisent même dans les 2 groupes de degré d'acidification opposé sur le plan factoriel figure 34c. Considérant alors chaque station séparément, il est apparu exactement la même évolution dans chaque bassin versant au niveau du changement des caractéristiques des substrats de la station non acide à la station acide. En même temps, la diminution de la différenciation des substrats dans les stations moyennement acides par rapport aux stations non acides et acides est effective dans les deux bassins versants même si elle est mieux marquée dans le bassin versant du Rouge Rupt. En effet, la station RR possède une variabilité encore plus importante que la station BR ce qui se visualisait déjà dans le plan factoriel (figure 34c).

Si les indices de structure présentent globalement une réduction bien marquée entre les stations de degré d'acidification contrasté, les deux stations moyennement acidifiées se distinguent toutefois en fonction de leur richesse et de leur diversité. Ainsi, les indices de structure rapprochent la station GC des stations acides à l'inverse de la station MR plus proche notamment de la station HR.

Globalement, les indices différencient bien les substrats dans les stations non acides mais ces différences changent nettement avec le degré d'acidification. Elles se réduisent considérablement en milieu moyennement acide puis ressortent à nouveau en milieu acide, mais caractérisent alors différemment les substrats minéraux.

Par la différenciation s'effectuant à la fois entre les stations non acides, moyennement acides et acides, les Bryophytes et les Blocs semblent être les substrats pour lesquels les indices de structure se différencient le mieux vis à vis de l'acidification dans nos stations.

IV.3.2.4 Etude des principaux groupes faunistiques dans les stations

i. Richesse taxonomique

- Richesse taxonomique relative

La figure 35 présente la contribution en termes de richesse taxonomique des principaux groupes faunistiques aux communautés benthiques des 6 stations.

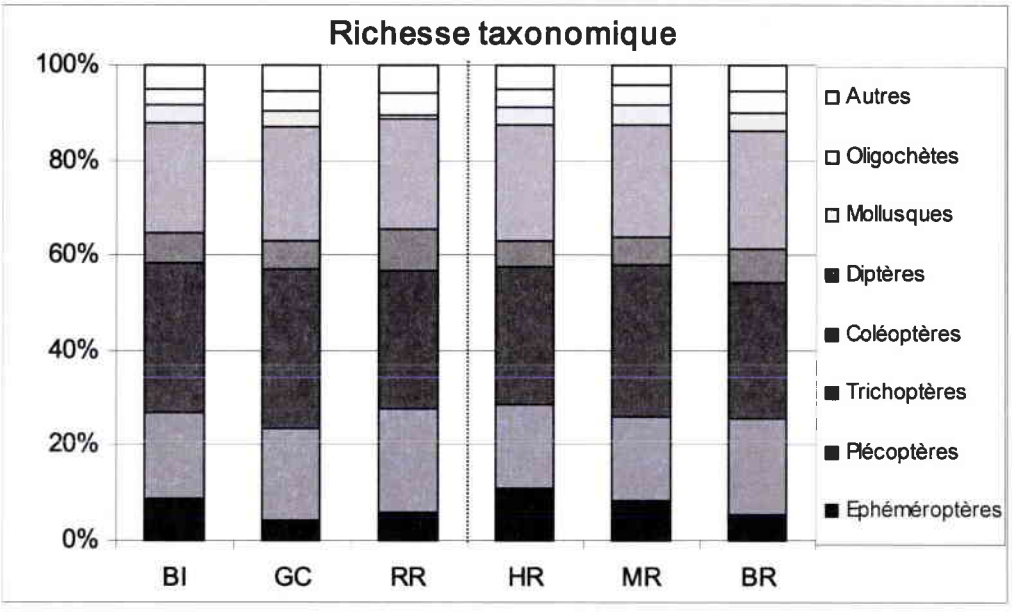
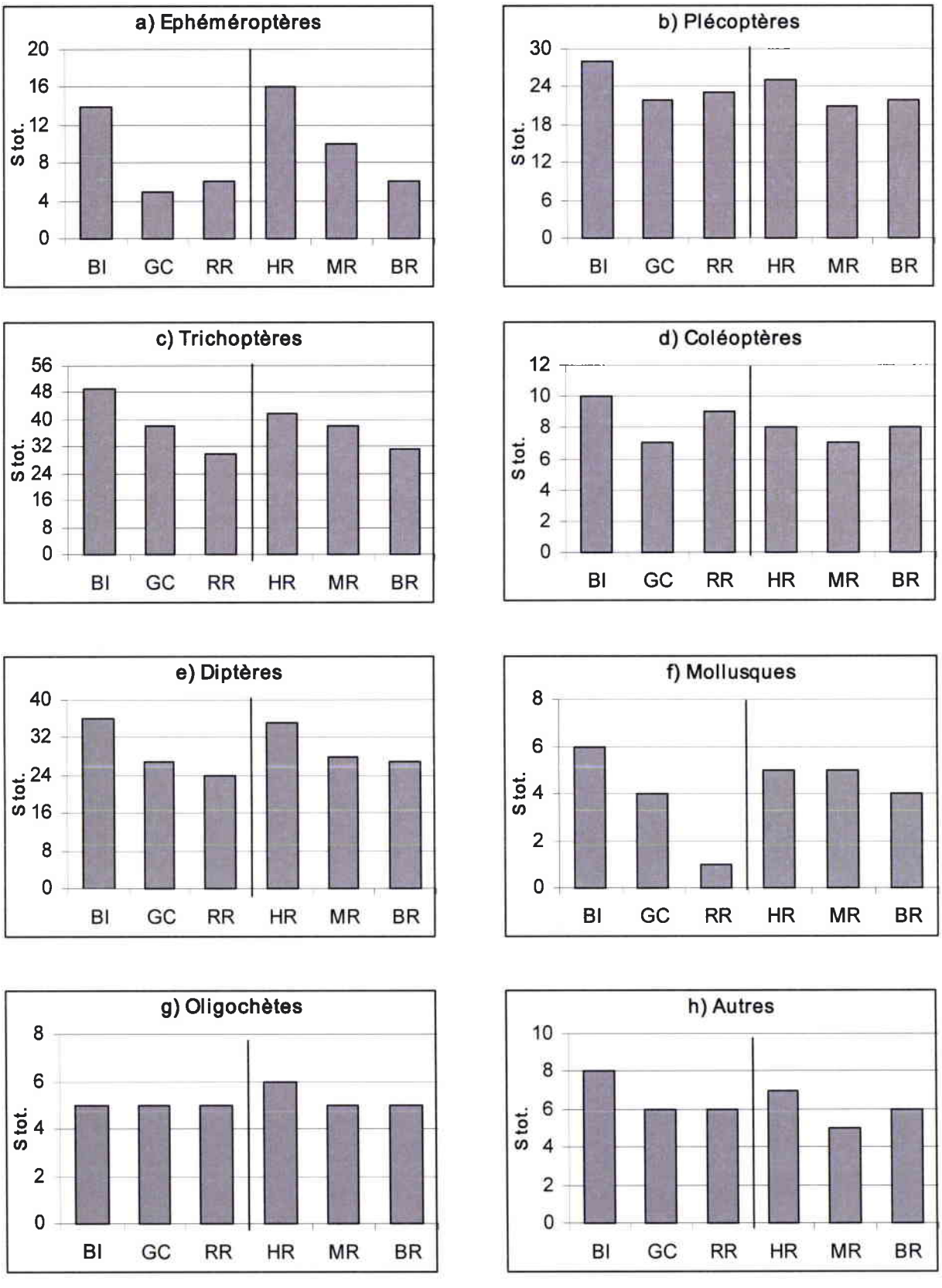


Figure 35 : Richesse taxonomique relative (en %) des différents groupes faunistiques présents dans les 6 stations d'étude.

Cette analyse en terme de richesse taxonomique relative ne fait pas apparaître de changement profond dans la composition faunistique des communautés benthiques des 6 stations. Les communautés benthiques des 6 stations sont alors largement dominées par les Trichoptères, les Diptères et les Plécoptères. Seules les Ephéméroptères apparaissent moins représentées dans les stations acidifiées mais leur contribution du point de vue de la richesse taxonomique reste faible même dans les stations non acides.

- Richesse taxonomique et paramètres chimiques

Afin de mieux appréhender le lien entre la richesse taxonomique des groupes faunistiques et l'acidification des stations, les valeurs de richesse taxonomique absolue de chaque groupe ont été confrontées aux différents paramètres chimiques descripteurs de l'acidification de nos stations (pH, ANC, conductivité et Aluminium total). La matrice de corrélation linéaire obtenue est présentée dans le tableau 20 suivant.



Figures 36a,b,c,d,e,f,g,h : Richesse taxonomique totale absolue des Ephéméroptères a), Plécoptères b), Trichoptères c), Coléoptères d), Diptères e), Mollusques f), Oligochètes g) et « Autres » h) dans les 6 stations d'étude.

Tableau 20 : Matrice de corrélation (Pearson) entre la richesse taxonomique des différents groupes faunistiques et les paramètres chimiques descripteurs de l'acidification. (Corrélations significatives marquées à $p < 0,05$; $n = 6$)

		pH	A.N.C	Cond.	Al total
Ephéméroptères	r	0,821* p=,045	0,877* p=,022	n.s	n.s
Plécoptères	r	n.s	0,901* p=,014	0,909* p=,012	n.s
Trichoptères	r	0,973*** p=,001	0,952** p=,003	0,911* p=,012	-0,903* p=,014
Coléoptères	r	n.s	n.s	n.s	n.s
Diptères	r	0,882* p=,020	0,959** p=,003	0,87* p=,024	n.s
Mollusques	r	n.s	n.s	n.s	n.s
Oligochètes	r	n.s	n.s	n.s	n.s
Autres	r	n.s	0,847* p=,034	0,861* p=,028	n.s

Les 4 principaux groupes faunistiques Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères, Diptères et les taxons regroupés dans « Autres » présentent des corrélations significatives avec au minimum deux des quatre paramètres retenus comme descripteurs de l'acidification. Ces corrélations vont dans le sens d'une diminution de la richesse taxonomique lorsque les conditions d'acidification augmentent c'est à dire une diminution du pH, de l'A.N.C, de la conductivité et une augmentation de l'aluminium total.

La figure 36 présente les valeurs de richesse taxonomique absolue pour les différents groupes faunistiques dans les 6 stations.

La diminution de la richesse est maximale parmi les Ephéméroptères (figure 36a) et atteint de 57 % à 63 % dans les stations acides RR et BR par rapport aux stations non acides BI et HR. La perte de taxons est assez différente dans les stations moyennement acides. En effet, si elle atteint jusqu'à 64 % dans la station GC par rapport à BI, elle n'est que de 40 % environ dans la station MR. Ainsi, la station MR possède le double de taxons Ephéméroptères (10 taxons) que son homologue moyennement acide GC (5 taxons). Ceci semble constituer une exception car entre les deux bassins versants, les stations d'un même niveau d'acidité possèdent des richesses taxonomiques globalement très proches pour tous les autres groupes faunistiques.

Des réductions de la richesse moins importantes mais toutefois conséquentes concernent les ordres des Trichoptères (figure 36c) et des Diptères (figure 36e). Elles sont similaires pour les deux groupes, de l'ordre de 26 à 39 % pour les Trichoptères et de 23 à 33 % pour les Diptères dans les stations acides BR et RR respectivement, vis à vis des stations non acides. Ces pourcentages correspondent à une perte de 11 à 19 espèces respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt pour les Trichoptères dont la détermination s'est faite à l'espèce.

Concernant l'ordre des Plécoptères, les différences de richesse taxonomique sont nettement moins marquées. Elles atteignent entre 12 % au minimum entre HR et BR et 21 % au maximum entre BI et GC.

Par ailleurs, même si il existe une corrélation significative entre la richesse taxonomique du groupe « Autres » et les paramètres ANC et conductivité, la perte de richesse atteignant 25%, ne concerne que 3 taxons au maximum en raison de la très faible richesse taxonomique du groupe dans les stations non acides (détermination peu poussée).

En outre, bien que la richesse taxonomique soit la plus élevée dans la staion BI, aucune corrélation entre celle des Coléoptères et les paramètres chimiques n'est établie. La richesse taxonomique des Oligochètes, déterminée seulement à la famille, ne présente pas non plus de corrélations avec les paramètres de l'acidification. Enfin si la corrélation de la richesse taxonomique des Mollusques avec l'acidification apparaît évidente dans les stations du bassin versant du Bihay, elle n'est pas généralisable aux stations du bassin versant du Haut Rupt où la richesse taxonomique reste similaire.

En somme, bien que l'acidification affecte les principaux groupes faunistiques à des degrés divers, la contribution relative de chaque groupe change relativement peu avec le degré d'acidification.

ii. Densité

- *Densité relative*

La figure 37 présente les densités relatives de chaque groupe faunistique dans les 6 stations.

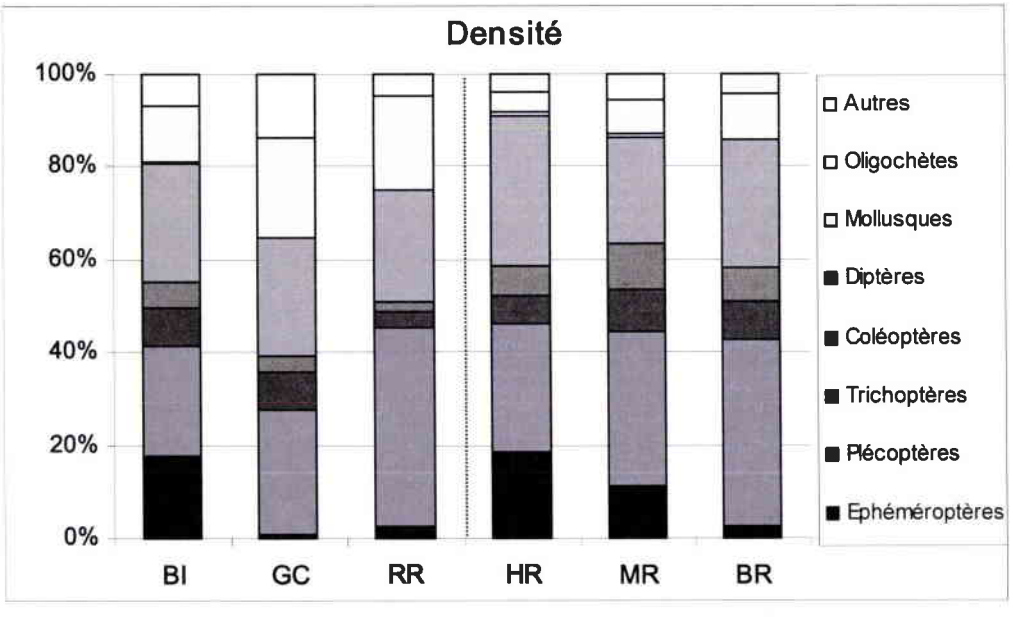


Figure 37 : Densité moyenne relative (en %) des différents groupes faunistiques présents dans les 6 stations d'étude.

Contrairement à la richesse taxonomique, la densité moyenne relative des groupes faunistiques présente des modifications importantes avec le gradient d'acidité. Ces modifications concernent principalement l'ordre des Ephéméroptères qui, représenté à près de

20 % dans les deux stations non acides, diminue fortement avec le gradient d'acidité pour ne plus être représenté que par moins de 2,5 % dans les 2 stations acides.

La forte diminution de la proportion d'Ephéméroptères profite aux Plécoptères dont la proportion, 25 % environ dans les stations non acides, augmente au-delà de 40% dans les stations les plus acides. Ils deviennent alors dominants avec les Diptères, représentant plus de 65 % de la densité globale dans les stations les plus acides.

Par ailleurs, la figure met en évidence des différences entre bassins versants. En effet, sans différences particulières de la densité relative avec le gradient d'acidité, les Oligochètes sont plus représentés dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt alors que les Coléoptères sont à l'inverse mieux représentés dans les stations du bassin versant du Haut Rupt. Il apparaît également un très net contraste existant entre la dominance des Trichoptères en matière de richesse taxonomique figure 35 et à l'inverse leur très faible représentation en densité relative.

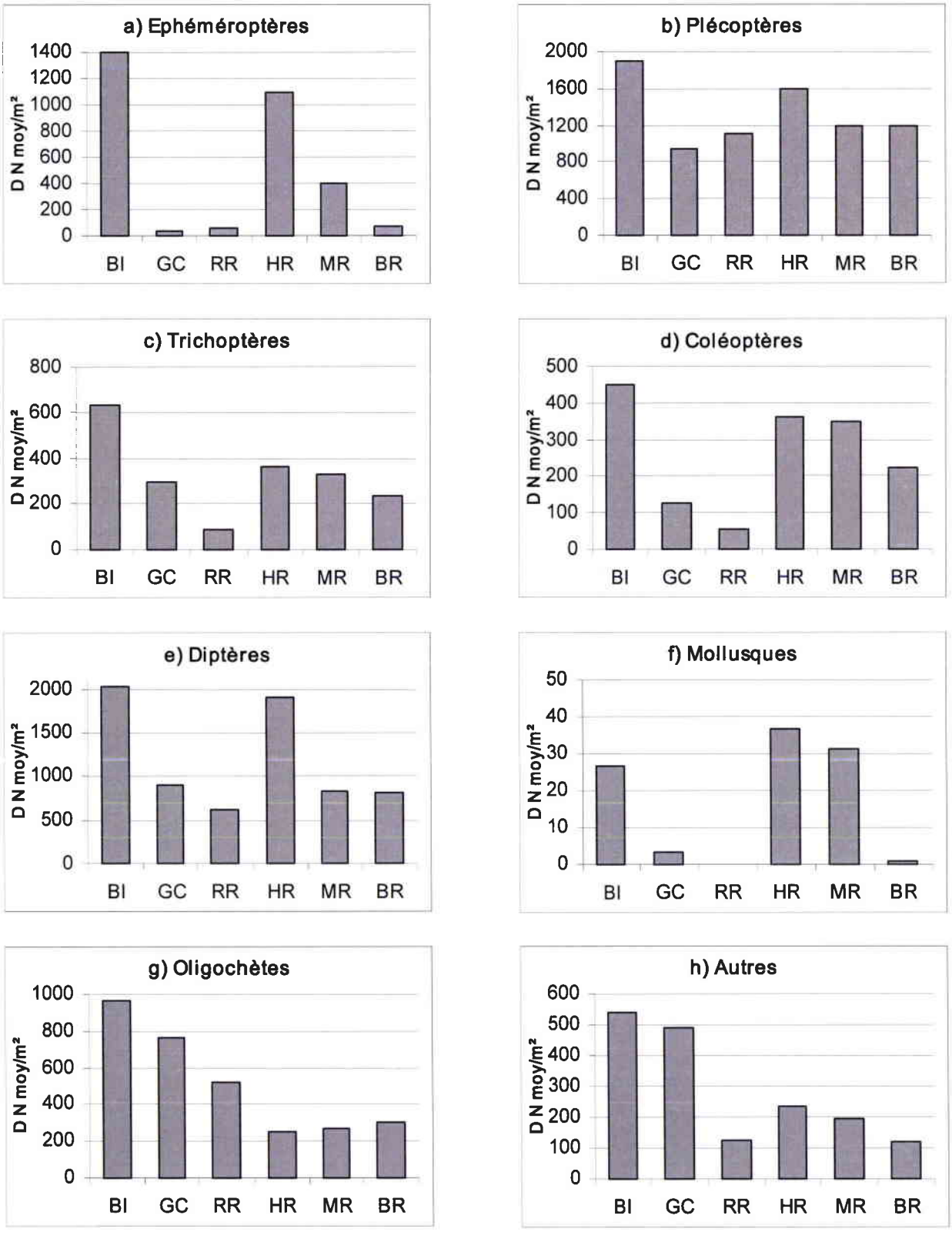
- Densité absolue et paramètres chimiques

Afin de mieux appréhender le lien entre les densités et l'acidification des stations, les valeurs de densités absolue de chaque groupe ont été confrontées aux différents paramètres chimiques descripteurs de l'acidification de nos stations (pH, ANC, conductivité et Aluminium total). La matrice de corrélation linéaire obtenue est présentée dans le tableau 21 suivant.

Tableau 21 : Matrice de corrélation (Pearson) entre les densités des différents groupes faunistiques et les paramètres chimiques descripteurs de l'acidification. (Corrélations significatives marquées à $p < 0,05$; $n=6$).

		pH	A.N.C	Cond.	Al total
Ephéméroptères	r	0,878* p=,021	0,9779** p=,001	0,8998* p=,015	n.s
Plécoptères	r	n.s	0,9305** p=,007	0,9137* p=,011	n.s
Trichoptères	r	0,8644* p=,026	0,8985* p=,015	0,946** p=,004	n.s
Coléoptères	r	n.s	n.s	n.s	n.s
Diptères	r	0,8743* p=,023	0,9684** p=,001	0,8736* p=,023	n.s
Mollusques	r	n.s	n.s	n.s	n.s
Oligochètes	r	n.s	n.s	n.s	n.s
Autres	r	n.s	n.s	n.s	-0,9179* p=,010

Ainsi que nous l'avons vu précédemment pour la richesse taxonomique, les densités d'Ephéméroptères, Plécoptères, Trichoptères, et Diptères présentent des corrélations significatives avec les valeurs moyennes de certains paramètres descripteurs de l'acidification. Les corrélations indiquent toutes une diminution de la densité des différents groupes faunistiques quand les conditions d'acidification augmentent. La densité des taxons regroupés



Figures 38 a,b,c,d,e,f,g,h : Densité moyenne des Ephéméroptères a), Plécoptères b), Trichoptères c), Coléoptères d), Diptères e), Mollusques f), Oligochètes g), Autres h) dans les 6 stations d'étude.

dans « Autres » présentent également une corrélation significative mais uniquement avec le paramètre aluminium. Il convient donc d'être plus nuancé en ce qui concerne un effet direct de l'acidité sur les densités des taxons de ce groupe. Cependant, il semble nécessaire de rappeler que les corrélations concernent 6 couples de valeurs et que les seuils de significativité sont en conséquence très élevés. Ainsi, les Coléoptères et les Mollusques présentent également une réduction de leur densité dans les stations acides, mais les corrélations ne sont pas significatives.

L'intensité de ces diminutions varie en fonction des groupes mais également entre bassins versants. La figure 38 présente les valeurs de densités absolues des différents groupes faunistiques dans les 6 stations.

La réduction de la densité moyenne des Ephéméroptères (figure 38a) est extrêmement importante et atteint 94 % à 96 % dans les stations les plus acides. A l'instar de la richesse taxonomique, la réduction dans les stations moyennement acidifiées par rapport aux stations non acides est différente d'un bassin versant à l'autre, en l'occurrence plus élevée dans la station GC (98%par rapport à BI) que dans MR (64% par rapport à HR).

De façon générale, les diminutions des densités sont toujours plus élevées dans le bassin versant du Rouge Rupt que dans le bassin versant du Haut Rupt. Par exemple, elles atteignent respectivement 70 et 86 % pour les Diptères et les Trichoptères entre BI et RR alors qu'elles ne sont que de 35 à 58 % entre HR et BR.

Les Coléoptères et Mollusques (figures 38d et 38f) ont des réductions très marquées de leur densité moyenne en milieu acide, de 88% à près de 100% dans le bassin versant du Rouge Rupt. La réduction est bien moins forte dans le bassin versant du Haut Rupt pour les Coléoptères avec 39% au maximum. Le défaut de significativité des corrélations avec les paramètres chimiques pour ces deux groupes faunistiques résulte notamment de l'absence de différence entre les densités observées de HR et celle dans MR, bien que ces cours d'eau soient séparés chimiquement.

Enfin, bien que dominant et nettement plus représentés en terme de densité relative dans les stations acides (voir figure 37), les Plécoptères n'échappent pas à une réduction de leur densité moyenne, certes un peu moins marquée que pour les autres groupes mais tout de même conséquente avec un écart maximum de 46 % dans le bassin versant du Rouge Rupt et de 26 % dans l'autre bassin versant entre la station non acide et la station la plus acide.

L'acidification affecte une grande majorité de groupes faunistiques en terme de richesse taxonomique et de façon encore plus remarquable au niveau des densités moyennes. Ceci se traduit logiquement par un appauvrissement d'autant plus marqué que le degré d'acidification est élevé. Cependant tous les groupes ne sont pas affectés avec la même intensité et parmi ceux qui présentent des corrélations significatives avec les paramètres d'acidité, les Ephéméroptères sont les plus sévèrement atteints, puis les Trichoptères, les Diptères. A l'inverse, les Plécoptères semblent les moins touchés. La faible représentativité tant en richesse qu'en densité des autres groupes permet plus difficilement de statuer sur leurs réponses globales à l'acidification dans nos stations.

IV.3.3 Etude de la composition taxonomique globale des 6 stations : variabilité spatiale, micro spatiale et temporelle.

IV.3.3.1 Mise en évidence et hiérarchisation des effets sur la variabilité des peuplements.

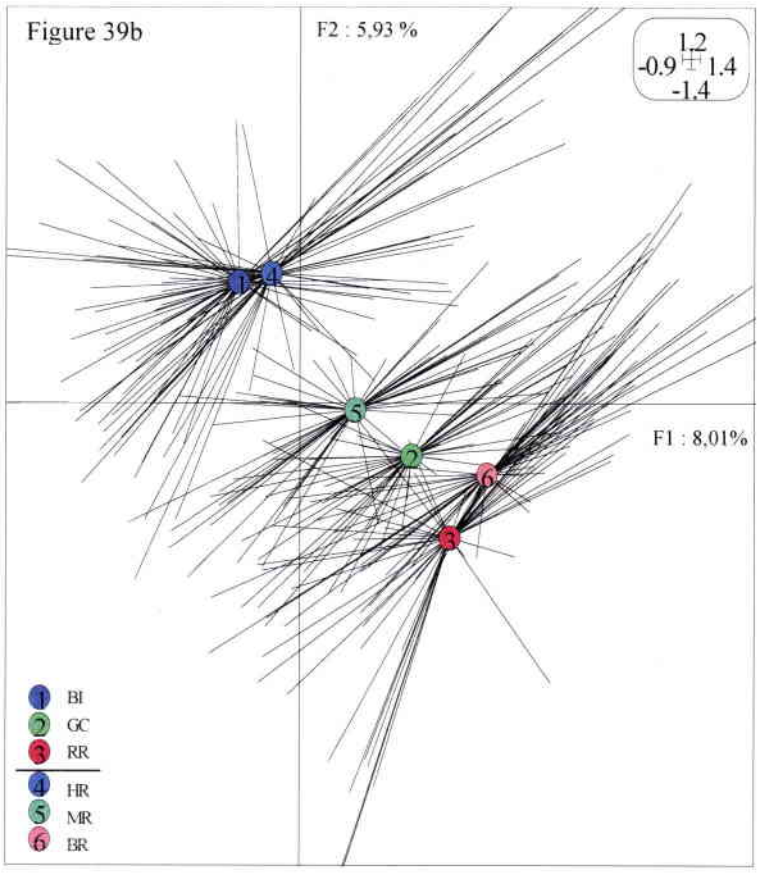
Les résultats de l'analyse factorielle des correspondances (A.F.C) réalisée à partir de l'ensemble des données représentant les valeurs de densités pondérées des taxons dans chacun des prélèvements (163 taxons x 300 relevés) sont présentés figures 39. L'histogramme des valeurs propres est donné figure 39a. La figure 39b présente le plan factoriel des relevés regroupés selon les stations ; la figure 39c le plan factoriel des relevés regroupés selon les dates d'échantillonnage et la figure 39d le plan factoriel des relevés regroupés selon les substrats.

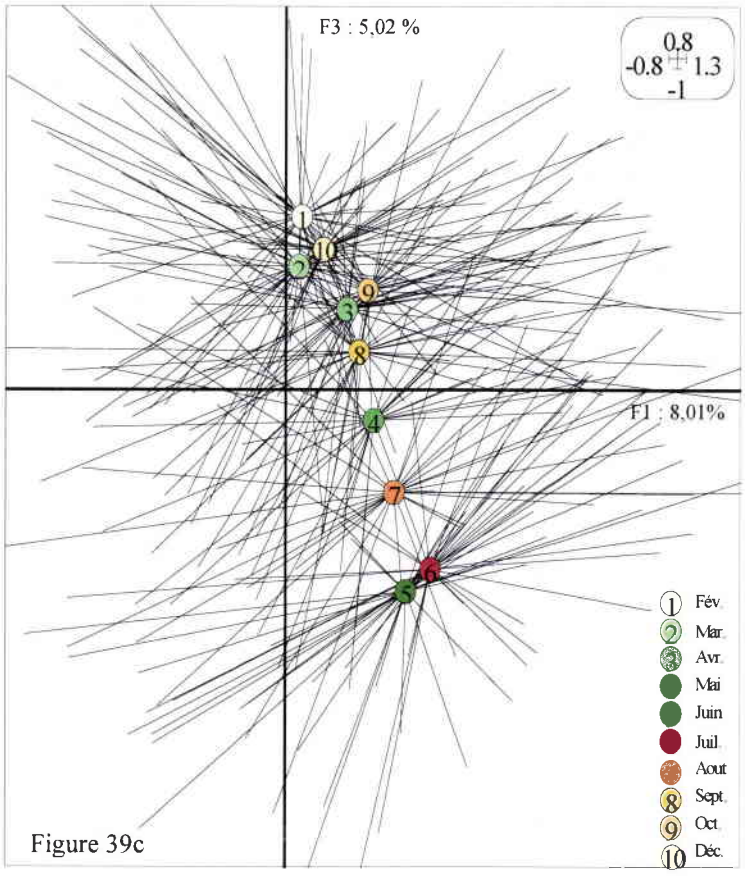
Selon l'histogramme des valeurs propres, on remarque que les 2 premières valeurs représentent seulement un peu moins de 14 % de l'inertie totale de l'analyse. Il a donc été choisi de tenir compte des 3 premiers axes, contribuant pour près de 19 % de l'inertie totale inhérente à l'analyse, ce qui peut paraître faible mais tient compte de l'ensemble des variabilités de tous les facteurs.

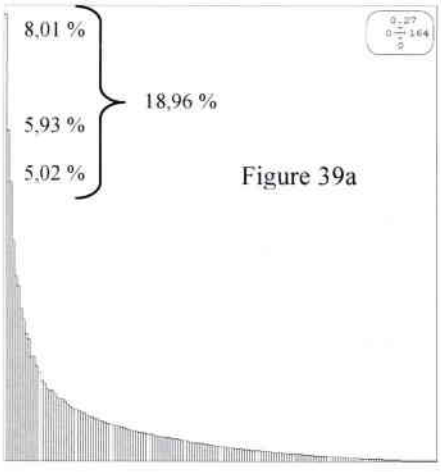
Que ce soit sur le plan factoriel défini par les axes F1 et F2 ou F1 et F3, la différenciation des stations se fait de la même façon. Sur le plan défini par les axes F1 et F2 (figure 39b), les stations non acides sont regroupées et se distinguent nettement des stations les plus acidifiées selon F1 et dans une moindre mesure selon F2. En outre, on retrouve la différence d'affinité existant entre la station GC (2) plus proche des stations acides et la station MR (5) plus proche des stations non acides.

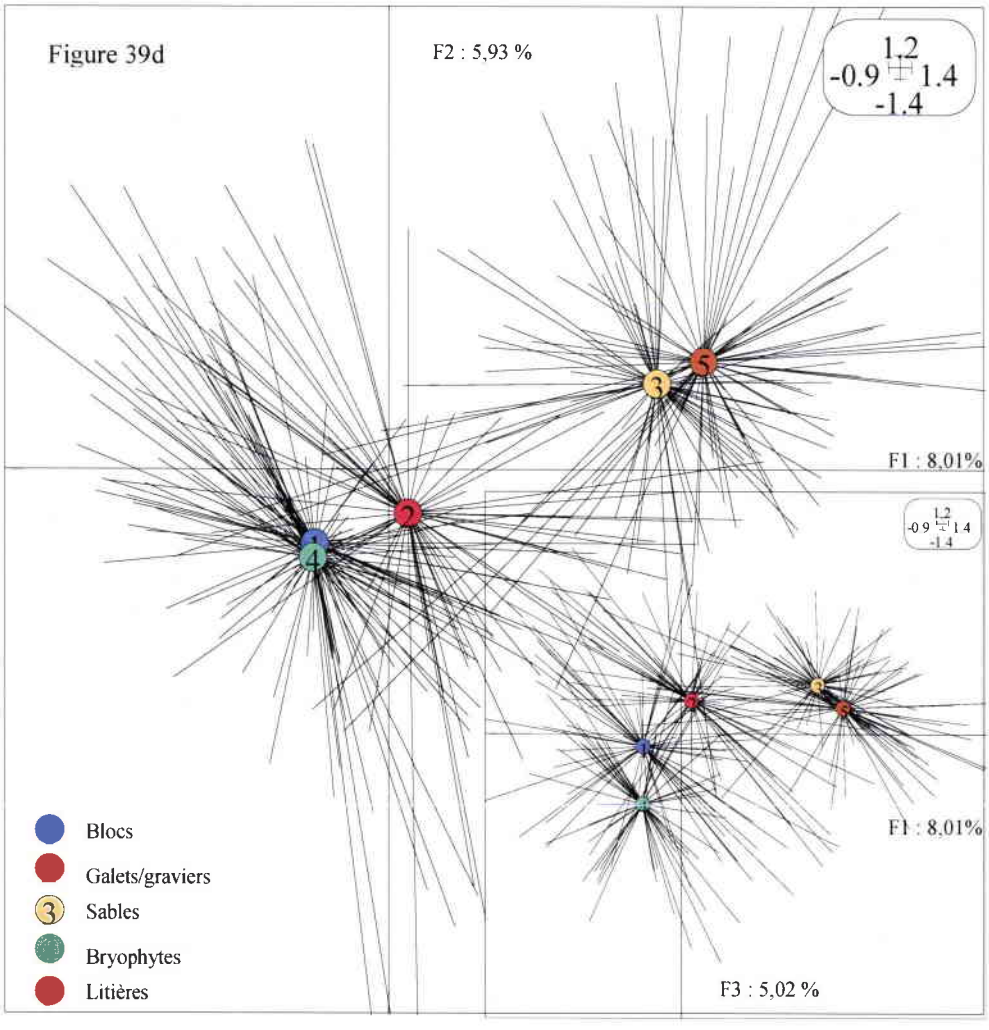
L'effet station sur le peuplement ainsi défini est significatif selon le test des permutations aléatoires ($p<0,001$) et représente 13,5 % de la variabilité totale.

En regroupant les relevés selon les substrats échantillonnés sur le plan défini par les axes F1 et F2 (figure 39d), il se dégage un effet selon l'axe F1 qui regroupe les substrats Blocs, Bryophytes et Galets /graviers d'une part et les substrats Litières et Sables d'autre part. En conséquence, cette différenciation semble s'effectuer entre les substrats de sédimentation, où la vitesse du courant est faible, et les substrats d'érosion, où la vitesse du courant est forte. Cependant, les densités des invertébrés étant pondérées par la représentativité des substrats, elle peut également révéler un effet de la mosaïque d'habitat et une différenciation entre d'une part les substrats relativement bien représentés dans les stations (Blocs, Galets/graviers et Bryophytes) et d'autre part les substrats plus faiblement représentés (Sables et Litières).
Dans le plan défini par les axes F1 et F3, on note que les substrats Blocs, Bryophytes et Galets/ graviers se différencient selon F3. Le substrat Blocs mais surtout Bryophytes possède un peuplement qui se singularise par rapport aux Galets/graviers lequel est plus proche des Sables et des Litières.









Figures 39 a,b,c,d : Résultats de l'AFC globale de l'ensemble des prélèvements a. Histogramme des valeurs propres b. Plan factoriel des relevés regroupés par stations c. par campagnes d. par substrats.

L'effet substrat sur le peuplement ainsi défini est hautement significatif selon le test des permutations aléatoires ($p<0,001$) et représente 10,6 % de la variabilité totale.

En regroupant les relevés selon les campagnes d'échantillonnage, il se dégage un effet temporel sur le peuplement de macroinvertébrés. Il est représenté sur le plan factoriel défini par les axes F1 et F3 (figure 39c) qui représentent environ 13 % de l'inertie totale. Les dates des campagnes d'échantillonnage se différencient alors majoritairement selon l'axe F3. Cette différenciation se fait selon un gradient inversement corrélé à l'axe F3 de février à juin puis selon le gradient inverse de juillet à décembre si bien que les campagnes d'hiver de début d'année (février) et de fin d'année (décembre) se regroupent à l'opposé des campagnes estivales. Les campagnes printanières et automnales se recoupent selon des positions intermédiaires.

L'effet temporel ainsi défini, est également hautement significatif selon le test des permutations ($p<0,001$) et représente 10,2 % de la variabilité totale.

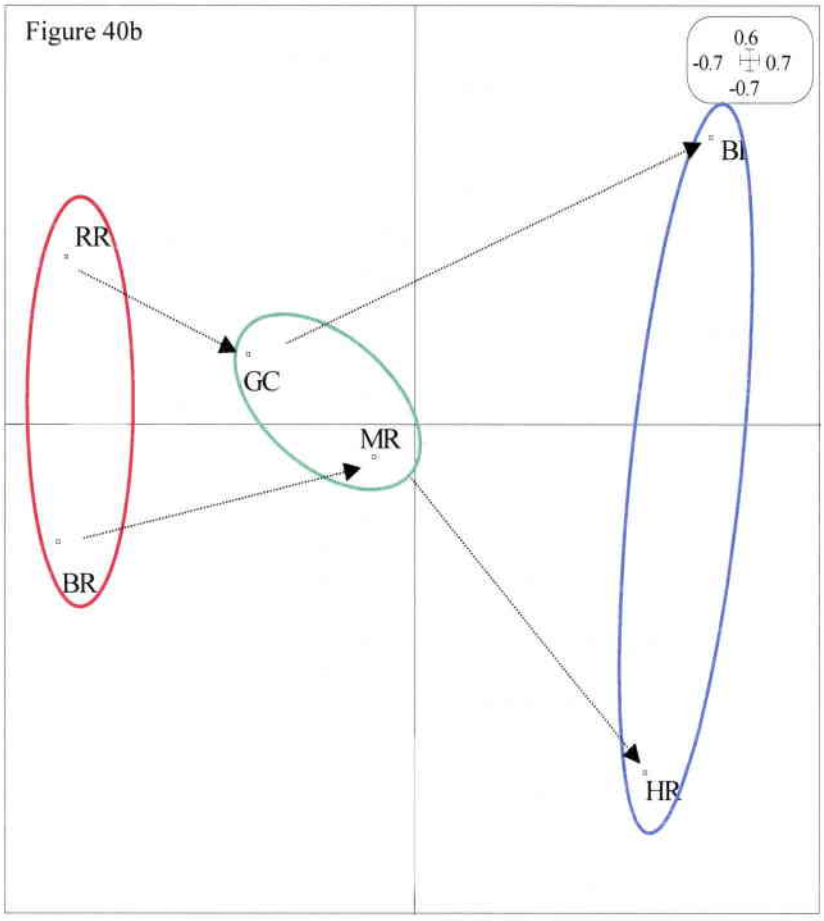
Des trois effets mis en évidence, l'effet « station » qui représente aussi l'effet acidification est le plus important sur la variabilité du peuplement de macroinvertébrés. Les effets « substrat » et « temporel » bien que représentant moins de poids dans la variabilité totale sont également hautement significatifs. Dans les parties suivantes, nous allons définir plus précisément les effets et leur expression en fonction de l'acidification, en les isolant chacun de la variabilité totale.

IV.3.3.2 Effet station : composition taxonomique globale

Les résultats de l'analyse factorielle des correspondances (A.F.C) réalisée uniquement à partir des valeurs de densités moyennes pondérées des taxons par station sont présentés figures 40. L'histogramme des valeurs propres est donné figure 40a. La figure 40b présente le plan factoriel des stations et la figure 40c le plan factoriel des taxons. Le plan factoriel est défini par les axes F1 et F2 qui représente plus de 64 % de l'inertie totale.

Sur le plan factoriel des stations (figure 40b), on remarque que l'axe F1 définit clairement les stations selon un gradient croissant d'acidité. L'axe F2 en revanche sépare les stations selon le bassin versant.

Selon l'analyse, il existe une différence du peuplement de macroinvertébrés dans les stations acides, moyennement acides et non acides. Cette différence est plus marquée entre les stations non acides et les autres stations acidifiées car elles s'en distinguent assez nettement par une dispersion des stations selon un effet « trompette » dans chaque bassin versant. Au niveau des stations moyennement acides, on retrouve le décalage existant entre GC et MR, la station GC se rapprochant des stations les plus acides également par son peuplement en macroinvertébrés à l'inverse de MR, légèrement plus proche des stations non acides selon F1.



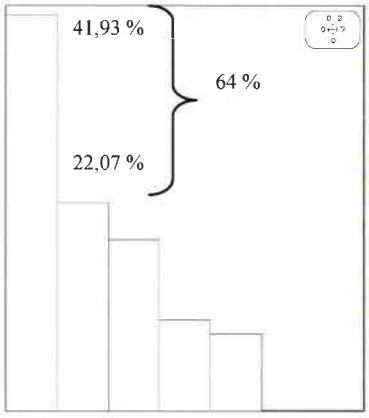


Figure 40a

Figures 40 a,b,c : Résultats de l'AFC globale sur le peuplement des 6 stations d'étude. a. Histogramme des valeurs propres b. Plan factoriel des stations c. Plan factoriel des taxons.

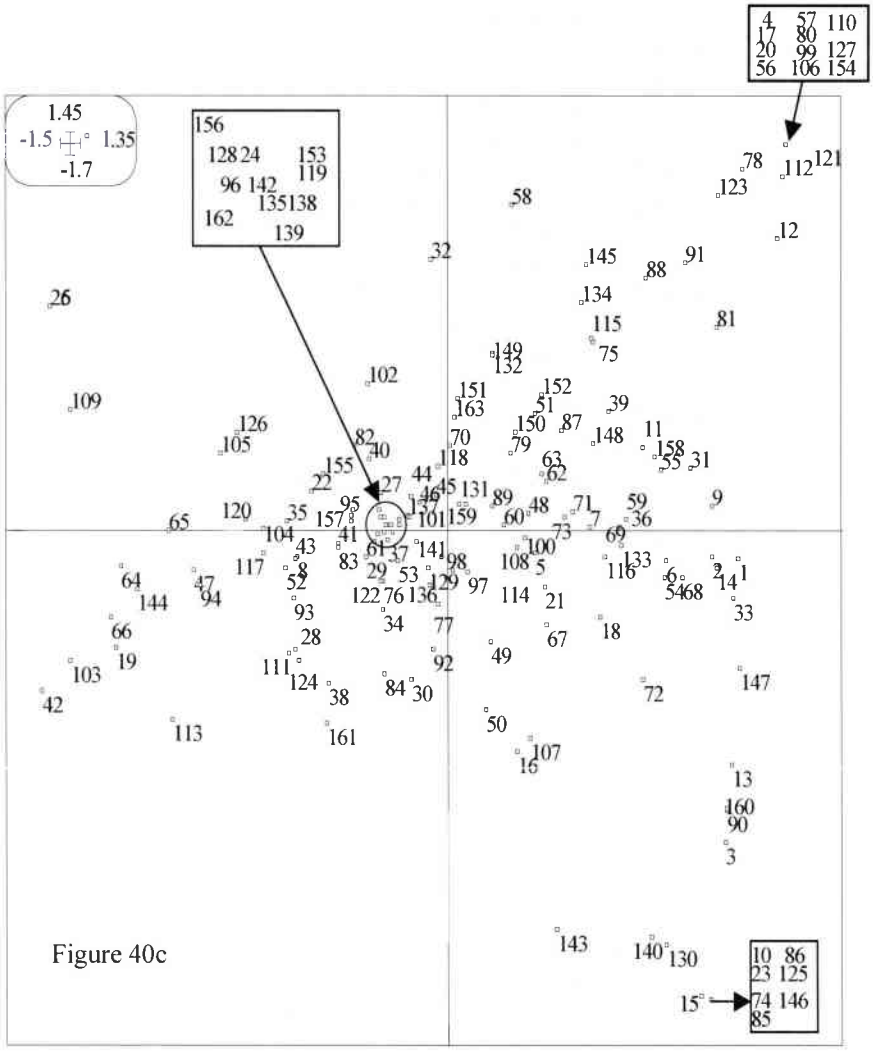


Figure 40c

Epeorus sylvicola	1	*Philopotamus ludificatus*	62	*Antocha vitripennis*	123
Rhithrogena gp semicolorata	2	*Philopotamus*	63	*Limoniinae sp1*	124
Ecdyonurus venosus	3	*Plectrocnemia conspersa*	64	*Limoniinae sp2*	125
Electrogena lateralis	4	*Plectrocnemia geniculata*	65	*Limoniidae*	126
Baetis alpinus	5	*Plectrocnemia*	66	*Limnophora sp*	127
Baetis melanonyx	6	*Lithax niger*	67	*Clinocerinae*	128
Baetis rhodani	7	*Silo pallipes*	68	*Hemedrominae*	129
Baetis vernus	8	*Goeridae*	69	*Syrphidae*	130
Alainites muticus	9	*Crunoecia irrorata*	70	*Ceratopogoninae*	131
Nigrobaetis niger	10	*Micrasema minimum*	71	*Atrichopogon*	132
Baetis	11	*Micrasema longulum*	72	*Psychodidae*	133
Habroleptoides confusa	12	*Glossosoma conformis*	73	*Dixa sp*	134
Habrophlebia lauta	13	*Glossosoma intermedium*	74	*Simulini*	135
Seratella ignita	14	*Agapetus fuscipes*	75	*Prosimulini*	136
Ephemerella mucronata	15	*Philocalopus granulatus*	76	*Thaumaleidae*	137
Ameletus inopinatus	16	*Stactobia moselyi*	77	*Orthocladiinae*	138
Perla marginata	17	*Tinodes rostocki*	78	*Tanypodinae*	139
Perlodes microcephala	18	*Tinodes assimilis*	79	*Diamesinae*	140
Dinra bicaudata	19	*Berea maurus*	80	*Tanytarsini*	141
Isoperla oxylepis	20	*Beraa*	81	*Chironomini*	142
Isoperla	21	*Adicella reducta*	82	*Sialis fuliginosa*	143
Siphonoperla torrentium	22	*Drusus annulatus*	83	*Velia sp*	144
Taeniopteryx hubaulti	23	*Drusus discolor*	84	*Cordulegaster boltoni*	145
Brachyptera seticornis	24	*Ecclisopteryx dalecarlica*	85	*Gammarus fossarum*	146
Brachyptera risi	25	*Hydatophylax infumatus*	86	*Ancylus fluviatilis*	147
Brachyptera	26	*Potamophylax cingulatus*	87	*Pisidium*	148
Amphinemura sulcicollis	27	*Potamophylax luctuosus*	88	*Planorbidae*	149
Nemurella picteti	28	*Potamophylax*	89	*Bythinella viridis*	150
Nemoura	29	*Halesus digitatus*	90	*Bythinella sp*	151
Protonemura nimborum	30	*Halesus*	91	*Valvata sp*	152
Protonemura praecox	31	*Chaetopteryx villosa*	92	*Polycelis felina*	153
Protonemura meyeri	32	*Chaetopterygopsis maclachlani*	93	*Dugesia sp*	154
Protonemura intricata	33	*Pseudopsilopteryx zimmeri*	94	*Phagocata vitta*	155
Protonemura lateralis	34	*Limnephilinae*	95	*Lumbriculidae*	156
Protonemura fumosa	35	*Esolus*	96	*Enchytraiedae*	157
Protonemura nitida	36	*Elmis*	97	*Eiseniella tetraedra*	158
Protonemura sp	37	*Limnius*	98	*Naididae*	159
Capnia vidua	38	*Dryops sp*	99	*Tubificidae*	160
Leuctra prima	39	*Hydraena gracilis*	100	*Haplotaxis sp*	161
Leuctra inermis	40	*Helodes*	101	*Hydracariens*	162
Leuctra nigra	41	*Oreodytes sp*	102	*Mermithidae*	163
Leuctra cingulata	42	*Agabus guttatus*	103		
Leuctra gp fusca	43	*Platambus maculatus*	104		
Leuctra gp hippopus/inermis	44	*Anacaena globulus*	105		
Leuctra	45	*Limnebius cf truncatellus*	106		
Rhyacophila evoluta	46	*Liponeura cinarescens*	107		
Ryacophila praemorsa	47	*Ibisia marginata*	108		
Rhyacophila obliterata	48	*Dolichopodidae*	109		
Rhyacophila gp dorsalis	49	*Tabanidae*	110		
Rhyacophila aquitanica	50	*Tipulidae*	111		
Rhyacophila tristis	51	*Tipula maxima*	112		
Philopotamoides centralis	52	*Tipula savtshenkia*	113		
Rhyacophila	53	*Eloeophila*	114		
Hydropsyche dinarica	54	*Hexatoma*	115		
Hydropsyche tenuis	55	*Austrolimnophila*	116		
Hydropsyche fluvipes	56	*Pedicia rivosa*	117		
Hydropsyche instabilis	57	*Pediciini*	118		
Hydropsyche silfalai	58	*Dicranota*	119		
Hydropsyche	59	*Molophilus*	120		
Sericostoma personatum	60	*Rhypholophus*	121		
Odontocerum albicorne	61	*Eriopteriini*	122		

Les deux stations non acides BI et HR sont très éloignées l'une de l'autre selon F2 ce qui traduit qu'elles possèdent chacune des taxons qui leur sont propres et qui les caractérisent. Ainsi, *Nigrobaetis niger*, *Gammarus fossarum*, *Glossosoma intermedium* ou encore *Ecclisopteryx dalecarlica* sont caractéristiques de la station HR. La station BI se caractérise par la présence de taxons comme *Perla marginata*, *Isoperla oxylepis*, *Hydropsyche instabilis* ou encore *Dugesia sp.* A l'inverse, les stations moyennement acidifiées sont les plus proches selon F2 ce qui tend à révéler que la différence entre leurs peuplements selon le bassin versant est beaucoup moins nette et qu'elles présentent beaucoup moins de taxons particuliers. Puis dans les stations les plus acides, une différenciation apparaît à nouveau qui s'accroît légèrement avec des taxons caractéristiques de la station RR comme *Brachyptera risi* et d'autres de la station BR comme *Diura bicaudata* ou *Agabus guttatus*.

Afin de préciser la composition du peuplement dans nos stations en réponse à l'acidification, il est possible d'ordonner les taxons en projetant leur position respective donnée par l'analyse factorielle sur l'axe F1 exprimant le gradient d'acidification. Le résultat est donné dans la figure 41. Les limites entre les niveaux d'acidification ont été déterminées à partir de la médiane entre les positions moyennes des stations de même degré d'acidité sur F1. La première valeur correspond à la coordonnée du taxon sur l'axe F1 représentatif du gradient d'acidification. La valeur entre parenthèse donne l'amplitude de la tolérance du taxon vis à vis du gradient d'acidification, mesurée par la variance conditionnelle de la coordonnée moyenne sur F1, calculée selon Chessel *et al.* (1982) (voir Annexe 1).

Remarque La position des taxons ayant été capturés uniquement dans une seule des 6 stations est donnée à titre indicatif mais la signification de leur position vis à vis du gradient d'acidification ne peut pas être confirmée. Ceci concerne au total 22 taxons sur 163.

La moitié (51,5%) des 163 taxons se situe en majorité dans les stations non acides et 30% dans le milieu intermédiaire. Il est intéressant de noter que près de 1/5 ^{ème} de l'ensemble des taxons capturés sur les 6 stations (soit 30 taxons) se retrouvent majoritairement dans les milieux acides.

Les Ephéméroptères sont largement majoritaires (94%) dans le milieu non acide à l'exception d'une seule espèce *Baetis vernus* qui présente la particularité de se retrouver à l'inverse, majoritairement dans les stations acides. Les Mollusques sont également très bien représentés à l'exception de *Bythinella sp,* positionnée dans le milieu d'acidité intermédiaire avec une variance élevée indiquant sa présence dans l'ensemble des milieux acides et non acides.

Les Trichoptères et les Diptères, sont de moins en moins bien représentés avec l'augmentation du gradient d'acidité. En effet, 14% seulement des taxons Trichoptères se retrouvent majoritairement dans les stations les plus acides. Ils sont alors représentés par des espèces du genre *Plectrocnemia* ou encore certains Rhyacophilidae (*Philopotamoïdes centralis* et *Rhyacophila praemorsa*) dont les variances relativement faibles, indiquent néanmoins une présence restrictive dans ces milieux. Les Diptères possèdent autant de taxons dans les milieux non acides et moyennement acides mais 2 fois moins se retrouvent majoritairement en milieux acides dont les seuls représentants sont des taxons Tipulidae et Limoniidae.

Coord F1 — Variance sur F1 (% de la valeur max)

BI	(Electrogena lateralis)	1,158	0,0
BI	(Perla marginata)	1,158	0,0
BI	(Isoperla oxylepis)	1,158	0,0
BI	(Hydropsyche fluvipes)	1,158	0,0
BI	(Hydropsyche instabilis)	1,158	0,0
BI	(Berea maurus)	1,158	0,0
BI	(Dryops sp)	1,158	0,0
BI	(Limnebius cf truncatellus)	1,158	0,0
BI	(Tabanidae)	1,158	0,0
BI	(Rhypholophus)	1,158	0,0
BI	(Limnophora)	1,158	0,0
BI	(Dugesia sp)	1,158	0,0
	Tipula maxima	1,149	0,1
	Habroleptoides confusa	1,130	0,1
	Tinodes rostocki	1,016	3,9
	Ancylus fluviatilis	1,001	0,8
	Epeorus sylvicola	0,998	1,4
	Protonemura intricata	0,979	3,6
	Habrophlebia lauta	0,972	0,7
	Tubificidae	0,959	0,3
	Halesus digitatus	0,958	0,8
	Ecdyonurus venosus	0,949	0,6
	Antocha vitripennis	0,928	35,5
	Berea maurus	0,923	13,7
	Seratella ignita	0,921	2,8
	Rhitrogena gp semicolorata	0,908	2,7
	Alainites muticus	0,906	2,4
HR	(Nigrobaetis niger)	0,901	0,0
HR	(Taeniopteryx hubaulti)	0,901	0,0
HR	(Glossosoma intermedium)	0,901	0,0
HR	(Ecclisopteryx dalecarlica)	0,901	0,0
HR	(Hydatophylax infumatus)	0,901	0,0
HR	(Limoniinae sp2)	0,901	0,0
HR	(Gammarus fossarum)	0,901	0,0
HR	Ephemerella mucronata	0,867	1,2
	Protonemura praecox	0,835	14,6
	Halesus	0,818	33,6
	Silo pallipes	0,807	14,1
	Syrphidae	0,749	13,3
	Baetis melanonyx	0,745	7,1
	Hydropsyche dinarica	0,742	14,6
	Hydropsyche tenuis	0,730	15,8
	Eiseniella tetraedra	0,708	17,2
	Diamesinae	0,694	8,7
	Potamophylax luctuosus	0,682	63,9
	Baetis	0,668	13,2
	Micrasema longulum	0,667	6,7
	Hydropsyche	0,613	11,4
	Psychodidae	0,597	8,4
	Protonemura nitida	0,587	8,2
	Goeridae	0,582	27,5
	Leuctra prima	0,548	33,2
	Austrolimnophila	0,537	41,9
	Perlodes microcephala	0,519	28,3
	Agapetus fuscipes	0,499	18,3
	Pisidium	0,496	45,8
	Hexatoma	0,495	47,3
	Baetis rhodani	0,489	8,7
	Cordulegaster boltoni	0,479	56,2
	Dixa sp	0,458	49,3
	Micrasema minimum	0,428	50,0
	Glossosoma conformis	0,401	29,7
	Potamophylax cingulatus	0,392	49,3
	Sialis fuliginosa	0,375	68,5
	Lithax niger	0,343	32,0
	Philopotamus ludificatus	0,339	40,8
	Isoperla	0,333	24,1
	Philopotamus	0,325	33,5
	Valvata sp	0,324	28,4
	Rhyacophila tristis	0,302	51,8
	Baetis alpinus	0,300	23,3
	Liponeura cinarescens	0,285	25,0
	Rhyacophila obliterata	0,277	60,5
	Hydraena gracilis	0,267	31,7
	Ibisia marginata	0,240	43,5
	Ameletus inopinatus	0,240	33,3
	Bythinella viridis	0,235	30,0
	Hydropsyche siltalai	0,223	100,0
	Tinodes assimilis	0,216	24,3
	Sericostoma personatum	0,191	30,6
	Atrichopogon sp	0,156	65,9
	Planorbidae	0,152	63,0
	Potamophylax	0,151	59,1
	Rhyacophila gp dorsalis	0,147	88,0
	Rhyacophila aquitanica	0,131	27,4
	Elmis spp	0,068	73,4
	Ceratopogoninae	0,062	54,2
	Naididae	0,040	28,6
	Bythinella sp	0,034	75,1
	Mermithidae	0,025	87,9
	Eloeophila	0,020	62,9
	Crunoecia irrorata	0,004	35,3
	Limnius spp	-0,021	43,7
	Stactobia moselyi	-0,030	44,6
	Pediciini	-0,035	64,0
	Leuctra	-0,038	66,9
	Chaetopteryx villosa	-0,048	66,7
	Protonemura meyeri	-0,054	95,2
	Prosimulium (rufipes)	-0,061	53,0
	Hemedromïnae	-0,066	53,8
	Rhyacophila evoluta	-0,094	79,8
	Tanytarsini	-0,109	80,2
	Leuctra gp hippopus/inermis	-0,121	79,6
	Protonemura nimborum	-0,123	37,8
	Polycelis felina	-0,131	62,8
	Thaumaleidae	-0,136	73,1
	Helodes spp	-0,162	45,4
	Orthocladiinae	-0,162	68,7
	Rhyacophila	-0,169	66,8
	Tanypodinae	-0,186	64,9
	Brachyptera seticornis	-0,193	80,9
	Protonemura	-0,200	77,1
	Chironomini	-0,208	87,7
	Simulini	-0,212	79,8
	Drusus discolor	-0,213	37,6
	Esolus spp	-0,214	68,5
	Protonemura lateralis	-0,217	69,9
	Ptilocolepus granulatus	-0,222	53,6
	Amphinemura sulcicollis	-0,224	59,1
	Hydracariens	-0,225	75,1
	Eriopteriini	-0,227	5,1
	Clinocerinae	-0,231	60,7
	Odontocerum albicorne	-0,235	54,5
	Dicranota	-0,249	59,5
	Leuctra inermis	-0,265	84,9
	Oreodytes sp	-0,270	66,8
	Nemoura spp	-0,274	65,5
	Adicella reducta	-0,313	31,4
	Lumbriculidae	-0,321	47,5
	Enchytraiedae	-0,324	44,1
	Limnephilinae	-0,327	64,3
	Drusus annulatus	-0,370	59,9
	Leuctra nigra	-0,373	44,7
	Capnia vidua	-0,408	77,5
	Haplotaxis sp	-0,409	76,1
	Phagocata vitta	-0,420	36,9
	Siphonoperla torrentium	-0,461	39,0
	Limoniinae sp1	-0,505	48,4
	Baetis vernus	-0,511	42,8
	Leuctra gp fusca	-0,517	32,7
	Nemurella picteti	-0,521	60,4
	Chaetoperygopsis maclachlani	-0,524	44,7
	Tipulidae	-0,540	67,6
	Protonemura fumosa	-0,548	43,8
	Philopotamoïdes centralis	-0,553	36,0
	Platambus maculatus	-0,625	81,3
	Pedicia rivosa	-0,627	36,5
	Molophilus	-0,687	16,9
	Limoniidae	-0,715	10,7
	Anacaena globulus	-0,776	50,4
	Pseudopsilopteryx zimmeri	-0,842	21,3
	Ryacophila praemorsa	-0,863	36,4
	Tipula savtshenkia	-0,938	38,2
	Plectrocnemia geniculata	-0,948	14,6
	Velia sp	-1,057	10,9
	Plectrocnemia conspersa	-1,113	6,5
	Diura bicaudata	-1,129	7,9
	Plectrocnemia	-1,147	7,4
	Dolichopodidae	-1,281	10,1
	Agabus guttatus	-1,285	13,7
RR	(Brachyptera risi)	-1,348	0,0
RR	(Brachyptera)	-1,348	0,0
BR	(Leuctra cingulata)	-1,379	0,0

Taxons majoritairement présents en milieu non acide.

Taxons indifféremment présents en milieu acide et non acide ou majoritairement en milieu moyen acide.

Taxons majoritairement présents en milieu acidifié.

Gradient d'acidification selon F1.

Ex : *BI* *(Electrogena lateralis)*
Taxon trouvé uniquement dans la station BI.

Figure 41 : Classement de l'ensemble des taxons selon leur sensibilité au gradient d'acidification d'après leur position sur l'axe F1 de l'AFC

La moitié des taxons Coléoptères et Oligochètes se retrouve dans le milieu intermédiaire, et même si certains taxons sont majoritairement représentés dans les stations moyennement acidifiées (notamment *Limnius spp* ou *Helodes spp* dans la station MR), les valeurs élevées de la variance relative à leur position signifie toutefois qu'une majorité d'entre eux est présente aussi bien en milieux acides que non acides.

Au contraire des autres groupes, il ressort autant de taxons Plécoptères et Planaires inféodés au milieu non acide, moyennement acide et acide sur l'ensemble de nos 6 stations. Parmi les Plécoptères présents dans le milieu le plus acide, on citera par ordre d'abondance *Siphonoperla torrentium, Protonemura fumosa, Capnia vidua* ou encore *Diura bicaudata.*

Les peuplements relatifs à chaque station se différencient bien selon le gradient d'acidification dans le bassin versant du Rouge Rupt comme dans le bassin versant du Haut Rupt. Malgré le grand nombre d'espèces communes, on peut toutefois observer une différenciation des peuplements des deux bassins versants. Selon notre analyse, si la moitié environ des taxons se retrouve majoritairement dans les stations non acides, et dont nous pouvons penser qu'ils sont sensibles à l'acidité, près de 20% sont inversement plus présents dans les stations les plus acides dont en majorité des Plécoptères, Diptères, Trichoptères. Il est remarquable par ailleurs qu'une seule espèce d'Ephéméroptères *Baetis vernus* sur les 17 taxons de cet ordre capturés en larves se positionne à l'inverse des autres dans le milieu le plus acide.

IV.3.3.3 Effet du substrat

L'effet du substrat sur les peuplements de macroinvertébrés a été déterminé en ne conservant que la variabilité due au substrat et en incluant dans l'analyse uniquement les taxons (non rares) représentés par au moins 3 individus. En outre, les taxons présents dans une seule station ont été exclus car ils peuvent introduire un effet singulier en modifiant la variabilité inter et intra-substrat qui peut alors masquer l'effet global recherché. C'est le cas par exemple pour *Brachyptera risi* dans la station RR et *Gammarus fossarum* dans la station HR qui sont en densité importante. Enfin, afin de séparer l'effet du substrat de l'effet de la mosaïque d'habitats observés simultanément dans l'AFC générale, nous avons pris en compte les densités moyennes des invertébrés non pondérées.

Les résultats de l'analyse factorielle des correspondances (A.F.C) sont présentés figures 42. L'histogramme des valeurs propres est donné figure 42a. La figure 42b présente le plan factoriel des stations, la figure 42c le plan factoriel des relevés regroupés par substrat. Le plan factoriel est défini par les axes F1 et F2 qui représentent 37,5 % de l'inertie totale (22,5 % et 15 % respectivement).

Figure 42b

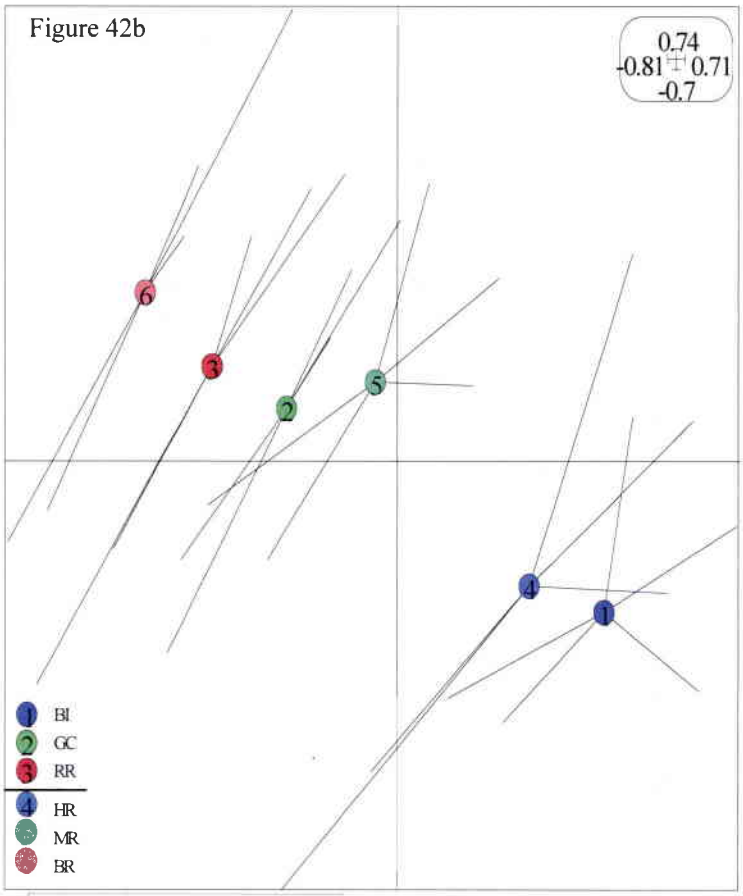
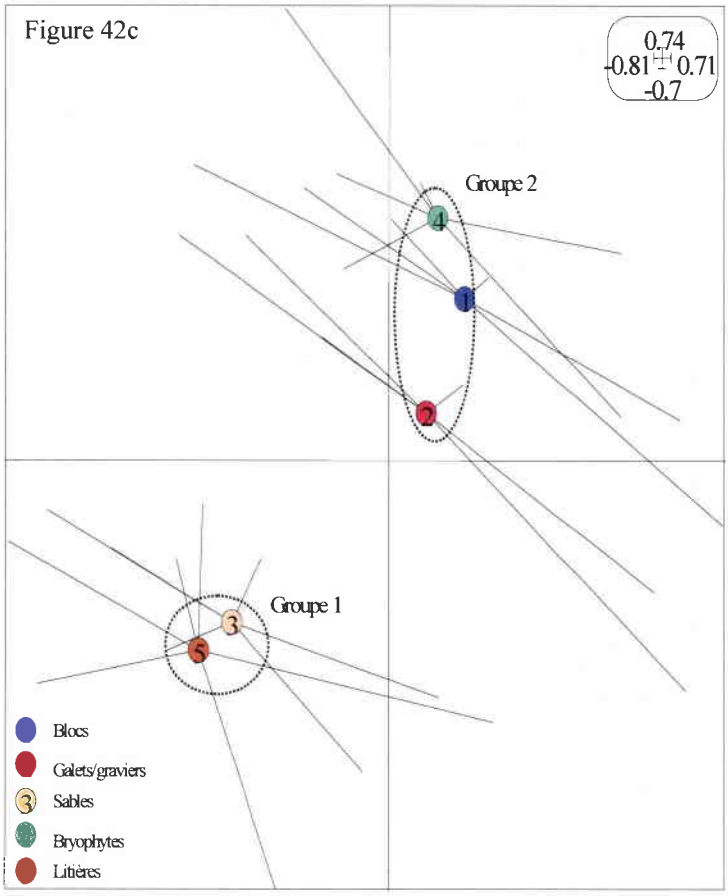


Figure 42c



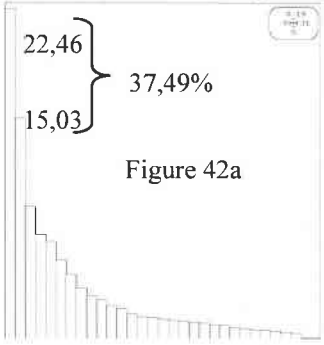
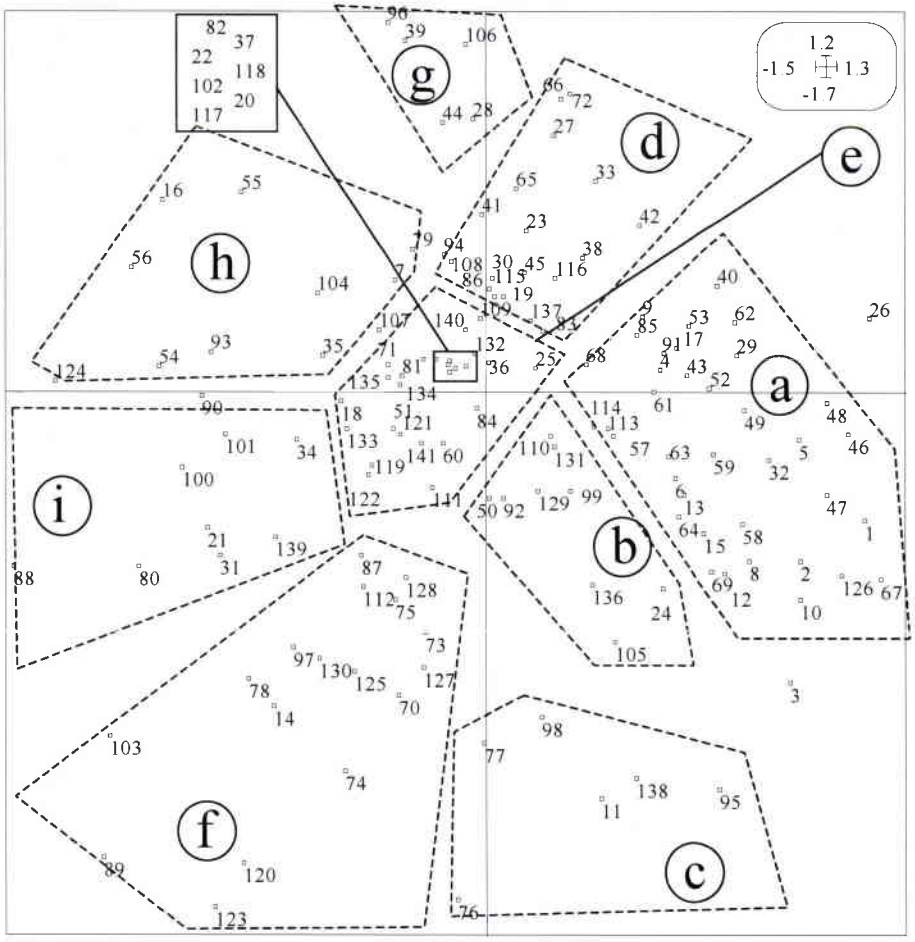


Figure 42a

Figures 42 a,b,c,d : Résultats de l'AFC « effet substrat » a. Histogramme des valeurs propres b. Plan factoriel des relevés regroupés par station c. par substrat. d. Plan factoriel des taxons

Figure 42d



Epeorus sylvicola	1	*Micrasema longulum*	62	*Sialis fuliginosa*	123
Rhitrogena gp semicolorata	2	*Glossosoma conformis*	63	*Velia sp*	124
Ecdyonurus venosus	3	*Agapetus fuscipes*	64	*Cordulegaster boltoni*	125
Baetis alpinus	4	*Ptilocolepus granulatus*	65	*Ancylus fluviatilis*	126
Baetis melanonyx	5	*Stactobia moselyi*	66	*Pisidium*	127
Baetis rhodani	6	*Tinodes rostocki*	67	*Planorbidae*	128
Baetis vernus	7	*Tinodes assimilis*	68	*Bythinella viridis*	129
Alainites muticus	8	*Berea maurus*	69	*Bythinella sp*	130
Baetis	9	*Adicella reducta*	70	*Valvata sp*	131
Habroleptoides confusa	10	*Drusus annulatus*	71	*Polycelis felina*	132
Habrophlebia lauta	11	*Drusus discolor*	72	*(Phagocata vitta)*	133
Seratella ignita	12	*Potamophylax cingulatus*	73	*Lumbriculidae*	134
Ephemerella mucronata	13	*Potamophylax fluctuosus*	74	*Enchytraeidae*	135
Ameletus inopinatus	14	*Potamophylax*	75	*Eisenniella tetraedra*	136
Perlodes microcephala	15	*Halesus digitatus*	76	*Naididae*	137
Diura bicaudata	16	*Halesus*	77	*Tubificidae*	138
Isoperla	17	*Chaetopteryx villosa*	78	*Haplotaxis sp*	139
Siphonoperla torrentium	18	*Chaetopterygopsis maclachlani*	79	*Hydracarens*	140
Brachyptera seticornis	19	*Pseudopsilopteryx zimmeri*	80	*Mermithidae*	141
Amphinemura sulcicollis	20	*Limnephilinae*	81		
Nemurella picteti	21	*Esolus spp*	82		
Nemoura spp	22	*Elmis spp*	83		
Protonemura nimborum	23	*Limnius spp*	84		
Protonemura praecox	24	*Hydraena gracilis*	85		
Protonemura meyeri	25	*Helodes spp*	86		
Protonemura intricata	26	*Oreodytes sp*	87		
Protonemura lateralis	27	*Agabus guttatus*	88		
Protonemura fumosa	28	*Platambus maculatus*	89		
Protonemura nitida	29	*Anacaena globulus*	90		
Protonemura	30	*Liponeura cinarescens*	91		
Capnia vidua	31	*Ibisia marginata*	92		
Leuctra prima	32	*Dolichopodidae*	93		
Leuctra inermis	33	*Tipulidae*	94		
Leuctra nigra	34	*Tipula maxima*	95		
Leuctra gp fusca	35	*Tipula savtshenkia*	96		
Leuctra gp hippopus/inermis	36	*Eloeophila*	97		
Leuctra	37	*Hexatoma*	98		
Rhyacophila evoluta	38	*Austrolimnophila*	99		
Ryacophila praemorsa	39	*Pedicia rivosa*	100		
Rhyacophila obliterata	40	*Pediciini*	101		
Rhyacophila gp dorsalis	41	*Dicranota*	102		
Rhyacophila aquitanica	42	*Molophilus*	103		
Rhyacophila tristis	43	*Eriopterini*	104		
Philopotamoïdes centralis	44	*Antocha vitripennis*	105		
Rhyacophila	45	*Limoniinae sp*	106		
Hydropsyche dinarica	46	*Limoniidae*	107		
Hydropsyche tenuis	47	*Clinocerinae*	108		
Hydropsyche siltalai	48	*Hemedrominae*	109		
Hydropsyche	49	*Syrphidae*	110		
Sericostoma personatum	50	*Ceratopogoninae*	111		
Odontocerum albicorne	51	*Atrichopogon sp*	112		
Philopotamus ludificatus	52	*Psychodidae*	113		
Philopotamus	53	*Dixa sp*	114		
Plectrocnemia conspersa	54	*Simulini*	115		
Plectrocnemia geniculata	55	*Prosimulium (rufipes)*	116		
Plectrocnemia	56	*Thaumaleidae*	117		
Lithax niger	57	*Orthocladiinae*	118		
Silo pallipes	58	*Tanypodinae*	119		
Goeridae	59	*Diamesinae*	120		
Crunoecia irrorata	60	*Tanytarsini*	121		
Micrasema minimum	61	*Chironomini*	122		

Sur le plan factoriel des stations, on retrouve le gradient d'acidité sur F1 (Test de Kruskall Wallis, $p<0,01$). La légère différenciation observée sur F2 n'est pas significative (Test de Kruskall Wallis, $p = 0,112$).

Les 2 stations non acides (en bleu) se distinguent nettement des stations acidifiées (Test U de Mann Whitney, $p<0,01$) dans tous les cas. La différenciation bien que significative est moins forte entre les stations moyennement acidifiées et les plus acidifiées (Test U de Mann Whitney, $P<0,05$). Ceci est principalement du au rapprochement des stations GC (2) et RR (3) qui ne sont pas différenciées selon F1 (Test U de Mann Whitney, $p = 0,251$). En outre, contrairement à l'effet temporel, l'analyse ne différencie pas non plus les stations de même degré d'acidification sur F1 (Test U de Mann Whitney, $p = 0,465$ entre BI et HR ; $p = 0,175$ entre GC et MR ; $p = 0,347$ entre RR et BR). D'après la dispersion des points, on note que la station HR (4) possède une variabilité importante due au substrat à l'inverse de la station BI (1) et MR (5). En outre, les stations RR, BR et GC possèdent une variabilité très similaire.

L'axe F2 différencie les substrats (Test de Kruskall Wallis, $p<0,01$). Sur la figure 42c, l'axe F2 sépare très nettement les micro-habitats en deux groupes : les micro-habitats lentiques et les micro-habitats lotiques (Test U de Mann Whitney, $p<0,001$). L'effet de la mosaïque d'habitats qui n'influe plus dans cette analyse semble alors être négligeable. A l'intérieur de chaque groupe, les micro-habitats ne sont pas différenciés sur F2 (Test U de Mann Whitney).

La variabilité, exprimée par la dispersion des points autour des centres de gravité, semble relativement forte dans les substrats Blocs (1) et Galets/graviers (2) vis à vis des autres substrats. De plus, elle se traduit surtout selon l'axe F1 révélant ainsi un effet certainement plus important de l'acidification sur le peuplement de ces substrats.

Le plan factoriel des taxons (figure 42d) peut se décomposer en 9 secteurs d'après les gradients mis en évidence sur F1 et F2 à partir des plans factoriels des stations et des substrats.

Les secteurs (a), (b) et (c) rassemblent les taxons présents majoritairement dans les stations non acides. Parmi eux, le secteur (a) rassemble de nombreux taxons caractéristiques des habitats lotiques du groupe 2 (Bryophytes, Blocs, Galets/graviers). Ils comprennent 27 % de l'ensemble des taxons et sont représentés par notamment *Epeorus sylvivola, Baetis melanonyx, Rhyacophila tristis, Lithax niger* ou *Hydraena gracilis*. A l'inverse, le secteur (c) regroupe les taxons caractéristiques des habitats lentiques du groupe 1 (Sables et Litières) qui apparaissent bien moins nombreux. On compte parmi eux *Habrophlebia lauta, Halesus digitatus* ou encore *Tipula maxima*. Le secteur (b) intermédiaire associe globalement les taxons indifféremment échantillonnés dans l'ensemble des habitats du groupe 1 et du groupe 2. On y retrouve assez peu de taxons également dont *Sericostoma personatum, Ibisia marginata ou Antocha vitripennis*.

A l'opposé du plan, les secteurs (g), (h) et (i) rassemblent les taxons caractéristiques des stations acides. Parmi eux, le secteur (g) présente les taxons principalement présents dans les habitats lotiques. Bien moins nombreux que dans les stations non acides (secteur (a), on y retrouve des Rhyacophilidae tels *Rhyacophila praemorsa* et *Philopotamoides centralis* mais aussi *Protonemura fumosa* ou encore *Tipula savtshenkia* et un *Limoniinae*. A l'inverse, le secteur (i) regroupe les taxons caractéristiques des habitats lentiques dans ces stations acides

tels que *Pedicia rivosa, Pseudopsilopteryx zimmeri* ou *Agabus guttatus*. Le secteur intermédiaire (h) comporte les espèces présentes indifféremment dans les habitats lotiques que lentiques comme *Baetis vernus*, *Diura bicaudata* ou les *Plectrocnemia geniculata* et *P. conspersa*.

Les secteurs (d), (e) et (f) associent les taxons aussi bien présents dans les stations non acides qu'acides. Parmi eux, on retrouve dans le secteur (d) les taxons présents majoritairement dans les habitats lotiques comme *Brachyptera seticornis, Rhyacophila aquitanica*, *Rhyacophila gp dorsalis*, *Drusus discolor*, *Prosimulium (rufipes),* ou encore *Liponeura cinarescens*. A l'inverse, les taxons caractéristiques des habitats lentiques Sables et Litières sont regroupés dans le secteur (f) comme les Limnephilidae *Chaetopteryx villosa, Potamophylax cingulatus, Potamophylax luctuosus,* mais aussi *Sialis fuliginosa, Platambus maculatu* ou *Bythinella sp*. Le secteur intermédiaire (e) regroupe les taxons au centre du plan, à l'intersection des axes F1 et F2. Ils représentent près de 20 % de l'ensemble des taxons. Ce sont les taxons échantillonnés indifféremment en habitats lotiques et lentiques et dans les stations acides comme non acides parmi lesquels on trouve par exemple *Amphinemura sulcicollis, Nemoura spp, Drusus annulatus, Crunoecia irrorata,* les *Orthocladiinae,* les *Ceratopogoninae* ou encore *Polycelis felina*.

Les positions des relevés sur le plan factoriel de l'AFC sont fonction de la similitude et à fortiori de l'écart selon la métrique du χ^2 entre leurs peuplements déterminés par la présence et la densité des espèces selon le tableau de base analysé.

Il est alors possible d'appréhender les écarts existants au niveau des peuplements entre les différentes stations pour chaque substrat à partir de l'analyse des écarts entres les coordonnées des relevés sur F1 (effet station). A partir du plan factoriel des relevés regroupés par station de même degré d'acidification (figure 43), nous avons donc établi les écarts entre les coordonnées des centres de gravité sur F1 (gradient d'acidité) afin d'apprécier les différences au niveau des peuplements de chaque substrat entre les stations de degré d'acidification différent.

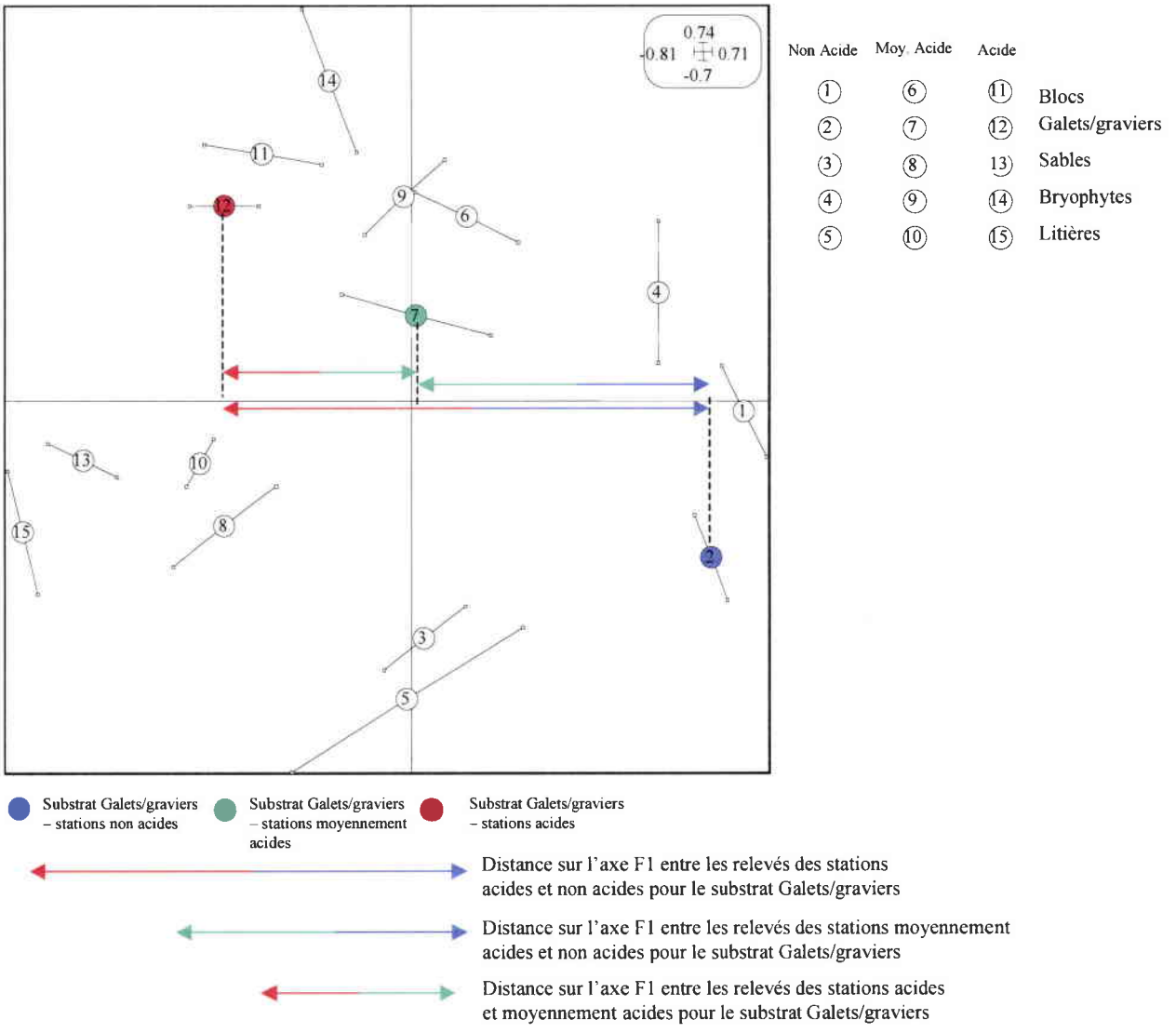
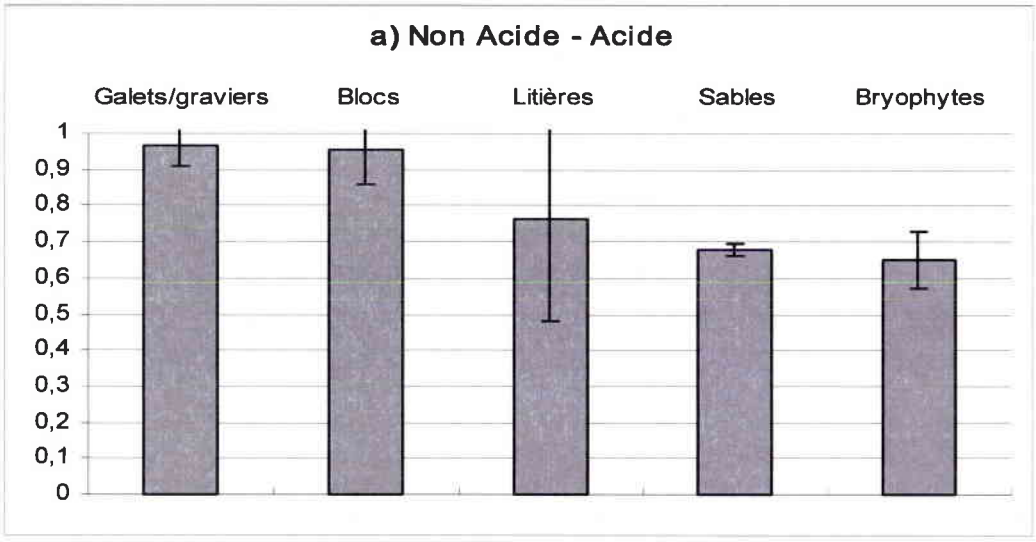


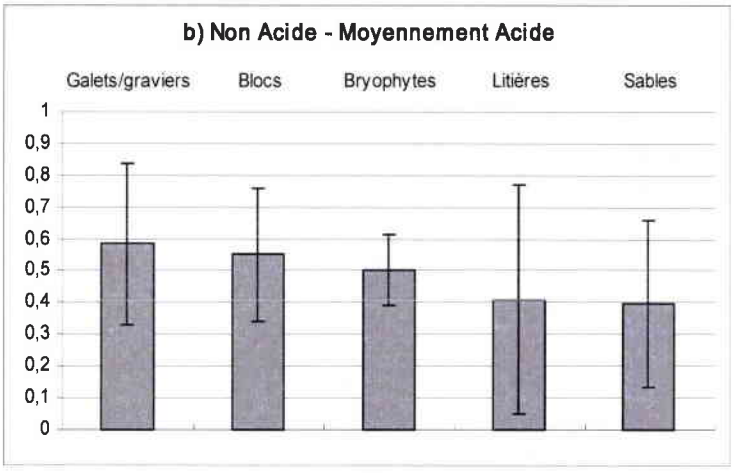
Figure 43 : Plan factoriel des relevés regroupés par station de même degré d'acidification. Illustration de la méthode de détermination des écarts entre la position des relevés des stations de même degré d'acidification sur le gradient F1.

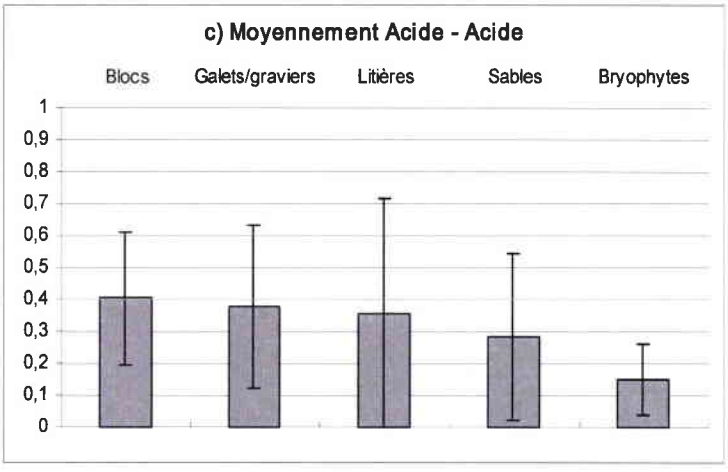
Les figures 44 présentent dans l'ordre décroissant, l'importance des écarts obtenus entre les stations non acides et acides (figure 44a), entre les stations non acides et moyennement acides (figure 44b) et entre les stations moyennement acides et les plus acides (figure 44c) pour chaque substrat.

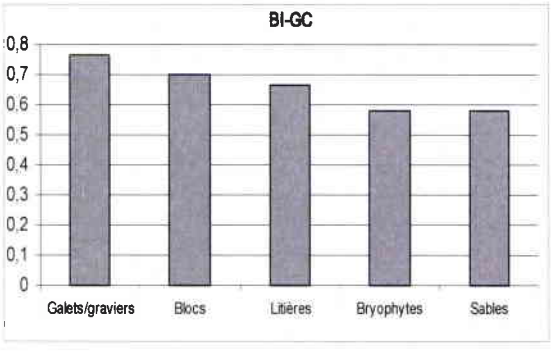
En considérant les écarts entre les stations non acides et les stations acides, on constate assez nettement que ceux ci sont plus importants dans les substrats Galets/graviers et Blocs et moindres dans les substrats Sables et Bryophytes. L'important écart-type pour le substrat Litières nous informe que les différences sont en revanche très contrastées entre les stations non acides et acides des deux bassins versants. En effet, l'écart pour les Litières est le plus important entre les stations du bassin versant du Rouge Rupt.

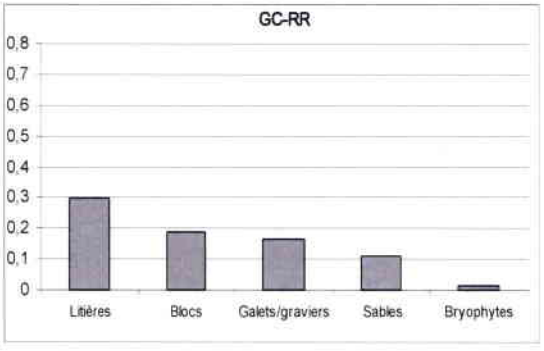


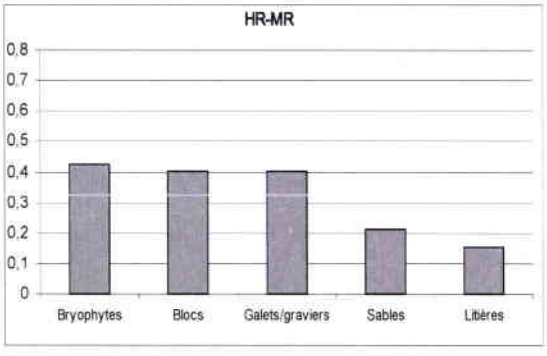
Figures 44 a,b,c : Ecarts relatifs entre les positions des relevés des stations sur l'axe F1 de l'AFC « effet substrat » regroupés par degré d'acidité. a . Ecarts entre la position moyenne des stations non acides et acides b. entre les stations non acides et moyennement acides c. entre les stations moyennement acides et acides.











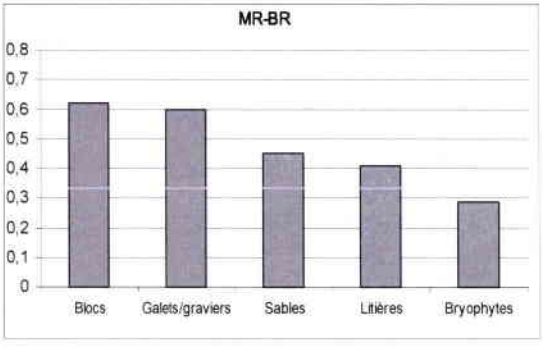


Figure 45 : Ecarts entre les positions des relevés des stations non acides et moyennement acides distribuées sur l'axe F1 de l'AFC « effet substrat » séparées par bassin versant.

Figure 46 : Ecarts entre les positions des relevés des stations non acides et moyennement acides distribuées sur l'axe F1 de l'AFC « effet substrat » séparées par bassin versant.

Les valeurs des écarts entre les stations moyennement acides et les autres stations présentent, pour tous les substrats, des écart-types très importants ce qui traduit une différence nette des écarts entre les stations des deux bassins versants.

Plus en détail, on s'aperçoit sur la figure 45 et 46 que si globalement les écarts sont parmi les plus importants dans les Blocs et les Galets et à l'inverse les plus faibles dans les Sables, certaines tendances pour les substrats organiques sont en revanche très contrastées d'un bassin versant à l'autre.

Ainsi, entre les stations non acides et moyennement acides, les écarts sont maximum pour les Bryophytes entre les stations du bassin versant du Haut Rupt (HR-MR) mais minimum dans le bassin versant du Rouge Rupt (BI-GC).

De la même manière, entre les stations moyennement acides et acides, les écarts sont maximum dans les Litières pour les stations du bassin versant du Rouge Rupt (GC-RR) mais quasiment les plus faibles dans le bassin versant du Haut Rupt (MR-BR).

Bien que l'analyse ne permette pas de les distinguer sur le plan défini par F1 et F2, les substrats Galets/graviers et Blocs d'un côté et les Bryophytes de l'autre montrent des résultats très contrastés quant aux écarts des peuplements en fonction du gradient d'acidification. Ceci laisse donc penser que le peuplement diffère de façon non négligeable entre ces substrats. Aussi afin d 'apprécier ces différences, nous avons pris en compte le plan défini par les axes F1 et F3 qui représentent alors près de 32 % de l'inertie totale de l'analyse (figures 47).

La figure 47a présente les relevés regroupés selon les substrats dans le plan défini par les axes F1 et F3. L'axe F3 permet en effet de différencier non seulement le substrat Bryophytes des autres substrats à faciès lotiques Blocs et galets/graviers (Test U de Mann Whitney $p<0,05$) mais aussi le substrats Sables du substrat Litières (Test U de Mann Whitney $p<0,05$).

Le plan factoriel des taxons est présenté figure 47b. Même si les différenciations sont beaucoup moins nettes que sur le plan F1xF2, on peut malgré tout distinguer globalement 4 secteurs sur le plan factoriel des taxons par superposition avec le plan factoriel des substrats.

Ainsi, le secteur (a) regroupe une majorité de taxons présents de façon caractéristique dans les substrats Blocs et Galets/graviers C'est le cas de beaucoup d'Ephéméroptères (*Epeorus sylvicola, Rhitrogena gp semicolorata, Baetis alpinus, B. melanonyx, Alainites muticus*), mais aussi les Goeridae comme *Silo pallipes, Lithax niger* ou encore *Hydropsyche dinarica, H. tenuis*. Ces espèces se distinguent alors du secteur (b) qui associe les taxons caractéristiques des Bryophytes lesquels sont alors bien moins nombreux. On y retrouve notamment quelques Ephéméroptères tels que *Ephemerella mucronata*, mais aussi des Trichoptères comme *Rhyacophila aquitanica, Rhacophila dorsalis, Micrasema longulum Chaetopterygopsis maclachlani* et des Plécoptères comme *Protonemura lateralis*.

Le secteur (c) présente les taxons caractéristiques du subsrat Sables et notamment les Pediciini dont *Pedicia rivosa* associés à *Plectrocnemia geniculata* ou encore aux *Planorbidae*. Ces taxons se différencient alors nettement du substrat Litières où l'on retrouve de façon

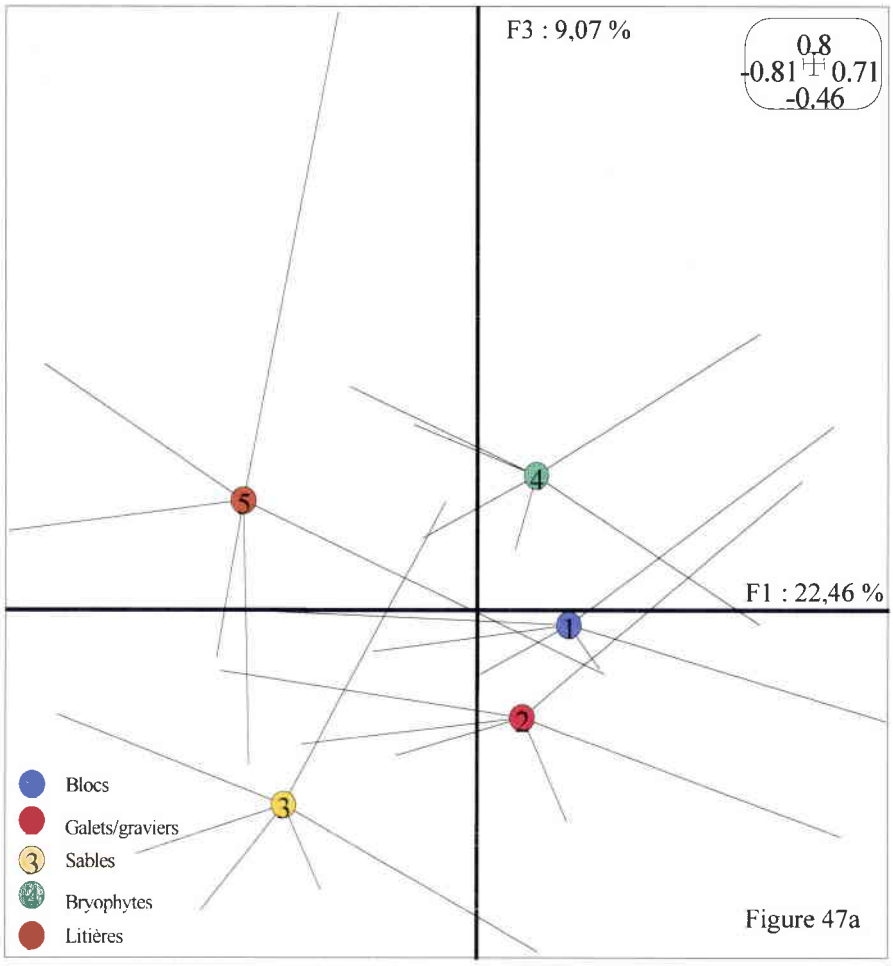
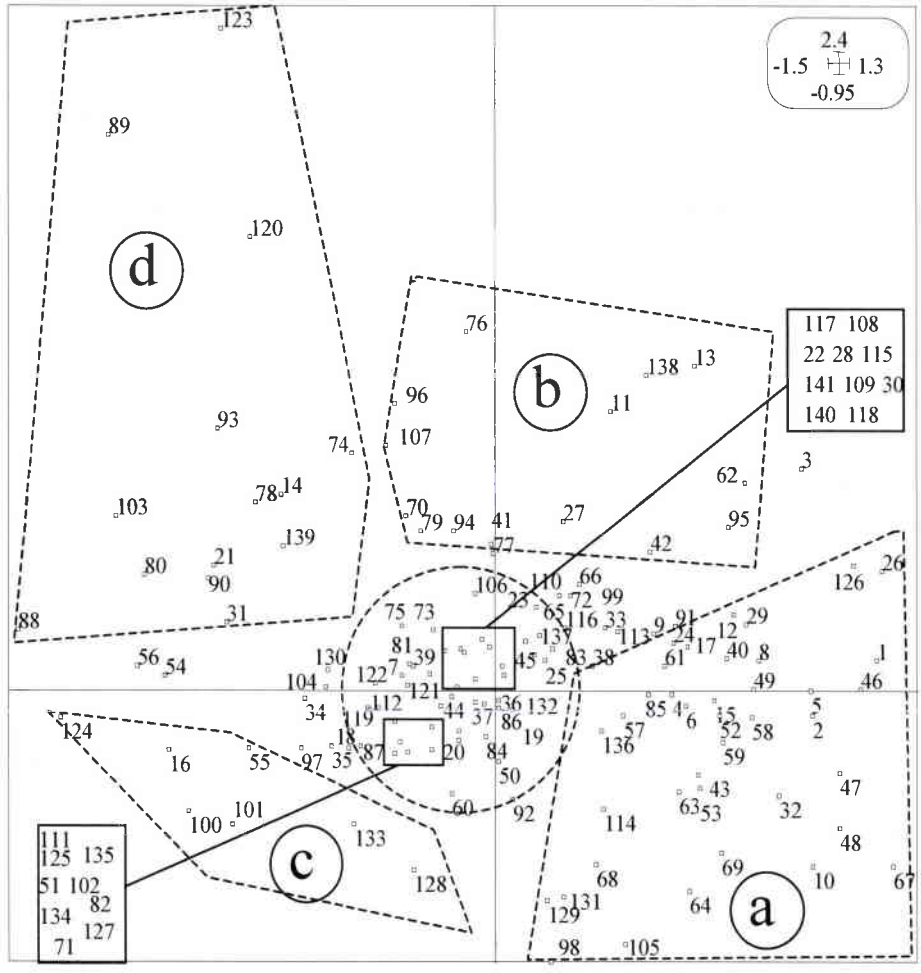


Figure 47a

Figures 47a,b : Plan factoriel défini par F1 et F3 a. relevés regroupés par substrats b. plan factoriel des taxons

Figure 47b

Epeorus sylvicola	1	*Micrasema longulum*	62	*Sialis fuliginosa*	123
Rhitrogena gp semicolorata	2	*Glossosoma conformis*	63	*Velia sp*	124
Ecdyonurus venosus	3	*Agapetus fuscipes*	64	*Cordulegaster bolton*	125
Baetis alpinus	4	*Ptilocolepus granulatus*	65	*Ancytus fluviatilis*	126
Baetis melanonyx	5	*Stactobia moselyi*	66	*Pisidium*	127
Baetis rhodani	6	*Tinodes rostooki*	67	*Planorbidae*	128
Baetis vernus	7	*Tinodes assimilis*	68	*Bythinella viridis*	129
Alainites muticus	8	*Berea maurus*	69	*Bythinella sp*	130
Baetis	9	*Adicella reducta*	70	*Valvata sp*	131
Habroleptoides confusa	10	*Drusus annulatus*	71	*Polycelis felina*	132
Habrophlebia lauta	11	*Drusus discolor*	72	*(Phagocata vitta)*	133
Serratella ignita	12	*Potamophylax cingulatus*	73	*Lumbriculidae*	134
Ephemerella mucronata	13	*Potamophylax luctuosus*	74	*Enchytraeidae*	135
Ameletus inopinatus	14	*Potamophylax*	75	*Eisenielle tetraedra*	136
Perlodes microcephala	15	*Halesus digitatus*	76	*Naididae*	137
Diura bicaudata	16	*Halesus*	77	*Tubificidae*	138
Isoperla	17	*Chaetopteryx villosa*	78	*Haplotaxis sp*	139
Siphonoperla torrentium	18	*Chaetopterygopsis maclachlani*	79	*Hydracarians*	140
Brachyptera seticornis	19	*Pseudopsilopteryx zimmeri*	80	*Mermithidae*	141
Amphinemura sulcicollis	20	*Limnephilinae*	81		
Nemurella picteti	21	*Esolus spp*	82		
Nemoura spp	22	*Elmis spp*	83		
Protonemura nimborum	23	*Limnius spp*	84		
Protonemura praecox	24	*Hydraena gracilis*	85		
Protonemura meyeri	25	*Helodes spp*	86		
Protonemura intricata	26	*Oreodytes sp*	87		
Protonemura lateralis	27	*Agabus guttatus*	88		
Protonemura fumosa	28	*Platambus maculatus*	89		
Protonemura nitida	29	*Anacaena globulus*	90		
Protonemura	30	*Liponeura cinerescens*	91		
Capnia vidua	31	*Ibisia marginata*	92		
Leuctra prima	32	*Dolichopodidae*	93		
Leuctra inermis	33	*Tipulidae*	94		
Leuctra nigra	34	*Tipula maxima*	95		
Leuctra gp fusca	35	*Tipula savtshenkia*	96		
Leuctra gp hippopus/inermis	36	*Eloeophila*	97		
Leuctra	37	*Hexatoma*	98		
Rhyacophila evoluta	38	*Austrolimnophila*	99		
Rhyacophila praemorsa	39	*Pedicia rivosa*	100		
Rhyacophila obliterata	40	*Pedicinii*	101		
Rhyacophila gp dorsalis	41	*Dicranota*	102		
Rhyacophila aquitanica	42	*Molophilus*	103		
Rhyacophila tristis	43	*Eriopterini*	104		
Philopotamoides centralis	44	*Antocha vitripennis*	105		
Rhyacophila	45	*Limoniinae sp*	106		
Hydropsyche dinarica	46	*Limonidae*	107		
Hydropsyche tenuis	47	*Clinocerinae*	108		
Hydropsyche siltalai	48	*Hemedrominae*	109		
Hydropsyche	49	*Syrphidae*	110		
Sericostoma personatum	50	*Ceratopogoninae*	111		
Odontocerum albicorne	51	*Atrichopogon sp*	112		
Philopotamus ludificatus	52	*Psychodidae*	113		
Philopotamus	53	*Dixa sp*	114		
Plectrocnemia conspersa	54	*Simulini*	115		
Plectrocnemia geniculata	55	*Prosimulium (rufipes)*	116		
Plectrocnemia	56	*Thaumaleidae*	117		
Lithax niger	57	*Orthocladiinae*	118		
Silo pallipes	58	*Tanypodinae*	119		
Goeridae	59	*Diamesinae*	120		
Crunoecia irrorata	60	*Tanytarsini*	121		
Micrasema minimum	61	*Chironomini*	122		



caractéristique *Sialis fuliginosa* et *Platambus maculatus* mais aussi les Limnephilidae comme *Potamophylax luctuosus* et *Chaetopteryx villosa* en secteur (d).

La différenciation du peuplement dans les microhabitats se fait principalement entre les microhabitats de sédimentation en zone lentique (Sables et Litières) et les microhabitats d'érosion en zone lotique (Blocs, Galets/graviers, Bryophytes) mais des différences importantes peuvent aussi exister entre les substrats organiques et les susbtrats minéraux. En outre, au niveau de l'acidité, les peuplements dans les microhabitats Galets/graviers et aussi Blocs présentent les différences les plus marquées du peuplement quel que soit le degré d'acidification considéré. A l'inverse le substrat Sables et le substrat Bryophytes (sauf entre HR et MR) présentent les écarts de peuplement les moins importants. Le substrat Litières donne des résultats très contrastés selon le bassin versant et présente des écarts plus importants dans celui du Rouge Rupt. Il est à retenir que la variabilité intra station rapproche la station GC des stations acides et la station MR des stations non acides. En outre, la plus forte variabilité du HR contraste à nouveau avec la stabilité dans la station MR.

IV.3.3.4 Effet temporel

Afin de préciser au mieux l'effet temporel global sur le peuplement des 6 stations, l'analyse factorielle des correspondances a été réalisée à partir des résultats des densités pondérées des taxons par campagne et par station. La variabilité due au substrat a été exclue mais aussi comme précédemment celles dues aux taxons rares et aux taxons présents uniquement dans une seule station.

Les résultats de l'analyse factorielle des correspondances (A.F.C) sont présentés figures 48. L'histogramme des valeurs propres est donné figure 48a. La figure 48b présente le plan factoriel des stations, la figure 48c le plan factoriel des campagnes d'échantillonnage. Le plan factoriel est défini par les axes F1 et F2 qui représente plus de 28 % de l'inertie totale ce qui est suffisant pour bien différencier les effets.

La différenciation des stations selon le degré d'acidification est hautement significative sur F1 (Test de Kruskal Wallis, $p<0,001$). En outre, les stations de même degré d'acidification sont différenciées significativement selon F1 (Test U Mann Whitney, $p<0,05$ (BI ; HR), $p<0,001$(MR ; GC) ; $p<0,01$ (BR ; RR)). Dans le bassin versant du Haut Rupt, les stations se différencient de façon très significative selon le degré d'acidification, en revanche pour le bassin versant du Rouge Rupt, l'écart entre les stations GC et RR est moindre mais toujours significatif (Test U de Mann Whitney, $p<0,05$).

Sur le plan factoriel regroupant les relevés par campagne, l'effet temporel est bien marqué (Test de Kruskall Wallis, $p<0,001$) sur l'axe F2 et se fait selon un gradient

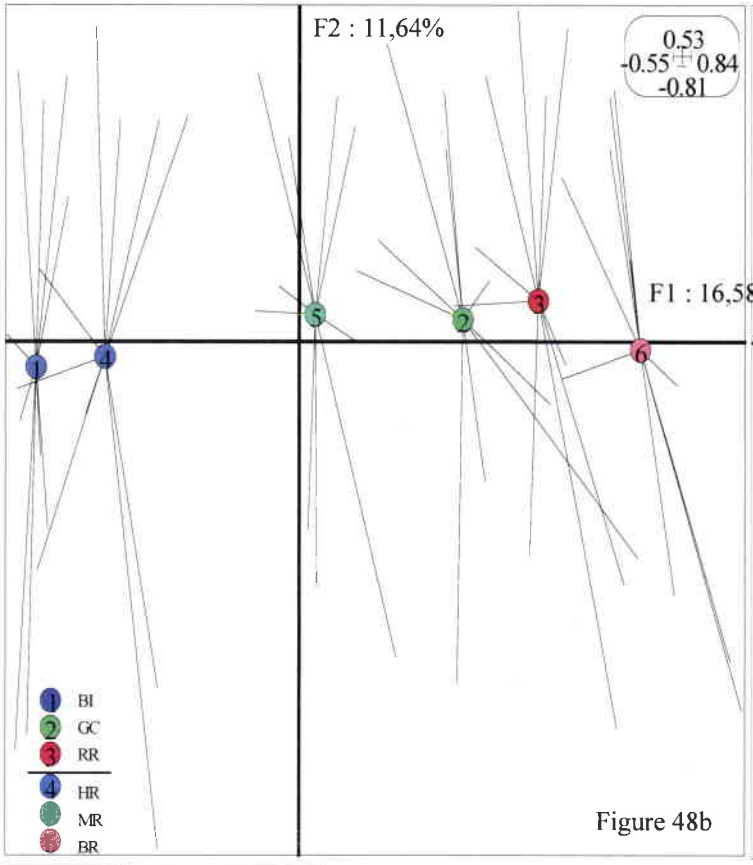


Figure 48b

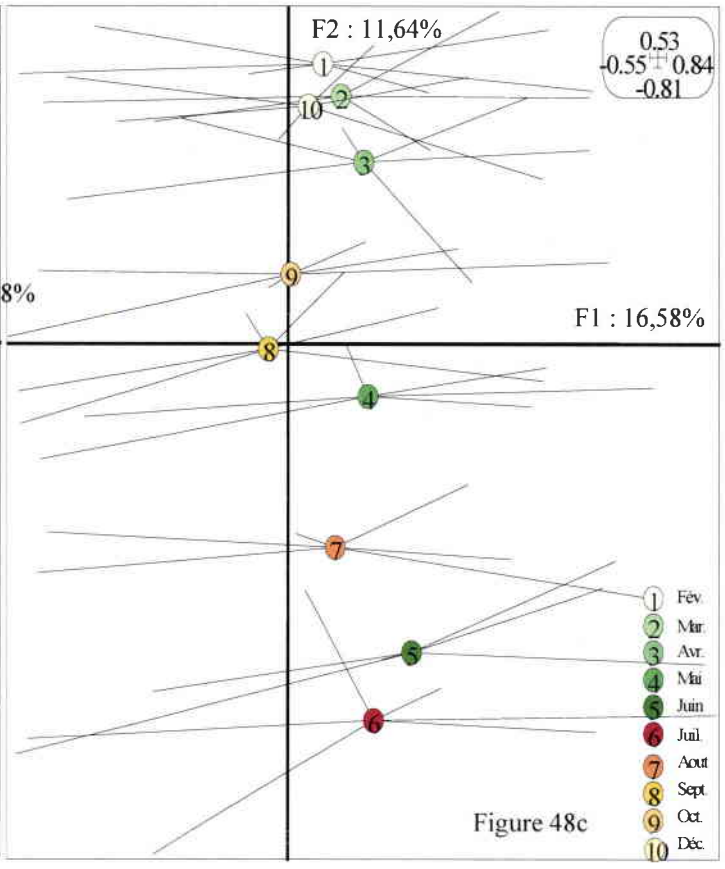


Figure 48c

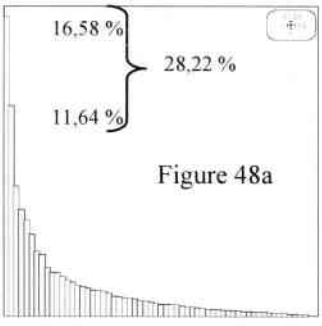
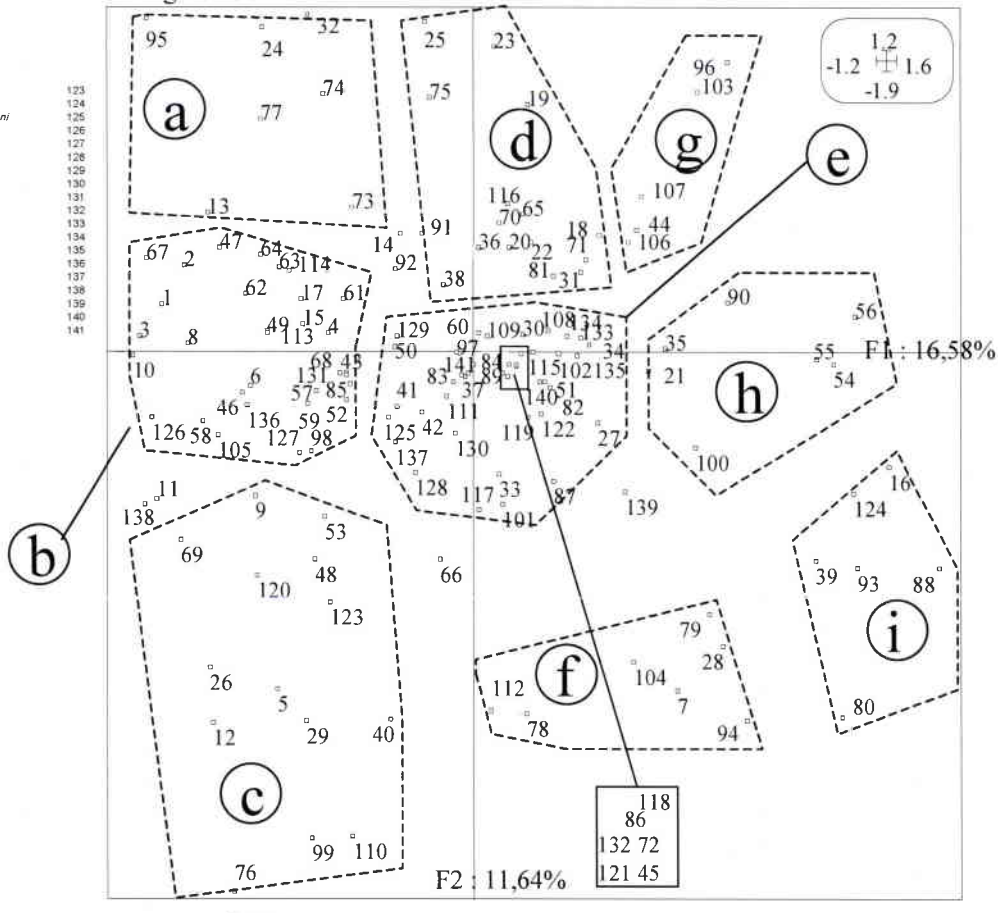


Figure 48a

Figures 48 a,b,c,d : Résultats de l'AFC « effet date » a. Histogramme des valeurs propres b. Plan factoriel des relevés regroupés par station c. par campagne. d. Plan factoriel des taxons

Figure 48d



Epeorus sylvicola	1	*Micrasema longulum*	62	*Sialis fuliginosa*	123
Rhitrogena gp semicolorata	2	*Glossossoma conformis*	63	*Velia sp*	124
Ecdyonurus venosus	3	*Agapetus fuscipes*	64	*Cordulegaster bolioni*	125
Baetis alpinus	4	*Ptilocolepus granulatus*	65	*Ancylus fluviatilis*	126
Baetis melanonyx	5	*Stactobia moselyi*	66	*Pisidium*	127
Baetis rhodani	6	*Tinodes rostocki*	67	*Planorbidae*	128
Baetis vernus	7	*Tinodes assimilis*	68	*Bythinella viridis*	129
Alainites muticus	8	*Berea maurus*	69	*Bythinella sp*	130
Baetis	9	*Adicella reducta*	70	*Valvata sp*	131
Habroleptoides confusa	10	*Drusus annulatus*	71	*Polycelis felina*	132
Habrophlebia lauta	11	*Drusus discolor*	72	*(Phagocata vitta)*	133
Seratella ignita	12	*Potamophylax cingulatus*	73	*Lumbriculidae*	134
Ephemerella mucronata	13	*Potamophylax luctuosus*	74	*Enchytraiedae*	135
Ameletus inopinatus	14	*Potamophylax*	75	*Eiseniella tetraedra*	136
Perlodes microcephala	15	*Halesus digitatus*	76	*Naididae*	137
Diura bicaudata	16	*Halesus*	77	*Tubificidae*	138
Isoperla	17	*Chaetopteryx villosa*	78	*Haplotaxis sp*	139
Siphonoperla torrentium	18	*Chaeteperygopsis maclachlani*	79	*Hydracarens*	140
Brachyptera seticornis	19	*Pseudopsilopteryx zimmeri*	80	*Mermithidae*	141
Amphinemura sulcicollis	20	*Limnephilinae*	81		
Nemurella picteti	21	*Esolus spp*	82		
Nemoura spp	22	*Elmis spp*	83		
Protonemura nimborum	23	*Limnius spp*	84		
Protonemura praecox	24	*Hydraena gracilis*	85		
Protonemura meyeri	25	*Helodes spp*	86		
Protonemura intricata	26	*Oreodytes sp*	87		
Protonemura lateralis	27	*Agabus guttatus*	88		
Protonemura fumosa	28	*Platambus maculatus*	89		
Protonemura nitida	29	*Anacaena globulus*	90		
Protonemura	30	*Liponeura cinarescens*	91		
Capnia vidua	31	*Ibisia marginata*	92		
Leuctra prima	32	*Dolichopodidae*	93		
Leuctra inermis	33	*Tipulidae*	94		
Leuctra nigra	34	*Tipula maxima*	95		
Leuctra gp fusca	35	*Tipula savtshenkia*	96		
Leuctra gp hippopus/inermis	36	*Eloeophila*	97		
Leuctra	37	*Hexatoma*	98		
Rhyacophila evoluta	38	*Austrolimnophila*	99		
Ryacophila praemorsa	39	*Pedicia nivosa*	100		
Rhyacophila obliterata	40	*Pediciini*	101		
Rhyacophila gp dorsalis	41	*Dicranota*	102		
Rhyacophila aquitanica	42	*Molophilus*	103		
Rhyacophila tristis	43	*Enopteriini*	104		
Philopotamoides centralis	44	*Antocha vitripennis*	105		
Rhyacophila	45	*Limoniinae sp*	106		
Hydropsyche dinarica	46	*Limoniidae*	107		
Hydropsyche tenuis	47	*Clinocerinae*	108		
Hydropsyche siltalai	48	*Hemedrominae*	109		
Hydropsyche	49	*Syrphidae*	110		
Sericostoma personatum	50	*Ceratopogoninae*	111		
Odontocerum albicorne	51	*Atrichopogon sp*	112		
Philopotamus ludificatus	52	*Psychodidae*	113		
Philopotamus	53	*Dixa sp*	114		
Plectrocnemia conspersa	54	*Simulini*	115		
Plectrocnemia geniculata	55	*Prosimulium (rufipes)*	116		
Plectrocnemia	56	*Thaumaleidae*	117		
Lithax niger	57	*Orthocladinae*	118		
Silo pallipes	58	*Tanypodinae*	119		
Goeridae	59	*Diamesinae*	120		
Crunoecia irrorata	60	*Tanytarsini*	121		
Micrasema minimum	61	*Chironomini*	122		

inversement corrélé à l'axe de février à juin puis selon le gradient inverse de juillet à décembre. Seules les campagnes d'hiver (décembre, février, mars) ne se différencient pas significativement au niveau du peuplement d'après l'analyse (Test de Kruskall Wallis, p=0,120). On distingue alors principalement 3 groupes. Le premier (groupe1) est constitué des campagnes d'hiver et de début du printemps (décembre à avril). Il se différencie significativement (Test U de Mann Whitney, p<0,001) du groupe 2 regroupant à l'opposé les campagnes estivales (juin, juillet, août). Le groupe 3 en position intermédiaire se différencie des 2 précédents groupes (Test U de Mann Whitney, p<0,001) et représente les campagnes automnales (septembre et octobre) et la campagne printanière de mai.

Le plan factoriel des taxons (figure 48d) peut se décomposer en 9 secteurs d'après les gradients mis en évidence sur F1 et F2 à partir des plans factoriels des stations et des dates.

Les secteurs (a), (b) et (c) rassemblent les taxons présents majoritairement dans les stations non acides. Parmi eux, on retrouve dans le secteur (a) les taxons caractéristiques de la période hivernale et du début du printemps (décembre à avril) comme *Ephemerella mucronata*, *Leuctra prima*, *Protonemura praecox, Potamophylax luctuosus, Potamophylax cingulatus, Tipula maxima.* A l'inverse, le secteur (c) regroupe les taxons caractéristiques de la période estivale de juin, juillet et août tels que *Baetis melanonyx, Seratella ignita, Protonemura nitida, Rhyacophila obliterata, Halesus digitatus, Austrolimnophila*. Le secteur (b) intermédiaire associe globalement les taxons échantillonnés pratiquement toute l'année où l'on retrouve la grande majorité des Ephéméroptères *Baetis rhodani Alainites muticus, Habroleptoïdes confusa, Rhitrogena semicolorata, Epeorus sylvicola* mais aussi *Hydropsyche dinarica*, *Micrasema minimum, Hydraena gracilis, valvata sp* ou encore *Eiseniella tetraedra.*

A l'opposé du plan, les secteurs (g), (h) et (i) rassemblent les taxons majoritaires dans les stations acides. Parmi eux, le secteur (g) présente certains taxons caractéristiques de la période hivernale et du début du printemps. Ils sont moins nombreux que dans les stations non acides et on y retrouve principalement deux taxons diptères *Tipula savtshenkia* et *Molophilus* mais aussi *Siphonoperla torrentium*, *Philopotamoides centralis* et les *Limoniidae*. A l'inverse, le secteur (i) regroupe les taxons caractéristiques de la période estivale dans ces stations acides tels que *Diura bicaudata*, *Rhyacophila praemorsa, Pseudopsilopteryx zimmeri* ou *Agabus guttatus*. Le secteur intermédiaire (h) comporte les espèces présentes pratiquement toute l'année comme les *Plectrocnemia, geniculata* et *conspersa* ou encore *Anacaena globulus, Pedicia rivosa.*

Les secteurs (d), (e) et (f) associent les taxons aussi bien présents dans les stations non acides qu'acides. On retrouve dans le secteur (d) les taxons présents en période hivernale et printanière comme beaucoup de Plécoptères tels *Brachyptera seticornis, Protonemura meyeri*, *Amphinemura sulcicollis* ou encore *Nemoura spp* mais aussi certains diptères comme *Liponeura cinarescens* ou *Prosimulium (rufipes)*. A l'inverse, les taxons caractéristiques de la période estivale sont regroupés dans le secteur (f) comme *Chaetopteryx villosa, Baetis vernus*, *Protonemura fumosa, Chaetopterygopsis maclachlani*. Le secteur intermédiaire (e) regroupe les taxons au centre du plan, à l'intersection des axes F1 et F2. Ils représentent près de 30 %

de l'ensemble des taxons. Ce sont les taxons échantillonnés toute l'année dans les stations non acides comme acides parmi lesquels on trouve par exemple *Protonemura lateralis, Crunoecia irrorata, Simulini, Ceratopogoninae, Hemedromiinae, Orthocladiinae, Polycelis felina*, ou encore *Bythinella sp.*

A partir du plan factoriel des relevés regroupés par station de même degré d'acidification (figure 49), nous avons établi comme précédemment les écarts entre les coordonnées des centres de gravité sur F1 (gradient d'acidité) afin d'apprécier les différences au niveau des peuplements de chaque substrat entre les stations de degré d'acidification différent.

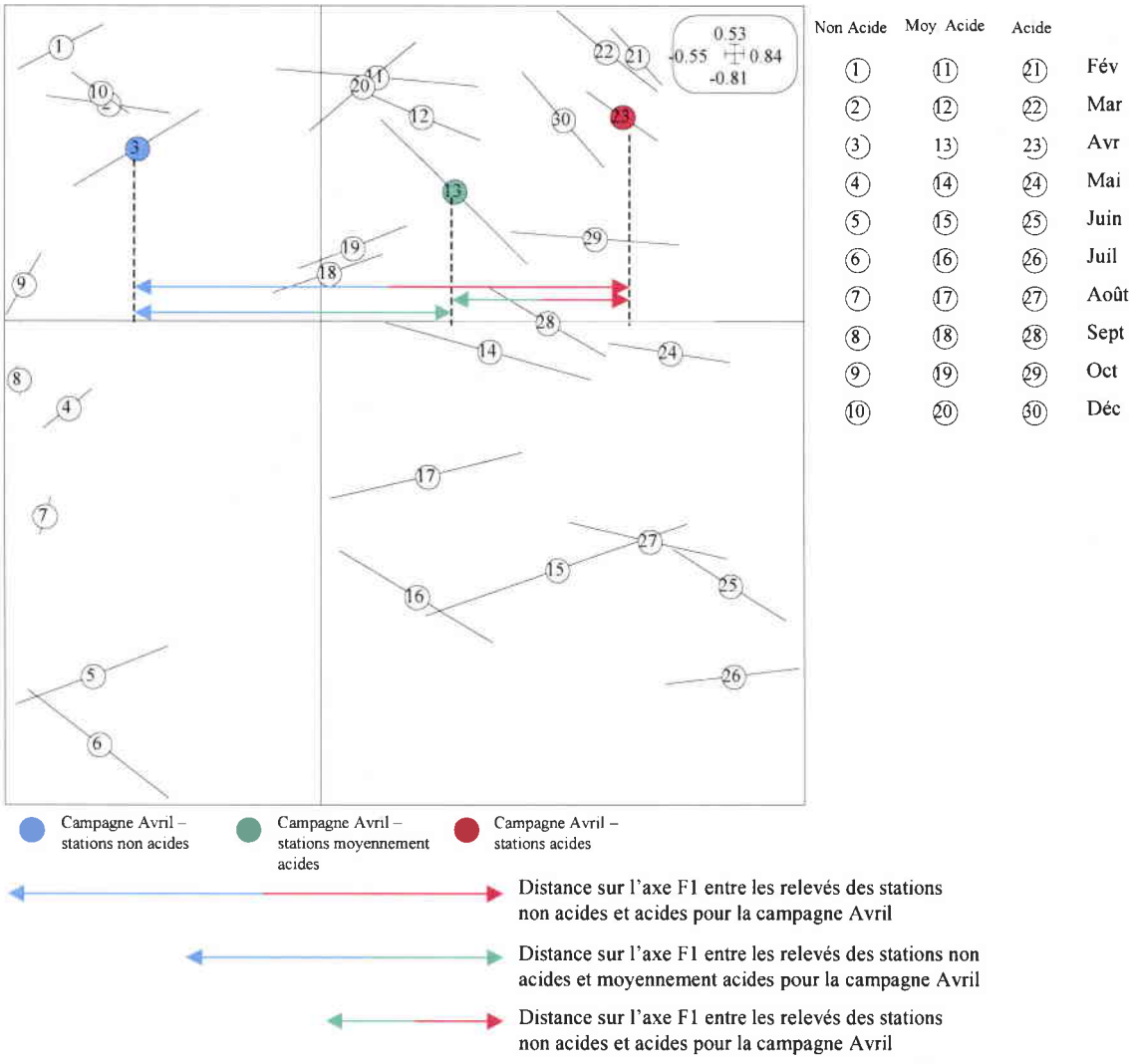
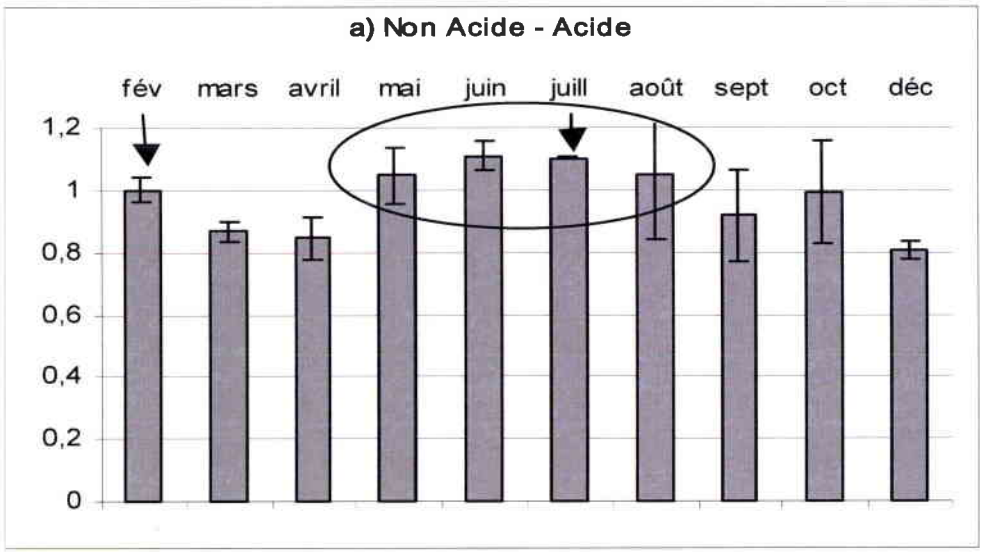
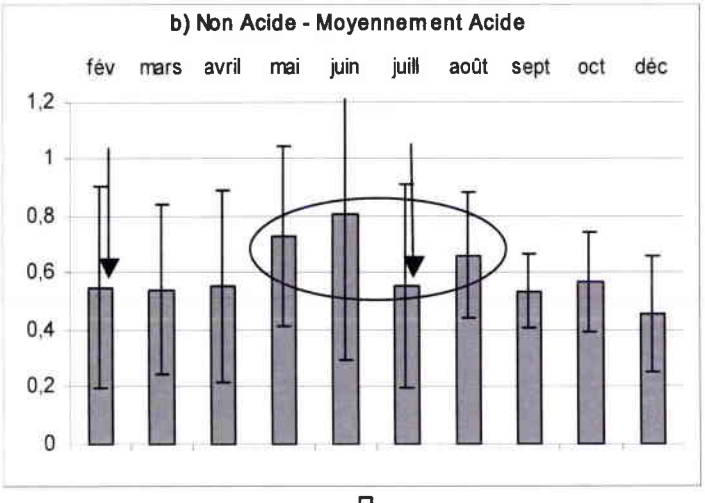


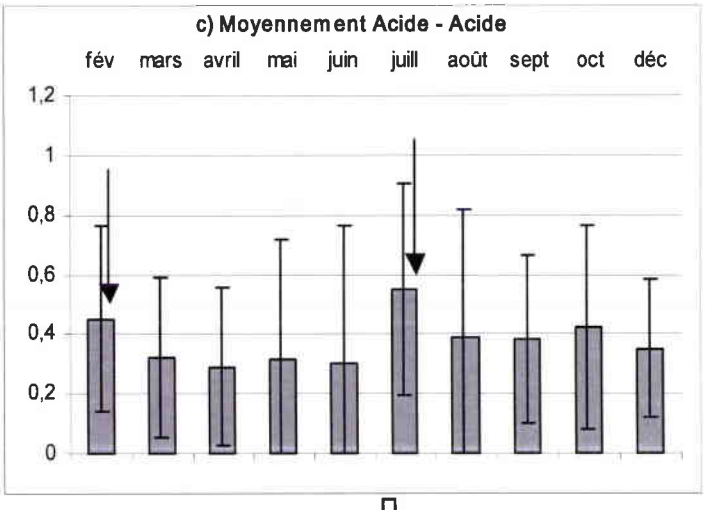
Figure 49 : Plan factoriel des relevés regroupés par station de même degré d'acidification. Illustration de la méthode de détermination des écarts entre la position des relevés des stations de même degré d'acidification sur le gradient F1.

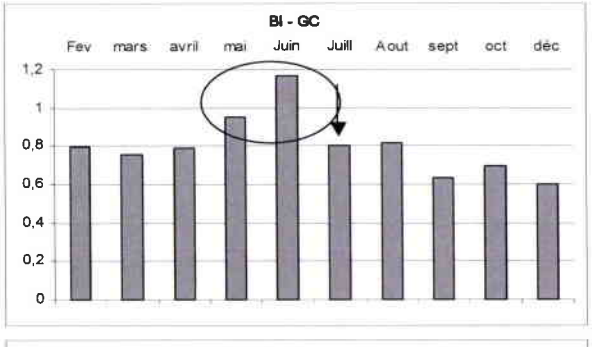
Les figures 50 présentent les écarts entre les positions des relevés sur F1 des différentes stations regroupées selon le degré d'acidification au cours du temps.

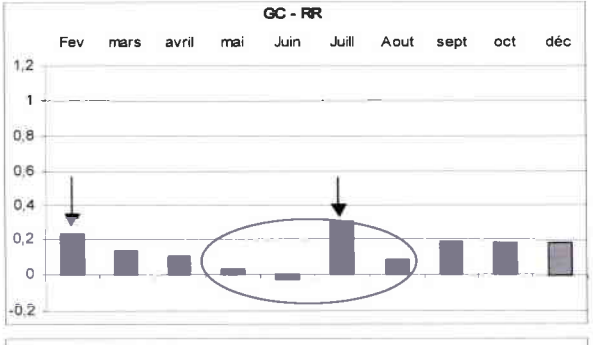


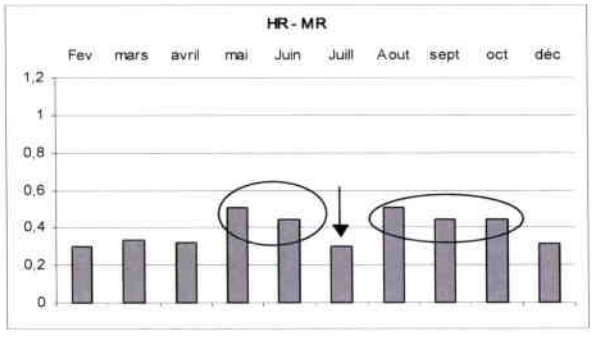
Figures 50a,b,c : Ecarts relatifs entre les positions des relevés des stations distribués sur l'axe F1 de l'AFC « effet temporel » regroupées par degré d'acidité. a . Ecarts entre la position moyenne des relevés des stations non acides et acides b. entre les stations non acides et moyennement acides c. entre les stations moyennement acides et acides.











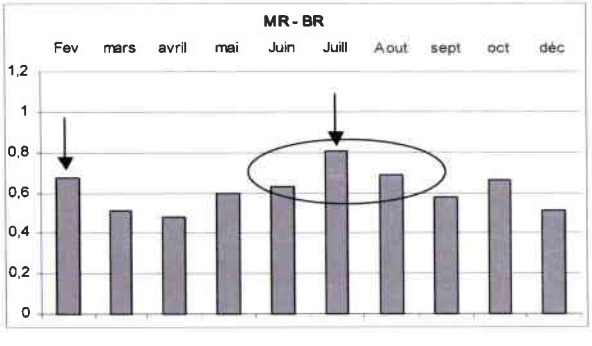


Figure 51 : Ecarts entre les positions des relevés des stations non acides et moyennement acides distribuées sur l'axe F1 séparées par bassin versant.

Figure 52 : Ecarts entre les positions des relevés des stations moyennement acides et acides distribuées sur l'axe F1 séparées par bassin versant.

La figure 50a présente les différences entre les stations non acides et les stations les plus acides. Les écarts maximum se rencontrent en été durant les mois de mai, juin, juillet, août. Les écarts sont alors globalement plus faibles au printemps et en automne. La figure 50b présente les différences entre les stations moyennement acides et les stations acides. Les écarts y sont plus faibles et également très constants au cours du temps sauf pour 2 campagnes où les différences s'accroissent sensiblement en février lors de la crue de fontes de neiges et en juillet lors de la crue d'orage. La figure 50c présente les différences entre les stations non acides et moyennement acides. Les différences sont maximum de mai à août à l'exception du mois de juillet, où un orage a provoqué une perturbation physique et chimique importante du milieu.

Les valeurs impliquant les stations moyennement acides possèdent des écart-types très importants traduisant des résultats assez contrastés d'un bassin versant à l'autre. En effet, les stations moyennement acides présentent entre elles une différentiation déjà importante selon F1.

Si on considère pour chaque bassin versant les écarts entre les stations moyennement acides et les stations non acides représentées par la figure 51, l'évolution des écarts au cours du temps montre un pic remarquable en mai s'accentuant en juin dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt (BI-GC). Dans le bassin versant du Haut Rupt (HR-MR), les écarts sont globalement moins importants. Une légère augmentation se produit également en mai juin et les écarts restent plus importants également à l'automne. Par ailleurs, il y a une diminution commune des écarts lors de la crue d'orage en juillet.

Si on considère maintenant pour chaque bassin versant les écarts entre les stations moyennement acides et les stations acides représentées par la figure 52, les différences entre bassin versant sont alors très nettes et la tendance est même inverse d'un bassin versant à l'autre durant la période estivale. En effet, les stations GC et RR possèdent les écarts les moins importants durant cette période, à l'inverse des écarts entre les stations MR et BR qui s'accroissent. Toutefois, les tendances restent les mêmes en ce qui concerne les campagnes de février et juillet correspondant aux crues où les écarts sont nettement plus marqués.

Si les stations non acides sont bien individualisées avec l'effet date, en revanche, il persiste des rapprochements entre les stations de degré d'acidification différent dans le bassin versant du Rouge Rupt et notamment entre les stations GC et RR dont les écarts sont très faibles selon l'analyse en période estivale. En revanche entre toutes les autres stations, il est intéressant de constater qu'à l'inverse, les écarts sont en général maximum à cette période. En outre, les périodes de crues se manifestent différemment entre les stations de degré d'acidification différent et si les écarts sont en général augmentés, ils semblent en revanche rapprocher les non acides et moyennement acides.

IV.3.4 Acido-sensibilité des taxons

Le classement des taxons selon leurs affinités avec les 3 niveaux d'acidification définis précédemment ne permet pas de mettre en évidence l'implication directe des paramètres chimiques dans l'apparition, la disparition, la régression ou encore l'augmentation d'un taxon dans les milieux acides vis à vis d'un milieu de référence.

Dans cette optique, nous avons établi une matrice de corrélation de Pearson entre les densités des taxons et les valeurs moyennes des paramètres chimiques descripteurs de l'acidification (pH, ANC, conductivité, aluminium total). Pour cela, nous avons pris en compte pour chaque taxon, les densités pondérées cumulées et transformées ($\log_2 X+1$). Les résultats de la matrice de corrélation globale sont donnés en Annexe 2. Au total, 53 taxons sur les 141 présentent des corrélations linéaires significatives avec au moins 1 des 4 paramètres de l'acidification. Les 53 taxons ainsi que le nombre de paramètres auxquels ils sont corrélés sont donnés dans le tableau 22 suivant.

Tableau 22 : Taxons présentant une corrélation significative à $p<0,05$ avec 1, 2, 3 ou les 4 paramètres descripteurs de l'acidification (pH, ANC, conductivité, Aluminium total). Les taxons marqués en gras sont ceux présentant une corrélation positive Les autres présentent une corrélation négative.

Nbre de paramètres	4	3	2	1
Taxons	*Baetis spp*	*E. sylvicola*	*B. melanonyx*	*B. alpinus*
	P. praecox	*R. gp semicolorata*	***B. vernus***	*H. lauta*
	P. nitida	*B. rhodani*	*H. confusa*	*S. ignita*
	P. cingulatus	*A. muticus*	*Isoperla*	*P. microcephala*
	Orthocladiinae	*H. tenuis*	*H. dinarica*	*P. intricata*
	E. tetraedra	*Berea*	*Hydropsyche*	***L. gp fusca***
		Halesus	*P. ludificatus*	***R. praemorsa***
		H. gracilis	***P. conspersa***	*R. obliterata*
			P. geniculata	*L. niger*
			S. pallipes	*M. minimum*
			Goeridae	*T. rostocki*
			G. conformis	*P. luctuosus*
			T. maxima	*Potamophylax*
			Austrolimnophila	***C. maclachlani***
			Psychodidae	*I. marginata*
			Naididae	*Hexatoma*
				A. vitripennis
				Ceratopogoninae
				Dixa
				C.boltoni
				A. fluviatilis
				Planorbidae
				P. felina
Total taxons	6	8	16	23

Tous les taxons ne sont pas corrélés à tous les paramètres en même temps et seuls 6 taxons sont corrélés significativement aux 4 paramètres. La moitié des 53 taxons présente une corrélation significative avec 2 ou 3 paramètres alors que les 23 taxons restants ne sont corrélés significativement qu'avec un seul paramètre.

Les corrélations se font sur la base des densités dans les 6 stations c'est à dire que les régressions sont calculées sur 6 points. En effet, les densités nulles sont prises en compte considérant que l'étude étant réalisée dans une même zone biogéographique et que les conditions étant proches dans les 6 stations d'étude, l'absence d'une espèce dans une station

est imputable au phénomène d'acidification. En outre, pour que la significativité soit atteinte à $p<0,05$, la corrélation linéaire entre les paramètres et les densités moyenne sur les 6 points doit être très marquée. C'est pourquoi même les taxons corrélés à un seul paramètre sont pris en compte car ils présentent en général des corrélations fortes bien que non significatives avec les 3 autres paramètres. Il convient toutefois d'être plus prudent quant à l'interprétation de leur sensibilité au phénomène d'acidification.

Ce premier résultat peut s'interpréter par une sensibilité différente des taxons à certains paramètres, le tableau 23 suivant donne le nombre de corrélations pour chacun des paramètres.

Tableau 23 : Nombre de corrélations significatives pour chacun des 4 paramètres descripteurs de l'acidification.

	pH	ANC	Cond.	Al total
Nombre de corrélations significatives	32	31	20	20

On peut différencier notamment une sensibilité des taxons soit pour le pH (et l'ANC), qui comprennent 22 corrélations communes, soit pour la conductivité ou soit pour l'aluminium. En effet, sur les 20 corrélations significatives observées avec la conductivité comme avec l'aluminium, seulement la moitié sont communes avec le pH pour l'un comme pour l'autre. En outre, seulement 7 corrélations significatives sont communes à la conductivité et à l'aluminium.

A partir du tableau 22, on constate que 89 % des 53 taxons sont corrélés négativement avec les conditions générales d'acidification ce qui implique que leur densité moyenne diminue avec l'acidification. Ceci concerne 71 % de l'ensemble des taxons Ephéméroptères, 37 % des taxons Trichoptères, 28 % des taxons Diptères et 22 % des taxons Plécoptères.

Il peut paraître surprenant d'observer des corrélations négatives très significatives avec des taxons tels que les *Orthocladiinae* ou encore *Potamophylax cingulatus* alors qu'ils sont abondants dans les ruisseaux acides. Ceci traduit toutefois qu'ils sont présents en densité bien plus importante encore dans les stations de référence non acides. Si les corrélations avec les paramètres chimiques attestent d'une acido-sensibilité des taxons au sens le plus large du terme, elles n'impliquent donc pas forcément que ces taxons disparaissent. En effet, seulement 36 % d'entre eux régressent jusqu'à disparition totale dans les stations les plus acides.

Par ailleurs, 6 taxons présentent inversement une corrélation **positive** significative avec au moins 1 des paramètres descripteur de l'acidification. C'est à dire que leurs densités moyennes augmentent corrélativement à la diminution du pH, de l'ANC ou de la conductivité. Ce sont des taxons majoritairement présents dans les stations les plus acides selon l'ordination des taxons à partir de l'AFC globale (IV.3.3.2). Bien qu'ils représentent une minorité (10% des taxons présentant des corrélations significatives), d'autres taxons possèdent des corrélations également positives, relativement fortes avec certains paramètres, mais non significatives comme pour *Diura bicaudata* ou *Siphonoperla torrentium*.

IV.3.5 Le cas particulier des Plécoptères [1]

Nous avons choisi de nous focaliser plus en détail sur l'acido-sensibilité du groupe des Plécoptères. Majoritairement considéré dans la littérature comme le groupe le plus acido-tolérant, nous avons des raisons de penser que certaines études sont d'une part biaisées par la difficulté des déterminations spécifiques d'une grande partie des larves de ce groupe et d'autre part, par leur faible diversité dans les pays d'Europe du Nord où la majorité des études sur le sujet a été conduite.

Les captures d'insectes adultes aériens ont concerné uniquement les Ephéméroptères, Trichoptères, Plécoptères et Mégaloptères. La méthode d'échantillonnage utilisée a notamment permis majoritairement les captures de Plécoptères. En effet, leur dispersion étant relativement faible par rapport aux autres insectes adultes aériens (Kuusela & Huusko, 1996; Griffith *et al.,* 1998; Petersen *et al.,* 1999), les chasses à vue sur la ripisylve directe des différents cours d'eau ont été plus efficaces pour les Plécoptères. Ainsi, 5374 Plécoptères, 1267 Trichoptères, 177 Ephéméroptères et 7 Mégaloptères ont été échantillonnés sur l'ensemble des 7 stations (station Meurthe incluse).

La détermination du peuplement de Plécoptères a donc été nettement plus complète à partir de l'échantillonnage des adultes, permettant une identification spécifique aisée contrairement à l'échantillonnage des larves. L'acido-sensibilité des Plécoptères a été étudiée plus précisément à partir des captures d'adultes sur 7 stations (Meurthe incluse). La prise en compte de la station Meurthe (ME), qui ne fait pas partie des deux bassins versants étudiés, a permis de comparer la diversité en Plécoptères dans nos stations à une station de référence du massif des Vosges.

IV.3.5.1 Richesse taxonomique

Sur les 5 374 adultes de Plécoptères capturés, nous avons identifié 7 familles, 14 genres et 39 espèces. En excluant la Meurthe, la richesse taxonomique des 6 stations d'étude s'élève à 36 espèces. A titre de comparaison, à partir des prélèvements aquatiques, nous n'avions pu identifier que 25 espèces seulement, déterminées pour la plupart sur les individus de dernier stade et en faible effectif.

Seulement 13 espèces sont communes à toutes les stations. Parmi elles, *Siphonoperla torrentium*, *Leuctra cingulata*, *L. prima*, *L. nigra*, *L. inermis*, *L. pseudosignifera*, *Brachyptera seticornis* et *Protonemura nitida* sont les plus abondantes et représentent plus de 76% de l'ensemble des individus capturés.

La plupart des espèces semble tolérer l'acidification. En effet, 27 espèces au total ont été capturées dans les deux stations les plus acides (BR et RR) et 32 dans les stations moyennement acides (GC et MR). Parmi elles, seule *Diura bicaudata* a été capturée dans les deux stations acides uniquement. A l'inverse, 7 espèces (*Taeniopteryx hubaulti, Nemoura cambrica, Nemoura uncinata, Nemoura flexuosa, Dinocras cephalotes, Perla marginata, P. bipunctata*) ont été collectées uniquement parmi les 3 stations non acides (HR, BI, ME).

[1] Cette étude a fait l'objet d'une publication dans le journal *Biodiversity and Conservation* (sous presse)

Malgré leur apparente acido-tolérance, la richesse spécifique des Plécoptères diffère notablement entre les stations et varie de 22 espèces dans les stations les plus acides BR et RR à 29, 30 et 34 espèces dans les trois stations non acides respectivement HR, BI et ME. Ceci représente une différence de l'ordre de 27 % au niveau des deux bassins versants ce qui est supérieur à l'écart maximum mesuré à partir des prélèvements larvaires qui variait de 16 à 21 % au maximum en fonction des bassins versants.

La richesse en Plécoptères de la station Meurthe est légèrement supérieure à celle de nos deux stations non acides. Cependant, toutes les espèces des deux bassins versants ne se retrouvent pas dans la station ME. C'est le cas pour les espèces *D. bicaudata*, *Nemoura cambrica*, *N. fluviceps*, *B. risi*, *P. marginata*.

Les richesses spécifiques des stations ont été confrontées avec les valeurs moyennes des principaux paramètres descripteurs de l'acidification. Les corrélations sont présentées dans le tableau 24.

Tableau 24 : Résultats des corrélations linéaires (Pearson) entre les principaux descripteurs de l'acidification et la richesse taxonomique des Plécoptères (n - 2 = 4)

	ANC	pH	Conductivité	Al total
Richesse Total	0,9389** p=0,002	0,8485* p=0,016	0,8998** p=0,006	-0,8185* p=0,024
Richesse Leuctridae	0,9039** p=0,005	0,8525* p=0,015	0,9037** p=0,005	-0,8284* p=0,021
Richesse Nemouridae	0,9806*** p=0,000	0,8933** p=0,007	0,7937* p=0,033	-0,7815* p=0,038

La richesse spécifique totale des Plécoptères est significativement corrélée aux principaux paramètres descripteurs de l'acidification. La richesse des 2 principales familles Nemouridae et Leuctridae est également significativement réduite quand le milieu s'acidifie. Exception faite de l'aluminium, les corrélations restent très significatives avec les autres paramètres en considérant uniquement les 6 stations de base. Le pH notamment présente une corrélation significative laquelle n'était pas mise en évidence avec la richesse déterminée à partir des prélèvements larvaires.

IV.3.5.2 Abondance

Considérant les abondances de chaque espèce il apparaît des changements notables avec les conditions d'acidification.

Comme pour le peuplement global, une matrice de corrélation entre les abondances des espèces et les valeurs moyennes des principaux paramètres d'acidification a été effectuée.

Le tableau 25 suivant synthétise les taxons présentant des corrélations avec 1 ou plusieurs paramètres chimiques. La station ME étant considérée comme une station de référence externe aux deux bassins versants, les corrélations uniquement dues à la station rajoutée n'ont pas été retenues.

Tableau 25 : Taxons Plécoptères présentant une corrélation significative à p<0,05 avec 1, 2, 3 ou les 4 paramètres descripteurs de l'acidification retenus. Les taxons marqués en gras sont ceux présentant une corrélation négative. Les autres présentent une corrélation positive.

Nbre de paramètres	4 paramètres	3 paramètres	2 paramètres	1 paramètre
Taxons	*P. praecox*	***L. pseudosignifera***	*L. aurita*	*N. avicularis*
		L. cingulata	***D. bicaudata***	
		P. nitida		
		I. oxylepis		
Total taxons	1	4	2	1

Sur les 33 espèces retenues pour l'analyse, 8 présentent des corrélations significatives avec au moins 1 des paramètres de l'acidification. Parmi elles, 3 sont positivement corrélées à l'augmentation des conditions d'acidification. Il s'agit de *L. pseudosignifera* dont la corrélation n'avait pas été mise en évidence par les prélèvements larvaires, *D. bicaudata* dont on soupçonnait l'absence de sensibilité (au sens large du terme) et *L. cingulata*, largement majoritaire dans le groupe *fusca* dans les stations, ce qui confirme la corrélation précédemment observée chez ce groupe à partir des prélèvements larvaires (voir tableau 22).

L'étude des adultes permet de confirmer également les corrélations négatives significatives pour *P. praecox*, *P. nitida* et pour le genre *Isoperla* représenté en grande majorité par *I. oxylepis*. Bien que les corrélations soient moins fortes, *L. aurita* se révèle également sensible.

En revanche, en raison de la faible représentativité de *N. avicularis* dans les stations (4 individus capturés), nous ne pouvons pas confirmer la sensibilité observée chez cette espèce.

De la même manière, l'étude n'a pas permis de confirmer chez *P. microcephala* comme chez *P. intricata*, les corrélations précédemment observées avec un seul paramètre à partir des prélèvements larvaires. Toutefois, bien qu'elle soit présente aussi dans la Meurthe, *P. intricata* présente alors des corrélations hautement significatives avec tous les paramètres dans les 6 stations lorsque la station Meurthe est exclue de l'analyse. Ceci peut traduire un décalage biogéographique dans la représentativité de certaines espèces dont *P. intricata* dans la station Meurthe qui ne fait pas partie des deux bassins versants.

IV.3.5.3 Dominance

Comme l'abondance de certaines espèces diffère selon le niveau d'acidification, les assemblages d'espèces varient également. Dans les deux bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt, des changements de dominance d'espèces sont observés notamment dans les principaux genres plurispécifiques comme *Leuctra* et *Protonemura*. La figure 48 présente le pourcentage relatif des principales espèces de *Leuctra* et de *Protonemoura* en fonction du gradient d'acidification dans les deux basins versants.

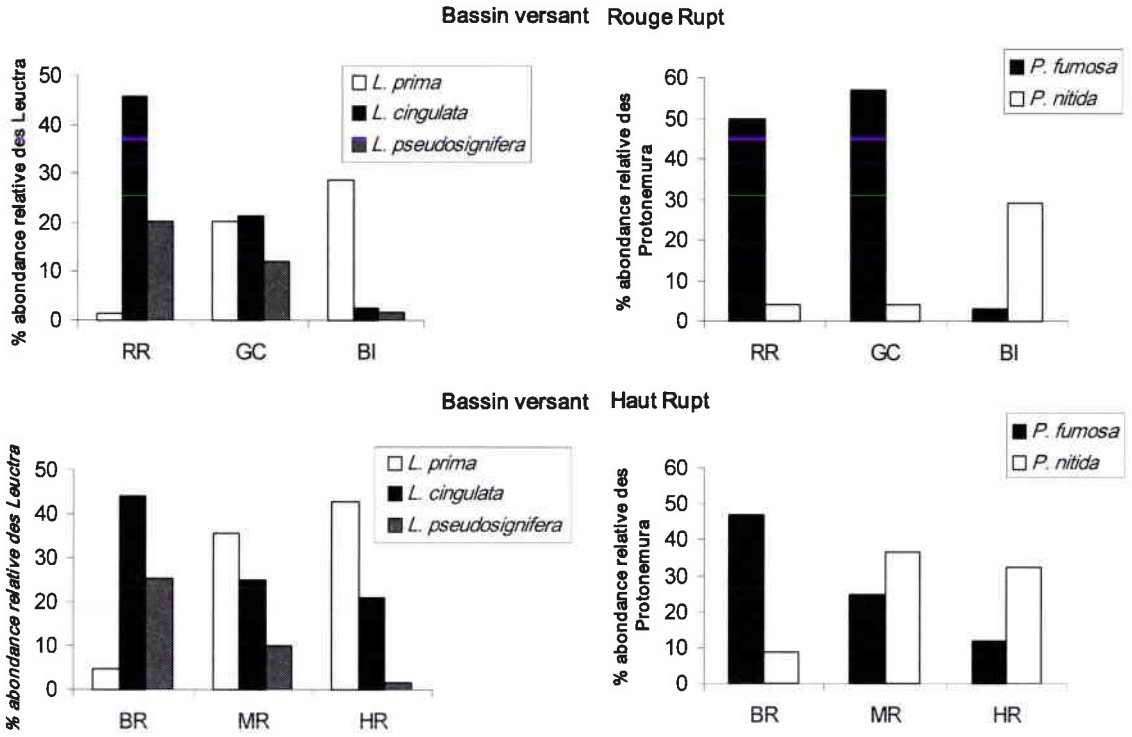


Figure 53 : Abondance relative (%) des principales espèces des genres *Protonemura* et *Leuctra* dans les 6 stations d'étude séparées par bassin versant.

Les abondances relatives de *L. cingulata* et *L. pseudosignifera* représentent alors plus de 64% du genre *Leuctra* dans les ruisseaux acidifies (RR et BR) mais moins de 23 % dans les stations non acides. A l'inverse, *Leuctra prima* est l'espèce dominante dans les stations non acides BI et HR (28% et 42% d'abondance relative respectivement) mais devient très rare en milieu acides et représente moins de 5% dans les stations les plus acidifiées. De la même façon, pour les deux espèces majeures de *Protonemoura* dans nos stations, *P. nitida* qui domine dans les stations non acides est remplacée par *P. fumosa* dans les 2 stations les plus acides et inversement.

Pour les 6 stations étudiées, un tiers des taxons identifiés révèle une corrélation avec au moins un des 4 paramètres de l'acidification retenus pour l'analyse. Ces corrélations attestent pour une grande majorité d'une régression des densités à mesure que les conditions d'acidification augmentent mais pas nécessairement d'une disparition des taxons concernés. Certains taxons à l'inverse révèlent des corrélations positives avec l'acidification et se retrouvent majoritairement dans les stations les plus acides. L'étude du peuplement spécifique de Plécoptères à partir des adultes révèle d'une part une plus grande acido-sensibilité au sens large du terme de ce groupe et d'autre part des modifications dans l'assemblage de certaines espèces de Filipalpia qui ne sont pas perceptibles en travaillant au niveau larvaire.

IV.4. Discussion

D'un point de vue global, l'étude de l'acidification dans les 6 stations montre que son effet se traduit par une érosion marquée aussi bien de la richesse taxonomique que de la densité des macroinvertébrés. Ceci est en concordance avec la grande majorité des études bibliographiques même si concernant les densités, certains auteurs ne trouvent que peu de différence marquée ce qu'ils attribuent au remplacement d'espèces (Hall & Ide, 1987).

Dans notre cas, le remplacement des espèces acido-sensibles par des espèces acido-tolérantes est mis en évidence avec notamment l'augmentation des densités de *B. vernus*, *P. conspersa*, *P. geniculata*, *R. praemorsa*, *L. pseudosignifera*, *L. cingulata* et *D. bicaudata* en milieu acide. Toutefois, leurs densités apparaissent négligeables en comparaison de celles des espèces acido-sensibles comme *B. alpinus*, *A. muticus*, *B. melanonyx*, *B. rhodani*, les *Orthocladiinae* ou les espèces du genre *Hydropsyche* très abondants en milieux non acides.

L'indice de diversité a été nettement moins pris en compte dans les études que la richesse taxonomique et les densités de macroinvertébrés. Townsend *et al.* (1983) et Guérold *et al.* (1995b) ont tout de même mis en évidence une réduction générale de la diversité faunistique dans les milieux acidifiés. Dans notre étude, bien que nettement plus faible dans les stations les plus acides, la diversité et l'équitabilité différencient pourtant nettement les stations moyennement acidifiées. La station MR notamment se distingue comme étant celle possédant les valeurs les plus élevées. La richesse et la densité étant significativement réduites dans cette station et comparables à l'autre station de même degré d'acidification GC, c'est surtout la valeur d'équitabilité qui prend son importance.

Ce résultat est appuyé par la relative stabilité de la station MR démontrée aussi bien pour la diversité faunistique qu'au niveau des densités de macroinvertébrés au cours du temps et dans les substrats. De plus, les analyses au niveau du peuplement des macroinvertébrés font toujours ressortir une différenciation marquée entre les stations moyennement acidifiées MR et GC ; la station GC étant toujours plus proche des stations acides que la station MR et inversement. Cette différence contraste nettement avec la remarquable similitude de leurs valeurs des paramètres chimiques descripteurs de l'acidification à l'exception de l'aluminium total. Paradoxalement, les concentrations en aluminium total sont alors sensiblement plus élevées dans la station du MR par rapport à la station du GC (181 vs 105 $\mu g.L^{-1}$, respectivement).

Les particularités géologiques des granites entre les deux bassins versants sont sans nul doute à la base des écarts de concentrations en aluminium entre les stations du bassin versant du Rouge Rupt et celles du bassin versant du Haut Rupt (voir Partie II). Toutefois, les concentrations en aluminium mesurées correspondent à l'aluminium total incluant l'ensemble de ses formes dont la toxicité peut varier considérablement (Klöppel *et al.*, 1997). Une des formes considérée comme la plus toxique est l'ion libre Al^{3+} très biodisponible qui apparaît à pH<6,0 et devient majoritaire à mesure que le pH diminue. Or cette forme ainsi que les formes hydroxydes $Al(OH)^{2+}$ peuvent interagir en se fixant sur les particules organiques en solution dans l'eau, neutralisant ainsi les effets biodisponible et toxique pour les organismes aquatiques (Petersen *et al.* 1987 ; Gjessing *et al.*, 1989 ; Friberg *et al.*, 1998).

Les mesures réalisées en parallèle sur nos stations ont pu effectivement mettre en évidence une concentration en Carbone Organique Dissous (C.O.D.) plus importante dans les stations du bassin versant du Haut Rupt et notamment dans la station MR avec 6,4 $mg.L^{-1}$ en moyenne contre près de deux fois moins (3,4 $mg.L^{-1}$) pour son homologue GC au cours de l'année 2003 (Boudot, comm pers.). La différence de COD entre les deux bassins versants peut provenir de la présence de tourbières à la source des ruisseaux du bassin versant du Haut Rupt. Ainsi, le COD est susceptible de révéler une acidité organique provenant des tourbières qui peut contribuer pour une bonne part dans l'acidité globale des stations du bassin versant du Haut Rupt. Cette acidité organique d'origine naturelle serait alors moins préjudiciable pour la faune car d'une part elle neutraliserait l'aluminium biodisponible et d'autre part, elle pourrait accoutumer depuis plus longtemps les macroinvertébrés à la colonisation de ces ruisseaux Cette hypothèse est partagée notamment par Collier & Winterbourn (1987) et Collier *et al.* (1990) dont les études présentent une richesse taxonomique plus élevée dans des systèmes qui bien que très acides pH = 4,5 sont fortement chargés en acides humiques.

Afin d'éclaircir ces résultats, nous avons calculé la diversité fonctionnelle dans nos stations d'après Usseglio-Polatera *et al.* (2001). La diversité fonctionnelle permet d'apporter une information nouvelle concernant la structure en terme de traits de vie biologiques et écologiques du peuplement de macroinvertébrés. En effet, cette diversité est calculée sur les groupes de taxons écologiquement et biologiquement proches définis par Usseglio-Polatera *et al.* et non sur les unités taxonomiques elles-mêmes. Le codage des taxons (au genre) au sein des groupes selon Usseglio-Polatera *et al.* est spécifié en Annexe 3.

En représentant les stations sur un graphique confrontant à la fois la diversité faunistique totale par station et la diversité fonctionnelle, aucune concordance n'apparaît entre les deux approches pour certaines stations (figure 54).

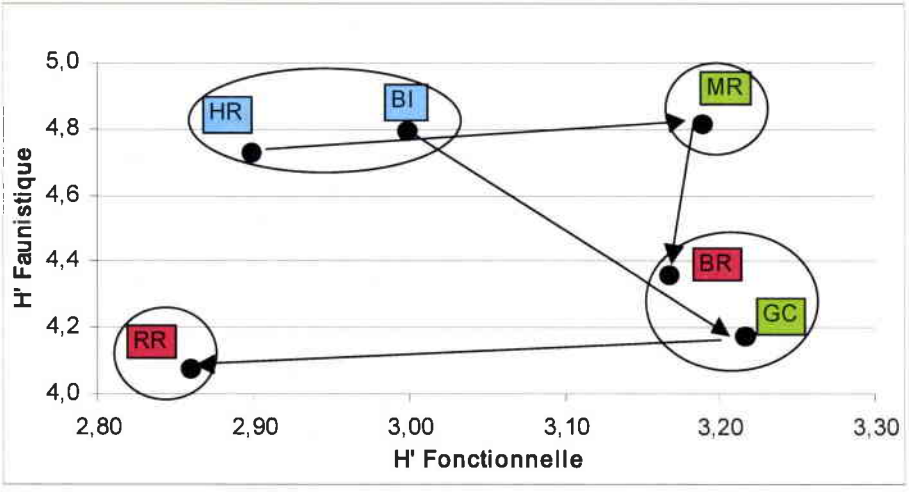


Figure 54 : Représentation des stations en fonction de leurs valeurs de diversité faunistique et fonctionnelle.

En effet, si la diversité fonctionnelle semble importante comme la diversité faunistique concernant la station du MR, les deux stations de référence BI et HR en revanche présentent des diversités fonctionnelles nettement inférieures.

Ce phénomène peut sans doute s'expliquer par l'importante richesse faunistique dans les stations non acides et par conséquent la plus grande probabilité de présence d'espèces redondantes d'un point de vue fonctionnel dans ces stations. Au contraire, dans les stations MR et GC, une acidité de moyenne importance se traduirait par une amplification de la diversité fonctionnelle traduisant d'une certaine façon un effet hormétique par la disparition de certaines de ces espèces redondantes.

La station BR conserve une diversité fonctionnelle élevée, du niveau de la station GC, au contraire de la station du RR. Ceci peut révéler l'effet favorable du COD dans la station BR par rapport à son homologue dans le bassin versant du Rouge Rupt. La station RR possédant à la fois la diversité faunistique et la diversité fonctionnelle la plus faible est assurément celle la plus affectée par le phénomène d'acidification anthropique au niveau des macroinvertébrés.

La comparaison de la diversité faunistique et de la diversité fonctionnelle dans nos stations permet d'appréhender les conséquences de la régression faunistique due à l'acidification sous l'aspect fonctionnel des ruisseaux. Il serait alors intéressant de développer cette approche en terme notamment de déterminations et d'étude des groupements bio écologiques qui influent sur les changements observés.

Pour chaque station, l'absence de relation entre les différents indices et les paramètres chimiques mesurés au cours de l'année témoigne que la structure globale du peuplement dépend en majorité de la valeur moyenne sur l'année des paramètres chimiques. Ceci révèle une certaine stabilité du peuplement dans les stations acidifiées, induite par une acidité d'ordre chronique. Toutefois, nous avons pu constater que dans la station du HR, les densités de macroinvertébrés étaient nettement réduites lors des épisodes de crues très importantes accompagnées par une forte diminution du pH notamment. A ces occasions, les valeurs de pH étaient inférieures à 6,0 (Voir Partie II). La station HR semble alors présenter occasionnellement des périodes de stress acides au cours desquels la communauté de macroinvertébrés réagit. La réaction peut se traduire par un drift comme cela est observé dans la majorité des expériences in situ ou en milieu artificiel durant un stress acide dans un milieu neutre (Hall *et al.*, 1980 ; Allard & Moreau, 1987a ; Kratz *et al.*, 1994). Comme les stress acides les plus importants apparaissent lors des crues, il est cependant relativement difficile de distinguer l'effet perturbateur de la crue de l'effet du changement chimique (Hall, 1990). Toutefois, dans notre cas, seul le HR présente les changements de densités alors que les 5 autres stations et notamment la station de référence BI subissent également ces crues. L'instabilité de la station HR révélant une légère acidité d'ordre aiguë, contraste alors fortement avec la faible variabilité de l'ensemble des analyses du peuplement dans la station MR, dont l'acidification bien que plus forte semble néanmoins plus chronique. En effet, selon Madarish & Kimmel (2000), l'acidification chronique engendre des valeurs de diversité et d'équitabilité plus grande que celles observées dans des ruisseaux subissant une acidification aiguë ce qui confirmerait cette hypothèse.

En ce qui concerne la composition du peuplement au cours du temps, les variations des écarts entre les stations de différents niveaux d'acidité, surtout observées durant la période estivale, pourraient être principalement dues aux populations d'Ephéméroptères et de

Plécoptères. En effet, les populations de Plécoptères en été sont très peu importantes et remplacées par les populations d'Ephéméroptères comme *Baetis melanonyx* ou *Seratella ignita* qui sont plus présentes toute l'année et notamment en été. Elles deviennent alors majoritaires dans les stations non acides ainsi que dans la station MR. Durant cette période, les écarts entre ces stations et les autres stations acidifiées BR, RR et GC apparaissent donc plus importants. A l'inverse, les écarts entre GC et RR seraient minimes en été en partie en raison de l'absence commune de populations importantes de ces Ephémèroptères. Les conditions d'acidification étant en général les plus rudes durant la période hivernale et printanière, nous aurions pu nous attendre à ce que les écarts au niveau des peuplements soient maximum à cette période comme l'ont notamment observé récemment Lepori *et al.* (2003) dans les ruisseaux alpins. Toutefois, les ruisseaux étudiés par les auteurs ne s'acidifiaient uniquement que lors de phénomène de crues importantes à la fonte des neiges. Ils présentent donc une acidification aiguë très différente de l'acidité chronique qui touche nos stations. En outre, les 2 périodes de crues dans nos stations correspondant à une perturbation non seulement par la force du courant mais également par des stress acides plus importants qui engendrent alors une amplification des écarts des peuplements dans les stations les plus acides par rapport aux autres stations.

L'effet de l'acidification sur la structure du peuplement dans différents micro-habitats a été très peu étudié. En revanche, les potentialités biogéniques des micro-habitats ont été largement définies dans différents systèmes. Il est à supposer effectivement que les conditions chimiques sont similaires dans tous les substrats et donc que la réponse potentiellement observable est directement liée à l'acido-sensibilité des invertébrés inféodés à chaque substrat.

Dans toutes nos stations, le substrat Bryophytes possèdent des densités très largement supérieures aux autres substrats, ce qui a déjà été mis en évidence (Suren, 1988 ; Beisel, 1996). Les auteurs attribuent cette potentialité biogénique importante à trois caractéristiques principales à savoir une surface colonisable supérieure aux autres types de substrats, une protection efficace contre les prédateurs et le courant lors des crues et enfin dans une moindre mesure une ressource nutritive pour certains invertébrés. Compte tenu de l'importante densité des macroinvertébrés qui le caractérise, le substrat Bryophyte est intéressant à suivre dans le cadre de l'étude de l'acidification dans nos stations. En effet, la densité compte parmi les paramètres qui répondent le mieux à la pollution acide.

Les Blocs présentent une richesse et une diversité importante dans nos stations car ils offrent diverses conditions avantageuses. Leur taille très importante leur confère une stabilité et une protection au courant beaucoup plus grande que les autres substrats minéraux. En outre, ils mettent à disposition des ressources nutritives intéressantes pour les macroinvertébrés, à la fois constituées par des particules de matière organique grossière qui s'accumulent (bois, feuilles) mais aussi par l'importante couche épilytique qui s'y développe (Egglishaw, 1964 ; Giller & Malmqvist, 1998). Comme pour les Bryophytes, les indices de structure dans les Blocs répondent de façon significative aux deux niveaux d'acidification testés. L'importante variabilité dans les tailles, les formes et les positions des Blocs dans les cours d'eau nous a conduit à échantillonner deux réplicats d'un Bloc à chaque prélèvement afin de réduire la variabilité dans cet habitat largement majoritaire.

Si cette démarche n'engendre aucune conséquence vis-à-vis des densités de macroinvertébrés puisqu'elles sont rapportées à une même surface d'échantillonnage, en revanche cela peut introduire un biais dans la richesse taxonomique des prélèvements en augmentant les chances de capturer les taxons rares vis-à-vis des autres substrats. Toutefois, nous avons considéré que le biais introduit était négligeable.

Les substrats Galets/graviers et surtout Sables, en revanche, semblent être les moins biogènes. En effet, leur granulométrie assez fine leur confère une relative instabilité peu propice à l'établissement de densités importantes de macroinvertébrés (Allan, 1975 ; Williams, 1980). Même si l'indice d'équitabilité dans les Sables semble répondre très bien, du moins entre les stations non acides et acides, les variations des indices avec le degré d'acidification sont dans l'ensemble nettement moins remarquables que pour les Blocs et les Bryophytes.

Le substrat Litière concentre principalement la matière organique allochtone. Cette matière se retrouve alors à des stades de décomposition plus ou moins avancée sous forme de FPOM et de CPOM qui constituent les ressources nutritives pour de nombreux invertébrés des ruisseaux de tête de bassin forestier (Dobson & Hildrew, 1992). Le substrat Litière présente donc généralement des densités de macroinvertébrés assez élevés (Arunachalam *et al.*, 1991). Bien que caractérisé par des densités et une richesse taxonomique relativement élevées dans nos stations, le substrat Litières présente toutefois des variations des indices de structure en fonction de l'acidification moins intéressantes surtout comparé aux stations moyennement acides avec les stations acides.

L'acidification provoque un changement dans la structure du peuplement de macroinvertébrés. La disparition de certains taxons et l'apparition d'autres taxons, mais surtout les changements de densité observés, entraînent un changement caractéristique de chaque substrat possédant un peuplement qui lui est propre. Dans les stations moyennement acidifiées, la communauté conserve certaines caractéristiques des stations non acides mais se voit en acquérir d'autres, propres aux stations acides. En conséquence, ceci peut expliquer dans l'analyse en ACP, l'absence de distinction marquée au niveau de leurs indices de structure dans les substrats par rapport aux autres stations (acides ou non).

En ce qui concerne la composition du peuplement, les changements les plus radicaux semblent s'opérer globalement dans les substrats minéraux Galets/graviers et Blocs. L'AFC n'ayant pas permis de différencier le peuplement présent dans les Blocs et les Galets/graviers de celui présent dans les Bryophytes sur le plan F1xF2, il peut alors paraître étonnant que le substrat Bryophytes apparaisse à l'inverse comme le substrat dont les changements, d'un point de vue de la composition taxonomique, soient parmi les plus faibles avec l'acidification. Toutefois, nous avons pu constater d'après le plan F1xF3 que beaucoup de macroinvertébrés qui disparaissent ou dont les densités sont fortement réduites en milieu acidifié tels que les Ephéméroptères (*Epeorus sylvicola*, *Rhitrogena semicolorata*, *Baetis alpinus*, *Baetis melanonyx*, *Alainites muticus*), certains Trichoptères comme les espèces du genre *Hydropsyche* ou encore les *Goeridae,* sont surtout caractéristiques des substrats rhéophiles minéraux. Dans les autres substrats, les taxons caractéristiques sont le plus souvent très tolérants à l'acidité dans le sens où ils sont encore très abondants en milieu acide.

C'est le cas notamment pour la plupart des *Limnephilidae* (*Chaetopteryx villosa, Potamophylax cingulatus, Potamophylax luctuosus), pour Sialis fuliginosa, Platambus maculatus* ou *Bythinella sp* dans les Litières et les *Pediciini* ou encore *Plectrocnemia geniculata* par exemple dans les Sables.

Archaimbault (2003) qui a également travaillé sur le bassin versant du Rouge Rupt en échantillonnant 8 mésohabitats, propose les substrats Blocs, Galets et Bryophytes comme substrats sentinelles pour l'étude de l'acidification. Pour notre part, les substrats Blocs et Galets/graviers sont effectivement intéressants du point de vue de la composition du peuplement de macroinvertébrés et les substrats Blocs et Bryophytes du point de vue de la structure du peuplement.

De la même façon que Townsend *et al.* (1983) démontrent que le pH est un des principaux facteurs qui structure et compose le peuplement de macroinvertébrés dans les cours d'eau de tête de bassin forestier, l'effet acidification est le plus important dans l'organisation du peuplement de macroinvertébrés dans nos stations. Bien que les stations présentent quelques différences dans leur composition taxonomique, il existe une évolution graduelle du peuplement de la station la moins acide BI à la station HR puis MR, GC, BR et enfin RR qui semble être la station la plus acide. Comme dans tout écosystème, tout changement des conditions régissant l'équilibre établi entraîne une perturbation qui se traduit par la régression voir la disparition de certaines espèces, selon l'intensité de la perturbation, au profit de certaines autres espèces. Le phénomène d'acidification ne semble pas échapper à cette règle et malgré une majorité de taxons présents dans les stations non acides, nous avons pu mettre en évidence la prépondérance de certains autres dans les stations les plus acides.

Afin de préciser les liens entre les paramètres chimiques décrivant au mieux l'acidification et les densités de macroinvertébrés, nous avons révélé des corrélations linéaires basées sur les densités dans les 6 stations échantillonnées. Le faible nombre de points (6 stations) exprimant les relations entraîne à notre avis une sous estimation du nombre de corrélations significatives entre les taxons et les différents paramètres chimiques descripteurs de l'acidification. En effet, afin d'être significatives à $p<0,05$, les corrélations doivent être très fortes. Or, différents biais peuvent apparaître et influencer la relation linéaire. La fréquence et l'intensité des stress que ne sont pas traduits par la valeur moyenne des paramètres chimiques ou bien encore l'affinité d'un taxon à un bassin versant plus qu'à un autre peuvent perturber la régression. C'est pourquoi, même les corrélations significatives avec un seul des quatre paramètres permettent selon nous de préposer un effet significatif de l'acidification sur le taxon considéré. Il est fortement probable que disposant de davantage de stations dans le même secteur, le nombre de corrélations significatives serait alors plus important. Cependant, il convient de compter également sur les espèces qui présentent des affinités fortes avec quelques-uns des paramètres chimiques modifiés par l'acidification et pas forcément tous. Ceci pourrait expliquer que la moitié des corrélations avec la conductivité par exemple n'est pas commune avec le pH et l'ANC. Ce type de réponse a déjà été mis en évidence notamment chez les Baetidae par Willoughby (1988) qui constate en laboratoire que *B. rhodani* est uniquement sensible au pH associé à un milieu faiblement ionisé, à l'inverse de *Alainites muticus* fortement sensible au pH quel que soit le type de milieu. Par ailleurs, d'autres macroinvertébrés sont par exemple plus sensibles à l'augmentation des concentrations en

aluminium en milieu acide qu'au pH lui même, ce qui a été mis en évidence notamment chez l'Hydropsychidae *Arctopsyche ladogensis* par Vuori (1996).

L'ordination des taxons d'après l'AFC globale ainsi que la matrice de corrélations entre les densités des macroinvertébrés et les principaux paramètres descripteurs de l'acidification sont possibles car les stations appartiennent à une même zone biogéographique. Les caractéristiques physiques proches des stations échantillonnées suggèrent alors qu'en l'absence de toute perturbation chimique, les stations présenteraient à quelques exceptions près le même peuplement. Il est à noter que les taxons uniquement capturés dans la station BI et donc exclus de l'analyse de corrélation (12 taxons sur les 22 au total capturés dans une seule des 6 stations) peuvent présenter une acido-sensibilité très forte. En effet, nous avons constaté que l'autre station de référence du bassin versant du Haut Rupt (HR) présentait déjà un léger stress acide perceptible notamment lors des analyses chimiques et faunistiques. Le Plécoptère *Perla marginata* semble en être l'exemple parfait. En effet, capturé uniquement dans la station BI, il appartient à la famille des Perlidae largement considérée comme très acido-sensible (Harmanen, 1980; Schimmer *et al.,* 1991; Guérold *et al.,* 2000).

Jusqu'ici, la littérature classait les macroinvertébrés en deux catégories selon leur sensibilité à l'acidification. Elle distinguait les taxons acido-sensibles qui disparaissent en milieux acides et à l'inverse les taxons acido-tolérants. Notre analyse et notamment la confrontation des paramètres chimiques de l'acidification avec les densités de macroinvertébrés permet de mettre en évidence 4 types de réponse :

- les taxons « **acido-sensibles** » qui disparaissent rapidement dans les milieux acidifiés. Exemple : *Epeorus sylvicola*, *Baetis melanonyx*, *Protonemura praecox* ou *Hydropsyche tenuis*
- les taxons « **acido-tolérants** » qui régressent dans les milieux acidifiés mais ne disparaissent pas. Exemple : *Baetis alpinus*, *Protonemura nitida*, *Potamophylax cingulatus* ou les *Orthocladiinae*
- les taxons « **acido-bénéficiaires** » dont les densités augmentent dans les milieux acidifiés. Exemple : *Baetis vernus*, *Plectrocnemia conspersa*, *Rhyacophila praemorsa* ou *Leuctra cingulata*
- les taxons « **acido-indifférents** » dont les densités ne présentent aucune corrélation marquée avec les descripteurs de l'acidification. Exemple : *Amphinemura sulcicollis*, *Odontocerum albicorne*, *Chaetoperyx villosa* ou *Oreodytes sp.*

L'hypothèse toxicologique définie dans la littérature permet d'expliquer certaines de ces réponses. En effet, les nombreuses expériences en laboratoire, en milieu semi-controlé et en milieu naturel ont fait état de la sensibilité de certains organismes à l'acidité et notamment aux paramètres pH et aluminium (Voir Partie III). La plupart des taxons « acido-sensibles » disparaissent donc en milieu acide pour des raisons écotoxicologiques liées à un dysfonctionnement physiologique en réponse aux modifications chimiques du milieu. Ils disparaissent à des niveaux différents d'acidité selon leur tolérance qui est propre à chaque espèce. Ainsi, d'après les modèles d'expérimentation de Hämäläinen & Huttunen (1996) par

exemple, le seuil limite de tolérance de *Leptophlebia marginata* serait à un pH de 4,3 alors que pour *Hydropsyche pellucidula*, il ne serait que de pH 5,0. Dans notre cas, en gardant à l'esprit que l'acidification ne se résume pas à une simple valeur moyenne de pH, le seuil de tolérance de *Epeorus sylvicola* par exemple peut être considéré compris entre un pH de 6,2 (station HR) et 5,8 (station MR) alors que celui de *Hydropsyche tenuis* serait compris entre pH 5,8 (station GC) et 5,2 (station RR).

Ces effets directs de l'acidification sur les macroinvertébrés peuvent induire certains effets en cascade pouvant en partie expliquer les réponses des taxons acido-tolérants et acido-bénéficiaires.

Les taxons « acido-tolérants » selon notre définition peuvent alors être limités par la réduction de leurs ressources nutritives selon l'hypothèse trophique définie dans la littérature et/ou par la modification des relations de compétitions interspécifiques qui leur serait défavorable. Selon Merret *et al.* (1991) qui observe une forte réduction mais sans disparition des larves de *Hydropsyche instabilis* dans certains ruisseaux acides au Pays de Galles, il n'est pas exclu que les taxons acido-tolérants subissent également les effets directs de l'acidité mais plutôt à certains moments de leur développement, lorsqu'ils sont susceptibles de présenter une sensibilité accrue. Toutefois, de nombreux auteurs ont rapporté que la réduction des ressources nutritives en qualité et en quantité dans les écosystèmes acidifiés pouvait représenter un facteur limitant majeur pour les macroinvertébrés (Maurice *et al.*, 1987; Collier & Winterbourn, 1990; Kinross *et al.*, 1993). Plus spécifiquement il est à rappeler que l'hypothèse trophique a été vérifiée pour *Ephemerella ignita* (Willoughby & Mappin, 1988). Cependant, des études plus récentes mettent clairement en évidence que de nombreux autres insectes sont "feeding generalists" (Mihuc & Minshall, 1995; Ledger & Hildrew, 2001; Dangles, 2002) ; c'est à dire qu'ils ne sont pas spécialisés dans un type particulier de nourriture mais peuvent se nourrir de manière opportuniste sur un large panel de ressources. Ils seraient alors capables de s'adapter aux éventuelles modifications des ressources nutritives dans les ruisseaux acides. Sans pour autant exclure toute influence de la modification des ressources trophiques, cette information minimiserait alors l'hypothèse trophique.

La modification de plusieurs interactions biotiques comme la compétition et/ou la prédation induite par la disparition ou la régression de certaines espèces peuvent conduire indirectement à la réponse antagoniste des taxons acido-bénéficiaires vis-à-vis des taxons acido-tolérants. En effet, certaines espèces peuvent alors bénéficier d'une réduction de la compétition interspécifique. Plus précisément, ce pourrait être le cas pour des espèces dont les niches écologiques sont relativement proches. Certaines études montrent en effet, l'augmentation des populations d'une espèce au détriment de certaines autres par phénomène de compétition spatiale comme par exemple entre *Blepariceria micheneri* et *Simulium virgatum* (Dudley *et al.*, 1990) et/ou par phénomène de compétition trophique comme suggéré par exemple entre certaines espèces de chironomes racleurs et certains gastéropodes (Gresens, 1995). Ainsi, *Baetis vernus* pourrait largement bénéficier de l'absence en milieu acide des autres espèces de *Baetis* dont on peut supposer la proximité des niches écologiques. Cette hypothèse est partagée notamment par Feldman & Connor (1992) qui s'étonnent alors de la présence dans les milieux acides des espèces *B. pygmaeus* et *B. niger* dont le genre (*Baetis*) est normalement très largement considéré comme acido-sensible. De la même manière, parmi les Plécoptères par exemple, *Leuctra pseudosignifera* dont les densités augmentent en milieu

acide pourrait être favorisée par la décroissance des densités de *Leuctra prima* car ces deux espèces présentent un chevauchement important de leur cycle de vie et sont présentes à la même période de l'année (hiver) à des stades larvaires similaires. Afin de vérifier l'importance de ces phénomènes, il serait alors nécessaire d'en connaître davantage sur les niches écologiques des espèces.

En ce qui concerne les taxons acido-indifférents, il semblerait qu'ils ne soient affectés ni par l'effet direct toxique de l'acidité, ni par des phénomènes indirects liés à des modifications des relations de compétition et de prédation. Selon Matthias (1983), cela concernerait des espèces ubiquistes possédant des exigences écologiques relativement faibles comme par exemple *Nemurella pictetii.*

L'étude des Plécoptères à travers la capture des adultes a permis de mettre en évidence que bien qu'étant très présents et parfois dominants dans les milieux acidifiés, l'acido-sensibilité des espèces de cet ordre avait pu être sous estimée tant du point de vue de la richesse taxonomique que de celui d'effets indirects induisant des bouleversements importants dans la composition du peuplement notamment parmi les genres plurispécifiques chez les *Nemouridae* (Tixier & Guérold, sous presse). Par ailleurs, elle met en évidence la nécessité de travailler au niveau spécifique afin d'évaluer au plus juste les effets de l'acidification sur les communautés de macroinvertébrés et ainsi d'éviter une sous estimation (le cas des Plécoptères) mais aussi à l'inverse une surestimation (le cas des *Baetis*) de ces effets.

Il est intéressant alors de constater que la surveillance des écosystèmes aquatiques à partir des macroinvertébrés benthiques effectuée par le NIVA, se base sur les indices développés par Raddum (1999) qui propose notamment dans l'indice numéro 2 l'utilisation des densités des individus du genre *Baetis* pris comme taxon très acido-sensible et de l'ordre des Plécoptères comme acido-tolérants selon la formule suivante :

$$\text{Indice } 2 = 0.5 + (\text{N } \textit{Baetis} \,/\, \text{N Plécoptères})$$

Il convient de considérer que cet indice peut alors être très largement biaisé et ne pas être adapté à la détermination précise de l'état d'acidification des eaux courantes, du moins en ce qui concerne notre secteur d'étude.

Considérant ces résultats, nos investigations se sont poursuivies sur l'écologie de certains macroinvertébrés ayant des réponses différentes à l'acidification. Plus particulièrement notre intérêt s'est porté moins sur les espèces acido-sensibles que sur les autres espèces (acido-tolérantes, acido-bénéficiares et acido-indifférentes) pour étudier d'une part l'autécologie de ces espèces et d'autre part, si il y avait lieu, l'expression de perturbations sur certains aspects de leur écologie en milieu acide.

PARTIE V.

ETUDE DES POPULATIONS DE CERTAINES ESPECES PRESENTANT DES SENSIBILITÉS DIFFERENTES A L'ACIDIFICATION

(INFLUENCE DE L'ACIDIFICATION A UN NIVEAU POPULATIONNEL)

Comme nous avons pu l'observer dans la partie précédente, il convient de distinguer 4 types de réponse des espèces de macroinvertébrés au phénomène d'acidification. Les différentes hypothèses évoquées sur l'origine de ces différentes réponses peuvent alors impliquer directement ou indirectement l'autoécologie des espèces au niveau de leur cycle de vie, leur période d'émergence et de reproduction ou bien encore leur rôle fonctionnel dans l'écosystème c'est à dire impliquant des aspects de leur régime alimentaire. Pourtant, relativement peu d'études se sont focalisées sur ces aspects fondamentaux de l'écologie des espèces en relation avec le phénomène d'acidification anthropique. Il apparaissait donc important d'établir certains de ces aspects de l'autoécologie d'espèces caractéristiques des milieux étudiés et de les comparer en fonction des différents niveaux d'acidification des stations.

V.1 Dynamique des populations

V.1.1 Choix des espèces

Le choix des espèces s'est fait en fonction de deux contraintes :

- une identification au niveau spécifique relativement aisée à tous les stades
- une abondance suffisante dans les prélèvements pour établir un cycle biologique

A partir de ces deux critères, les espèces présentant des cycles biologiques différents ainsi que des évolutions numériques variant en fonction de l'acidité du milieu (Partie IV) ont été considérées. Le choix s'est donc porté sur 13 espèces appartenant à 4 ordres :

- quatre Plécoptères :
  - *Amphinemura sulcicollis* (Stephens, 1835)
  - *Brachyptera seticornis* (Klapalek, 1902)
  - *Leuctra nigra* (Olivier, 1811)
  - *Siphonoperla torrentium* (Pictet, 1842)
- quatre Trichoptères :
  - *Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763)
  - *Drusus annulatus* (Stephens, 1837)
  - *Sericostoma personatum* (Kirby & Spence, 1826)
  - *Glossosoma conformis* (Neboiss, 1963)
- quatre Ephéméroptères :
  - *Baetis alpinus* (Pictet, 1843)
  - *Baetis melanonyx* (Pictet, 1843)
  - *Baetis rhodani* (Pictet, 1843)
  - *Baetis vernus* Curtis, 1834
- un Diptère :
  - *Prosimulium rufipes* (Meigen, 1830)

V.1.2 Méthodologie

V.1.2.1 Cycle biologique

i. Mesures

Après tri et identification spécifique, les larves des espèces choisies ont été mesurées pour tous les prélèvements à l'exception de ceux qui présentaient de forts effectifs d'individus de taille homogène (jeunes stades). Dans ces prélèvements, les larves ont été sous échantillonnées en mesurant aléatoirement au minimum 50 individus.

Les critères de mesure ont été choisis en fonction de ceux déjà utilisés dans la littérature pour certaines espèces et par commodité de manipulation pour d'autres. Dans tous les cas, les parties mesurées étaient chitineuses afin qu'elles soient le moins possible soumises à déformation.

Ainsi, deux critères ont été utilisés selon les espèces:

- la largeur de la capsule céphalique (yeux compris) pour les Ephéméroptères, Plécoptères et Diptères selon la figure 55
- la largeur maximale du pronotum pour les Trichoptères selon la figure 56

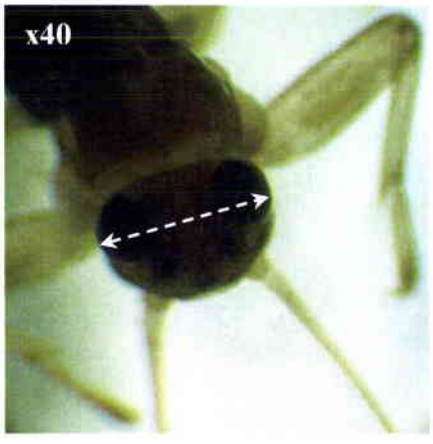


Figure 55 : Exemple de représentation de la mesure de la largeur de la capsule céphalique au grossissement x40 chez *B.alpinus*.

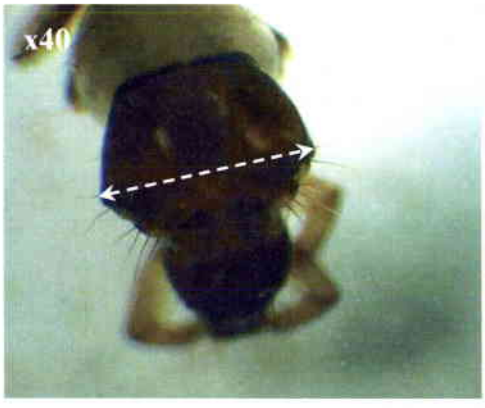


Figure 56 : Exemple de représentation de la mesure de la largeur maximale du pronotum au grossissement x40 chez *G.conformis*.

Les mesures ont été réalisées sous loupe binoculaire au grossissement x 40 à l'aide d'un oculaire micrométrique gradué (Leica MOK-93, 10x/21B). Un étalonnage précis de l'oculaire au grossissement x 40 a permis la conversion en mm. La mesure s'est effectuée à 0,025 mm près.

ii. Classes de taille

Les mesures ont été regroupées en classes ; elles servent à l'élaboration des diagrammes représentatifs de la structure des populations à chaque date d'échantillonnage.

Pour les Ephéméroptères, Plécoptères et Diptères, les diagrammes ont été directement construits à partir des classes de taille. En revanche, pour les Trichoptères, les mesures ont permis d'individualiser 5 à 8 classes bien distinctes selon les espèces, assimilables aux stades larvaires. Les larves des Trichoptères ont donc été regroupées par stades pour l'élaboration des diagrammes.

iii. Cycles vitaux

Les cycles de vie ont été déduits de l'évolution dans le temps de la structure des populations. La structure des populations a été exprimée en pourcentage de la densité pondérée des individus, donnée pour chaque campagne.

Les périodes d'émergence ont été déduites soit de la capture des adultes réalisée sur le terrain, soit, lorsque celle-ci faisait défaut, de la présence de larves aux derniers stades pour les hétérométaboles (Ephéméroptères et Plécoptères) ou de larves en nymphose pour les holométaboles (Trichoptères et Diptères) dans les prélèvements aquatiques.

V.1.2.2 Evolution numérique

Pour chaque espèce étudiée, nous avons représenté l'évolution comparée, dans les 6 stations séparées par bassin versant, des densités pondérées des individus capturés au cours des campagnes d'échantillonnage de février 2000 à décembre 2000. Pour la majorité des espèces étudiées, les générations s'étalent généralement sur une période chevauchant deux années civiles consécutives. Ainsi, dans notre étude, même pour les espèces univoltines, nous avons bien souvent eu à faire avec au moins deux générations différentes lors de l'année d'échantillonnage.

V 1.2.3 Relation allométrique

Pour chaque espèce étudiée, les relations allométriques (taille/poids) ont été déterminées à partir du poids sec moyen individuel de chaque classe de taille ou stades. Le poids sec individuel moyen a été déterminé en pesant des lots de 10 individus par classe de taille ou stade, choisis dans les différentes stations au pro rata de leurs densités. Lorsque cela était possible, et surtout pour les larves de derniers stades chez les Trichoptères, les larves ont été pesées individuellement et la moyenne et l'écart-type du poids sec moyen par stade ont alors été évalués. Les pesées ont été effectuées sur une balance de microprécision (Perkin Elmer AD6) à 0,01mg près après séchage des individus à l'étuve à 65°C pendant 24H.

IV.1.2.4 Croissance pondérale

Au sein d'une cohorte, le poids individuel moyen des larves à chaque date est calculé, pour chaque station, à partir des relations allométriques précédemment établies et des densités pondérées des larves calculées dans les différentes classes de taille. L'évolution du poids sec moyen a été représentée graphiquement pour chaque cohorte. Pour la grande majorité des

espèces, le logarithme néperien du poids individuel moyen en fonction du temps permet d'établir une droite ou plusieurs sections de droite de pentes différentes traduisant les phases de croissance. A chaque droite est associée une valeur de pente k assimilable à un taux de croissance défini par la relation (Lavandier, 1979).

$$\text{Ln } P = k.\Delta t + \text{Ln } P_0 \quad \text{ou} \quad P = P_0 \, e^{k.\Delta t}$$

Avec :

P et P_0 les poids individuels moyens au temps t et t_0

Δt l'intervalle de temps entre t et t_0

k le taux de croissance instantané entre t et t_0

La croissance des individus est exprimée comme le taux de croissance spécifique K avec K = 100.k Pour chaque valeur de k, l'intervalle de confiance de la pente à 95% est calculé selon l'erreur type du coefficient de régression et la valeur seuil selon la loi de student à $\alpha = 0{,}05$ et à n – 2 degré de liberté.

Pour certaines espèces à la croissance très rapide, l'évolution du poids moyen individuel au cours du temps, suit un modèle de croissance linéaire défini par la relation :

$$P = k.\Delta t + P_0$$

Le taux de croissance k est donc exprimé comme le taux de croissance spécifique en mg. jour^{-1}

V.1.2.5 Production secondaire

La production annuelle secondaire par espèce a été calculée par la méthode développée par Hynes & Coleman (1968), modifiée par Hamilton (1969) et enfin réadaptée par Benke (1979). Cette méthode dite « de la cohorte moyenne » contrairement aux méthodes se basant sur le suivi d'une cohorte réelle, prend en compte le calcul d'une distribution moyenne en classes de taille ou stade, des effectifs obtenus à partir des prélèvements quantitatifs réalisés à intervalle de temps réguliers sur une année. Les pertes sont alors appréciées entre les classes de taille plutôt qu'entre les différentes dates d'échantillonnage comme lors du suivi d'une cohorte réelle. La production de la cohorte est alors calculée par sommation des pertes selon la formule suivante :

$$P_{cohorte} = i \, . \sum_{j=1}^{i} [(Nj - Nj+1) \, . \, ½ \, (Pj + Pj+1)]$$

Avec :

i = nombre de classe de taille j

Nj = nombre d'individus dans la classe j de la distribution moyenne

Pj = poids individuel moyen des larves de la classe j

Selon Benke (1979), cette valeur représente la production de la cohorte qui peut être très différente de la production annuelle selon le voltinisme de l'espèce. Benke propose donc de multiplier cette valeur de P cohorte par 365 / CPI où 365 représente le nombre de jours par an et CPI (Cohort Production Interval) la durée estimée en jours de développement de la cohorte. La production annuelle P_{an} se définit finalement par :

$$P_{an} = P_{cohorte} \cdot 365/CPI$$

Cette méthode suppose que la croissance est linéaire et que le temps passé par les individus dans chaque classe de taille est identique ce qui semble inexact. Toutefois, Hamilton (1969) qui a développé, entre autre, une méthode afin de remédier à ce problème puis Benke & Waide (1977) ont démontré que l'erreur engendrée était peu importante et acceptable.

Dans notre cas, nous avons donc choisi de ne pas appliquer la correction sachant que l'objectif recherché n'était pas de déterminer la production secondaire de chaque espèce avec le maximum d'exactitude mais de comparer la production secondaire de chaque espèce entre les stations. Dans cette optique, bien que les cohortes aient été identifiées à partir des graphiques de cycle de vie, la méthode de la « cohorte moyenne » a été choisie car elle semblait la plus pratique à appliquer dans notre contexte.

En effet, outre le fait que la grande majorité des calculs de production secondaire opérés dans la littérature s'effectue par la méthode de « la cohorte moyenne » (Benke, 1993), les campagnes d'échantillonnage étant effectuées de février à décembre 2000, les cohortes suivies ne correspondent pas aux cohortes « réelles » suivies de l'éclosion à l'émergence pour la majorité des espèces mais à une compilation d'au moins deux cohortes différentes. De plus, les fortes variations des densités au cours du temps du fait des fortes fluctuations des niveaux d'eau dans nos systèmes, accompagnées par des stress acides dans certaines stations étaient susceptibles de perturber le calcul basé sur les différences inter dates. Enfin, les comparaisons préalablement effectuées par Benke (1984) sur les données de Waters & Crawford (1973) puis sur d'importantes données bibliographiques entre les principales méthodes de calcul de la production secondaire (méthode de la courbe d'Allen, méthode de sommation inter dates, méthode du taux de croissance instantané, méthode de la cohorte moyenne) ont montré des résultats très proches (Benke, 1993).

Le rapport de la production annuelle sur la biomasse moyenne (P/B annuel) est un indice directement relié au taux de croissance et exprime le taux de turn over de l'espèce (Waters, 1969, Benke, 1984) ou la durée nécessaire pour le renouvellement de la biomasse de la population. Contrairement au P/B de la cohorte qui varie faiblement autour de la valeur 5, le P/B annuel peut varier au minimum de 1 à 117 (Huryn & Wallace, 2000).

V.1.2.6 Micro répartition

Pour chaque espèce étudiée, nous avons appréhendé sa microrépartition en établissant les densités moyennes annuelles de chaque substrat, exprimées en % de la densité moyenne

annuelle totale. Les densités utilisées sont les densités non pondérées par la représentativité des substrats afin de comparer la colonisation de chacun des substrats à superficie équivalente entre les différentes stations. Les comparaisons ont d'abord été effectuées entre les populations globales puis en séparant les individus de chaque population en classes de taille :

- Pour les espèces ou les stades larvaires n'ont pas pu être déterminés (Hétérométaboles et *Prosimulium (rufipes)*), trois classes de taille ont été définies correspondant aux individus p (petits), m(moyens) et g (grands) en fonction des mesures minimales et maximales des individus.

- Pour les Trichoptères où les stades larvaires ont été déterminés, trois classes de taille ont été également définies :
  - p (petits/stades I), m(moyens/stades II et III) et g (grands/stades IV et V).
  - p (petits/stades I et II), m (moyens/stades III, IV,V) et g (grands/stades VI, VII et VIII) pour *Sericostoma personatum* possédant 8 stades.

L'homogénéité des distributions des densités dans les substrats entre les différentes stations a été testée par un test du Khi 2.

L'indice de concentration de Simpson (1949), calculé sur les distributions des densités dans les différents substrats pour chaque population et pour chaque groupe de taille dans les stations peut être assimilable à l'amplitude de la niche spatiale des différentes populations. Il a été calculé selon la formule :

$$\lambda = \sum_i qi\,(qi - 1) / Q\,(Q - 1)$$

Une représentation graphique des principales tendances observées au niveau de la microdistribution des différents groupes de tailles a été réalisée lorsque celle-ci apportait une information supplémentaire par rapport à la tendance observée à un niveau global. Des tests ont été réalisés sur les comparaisons entre groupes de taille toutes stations confondues (ANOVA de Kruskal Wallis, test U de Mann Whitney $p<0,05$).

Remarque : Il est à noter que les prélèvements de Litières de février et mars dans la station BI et de février dans la station GC peuvent biaiser la distribution car ils ont été réalisés en période de hautes eaux ayant pour conséquence des prélèvements plutôt de litières exposées au courant (leaf pack) que des pools détritiques. C'est pourquoi nous avons omis les densités dans les litières pour ces deux dates dans toutes les stations lorsque celles ci étaient responsables de changements significatifs dans la microrépartition des densités chez certaines espèces.

V.1.2.7 Biométrie des insectes adultes

Pour les quatre espèces de Plécoptères étudiés, nous avons également procédé à des mesures de la taille des individus adultes mâles et femelles capturés au cours des 21 campagnes d'échantillonnage. Le critère utilisé est la longueur totale de l'aile antérieure droite. La longueur des ailes est un critère déjà utilisé dans la littérature comme indicateur de la taille des insectes adultes notamment chez les Plécoptères (Zwick, 1990 ; Thomsen &

Friberg, 2002). Les mesures sont réalisées sous loupe binoculaire au grossissement x 6,4 ou x 16 selon les tailles alaires en utilisant un oculaire micrométrique gradué (Leica MOK-93, 10x/21B). Un étalonnage précis de l'oculaire micrométrique à chaque grossissement a été réalisé pour la conversion en mm.

L'effet station sur les tailles moyennes des individus adultes mâles et femelles est ensuite appréhendé par un test ANOVA à un champ ($p<0,05$) suivi de tests « post hoc » de Tuckey ($p<0,05$) pour les comparaisons 2 à 2.

V.1.3 RESULTATS

V.1.3.1 Plécoptères

***Amphinemura sulcicollis* (Stephens, 1835)**

C'est une espèce considérée comme acido-indifférente d'après notre étude. Elle est assez bien représentée dans toutes nos stations bien qu'en moindre effectif dans la station BR.

i. Cycle biologique, évolution numérique

Les cycles biologiques ainsi que l'évolution des densités pondérées sont présentés figures 57a et 57b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

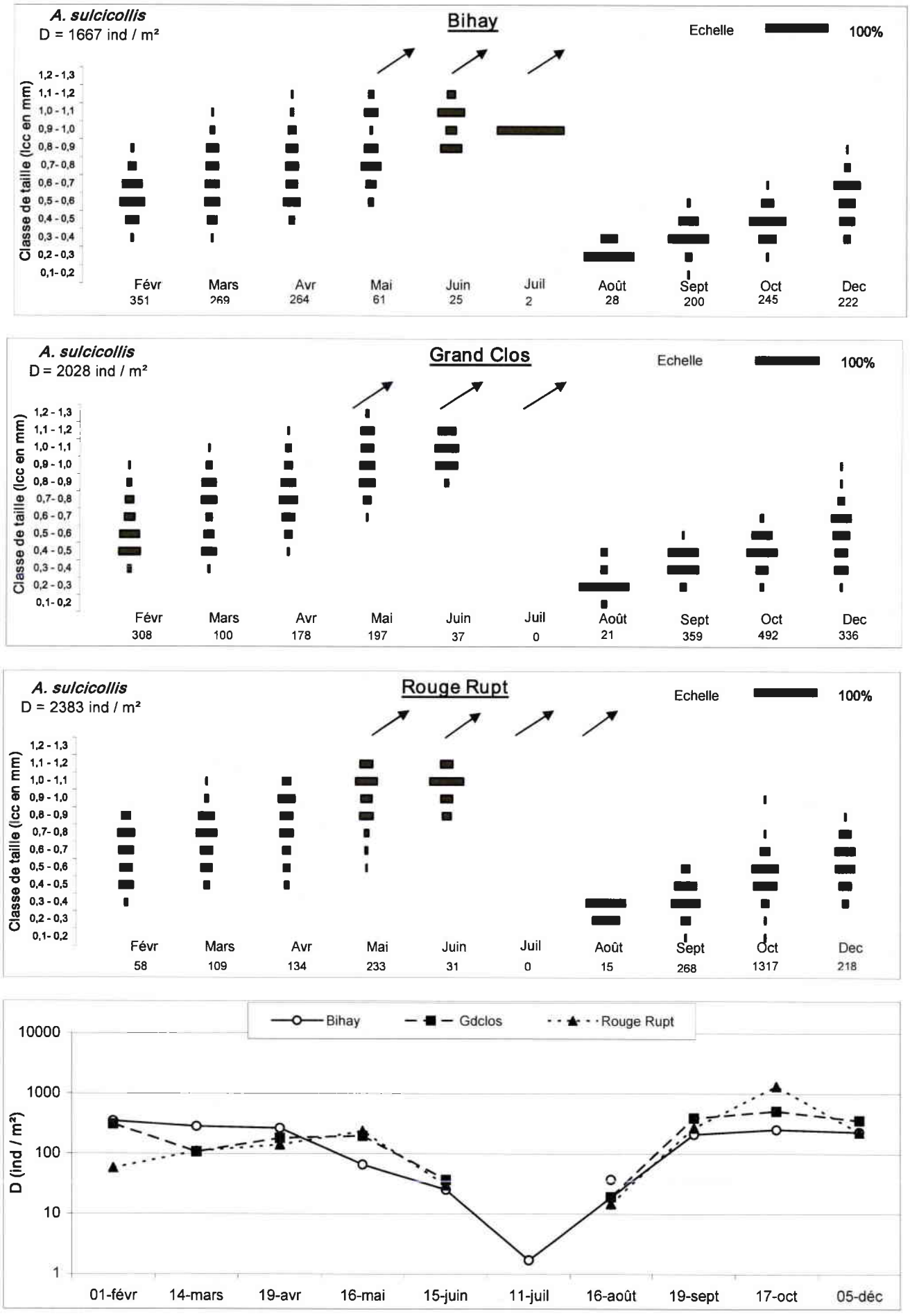
Le cycle de vie a déjà été appréhendé notamment par Elliott (1967) ; Ulfstrand (1968) ; Brittain (1974) ; Céréghino (1997) ou encore Smith *et al.* (2000) qui mettent tous en évidence un cycle univoltin.

L'espèce est univoltine dans toutes les stations. Les captures des premières larvules débutent au mois d'août dans toutes les stations. Cette période coïncide à l'augmentation des densités correspondant au recrutement qui se poursuit jusqu'en octobre dans toutes les stations. Le cycle larvaire dure près d'un an et les émergences se produisent de mai à août dans les ruisseaux du bassin versant du Rouge Rupt. Elles commencent légèrement plus tardivement dans les ruisseaux du bassin versant du Haut Rupt et durent de juin à août. Les diminutions d'effectif s'amorcent après octobre en raison de la mortalité des larves et s'accentuent au printemps suivant traduisant les émergences massives des larves.

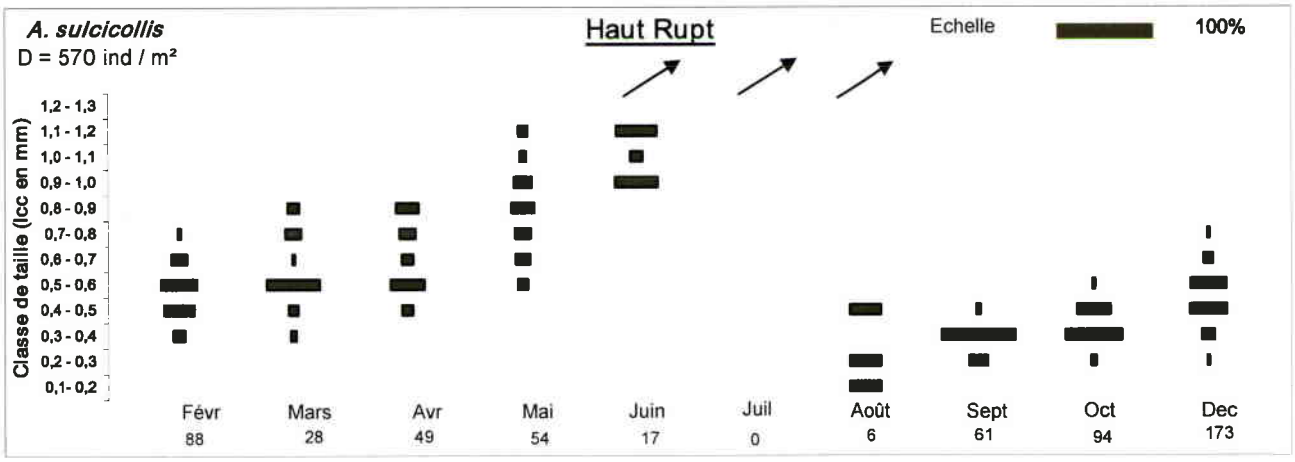
Le cycle d'*Amphinemura sulcicollis* apparaît très similaire dans l'ensemble des stations échantillonnées quel que soit leur niveau d'acidification.

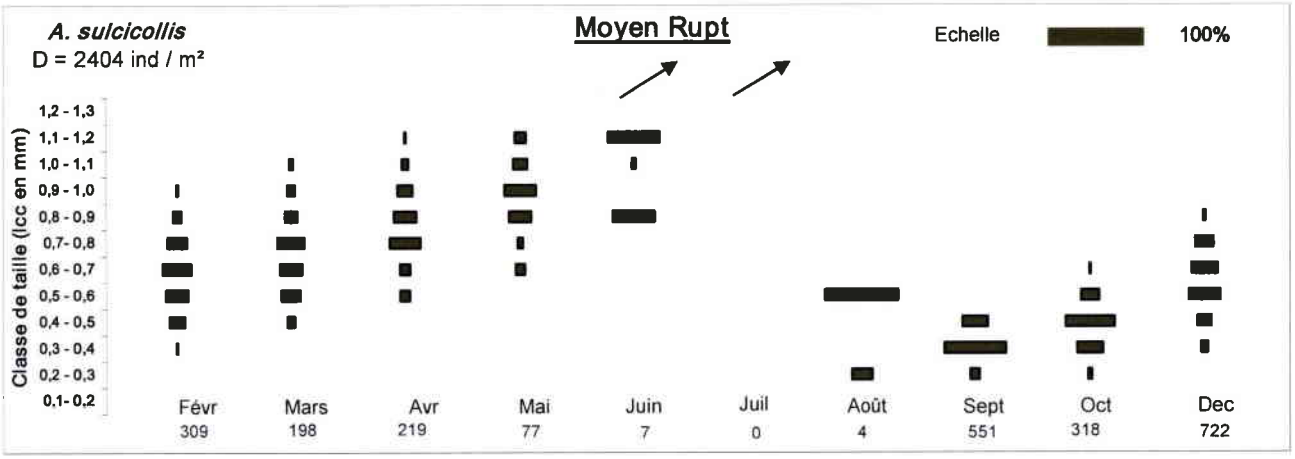
ii. Allométrie, croissance pondérale

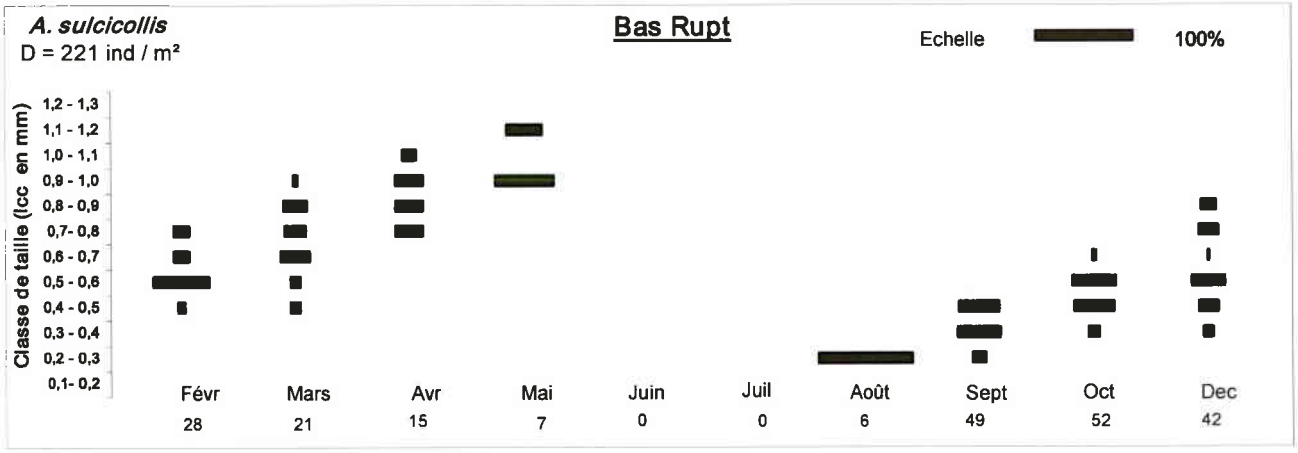
La relation allométrique (poids/taille) de *Amphinemura sulcicollis* permettant de déterminer la croissance pondérale est représentée par la figure 58 :

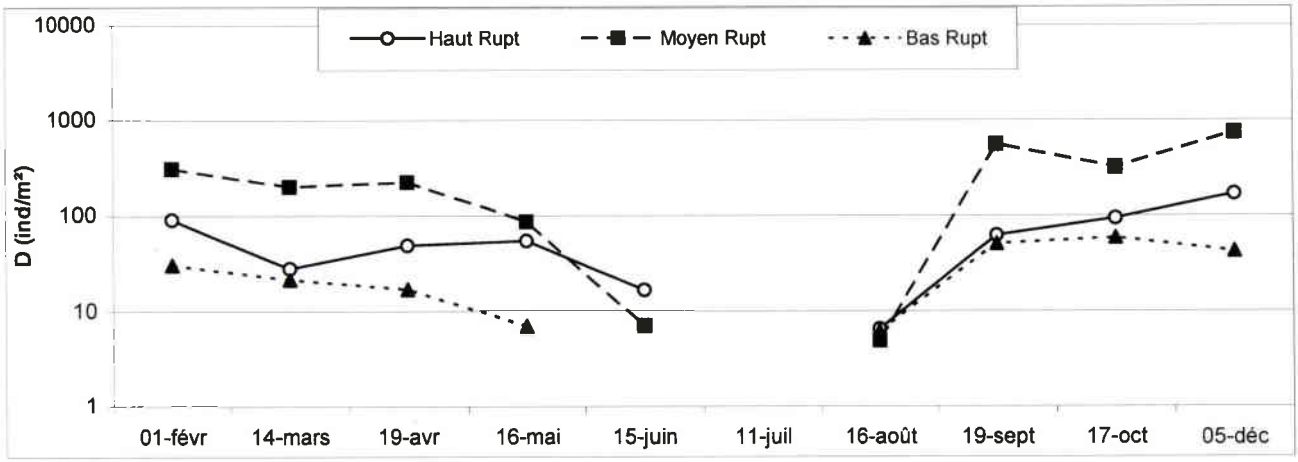


Figures 57a : Cycle de vie et évolution des densités de *A. sulcicollis* dans les stations du bassin du Rouge Rupt









Figures 57b : Cycle de vie et évolution numérique de *A. sulcicollis* dans les stations du bassin du Haut Rupt

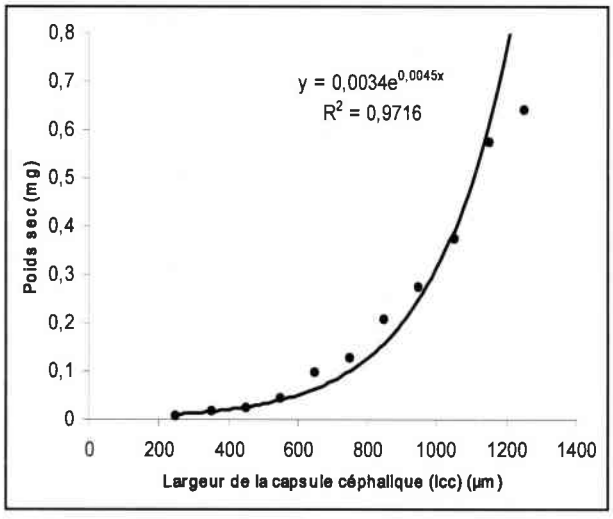


Figure 58 : Relation allométrique pour *Amphinemura sulcicollis* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique.

La relation allométrique se définit donc selon l'équation suivante :

$$\text{Poids sec (mg)} = 0{,}0034\, e^{0{,}0045 \times \text{lcc}\,(\mu m)}$$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figure 59a et 59b respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt.

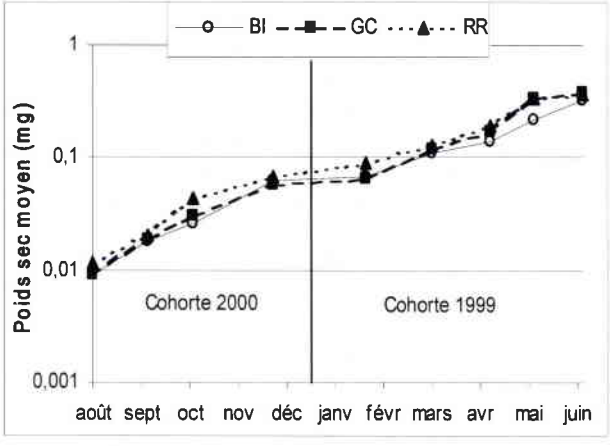


Figure 59a : Croissance pondérale des populations de *Amphinemura sulcicollis* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt

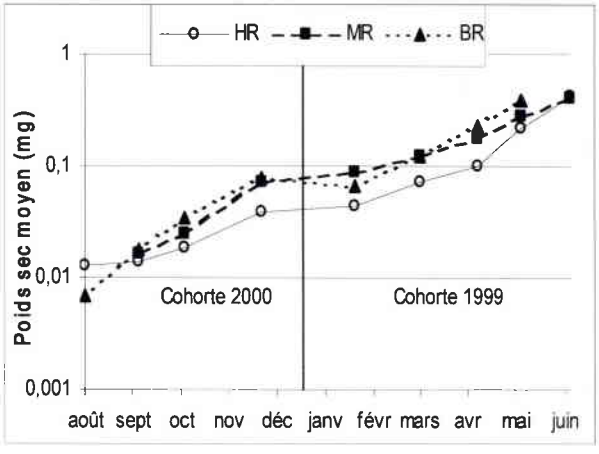


Figure 59b : Croissance pondérale des populations de *Amphinemura sulcicollis* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt

Dans toutes les stations, on peut distinguer 2 périodes de croissance encadrant une pause hivernale.

- Une période 1 pré-hivernale (août - décembre) de l'éclosion des larvules jusqu'en décembre où la croissance est forte sauf dans la station HR.
- Une période 2 posthivernale (février - juin) où la croissance reprend jusqu'à l'émergence.

Le tableau 26 suivant synthétise les différentes périodes de croissance et les valeurs des taux de croissance spécifiques K correspondants.

Tableau 26 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Amphinemura. sulcicollis* dans les différentes stations aux différentes périodes. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA $p<0,05$).

K	BR	MR	HR	RR	GC	BI
période 1	2,17 (± 0,84) ^{a}	1,92 (± 2,30) ^{a}	1,04 (± 0,90) ^{a}	1,62 (± 1,01) ^{a}	1,66 (± 0,61) ^{a}	1,74 (± 0,33) ^{a}
période 2	1,71 (± 0,24) ^{b}	1,16 (± 0,31) ^{b}	1,65 (± 0,67) ^{b}	1,14 (± 0,39) ^{b}	1,39 (± 0,40) ^{b}	1,14 (± 0,28) ^{b}

Les différences sont relativement faibles entre les stations. Seules HR et BR se distinguent légèrement. Elles présentent des croissances semblables au printemps (période 2). En automne en revanche, leurs valeurs sont les plus contrastées avec une croissance plus importante dans la station acide BR (2,17) et plus faible dans la station non acide HR (1,04). Cependant, cette tendance ne se confirme pas dans l'autre bassin versant et aucune différence significative n'apparaît entre les différents taux de croissance que ce soit au printemps ou en automne dans les stations. Ainsi, il ne semble pas y avoir un effet du niveau d'acidification des stations sur la croissance pondérale de *Amphinemura sulcicollis*.

iii. Production

La production annuelle de l'espèce dans chaque station ainsi que le rapport P/B sont donnés dans le tableau 27 :

	P $_{(mg/m^2/an)}$	P/B $_{annuel}$
BI	73,2	5,3
GC	108,5	5,9
RR	135,7	6,4
HR	22,4	5,7
MR	95,8	5,2
BR	9,9	6,0

Tableau 27 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *Amphinemura sulcicollis* dans les 6 stations d'étude.

Bien que la production augmente avec le gradient d'acidification dans le bassin versant du Rouge Rupt (valeur maximale atteinte dans la station RR : 135,7 mg/m²/an) il en est différemment dans le bassin versant du Haut Rupt où la station la plus acide Bas Rupt possède la production la plus faible (9,9 mg/m²/an). En conséquence, il ne semble pas que le niveau d'acidification de nos stations ait un effet sur la production de *Amphinemura sulcicollis*. Le rapport P/B est relativement peu différent entre les stations et proche de 5 comme pour la majorité des espèces univoltines (Benke, 1993).

Tableau 28 : Densités relatives de *A. sulcicollis* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 $p<0,05$). λ : indice de concentration de Simpson.

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
BI	a	8	14	8	24	47	0,30
GC	b	16	20	12	10	41	0,25
RR	c	16	19	25	27	13	0,21
HR	b	25	17	7	20	31	0,22
MR	b	22	22	13	16	27	0,20
BR	d	33	48	1	6	13	0,35

Tableau 29 : Densités relatives des individus de *A. sulcicollis* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
BI	p	a	a	7	17	23	26	26	0,22
GC	p	b	a	16	19	19	11	34	0,22
RR	p	c	a	12	22	36	16	15	0,23
HR	p	d	a	23	23	6	20	27	0,22
MR	p	b	a	18	37	15	8	22	0,24
BR	p	e	a	28	54	2	11	4	0,38
BI	m	a	b	8	12	2	22	57	0,38
GC	m	b,a	b	18	14	6	14	48	0,30
RR	m	c	b	20	17	13	38	12	0,24
HR	m	d,b	b	29	8	8	18	38	0,26
MR	m	d	b	31	10	10	21	28	0,23
BR	m	e	a	40	43	0	0	17	0,37
BI	g	a	b	10	18	3	21	49	0,32
GC	g	b	b	18	58	6	1	17	0,39
RR	g	c	c	33	7	3	51	6	0,37
HR	g	d	c	30	30	5	25	10	0,25
MR	g	e	b	7	11	20	30	32	0,24
BR	g	f	b	29	24	0	0	47	0,36

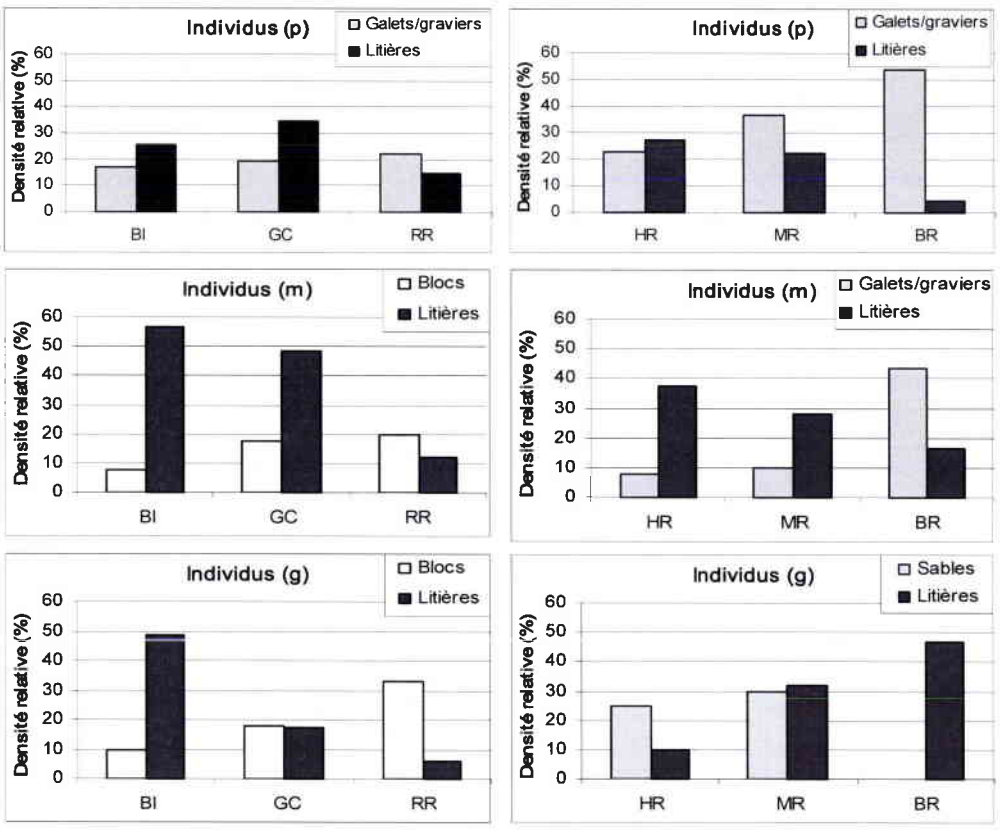


Figure 60 : Principales tendances observées dans l'évolution des densités des individus par groupe de taille (p, m et g) en fonction des stations dans chaque bassin versant chez *A. sulcicollis*.

iv. Micro répartition

La distribution des densités relatives dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 28.

L'espèce est présente dans tous les substrats et toutes les stations. D'un point de vue global, elle ne semble pas présenter une affinité particulière pour un ou plusieurs substrats en particulier. Toutefois, les densités dans les sables tendent à être plus faibles.

Les distributions des densités dans les substrats ne sont pas homogènes dans les différentes stations (Test du $\chi^2 p<0,05$).Une différence significative apparaît entre les stations du bassin versant du Rouge Rupt. En revanche, les stations HR et MR possèdent des distributions de densités similaires, comparables à celle dans GC mais qui se distinguent fortement de celle dans la station BR.

On peut constater dans les deux bassins versants une diminution des densités dans les Litières qui s'effectue selon l'augmentation du degré d'acidification des stations. Cette diminution semble se faire au bénéfice des densités dans les Galets /graviers dans les stations du bassin versant du Haut Rupt et dans les Sables dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt. L'indice de Simpson diminue fortement à mesure que les stations sont acides dans le bassin versant du Rouge Rupt, mais évolue de manière inverse dans le bassin versant du Bas Rupt. Il est alors maximum pour la station BR qui présente des densités nettement plus faibles.

Le tableau 29 permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille (p, m et g) pour chaque station.

La distribution de *Amphinemura sulcicollis* dans les substrats diffère en fonction de la taille des individus dans toutes les stations sauf entre les individus m et g pour la station BI. Toutefois, les distributions ne sont pas homogènes pour les jeunes stades (individus p) comme pour les stades avancés (individus g) entre les différentes stations et ils se retrouvent en majorité dans des substrats très différents, tantôt dans les Galets/graviers, tantôt dans les Litières ou tantôt les Bryophytes. Les distributions des individus de stades intermédiaires (m) dans les stations les plus acides sont significativement différentes des autres stations moins acides et non acides dans chaque bassin versant.

La tendance générale observée précédemment semble se confirmer pour les jeunes individus (p) (figure 60). Il existe alors une nette augmentation des densités dans le substrat Galets/graviers avec l'augmentation de l'acidité des stations et à l'inverse une diminution dans les Litières surtout dans le Bassin versant du Haut Rupt. De la même façon pour les individus de taille moyenne (m), les différences se font au niveau des Litières dont les densités chutent nettement dans les stations acides au bénéfice des Galets/graviers dans le bassin versant du Haut Rupt mais encore plus au niveau des Blocs dans le bassin versant du Rouge Rupt. La tendance se confirme également pour les individus de grande taille (g) dans le bassin versant du Rouge Rupt où la chute des densités chez les stades âgés (g) est appréciable dans les Litières au bénéfice des densités dans les Blocs.

Néanmoins, la tendance n'est pas généralisable car l'inverse est observé dans les stations du bassin versant du Haut Rupt. En outre, l'indice de Simpson ne met pas en évidence de tendances remarquables selon les tailles en fonction du degré d'acidification.

v. Taille moyenne des adultes

La taille moyenne de l'aile antérieure des individus mâles et femelles capturés dans les différentes stations est présentée dans le tableau 30 suivant.

Tableau 30 : Moyenne (± E.T) de la longueur totale de l'aile antérieure droite des individus mâles et femelles de *A. sulcicollis* capturés dans chaque station. Les différences sont reconnues significatives à $p<0,05$ (ANOVA et Test post hoc de Tuckey).

Mâle				Femelle			
Station	Longueur (mm)		n	Station	Longueur (mm)		n
BI [a]	6,1	± 0,37	5	BI [a]	7,4	± 0,4	13
GC [a]	6,6	± 0,32	12	GC [a]	7,5	± 0,26	11
RR [a]	6,5	± 0,31	12	RR [a]	7,6	± 0,36	15
HR [a]	6,7	± 0,22	2	HR [a]	7,5	± 0,54	18
MR [a]	6,6	± 0,40	7	MR [a]	7,4	± 0,39	21
BR [a]	-	-	-	BR [a]	7,8	± 0,33	2
ANOVA (p=0,058)				ANOVA (p=0,795)			

Il n'y a pas de différences significatives des tailles moyennes des ailes des mâles comme des femelles entre les différentes stations. Les niveaux d'acidification de nos stations ne semblent donc pas influencer la taille des adultes mâles et femelles de *Amphinemura sulcicollis*.

Brachyptera seticornis **(Klapalek, 1902)**

C'est une espèce considérée comme acido-indifférente d'après notre étude. Elle est assez bien représentée dans toutes nos stations.

i. Cycle biologique, évolution numérique

Les cycles biologiques et l'évolution des densités pondérées sont présentés figures 61a et 61b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

B. seticornis n'étant pas une espèce très commune, c'est surtout le cycle de vie de *B. risi*, relativement proche qui a été le plus souvent étudié (Thorup, 1963 ; Elliott, 1967 ; Langford, 1971 ; Smith *et al.*, 2000).

L'espèce est univoltine dans toutes les stations. Les jeunes larves apparaissent au mois d'octobre dans toutes les stations, excepté à la station BI où les premières captures s'effectuent seulement à la campagne suivante au mois de décembre. La période d'octobre à

décembre correspond au recrutement de la cohorte qui se traduit par l'augmentation nette des densités dans les stations. La période de recrutement semble toutefois se prolonger jusqu'en février pour la station BI. Les larves grandissent ensuite jusqu'au printemps suivant et commencent à émerger d'avril à Juin et jusqu'en juillet pour la station Bas Rupt. Puis, les densités des larves chutent brutalement à partir d'avril. La baisse des densités est plus précoce dans les stations BI et GC et se font à partir de février. Les larves sont absentes du cours d'eau pendant la période estivale de juillet à octobre où les individus se trouvent à l'état œuf dans toutes les stations.

Brachyptera seticornis présente un cycle biologique différent de celui de *Amphinemura sulcicollis*, toutefois, comme cette dernière, l'espèce ne semble pas présenter de différence remarquable dans son cycle biologique en relation avec le niveau d'acidité des stations.

ii. Allométrie, croissance pondérale

La relation allométrique (poids/taille) de *Brachyptera seticornis* permettant de déterminer la croissance pondérale est représentée par la figure 57 :

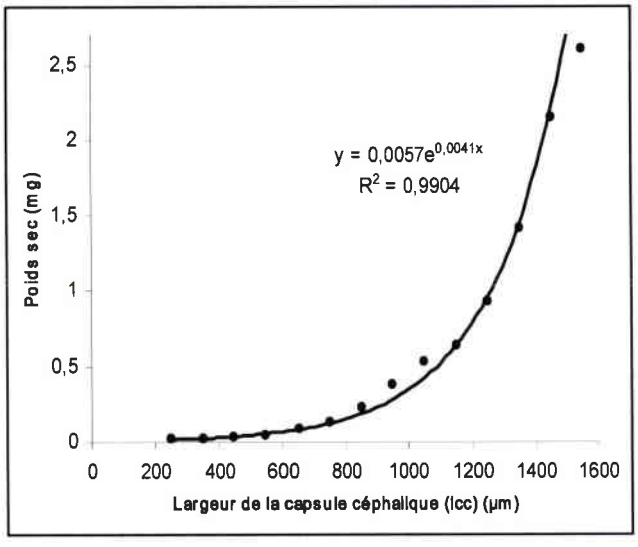


Figure 62 : Relation allométrique pour *B. seticornis* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique.

La relation allométrique se définit donc selon l'équation suivante :

$$\text{Poids sec (mg)} = 0{,}0057\, e^{0{,}0041 \times \text{lcc}\,(\mu m)}$$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figures 63a et 63b respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt.

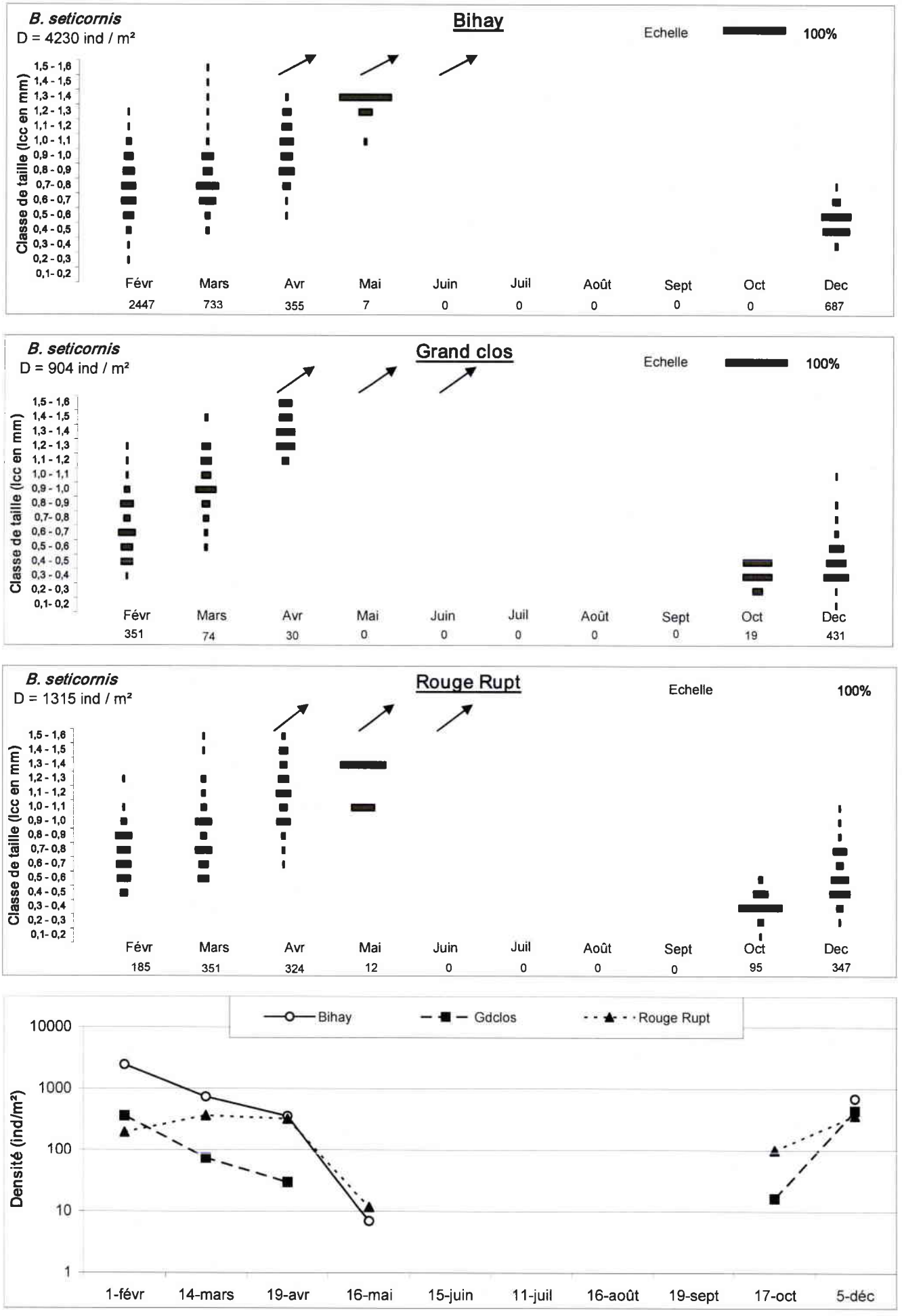
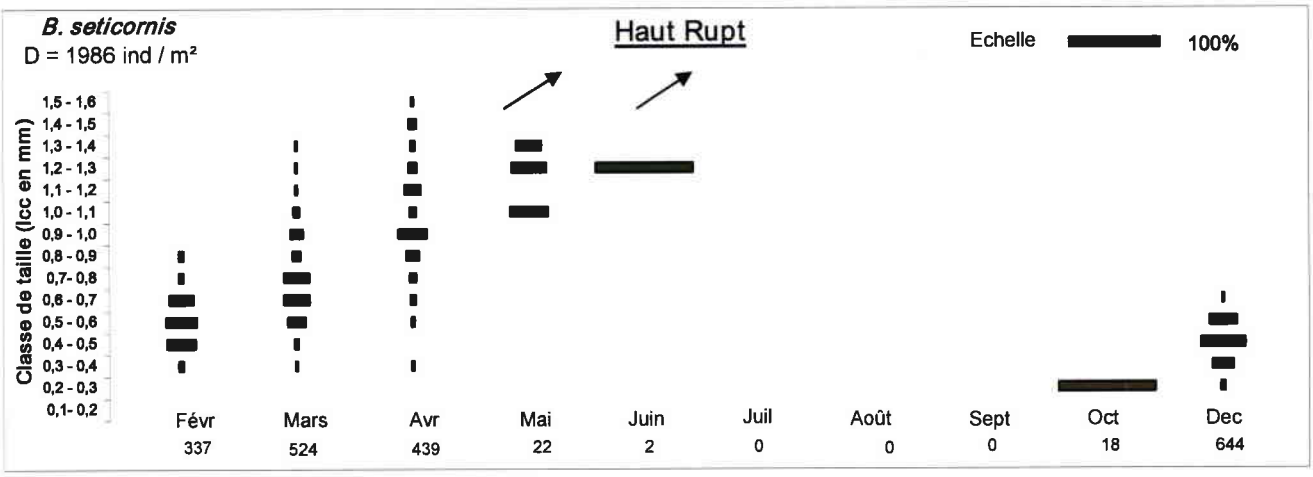
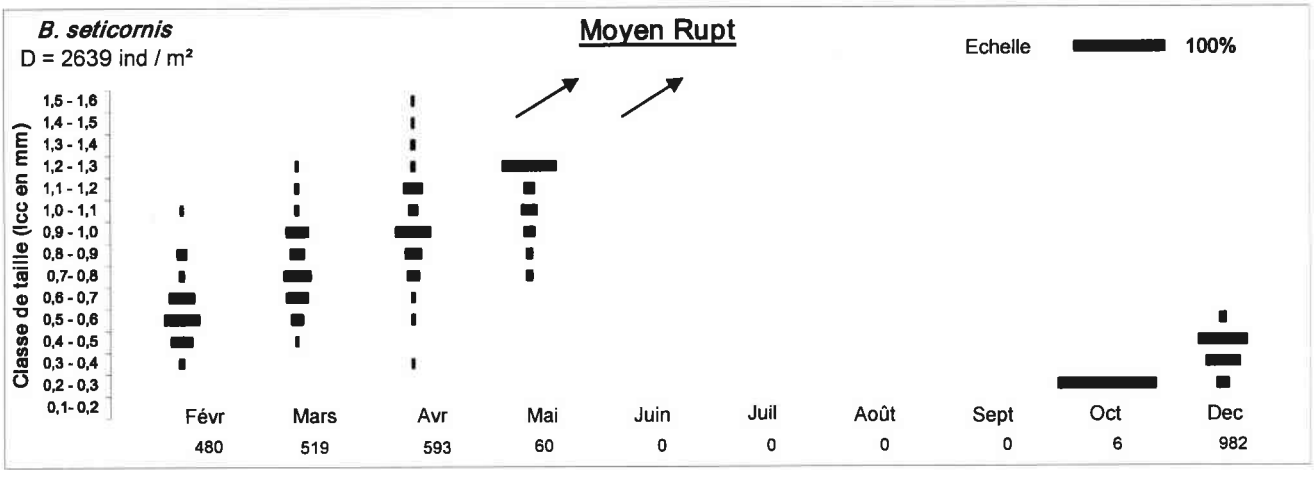
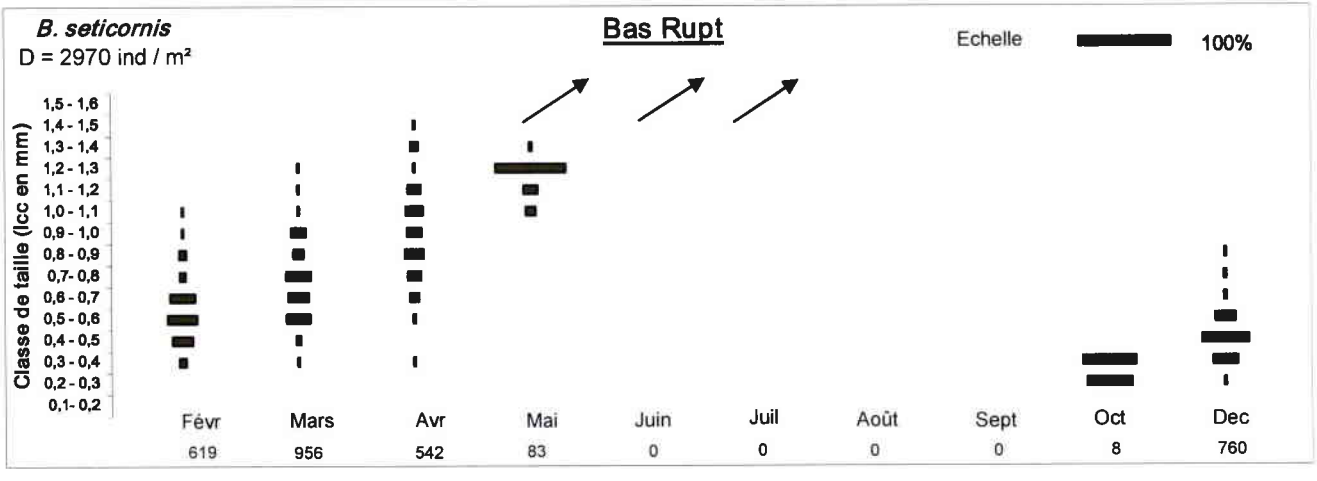


Figure 61a : Cycle de vie et évolution des densités de *B. seticornis* dans les stations du bassin du Rouge Rupt







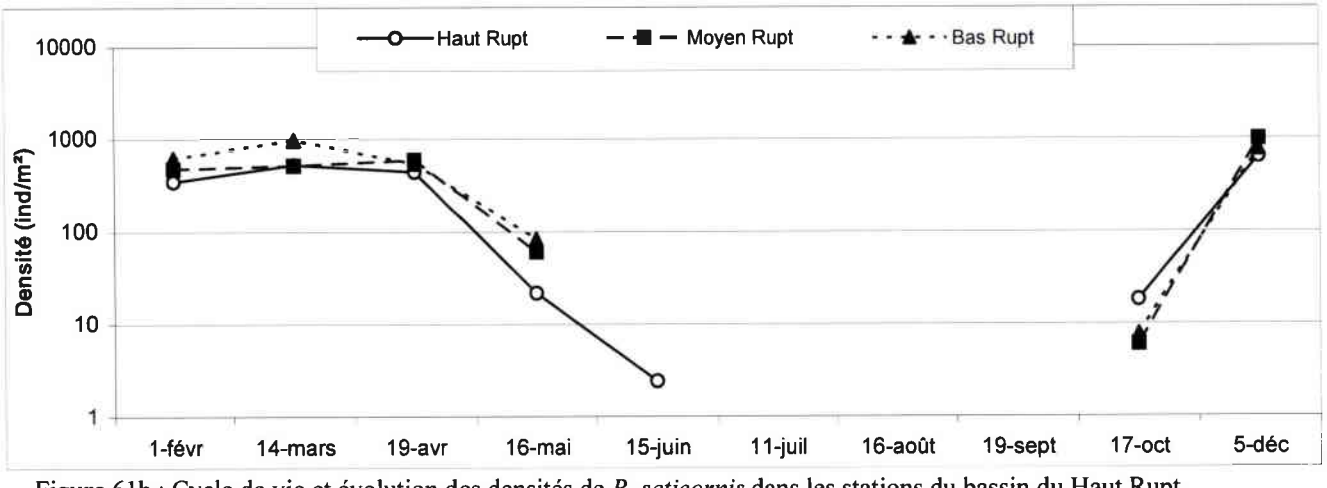


Figure 61b : Cycle de vie et évolution des densités de *B. seticornis* dans les stations du bassin du Haut Rupt

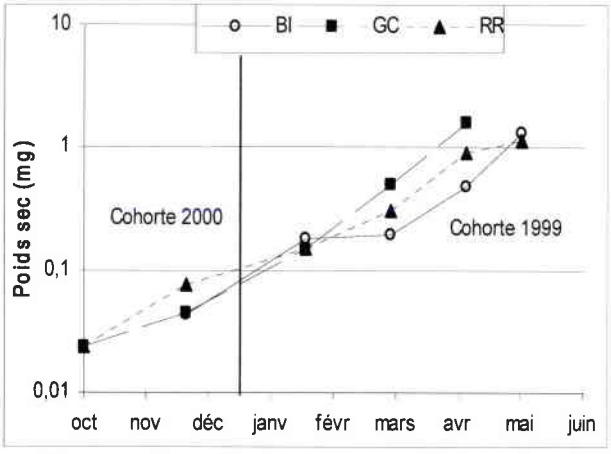


Figure 63a Croissance pondérale des populations de *Brachyptera seticornis* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt

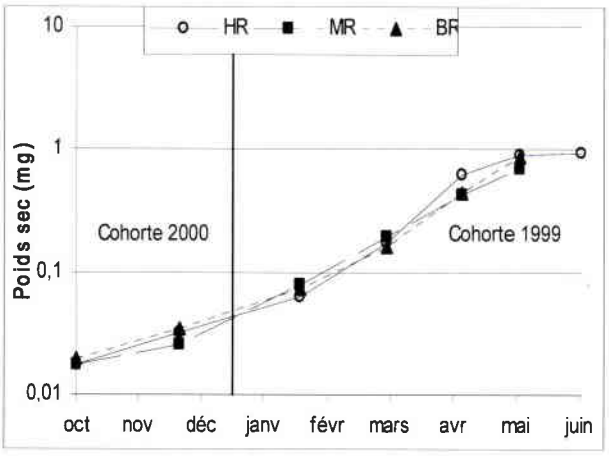


Figure 63b Croissance pondérale des populations de *Brachyptera seticornis* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt

Le tableau 31 synthétise les valeurs des taux de croissance spécifiques K de l'espèce dans les différentes stations.

Tableau 31 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Brachyptera seticornis* dans les différentes stations. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, $p<0,05$).

K	BR	MR	HR	RR	GC	BI
Total	1,78 (± 0,44) ^{a}	1,84 (± 0,33) ^{a}	1,84 (± 0,42) ^{a}	1,82 (± 0,33) ^{a}	2,29 (± 0,67) ^{a}	1,91 (± 0,90) ^{a}

A l'inverse de *Amphinemura sulcicollis*, la croissance de *Brachyptera seticornis* se fait de façon quasiment continue selon un modèle de croissance exponentielle de l'éclosion à l'émergence et ceci dans presque toutes les stations. En effet, seule la station BI semble présenter un plateau de la croissance pondérale correspondant à un ralentissement hivernal. Cependant la régression est largement satisfaisante ($r^2=0,97$, $p<0,01$) pour que nous puissions considérer le taux de croissance dans sa globalité de la même façon que dans les autres stations. En conséquence, le taux de croissance pondérale a été calculé sur l'ensemble de la période de vie des larves dans toutes nos stations.

Aucune différence significative n'apparaît entre les taux de croissance pondérale des différentes stations. L'acidification de nos stations ne semblent donc pas avoir d'effet sur la croissance pondérale de *Brachyptera seticornis*.

iii. Production

La production annuelle de l'espèce dans chaque station ainsi que le rapport P/B sont donnés dans le tableau 32 :

	P (mg/m²/an)	P/B annuel
BI	1017,6	12,9
GC	163,0	10,5
RR	384,0	8,1
HR	412,3	9,7
MR	411,4	9,0
BR	464,3	8,7

Tableau 32 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *Brachyptera seticornis* dans les 6 stations.

La production est de loin la plus importante dans la station la moins acide BI et la plus faible dans la station GC qui est l'une des stations présentant un niveau d'acidité moyen. Cependant, les productions dans toutes les autres stations restent peu différentes. Il ne semble donc pas, au vu de ces résultats, que l'acidification ait un effet sur la production de l'espèce.

Si on tient compte de chaque bassin versant pris séparément, on s'aperçoit que les rapports P/B des stations diminuent sensiblement avec l'augmentation des niveaux d'acidité des stations. Ce phénomène est notamment plus marqué dans le bassin versant du Rouge Rupt. Bien qu'il n'y ait pas de relation si on confronte l'ensemble des stations avec les paramètres chimiques descripteurs de l'acidification, il semble toutefois que le turn over de l'espèce soit moins important quand les conditions d'acidification augmentent dans chacun des deux bassins versants. Toutes les valeurs de P/B sont nettement supérieures à 5, la croissance de *Brachyptera seticornis* s'effectuant sur une période plus courte que 1 an.

iv. Micro répartition

La distribution des densités relatives dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 33.

Remarque : Les prélèvements Litières de février et mars dans la station BI et de février dans la station GC entraîne un biais trop important vis à vis des mêmes prélèvements dans les autres stations. En conséquence, les prélèvements Litières de février et mars de toutes les stations sont exclus dans cette analyse. (Voir méthodologie)

Globalement, l'espèce affectionne les substrats des zones lotiques Blocs, Galets/graviers, Bryophytes. A l'inverse, elle semble délaisser les substrats des zones de sédimentation Sables et Litières. En effet, bien que les valeurs relatives des densités dans les Litières ne tiennent pas compte des campagnes de février et de mars, il est à noter que les densités relatives dans les Litières des autres stations pour ces deux mêmes campagnes sont négligeables (≤ 3 %).

La distribution des densités dans les 3 substrats Blocs, Galets/graviers et Bryophytes n'est pas homogène entre les stations. Dans chaque bassin versant pris séparément, la distribution dans les 3 substrats apparaît différente selon le gradient d'acidification des stations.

Tableau 33 : Densités relatives de *Brachyptera seticornis* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
BI	a	69	16	(1)	15	(0)	0,52
GC	b	38	46	(3)	13	(0)	0,37
RR	c,d	38	31	(0)	31	(0)	0,33
HR	b,d	45	36	(3)	17	(0)	0,36
MR	b,d	38	38	(2)	21	(1)	0,33
BR	c	29	31	(1)	38	(0)	0,32

Tableau 34 : Densités relatives des individus de *Brachyptera seticornis* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
BI	p	a	a	60	27	1	12	0	0,44
GC	p	b	a	27	58	4	11	1	0,41
RR	p	b	a	36	55	1	8	0	0,44
HR	p	a,c	a	45	32	3	20	0	0,34
MR	p	b,c,d	a	36	47	2	14	2	0,36
BR	p	d	a	29	44	1	25	0	0,34
BI	m	a	b	79	4	0	17	0	0,64
GC	m	b	b	57	26	1	16	0	0,41
RR	m	b,c,d	b	51	31	0	18	0	0,38
HR	m	c	a	40	45	4	12	0	0,37
MR	m	d	b	39	32	3	26	0	0,31
BR	m	e	b	31	13	1	56	0	0,42
BI	g	a	c	61	0	0	39	0	0,52
GC	g	b	c	92	0	0	8	0	0,85
RR	g	c	c	27	11	0	62	0	0,47
HR	g	d	b	65	21	0	14	0	0,48
MR	g	e	c	47	6	0	48	0	0,44
BR	g	c	b	23	23	0	53	1	0,38

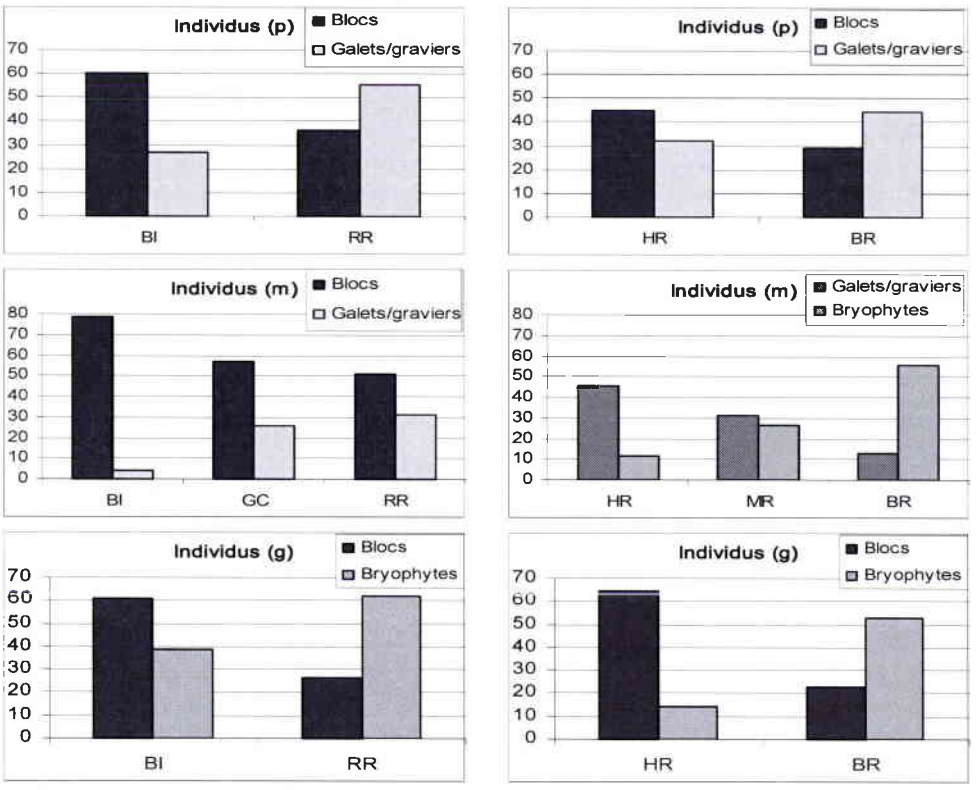


Figure 64 : Principales tendances observées de l'évolution des densités des individus par groupe de taille (p, m et g) en fonction des stations dans chaque bassin versant chez *Brachyptera seticornis*.

En effet, d'après l'indice de Simpson, l'amplitude de la niche spatiale de *Brachyptera seticornis* semble augmenter à mesure que les conditions acides augmentent dans chacun des bassins versants, en se répartissant des Blocs vers les galets/graviers puis dans les Bryophytes. Cependant, en prenant les stations dans leur ensemble, l'effet du gradient d'acidification est bien moins évident et on constate par exemple que la station non acide HR présente statistiquement la même distribution que la station RR qui est la plus acide appartenant à l'autre bassin versant.

Le tableau 34 permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station. Les densités dans les substrats sont globalement différentes en fonction de la taille des individus. Elles sont notamment de moins en moins importantes dans les substrats Galets/graviers avec l'accroissement de la taille des individus et à l'inverse augmentent sensiblement dans les substrats Bryophytes et Blocs pour les stations HR et GC.

Concernant l'effet du gradient d'acidification, il apparaît que les densités diminuent nettement dans le substrat Blocs dans les stations acidifiées pour toutes les tailles et dans les deux bassins versants (figure 64). En contre partie, l'augmentation se fait surtout dans les Galets/graviers pour les jeunes stades (p) des deux bassins versants et les individus (m) du bassin versant du Rouge Rupt. Inversement chez les individus (m) dans le bassin versant du Haut Rupt, les diminutions avec l'acidité se font plus importantes dans les Galets/graviers que dans les Blocs et l'augmentation s'observe dans les Bryophytes. La différence très nette qui apparaît entre la distribution des densités des individus (g), majoritaires dans les Blocs dans les stations de référence et inversement, majoritaires dans les Bryophytes dans les stations les plus acides justifie la tendance observée au niveau globale. Toutefois, la diminution de l'indice de Simpson avec le gradient d'acidification, observée au niveau global, n'est clairement évidente qu'au niveau des individus (m) dans le bassin versant du Rouge Rupt et chez les individus (g) au niveau du bassin versant du Haut Rupt.

iv. Taille moyenne des adultes :

La taille moyenne de l'aile antérieure des individus mâles et femelles capturés dans les différentes stations, est présentée dans le tableau 35 suivant.

Tableau 35 : Moyenne (± E.T) de la longueur totale de l'aile antérieure droite des individus mâles et femelles de *B. seticornis* capturés dans chaque station. Les différences sont reconnues significatives à $p<0,05$ (ANOVA et Test post hoc de Tuckey). Des lettrines différentes entre stations indiquent des tailles moyennes significativement différentes.

Mâle				Femelle			
Station	Longueur (mm)		n	Station	Longueur (mm)		n
BI [a]	10,2	± 0,40	17	BI [a]	11,4	0,72	11
GC [b]	11,4	± 0,50	10	GC [b]	12,7	0,57	28
RR [b]	11,6	± 0,56	42	RR [b]	12,4	0,68	49
HR [c]	10,8	± 0,50	17	HR [a]	11,7	0,46	24
MR [-]	-	-	-	MR [a]	11,5	1,23	23
BR [a,c]	10,2	± 0,90	9	BR [a]	11,4	1,15	29
ANOVA (p<0,01)				ANOVA (p<0,01)			

Les tailles moyennes des adultes mâles et femelles de *B. seticornis* ne sont pas équivalentes dans toutes les stations. Les individus mâles et femelles sont significativement plus grands dans les stations GC et RR qui sont acidifiées à des degrés différents. Cependant les tailles moyennes dans les autres stations (acidifiées ou non) sont peu différentes et il ne semble pas alors qu'il y ait globalement un effet de l'acidification sur la taille moyenne des individus mâles et femelles de *B. seticornis.*

En revanche, des corrélations négatives entre les densités pondérées (log transformé) des larves dans les stations et les tailles des adultes mâles et femelles de *B. seticornis* apparaissent hautement significatives (figure 65)

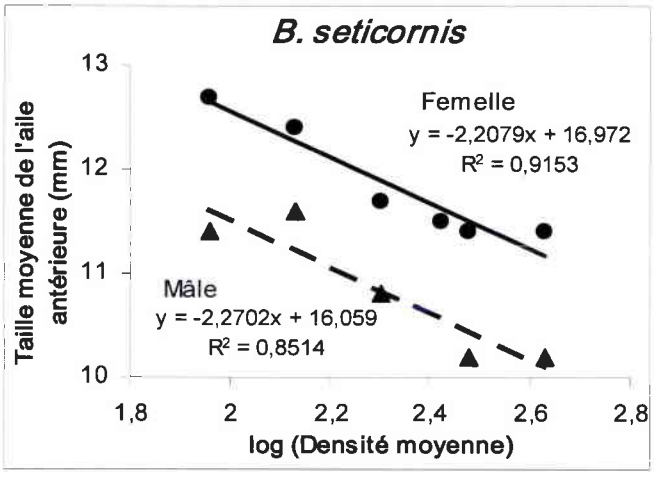


Figure 65: Corrélation entre la taille moyenne des adultes mâles et femelles de *B. seticornis* et les densités larvaires dans les stations correspondantes.

Leuctra nigra (Olivier, 1811)

C'est une espèce considérée comme acido-indifférente dans nos stations. Elle est relativement bien présente, surtout dans le bassin versant du Haut Rupt.

i. Cycle biologique, évolution numérique

Les cycles biologiques ainsi que l'évolution des densités pondérées sont présentés figures 66a et 66b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

Le cycle de vie de *L. nigra* a été notamment appréhendé par Hildrew *et al.* (1980) ; Elliott (1987) ; Thomsen & Friberg (2002). Les auteurs mettent en évidence un cycle de vie relativement long, s'étalant sur presque deux ans.
L'espèce est semivoltine dans toutes les stations. Les captures des jeunes larves commencent en septembre pour les stations HR et RR et en août pour les autres stations. Le recrutement s'effectue jusqu'en octobre et correspond à la période où les densités augmentent fortement. Le cycle se poursuit durant l'hiver et toute l'année suivante.

Les densités relevées à la sortie du premier hiver sont alors généralement faibles et correspondent à la cohorte née l'année précédente (cohorte 1999). Elles augmentent alors à nouveau au cours de l'année à la faveur de conditions hydrologiques plus favorables au prélèvement. L'émergence des larves se fait lors du printemps suivant leur deuxième hiver. Les larves prélevées à cette époque correspondent alors à la cohorte née 2 années auparavant (cohorte 1998). Le cycle de vie larvaire s'étale donc sur environ 20 mois. L'émergence débute plus précisément en mai et se termine en juillet dans les stations du bassin versant du Haut Rupt. Elle débute légèrement plus tôt dans les stations du bassin versant Rouge Rupt en avril et se termine également plus tôt en mai ou juin. Toutefois, les densités étant moindres dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et notamment dans la station BI, la période d'émergence et le cycle de vie en général ne peuvent pas être définis avec la même précision.

Il apparaît cependant assez clairement que le niveau d'acidification de nos stations ne semble pas modifier les modalités du cycle de vie de *Leuctra nigra*.

ii. Allométrie, croissance pondérale

La relation allométrique (poids/taille) de *Leuctra nigra* permettant de déterminer la croissance pondérale est représentée par la figure 67 :

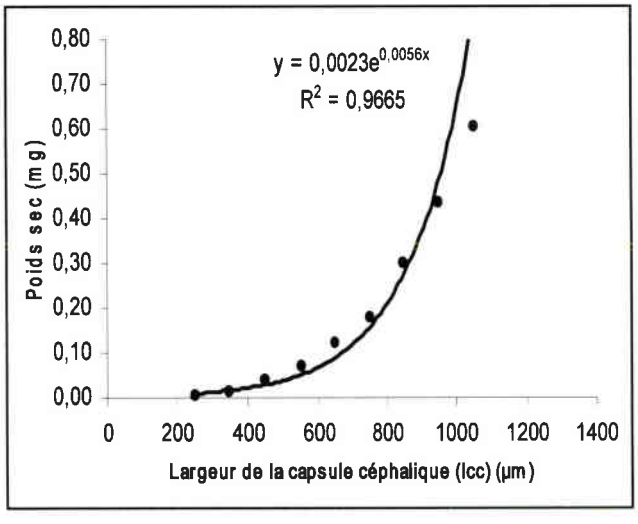


Figure 67 : Relation allométrique pour *L. nigra* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique.

La relation allométrique se définit donc selon l'équation suivante :

$$\text{Poids sec (mg)} = 0{,}0023\ e^{0{,}0056 \times \text{lcc}\ (\mu\text{m})}$$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figures 68a et 68b respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt.

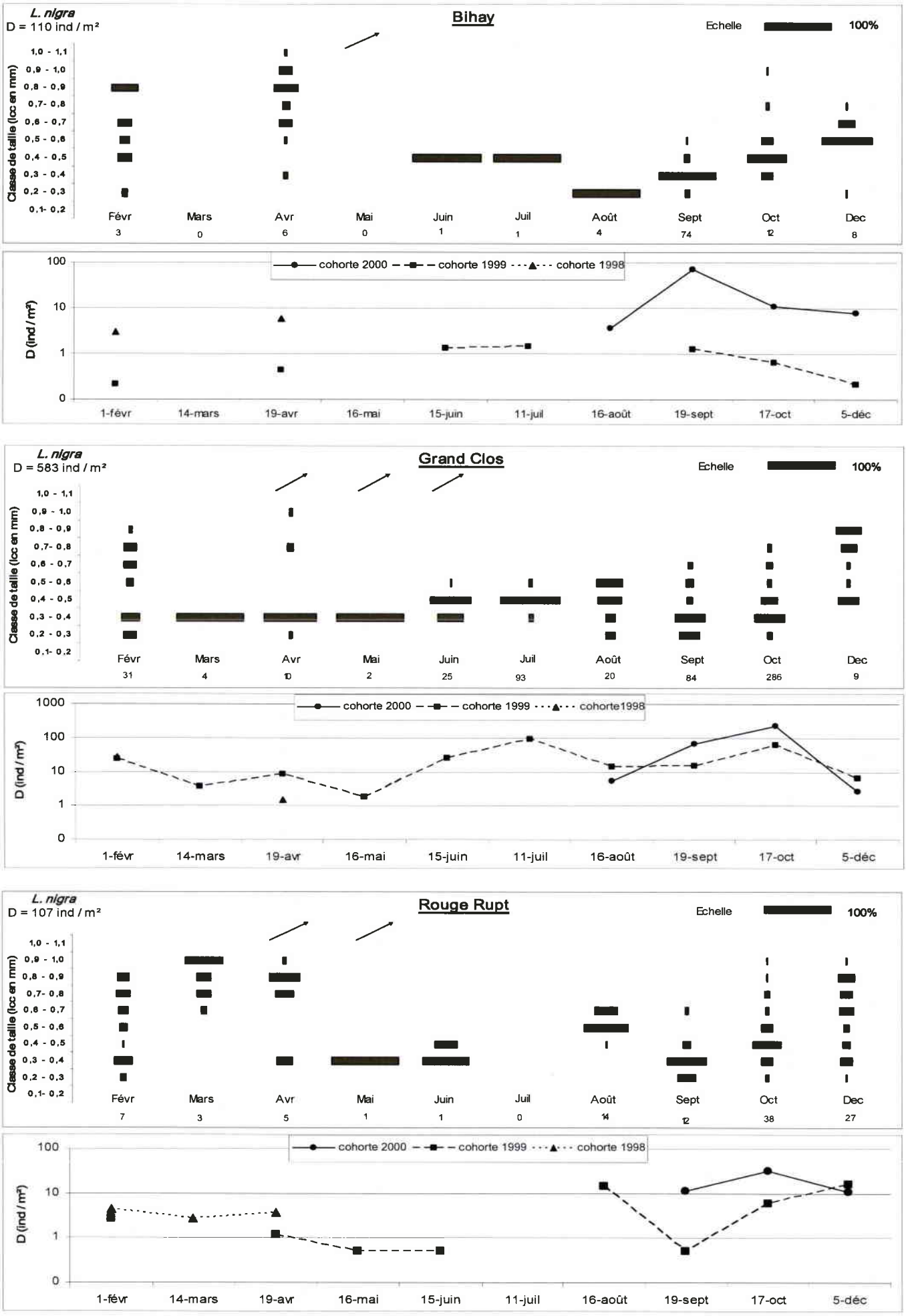


Figure 66a : Cycle de vie et évolution des densités de *L. nigra* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt.

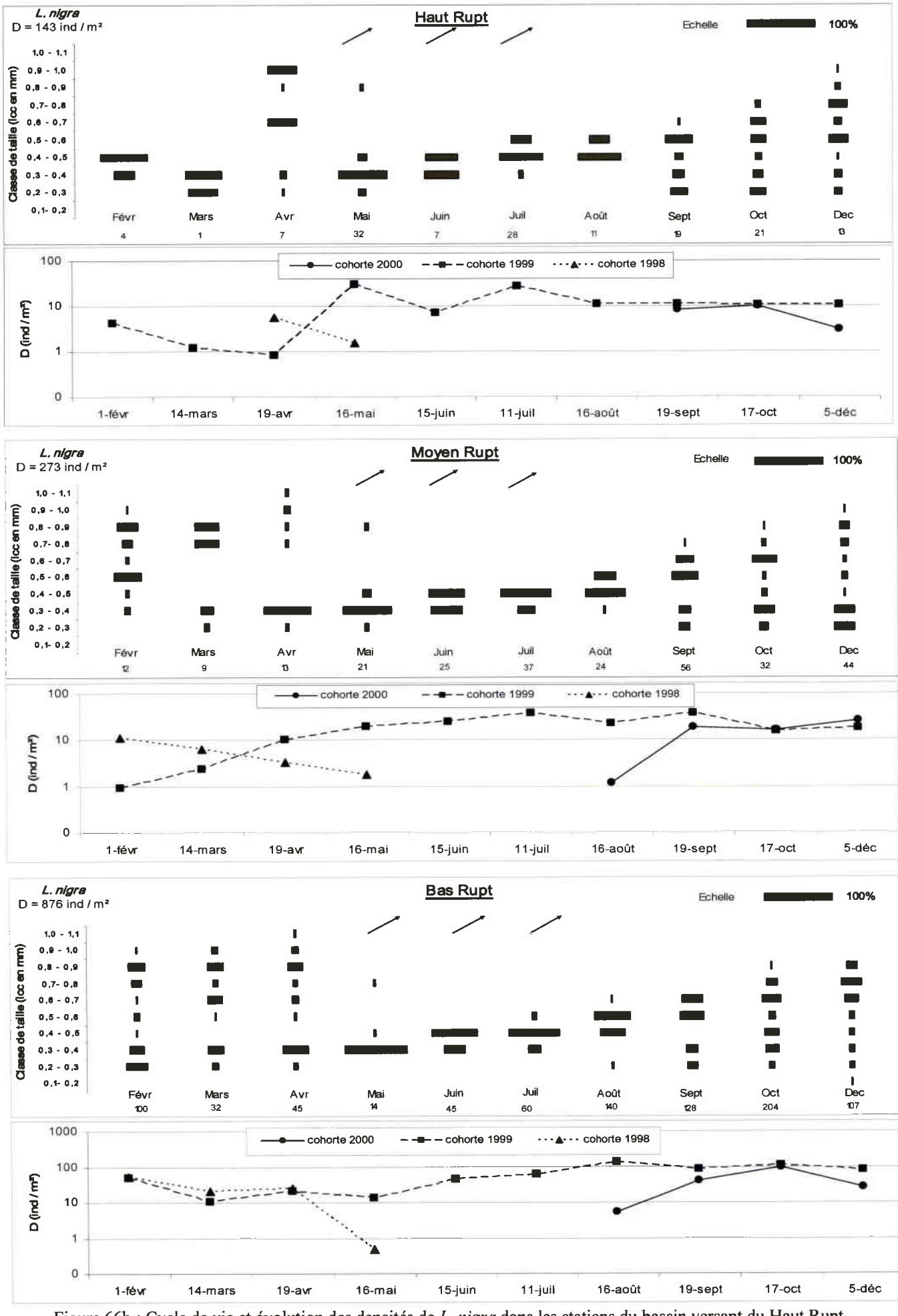


Figure 66b : Cycle de vie et évolution des densités de *L. nigra* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt.

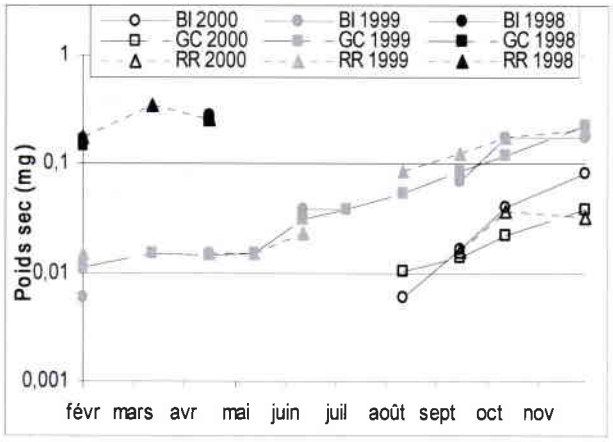


Figure 68a : Croissance pondérale des populations de *Leuctra nigra* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt

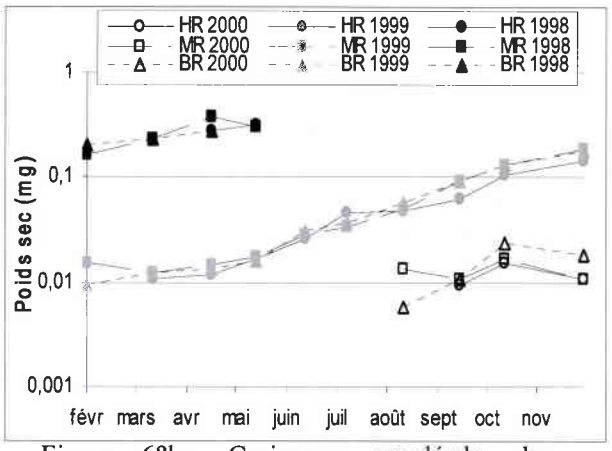


Figure 68b : Croissance pondérale des populations de *Leuctra nigra* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt

Le tableau 36 synthétise les valeurs des taux de croissance pondérale spécifiques K de l'espèce dans les différentes stations aux différentes périodes.

Tableau 36 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Leuctra nigra* dans les différentes stations aux différentes périodes de croissance. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, $p<0,05$).

K	BR	MR	HR	RR	GC	BI
période 1	0,36 (± 0,09) ^{a}	0,19 (± 0,19) ^{a}	0,09 (± 0,09) ^{a}	-	1,22 (± 0,41) ^{b}	2,38 (± 1,37) ^{b}
période 2	1,31 (± 0,23) ^{b}	1,29 (± 0,20) ^{b}	1,13 (± 0,27) ^{b}	1,66 (± 0,34) ^{b}	1,29 (± 0,46) ^{b}	0,95 (± 0,88) ^{b}
période 3	0,39 (± 0,09) ^{c}	0,49 (± 0,47) ^{c}	0,51 (± 0,06) ^{c}	0,44 (± 0,36) ^{c}	0,46 (± 0,39) ^{c}	0,62 (± 0,73) ^{c}

Remarque : Le taux de croissance est difficile à appréhender pour la période 1 car les individus conservent des très petites tailles et les fluctuations dans l'échantillonnage provoquent des biais importants. Aussi afin de conserver une régression significative, nous avons exclu certaines dates. Les biais sont d'autant plus importants que le nombre d'individus capturés est faible. Dans la station RR par exemple, aucune valeur n'a pu être déterminée pour la période 1. En outre pour la station BI, la valeur du taux de croissance même si elle a été évaluée reste peu indicative pour les trois périodes de part le faible nombre d'individus capturés. Ceci se traduit par l'intervalle de confiance très élevé du taux de croissance.

La croissance pondérale est relativement lente par rapport aux 2 espèces précédentes et s'effectue sur près de 20 mois. Globalement, on peut distinguer 3 périodes de croissance :

- La période 1 correspond à une croissance extrêmement faible des larvules qui s'étale d'août/septembre à avril/mai de l'année suivante.
- La période 2 s'étale d'avril/mai à septembre/octobre selon les stations. Elle est plus courte que la précédente mais à l'inverse, c'est pendant ces mois d'été que se fait la majorité de la croissance, traduite par un taux élevé dans toutes les stations.
- Le période 3 correspond à la fin de la croissance jusqu'à l'émergence. Durant cette période, la croissance observe un ralentissement durant la phase hivernale qui précède l'émergence printanière.

Les stations GC et BI affichent des valeurs du taux de croissance pour la période 1 très supérieures à celui des autres stations. En effet, la croissance semble se faire de façon très rapide dès les premiers mois suivant l'éclosion des larves dans ces deux stations uniquement. Néanmoins, des individus des premiers stades apparaissent également à la sortie de l'hiver en février comme dans les autres stations. Il semblerait donc qu'une partie de la population de *L. nigra* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt (exception faite de la station RR où la croissance n'est pas déterminable) réalise leur cycle en 1 an plutôt qu'en 2 ans comme dans les autres stations. Cette observation a déjà été réalisée sur *L. nigra* par Hildrew *et al.* (1980) où les auteurs ont remarqué également que dans certains cours d'eau, une partie de la population pouvait se distinguer en hiver par une croissance beaucoup plus forte entraînant une bimodalité dans la structure de la population.

Pour l'ensemble des 2 autres périodes de croissance, aucune différence significative entre les stations n'a été mise en évidence ce qui tend à montrer que la croissance pondérale de *Leuctra nigra* dans nos stations n'est pas modifiée par l'acidification.

iii. Production

La production de l'espèce dans chaque station ainsi que le rapport P/B sont donnés dans le tableau 37 :

	$P_{(mg/m^2/an)}$	P/B_{annuel}
BI	1,7	3,6
GC	8,8	3,3
RR	2,6	2,6
HR	2,8	3,3
MR	5,5	3,0
BR	23,2	3,1

Tableau 37 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *L.nigra* dans les 6 stations d'étude.

La production de l'espèce est très contrastée dans les deux stations les plus acides. Dans la station BR en effet, elle est la plus forte de toutes les stations alors qu'elle fait partie des plus faibles dans la station RR. Ainsi et bien que la production soit la plus faible dans la station BI la moins acide, l'acidification ne semble pas être à l'origine des variations de la production de *Leuctra nigra* dans les stations. Le rapport P/B est relativement peu différent entre les stations et assez faible ce qui traduit le cycle long et le faible turn over de l'espèce.

iv. Micro répartition

La distribution des densités relatives dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 38.

L'espèce présente une affinité manifeste pour les substrats de sédimentation situés en zone lentique. En effet, 88% (station BR) à 98% (station BI) des captures sont réalisées dans les substrats Sables et Litières. En conséquence, nous n'avons pas tenu compte des autres substrats pour le test des distributions entre stations.

Tableau 38 : Densités relatives de *L. nigra* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du X^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
BI	a	(0)	(0)	50	(2)	48	0,48
GC	a	(1)	(0)	40	(3)	55	0,46
RR	b	(1)	(1)	6	(1)	91	0,83
HR	c	(1)	(2)	15	(2)	80	0,66
MR	c	(2)	(3)	19	(2)	75	0,60
BR	c	(3)	(7)	20	(1)	68	0,51

Tableau 39 : Densités relatives des individus de *L. nigra* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
BI	p	a	a	0	0	62	3	35	0,51
GC	p	a	a	1	1	52	4	42	0,45
RR	p	b	a	0	3	13	1	83	0,70
HR	p	c	a	1	2	25	3	69	0,53
MR	p	c	a	2	3	31	2	62	0,48
BR	p	c	a	2	3	28	1	66	0,51
BI	m	a	b	0	0	21	0	79	0,67
GC	m	a	b	1	0	14	2	83	0,70
RR	m	b	b	1	1	0	1	98	0,95
HR	m	c	b	1	3	5	1	91	0,82
MR	m	b,c	b	2	2	3	1	92	0,84
BR	m	a	b	3	12	16	1	68	0,50
BI	g	a	b	0	0	25	0	75	0,62
GC	g	a	c	3	0	29	0	68	0,54
RR	g	b	a	1	0	5	0	94	0,89
HR	g	b	b	1	0	3	0	96	0,92
MR	g	b	b	1	4	7	0	88	0,78
BR	g	b	c	11	2	5	6	75	0,58

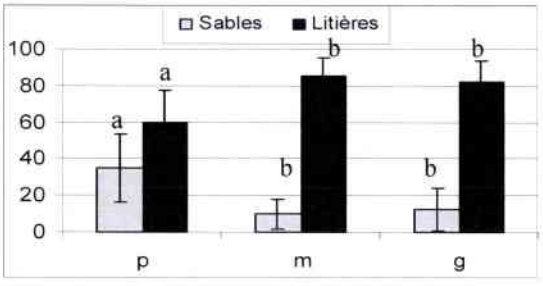


Figure 69 : Comparaison de la distribution de *L. nigra* dans les substrats Sables et Litières de l'ensemble des stations en fonction de la taille des individus. Des lettrines différentes indiquent des différences significatives entre les tailles pour un même substrat (Test ANOVA de Kruskal Wallis, test U de Mann Whitney $p<0,05$)

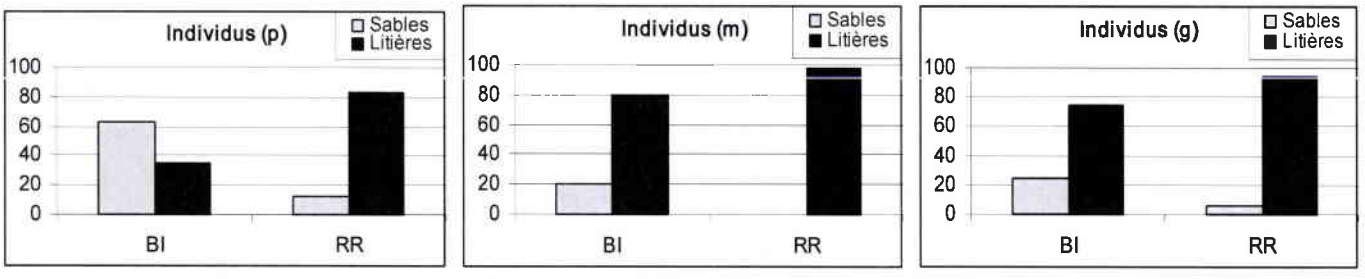


Figure 70 : Principales tendances observées de l'évolution des densités des individus par groupe de taille (p, m et g) en fonction des stations dans chaque bassin versant chez *L.nigra*

La distribution dans les deux substrats Sables et Litières n'est pas identique dans les stations. En effet, les stations du bassin versant du Rouge Rupt possèdent des distributions différentes de celles observéesdans le bassin versant du Haut Rupt. Bien que les distributions dans les stations BI et GC ne soient pas différentes statistiquement, il apparaît une diminution des densités dans les Sables au profit des Litières avec l'augmentation du niveau d'acidification des stations et surtout dans la station RR. Cependant, dans le bassin versant du Haut Rupt, aucune différence significative n'est mise en évidence. En outre, la tendance observée dans le bassin versant du Rouge Rupt s'inverse dans celui du Haut Rupt. L'indice de Simpson est le plus élevé pour la station acide RR et inversement le plus faible dans la station acide BR. Par conséquent, la distribution des densités dans les différents substrats ne semble pas modifiée par l'acidification.

Le tableau 39 permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station.

Du point de vue des tailles, les changements de distribution dans les substrats sont moins nets que pour les deux précédentes espèces car *L. nigra* est une espèce principalement inféodée à seulement 2 substrats. Cependant, il existe une différence nette entre les individus (p), toujours plus nombreux dans les Sables, et les individus (m) et (g), plus présents dans les Litières (figure 69). Par ailleurs, l'indice de Simpson est toujours plus élevé pour les individus (m) et (g) que chez les plus jeunes stades (p). L'espèce semble donc posséder une grande affinité notamment pour les Litières aux stades (m) et (g).

Une constance très élevée des distributions se retrouve dans les stations du bassin versant du Haut Rupt quelque soit la taille des individus. Dans le bassin versant du Rouge Rupt, les différences se font exclusivement entre RR et BI, cette dernière présentant alors des densités moindres dans les Litières et inversement supérieures dans les Sables (figure 70). Ainsi, la tendance observée au niveau global semble être confirmée dans le sens où l'acidification n'a pas d'effet remarquable sur la microrépartition de *L. nigra*.

v. Taille moyenne des adultes

La taille moyenne de l'aile antérieure des individus mâles et femelles capturés dans les différentes stations est présentée dans le tableau 40 suivant.

Tableau 40 : Moyenne (± E.T) de la longueur totale de l'aile antérieure droite des individus mâles et femelles de *L. nigra* capturés dans chaque station. Les différences sont reconnues significatives à $p<0,05$ (ANOVA et Test post hoc de Tuckey). Des lettrines différentes entre stations indiquent des tailles moyennes significativement différentes.

Mâle				Femelle			
Station	Longueur (mm)		n	Station	Longueur (mm)		n
BI ^{a,b,c}	5,7	± 0,22	7	BI ^{a,b}	7,4	± 0,71	4
GC ^{b}	5,3	± 0,25	21	GC ^{a}	6,8	± 0,36	12
RR ^{a,b,c}	5,7	± 0,29	9	RR ^{a,b}	7,0	± 0,38	9
HR ^{a,c}	5,8	± 0,41	20	HR ^{a,b}	7,1	± 0,42	28
MR ^{a}	5,9	± 0,33	80	MR ^{b}	7,3	± 0,37	68
BR ^{c}	5,7	± 0,33	43	BR ^{a}	6,9	± 0,41	61
ANOVA (p<0,01)				ANOVA (p<0,01)			

Les tailles moyennes des adultes mâles et femelles de *L. nigra* ne sont pas équivalentes dans toutes les stations. Cependant, les individus des stations non acides et des plus acides dans chaque bassin versant et pour chaque sexe possèdent des tailles moyennes homogènes. Ainsi, aucune relation n'est établie entre les différences observées et les niveaux d'acidification pour *Leuctra nigra*.

***Siphonoperla torrentium* (Pictet, 1842)**

C'est une espèce également acido-indifférente d'après notre étude. Elle est très bien représentée dans toutes nos stations.

i. Cycle biologique, évolution numérique

Les cycles biologiques et l'évolution des densités pondérées sont présentés figures 71a et 71b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

Le cycle biologique a déjà été étudié notamment par Elliott (1967), Céréghino (1997) et Smith *et al.* (2000). Les auteurs décrivent un cycle univoltin classique. Les jeunes larves sont capturées à partir du mois d'août dans toutes les stations sauf la station MR où les premières captures s'effectuent en septembre. Le recrutement est très rapide et dès le mois de septembre, les densités maximales sont atteintes dans les stations non acides. Le recrutement se poursuit jusqu'en octobre pour les autres stations qui comptent aussi des densités totales plus importantes. Le cycle dure presque une année et les larves matures émergent au printemps et à l'été de l'année suivante de mai à juillet dans toutes les stations. A la faveur d'une densité importante dans la station RR, on peut alors trouver dans cette station quelques individus adultes volant encore au mois d'août. La période d'émergence correspond à la forte diminution des densités dans toutes les stations à l'exception des stations non acides BI et HR qui présentent des densités très fluctuantes. En effet, les captures sont plus irrégulières dans les stations non acides et donc les densités très variables.

Mis à part l'irrégularité des captures communes aux deux stations non acides, l'acidification ne semble pas avoir d'effet remarquable sur le cycle de vie de *Siphonoperla torrentium* dans nos stations.

ii. Allométrie, croissance pondérale

La relation allométrique (poids/taille) de *Siphonoperla torrentium* permettant de déterminer la croissance pondérale est représentée par la figure 72 :

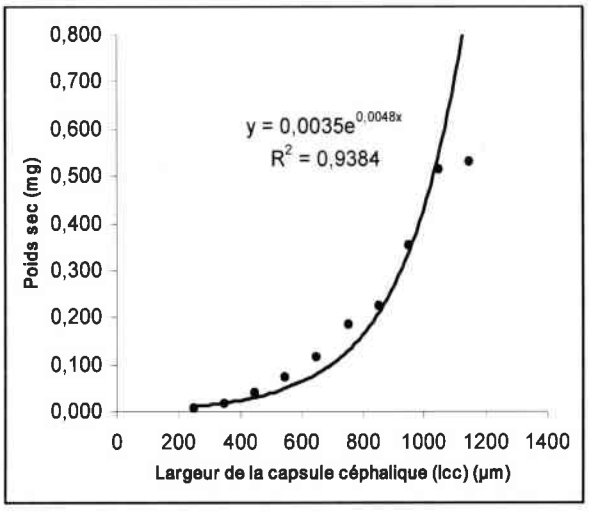


Figure 72 : Relation allométrique pour *S. torrentium* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique.

La relation allométrique se définit donc selon l'équation suivante :

$$\text{Poids sec (mg)} = 0{,}0035\ e^{0{,}0048 \times \text{lcc}\ (\mu m)}$$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figures 73a et 73b respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt.

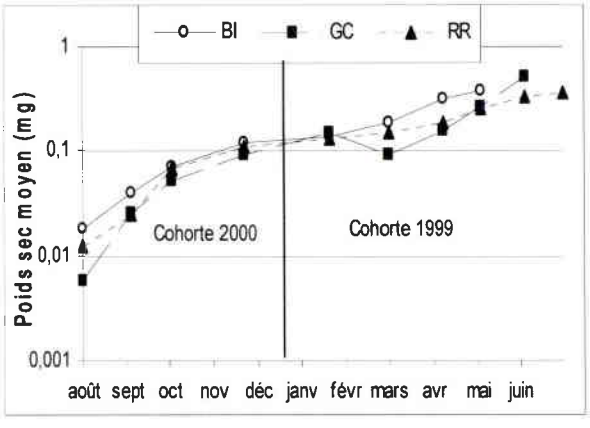


Figure 73a : Croissance pondérale des populations de *S. torrentium* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt

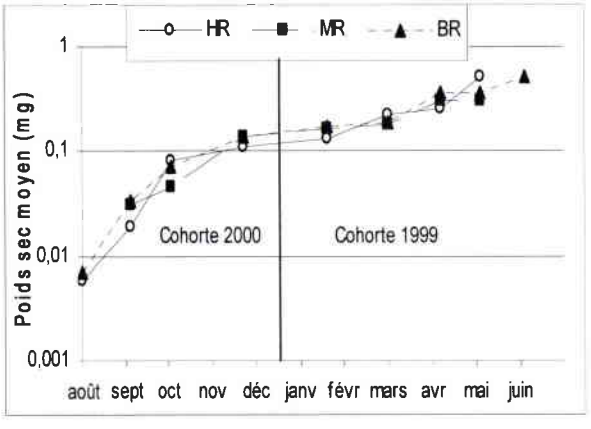
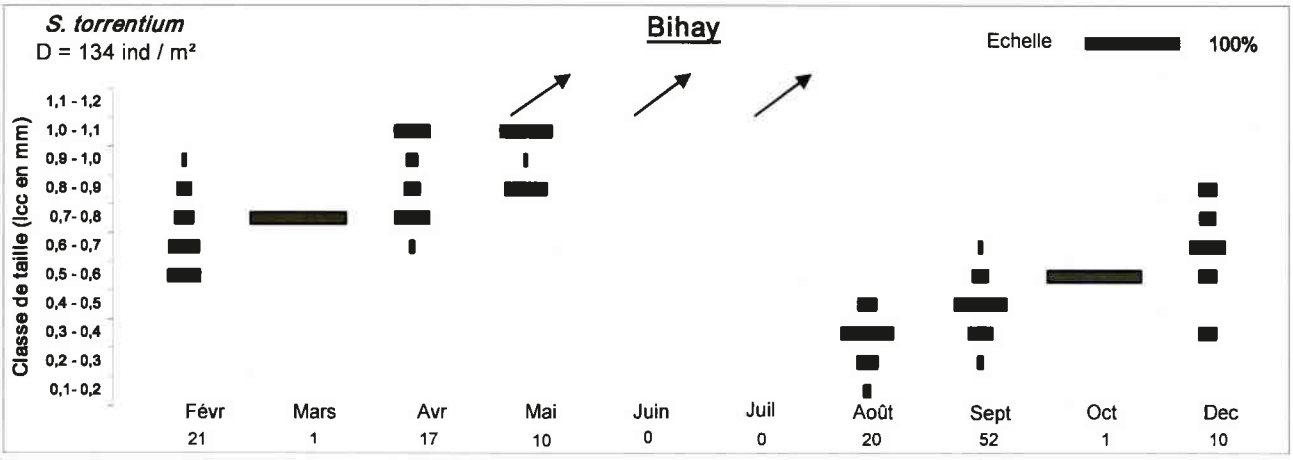


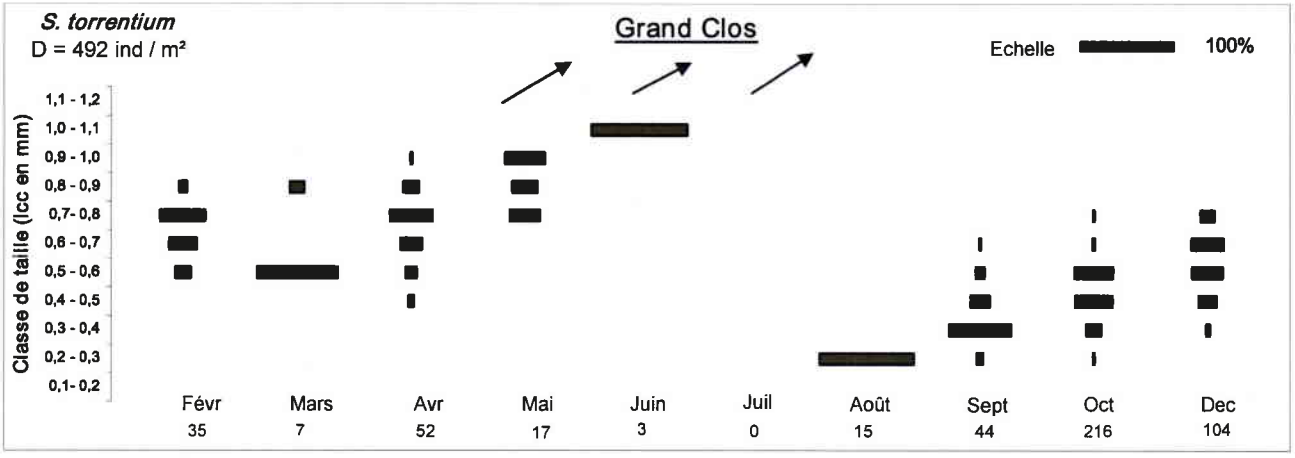
Figure 73b : Croissance pondérale des populations de *S. torrentium* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt

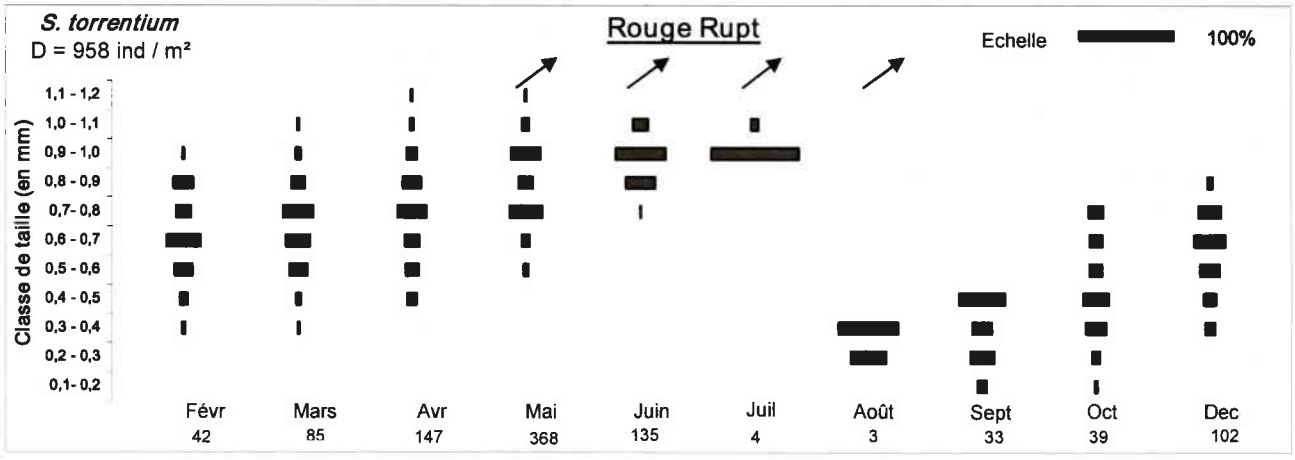
Le tableau 41 synthétise les valeurs des taux de croissance pondérale spécifiques K de l'espèce dans les différentes stations aux différentes périodes.

Tableau 41 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Siphonoperla torrentium* dans les différentes stations aux différentes périodes de croissance. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, $p<0{,}05$).

K	BR	MR	HR	RR	GC	BI
période 1	2,64 (±2,44) ^{a}	1,95 (± 2,86) ^{a}	2,73 (± 2,97) ^{a}	2,04 (± 1,52) ^{a}	2,43 (± 2,36) ^{a}	1,70 (± 1,04) ^{a}
période 2	0,86 (± 0,46) ^{b}	0,54 (± 0,36) ^{b}	0,89 (± 0,60) ^{b}	0,69 (± 0,18) ^{b}	0,80 (± 0,58) ^{b}	1,05 (± 0,50) ^{b}







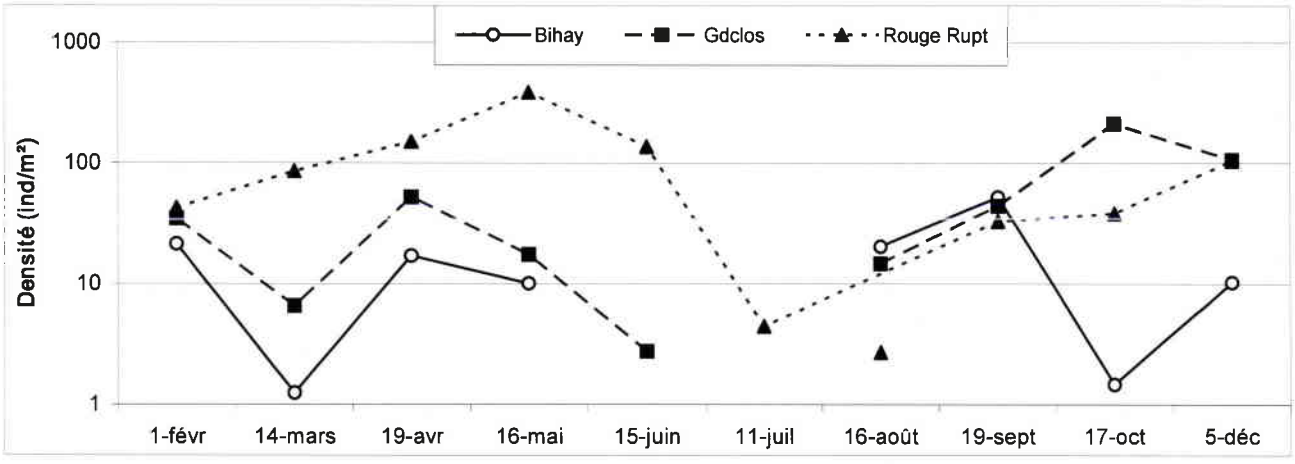
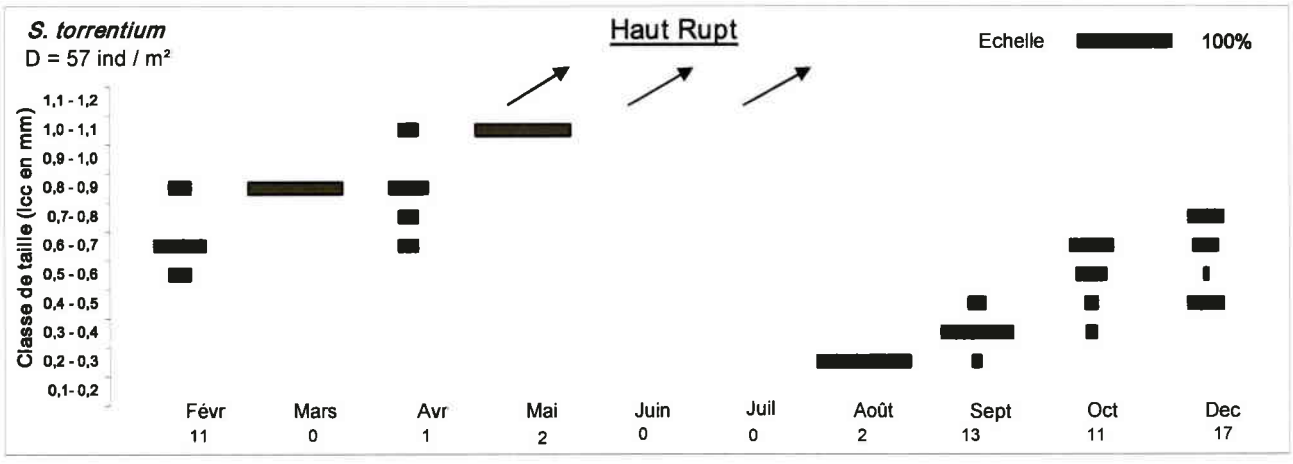
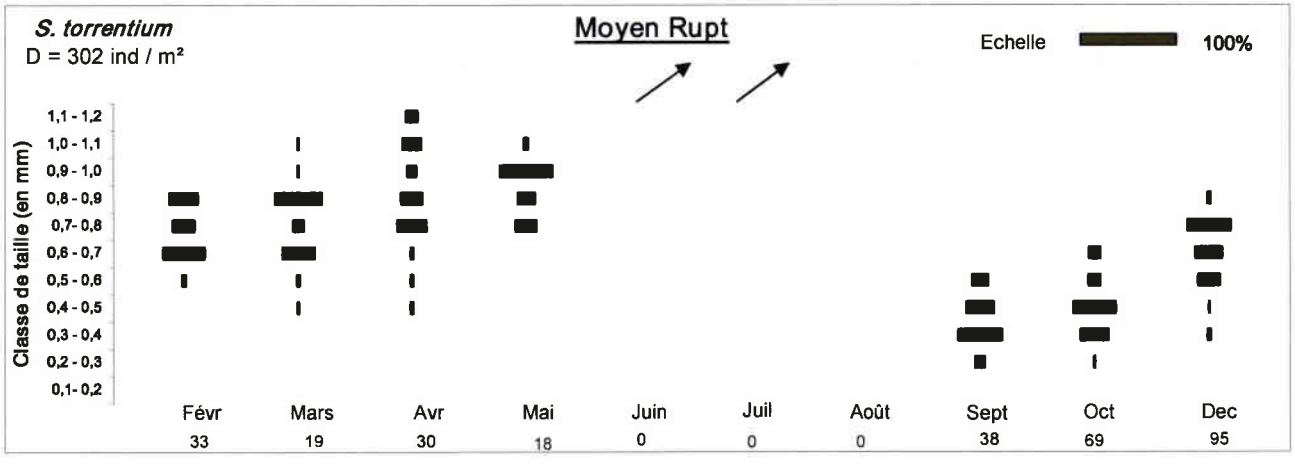
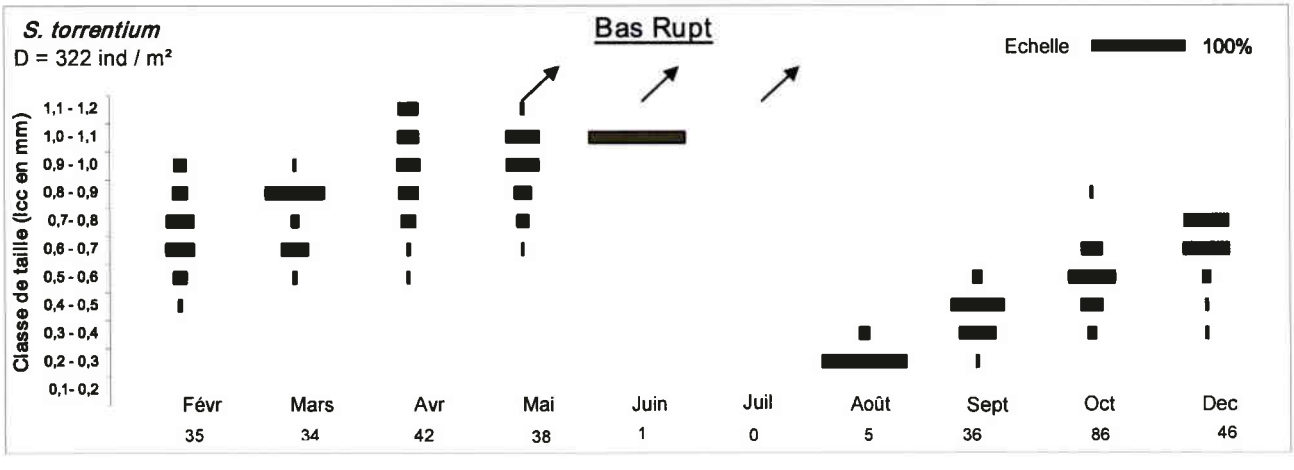


Figure 71a : Cycle de vie et évolution des densités de *S. torrentium* dans les stations du bassin du Rouge Rupt.







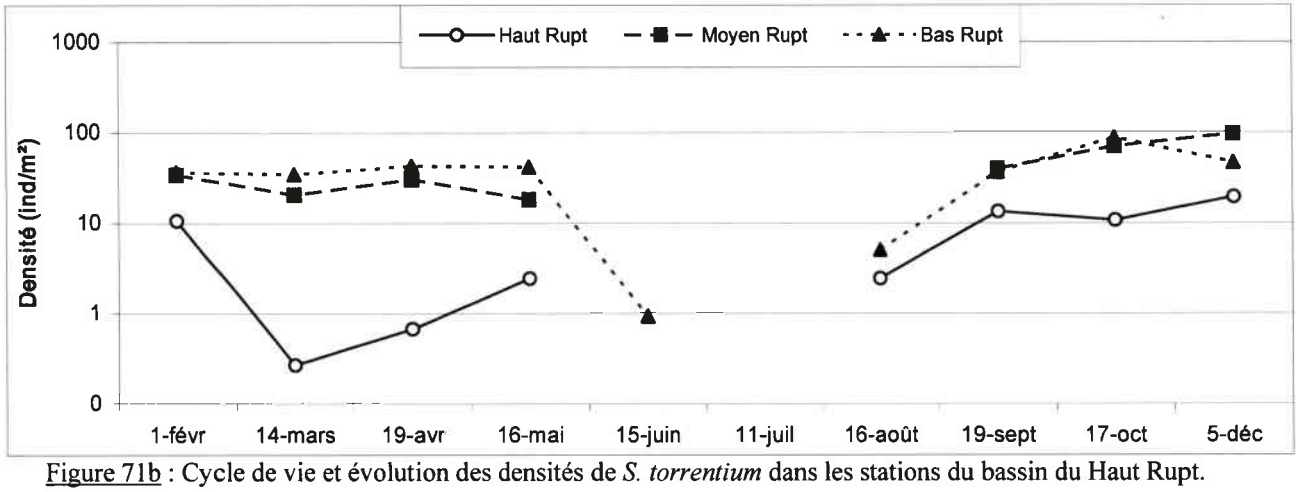


Figure 71b : Cycle de vie et évolution des densités de *S. torrentium* dans les stations du bassin du Haut Rupt.

La croissance pondérale de *Siphonoperla torrentium* dans les stations s'effectue au cours de deux périodes différentiables :

- La période 1 est très courte et correspond à la durée du recrutement qui s'étale de la naissance des larves en août/septembre à la fin de l'automne en octobre/décembre. La croissance des larvules est alors forte mais pendant un laps de temps très court ce qui engendre des intervalles de confiance assez élevés dans la plupart des stations.
- La période 2 correspond à une phase de croissance plus faible et continue jusqu'à l'émergence.

Pour chaque période, aucune différence significative entre les taux de croissance des différentes stations n'est décelable. L'acidification ne semble pas avoir d'effet sur la croissance pondérale de *Siphonoperla torrentium.*

iii. Production

La production de l'espèce dans chaque station ainsi que le rapport P/B sont donnés dans le tableau 42 :

	P $_{(mg/m^2/an)}$	P/B $_{annuel}$
BI	7,3	4,5
GC	22,5	5,3
RR	104,0	5,1
HR	3,3	5,6
MR	24,6	6,1
BR	22,7	4,1

Tableau 42 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *S. torrentium* dans les 6 stations d'étude.

La production est la plus faible dans les deux stations non acides BI et HR. La production est fortement corrélée positivement avec l'augmentation des conditions d'acidification dans le bassin versant du Rouge Rupt. Cependant, dans le bassin versant du Haut Rupt, la station BR conserve une faible production par rapport à la station RR, mai peu différente de celle de MR. Le rapport P/B est peu variable entre les stations et proche de 5 ce qui est conforme à la durée du cycle de vie de cette espèce.

iv. Micro répartition

La distribution des densités relatives dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 43.

L'espèce semble globalement délaisser le substrat Bryophytes au profit des autres substrats en particulier les Sables et les Litières où on retrouve près des ¾ des captures.

La distribution des densités dans les substrats diffère entre les stations. Ces variations sont majoritairement dues aux variations entre les densités dans les Sables et les Litières mais

Tableau 43 : Densités relatives de *S. torrentium* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du X^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
BI	a,d	5	14	51	(4)	26	0,35
GC	a	4	15	64	(2)	16	0,45
RR	b	10	14	24	(12)	41	0,26
HR	b	7	17	21	(2)	52	0,35
MR	c,d	8	18	42	(3)	28	0,29
BR	c,b	6	26	32	(1)	35	0,29

Tableau 44 : Densités relatives des individus de *S. torrentium* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
BI	p	a	a	0	8	88	0	4	0,78
GC	p	a	a	0	7	83	1	9	0,69
RR	p	b	a	1	21	60	1	17	0,43
HR	p	c	a	9	11	51	0	29	0,36
MR	p	b	a	5	21	59	1	14	0,41
BR	p	b	a	1	36	46	0	16	0,36
BI	m	a	b	7	24	27	9	33	0,24
GC	m	b	b	5	19	54	1	21	0,37
RR	m	a	b	9	15	23	11	43	0,27
HR	m	c	b	6	19	8	4	64	0,45
MR	m	a	b	11	18	33	1	37	0,28
BR	m	a	b	8	25	30	1	36	0,28
BI	g	a	c	14	14	5	5	64	0,44
GC	g	b	c	18	27	31	8	16	0,23
RR	g	c	c	16	6	11	19	48	0,30
HR	g	d	c	0	29	0	0	71	0,59
MR	g	e	c	6	12	29	15	38	0,26
BR	g	f	b	6	21	22	1	50	0,34

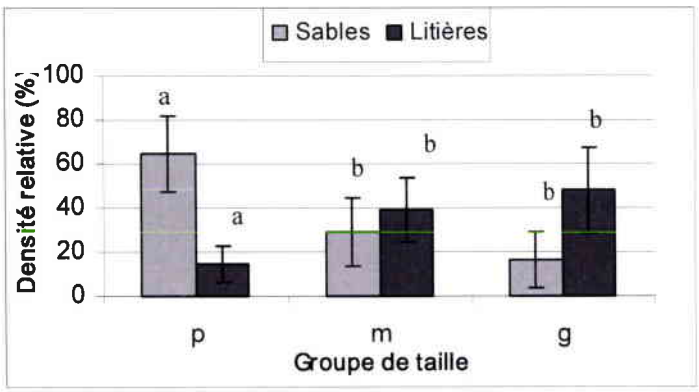


Figure 74 : Comparaison de la distribution de *S. torrentium* dans les substrats Sables et Litières de l'ensemble des stations en fonction de la taille des individus. Des lettrines différentes indiquent des différences significatives entre les tailles pour un même substrat (Test ANOVA de Kruskal Wallis, test U de Mann Whitney $p<0,05$).

qui semblent se faire indépendamment du gradient d'acidification. En effet, la distribution dans la station HR non acide n'est pas significativement différente de celle des stations les plus acides BR et RR. La distribution des densités de *Siphonoperla torrentium* ne semble donc pas être modifiée par le gradient d'acidification dans nos stations. Toutefois, il est à noter que les populations des stations acides possèdent les valeurs des indices de concentrations de Simpson les plus faibles.

Le tableau 44 permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station

La distribution des densités dans les substrats varie de façon significative avec la taille des individus. Ainsi, il apparaît une diminution systématique des densités dans les Sables avec l'augmentation de la taille des individus et en contre partie une augmentation dans les Litières. La tendance est significative entre les individus (p) et les plus âgés (m,g) (figure 74). Toutefois, les individus (g) possèdent le plus souvent un indice de concentration plus faible que les individus (p) ce qui semble mettre en évidence une prépondérance des jeunes stades dans le substrat Sables notamment.

La comparaison des distributions entre stations pour chaque groupe de taille n'apporte aucune information supplémentaire par rapport à la tendance globale observée. Il n'apparaît aucun effet net de l'acidification, les différences entre les tailles étant bien plus remarquables.

v. Taille moyenne des adultes

La taille moyenne de l'aile antérieure des individus mâles et femelles capturés dans les différentes stations est présentée dans le tableau 45 suivant.

Tableau 45 : Moyenne (± E.T) de la longueur totale de l'aile antérieure droite des individus mâles et femelles de *S. torrentium* capturés dans chaque station. Les différences sont reconnues significatives à $p<0,05$ (ANOVA et Test post hoc de Tuckey). Des lettrines différentes entre stations indiquent des tailles moyennes significativement différentes.

Mâle				Femelle			
Station	Longueur (mm)		n	Station	Longueur (mm)		n
BI [a]	5,9	0,29	61	BI [a]	7,0	0,32	40
GC [a]	6,0	0,33	38	GC [a]	6,9	0,35	31
RR [b]	5,7	0,27	190	RR [b]	6,7	0,38	202
HR [a]	6,0	0,22	32	HR [a]	7,1	0,28	45
MR [a]	6,0	0,24	75	MR [a]	7,0	0,31	128
BR [a]	6,0	0,21	38	BR [a]	7,0	0,32	67
ANOVA (p<0,01)				ANOVA (p<0,01)			

La taille moyenne des individus mâles et femelles est très homogène dans toutes les stations à l'exception de la station acidifiée RR où elle est significativement plus faible pour les deux sexes. Le niveau d'acidification des stations ne semble donc pas avoir un effet direct sur la taille des individus mâles et femelles de *S. torrentium*.

La station RR qui possède les individus les plus petits, présente de loin l'effectif le plus important. Aussi, une corrélation linéaire négative entre la taille moyenne des individus femelles et les densités dans les stations apparaît hautement significative (figure 75).

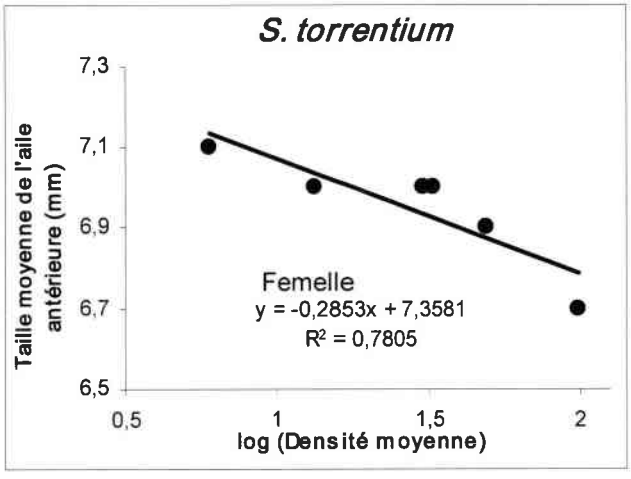


Figure 75: Corrélation entre la taille moyenne des adultes femelles de *S. torrentium* et les densités larvaires dans les stations correspondantes.

Toutefois, la forte abondance de l'espèce associée à une très forte production dans la station RR pourrait entraîner des phénomènes de compétition intraspécifique important qui, si ils ne semblent pas influencer le taux de croissance pondérale, pourraient se traduire par une taille finale des individus plus faible.

V.1.3.2 Trichoptères

Odontocerum albicorne (Scopoli, 1763)

C'est une espèce également acido-indifférente d'après notre étude. Elle est très bien représentée dans toutes nos stations.

i. Cycle biologique, évolution numérique

Les cycles biologiques ainsi que l'évolution des densités pondérées sont présentés figures 76a et 76b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

Le cycle de vie a notamment été appréhendé par Elliott (1982) qui met en évidence une génération annuelle dans certaines rivières des îles britanniques. Toutefois, il fait remarquer que Dittmar (1955) relate une durée de cycle de vie de 3 ans en Allemagne. Sangpradub *et al.* (1999) reconnaissent également une très grande variabilité dans le cycle de vie de cette espèce.

Dans toutes les stations, l'espèce est semivoltine et présente un cycle de vie de près de 3 ans conformément à l'observation de Dittmar (1955). On retrouve des larves toute l'année et à des stades très différents. Le recrutement s'effectue à la fin de l'été entre les mois d'août

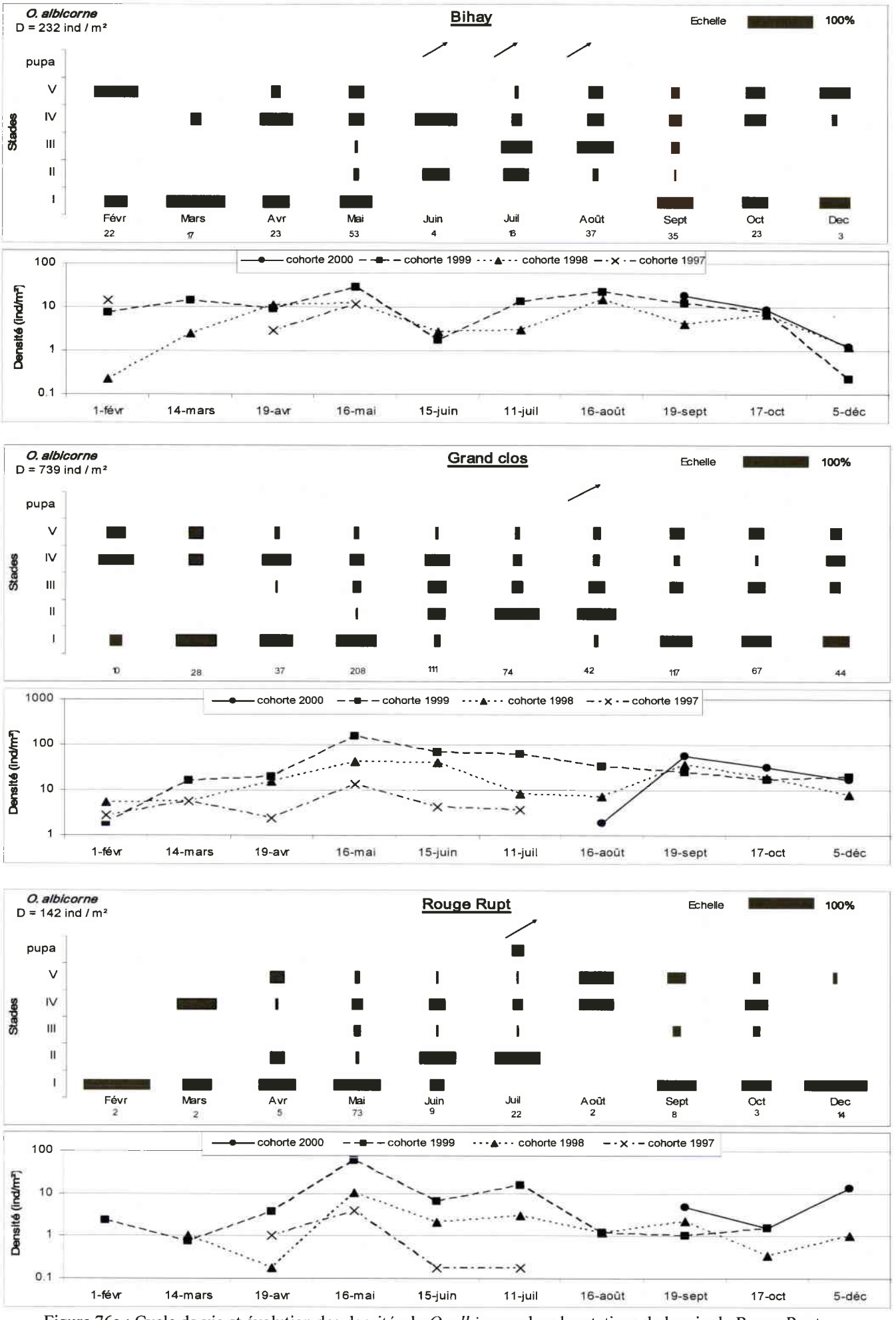


Figure 76a : Cycle de vie et évolution des densités de *O. albicorne* dans les stations du bassin du Rouge Rupt.

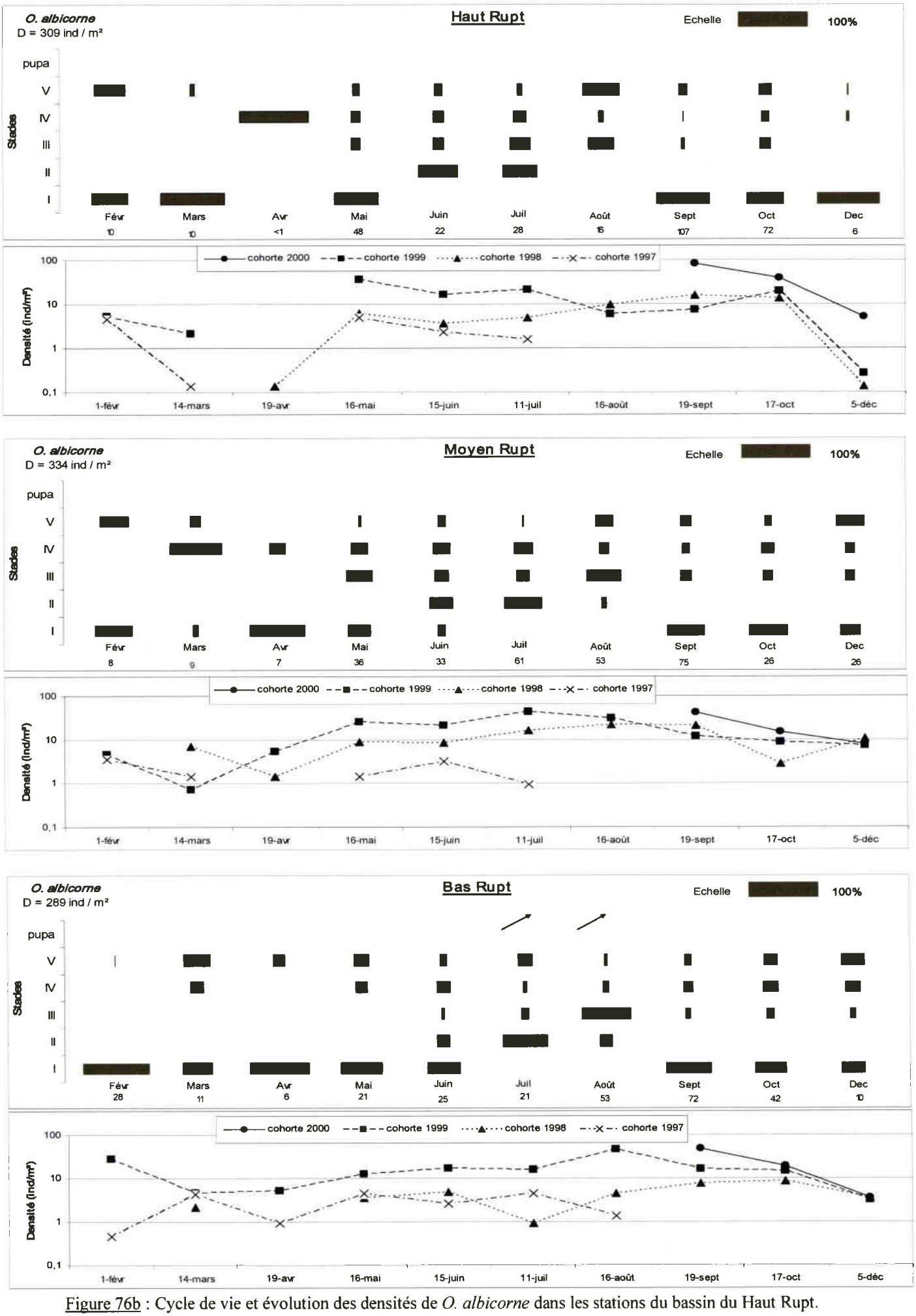


Figure 76b : Cycle de vie et évolution des densités de *O. albicorne* dans les stations du bassin du Haut Rupt.

et de septembre si bien que dès la campagne de septembre, les densités sont maximales dans la plupart des stations. Les larves passent leur premier hiver au stade 1 et ne grandissent pas avant le mois de juin de l'année suivante sauf pour la station RR où les stades 2 apparaissent dès le mois d'avril. A l'inverse du premier stade, les individus demeurent au stade II pendant une durée très courte mais variable selon les stations. En effet, elle dure de 2 mois dans la station HR à 5 mois dans la station BI si bien que le stade II n'apparaît que d'avril à septembre au maximum. Le plus souvent, on les trouve de juin à août ce qui correspond à la période où les stades I sont absents. Les individus atteignent donc rapidement les stades III voir IV avant leur deuxième hiver. Au cours de l'année suivante, l'essentiel des larves se trouve au stade IV et atteignent le stade V à l'automne. Les larves passent leur troisième hiver au stade V et l'émergence s'effectue au cours de l'été de l'année suivante.

Aucun changement particulier n'est décelable en ce qui concerne l'effet de l'acidification sur les modalités du cycle de vie de *Odontocerum albicorne* dans nos stations.

ii. Allométrie, croissance pondérale

La relation allométrique (poids/taille) de *Odontocerum albicorne* permettant de déterminer la croissance pondérale est représentée par la figure 77 :

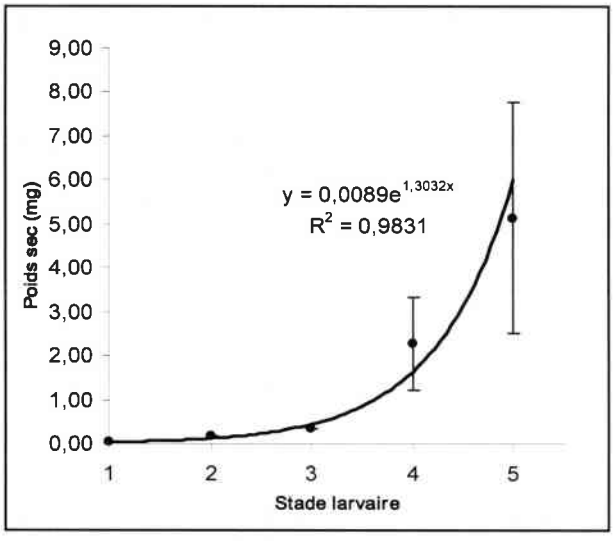


Figure 77 : Relation allométrique pour *O. albicorne* établie à partir des stades larvaires

La relation allométrique se définit donc selon l'équation suivante :

$$\text{Poids sec (mg)} = 0{,}0089\ e^{1{,}3032 \times \text{stade}}$$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figures 78a et 78b respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt.

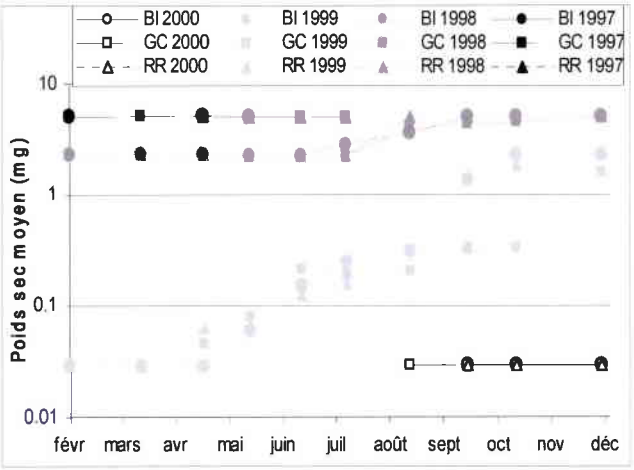


Figure 78a : Croissance pondérale des populations de *O. albicorne* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt

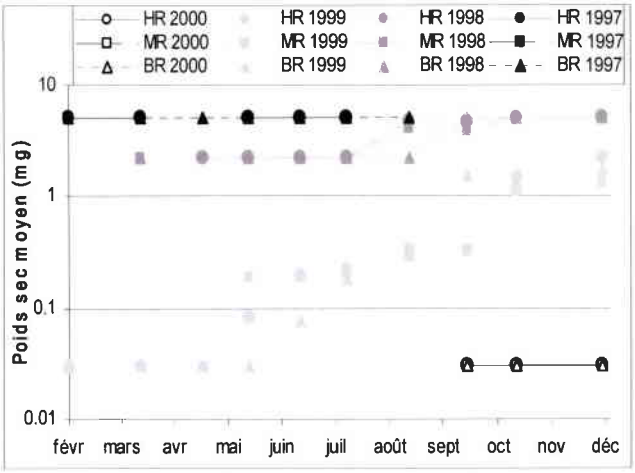


Figure 78b : Croissance pondérale des populations de *O. albicorne* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt

Le tableau 46 synthétise les valeurs des taux de croissance pondérale spécifiques K de l'espèce dans les différentes stations aux différentes périodes.

Tableau 46 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Odontocerum albicorne* dans les différentes stations aux différentes périodes de croissance. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, $p<0,05$).

K	BR	MR	HR	RR	GC	BI
période 1	1,48 (± 0,78) [a]	1,18 (± 0,46) [a]	1,55 (± 0,33) [a]	1,64 (± 0,57) [a]	1,30 (± 0,27) [a]	2,33 (± 0,43) [a]
période 2	-	0,75 (± 1,05) [b]	-	-	0,50 (± 0,49) [b]	0,83 (± 0,25) [b]

La croissance pondérale de *Odontocerum albicorne* peut être séparée en deux périodes :

➢ La période 1 correspond à la phase de croissance la plus longue où les individus passent du stade I au stade IV de façon continue au cours de la deuxième année. Bien que les taux de croissance soient relativement variables et notamment assez élevés dans la station la moins acide BI, ils ne sont pas considérés comme significativement différents.

➢ La période 2 correspond au passage du stade IV au stade V se faisant au cours de la troisième année. La durée de croissance de la période 2 est assez variable. Elle se fait en moins de un mois dans les stations BR, HR et RR, ce qui ne permet pas de calculer un taux de croissance avec l'intervalle de confiance. En revanche, elle s'étale sur plusieurs mois (5 mois au maximum dans la station GC) pour les autres stations. Pour la période 2, les taux de croissance ne sont alors pas significativement différents entre les stations MR, GC et BI. Toutefois, la croissance est plus rapide dans les stations BR, HR et RR.

La croissance pondérale de *Odontocerum albicorne* ne semble cependant pas être modifiée en rapport avec le niveau d'acidification.

iii. Production :

La production de l'espèce dans chaque station ainsi que le rapport P/B sont donnés dans le tableau 47 :

	P (mg/m²/an)	P/B annuel
BI	45,4	1,2
GC	111,7	1,3
RR	14,0	1,4
HR	35,0	1,0
MR	58,5	1,3
BR	37,5	1,2

Tableau 47 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *O.albicorne* dans les 6 stations d'étude.

La production de l'espèce est peu variable dans les stations du bassin versant du Haut Rupt à l'inverse du bassin versant du Rouge Rupt où les deux stations acidifiées GC et RR présentent des productions très différentes. La production de l'espèce ne présente pas de modifications en rapport avec le gradient d'acidification des stations. Le rapport P/B est très proche dans toutes les stations et très nettement inférieur à 5 ce qui traduit la longueur du cycle de vie d'*Odontocerum albicorne* et son faible turn over.

iv. Micro répartition

La distribution des densités relatives dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 48.

L'espèce semble délaisser le substrat Bryophytes et dans une moindre mesure les Blocs pour coloniser les Galets/graviers, les Litières et surtout les Sables. Les densités dans les Bryophytes étant relativement faibles, elles n'ont pas été prises en compte pour l'analyse de la distribution.

Les distributions des densités dans les substrats ne sont pas identiques dans les différentes stations. Mais les différences s'établissent plutôt entre les bassins versants où les stations du bassin versant du Haut Rupt possèdent des densités bien moindres dans les Litières. Pour chaque bassin versant pris séparément, la distribution des densités est très proche dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt même si une différence apparaît entre la station BI et RR, principalement due à la différence dans les Galets/graviers. La distribution des densités dans les stations du bassin versant du Haut Rupt en revanche est très homogène. Ainsi, l'acidification n'affecte pas d'un point de vue global la microrépartition de *Odontocerum albicorne*.

Le tableau 49 permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station

Tableau 48 : Densités relatives de *O. albicorne* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du X^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
Bl	a	3	18	35	(2)	41	0,32
GC	a,b	7	15	40	(2)	36	0,31
RR	b	8	5	33	(12)	42	0,30
HR	c	6	28	44	(3)	19	0,31
MR	c	4	21	61	(1)	13	0,43
BR	c	5	31	54	(3)	7	0,39

Tableau 49 : Densités relatives des individus de *O. albicorne* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
Bl	p	a	a	4	33	36	7	21	0,28
GC	p	b	a	17	29	27	6	21	0,22
RR	p	c	a	16	8	25	33	18	0,23
HR	p	d	a	10	53	29	4	4	0,37
MR	p	e	a	3	34	55	4	4	0,42
BR	p	d,e	a	8	41	39	8	5	0,33
Bl	m	a	b	1	13	34	0	52	0,40
GC	m	b	b	4	14	49	1	33	0,36
RR	m	c	b	5	0	54	3	38	0,43
HR	m	d	b	5	13	70	2	9	0,52
MR	m	d	b	5	20	61	0	14	0,43
BR	m	e	a	3	37	51	0	9	0,40
Bl	g	a	b	4	12	35	1	47	0,36
GC	g	a	b	3	7	41	1	48	0,40
RR	g	b	c	2	7	24	0	67	0,50
HR	g	a	c	3	11	43	1	41	0,36
MR	g	c	b	3	14	68	0	15	0,50
BR	g	c	b	4	17	70	1	8	0,52

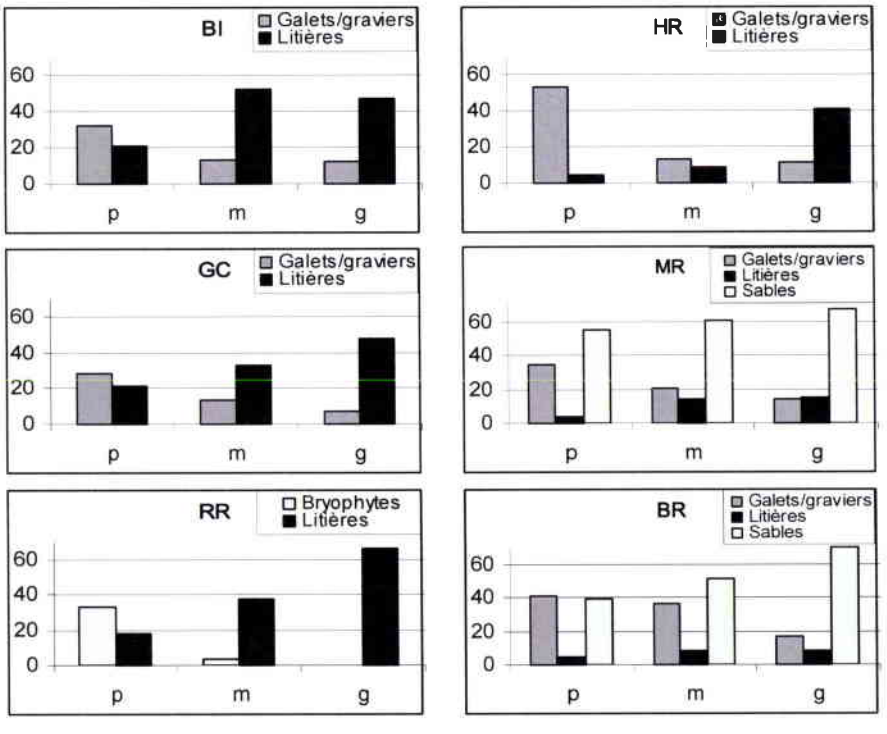


Figure 79 : Principales tendances observées de l'évolution des densités des individus en fonction du groupe de taille (p, m et g) dans chacune des stations chez *O. albicorne*.

Au niveau des tailles, la diminution des densités dans les Galets/graviers est quasi systématique (sauf RR) avec l'augmentation de la taille des individus (figure 79). Ceux appartenant au groupe (g) sont alors significativement plus nombreux dans les substrats lentiques tels les Litières dans les stations BI, GC RR et HR et les Sables dans MR et BR. Les individus (p) sont aussi mieux répartis dans les substrats que les individus plus âgés ce qui est mis en évidence par un indice de concentration moins élevé chez les individus (p) dans chaque station. Même si les distributions sont différentes dans les stations les plus acides vis à vis des stations non acides, aucune tendance commune aux deux bassins versants n'apparaît sur la répartition de *O. albicorne* dans les différents substrats. L'indice de Simpson, en revanche, sans tenir compte du type de substrat, présente une diminution sensible avec l'augmentation des conditions acides chez les individus (g) dans les deux bassins versants impliquant une prépondérance accrue dans certains substrats des individus âgés des populations dans les stations acides.

***Drusus annulatus* (Stephens, 1837)**

C'est une espèce également acido-indifférente d'après notre étude. Elle est assez peu représentée dans nos stations mais des densités importantes sont observées dans la station acide BR.

i. Cycle biologique, évolution numérique

Les cycles biologiques et l'évolution des densités pondérées sont présentés figures 80a et 80b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

Le cycle de vie de *Drusus annulatus* a notamment été étudié par Sangpradub *et al.* (1999).

L'espèce est univoltine dans nos stations. Pourtant, le recrutement semble se faire de manière particulière. En effet, dans toutes les stations et surtout dans la station BR, le recrutement s'effectue en deux fois. Une première fois au mois de juillet où une petite partie des larves de stade I sont capturées et une deuxième fois au mois de septembre et octobre où la plus grosse partie du recrutement s'effectue. Ce phénomène peut sans doute s'expliquer par la période d'émergence très longue de l'espèce qui dure de mai à septembre. Les premiers adultes, se reproduisant au printemps, pourraient alors engendrer la génération de juillet alors que les adultes de la fin de l'été, la génération de septembre et octobre. En effet, d'après le cycle de vie dans la station BR qui est basé sur le plus grand nombre d'individus, on s'aperçoit que les individus nés en juillet grandissent vite à la faveur de la période estivale et se trouvent au stade V en nombre réduit au début de l'hiver. Sangpradup *et al.* (1999) font remarquer alors que la présence très étalée des larves de stade I traduit certainement des variations dans la période d'éclosion des larves. Les densités dans les autres stations étant beaucoup plus faibles, seuls les premiers stades de la génération de juillet apparaissent.

L'évolution des densités au cours du temps traduit une certaine irrégularité dans les captures et une différence marquée entre le mois de décembre et le mois de février suivant qui présente des densités nettement plus fortes dans la plupart des stations. Il convient alors de se rappeler que ce sont des cohortes différentes (2000 et 1999).

Bien que seules les densités dans la station BR permettent d'établir le cycle de vie de façon assez précise et que les densités dans les autres stations n'autorisent pas des comparaisons, il semble que le cycle de vie ne présente pas de différences fondamentales selon les niveaux d'acidification dans nos stations.

ii. Allométrie, croissance pondérale

Les individus de stade V présentent des tailles très différentes. Aussi afin de prendre en compte cette variabilité dans le calcul de la relation allométrique, nous avons choisi de peser les individus de stade V présentant les tailles les plus extrêmes. L'écart-type du poids sec des larves de stade V est donc très important. Les graphiques (figure 81) présentent la relation allométrique calculée à partir des stades larvaires et à partir de la largeur du pronotum des individus.

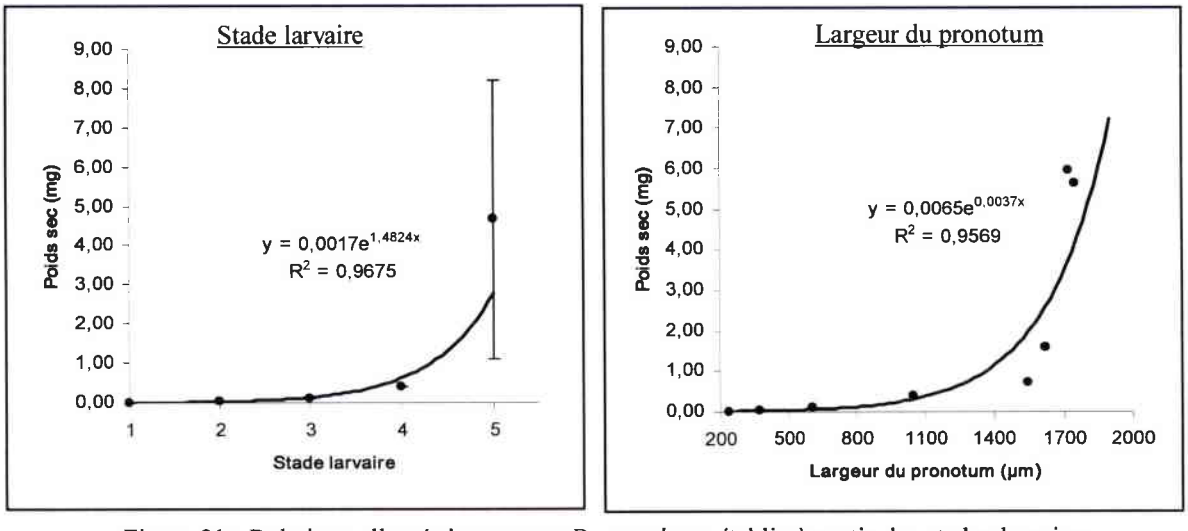
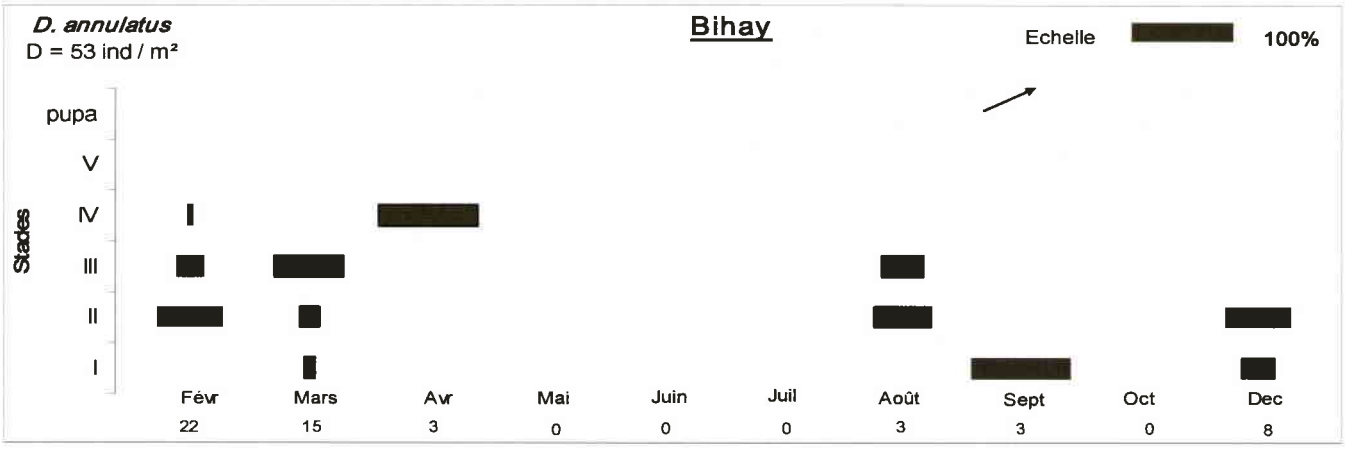


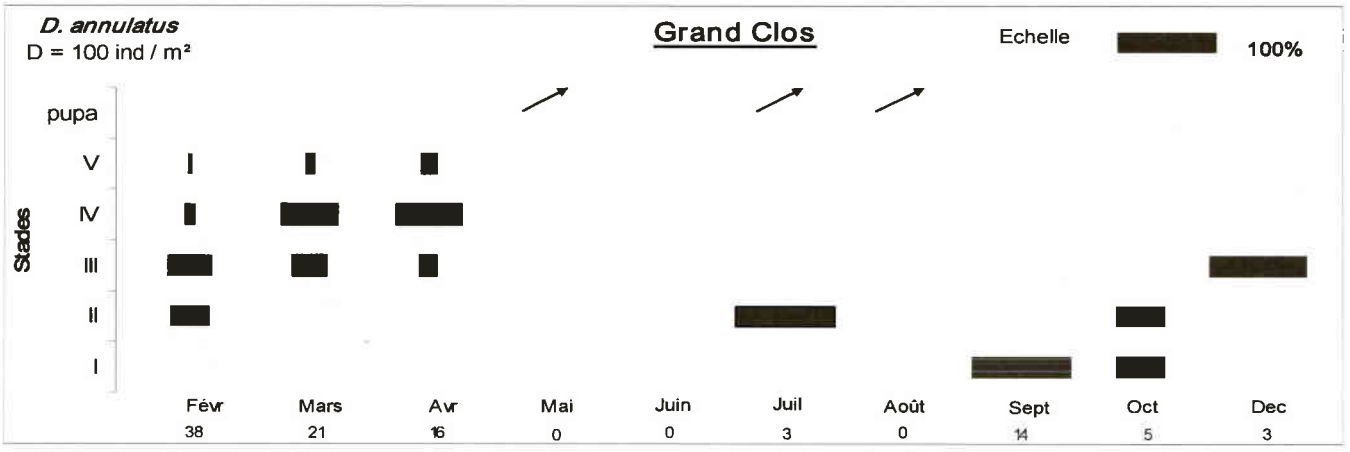
Figure 81 : Relations allométriques pour *D. annulatus* établie à partir des stades larvaires et de la largeur du pronotum

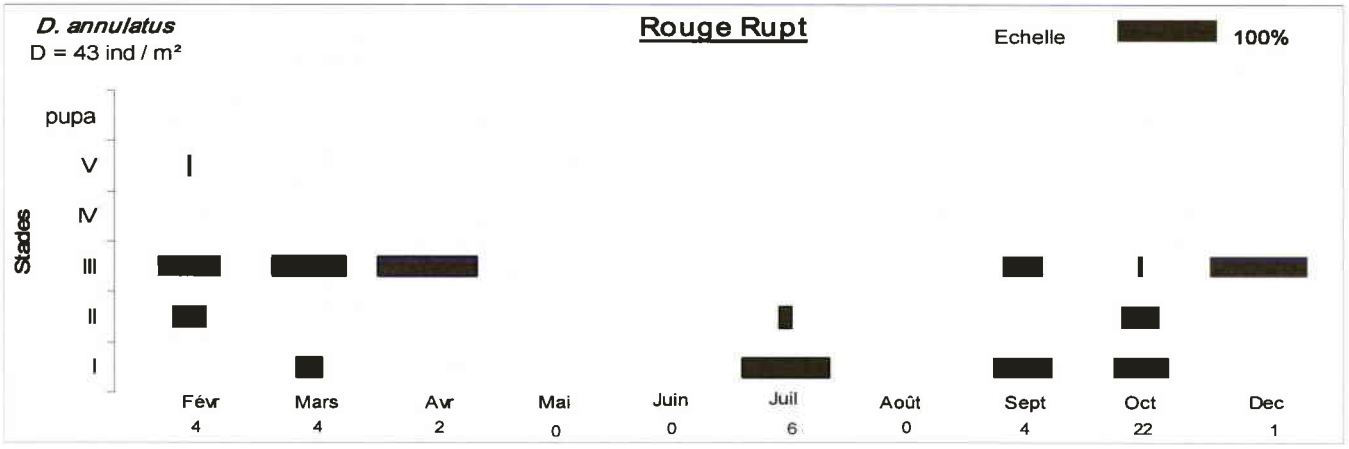
La relation allométrique retenue se définit donc selon l'équation suivante :

$$\text{Poids sec (mg)} = 0{,}0017\, e^{1{,}4824 \times \text{stade}}$$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figure 82a et 82b respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt.







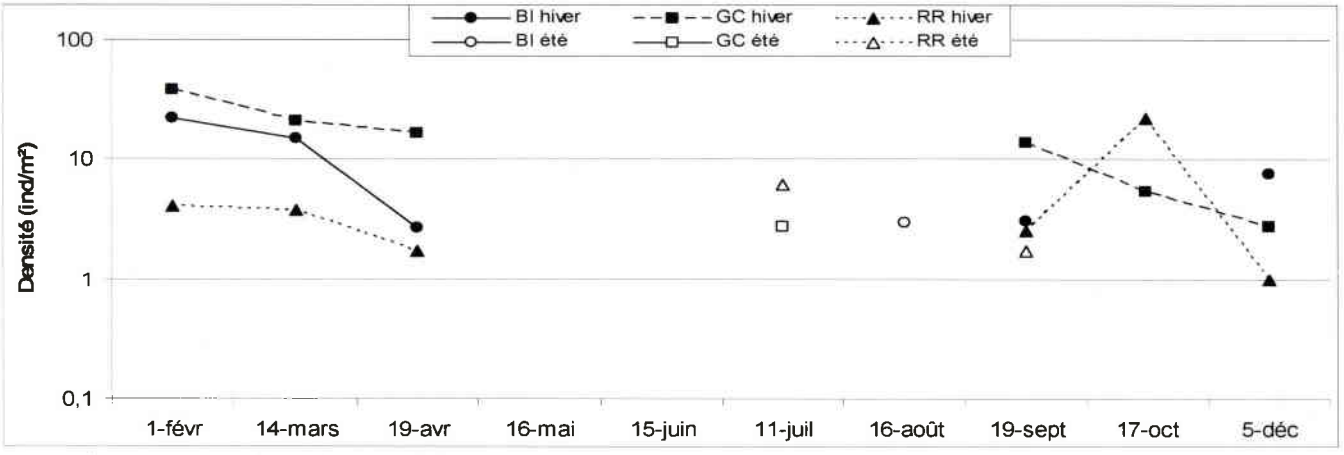
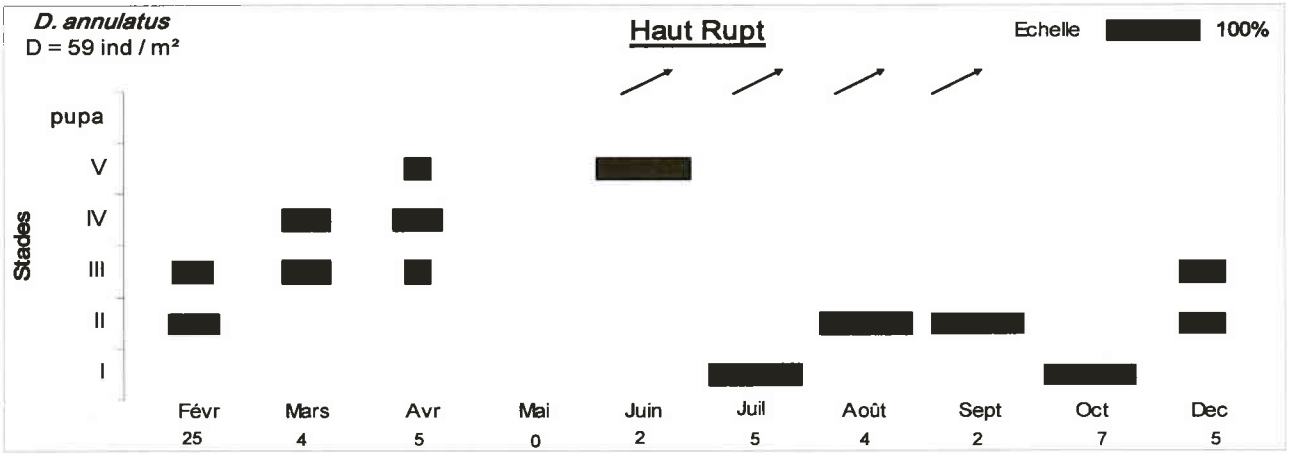
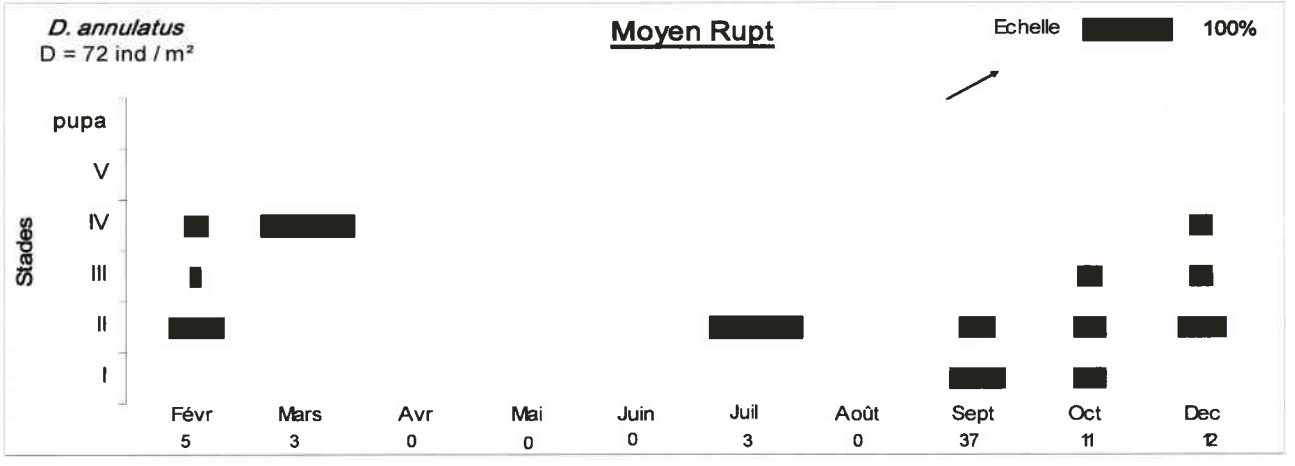
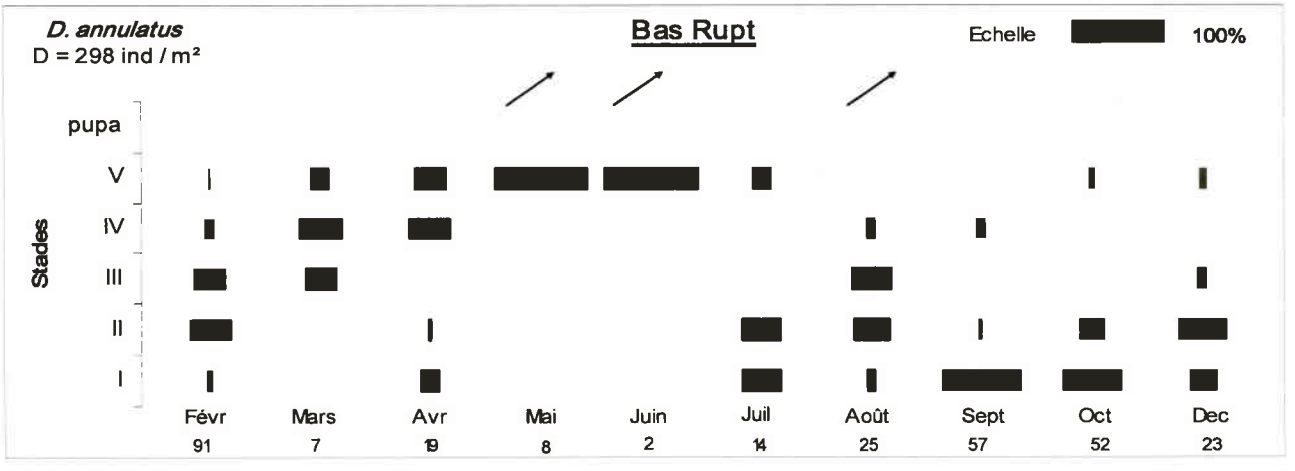


Figure 80a : Cycle de vie et évolution des densités de *D. annulatus* dans les stations du bassin du Rouge Rupt.







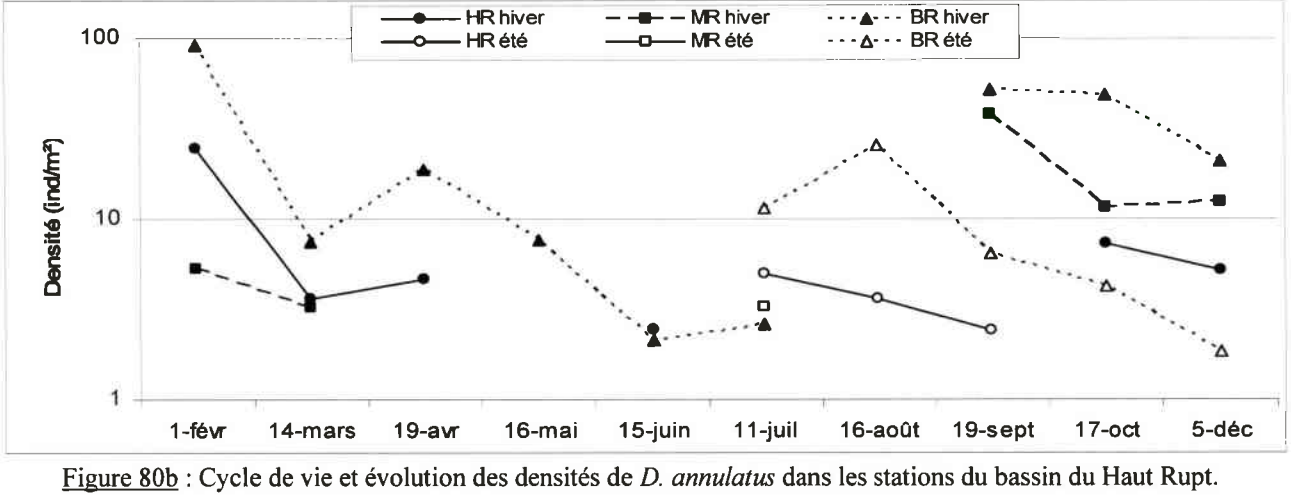


Figure 80b : Cycle de vie et évolution des densités de *D. annulatus* dans les stations du bassin du Haut Rupt.

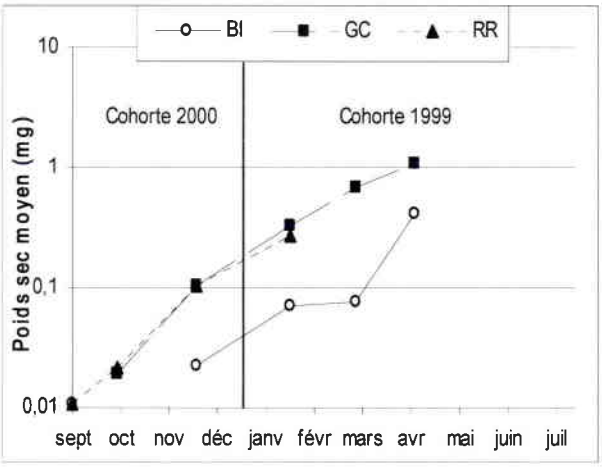


Figure 82a : Croissance pondérale des populations de *D. annulatus* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt

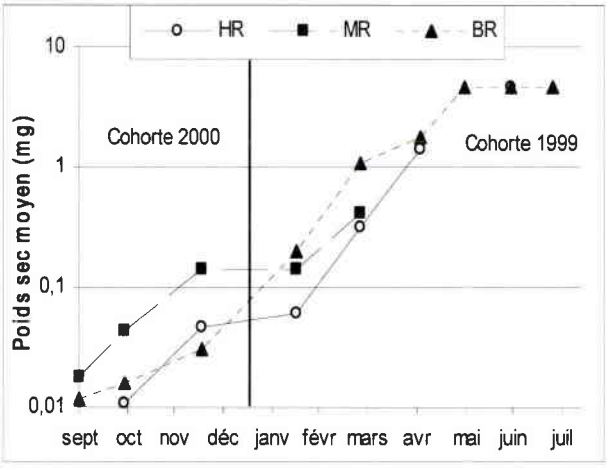


Figure 82b : Croissance pondérale des populations de *D. annulatus* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt

Le tableau 50 synthétise les valeurs des taux de croissance pondérale spécifiques K de l'espèce dans les différentes stations aux différentes périodes.

Tableau 50 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Drusus annulatus* dans les différentes stations. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, $p<0,05$).

K	BR	MR	HR	RR	GC	BI
Total	2,63 (± 0,46) ^{a}	1,59 (± 0,94) ^{a}	2,52 (± 0,71) ^{a}	2,45 (± 0,99) ^{a}	2,14 (± 0,68) ^{a}	1,57 (± 0,94) ^{a}

Le manque d'effectif en ce qui concerne la génération (supposée) née en juillet nous a poussé à ne calculer le taux de croissance qu'à partir de la génération de septembre/octobre où la plus grande majorité du recrutement s'effectue.

Malgré certaines irrégularités dans les stations non acides, la croissance pondérale de *Drusus annulatus* se fait globalement de façon continue selon un mode exponentiel du stade I au stade V. Ainsi, les taux de croissance ont été calculés sur l'ensemble de la période de croissance qui est variable d'une station à l'autre principalement en raison du manque d'effectif dans certaines stations. En effet, dans la station RR, nous n'avons pas capturé de stade IV alors qu'ils sont certainement présents puisque les stades V sont capturés. Nous n'avons pas non plus capturé de stades V dans les stations MR et BI. Malgré ce manque d'effectif, les taux de croissance ont été déterminés dans les 6 stations et n'apparaissent pas significativement différents.

iii. Production

La production de l'espèce dans chaque station ainsi que le rapport P/B sont donnés dans le tableau 51 :

	P (mg/m²/an)	P/B annuel
BI	3,0	7,1
GC	49,9	11,1
RR	2,0	8,2
HR	11,5	5,4
MR	2,4	4,8
BR	84,9	5,5

Tableau 51 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *D.annulatus* dans les 6 stations d'étude.

Même si les deux stations GC et BR présentent des productions nettement supérieures aux autres stations, la production est indépendante du niveau d'acidification. Le rapport P/B est également indépendant du niveau d'acidification. Il est supérieur dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt exprimant un turn over vraisemblablement plus important.

iv. Micro répartition

La distribution des densités relatives dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 52.

L'espèce est présente dans tous les substrats mais elle est nettement majoritaire dans les substrats minéraux de faible granulométrie Galets/graviers et Sables.

Les distributions des densités dans les substrats ne sont pas homogènes dans les stations mais les différences ne semblent pas être en relation avec le gradient d'acidification. Pourtant les stations non acides possèdent des distributions similaires. Leurs densités en effet sont proches dans les Galets/graviers et dans les Sables à l'inverse des stations acidifiées qui présentent tantôt dans les Sables, tantôt dans les Galets/graviers des densités bien plus fortes. En outre, même si les différences sont peu importantes, l'indice de Simpson semble maximum pour les stations les plus acides RR, BR ainsi que pour GC (0,37 ; 0,36 et 0,36 respectivement) par rapport aux autres stations BI, HR et MR (0,28 ; 0,31 et 0,26 respectivement).

Le tableau 53 permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station.

Les changements dans la distribution des densités sont marqués en fonction de la taille des individus, mais s'opèrent différemment selon les stations. Ils sont en outre biaisés par le manque d'effectif de certains groupes de taille comme dans les stations RR et HR.

Au niveau de l'acidification, la tendance globale observée se confirme chez les individus (m). Chez les individus (p) en revanche, les distributions sont toutes différentes dans les 6 stations. La répartition des jeunes stades semble donc se faire de façon très aléatoire. Chez les individus (g), les densités sont trop faibles dans le bassin versant du Rouge Rupt pour interpréter tout changement. En revanche, les distributions sont par exemple similaires entre les stations acides et non acides dans le bassin versant du Haut Rupt ce qui semble indiquer l'absence d'effet de l'acidification au moins chez les stades âgés.

Tableau 52 : Densités relatives de *D. annulatus* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du X^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
BI	a,e	4	38	33	14	11	0,28
GC	b,f	9	54	22	5	10	0,36
RR	c	3	10	56	15	15	0,37
HR	a,d	9	35	42	11	4	0,31
MR	b,e	11	40	25	6	18	0,26
BR	d,f	8	52	27	10	3	0,36

Tableau 53 : Densités relatives des individus de *D. annulatus* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
BI	p	a	a	0	40	20	40	0	0,35
GC	p	b	a	9	91	0	0	0	0,83
RR	p	c	a	3	5	70	22	0	0,54
HR	p	d	a	20	0	40	40	0	0,35
MR	p	e	a	7	36	21	7	29	0,26
BR	p	f	a	9	50	24	16	2	0,33
BI	m	a,c	b	3	41	31	10	14	0,29
GC	m	b	b	10	52	14	10	14	0,33
RR	m	d	b	2	15	49	10	24	0,32
HR	m	a	b	8	43	38	5	5	0,34
MR	m	b,c	a	13	47	20	7	13	0,29
BR	m	e	b	9	69	12	8	2	0,51
BI	g	a	c	33	0	67	0	0	0,55
GC	g	b	c	7	43	43	0	7	0,37
RR	g	c	c	0	0	0	0	100	1,00
HR	g	b	c	0	40	60	0	0	0,52
MR	g	d	b	14	29	57	0	0	0,42
BR	g	b,d	c	6	30	55	5	5	0,40

Par ailleurs, on ne retrouve pas la tendance globale au niveau de l'indice de Simpson à partir de l'étude par groupe de taille.

Sericostoma personatum (Kirby & Spence, 1826)

C'est une espèce considérée comme acido-tolérante dans nos stations. En effet, elle est présente partout même si son abondance est très réduite dans les stations les plus acides.

i. Cycle biologique, évolution numérique

Les cycles biologiques et l'évolution des densités pondérées sont présentés figure 83a et 83b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

Sericostoma personatum est une des rares espèces de Trichoptères à présenter plus de 5 stades larvaires. Le nombre de stades pour cette espèce varie beaucoup selon les auteurs. Elliott (1969) fait apparaître 6 stades dans les rivières des îles britanniques alors que Iversen (1973) met en évidence 7 stades au Danemark. Plus récemment, Sangpradub *et al.* (1999) relatent 8 stades en Irlande. Afin de préciser le nombre et les limites de taille des stades larvaires que présente l'espèce dans nos stations, nous avons appliqué le modèle de décomposition plurimodale de Bhattacharya (1967) sur les données représentées en histogramme densité/taille. Nous avons ainsi pu mettre en évidence 8 stades larvaires dans nos stations conformément au résultat de Sangpradub *et al.* (1999). En revanche, l'ensemble des études s'accorde sur une durée de 3 ans du cycle larvaire.

Dans les stations non acides et moyennement acides, l'espèce est semivoltine et le cycle de vie, très proche de celui de *Odontocerum albicorne*, dure près de 3 ans. Le recrutement s'effectue principalement en août dans la station BI. Il peut commencer en août dans les autres stations mais s'effectue majoritairement en septembre et octobre. Certains individus effectuent une première mue avant l'hiver et l'ensemble des larves passent leur premier hiver et jusqu'à la fin du printemps suivant au stade I ou II. A la faveur de la période estivale, les larves grandissent et se retrouvent au stade III, IV et V à la fin de l'été et jusqu'à la fin du printemps de l'année suivante. Au cours de leur deuxième été, ils passent alors successivement au stade VI, VII puis VIII. A l'automne, presque toutes les larves ont atteint le dernier stade VIII qu'elles conservent durant l'hiver et le printemps suivant en attendant l'émergence qui se produit à partir de juin.

Dans les stations les plus acides, les densités de l'espèce sont fortement réduites. Dans chacune des deux stations BR et RR, la majorité des individus capturés appartient aux premiers stades larvaires alors qu' un seul individu possédant un stade avancé a été capturé. Dans la station BR, le recrutement est alors faible mais normal en septembre et octobre conformément aux autres stations puis seulement 1 individu au stade VII (ayant certainement déjà 2 ans) a été capturé en août. Dans la station RR, nous n'observons pas de recrutement mais seulement des individus de stade II, capturés au printemps, nés sans doute l'année précédente. Puis un seul individu de dernier stade a été capturé en mars correspondant à une

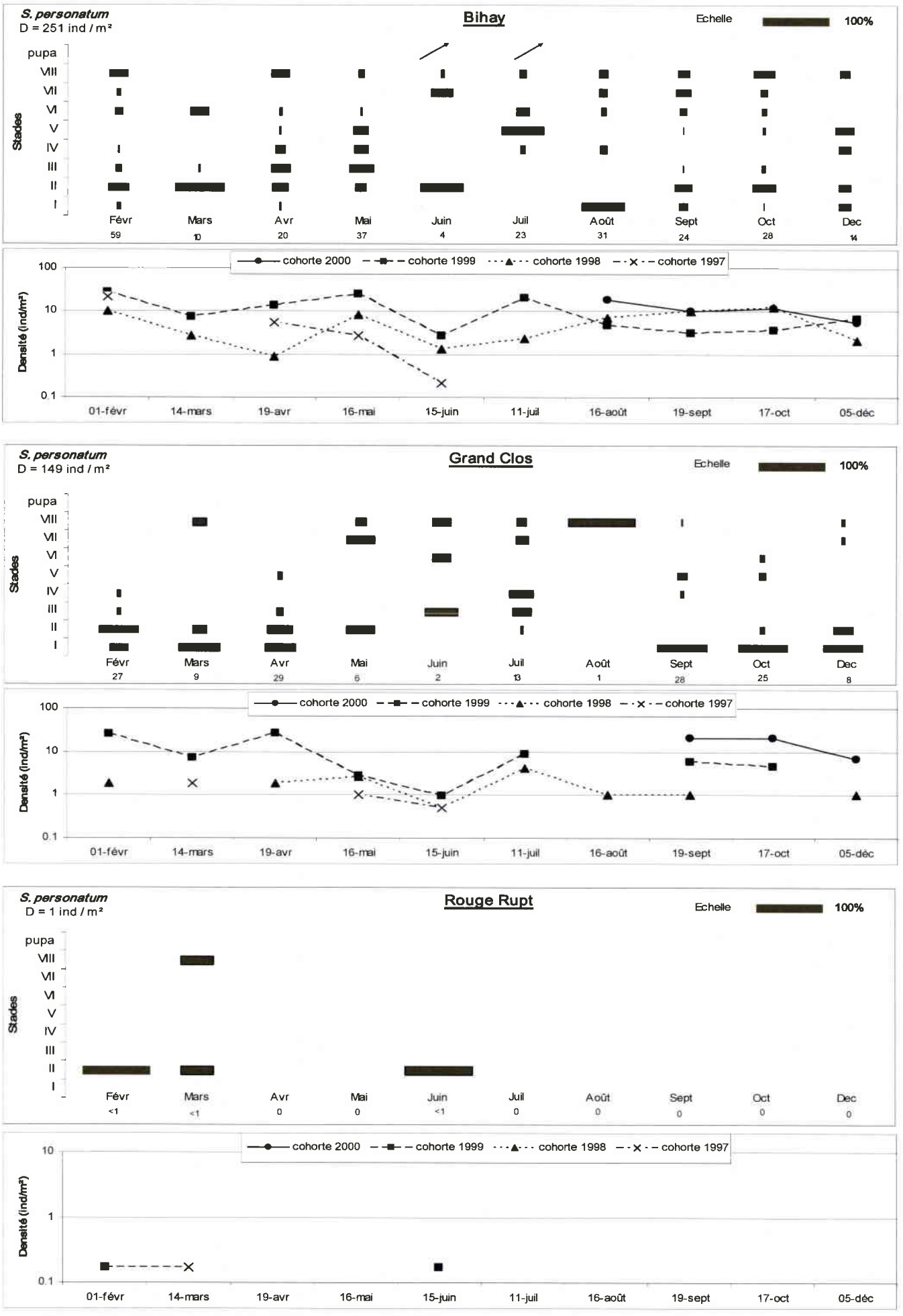


Figure 83a : Cycle de vie et évolution des densités de *S. personatum* dans les stations du bassin du Rouge Rupt.

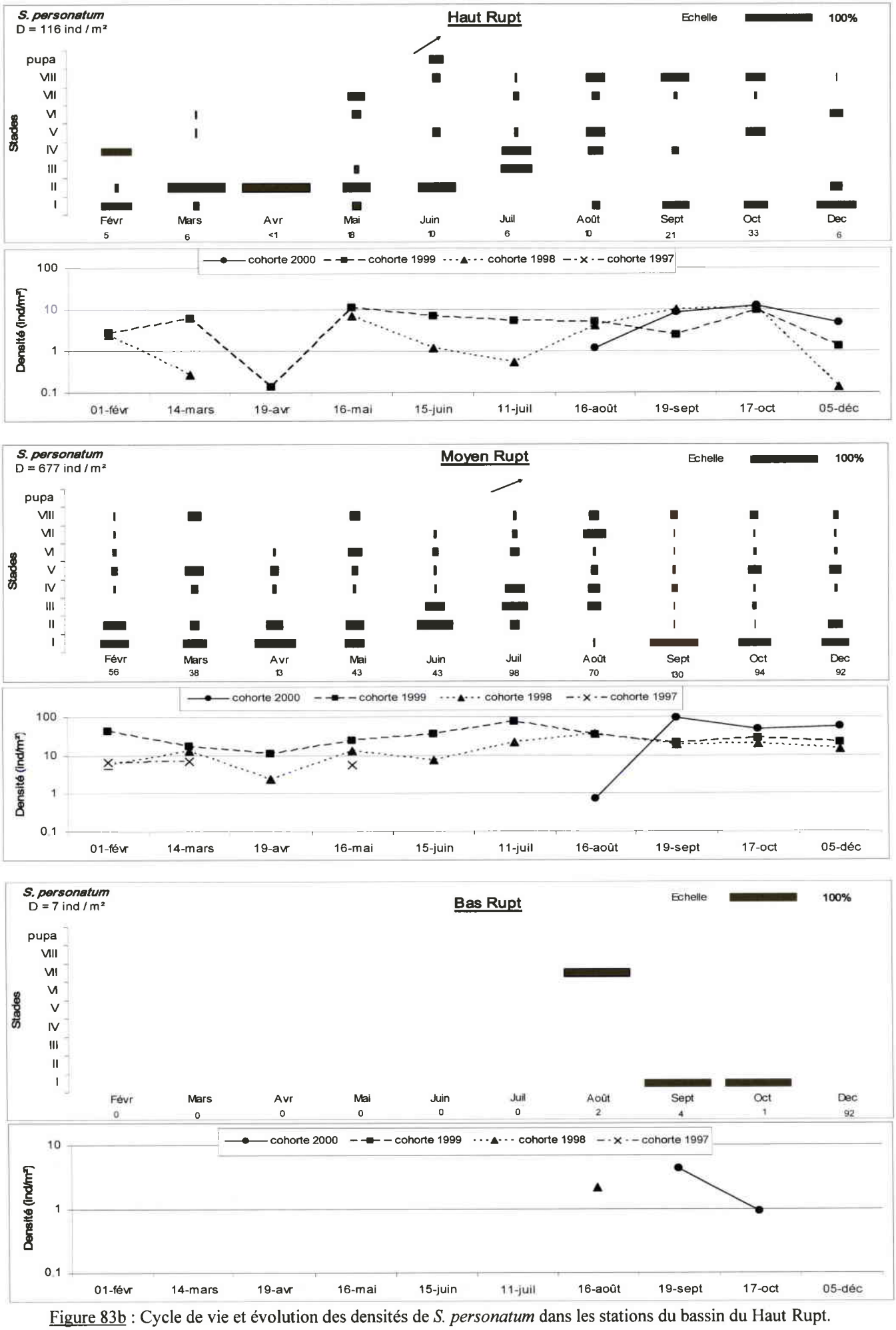


Figure 83b : Cycle de vie et évolution des densités de *S. personatum* dans les stations du bassin du Haut Rupt.

larve ayant déjà sans doute 3 années de vie. Aucun stade intermédiaire n'a été capturé ni aucun adulte ou pupe dans les deux stations les plus acides.

En résumé, le cycle de vie de *Sericostoma personatum* n'est pas modifié dans les stations moyennement acides. En revanche le cycle de vie est très incomplet dans les stations les plus acides.

ii. Allométrie, croissance pondérale

La relation allométrique (poids/taille) de *Sericostoma personatum* permettant de déterminer la croissance pondérale est représentée par la figure 79 :

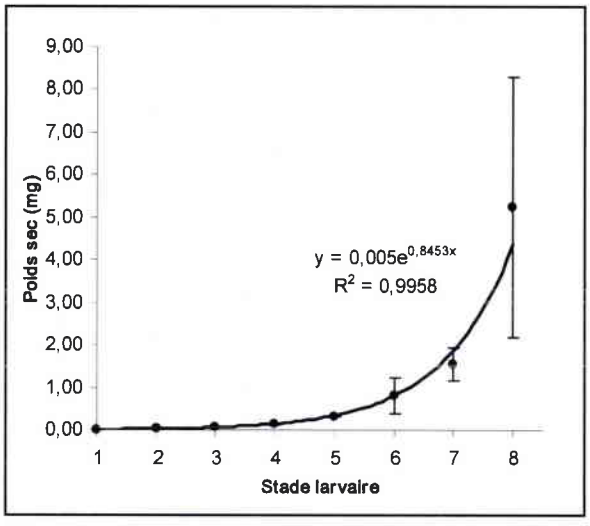


Figure 84 : Relation allométrique pour *S. personatum* établie à partir des stades larvaires.

La relation allométrique se définit donc selon l'équation suivante :

$$\text{Poids sec (mg)} = 0{,}005\ e^{0{,}8453 \times \text{stade}}$$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figures 85a et 85b respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt.

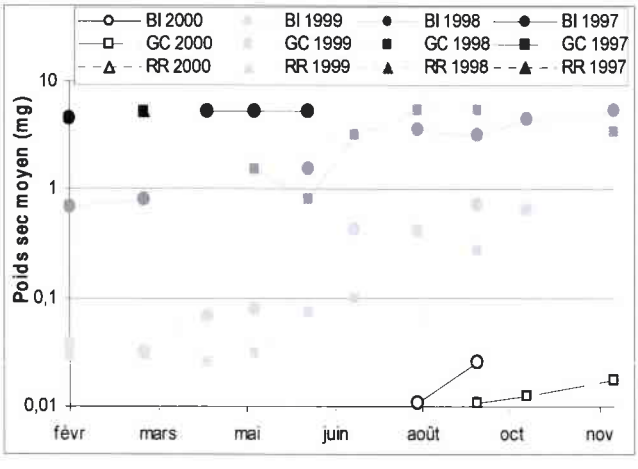


Figure 85a : Croissance pondérale des populations de *S. personatum* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt

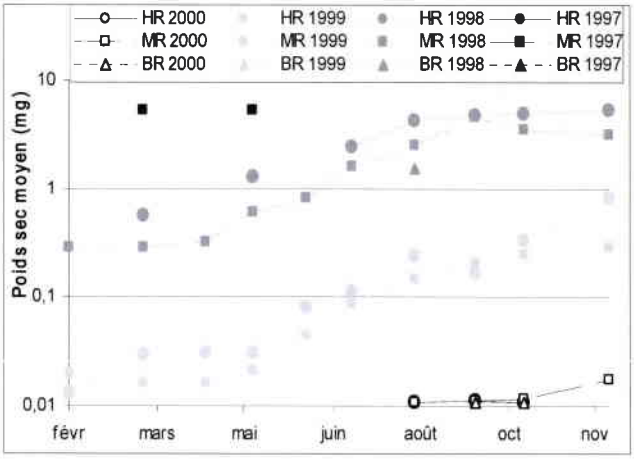


Figure 85b : Croissance pondérale des populations de *S. personatum* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt

Le tableau 54 synthétise les valeurs des taux de croissance pondérale spécifiques K de l'espèce dans les différentes stations aux différentes périodes.

Tableau 54 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Sericostoma personatum* dans les différentes stations aux différentes périodes de croissance. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, $p<0,05$).

K	BR	MR	HR	RR	GC	BI
période 1	-	0,22 (± 0,13) ^{a}	0,44 (± 0,23) ^{a}	-	0,42 (± 0,22) ^{a}	0,58 (± 0,53) ^{a}
période 2	-	1,59 (± 0,53) ^{b}	1,40 (± 0,49) ^{b}	-	1,64 (± 0,89) ^{b}	1,68 (± 0,50) ^{b}
période 3	-	1,43 (± 0,42) ^{c}	1,16 (± 0,23) ^{c}	-	1,74 (± 1,19) ^{c}	0,71 (± 0,13) ^{d}

La croissance n'a pas été établie dans les deux stations les plus acides BR et RR (Voir *i. Cycle de vie*). En revanche, la croissance de *Sericostoma personatum* peut se différencier en 3 périodes dans les autres stations.

- La période 1 correspond à la croissance des larvules du stade I au stade II qui s'effectue durant le premier automne jusqu'au printemps. Le taux de croissance est légèrement plus important dans la station BI par rapport à celui des autres stations Toutefois, la période de croissance est également plus courte et concerne des larves de taille minimale. En conséquence, l'écart exprimé par l'intervalle de confiance est très élevé et le taux de croissance n'est pas significativement différent des autres stations.
- La période 2 correspond à la croissance importante des larves durant le premier été. Les larves passent en moyenne du stade II aux stades IV à V. Les taux de croissance sont similaires dans toutes les stations. Cependant, cette phase débute plus tôt, dès la fin de l'hiver, dans la station BI.
- La période 3 correspond à la croissante importante des larves durant le second été où les larves atteignent les stades VI, VII puis VIII au cours de l'automne suivant. Le taux de croissance dans la station BI est alors significativement plus faible durant cette dernière phase de croissance et compense la plus forte croissance de la période 1. Les larves atteignent les derniers stades larvaires de façon relativement synchrones dans toutes les stations.

iii. Production

La production de l'espèce dans chaque station ainsi que le rapport P/B sont donnés dans le tableau 55 :

	P $_{(mg/m^2/an)}$	P/B $_{annuel}$
BI	44,8	1,4
GC	10,2	1,8
RR	0,1	1,0
HR	24,3	1,7
MR	78,3	1,7
BR	0,4	1,1

Tableau 55 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *S. personatum* dans les 6 stations d'étude.

Tableau 56 : Densités relatives *de S. personatum* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du X^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
BI	a	5	9	27	6	53	0,36
GC	b	5	9	53	9	25	0,36
RR	-	(0)	(0)	(0)	(0)	(100)	
HR	a	4	5	41	2	47	0,39
MR	b	5	17	51	2	25	0,35
BR	-	(0)	(67)	(33)	(0)	(0)	

Tableau 57 : Densités relatives des individus *de S. personatum* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
BI	p	a	a	2	8	34	11	45	0,33
GC	p	b	a	4	12	56	12	17	0,37
RR	p								
HR	p	a	a	5	4	39	4	50	0,39
MR	p	b	a	4	22	56	4	14	0,38
BR	p								
BI	m	a	a	8	15	26	3	48	0,32
GC	m	b	a	3	6	65	6	19	0,46
RR	m								
HR	m	c	a	6	8	45	0	41	0,37
MR	m	c	b	7	16	46	1	30	0,33
BR	m								
BI	g	a	b	6	4	21	4	64	0,46
GC	g	a	b	3	0	26	0	71	0,57
RR	g								
HR	g	b	a	2	5	44	0	49	0,43
MR	g	b	b	4	9	50	1	36	0,38
BR	g								

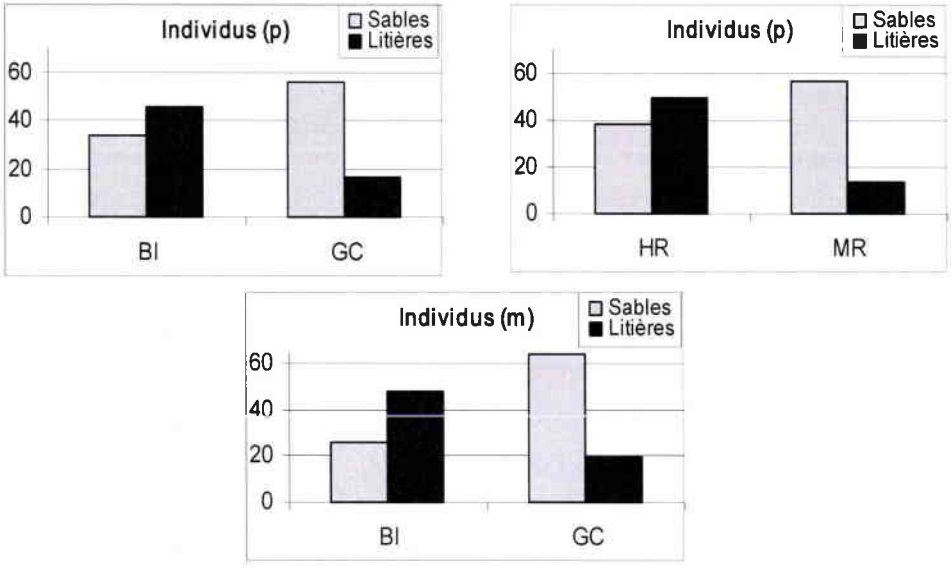


Figure 86 : Principales tendances observées de l'évolution des densités des individus en fonction du groupe de taille (p, m et g) dans chacune des stations chez *S. personatum*.

La production de l'espèce est fortement réduite dans les deux stations acides RR et BR. Dans les stations moyennement acides, la production est relativement différente d'un bassin versant à l'autre et la station MR présente la production la plus élevée des stations. L'espèce ne semble donc pas être perturbée par une acidification de moyenne importance et d'autres facteurs peuvent alors influencer la production dans ces conditions.

Le rapport P/B est très faible et nettement inférieure à 5, traduisant le cycle très long de l'espèce dans toutes les stations et le faible turn over de l'espèce.

iv. Micro répartition

La distribution des densités relatives dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 56.

Les distributions des densités dans les stations les plus acides BR et RR n'ont pas été prises en compte en raison du manque d'effectif susceptible d'introduire un biais trop important dans la comparaison avec les autres stations.

L'espèce est surtout présente dans les substrats de sédimentation en zone lentique c'est à dire dans les Sables et les Litières où sont réalisées plus de 70% des captures.

Les distributions des densités ne sont pas homogènes entre les différentes stations. En effet, si pour un même degré d'acidité, les stations présentent des distributions homogènes, en revanche à un degré d'acidité différent correspondent des distributions différentes notamment en ce qui concerne les densités dans les Sables et les Litières. Ainsi, les densités dans les Litières sont nettement plus faibles dans les stations moyennement acides GC et MR et inversement dans les Sables. La microrépartition de *Sericostoma personatum* semble donc modifiée dans les stations moyennement acidifiées. L'indice de Simpson en revanche ne met pas en évidence de tendance particulière quant à l'amplitude de la niche spatiale de l'espèce.

Le tableau 57 permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station.

L'espèce étant très dominante dans les substrats Sables et Litières, c'est principalement entre ces deux substrats que les différences en fonction de la taille peuvent s'effectuer. Les différences sont alors assez peu marquées en fonction de la taille comme en témoigne, notamment, la similitude des distributions dans la station HR.

La tendance globale au niveau de l'effet de l'acidification semble se confirmer surtout chez les individus (p) et dans une moindre mesure chez les individus (m) dans le bassin versant du Rouge Rupt seulement (figure 86).

La tendance est moins prononcée pour les distributions des individus (m) du bassin versant du Haut Rupt et les individus (g) où elles sont similaires entre stations de degré d'acidification différent.

Glossosoma conformis (Neboiss, 1963)

C'est une espèce acido-sensible dans notre étude. En effet, ses densités sont négativement corrélées aux conditions croissantes d'acidification. Elle disparaît quasiment totalement dans les stations les plus acides (1 seul individu trouvé dans la station RR).

i. Cycle biologique, évolution numérique

Les cycles biologiques ainsi que l'évolution des densités pondérées sont présentés figures 87a et 87b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

Le cycle de vie a été notamment étudié par Sangpradub *et al.* (1999) qui décrit un cycle univoltin. L'espèce est univoltine dans les stations BI, HR et MR. Le recrutement débute en août dans les stations non acides alors que les premières captures s'effectuent en septembre dans les stations moyennement acides MR et GC. Le recrutement se poursuit durant tout l'automne et on retrouve les plus jeunes stades jusqu'en février de l'année suivante dans toutes les stations. La croissance se fait alors surtout au printemps jusqu'à l'émergence qui semble débuter précocement dans la station MR car des nymphes sont capturées dès le mois de mars alors que la nymphose se produit à partir de mai dans les stations non acides HR et BI. En revanche, l'émergence se poursuit jusqu'en juillet dans toutes les stations.

Dans la station GC, le cycle de vie de *Glossosoma conformis* est très particulier. En effet, après un recrutement conforme aux autres stations, se poursuivant jusqu'en février, aucun individu n'est retrouvé au printemps suivant. Les individus de stades II et III présents à la fin de l'automne sont alors absents après l'hiver. En outre, aucune nymphe n'a pu être capturée dans GC alors que les pupes sont régulièrement observées dans les autres stations. En conséquence, l'espèce ne semble pas pouvoir se développer et compléter son cycle de vie dans la station moyennement acide GC.

L'évolution des densités au cours du temps montre une grande stabilité des densités dans la station la moins acide BI. En revanche, elles sont beaucoup plus fluctuantes dans les autres stations.

Le cycle de vie de *Glossosoma conformis* semble perturbé par le niveau d'acidification des stations. En effet, le recrutement est légèrement plus tardif dans les stations moyennement acides et l'émergence semble être plus précoce dans la station MR. Dans la station GC, considérée comme plus marquée par l'acidification que MR, l'espèce est présente mais ne complète pas son cycle de vie.

ii. Allométrie, croissance pondérale

La relation allométrique (poids/taille) de *Glossosoma conformis* permettant de déterminer la croissance pondérale est représentée par la figure 88 :

De fortes différences de taille dans les individus de stade V entre les stations des deux bassins versants nous a conduit à établir la relation allométrique pour chaque bassin versant.

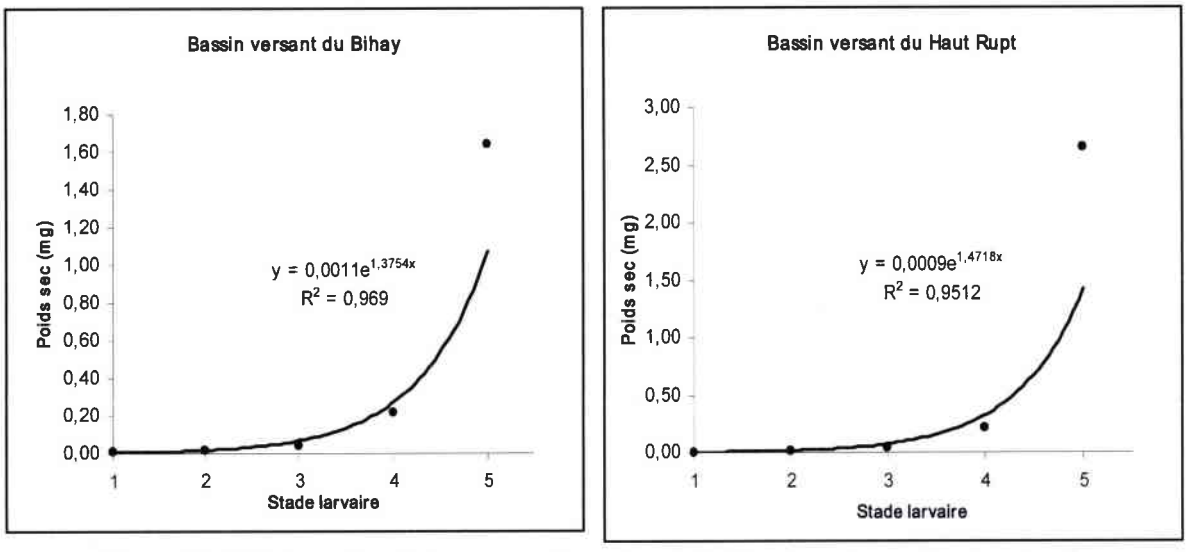


Figure 88 : Relations allométriques pour *G. conformis* établies dans chacun des deux bassins versants à partir des stades larvaires.

La relation allométrique se définit donc selon l'équation suivante

Dans les stations BI et GC : Poids sec (mg) = 0,0011 e $^{1,3754 \text{ x stade}}$

Dans les stations HR et MR : Poids sec (mg) = 0,0009 e $^{1,4718 \text{ x stade}}$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figure 89a et 89b respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt.

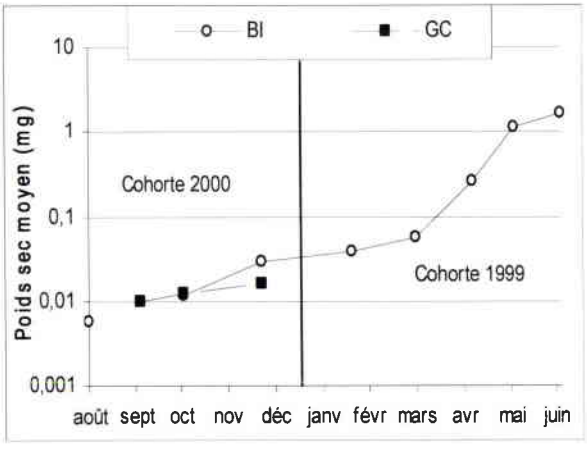


Figure 89a : Croissance pondérale des populations de *G. conformis* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt

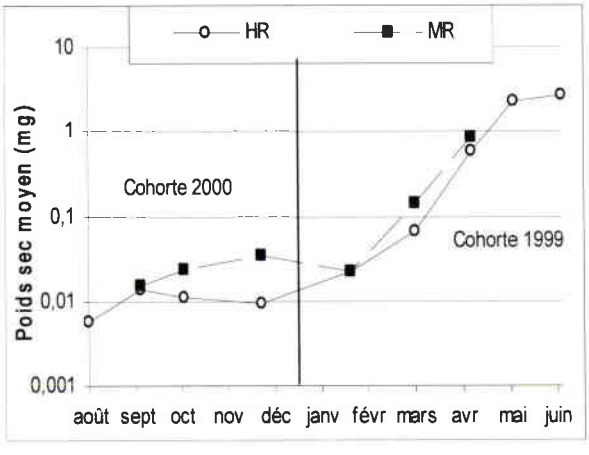


Figure 89b : Croissance pondérale des populations de *G. conformis* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt

Le tableau 58 synthétise les valeurs des taux de croissance pondérale spécifiques K de l'espèce dans les différentes stations aux différentes périodes de croissance.

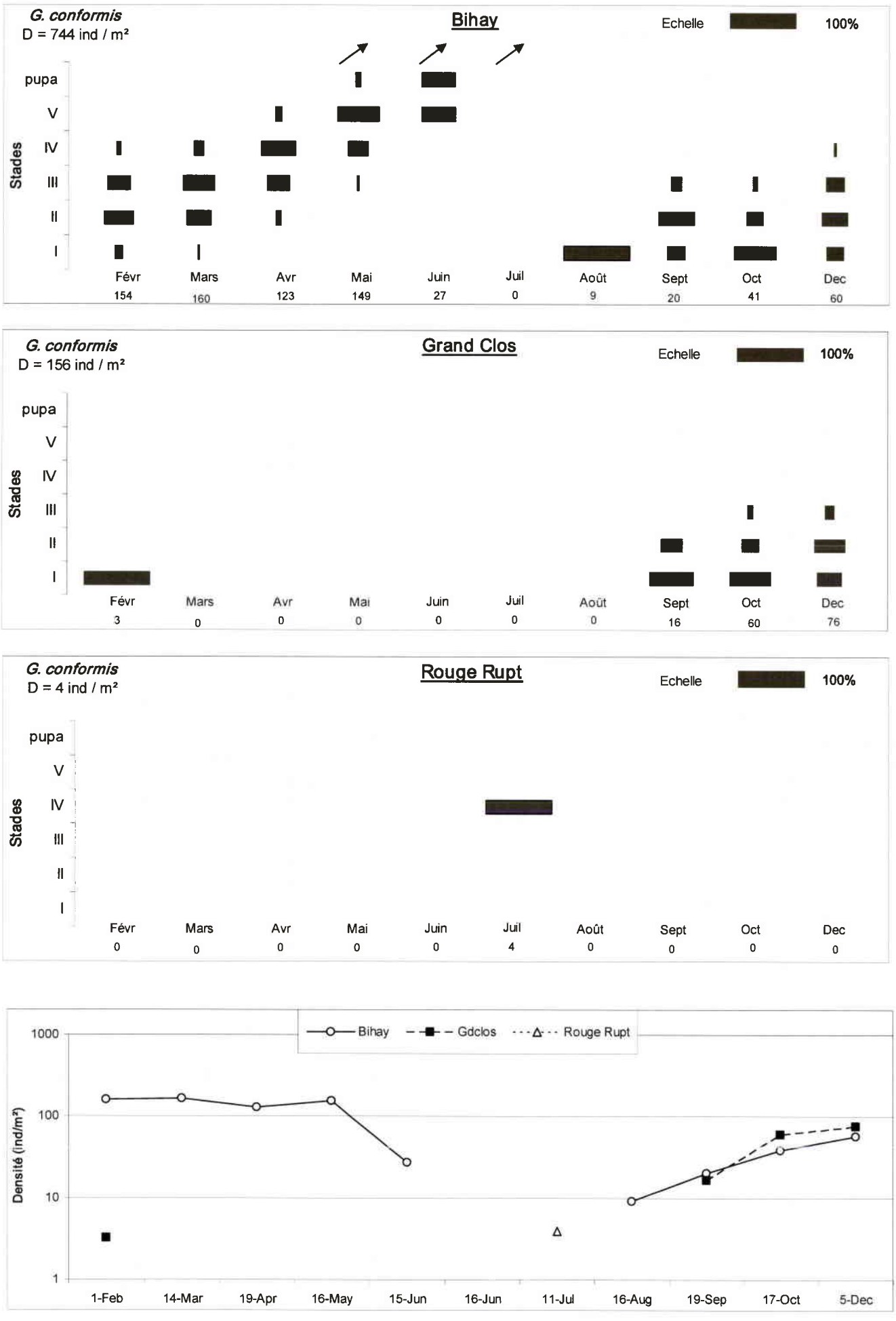
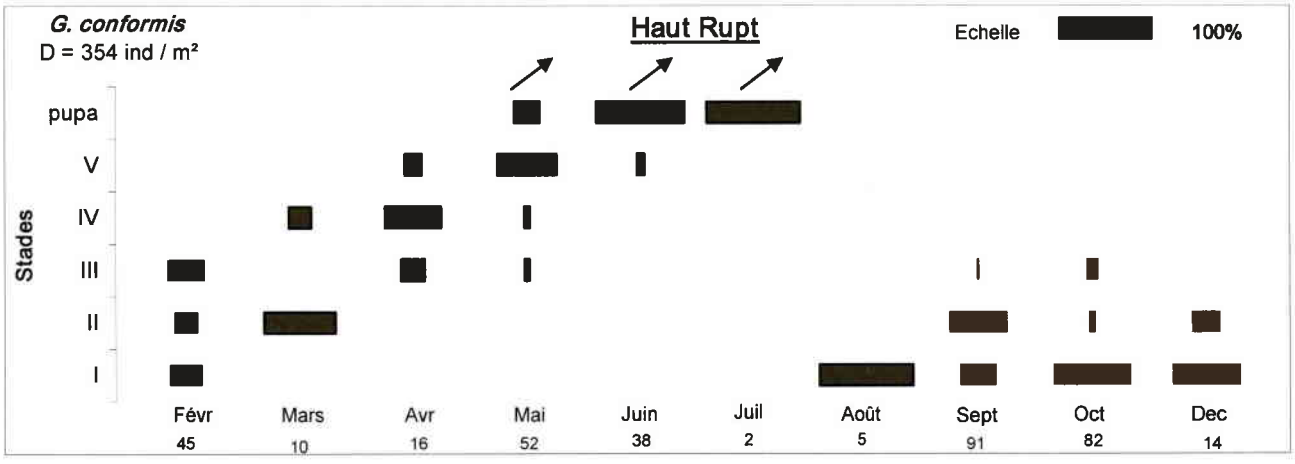
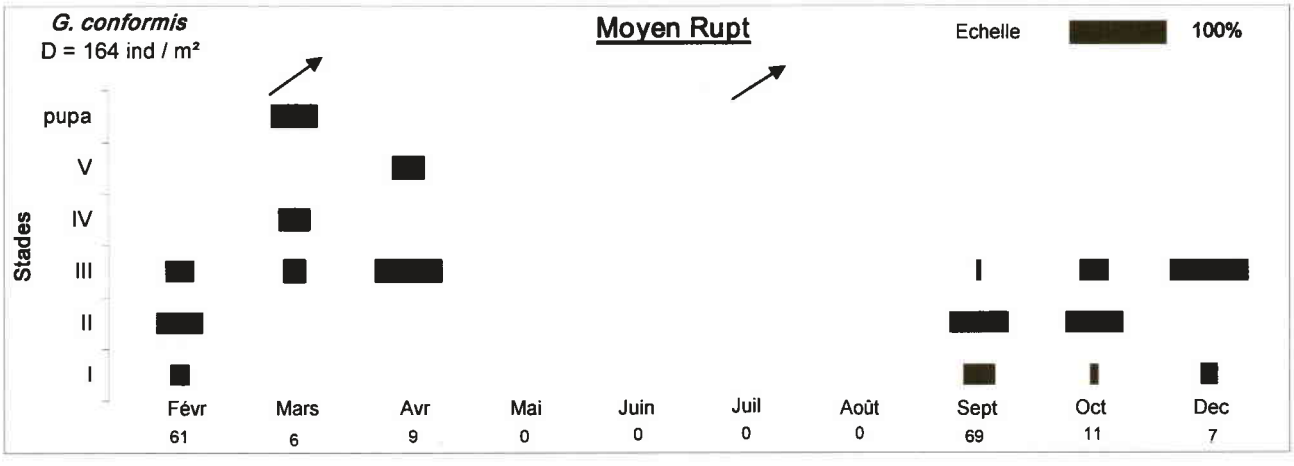


Figure 87a : Cycle de vie et évolution des densités de *G. conformis* dans les stations du bassin du Rouge Rupt





Bas Rupt

?

Pas d'individus capturés

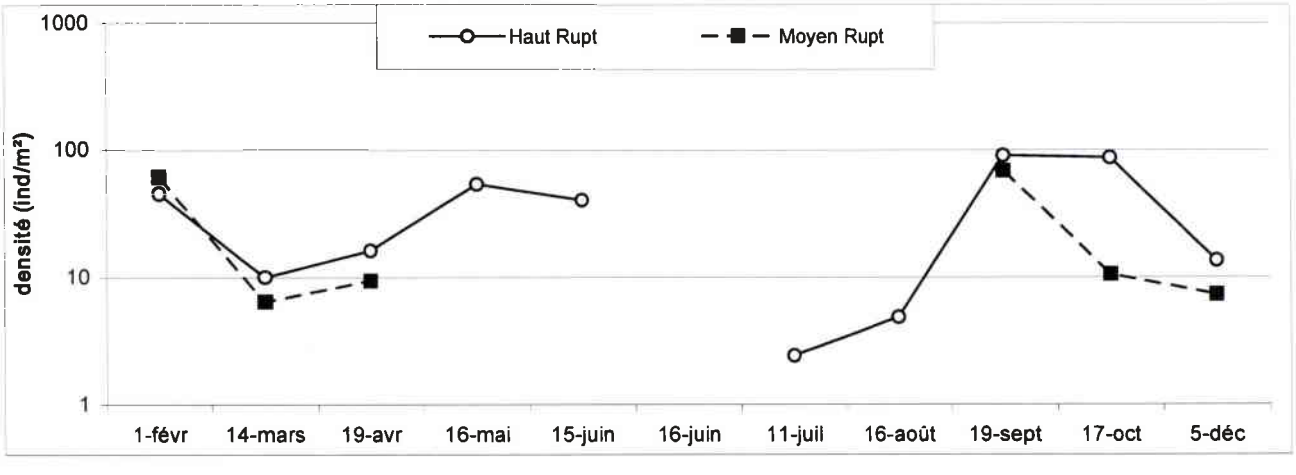


Figure 87b : Cycle de vie et évolution des densités de *G. conformis* dans les stations du bassin du Haut Rupt.

Tableau 58 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Glossosoma conformis* dans les différentes stations aux différentes périodes de croissance. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, $p<0,05$).

K	BR	MR	HR	RR	GC	BI
période 1	-	1,02 (± 2,81) ^{a}	0,71 (± 0,96) ^{a}	-	0,66 (± 0,54) ^{a}	1,18 (± 0,80) ^{a}
période 2	-	4,75 (± 1,68) ^{b}	3,97 (± 1,64) ^{b}	-	-	3,14 (± 1,48) ^{b}

La croissance pondérale de *Glossosoma conformis* comporte deux périodes :

- La période 1 s'étend de l'éclosion des larves au mois de décembre pour les stations moyennement acidifiées et février pour les stations non acides. Cette période correspond à la croissance des larvules à l'automne et en hiver en même temps que s'effectue le recrutement. La croissance pondérale reste donc relativement faible et les taux de croissance établis pour chaque station ne sont pas différents.
- La période 2 correspond à la période durant laquelle la croissance est maximale et s'effectue au printemps jusqu'au début de l'été. Cette phase de croissance est absente dans la station GC mais la plus forte dans la station MR. Cependant, aucune différence significative n'a été établie entre les stations.

Si le cycle de *Glossosoma conformis* semble affecté par l'acidification notamment dans la station GC, la croissance semble pourtant se faire normalement lorsque l'espèce est présente.

iii. Production

La production de l'espèce dans chaque station ainsi que le rapport P/B sont donnés dans le tableau 59 :

	P $_{(mg/m^2/an)}$	P/B $_{annuel}$
BI	121,4	5,2
GC	1,1	5,9
RR	-	-
HR	39,3	3,7
MR	9,3	8,0
BR	-	-

Tableau 59 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *G. conformis* dans les 6 stations d'étude.

La production est d'autant plus forte que le degré d'acidification des stations est faible. Comme pour les densités, il existe des corrélations hautement significatives entre la production et la conductivité et l'A.N.C des stations (tableau 60). Toutefois, les rapports ne sont pas les mêmes et si les densités sont par exemple 5 fois moindres dans la station GC par rapport à la station BI, la production elle, est réduite de plus de 100 fois !

Tableau 60 : Matrice de corrélation linéaire (Pearson) entre la production de *G. conformis* et les principaux paramètres descripteurs de l'acidification. Les corrélations sont significatives à $p<0,05$.

	pH	Conductivité	A.N.C	Al_{tot}
Production	0,7945	0,9927	0,9361	-0,6956
G. conformis	n.s	p=,000	p=,006	n.s

Les rapports P/B sont proches de 5 dans toutes les stations, excepté dans la station MR qui présente un rapport élevé traduisant un temps de développement plus court ou du moins une présence plus brève de l'espèce.

iv. Micro répartition

La distribution des densités relatives dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 61.

L'espèce est majoritairement présente dans les Galets/graviers où plus de la moitié des captures ont été effectuée dans les 4 stations. Egalement présente dans les Blocs et les Sables, elle semble par contre dédaigner les substrats organiques Bryophytes et Litières.

La distribution des densités n'est pas homogène dans les différentes stations. Pourtant, les distributions dans les stations BI et GC sont proches et aucune tendance ne semble se dégager vis à vis de l'acidification. L'indice de Simspon est plus élevé dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt que dans l'autre bassin versant mais reste très semblable entre les deux stations BI et GC (0,52 et 0,53 respectivement) malgré leur différence d'acidité.

Le tableau 62 permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station.

Il existe des différences dans la répartition des densités avec la taille. Elles sont plus marquées dans le bassin versant du Haut Rupt où les densités augmentent dans les Galets/graviers chez les individus (m) et dans les Blocs pour les individus (g).

Le manque d'effectif ne permet pas de statuer sur l'effet de l'acidification sur les individus (g). Pour les individus (p) et (m), l'augmentation des densités dans les Sables dans la station moyennement acidifiée MR ne se confirme pas dans la station GC. En conséquence, aucune information supplémentaire sur l'effet de l'acidification ne se dégage de l'étude des groupes de tailles.

Tableau 61 : Densités relatives *de G. conformis* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
BI	a	17	70	7	(2)	(4)	0,52
GC	a	26	68	2	(0)	(4)	0,53
RR	-	-	-	-	-	-	
HR	b	29	51	10	(10)	(0)	0,36
MR	c	6	53	36	(3)	(3)	0,41
BR	-	-	-	-	-	-	

Tableau 62 : Densités relatives des individus *de G. conformis* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
BI	p	a	a	24	41	29	0	6	0,31
GC	p	b	a	29	63	4	0	4	0,47
RR	p								
HR	p	c	a	24	44	9	23	0	0,30
MR	p	d	a	2	39	49	5	5	0,39
BR	p								
BI	m	a,b	b	14	74	7	3	2	0,57
GC	m	a	a	22	74	0	0	4	0,59
RR	m								
HR	m	b	b	13	71	16	0	0	0,54
MR	m	c	b	5	62	30	0	2	0,48
BR	m								
BI	g	a	b	18	74	0	1	7	0,58
GC	g								
RR	g								
HR	g	b	c	60	32	8	0	0	0,46
MR	g	c	c	20	0	40	40	0	0,35
BR	g								

V.1.3.3 Ephéméroptères

***Baetis alpinus* (Pictet, 1843) & *Baetis melanonyx* (Pictet, 1843)**

Ces deux espèces étant morphologiquement très proches, leur identification est très difficile et nécessite obligatoirement un montage microscopique surtout pour les jeunes stades. Leur écologie et surtout leur cycle de vie ont donc été traités en même temps permettant d'une part de les séparer par extrapolation en fonction de la présence de larves plus âgées et d'autre part de comparer les cycles de vie de ces deux espèces très proches. *Baetis alpinus* et *Baetis melanonyx* sont très abondantes dans les stations non acides. En revanche, si *Baetis alpinus* reste présente dans les stations acidifiées, *Baetis melan*onyx disparaît rapidement. *Baetis alpinus* est considérée comme acido-tolérante dans nos stations alors que *Baetis melanonyx* est acido-sensible.

i. Cycle biologique, évolution numérique

Les cycles biologiques ainsi que l'évolution des densités pondérées de *Baetis alpinus* et *Baetis melanonyx* sont présentés figures 90a et 90b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement

Le cycle de vie de *B. alpinus* a été bien décrit notamment par Lavandier (1979 , 1982), Humpesch (1979), Breitenmoser-Würsten & Sartori (1995), Céréghino (1997), Kukula (1997). Le cycle de vie de *B. melanonyx* a été étudié par Breitenmoser-Würsten & Sartori (1995) et Kukula (1997) associe le cycle de vie de *B. melanonyx* avec celui de *B. alpinus* dans son étude, en raison de la difficulté de séparer les jeunes stades. Les auteurs s'accordent sur une grande variabilité du cycle de vie de *B. alpinus* en fonction des conditions environmentales. Sur l'Estaragne dans les Pyrénées, Lavandier (1979) décrit une génération par an dans les stations les plus en aval et un semivoltinisme au-dessus de 2100 m d'altitude. Humpesch (1979) décrit un cycle bivoltin sur une station à 615 m d'altitude en Autriche.

Les cycles de vie de *Baetis alpinus* et *B. melanonyx* sont très semblables dans les stations non acides BI, HR et dans la station moyennement acide MR. En revanche, si *Baetis alpinus* est seule présente dans les autres stations, qui sont aussi les plus acidifiées, son cycle de vie semble y être très perturbé.

Dans les stations BI, HR et MR, *Baetis alpinus* est bivoltine. On observe une génération d'hiver et une génération d'été. Le recrutement de la génération d'hiver débute en septembre et peut se poursuivre jusqu'en décembre où les densités sont maximales. La croissance de cette génération se poursuit au printemps et l'émergence s'effectue dès le mois d'avril. Au mois de mai et juin, la présence massive des premières larves de *Baetis melanonyx*, accompagnée d'un fort recrutement permet d'envisager la présence quasi exclusive de *Baetis melanonyx* dans les stades indifférenciés aux mois de mai et juin. Durant

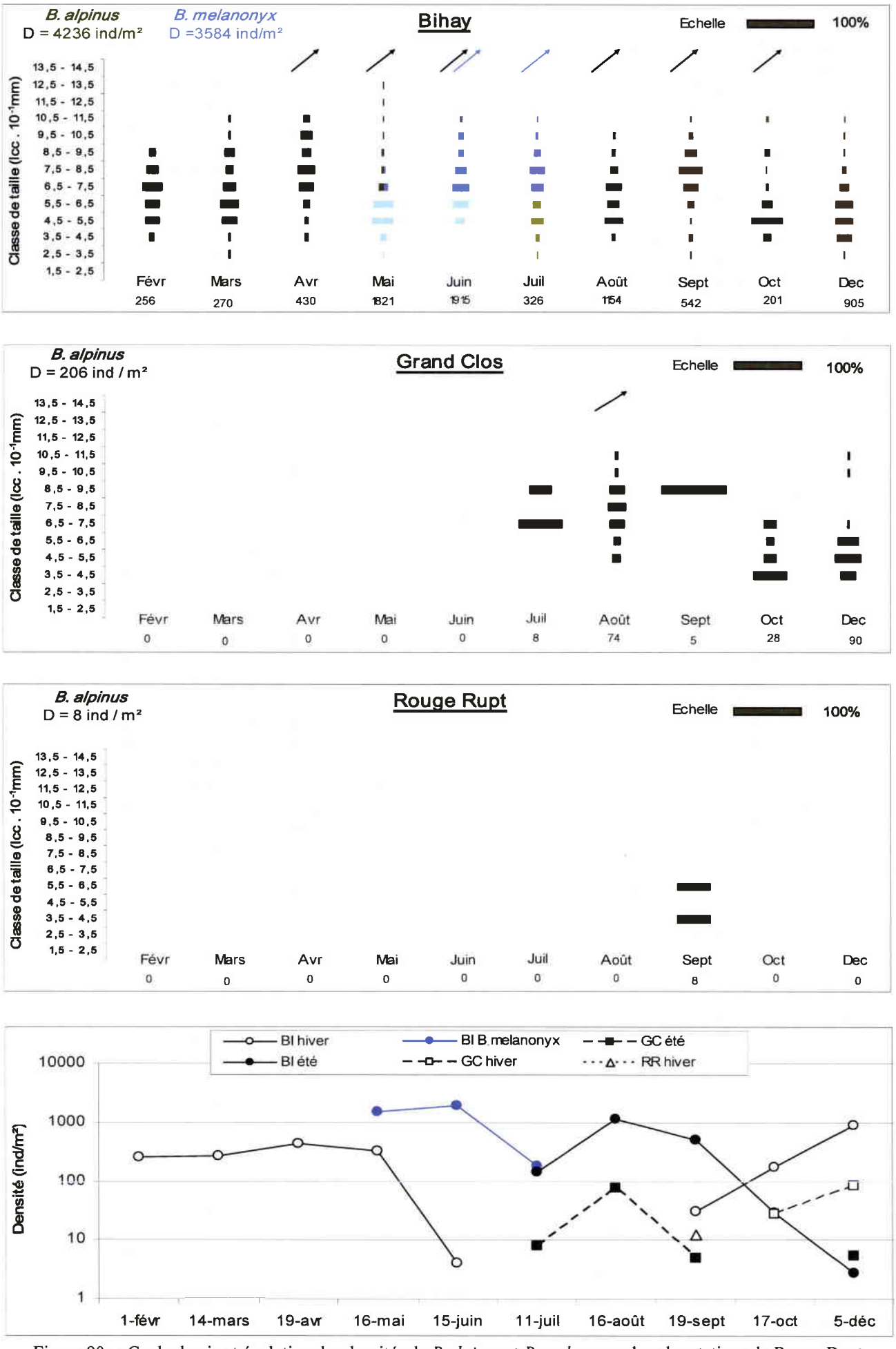
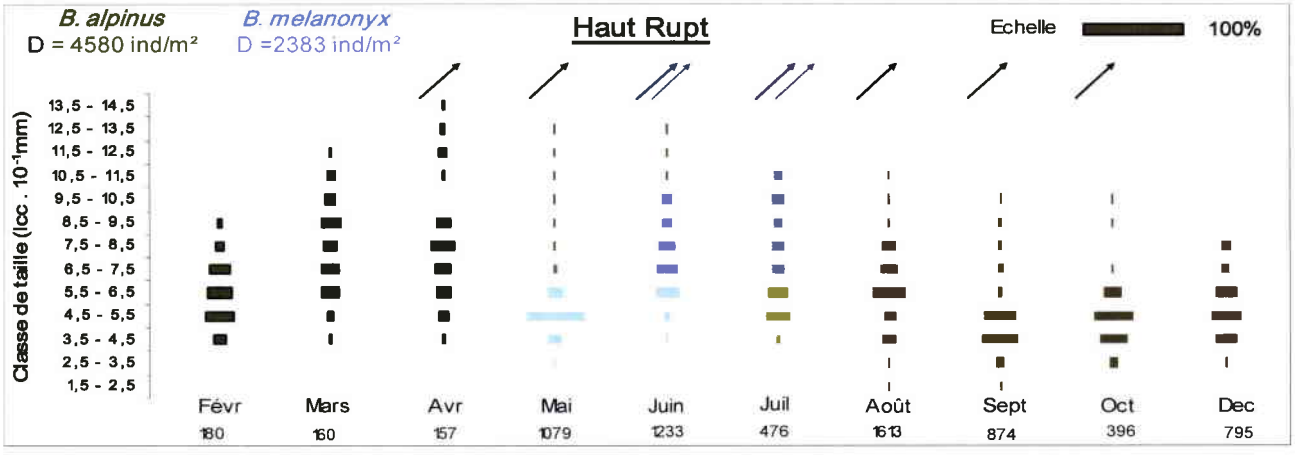
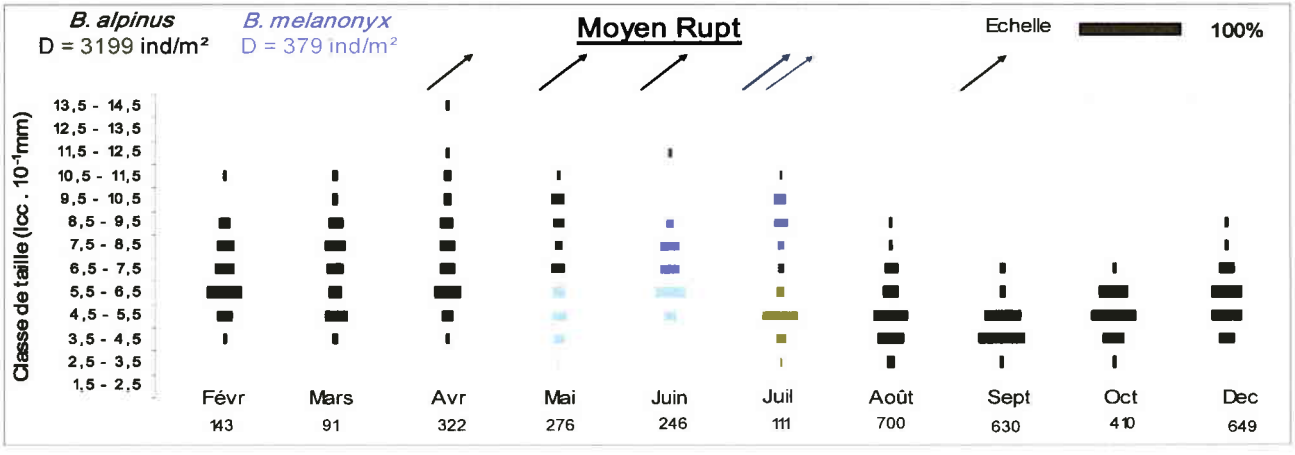
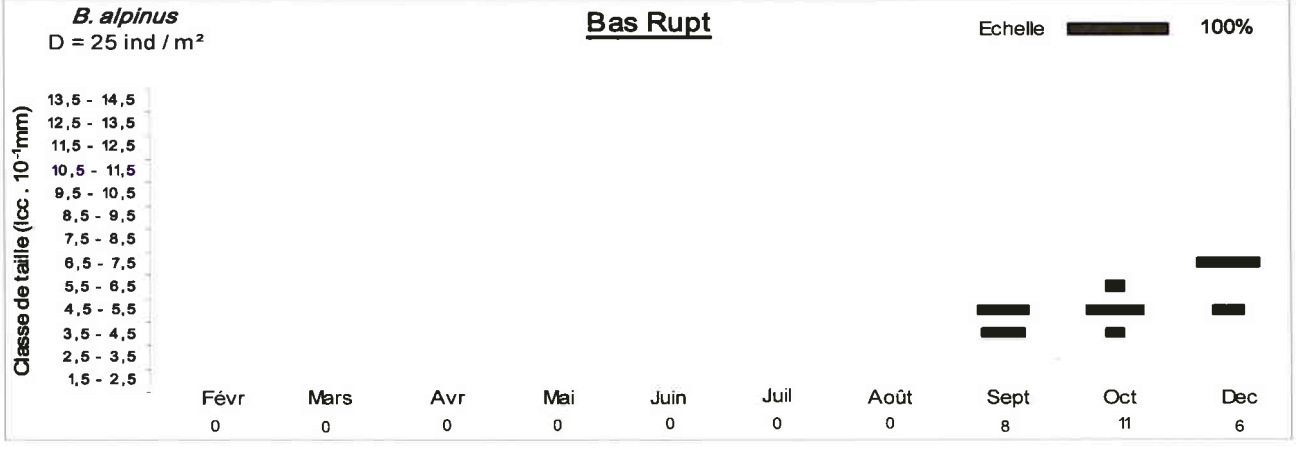


Figure 90a : Cycle de vie et évolution des densités de *B.alpinus* et *B. melanonyx* dans les stations du Rouge Rupt







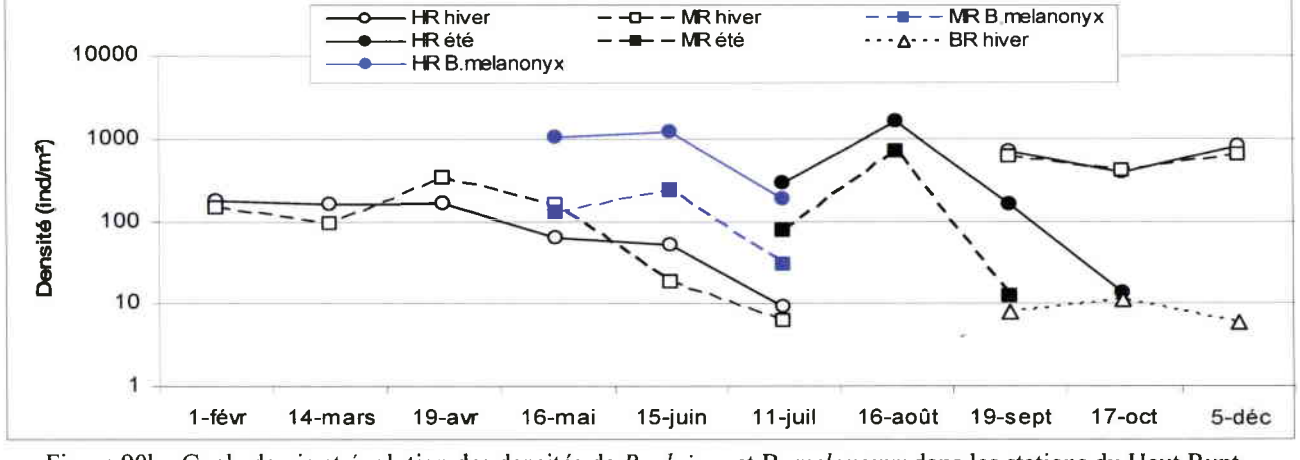


Figure 90b : Cycle de vie et évolution des densités de *B. alpinus* et B. *melanonyx* dans les stations du Haut Rupt

cette période, il est à noter la présence de quelques individus de *Baetis alpinus* de la génération d'hiver aux derniers stades, ce qui confirme la poursuite de l'émergence jusqu'en juillet. L'émergence de *B. melanonyx* débute quant à elle dès le mois de juin en même temps que la fin du recrutement dans les stations non acides et se poursuit jusqu'en juillet. Au mois de juillet, un nouveau recrutement débute avec l'apparition de jeunes larves alors que les stades différentiables sont tous représentés par *B. melanonyx*. Les jeunes larves du mois de juillet sont donc attribuables à *B. alpinus* sachant que le mois suivant, aucune larve âgée de *B. melanonyx* n'est capturée. Le recrutement de *B. alpinus* continue jusqu'en août où les densités sont maximales et constitue la génération d'été, née de la reproduction de la génération d'hiver qui s'est effectuée depuis avril. Cette deuxième génération est très courte, les larves beaucoup plus petites et l'émergence s'effectue de septembre à octobre. Cette reproduction de la génération d'été entraîne alors un nouveau cycle et provoque le recrutement immédiat de la nouvelle génération d'hiver de *B. alpinus*.

Baetis melanonyx présente donc un cycle totalement différent de *B. alpinus*. C'est une espèce univoltine qui présente un cycle de vie larvaire estivale très court, comparable à celui de la génération d'été de *B. alpinus*, avec une croissance très rapide durant les mois de mai, juin et juillet.

Remarque : Les extrapolations faites sur les jeunes stades pour les mois de mai, juin et juillet ont été vérifiées en identifiant au minimum 50 larves à l'aide d'un montage microscopique de la mandibule droite des larves. Les différences entre les mandibules des deux espèces peuvent être appréciées à partir des figures 91a et 91b, représentant respectivement la mandibule droite de *B. melanonyx* et de *B. alpinus*.

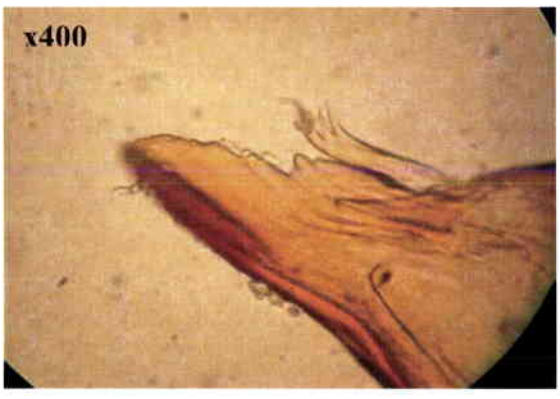


Figure 91a : Photographie en microscopie optique au grossissement x400 de la « dent » de la mandibule droite d'un individu *B. melanonyx*

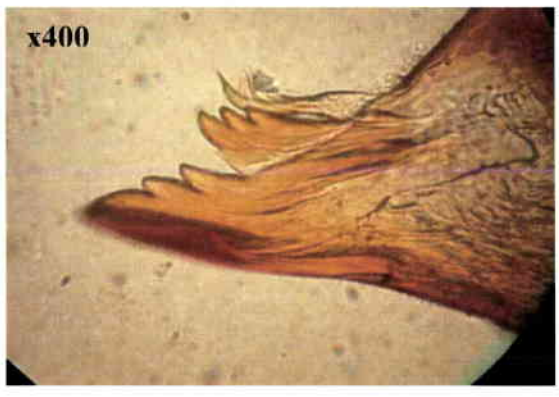


Figure 91b : Photographie en microscopie optique au grossissement x400 de la « dent » de la mandibule droite d'un individu *B. alpinus*

Dans les autres stations BR, RR et GC, seule l'espèce *B. alpinus* a été identifiée. Au-delà d'une forte régression des densités, une profonde modification du cycle de vie de l'espèce apparaît. En effet, dans la station moyennement acide GC, l'espèce n'est présente que durant l'été et l'automne. Les individus présents durant les mois de juillet, août et septembre représentent alors la génération d'été de *B. alpinus*. Leur développement semble se faire normalement bien que le recrutement et les très jeunes stades n'aient pas pu être mis en évidence pour cette génération. L'émergence en août engendre vraisemblablement le recrutement de la génération d'hiver observé en octobre et décembre suivant. Toutefois, le

développement de la génération n'est pas complet et les larves ne sont plus retrouvées dès la campagne hivernale suivante en février.

Dans la station GC, *B. alpinus* présente donc une génération d'été ainsi qu'une génération d'hiver incomplète. Le cycle de *B. alpinus* apparaît donc profondément modifié dans la station moyennement acide GC vis à vis de celui observé dans l'autre station moyennement acide MR et les stations non acides HR, BI.

Dans les deux stations les plus acides, le cycle de *B. alpinus* est encore plus perturbé. En effet, les individus ne sont capturés qu'en septembre dans la station RR et en septembre, octobre et décembre dans la station BR. Ces individus de jeunes stades correspondent sans doute à un recrutement d'une génération d'hiver dans ces stations. Cependant comme dans la station GC, cette génération avorte rapidement et ne passe pas l'hiver. En outre, il semblerait qu'aucun individu de la génération d'été ne soit capturé dans ces stations.

ii. Allométrie, croissance pondérale

- *Baetis alpinus*

La relation allométrique (poids/taille) de *Baetis alpinus* permettant de déterminer la croissance pondérale est représentée par la figure 92 pour la génération d'hiver et d'été.

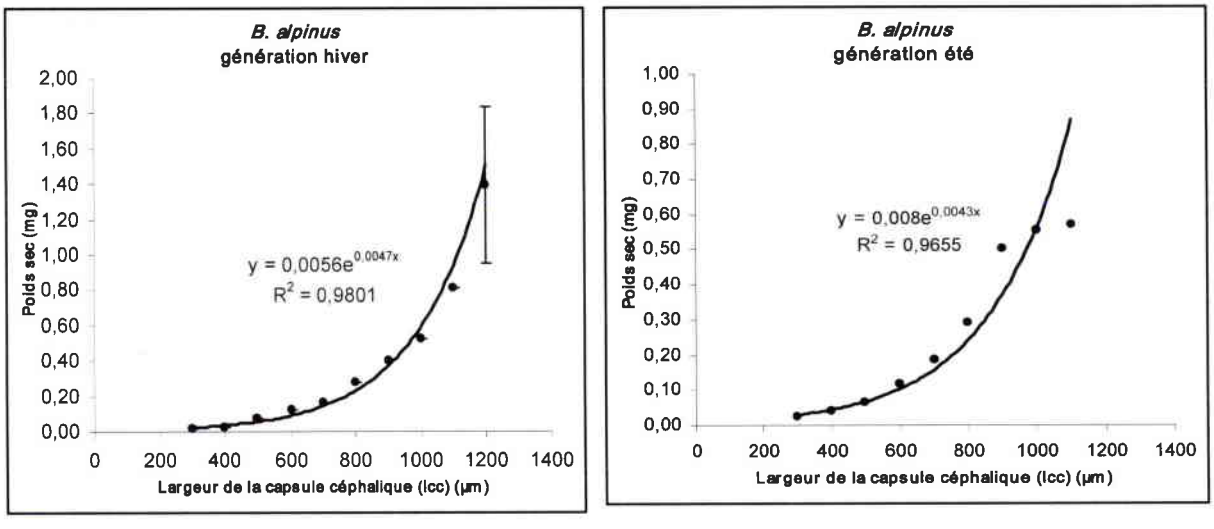


Figure 92 : Relations allométriques pour la génération d'hiver et la génération d'été de *B. alpinus* établies à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique.

La relation allométrique pour *B. alpinus* se définit donc selon l'équation suivante

Pour la génération d'hiver : Poids sec (mg) = $0{,}0056\ e^{0{,}0047 \times lcc\ (\mu m)}$

Pour la génération d'été : Poids sec (mg) = $0{,}0080\ e^{0{,}0043 \times lcc\ (\mu m)}$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figure 93a et 93b respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt.

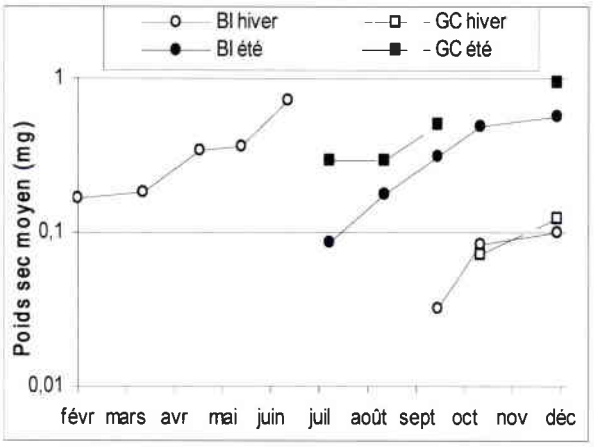


Figure 93a : Croissance pondérale des populations de *B. alpinus* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt

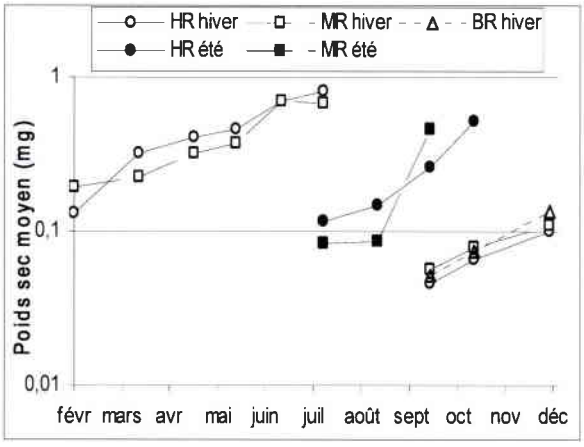


Figure 93b : Croissance pondérale des populations de *B. alpinus* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt

Le tableau 63 synthétise les valeurs des taux de croissance pondérale spécifiques K de *Baetis alpinus* dans les différentes stations pour les deux générations.

Tableau 63 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Baetis alpinus* dans les différentes stations pour les générations d'hiver et d'été. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, $p<0,05$).

K	BR	MR	HR	RR	GC	BI
hiver	1,21 (± 0,10) ^{a}	0,84 (± 0,09) ^{a}	0,99 (± 0,11) ^{a}	-		1,05 (± 0,21) ^{a}
été	-	-	1,53 (± 1,19) ^{b}	-	0,87 (± 0,67) ^{b}	1,77 (± 0,24) ^{b}

La croissance de *B. alpinus* s'effectue de façon continue selon un mode exponentiel pour la génération d'hiver comme pour la génération d'été. En conséquence, le taux de croissance a été calculé sur la totalité de la période de développement de chaque génération. Toutefois, dans la station BR, la génération d'hiver n'étant présente que sur les 3 campagnes septembre, octobre et décembre, le taux de croissance n'a donc pas pu être calculé que sur cette courte période. Les taux de croissance ne sont pas significativement différents entre les stations que ce soit pour la génération d'hiver ou d'été.

Dans la station MR, la génération d'été apparaît très courte car aucun individu n'a été capturé vis-à-vis du mois de septembre. La croissance qui s'effectue majoritairement entre les campagnes d'août et de septembre n'a donc pas pu être quantifiée avec précision. Pour les stations moyennement acides, le recrutement semble durer plus longtemps car le poids moyen des individus n'augmente pratiquement pas d'août à septembre contrairement aux stations non acides.

Si le cycle de *Baetis alpinus* semble affecté par l'acidification, la croissance paraît normale lorsque l'espèce est présente à l'exception de la génération d'été dans les stations moyennement acides, laquelle présente une croissance légèrement décalée qui commence en août en raison vraisemblablement de la plus longue durée du recrutement. Ce décalage pourrait être la conséquence de stress acide que subissent les stations moyennement acidifiées

lors de crues d'orage en été comme par exemple à la campagne de juillet 2000 où le pH chute de 6,1 à 5,5 dans la station MR, pouvant annihiler une partie du recrutement sur cette période.

- *Baetis melanonyx*

La relation allométrique (poids/taille) de *Baetis melanonyx* permettant de déterminer la croissance pondérale est représentée par la figure 94.

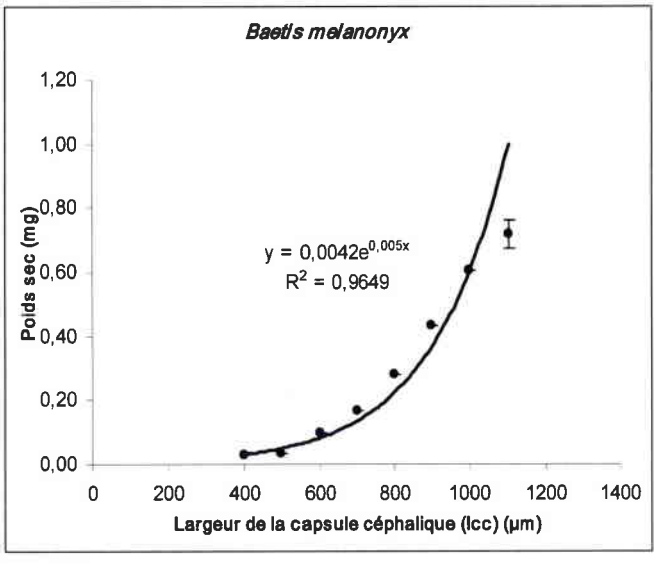


Figure 94 : Relation allométrique pour *B. melanonyx* établies à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique.

La relation allométrique pour *B. melanonyx* se définit donc selon l'équation suivante :

$$\text{Poids sec (mg)} = 0{,}0042\ e^{0{,}0050 \times \text{lcc}\ (\mu\text{m})}$$

La croissance pondérale de *Baetis melanonyx* dans les différentes stations est présentée figure 95.

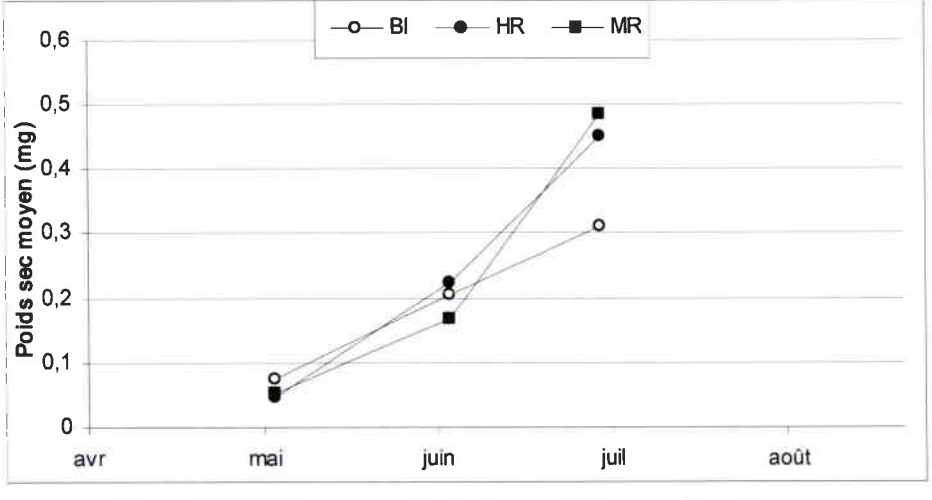


Figure 95 : Croissance pondérale des populations de *B. melanonyx*.

Le tableau 64 synthétise les valeurs des taux de croissance pondérale spécifiques K de *Baetis melanonyx* dans les différentes stations.

Tableau 64 : Taux de croissance pondérale spécifique K (µg.jour-1)de *Baetis melanonyx* dans les différentes stations. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA, p<0,05).

K linéaire	BR	MR	HR	RR	GC	BI
Total	-	7,6 (± 29,0) [a]	7,2 (± 9,2) [a]	-	-	4,2 (± 0,5) [a]

La croissance de *B. melanonyx* s'effectue sur 3 mois seulement. Elle est donc très rapide et suit un modèle linéaire. Les valeurs des taux de croissance, calculées sur seulement 3 campagnes, restent peu fiables. Les intervalles de confiance traduisent cette incertitude et sont d'autant plus élevés que les effectifs sont faibles. Ainsi, l'intervalle de confiance est particulièrement élevé dans la station MR par rapport à la station BI, les effectifs dans la station MR étant bien moins représentatifs et plus faibles d'un facteur 10. Les taux de croissance dans les stations MR et HR, bien que plus élevés que dans la station BI, sont peu précis et ne sont donc pas significativement différents. Toutefois, en ce qui concerne la station MR, il semblerait que le modèle de croissance exponentiel soit bien mieux adapté avec une valeur de 3,95 % (± 0,89) non comparable avec les autres stations mais pouvant traduire un recrutement plus étalé ou plus tardif vis-à-vis du modèle linéaire des stations non acides.

Dans tous les cas, afin de mieux appréhender la croissance de *B. melanonyx*, il serait nécessaire d'effectuer des campagnes d'échantillonnage beaucoup plus rapprochées dans le temps, tous les 15 jours au moins durant la courte période de développement de cette espèce.

iii. Production

- *Baetis alpinus*

La production annuelle et le rapport P/B pour chaque cohorte de *Baetis alpinus* dans chaque station sont donnés dans le tableau 65 :

Tableau 65 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations d'hiver et d'été de *B. alpinus* dans les 6 stations d'étude

	P hiver (mg/m²/an)	P/B annuel	P été (mg/m²/an)	P/B annuel	P tot (mg/m²/an)
BI	275,6	5,9	319,9	8,2	595,5
GC	8,8	9,9	18,4	6,2	27,2
RR	1,1	18,0	-	-	1,1
HR	240,5	6,9	582,2	18,1	822,7
MR	220,3	6,1	151,9	20,9	372,2
BR	1,7	8,4	-	-	1,7

La production totale est très fortement réduite dans les stations les plus acides BR et RR. En effet, dans ces stations, la génération d'été est absente alors que celle d'hiver est faiblement représentée par des individus de petite taille.

La production est d'autant plus élevée que les conditions d'acidification des stations sont faibles. Toutefois la station HR présente une production globale plus forte que celle dans la station BI. En effet, la production de la cohorte estivale est nettement plus importante dans la station HR. A l'inverse, la production de la cohorte hivernale est à l'avantage de la station BI. Ainsi, le tableau 66 donne les corrélations significatives entre la production de la cohorte d'hiver et la conductivité et l'ANC ainsi que des corrélations entre la production totale et le pH et l'ANC.

Tableau 66 : Matrice de corrélations linéaires (Pearson) entre les productions de la génération d'hiver, de la génération d'été et de la production totale de *Baetis alpinus* avec les principaux paramètres descripteurs de l'acidification des stations. Les corrélations sont significatives à $p<0,05$.

		pH	Conductivité	A.N.C	Al_{tot}
P hiver	r^2	0,7945	0,9927	0,9361	-0,6956
	p	n.s	p=,000	p=,006	n.s
P été	r^2	0,7864	0,5796	0,8075	-0,5195
	p	n.s	n.s	n.s	n.s
P tot	r^2	0,8492	0,6657	0,8586	-0,5727
	p	p=,032	n.s	p=,029	n.s

Les rapports P/B sont très élevés pour les générations d'été en général dont le cycle est très court. En ce qui concerne la cohorte hivernale, les rapports P/B sont élevés dans les stations où le développement n'est pas complet du fait de la plus courte durée du cycle.

- *Baetis melanonyx*

La production annuelle et le rapport P/B pour de *Baetis melanonyx* dans chaque station sont donnés dans le tableau 67 :

	$P_{(mg/m^2/an)}$	P/B_{annuel}
BI	1223,6	21,9
HR	789,3	19,9
MR	107,7	18,3

Tableau 67 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations de *B. melanonyx* dans les 6 stations

La production est d'autant plus importante que le niveau d'acidification des stations est faible. On observe une nette réduction dans la station HR par rapport à la station BI et une forte réduction dans la station MR. Les rapports P/B sont très élevés et nettement supérieurs à 5, traduisant le cycle de vie très court et un turn over très élevé de cette espèce.

iv. Micro répartition

- *Baetis alpinus*

La distribution des densités relatives dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 68a.

L'espèce affectionne les substrats en zone lotique. Elle est abondante dans les Blocs et dans une moindre mesure dans les Galets/graviers et les Bryophytes. Sa présence est occasionnelle dans les substrats de sédimentation en zone lentique.

La distribution des densités dans la station RR est exclue de l'analyse en raison du faible effectif entraînant naturellement un biais dans la distribution. Les distributions dans les deux stations non acides BI et HR sont homogènes. Elles présentent des densités globalement plus fortes dans les Bryophytes et plus faibles dans les Galets/graviers. Cependant l'inverse est observé dans l'ensemble des stations acidifiées qui présentent alors des densités plus fortes dans les Galets/graviers. Ces différences sont toutefois assez peu marquées surtout entre les stations non acides et moyennement acides, si bien que les densités de la station HR apparaissent tout de même semblables à celles des stations GC et MR.

L'indice de Simpson ne met pas en évidence de tendance particulière quant à l'amplitude de niche de l'espèce dans les différentes stations.

Le tableau 69a permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station.

Les distributions en fonction des tailles sont relativement homogènes dans les stations comme par exemple dans la station MR. Par ailleurs, il apparaît peu de changements remarquables quant à la distribution des densités par groupe de taille en fonction des stations. L'indice de Simpson, légèrement plus élevé dans la station BR pour les individus (p) et (m) apparaît biaisé par le manque d'effectif.

Compte tenu de l'homogénéité des distributions des groupes de taille m, g et p dans les stations de degré d'acidité différent, la tendance observée au niveau global n'est pas confirmée.

- *Baetis melanonyx*

La distribution des densités relatives dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 68b.

B. melanonyx affectionne les mêmes substrats que *B. alpinus* et délaisse les substrats Sables et Litières. Bien que les densités dans les Galets/graviers soient plus fortes dans la station moyennement acide MR, les distributions des densités de *B. melanonyx* sont homogènes dans les 3 stations BI, HR et MR.

Comme l'acidification entraîne des fortes perturbations au niveau des densités, de la production et du cycle de vie chez les deux espèces, un éventuel effet de l'acidification sur la microrépartition est difficile à appréhender, surtout chez *B. melanonyx* qui est absente de la plupart des stations acides.

Tableaux 68a,b : Densités relatives de *B. alpinus* et *B. melanonyx* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du X^2 .λ : indice de concentration de Simpson.

-a) B. alpinus

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
Bl	a	60	14	(1)	20	(6)	0,41
GC	b,c	51	29	(0)	18	(2)	0,37
RR	-	(100)	(0)	(0)	(0)	(0)	
HR	a,c	46	23	(1)	29	(1)	0,34
MR	c	48	29	(1)	20	(1)	0,35
BR	b	57	29	(0)	14	(0)	0,42

-b) B. melanonyx

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
Bl	a	59	29	(0)	10	(1)	0,44
GC	-	-	-	-	-	-	
RR	-	-	-	-	-	-	
HR	a	54	34	(0)	11	(0)	0,42
MR	a	49	43	(0)	7	(1)	0,42
BR	-	-	-	-	-	-	

Tableaux 69a,b : Densités relatives des individus de *B. alpinus* et *B. melanonyx* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

- a) B. alpinus

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
Bl	p	a,b	a	44	18	1	28	8	0,31
GC	p	c	a	37	43	0	17	3	0,35
RR	p								
HR	p	b	a	43	18	1	36	1	0,35
MR	p	a,c	a	51	28	1	19	2	0,36
BR	p	a	a	60	20	0	20	0	0,43
Bl	m	a	b	74	11	0	11	4	0,57
GC	m	b	b	70	6	0	24	0	0,54
RR	m								
HR	m	c	b	52	31	0	16	1	0,39
MR	m	c	a	42	30	2	26	1	0,33
BR	m	d	b	50	50	0	0	0	0,49
Bl	g	a	b	66	7	0	20	7	0,48
GC	g	b	c	100	0	0	0	0	1,00
RR	g								
HR	g	c	a	31	31	0	37	0	0,33
MR	g	c	a	44	32	0	24	0	0,35
BR	g								

- b) B. melanonyx

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
Bl	p	a	a	56	34	1	8	1	0,43
GC	p								
RR	p								
HR	p	a	a	46	43	1	10	0	0,40
MR	p	a	a,b	55	37	0	8	0	0,44
BR	p								
Bl	m	a	a	65	22	0	12	2	0,47
GC	m								
RR	m								
HR	m	a	b	63	27	0	10	0	0,48
MR	m	b	a	43	51	0	4	2	0,44
BR	m								
Bl	g	a	a	55	30	0	14	0	0,41
GC	g								
RR	g								
HR	g	a	b	53	27	0	18	1	0,38
MR	g	a	b	59	28	0	14	0	0,43
BR	g								

Le tableau 69b permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station.

Au niveau des tailles, on retrouve chez *B. melanonyx* une grande homogénéité entre les groupes de taille p, m et g dans chaque station ainsi qu'au sein de chaque groupe de taille pour les 3 stations où l'espèce est présente. L'indice de Simpson possède des valeurs très proches traduisant également une homogénéité dans l'amplitude de la niche spatiale dans les différents groupes de taille.

***Baetis rhodani* (Pictet, 1843)**

C'est une espèce considérée comme acido-sensible dans nos stations. En effet, bien qu'elle soit encore présente dans la station acide RR, elle est en revanche totalement absente dans la station acide BR. Très bien représentée dans les stations non acides, ses densités sont fortement réduites à mesure que les conditions d'acidification augmentent.

ii. Cycle biologique, évolution numérique

Le cycle biologique ainsi que l'évolution des densités pondérées sont présentés figures 96a et 96b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

Le cycle de vie de *B. rhodani* compte parmi les plus étudiés. De nombreux travaux ont en effet inclus cette espèce très commune et très répandue en Europe (Macan, 1957 ; Pleskot, 1958 ; Elliott, 1967 ; Langford, 1971 ; Thibault, 1971 ; Lavandier, 1979 ; Werneke & Zwick, 1992 ; Céréghino, 1997). Le bivoltinisme de cette espèce, associé à une période de vol très étalée sont largement reconnus.

L'espèce apparaît également bivoltine dans les stations non acides BI et HR avec une cohorte hivernale et une cohorte estivale. Le recrutement de la génération d'hiver s'effectue à partir du mois de septembre et dure jusqu'en décembre dans la station BI. En revanche dans la station HR, le recrutement ne s'observe qu'au mois de septembre, la densité de la cohorte hivernale étant alors maximale. La croissance s'effectue classiquement jusqu'au printemps de l'année suivante et les émergences débutent en mai dans les deux stations mais se poursuivent en juin et juillet uniquement dans la station HR. Le recrutement de la génération d'été provenant de la reproduction de la génération d'hiver s'effectue alors en juin dans la station BI et en juillet dans la station HR. Il dure jusqu'en août où les densités sont maximales. La croissance est alors très rapide à la faveur de la période estivale et des émergences apparaissent déjà en août puis s'étalent jusqu'à l'automne. La reproduction de la génération d'été entraîne alors le recrutement de la nouvelle génération d'hiver.

Dans les stations acidifiées, le cycle de vie de *Baetis rhodani* est fortement perturbé. En effet, dans la station MR, le développement de la génération d'hiver n'est pas complet et l'espèce est absente du mois de mars au mois de juin où s'effectuent normalement la fin de la croissance et l'émergence des individus. En revanche, la génération d'été bien que très courte semble se développer normalement avec un recrutement en juillet et une émergence dès le

mois suivant. Le recrutement de la génération hivernale incomplète semble alors se faire également normalement au mois de septembre, à partir la reproduction de la génération d'été.

Dans les stations GC et RR, les cycles de vie de *B. rhodani* sont assez proches mais ne se résument qu'à la présence de quelques individus de la génération d'été, à des stades déjà très avancés, au mois d'août pour la station RR et de septembre dans la station GC. Toutefois aucune larve prête à émerger n'a été capturée. Un début de recrutement d'une génération hivernale apparaît alors mais « avorte » très rapidement puisque aucun individu n'est capturé dès la campagne de février.

ii. Allométrie, croissance pondérale

La relation allométrique (poids/taille) de *Baetis rhodani* permettant de déterminer la croissance pondérale est représentée par la figure 97.

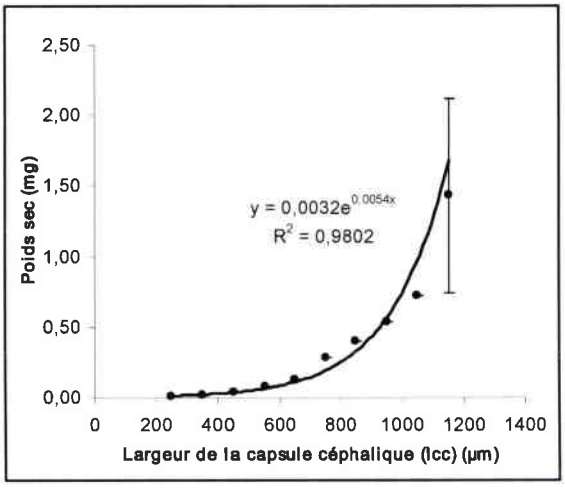


Figure 97 : Relation allométrique pour *B. rhodani* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique.

La relation allométrique pour *B. rhodani* se définit donc selon l'équation suivante :

$$\text{Poids sec (mg)} = 0{,}0032\ e^{0{,}0054 \times \text{lcc}\ (\mu m)}$$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figures 98a et 98b respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt.

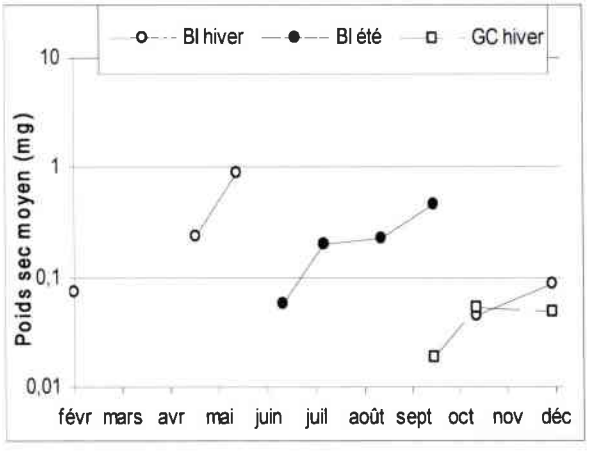


Figure 98a : Croissance pondérale des populations de *B. rhodani* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt.

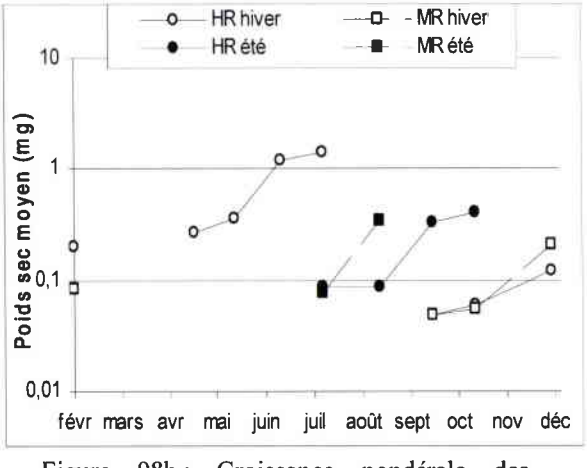
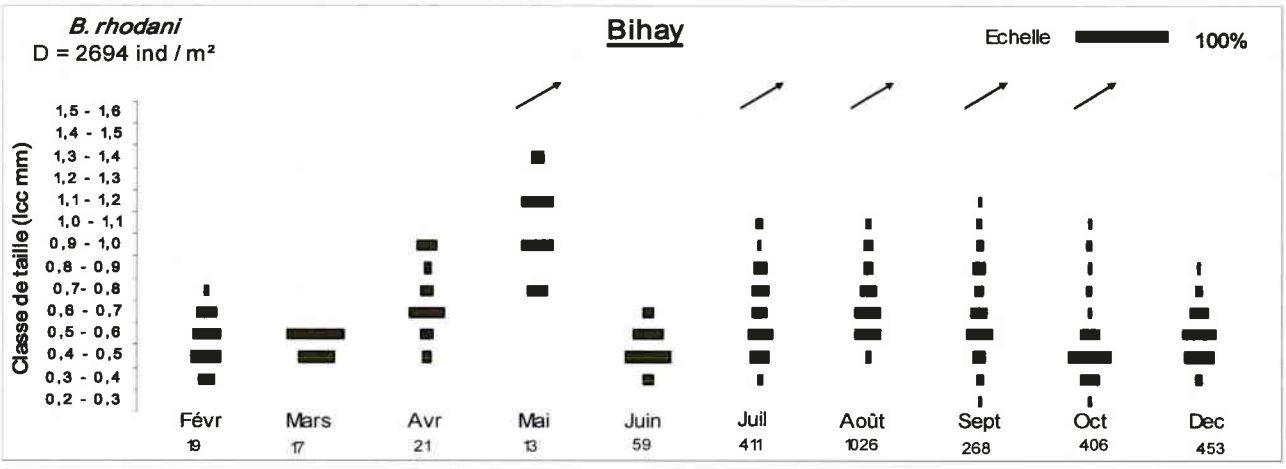
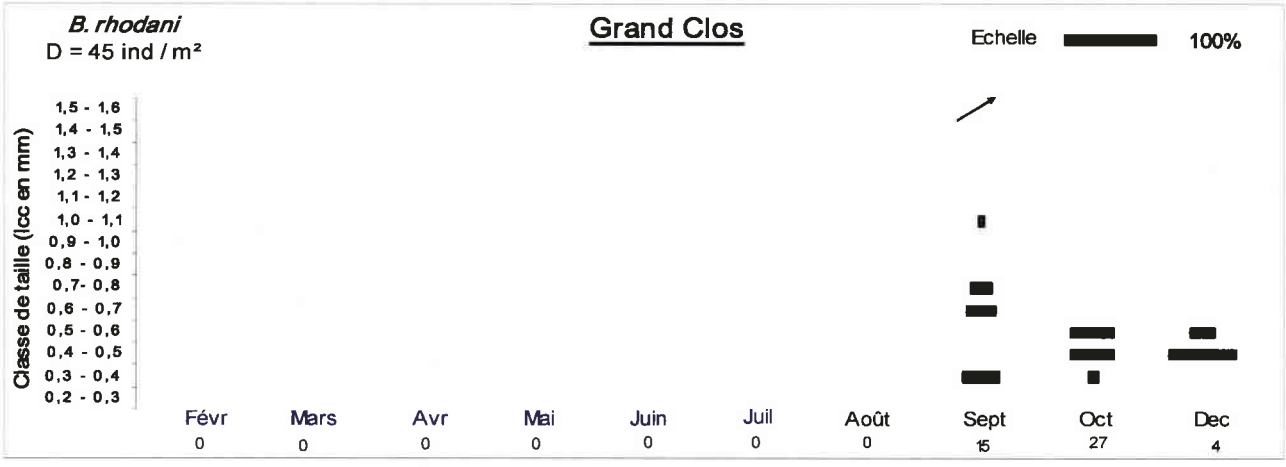
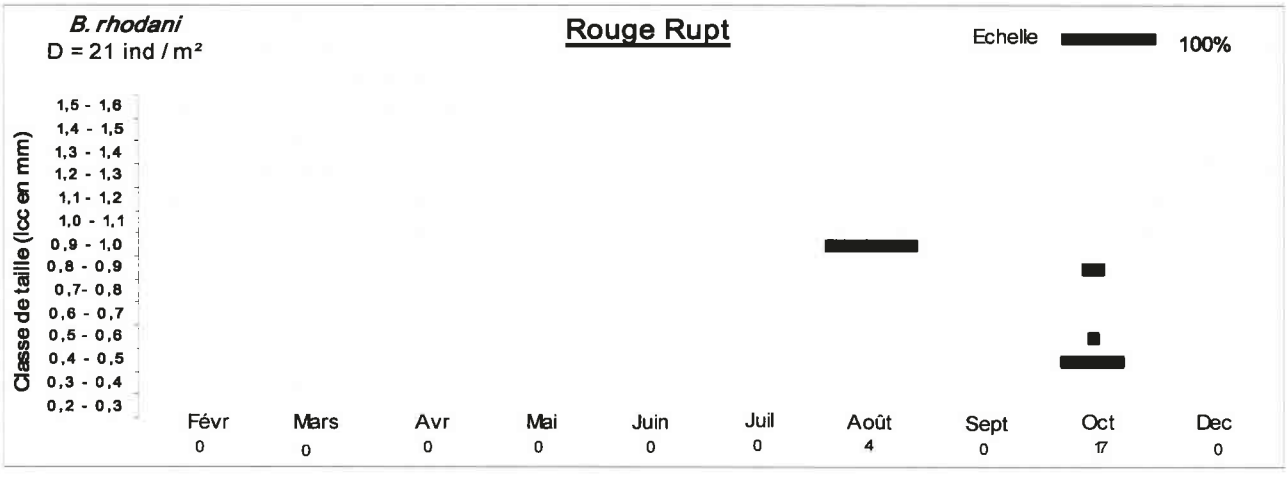


Figure 98b : Croissance pondérale des populations de *B. rhodani* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt







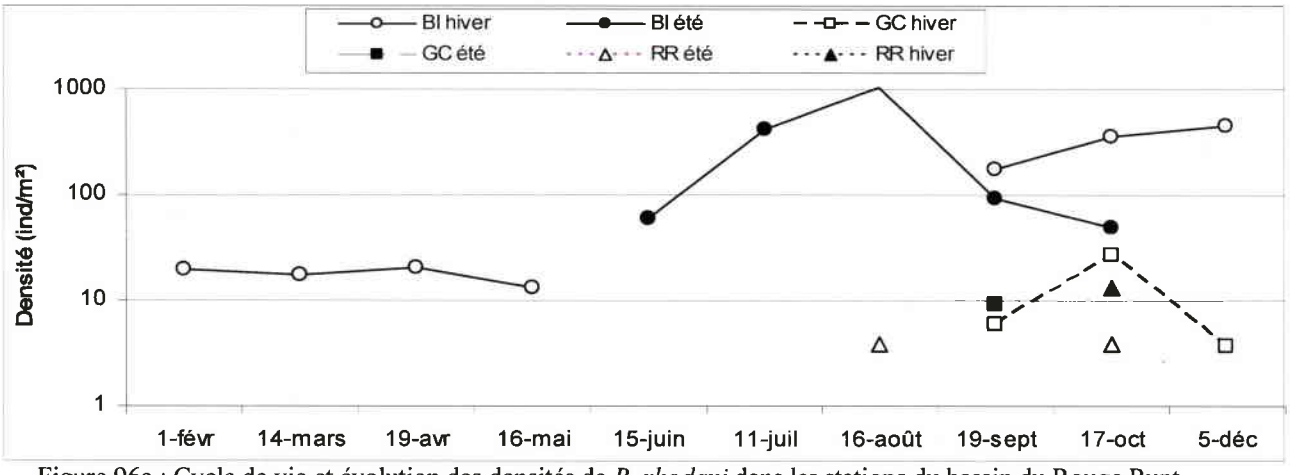
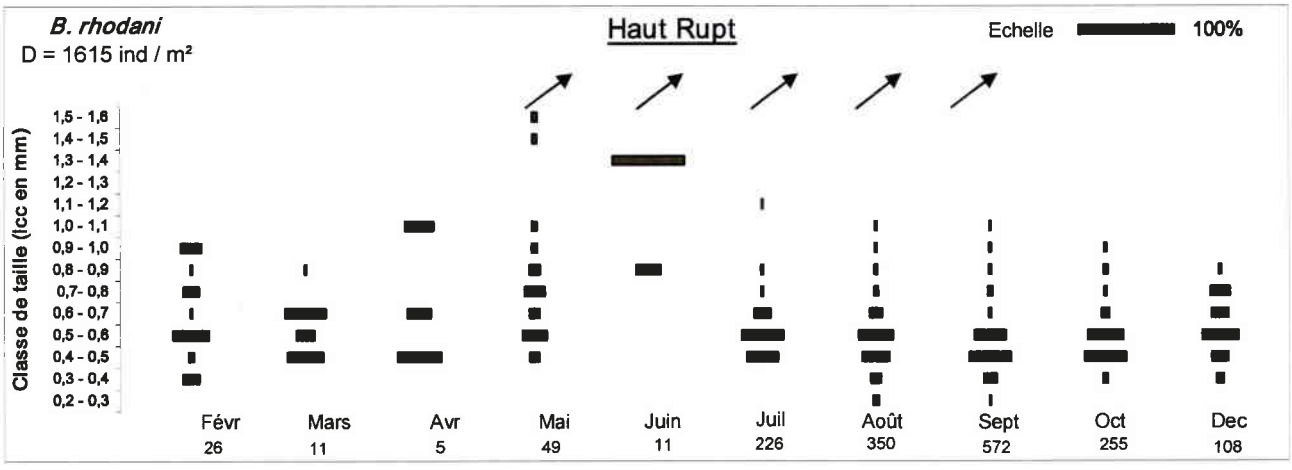
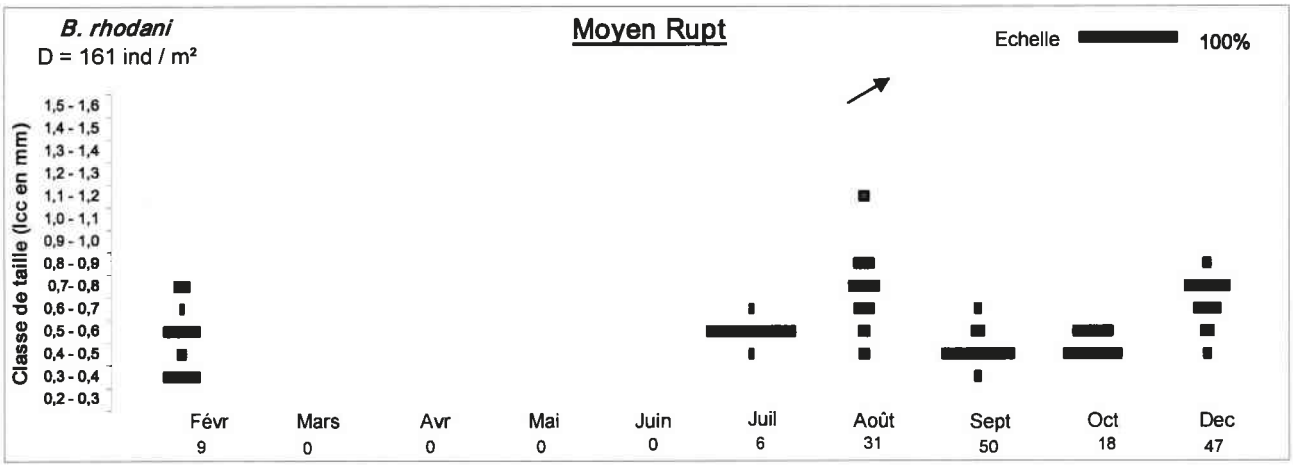


Figure 96a : Cycle de vie et évolution des densités de *B. rhodani* dans les stations du bassin du Rouge Rupt.





Bas Rupt

?

Pas d'individus capturés

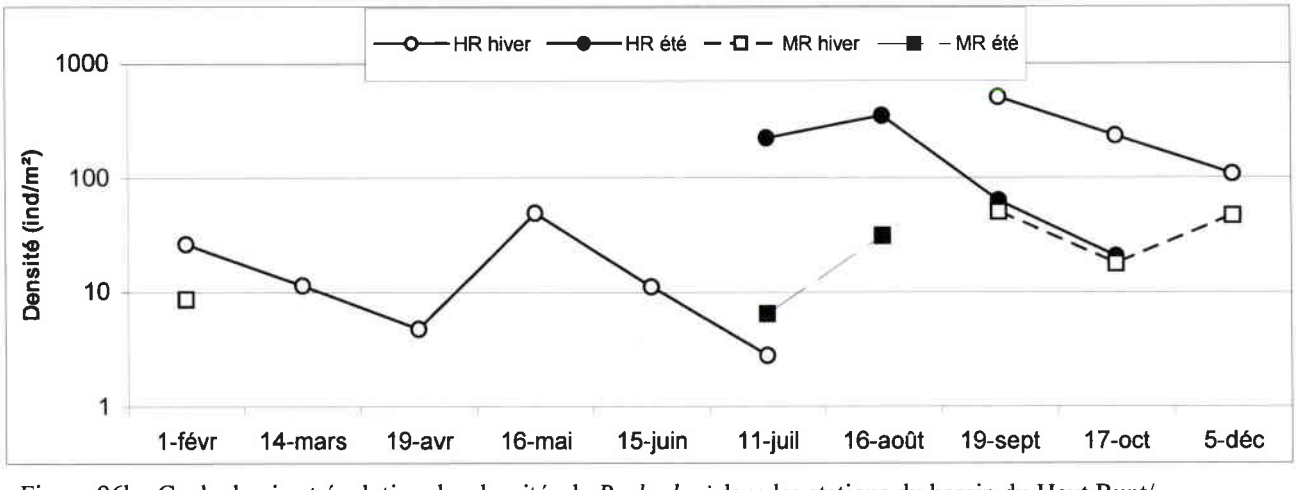


Figure 96b : Cycle de vie et évolution des densités de *B. rhodani* dans les stations du bassin du Haut Rupt/

Le tableau 70 synthétise les valeurs des taux de croissance pondérale spécifiques K de l'espèce dans les différentes stations pour les deux générations.

Tableau 70 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Baetis rhodani* dans les différentes stations pour les générations d'hiver et d'été. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA $p<0,05$).

K	BR	MR	HR	RR	GC	BI
hiver	-	-	1,06 (± 0,29) [a]	-	-	1,21 (± 1,04) [a]
été	-	-	1,80 (± 2,31) [b]	-	-	1,90 (± 2,34) [b]

Malheureusement, les taux de croissance dans les stations acidifiées n'ont pas pu être déterminés car le nombre insuffisant de campagne ne permettait pas d'établir une relation significative et le calcul de l'intervalle de confiance.

La croissance dans les deux stations non acides est comparable pour la génération d'hiver comme pour la génération d'été. Toutefois, les valeurs importantes des intervalles de confiance des taux de croissance de la génération d'été traduisent une imprécision due au trop faible nombre de campagne pour appréhender la croissance rapide des individus.

iii. Production

La production annuelle et le rapport P/B pour chaque cohorte de *Baetis rhodani* dans chaque station sont donnés dans le tableau 71 :

Tableau 71 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations d'hiver et d'été de *B. rhodani* dans les 6 stations d'étude.

	P hiver $_{(mg/m^2/an)}$	P/B $_{annuel}$	P été $_{(mg/m^2/an)}$	P/B $_{annuel}$	P tot $_{(mg/m^2/an)}$
BI	98,8	11,1	428,3	11,3	527,1
GC	1,3	7,4	9,3	39,9	10,6
RR	1,6	28,1	1,7	4,6	3,3
HR	81,5	8,6	128,5	16,2	210,0
MR	10,8	7,8	22,8	20,4	33,6
BR	-	-	-	-	-

La production est d'autant plus forte que les conditions d'acidification des stations sont faibles. Aussi, le tableau 72 présente les corrélations significatives entre les productions des générations d'hiver, d'été et totales avec les principaux paramètres descripteurs de l'acidification pH, conductivité et A.N.C.

Tableau 72 : Matrice de corrélations linéaires (Pearson) entre les productions de la génération d'hiver, de la génération d'été, la production totale de *Baetis rhodani* et les principaux paramètres descripteurs de l'acidification des stations. Les corrélations sont significatives à $p<0,05$.

		pH	Conductivité	A.N.C	Al_{tot}
P hiver	r^2	0,864	0,8915	0,9782	-0,6734
	p	p=,027	p=,017	p=,001	n.s
P été	r^2	0,7832	0,9924	0,9273	-0,698
	p	n.s	p=,000	p=,008	n.s
P tot	r^2	0,8155	0,9896	0,956	-0,7061
	p	p=,048	p=,000	p=,003	n.s

La production de la génération d'été apparaît nettement supérieure à celle de la génération hivernale surtout dans la station BI. La production est d'ailleurs maximale pour la génération d'été dans la station BI.

Les rapports P/B sont relativement élevés pour la génération d'hiver et nettement supérieurs à 5. Exception faite de la valeur pour la station RR, très élevée en raison de la présence très brève de l'espèce, les autres valeurs traduisent un fort turn over de l'espèce. La valeur est particulièrement forte dans la station BI ce qui peut être du à la faible abondance des stades âgés par rapport aux fortes densités lors du recrutement.

Les rapports P/B de la génération d'été sont toujours très élevés car le cycle est très court. Dans la station RR à l'inverse, le rapport P/B est plus faible car bien que la présence soit très brève, elle concerne quelques individus de stades âgés ayant une biomasse élevée.

iv. Micro répartition

La distribution des densités relatives de *B. rhodani* dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 73.

L'espèce peut se rencontrer dans tous les substrats, cependant elle affectionne surtout les Galets/graviers et les Blocs. Elle est également abondante dans les Bryophytes dans certaines stations.

Les distributions des densités dans les substrats ne sont pas homogènes dans les différentes stations. Même si c'est en grande partie dans les Bryophytes où les densités sont très variables selon les stations, que les différences s'effectuent, les densités semblent augmenter légèrement dans les Galets/graviers et les Blocs avec le degré d'acidification des stations. L'indice de Simpson augmentant avec le niveau d'acidification des stations dans les deux bassins versants, semble confirmer cette prépondérance des densités dans les Blocs et Galets/graviers dans les stations plus acides.

Le tableau 74 permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station.

L'étude de la répartition selon les tailles permet alors de déceler que le manque d'effectif (100% dans un seul substrat) dans certains groupes de taille pour les stations acidifiées est à l'origine de cette tendance globale observée.

Tableau 73 : Densités relatives de *B. rhodani* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
BI	a	25	41	16	8	10	0,27
GC	b	13	46	0	36	5	0,35
RR	c	40	60	0	0	0	0,52
HR	d	28	38	6	21	7	0,27
MR	a	30	44	10	2	14	0,31
BR	-	-	-	-	-	-	

Tableau 74 : Densités relatives des individus de *B. rhodani* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
BI	p	a	a	22	35	19	10	14	0,23
GC	p	b	a	14	57	0	21	7	0,39
RR	p	c	a	25	75	0	0	0	0,62
HR	p	d	a	30	37	5	24	4	0,28
MR	p	e	a	28	45	14	0	14	0,31
BR	p								
BI	m	a	b	31	47	12	3	6	0,34
GC	m	b	b	11	22	0	67	0	0,50
RR	m	c	b	100	0	0	0	0	1,00
HR	m	d	b	21	39	10	13	16	0,25
MR	m	a,d	a	32	42	5	5	16	0,30
BR	m								
BI	g	a	c	36	58	6	0	0	0,46
GC	g	b	c	0	0	0	100	0	1,00
RR	g	c	b	100	0	0	0	0	1,00
HR	g	d	b	33	22	11	11	22	0,23
MR	g	c	b	100	0	0	0	0	1,00
BR	g								

De la même manière, l'augmentation de l'indice de Simpson avec la taille des individus de (p) à (g) provient des très faibles effectifs des individus âgés (2 ou 3 individus) dans ces stations (voir évolution numérique figure 91).

***Baetis vernus* Curtis, 1834**

C'est une espèce acido-bénéficiaire dans nos stations. Elle est d'autant plus abondante que les stations présentent un degré d'acidification élevée. C'est une espèce intéressante car elle représente le seul Ephéméroptères qui ne régresse pas en milieu acide dans nos stations.

i. Cycle biologique, évolution numérique

Les cycles biologiques ainsi que l'évolution des densités pondérées sont présentés figures 99a et 99b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

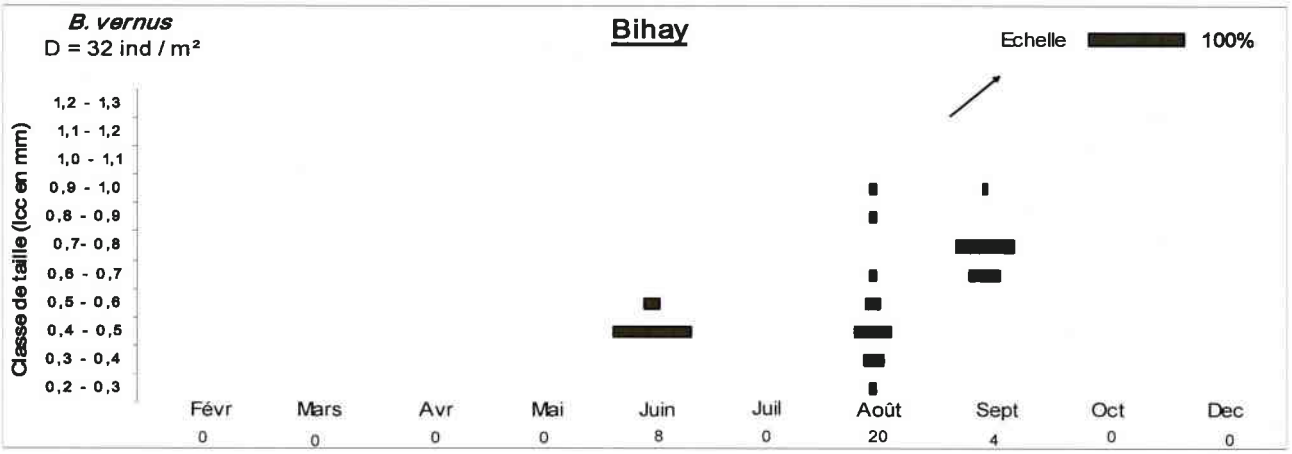
Le cycle de vie de *B.vernus* a été décrit notamment par Langfod (1971), Pleskot (1958), Werneke & Zwick (1992). Pleskot (1958) décrit un cycle univoltin assez court où les individus sont présents d'avril à septembre alors que Langford (1971) décrit également un cycle univoltin mais en observant des individus pratiquement toute l'année. Cependant ce dernier reconnaît ne pas différencier *B. vernus* de *B. tenax* dans son étude. Par ailleurs, Werneke & Zwick (1992) mettent en évidence une diapause importante à l'état œuf chez *B. vernus*.

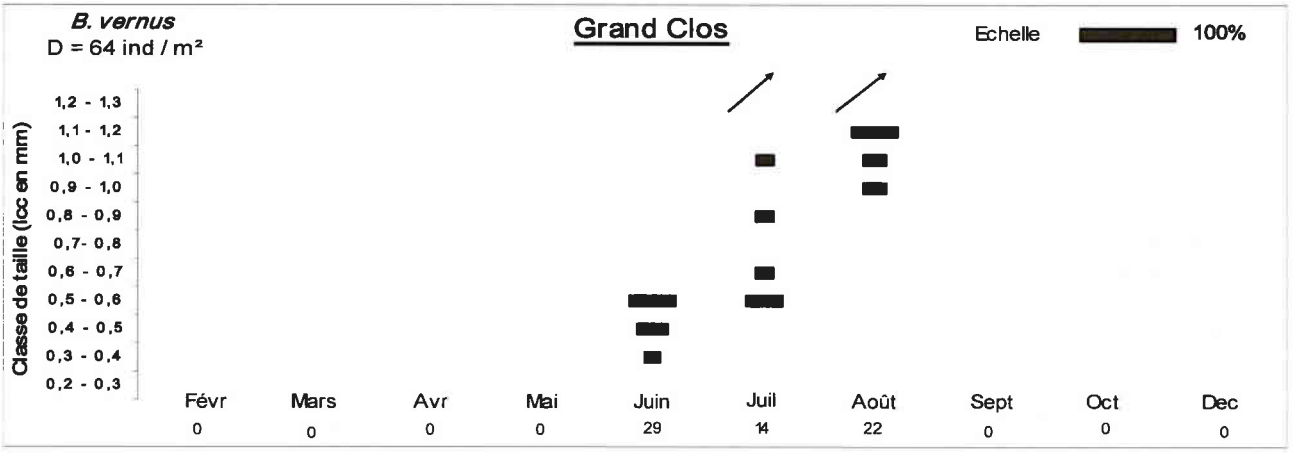
L'espèce est univoltine dans toutes les stations. Elle présente un cycle de vie larvaire court et estival. Le recrutement s'effectue à partir de juin dans toutes les stations et se poursuit jusqu'en juillet notamment dans les stations HR et RR où les densités sont maximum à cette période. Le développement est extrêmement rapide et les émergences peuvent apparaître dès le mois de juin alors que le recrutement continue dans certaines stations. Ainsi, il existe des individus de stades très différents dès les premiers mois de développement en juin et juillet. Mais les émergences s'effectuent surtout d'août jusqu'en septembre dans quasiment toutes les stations ce qui se traduit par une forte chute des densités. L'espèce passe alors l'automne, l'hiver et le printemps à l'état œuf jusqu'au mois de juin suivant où la nouvelle génération apparaît.

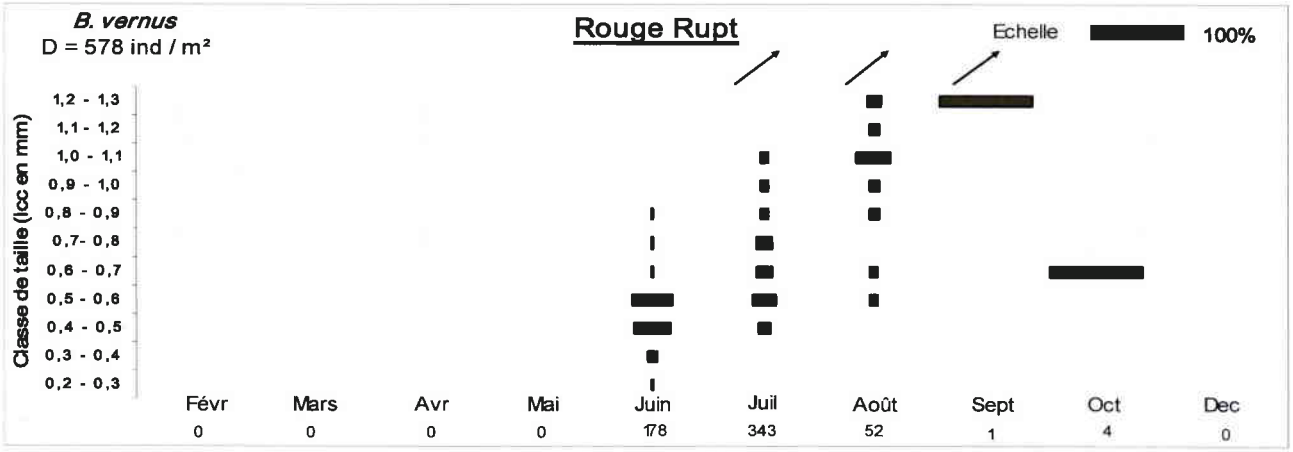
Bien que les densités soient variables, l'espèce présente un cycle similaire dans toutes les stations si bien que l'acidification ne semble pas avoir d'effet sur le cycle de vie *de Baetis vernus* dans nos stations.

ii. Allométrie, croissance pondérale

La relation allométrique (poids/taille) de *Baetis vernus* permettant de déterminer la croissance pondérale est représentée par la figure 100.







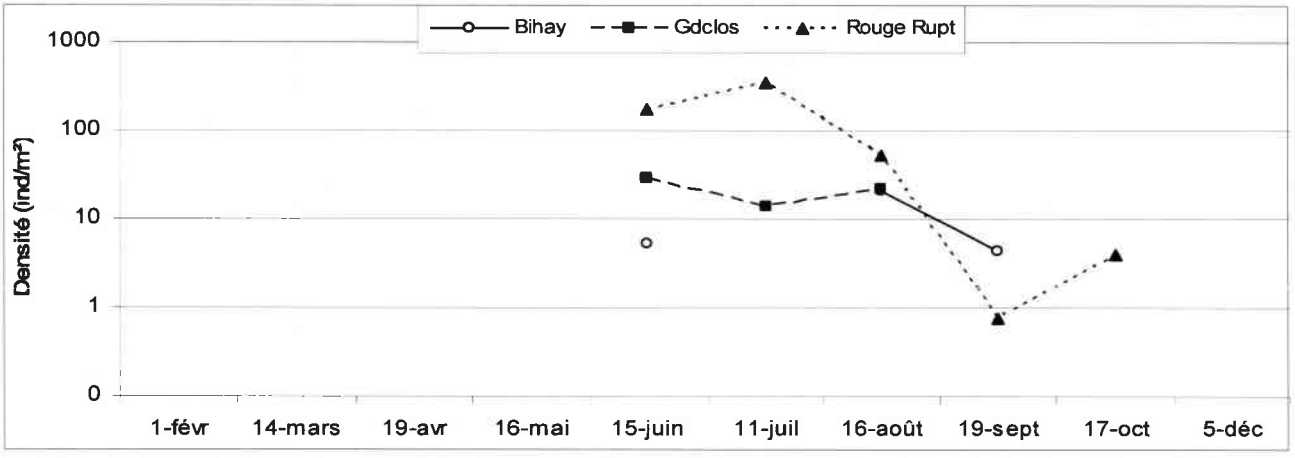
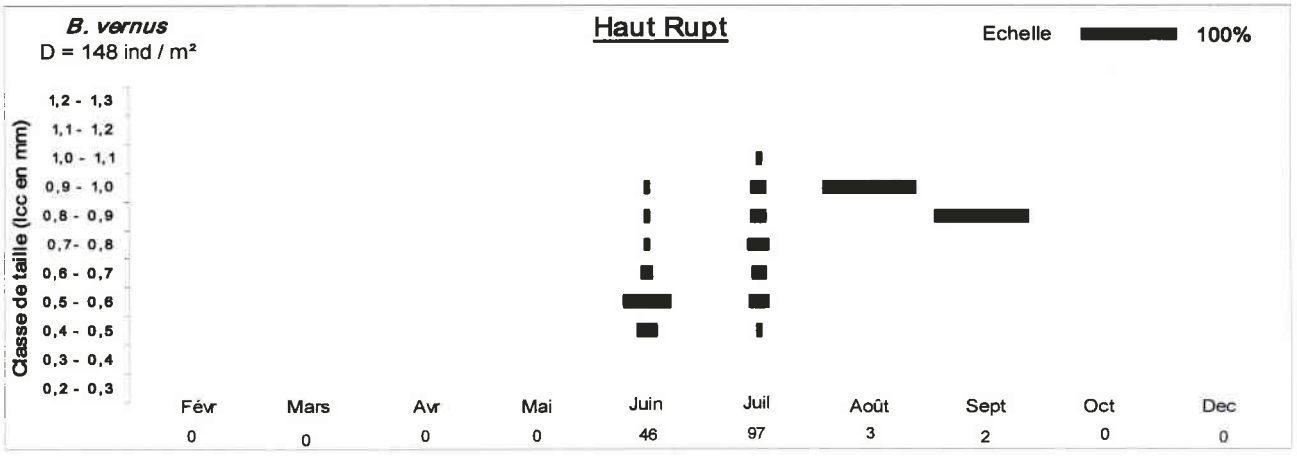
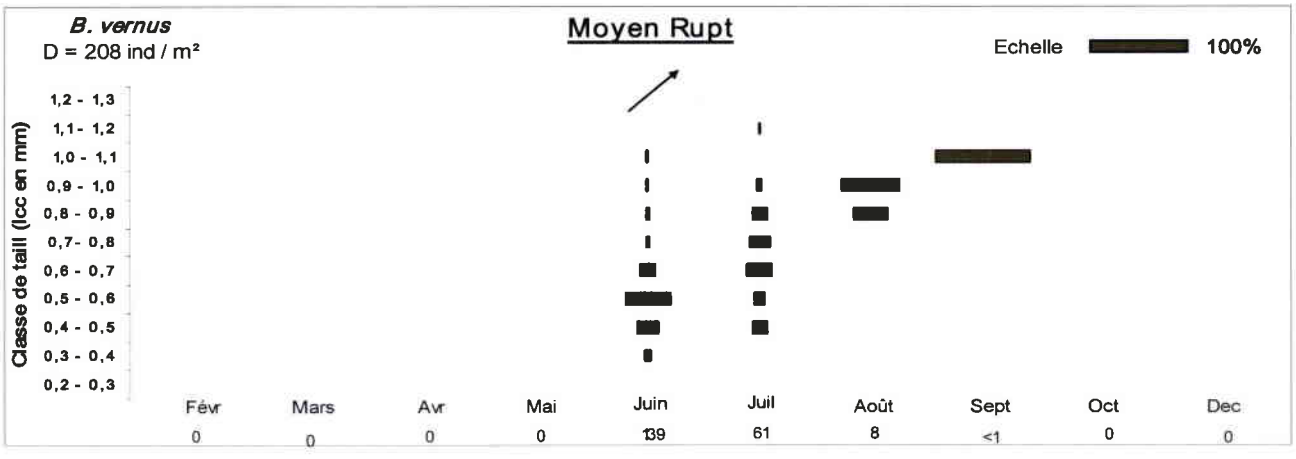
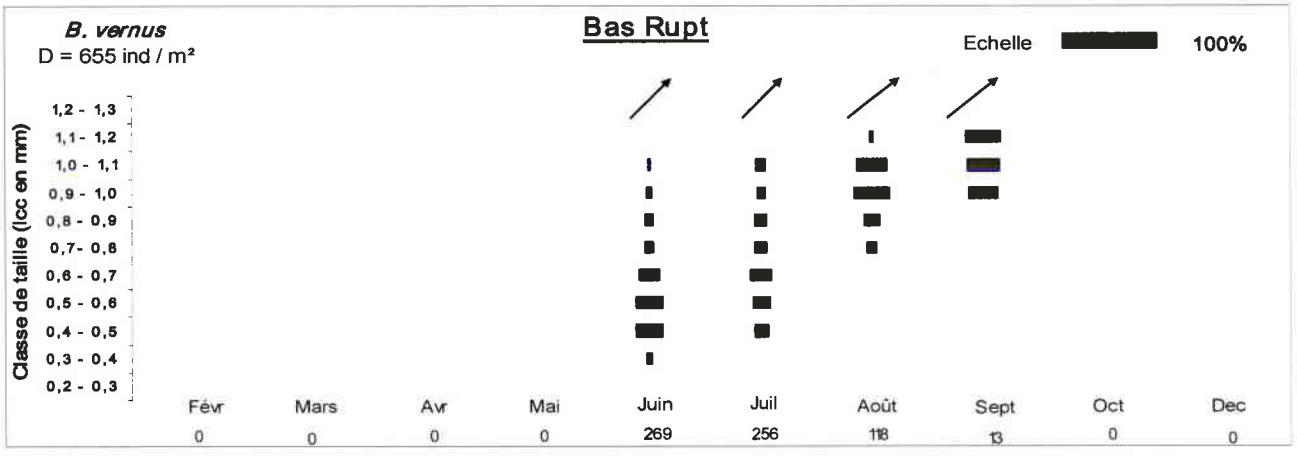


Figure 99 : Cycle de vie et évolution des densités de *B. vernus* dans les stations du bassin du Rouge Rupt.







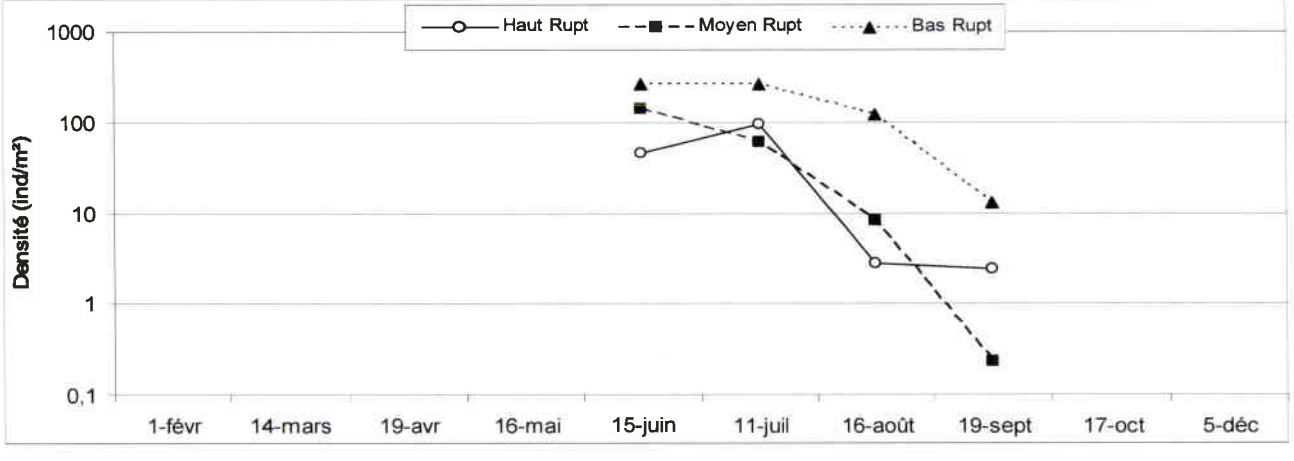


Figure 99b : Cycle de vie et évolution des densités de *B. vernus* dans les stations du bassin du Haut Rupt

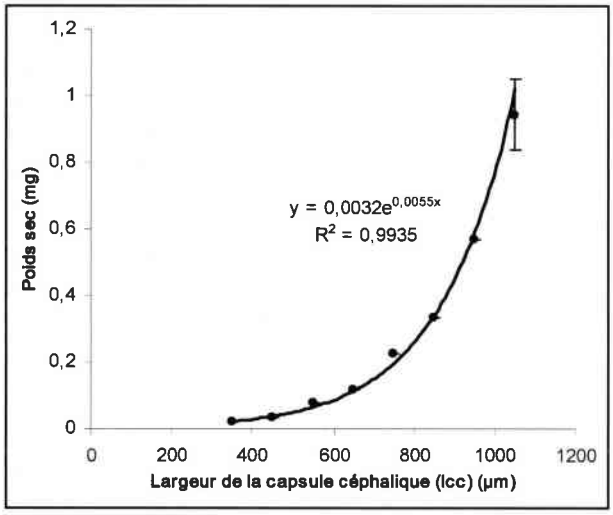


Figure 100 : Relation allométrique pour *B. vernus* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique.

La relation allométrique pour *B. vernus* se définit donc selon l'équation suivante :

$$\text{Poids sec (mg)} = 0{,}0032\ e^{\,0{,}0055 \times \text{lcc}\ (\mu m)}$$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figures 101a et 101b respectivement dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt.

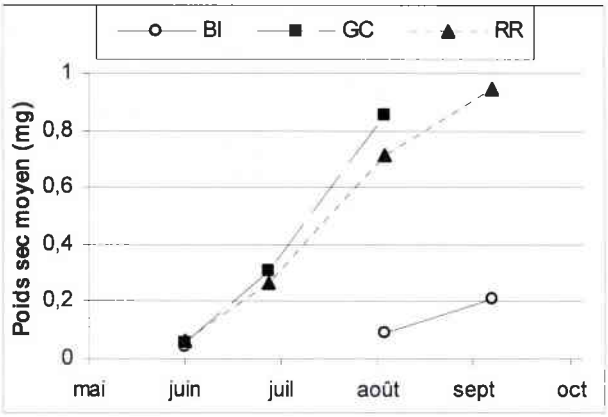


Figure 101a : Croissance pondérale des populations de *B. vernus* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt

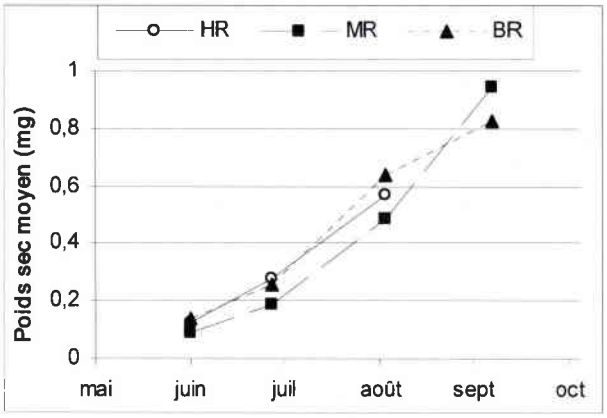


Figure 101b : Croissance pondérale des populations de *B. vernus* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt

Le tableau 75 synthétise les valeurs des taux de croissance pondérale spécifiques K de l'espèce dans les différentes stations.

Tableau 75 : Taux de croissance pondérale spécifiques K ($\mu g.jour^{-1}$) de *Baetis vernus* dans les différentes stations. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA $p<0{,}05$).

K linéaire	BR	MR	HR	RR	GC	BI
Total	7,6 (± 3,4) [a]	8,9 (± 6,1) [a]	7,2 (± 7,9) [a]	9,6 (± 3,3) [a]	13,0 (± 17,4) [a]	-

La croissance de *B.vernus* est très rapide et se fait selon un mode linéaire. Les intervalles de confiance sont d'autant plus grand que le nombre d'individus capturés dans les stations est faible ce qui entraîne une imprécision importante du taux de croissance même si ceux ci sont assez peu variables. Les taux de croissance ne sont pas significativement différents et il ne semble pas que l'acidification ait un effet sur la croissance de *B. vernus*. Cependant, dans la station BI, le taux de croissance linéaire n'a pas pu être calculé en raison de l'absence de significativité de la relation linéaire.

iii. Production

La production annuelle et le rapport P/B de *Baetis vernus* dans chaque station sont donnés dans le tableau 76 :

	P (mg/m²/an)	P/B annuel
BI	4,5	14,5
GC	20,9	8,6
RR	142,8	10,1
HR	40,3	11,5
MR	48,6	17,1
BR	213,5	11,3

Tableau 76 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations d'hiver et d'été de *B. vernus* dans les 6 stations d'étude

La production est nettement plus importante dans les stations les plus acides. Comme pour les densités, une corrélation positive très significative existe entre la production et le gradient croissant d'acidification des stations (tableau 77). Toutefois, les rapports ne sont pas les mêmes et si les densités sont par exemple 18 fois moindres dans la station BI par rapport à la station RR, la production est quant à elle 32 fois plus faible !

Tableau 77 : Matrice de corrélation linéaire (Pearson) entre la production de *B. vernus* et les principaux paramètres descripteurs de l'acidification. Les corrélations sont significatives à $p<0,05$.

	pH	Conductivité	A.N.C	Al_{tot}
Production	-0,9023	-0,5838	-0,7038	0,9457
B. vernus	p=,014	n.s	n.s	p=,004

Les rapports P/B restent très élevés et nettement au-dessus de 5, le cycle de vie larvaire étant très court et largement inférieur à un an. L'espèce présente donc un turn over très important.

iv. Micro répartition

La distribution des densités relatives de *B. vernus* dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 78.

Tableau 78 : Densités relatives de *B. vernus* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
BI	a	7	10	63	10	10	0,43
GC	b	79	7	0	14	0	0,64
RR	c	36	5	1	52	6	0,40
HR	d	31	22	6	28	14	0,23
MR	e	24	14	12	5	44	0,28
BR	f	21	23	22	27	6	0,22

Tableau 79 : Densités relatives des individus de *B. vernus* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

Station	Taille	Test de l'effet station	Test de l'effet taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
BI	p	a	a	11	15	59	15	0	0,40
GC	p	b	a	75	0	0	25	0	0,62
RR	p	c	a	35	2	2	56	4	0,44
HR	p	d	a	27	27	0	32	14	0,26
MR	p	e	a	32	20	6	11	31	0,25
BR	p	f	a	23	14	30	28	6	0,23
BI	m	a	b	11	0	67	0	22	0,50
GC	m	b	b	100	0	0	0	0	1,00
RR	m	c	a	38	6	0	49	8	0,39
HR	m	d	b	37	17	11	11	23	0,24
MR	m	e	b	22	13	18	0	47	0,31
BR	m	f	a,b	21	22	19	32	6	0,23
BI	g	a	c	0	0	50	0	50	0,49
GC	g	b	c	80	20	0	0	0	0,68
RR	g	c	a	38	12	0	42	8	0,34
HR	g	c	c	27	18	9	45	0	0,32
MR	g	d	c	9	6	12	6	67	0,47
BR	g	e	b	19	37	16	21	6	0,24

L'espèce est présente dans tous les substrats. Cependant, les densités varient beaucoup si bien qu'aucune station ne présente une distribution semblable à une autre. En outre, si la distribution des densités dans la station BR est par exemple très homogène entre les substrats Blocs, Galets/graviers, Sables et Bryophytes, à l'inverse dans l'autre station acide RR, les densités sont nettement plus élevées dans les Bryophytes. Les variations dans les distributions des densités dans les substrats ne semblent pas être corrélées avec le niveau d'acidité des stations. L'indice de Simpson montre des valeurs très différentes entre les bassins versants. Il est nettement plus élevé dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt qui possèdent des densités plus faibles.

Le tableau 79 permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station.

Dans les deux stations acides BR et RR où les densités sont les plus élevées, les distributions apparaissent relativement homogènes entre les trois groupes de taille. Dans les autres stations, à l'exception de GC, il existe des différences de distribution des densités selon la taille des individus, surtout au niveau des Litières.

Dans le bassin versant du Rouge Rupt, quel que soit le groupe de taille considéré, les densités de la station acide RR sont plus importantes dans les Bryophytes et plus faibles dans les Sables par rapport à la station de référence BI. Bien que les distributions soient différentes pour tous les groupes de taille entre les stations du bassin versant du Haut Rupt, il apparaît une répartition plus équitable dans les différents substrats, sans doute en raison des densités plus fortes. Néanmoins, la tendance observée précédemment dans le bassin versant du Rouge Rupt entre BI et RR ne se confirme pas dans le bassin versant du Haut Rupt.

Par ailleurs, l'indice de Simpson ne met pas en évidence de tendance particulière quant à l'amplitude de la niche spatiale de l'espèce dans les différentes stations.

IV.1.3.4 Diptères

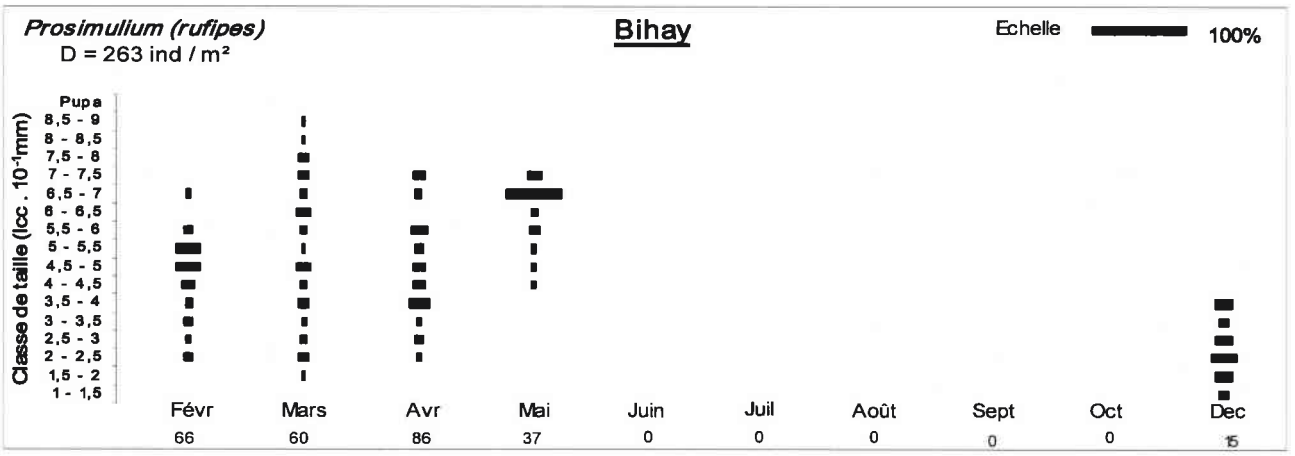
Prosimulium rufipes (Meigen, 1830)

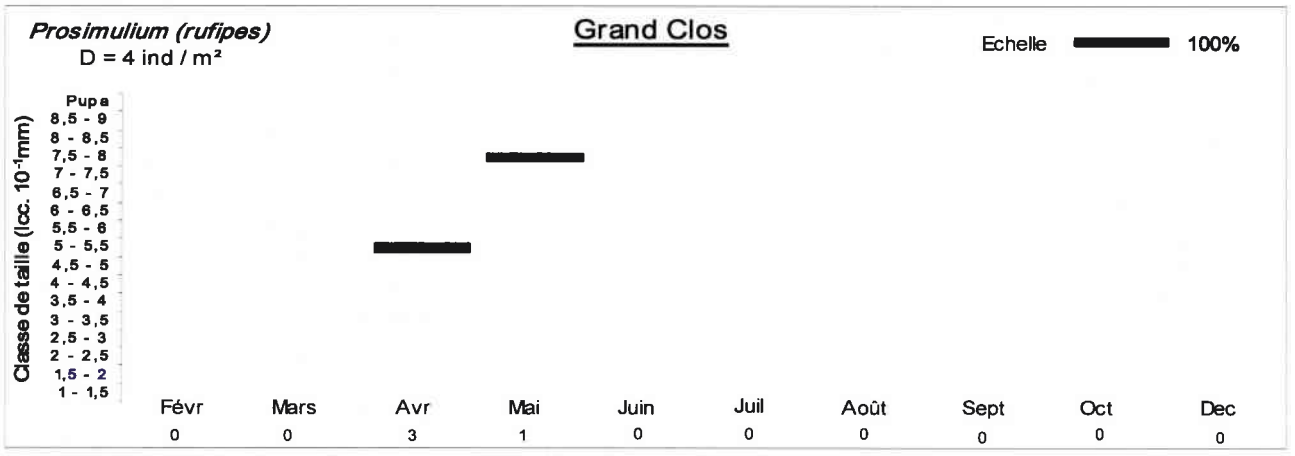
C'est une espèce considérée comme acido-indifférente d'après notre étude. Elle est assez bien représentée dans toutes nos stations à l'exception de la station GC.

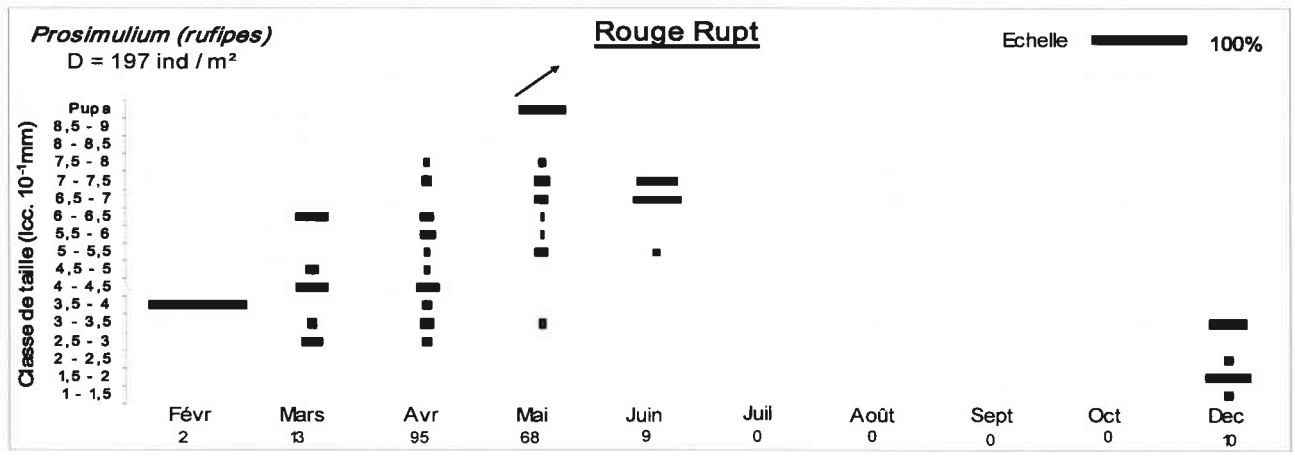
i. Cycle biologique, évolution numérique

Les cycles biologiques ainsi que l'évolution des densités pondérées sont présentés figures 102a et 102b dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

L'espèce a notamment été étudiée par Lavandier (1979) et Céréghino (1997). Tous deux mettent en évidence un cycle univoltin avec un développement printanier. Le très faible effectif dans la station GC ne peut pas permettre d'établir le cycle de vie de l'espèce dans cette station. L'espèce apparaît univoltine dans toutes les autres stations. Les premières







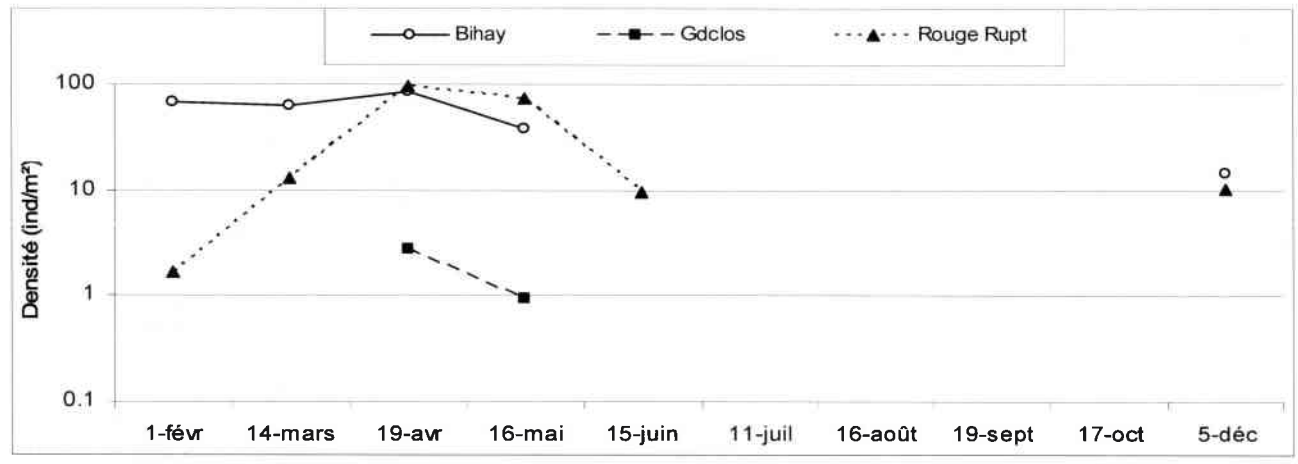
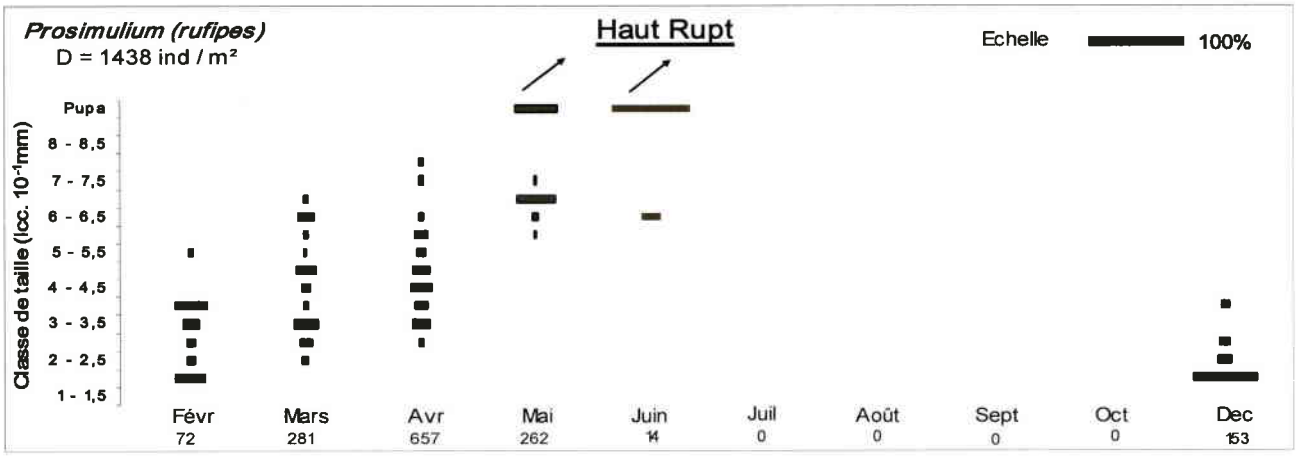
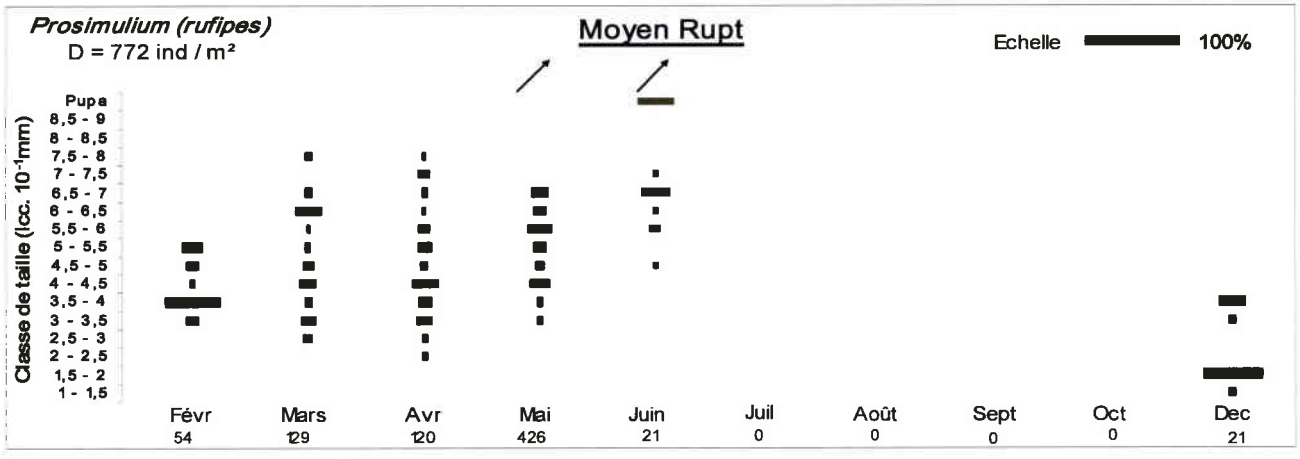
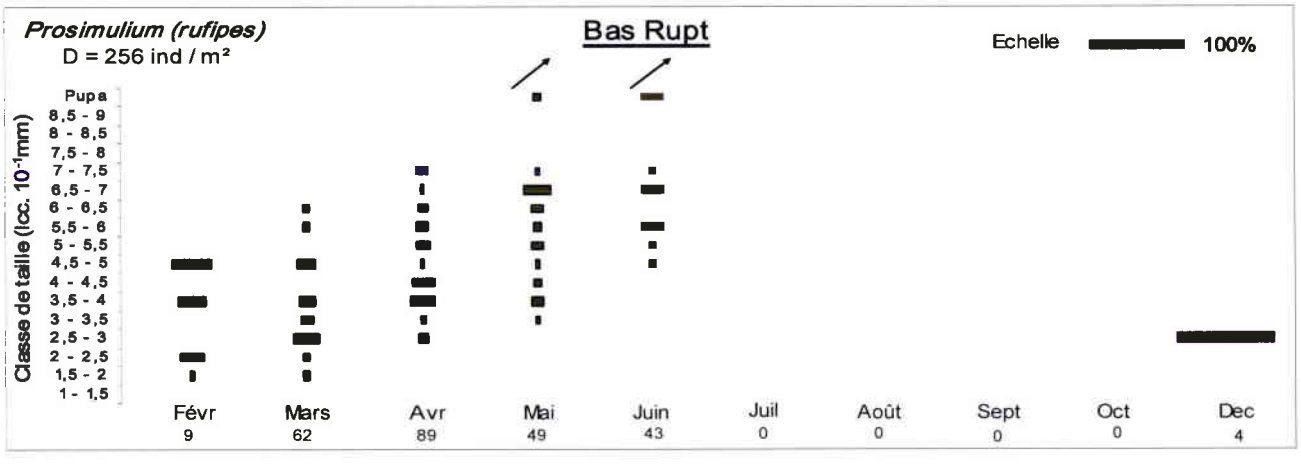


Figure 102a : Cycle de vie et évolution des densités de *P. (rufipes)* dans les stations du bassin du Rouge Rupt.







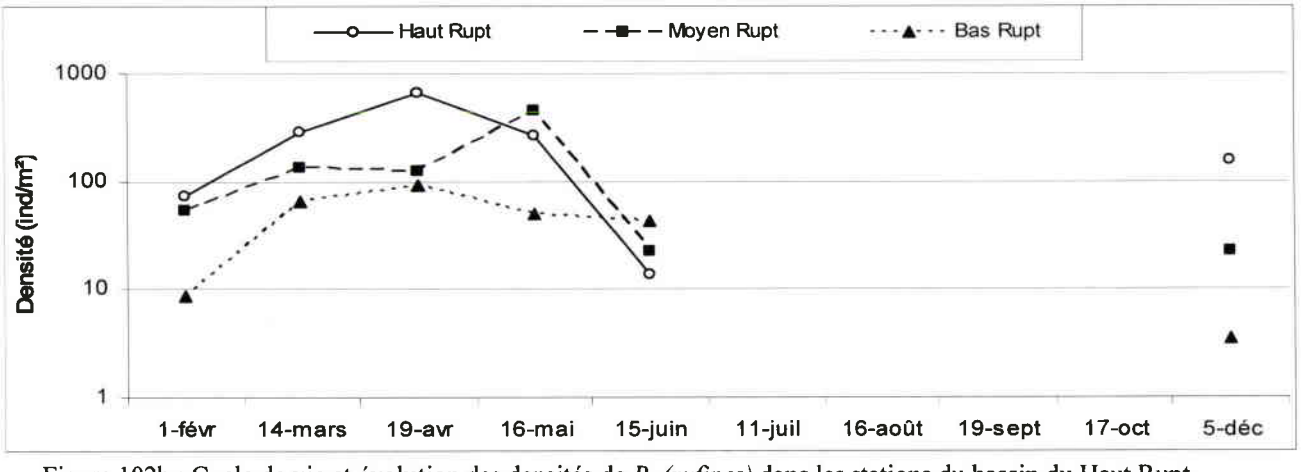


Figure 102b : Cycle de vie et évolution des densités de *P. (rufipes)* dans les stations du bassin du Haut Rupt.

larvules apparaissent en décembre et le recrutement semble s'étaler sur plusieurs mois. En effet, des larves de jeunes stades sont présentes jusqu'en avril voire mai. Les densités augmentent et deviennent alors maximales à cette période dans toutes les stations. Le cycle larvaire est assez court et les pupes précédant les émergences apparaissent en mai et se poursuivent jusqu'en juin. De juin à décembre suivant, aucune larve n'est présente et l'espèce passe vraisemblablement l'été et l'automne à l'état œuf dans nos stations.

Les cycles de vie établis dans les 5 stations sont similaires et le niveau d'acidification ne semble pas engendrer de modifications.

ii. Allométrie, croissance pondérale

La relation allométrique (poids/taille) de *Prosimulim (rufipes)* permettant de déterminer la croissance pondérale, est représentée par la figure 103.

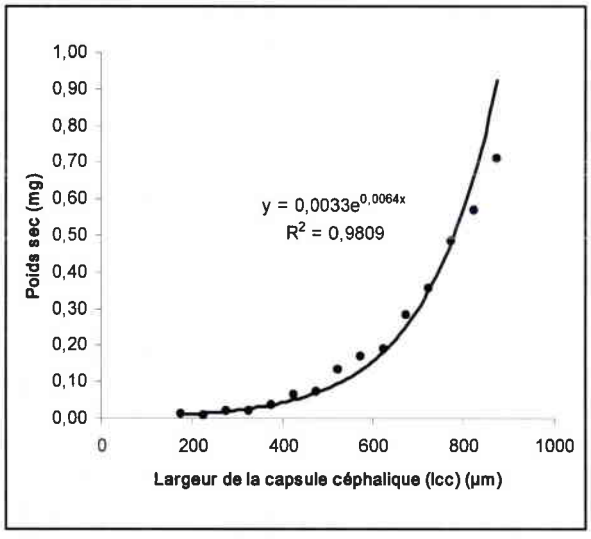


Figure 103 : Relation allométrique pour *Prosimulium (rufipes)* établie à partir des mesures de la largeur de la capsule céphalique.

La relation allométrique pour *Prosimulium (rufipes)* se définit selon l'équation suivante :

$$\text{Poids sec (mg)} = 0{,}0033\ e^{0{,}0064 \times \text{lcc}\ (\mu\text{m})}$$

La croissance pondérale de l'espèce dans les différentes stations est présentée figures 104a et 104b dans les bassins versants du Rouge Rupt et du Haut Rupt respectivement.

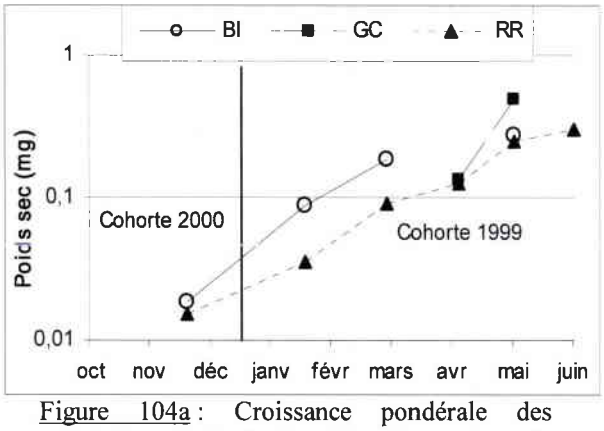


Figure 104a : Croissance pondérale des populations de *P. (rufipes)* dans les stations du bassin versant du Rouge Rupt

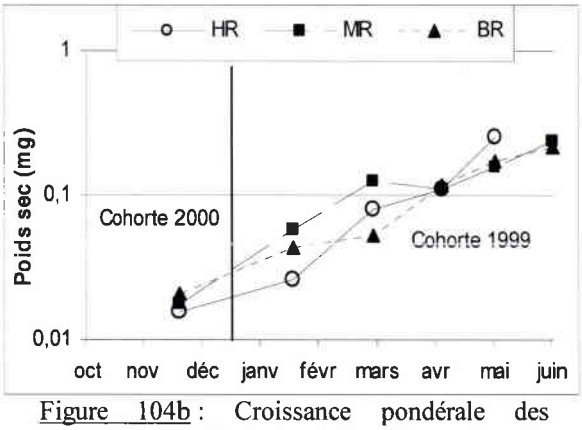


Figure 104b : Croissance pondérale des populations de *P. (rufipes)* dans les stations du bassin versant du Haut Rupt

Le tableau 80 synthétise les valeurs des taux de croissance pondérale spécifique K de l'espèce dans les différentes stations.

Tableau 80 : Taux de croissance pondérale spécifique K (% poids sec jour^{-1}) de *Prosimulium (rufipes)* dans les différentes stations. Le chiffre entre parenthèse représente l'intervalle de confiance sur la pente à 95 %. Des lettrines différentes indiquent des taux de croissance entre stations significativement différents (ANCOVA $p<0,05$).

K	BR	MR	HR	RR	GC	BI
Total	1,25 (± 0,29) ^{a}	1,24 (± 0,54) ^{a}	1,71 (± 0,64) ^{a}	1,63 (± 0,27) ^{a}	-	- 1,61 (± 1,69) ^{a}

Les taux de croissance ont été calculés sur l'ensemble de la période de croissance dans toutes les stations à l'exception de la station GC. Les taux de croissance sont similaires dans l'ensemble des stations et l'acidification ne semble pas avoir d'effet sur la croissance de *Prosimulium (rufipes)*.

iii. Production

La production annuelle et le rapport P/B de *Prosimulium (rufipes)* dans chaque station sont donnés dans le tableau 81 :

	P $_{(mg/m^2/an)}$	P/B $_{annuel}$
BI	38,4	10,3
GC	1,0	12,8
RR	18,1	7,2
HR	103,9	7,6
MR	80,7	7,9
BR	17,6	6,1

Tableau 81 : Estimation des productions annuelles et du rapport P/B des populations d'hiver et d'été de *P. (rufipes)* dans les 6 stations d'étude

La production est aussi faible dans les deux stations les plus acides BR et RR. Toutefois, la densité et la production de l'espèce sont bien plus importantes dans le bassin versant du Haut Rupt que dans le bassin versant du Rouge Rupt. Pris séparément, les productions dans chaque bassin versant sont alors plus élevées dans les stations non acides que dans les stations acidifiées. Cependant, si dans le bassin versant du Haut Rupt, la production est corrélée négativement au gradient d'acidification, la station GC dans le bassin versant du Rouge Rupt paraît alors anormalement faible. Il est possible qu'un autre facteur réduise la présence et la production de l'espèce dans la station GC. Si on considère les stations dans leur ensemble, l'effet de l'acidification n'est pas perceptible en raison du décalage de la production entre les bassins versants.

Les rapports P/B sont élevés comme pour beaucoup d'espèces de Diptères dont le cycle est court. En revanche, les rapports P/B ne présentent pas de modification selon le gradient d'acidification que ce soit dans l'un ou dans l'autre des bassins versants.

Tableau 82 : Densités relatives de *P. (rufipes)* dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités dans les stations (test du χ^2 à $p<0,05$). Les valeurs entre parenthèses ne sont pas prises en compte dans le test d'homogénéité des distributions du χ^2 .λ : indice de concentration de Simpson.

% D		Blocs	Galets/graviers	Sables	Bryophytes	Litières	λ
Bl	a	15	0	(2)	82	(0)	0,70
GC	b	33	0	(0)	67	(0)	0,55
RR	a,c	19	3	(2)	75	(0)	0,60
HR	d,c	18	8	(1)	72	(1)	0,56
MR	d,c	25	9	(2)	64	(0)	0,48
BR	d	12	14	(5)	67	(2)	0,48

Tableau 83 : Densités relatives des individus de *P. (rufipes)* séparés par groupe de taille (p, m et g) dans chaque substrat pour chacune des stations. Des lettrines différentes signifient une distribution différente des densités entre station pour chaque groupe de taille (effet station) et entre groupe de taille dans chaque station (effet taille) selon le test du χ^2 à $p<0,05$.

Station	Taille	Test de l'effet station	taille	Blocs	Gal./grav.	Sables	Bryoph.	Litières	λ
Bl	p	a	a	14	0	3	83	0	0,71
GC	p								
RR	p	a	a	14	5	5	77	0	0,62
HR	p	a,b	a	8	4	1	87	0	0,76
MR	p	b	a	2	9	0	89	0	0,80
BR	p	c	a	3	12	12	73	0	0,55
Bl	m	a	a	12	0	2	86	0	0,76
GC	m								
RR	m	b,a	a	16	3	3	77	0	0,62
HR	m	c	b	31	16	1	52	1	0,38
MR	m	c,b	b	24	7	2	66	0	0,49
BR	m	c	b	17	16	3	63	0	0,45
Bl	g	a	b	26	0	0	74	0	0,61
GC	g								
RR	g	a	b	35	5	0	60	0	0,48
HR	g	a,c	b	24	8	0	65	3	0,48
MR	g	b	c	42	16	3	39	0	0,35
BR	g	c	b	14	12	4	71	0	0,53

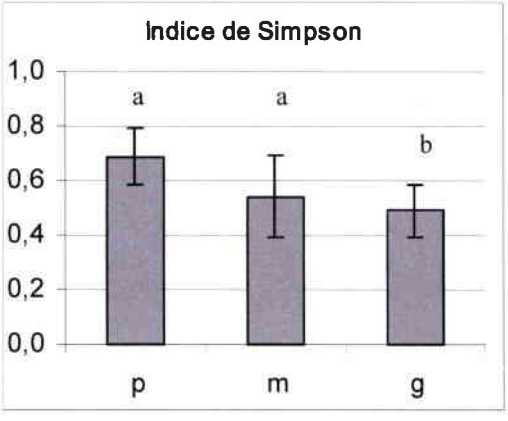


Figure 105 : Valeurs moyennes de l'indice de concentration de Simpson appliqué aux distributions dans les substrats des individus des 3 groupes de taille p, m et g de *P. (rufipes)* pour l'ensemble des stations d'étude. Des lettrines différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs moyennes de l'indice de Simpson par taille (Test U Mann Whitney $p<0,05$).

iv. Micro répartition

La distribution des densités relatives de *Prosimulium (rufipes)* dans chaque substrat pour chaque station est synthétisée dans le tableau 82.

L'espèce affectionne particulièrement les substrats Blocs et Bryophytes. On peut la trouver également dans les Galets/graviers dans le bassin versant du Haut Rupt. En revanche, elle semble délaisser les substrats de sédimentation en zone lentiques Sables et Litières.

Les distributions des densités dans les substrats ne sont pas homogènes dans toutes les stations mais les différences sont faibles et se font surtout entre les bassins versants. En effet, au sein du bassin versant du Haut Rupt, les distributions sont homogènes entre les 3 stations de niveau d'acidification différent. Dans le bassin versant du Rouge Rupt, la distribution des densités dans la station BI est également semblable à celle dans la station la plus acide RR. Ainsi, l'acidification ne semble pas avoir un effet sur la distribution des densités dans les substrats au sein de nos stations.

Le tableau 83 permet de comparer la distribution des densités des individus dans les substrats en fonction de leur taille pour chaque station.

En considérant les tailles, les différences se font surtout entre les individus (p) et (g). Il apparaît alors une plus forte densité dans les Bryophytes chez les individus (p) au détriment des densités dans les Blocs qui augmentent chez les individus (g) dans presque toutes les stations ce qui implique un indice de Simpson en moyenne plus faible chez les individus g pour l'ensemble des stations (figure 105).

Les distributions sont en revanche quasiment toutes homogènes entre les stations acides et non acides dans les trois groupes de taille p (sauf entre HR et BR), m et g. En conséquence, la tendance observée d'un point de vue global se confirme et l'acidification ne semble pas avoir d'effet sur la microrépartition de *Prosimulium (rufipes)*.

IV.1.4 Discussion

L'effet de l'acidification des eaux de surface sur l'autoécologie des espèces de macroinvertébrés reste très peu étudié. La majorité des études s'est focalisée sur l'érosion de la biodiversité, sur les groupes fonctionnels trophiques et sur les mécanismes physiologiques étudiés en écotoxicologie. En revanche, peu de réelles études se sont intéressées à la croissance et à l'écologie des espèces. Quelques récentes avancées dans ce domaine ont été menées notamment par Ledger & Hildrew (2000 a,b ; 2001) sur l'aspect trophique des Nemouridae en milieu acide ou encore par Thomsen & Friberg (2002) sur l'étude de la croissance et l'histoire de vie de *Leuctra nigra*.

L'étude du cycle de vie est déterminante pour comprendre l'importance et le rôle des organismes dans l'écosystème. Dans ce sens, la littérature concernant le cycle de vie de diverses espèces de macroinvertébrés dans leurs milieux est assez abondante. Les propriétés

du cycle de vie de chaque espèce dépendent avant tout des propriétés intrinsèques de l'espèce ; cependant diverses contraintes environnementales peuvent alors modifier certaines de ces propriétés et aboutir à des changements dans les modalités du cycle de vie. Les études sur la comparaison du cycle de vie d'une même espèce dans diverses conditions se font alors plus rares.

Parmi les paramètres influant sur les modalités des cycles de vie, le plus étudié a sans conteste été la température : elle apparaît comme étant responsable des changements les plus caractéristiques notamment sur le développement embryonnaire et les phénomènes de diapause ainsi que sur la croissance, la durée du cycle de vie et l'émergence (Ulfstrand, 1968 ; Elliott, 1972 ; Brittain, 1974, 1983 ; Sweeney, 1984 ; Benton & Pritchard, 1988 ; Rosillon, 1988 ; Lillehammer *et al.*, 1989 ; Marten & Zwick, 1989 ; Hogue & Hawkins, 1991 ; Danks, 1992 ; Frutiger, 1996 ; Watanabe *et al.*, 1999 ; Wagner, 2002).

D'autres paramètres influant également sur la croissance et par voie de conséquence sur le cycle de vie des espèces, ont été mis en évidence comme la qualité et /ou la quantité des ressources nutritives (Thorup, 1963 ; Anderson & Cummins, 1979 ; Rosillon, 1988 ; Voshell, 1991 ; Danks, 1992 ; Ledger & Winterbourn, 2000 ; Richardson, 1991, 2001) ou encore les relations de compétition et de prédation (Decamps & Lafont, 1974 ; Peckarsky & Cowan, 1991 ; Schütte *et al.*, 1998 ; McPeek & Peckarsky, 1998).

L'étude des différentes espèces que nous avons choisies rend compte d'une grande diversité de cycles de vie. Certaines espèces comme *Baetis melanonyx* possède un cycle de vie où la phase larvaire dure seulement 2 à 3 mois dans l'année avec une croissance continue et très rapide ; à l'inverse, *Sericostoma personatum* possède un cycle de vie larvaire de 3 ans avec des phases de croissance très différentes. Les cycles de vie établis dans les conditions « normales » c'est à dire non acides, peuvent alors se ranger en 5 catégories :

- Cycle de vie **semivoltin** dont le développement larvaire s'effectue sur 2 ou 3 ans : *L. nigra*, *S. personatum*, *O. albicorne*.
- Cycle de vie **univoltin classique** dont le développement larvaire s'effectue de l'automne à l'été suivant et où la croissance se fait essentiellement au printemps : *A. sulcicollis*, *S. torrentium*, *D. annulatus*, *G. conformis*.
- Cycle de vie **univoltin à développement larvaire court et hivernal** : *B. seticornis*, *Prosimulium (rufipes)*.
- Cycle de vie **univoltin à développement larvaire court et estival** : *B. melanonyx*, *B. vernus*.
- Cycle de vie **bivoltin** avec une génération hivernale et une génération estivale par an : *B. alpinus*, *B. rhodani*.

Parmi les 13 espèces étudiées, nous avons pu mettre en évidence des changements remarquables du cycle de vie chez 4 espèces acidosensibles: *G. conformis*, *B. alpinus*, *B. rhodani*, *S. personatum* . Elles possèdent des types de cycle de vie très variés, bivoltin pour *B. alpinus* et *B. rhodani*, univoltin chez *G. conformis* et semivoltin (3 ans) chez *S. personatum*.

Chaque cycle possède des perturbations qui lui sont propres. Toutes les espèces acidosensibles au sens large ne présentent pas forcément des perturbations de leur cycle de vie dans les stations acidifiées. Le cas le plus extrême est celui de *B. melanonyx* qui, étant très acido-sensible, est absente des stations les plus acides BR, RR. Ainsi, sans que ces modifications existent ou ne puissent être appréhendées, cette espèce disparaît très brutalement entre les conditions d'acidification de la station MR, où elle est présente normalement, et celles de la station GC où elle est totalement absente. En revanche, les espèces acido-indifférentes et acido-bénéficiaires étudiées présentent toutes des cycles de vie dont les modalités sont très homogènes entre toutes les stations.

La plupart des cycles des espèces concernées sont perturbés dans la station GC alors qu'ils ne le sont pas dans la station MR qui présente pourtant chimiquement le même niveau d'acidification. Ce très net écart des réponses biologiques pour un si faible écart chimique entre les stations MR et GC a déjà été observé lors de l'étude des communautés des macroinvertébrés (discuté dans la partie IV).

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer les différentes modifications observées au niveau des cycles de vie chez *G. conformis*, *B. alpinus*, *B. rhodani* et *S. personatum*. Les modifications observées chez *S. personatum* peuvent se différencier de celles observées chez les autres espèces. En effet, pour cette espèce, le nombre d'individus est très réduit dans les stations les plus acides et seuls des représentants des premiers stades et des derniers stades ont été observés. Ainsi, il est difficile de savoir si *Sericostoma personatum* présente un cycle de vie complet dans ces stations.

Il n'est pas impossible en effet que l'espèce soit parfaitement capable de se développer normalement et ne pas présenter de modifications particulières de son cycle vie ; mais le nombre trop réduit d'individus en milieu acide pourrait simplement nous empêcher d'établir son cycle de vie complet à partir de l'échantillonnage effectué. Un effort d'échantillonnage plus important et plus ciblé sur les substrats préférentiels de l'espèce pourrait révéler alors si l'ensemble des stades larvaires sont présents dans les stations acides. Dans le cas où il manquerait effectivement certains stades larvaires, ceci nous amènerait à penser que le cycle de vie de *S. personatum* est nettement perturbé par l'acidification et/ou de douter alors de l'autochtonie des individus présents sur la station. En effet, si les individus sont autochtones, comment alors l'acidification pourrait-elle engendrer le défaut des stades larvaires intermédiaires dans les stations les plus acides ?

Le caractère plus ou moins aigu que peut revêtir l'acidification selon les saisons (voire les années), en fonction des différents paramètres évoqués dans la partie I peut amener à exercer des pressions variables au cours du cycle de vie des espèces. Le cycle de vie de *S. personatum* s'effectuant sur 3 ans de vie larvaire, il n'est pas à exclure que le niveau d'acidification des stations ait varié légèrement selon les saisons et qu'il ait été plus élevé durant la période de recrutement de certaines cohortes, pouvant annihiler par exemple la cohorte de 1998 dans la station BR. Dans ce cas, il ne survivrait que des représentants de la cohorte de 1997 (derniers stades), et des représentants de la nouvelle période de recrutement au cours de l'année de prélèvement 2000 (premiers stades).

Une troisième hypothèse propose que l'espèce ne soit pas viable à long terme dans les stations les plus acides. Les individus retrouvés ne seraient pas autochtones de ces stations mais proviendraient du drift de certains tributaires situés en amont possédant des niveaux d'acidification plus faibles et donc des populations viables et plus importantes de l'espèce. Ces larves en dérive pourraient survivre un temps dans la station à la faveur de conditions d'acidification « plus clémentes » jusqu'au prochain stress acide qui par une intensité suffisante les éliminerait.

Les réponses des autres espèces sont différentes de celles observées pour *S. personatum* et amènent à formuler d'autres hypothèses. En effet, contrairement à *S. personatum*, il apparaît clair que le cycle de vie de *G. conformis*, *B. alpinus*, *B. rhodani* n'est pas complet dans les stations les plus acides où elles sont présentes.

Dans ces stations, les conditions d'acidification les plus extrêmes durant la période hivernale (Voir II.3.2.3) ne permettent pas aux individus de la cohorte formée à l'automne de se développer au-delà de la période hivernale pour *G. conformis* comme pour les générations d'hiver chez *B. alpinus* et *B. rhodani*. Comment le recrutement pourrait-il alors s'effectuer chaque année si le développement des larves n'est pas complet dans la station et qu'aucune larve ne parvient jusqu'à la maturité pour se reproduire ???

L'hypothèse de l'allochtonie des individus se pose alors en s'appuyant sur le potentiel de colonisation des insectes aquatiques par la dispersion des adultes. En effet, comme le cycle de vie n'est pas complet il est certainement possible que le recrutement observé soit le fait de l'éclosion de pontes d'adultes provenant d'autres milieux, aux conditions d'acidification moins rudes et abritant ainsi des populations stables, viables et suffisantes pour disposer d'un potentiel de dispersion. Ainsi, il a été démontré que le vol des insectes adultes représentait un des principaux mécanismes de colonisation de nouveaux milieux ou des milieux fréquemment perturbés (Voir Winterbourn & Crowe, 2001). Il a été montré depuis longtemps que le « cycle de colonisation » se faisait majoritairement par la migration des insectes adultes vers l'amont ce qui permettrait de compenser les pertes par dérive des larves au cours de leur vie, notamment chez les Ephéméroptères et les Trichoptères (Müller, 1954, 1982 ; Roos, 1957 ; Svensson, 1974 ; Thomas, 1975). D'autres études s'intéressant à la migration latérale ont en effet révélé que les Trichoptères et surtout les Plécoptères en milieu montagneux se dispersaient sur des distances très réduites inférieures à 100 mètres (Griffith *et al.*, 1998 ; Petersen *et al.*, 1999).

Chez *G. conformis*, les populations dans la station GC pourraient alors uniquement être soutenues chaque année par la ponte d'adultes provenant éventuellement de ruisseaux non acidifiés environnants comme le Bihay, par exemple, qui est très proche mais également plus probablement des zones plus aval moins acides (confluence Grand Clos et Bihay). Selon la période d'émergence de *G. conformis*, les pontes se feraient majoritairement durant la période estivale qui est généralement la période la plus clémente vis à vis de l'intensité de la perturbation acide. L'éclosion puis le développement des individus se feraient alors normalement dans la station GC jusqu'à l'arrivée de la période critique hivernale où les

conditions plus rudes de pH et d'Aluminium notamment élimineraient systématiquement la cohorte nouvellement formée.

La situation pour *Baetis rhodani et B. alpinus* diffère légèrement de la précédente en raison de leur cycle bivoltin. Dans les stations non acides, la génération d'été est naturellement issue des pontes des adultes de la génération d'hiver. Cependant dans les stations moyennement acides MR chez *B. rhodani* et GC pour *B. alpinus*, la génération d'été est présente alors que la génération d'hiver n'est pas complète du fait de l'effet accru de l'acidification en période hivernale. La génération d'été peut alors provenir de pontes d'adultes de la génération d'hiver de *Baetis alpinus* et de *B. rhodani* des ruisseaux non acides environnants et/ou des zones plus aval où les conditions d'acidification sont moins marquées et permettent le développement complet de la génération d'hiver de ces deux espèces. Lavandier (1979, 1982) a ainsi souligné l'important pouvoir de dispersion et de colonisation vers l'amont des adultes notamment de *B. alpinus* sur l'Estaragne dans les Pyrénées, pouvant même pondre dans des milieux où leur développement peut être mal assuré. Les vols d'imagos semblent également bien concentrés en direction de l'amont pour compenser le drift comme en témoignent les observations de vols « up stream » d'imagos d'Ephéméroptères réalisées sur nos ruisseaux et notamment sur la station acide RR. (Jacquemin & Guérold commm pers). Ceci nous laisse penser que ces populations proviennent préférentiellement des milieux plus aval. Les pontes des adultes de la génération d'hiver, considérés comme « allochtones », se faisant durant la période estivale favorable à l'éclosion et au développement des individus, peuvent alors engendrer la génération d'été qui se développe normalement jusqu'à l'émergence. La reproduction qui suit provoque le recrutement de la génération d'hiver qui toutefois ne se développe pas jusqu'à son terme en raison de la dégradation hivernale des conditions d'acidification.

En ce qui concerne le cycle de vie dans les stations les plus acides où elles sont présentes, c'est à dire les stations GC et RR pour *B. rhodani* et BR et RR pour *B. alpinus*, la génération d'été semble peu ou pas être soutenue de la même façon. Soit la reproduction et l'oviposition ne se font plus ou presque plus ce qui est peu probable, soit elles se font de la même façon mais avec un taux de mortalité important ce qui engendre peu ou pas d'individus. Dans tous les cas, le recrutement de la génération d'été n'est pas observé. Par ailleurs, le recrutement de quelques individus de la génération d'hiver se fait mais leur développement avorte rapidement dès les mois suivants. Il est possible que les individus de la génération d'hiver proviennent des quelques individus de la génération d'été de la même station réussissant à atteindre la maturité, mais il est plus probable compte tenu des densités qu'ils proviennent une fois de plus des adultes « allochtones ».

Il est toutefois légitime de se demander pourquoi le recrutement s'effectue pour la génération d'hiver et pas pour la génération d'été si les adultes allochtones des deux générations viennent pondre dans ces stations ?

Deux hypothèses sont envisageables :

- La première suppose que les conditions chimiques soient plus rudes lors de la ponte des adultes de la cohorte hivernale que pour ceux de la cohorte estivale. En effet, la période de ponte de la cohorte hivernale correspond en partie à une période de stress importants engendrés par des orages en juillet dans les stations les plus acides alors que la période de ponte de la cohorte estivale correspond à la période de fin d'été début de l'automne où l'étiage est maximum et les conditions d'acidité moins fortes (Voir II.3.2.3.).
- La deuxième hypothèse implique que le potentiel de colonisation et/ou de dispersion de la cohorte estivale soit supérieur à celui de la cohorte hivernale. En effet, les densités et les productions de la cohorte estivale apparaissent supérieures à celles de la cohorte hivernale chez ces deux espèces dans les stations non acides.

Ces deux dernières hypothèses peuvent ne pas forcément être exclusives mais aussi complémentaires. Cela sous-entend nécessairement que dans les stations moyennement acides où la cohorte estivale est présente, le recrutement de la génération hivernale se fait probablement à partir d'adultes de la génération estivale autochtone associée également à des adultes de la génération estivale d'autres stations.

Nos résultats ne semblent donc pas soutenir l'hypothèse de Sutcliffe & Carrick (1973) selon laquelle les femelles de *Baetis* sont capables de détecter et d'éviter les eaux acides lors de la ponte. D'autres espèces, notamment d'Ephéméroptères, provenant de stations non acides sont susceptibles de venir pondre dans les stations acides. C'est le cas de *Epeorus sylvicola* dont nous avons observé les vols d'imagos mâles ainsi que des comportements de ponte des imagos femelles sur la station RR en fin de période printanière. Toutefois, aucun individu de cette espèce n'a jamais été retrouvé. Ainsi, même en période les plus favorables, les stations peuvent présenter un niveau d'acidité incompatible avec le développement ou l'éclosion des embryons de certaines espèces d'Ephémères (Fiance, 1978 ; Rowe *et al.* 1988).

Il apparaît que le bivoltinisme de *B. alpinus* et de *B. rhodani* leur confère une période d'émergence très étalée ce qui engendre un large éventail de stades présents tout au long de l'année. Selon Dieterich & Anderson (1995), ces caractéristiques définissent les composantes de base pour une grande plasticité du cycle de vie. Cette plasticité écologique permettrait ainsi à ces espèces d'être mieux adaptées à des perturbations imprévisibles telles que les variations du régime hydrologique (Dieterich & Anderson 1995 ; Basaguren *et al.* 2002) et dans notre cas à des stress acides. Ainsi, ces espèces bénéficieraient d'un avantage certain pour coloniser une plus grande diversité de systèmes par rapport aux espèces univoltines dont le développement serait plus synchronisé (par exemple pour *E. sylvicola*).

Le cas des *Baetis* est très intéressant puisque bien qu'étant très proches d'un point de vue systématique, les espèces peuvent présenter des cycles de vie et des réponses à l'acidification très contrastés. Un rapprochement peut se faire entre les deux espèces de *Baetis* acido-sensibles, *Baetis alpinus* et *B. rhodani* qui possèdent toutes deux un cycle bivoltin très similaire et répondent de la même façon à l'acidification. Leur cycle de vie présente en outre les mêmes types de perturbations à savoir une génération estivale complète mais une génération hivernale incomplète dans les stations acides. Cela conforte l'idée que

ces deux espèces proches ayant une stratégie de développement semblable présentent la même sensibilité vis à vis de l'acidification.

En revanche, les deux autres *Baetis* étudiées à savoir *B. melanonyx* et *B. vernus* bien que présentant le même type de cycle de vie univoltin avec un développement très rapide sur la période estivale, répondent de façon radicalement opposée quant à leur sensibilité à l'acidification. En effet, même si elle a déjà été mentionnée comme relativement acido-tolérante (Wade *et al.* 1989), la réponse de *B. vernus* à l'acidification dans nos stations est surprenante car elle constitue le seul Ephémeroptères à ne pas être acido-sensible mais plus surprenant encore à être acido-bénéficiaire.

Cette extraordinaire différence de sensibilité avec les autres représentants de la même famille (7 espèces de Baetidae) peut tenir dans la particularité de son cycle dont le développement larvaire s'effectue très rapidement à la pleine période estivale durant laquelle les conditions d'acidification sont moins prononcées. Ainsi, les larves de cette espèce pourraient être réellement sensibles aux conditions chimiques acides (pH, conductivité, aluminium) mais la particularité de son cycle de développement pourrait lui permettre d'éviter les périodes acides les plus critiques. Cette hypothèse est partagée par Giberson & Mackay (1991) qui ont étudié le cycle de certains Ephémèroptères en rivières acides au Canada et ont conclu que la majorité des espèces résistantes apparaissent à des stades, selon eux, moins sensibles à l'acidification ; comme à l'état oeuf ou à des stades larvaires déjà très avancés, à la période où les rivières présentent les conditions chimiques les plus rudes.

Toutefois, *B. melanonyx* qui présente sensiblement le même type de cycle de vie compte parmi les espèces les plus acido-sensibles de nos stations, et ne semble pas du tout en mesure de bénéficier des conditions optimales d'acidification pour se développer. La différence de sensibilité entre les deux espèces s'exprime donc certainement durant la longue diapause à l'état œuf des deux espèces qui s'effectue durant les périodes d'acidification les plus critiques. Une étude que nous avons réalisée au laboratoire sur le suivi des pontes de *B. vernus* en milieu acide, menée en parallèle sur le terrain (Annexe 4) a ainsi permis de confirmer la résistance et la persistance des œufs de *B. vernus* à des conditions d'acidité extrêmes (pH=4,5).

Ces deux exemples montrent que la stratégie de développement d'un taxon peut avoir une influence sur son acidosensibilité, mais que se sont avant tout les propriétés intrinsèques de certains taxons plus que la prédisposition de leur stratégie de développement, qui gouvernent leur acidosensibilité. Gibberson & Mackay (1991) corroborent cette conclusion en précisant que les modalités des cycles de vie des espèces d'Ephéméroptères résistantes résulteraient alors plus vraisemblablement d'une coïncidence que d'une réelle adaptation aux périodes d'acidification. Enfin, ceci apparaît d'autant plus juste que *B.vernus* présente exactement le même type de cycle dans les stations non acides et que les épisodes acides peuvent ne pas être prévisibles (exemple des orages estivaux).

L'étude des cycles de vie a permis de démontrer qu'une espèce peut être présente à un moment donné dans une station mais ne pas être capable de compléter son cycle biologique et ainsi, de constituer une population autochtone. Ce résultat nous amène à prendre en considération l'importance d'étudier les communautés d'un point de vue temporel dans

l'expertise et le suivi des écosystèmes aquatiques en ce qui concerne le phénomène d'acidification. En effet, doit-on accorder le même intérêt à une espèce qui peut accomplir son cycle de développement dans une station qu'à une espèce qui bien que présente ponctuellement ne peut s'y développer normalement ? Ces observations mériteraient alors une réflexion lors de l'utilisation de certains outils de surveillance des écosystèmes aquatiques utilisant les macroinvertébrés.

L'étude de la croissance pondérale des espèces n'a pas révélé de changements entre les stations de différents niveaux d'acidité. Il convient toutefois de souligner que les comparaisons sont rendues difficiles par la relative imprécision des taux de croissance, traduite par des intervalles de confiance souvent élevés. En outre, les taux de croissance sont d'autant plus imprécis que les individus sont peu nombreux. Les comparaisons de la croissance des espèces moyennement acido-sensibles souffrent donc de la différence d'effectifs entre les stations non acides et acides. Il aurait été intéressant de mener en parallèle des études de croissance des espèces en milieu contrôlé ou semi contrôlé dans la limite de tolérance de l'espèce afin de disposer de comparaisons plus précises.

Les taux de croissance pondérale et les intervalles de confiance associés, établis pour les différentes espèces sont toujours légèrement plus faibles mais restent globalement similaires à ceux déterminés à partir de la même méthode par Céréghino (1997) sur l'Oriège en ce qui concerne les mêmes espèces ou des espèces proches à cycle de vie univoltin. Pour les espèces à cycle de vie plus long, les comparaisons restent difficiles car les périodes de croissance retenues par les auteurs sont variées. Pour *L. nigra* en effet, Thomsen & Friberg (2002) déterminent un taux de croissance global instantané de 0,80 % jour^{-1} proche de nos valeurs variant entre 0,39 et 1,66 % jour^{-1} pour les périodes de croissance les plus fortes (hors périodes 1). Pour *Sericostoma personatum*, Friberg & Jacobsen (1999) estiment en laboratoire un taux de croissance maximum global de 1,55 % jour^{-1} également comparable à celui que nous avons évalué qui fluctue entre 0,71 et 1,74% jour^{-1} pour les périodes de croissance les plus fortes (hors périodes 1). En revanche, Elliott (1982) évalue la croissance de *O. albicorne,* sur une population dont le cycle de vie dure 1 an, variant de 1,1 – 1,7 % à 3,9 – 8,0 % jour^{-1} ; les taux de croissance établis sont donc plus élevés que pour les populations étudiées dans notre cas, ces derniers variant de 0,50 à 2,33 % jour^{-1}.

S. personatum présente un type de croissance légèrement différent dans la station BI où la croissance est sensiblement plus précoce par rapport aux autres stations. Il est possible que la température légèrement plus élevée dans la station BI par rapport à toutes les autres stations, soit à l'origine de cette différence. En effet, cette observation n'est pas confirmée dans l'autre station non acide HR. De plus, Wagner (1990) a mis en évidence l'importante sensibilité du cycle de vie de *S. personatum* aux variations de la température. Notons que cette différence est relativement marginale et ne concernerait que *S. personatum.*

L'absence de modification de la croissance pondérale pour des taxons acido-indifférents et acido-benéficiaires semble indiquer que ces espèces sont capables de se développer aussi bien dans les stations acides que dans les stations non acides et donc d'y trouver les ressources trophiques nécessaires pour assurer leur développement. Cependant, récemment Thomsen & Friberg (2002) ont démontré que la croissance des larves ainsi que la

taille finale des adultes de *Leuctra nigra* étaient inférieures en milieu acide par rapport à des stations non acidifiées. Ils en concluent alors qu'une moindre qualité des ressources nutritives serait à l'origine de ces différences. Dans notre étude en revanche, nous n'avons pas mis en évidence une différence de croissance ou de tailles des adultes de *L. nigra* entre les deux stations non acides et les stations acidifiées. Il convient alors de remarquer d'une part que les écarts de croissance entre les stations étudiées par Thomsen & Friberg (2002) demeurent très faibles. En outre, la différence de taille des adultes de *L. nigra* déterminée par ces auteurs n'est fondée que sur l'évaluation de la taille moyenne des adultes entre seulement 2 stations (une acide et une non acide) ce qui nous paraît être peu robuste compte tenu de nos résultats. En effet, dans notre cas, en ne considérant que les stations BI et GC du bassin versant du Rouge Rupt, les adultes sont alors significativement plus petits dans la station acidifiée GC. Toutefois, cette tendance n'est pas confirmée si on prend en compte la station la plus acide RR dont les adultes présentent une taille similaire à celles de la station non acide BI.

La mesure de la taille finale des individus d'une population est intéressante car elle peut être informative d'une part sur les conditions de croissance de la population et d'autre part sur le potentiel de fécondité (Sweeney, 1984). Parmi les espèces étudiées, seuls les adultes des Plécoptères ont fait l'objet de mesures compte tenu de leur faible capacité de dispersion latérale et par conséquent du peu de doute quant à leur autochtonie. Certaines variations existent alors entre les populations de Plécoptères des différentes stations. Ainsi, *B. seticornis* possède des tailles moyennes significativement plus élevées dans les stations acidifiées RR et GC par rapport à la station non acide BI. Comme pour *L.* nigra, en se limitant à ces trois stations seulement, cette observation pourrait s'expliquer par la différence du niveau d'acidification des stations. Pourtant la tendance est totalement inverse dans les stations du bassin versant du Haut Rupt où, bien que non significatives, les tailles sont plus faibles dans la station la plus acide BR par rapport à la station non acide HR. En conséquence, nous n'avons pas pu mettre en évidence un lien direct entre le niveau d'acidification des stations et les tailles des populations d'adultes des quatre espèces de Plécoptères étudiées. En revanche, la taille des adultes peut être dépendante de la densité des individus de la population du moins chez certaines espèces. En effet, des corrélations négatives entre les densités pondérées (log transformées) des larves et les tailles des adultes mâles et femelles de *B. seticornis* et femelles chez *S. torrentium* apparaissent hautement significatives. Ce résultat n'est guère surprenant et il a déjà été montré chez les Plécoptères que l'augmentation de la compétition intraspécifique pouvait entraîner une diminution de la taille des individus à l'émergence (Peckarsky & Cowan, 1991). En revanche, aucune corrélation n'a pu être mis en évidence en ce qui concerne *L. nigra* et *A. sulcicollis* dont les tailles moyennes des adultes ne sont pas différentes d'une station à l'autre.

L'étude de la production secondaire est très intéressante. Au-delà de l'information en terme du flux d'énergie à travers l'écosystème, la production secondaire est reconnue comme un élément majeur dans les réponses aux questions contemporaines en matière d'écologie des populations, d'écologie des communautés et d'écologie des écosystèmes. Au niveau populationnel, la production permet d'appréhender le succès d'une espèce à vivre dans son

milieu puisqu'elle tient compte des paramètres de densité, biomasse, taux de croissance, reproduction, survie et durée du développement (Benke, 1993)

Déjà à l'époque de la prise de conscience de l'importance de l'acidification des eaux de surface dans le monde, Krueger & Waters (1983) faisaient remarquer le faible nombre de travaux concernant la croissance et la production des invertébrés dans les études sur l'acidification. A l'époque, les auteurs rapportaient une corrélation positive entre la production des invertébrés et les niveaux d'alcalinité de 3 rivières. Aujourd'hui encore, relativement peu de recherches ont tenté d'approfondir ce sujet. On compte toutefois, quelques études ponctuelles qui se sont focalisées sur certaines espèces de Plécoptères. Ainsi, Griffith *et al.* (1992) rapporte une production secondaire de l'espèce américaine *Paracapnia angulata* (Capniidae) plus élevée dans les eaux acides des rivières de Virginie de l'Ouest. En 1994, Eggert & Burton ont étudié la production et la croissance d'une espèce prédatrice *Acroneuria lycorias* (Perlidae) dans deux ruisseaux non acides mais différents par leur niveau d'alcalinité. L'espèce possèdait alors une production bien plus importante dans la station où l'alcalinité était la plus forte, favorisant une production primaire plus importante et par conséquent une production en terme de proies (consommateurs d'ordre 1) plus élevée. Dans les deux études, la croissance, en revanche, dévoile des résultats bien moins tranchés et aucune corrélation avec le niveau d'acidification ou d'alcalinité n'a été établie. Plus récemment, Thomsen & Friberg (2002) ont évalué en même temps que la croissance, une production secondaire plus faible de *Leuctra nigra* dans des stations acides.

Dans notre cas, l'étude de la production secondaire apporte une information plus intéressante qu'une simple perte de densité en milieu acide pour certaines espèces. C'est le cas par exemple de *G. conformis* où la production, qui chute très sensiblement en milieu acide, traduit non seulement une perte de densité mais également une mortalité très importante des larves au cours de leur développement dont peu arrivent à maturité dans la station MR et aucune dans la station GC.

Au sein des espèces acido-indifférentes, les variations observées entre stations sont souvent très importantes. De plus, à titre de comparaison pour *L. nigra*, nous n'avons pas obtenu de résultats allant dans le même sens que ceux de Thomsen & Friberg (2002). En effet, la production secondaire est sujette à de nombreuses sources de variations. D'après Benke (1984), la production étant finalement un produit de la croissance et de la biomasse, les facteurs influençant ces deux variables affectent naturellement la production. Parmi les facteurs ayant un effet sur la biomasse, l'auteur reconnaît alors majoritairement la disponibilité des ressources trophiques et du substrat, tandis que la croissance dépend plus de la température et la qualité et la quantité de la nourriture. Cependant, les phénomènes de compétition complexifient encore la réponse de la production, une espèce favorisée par certains facteurs pouvant alors limiter le développement d'une autre.

Les valeurs de production que nous avons établies, comptent parmi les plus faibles (<1g/m²/an) enregistrées chez les macroinvertébrés benthiques (Huryn & Wallace, 2000). Néanmoins, pour certaines espèces, nos plus hautes valeurs sont comparables à celles déterminées dans d'autres études pour *B. alpinus*, *A. sulcicollis* ou encore *S. torrentium* par Lavandier (1979) sur l'Estaragne dans les Pyrénées ou encore pour *B. rhodani* par Céreghino (1997) sur l'Oriège.

En revanche pour d'autres espèces à cycle de vie plus long, les valeurs sont bien inférieures à celles d'autres études. Par exemple nos valeurs de production concernant *O. albicorne* sont deux fois moins importantes que celles proposées par Elliott (1982) (entre 160 et 257 mg/m²/an). De la même façon, la production de *S. personatum* dans nos stations est environ 10 fois moins élevée que celle donnée par Iversen (1980) (0,9 g /m² /an), tandis que celle de *L. nigra* apparaît 100 fois inférieure à celle avancée par Thomsen & Friberg (2002) (2 g /m² /an).

Les productions très faibles observées dans nos stations, même les moins acides, peuvent s'expliquer par le fait qu'elles sont exprimées à partir des densités pondérées par la représentativité des substrats. D'autre part, nos stations d'étude sont excessivement peu minéralisées (<50µScm-1) ce qui est susceptible d'engendrer une production très faible de l'écosystème.

Par l'étude de la microrépartition, nous avons cherché à mettre en évidence si l'occupation de la niche spatiale était modifiée par les conditions d'acidification chez les espèces étudiées. En effet, il est envisageable que, compte tenu de la réduction importante des densités dans les ruisseaux acidifiés et de la disparition de certaines espèces, la compétition pour l'occupation de l'espace soit moindre.

Afin de mettre en évidence d'éventuels changements, il convenait d'étudier la microrépartition des espèces en tenant compte de la taille des individus de chaque population étudiée. En effet, il a été plusieurs fois démontré que de nombreuses espèces sont susceptibles de changer d'habitat au cours de leur développement et en particulier, que les substrats colonisés par les jeunes stades sont différents de ceux colonisés par les stades plus âgés (Otto, 1976, Lavandier, 1979, Minshall, 1984, Jowett & Richardson, 1990 ; Collier *et al.*, 1995). C'est également ce que nous avons pu constater chez la majorité des espèces acido-indifférentes étudiées comme *Amphinemura sulcicollis, Brachyptera seticornis, Leuctra nigra, Siphonoperla torrentium, Odontocerum albicorne* et *Prosimulium (rufipes)*. En conséquence, tout changement entre stations, appréhendé au niveau des densités globales (toutes tailles confondues) dans les substrats, aurait pu être le fruit d'une simple différence dans les proportions d'individus de taille différente au sein des stations.

D'après certains auteurs, les changements d'habitats en fonction de la taille des individus d'une même espèce peuvent être provoqués par différents processus. Dans un premier temps, la colonisation des habitats se fait selon les exigences écologiques intrinsèques de l'espèce qui peuvent varier selon les stades. Ainsi, certains auteurs ont notamment mis en évidence que chez certaines espèces, les individus âgés plus volumineux nécessiteraient un taux d'oxygénation plus important et solliciteraient de fait des habitats plus lotiques (Kovalak, 1978). Par ailleurs, des phénomènes de compétition intra ou interspécifique peuvent amener à exclure certains stades plutôt que d'autres de certaines niches spatiales spécifiques (Hemphill, 1991 ; Lavandier & Céréghino, 1995). De la même façon, Hildrew *et al.*, (1980) ont montré chez *L. nigra* que les mécanismes de prédation peuvent contraindre certains stades et notamment les plus jeunes, à rechercher des habitats où ils sont moins vulnérables ce qui semble confirmer nos observations chez cette même espèce. D'un autre côté, la prédation des stades âgés de certains macroinvertébrés par des animaux

supérieurs comme les oiseaux et les poissons peuvent également engendrer une prépondérance de stades plus jeunes dans certains habitats (Teague *et al.*, 1985). Enfin, les différentes stratégies de reproduction et de ponte des macroinvertébrés ainsi que la sélection des sites d'émergence peuvent également fortement conditionner la microdistribution des macroinvertébrés (Collier, 1994 ; Winterbourn & Crowe, 2001).

En ce qui concerne l'effet de l'acidification sur la microdistribution, relativement peu de changements ont été révélés allant dans le sens de nos hypothèses. L'objectif étant de déterminer si l'espèce modifiait « volontairement » sa niche spatiale, certaines modifications ont pu être biaisées par les différences d'effectifs, notamment chez les espèces sensibles à l'acidification. Les modifications observées ainsi que l'indice de concentration de Simpson apparaissaient donc uniquement interprétables pour les espèces acido-indifférentes. Parmi elles, certains changements remarquables ont été mis en évidence chez *Brachyptera seticornis* et *Amphinemura sulcicollis*.

La microdistribution est fonction d'un ensemble de paramètres biotiques (prédation, compétition, ressources nutritives) et abiotiques (complexité du substrat, profondeur, vitesse du courant) (Cummins & Lauff, 1969 ; Rabeni & Minshall, 1977 ; Beisel, 1996). Dans notre cas, les microhabitats échantillonnés étant les mêmes dans les différentes stations d'étude, les modifications dans la microrépartition peuvent alors être liées plutôt à des changements d'ordre biotique comme des modifications des mécanismes de compétition et de prédation (Peckarsky & Dobson, 1980 ; Hemphill, 1991 ; Lavandier & Céréghino, 1995) ou de distribution et de répartition de la nourriture (Egglishaw, 1964 ; Cummins & Lauff, 1969 ; Rabeni & Minshall, 1977 ; Drake, 1984 ; Corkum, 1992).

Pour l'espèce *B.seticornis* notamment, nous avons mis en évidence une répartition nettement plus équitable des densités dans les différents substrats Blocs, Galets/graviers et Bryophytes dans les stations acides par rapport aux stations de référence. En effet, *B. seticornis* est l'espèce la plus abondante dans les ruisseaux les plus acides au cours de la fin de l'automne jusqu'au début du printemps ce qui pourrait expliquer une colonisation plus massive et équitable des différents microhabitats lotiques. En revanche, durant cette même période, la pression de compétition plus importante dans les stations non acides avec d'autres invertébrés tels que certains Ephéméroptères très abondants (*Baetis alpinus*, *E. sylvicola*, *Rhitrogena semicolorata*), pourrait entraîner une réduction de la niche spatiale de *B. seticornis*, l'espèce se cantonnant au substrat le plus favorable. Au regard de l'hypothèse trophique, il est également possible que cette espèce dont le genre (*Brachyptera)* est considéré comme racleur (Tachet *et al.*, 2000), tende à dédaigner les substrats minéraux moins riches en ressources épilithiques en milieu acide.

Chez *Amphinemura sulcicollis*, la tendance mise en évidence quant à la réduction des densités dans les Litières au profit de substrats minéraux Galets/graviers et Blocs dans les stations acides, peut résulter également de mécanismes de compétition ou encore de modification des ressources alimentaires. Selon Ledger & Hildrew (2000 a, b) en effet, les Plécoptères Nemouridae principalement détritivores, dont fait partie *Amphinemura sulcicollis*, seraient susceptibles de compléter la niche trophique laissée vacante par la plupart des organismes racleurs en milieu acide. Il pourrait alors occuper une niche spatiale différente et coloniser davantage les substrats minéraux en milieu acide.

L'importance du compartiment trophique dans ces observations et plus généralement dans les effets présumés de l'acidification sur les macroinvertébrés et le fonctionnement de l'écosystème nous a conduit à étudier la niche trophique de certains macroinvertébrés.

V.2 Etude des régimes alimentaires

V.2.1 Méthodologie

V.2.1.1 Choix des espèces et des individus

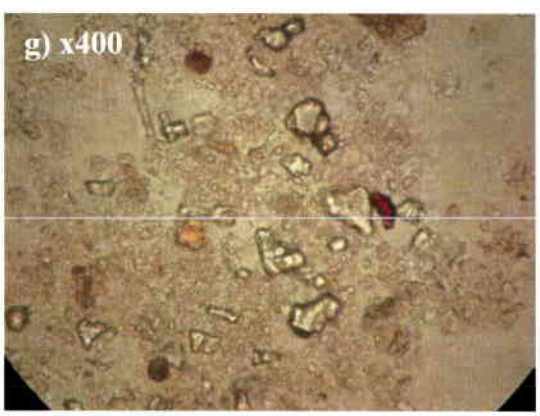
L'objectif étant d'étudier l'effet de différentes conditions d'acidification sur le régime alimentaire de macroinvertébrés benthiques, notre choix s'est donc porté majoritairement sur les espèces acido-indifférentes présentes dans l'ensemble des stations. L'analyse n'a toutefois pas porté sur l'ensemble des 6 stations d'étude mais sur le gradient d'acidification des 3 stations d'un seul bassin versant choisi alors selon la représentativité de chaque espèce.
Les espèces suivantes ont été étudiées :

- quatre Plécoptères
  - *Amphinemura sulcicollis* (Stephens, 1835)
  - *Brachyptera seticornis* (Klapalek, 1902)
  - *Leuctra nigra* (Olivier, 1811)
  - *Siphonoperla torrentium* (Pictet, 1842)
- deux Trichoptères
  - *Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763)
  - *Drusus annulatus* (Stephens, 1837)
- un Ephéméroptère
  - *Baetis vernus* Curtis, 1834

Le régime alimentaire d'une même espèce étant susceptible de varier en fonction de la taille des individus, l'étude a été menée en tenant compte de différents groupes de taille.

Ces groupes de tailles ont été établis selon un critère de développement des fourreaux alaires chez les hétérométaboles et selon les stades chez les holométaboles comme suit :

- 3 groupes de taille ont été définis chez les hétérométaboles :
  - fourreaux alaires non développés : groupe p (larve jeune)
  - fourreaux alaires peu développés : groupe m (larve moyenne)
  - fourreaux alaires très développés : groupe g (larve mature)
- 4 groupes de taille ont été définis chez les holométaboles correspondant aux stades larvaires II à V. Le stade I a été omis car l'analyse des individus de si petite taille est apparue trop délicate.



Figures 106 a,b,c,d,e,f,g : Représentation photographique en microscopie optique à différents grossissements des principaux items rencontrés lors de l'analyse des contenus digestifs: a) débris animales, b) débris ligneux grossiers, c) détritus organiques fins, d) débris de Bryophytes, e) algues filamenteuses, f) diatomées, g) minéraux.

Après regroupement par taille, les individus ont été choisis aléatoirement dans chacun des groupes au prorata de leur abondance dans les différents substrats aux différentes dates. L'analyse s'est poursuivie jusqu'à ce qu'environ 10 individus (selon les effectifs) de chacun des 3 groupes de taille pour les hétérométaboles et 5 individus de chaque stade pour les holométaboles, dont les tubes digestifs ne sont pas entièrement vides, soient analysés.

V.2.1.2 Analyse des contenus digestifs

La technique utilisée est inspirée des méthodes de Mecom & Cummins (1964) et de Shapas & Hilsenhoff (1976) simplifiée par Dangles (2000). Elle consiste dans un premier temps à disséquer les individus afin de séparer leur tube digestif du reste du corps. Le tube digestif extrait est ensuite déposé sur une lame de verre puis coupé en deux en ne conservant que la moitié antérieure. L'ensemble du contenu de la moitié antérieure du tube digestif est à son tour extrait puis désagrégé dans une goutte d'eau déminéralisée. Le volume ainsi obtenu est réparti sur la lame de verre grâce à l'application d'une lamelle permettant ensuite l'examen en microscopie. Toutes ces manipulations de dissection ont été réalisées sous loupe binoculaire au grossissement adapté à l'aide de pinces Brussel et d'aiguilles montées.

L'analyse du contenu digestif entre lame et lamelle s'est fait en microscopie optique en utilisant tous les grossissement à disposition variant de (x 20 à x 1000). Les observations ont conduit à distinguer 8 catégories d'items alimentaires dont des exemples d'observation en microscopie sont représentés figures 106.

- les proies animales ou de fragments de matière animale (figure 106a)
- les débris ligneux grossiers (figure 106b)
- les détritus organiques fins (figure 106c)
- les débris de Bryophytes (figure 106d)
- les algues filamenteuses (figure 106e)
- les diatomées (figure 106f)
- les particules minérales (figure 106g)
- les items indéterminés ou « Autres » (figure 106h)

Remarque : Il est à noter que lorsqu'une proie était présente dans le contenu digestif, la présence des autres items n'a été prise en compte qu'à la condition que le tube digestif de la proie en question soit intact.

La surface approximative relative des 8 catégories d'items est estimée en pourcentage (minimum 5%) à partir de l'analyse de plusieurs champs, entre 5 et 10 selon le taux de remplissage du tube digestif, choisis aléatoirement sur la lame. A partir de ces analyses, deux indices ont été calculés :

- l'occurrence de chaque item dans le tube digestif.
- l'importance relative en terme de surface à 5% près de chaque item dans le tube digestif.

V.2.1.3 Analyse statistique

L'effet station et l'effet de la taille des individus ont été testés à partir d'une ANOVA à deux champs (Taille x station) et les différences 2 à 2 ont été appréhendées par les tests post hoc de Tuckey après transformation « arcsin » des données exprimées en pourcentage de recouvrement (Becker, 1990 ; Hutchens *et al.*, 1997).

V.2.2 Résultats

V.2.2.1 Plécoptères

***Amphinemura sulcicollis* (Stephens, 1835)**

L'espèce a été étudiée dans les 3 stations du bassin versant du Rouge Rupt. L'abondance relative moyenne et l'occurrence moyenne de chaque item pour les 3 groupes de taille sont présentés figures 107, 108 et 109 respectivement dans les stations RR, GC et BI. La figure 110 permet la comparaison, entre les 3 stations, de l'abondance relative moyenne et de l'occurrence moyenne de chaque item pour l'ensemble des individus toute taille confondue.

Dans l'ensemble, l'espèce possède un régime alimentaire assez varié et, à l'exception toutefois de proies animales, tous les items catégorisés ont été observés au moins une fois dans les contenus digestifs. L'occurrence des items varie toutefois fortement et parmi ceux retrouvés quasiment systématiquement apparaissent les débris organiques fins et les particules minérales associées. A l'inverse, les diatomées semblent plus occasionnelles. Du point de vue de l'abondance, les contenus digestifs sont majoritairement constitués des débris organiques fins (30 à 60%), puis des débris ligneux grossiers et dans une moindre mesure des particules minérales.

Le régime alimentaire ne varie pas fondamentalement selon la taille des individus mais il existe néanmoins une diversité plus faible d'items ingérés entre les jeunes larves et les stades plus âgés. En effet, les bryophytes et les diatomées sont quasiment exclusivement rencontrées chez les larves moyennes (m) et surtout matures (g). Il existe également un effet de la taille sur l'abondance relative des algues filamenteuses qui sont majoritaires chez les larves moyennes (m), présentent simultanément à la période mars et avril (cf tableau 84a).

Tableau 84a : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « taille des individus » sur la proportion des différents items ingérés chez *A. sulcicollis*.

	Effet TAILLE					Test de Tuckey par STATION					
	F	p		Test de Tuckey		RR		GC		BI	
				p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre
Pr.ani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	1.942	0.150	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Org.fin	3.033	0.054	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Bryo.	11.602	4.E-05	***	2.E-04	g>p	-	-	-	-	1.E-04	g>p
				0.001	m>p	-	-	-	-	0.007	m>p
Alg.fil.	11.190	5.E-05	***	0.009	m>g	4.E-04	m>g	-	-	-	-
				1.E-04	m>p	1.E-04	m>p	-	-	-	-
Diat.	3.714	0.029	*	0.047	g>p	-	-	-	-	-	-
Miné.	1.727	0.184	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Autr.	0.459	0.634	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-

Fig 107 ROUGE RUPT

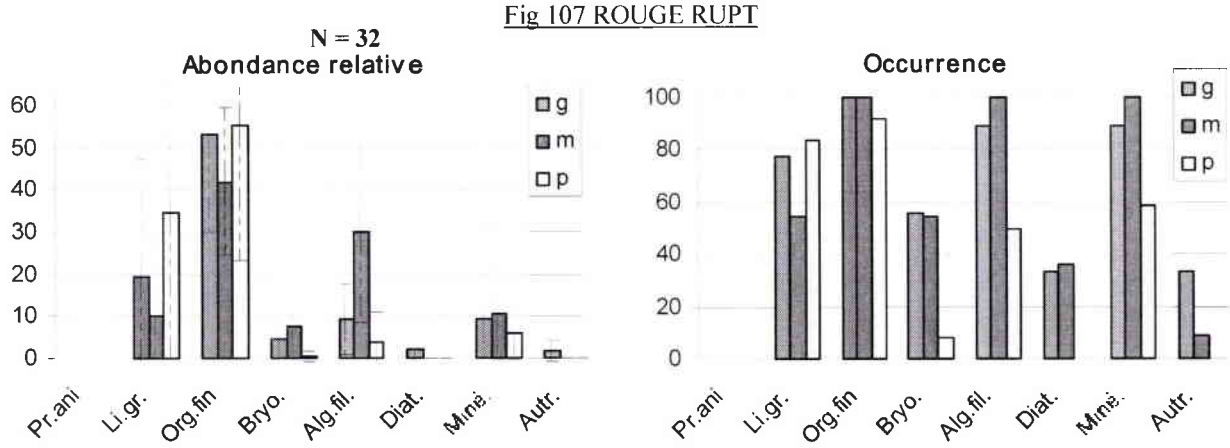


Fig 108 GRAND CLOS

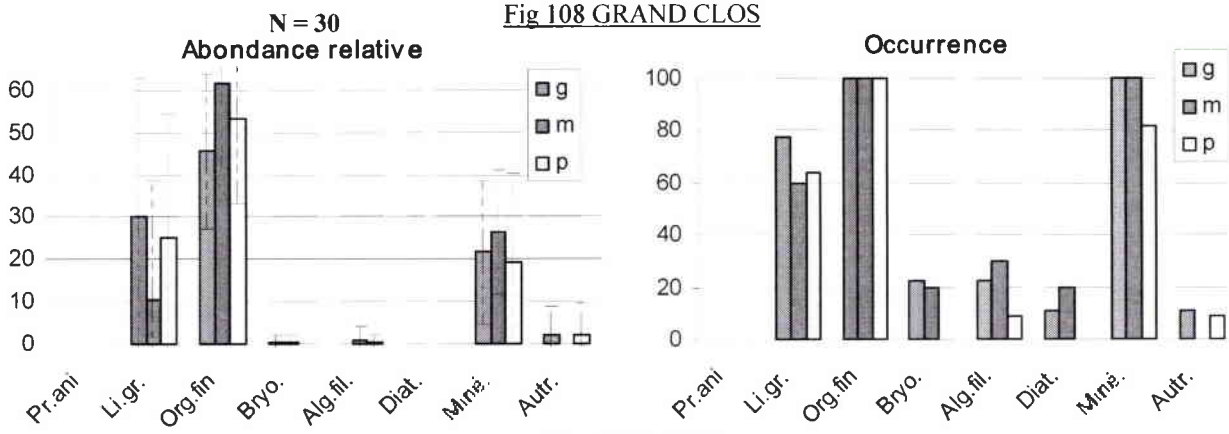


Fig 109 BIHAY

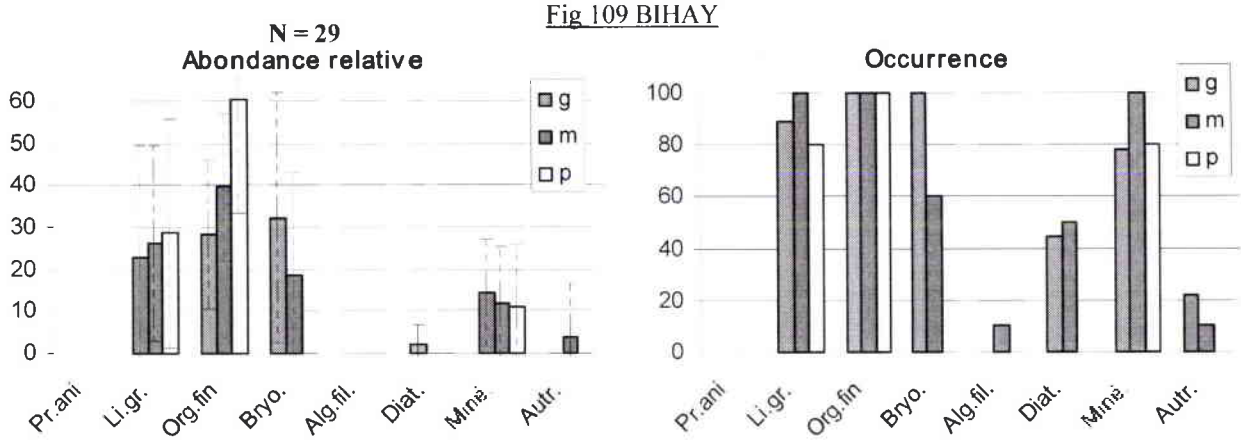
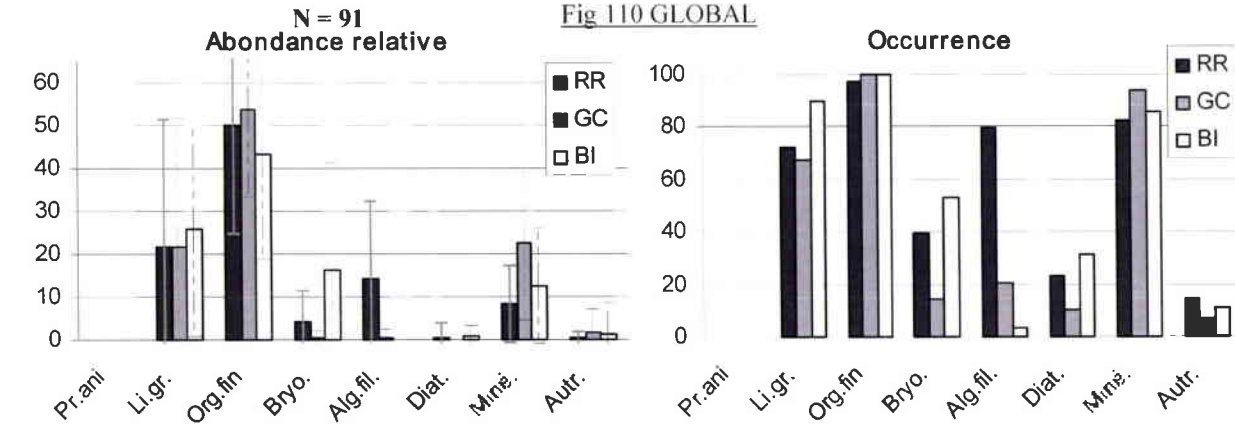


Fig 110 GLOBAL



Figures 107, 108,109,110 : Régime alimentaire de *A. sulcicollis* par groupe de taille et en globalité dans les stations RR, GC, BI.

Le régime alimentaire de *Amphinemura sulcicollis* varie assez peu entre les 3 stations et l'essentiel du régime est toujours constitué de débris organiques fins, de débris ligneux grossiers et de particules minérales. Cependant, certaines modifications concernant des items annexes peuvent prendre plus d'importance selon les stations. Nous pouvons ainsi noter l'augmentation très nette de l'occurrence et de l'abondance relative des algues filamenteuses dans la station RR comparé à BI et de GC. A l'inverse, une forte augmentation de l'abondance relative des débris de Bryophytes apparaît dans la station BI vis à vis des stations acidifiées (cf. tableau 84b).

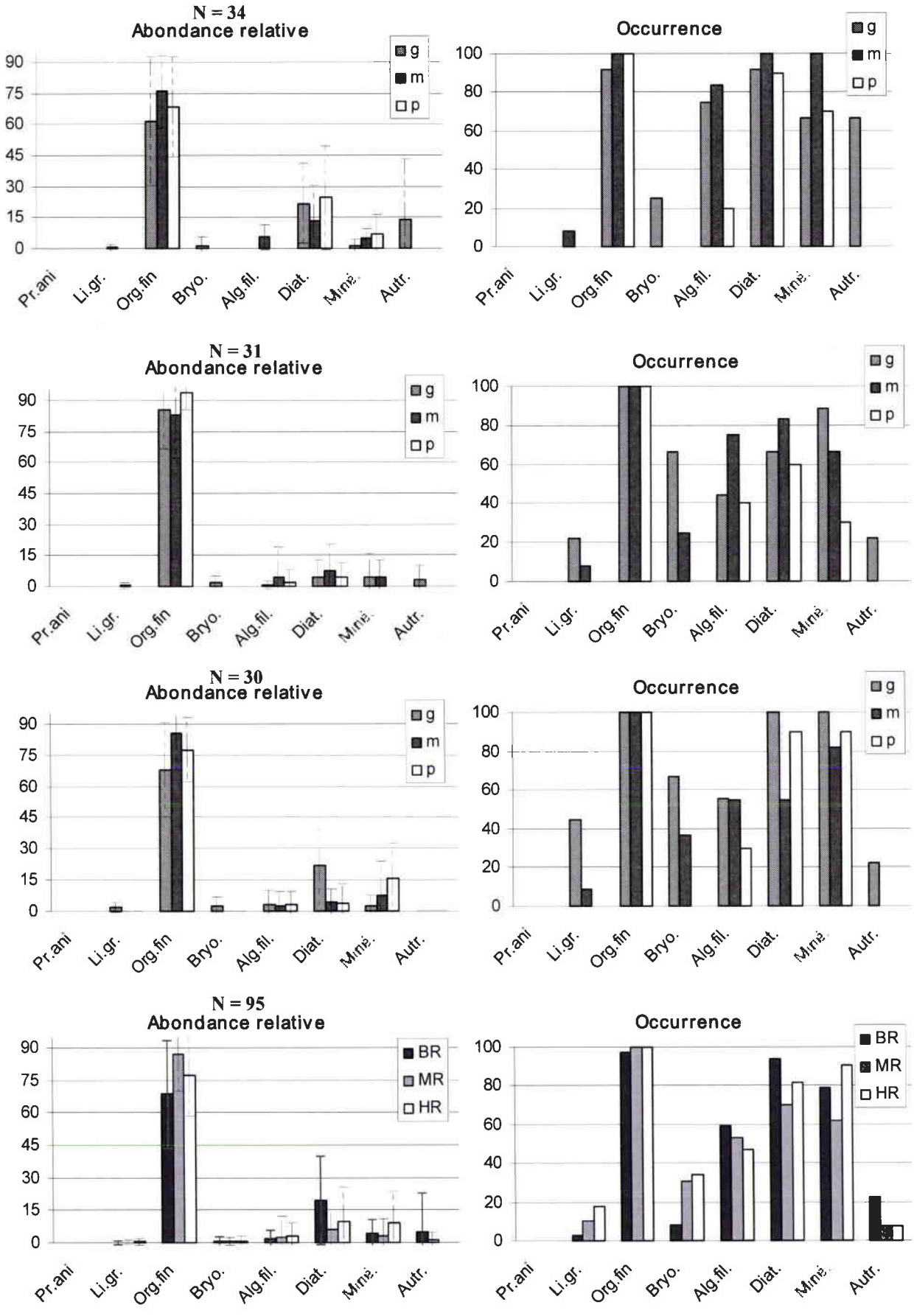
Tableau 84b : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « station » sur la proportion des différents items ingérés chez *A. sulcicollis*.

	Effet STATION					Test de Tuckey par TAILLE					
	F	p		Test de Tuckey		g		m		p	
				p	ordre	p	ordre	p	ordre	p	ordre
Pr.ani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	0.822	0.443	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Org.fin	1.067	0.349	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Bryo.	15.073	3.E-06	***	0.002 1.E-04	BI>RR BI>GC	0.001 1.E-04	BI>RR BI>GC	0.016	BI>GC	- -	- -
Alg.fil.	60.509	7.E-17	***	1.E-04 1.E-04	RR>BI RR>GC	5.E-04 5.E-04	RR>GC RR>BI	1.E-04 1.E-04	RR>BI RR>GC	- -	- -
Diat.	1.041	0.358	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Miné.	6.613	0.002	**	0.002 0.039	GC>RR GC>BI	-	-	-	-	-	-
Autr.	0.073	0.930	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-

***Brachyptera seticornis* (Klapalek, 1902)**

L'espèce a été étudiée dans les 3 stations du bassin versant du Haut Rupt. L'abondance relative moyenne et l'occurrence moyenne de chaque item pour les 3 groupes de taille sont présentés figures 111, 112 et 113 respectivement dans les stations BR, MR et HR. La figure 114 permet la comparaison, entre les 3 stations, de l'abondance relative moyenne et de l'occurrence moyenne de chaque item pour l'ensemble des individus toute taille confondue.

Le régime alimentaire de *B. seticornis* est relativement spécialisé et si de nombreux autres items sont présents, les détritus organiques fins représentent en abondance relative entre 60 et 90 % du bol alimentaire quel que soit le groupe de taille considéré. Ces détritus organiques fins, remarquables par leur densité sont le plus souvent accompagnés d'items composant l'épilithon à savoir des diatomées, des particules minérales et des algues filamenteuses, mais qui ne représentent qu'une très faible proportion. Aucune proie animale n'a été retrouvée dans les contenus stomacaux. En outre, il semblerait que les débris ligneux grossiers (dans la station HR) et les bryophytes soient des aliments ingérés occasionnellement et uniquement par les larves moyennes (m) et surtout matures (g) (cf. tableau 85a).



Figures 111, 112, 113, 114 : Régime alimentaire de *B. seticornis* par groupe de taille et en globalité dans les stations BR, MR, HR

La diversité des items ingérés augmente alors légèrement entre les jeunes larves et les larves plus âgées mais le régime alimentaire de base ne varie pas avec la taille.

Tableau 85a : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « taille des individus » sur la proportion des différents items ingérés chez *B. seticornis*..

	Effet TAILLE					Test de Tuckey par STATION					
	F	p		Test de Tuckey		BR		MR		HR	
				p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre
Pr.ani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	2.058	0.134	n.s*	-	-	-	-	-	-	0.019	g>m
				-	-	-	-	-	-	0.024	g>p
Org.fin	1.586	0.211	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Bryo.	6.205	0.003	**	0.006	g>m	-	-	-	-	-	-
				0.009	g>p	-	-	-	-	-	-
Alg.fil.	2.098	0.129	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Diat.	1.803	0.171	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Miné.	2.224	0.114	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Autr.	4.681	0.012	*	0.021	g>m	0.0088	g>m	-	-	-	-
				0.027	g>p	0.0152	g>p	-	-	-	-

n.s* : Effet combiné Station&Taille significatif (F=3,623, p=0,009**)

Les différences globales entre stations sont également très faibles. Parmi celles-ci, la fréquence de consommation des débris ligneux grossiers et de bryophytes augmente légèrement à mesure que le degré d'acidification de la station diminue et à l'inverse l'occurrence des algues filamenteuses diminue légèrement. En terme d'abondance, il est intéressant de noter une légère augmentation des diatomées dans la station la plus acide BR au détriment des débris organiques fins qui apparaissent significativement plus abondants dans la station MR (cf. tableau 85b).

Tableau 85b : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « station » sur la proportion des différents items ingérés chez *B. seticornis*.

	Effet STATION					Test de Tuckey par TAILLE					
	F	p		Test de Tuckey		g		m		p	
				p	ordre	p	ordre	p	ordre	p	ordre
Pr.ani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	1.586	0.211	n.s*	-	-	0.016	HR>BR	-	-	-	-
				-	-	0.031	HR>MR	-	-	-	-
Org.fin	7.124	0.001	**	1E-03	MR>BR	-	-	-	-	-	-
Bryo.	0.282	0.755	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Alg.fil.	0.423	0.657	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Diat.	7.194	0.001	**	0.001	BR>MR	-	-	-	-	-	-
				0.03	BR>HR	-	-	-	-	-	-
Miné.	3.608	0.031	*	0.023	HR>MR	-	-	-	-	0.006	HR>MR
Autr.	2.197	0.117	n.s	-	-	0.021	BR>HR	-	-	-	-

n.s* : Effet combiné Station&Taille significatif (F=3,623, p=0,009**)

Leuctra nigra (Olivier, 1811)

L'espèce a été étudiée dans les 3 stations du bassin versant du Haut Rupt. L'abondance relative moyenne et l'occurrence moyenne de chaque item pour les 3 groupes de taille sont présentés figures 115, 116 et 117 respectivement dans les stations BR, MR et HR. La figure 118 permet la comparaison, entre les 3 stations, de l'abondance relative moyenne et de l'occurrence moyenne de chaque item pour l'ensemble des individus toute taille confondue.

Le régime alimentaire de *Leuctra nigra* est constitué quasiment exclusivement de débris ligneux grossiers, de détritus organiques fins et de particules minérales. La présence de Bryophytes, d'algues filamenteuses et de diatomées est plus ou moins occasionnelle et plus fréquente pour les larves moyennes (m) et matures (g) mais en abondance relative toujours négligeable. Par ailleurs, hormis une abondance relative des débris ligneux grossiers plus importante chez les larves moyennes vis à vis des plus jeunes, il n'existe que peu de variation du régime alimentaire en fonction de la taille des individus (cf. tableau 86a).

Tableau 86a : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « taille des individus » sur la proportion des différents items ingérés chez *L. nigra*.

	Effet TAILLE					Test de Tuckey par STATION					
	F	p		Test de Tuckey		BR		MR		HR	
				p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre
Pr.ani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	3.781	0.0268	*	0.0263	m>p	-	-	-	-	-	-
Org.fin	2.591	0.0809	n.s*	-	-	0.0124	p>m	-	-	-	-
Bryo.	1.063	0.350	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Alg.fil.	2.100	0.1289	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Diat.	0.011	0.9889	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Miné.	1.729	0.1837	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Autr.	0.769	0.4666	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-

n.s* : Effet combiné Station&Taille significatif (F=3,358, p=0,013*)

En revanche, certaines modifications apparaissent entre les stations en terme d'abondance relative des items (cf. tableau 86b). En effet, l'abondance relative des détritus organiques fins ingérés diminue sensiblement avec le niveau d'acidité de la station. Les détritus organiques fins représentent en moyenne près de 73 % du contenu digestif des individus dans la station BR alors qu'ils ne représentent qu'à peine 45 % dans la station HR. Cette diminution s'opère parallèlement à une augmentation de l'abondance relative des débris ligneux grossiers et des particules minérales selon un gradient d'acidification décroissant dans les stations.

Figure 115 : BAS RUPT

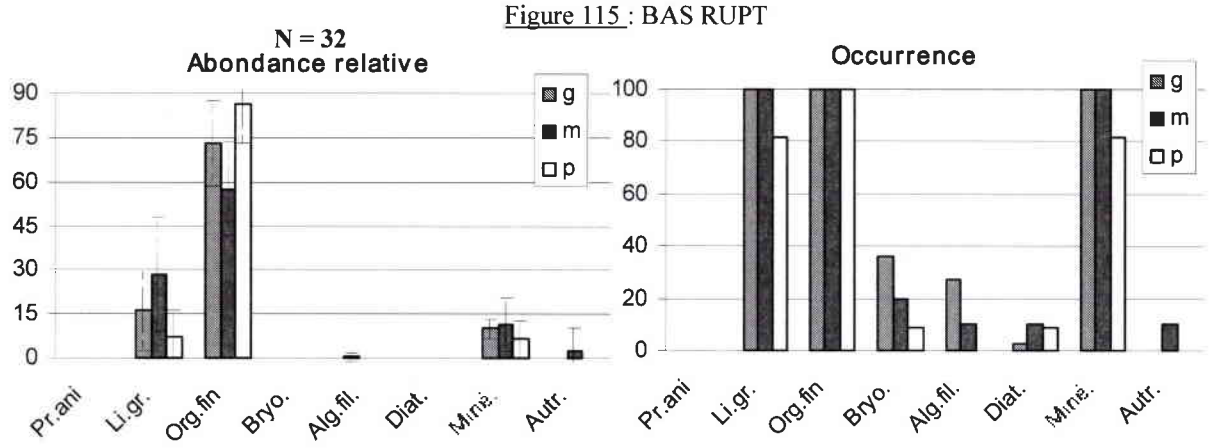


Figure 116 : MOYEN RUPT

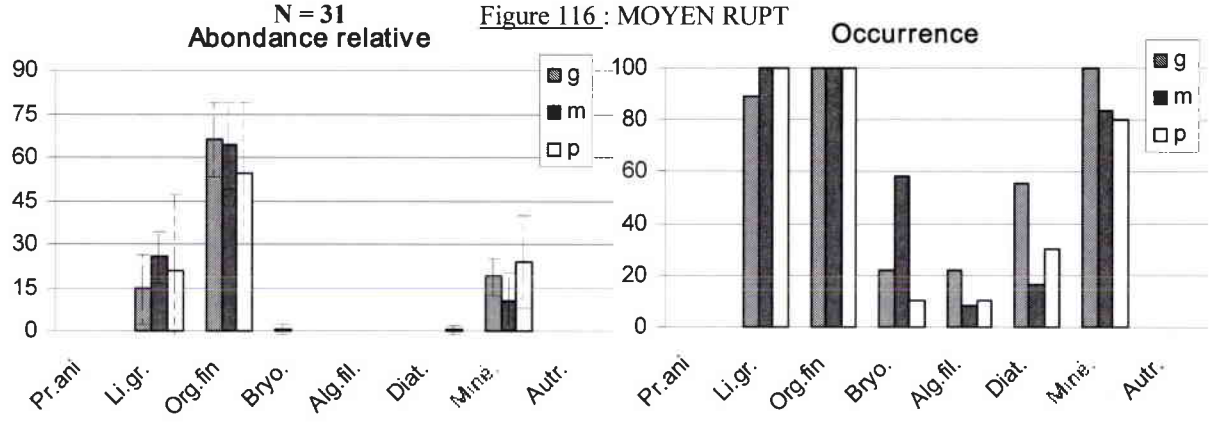


Figure 117 : HAUT RUPT

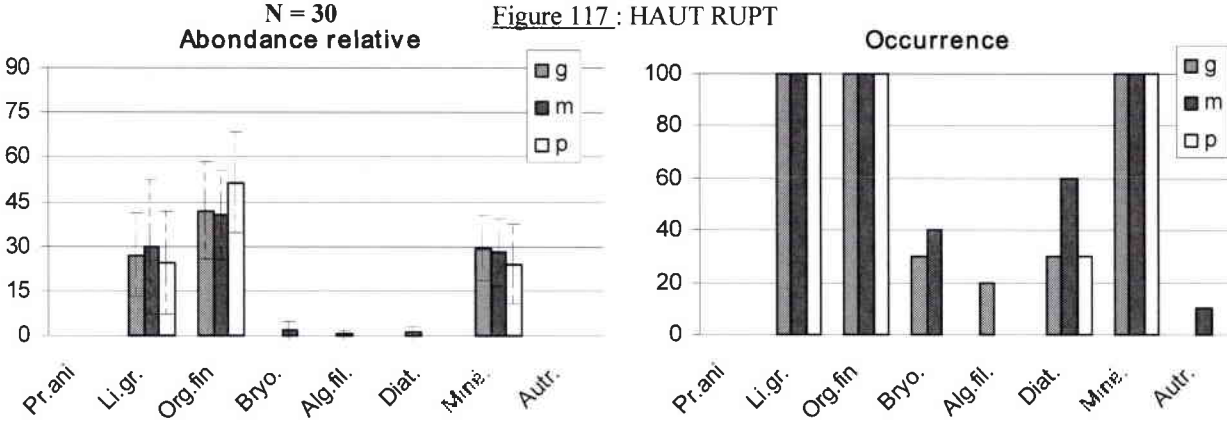
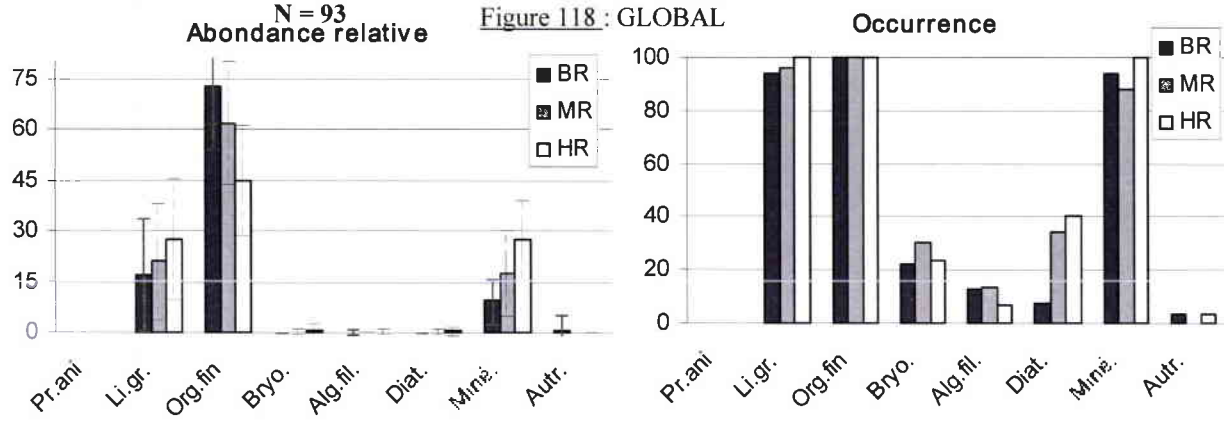


Figure 118 : GLOBAL



Figures 115, 116, 117, 118 : Régime alimentaire de *L. nigra* par groupe de taille et en globalité dans les stations BR, MR et HR.

Tableau 86b : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « station » sur la proportion des différents items ingérés chez *L. nigra*.

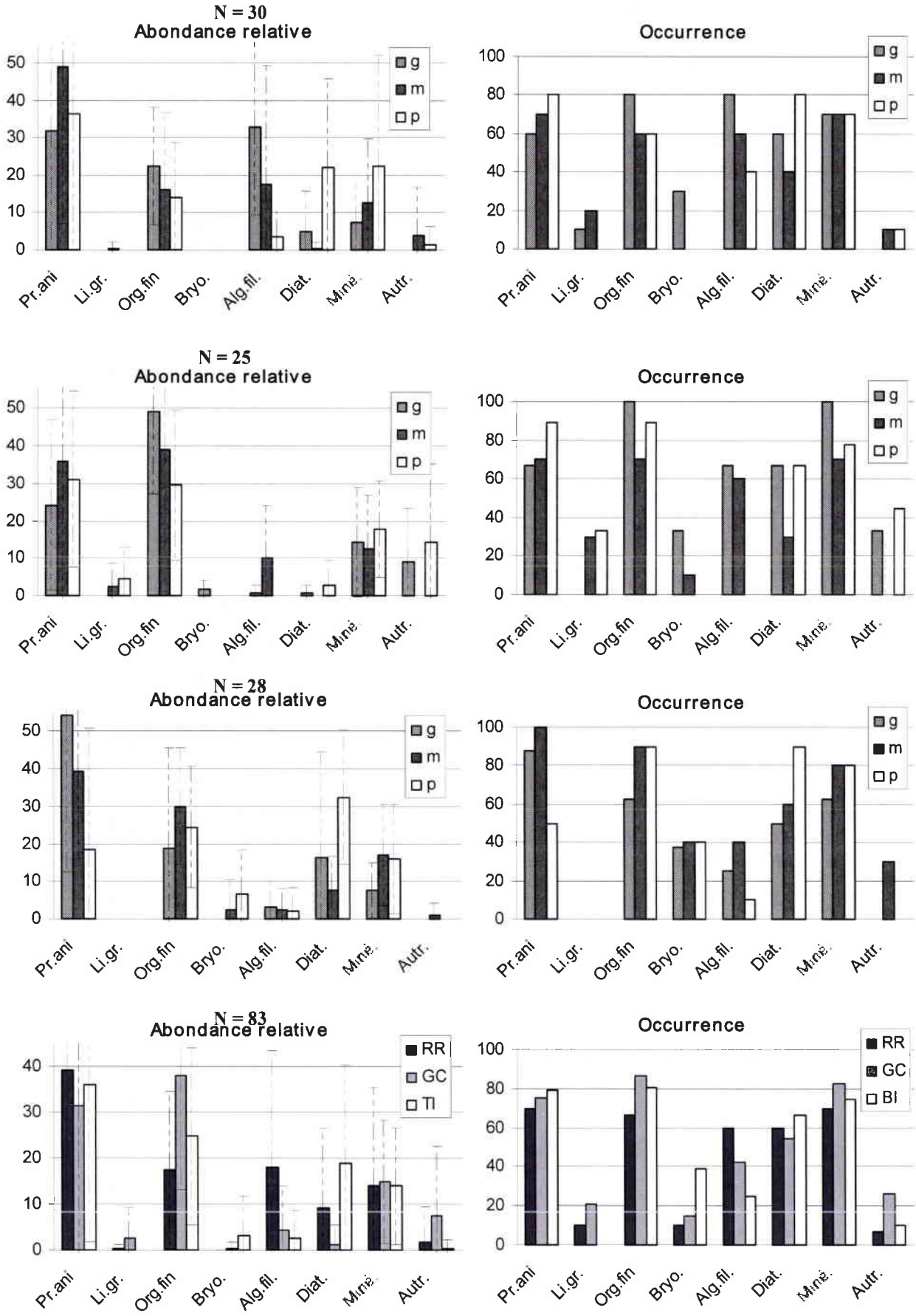
	Effet STATION					Test de Tuckey par TAILLE					
	F	p		Test de Tuckey		g		m		p	
				p	ordre	p	ordre	p	ordre	p	ordre
Pr.ani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	4.6048	0.0127	*	0.0086	HR>BR	-	-	-	-	-	-
				0.0001	BR>HR			-	-	0.0005	BR>MR
Org.fin	23.289	9E-09	***	0.0035	BR>MR	0.0102	BR>HR	-	-	0.0003	BR>HR
				0.0022	MR>HR			-	-		
Bryo.	1.0273	0.3624	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Alg.fil.	0.5534	0.5771	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Diat.	1.0818	0.3437	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
				0.0001	HR>BR			0.0088	HR>BR	0.0436	MR>BR
Miné.	19.244	1E-07	***	0.0041	HR>MR	0.0367	HR>BR	0.0077	HR>MR	0.0113	HR>BR
				0.0119	MR>BR						
Autr.	0.7324	0.4838	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-

Siphonoperla torrentium (Pictet, 1842)

L'espèce a été étudiée dans les 3 stations du bassin versant du Rouge Rupt. L'abondance relative moyenne et l'occurrence moyenne de chaque item pour les 3 groupes de taille sont présentés figures 119, 120 et 121 respectivement dans les stations RR, GC et BI. La figure 122 permet la comparaison, entre les 3 stations, de l'abondance relative moyenne et de l'occurrence moyenne de chaque item pour l'ensemble des individus toute taille confondue.

L'espèce présente un régime à dominance carnivore et les proies animales sont quasi systématiquement présentes dans les contenus digestifs des individus de toutes tailles. Du point de vue de l'abondance relative, elles constituent également une importante partie des contenus digestifs. Les proies les plus régulièrement rencontrées sont les diptères Chironomidae mais d'autres invertébrés (Nemouridae, Simuliidae, Oligochètes et des microcrustacés) ont également été observés. *Siphonoperla torrentium* n'est toutefois pas exclusivement carnivore et des détritus organiques fins, des algues filamenteuses, des diatomées et des particules minérales viennent compléter très fréquemment et parfois avec abondance le régime alimentaire. Les débris ligneux grossiers et les débris de bryophytes semblent en revanche beaucoup plus occasionnels dans les contenus digestifs et jamais en forte abondance.

Quelques différences apparaissent entre les régimes alimentaires des individus de différentes tailles (cf. tableau 87a) L'abondance relative des diatomées est significativement plus importante chez les jeunes larves que chez les larves âgées. D'autre part, il est intéressant de constater que l'occurrence des proies animales dans le régime alimentaire des jeunes larves est nettement plus faible comparée aux larves âgées mais uniquement pour la station non acide BI.



Figures 119, 120, 121, 122 : Régime alimentaire de *S. torrentium* par groupe de taille et en globalité dans les stations RR, GC et BI

Tableau 87a : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « taille des individus » sur la proportion des différents items ingérés chez *S. torrentium.*

	Effet TAILLE					Test de Tuckey par STATION					
				Test de Tuckey		RR		GC		BI	
	F	p		p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre
Pr.ani	0.923	0.402	n.s								
Li.gr.	1.350	0.265	n.s								
Org.fin	0.456	0.636	n.s								
Bryo.	0.840	0.436	n.s								
Alg.fil.	3.313	0.042	*	0.040	g>p	0.011	g>p				
Diat.	10.950	0.000	***	0.004 0.000	p>g p>m	0.018	p>m			0.016	p>m
Miné.	0.885	0.417	n.s								
Autr.	1.434	0.245	n.s*					0.027	p>m		

n.s*: Effet combiné Station&Taille significatif (F=2,670, p=0,039*)

Le régime alimentaire carnivore de base de l'espèce n'est toutefois pas modifié entre les différentes stations. Cependant, de nombreux changements significatifs apparaissent en ce qui concerne les autres items ingérés (cf. tableau 87b). L'occurrence et l'abondance relative des algues filamenteuses augmentent sensiblement avec le gradient d'acidification et prennent de l'importance surtout dans la station RR. A l'inverse, la consommation des débris de bryophytes augmente légèrement dans la station de référence BI ainsi que l'abondance relative des détritus organiques fins dans la station GC au dépend des diatomées moins importantes dans la station GC que dans les autres stations.

Tableau 87b : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « station » sur la proportion des différents items ingérés chez *S. torrentium.*

	Effet STATION					Test de Tuckey par TAILLE					
				Test de Tuckey		g		m		p	
	F	p		p	ordre	p	ordre	p	ordre	p	ordre
Pr.ani	0.379	0.686	n.s								
Li.gr.	3.911	0.024	*	0.030	GC>BI						
Org.fin	6.079	0.004	**	0.002	GC>RR						
Bryo.	3.220	0.046	*	0.035	BI>RR					0.043	BI>GC
Alg.fil.	8.562	0.000	***	0.003 0.001	RR>GC RR>BI	0.003 0.003	RR>GC RR>BI				
Diat.	11.067	0.000	***	0.016 0.000	GC<RR GC<BI					0.039 7E-04	RR>GC BI>GC
Miné.	0.180	0.836	n.s								
Autr.	4.935	0.010	**	0.037 0.010	GC>RR GC>BI					0.027	GC>BI

V.2.2.2 Trichoptères

***Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763)**

L'espèce a été étudiée dans les 3 stations du bassin versant du Rouge Rupt. L'abondance relative moyenne et l'occurrence moyenne de chaque item pour les 3 groupes de taille sont présentés figures 123, 124 et 125 respectivement dans les stations RR, GC et BI. La figure 126 permet la comparaison, entre les 3 stations, de l'abondance relative moyenne et de l'occurrence moyenne de chaque item pour l'ensemble des individus toute taille confondue.

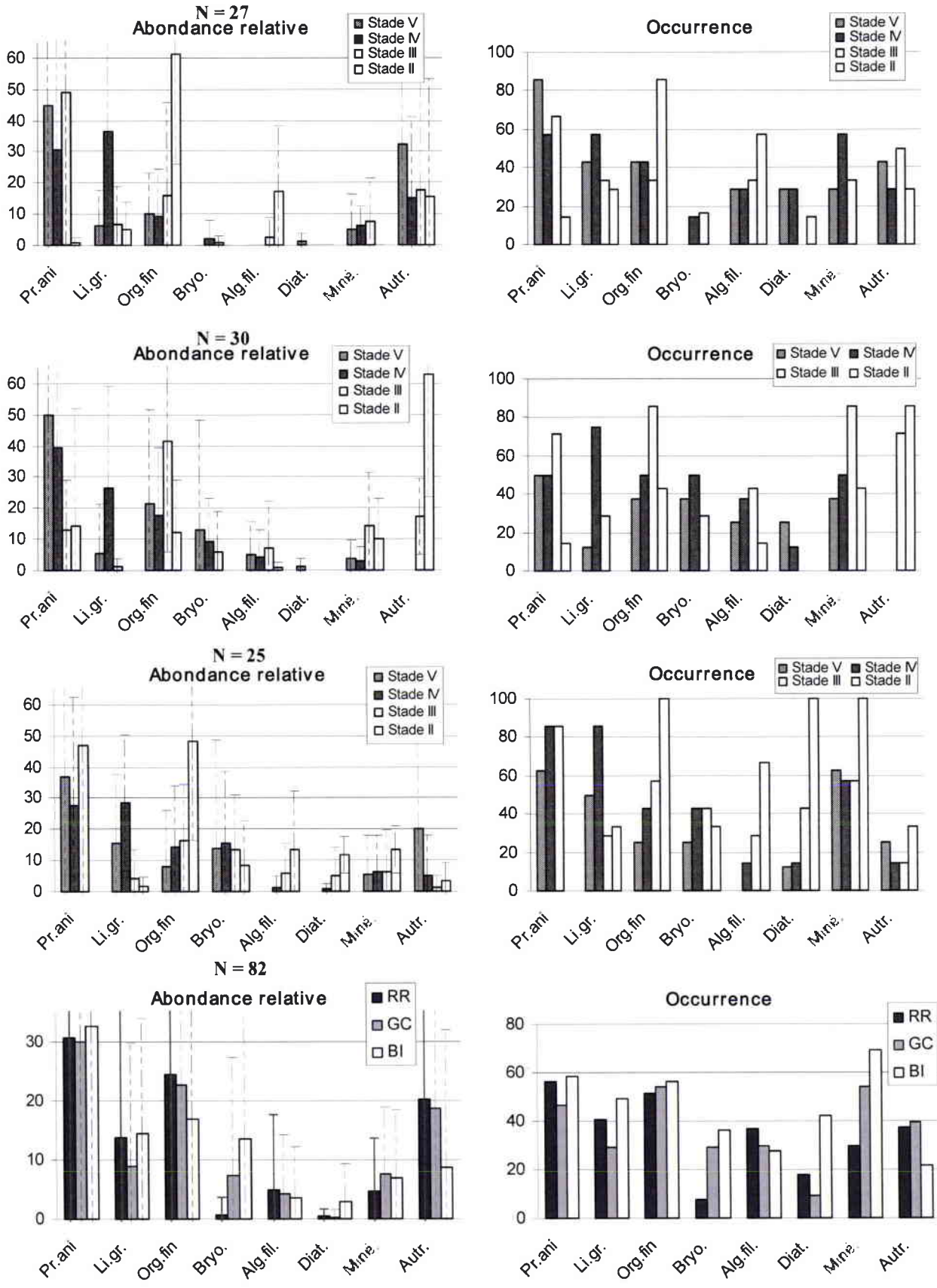
Le régime alimentaire de *O. albicorne* paraît très diversifié et tous les items catégorisés sont retrouvés dans les contenus digestifs. L'espèce apparaît carnivore à partir du stade III. L'abondance relative des proies animales est significativement supérieure chez les stades V par rapport aux stades II (cf. tableau 88a). Les débris ligneux grossiers sont plus largement consommés par les stades IV pour lesquels ils prennent autant d'importance dans le régime alimentaire que les proies animales. Les stades II se nourrissent principalement de détritus organiques fins accompagnés le plus souvent d'algues filamenteuses sauf dans la station GC où les aliments majoritairement ingérés s'apparentent à des enveloppes translucides d'assez grosse taille qui n'ont pu être déterminées d'où l'abondance relative élevée de la catégorie « Autres ». Les stades V sont majoritairement carnivores dans toutes les stations et complètent de façon variable leur régime par certains items comme les détritus organiques fins ou encore des débris de bryophytes.

Tableau 88a : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « taille des individus » sur la proportion des différents items ingérés chez *O. albicorne*.

	Effet TAILLE			Test de Tuckey		Test de Tuckey par STATION					
						RR		GC		BI	
	F	p		p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre
Pr.ani	3.203	0.028	*	0.014	V>II	-	-	-	-	-	-
				0.002	IV>V	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	8.796	5E-05	***	0.000	IV>III	-	-	-	-	-	-
				0.000	IV>II	-	-	-	-	-	-
Org.fin	4.472	0.006	**	0.005	II>V	0.029	II>V	-	-	-	-
				0.011	II>IV	0.024	II>IV	-	-	-	-
Bryo.	0.440	0.725	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Alg.fil.	2.928	0.040	*	0.027	II>V	-	-	-	-	-	-
Diat.	4.849	0.004	***	0.029	II>V	-	-	-	-	1.2E-04	II>V
				0.001	II>IV	-	-	-	-	1.4E-04	II>IV
						-	-	-	-	0.025	II>III
Miné.	0.672	0.572	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Autr.	1.926	0.133	n.s*	-	-	-	-	0.0019	II>V	-	-
				-	-	-	-	0.0019	II>IV	-	-

n.s* Effet combiné Station&Stades significatif (F=3,319, p=0,006**)

Le régime alimentaire de base est comparable entre les stations, au moins entre les stations RR et BI de niveau d'acidification opposé ce qui confirme qu'il n'apparaît pas de modifications profondes en fonction de l'état d'acidification. Comme pour les espèces



Figures 123, 124, 125, 126 : Régime alimentaire de *O. albicorne* par groupe de taille et en globalité dans les stations RR, GC et BI

étudiées précédemment, certaines variations concernent les items annexes à savoir les algues filamenteuses, les bryophytes et les diatomées (cf. tableau 88b). En effet, une augmentation significative de l'occurrence et de l'abondance relative des diatomées est observée dans la station non acide BI.

Tableau 88b : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « station » sur la proportion des différents items ingérés chez *O. albicorne.*

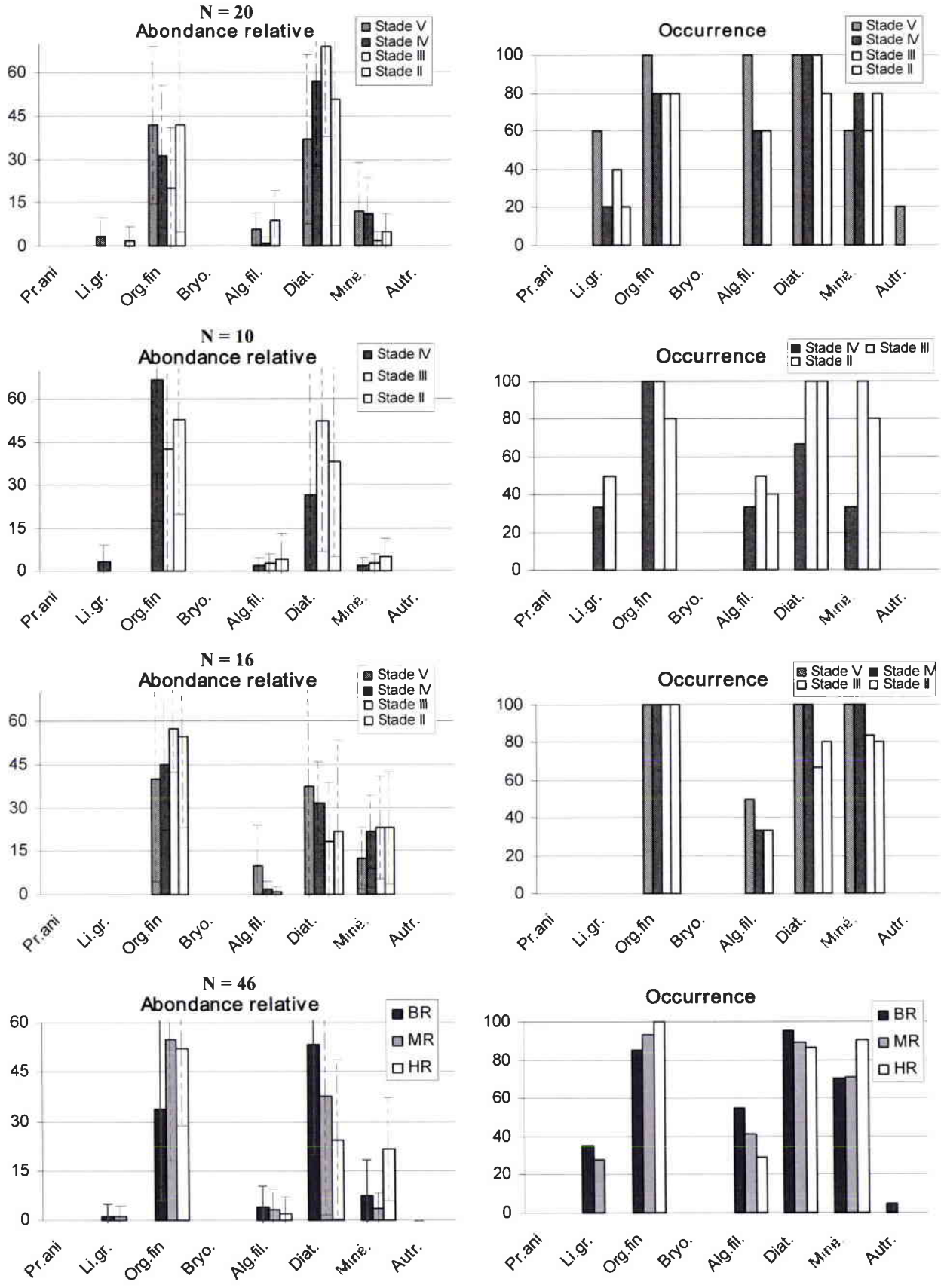
	Effet STATION					Test de Tuckey par TAILLE							
	F	p		Test de Tuckey		ST V		ST IV		ST III		ST II	
				p	ordre	p	ordre	p	ordre	p	ordre	p	ordre
Pr.ani	0.023	0.978	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	0.632	0.534	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Org.fin	0.029	0.972	n.s*	-	-	-	-	-	-	-	-	0.040	RR>GC
Bryo.	2.758	0.070	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Alg.fil.	0.070	0.932	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Diat.	15.378	2.9E-06	***	1.2E-04 1.2E-04	BI>RR BI>GC	- -	- -	- -	- -	- -	- -	1.2E-04 1.2E-04	BI>RR BI>GC
Miné.	0.957	0.389	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Autr.	1.576	0.214	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

n.s*: Effet combiné Station&Stades significatif (F=3,117, p=0,009**)

Drusus annulatus (Stephens, 1837)

L'espèce a été étudiée dans les 3 stations du bassin versant du Haut Rupt. L'abondance relative moyenne et l'occurrence moyenne de chaque item pour les 3 groupes de taille sont présentés figures 127, 128 et 129 respectivement dans les stations BR, MR et HR. La figure 130 permet la comparaison, entre les 3 stations, de l'abondance relative moyenne et de l'occurrence moyenne de chaque item pour l'ensemble des individus toute taille confondue.

L'espèce présente un régime alimentaire assez spécialisé, composé principalement de diatomées et de détritus organiques fins qui représentent de 75 à plus de 90% de l'abondance relative dans les contenus digestifs quelle que soit la station et la taille des individus. De plus, le régime alimentaire de l'espèce ne varie pas significativement en fonction de la taille (cf. tableau 89a). Les algues filamenteuses et les particules minérales, bien que très faiblement représentées en proportion, sont quasi constamment présentes dans les contenus et complètent le régime alimentaire. A la différence de la station HR, certains contenus digestifs des individus des stations acidifiées BR et MR présentent des débris ligneux grossiers mais jamais en quantité importante.



Figures 127, 128, 129, 130 : Régime alimentaire de *D. annulatus* par groupe de taille et en globalité dans les stations BR, MR et HR

Tableau 89a : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « taille des individus » sur la proportion des différents items ingérés chez *D. annulatus*.

	Effet TAILLE					Test de Tuckey par STATION					
	F	p		Test de Tuckey		BR		MR		HR	
				p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre
Pr.ani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	0.667	0.521	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Org.fin	0.348	0.709	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Bryo.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Alg.fil.	1.513	0.237	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Diat.	0.209	0.812	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Miné.	0.166	0.848	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Autr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Rm: l'analyse ANOVA n'est réalisée que sur les stades II, III et IV.

Dans l'ensemble, si le régime alimentaire est constitué par les mêmes items dans toutes les stations à l'exception de débris ligneux grossiers, les proportions en revanche montrent des variations assez sensibles (cf.tableau 89b), notamment en ce qui concerne les diatomées dont l'abondance relative augmente nettement plus que l'occurrence à mesure que le niveau d'acidification de la station est élevé. Ainsi, l'abondance relative des diatomées dans les contenus digestifs évolue de 24 % en moyenne dans la station HR à 38% dans la station MR puis 54 % dans la station la plus acide BR. Une tendance similaire mais non significative concerne les algues filamenteuses. A l'inverse, les augmentations de ces items dans la station la plus acide semblent se faire au détriment des débris organiques et surtout des particules minérales associées dont l'abondance relative diminue significativement dans les contenus digestifs des individus de la station BR.

Tableau 89b : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « station » sur la proportion des différents items ingérés chez *D. annulatus*.

	Effet STATION					Test de Tuckey par TAILLE					
	F	p		Test de Tuckey		ST IV		ST III		ST II	
				p	ordre	p	ordre	p	ordre	p	ordre
Pr.ani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	0.699	0.505	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Org.fin	2.588	0.092	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Bryo.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Alg.fil.	0.670	0.519	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Diat.	4.086	0.027	*	0.019	BR>HR	-	-	-	-	-	-
Miné.	8.471	0.001	**	0.004	HR>BR	-	-	-	-	-	-
				0.002	HR>MR	-	-	-	-	-	-
Autr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Rm: l'analyse ANOVA n'est réalisée que sur les stades II, III et IV.

V.2.2.3 Ephéméroptères

***Baetis vernus* Curtis, 1834**

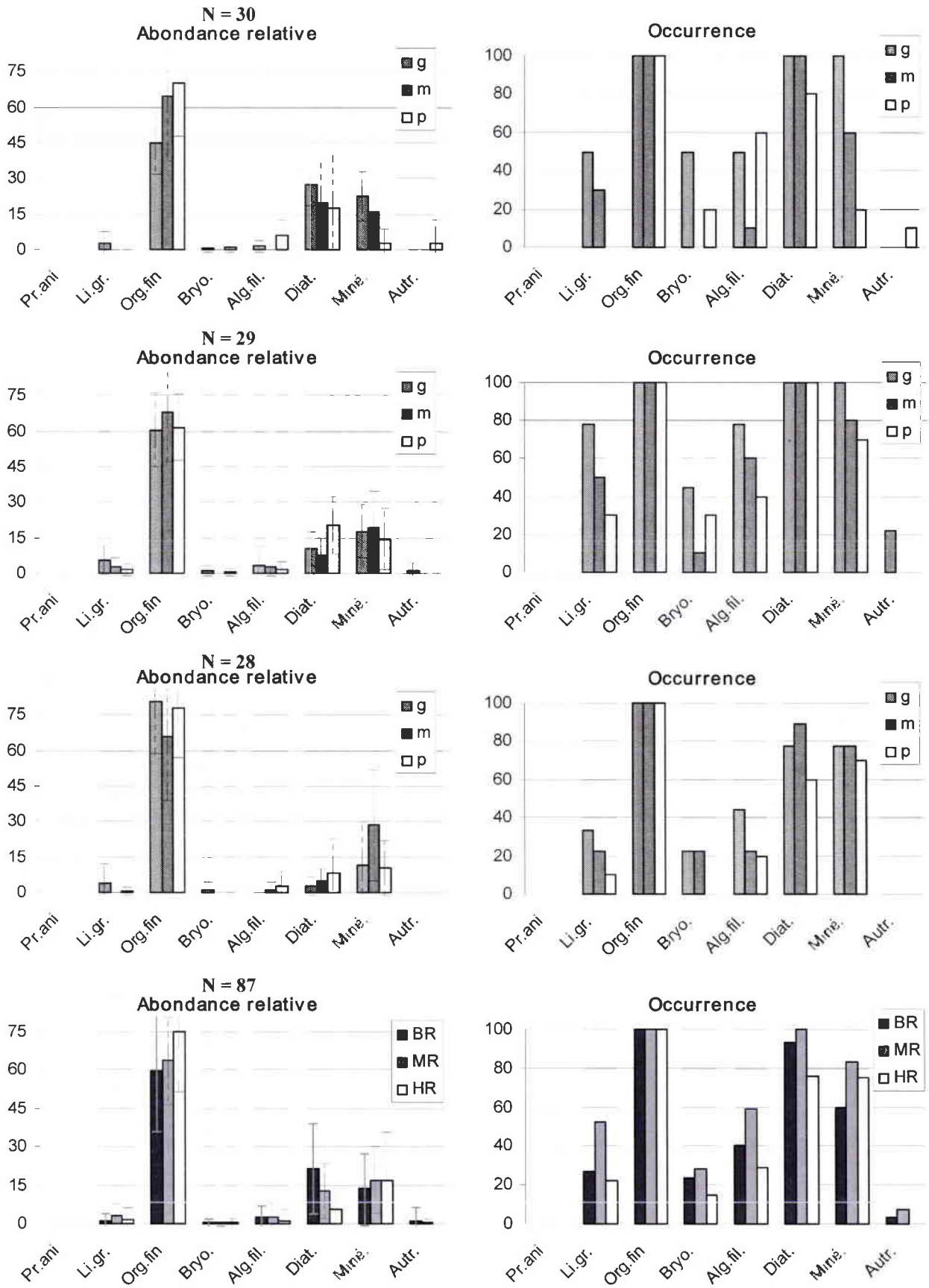
L'espèce a été étudiée dans les 3 stations du bassin versant du Haut Rupt. L'abondance relative moyenne et l'occurrence moyenne de chaque item pour les 3 groupes de taille sont présentés en fig 131, 132 et 133 respectivement dans les stations BR, MR et HR. La figure 134 permet la comparaison, entre les 3 stations, de l'abondance relative moyenne et de l'occurrence moyenne de chaque item pour l'ensemble des individus toute taille confondue.

L'espèce présente un régime alimentaire spécialisé très largement dominé par les détritus organiques fins (de 60 à 75% en moyenne), associés à des diatomées et des particules minérales. Des débris ligneux grossiers peuvent également être ingérés occasionnellement surtout par les larves âgées (cf. tableau 90a). En revanche, les jeunes larves peuvent consommer des algues filamenteuses dans la station acide BR mais toujours en abondance négligeable. Seules les proies animales ne sont jamais retrouvées dans les contenus digestifs. Le régime alimentaire varie assez peu en fonction de la taille des individus.

Tableau 90a : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « taille des individus » sur la proportion des différents items ingérés chez *B. vernus*.

	Effet TAILLE					Test de Tuckey par STATION					
				Test de Tuckey		BR		MR		HR	
	F	p		p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre	p	Ordre
Pr.ani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	6.499	0.002	**	0.005 0.011	g>m g>p	-	-	-	-	-	-
Org.fin	0.353	0.704	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Bryo.	1.599	0.209	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Alg.fil.	3.196	0.046	*	-	-	0.0095 0.0389	p>m p>g	-	-	-	-
Diat.	0.029	0.972	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Miné.	1.865	0.162	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Autr.	1.451	0.240	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-

Au niveau des stations, si le régime alimentaire de base ne varie pas, la consommation des diatomées augmente significativement en abondance en même temps que le niveau d'acidification de la station, passant en moyenne de 6% dans la station HR à 22% dans la station BR (cf. tableau 90b). Ceci semble s'effectuer au détriment des détritus organiques fins qui diminuent significativement de 75 % en moyenne dans la station HR à 60 % dans la station BR.



Figures 131, 132, 133, 134 : Régime alimentaire de *B. vernus* par groupe de taille et en globalité dans les stations BR, MR et HR.

Tableau 90b : Résultats de l'ANOVA et des tests post hoc de Tuckey de l'effet « station » sur la proportion des différents items ingérés chez *B. vernus*.

	Effet STATION					Test de Tuckey par TAILLE					
	F	p		Test de Tuckey p	ordre	g p	ordre	m p	ordre	p p	ordre
Pr.ani	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Li.gr.	3.520	0.034	*	0.031	MR>BR	-	-	-	-	-	-
Org.fin	4.263	0.017	*	0.028 0.035	HR>BR HR>MR	-	-	-	-	-	-
Bryo.	0.607	0.548	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Alg.fil.	2.556	0.084	n.s	-	-	-	-	-	-	0.039	BR>MR
Diat.	10.713	0.000	***	0.000 0.003	HR<BR HR<MR	0.001	BR>HR	0.002	BR>HR	-	-
Miné.	1.326	0.271	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-
Autr.	1.513	0.227	n.s	-	-	-	-	-	-	-	-

V.3.3 Discussion

Le régime alimentaire reste un élément très important dans l'étude de l'autécologie des espèces. D'un point du vue global, il permet d'apporter des éléments quant au rôle de l'espèce dans l'écosystème, c'est à dire la position qu'elle occupe dans la chaîne trophique et les interactions qu'elle entretient avec son environnement.

Dans le cadre de l'acidification, l'étude du régime alimentaire des espèces peut potentiellement rendre compte de modifications directes ou indirectes des ressources alimentaires des macroinvertébrés. L'hypothèse de modification des ressources entraînant des changements dans les communautés de macroinvertébrés, également appelée hypothèse trophique (Sutcliffe & Hildrew, 1989), soutient par exemple que certains changements, notamment dans la composition plus que dans la quantité de l'épilithon (Winterbourn *et al.*, 1985 ; Ledger & Hildrew, 1998), pourraient être principalement responsables de la régression du groupe fonctionnel des racleurs de substrat en milieu acidifié (Sutcliffe & Carrick, 1973 ; Junger & Planas, 1993 ; Kimmel *et al.*, 1996).

Dans notre situation, nous avons étudié un éventail assez large de régimes alimentaires concernant 7 espèces classées dans des groupes fonctionnels trophiques différents : déchiqueteurs, racleurs, collecteurs, prédateurs (Cummins, 1973 ,1974). Ainsi que plusieurs auteurs l'ont déjà mentionné et notamment par Palmer *et al.* (1993), la plupart des régimes alimentaires des espèces étudiées sont constitués majoritairement de détritus organiques fins. Néanmoins, certains régimes alimentaires apparaissent plus spécialisés que d'autres. C'est le cas de *B. seticornis* se nourrissant quasiment exclusivement de détritus organiques fins contrairement à *Odontocerum albicorne* dont le régime est très diversifié (détritus organiques fins, algues filamenteuses, bryophytes, débris ligneux grossiers, proies animales) et varie assez fortement selon le stade. D'après les observations effectuées, les espèces peuvent se rassembler en 3 groupes selon la similitude de leur régime alimentaire, en terme de présence et d'abondance relative des items :

- un premier groupe composé de *A. sulcicollis* et de *L. nigra*, deux espèces classées habituellement dans la guilde des déchiqueteurs, dont les régimes alimentaires sont constitués principalement de détritus organiques fins associés à des débris ligneux grossiers.
- un deuxième groupe composé de *S. torrentium* et de *O. albicorne*, dont la première espèce est classée comme prédateur strict et la seconde prédateur et racleur. Les régimes alimentaires sont majoritairement prédateurs pour les deux espèces mais fortement diversifiés par de nombreux autres items (débris organiques fins, diatomées, bryophytes, algues filamenteuses, débris ligneux grossiers)
- un troisième groupe qui rassemble les espèces classées racleurs *B. seticornis*, *D. annulatus* et l'espèce classée collecteur *B. vernus* dont les régimes alimentaires sont composés principalement de détritus organiques fins, de diatomées et de particules minérales.

En confrontant les régimes alimentaires des espèces étudiées et leur classification dans les groupes fonctionnels trophiques, il en résulte qu'à un même groupe fonctionnel trophique peut correspondre des régimes alimentaires variables et inversement. En effet, *B. seticornis* et *B. vernus* qui sont classés dans deux groupes distincts (racleurs et collecteurs) possèdent un régime alimentaire très proche en occurrence et en abondance relative des items. Inversement, *B. seticornis* et *D. annulatus* appartiennent au même groupe (racleurs) mais leur régime alimentaire se différencie par les proportions que représentent d'un côté les détritus organiques fins, largement majoritaires chez *B. seticornis* et de l'autre les diatomées, largement majoritaires chez *D. annulatus*. Ces différences s'effectuent dans les limites de la fonctionnalité des pièces buccales, propre à chaque espèce, vis à vis des différentes ressources trophiques (Palmer, 1998). Elles peuvent néanmoins entraîner un biais important dans l'analyse de l'écologie de l'espèce et plus largement du réseau trophique si on se limite uniquement à travailler en terme de groupes fonctionnels trophiques et du type de nourriture que l'on y associe parfois à tort. En effet, les taxons de chaque groupe fonctionnel trophique se rapprochent uniquement par leur mode de nutrition. Toutefois, à un mode de nutrition donné peut correspondre une grande variété de types de nourriture consommés. Par exemple un taxon déchiqueteur peut alors ingérer des proies animales, des débris ligneux, des débris de bryophytes et même des détritus organiques fins. Ainsi, de nombreuses études à ce sujet ont critiqué et mis en garde sur les biais que pouvait induire l'utilisation des GFT (Cummins & Klug, 1979 ; Mihuc & Toetz, 1994 ; Mihuc & Mihuc, 1995 ; Palmer *et al.*, 1993).

D'autre part, de nombreux auteurs ont mis en évidence que le stade de développement d'une espèce pouvait modifier de façon importante son régime alimentaire soit dans les proportions des items soit dans le changement plus ou moins radical des types d'items consommés (Winterbourn, 1974 ; Lavandier, 1979 ; Fuller & Mackay, 1980 ; Cummins, 1988 ; Lucy *et al.*, 1990 ; Palmer *et al.*, 1993 ; Fuller & Desmond, 1997 ; Basaguren *et al.*, 2002). Ainsi, dans notre étude, nous avons pu mettre en évidence certaines modifications du régime alimentaire avec la taille des individus chez certaines espèces et notamment de façon plus remarquable chez *O. albicorne*.

Le changement ontogénique du régime alimentaire n'est toutefois pas systématique (Sephton & Hynes, 1983 ; Voelz & Ward, 1992). De plus, il est susceptible de coïncider, notamment chez les espèces univoltines, avec les changements du régime alimentaire résultant des variations des ressources alimentaires en fonction des saisons (Fuller & Mackay, 1980 ; Malmqvist *et al.*, 1991, Mecom, 1972). Dans notre cas, afin d'éviter ce biais, nous avons porté une attention particulière à ce que les comparaisons des régimes alimentaires entre populations s'effectuent entre individus de même stade, présents donc à la même époque dans les différentes stations.

Du point de vue de l'acidification, les comparaisons entre les différentes stations montrent globalement des changements peu importants dans les régimes alimentaires des espèces étudiées. En effet, pour chaque espèce, les régimes alimentaires présentent généralement les mêmes items dans chaque station quel que soit son degré d'acidification. Cependant, des changements s'opèrent alors plus du point de vue des proportions des items, dont les variations peuvent être importantes, que de leur simple présence /absence. D'un point de vue global, il apparaît trois modifications selon le gradient d'acidification :

- une nette tendance à l'augmentation des algues filamenteuses, en occurrence et en abondance dans des régimes alimentaires de type très différent (*A. sulcicollis*, *B. seticornis*, *S. torrentium* et *D. annulatus*) dans les ruisseaux acidifiés.
- la même tendance est observée en ce qui concerne les diatomées mais pour les espèces au régime alimentaire plus spécialisé appartenant au 3 ème groupe défini précédemment (*B. seticornis*, *D. annulatus* et *B. vernus*). La consommation augmente alors également à mesure que les conditions acides s'accentuent au détriment de la consommation des détritus organiques fins.
- à l'inverse une troisième tendance concerne, pour ceux qui en consomment (*O. albicorne, A. sulcicollis*) une légère augmentation de la consommation des Bryophytes dans les stations les moins acides et surtout dans la station BI.

L'augmentation de la consommation d'une ressource alimentaire par une espèce peut résulter de deux phénomènes.

- soit l'espèce recherche plus activement la ressource en question dans une station plutôt que dans une autre pour différentes raisons (meilleure qualité nutritionnelle d'une même ressource ou phénomène de compétition). Ceci induit directement un processus de sélection alimentaire déjà mis en évidence notamment chez les Trichoptères par (Becker, 1994 ; Friberg & Jacobsen, 1994 ; Rong *et al.*, 1995).
- soit l'accessibilité à cette ressource est augmentée sans que l'effort de capture soit forcément accru. Ceci implique à l'inverse le caractère opportuniste des macroinvertébrés qui consomment les ressources selon leur disponibilité sans phénomène de sélection alimentaire ce qui a également été révélé pour différents groupes trophiques (Fahy, 1972 ; Kawecka, 1977 ; Lamberti & Moore, 1984 ; Dillon & Davies, 1991 ; Dudgeon, 2000).

Concernant l'augmentation de la consommation des débris de Bryophytes notamment dans la station BI, elle résulte alors plus certainement de l'accessibilité plus importante de la ressource en raison de la plus grande représentativité des Bryophytes par rapport aux deux autres stations du même bassin versant. Cette meilleure représentativité se traduit non seulement en surface (Voir Tableau 12) mais également en volume en rappelant que les Bryophytes dans la station BI sont composés de *Rhyncostegium* sp formant un recouvrement très dense par rapport aux bryophytes des autres stations.

Dans le cas de l'augmentation de la consommation des algues filamenteuses, la première hypothèse, bien que plausible, ne semble pas à l'origine des variations observées. En effet, une prolifération d'algues vertes filamenteuses en milieu acidifié a déjà été mentionné dans de diverses études (cf. Analyse Bibliographique partie III). Ces proliférations apparaissent de façon très variable dans le temps souvent sous forme de bloom (Planas & Moreau, 1989 ; Lancaster *et al.*, 1996). Cette augmentation soudaine de nourriture peut se révéler être « une aubaine » pour les taxons pouvant l'utiliser, en l'occurrence *A. sulcicollis*, *B. seticornis*, *S. torrentium* et *D. annulatus*. En outre dans nos stations acides et plus particulièrement dans la station RR, ces blooms d'algues filamenteuses vertes ont été à plusieurs reprises observés surtout au début du printemps (Guérold, 1992, Dangles, 2000, observation personnelle figure 135).

Figure 135 : Bloom d'algues vertes filamenteuses sur les galets et les blocs dans le Rouge Rupt. (Avril 2003)

Dans les cas des diatomées en revanche, les études sont beaucoup plus nuancées sur les différences de quantité et de qualité du compartiment diatomique en milieu acidifié (cf. Analyse Bibliogrphique partie III). Toutefois, il ressort majoritairement une modification de la composition taxonomique des diatomées, avec une prolifération d'espèces acidophiles notamment du genre *Eunotia* au détriment des espèces neutrophiles ou basophiles (Kwandrans, 1993). D'un point de vue quantitatif et nutritionnel, les résultats concernant strictement les diatomées semblent alors relativement différents d'une étude à une autre, d'un site à un autre, et ne permettent pas de généraliser. En ce qui concerne nos stations, aucune étude du compartiment diatomique n'a été réalisée. Toutefois, il est fort probable que la moindre compétition interspécifique entre les racleurs de substrat en milieu acide, entraînée par la régression voire la disparition des espèces racleurs « phares » tels que *Epeorus*

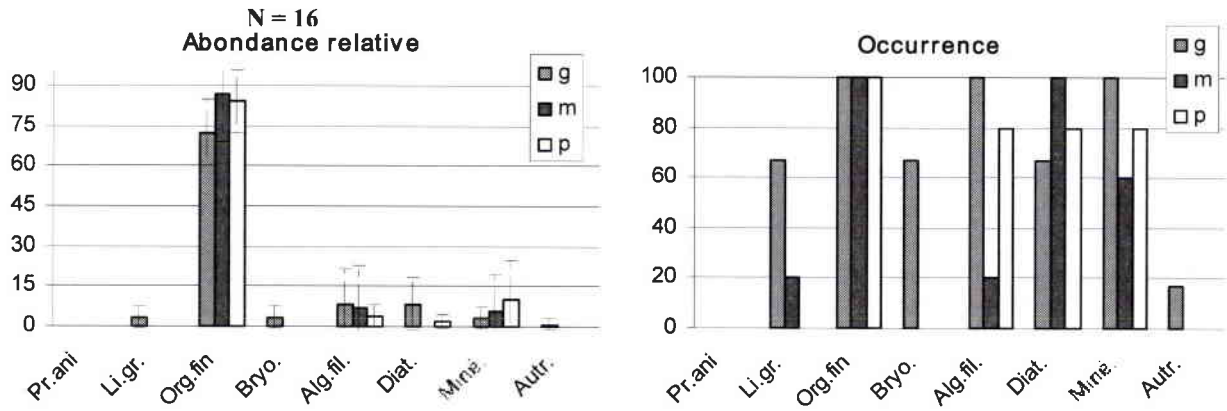
sylvicola et *Rhitrogena gp semicolorata* très abondant en milieu non acide, favorise l'accessibilité de certaines autres espèces à l'épilithon et notamment aux diatomées comme nous l'avons observé chez *B. seticornis, B.vernus* et *D. annulatus*.

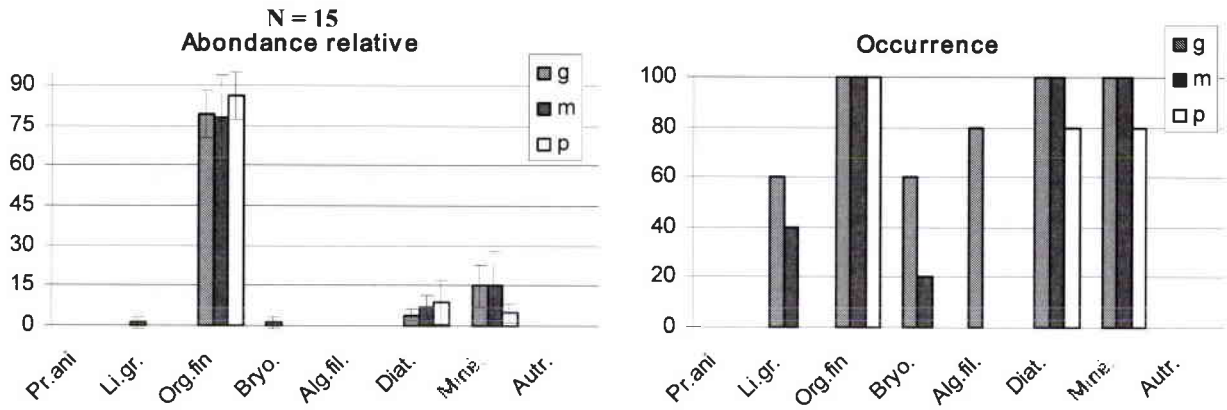
D'après Weatherley *et al.* (1988), la disparition des taxons tels les Ephémèroptères et les Mollusques en milieu acide entraînerait une déficience des racleurs et brouteurs qu'aucune autre espèce ne viendrait combler efficacement. Toutefois, les récents résultats de Ledger & Hildrew (2000a,b) montrent que cette niche peut être occupée non par des espèces spécialisées mais par des espèces généralistes dont la plasticité trophique peut être importante et qui persistent en milieu acide. Ainsi, sur la base d'étude trophique sur des Nemouridae (*N. pictetii*) et certains chironomides fort abondants en milieu acide, les auteurs montrent qu'ils incorporent dans leur régime alimentaire une quantité non négligeable d'algues, de diatomées et qu'ils sont capables de se développer uniquement à partir de la consommation d'épilithon (Ledger & Hildrew, 2001). Toutefois, il est à se demander dans quelle limite ces taxons sont en mesure de remplacer efficacement les espèces racleurs spécialisées des milieux non acides.

Ainsi, pour comparaison, nous avons déterminé le régime alimentaire d'une espèce très spécialisée, reconnue comme représentative de la niche racleurs/brouteurs dans notre zone d'étude, *Epeorus sylvicola*. Les régimes alimentaires ont été établis dans les deux stations non acides HR et BI (figures 136 et 137) où l'espèce est très abondante et représente une biomasse conséquente compte tenu de la taille des individus. L'étude montre alors une similitude du régime alimentaire avec celui des espèces du groupe 3 défini précédemment (B. *vernus*, *D. annulatus*, *B. seticornis)* et plus particulièrement avec *B. seticornis*. Les figures 138 et 139 reprenant le régime alimentaire de *B. seticornis* respectivement dans les stations HR et BR, permettent d'apprécier les similitudes des régimes des deux espèces.

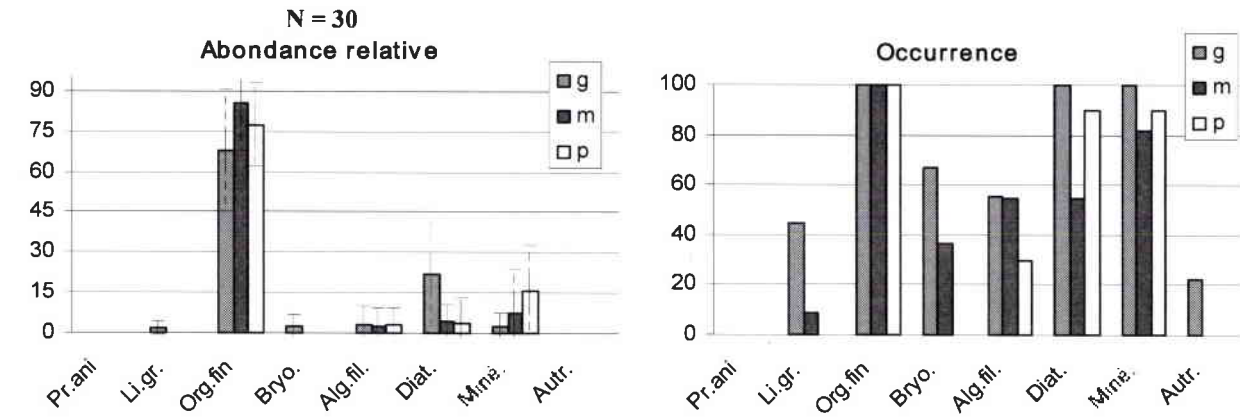
Le régime alimentaire de *Epeorus sylvicola* est alors constitué d'une forte dominance des détritus organiques fins quasiment systématiquement accompagnés de diatomées et de particules minérales mais en faible proportion. Des algues filamenteuses font également partie du régime alimentaire surtout dans la station HR. Il est intéressant de noter que des débris ligneux grossiers ont été observés assez fréquemment mais en abondance relative toujours négligeable chez les larves moyennes et âgées de *Epeorus sylvicola* comme chez celles de *B. seticornis*. En outre, les détritus organiques fins observés dans les contenus digestifs de *Epeorus sylvicola* sont semblables à ceux de *B. seticornis* et dans une moindre mesure de *B. vernus*. Ils se différencient de ceux retrouvés dans les contenus digestifs des autres espèces étudiées car même bien écrasés entre lame et lamelle, les détritus organiques fins apparaissent alors comme particulièrement denses, compactés dans un liant associant diatomées et algues filamenteuses ainsi que certains éléments fongiques (spores ou filaments) et autres algues coccoïdes qui n'ont pas pu être séparés et quantifiés. Ce « magma » relativement compact explique l'importance de l'abondance relative des détritus organiques fins chez ces espèces par rapport aux autres items notamment les diatomées qui ont alors pu être sous-estimées. Grâce à quelques prélèvements d'épilithon sur les Galets dans les différentes stations, nous avons pu mettre en évidence que cette texture et cette composition particulière de détritus organiques fins retrouvées dans les contenus digestifs correspondaient alors parfaitement à de l'épilithon échantillonné (figure 140).

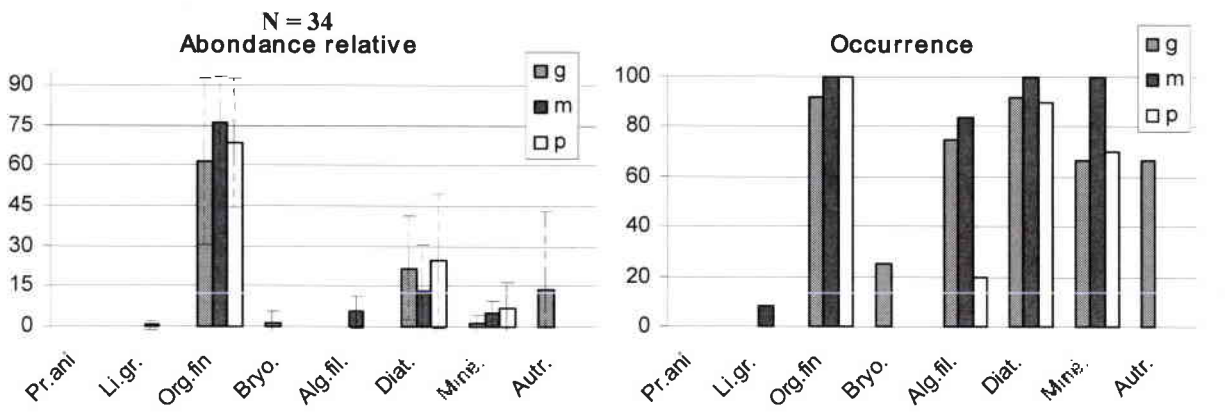
Epeorus sylvicola



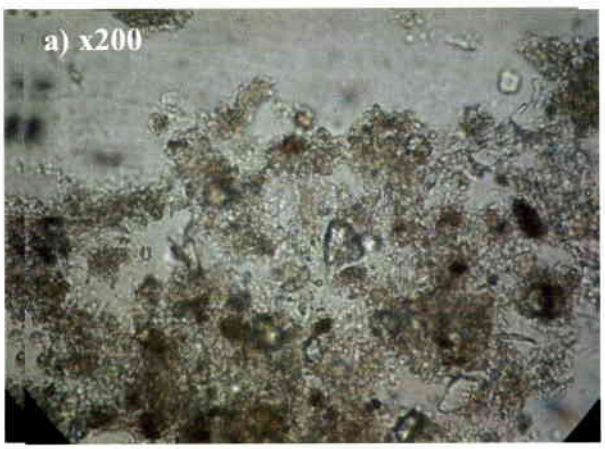


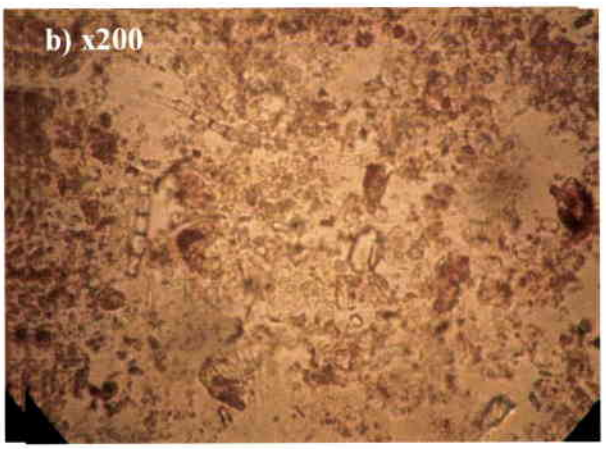
Brachyptera seticornis

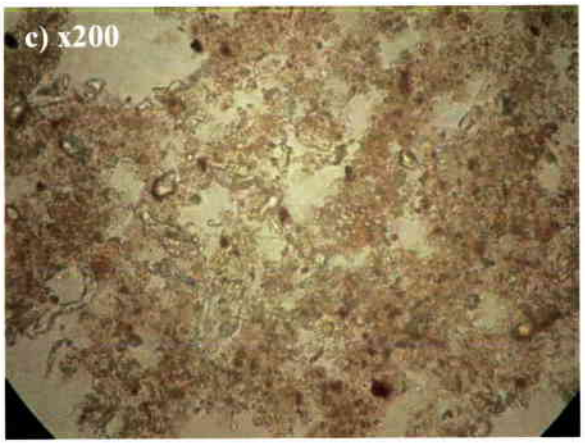




Figures 136, 137, 138, 139 : Régime alimentaire par groupe de taille de *Epeorus sylvicola* dans les stations HR et BI et de *Brachyptera seticornis* dans les stations HR et BR.







Figures 140 a, b, c : Photographie en microscopie optique au grossissement x 200 d'un contenu digestif de a) *E. sylvicola* , b) *B.seticornis* et c) d'un prélèvement d'épilithon sur nos stations (station HR).

Ainsi, dans les stations non acides comme dans les stations acidifiées, *B. seticornis*, et *B. vernus,* par la similitude de leur régime alimentaire, apparaissent autant spécialisés que *Epeorus sylvicola* dans la consommation d'épilithon. Toutefois, Wellnitz & Ward (1998) en comparant les effets du broutage de 2 taxons à savoir *Baetis sp* et *Ecdyonurus sp* sur le periphyton font apparaître que si les 2 taxons consomment effectivement du periphyton, ils génèrent en revanche certaines différences notamment dans la composition des algues, ce qui correspond à un niveau d'observation plus fin que le nôtre. Ils attribuent ces différences notamment au mode de nutrition différent des 2 taxons (appareil buccal et mode de déplacement différent). En revanche, *D. annulatus,* bien que racleur également, semble avoir un mode de nutrition ou des zones de nutrition très différents qui permettent une sélection plus importante des diatomées vis à vis du reste de l'épilithon. Cette sélection alimentaire a déjà été observée chez cette espèce par Becker (1990, 1994) qui constate que *D. annulatus* consomme beaucoup plus de diatomées en général que d'autres Trichoptères considérés comme étant racleurs de substrat tels que *Silo pallipes* ou *Apatania fimbriata*. Il attribue cette différence de stratégie alimentaire à la morphologie de l'appareil buccal du taxon ainsi qu'à une micro distribution particulière associée à une grande mobilité.

En résumé, certains Nemouroidae ou autres taxons ayant une plasticité trophique élevée (Ledger and Hildrew, 2001 ; Dangles, 2002) peuvent alors occuper partiellement la niche brouteurs/racleurs en milieu acide. Néanmoins si *A. sulcicollis* et *L. nigra,* 2 plécoptères

susceptibles de présenter cette plasticité, consomment plus d'algues filamenteuses en milieu acide, leur régime alimentaire n'en est pas pour autant vraiment modifié quant à l'ingestion d'épilithon. En revanche, *B. seticornis* très abondant dès la fin de l'automne jusqu'au printemps puis *B. vernus* très abondant en été, semblent donc en mesure de remplir efficacement la niche des racleurs dans nos stations acidifiées. Il existe donc des espèces du groupe des « racleurs », se nourrissant exclusivement de l'épilithon dans les stations acides. La similitude du régime alimentaire de *Epeorus sylvicola* avec ces espèces permet de supposer également que l'augmentation de la niche spatiale de *B. seticornis* ainsi que l'accroissement des densités pour *B. vernus* en milieu acide observés précédemment, pourraient être le résultat d'une moindre compétition due à l'absence notamment de *Epeorus sylvicola*.

Si les variations dans le régime alimentaire permettent de rendre compte de l'effet de l'acidification sur l'accessibilité de certaines ressources, en revanche, la similitude du régime alimentaire d'une espèce dans des stations de niveau d'acidification totalement différent peut alors révéler certaines modifications du comportement alimentaire des organismes, notamment chez les prédateurs. En effet, pour l'espèce prédatrice *S. torrentium*, il est intéressant de constater que l'abondance et surtout l'occurrence des proies restent très semblables dans la station non acide BI comme dans les stations acidifiées GC et RR ; les proies potentielles sont pourtant susceptibles d'y être bien plus faibles en raison de la forte diminution des densités (Voir partie IV). D'autre part, la densité de *Siphonoperla torrentium* est beaucoup plus forte notamment dans la station acide RR et le taux de réplétion de l'ensemble des individus de l'espèce analysée est peu variable, augmentant même légèrement avec le gradient d'acidification des stations (69% dans la station RR, 63 % dans la station GC et 54 % dans la station BI). Alors, il semble que l'effort de capture des proies par S. torrentium soit bien supérieur dans les stations acides et surtout dans la plus acide (RR) vis à vis de la station de référence (BI) et ceci dès les jeunes stades de l'espèce. De la même façon, l'autre espèce prédatrice étudiée *O. albicorne* présente une fréquence de proie identique quel que soit le niveau d'acidification de la station et donc quelles que soient les densités de proies potentielles. Ceci rentre donc dans le cadre de la deuxième hypothèse où l'espèce recherche plus activement une ressource dans une station plutôt qu'une autre.

Aussi, dans les milieux acidifiés, certains auteurs rapportent une augmentation des densités de certains invertébrés qui, du fait de l'absence de top prédateurs comme les poissons, remplissaient alors le rôle de prédateurs supérieurs (Hildrew *et al.*, 1984). Il est possible que cette simplification du réseau trophique et la moindre compétition des espèces prédatrices entre elles, amènent certaines des espèces persistantes à avoir un rôle de prédation plus important dans l'écosystème acidifié. Trois exemples viennent appuyer cette observation. Dans une étude sur le prédateur *Rhyacophila nubila*, Otto (1993) met en évidence que l'activité prédatrice des larves est alors bien plus élevée dans la station où les proies sont moins nombreuses et où les poissons prédateurs sont absents. Dahl (1998) souligne également que l'activité prédatrice de *Erpobdella octoculata* sur des *Baetis* est bien supérieure en l'absence de truite. Enfin, Peckarsky (1991) conclut que la présence de plusieurs plécoptères prédateurs entraîne une augmentation des mécanismes de compétition qui conduisent à la réduction de l'activité prédatrice de chacune d'entre elles.

PARTIE VI.

SYNTHESE ET PERSPECTIVES

"Is acidification still an ecological threat ?"

Cette question posée par Alewell *et al.* en 2000 dans la célèbre revue *Nature* rend bien compte, à elle seule, de l'incertitude dans laquelle la communauté scientifique internationale se trouve encore face aux problèmes de l'acidification anthropique des écosystèmes.
En effet, si depuis le début des années 1980 et l'élaboration des protocoles internationaux, il semble effectif que la marche arrière ait été enclenchée concernant les émissions de gaz à effets acidifiants, encore faut il espérer que nous retrouvions le bon chemin... Ainsi, le retour en arrière du point de vue des conséquences écosystémiques semble encore trop accidentel et incertain.

Trois principaux types d'évolution ont été observés dans les milieux aquatiques acidifiées (Stoddart *et al.*, 1999 ; Alewell *et al.*, 2000)

- une restauration chimique du pH et de l'ANC des milieux aquatiques en grande majorité des systèmes clos (lacs) avec même un début de restauration biologique dans quelques cas.
- aucune évolution des paramètres chimiques à l'exception d'une diminution des concentrations de sulfates dans l'eau.
- une acidification se poursuivant avec un déclin notamment des cations basiques plus rarement encore accompagné du pH et de l'ANC.

Notre zone d'étude reflète un des scénarios parmi les plus pessimistes à ce sujet. Nous avons montré en effet que le pH des cours d'eau étudiés semblait s'être stabilisé certes mais au niveau le plus bas atteint. En outre, la réduction des concentrations de sulfates (SO_4^{2-}) dans l'eau superficielle traduisant la réduction des apports acides s'opérait en concomitance avec une réduction très importante des cations basiques, et donc globalement de la minéralisation de l'eau déjà très faible dans ces milieux de tête bassin.

Les conséquences au niveau de l'écosystème sont donc au moins maintenues dans notre cas, ce qui implique d'un point de vue global une érosion drastique de la biodiversité dans les cours d'eau de tête de bassin ; notamment du compartiment des macroinvertébrés benthiques qui comptent parmi les acteurs clés du fonctionnement de l'écosystème aquatique (Covich *et al.*, 1999). Les résultats obtenus mettent ainsi en évidence une importante diminution de la richesse taxonomique et de l'abondance des principaux groupes de macroinvertébrés benthiques.

La grande richesse spécifique du peuplement global des deux bassins versants étudiés, notamment en Trichoptères avec 61 espèces identifiées, en Plécoptères avec 39 espèces identifiées et en Ephéméroptères avec 16 espèces identifiées, reflète un écosystème aquatique de tête de bassin typique et relativement préservé dans les stations non acidifiées.
En effet, sur le territoire français, même si de nombreuses études d'inventaire sont encore nécessaires, on s'aperçoit que certaines espèces autrefois communes dans les milieux lotiques voient leur répartition diminuer gravement *(Ephemera lineata, Isogenus nubecula, Perla*

burmesteriana) voire même disparaître pour certaines d'entre elles *(Prosopistoma foliaceum)*. Cette dégradation est la conséquence des agressions anthropiques sans cesse croissantes ces dernières décennies surtout pour les systèmes fluviatiles de plaine. Dans ces conditions, il devient presque utopique d'espérer trouver des « systèmes de référence » non anthropisés. Les milieux torrenticoles de certaines zones de montagne, plus difficilement accessibles par l'homme, bénéficient encore d'un relatif sursis vis à vis des agressions anthropiques directes et constituent des zones refuges pour de nombreux macroinvertébrés. Certaines vallées des Vosges, dont celles étudiées ici, possèdent encore des têtes de bassin propices à la préservation de leur faune.

Dans ce cadre et en raison de sa portée transfrontalière, le phénomène d'acidification représente une menace d'autant plus alarmante qu'elle affecte ces dernières zones privilégiées pour la faune aquatique. Ainsi, en attendant une amélioration chimique des zones déjà acidifiées, il apparaît urgent d'appliquer des mesures de protection et de conservation des zones encore non atteintes par le phénomène d'acidification qui constituent alors des refuges pour les populations de nombreux macroinvertébrés. Le maintien de ces « pool » d'espèces autochtones revêtirait toute son importance lors de la mise en place des processus de restauration chimique nécessaire à la recolonisation et au repeuplement des ces écosystèmes.
Dans ce contexte, il est à regretter alors l'inexistence de mesures de protection spécifique concernant les milieux aquatiques continentaux lotiques au niveau national comme au niveau européen (directive habitats) ; également l'insuffisance des mesures de protection concernant certaines espèces de macroinvertébrés rares ou en forte régression dans les milieux aquatiques continentaux et notamment concernant les insectes aquatiques. En effet, outre les Odonates largement prises en compte et quelques Coléoptères aquatiques remarquables, aucune espèce appartenant aux trois plus grands groupes d'insectes aquatiques tels les Trichoptères, Ephéméroptères et Plécoptères, ne bénéficie d'une quelconque protection au niveau national comme au niveau européen (cf. tableaux 92 et 93).

Tableau 91 : Nombre d'espèces d'invertébrés ayant un statut de protection totale en France par arrêté ministériel (d'après Fiers *et al.*, 1997)

	Invertébrés	Insectes[1]	Mollusques[2,3]	Crustacés[3,4]
Milieux terrestres	75	48	27	0
Milieux aquatiques continentaux	43	12 (dont 10 Odonates)	31	0
Milieux marins	6	/	4	1
Total	124	60	62	1

[1] Arrêté ministériel du 22/07/93 fixant la liste des insectes protégés sur le territoire national
[2] Arrêté ministériel du 07/10/92 fixant la liste des mollusques protégés sur le territoire national
[3] Arrêté ministériel du 26/11/92 fixant la liste des animaux de la faune marine protégés sur le territoire national
[4] Aucun arrêté ministériel ne concerne la protection totale de crustacé hors milieu marin

Tableau 92 : Nombre d'espèces inscrites dans les Annexes II[1] et IV[2] de la Directive Habitats Faune-Flore[3] (d'après Fiers *et al.*, 1997)

[1] Annexe II: espèces animales d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation en Zone Spéciale de Conservation.
[2] Annexe IV: espèces animales d'intérêt communautaire qui mérite une protection stricte
[3] Directive Habitats Faune-Flore n°92/43/CEE du Conseil du 21/05/92.

	Invertébrés	Insectes	Mollusques	Crustacés
Milieux terrestres	34	31	3	0
Milieux aquatiques continentaux	16	12 (dont 10 Odonates)	3	1
Milieux marins	3	/	3	0
Total	53	43	9	1

Dans notre cas, pourquoi des taxons comme *Perla marginata* actuellement en forte régression (obs. pers.), *Ameletus inopinatus* dont seules 4 stations sont actuellement connues de France (Masselot, comm. pers) ou encore *Rhyacophila laevis* qui constitue depuis cette étude une nouvelle espèce pour la Lorraine (Vein, comm. pers.) ne mériteraient elles pas une protection au même titre que *Cordulegaster boltonii* par exemple ?
Ce n'est pas tant la volonté politique des organismes de gestion et de protection de la nature et de la biodiversité qui font défaut mais les connaissances en systématique et en écologie de ces groupes taxonomiques.

Le présent travail soulève dans un premier temps l'importance de la connaissance en systématique de ces groupes taxonomiques et de la nécessité de travailler à un niveau spécifique dans la justesse du diagnostic de l'effet des perturbations.
Nous avons pu définir précisément les taxons qui ne disparaissent pas en conditions acides et dont on peut remarquer qu'ils constituent alors quelques représentants plus ou moins nombreux parmi chacun des différents groupes, même en ce qui concerne les Ephéméroptères. A l'inverse, les Plécoptères sont apparus comme plus acidosensibles que précédemment évoqués. Nous avons pu mettre en évidence également que certaines espèces pouvaient même tirer profit des conditions acides et ainsi, que les classifications acidotolérantes / acidosensibles apparaissaient insuffisantes.

Mais au-delà même de l'effet de l'acidification des eaux de surface sur les macroinvertébrés, la présente étude apporte des connaissances générales de base sur l'autoécologie et la dynamique de plusieurs espèces parmi les plus abondantes de l'écosystème. Ces connaissances autoécologiques bien que très longues à acquérir sont fondamentales dans l'étude du fonctionnement des écosystèmes afin d'appréhender au mieux la complexité des mécanismes écologiques et leurs modifications lors de perturbations.

Dans notre cas, ces informations permettent notamment de déterminer les rapports existants entre telle ou telle stratégie de vie d'une espèce et sa sensibilité vis-à-vis du phénomène d'acidification. C'est par exemple le cycle bivoltin de *B. alpinus* qui permet à l'espèce, sinon d'établir son cycle de développement, d'être présente une partie de l'année au moins dans les stations mêmes les plus acides. Mais ces informations constituent également

une base primordiale de connaissances des potentialités et des possibilités de recolonisation des différentes espèces dans les écosystèmes acidifiés.

En effet, la recolonisation des espèces et la restauration d'un écosystème sain devra dépendre de nombreux paramètres :

➢ Le paramètre prioritaire, constituant la condition de base, est nécessairement la restauration chimique des écosystèmes aquatiques acidifiés sans laquelle rien n'est possible. Deux solutions différentes mais qui peuvent être complémentaires sont alors envisagées :

- une restauration « spontanée » résultant des réductions de polluants acides et notamment des émissions de NOx
- une restauration « forcée » par des amendements calcaires ou magnésiques applicable localement.

Ces deux possibilités, nous l'avons vu, semblent s'opérer avec plus ou moins de réussite selon les régions du globe. En ce qui concerne les Vosges, l'absence apparente de restauration spontanée a motivé les organismes scientifiques locaux (INRA Nancy, CNRS, Université de Metz) en collaboration avec les collectivités locales et les établissements publics (Conseils généraux, Conseil régional, ONF) à effectuer des amendements calco-magnésiens sur certains bassins versant des Vosges très affectés par l'acidification.

La recolonisation de la faune devra alors dépendre de la vitesse de restauration des conditions chimiques et du niveau de restauration atteint, l'objectif étant naturellement de revenir à des conditions initiales.

➢ Si et seulement si la restauration chimique est effective, la recolonisation de la faune pourra s'amorcer en fonction de l'aptitude de chaque espèce à se disperser. Ceci implique alors tous les paramètres de production, de mobilité, de fécondité et de longévité propres à chaque population.

Le potentiel pour la recolonisation semble pour partie exister, en témoignent les captures de quelques individus apparemment acidosensibles dans les stations les plus acides. C'est le cas par exemple chez les Trichoptères tels que *Sericostoma personatum* ou *Glossossoma conformis*. Parmi les Ephéméroptères, *Baetis alpinus* et *B. rhodani* semblent présentes, proches de s'installer et de compléter leur cycle de vie dans les stations les plus acidifiées. Ainsi, nous avons pu remarquer que le potentiel de recolonisation par ces espèces relevait essentiellement de la dispersion par voie aérienne. L'avantage est donc donné nécessairement aux espèces possédant des possibilités de dispersion par le milieu aérien. Les caractéristiques de leur période d'émergence et d'éclosion et l'importance de la plasticité à ces niveaux (Dieterich & Anderson, 1995) vont alors gouverner la rapidité et le succès de la recolonisation dans ces milieux. Une distinction entre les espèces va également s'effectuer en fonction de leur capacité de dispersion via le milieu aérien et donc de leur aptitude au vol. Malmqvist (2000) souligne que les espèces possédant le plus haut rapport entre la taille des

ailes et le poids de l'individu sont les individus à même de se disperser au plus loin. Toutefois, ce sont également ceux qui potentiellement présenteraient le pouvoir de fécondité le moins élevé (poids faible). Griffth *et al.* 1998, mettent ainsi en lumière que plus la dispersion d'un individu est importante et plus son pouvoir de fécondité est faible. D'autre part, la mortalité est d'autant plus forte que l'espèce s'éloigne de son lieu d'émergence, dépendant ainsi des phénomènes de prédation mais également de la longévité des espèces. Sur ce dernier point, l'avantage pourrait être donné notamment aux plécoptères Nemouridae qui se nourrissent à l'état adulte et augmentent ainsi leur longévité contrairement aux Ephéméroptères par exemple. En contre partie, les Plécoptères apparaissent handicapés par une plus faible capacité de vol (Hynes, 1976). La plus ou moins grande réussite de recolonisation par la voie aérienne apparaît alors résulter de l'interdépendance des différentes caractéristiques morphologiques, de fécondité et de longévité des espèces d'une part et de la distance et des obstacles qui les séparent des milieux à recoloniser.

En ce qui concerne les espèces qui ne disposent pas d'une phase aérienne tels que les Mollusques ou les Crustacés, les mécanismes de dispersion s'effectuent surtout par le drift. Toutefois, dans le contexte de l'acidification, ce sont majoritairement les têtes de bassin qui sont affectées par le phénomène d'acidification. Les mécanismes de recolonisation apparaîtraient donc via le drift à partir de certains tributaires non acides ou plutôt via une recolonisation par l'aval. Cette dernière option apparaît beaucoup plus aléatoire compte tenu de la qualité des milieux situés en aval dont certains ne sont plus acidifiés mais affectés par d'autres types de pollution chimique ; ou isolés par des barrières physiques (barrages, microcentrale).

Le milieu hyporhéique peut alors revêtir une importance non négligeable dans la dynamique de recolonisation des écosystèmes par l'importance du réseau souterrain et des connexions entre les différents réseaux hydrographiques (Edwards, 1998). Connu pour ces capacités de zone refuge notamment chez les jeunes stades de macroinvertébrés, il héberge également une grande partie de la microfaune faisant partie intégrante de l'écosystème aquatique sans laquelle le fonctionnement de l'écosystème tout entier ne peut être rétabli.

➢ La recolonisation des macroinvertébrés dépendra enfin de la réaction des communautés en place. En effet, les processus de recolonisation vont être particuliers en ce sens où un nouvel écosystème s'est mis en place (écosystème acidifié avec des taxons propres à ces milieux). Ces processus peuvent être différents par exemple de la dynamique de recolonisation de milieux vierges avec une succession d'espèces pionnières puis secondaires. Nous avons vu que l'écologie des espèces acido-indifférentes ou acido-bénéficiaires n'était pas fondamentalement modifiée dans les milieux acides par rapport aux milieux non acides. Toutefois, la détermination spécifique a permis de rendre compte de certaines différences entre le régime alimentaire des espèces appartenant à de mêmes groupes fonctionnels trophiques. Le réseau trophique en milieu acide, bien que très simplifié, ne semblait donc pas modifié grâce à l'augmentation de l'activité des prédateurs restants et à la résistance de taxons ayant une même niche que les taxons phares regroupés sous le type racleurs comme les Heptageniidae. L'occupation des niches spatiales et trophiques en milieux acides des espèces

tolérantes peut en cela être susceptible de modifier la recolonisation par les espèces sensibles. La recolonisation des espèces sensibles tiendrait dans leur capacité à s'approprier une niche écologique. Ceci peut être rendu plus ou moins facile en fonction des caractéristiques écologiques de l'espèce et de son degré de plasticité vis-à-vis de l'utilisation de l'espace, des ressources nutritives ou encore des mécanismes de compétition interspécifique avec les espèces préalablement établies. Dans ce sens Schindler (1987), observe une restauration biologique d'un réservoir acidifié s'effectuant de façon très différente de l'état initial. Il observe ainsi que de nombreuses espèces autrefois abondantes sont absentes malgré le retour des conditions chimiques favorables. Il attribue alors ces différences aux interactions entre les espèces acidosensibles et les communautés acidoresistantes établies.

La complexité des mécanismes susceptibles d'intervenir dans les processus de recolonisation requiert des études extrêmement approfondies de l'autoécologie des espèces de macroinvertébrés. Il apparaît impératif dans un premier temps d'approfondir certains aspects de l'écologie des espèces notamment en ce qui concerne les caractéristiques de fécondité et de dispersion chez les espèces acidosensibles et les éventuels changements des niches écologiques des espèces acidotolérantes dans les milieux acides. Il convient ensuite d'élargir ce type d'étude au plus grand nombre d'espèces composant les écosystèmes concernés.

Le phénomène d'acidification apparaît comme un challenge car il constitue un problème écologique majeur dont l'étude revêt de multiples facettes, certaines restant encore très peu explorées. Toutefois, si les études fondamentales sur l'écologie des espèces sont nécessaires dans le cadre de l'acidification, leurs applications dépassent alors largement ce domaine et seront nécessaires dans toutes les autres formes de restauration, de préservation et de conservation de la biodiversité. Le travail restant apparaît alors considérable et n'est pas sans difficulté.

En effet, l'une des difficultés majeures à laquelle nous avons été confronté est de réaliser une étude à une échelle spatiale suffisamment importante pour dégager et confirmer des tendances à une échelle globale. Ainsi, cette étude résulte d'un compromis entre le nombre de stations et le nombre d'espèces à étudier. D'autres travaux doivent être réalisés sur un nombre d'espèces plus grand dont l'écologie et les modifications vis à vis de l'acidité sont méconnues, ce qui implique de travailler sur un nombre réduit de stations. En revanche, les espèces dont certaines perturbations écologiques auront été observées devront être étudiées dans un nombre plus important de stations afin de confirmer ces modifications et de mesurer leur ampleur.

L'élargissement des études autoécologiques à l'ensemble des espèces constituant l'écosystème aquatique implique alors obligatoirement des connaissances en systématique approfondies. Ainsi, pour le groupe des macroinvertébrés benthiques comme pour beaucoup d'autres, la difficulté d'appréhender les taxons à un niveau spécifique apparaît de taille.
En effet, les activités de taxonomie en France en fortes diminutions sont désormais très nettement insuffisantes et les inventaires de la faune et de la flore sur notre territoire font cruellement défaut. La France bénéficie pourtant de nombreux atouts comme d'une collection nationale importante dans un Muséum d'histoire naturelle mondialement réputé ainsi que d'une tradition scientifique de taxonomie tropicale forte. Pourtant, elle semble de nos jours

largement en retard par rapport à d'autres pays européen. Force est de constater en effet que la détermination spécifique de la plupart des grands groupes de macroinvertébrés étudiés dans ce travail a été réalisée à partir d'ouvrages étrangers (Suisse, Allemand, Autrichien et Anglais). Ainsi, en 2000 un rapport de l'Académie des Sciences dresse un bilan alarmant des activités de systématique et de taxonomie en France. Il met alors clairement en évidence que le nombre de systématiciens taxonomistes est en forte régression en raison du manque de reconnaissance au niveau scientifique de la discipline et du manque de soutien des pouvoirs publics. En outre, il prédit un avenir encore plus inquiétant par l'absence de renouvellement des systématiciens en raison d'un enseignement et d'une formation à la systématique qui ont été négligés depuis près d'un siècle au profit des aspects fondamentaux de la biologie qui bien que nécessaires se doivent de ne pas être exclusifs. Les besoins en matière de systématique taxonomiste apparaissent pourtant très importants au niveau national comme international, tant sur le plan scientifique qu'en matière d'analyse de l'environnement, la définition des habitats, leur conservation, notamment dans le cadre des directives européennes et des conventions internationales ainsi que dans le domaine industriel compte tenu de l'essor actuel des biotechnologies. Alors que la biosystématique par les développements successifs des méthodes phylogénétiques, de l'informatique et des techniques de la biologie moléculaire est en plein essor à l'échelle mondiale, la taxonomie à l'inverse semble une discipline à bout de souffle, non seulement en France, mais également dans la plupart des pays développés. En effet, c'est lors de la convention de Rio en 1992 que l'insuffisance de l'activité scientifique mondiale a été reconnue comme à l'origine du « handicap taxonomique » identifié comme le premier obstacle à la mise en œuvre de la convention sur la diversité biologique. Pour faire face à ces problèmes, différents programmes et actions internationales ont été mis en place depuis, comme le programme DIVERSITAS produit en 1996 par l'union internationale des Sciences biologiques ainsi que la GTI ou « Global Taxonomy Initiative » (2000), action mondiale mise en œuvre selon la déclaration de Darwin en 1998 et recommandée par les acteurs de la convention biologique sur la biodiversité. Au niveau national, l'Institut Français de la Biodiversité (IFB) a été créé à la demande des pouvoirs publics et des organismes de recherche en décembre 2000 pour promouvoir les recherches et coordonner les actions dans le domaine de la biodiversité en France.

Dans ce contexte, cette réelle prise de conscience au niveau national et international de l'insuffisance des activités de systématique devrait permettre d'insuffler une réelle volonté politique et scientifique pour la création des programmes d'inventaire et de connaissances de la faune et de la flore ainsi que des formations à la systématique, notamment dans les universités pour les soutenir. Les objectifs étant de développer au plus vite pour la France des outils indispensables qui permettront d'améliorer et de maîtriser ses propres données, d'assurer une recherche en écologie efficace, de revaloriser et de restaurer des collections d'intérêt régional, national et international (actuellement en cours de disparition faute de maintenance) et de participer significativement à la gestion des données mondiales notamment sous l'égide de la GBIF ou « Global Biodiversity Infomation Facility » (1999) proposée récemment par les pays de l'OCDE.

BIBLIOGRAPHIE

ABEL P.D. 1989. Water Pollution Biology. Ellis horwood, Chichester, England. In: ROSENBERG R.D.M. & RESH V.H. (eds.) 1993. Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates. Chapman and Hall, New York. pp: 1-9.

ABRAHAMSEN G., HORNTVEDT R., TVEITE B. 1977. Impacts of acid precipitation on coniferous forest ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution*- **8**: 57-73.

ALEWELL C., MANDERSCHEID B., MEESENBURG H., BITTERSOHL J. 2000. Is acidification still an ecological threat? *Nature*- **407**: 856-857.

ALEWELL C. 2001. Predicting reversibility of acidification: the European sulphur story. *Water, Air and Soil Pollution*- **130**: 1271-1276.

ALEWELL C., ARMBRUSTER M., BITTERSOHL J., EVANS C.D., MEESENBURG H., MORITZ K., PRECHTEL A. 2001. Are there signs of acidification reversal in freshwaters of the low mountain ranges in Germany? *Hydrology and Earth System Sciences*- **5**(3): 367-378.

ALLAN J.D. 1975. The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado. *Ecology*- **56**:1040-1053.

ALLARD M. & MOREAU G. 1987a. Effects of acidification on a lotic macroinvertebrate community. *Hydrobiologia*- **144**: 37-49.

ALLARD M. & MOREAU G. 1987b. Influence d'une acidification expérimentale sur les larves de Chironomidae (Diptera) d'un milieu lotique semi-naturel. *Naturaliste can. (Rev. Ecol. Syst.)* **114**: 307-313.

ALMER B., DICKSON W., ERSTRÖM C., HÖRNSTRÖM E., MILLER U. 1974. Effects of acidification on Swedish lakes. *Ambio*- **3** :30-36

ANDERSON N.H. & CUMMINS K.W. 1979. Influences of diet on the life histories of aquatic insects. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*- **36**: 335-342

ANDERSSON P. 1995. Liming strategies and effects: the Prästvallsbäcken stream case study. In: HENRIKSON L. & BRODIN Y.W. (eds.). *Liming of acidified Surface Waters*. Springer Verlag. pp: 375-381.

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.

APPELBERG M. & SVENSON T. 2001. Long-term ecological effects of liming – The ISELAW programme. *Water, Air and Soil Pollution* **130**: 1745-1750.

ARCHAIMBAULT V. 2003. Réponses bio-écologiques des macroinvertébrés benthiques aux perturbations: la base d'un outil diagnostique fonctionnel des écosystèmes d'eaux courantes. Thèse de l'Université de Metz. Mention : Sciences de la vie. Option Hydrobiologie animale. p. 332.

ARNDT R.L., CARMICHAEL G.R., STREETS D.G., BHATTI N. 1997. Sulfur dioxide emissions and sectorial contributions to sulfur deposition in Asia. *Atmospheric Environment*- **31**(10): 1553-1572.

ARUNACHALAM M.K.C., MADHUSOODANAN N., VIJVERBERG J., KORTMULDER K., SURIYANARAYANAN. 1991. Substrate selection and seasonal variation in densities of invertebrates in stream pools of a tropical river. *Hydrobiologia*- **213**: 141-148.

AUBERT J. 1959. Insecta Helvetica Fauna 1. Plecoptera. *Ed. Soc. Entomol. Suisse*. p. 139.

AUGUSTO L., BONNAUD P., RANGER J. 1998. Impact of tree species on forest soil acidification. *Forest Ecology and Management*- **105**: 67-78

BASAGUREN A., RIAÑO P., POZO J. 2002. Life history patterns and dietary changes of several caddisfly (Trichoptera) species in a northern Spain stream. *Archiv für Hydrobiologie*- **155**(1): 23-41.

BAUERNFEIND E. 1994a. Bestimmungsschlüssel für die Österreichischen Eintagsfliegen (Insecta, Ephemeroptera) 1. Teil. *Wasser und Abwasser*, Supplementband 4/94. p.92.

BAUERNFEIND E. 1994b. Bestimmungsschlüssel für die Österreichischen Eintagsfliegen (Insecta, Ephemeroptera) 2. Teil. *Wasser und Abwasser*, Supplementband 4/94. p. 96.

BEAMISH R.J. & HARVEY H.H. 1972. Acidification of the La Cloche Mountain lakes, Ontario, and resulting fish mortalities. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*- **29**: 1131-1143.

BEAMISH R.J., LOCKHART W.L.,VAN LOON J.C., HARVEY H.H. 1975. Long term acidification of a lake and resulting effects on fishes. *Ambio*- **4**: 98-102.

BEATTIE R.C. & TYLER-JONES R. 1992. The effects of low pH and aluminum on breeding success in the Frog *Rana temporia*. *J. Herpetol.*- **26**(4): 353-360.

BECKER G. 1990. Comparison of the dietary composition of epilithic trichopteran species in a first-order stream. *Archiv für Hydrobiologie*- **120**: 13-40.

BECKER G. 1994. Food preference by five trichopteran scrapers. *Hydrobiologia*- **273**: 171-178.

BEISEL J-N. 1996. Microrépartition des invertébrés benthiques en eau courante: caractéristiques des microhabitats et organisation de leurs peuplements. Thèse de l'Université de Metz. Centre de Recherches Ecologiques. Laboratoire de Démoécologie. p. 242.

BELL H.L. & NEBEKER A.V. 1969. Preliminary studies on the tolerance of aquatic insects to low pH. *Journal of the Kansas Entomological Society*- **42**: 230-236.

BELL H.L. 1971. Effect of low pH on the survival and emergence of aquatic insects. *Water Research*- **5**: 313-319.

BENDELL B.E. & McNICOL D.K. 1987. Fish predation, lake acidity and the composition of aquatic insect assemblages. *Hydrobiologia*- **150**: 193-202.

BENKE A.C. & WAIDE J.B. 1977. In defence of average cohorts. *Freshwater Biology*- **7**: 61-63. In: BENKE, A. C. 1984. Secondary production of aquatic insects. In: ROSENBERG R.D.M. & RESH V.H (eds.). *The ecology of aquatic insects*. New york, Praeger Publishers. pp: 289-322.

BENKE A.C. 1979. A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations. *Limnology and Oceanography*- **24**(1): 168-171.

BENKE A.C. 1984. Secondary production of aquatic insects. In: ROSENBERG R.D.M. & RESH V.H (eds.). *The ecology of aquatic insects*. New york, Praeger pp: 289-322.

BENKE A.C. 1993. Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*- **25**: 15-38.

BENTON M.J. & PRITCHARD G. 1988. New methods for mayfly instar number. Determination and growth curve estimation. *Journal of Freshwater Ecology*- **4**(3): 361-367.

BERNARD D.P., NEILL W.E., ROWE L. 1990. Impact of mild acidification on short term invertebrate drift in a sensitive British Columbia stream. *Hydrobiologia* **203** : 63-72.

BERRILL M., ROWE L., HOLLETT L., HUDSON J. 1987. Response of some aquatic benthic arthropods to low pH. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*- **117** Suppl.1: 117-128.

BERTHELSEN B.O., ÅRDAL L., STEINNES E., ABRAHAMSEN G., STUANES A.O. 1994. Mobility of heavy metals in pine forest soils as influenced by experimental acidification. *Water, Air, and Soil Pollution*- **73**: 29-48.

BHATTACHARYA C.G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*- **45**: 115-135.

BICK G.H., HORNUFF L.E., LAMBREMONT E.N. 1953. An ecological reconnaissance of a naturally acid stream in Southern Louisiana. *J. Tenn. Acad. Sci.*- **28**(3): 221-231. In: BELL H.L. & NEBEKER A.V. 1969. Preliminary studies on the tolerance of aquatic insects to low pH. *Journal of the Kansas Entomological Society*- **42**: 230-236.

BOUCHARD A. 1997. Recent lake acidification and recovery trends in southern Quebec, Canada. *Water, Air, and Soil Pollution*- **94**: 225-245.

BOUDOT JP., BECQUER T., MERLET D., ROUILLER J. 1994. Aluminium toxicity in declining forests : a general overview with a seasonal assessment in a silver fir forest in the Vosges mountains (France). *Annales des Sciences Forestières*- **51**: 27-51.

BOUDOT JP., BECQUER T., MERLET D., ROUILLER J. RANGER J., DAMBRINE E., MOHAMED D.A. 1995. Potential role of aluminium toxicity in Nutrient deficiencies as related to forest decline : an assessment of soil solution data from the Vosges mountains. In: LANDMANN G. & BONNEAU M.(eds.) Forest Decline and Atmospheric Deposition in the French Mountains. Springer, Berlin Heidelberg, New York. pp: 270-281.

BOUDOT JP., MAITAT O., MERLET D., ROUILLER J. 1996. Evidence for the redissolution of soil spodic horizons under the influence of acid deposition in the Vosges mountains (North-Eastern France). *The Science of the Total Environment*- **184**: 211-214.

BOUDOT JP., MAITAT O., MERLET D., ROUILLER J. 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**: 1419-1429.

BOURRIE G. 1978. Acquisition de la composition chimique des eaux en climat tempéré. Application aux granites des Vosges et de la Margeride. *Sci. Géol. Mém.*-52, Strasbourg, p.174.

BRADLEY D.C. & ORMEROD S.J. 2002. Long–term effects of catchment liming on invertebrates in upland streams. *Freshwater Biology*- **47**: 161-171.

BRADT P.T. 1996. Limestone to mitigate lake acidification: macrozoobenthos response in treated and reference lakes. *Hydrobiologia*- **317**: 115-126.

BRAKKE D.F., BAKER J.P., BÖHMER J., HARTMANN A., HAVAS M., JENKINS A., KELLY C., ORMEROD S.J., PACES T., PUTZ R., ROSSELAND B.O., SCHINDLER D.W., SEGNER H. 1994. Physiological and ecological effects of acidification on aquatic biota.- In: STEINBERG C.E.W. & WRIGHT R.F. (eds.). Acidification of freshwater ecosystems : implication for the future. John Wiley & Sons Ltd, Chichester. pp: 275-312.

BRETT M.T. 1989. Zooplankton communities and acidification processes (a review). *Water, Air, and Soil Pollution*- **44**: 381-414.

BRICKER O.P. & RICE K.C. 1989. Acidic depositions to streams. A geology-based method predicts their sensitivity. *Environmental Science and Technology*- **23**: 379-385.

BRITTAIN J.E. 1974. Studies on the lentic Ephemeroptera and Plecoptera of Southern Norway. *Norsk. Ent.*- **21**: 135-154.

BRITTAIN J.E. 1983. The influence of temperature on nymphal growth rates in mountain stoneflies (Plecoptera). *Ecology*- **64**: 440-446.

BUCKTON S.T., BREWIN P.A., LEWIS A., STEVENS P., ORMEROD S.J. 1998. The distribution of dippers, *Cinclus cinclus* (L.), in the acid- sensitive region of Wales, 1984-95. *Freshwater Biology*- **39**(2): 387-396.

BUCHDAHL J. 2000. Encyclopedia of the atmospheric environment. Department of Environmental and Geographical Sciences Manchester Metropolitan University. http://www.doc.mmu.ac.uk/aric/eae/english.html.

CAIRNS J. 1974. Indicator species vs the concept of community structure as an index of pollution. *Water Research Bulletin* - **10**: 338-347.

CAMARGO J.A. 1995. Effect of body size on the interspecific tolerance of aquatic insects to low pH: a laboratory study. *Bull. Envir. Contam. Toxicol.*- **54**: 403-408.

CAMPBELL P.G.C., BISSON M., BOUGIE R., TESSIER A., VILLENEUVE JP. 1983. Speciation of Aluminium in acidic freshwaters. *Analytical Chemistry*- **55**(14): 2246-2252

CARBONE J., KELLER W., GRIFFITHS R.W. 1998. Effects of changes in acidity on aquatic insects in rocky littoral habitats of lakes near Sudbury, Ontario. *Restoration Ecology*- **6**(4): 376-389

CÁRCAMO H.A. & PARKINSON D. 2001. Localized acidification near sour gas processing plants: are forest floor macro-invertebrates affected? *Applied Soil Ecolo*gy- **17**: 199-213.

CARDINALE B.J, PALMER M.A., COLLINS S.L. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*- **415**: 426-429.

CARMICHAEL G.R., PETER L.K. & SAYLOR R.D. 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.

CÉRÉGHINO R. 1997. Influence des écluses hydroélectriques sur la structure et la dynamique des populations d'invertébrés d'une rivière pyrénéenne de moyenne montagne. Thèse de l'Université Paul Sabatier de Toulouse. N°2535. p.175.

CHESSEL D., LEBRETON J-D., PRODON R. 1982. Ecologie générale. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple. *C. R. Acad. Sc. Paris*- **295**(III): 83-88.

CHMIELEWSKI C.M. & HALL R.J. 1992. Response of immature blackflies (Diptera: Simulidae) to experimental pulses of acidity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **49**: 833-840.

CHUNG Y-S., KIM T-K., KIM K-H. 1996. Temporal variation and cause of acidic precipitation from a monitoring network in Korea. *Atmospheric Environment*- **30**(13): 2429-2435.

CLAVERI B., GUEROLD F., PIHAN J.C. 1993. Acidification des ruisseaux du massif vosgien et contamination métallique (Al, Mn, Pb, Cd) : mise en évidence dans l'eau et dans des bryophytes transplantées. *Hydroécologie Appliquée*- **5**(2): 3-15.

CLAVERI B., GUEROLD F., PIHAN J.C. 1995. Use of transplanted mosses and autochthonous liverworts to monitor trace metals in acidic and non acidic headwater streams (Vosges mountains, France). *The Science of the Total Environment*- **175**: 235-244.

CLERGUE-GAZEAU M. 1991. Clés de détermination des Simulies (*Diptera, Simuliidae*) des Pyrénées. *Annales de Limnologie*- **27**(3): 267-286.

COLIN J.L., RENARD D., LESCOAT V., JAFFREZO J.L., GROS J.M., STRAUSS B. 1989. Relationship between rain and snow acidity and air mass trajectory in Eastern France. *Atmospheric Environment*- **23**(7): 1487-1498.

COLLIER K.J. & WINTERBOURN M.J. 1987. Faunal and chemical dynamics of some acid and alkaline New Zealand streams. *Freshwater Biology*- **18**: 227-240.

COLLIER K.J., BALL O.J., GRAESSER A.K., MAIN M.R., WINTERBOURN M.J. 1990. Do organic and anthropogenic acidity have similar effects on aquatic fauna? *Oïkos*- **59**:33-38

COLLIER K.J. & WINTERBOURN M.J. 1990. Structure of epilithon in some acidic and circumneutral streams in South Westland, New Zealand. *New Zealand Natural Sciences*- **17**: 1-11.

COLLIER K.J. 1994. Influence of nymphal size, sex and morphotype on microdistribution of *Delaetidium* (Ephemeroptera : Leptophlebiidae) in a New Zealand river. *Freshwater Biology*- **31**: 35-42.

COLLIER K.J., CROKER G.F., HICKEY C.W., QUINN J.M., SMITH B.S. 1995. Effects of hydraulic conditions and larval size on the microdistribution of Hydrobiosidae (Trichoptera) in two New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*- **29**: 439-451.

CORKUM L.D. 1992. Relationships between density of macroinvertebrates and detritus in rivers. *Archiv für Hydrobiologie*- **125**: 149-166.

COUTURE S. 1995. Response of the Laflamme Lake watershed, Quebec, to reduced sulphate deposition (1981-1992). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **52**(9): 1936-1943.

COVICH A., MARGARET A., CROWL T.A. 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *BioScience*- **49**: 119-127.

COWLES R.P. & SCHWITALLA A.M. 1923. The hydrogen-ion concentration of a creek, its waterfall, swamp and ponds. *Ecology*- **4**(4): 402-416. In: BELL H.L. & NEBEKER A.V. 1969. Preliminary studies on the tolerance of aquatic insects to low pH. *Journal of the Kansas Entomological Society*- **42**: 230-236.

CRISMAN T.L. *et al.* 1980. Acid precipitation: the biotic response in Florida Lakes. Proceedings Int. Conf. Sandefjord Norway. DRABLOS D. & TOLLAN A. (eds.). SNSF Project, Oslo, p. 296. In: RAVERA O. 1987. Ecological effects of acid deposition. In: CHEREMISINOFF P.N. (eds.). Encyclopedia Environmental Control Technology. Vol. 3, Wastewater treatment Technology, Gulf Publishing, Hasbrook Heights N.J. USA. pp:447-486.

CRISMAN T.L. 1986. A preliminary assessment of chironomid distributions in acidic Florida lakes. In: CHARLES D.F. & WHITEHEAD D.R. (eds.). Paleoecological Investigation of Recent Lake Acidification (PIRLA): Interim Report. Electric Power Research Institute, Palo Alto, CA.

CUMMINS K.W. & LAUFF G.H. 1969. The influence of substrate particle size on the microdistribution of stream macrobenthos. *Hydrobiologia*- **34**(2): 145-181.

CUMMINS K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*- **18**: 183-206.

CUMMINS K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*- **24**: 631-641.

CUMMINS K.W. & KLUG M.J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*- **10**: 147-172.

CUMMINS K.W. 1988. The study of stream ecosystems: A functional view. In: POMEROY L.R. & ALBERTS J.J. (eds.) Concepts of ecosystem ecology, Springer Verlag, pp: 247-262.

DAHL J. 1998. The impact of vertebrate and invertebrate predators on a strem benthic community. *Oecologia*- **117**: 217-226.

DAMBRINE E. & NOURRISSON G. 1992. Dépôts d'éléments minéraux sur les écosystèmes naturels terrestres (DEMENT). Rapport scientifique au Ministère de l'Environnement ; résultats relatifs aux années 1989-1991. INRA Nancy, p. 168. In: DAMBRINE E., ULRICH E., CÉNAC N., DURAND P., GAUQUELIN T., MIRABEL P., NYS C., PROBST A., RANGER J., ZÉPHORIS M. 1995. Atmospheric deposition in France and possible relation with forest decline. In: LANDMANN G. & BONNEAU M.(eds.). Forest Decline and Atmospheric Deposition in the French Mountains. Springer, Berlin Heidelberg New York. pp: 177-200.

DAMBRINE E., ULRICH E., CÉNAC N., DURAND P., GAUQUELIN T., MIRABEL P., NYS C., PROBST A., RANGER J., ZÉPHORIS M. 1995. Atmospheric deposition in France and possible relation with forest decline. In: LANDMANN G., BONNEAU M.(eds.). Forest Decline and Atmospheric Deposition in the French Mountains. Springer, Berlin Heidelberg New York. pp:177-200.

DAMBRINE E., POLLIER B., POSZWA A., RANGER J., PROBST A., VIVILLE D., BIRON P., GRANIER A. 1998a. Evidence of current soil acidification in spruce stands in the Vosges mountains, North-Eastern France. *Water, Air, and Soil Pollution*- **105**: 43-52.

DAMBRINE E., THOMAS A.L., PARTY J.P, PROBST A., BOUDOT J.P., DUC M., DUPOUEY J.L., GEGOUT J.C., GUEROLD F., KING D., LANDMANN G., MAITAT O., NICOLAÏ M., POLLIER B., THIMONIER A. 1998b. Acidité des écosystèmes forestiers dans les Vosges gréseuses: distribution, évolution, rôles des dépôts atmosphériques et conséquences biologiques. *C. R. Acad. Agric. Fr.*- **84**(5): 75-94.

DANGLES O. & GUEROLD F. 1999. Impact of headwater stream acidification on the trophic structure of macroinvertebrate communities. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*- **84**: 287-297.

DANGLES O. 2000. Approche du fonctionnement de ruisseaux forestiers soumis à des processus d'acidification : décomposition des litières, rôles des macroinvertébrés benthiques et application vers une gestion conservatoire, Thèse de doctorat de l'Université de Metz, Mention: : Sciences de la Vie, spécialité Hydrobiologie. p.198.

DANGLES O. & GUEROLD F. 2000. Structural and functional responses of benthic macroinvertebrates to acid precipitation in two forested headwater streams (Vosges Mountains, north-eastern France). *Hydrobiologia*- **418**: 25-31.

DANGLES O. & GUEROLD F. 2001a. Influence of shredders in mediating breakdown rates of beech leaves in circumneutral and acidic forest streams. *Archiv für Hydrobiologie*- **151**(4): 649-666.

DANGLES O. & GUEROLD F. 2001b. Linking Shredders and leaf litter processing: insights from an acidic stream study. *International Review of Hydrobiology*- **86**: 395-406.

DANGLES O. 2002. Functional plasticity of benthic macroinvertebrates: implications for trophic dynamics in acid streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **59**: 1-11.

DANKS H.V. 1992. Long Life-Cycles in Insects. *Canadian Entomologist*- **124**(1): 167-187.

DAVIES L. 1968. A key to the British species of Simuliidae (Diptera) in the larval, pupal and adult stages. Freshwater Biological Association (eds.). Scientific publication N°24. p. 125.

DECAMPS H. & LAFONT M. 1974. Cycles vitaux et production des *Micrasema* pyrénéennes dans les mousses d'eau courante. Annales de Limnologie. **10** : 1-32.

DEREXEL P. 1991. Etude des caractéristiques physico-chimiques des hydrometeors dans le massif vosgien. Thèse Univ. Louis Pasteur, Strasbourg p. 152. In: LANDMANN G. & BONNEAU M.(eds.). 1995. Forest Decline and Atmospheric Deposition in the French Mountains. Springer, Berlin Heidelberg, New York. pp: 177-199.

DESPAX R. 1951. Plécoptères. Faune de France Tome 55. p.281.

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. & HAENNI J.P. 1986. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Planipennes, Mégaloptères et Lépidoptères à larves aquatiques. *Bulletin mensuel de la société linnéenne de Lyon*- **55**(6): 201-2224.

DIAMOND M., CRAWSHAW D.H., PRIGG R.F., CRAGG-HINE S. 1987. Streamwater chemistry and its influence on the distribution and abundance of aquatic invertebrate and fish in the upland streams in Northwest England. In: PERRY R. (eds.). Acid Rain. Scientific and Technical Advances, Londres. p. 321.

DIETERICH M. & ANDERSON N.H. 1995. Life-Cycles and Food-Habits of Mayflies and Stoneflies from Temporary Streams in Western Oregon. *Freshwater Biology*- **34**(1): 47-60.

DILLON P.J., LUSIS M., REID R., YAP D. 1988. Ten-year trends in sulphate, nitrate and hydrogen deposition in central Ontario. *Atmospheric Environment*- **22**(5): 901-905.

DILLON R.T. Jr & DAVIS K.B. 1991. The diatoms ingested by freshwater snails: temporal, spatial, and interspecific variation. *Hydrobiologia*- **210**: 233-242.

DITTMAR H. 1955. Ein Sauerlandsbach. *Archiv für Hydrobiologie*- **50**: 305-552. In: ELLIOTT J.M. 1982. A quantitative study of the life cycle of the casebuilding caddis *Odontocerum albicorne* in a Lake District stream. *Freshwater Biology*- **12**: 241-255.

DMOWSKA. E. 1993. Effects of long term artificial acid rain on species range and diversity of soil nematodes. *Eur. J. Soil Biol.*- **29**(3-4):97-107.

DOBSON M. & HILDREW A.G. 1992. A test of resource limitation among shredding detritivores in low order streams in southern England. *Journal of Animal Ecology*- **61**(1): 69-77.

DOWNING R.J., RAMANKUTTY R., SHAH J. 1997. Rains-Asia: An Assessment Model for Acid Deposition in Asia. World Bank, Washington DC, United States. In: W.R.I. (World Ressources Institute). 2001. Acid rain: Downpour in Asia?. In: Earth trends. The Environmental Information Portal. http://earthtrends.wri.org.

DRAKE J.A. 1984. Species aggregation: the influence of detritus in a benthic invertebrate community. *Hydrobiologia*- **112**: 109-115.

DRISCOLL C.T. & VAN DREASON R. 1993. Seasonal and long term temporal patterns in the chemistry of Adirondack lakes. *Water, Air and Soil Pollution*- **67**: 319-344.

DRISCOLL C.T., LAWRENCE G.B, BULGER A.J., BULTER T.J., CRONAN C.S., EAGAR C., LAMBERT K.F., LIKENS G.E., STODDART J.L. & WEATHERS K. 2001. Acidic deposition in the Northeastern United States : sources and inputs, ecosystem effects, and management strategies. *Bioscience*- **51**(3): 180-198.

DUDGEON D. 2000. Indiscriminate feeding by a predatory Stonefly (Plecoptera: Perlidae) in a Tropical Asian Stream. *Aquatic Insects*- **22**(1): 39-47.

DUDLEY T.L., D'ANTONIO C.M., COOPER S.D. 1990. Mechanisms and consequences of interspecific competition between two streams insects. *Journal of Animal Ecology*- **59**: 849-866.

EDINGTON J.M. & HILDREW A.G. 1995. A revised key to the caseless caddis larvae of the British Isles with notes on their ecology. Freshwater Biological Association (eds.). Series editor: ELLIOTT J.M. Scientific Publication N° 53. p. 132.

EDWARDS P.J., KOCHENDERFER J.N., COBLE D.W., ADAMS M.B. 2002. Soil leachate responses during 10 years of induced whole-watershed acidification. *Water, Air and Soil Pollution*- **140**: 99-118.

EDWARDS R.T. 1998. The Hyporheic Zone. In: NAIMAN R.J & BILBY R.E. (eds.). River Ecology and management : Lessons from the pacific coastal ecoregion. Springer Verlag, New York. Chap 16. pp: 399-429.

EGGERT S.L. & BURTON T.M. 1994. A comparison of *Acroneuria lycorias* (Plecoptera) production and growth in northern Michigan hard and soft water streams. *Freshwater Biology*- **32**: 21-31.

EGGLISHAW H.J. 1964. The distributional relationship between the bottom fauna and plant detritus in streams. *Journal of Animal Ecology*- **33**: 463-476.

ELLIOTT J.M. 1967. The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a dartmoor stream. *Journal of Animal Ecology*- **36**: 343-362.

ELLIOTT J.M. 1969. Life history and biology of *Sericostoma personatum* Spence (Trichoptera). *Oïkos*- **20**:110-118.

ELLIOTT J.M. 1972. Effect of temperature on the time of hatching in *Baetis rhodani* (Ephemeroptera: Baetidae). *Oecologia*- **9**: 47-51.

ELLIOTT J.M. 1982. A quantitative study of the life cycle of the casebuilding caddis Odontocerum albicorne in a Lake District stream. *Freshwater Biology*- **12**: 241-255.

ELLIOTT J.M. 1987. Temperature-induced changes in the life cycle of *Leuctra nigra* (Plecoptera : Leuctridae) from a lake District stream. *Freshwater Biology*- 18: 177-184.

ELLIOTT J.M., HUMPESCH U.H., MACAN T.T. 1988. Larvae of the British Ephemeroptera: a key with ecological notes. Freshwater Biological Association (eds.). Scientific Publication N° 49. p. 145.

ENGBLOM E. & LINGBELL P.E. 1984. The mapping of short-term acidification with the help of biological indicators. Institute of Freshwater Research, Drottingholm, report **61**. pp: 60-68.

ERIKSSON M.O.G., HENRIKSON L., NILSSON B.I., NYMAN G., OSCARSON H.G., STENSON A.E. 1980. Predators-prey relations important for the biotic changes in acidified lakes. *Ambio*- **9**: 248-249.

FAHY E. 1972. The feeding behaviour of some common lotic insect species in two streams of differing detrital content. *J. Zool. Lond.*- **167**: 337-350.

FARMER A.M. 1990. The effects of lake acidification on aquatic macrophytes – a review. *Environmental Pollution*- **65** : 219-240.

FAVREL C. 1998. Ecophysiologie de la larve de *Dinocras cephalotes* (Plecoptère, Perlidé) exposée à un milieu acidifié, Thèse de Doctorat de l'Université de Metz, Mention: Sciences de la vie, Spécialité: Ecotoxicologie. p. 257.

FELDMAN R.S. & CONNOR E.F. 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. 1999. Utilisation de paramètres hémolymphatiques chez différentes espèces de macroinvertébrés aquatiques comme marqueur physiologiques : Application à l'acidification des eaux de surface. Rapport DEA Toxicologie de l'Environnement, Université de Metz. p. 36

FELTEN V. & GUEROLD F. 2001. Hyperventilation 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. 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. Thèse de doctorat de l'Université de Metz, Mention: Sciences de la Vie, discipline : physiologie et biologie des organismes, populations, interactions. p. 339.

FENG Z., HUANG Y., FENG Y., OGURA N., ZHANG F. 2001. Chemical composition of precipitation in Beijing area, Northern China. *Water, Air and Soil Pollution*- **125**: 345-356.

FIANCE S.B. 1978. Effects of pH on the biology and distribution of *Ephemerella funeralis* (*Ephemeroptera*). *Oïkos*- **31**: 332-339.

FICHTER J., DAMBRINE E., TURPAULT MP., RANGER J. 1998. Base cation supply in spruce and beech ecosystems of the Strengbach catchment (Vosges mountains, N-E France). *Water, Air and Soil Pollution*- **104**: 125-148

FIERS V., GAUVRIT B., HAFFNER P., MAURIN H. *et coll.* 1997. Statut de la faune de France métropolitaine. Statuts de protection, degrés de menace, statuts biologiques. Col. Patrimoine naturels, volume 24. *Paris, Service du patrimoine Naturel/IEGB/MNHN, Réserves naturelles de France, Ministère de l'Environnement*. p. 225.

FISHER S.G. & LIKENS G.E. 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecological Monographs*- **43**: 421-439.

FJELLHEIM A. & RADDUM G.G. 1992. Recovery of acid sensitive species of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera in River Audna after liming. *Environmental Pollution*- **78**: 173-178.

FÖLSTER J. & WILANDER A. 2002. Recovery from acidification in Swedish forest streams. *Environmental Pollution*- **117**: 379-389.

FÖLSTER J., BISHOP K., KRÁM P., KVARNÄS H., WILANDER A. 2003. Time series of long-term annual fluxes in the streamwater of nine forest catchments from the Swedish environmental monitoring program (PMK 5). *The Science of the Total Environment*- 310: 113-120.

FRANCE R.L. 1987. Calcium and trace metal composition of crayfish in relation to experimental lake acidification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **44**(1): 107-110.

FRIBERG N. & JACOBSEN D. 1994. Feeding Plasticity of 2 Detriviore-Shredders. *Freshwater Biology*- **32**(1): 133-142.

FRIBERG N., REBSDORF A., LARSEN S.E. 1998. Effects of afforestation on acidity and invertebrates in Danish streams and implications for freshwater communities in Denmark. *Water Air and Soil Pollution*- **101**(1-4): 235-256.

FRIBERG N. & JACOBSEN D. 1999. Variation in growth of the detritivore-shredder *Sericostoma personatum* (Trichoptera). *Freshwater Biology*- **42**(4): 625-635.

FRICK K.G. 1990. Effect of aluminum and pH on sodium ion regulation in two mayflies species. In: FRICK K.G. (eds.). Ecophysiological effects of pH and aluminium on lotic mayflies. Grahns Boktryckeri, Lund, Sweden. p. 48.

FRITZ B. 1982. Caractéristiques chimiques des eaux de surface d'un bassin versant des Vosges du Sud. *Rech. Géogr.* à Strasbourg 19/20/21. pp: 179-184.

FRITZ B., MASSABUAU J.C., AMBROISE B. 1984. Physico - chemical characteristics of surface waters and hydrological behavior of a small granitic basin (Vosges massif, France): annual and daily variations. In: Hydrochemical balances of freshwater systems, (Uppsala symp., 1984), IAHS Publ. n°. 150. pp: 249-261.

FRUTIGER A. 1996. Embryogenesis of *Dinocras cephalotes*, *Perla grandis* and *P-marginata* (Plecoptera: Perlidae) in different temperature regimes. *Freshwater Biology*- **36**(3): 497-508.

FULLER R.L. & MACKAY R.J. 1980. Feeding ecology of three species of *Hydropsyche* (Tricoptera: Hydropsychidae) in southtern Ontario. *Canadian Journal of Zoology*- **58**: 2239-2251.

FULLER R.L. & DESMOND C. 1997. Influence of food type on the growth of early and late instars of three mayfly species. *Archiv für Hydrobiologie*- **141**(1): 1-11.

GEE A.S. & STONER J.H. 1988. The effects of afforestation and acid deposition on the water quality and ecology of upland Wales. In: USHLER M.B. & THOMPSON D.B.A. (eds.). Ecological change in the upland, Blackwell, Oxford- **7**: pp: 273-287.

GENTER R.B. 1995. Benthic Algal Populations Respond to Aluminum, Acid, and Aluminum-Acid Mixtures in Artificial Streams. *Hydrobiologia*- **306**(1): 7-19.

GERHARDSSON L., OSKARSSON A., SKERFVING S. 1994. Acid precipitation – effects on trace elements and human health. *The Science of The Total Environment*- **153**: 237-245.

GJESSING E.T., RIISE G., PETERSEN R.C., ANDRUCHOW E. 1989. Bioavailability of aluminium in the presence of humic substances at low and moderate pH. *The Science of The Total Environment*- **81/82**: 683-690.

GIBERSON D.J. & MACKAY R.J. 1991. Life-History and Distribution of Mayflies (Ephemeroptera) in Some Acid Streams in South Central Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology*- **69**(4): 899-910.

GILLER P.S. & MALMQVIST B. 1998. The biology of stream and rivers. Oxford University press. p. 196.

GILLETT R.W., AYERS G.P., SELLECK P.W., MHW T., HARJANTO H. 2000. Concentrations of nitrogen and sulfur species in gas and rainwater from six sites in Indonesia. *Water, Air and Soil Pollution*- **120**: 205-215.

GLOOSCHENKO V., DOWNES C., FRANK R., BRAUN H.E., ADDISON E.M., HICKIE J. 1988. Cadmium levels in Ontario moose and deer in relation to soil sensitivity to acid precipitation. *The Science of the Total Environment*- **71**: 173-186.

GOBRAN G.R. & BOSATTA E. 1988. Cation depletion rate as a measure 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**: 153-166.

GRAHN O. 1986. Vegetation structure and primary production in acidified lakes in Southwestern Sweden. *Experientia*- **42**: 465-470.

GRANDE M., MUNIZ I.P., ANDERSEN S. 1978. Relative tolerance of some salmonids to acid waters. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*- **20**: 2076-2084.

GRESENS S.E. 1995. Grazer diversity, competition and the response of the periphyton community. *Oïkos*- **73**: 336-346.

GRIFFITH M.B., PERRY S.A., PERRY W.B. 1992. Growth and secondary production of *Paracapnia angulata* Hanson (Plecoptera : Capniidae) in Appalachian streams affected by acid precipitation. *Canadian Journal of Zoology*- **71**:735-743.

GRIFFITH M.B. & PERRY S.A. 1993. Colonization and Processing of Leaf-Litter by Macroinvertebrate Shredders in Streams of Contrasting pH. *Freshwater Biology*- **30**(1): 93-103.

GRIFFITH M.B., BARROWS E.M., PERRY S.A. 1998. Lateral dispersal of adult aquatic insects (Plecoptera, Trichoptera) following emergence from headwater streams in forested Appalachian Catchments. *Annals of the Entomological Society of America*- **91**(2): 195-201.

GROOM A.P.& HILDREW A.G. 1989. Food quality for detrivorous in streams of contrasting pH. *Journal of Animal Ecology*- **58**: 863-881.

GUEROLD F. 1992. L'acidification des cours d'eau: impact sur les peuplements de macroinvértébrés benthiques: application au massif vosgien. Thèse de doctorat de l'Université de Metz. Mention: Sciences de la vie. Spécialité: Hydrobiologie. p. 251.

GUEROLD F., GIAMBERINI L., TOURMANN J.L., PIHAN J.C., KAUFMANN R. 1995a. Occurrence of aluminium in chloride cells of *Perla marginata* (Plecoptera) after exposure to low pH and elevated aluminium concentration. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*- **54**(4): 260-265.

GUEROLD F., VEIN D., JACQUEMIN G., PIHAN J.C. 1995b. The macroinvertebrate communities of streams draining a small catchment exposed to acidic precipitations (Vosges Mountains, north-eastern France). *Hydrobiologia*- **300/301**: 141-148.

GUEROLD F., BOUDOT J.P., MERLET D., ROUILLER J., VEIN D., JACQUEMIN G. 1997. Evaluation de l'état d'acidification des cours d'eau du département des Vosges. Conseil général des Vosges. Rapport d'étude. Convention N° 14/95 C. p. 63.

GUEROLD F. 1999. Evaluation de l'état de santé des écosystèmes acidifiés : approche multi-paramètrique, Thèse d'Habilitation à Diriger des Recherches, Université de Metz, p. 80.

GUEROLD F., BOUDOT J.P., JACQUEMIN G., VEIN D., MERLET D., ROUILLER J. 2000. Macroinvertebrate community loss as a result of headwater stream acidification in the Vosges mountains (N-E France). *Biodiversity and Conservation*- **9**: 767-783.

GUNN J.M. & KELLER W. 1990. Biological recovery of an acid lake after reductions in industrial emissions of sulphur. *Nature*- **345**: 431-433.

HALL R.J., LIKENS G.E., FIANCE S.B., HENDREY G.R. 1980. Experimental acidification of a stream in the Hubbard brook experimental forest, New Hampshire. *Ecology*- **6**(14): 976-989.

HALL R.J., DRISCOLL C.T., LIKENS G.E. 1987. Importance of hydrogen ions and aluminium in regulating the structure and function of stream ecosystems : an experimental test. *Freshwater Biology*- **18**: 17-43.

HALL R.J. & IDE F.P. 1987. Evidence of acidification effects on stream insect communities in Central Ontario between 1937 and 1985. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **44**(9): 1652-1657.

HALL R.J., BAILEY R.C., FINDEIS J. 1988. Factors affecting survival and cation concentration in the blackflies *Prosimulium fuscum / mixtum* and the mayfly *Leptophlebia cupida* during spring snowmelt. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **45**: 2123-2132.

HALL R.J 1990. Relative importance of seasonal, short term pH disturbances during discharge variation on a stream ecosystsem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **47**(11): 2261-2274.

HÄMÄLÄINEN H. & HUTTUNEN P. 1990. Estimation of acidity in streams by means of benthic invertebrates: evaluation of two methods. In: KAUPPI P., ANTTILA P., KENTTÄMIES K. (eds.). Acidification in Finland, Springer, Berlin. pp: 1051-1070.

HÄMÄLÄINEN H. & HUTTUNEN P. 1996. Inferring the minimum pH of streams from macroinvertebrates using weighted averaging regression and calibration. *Freshwater Biology*- **36**: 697-709.

HAMILTON A.L. 1969. On estimating annual production. *Limnology and. Oceanography*- **14**: 771-782.

HARMANEN M. 1980. Der Einflus sauer Gewässer auf den Bestand der Ephemeriden und Plecopterenfauna. *Gewässer und Abwässer*- **66/67**: 130-136.

HARRIMAN R. & MORRISON B.R.S. 1982. Ecology of streams draining forested and non-forested catchments in an area of central Scotland subject to acid precipitation. *Hydrobiologia*- **88**: 251-263.

HARRIMAN R., WATT A.W., CHRISTIE A.E.G., COLLEN P., MOORE D.W., McCARTNEY A.G., TAYLOR E.M., WATSON J. 2001. Interpretation of trends in acidic deposition and surface water chemistry in Scotland during the past three decades. *Hydrology and Earth System Sciences*- **5**(3): 407-420.

HARTE J. & HOFFMAN E. 1994. Acidification and Salamander recruitement. *Bioscience*- **44**(3): 125-125.

HAVAS M. & HUTCHINSON T.C. 1982. Aquatic invertebrates from the Smoking Hills, N.W.T.: effects of pH and metals on mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **39**: 890-903.

HEARD R.M., SHARPE W.E., CARLINE R.F., KIMMEL W.G. 1997. Episodic acidification and changes in fish diversity in pennsylvania headwater streams. *T. Am. Fish. Soc.*- **123**: 977-984.

HEDIN L.O. & LIKENS G.E. 1996. Atmospheric dust and acid rain. *Scientific American*- **275**(6): 88-92.

HELLAWELL J.M. 1986. Biological indicators of freshwater Pollution and Environnemental Management. Elsevier, London. In: ROSENBERG R.D.M. and RESH V.H. (eds.). 1993. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman and Hall, New York. pp: 10-27.

HEMPHILL N. 1991. Disturbance and variation in competition between two stream insects. *Ecology*- **72**(3): 864-872.

HENRIKSEN A. 1979. A simple approach for identifying and measuring acidification of freshwater. *Nature*- **278**: 542-545.

HENRIKSEN A. 1985. Acid rain in Norway: effects on lake and rivers systems. Proceedings of the International Congress "Lake Pollution and recovery".Rome. VISMARA R., MARFORIO R., MEZZANOTTE V., CERNUSCHI S. (eds.). European Water Pollution Control Association. pp: 426-441.

HENRIKSON L. & BRODIN Y.W.1995. Liming of surface waters in Sweden – a synthesis. Chap1. pp: 2-44. In: HENRIKSON L. & BRODIN Y.W (eds.). Liming of acidified surface waters, Springer Verlag, Germany. p. 458.

HERRMANN J. 1987 Sodium levels of lotic mayfly nymphs being exposed to aluminium at low pH a preliminary report. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*- **117**(1): 181-188.

HERRMANN J. & SVENSSON B.S. 1995. Resilience of macroinvertebrate communities in acidified and limed streams. *Water, Air and Soil Pollution*- **85**: 413-418.

HERRMANN J. 2001. Aluminium is harmful to benthic invertebrates in acidified waters, but at what threshold(s)? *Water Air and Soil Pollution*- **130**(1-4): 837-842.

HESTHAGEN T., SERALDRUD I.H., BERGER H.M. 1999. Assessment of damage to fish populations in norwegian lakes due to acidification. *Ambio*- **28**(2): 112-117.

HILDREW A.G., TOWNSEND C.R., HENDERSON J. 1980. Interactions between larval size, microdistribution and substrate in the stoneflies of an iron-rich stream. *Oïkos*- ***35***: 387-396.

HILDREW A.G., TOWNSEND C.R., FRANCIS J. 1984. Community structure in some southern English streams: the influence of species interactions. *Freshwater Biology*- **14**: 297-310.

HILL T.J., SKEFFINGTON R.A., WHITEHEAD P.G. 2002. Recovery from acidification in the Tillingbourne catchment, Southern England: catchment description and preliminary results. *The Science of the Total Environment*- **282-283**: 81-97.

HOGUE J.N. & HAWKINS C.P. 1991. Morphological Variation in Adult Aquatic Insects - Associations with Developmental Temperature and Seasonal Growth-Patterns. *Journal of the North American Benthological Society*- **10**(3): 309-321.

HOLLETT L., BERRILL M., ROWE L. 1986. Variation in major ion concentration of *Cambarus robustus* and *Oronectes rusticus* following exposure to low pH. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **43**: 2040-2044.

HORNE M.T. & DUNSON W.A. 1995. Toxicity of metals and low pH to embryos and larvae of the Jefferson Salamander, *Ambystoma jeffersonianum*. *Archive of Environmental Contamination and Toxicology*- **29**: 110-114.

HOVMAND M.F. & KEMP K. 1996. Downward trends of sulphur deposition to Danish spruce forest. *Atmospheric Environment*- **30**(17): 2989-2999.

HOWELLS G. 1989. Acid rain and acid waters.- ELLIS HORWOOD (eds.). Chichester, England, p. 215.

HOWELLS G., DALZIEL T.R.K., READER J.P., SOLBE J.F. 1990. Water quality criteria for european freshwater fish: report on aluminium. *Chemistry and Ecology*- **4**: 117-173.

HUMPESH U.H. 1979. Life cycles and growth of *Baetis spp.* (Ephemeroptera : Baetidae) in the laboratory and in two stony streams in Austria. *Freshwater Biology*- **9**: 467-479.

HUNN J.B. 1985. Role of calcium in gill function in freshwater fishes. *Comp. Biochem. Physiol.*- **82A**: 543-547.

HURYN A.D. & WALLACE J.B. 2000. Life history and production of stream insects. *Annual Review of Entomology*- **45**: 83-110.

HUTCHENS J.J., BENFIELD E.F., WEBSTER J.R. 1997. Diet and growth of a leaf shredding caddisfly in southern Appalachian streams of contrasting disturbance history. *Hydrobiologia*- **346**: 193-201.

HRUŠKA J., MOLDAN F., KRÁM P. 2002. Recovery from acidification in Central Europe – observed and predicted changes of soil and streamwater chemistry in the Lysina catchment, Czech Republic. *Environmental Pollution*- **120**: 261-274.

HYNES H.B.N. 1967. A key to the adults and nymphs of Bristish stoneflies (Plecoptera) Freshwater Biological Association (eds.), Scientific publication N°17. p. 90.

HYNES H.B.N. & COLEMAN M.J. 1968. A simple method of assessing the annual production of stream benthos. *Limnology and Oceanography*- **13**: 569-573.

HYNES H.B.N. 1976. Biology of Plecoptera. *Annual Review of Entomology*-**21**: 135-153.

ILLIES J. 1955. Steinfliegen oder Plecopteren die tierwelt Deutschlands und der angrenzenden meeresteile. Fisher Verlag (eds.). p. 150.

IRWIN J.G. & WILLIAMS M.L. 1988. Acid Rain: Chemistry and Transport. *Environmental Pollution*- **50**: 29-59.

IRWIN J.G. 1989. Acid rain: Emissions and deposition. *Archive of Environmental Contamination and Toxicology*- **18**: 95-107.

IVERSEN T.M. 1973. Life cycle and growth of *Sericostoma personatum* in a Danish spring. *Entomol. Scand.*- **4**: 323-327.

IVERSEN T.M. 1980. Densities and energetics of two stream living larval populations of Sericostoma personatum. *Holarctic Ecology*- **3**: 65-73.

JENKINS A., HELLIWELL R.C., SWINGEWOOD P.J., SEFTON C., RENSHAW M., FERRIER R.C. 1998. Will reduced sulphuric deposition under the Second sulphur protocol lead to recovery of acid sensitive sites in UK? *Environmental Pollution*- **99**: 309-318.

JENSEN K.W. & SNEKVIK E. 1972. Low pH levels wipe out Salmon and trout populations in Southernmost Norway. *Ambio*- **1**: 223-225.

JEWELL M.E. 1922. The fauna of an acid stream. *Ecology*- **3**: 22-28. In: BELL H.L. 1971. Effect of low pH on the survival and emergence of aquatic insects. *Water Research*- **5**: 313-319.

JOWETT I.G. & RICHARDSON J. 1990. Microhabitat preferences of benthic invertebrates in a New Zealand river and the development of in-stream flow-habitat models for *Deleatidium spp. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*- **24**: 19-30.

JUNGER M. & PLANAS D. 1993. Alteration of Trophic Interactions between Periphyton and Invertebrates in an Acidified Stream - a Stable Carbon-Isotope Study. *Hydrobiologia*- **262**(2): 97-107.

KÄHKÖNEN A-M. 1996. Soil geochemistry in relation to water chemistry and sensitivity to acid deposition in Finnish lapland. *Water, Air, and Soil Pollution*- **87**: 311-327.

KARLSSON-NORRGREN L., DICKSON W., LJUNGBERG O., RUNN P. 1986. Acid water and aluminium gill exposure : gill lesions and aluminium accumulation in farmed brown trout, *Salmo trutta* L. *J. Fish Dis.*- **9**: 1-9.

KASTE O., HENRIKSEN A., HINDAR A. 1997. Retention of atmospherically-derived nitrogen in subcatchments of the Bjerkreim river in southwestern Norway. *Ambio*- **26**(5): 296-303.

KAWAKAMI T., HONOKI H., YASUDA H. 2001. Acidification of a small stream on Kureha Hill caused by nitrate leached from a forested watershed. *Water, Air, and Soil Pollution*- **130**: 1097-1102.

KAWECKA B. 1977. The food of dominant species of bottom fauna larvae in the River Raba (Southern Poland). *Acta Hydrobiol.*- **19**(3): 191-213.

KELLER W., GUNN J.M., YAN N.D. 1992. Evidence of biological recovery in acid stressed lakes near Sudbury, Canada. *Environmental Pollution*- **78**: 79-85.

KEREKES J., *et al.* 1984. Comparisons of the characteristics of an acidic eutrophic and an acidic oligotrophic lake area near Halifax, Nova Scotia. Water Poll. Res. J. Canada 19 (1). In:

RAVERA O. 1987. Ecological effects of acid deposition. In: CHEREMISINOFF P.N. (eds.). Encyclopedia Environmental Control Technology. Vol. 3, Wastewater treatment Technology, Gulf Publishing, Hasbrook Heights N.J. USA. pp:447-486.

KIMMEL W.G., MURPHY D.J., SHARPE W.E., DEWALLE D.R. 1985. Macroinvertebrate community structure and detritus processing rates in two Southwestern Pennsylvania streams acidified by atmospheric deposition. *Hydrobiologia*- **124**: 97-102.

KIMMEL W.G., COOPER E.L., WAGNER C.C. 1996. Macroinvertebrate and fish populations of four streams receiving high rates of Hydrogen and Sulfate ion deposition. *Journal of Freshwater Ecology*- **11**(4): 493-511.

KINROSS J.H., CHRISTOFI N., READ P.A., HARRIMAN R. 1993. Filamentous algal communities related to pH in streams in The Trossachs, Scotland. *Freshwater Biology*- **30**: 301-317.

KINROSS J.H., READ P.A., CHRISTOFI N. 2000. The influence of pH and aluminium on the growth of filamentous algae in artificial streams. *Archiv Für Hydrobiologie*- **149**(1): 67-86.

KIRCHNER J.W. 1996. Acid rain revisited? *Science*- **273**: 293-294.

KLÖPPEL H., FLIEDNER A., KÖRDEL W. 1997. Behaviour and ecotoxicology of aluminium soil and water. Review of the scientific literature. *Chemosphere*- **35**(1/2): 353-363.

KOBUSZEWSKI D.M.& PERRY S.A. 1993. Aquatic Insect Community Structure in an Acidic and a Circumneutral Stream in the Appalachian Mountains of West- Virginia. *Journal of Freshwater Ecology*- **8**(1): 37-45.

KOERNER W., DAMBRINE E., DUPOUEY J.L., BENOÎT M. 1999. $\delta^{15}N$ of forest soil and understorey vegetation reflect the former agricultural land use. *Oecologia*- **121**: 421-425.

KOLKWITZ R. & MARSSON M. 1908. Ökologie der pflanzlichen Saprobien. Berichte der Deutschen Boyanischen Gesellschaft 26 A: 505-519. In: ROSENBERG R.D.M. & RESH V.H. (eds.). 1993. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman and Hall, New York. pp. 10-27.

KOVALAK W.P. 1978. Relationship between size of stream insects and current velocity. *Canadian journal of Zoology*- **56**: 178-186.

KRATZ K.W., COOPER S.D., MELACK J.M. 1994. Effects of single and repeated experimental acid pulses on invertebrates in high altitude Sierra Nevada stream. *Freshwater Biology*- **32**:161-183.

KRUEGER C.C. & WATERS T.F. 1983. Annual production of macroinvertebrates in three streams of different water quality. *Ecology*- **64**: 840-850.

KRUG E.C. & FRINK C.R. 1983. Acid rain on acid soil: a new perspective. *Science*- **221**: 520-525.

KUKULA K. 1997. The life cycles of three species of Ephemeroptera in two streams in Poland. *Hydrobiologia*- **353**: 193-198.

KULLBERG A. 1992. Benthic Macroinvertebrate Community Structure in 20 Streams of Varying Ph and Humic Content. *Environmental Pollution*- **78**(1-3): 103-106.

KUUSELA K. & HUUSKO A. 1996. Post emergence migration of stoneflies (Plecoptera) into the nearby forest. *Ecological Entomology*- **21**: 171-177.

KWANDRAS J. 1993. Diatom communities of acidic mountain streams in Poland. *Hydrobiologia*- **269/270**: 335-342.

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**(4): 108-135.

LAMBERTI G.A. & MOORE J.W.1984. Aquatic insects as primary consumers. In: ROSENBERG R.D.M. & RESH V.H. (eds.). The ecology of aquatic insects. Praeger, New York. pp:164-195.

LANCASTER J., REAL M., JUGGINS S., MONTEITH D.T., FLOWER R.J., BEAUMONT W.R.C. 1996. Monitoring temporal changes in the biology of acid streams. *Freshwater Biology*- **36**: 179-201.

LANDMANN G. 1991. Dépérissement des forêts et pollution atmosphérique: mythes et réalités. *Phytoma*. La défense des végétaux. N° 434. pp:62-67

LANDMANN G. 1995. Forest decline and air pollution effects in the French mountains: a synthesis. In: LANDMANN G. & BONNEAU M.(eds.). 1995. Forest Decline and Atmospheric Deposition in the French Mountains. Springer, Berlin Heidelberg, New York. pp: 407-443.

LANDMANN G. & BONNEAU M. (eds.). 1995. Forest Decline and Atmospheric Deposition in the French Mountains. Springer, Berlin Heidelberg, New York. p. 461.

LANGFORD T.E. 1971. The distribution, abundance and life histories of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera) in a British river, warmed by cooling water from a power station. *Hydrobiologia*- **38**(2): 339-377.

LARSEN J., BIRKS H.J.B., RADDUM G.G., FJELLHEIM A. 1996. Quantitative relationships of invertebrates to pH in Norwegian river systems. *Hydrobiologia*- **328**(1): 57-74.

LARSSEN T., JILING X., VOGT R.D., SEIP H.M., BOHAN L., DIANWU Z. 1998. Studies of soils, soil water and stream water at a small catchment near Guiyang, China. *Water, Air, and Soil Pollution*- **101**: 137-162.

LAST J., JOHNSON K.S., HERRICK G. 2002. High tolerance of alderfly larvae (*Sialis* spp : Megaloptera) to metals is not affected by water pH. *Bull. Envir. Contam. Toxicol.*- **69**(3): 370-377.

LAUDON H. & BISHOP K.H. 2002. The rapid and extensive recovery from episodic acidification in northern Sweden due to decline in SO_4^{2-} deposition. *Geophysical Research Letters*- **29**(12): 35.1–35.4

LAVANDIER P. 1979. Ecologie d'un torrent pyréneen de haute montagne : L'estaragne. Thèse Université Paul Sabatier Toulouse N°888. p. 532.

LAVANDIER P. 1982. Evidence of upstream migration by female adults of *Baetis alpinus* Pict. (Ephemeroptera) at high altitude in the Pyrénées. *Annales de Limnologie*- **18**: 55-59

LAVANDIER P. & CEREGHINO R. 1995. Use and partition of space and resources by two coexisting Rhyacophila species (Trichoptera) in a high mountain stream. *Hydrobiologia*- **300/301**: 157-162

LAWRENCE G.B., DAVID M.B., LOVETT G.M., MURDOCH P.S., BURNS D.A., STODDARD J.L., BALDIGO B.P., PORTER J.H., THOMPSON A.W. 1999. Soil calcium status and the response of stream chemistry to changing acidic deposition rates. *Ecological Applications*- **9**(3): 1059-1072.

LAWRENCE G.B. 2002. Persistent episodic acidification of streams linked to acid rain effects on soil. *Atmospheric Environment*- **36**: 1589-1598.

LECHLEITNER R., CHERRY D., CAIRNS J., STETLER D. 1985. Ionoregulatory and toxicological responses of stonefly nymphs (Plecoptera) to acidic and alkaline pH. *Archive of Environmental Contamination and Toxicology*- **14**: 179-185.

LEDGER M.E. & HILDREW A.G. 1998. Temporal and spatial variation in the epilithic biofilm of an acid stream. *Freshwater Biology*- **40**(4): 655-670.

LEDGER M.E. & HILDREW A.G. 2000a. Herbivory in an acid stream. *Freshwater Biology*- **43**(4): 545-556.

LEDGER M.E. & HILDREW A.G. 2000b. Resource depression by a trophic generalist in an acid stream. *Oikos*- **90**(2): 271-278.

LEDGER M.E. & WINTERBOURN M.J. 2000. Growth of New Zealand stream insect larvae in relation to food type. *Archiv für Hydrobiologie*- **149**(3): 353-364.

LEDGER M.E. & HILDREW A.G. 2001. Growth of an acid tolerant stonefly on epilithic biofilms from streams of contrasting pH. *Freshwater Biology*- **46**: 1457-1470.

LEDY K. 1998. Impact de l'acidification sur la branchie de la truite (*Salmo trutta fario*): études histologiques. Rapport DEA Toxicologie de l'Environnement, Université de Metz. p. 47.

LEE B.K., HONG S.H., LEE D.S. 2000. Chemical composition of precipitation and wet deposition of major ions on the Korean peninsula. *Atmospheric Environment*- **34**: 563-575.

LEINO R.L., McCORMICK J.H., ANDERSON J.G. 1987. Histopathological changes in the gills of pearl dace, *Semotilus margarita*, and fathead minnows, *Pimephales promelas*, from

experimentally acidified Canadian lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **44**: 126-134.

LEIVESTAD H. & MUNIZ I.P. 1976. Fish kill at low pH in a Norwegian river. *Nature*- **259**: 391-392.

LEPORI F., BARBIERI A., ORMEROD S.J. 2003. Effects of episodic acidification on macroinvertebrate assemblages in Swiss Alpine streams. *Freshwater Biology*- **48**: 1873-1885.

LEUVEN R.S.E.W., VAN DER VELDE G., KERSTEN H.L.M. 1992. Interrelations between pH and other physico-chemical factors of Dutch soft waters. *Archiv für Hydrobiologie*- **126**(1): 27-51.

LIKENS G.E., DRISCOLL C.T., BUSO D.C. 1996. Long-term effects of acid rain: response and recovery of a forest ecosystem. *Science*- **272**: 244-246.

LILLEHAMMER A., BRITTAIN J.E., SALTVEIT S.J., NIELSEN P.S. 1989. Egg Development, Nymphal Growth and Life-Cycle Strategies in Plecoptera. *Holarctic Ecology*- **12**(2): 173-186.

LÖFGREN S., BRINGMARK L., AASTRUP M., HULTBERG H., KINDBOM K., KVARNÄS H. 2001. Sulphuric balances and dynamics in three forested catchments in Sweden. *Water, Air, and Soil Pollution*- **130**: 631-636.

LUCY F., COSTELLO M.J., GILLER P.S. 1990. Diet of *Dinocras-Cephalotes* and *Perla-Bipunctata* (Plecoptera, Perlidae) in a South-West Irish Stream. *Aquatic Insects*- **12**(4): 199-207.

LYDERSEN E. 1990. The solubility and hydrolysis of aqueous aluminium hydroxides in dilute fresh waters at different temperature. *Nordic Hydrology*- **21**: 195-204.

LYNCH J.A., GRIMM J.W., BOWERSOX W.C. 1995. Trends in precipitation chemistry in the United States : a national perspective, 1980-1992. *Atmospheric Environment*- **29**: 1231-1246.

LYNCH J.A., BOWERSOX V.C., GRIMM J.W. 2000. Acid rain reduced in Eastern United States. *Environmental Science and Technology*- **34**(6): 940-949.

MACAN T.T. 1957. The life histories and migrations of the Ephemeroptera in a stony stream. *Transactions of the Society for British Entomology*- **12**(5): 129-157.

MACKAY R.J. & KERSEY K.E. 1985. A preliminary study of the aquatic insect communities and leaf decomposition in acid streams near Dorset, Ontario. *Hydrobiologia*- **122**: 3-11.

MADARISH D.M. & KIMMEL W.G. 2000. Benthic macroinvertebrate community structure in relation to seasonal and geochemical changes in a chronically acidified stream. *Journal of Freshwater Ecology*- **15**(1): 13-27.

MALICKY H. 1983. Atlas of European Trichoptera. SPENCER K.A. (eds.). Netherland, Vol. 24. Series Entomologica, JUNK W., Publishers, The Hague-Boston-London. p. 298.

MALLEY D.F.1980. Decreased survival and calcium uptake by the crayfish *Orconectes virilis* in low pH. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **37**: 364-372.

MALLEY D.F., HUEBNER J.D., DONKERSLOOT K. 1988. Effects on ionic composition of blood and tissues *Anodonta grandis grandis* (Bivalvia) of an addition of aluminum and acid to lake. *Archive of Environmental Contamination and Toxicology*- **17**: 479-491.

MALMQVIST B., SJOSTROM P., FRICK K. 1991. The Diet of 2 Species of Isoperla (Plecoptera, Perlodidae) in Relation to Season, Site, and Sympatry. *Hydrobiologia*- **213**(3): 191-203.

MALMQVIST B. 2000. How does wing length relate to distribution patterns of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera)? *Biological Conservation*- **93**: 271-276.

MALTBY L. 1996. Detritus processing. In: PETTS G. & CALOW P. (eds.). River Biota: Diversity and Dynamics. Blackwell Sci., London. pp: 165-194.

MANLEY B.C., LEARNER M.A., MISTRY V., BREWIN P.A., ORMEROD S.J. 2001. Species assemblages of Chironomidae (Diptera) in acidic Welsh streams. *Archiv für Hydrobiologie*- **150**(4): 597-627.

MANSUY D. 1992. Les granites et la couverture pédologique dans le bassin du Rouge Rupt. Leurs participations au contrôle de l'acidification des eaux. Thèse, Université de Nancy I. p. 211.

MARTEN M. & ZWICK P. 1989. The Temperature-Dependence of Embryonic and Larval Development in *Protonemura Intricata* (Plecoptera, Nemouridae). *Freshwater Biology*- **22**(1): 1-14.

MASON B.J. 1992. Acid Rain. Its causes and its effects on Inland waters. Mason B.J. (eds.). Clarendon press, Oxford. pp: 121.

MASON C.E. & MACDONALD S.M. 1989. Acidification and otter (*Lutra lutra*) distribution in Scotland. *Water, Air, and Soil Pollution*- **43**: 365-374.

MASSABUAU J.C. 1985. Pluies acides et physiologie des animaux aquatiques. *Bull. Soc. Ecophysiol.*- **10**: 59-74.

MASSABUAU J.G., FRITZ B., BURTIN B. 1987. Mise en évidence des ruisseaux acides (pH≤ 5) dans les Vosges. *C. R. Acad. Sc. Paris*- **305**(III):121-124.

MASSON N., GUEROLD F., DANGLES O. 2002. Use of blood parameters in fish to assess acidic stress and chloride pollution in French running waters. *Chemosphere*- **47**: 467-473.

MATTHIAS V.U. 1983. Effects of acidification on the composition of mountain brook biocoenoses. *Archiv für Hydrobiologie*- **4**: 407-483.

MAURICE C.G., LOWE R.L., BURTON T.M., STANFORD R.M. 1987. Biomass and compositional changes in the periphytic community of an artificial stream in response to lowered pH. *Water, Air, and Soil Pollution*- **33**: 165-177.

McCAHON C.P., BROWN A.F., POULTON M.J., PASCOE D. 1989. Effects of acid, aluminium, and lime additions on fish and macroinvertebrates in a chronically acidified Welsh stream. *Water, Air, and Soil Pollution*- **45**: 345-359.

McCAHON C.P. & PASCOE D. 1989. Short term experimental acidification of a Welsh stream : Toxicity of different forms of aluminium at low pH to fish and invertebrates. *Archive of Environmental Contamination and Toxicology*- **18**: 233-242.

MCPEEK M.A. & PECKARSKY B.L. 1998. Life histories and the strengths of species interactions: Combining mortality, growth, and fecundity effects. *Ecology*- **79**(3): 867-879.

McWILLIAMS P.G. 1980. Effects of pH on sodium uptake in Norwegian brown trout (*Salmo trutta*) from an acid river. *J. Exp. Biol.*- **88**: 259-267.

MECOM J.O. & CUMMINS K.W. 1964. A preliminary study on the trophic relationships of the larvae of *Brachycentrus americanus* (Banks). *Trans. Amer. Microscop. Soc.*- **83**: 233-243.

MECOM J.O. 1972. Feeding habits of Trichoptera in a mountain stream. *Oïkos*- **23**: 401-407.

MEEGAN S.K. & PERRY S.A. 1996. Periphyton communities in headwater streams of different water chemistry in the Central Appalachian Mountains. *Journal of Freshwater Ecology*- **11**(3): 247-256.

MERRETT W.J., RUTT G.P., WEATHERLEY N.S., THOMAS S.P., ORMEROD S.J. 1991. The response of macroinvertebrates to low pH and increased aluminium concentrations in Welsh streams : multiple episodes and chronic exposure.- *Archiv für Hydrobiologie*.- **121**: 115-125.

MIHUC T. & TOETZ D. 1994. Determination of diets of alpine aquatic insects using stable isotopes and gut analysis. *American Midland Naturalist*- **131**: 146-155.

MIHUC T.B. & MIHUC J.R. 1995. Trophic ecology of five shredders in a rocky mountain stream. *Journal of. Freshwater Ecology*- **10**(3): 209-216.

MIHUC T.B. & MINSHALL G.W. 1995. Trophic Generalists Vs Trophic Specialists - Implications for food-web dynamics in postfire streams. *Ecology*- **76**(8): 2361-2372.

MILLS K.H. & SCHINDLER D.W. 1986. Biological indicators of lake acidification. *Water, Air, and Soil Pollution*- **30**: 779-789.

MINSHALL G.W. 1967. Role of allochtonous detritus in the trophic structure of a woodland springbrook community. *Ecology*- **48**: 139-149.

MINSHALL G.W. & MINSHALL J.D. 1978. Further evidence on the role of chemical factors in determining distribution of benthic invertebrates in the River Duddon. *Archiv für Hydrobiologie*- **83**: 324-355.

MINSHALL G.W. 1984. Aquatic insect-substratum relationships. In: ROSENBERG D.M & RESH V.H. (eds.). The ecology of aquatic insects. New York, Praeger Publishers. pp: 358-400.

MOHAN M. & KUMAR S. 1998. Review of acid rain potential in India: Future threats and remedial measures. *Current Science*- **75**(6): 579-592.

MOHNEN V.A. 1988. The challenge of acid rain. *Scientific American*- **259**(2): 30-38.

MORGAN I.J. & McMAHON B.R. 1982 : Acid tolerance and effects of sublethal acid exposure on iono-regulation and acid-base status in two crayfish *Procambarus clarki* and *Oronectes rusticus*. *J. Exp. Biol.*- **97**: 241-252.

MOUTHON J. 1982. Les Mollusques dulcicoles. Données biologiques et écologiques. Clé de détermination des principaux genres de Bivalves et de Gastéropodes de France. *Bulletin Français de Pisciculture*, numéro spécial. Conseil Supérieur de la pêche (eds.). p. 27.

MULHOLLAND P.J., ELWOOD J.W., PALUMBO A.V., STEVENSON R.J. 1986. Effects of stream acidification on periphyton composition, chlorophyll, and productivity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **43**: 1846-1858.

MULHOLLAND P.J., PALUMBO A.V., ELWOOD J.W., ROSEMOND A.D. 1987. Effects of acidification on leaf decomposition in streams. *Journal of the North American Benthological Society*- **6**: 147-158.

MULHOLLAND P. J., DRISCOLL C.T., ELWOOD J.W., OSGOOD M.P., PALUMBO A. V., ROSEMOND A.D., SMITH M.E., SCHOFIELD C. 1992. Relationships between Stream Acidity and Bacteria, Macroinvertebrates, and Fish - a Comparison of North Temperate and South Temperate Mountain Streams, USA. *Hydrobiologia*- **239**(1): 7-24.

MÜLLER K. 1954 Investigations on the organic drift in North Swedish streams Institute for freshwater Research Drottningholm, Report, 34. pp: 133-148. In: WINTERBOURN M.J. & CROWE A.L.M. 2001. Flight activity of insects along a mountain stream: is directional flight adaptative? *Freshwater Biology*- **46**: 1479-1489.

MÜLLER K. 1982. The colonization cycle of freshwater insects. *Oecologia*- **52**: 202-207. In: WINTERBOURN M.J. & CROWE A. L. M. 2001. Flight activity of insects along a mountain stream: is directional flight adaptative? *Freshwater Biology*- **46**: 1479-1489.

MULLER P. 1980. Effects of artificial acidification on the growth of periphyton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **37**: 355-363.

MUNIZ I.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.

MUNN R.E. & RHODE H. 1971. On the meteorological interpretation of the chemical composition of monthly precipitation samples. *Tellus*- **23**: 1-13.

NAGEL P. 1989. Bildbestimmungsschlüssel der saprobien. Gustav Fischer Verlag (eds.). Stugart, New York. p. 183.

NELLEMANN C. & THOMSEN M.G. 2001. Long-term changes in forest growth: potential effects of nitrogen deposition and acidification. *Water, Air, and Soil Pollution*.- **128**: 197-205.

NEWTON R.M., BURNS D.A., BLETTE V., DRISCOLL C.T. 1996. Effect of whole catchment liming on the episodic acidification of two Adirondack streams. *Biogeochemistry*- **32**: 299-322.

NIEDERLEHNER B.R. & CAINRS J. Jr. 1990. Effects of increasing acidity on aquatic protozoan communities. *Water, Air, and Soil Pollution*- **52**: 183-196.

NILSSON L-A. & WIKLUND K. 1992. Influence of nutrient and water stress on Norway spruce production in South Sweden – the role of air pollutants. *Plant and Soil*- **147**: 251-265.

NISBET T.R. 2001. The role of forest management in controlling diffuse pollution in UK forestry. *Forest Ecology and Management*- **143**: 215-226.

NORTON S., KAHL J., FERNANDEZ I. 1999. Altered soil-soil water interactions inferred from stream water chemistry at an artificially acidified watershed at Bear Brook watershed, Maine USA. *Environmental Monitoring and Assessment*- **55**: 97-111.

NOUCHI I. 1993. Acid precipitation in Japan and its impact on plants 2. Effect of acid precipitation on growth or yield of crops and forest decline. *JARQ*- **26**: 231-237.

NYBERG P., APPELBERG M., DEGERMAN E. 1986. Effects of liming on crayfish and fish in Sweden. *Water, Air, and Soil Pollution*- **31**: 669-687.

ODÈN S. 1976. The acidity problem – an outline of concepts. *Water, Air, and soil Pollution*- **6**: 137-166.

OFFICE NATIONAL DES FORETS (O.N.F) 1998. Acidité et acidification des sols vosgiens. *Compte Rendu du Séminaire Gestionnaires Chercheurs*. INRA Champenoux.

OKLAND J. 1980. Environmental and snails (Gasteropoda): studies of 1000 lakes in Norway. In: DRABLOS D. & TOLLAN A. (eds.). Ecological impact of acid precipitation. Proceedings of an International Conference, Sandefjord, Norway, SNSF Project, Oslo. pp: 322-323.

OKLAND K.A. 1980. Mussels and Crustaceans: studies of 1000 lakes in Norway. In: DRABLOS D. & TOLLAN A. (eds.). Ecological impact of acid precipitation. Proceedings of an International Conference, Sandefjord, Norway, SNSF Project, Oslo. pp: 324-325.

OKLAND J. & OKLAND K.A. 1986. The effects of acid deposition on benthic animals in lakes and streams. *Experientia*- **42**: 471-486.

ORENDT C. 1998. Macroinvertebrates and diatoms as indicators of acidification in forest spring brooks in a region of eastern Germany (Leipzig-Halle-Bitterfeld) highly impacted by industrial activities. *Archiv für Hydrobiologie*- **143**(4): 435-467.

ORENDT C. 1999. Chironomids as bioindicators in acidified streams: a contribution to the acidity tolerance of chironomid species with a classification in sensitivity classes. *International Review of Hydrobiology*- **84**(5): 439-449.

ORMEROD S.J., MAWLE G.W., EDWARDS R.W. 1986. The influence of forest on aquatic fauna. In: GOOD J.E.G. (eds.), Environmental aspect of forestry in Wales. Institute of terrestrial ecology, Grange-over-sands. pp: 37-49.

ORMEROD S.J., WADE K.R., GEE A.S. 1987. Macrofloral assemblages in upland Welsh streams in relation to acidity, and their importance to invertebrates. *Freshwater Biology*- **18**: 545-557.

ORMEROD S.J., BULL K.R., CUMMINS C.P., TYLER S.J., VICKERY J.A. 1988. Egg mass and shell thickness in dippers *Cinclus cinclus* in relation to stream acidity in Wales and Scotland. *Environmental. Pollution*- **55**: 107-121.

ORMEROD S.J., WEATHERLEY N.S., MERRETT W.J., GEE A.S., WHITEHEAD P.G. 1990. Restoring acidified streams in upland Wales, a modelling comparison of chemical and biological effects of liming and reduction of sulphate deposition. *Environmental Pollution*- **64**: 67-85.

OTTO C. 1976. Habitat relationships in the larvae of three Trichoptera species. *Archiv für Hydrobiologie*- **77**: 505-517.

OTTO C. 1993. Long-Term Risk Sensitive Foraging in *Rhyacophila Nubila* (Trichoptera) Larvae from 2 Streams. *Oïkos*- **68**(1): 67-74.

PAINE R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American naturalist*- **100**: 65-75.

PALMER C., O'KEEFFE J., PALMER A., DUNNE T., RADLOFF S. 1993. Macroinvertebrate functional feeding groups in the middle and lower reaches of the Buffalo River, eastern Cape, South Africa. I. Dietary variability. *Freshwater Biology*- **29**: 441-453.

PALMER C.G. 1998. Setae and microtrichia: Structures for fine particle feeding in aquatic larvae. *Microscopic Anatomy of Invertebrates*- **11A**: 289-302.

PALUMBO A.V., MULHOLLAND P.J., ELWOOD J.W. 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.

PAOLETTI M.G. & BRESSAN M. 1996. Soil invertebrates as bioindicators of human disturbance. *Critical Reviews in Plant Sciences*- **15**(1): 21-62.

PARTY JP., PROBST A., DAMBRINE E. 1993. Détermination et cartographie des charges critiques en polluants atmosphériques dans les Vosges. Programme 'charges critiques'. Rapport scientifique. p. 61.

PARTY JP., PROBST A., DAMBRINE E., THOMAS A.L. 1995. Critical loads of acidity to surface waters in the Vosges massif (North-East of France). *Water, Air, and Soil pollution*- **85**: 2407-2412.

PARTY J.P. 1999. Acidification des sols et des eaux de surface des écosystèmes forestiers français. Thèse de doctorat de l'Université de Strasbourg. p. 247.

PECKARSKY B.L. & DODSON S.I. 1980. Do stonefly predators influence benthic distributions in streams? *Ecology*- **61**: 1275-1282.

PECKARSKY B.L. 1991. Mechanisms of intra and interspecific interference between larval stoneflies. *Oecologia*- **85**: 521-529.

PECKARSKY B.L. & COWAN C.A. 1991. Consequences of Larval Intraspecific Competition to Stonefly Growth and Fecundity. *Oecologia*- **88**(2): 277-288.

PENNANEN T., FRITZE H., VANHALA P., KIIKKILÂ O., NEUVONEN S., BAATH E. 1998. Structure of a microbial community in soil after prolonged addition of low levels of simulated acid rain. *Applied and Environmental Microbiology*- **64**(6): 2173-2180.

PERSSON G. 1982. Acidification today and tomorrow. Ministère de l'agriculture et de l'environnement de la Suède, Stockholm. pp: 108-109. In: DAMBRINE E. 2001. Acidification dans le massif vosgien : comprendre les mécanismes pour apporter des solutions. INRA, Nancy. http://www.nancy.inra.fr/acidification/

PETERSEN R.C., HARGEBY A., KULLBERG A. 1987. The biological importance of humique material in acidified waters. A summary of the chemistry, biology and ecotoxicology of aquatic humus in acidified waters. National Swedish Environmental Protection Board. Report 3388. p. 147.

PETERSEN I., WINTERBOTTOM J.H., ORTON S., FRIBERG N., HILDREW A.G., SPIERS D.C., GURNEY W.S.C. 1999. Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone stream, U. K. *Freshwater Biology*- **42**: 401-416.

PETERSON R. H., GORDON D. J., JOHNSTON D.J. 1985. Distribution of mayfly nymphs (Insecta : *Ephemeroptera*) in some streams of Eastern Canada as related to stream pH. *Canadian Field Naturalist*- **99**(4): 490-493.

PIHAN JC. 1987. Situation du réseau hydrographique du massif vosgien (Nord est de la France face au problème des précipitations acides. *Naturaliste can. (Rev. Ecol. Syst.)*- **114**: 261-267.

PITELKA L.F. & RAYNAL D.J. 1989. Forest decline and acidic deposition. *Ecology*- **70**(1): 2-10.

PITSCH T. 1993. Zur larvaltaxonomie, Faunistik und Ökologie mitteleuropäischer Flieswasser- Köcherfliegen (Insecta: *Trichoptera*). Landschaftsentwicklung und Umweltforschung-Schriftenreihe des Fachbereichs Landschaftsentwicklung-Sonderheft S8, Technische Universität, Berlin. p. 316.

PLANAS D., LAPIERRE L., MOREAU G., ALLARD M. 1989. Structural organization and species composition of a lotic periphyton community in response to experimental acidification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **46**: 827-835.

PLANAS D. & MOREAU G. 1989. Interaction periphyton - benthos en milieu acidifié. *Revue des Sciences de l'eau*- **2**: 607-619.

PLESKOT G. 1958. Die periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat. *Wasser und Abwasser*- **1**(32): 188-219.

POTHIN F. 1985. Gestion des ressources aquatiques. Présentation de l'ordre des Trichoptères. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*- **299**: 1-41.

POTTS W.T.W. & FRYER.G. 1979. The effect of pH and salt content on sodium balance in *Daphnia magna* and *Acantholeberis curvirostris* (Crustacea; Cladocera). *J. Comp. Physiol.*- **129**B: 289-294.

PRECHTEL A., ALEWELL C., ARMBRUSTER M., BITTERSOHL J., CULLEN J.M., EVANS C.D., HELLIWELL R., KOPÁCEK J., MARCHETTO A., MATZNER E., MEESENBURG H., MOLDAN F., MORITZ K., VESELÝ J., WRIGHT R.F. 2001. Response of sulphur dynamics in European catchments to decreasing sulphate deposition. *Hydrology and Earth System Sciences*- **5**(3): 311-325.

PROBST A., MASSABUAU JC., PROBST JL., FRITZ B. 1990a Acidification des eaux de surface sous l'influence des précipitations acides : rôle de la végétation et du substratum, conséquences pour les populations de truites. Le cas des ruisseaux des Vosges. *C. R. Acad. Sci. Paris*- 311(II): 405-411.

PROBST A., DAMBRINE E., VIVILLE D., FRITZ B. 1990b 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**: 101-124.

PROBST A., VIVILLE D., FRITZ B., AMBROISE B., DAMBRINE E. 1992. Hydrochemical budgets of a small forested granitic catchment exposed to acid deposition: the Strengbach catchment case study (Vosges massif, France). *Water, Air, and Soil pollution*- **62**: 337-347.

PROBST A., FRITZ B., VIVILLE D. 1995. Mid-term trends in acid precipitation, streamwater chemistry and element budgets in the Strenbach catchment (Vosges mountains, France). *Water, Air, and Soil pollution*- **79**: 39-59.

PROBST A., PARTY J. P., FEVRIER C., DAMBRINE E., THOMAS A.L., STUSSI J.M. 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.

PUHR C.B., DONOGHUE D.N.M., STEPHEN A.B., TERVET D.J., SINCLAIR C. 2000. Regional patterns of streamwater acidity and catchment afforestation in Galloway, SW Scotland. *Water, Air, and Soil Pollution*- **120**: 47-70.

PYNNÖNEN K. 1990. Physiological responses to severe acid stress in four species of freshwater Clams (Unionidae). *Archive of Environmental Contamination and Toxicology*- **19**: 471-478.

PYNNÖNEN K. 1991. Influence of aluminum and H^+ on the electrolyte homeostasis in the Unionidae *Anodonta anatina* L. and *Unio pictorium* L. *Archive of Environmental Contamination and Toxicology*- **20**: 218-225.

RABENI C.F.& MINSHALL G.W. 1977. Factors affecting microdistribution of stream benthic insects. *Oïkos*- **29**: 33-43.

RADDUM G.G. 1980. Comparison of benthic invertebrates in lakes with different acidity. *Proceedings Int. Conf. Sandefjord Norway '80*. DRABLOS D. & TOLLAN A. (eds.). SNSF Project, Oslo, p. 330. In: RAVERA O. 1987. Ecological effects of acid deposition. In: CHEREMISINOFF P.N. (eds.). Encyclopedia Environmental Control Technology. Vol. 3, Wastewater treatment Technology, Gulf Publishing, Hasbrook Heights N.J. USA. pp:447-486.

RADDUM G.G. & SAETER O.A. 1981. Chironomid communities in Norwegian lakes with different degree of acidification. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*- **21**:399-399.

RADDUM G.G. & FJELLHEIM A. 1984. Acidification and early warning organisms in freshwater in western Norway. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*- **22**: 1973-1980.

RADDUM G.G., FJELLHEIM A., HESTHAGEN T. 1988. Monitoring of acidification by the use of aquatic organisms. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*- **23**: 2291-2297.

RADDUM G.G. & FJELLHEIM A. 1995. Acidification in Norway – Status and trends biological monitoring – improvements in the invertebrate fauna. *Water, Air, and Soil Pollution*- **85**: 647-652.

RADDUM G.G. 1999. Large scale monitoring of invertebrates : aims, possibilities and acidification indexes. In: RADDUM G.G., ROSSELAND B.O., BOWMAN J. (eds.). Workshop on biological assessment and monitoring : evaluation of models. ICP-Waters Report 50/99, NIVA, Oslo. pp: 7-16.

RADDUM G.G, FJELLHEIM A., SKJELKVÅLE B.L. 2001. Improvements in water quality and aquatic ecosystems due to reduction in sulphur deposition in Norway. *Water, Air, and Soil Pollution*- **130**: 87-98.

RADDUM G.G. & SKJELKVALE B.L. 2001. Critical limit of acidifying compounds to invertebrates in different regions of Europe. *Water, Air, and Soil pollution*- **130**: 825-830.

RAVERA O. 1987. Ecological effects of acid deposition. In: CHEREMISINOFF P.N. (eds.). Encyclopedia Environmental Control Technology. Vol. 3, Wastewater treatment Technology, Gulf Publishing, Hasbrook Heights N.J. USA. pp:447-486.

RAYNOR G.S. & HAYES J.V. 1982. Variations in chemical wet deposition with meteorological conditions. *Atmospheric Environment*- **16**: 1647-1656.

RENSHAW M., COLLINS R.P., JENKINS A., ARNDT R., CARMICHAEL G. 1997. Predicting the effect of atmospheric pollution on soil and surface water acidification in the Middle Hills of Nepal. *The Science of the Total Environment*- **208**: 71-79.

REUSS J.O., COSBY B.J., WRIGHT R.F. 1987. Chemical processes governing soil and water acidification. *Nature*- **329**: 27-32.

RHODE H. 1989. Acidification in a global perspective. *Ambio*- **18**(3): 155-160.

RICHARDSON J.S. 1991. Seasonal food limitation of detritivores in a montane stream: an experimental test. *Ecology*- **72**: 873-887.

RICHARDSON J.S. 2001. Life cycle phenology of common detritivores from a temperate rainforest stream. *Hydrobiologia*- **455**: 87-95.

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.

RONG Q., SRIDHAR K.R., BÄRLOCHER F. 1995. Food selection in three leaf-shredding stream invertebrates. *Hydrobiologia*- **316**: 173-181.

ROOS T. 1957. Studies on upstream migration in adult stream dwelling insects. I. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottingholm*- **38**: 167-193

ROSILLON D. 1988. Food preference and relative influence of temperature and food quality on life history characteristics of a grazing mayfly, *Ephemerella ignita* (Poda). *Canadian Journal of Zoology*- **66**: 1474-1481.

ROSSELAND B.O. & STAURNES M. 1994 : Physiological mechanisms for toxic effects and resistance to acidic water : an ecophysiological and ecotoxicological approach. In: STEINBERG C.E.W. & WRIGHT R.F. (eds.). Acidification of freshwater ecosystems, implication for the future, J.Wiley, Chichester. pp: 227-246.

ROWE L., BERRILL M. & HOLLETT L. 1988. The influence of season and pH on mortality, molting and whole-body ion concentrations in nymphs of the mayfly *Stenonema femoratum*. *Comp. Biochem. Physiol.*- **90A**(3): 405-408.

ROWE L., HUDSON J., BERRILL M. 1988. Hatching success of mayfly eggs at low pH. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **45**(9): 1649-1652.

ROWE L., BERRILL M., HOLLETT L., HALL R.J. 1989. The effects of short-term laboratory pH depressions on molting, mortality and major ion concentrations in the mayflies *Stenonema femoratum* and *Leptophlebia cupida*. *Hydrobiologia*- **184**: 89-97.

RUPPRECHT R. 1992. Zu den ursachen der unterschiedkichen pH-Empfindlichkeit von *Gammarus pulex* L., *G. fossarum* Koch (Amphipoda) und *Asellus aquaticus* L. (Isopoda). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* - **77**(2): 255-264.

RUTT G.P., WEATHERLEY N.S., ORMEROD S.J. 1989. Macrohabitat availability in Welsh moorland and forest streams as a determinant of macroinvertebrate distribution. *Freshwater Biology*- **22**: 247-261.

SANGPRADUB N., GILLER P.S., O'CONNOR J.P. 1999. Life history patterns of stream-dwelling caddis. *Archiv Für Hydrobiologie*- **146**(4): 471-493.

SCHEUHAMMER A.M. 1991. Effects of acidification on the availability of toxic metals and calcium to wild birds and mammals. *Environmental Pollution*- **71**: 329-375.

SCHIMMER H., FRIEDRICH G., HEITKAMP U. 1991. The effects of acidification on the macroinvertebrate fauna in selected mountains brooks in Sauer and Siegerland (NW Germany). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*- **24**: 1835-1838.

SCHINDLER D.W. 1987. Recovery of canadian lakes from acidification. In: BARTH H. (eds.). Reversibility of acidification. Elsevier Applied Science publisher, London and New York. pp: 2-13.

SCHOFIELD C.L. 1976. Acid precipitation: effects on fish. *Ambio*- **5**(5-6): 228-230.

SCHOFIELD K., TOWNSEND C.R., HILDREW A.G. 1988. Predation and the prey community of a headwater stream. *Freshwater Biology*- **20**: 85-96.

SCHREIBER R.K. & NEWMAN J.R. 1988. Acid precipitation effects on forest habitats: implications for wildlife. *Conservation Biology*- **2**(3): 249-259.

SCHULZE E.D. & FREER-SMITH P.H. 1991. An evaluation of forest decline based on field observations focused on Norway spruce, *Picea abies*. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*- **97B**: 155-168.

SCHÜTTE C., SCHRIDDE P., SUHLING F. 1998. Life history patterns of *Onychogomphus uncatus* (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica*- **27**(1): 71-86.

SEIP H.M., DIANWU Z., JILING X., DAWEI Z., LARSSEN T., BOHAN L., VOGT R.D. 1995. Acidic deposition and its effects in Southwestern China. *Water, Air, and Soil Pollution*- **85**: 2301-2306.

SEPHTON D.H. & HYNES H.B.N. 1983. Food and mouthpart morphology of the nymphs of several Australian Plecoptera. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*- **34**: 893-908.

SHANNON J.D. 1999. Regional trends in wet deposition of sulfate in the United States and SO2 emissions from 1980 through 1995. *Atmospheric Environment*- **33**: 807-816.

SHAPAS T.J. & HILSENHOFF 1976. Feeding habits of Wisconsin's predominant lotic Plecoptera, Ephemeroptera and Trichoptera. *Great Lake Entomologist*- **9**: 175-188.

SHIBATA H. & SAKUMA T. 1996. Canopy modification of precipitation chemistry in deciduous and coniferous forests affected by acidic deposition. *Soil Sci. Plant Nutr.*- **42** (1): 1-10.

SHOUP C.S. 1948. Limnological observations on some streams of the New river watershed in the vicinity of Mountain Lake, Virginia. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*- **64**(1): 1-12. In: BELL H.L. & NEBEKER A.V. 1969. Preliminary studies on the tolerance of aquatic insects to low pH. *Journal of the Kansas Entomological Society*- **42**: 230-236.

SIEWERT H.F. & BUCK J.P. 1991. Effects of low pH on survival of Crayfish (*Orconectes virilis*). *Journal of freshwater Ecology*- **6**(1): 87-91.

SIMPSON E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*- **163**: 688-688.

SIMPSON K.W., BODE R.W., COLQUHOUN J.R. 1985. The macroinvertebrate fauna of an acid stream system in the Adirondack Mountains, New York. *Freshwater Biology*- **15**: 671-681.

SKEFFINGTON R.A & BROWN D.J.A. 1992. Timescales of recovery from acidification: implications of current knowledge for aquatic organisms. *Environmental Pollution*- **77**(3): 227-234.

SKJELKVÅLE B.L. & HENRIKSEN A. 1995. Acidification in Norway – status and trends. Surface and groundwater. *Water, Air, and Soil Pollution*- **85**: 629-634.

SMALLIDGE P.J., BRACH A.R., MACKUN I.R. 1993. Effects of watershed liming on terrestrial ecosystem processes. *Environ. Rev.*- **1**: 157-171.

SMITH, C., GOOD M., MURPHY J.F., GILLER P.S., O'HALLORAN J. 2000. Life-history patterns and spatial and temporal overlap in an assemblage of lotic Plecoptera in the Araglin Catchment Study Area, Ireland. *Archiv für Hydrobiologie*- **150**(1): 117-132.

SMITH M.E., WYSKOWSKI B.J., BROOKS C.M., DRISCOLL C.T., COSENTINI C.C. 1990. Relationships between acidity and benthic invertebrates of low order woodland streams in the Adirondack Mountains, New York. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **47**: 1318-1329.

SMOCK L.A. & GAZZERA S.B. 1996. Effects of experimental episodic acidification on a southeastern USA blackwater stream. *Journal of Freshwater Ecology*- **11**(1): 81-90.

SNUCINS E., GUNN J., KELLER B., DIXIT S., HINDAR A., HENRIKSEN A. 2001. Effects of regional reductions in sulphur deposition on the chemical and biological recovery of lakes within Killarney Park, Ontario, Canada. *Environmental Monitoring and Assessment*- **67**: 179-194.

SOULSBY C., TURNBULL D., LANGAN S.J., OWEN R., HIRST D. 1995. Long-term trends in stream chemistry and biology in North East Scotland: evidence for recovery. *Water, Air, and Soil Pollution*- **85**: 689-694.

SOULSBY C., TURNBULL D., HIRST D., LANGAN S.J., OWEN R. 1997. Reversibility of stream acidification in the Cairngorm region of Scotland. *Journal of Hydrology*.- **195**: 291-311.

SPURGEON D. 1997. Canada 'still has a long way to go' in effective control of acid rain. *Nature*- **390** : 6-6.

STEPHENSON S.L., STUDLAR S.M., McQUATTIE C.J., EDWARDS P. 1995. Effects of acidification on bryophyte communities in west Virginia mountain streams. *J. Environ. Qual.*- **24**: 116-125.

STICKNEY F. 1922. The relation of the nymphs of a dragonfly (*Libellula pulchella* Drury) to acid and temperature. *Ecology*- **3**(3): 250-254. In: BELL H.L. 1971. Effect of low pH on the survival and emergence of aquatic insects. *Water Research*- **5**: 313-319.

STODDARD J.L., JEFFRIES D.S., LUKEWILLE A., CLAIR T.A., DILLON P.J., DRISCOLL C.T., FORSIUS M., JOHANNESSEN M., KAHL J.S., KELLOGG J.H., KEMP A., MANNIO J., MONTEITH D.T., MURDOCH P.S., PATRICK S., REBSDORF A., SKJELKVALE B.L., STAINTON M.P., TRAAEN T., VAN DAM H., WEBSTER K.E., WIETING J., WILANDER A. 1999. Regional trends in aquatic recovery from acidification in North America and Europe. *Nature*- **401**: 575-578.

STOKES P.M. 1986. Ecological effect of acidification on primary producers in aquatic ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution*- **30**: 421-438.

STONER J.H., GEE A.S., WADE K.R. 1984. The effects of acidification on the ecology of streams in the Upper Tywi catchment in West Wales. *Environmental Pollution. Serie* A-35(5): 125-157.

STUDEMAN D., LANDOLT P., SARTORI M., HEFTI D., TOMKA I. 1992. Insecta Helvetica Fauna 9. *Ephemeroptera. Ed. Soc. Entomol. Suisse*. p.175.

SULLIVAN T.J., McMARTIN B., CHARLES D.F. 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.

SULLIVAN T.J., EILERS J.M., COSBY B.J., VACHÉ K.B. 1997. Increasing role of nitrogen in the acidification of surface waters in the Adirondack mountains, New York. *Water, Air, and Soil Pollution*- **95**: 313-336.

SUREN A.M. 1988. The ecological role of bryophytes in high alpine streams of New Zealand. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*- **23**: 1412-1416.

SUTCLIFFE D.W. & CARRICK T.R. 1973. Studies on mountain streams in the English Lake district. *Freshwater Biology*- **3**: 437-462.

SUTCLIFFE D.W. & HILDREW A.G. 1989. Invertebrate community in acid streams. In: MORRIS R., TAYLOR E. W., BROWN D.J.A., BROWN J.A. (eds.). Acid toxicity and aquatic animals. Seminar Series of the Society for Experimental Biology,Cambridge, Univ. Press. pp: 13-29.

SVENSON T., DICKSON W., HELLBERG J., MOBERG G., MUNTHE N. 1995. The Swedish liming programme. *Water, Air, and Soil Pollution*- **85**: 1003-1008.

SVENSSON B.W. 1974. Population movements of adult Trichoptera at a South Swedish stream. *Oïkos*- **25**:157-175.

SWEENEY B.W. 1984. Factors influencing life-history patterns of aquatic insects. In: ROSENBERG R.D.M. & RESH V.H. (eds.). The Ecology of aquatic insects. Praeger Publishers, New York. pp:56-100.

TACHET H., BOURNAUD M., RICHOUX P., USSEGLIO-POLATERA P. 2000. Invertébrés d'eau douce : Systématique, biologie, écologie. CNRS éditions (eds.). Paris. p.588.

TAO F. & FENG Z. 2000. Terrestrial ecosystem sensitivity to acid deposition in South China. *Water, Air, and Soil Pollution*- **118**: 231-243.

TEAGUE S.A., KNIGHT A.W., TEAGUE B.N. 1985. Stream microhabitat selectivity, resource partitioning and niche shifts in grazing caddisfly larvae. *Hydrobiologia*- **128**: 3-12

THIBAULT M. 1971. Le développement des Ephéméroptères d'un ruisseau à truites des Pyrénées-Atlantiques, le Lissuraga. *Annales de Limnologie*-**7**(1): 53-120.

THIÉBAUT G., 1997. Effets des perturbations liées à l'eutrophisation et l'acidification des cours d'eau des Vosges du Nord sur les phytocénoses aquatiques. Approche spatio-temporelle et expérimentale. Thèse de doctorat de l'Université de Metz. Mention : Sciences de la vie, Hydrobiologie. p.205.

THIÉBAUT G., VANDERPOORTEN A., GUEROLD F., BOUDOT J.P., MULLER. S. 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.

THIÉBAUT G., TIXIER G., FELTEN V., GUEROLD F. 2003. Suivi du degré d'acidification des eaux des cours d'eau du massif vosgien (N-Est de la France). Réponses des communautés biologiques. Communication orale, Congrès International des Limnologues d'Expression Française (Montréal, Canada).

THOMAS A.G.B. 1974. Diptères torrenticoles peu connus I. Les Athericidae (larves et imagos) du Sud de la France (Brachycera, Orthorrhapha). *Annales de Limnologie*- **10**(1): 55-84.

THOMAS A.G.B. 1975. Ephéméroptères du Sud-Ouest de la France. I. Migrations d'imagos à haute altitude. *Annales de Limnologie*- **11**:47-66

THOMAS A.L., DAMBRINE E., KING D., PARTY JP., PROBST A. 1999. A spatial study of the relationships between streamwater acidity and geology, soils and relief (Vosges, north-eastern France). *Journal of Hydrology*- **217**: 35-45.

THOMSEN A.G. & FRIBERG N. 2002. Growth and emergence of the stonefly *Leuctra nigra* in coniferous forest streams with contrasting pH. *Freshwater Biology* - **47**: 1159-1172.

THORNTON G.J.P. & DISE N.B. 1998. The influence of catchment characteristics, agricultural activities and atmospheric deposition on the chemistry of small streams in the English Lake District. *The Science of the Total Environment*- **216**: 63-75.

THORUP J. 1963. Growth and life cycle of invertebrates from Danish springs. *Hydrobiologia*- **22**: 55-84.

TIERNEY D., KELLY-QUINN M., BRACKEN J.J. 1998. The faunal communities of upland streams in the eastern region of Ireland with reference to afforestation impacts. *Hydrobiologia*- **389**(1-3): 115-130.

TIETGE J.E., JOHNSON R.D. & BERGMAN H. 1988. Morphometric changes in gill secondary lamellae of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) after long-term exposure to acid and aluminum. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*- **45**: 1643-1648.

TILMAN D., KNOPS J., WEDIN D., REICH P., RITCHIE M., SIEMANN E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*- **277**: 1300-1302.

TILMAN D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*- **80**(5): 1455-1474.

TIPPING E., BASS J.A.B., HARDIE D., HAWORTH E.Y., HURLEY M.A., WILLS G. 2002. Biological responses to the reversal of acidification in surface waters of the English Lake District. *Environmental Pollution*- **116**: 137-146.

TOWNSEND C.R., HILDREW A.G., FRANCIS J. 1983. Community structure in some Southern English streams: the influence of physicochemical factors. *Freshwater biology*- **13**: 521-544.

TOWNSEND C.R. & HILDREW A.G. 1988. Pattern and process in low order streams. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*- **23**: 1267-1271.

TRANTER M., DAVIES T.D., WIGINGTON Jr P.J., ESHLEMAN K. 1994. Episodic acidification of freshwater systems in Canada. Physical and geochemical processes. *Water, Air, and Soil Pollution*- **72**: 19-39.

TURNER M.A., HOWELL E.T., SUMMERSBY M., HESSLEIN R.H., JACKSON M.B. FINDLAY D.L. 1991. Changes in epilithon and epiphyton associated with experimental acidification of a lake to pH 5.0. *Limnology and Oceanography*- **36**: 1390-1405.

ULFSTAND S. 1968. Life cycles of benthic insects in Lapland streams (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera Simuliidae). *Oïkos*- **19**: 167-190.

ULRICH E. & WILLIOT B. 1993. Les dépôts atmosphériques en France. ONF-ADEME, ISBN Z 904 384 48-0, Paris. p.154. In: DAMBRINE E., SVERDRUP H., WARFVINGE P. 1995. Atmospheric deposition, forest management and soil nutrient availability: a modelling exercise. In: LANDMANN G. & BONNEAU M. (eds.). Forest Decline and Atmospheric Deposition in the French Mountains. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. pp: 259-269.

USSEGLIO-POLATERA P., RICHOUX P., BOURNAUD M., TACHET H. 2001. A functional classification of benthic macroinvertebrates based on biological and ecological traits : application to river condition assessment and stream managment. *Archiv für Hydrobiologie*- Suppl. **139/1**: 53-83.

VANGENECHTEN J.H.D., WITTERS H., VANDERBORGHT O.L.J. 1989. Laboratory studies on invertebrate survival and physiology in acid waters. In: MORRIS R., TAYLOR

E.W., BROWN D.J.A., BROWN J.A. (eds.). Acid toxicity and aquatic animals. Cambridge University Press, Cambridge. pp: 153-170.

VANHALA P., FRITZE H., NEUVONEN S. 1996. Prolonged simulated acid rain treatment in the subarctic: Effect on the soil respiration rate and micobial biomass. *Biol. Fertil. Soils*- **23**:7-14.

VAN LEEUWEN E.P., HENDRIKS K.C.M.A., KLAP J.M., DE VRIES W., DE JONG E., ERISMAN J.W. 2000. Effects of environmental stress on forest crown condition in Europe. Part II: estimation of stress induced by meteorology and air pollutants. *Water, Air, and Soil Pollution*- **119**: 335-362.

VENTURA M. & HARPER D. 1996. The impacts of acid precipitation mediated by geology and forestry upon upland stream invertebrate communities. *Archiv für Hydrobiologie*- **138** (2): 161-173.

VERBOST P.M., BERNTSSEN M.H.G, KROGLUND F., LYDERSEN E., WITTERS H.E., ROSSELAND B.O., SALBU B., WENDELAAR BONGA S.E. 1995. The toxic mixing zone of neutral and acidic river water : acute aluminium toxicity in brown trout (*Salmo trutta* L.). *Water, Air, and Soil Pollution*- **85**(2): 341-346.

VERGON J.P. & BOURGEOIS C. 1993. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Les larves de Diptères Chironomidae : 1. Caractères généraux et clés d'identification des tribus. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*- **62**(4): 101-132.

VOELZ N.J. & WARD J.V. 1992. Feeding habits and food resources of filter-feeding Trichoptera in a regulated mountain stream. *Hydrobiologia*- **231**: 187-196.

VOSHELL J.R. 1991. Life-Cycle of *Simulium Jenningsi* (Diptera, Simuliidae) in Southern West-Virginia. *Journal of Economic Entomology*- **84**(4): 1220-1226.

VRBA J., KOPÁČEK J., FOTT J., KOHOUT L., NEDBALOVÁ L., PRAŽÁKOVÁ M., SOLDÁN T., SCHAUMBURG J. 2003. Long-term studies (1871-2000) on acidification and recovery of lakes in the Bohemian Forest (central Europe). *The Science of the Total Environment*- **310**: 73-85.

VUORI K.M. 1995. Species-Specific and Population-Specific Responses of Translocated *Hydropsychid* Larvae (Trichoptera, Hydropsychidae) to Runoff from Acid Sulfate Soils in the River Kyronjoki, Western Finland. *Freshwater Biology*- **33** (2): 305-318.

VUORI K.M. & KUKKONEN J. 1996. Metal concentrations in *Hydropsyche pellucidula* larvae (Trichoptera, Hydropsychidae) in relation to the anal papillae abnormalities and age of exocuticle. *Water Research*- **30**(10): 2265-2272.

VUORI K.M 1996. Acid-induced acute toxicity of aluminium to three species of filter feeding caddis larvae (Trichoptera, Arctopsychidae, and Hydropsychidae). *Freshwater Biology*- **35**: 179-188.

WADE K.R., ORMEROD S.J., GEE A.S. 1989. Classification and ordination of macroinvertebrate assemblages to predict stream acidity in upland Wales. *Hydrobiologia*- **171** : 59-78.

WAGNER R. 1990. A laboratory study on the life cycle of *Sericostoma Personatum* (Kirby & Spence), and light-dark dependent food consumption. *Hydrobiologia*- **208**: 201-212.

WAGNER R. 2002. The influence of temperature and food on size and weight of adult *Chaetopteryx villosa* (Fabricius) (Insecta: Trichoptera) along a stream gradient. *Archiv für Hydrobiologie*- **154**(3): 393-411.

WALL D.H. 1999. Biodiversity and Ecosystem functioning. *Bioscience*- **49**(2): 107-108.

WALLACE I.D., WALLACE B., PHILIPSON G.N. 1990. A key to the case-bearing caddis larvae of Britain and Ireland. Freshwater Biological Association (eds.). ELLIOTT J.M.: Series editor, Scientific Publication N° 51. p. 237.

WANG T.J., JIN L.S., LI Z.K., LAM K.S. 2000. A modelling study on acid rain and recommended emission control strategies in China. *Atmospheric Environment*- **34**: 4467-4477.

WARINGER J. & GRAF W. 1997. Atlas der österreichischen köckerfliegenlarven. Facultas-Universitätsverlag (eds.). Autria. p. 286.

WATANABE N.C., MORI I., YOSHITAKA I. 1999. Effect of water temperature on the mass emergence of the mayfly, *Ephoron shigae*, in a Japanese river (Ephemeroptera : Polymitarcyidae). *Freshwater Biology*- **41**(3): 537-541.

WATERS T.F. 1969. The turn over ratio in production ecology of freshwater invertebrates. *The American naturalist*- **103**: 173-185.

WATERS T.F.C. & CRAWFORD G.W. 1973. Annual production of a stream mayfly population: a comparison of methods. *Limnology and Oceanography*- **18**(2): 286-296.

WEATHERLEY N.S. 1988. Liming to mitigate acidification in freshwater ecosystems: a review of the biological consequences. *Water, Air, and Soil Pollution*- **39**: 421-437.

WEATHERLEY N.S., ORMEROD S.J., THOMAS S.P., EDWARDS R.W. 1988. The Response of Macroinvertebrates to Experimental Episodes of Low Ph with Different Forms of Aluminum, During a Natural Spate. *Hydrobiologia*- **169**(2): 225-232.

WELLNITZ T.A.& WARD J.V. 1998. Does light intensity modify the effect mayfly grazers have on periphyton? *Freshwater Biology*- **39**: 135-149.

WERNEKE U. & ZWICK P. 1992. Mortality of the terrestrial adult and aquatic nymphal life stages of *Baetis vernus* and *Baetis rhodani* in the Breitenbach, Germany. *Freshwater Biology*- **28**: 249-255.

WHEATLY M.G. & GANNON A.T. 1995. Ion regulation in crayfish : freshwater adaptation and the problem of molting. *Amer. Zool.*- **35**: 49-59.

WIEDERHOLM T. & ERIKSON L. 1977. Benthos of an acid lake. *Oïkos*- **29**: 261-267.

WILLIAMS D.D. 1980. Some relationships between stream benthos and substrate heterogeneity. *Limnology and Oceanography*- **25**: 166-172.

WILLOUGHBY L.G. 1988. The ecology of *Baetis muticus* and *Baetis rhodani* (Insecta, Ephemeroptera), with special emphasis on acid water backgrounds. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*- **73**: 259-273.

WILLOUGHBY L.G. & MAPPIN R.G. 1988. The distribution of *Ephemerella ignita* (Ephemeroptera) in streams: the role of pH and food resources. *Freshwater Biology* **19**: 145-155.

WINTERBOURN M.J. 1974. Life Histories, Trophic Relations and Production of *Stenoperla Prasina* (Plecoptera) and *Deleatidium Sp* (Ephemeroptera) in a New-Zealand River. *Freshwater Biology*- **4**(6): 507-524.

WINTERBOURN M.J., HILDREW A.G., BOX A. 1985. Structure and grazing of stone surface organic layers in some acid streams of Southern England. *Freshwater Biology*- **15**: 363-374.

WINTERBOURN M.J., HILDREW A.G., ORTON S. 1992. Nutrients, algae and grazers in some British streams of contrasting pH. *Freshwater Biology*- **28**: 173-182.

WINTERBOURN M.J. & CROWE A.L.M. 2001. Flight activity of insects along a mountain stream: is directional flight adaptative? *Freshwater Biology*- **46**: 1479-1489.

WITTERS H., VANGENECHTEN J.H.D., VAN PUYMBROECK S., VANDERBORGHT O.L.J. 1984. Interference of aluminium and pH on the Na-influx in an aquatic insect *Corixa punctata* (Illig.). *Bull. Envir. Contam. Toxicol.*- **32**: 575-579.

WOOD C.M. 1989. The physiological problems of fish in acid water. In: MORRIS R., TAYLOR E.W., BROWN D.J.A., BROWN J.A. (eds.). Acid toxicity and aquatic animals. Cambridge University Press, Cambridge. pp: 125-152.

WOODIWISS M. 1964. A biological system of stream classification used by the trent River Board. *Chem. Indus.*- **11**: 443-447.

WRIGHT R.F. & HAUHS M. 1991. Reversibility of acidification: soils and surface waters. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*- **97B**: 169-191.

WRIGHT R.F, ALEWELL C., CULLEN J.M., EVANS C.D., MARCHETTO A., MOLDAN F., PRECHTEL A., ROGORA M. 2001. Trends in nitrogen deposition and leaching in acid sensitive streams in Europe. *Hydrology and Earth System Sciences*- **5**(3): 299-310.

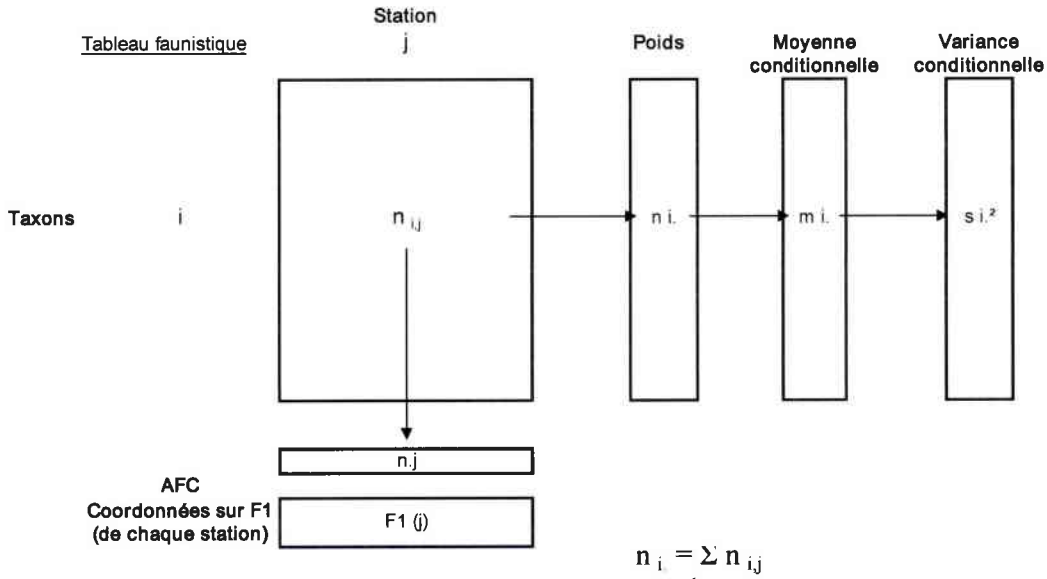
ZHAO D., XIONG J., XU Y., CHAN W.H. 1988. Acid rain in southwestern China. *Atmospheric Environment*- **22**(2): 349-358.

ZWICK P. 1990. Emergence, maturation and upstream oviposition flights of Plecoptera from the Breitenbach, with notes on the adult phase as a possible control of stream insect populations. *Hydrobiologia*- **194**: 207-223.

ANNEXES

ANNEXE 1

Calcul des amplitudes de répartition des taxons dans les stations à partir du tableau faunistique et de la représentation en AFC selon Chessel *et al.* (1982)



$$n_{i.} = \sum_j n_{i,j}$$

$$m_{i.} = 1/n_{i.} \sum_j n_{i,j} F1(j)$$

$$s_{i.}^2 = 1/n_{i.} \sum_j n_{i,j} F1^2(j) - m_i^2$$

ANNEXE 2

Matrice de corrélation de Pearson entre les densités cumulées des taxons et les paramètres descripteurs de l'acidification

Corrélations (matrice tax-chimie1.sta)
Corrélations significatives marquées à p < ,05000
6 (Suppression des observ. à VM)

	pH	A.N.C	Conductivité	Aluminium total
Epeorus sylvicola	0.8717	0.9632	0.8446	-0.6498
	p=,024	p=,002	p=,034	p=,162
Rhitrogena gp semicolorata	0.8903	0.9437	0.8202	-0.6408
	p=,017	p=,005	p=,046	p=,170
Ecdyonurus venosus	0.6731	0.7319	0.4942	-0.4361
	p=,143	p=,098	p=,319	p=,387
Baetis alpinus	0.9117	0.798	0.6601	-0.7305
	p=,011	p=,057	p=,154	p=,099
Baetis melanonyx	0.8665	0.8711	0.7461	-0.5957
	p=,026	p=,024	p=,089	p=,212
Baetis rhodani	0.9552	0.8929	0.7337	-0.8229
	p=,003	p=,017	p=,097	p=,044
Baetis vernus	-0.8794	-0.7801	-0.7774	0.9848
	p=,021	p=,067	p=,069	p=,000
Alainites muticus	0.8717	0.973	0.9077	-0.6631
	p=,024	p=,001	p=,012	p=,151
Baetis sp	0.9377	0.9655	0.9453	-0.8164
	p=,006	p=,002	p=,004	p=,047
Habroleptoïdes confusa	0.7738	0.9302	0.9887	-0.6845
	p=,071	p=,007	p=,000	p=,134
Habrophlebia lauta	0.7512	0.8352	0.6386	-0.5246
	p=,085	p=,038	p=,172	p=,285
Seratella ignita	0.7532	0.9035	0.7824	-0.5478
	p=,084	p=,014	p=,066	p=,260
Ephemerella mucronata	0.3718	0.3812	0.0887	-0.1341
	p=,468	p=,456	p=,867	p=,800
Ameletus inopinatus	0.2365	0.0962	-0.1829	0.0525
	p=,652	p=,856	p=,729	p=,921
Perlodes microcephala	0.9247	0.7655	0.5714	-0.8046
	p=,008	p=,076	p=,236	p=,054
Diura bicaudata	-0.7177	-0.6056	-0.4442	0.8107
	p=,108	p=,203	p=,378	p=,050
Isoperla spp	0.8866	0.823	0.6243	-0.643
	p=,019	p=,044	p=,185	p=,168
Siphonoperla torrentium	-0.7449	-0.791	-0.6356	0.4882
	p=,089	p=,061	p=,175	p=,326
Brachyptera seticornis	0.3508	0.5286	0.6491	-0.0959
	p=,495	p=,281	p=,163	p=,857
Amphinemura sulcicollis	0.2808	0.0823	0.0734	-0.4388
	p=,590	p=,877	p=,890	p=,384
Nemurella picteti	-0.5202	-0.4512	-0.4629	0.6034
	p=,290	p=,369	p=,355	p=,205
Nemoura spp	-0.2501	-0.1963	-0.1226	0.4523
	p=,633	p=,709	p=,817	p=,368
Protonemura nimborum	0.1544	-0.0275	-0.1592	-0.0024
	p=,770	p=,959	p=,763	p=,996
Protonemura praecox	0.8873	0.9242	0.8514	-0.869
	p=,018	p=,008	p=,031	p=,025
Protonemura meyeri	0.2274	0.3154	0.4394	-0.4305
	p=,665	p=,543	p=,383	p=,394

Protonemura intricata		0.7891	0.9163	0.7815	-0.5878
	p=,062	p=,010	p=,066	p=,220	
Protonemura lateralis		-0.0591	-0.1212	-0.4138	0.2175
	p=,911	p=,819	p=,415	p=,679	
Protonemura fumosa		-0.4935	-0.4635	-0.447	0.2186
	p=,320	p=,355	p=,374	p=,677	
Protonemura nitida		0.9867	0.952	0.8347	-0.8385
	p=,000	p=,003	p=,039	p=,037	
Protonemura sp		0.4137	0.5277	0.4101	-0.1138
	p=,415	p=,282	p=,419	p=,830	
Capnia vidua		-0.4368	-0.4763	-0.6315	0.435
	p=,386	p=,340	p=,179	p=,389	
Leuctra prima		0.6565	0.6996	0.7465	-0.4268
	p=,157	p=,122	p=,088	p=,399	
Leuctra inermis		0.1958	0.303	0.1835	-0.1926
	p=,710	p=,559	p=,728	p=,715	
Leuctra nigra		-0.4996	-0.5793	-0.4611	0.3414
	p=,313	p=,228	p=,357	p=,508	
Leuctra gp fusca		-0.7604	-0.856	-0.8068	0.6255
	p=,079	p=,030	p=,052	p=,184	
Leuctra gp hippopus/inermis		0.6265	0.5273	0.4095	-0.6576
	p=,183	p=,282	p=,420	p=,156	
Leuctra sp		0.7982	0.7569	0.6452	-0.8043
	p=,057	p=,081	p=,167	p=,054	
Rhyacophila evoluta		0.6739	0.7691	0.7306	-0.7352
	p=,142	p=,074	p=,099	p=,096	
Ryacophila praemorsa		-0.8842	-0.7384	-0.5929	0.8091
	p=,019	p=,094	p=,215	p=,051	
Rhyacophila obliterata		0.7993	0.7264	0.5522	-0.8208
	p=,056	p=,102	p=,256	p=,045	
Rhyacophila gp dorsalis		0.1764	0.4384	0.3227	0.0614
	p=,738	p=,384	p=,533	p=,908	
Rhyacophila aquitanica		0.2782	0.2253	0.0854	0.0635
	p=,593	p=,668	p=,872	p=,905	
Rhyacophila tristis		0.6252	0.6543	0.7932	-0.5894
	p=,184	p=,159	p=,060	p=,218	
Philopotamoïdes centralis		-0.3875	-0.5327	-0.4542	0.2215
	p=,448	p=,277	p=,366	p=,673	
Rhyacophila sp		0.3012	0.2779	0.0425	0.0616
	p=,562	p=,594	p=,936	p=,908	
Hydropsyche dinarica		0.8539	0.8473	0.7094	-0.575
	p=,030	p=,033	p=,114	p=,233	
Hydropsyche tenuis		0.9531	0.913	0.836	-0.7892
	p=,003	p=,011	p=,038	p=,062	
Hydropsyche siltalai		0.2315	0.4307	0.5675	-0.2533
	p=,659	p=,394	p=,240	p=,628	
Hydropsyche sp		0.9419	0.9015	0.811	-0.7559
	p=,005	p=,014	p=,050	p=,082	
Sericostoma personatum		0.7544	0.5454	0.4829	-0.7074
	p=,083	p=,263	p=,332	p=,116	
Odontocerum albicorne		0.2034	-0.0589	-0.0999	-0.4105
	p=,699	p=,912	p=,851	p=,419	
Philopotamus ludificatus		0.8847	0.6848	0.607	-0.8851
	p=,019	p=,133	p=,201	p=,019	
Philopotamus sp		0.7728	0.6178	0.6008	-0.6889
	p=,072	p=,191	p=,207	p=,130	
Plectrocnemia conspersa		-0.898	-0.8354	-0.6554	0.7351
	p=,015	p=,038	p=,158	p=,096	
Plectrocnemia geniculata		-0.8262	-0.9149	-0.7695	0.595
	p=,043	p=,011	p=,074	p=,213	

Plectrocnemia sp		-0.6261		-0.5989		-0.4294		0.4666
	p=,184		p=,209		p=,395		p=,351	
Lithax niger		0.8297		0.6101		0.4101		-0.7401
	p=,041		p=,198		p=,419		p=,093	
Silo pallipes		0.8477		0.8911		0.7695		-0.7819
	p=,033		p=,017		p=,074		p=,066	
Goeridae		0.9518		0.8357		0.7125		-0.8104
	p=,003		p=,038		p=,112		p=,051	
Crunoecia irrorata		0.2707		0.1326		0.2972		-0.3232
	p=,604		p=,802		p=,567		p=,532	
Micrasema minimum		0.7455		0.7127		0.6387		-0.8467
	p=,089		p=,112		p=,172		p=,033	
Micrasema longulum		0.7824		0.7867		0.5406		-0.6134
	p=,066		p=,063		p=,268		p=,195	
Glossossoma conformis		0.9606		0.7976		0.6604		-0.927
	p=,002		p=,057		p=,153		p=,008	
Agapetus fuscipes		0.7831		0.7251		0.7814		-0.7819
	p=,065		p=,103		p=,066		p=,066	
Ptilocolepus granulatus		0.0099		0.0209		0.0875		0.2093
	p=,985		p=,969		p=,869		p=,691	
Stactobia moselyi		0.2835		0.2421		0.2281		-0.0163
	p=,586		p=,644		p=,664		p=,976	
Tinodes rostocki		0.6489		0.7466		0.905		-0.7307
	p=,163		p=,088		p=,013		p=,099	
Tinodes assimilis		0.3709		0.2598		0.3143		-0.2368
	p=,469		p=,619		p=,544		p=,651	
Berea sp		0.8255		0.9059		0.945		-0.6734
	p=,043		p=,013		p=,004		p=,143	
Adicella reducta		0.2629		0.0586		0.0495		-0.6004
	p=,615		p=,912		p=,926		p=,208	
Drusus annulatus		-0.5187		-0.4554		-0.3003		0.4667
	p=,292		p=,364		p=,563		p=,351	
Drusus discolor		-0.0207		-0.0992		-0.1773		0.2802
	p=,969		p=,852		p=,737		p=,591	
Potamophylax cingulatus		0.9261		0.8592		0.8666		-0.9272
	p=,008		p=,028		p=,026		p=,008	
Potamophylax luctuosus		0.5011		0.7437		0.8899		-0.4397
	p=,311		p=,090		p=,018		p=,383	
Potamophylax sp		0.7999		0.671		0.5978		-0.9282
	p=,056		p=,145		p=,210		p=,008	
Halesus digitatus		0.6593		0.7141		0.4708		-0.4213
	p=,154		p=,111		p=,346		p=,405	
Halesus sp		0.7405		0.8267		0.9234		-0.8131
	p=,092		p=,042		p=,009		p=,049	
Chaetopteryx villosa		0.3005		0.1959		-0.0627		-0.1762
	p=,563		p=,710		p=,906		p=,738	
Chaetoperygopsis maclachlai		-0.6501		-0.7806		-0.827		0.6721
	p=,162		p=,067		p=,042		p=,144	
Pseudopsilopteryx zimmeri		-0.5196		-0.6398		-0.5516		0.3441
	p=,291		p=,171		p=,257		p=,504	
Limnephilinae		-0.703		-0.6294		-0.3361		0.5239
	p=,119		p=,181		p=,515		p=,286	
Esolus sp		0.439		0.3312		0.4487		-0.6659
	p=,384		p=,521		p=,372		p=,149	
Elmis sp		0.3895		0.5901		0.588		-0.0524
	p=,445		p=,218		p=,220		p=,922	
Limnius sp		0.5333		0.5218		0.4701		-0.2301
	p=,276		p=,288		p=,347		p=,661	
Hydraena gracilis		0.9551		0.9473		0.8418		-0.7816
	p=,003		p=,004		p=,036		p=,066	

Helodes sp		0.4086	0.1531	0.188	-0.4943
	p=,421	p=,772	p=,721	p=,319	
Oreodytes sp		0.293	0.2493	0.2141	-0.5194
	p=,573	p=,634	p=,684	p=,291	
Agabus guttatus		-0.6214	-0.401	-0.2077	0.6557
	p=,188	p=,431	p=,693	p=,157	
Platambus maculatus		-0.2268	-0.1442	-0.3143	0.3095
	p=,666	p=,785	p=,544	p=,551	
Anacaena globulus		-0.5457	-0.4136	-0.1798	0.2455
	p=,263	p=,415	p=,733	p=,639	
Liponeura cinarescens		0.4794	0.3414	0.1136	-0.2069
	p=,336	p=,508	p=,830	p=,694	
Ibisia marginata		0.8614	0.6678	0.5488	-0.7876
	p=,027	p=,147	p=,259	p=,063	
Dolichopodidae		-0.7247	-0.5519	-0.504	0.708
	p=,103	p=,256	p=,308	p=,115	
Tipulidae		-0.575	-0.443	-0.4656	0.7711
	p=,233	p=,379	p=,352	p=,073	
Tipula maxima		0.67	0.8276	0.9614	-0.6386
	p=,145	p=,042	p=,002	p=,172	
Tipula savtshenkia		-0.5077	-0.3617	-0.3123	0.6798
	p=,304	p=,481	p=,547	p=,137	
Eloeophila sp		0.6397	0.5484	0.4346	-0.6831
	p=,171	p=,260	p=,389	p=,135	
Hexatoma sp		0.7197	0.7391	0.7585	-0.8708
	p=,107	p=,093	p=,080	p=,024	
Austrolimnophila sp		0.814	0.765	0.6334	-0.8621
	p=,049	p=,076	p=,177	p=,027	
Pedicia rivosa		-0.4887	-0.549	-0.3465	0.4491
	p=,325	p=,259	p=,501	p=,372	
Pediciini		0.126	0.1666	0.3492	0.0215
	p=,812	p=,752	p=,497	p=,968	
Dicranota sp		-0.0315	-0.2619	-0.3252	0.0998
	p=,953	p=,616	p=,529	p=,851	
Molophilus sp		-0.1574	-0.327	-0.2976	-0.1756
	p=,766	p=,527	p=,567	p=,739	
Eriopteriini		-0.062	-0.2342	-0.2335	0.2025
	p=,907	p=,655	p=,656	p=,700	
Antocha vitripennis		0.5105	0.7106	0.9054	-0.4889
	p=,301	p=,113	p=,013	p=,325	
Limoniinae sp1		-0.2567	-0.4048	-0.4627	0.2453
	p=,623	p=,426	p=,356	p=,639	
Limoniidae		-0.1212	-0.3271	-0.3501	-0.2508
	p=,819	p=,527	p=,496	p=,632	
Clinocerinae		0.2441	0.1437	0.1046	-0.5606
	p=,641	p=,786	p=,844	p=,247	
Hemedrominae		0.6155	0.4304	0.2881	-0.5244
	p=,193	p=,394	p=,580	p=,286	
Syrphidae		0.4288	0.3717	0.064	-0.2725
	p=,396	p=,468	p=,904	p=,601	
Ceratopogoninae		0.8619	0.7771	0.7322	-0.7172
	p=,027	p=,069	p=,098	p=,109	
Atrichopogon sp		0.318	0.3298	0.5102	-0.2969
	p=,539	p=,523	p=,301	p=,568	
Psychodidae		0.9394	0.9417	0.8042	-0.7236
	p=,005	p=,005	p=,054	p=,104	
Dixa sp		0.7301	0.6578	0.7399	-0.9127
	p=,099	p=,156	p=,093	p=,011	
Simulini		0.2268	0.4201	0.2818	0.1572
	p=,666	p=,407	p=,588	p=,766	

Prosimulium (rufipes)		0.1649	0.3042	0.192	0.2462
	p=,755	p=,558	p=,716	p=,638	
Thaumaleidae		0.3213	0.2909	0.4289	-0.3485
	p=,535	p=,576	p=,396	p=,498	
Orthocladiinae		0.9021	0.931	0.8578	-0.864
	p=,014	p=,007	p=,029	p=,026	
Tanypodinae		0.3628	0.2537	0.3376	-0.3856
	p=,480	p=,628	p=,513	p=,450	
Diamesinae		0.2963	0.2844	-0.0306	-0.0261
	p=,568	p=,585	p=,954	p=,961	
Tanytarsini		0.56	0.6993	0.7114	-0.3944
	p=,248	p=,122	p=,113	p=,439	
Chironomini		0.0901	0.4243	0.5553	0.0725
	p=,865	p=,402	p=,253	p=,891	
Sialis fuliginosa		0.1546	0.2287	-0.0008	0.0915
	p=,770	p=,663	p=,999	p=,863	
Velia sp		-0.5451	-0.5572	-0.402	0.3369
	p=,263	p=,251	p=,430	p=,514	
Cordulegaster boltoni		0.5937	0.5881	0.7165	-0.8173
	p=,214	p=,220	p=,109	p=,047	
Ancylus fluviatilis		0.793	0.8937	0.731	-0.5785
	p=,060	p=,016	p=,099	p=,229	
Pisidium		0.6165	0.7075	0.7596	-0.3612
	p=,192	p=,116	p=,080	p=,482	
Planorbidae		0.5832	0.5023	0.5898	-0.8487
	p=,224	p=,310	p=,218	p=,033	
Bythinella viridis		0.5979	0.4469	0.5107	-0.5627
	p=,210	p=,374	p=,301	p=,245	
Bythinella sp 2		0.3784	0.3942	0.5705	-0.6079
	p=,460	p=,439	p=,237	p=,200	
Valvata sp		0.5255	0.3893	0.4832	-0.5146
	p=,284	p=,446	p=,332	p=,296	
Polycelis felina		0.7742	0.6567	0.678	-0.8861
	p=,071	p=,157	p=,139	p=,019	
Phagocata vitta		-0.296	-0.5105	-0.3675	-0.0344
	p=,569	p=,301	p=,474	p=,948	
Lumbriculidae		-0.4756	-0.5727	-0.484	0.0971
	p=,340	p=,235	p=,331	p=,855	
Enchytraiedae		-0.302	-0.4712	-0.304	0.148
	p=,561	p=,345	p=,558	p=,780	
Eiseniella tetraedra		0.966	0.9866	0.9118	-0.8639
	p=,002	p=,000	p=,011	p=,027	
Naididae		0.6939	0.8821	0.9063	-0.4666
	p=,126	p=,020	p=,013	p=,351	
Tubificidae		0.7187	0.7916	0.5755	-0.4864
	p=,108	p=,061	p=,232	p=,328	
Haplotaxis sp		-0.3274	-0.3027	-0.4148	0.3186
	p=,526	p=,560	p=,413	p=,538	
Hydracariens		0.2974	0.2416	0.0868	-0.403
	p=,567	p=,645	p=,870	p=,428	
Mermithidae		0.268	0.3862	0.6505	-0.3254
	p=,608	p=,450	p=,162	p=,529	

ANNEXE 3

Codage des taxons considérés dans cette étude à partir des groupes (lettres grecs), sous groupes et unités (chiffres) définis par Usseglio et al. (2001)

	CODE				
Epeorus	α11	*Elmis*	β12	*Planorbidae*	γ22
Rhitrogena	α22	*Limnius*	β12	*Bythinella*	α11
Ecdyonurus	β21	*Dryops*	δ112	*Valvata*	γ22
Electrogena	β21	*Hydraena*	δ13	*Polycelis*	γ22
Baetis	β22	*Helodes*	δ2122	*Dugesia*	γ22
Habroleptoïdes	β21	*Oreodytes*	δ121	*Phagocata*	β11
Habrophlebia	γ113	*Agabus*	ε11	*Lumbriculidae*	ζ11
Ephemerella	γ113	*Platambus*	δ121	*Enchytraiedae*	ζ21
Ameletus	α212	*Anacaena*	ε12	*Eiseniella*	ζ21
Perla	α211	*Limnebius*	δ13	*Naididae*	ζ31
Dinocras	α22	*Liponeura*	α11	*Tubificidae*	ζ12
Perlodes	α212	*Ibisia*	β12	*Haplotaxis*	ζ21
Diura	α211	*Chrysophilus*	δ2122	*Haemopis*	δ221
Isoperla	α211	*Dolichopodidae*	δ2222	*Mermithidae*	γ1112
Siphonoperla	α11	*Tabanidae*	δ122		
Taeniopteryx	β21	*Tipulidae*	δ2112		
Brachyptera	α212	*Tipula*	δ2112		
Amphinemura	α22	*Tipula*	δ2112		
Nemurella	α22	*Eloeophila*	δ2112		
Nemoura	α211	*Hexatoma*	δ2112		
Protonemura	α11	*Austrolimnophila*	δ2112		
Protonemura	α11	*Pedicia rivosa*	δ2112		
Capnia	α212	*Pediciini*	δ2112		
Leuctra	α212	*Dicranota*	δ2112		
Leuctra	α212	*Molophilus*	δ2112		
Rhyacophila	α212	*Ormosia*	δ2112		
Hydropsyche	β22	*Rhypholophus*	δ2112		
Sericostoma	β21	*Eriopterini*	δ2112		
Odontocerum	α211	*Antocha*	δ2112		
Philopotamus	α22	*Limoniidae*	δ2111		
Wormaldia	α11	*Limnophora*	δ2111		
Plectrocnemia	β13	*Clinocerinae*	β13		
Lithax	α11	*Hemedromïnae*	β13		
Silo	α212	*Syrphidae*	γ212		
Crunoecia	α211	*Ceratopogoninae*	γ22		
Micrasema	α211	*Atrichopogon*	γ112		
Glossossoma	α212	*Psychodidae*	δ2111		
Agapetus	α212	*Dixa*	α211		
Ptilocolepus	α22	*Dixella*	δ221		
Stactobia	β12	*Simulini*	β22		
Tinodes	γ113	*Prosimulini*	α22		
Berea	α211	*Thaumaleidae*	α22		
Adicella	α212	*Orthocladiinae*	β22		
Anomalopteryx	α22	*Tanypodinae*	β12		
Drusus	α22	*Diamesinae*	β22		
Ecclisopteryx	α22	*Tanytarsini*	γ113		
Hydatophylax	γ1112	*Chironomini*	ζ222		
Potamophylax	α211	*Sialis*	β12		
Halesus	β13	*Gerris*	ε11		
Anitella	α211	*Velia*	δ121		
Parachiona	α22	*Cordulegaster*	β11		
Chaetopteryx	α211	*Gammarus*	β11		
Chaetoperygopsis	α211	*Niphargus*	ζ222		
Pseudopsilopteryx	α211	*Ancylus*	β21		
Esolus	β12	*Sphaeriidae*	ζ2211		

ANNEXE 4

Experience en laboratoire sur le développement embryonnaire d'œufs de 4 pontes de B. vernus récoltées sur la station RR à l'automne

	RR1		RR2		RR3		RR4	
	Total = 427 Œufs		Total = 347 Œufs		Total = 259 Œufs		Total = 317 Œufs	
	pH / cond	Oeufs éclos	pH / cond	Oeufs éclos	pH / cond	Oeufs éclos	pH / cond	Oeufs éclos
28/10/01								
29/10/01								
30/10/01								
31/10/01								
2/11/01	4,95 / 13		4,9 / 11,5		4,8 / 11,5		4,8 / 11,5	
8/11/01								
9/11/01								
10/11/01	5 / 13		4,9 / 12		5 / 12		5 / 12	
11/11/01								
12/11/01								
13/11/01								
14/11/01		1						
15/11/01								
19/11/01	5,15 / 13		5,15 / 12,5		5,15 / 12,5		5,05 / 12	
22/11/01								1
3/12/01	5,3 / 13		5,2 / 12		5,2 / 11,5		5,15 / 11,5	
14/12/01								2
18/12/01	5,0 / 16		4,95 / 13,5		4,85 / 13		4,9 / 14,5	
7/01/02	4,7 / 12,5		4,50 / 11,5		4,55 / 11,5		4,60 / 12	
27/01/02	5,2 / 14,5		5,15 / 14		5,15 / 14		5,15 / 14	
13/02/02	4,9 / 14,5		4,85 / 13		4,8 / 14		4,8 / 13	
25/02/02	5 / 13,5		4,9 / 12,5		4,9 / 12		4,9 / 12	
17/03/02	5,5 / 14		4,80 / 12,5		4,7 / 13		4,7 / 12	
4/04/02	4,9 / 14,5		4,85 / 12,5		4,8 / 13,5		4,95 / 12,5	
15/04/02		2						5
21/04/02	4,8 / 13		4,6 / 12	1	4,45 / 12,5		4,70 / 11	6
24/04/02				4		1	5,2 / 15,5	15
25/04/02				5				25
26/04/02				7		2		27
29/04/02	5,3 / 13	8	5,6 / 14,5	37	5,2 / 13	16	5,4 / 12,5	73
1/05/02		11		43		28		
2/05/02		24		49		37		98
3/05/02	5,3 / 13,5	37	5,3 / 13	63	5,2 / 13	49	5,25 / 13	155
4/05/02		49		71		51		167
6/05/02		67		93		63		180
7/05/02	5,15 / 14	89	5,1 / 13,5	127	5,1 / 13	66	5,15 / 20	203
10/05/02	5,3 / 15	149	5,3 / 15	187	5,4 / 14	103	5,3 / 13,5	246
13/05/02	5,4 / 14,5	210	5,45 / 14,5	211	5,4 / 13,5	148	5,4 / 13	277
16/05/02	5,35 / 13,5	301	5,3 / 13	232	5,3 / 12	187	5,3 / 12,5	304
19/05/02	4,7 / 20	367	5 / 17	272	5,1 / 14	212	5,2 / 13,5	312
22/05/02	5,25 / 21	398	5,2 / 16	294	5,25 / 15	224	5,3 / 14,5	314
25/05/02	5,1/ 13,5	406	5,2 / 13	318	5,2 / 13,5	235	5,2 / 12,5	**317**
29/05/02		**413**	5,3 / 16	**326**	5,35 / 13,5	**242**		
Identification de l'espèce		*B.vernus*		*B.vernus*		*B.vernus*		*B.vernus*

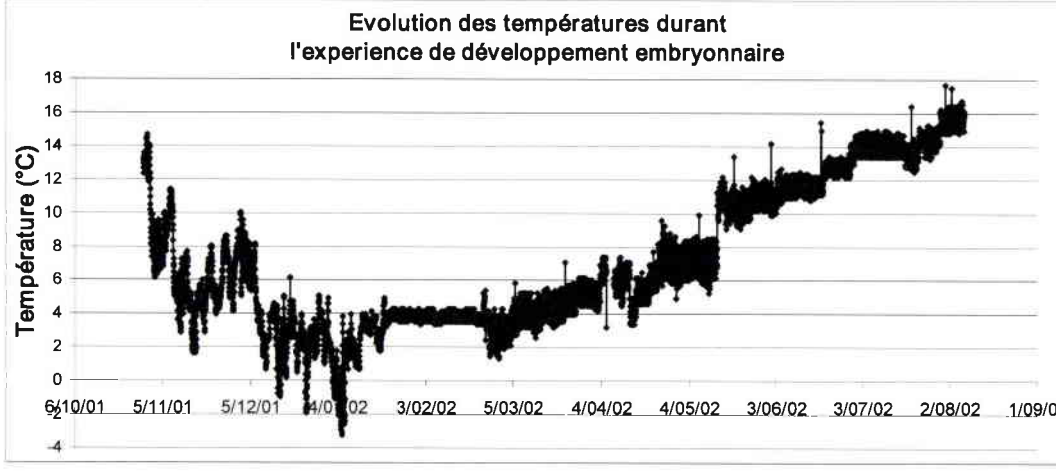
Suivi sur le terrain et en laboratoire du développement embryonnaire de pontes de Baetis vernus

Matériel et Méthodes:
3 Blocs numérotés 1, 2 et 3 présentant respectivement 6, 5 et 5 pontes de B. vernus ont été repérés et marqués dans la station du Rouge Rupt. La présence des pontes a ensuite été suivie régulièrement sur le terrain
Un aliquot des pontes de chaque Blocs a été prélevé et ramené au laboratoire pour suivre leur développement.

Résultats:

	Bloc 1		Bloc 2		Bloc 3	
	in situ	Labo	in situ	Labo	in situ	Labo
	Total 6 pontes Nbre pontes	Total=19 œufs Oeufs éclos	Total 5 pontes Nbre pontes	Total=25 œufs Oeufs éclos	Total 5 pontes Nbre pontes	Total=49 œufs Oeufs éclos
18/11/01	6		5		5	
1/12/01	6		5		5	
8/03/02	non récupéré*		5		non récupéré*	
16/03/02			5			
7/04/02						1
17/04/02		1		2		
18/04/02						
20/04/02			4			
21/04/02				3		
23/04/02				4		
24/04/02		4		5		2
25/04/02		5		6		
26/04/02		6				7
29/04/02		8		8		13
1/05/02		14	0	12		16
2/05/02		**19**				17
3/05/02				15		20
4/05/02				17		21
6/05/02				18		22
7/05/02				19		23
10/05/02				**21**		33
13/05/02						**41**

non récupéré*: Bloc emporté par la crue



Résumé

Malgré les récentes réductions des émissions des SO_2 et des NO_x dans l'atmosphère, l'acidification anthropique des écosystèmes d'eau douce est encore considérée comme un problème écologique majeur dans de nombreux pays de l'hémisphère Nord. Dans le massif des Vosges en tout cas, elle constitue la première cause de dégradation des écosystèmes aquatiques de tête de bassin. L'une de ses conséquences les plus marquantes réside dans l'érosion très importante de la biodiversité animale. Dans cette voie, de nombreuses études se sont focalisées sur les effets délétères de l'acidification notamment sur le compartiment des poissons et de la macrofaune benthique. Afin d'expliquer la modification des communautés de macro invertébrés, trois hypothèses ont été avancées. 1) un effet léthal ou subléthal direct de la toxicité des eaux acides ([H+], [Al] élevées). 2) un effet indirect à travers le changement des ressources nutritives 3) un effet indirect provenant de la modification des phénomènes de compétition et de prédation. Si la première hypothèse a été très bien documentée, en revanche, les effets indirects et les répercussions sur le fonctionnement de l'écosystème ont été bien moins appréhendés. Dans ce sens, les études in situ à un niveau de détermination élevée ainsi que l'autoécologie des espèces, indispensables à la compréhension de ces processus, sont demeurées rares. Ce travail montre que les réponses des macro invertébrés à l'acidification est plus complexe que préalablement évoquée. Il met en évidence notamment l'existence de taxons « acido-bénéficiaires » qui confirme en autre l'importance des effets indirects de compétition et de prédation dans la modification des communautés en milieu acidifié. En outre, ce travail apporte des connaissances fondamentales sur l'autoécologie des espèces par la détermination de leur cycle de vie et de leur rôle dans l'organisation trophique de l'écosystème acide et non acide. Il souligne alors leur nécessité dans la compréhension des processus écologiques, en général, et particulièrement dans le cadre de l'acidification, de leur rôle déterminant dans les processus de recolonisation des écosystèmes auxquels on peut s'attendre si la réhabilitation des milieux s'effectue.

Abstract

Despite the recent reduction of SO_2 and NOx emissions, anthropogenic acidification of freshwater ecosystems remains a major ecological problem in several countries. In the Vosges Mountains, it still represents the first cause of headwater stream perturbation. Many researches have focused on the effects of acidification on the composition and structure of macroinvertebrate communities. In this way, it has been shown that the biodiversity (richness) of most invertebrate taxonomic groups has been severely impoverished in acidified ecosystems. To explain the modification of invertebrate assemblages, different types of response (not exclusive) have been proposed. 1) direct lethal and sublethal effects of acidification (i.e. high [H+] and [Al] and low [Ca]) leading to the disruption of important physiological functions (e.g. ion-regulation, respiration), 2) indirect effects through changes in the quality and quantity of aquatic food resources. 3) indirect effects resulting from change in biotic interactions such as competition and/or predation. If the first hypothesis has been well studied, indirect effects and their consequences on ecosystem functioning have received little interest. In fact, studies performed on the field and using high level of taxon determination as well as autoecological aspects which are essential to understand these processes remain scarce. Our study accounts for more complex responses of macro invertebrates to acidification than previously reported. In particular, it reveals that some given taxa could be "acid-benefiting". In this way, it confirms the major importance of indirect effects such as competition and predation leading to the modification of macro-invertebrate assemblages in acidic ecosystems. Moreover, it provides important informations on several autoecological traits, especially concerning their life history and feeding habits in pristine and acidified ecosystems. Our study emphasizes the crucial need of such fundamental aspects in understanding ecological processes, in particular when assessing the effects of freshwater acidification, and in the future the possible recovery of running water ecosystems from acidification.