HAL
open science

Microrépartition des invertébrés benthiques en eau courante : caractéristiques des microhabitats et organisation de leurs peuplements

Jean-Nicolas Beisel

To cite this version:

Jean-Nicolas Beisel. Microrépartition des invertébrés benthiques en eau courante : caractéristiques des microhabitats et organisation de leurs peuplements. Biologie animale. Université Paul Verlaine - Metz, 1996. Français. NNT : 1996METZ026S . tel-01777138

HAL Id: tel-01777138

https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01777138v1

Submitted on 24 Apr 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
U.F.R. Sci.F.A.

Centre de Recherches Ecologiques
Laboratoire de Démoécologie

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 animale

par

Jean-Nicolas BEISEL

Microrépartition des invertébrés benthiques en eau courante: caractéristiques des microhabitats et organisation de leurs peuplements

Soutenue le 03 juillet 1996 devant la commission d'examen :

Président de jury	Paul Trehen, Professeur, Université de Rennes
Directeur de thèse	Jean-Claude Moreteau, Professeur, Université de Metz
Rapporteur	Michel Bournaud, Professeur, Université de Lyon I
Rapporteur	Pierre Lavandier, Professeur, Université de Toulouse
	Maurice Roux, Professeur, Université d'Aix-Marseille III
	Philippe Usseglio-Polatera, Maître de Conférences, Université de Metz

b 102237.

S/M3 96/46

UNIVERSITE DE METZ
U.F.R. Sci.F.A.

Centre de Recherches Ecologiques
Laboratoire de Démoécologie

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 animale

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE - METZ

N° inv.	1996052 S
Cote	S/M3 96/26
Loc	Magasin

par

Jean-Nicolas BEISEL

Microrépartition des invertébrés benthiques en eau courante: caractéristiques des microhabitats et organisation de leurs peuplements

Soutenue le 03 juillet 1996 devant la commission d'examen :

Président de jury	Paul Trehen, Professeur, Université de Rennes
Directeur de thèse	Jean-Claude Moreteau, Professeur, Université de Metz
Rapporteur	Michel Bournaud, Professeur, Université de Lyon I
Rapporteur	Pierre Lavandier, Professeur, Université de Toulouse
	Maurice Roux, Professeur, Université d'Aix-Marseille III
	Philippe Usseglio-Polatera, Maître de Conférences, Université de Metz

Remerciements

Je suis tout particulièrement reconnaissant à Monsieur Jean-Claude Moreteau, Professeur à l'Université de Metz et directeur de cette thèse, qui m'a accueilli dans son équipe et m'a témoigné sa confiance tout au long de ce travail. Ses conseils avisés, sa curiosité communicative et nos discussions enrichissantes m'ont apporté le goût de la recherche et je l'en remercie sincèrement.

Je suis très sensible à l'intérêt que Monsieur Paul Trehen, Professeur à l'Université de Rennes, porte à ce travail en acceptant d'être président de jury et je l'en remercie.

Je suis très reconnaissant à Messieurs Michel Bournaud, Professeur à l'Université de Lyon I, et Pierre Lavandier, Professeur à l'Université de Toulouse, d'avoir accepté d'être rapporteur de cette thèse.

Je remercie également vivement Monsieur Maurice Roux, Professeur à l'Université d'Aix-Marseille III, qui me fait l'honneur de participer à cette soutenance.

Les conseils, les encouragements et les corrections pertinentes de Philippe Usseglio-Polatera, Maître de Conférences à l'Université de Metz, m'ont été très précieux. Ses connaissances de l'écologie des invertébrés et ses compétences en biométrie n'ont d'égales que sa gentillesse et sa disponibilité. Je ne saurai oublier son soutien et le remercie très sincèrement pour sa participation à ce jury.

Il m'est agréable de remercier chaleureusement Mlle Sandra Thomas qui m'a courageusement et gentiment supporté tout au long de ce travail, et avec qui j'ai partagé l'ensemble du travail d'acquisition des données.

Merci enfin aux nombreuses personnes du Centre de Recherches en Ecologie et d'ailleurs qui ont contribué à faciliter ce travail par leur aide ou par leur témoignage d'amitié.

Je dédie cette thèse à mes parents et à Brigitte, pour leur soutien, leur confiance et leur compréhension.

Sommaire

page

Introduction 1

Chapitre I : Problématique et sites d'étude

1. Problématique 3
    1.1. Contexte scientifique : les études de microhabitats et de microrépartition 3
        1.1.1. Définition : microhabitat, microrépartition
        1.1.2. Aperçu historique
        1.1.3. Finalités des études de microrépartition
        1.1.4. Les facteurs de microrépartition
            1.1.4.1. La vitesse du courant
            1.1.4.2. La nature du substrat
            1.1.4.3. La hauteur d'eau
            1.1.4.4. Les potentialités trophiques
            1.1.4.5. Les phénomènes biotiques
            1.1.4.6. Les autres facteurs de microrépartition
                - Illumination, ombrage, couverture végétale de rive
                - Oxygénation de l'eau
                - Couleur du substrat
    1.2. Objectifs de ce travail 13
    1.3. Méthodologie 16
        1.3.1. Démarche générale
        1.3.2. Choix des sites
2. Sites d'études 16
    2.1. Localisation géographique 16
    2.2. Caractéristiques des stations (végétaux aquatiques et paramètres mésologiques) 17
    2.3. Régimes hydrologiques pendant la période de prélèvement 18
    2.4. Qualité de l'eau 24
    2.5. Peuplements de poissons 28
    2.6. Conclusions 29

Chapitre II : Matériel et méthode

1. Protocole d'établissement des listes faunistiques 31
    1.1. Plan d'échantillonnage
    1.2. Techniques de prélèvement
    1.3. Technique de tri, détermination, niveau systématique utilisé
2. Description des stations et des microhabitats 34
    2.1 Description des stations
    2.2. Description des microhabitats
    2.3. Méthode de cartographie du lit mineur

3. Analyse des résultats 37

3.1. Méthodes biocénotiques
3.1.1. Indices de structure de communautés
3.1.2. Modèles de distributions
3.2. Codages et statistiques uni- ou bi-variées
- Types de variables analysées
- Codage et recodage
- Méthodes utilisées pour calculer les 'valeurs tests'
3.3. Méthodes d'analyse des données
3.3.1. Analyses multivariées
- Analyse en composantes principales (ACP)
- Analyse factorielle des correspondances (AFC)
- Analyse factorielle des correspondances multiples (ACM)
- Analyse de co-inertie
- Notion de variables actives et illustratives
- Analyses inter- et intra-
- Logiciels utilisés
3.3.2. Classifications

Chapitre III : Etude comparative d'indices descripteurs de la structure d'un peuplement

1. Objectifs de l'étude comparative 49

2. Procédure d'analyse des différences entre indices 49
2.1. Listes faunistiques utilisées
2.2. Description succincte des indices biocénotiques testés
2.3. Méthodes d'analyse
Relations globales entre indices
Relations entre indices pris deux à deux
Tests de sensibilité
Analyse des résultats de simulation

3. Résultats-discussion 58
3.1. Relations entres indices mesurant la structure d'un peuplement
3.1.1 Relations globales entre les différents types d'indices
3.1.2. Indices de richesse
3.1.3. Indices de diversité et de dominance
3.1.4. Indices d'équitabilité
3.2. Tests de sensibilité des indices
3.2.1. Influence des taxons rares
3.2.2. Influence de variations d'effectifs des taxons moyens
3.2.3. Influence de variations d'effectifs des taxons dominants

4. Conclusions 70

Chapitre IV : Présentation des données mésologiques et faunistiques

1. Données mésologiques
1.1. Fréquence d'échantillonnage des différentes catégories de microhabitats 74
1.1.1. Les substrats
1.1.2. La vitesse du courant
1.1.2.1. Précision sur la mesure et l'interprétation de la vitesse du courant
1.1.2.2. Relation entre vitesse en surface et vitesse au fond
1.1.2.3. Analyse des vitesses mesurées au plus près du support
1.1.3. La hauteur d'eau

1.2. Relations entre les variables mésologiques décrivant le microhabitat 80
1.2.1. Nature du substrat - Vitesse du courant
1.2.2. Nature du substrat - Hauteur d'eau
1.2.3. Autres variables entres elles

2. Présentation des listes faunistiques
2.1. Identification des taxons 86
2.2. Aspects quantitatifs 89
2.2.1. Comparaison par année
2.2.2. Comparaison des résultats par bassin-versant
2.2.3. Comparaison par station
2.3. Aspects qualitatifs 91
2.3.1. Proportions des différents groupes d'invertébrés
2.3.2. Fréquences d'échantillonnage des taxons sur les 350 microhabitats
2.3.3. Fréquences d'échantillonnage des taxons sur les 36 stations/dates
2.3.4. Analyse préliminaire des données faunistiques AFC du tableau [92 taxons x 36 stations/dates] et CAH sur les coordonnées factorielles

3. Conclusions 104

Chapitre V : Microhabitats et peuplements associés

1. Influences du protocole d'échantillonnage sur les résultats faunistiques de la station.
1.1. Description du problème 106
1.2. Procédures de simulation des listes faunistiques 107
1.2.1. Simulations des listes faunistiques
1.2.2. Analyse des résultats de simulations
1.3. Résultats 110
1.3.1. Variabilité des indices de structure taxonomique
1.3.2. Différences de composition faunistique
1.3.3. Variabilité des abondances relatives
1.4. Discussion 118
1.4.1. Choix du nombre de prélèvements
1.4.2. Variabilité des abondances relatives et de la structure taxonomique
1.4.3. Variabilité des indices de structure
1.4.4. Variabilité de composition faunistique, le cas des espèces rares
1.5. Conclusions. Avantages d'un échantillonnage indépendant des microhabitats 121

2. Relations entre descripteurs des microhabitats et structure des peuplements
2.1. Présentation du problème 122
2.2. Données utilisées et procédure 122
2.3. Résultats des analyses 126
2.3.1. ACPn des indices biocénotiques
2.3.2. ACM des descripteurs du microhabitat
2.3.3. Co-inertie entre structure faunistique et caractéristiques du microhabitat
2.4. Discussion 130
2.4.1. Rôle de la nature du substrat
- Richesse taxonomique et complexité du microhabitat
- Abondance et potentialités trophiques
- Equitabilité et stabilité du support
- Diversité selon Shannon-Weaver
2.4.2. Hauteur d'eau et vitesse de courant
2.4.3. Les variables décrivant l'environnement autour d'un prélèvement
2.5. Conclusions 138

3. Influence de l'environnement immédiat du microhabitat sur la structure de son peuplement.
3.1. Présentation du problème 138
3.2. Données traitées et procédure 139
3.3. Résultats et discussion 142
3.4. Analyse complémentaire : influence de la nature des microhabitats voisins sur la structure du peuplement en place 146
3.5. Conclusions 150

4. Conclusions - Relations entre microhabitats et structure de peuplements 151

Chapitre VI : Microrépartition des invertébrés benthiques

1. Protocoles d'étude 154
- Etude de la microrépartition par analyse multivariée
- Affinités des invertébrés pour un substrat, une gamme de vitesse de courant, ou de hauteur d'eau

2. AFC intra-stations/dates [70 taxons x 350 microhabitats] 155

3. Relation entre l'abondance d'un taxon et le nombre de supports qu'il occupe 160

4. Répartition par saison des groupes faunistiques dans les microhabitats 161
4.1 Affinités pour le substrat
4.2 Affinités pour la vitesse de courant
4.3 Affinités pour la hauteur d'eau

5. Essai de hiérarchisation des microhabitats 178
5.1. Classement en fonction du nombre de taxons caractéristiques des milieux considérés isolément
5.2. Classement en fonction des supports considérés simultanément

6. Synthèse sur les particularités écologiques des différents types de support 188

Chapitre VII :Relations entre diversité faunistique et diversité en habitats Discussion générale sur l'ensemble des résultats obtenus

1. Diversité du biotope et diversité faunistique
1.1. Comment appréhender la complexité de la mosaïque qui constitue le lit d'une station ? 197
1.1.1. Description d'une mosaïque
1.1.2. Principes de quantification de l'hétérogénéité d'un milieu
1.1.3. Précisions sur la signification des expressions "hétérogénéité spatiale", "hétérogénéité de composition", "hétérogénéité de configuration"
1.2. Méthode employée 199
1.3. Relation entre la diversité des biotopes et la diversité faunistique 203

2. Discussion générale sur l'ensemble des résultats obtenus

2.1. Les relations faune-milieu à l'échelle du microhabitat 207

2.1.1. Approche méthodologique
- Descripteurs de la structure faunistique
- Quantification de l'hétérogénéité d'une mosaïque

2.1.2. Ecologie fondamentale
- Facteurs de microrépartition
- Influence de l'environnement immédiat sur la structure des peuplements
- Rôles écologiques des supports, des habitats
- Variabilité des peuplements intra-microhabitat
- Microdistribution des taxons

2.1.3. Ecologie appliquée
- Stratégie d'échantillonnage
  * *Variabilité des résultats en fonction des endroits prélevés*
  * *Solutions préconisées*
- Utilisation de cartes du fond de la rivière
- Vers de nouvelles méthodes de suivi de la qualité d'une rivière

2.2. Influence de la diversité du biotope sur la diversité faunistique 220

2.3. Conclusions 222

Conclusions générales 223

Références citées

Annexes

Introduction

Le microhabitat est une unité spatiale dont l'intérêt essentiel est qu'elle est potentiellement perceptible par les macroinvertébrés benthiques. Les cours d'eau peuvent être considérés comme des mosaïques de microhabitats caractérisés par des conditions environnementales différentes (Townsend, 1989, Townsend & Hildrew, 1994). Si la notion de mosaïque de micromilieux n'est pas nouvelle en écologie aquatique (Illies & Botosaneanu, 1963), une approche des relations faune-milieu et de la microdistribution, fondée sur l'échantillonnage séparé de tous les microhabitats qui composent le lit d'une rivière est par contre plus originale. Une liste faunistique de macroinvertébrés benthiques est alors établie pour chaque échantillon, c'est-à-dire pour chaque microhabitat. Le cumul des listes d'invertébrés établies par microhabitat fournit une évaluation du peuplement global de la station. L'information supplémentaire ainsi recueillie permet de mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème aquatique, mais aussi d'envisager des applications pratiques, comme l'amélioration d'outils biologiques de suivi de la qualité d'un milieu.

L'étude de la structure et de l'organisation des communautés de microhabitats en fonction de leurs caractéristiques environnementales est le principal thème abordé par cette étude. L'essentiel du travail considère l'échelle d'observation du microhabitat. Deux autres échelles d'observation ont également été abordées ; elles correspondent à l'environnement immédiat du microhabitat et à la station. A chaque échelle d'observation, il s'agit de déterminer dans quelle mesure les caractéristiques environnementales naturelles régissent la structure des communautés d'invertébrés. Une partie de ce travail est également méthodologique ; elle fournit des précisions sur les propriétés des indices biocénotiques et propose une nouvelle méthode de description de l'hétérogénéité de la mosaïque d'habitats que constitue le lit d'une rivière.

Après une synthèse bibliographique sur les microhabitats et la microrépartition des macroinvertébrés benthiques, le chapitre I s'achève par une présentation des rivières étudiées. Puis, après l'apport de précisions quant aux matériels et aux méthodes utilisés (Chapitre II), il s'agit de bien définir les outils descripteurs de la structure des communautés de microhabitats (Chapitre III). Des indices de structure, indices de diversité au sens large, ont été testés de façon à bien cerner leurs significations et leurs sensibilités respectives. Ensuite, une présentation des données faunistiques et environnementales recueillies sur le terrain pendant deux ans (Chapitre IV) précède les résultats de simulations, qui nous ont permis de montrer quelle pouvait être la variabilité des résultats faunistiques obtenus sur une station en fonction de la nature des microhabitats prélevés (Chapitre V). Suite à ces résultats, des méthodes d'analyse de données puissantes nous ont permis de dégager les relations globales entre la structure de communautés d'invertébrés et leur environnement. Il s'avère que l'organisation du peuplement est essentiellement influencée par la nature du microhabitat, mais également par son environnement immédiat. Au niveau des populations, il est reconnu que la plupart des invertébrés ont des preferendums pour certaines conditions mésologiques, l'objet du chapitre VI est d'aborder cette question du point de vue des microhabitats. Plus précisément, il s'agit d'étudier les rapports entre un type de milieu et la faune benthique qui s'y trouve plus particulièrement agrégée. Enfin, le chapitre VII présente les premiers résultats sur les relations entre la diversité d'un biotope (définie comme la diversité en habitats) et sa diversité faunistique. L'approche est la même que précédemment mais à une échelle d'observation plus vaste, celle de la station. Une synthèse globale des résultats obtenus sur l'étude (deuxième partie du chapitre VII) permet d'amorcer une discussion sur les relations faune-milieu à l'échelle du microhabitat, ainsi que sur l'intérêt pour la faune benthique d'un biotope diversifié.

Chapitre I : Problématique et sites d'étude

1. Problématique
    1.1. Contexte scientifique : les études de microhabitats et de microrépartition
        1.1.1. Définition : microhabitat, microrépartition
        1.1.2. Aperçu historique
        1.1.3. Finalités des études de microrépartition
        1.1.4. Les facteurs de microrépartition
            1.1.4.1. La vitesse du courant
            1.1.4.2. La nature du substrat
            1.1.4.3. La hauteur d'eau
            1.1.4.4. Les potentialités trophiques
            1.1.4.5. Les phénomènes biotiques
            1.1.4.6. Les autres facteurs de microrépartition
                - Illumination, ombrage, couverture végétale de rive
                - Oxygénation de l'eau
                - Couleur du substrat
    1.2. Objectifs de ce travail
    1.3. Méthodologie
        1.3.1. Démarche générale
        1.3.2. Choix des sites

2. Sites d'études
    2.1. Localisation géographique
    2.2. Caractéristiques des stations (végétaux aquatiques et paramètres mésologiques)
    2.3. Régimes hydrologiques pendant la période de prélèvement
    2.4. Qualité de l'eau
    2.5. Peuplements de poissons
    2.6. Conclusions

Chapitre I : Problématique et sites d'étude

1. Problématique

1.1. Contexte scientifique : les études de microhabitats et de microrépartition

1.1.1. Définition : microhabitat, microrépartition

Le terme habitat désigne l'endroit où vit une espèce (Dajoz, 1970). La confusion est courante avec le terme ou l'idée de biotope, endroit qui héberge une biocénose. Habitat a un sens plus restreint, autécologique alors que biotope a un sens plus large, synécologique (Dajoz, 1970).

Le terme de microhabitat est apparu très tôt pour éviter cette confusion entre des notions et des échelles d'observation différentes.

Une définition plus fonctionnelle de l'habitat, du microhabitat, est 'la combinaison des paramètres physiques en un point donné d'un cours d'eau' (Wasson & Souchon, 1990). Elle permet d'aborder concrètement les études de microdistribution.

Pour Verneaux (1973), le concept de microdistribution s'oppose à celui de macrodistribution, paramètres dont l'action sur les espèces s'exerce à des dimensions supérieures aux mosaïques d'habitats. Selon McCreadie & Colbo (1993), il s'agit de l'étude de paramètres qui varient à une échelle de l'ordre de quelques centimètres à quelques mètres, tels que la hauteur d'eau ou la vitesse du courant. Les descripteurs tels que la composition chimique de l'eau ou la température sont considérés comme homogènes à cette échelle (Ulfstrand, 1967; Minshall & Minshall, 1977; Rabeni & Minshall 1977).

Les études de microrépartition analysent la distribution des espèces au sein des différents microhabitats d'un tronçon homogène de rivière.

Armitage *et al.* (1995) ont récemment défini le terme de mésohabitat pour désigner ce que nous appelons un microhabitat. Ce nouveau terme serait justifié par la nécessité de trouver des mots différents pour distinguer des échelles d'observations telles que la surface d'un bloc (=*microhabitat* pour Armitage *et al.*, 1995), un support à une vitesse donnée (=microhabitat selon nous) et le *biotope*. Nous conserverons cependant le terme microhabitat car il nous semble qu'il est plus largement répandu.

1.1.2. Aperçu historique

La notion de microhabitats est apparue dès le début des études d'invertébrés et plus particulièrement parmi les premiers essais de classification des rivières par mosaïque d'habitats (voir Mouthon, 1980).

Sur la base de tels travaux de classification, Verneaux (1973) observe que des divergences d'opinion relatives aux structures des écosystèmes d'eau courante sont apparues très tôt. Elles paraissent provenir du fait "que des auteurs choisissent l'habitat comme unité spatiale tandis que d'autres conservent à la station sa valeur unitaire ; les premiers aboutissent, à l'échelle du cours d'eau, à une hypothèse de classification par association, les seconds à une sectorisation par dissociation".

Les études de microrépartition d'invertébrés ont également servi très tôt à préciser les preferendums des espèces aquatiques. Il faut cependant attendre les années 1950-1960 pour que soient publiées les premières études expérimentales sur les preferendums écologiques des invertébrés pour le substrat (Cummins, 1962; Cummins, 1966; Scott, 1966) ou la vitesse du courant (Ambühl, 1959; Bournaud, 1963; Jaag & Ambühl, 1964; Chutter, 1969a). Peu après, sur le terrain, des études ont été réalisées sur la base d'un descriptif plus détaillé des endroits prélevés, ce qui permis la prise en compte simultanée de plusieurs facteurs et la mise en évidence de différences subtiles entre les preferendums d'espèces (Ulfstrand, 1967, 1968; Egglishaw, 1969) ou les caractéristiques de groupes comme celui des trichoptères à filet (Williams & Hynes, 1973). Ces études étaient autécologiques dans leur grande majorité. La complexité des relations faune-milieu et les moyens analytiques de l'époque ne permettaient pas l'étude de l'impact des facteurs de microrépartition sur les communautés d'invertébrés.

Le développement de l'utilisation des supports artificiels (voir Khalaf, 1975) à partir des années 1970, a drainé de nombreuses recherches sur des thèmes liés aux concepts de microhabitats, tels que les procédés de colonisation, de contamination entre habitats, les affinités des invertébrés pour certains types de supports ou pour des milieux de différentes complexités spatiales. Une progression importante est que le peuplement du substrat artificiel est souvent analysé dans sa globalité, par comparaison avec les communautés benthiques en place.

Le foisonnement des engins d'échantillonnage a également favorisé les recherches sur ce type de thème. Dans une étude comparative de la sélectivité de trois engins d'échantillonnage du benthos lacustre, André *et al.* (1981) observent par exemple que "la variation des nombres de taxons et d'individus dépend essentiellement de la surface exposée à la colonisation, à l'intérieur d'un volume donné, et de la diversité d'habitats offerts ou échantillonnés par l'engin". Les résultats sont ainsi souvent ramenés à des principes écologiques directement en rapport avec le concept de microhabitat.

Plus récemment, en France, Bournaud & Cogérino (1986) ont étudié les peuplements de macroinvertébrés aquatiques des microhabitats des rives du Rhône. Cogérino (1989) explique que si la notion de mosaïque de biotopes n'est pas nouvelle en écologie aquatique, une approche de la microdistribution, fondée sur l'échantillonnage séparé des microhabitats des rives, est par contre plus originale. Cette notion résume bien la situation à cette date : de nombreuses études ont abordé sous différents angles le thème de la microrépartition mais très peu étaient axées sur l'intérêt de l'étude des peuplements de microhabitats.

Pour les poissons, aux Etats-Unis, Bovee & Milhous (1978) ont, parmi les premiers, cherché à cerner les besoins de différentes espèces en terme d'espace, et à calculer pour chaque cours d'eau étudié l'évolution de sa capacité d'accueil physique par rapport à ces espèces. Depuis 1985, une méthode semblable est adaptée au cours d'eau français par le Laboratoire d'Hydroécologie Quantitative du CEMAGREF de Lyon (Souchon *et al.*, 1989; Pouilly *et al.*, 1995). Cette approche, appelée "méthode des microhabitats", fournit une quantification des capacités d'accueil potentielles pour le poisson en fonction du débit (Pouilly *et al.*, 1995). Elle s'est essentiellement développée pour répondre à la nécessité de déterminer les valeurs de débit réservé à l'aval des aménagements hydroélectriques (Souchon *et al.*, 1989). Cette méthode est encore perfectible (Pouilly *et al.*, 1995), et il a déjà été envisagé d'essayer d'améliorer les modèles de microrépartition des poissons en intégrant à la description de l'habitat la notion de potentialités trophiques (estimation des biomasses d'invertébrés benthiques) (Wasson *et al.*, 1994).

A la même période en France, la notion de microhabitat est utilisée dans l'Indice Biologique Global, noté IBG, méthode de diagnostic de la qualité biologique d'un cours d'eau (AFNOR, 1985). Le principe des microhabitats sert à hiérarchiser les endroits à échantillonner. L'idée maîtresse est que des prélèvements de type orienté devraient permettre, dans une certaine mesure, de standardiser l'acquisition de données. En 1992, l'AFNOR a édité une norme homologuée du protocole IBG (l'IBGN, Indice Biologique Global Normalisé, AFNOR, 1992), dans laquelle le principe d'une hiérarchie de différents types de microhabitats à prélever est conservé.

Une idée sous-jacente est de tenter de faire la part entre ce que la présence des invertébrés doit à leurs habitats et ce qu'elle doit à la qualité physico-chimique de l'eau. Certains sites naturels qui sont larges, profonds avec un support uniforme, comme dans l'Est Angleterre, tendent naturellement à un type de communauté plus restreint (Extense & Ferguson, 1989). La recherche sur les relations faune-milieu, à l'échelle d'observation du microhabitat, permet donc également de mieux interpréter la composition et l'organisation de communautés benthiques dans le cadre du suivi biologique d'une rivière.

1.1.3. Finalités des études de microrépartition

Il y a au moins trois finalités aux études de microdistribution des invertébrés aquatiques.

1. D'abord elles permettent l'évaluation des potentialités trophiques (Lapchin, 1977) et une détermination précise de la productivité macrobenthique qu'il serait ensuite possible d'intégrer à des modèles prédictifs de l'habitat du poisson (Wasson *et al.*, 1994).

C'est en effet la microrépartition des invertébrés benthiques et ses modifications qui déterminent la partie du benthos réellement utilisable par le poisson (Lapchin, 1977). La modélisation de l'abondance d'invertébrés en fonction de paramètres environnementaux, à l'instar de Jowett & Richardson (1990) sur *Deleatidium* (Ephemeroptera, taxon le plus commun de leurs cours d'eau), pourrait servir à évaluer, sous certaines conditions, la production potentielle de nourriture pour les poissons. En eau stagnante, Oertli (1992) a le premier mis en évidence de fortes hétérogénéités spatiales de productivité des macroinvertébrés en fonction de la nature du substrat. Pour cette raison, Oertli conseille de prendre en considération le substrat comme unité de base lors d'un échantillonnage des macroinvertébrés en eau stagnante pour des estimations de productivité, ce qui est par ailleurs actuellement fréquemment appliqué en eau courante (Voir Oertli, 1992).

Pour Wasson & Souchon (1990), l'intégration des invertébrés dans les modèles microhabitat poisson en tant que stock alimentaire nécessite de répondre aux questions suivantes : (1) Comment se répartit ce stock dans l'espace et dans le temps ? (2) Sous quelle forme et pour quels consommateurs est-il disponible ? (3) Existe-t-il des relations constantes, et utilisables en pratique, dans la répartition de ce stock en fonction des types de cours d'eau, des habitats ou des saisons ? (4) Le stock d'invertébrés est-il un facteur déterminant du peuplement de poissons ? (5) Doit-il être intégré dans des modèles ?

Selon Wasson *et al.* (1994), "les influences significatives des paramètres vitesse du courant, substrat et hauteur d'eau mises en évidence autorisent la construction de courbes de prédiction de la réponse globale des peuplements d'invertébrés (en abondance et biomasse) vis-à-vis de l'habitat physique". Le couplage de ces courbes avec des modèles hydrodynamiques permettrait d'intégrer l'évolution de la ressource trophique potentielle en fonction des conditions physiques dans les modèles prédictifs de l'habitat du poisson.

↳2. Ensuite c'est une voie d'approche privilégiée pour l'étude autécologique de taxons que cela soit pour aborder la distribution, l'alimentation, ou le cycle de vie des invertébrés (Cummins & Lauff, 1969; Rabeni & Minshall, 1977). La richesse des microhabitats en descripteurs faunistiques de fonctionnement (Bournaud & Amoros, 1984) autorise, à une échelle supérieure, l'étude de la structure et de la dynamique des communautés (Reice, 1974).

↳3. Enfin, troisième finalité, cette approche permet une standardisation des méthodes de suivi de la qualité biologique d'un cours d'eau (Wasson *et al.*, 1981) et la mise au point d'outils d'aide à la gestion de nos rivières.

Wasson *et al.* (1981), dans une note sur la description rapide des habitats aquatiques, proposent une démarche basée sur l'échantillonnage et la description des microhabitats prélevés séparément, afin de standardiser les méthodes d'étude, ou tout au moins d'apporter une information précise quant au protocole utilisé.

Des auteurs anglo-saxons vont jusqu'à préconiser l'étude d'un seul type de substrat, souvent les cailloux, et trouvent plusieurs avantages à ce type d'approche. Les assemblages d'invertébrés des cailloux peuvent être échantillonnés sans qu'il y ait de phénomènes de contamination par les autres substrats ou par la dérive (Doeg & Lake, 1981, avec un échantillonneur de Hess) et constituent une unité prélevable de rivières en rivières (Stout & Vandermeer, 1975). Par ailleurs, le substrat "cailloux" est pratique à manipuler pour des études expérimentales (Fox, 1977). Scrimgeour *et al.* (1993), voient dans cette pratique une économie d'efforts pour l'acquisition des données faunistiques. Ils soulignent également que cette technique est supérieure à la technique traditionnelle des quadrats parce que l'on évite ainsi des erreurs d'estimation de densités dues à l'hétérogénéité de la nature du substrat. La dispersion observée est alors principalement due à la dispersion de la faune selon des critères biologiques (Wrona *et al.*, 1986). De plus, les cailloux constituent l'essentiel de l'habitat de nombreuses espèces benthiques (Rader & Ward, 1990). Ces nombreux avantages ont rendu incroyablement populaire l'utilisation des cailloux en tant qu'unité d'échantillonnage (Scrimgeour *et al.*, 1993).

D'une manière plus générale, l'échantillonnage peut donc être confiné à un habitat particulier pour réduire la variabilité liée à la nature des endroits échantillonnés. Cependant, si l'échantillonnage est limité sur un plan spatial, il faut prendre garde à ne pas introduire d'erreurs systématiques qui peuvent altérer les conclusions d'une étude (Green, 1979). Si un impact humain est spécifique à un habitat ou à un groupe particulier, et que l'échantillonnage est restreint au mauvais milieu, la mesure de l'effet anthropique peut être grandement biaisée (Kerans *et al.*, 1992).

Les études de microrépartition sont également nécessaires car les invertébrés benthiques d'eaux courantes ont une distribution spatiale extrêmement agrégée (Scrimgeour *et al.*, 1993). Ils sont régis par un complexe de facteurs environnementaux qui varient sur de petites échelles, et les espèces benthiques peuvent répondre à une hiérarchie différente de ces facteurs (Minshall & Minshall, 1977). Des différences inter-stations ou inter-dates de ces facteurs vont entraîner des différences d'indices biotiques et peuvent compliquer considérablement la détection ou le suivi d'une pollution de l'eau (Stark, 1993).

Pour Wasson & Souchon (1990), le microhabitat est le compartiment-clé pour la modélisation des relations entre milieu physique et peuplements.

Des outils d'aide à la gestion de rivières néo-zélandaises sont par exemple à l'étude, à partir de modèles de microdistribution de *Deleatidum*, un maillon trophique important de ces milieux (Cobb *et al.*, 1992).

1.1.4. Les facteurs de microrépartition

Les écologistes qui s'intéressent aux macroinvertébrés d'eaux courantes ont effectué très tôt des efforts considérables pour déterminer les paramètres environnementaux les plus pertinents vis-à-vis de la microdistribution de la faune benthique (Cummins, 1962).

L'importance majeure de la nature du substrat, de la vitesse du courant ne sont plus à démontrer en tant que facteurs majeurs dans la répartition des espèces (Hynes, 1970; Lavandier, 1979; Minshall, 1984). Certains auteurs y ajoutent les potentialités trophiques (Cummins, 1962; Cummins, 1964; Cummins & Lauff, 1969).

D'autres facteurs, moins étudiés, ont également une certaine importance dans la microrépartition du benthos. Certains d'entre eux, comme la hauteur d'eau, sont quelquefois considérés comme des facteurs primaires de microrépartition. Le degré d'importance variable d'un auteur à l'autre accordé à ces facteurs tient essentiellement au fait que tous influent sur la répartition des espèces selon un certain ordre d'importance, mais cette hiérarchie varie d'une espèce à l'autre (Minshall & Minshall, 1977). Par conséquent, si l'on considère des espèces différentes, il est probable d'aboutir à une hiérarchie de facteurs de microrépartition différente. De plus, les descripteurs environnementaux à considérer ne sont pas les mêmes si l'on étudie les poissons ou les macroinvertébrés benthiques et peuvent dépendre du stade de développement de l'animal.

Remarque 1 : La séparation en différents chapitres de ces facteurs de répartition est un exercice de style. Il est en effet reconnu et même quelquefois démontré que la plupart des variables qui servent à décrire un microhabitat sont inter-corrélées selon des schémas extrêmement complexes (voir chapitre IV). De plus, dans un grand nombre de cas, c'est une combinaison de facteurs qui peut déterminer la répartition d'un taxon (Oertli, 1992).Cette présentation n'a pour but que de faciliter la lecture et la compréhension de ces phénomènes.

Remarque 2 : Dans de nombreuses situations, ce n'est pas la valeur dans l'absolu d'un paramètre abiotique qui influence la microdistribution mais plutôt sa périodicité et sa variabilité, c'est-à-dire sa périodicité et la magnitude de ses fluctuations (Degani *et al.*,1993). Parmi les exemples de ce type de facteur, on trouve les crues (*flooding*), les dépôts de limon (*silting*), les températures diurnes ou les différences d'oxygénation (Ward & Stanford, 1983; Irvine, 1985).

1.1.4.1. La vitesse du courant

L'importance de la vitesse du courant, ou d'une composante de l'hydraulicité qui entoure le microhabitat, n'est plus à démontrer. Le rôle de la vitesse du courant a pourtant toujours été difficile à confirmer en raison des difficultés de sa mesure aux endroits où vivent les animaux (Edington, 1968). Ce sont les microcourants à la surface immédiate du substrat, là où se tiennent une majorité d'insectes, qui intéressent le plus les écologistes (Stazner *et al.*, 1988).

Beaucoup d'invertébrés ont un besoin au niveau du courant ainsi qu'une limite supérieure de tolérance (Hynes, 1970, Minshall, 1984). Les variations locales au sein ou autour du substrat permettent aux invertébrés d'y trouver leur compte car à ce niveau, la force du courant peut être très différente de celle de la colonne d'eau (Jowett & Richardson, 1990).

Pour Ulfstrand (1968), la vitesse du courant a probablement une influence limitée sur les conditions de vie des animaux mais est d'une grande importance en raison de ces effets indirects (substrat, oxygénation, *etc*).

D'une manière plus générale, Lavandier (1979) distingue trois sortes de dépendance vis-à-vis de la vitesse du courant : indépendants à tous les âges, les taxons qui vont vers les zones calmes au cours de leur croissance, les taxons (la majorité) qui vont vers les courants rapides au cours de leur croissance.

1.1.4.2. La nature du substrat

La majorité des macroinvertébrés aquatiques montre un mode de vie essentiellement benthique (Ward, 1992). La plupart des insectes aquatiques se trouve donc intimement associée au substrat pendant une partie de leurs vies. La relation entre la microdistribution d'invertébrés et la composition d'un substrat est très complexe, car elle peut refléter selon les cas un preferendum pour certaines vitesses de courant, des exigences en terme de refuge, des besoins pour la respiration, des besoins alimentaires (Cummins & Lauff, 1969; Lavandier & Dumas, 1971) ou encore des besoins en matériel de construction pour un étui (Cummins, 1964), plutôt que l'indication d'une affinité directe pour ce support (Tolkamp & Both, 1978; Ward, 1992). Des études expérimentales sur quelques espèces ont permis de montrer que les animaux ont des préférences pour des substrats de granulométries différentes même si l'on supprime des différences de vitesse de courant (Reice, 1980).

Pour Cummins (1962), la relation entre la distribution des invertébrés benthiques et la nature du substrat peut être une conséquence directe de la nature de ce support ou une conséquence indirecte, celle-ci étant principalement due à la distribution de matériels qui peuvent servir de nourriture et qui dépendent très directement de la nature du substrat. De ce fait, dans la plupart des cas, la granulométrie du substrat peut être utilisée comme un dénominateur commun pour les études d'invertébrés benthiques d'eaux courantes (Cummins, 1962; Cummins, 1964; Cummins & Lauff, 1969).

Sans prendre en compte les conséquences indirectes de la granulométrie du substrat, celle-ci est souvent considérée comme une variable multifactorielle. Elle résume en effet plusieurs paramètres tels que la texture, le degré de compacité, le volume d'espaces interstitiels ou la surface disponible, qui peuvent réguler la composition et l'abondance d'un peuplement ou de populations (Minshall & Minshall, 1977). Olyslager & Williams (1993) ont par exemple observé que pour *Gammarus pseudolimnaeus*, c'est la présence d'interstices dans le substrat qui constitue le facteur critique du choix d'un microhabitat, et non la taille du substrat.

Quinn *et al.* (1992), en étudiant l'impact d'argiles en suspension sur une rivière, ont montré une baisse simultanée sur les sites perturbés de la biomasse ou de la production d'épilithon, et des densités d'invertébrés. Ce phénomène résulte d'une conjonction de facteurs tels que (1) des baisses de la perméabilité du lit de la rivière, (2) des baisses des concentrations en oxygène dissous interstitiel, ou (3) une augmentation des réactions de fuite des invertébrés par dérive.

1.1.4.3. La hauteur d'eau

Le rôle de la profondeur a rarement été considéré individuellement (Lapchin, 1977). Chutter (1969b) s'est étonné que de faibles différences de profondeur (de 10 à 23 cm) puissent avoir de l'importance ; il l'explique par des différences de développement des populations de diatomées. De la hauteur d'eau dépend également la pression exercée par la colonne d'eau sur les organismes benthiques. Les forces d'arrachement au niveau du benthos augmentant avec cette pression, la hauteur d'eau pourrait ainsi influencer indirectement la microdistribution des invertébrés benthiques.

Degani *et al.* (1993), sur des rivières israéliennes, ont montré que la profondeur a une influence sur la diversité de Shannon et la richesse des communautés de microhabitats. Certains taxons, par exemple certaines larves de Simuliidae, sont influencés significativement par la profondeur d'eau (McCreadie & Colbo, 1993)

1.1.4.4. Les potentialités trophiques

Les potentialités trophiques peuvent influencer de façon importante la répartition des invertébrés benthiques. Il est possible de distinguer l'influence de la nature de la nourriture, et à un niveau d'observation plus fin, l'influence de la couverture biologique périphytique ou périlithique.

Nature de la nourriture :

En étudiant expérimentalement les préférences nutritives de 5 espèces de trichoptères, Becker (1994) a montré que les larves différencient les trois types de nourriture proposés et que les réponses sont propres à chaque espèce. Par conséquent, selon l'auteur, le type de nourriture influencerait la microrépartition de ces trichoptères.

Pour Dobson (1994), la diversité spécifique d'un *patch* serait liée par une fonction inverse à l'abondance ou à l'appétence d'une ressource nutritive, cette relation étant maintenue par l'instabilité de l'habitat.

La similarité des distributions de certains organismes benthiques et des <u>débris organiques</u> n'est pas seulement due à des facteurs physiques, mais plus probablement à des relations trophiques (Egglishaw, 1964). Cependant, l'accumulation de débris organiques est essentiellement régie par l'interaction du courant et du substrat, ce qui entraîne que les quantités de détritus et les abondances d'invertébrés peuvent n'être que l'effet d'une coïncidence (Minshall & Minshall, 1977).

L'étude des relations entre débris organiques et invertébrés benthiques est extrêmement complexe. Sur une rivière de région boisée, le taux de décomposition des feuilles de litière est par exemple significativement différent en fonction de la nature des substrats. Les matériaux plus ou moins décomposés, en fonction de la nature des substrats, ont différentes associations d'espèces benthiques (Reice, 1974). De plus, en fonction de l'espèce végétale d'où provient la feuille, les taux de décomposition et la composition des populations animales associées, sont également différents (Petersen & Cummins, 1974; Hart & Howmiller, 1975; Sedell *et al.*, 1975; Reice, 1978).

Sur deux cours d'eau pierreux, Peckarsky (1980) a étudié l'effet de détritus introduits dans un substrat vierge sur la colonisation par des invertébrés benthiques. Les déchiqueteurs se montrent opportunistes et colonisent surtout, en automne, les cages avec des feuilles traitées par inoculation microbienne. Cette observation reflète l'influence sur le

choix de l'habitat, de la disponibilité d'une nourriture de haute qualité pour les déchiqueteurs pendant la saison d'abondance maximale.

Une discussion plus détaillée sur les relations entre débris organiques et invertébrés est proposée au chapitre V.

Périlithon/périphyton :

L'observation de contenus digestifs (Short, 1983) et de structures buccales (e.g. Cummins & Klug, 1979; Lamberti & Moore, 1984) indique que les brouteurs ne sélectionnent pas de composants particuliers du périphyton. Par conséquent, si les brouteurs recherchent à maximiser le taux net d'énergie gagnée, leur microdistribution sera fortement associée à celle des densités de périphyton les plus importantes (Ogilvie, 1988). Des études antérieures ont montré des associations fortes entre les *patches* de fortes densités de périphyton et les mouvements ou la microdistribution de macroinvertébrés brouteurs. Hart (1981) et Kohler (1984) ont respectivement étudié les mouvements du trichoptère à fourreau *Dicoesmoecus gilvipes* (Limnephilidae) et de la larve d'éphéméroptère *Baetis tricaudatus* (Baetidae). Ils ont montré que ces brouteurs répondent à des manipulations expérimentales du périphyton à la surface de substrats artificiels, en passant plus de temps sur les supports avec que sur les supports sans. Les macroinvertébrés brouteurs répondent également aux variations des densités de périphyton, en colonisant sélectivement les pierres qui en portent le plus (Lamberti & Resh, 1983; McAuliffe, 1983) ce qui a également été observé en milieu naturel (Jowett & Richardson, 1990). Dans le même ordre d'idée, Suren (1993) a mis en évidence la plus grande importance des densités d'invertébrés à l'intérieur de bryophytes contenant du périphyton qu'à l'intérieur de bryophytes contenant des débris organiques.

1.1.4.5. Les phénomènes biotiques

Les phénomènes biotiques se résument aux phénomènes de compétition intra ou inter spécifiques ainsi qu'aux phénomènes de prédation. Ils auraient une importance d'autant plus grande sur la distribution des invertébrés et leurs abondances que les phénomènes abiotiques, tels que les débits, sont peu perturbants et peu variables dans le temps (Ward, 1992).

Les phénomènes de compétition :

Il existe relativement peu de littérature à ce sujet par rapport à la quantité importante de travaux sur la prédation.

Minshall & Minshall rapportent en 1977 qu'il n'y a pas de preuves concrètes de l'importance des phénomènes de compétition sur la distribution des invertébrés benthiques de rivière. Cependant, pour Lavandier (1979), les paramètres de la distribution des espèces ne doivent pas être restreints aux composantes physiques du milieu, même si leur rôle est prédominant. Certaines répartitions relèvent également d'une compétition interspécifique ; l'espèce la mieux adaptée aux conditions de milieu domine l'autre, la rejette de son habitat préférentiel et à la limite l'exclut.

La répartition de certains invertébrés prédateurs, distribués au hasard, pourrait ainsi être la conséquence d'interférences entre animaux ayant les mêmes besoins bien que cette hypothèse ne fasse pas l'unanimité (voir paragraphe ci-après).

Les phénomènes de prédation :

D'une manière générale, la réponse des invertébrés à un prédateur (s'ils ne se font pas dévorer) est soit la fuite, par exemple par dérive, soit la retraite dans un interstice du substrat (Bechara *et al.*, 1993). Culp *et al.* (1991) ont étudié les réponses de deux éphémères (*Paraleptophebia heterorea* et *Rhinichtys cataractae*) à un poisson prédateur nocturne. Ils constatent soit une réaction de fuite par dérive (elle est alors multipliée par 30) soit une retraite dans les interstices du substrat, ce qui dans tous les cas a un effet sur la structure de la communauté d'invertébrés. Bechara *et al.* (1993) ont montré que la taille des refuges est déterminante vis-à-vis de la taille des animaux qui survivent au prédateur et restent sur l'habitat. Culp *et al.* (1991) soulignent que l'effet d'un poisson prédateur sur les invertébrés n'est pas systématique, la dérive pouvant être stimulée (Kohler & McPeek, 1989) ou diminuée (Williams & Moore, 1982, 1985; Andersson *et al.*, 1986).

A la nature du prédateur, s'ajoute la notion de densité de celui-ci. Diehl (1992) a par exemple montré en laboratoire que la densité d'un poisson prédateur comme la perche (*Perca fluviatilis*) a un effet sur la diversité de Shannon et l'équitabilité des peuplements de macroinvertébrés non mollusques (= proies potentielles).

Harvey (1993) précise que les interactions entre des poissons et des invertébrés prédateurs peuvent avoir des conséquences également pour les autres niveaux trophiques. Ainsi, Power (1990) montra que les effets négatifs directs d'un poisson sur des invertébrés prédateurs pouvaient avoir des conséquences indirectes sur les herbivores et les algues *via* une cascade trophique.

Les études de prédation sont très complexes car elles dépendent des conditions du milieu, de la nature du prédateur, de la proie, et des autres espèces.

Muotka & Penttinen (1994) rapportent par exemple que beaucoup d'études récentes ont montré que des invertébrés benthiques prédateurs sont spatialement distribués au hasard (Walde & Davies, 1984; Peckarsky, 1988, 1991; Rasmussen & Downing, 1988). Des interférences mutuelles entre prédateurs sont peut-être l'explication de ce manque de réponses agrégatives (Peckarsky & Penton, 1985). Peckarsky (1991), suite à une étude sur la microdistribution de plécoptères et d'éphémèroptères en fonction de la taille du substrat, émet l'hypothèse que le choix de l'habitat chez les plécoptères prédateurs pourrait être le résultat de la pression exercée par leurs propres prédateurs plutôt que d'une adaptation visant à faciliter l'obtention de proies. La présence d'un poisson peut par exemple forcer un invertébré prédateur à éviter la surface exposée des cailloux (Soluk & Collins, 1988; Peckarsky, 1991), c'est à dire le microhabitat favori des diptères Simuliidae. Dans la plupart des études, les larves d'éphémères très mobiles sont les proies désignées des prédateurs (Muotka & Penttinen, 1994). Quand il y a des proies plus sédentaires, comme les larves de *black flies* ou certains trichoptères à fourreau, une réponse agrégative a été observée pour des prédateurs trichoptères (Townsend & Hildrew, 1978; Malmqvist & Sjöström, 1984; Muotka, 1993) et un mégaloptère (Hildrew & Townsend, 1982), mais pas pour des plécoptères (Walde & Davies, 1984; Peckarsky, 1988, 1991).

Les interactions entre espèces sont donc extrêmement complexes et semblent ne pouvoir être étudiées qu'au cas par cas.

1.1.4.6. Les autres facteurs de microrépartition

Illumination, ombrage, couverture végétale de rive :

La lumière influence les invertébrés de nombreuses façons. Certaines étapes du développement d'invertébrés seraient par exemple sous le contrôle de la photopériode bien que ce facteur soit difficile à dissocier des variations de température (Harper, 1995). Il est généralement reconnu que la lumière joue un rôle important sur la dérive (Ward, 1992). Corkum *et al.* (1977) ont par exemple montré en ruisseau artificiel son influence sur la dérive d'éphémères, puis, par des expériences de laboratoire, (Corkum & Clifford, 1978) sur le déplacement de proies potentielles comme *Baetis tricaudatus*.

L'ombrage et l'éclairement sont des facteurs de distribution directs ou indirects de la faune benthique (Hughes, 1966). Les conséquences directes qui peuvent influencer leur microdistribution sont les tactiques ou les cinétiques de réponses des invertébrés à un stimulus lumineux. Les principaux effets indirects sont de plusieurs ordres:

- la croissance algale qui est obligatoirement réduite dans un milieu ombragé,
- la température,
- les quantités de débris organiques qui sont probablement plus importantes dans un environnement ombragé (chute des feuilles).

De nombreux insectes auraient un phototaxisme négatif (Ward, 1992). Cependant, dans des conditions de stress respiratoire, ils peuvent se déplacer jusqu'à des zones éclairées dans la mesure où l'oxygénation y est meilleure (Ward, 1992).

La lumière peut également jouer un rôle dans les migrations verticales de certains invertébrés (Ward, 1992), et donc sur leur microdistribution superficielle apparente. Il est probable que les réactions à la lumière dépendent du stade de développement des invertébrés. Baker & Ball (1995) ont par exemple montré expérimentalement que des chironomes tubicoles sans fourreaux s'installent préférentiellement sur des zones à l'abri de la lumière mais que celle-ci ne fait pas changer de place des animaux dont le tube est déjà construit.

La présence ou l'absence d'un ombrage va souvent de paire avec la présence de végétaux de rive qui peuvent avoir une influence plus forte que la nature du substrat sur l'abondance et les "guildes" trophiques d'invertébrés (Hawkins *et al.*, 1982, avec leur propre terminologie).

Oxygénation de l'eau :

L'oxygénation de l'eau à l'échelle de la station, bien que classiquement considérée comme un facteur de macrodistribution (Rabeni & Minshall, 1977), peut avoir une influence sur la microrépartition de certaines espèces. Des expériences de Wiley & Kohler (1980) sur des larves d'éphéméroptères dans un petit ruisseau expérimental ont par exemple montré que la position des larves sur les pierres varie selon la concentration d'oxygène dissous. Lorsqu'elle est faible, les larves s'installent en des points exposés au courant, probablement dans le but d'augmenter le taux de renouvellement de l'oxygène aux surfaces d'échanges respiratoires. Il s'agit cependant d'une échelle d'observation encore plus fine que celle du microhabitat.

Lavandier & Capblancq (1975), par des expériences de désoxygénation partielle de l'eau d'un ruisseau, ont montré qu'il existe un seuil de concentration en oxygène dissous au-dessous duquel la dérive des invertébrés benthiques s'accroît de façon significative. L'importance de cette dérive est alors variable selon les espèces considérées, l'intensité et la

durée de la désoxygénation. Il est probable qu'elle a un effet sur l'organisation des peuplements en place.

Couleur du substrat :

Clifford & Casey (1991) ont testé l'effet de la couleur du substrat sur la colonisation en rivières de macroinvertébrés et d'algues. Des tuiles de trois couleurs ont été utilisées: blanc, noir et rouge brique (= tuile naturelle). Ils ont observé, tous les autres paramètres étant *a priori* égaux, que les tuiles blanches abritaient un effectif moyen significativement plus grand pour l'insecte le plus abondant. La couleur a également un effet significatif sur la distribution de certaines larves (*Cheumatopsyche*) ainsi que sur le nombre total d'organismes (Clifford & Casey, 1991). Par contre, il n'y avait pas d'effet de la couleur sur les quantités de chlorophylle a.

Clifford & Casey (1991) rapportent que des auteurs ont suggéré que les invertébrés colonisent un support avec une couleur de fond spécifique, de façon à réduire la prédation par les poissons (e.g., Hynes, 1970; Brusven & Rose, 1981; Hutchinson, 1981). Dans le même ordre d'idée, Otto & Svensson (1980) ont émis l'hypothèse que le fourreau de certains trichoptères est un système de camouflage anti-prédateurs dans la mesure où il permet à l'animal de se confondre avec le substrat. Il existe quelques études qui montrent que la prédation par un poisson est plus grande si l'invertébré contraste avec la couleur du substrat (Brusven & Rose, 1981; Healy, 1984; Otto, 1984).

1.2. Objectifs de ce travail

Notre objectif principal est d'étudier de façon globale, pour des rivières (ordre de drainage de 1 à 4), **les relations entre les caractéristiques environnementales des microhabitats et l'organisation de leurs peuplements d'invertébrés benthiques**. L'unité spatiale de base de notre approche, le microhabitat, est initialement défini comme étant la combinaison d'un type de substrat et d'une gamme de vitesse de courant (voir chapitre II). Cette unité se prête bien à l'appréhension de l'hétérogénéité spatiale des milieux d'eau courante, dont l'effet est souvent négligé (Oertli, 1992).

Il ne s'agit pas de s'intéresser à la microrépartition de certains groupes ou de certaines espèces d'invertébrés mais plutôt d'appréhender la structure et le degré d'organisation des communautés d'invertébrés compte tenu des conditions environnementales. Trois échelles d'observation ont été abordées : (1) essentiellement, le microhabitat *sensu stricto*, (2) dans une moindre mesure, l'environnement immédiat du microhabitat, et (3), dans une bien moindre mesure, la station. A ces trois échelles, nous avons tenté de répondre à plusieurs questions ayant pour objectif une meilleure compréhension des relations faune-milieu aux différentes échelles d'observation:

Au niveau du microhabitat :

- Peut-on dégager des relations globales entre la structure taxonomique des peuplements et la nature des microhabitats ?
- Ces tendances sont-elles en accord avec certains concepts véhiculés par la littérature ? (Quelle est réellement l'influence de la stabilité environnementale sur l'organisation des peuplements benthiques ? Existe-t-il des relations entre d'une part l'abondance, et d'autre part les potentialités trophiques ou certaines classes granulométriques des microhabitats ? Quels sont les effets de l'hétérogénéité spatiale des habitats sur l'organisation d'une communauté d'invertébrés ?, *etc*).

- Quelles sont les contributions respectives des différents types de microhabitat au peuplement stationnel ? Quels sont les habitats qui présentent les potentialités faunistiques les plus importantes ?
- Y a-t-il un ou plusieurs types de microhabitat avec une faible variabilité faunistique mais qui représentent une partie importante (qualitativement et/ou quantitativement) du peuplement de la station ?
- Si les peuplements d'invertébrés diffèrent selon la nature des microhabitats, quel est l'impact de la nature des microhabitats échantillonnés sur l'image restituée du peuplement stationnel ?

Au niveau de l'environnement immédiat du microhabitat :

- L'environnement immédiat autour d'un microhabitat (défini comme étant la mosaïque des substrats pour une zone de quelques mètres carrés autour d'un prélèvement) a-t-il une influence sur la communauté en place ? Quels mécanismes biologiques peuvent alors être impliqués ?

Au niveau de la station :

- La diversité en habitats d'une station a-t-elle une influence directe sur la diversité faunistique de la station ? Si oui, de quelle façon ?

Notre approche globale est originale car elle aborde majoritairement le thème de l'organisation des communautés à une échelle d'observation où elle est peu étudiée, le microhabitat. Une confrontation de nos résultats avec la littérature existante permettra une synthèse sur les facteurs environnementaux qui sont déterminants vis-à-vis des communautés de microhabitats.

A moyen terme, les applications directes sont potentiellement de deux ordres. D'abord il serait envisageable d'améliorer les méthodes de diagnostic d'une perturbation du milieu utilisant les invertébrés benthiques. La prise en compte d'une variabilité faunistique intra-stationnelle permettrait par exemple d'optimiser l'interprétation des données recueillies avec des méthodes existantes comme l'IBGn (AFNOR, 1992). Il est également envisageable de tester de nouvelles méthodes basées sur l'étude détaillée des peuplements de certains microhabitats. Ensuite, une autre application potentielle serait la mise au point d'une technique d'estimation des stocks d'invertébrés, considérés en tant que nourriture pour les poissons.

Une partie importante de ce travail est également méthodologique. Parmi les méthodes biocénotiques, nous avons par exemple testé la possibilité d'utiliser des modèles de distribution d'abondance. Devant les problèmes rencontrés nous nous sommes plutôt orientés vers l'utilisation simultanée de plusieurs indices de structure taxonomique. Ces indices de diversité, au sens large du terme, sont nombreux, très utilisés mais mal connus. Le chapitre III a pour objet de les comparer sur la base de leurs sensibilités respectives à de petites variations d'une liste faunistique.

Nos essais de quantification de l'hétérogénéité d'une mosaïque (chapitre VII) peuvent également être considérés comme méthodologiques. Il n'existe pas, à cette date, de règles clairement définies pour aborder la complexité d'une mosaïque en écologie (Li & Reynolds, 1995) et, *a fortiori*, en écologie benthique. L'utilisation d'indices de structure, comme nous le proposons, est une voie nouvelle dans ce domaine et prometteuse même si elle reste très certainement perfectible.

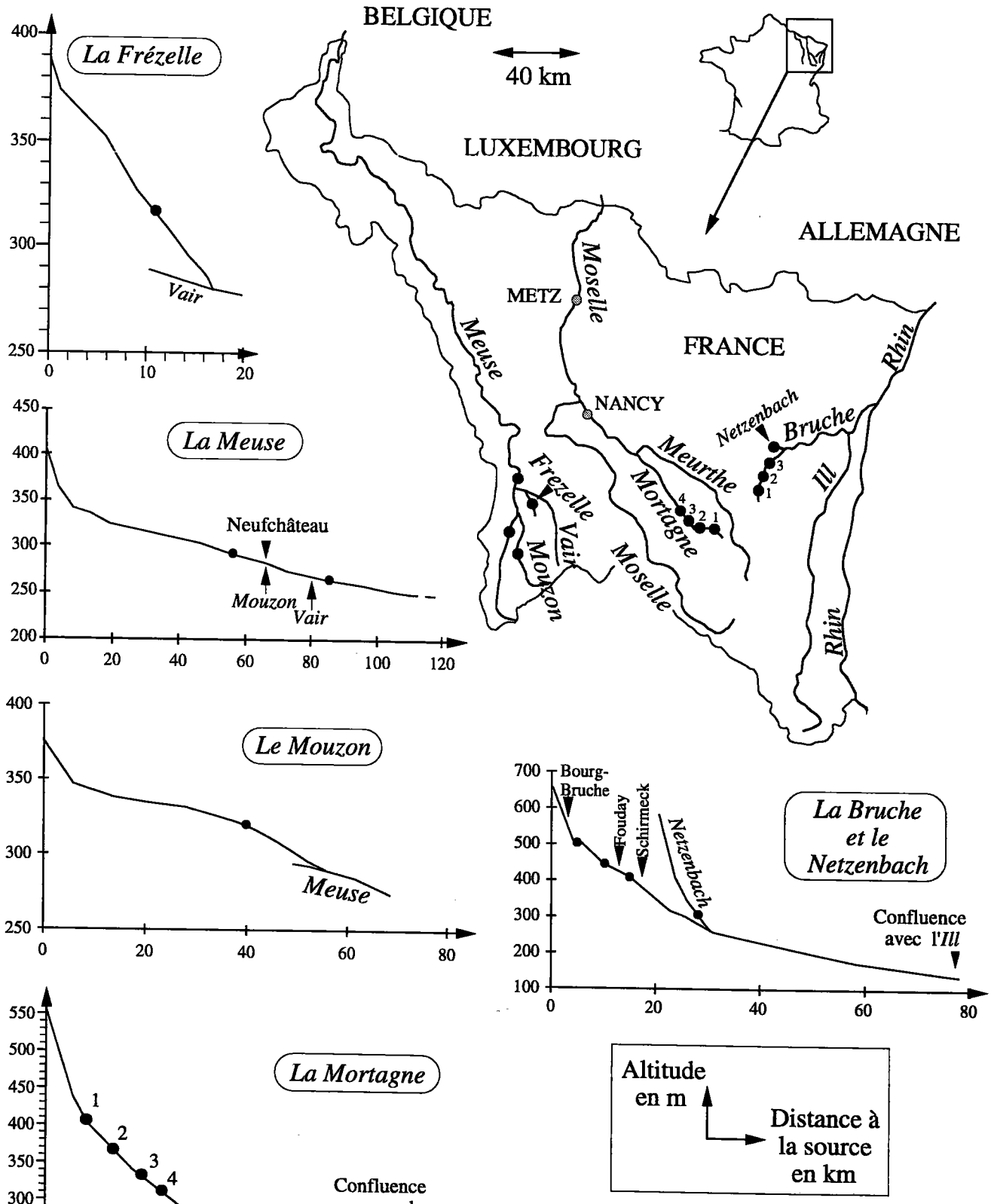


Figure 1 : Localisation des stations d'étude sur une carte d'Alsace-Lorraine et sur les profils en long des rivières.

1.3. Méthodologie

1.3.1. Démarche générale

Notre démarche a été d'échantillonner des cours d'eau représentatifs de rivières du nord-est de la France sur la base d'un protocole établi après une étude bibliographique.

L'objectif principal était de rechercher des tendances générales entre les caractéristiques d'un milieu et sa faune. Il nous a obligés à réaliser un grand nombre de prélèvements d'invertébrés, la démarche statistique adoptée nécessitant d'avoir un nombre important des différents types de microhabitats échantillonnés.

La recherche précise d'un effet temporel aurait nécessité de réaliser un nombre encore plus important d'échantillons. Faute de temps et de moyens, nous nous sommes limités à un encadrement de la période estivale en essayant de prélever (en fonction des conditions météorologiques) au mois de juin et juste après la période d'étiage. Il s'agissait d'encadrer la période des basses eaux qui est très sélective pour la faune, aurait appauvri nos listes d'invertébrés, et par conséquent aurait probablement minimisé les différences de peuplement faunistique entre microhabitats.

1.3.2. Choix des sites

Le choix des stations a surtout été dicté par la volonté de couvrir un large panel de situations mésologiques, de façon à ne pas être cantonné à un type de milieu particulier. Nous avons choisi des tronçons de rivière qui ne sont pas trop perturbés par des problèmes de qualité d'eau, c'est-à-dire pas trop sélectifs pour la faune. Si nous avions eu le choix nous aurions travaillé sur des stations à la qualité de l'eau originelle, exemptes de toute pollution, mais trouver des rivières de plaine non anthropisées est aujourd'hui une utopie. Nous nous sommes adaptés en essayant de sélectionner des stations parmi les moins polluées.

Il s'agissait également, pour répondre aux objectifs fixés, de pouvoir réaliser une cartographie de la mosaïque des supports qui composent le lit de la rivière et d'avoir la possibilité de prélever n'importe lequel des microhabitats identifiés.

2. Sites d'études

2.1. Localisation géographique

Les douze stations étudiées se répartissent en 6 rivières, sur trois bassins versants répartis d'est en ouest (Figure 1).

Le bassin versant le plus à l'est est celui de la vallée de la Bruche, département du Haut-Rhin. Le substrat géologique de sa partie amont est principalement constitué de grès vosgiens. C'est une région très encaissée et essentiellement recouverte de forêts de résineux. Deux rivières y ont été échantillonnées : la Bruche (3 stations) et un de ses affluents en rive gauche, le Netzenbach (1 station). Ce dernier peut être considéré comme un torrent de montagne alors que la Bruche amont est une rivière de moyenne montagne.

Le bassin versant de la Mortagne est situé au pied du massif vosgien, côté lorrain, sur des grès vosgiens. Quatre stations ont été sélectionnées sur la rivière Mortagne, qui est un affluent en rive gauche de la Meurthe. En zone amont, le relief est peu accusé, couvert de résineux. La station la plus à l'aval se trouve à une limite où l'aspect vosgien disparaît pour faire place à une plaine alluviale. Le sol ocre podzolique fait alors place à un sol brun

plus riche en humus sur lequel on trouve quelques prairies et des feuillus (chêne pédonculé).

Le bassin versant le plus à l'ouest est celui de la Haute-Meuse. Il est très grand (plus de 360 km^2 de superficie au niveau de notre station amont), avec peu de reliefs et une activité agricole importante. Les quatre rivières étudiés coulent principalement sur des alternances de calcaires et de marnes. Les rivières Meuse (2 stations) et Mouzon (1 station, affluent en rive droite de la Meuse à Neufchâteau) sont typiquement des rivières de plaine. La Frézelle (1 station), sur un sous-bassin de la Haute-Meuse, prend sa source sur les côtes de Moselle, ce qui lui confère des qualités mésologiques particulières. C'est un affluent en rive gauche du Vair qui est lui-même un affluent en rive droite de la Meuse.

2.2. Caractéristiques des stations (végétaux aquatiques et paramètres mésologiques)

Les stations de la rivière Bruche sont assez différentes de l'amont (station 1) vers l'aval (station 3). La largeur est beaucoup plus importante sur la station 3 ainsi que les débits alors que le tracé est moins sinueux. La granulométrie de la station 3, plus grossière, est beaucoup plus homogène. Le Netzenbach, affluent rive gauche de la Bruche, 5 km à l'aval de la station 3, se rapproche le plus de la station Bruche 1, mais est déjà nettement différent de Bruche 2. Des bryophytes et des graminées de berge ont été trouvés sur toutes ces stations sauf sur la Bruche 3. Sur celle-ci, nous n'avons repéré qu'une toute petite touffe d'algues filamenteuses qui était trop peu volumineuse pour être prélevée.

Les stations de la rivière Mortagne sont assez peu différentes sur un plan mésologique de l'amont (station 1) vers l'aval (station 4). La pente diminue de 2 pour mille, l'altitude de 90 mètres (Tableau I). La végétation aquatique y est généralement peu abondante probablement en raison de la faible minéralisation de l'eau et d'un substrat instable qui ne favorisent pas l'installation de végétaux (Grasmuck, 1994). Sur les deux stations amont, on inventorie une callitrie (*Callitriche spp.*) et une hépatique (*Scapania undulata*), alors que sur les deux stations aval on trouve *Ranunculus peltatus* ainsi que les mousses *Fontinalis antipyretica* et *Platyhypnidium ruscifome.*

Sur le bassin de la Haute Meuse, la Frézelle est un cas particulier par la position de sa source sur les côtes de Moselle qui lui donne une pente de 6 pour mille et par la nature des terrains géologiques traversés, succession de grès, argiles et calcaires avec quelques limons superficiels. La station étudiée a subi un recalibrage, elle est très faiblement végétalisée avec essentiellement des hélophytes de rives (*Phalaris arundinacea*). Lors de la première campagne, nous y avons également trouvé, et échantillonné, des jeunes plants de *Berula erecta.*

Les autres stations de ce bassin ont une pente très faible, inférieure à 1 pour mille. La Meuse à Bazoilles est une station quasiment sans ombrage, bordée de prairies, avec un développement de végétaux macrophytes importants que l'on ne retrouve pas sur la station Meuse à Brixey (où l'on inventorie essentiellement la mousse *Fontinalis antipyretica* et la renoncule *Ranunculus fluitans*). Les végétaux aquatiques les plus représentés sont des algues filamenteuses (principalement *Cladophora sp.*, *Vaucheria sp.* et *Spirogyra sp.*), une espèce de mousse (*Fontinalis antipyretica*), des phanérogames familières de rivières bien minéralisés avec un faible courant d'eau (Grasmuck, 1994, *Potamogeton crispus, Sparganium emersum, Butomus ombellatus*), ainsi que *Ranunculus fluitans* et *Potamogeton pectinatus*. L'aval de notre station de Bazoilles correspond à un substrat géologique calcaire à fissure dominante qui entraîne des pertes importantes au point qu'il y ait assec pendant la période estivale. L'eau réapparaît à l'amont de Neufchâteau, également sur un substrat calcaire, environ 10 km à l'amont de notre station de Brixey.

Le Mouzon est une station relativement ombragée dans la mesure où la berge en rive droite est très haute (2 à 3 mètres) et que la rive gauche est une lisière de forêt. Malgré cela, la végétation aquatique y est très dense et très diversifiée. Les différentes espèces sont relativement imbriquées les unes par rapport aux autres, ce qui complique considérablement l'établissement de cartographies des végétaux. On y trouve des algues filamenteuses (*Enteromorpha* et *Vaucheria*), la mousse *Fontinalis antipyretica*, le nénuphar jaune *Nuphar lutea*, la myriophylle *Myriophyllum spicatum*, le rubanier *Sparganium emersum*, *Zanichellia palustris*, *Potamogeton crispus*, *Potamogeton pectinatus*, *Glyceria fluitans*, *Berula erecta*, *Juncus sp.*, *Carex sp.*, *Phalaris arundinacea* et *Phragmites sp.*.

Tableau I : Caractéristiques mésologiques des stations étudiées.

STATIONS	Descriptif	Susbtrats géologiques	Altitude m	Pente pour mille	Substrat dominant	% de recouvrement en végétaux	Ombrage %
Bruche 1	Torrent	Grès, granites	500	7 à 10	Galets	5	40
Bruche 2	Torrent	Grès, granites	442	7 à 10	Cailloux-Galets	2	50
Bruche 3	Torrent	Grès, granites	408	7 à 10	Gros galets	<1	20
Netzenbach	Torrent	Grès	305	15	Pierres	15	90
Mortagne 1	Riv. piémont	Grès (granites)	405	6 à 7	Galets	1	85
Mortagne 2	Riv. piémont	Grès (granites)	370	6 à 7	Galets	<1	95
Mortagne 3	Riv. piémont	Grès (granites)	330	4 à 6	Galets	10	90
Mortagne 4	Riv. piémont	Grès (granites)	315	4 à 6	Galets	10	25
Meuse à Bazoilles	Riv. plaine	Calcaires et marnes	290	0.9	Pierres	70	5
Meuse à Brixey	Riv. plaine	Calcaires et marnes	264	0.5	Galets	20	60
Frézelle	Riv. de côte	Grès et argiles	315	6	Cailloux	<1	80
Mouzon	Riv. de plaine	Calcaires	320	0.8	Cailloux	85	60

2.3. Régimes hydrologiques pendant la période de prélèvement

Contexte scientifique :

L'influence des variations de débits sur la faune benthique a fait l'objet de nombreuses études durant ces dernières années. La périodicité et la magnitude des fluctuations de débits sont sélectives vis-à-vis de la faune aquatique. Au moins deux types de réponses animales sont possibles. Une première solution pour les invertébrés est comportementale. Les animaux peuvent essayer de résister à un courant plus fort ou d'y échapper, par exemple en s'enfonçant dans le substrat (Williams, 1984; Richards & Bacon, 1994). Un second type de réponse concerne les stratégies adaptatives des animaux qui, par exemple, ont un cycle biologique calqué sur le cycle hydrologique de sorte que les stades aquatiques coïncident avec les périodes de débit les plus favorables à leur développement (Minshall, 1988; Robinson *et al.*, 1993).

L'incidence de stress hydrauliques sur un peuplement est la résultante de l'impact direct ou indirect de ces stress sur chacune de ses populations. Les termes de résistance et de résilience (Doeg *et al.*, 1989a) caractérisent l'aptitude d'une population à survivre dans sa structure et/ou son fonctionnement à une perturbation, et à conserver ou à retrouver après la disparition de celle-ci un état comparable à son état initial. Dans le cas d'une

résilience, il y a une compensation entre les individus qui sont partis du peuplement et ceux qui y sont arrivés. Dans le cas d'une résistance ce sont toujours les mêmes individus qui composent la population et luttent contre la perturbation.

Objectifs :

L'intérêt de connaître le régime hydrologique que subissent les invertébrés est double. D'une part, il est probable que les taxons rencontrés ont des stratégies cycliques adaptées au biotope dans lequel ils évoluent, et par conséquent il y a aura des relations entre la nature des animaux prélevés et les conditions hydrologiques dans lesquels ils vivent. D'autre part, il faut avoir à l'esprit que l'analyse d'un échantillon ne représente qu'une image instantanée de phénomènes dynamiques. Or un stress hydraulique a une influence sur l'organisation d'un peuplement dans la mesure où ses populations répondent selon des schémas, avec des amplitudes et avec des cinétiques différentes. L'interprétation de l'architecture d'une communauté peut donc être facilitée par la connaissance des aspects hydrologiques qui ont précédé les campagnes d'échantillonnage.

Origine des données :

La plupart de nos stations sont à proximité de stations du réseau national de bassin (RNB) et font l'objet d'un suivi en continu des débits par des gestionnaires comme la Direction Régionale de l'Environnement (DIREN) de Lorraine. Ce sont ces données qui sont utilisées dans cette partie. Malheureusement, il n'y a pas d'enregistreurs de débits en continu sur toutes nos stations ; quatre situations ont été rencontrées (Tableau II) :

- un enregistreur est en place au niveau de la station d'étude,
- un enregistreur est sur un tronçon à l'aval ou à l'amont d'une de nos stations mais il n'y a pas d'affluents importants entre les deux, l'extrapolation est alors directe (Mouzon, Meuse à Bazoilles),
- un enregistreur est sur un tronçon à l'amont d'une de nos stations et il y a un affluent entre les deux. Nous avons alors calculé la somme des débits de la station amont et de l'affluent ($Débits_{Meuse\ à\ Brixey}$=$Débits_{Meuse\ à\ Domremy\text{-}la\text{-}Pucelle}$+$Débits_{Vair}$, la station de mesure des débits du Vair étant située au niveau de sa confluence avec la Meuse),
- il n'y a pas d'enregistreur (Frézelle et Netzenbach).

Tableau II : Positions et références des stations de mesure de débits.

Station	Position du limnigraphe	Références du Réseau National de Bassin
Bruche 2	A proximité	31400
Netzenbach	Aucun	
Mortagne 4	A proximité	68600
Meuse à Bazoilles	A l'amont	106600
Meuse à Brixey	A l'amont	106625
	Vair (affluent)	106900
Mouzon	A l'aval	106750
Frézelle	Aucun	

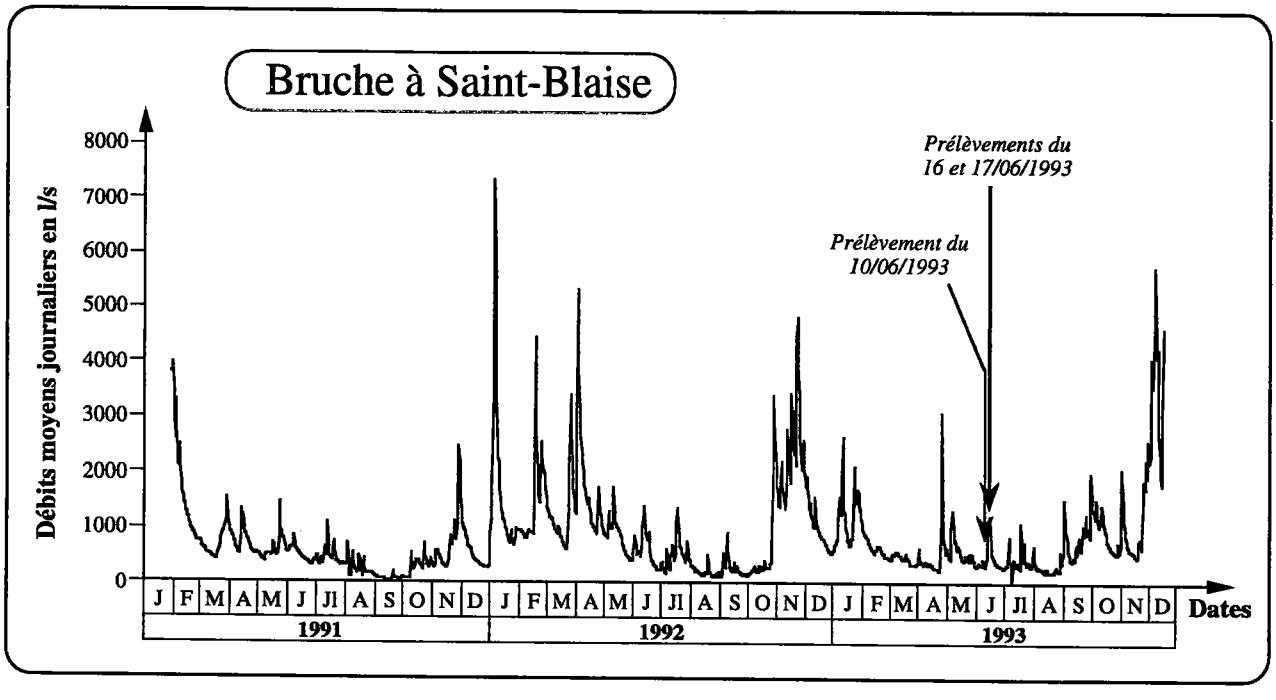


Figure 2 : Limnigraphe de la rivière Bruche de janvier 1991 à décembre 1993. Les flèches indiquent les dates d'échantillonnage de la faune benthique.

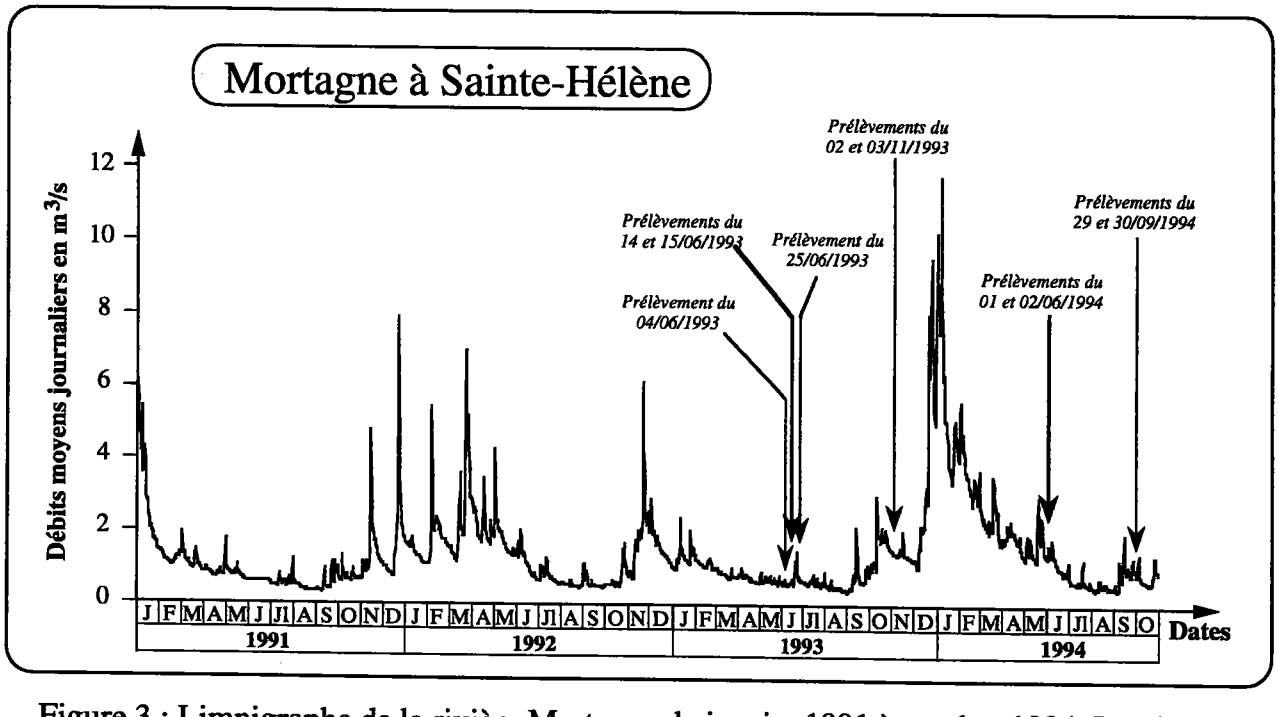


Figure 3 : Limnigraphe de la rivière Mortagne de janvier 1991 à octobre 1994. Les flèches indiquent les dates d'échantillonnage de la faune benthique.

Remarque : Nous ne disposons que des enregistrements en un point sur les rivières Bruche et Mortagne alors que nous avons respectivement 3 et 4 stations sur ces cours d'eau. Plus que la valeur exacte des débits, ce sont les variations qui nous intéressent. Le faible éloignement des stations et l'absence d'affluents de taille importante nous permet d'estimer raisonnablement que les variations de débits aux différentes stations d'une même rivière sont du même ordre, même si les débits sont sans doute différents.

Interprétations :

Les limnigraphes, courbes représentant les débits moyens journaliers de 1991 aux dates de prélèvements, nous permettent de savoir dans quelles conditions hydrologiques nous avons effectué nos échantillonnages.

La Bruche

Les stations de la rivière Bruche n'ont été échantillonnées qu'au printemps 1993. La forme particulière du limnigraphe est due essentiellement au régime pluvio-nival de cette rivière. On observe que les prélèvements ont été réalisés en période de débits stabilisés depuis une vingtaine de jours (Figure 2). Après un court étiage, le niveau de l'eau a monté dès la mi-septembre, sans retrouver son niveau initial sur une période suffisamment longue pour que l'on puisse réaliser les prélèvements d'invertébrés d'automne.

La Mortagne

Le régime pluviométrique de la Mortagne est relativement régulier avec des maxima estivaux (juin, août) correspondant à des pluies d'orage et des minima en septembre-octobre.

La figure 3, représentant le suivi journalier des débits sur 4 ans, montre qu'au printemps 1993 les stations ont été échantillonnées après une longue période de basses eaux. Seule la station 4, prélevée quelques jours plus tard pour des raisons matérielles, a été échantillonnée après quelques précipitations. Lors des campagnes suivantes, nous avons regroupé les prélèvements de nos 4 stations de la Mortagne sur 2 jours de façon à éviter que cette situation ne se reproduise.

En automne, nous avions décidé de prélever à la fin du mois de septembre mais ce fut après quelques précipitations qui augmentèrent significativement les débits.

La figure 3 illustre bien que les débits de l'hiver 1993/94 étaient importants, avec une période assez longue de hautes eaux et un régime hydrologique printanier différent de celui de l'année précédente. Le niveau de l'eau au printemps 1994 était sensiblement plus haut que celui de 1993. Les mosaïques de supports qui constituent le lit de la rivière étaient modifiées de façon importante.

Les conditions hydrologiques de la campagne d'automne 1994, qui s'est déroulée sous un ciel menaçant, étaient comparables à celles de 1993.

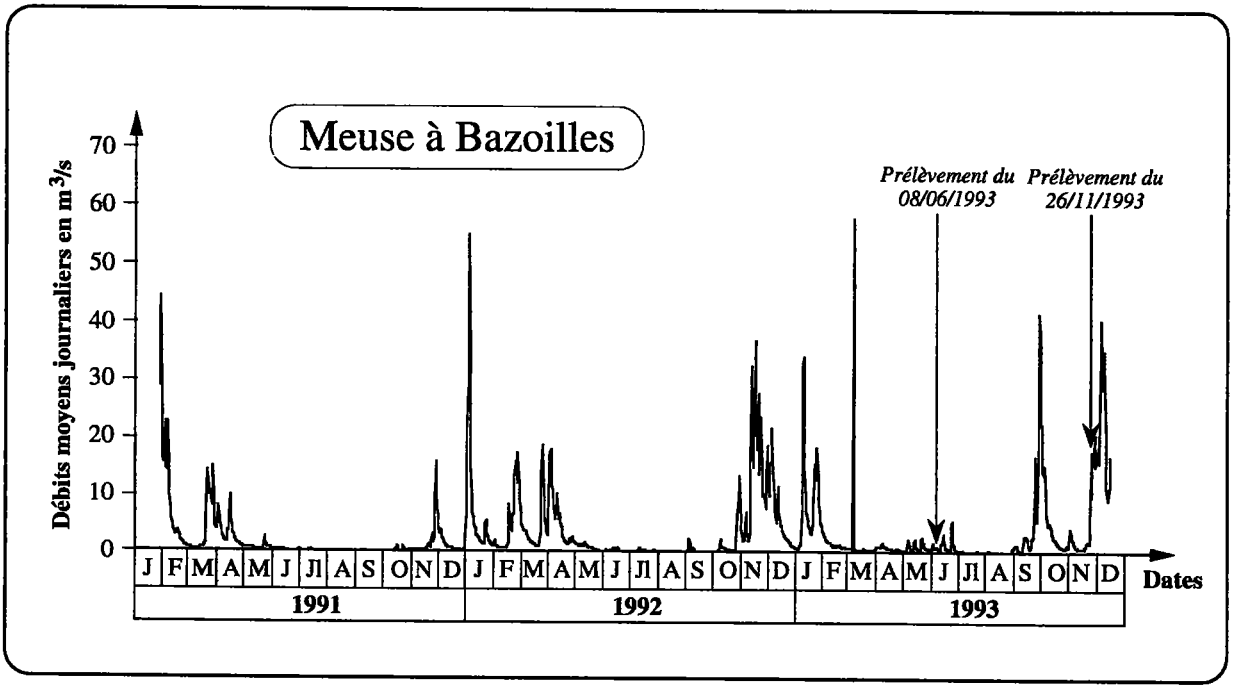


Figure 4 : Limnigraphe de la rivière Meuse à Bazoilles de janvier 1991 à décembre 1993. Les flèches indiquent les dates d'échantillonnage de la faune benthique.

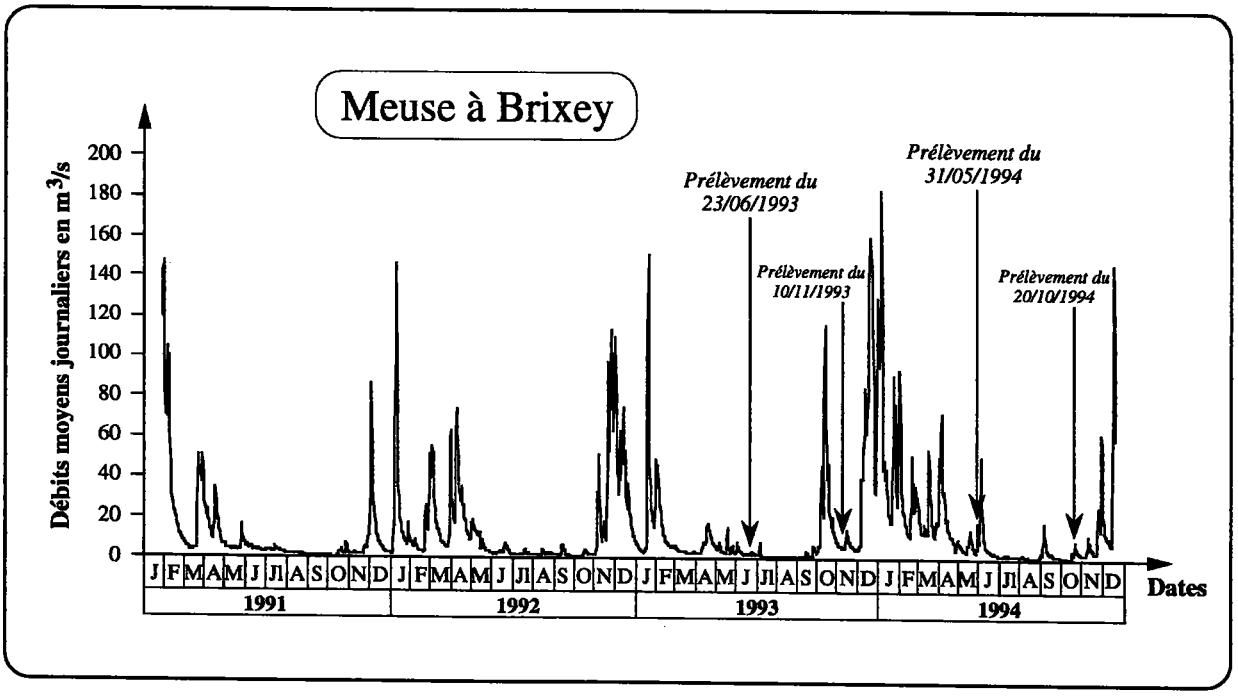


Figure 5 : Limnigraphe de la rivière Meuse à Brixey de janvier 1991 à décembre 1994. Les flèches indiquent les dates d'échantillonnage de la faune benthique.

La Meuse à Bazoilles

Nous ne disposons que des données de débit de 1993 car celles de 1994 n'étaient pas encore disponibles lors de la rédaction de cette thèse.

Le prélèvement de printemps a là aussi été réalisé après une période de basses eaux d'environ 3 mois (Figure 4). Le prélèvement d'automne a été réalisé après des conditions hydrologiques particulières. En 1993, comparativement avec 1991 et 1992, il a plu beaucoup dès la mi-septembre, ce qui a entraîné assez tôt de fortes crues. Pour respecter notre protocole d'échantillonnage, nous avons prélevé tardivement dans l'année, après que les débits aient baissé et se soient stabilisés.

La Meuse à Brixey

Les amplitudes de débit sont données à titre indicatif car nous avons effectué nos prélèvements sur un bras de la Meuse à un endroit où elle est divisée en trois parties. Nous ne savons pas réellement quelle était la répartition des débits sur les trois bras.

La figure 5 montre que les deux années de prélèvements sont hydrologiquement très différentes. Au printemps 1993, nous avons prélevé les invertébrés après une longue période de basses eaux entrecoupée de petites variations de débits alors qu'au printemps 1994 nous avons prélevé après 5 mois de crues dont l'amplitude et la fréquence étaient exceptionnelles (voir 1992 et 1993). A l'automne 1993, nous avons réalisé nos prélèvements un mois après une forte crue alors qu'en 1994 nous étions globalement en période de basses eaux depuis plus de 120 jours.

Le Mouzon

Nous avons exactement le même phénomène entre le printemps 1993 et le printemps 1994 que sur la Meuse à Brixey (Figure 6) ; le premier correspond à des prélèvements réalisés après un étiage, le second à des prélèvements réalisés après une crue sévère. Par contre, on observe que les prélèvements de l'automne 1993 ont été faits avant la crue de fin septembre et sont, de ce fait, dans des conditions similaires à celles de l'automne 1994. Pour les deux automnes, le benthos a été échantillonné après plusieurs mois de basses eaux.

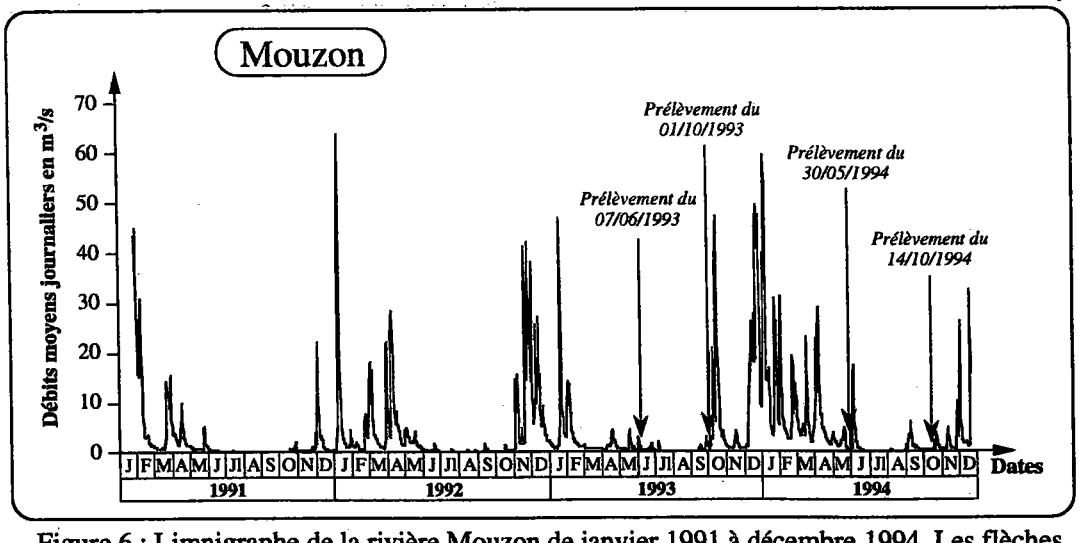


Figure 6 : Limnigraphe de la rivière Mouzon de janvier 1991 à décembre 1994. Les flèches indiquent les dates d'échantillonnage de la faune benthique.

Conclusions :

Les deux années de prélèvements sont très différentes sur un plan hydrologique.

Les stations de printemps 1993 ont toutes été prélevées après une longue période de basses eaux alors que les échantillonnages du printemps 1994 ont été réalisés après une série de crues exceptionnelles.

En automne, la situation est un peu différente. Les conditions de prélèvements de l'automne 1994 sont homogènes pour toutes les stations puisqu'ils ont été réalisés partout après plusieurs mois de basses eaux. En revanche, en 1993 il a plu sur tout l'est de la France à partir de la fin du mois de septembre, ce qui a entraîné des crues. Les niveaux ont retrouvé des valeurs proches de leurs valeurs initiales après environ 25 jours. Les débits sont ensuite restés relativement stables pour nous permettre de prélever la macrofaune dans de bonnes conditions (Figure 7). Deux stations ont été prélevées avant cette première vague de crues et sont donc dans des conditions très comparables à celles de l'année 1994 (Mouzon et Frézelle). Les autres stations ont été échantillonnées après cette première crue, pendant l'accalmie, et ne sont par conséquent pas du tout dans les mêmes conditions qu'en 1994.

La Bruche n'a été échantillonnée qu'au printemps 1993 en raison des crues importantes de la fin de l'année 1993. Il apparaît que le régime hydrologique de cette rivière est différent de ceux des rivières lorraines.

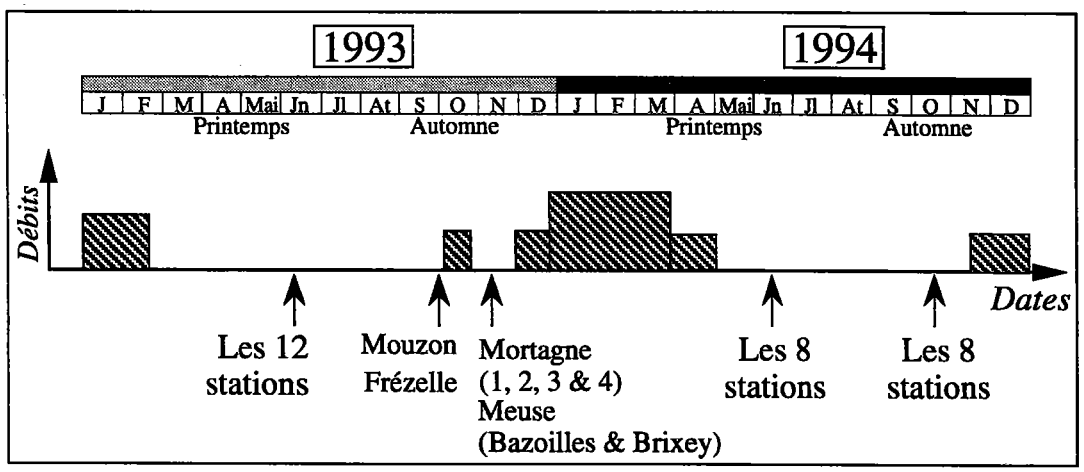


Figure 7 : Schéma récapitulatif des conditions hydrologiques au cours des deux années de prélèvement de la faune benthique.

2.4. Qualité de l'eau

Objectifs :

La qualité de l'eau est un paramètre qui permet potentiellement d'expliquer la nature des populations et des peuplements présents sur une station, la répartition longitudinale de la faune le long d'un cours d'eau, des différences inter-stationnelles, des différences inter-dates.

Le but de notre étude n'est pas de montrer l'impact d'une perturbation physico-chimique sur les peuplements d'invertébrés. La composition physico-chimique des rivières étudiées, *a priori*, ne nous sert qu'à analyser des différences entre deux secteurs comme par exemple les rivières de plaine et celles de piedmont. Il s'agit de caractériser un milieu de façon à évaluer s'il est différent ou pas d'un autre, et selon quel critère (minéralisation, pH, oxygénation, anthropisation).

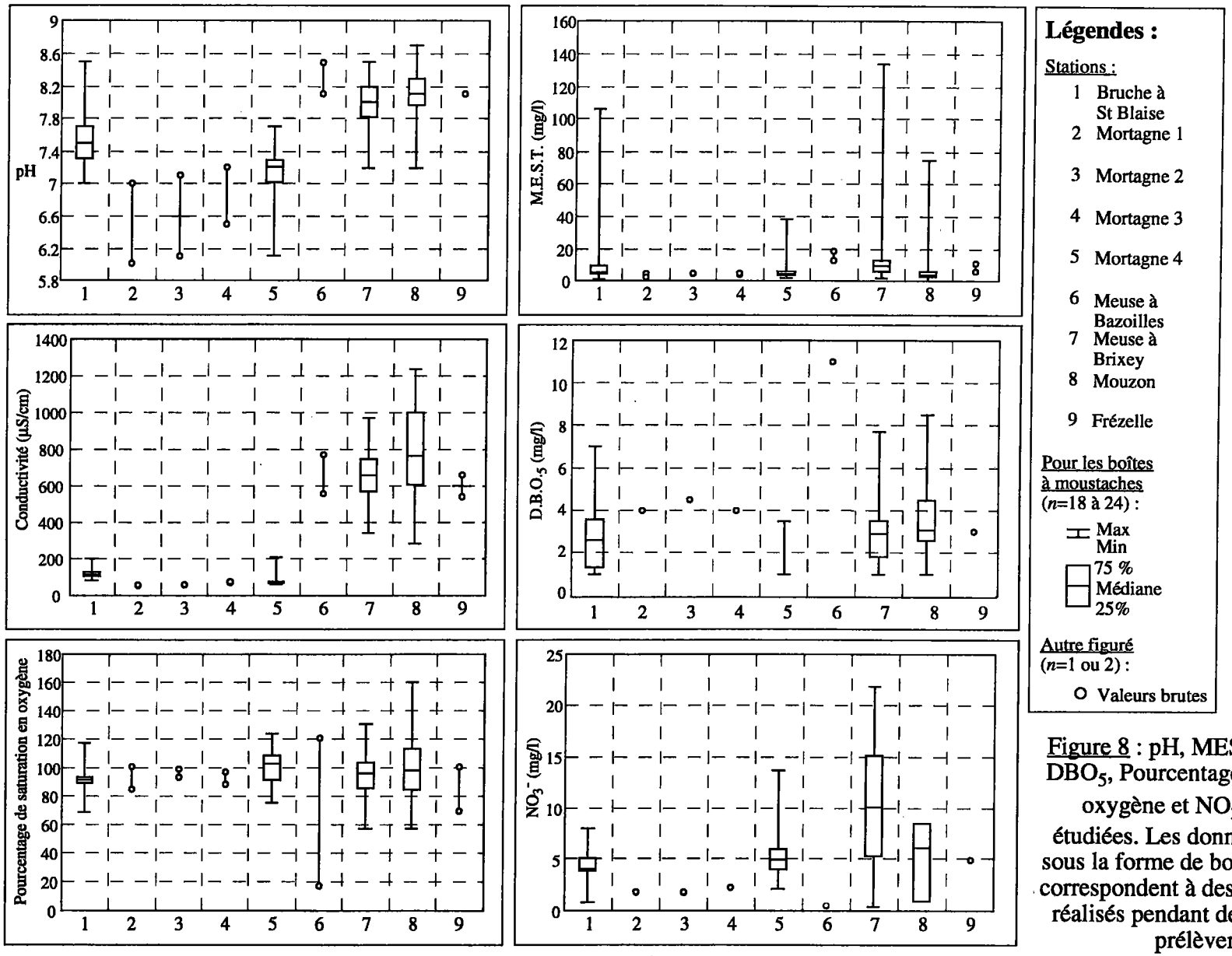


Figure 8 : pH, MEST, Conductivité, DBO_5, Pourcentage de saturation en oxygène et NO_3^- des stations étudiées. Les données représentées sous la forme de boites à moustaches correspondent à des relevés mensuels réalisés pendant deux ans avant les prélèvements.

Données physico-chimiques utilisées :

Les communautés d'invertébrés intègrent la qualité de l'eau sur une longue période. Par conséquent, pour bien caractériser un cours d'eau il faut un suivi temporel régulier de plusieurs paramètres sur un cycle d'au moins une année (certains invertébrés vivent plusieurs années), deux s'il s'agit d'expliquer des différences inter-annuelles. Nous n'avions pas les moyens matériels de mener une telle campagne sur les 12 stations de nos 6 rivières étudiées. Pour apprécier malgré tout la qualité physico-chimique de nos stations, nous avons collecté des informations selon diverses méthodes :

-1- Lors des prélèvements d'invertébrés nous avons relevé des mesures de pH, oxygénation, température et conductivité, à l'aide d'appareils de mesure de terrain.

-2- Les stations Meuse à Bazoilles, Frézelle, Mouzon et Mortagne 1, 2, 3, 4, sont les mêmes (ou quasiment pour ce qui concerne les stations de la Mortagne) que celles d'une étude typologique des végétaux aquatiques lorrains (Grasmuck, 1994). Ils ont fait l'objet dans ce cadre d'un suivi physico-chimique en 1990 et/ou 1991.-3- Certaines stations sont proches d'une station du Réseau National de Bassin. Dans ce cadre, elles font l'objet d'un suivi physico-chimique mensuel depuis plusieurs années. Ces informations ont été récupérées auprès de la banque de données de l'Agence Financière de Bassin Rhin-Meuse depuis janvier 1991.

-4- Des études de rivière sont régulièrement entreprises sur certains des cours d'eau étudiés. Ces rapports donnent une image dynamique de l'évolution dans le temps de la qualité de l'eau.

La synthèse de ces données nous a permis d'avoir une image globale de la qualité physico-chimique de nos rivières.

Analyse comparative des informations recueillies :

En Alsace, la Bruche et le Netzenbach ont des eaux fraîches, très légèrement basiques (pH compris entre 7,2 et 7,9), et peu minéralisées. La station Netzenbach se situe en amont des premières agglomérations, mais à l'aval d'une petite pisciculture. La qualité de l'eau de la Bruche amont, classée 1B en 1992 et 1993 (Agence de l'eau-DIREN, 1994), serait acceptable mais les matières en suspension peuvent atteindre des valeurs très importantes.

Les eaux de la Mortagne sont faiblement minéralisées (moins de 90 µS/cm), et très légèrement acides. L'imprégnation de sels de fer a donné son nom à un affluent qui se trouve quelques mètres à l'amont de la station 1, les "Rouges-Eaux". La qualité de l'eau est comprise entre 1B et 2 selon la grille multicritère définie par les agences de l'eau. La DBO5 de la Mortagne n'est en effet pas aussi faible que l'on pouvait s'y attendre : les effluents des villes de Bruyères et Brouvelieures y sont certainement pour une grande part. La qualité de l'eau de ce tronçon peut être jugée comme satisfaisante mais non optimale (Matte, 1991).

Les rivières de la Haute-Meuse ont une qualité physico-chimique de l'eau très différente des autres stations étudiées. La nature calcaire des terrains traversés entraîne une conductivité 6 à 10 fois plus importante que sur les stations vosgiennes, et des eaux nettement basiques (Figure 8). La Meuse à Bazoilles présente la qualité de l'eau la moins bonne. Les valeurs de DBO5 y sont les plus fortes, sans être excessives. Elles mettent en évidence une contamination organique sans doute due aux rejets de la ville de Bazoilles. Cette station est également hypereutrophe (ce qui n'est pas révélé par les concentrations en nitrates, mais est suggéré par la gamme de variation importantes des teneurs en oxygène dissous). La surface du bassin versant qui est essentiellement agricole atteint plus de 635 km^2 à cet endroit. A Brixey, seconde station de la rivière Meuse, l'eau provient

Tableau III : Peuplements piscicoles des tronçons de rivière étudiés

		Bruche et Netzenbach	Frézelle	Meuse à Bazoilles	Meuse à Brixey	Mouzon	Mortagne 1 et 2	Mortagne 3 et 4
Truite	*Salmo trutta fario*	x	x		x		x	x
Chabot	*Cottus gobio*	x			x	x		
Vairon	*Phoxinus phoxinus*		x		x	x		
Vandoise	*Leuciscus leuciscus*		x	x	x	x		x
Chevaine	*Leuciscus cephalus*		x	x	x	x		x
Loche franche	*Nemacheilus barbatulus*	x	x	x	x	x		
Lamproie de planer	*Lampetra planeri*		x					
Barbeau fluviatile	*Barbus barbus*				x			
Gardon	*Rutilus rutilus*			x	x	x		
Ablette	*Alburnus alburnus*							
Perche	*Perca fluviatilis*			x	x	x		
Brême	*Abramis brama*			x				
Carpe	*Cyprinus carpio*					x		
Tanche	*Tinca tinca*				x	x		
Goujon	*Gobio gobio*		x					
Epinoche	*Gasterosteus aculeatus*			x		x		
Brochet	*Esox lucius*			x	x	x		
Goujon	*Gobio gobio*			x	x	x		
Hotu	*Chondrostoma nasus*			x	x	x		
Biotypologie de Verneaux (théorique)		3 (4)	(3-4)	(6-7)	7	6	3 (4)	4

principalement de résurgences situées à l'aval de l'agglomération de Neufchâteau ; elle reçoit cependant les effluents de cette ville. Elle serait riche en nutriments, occasionnellement affectée par une pollution organique. Sur le Mouzon, station très végétalisée, les variations d'oxygénation de l'eau sont très grandes (de 55 à 160 % de saturation). La minéralisation y est la plus importante et sa qualité de l'eau se rapproche des stations de la Meuse. Enfin, au sein des stations de la Haute-Meuse, la qualité de l'eau de la Frézelle semble un peu meilleure, dégagée d'un apport excessif de nutriments. Le bassin-versant de cette rivière est relativement petit, essentiellement occupé par des forêts et des prairies.

Conclusions :

La qualité physico-chimique de l'eau est nettement dépendante de la nature des terrains traversés. Les rivières sur substrat siliceux ont des eaux peu minéralisées, légèrement acides pour la rivière Mortagne, alors que les eaux de la Bruche et du Netzenbach sont légèrement basiques. Les rivières du bassin de la Haute-Meuse sont très minéralisées et nettement basiques.

Au niveau de la qualité, les rivières du massif vosgien ont une qualité de l'eau qui peut être considérée comme bonne. En Haute-Meuse, les stations sur la Meuse et le Mouzon font l'objet d'une pollution organique et/ou d'une hyper-eutrophisation qui résultent d'apports diffus de nutriments suite au lessivage des sols agricoles. Sur la Frézelle, au niveau de notre station d'étude, la qualité de l'eau serait un peu meilleure que sur les autres stations de Haute-Meuse, sans doute du fait d'un bassin versant petit et du faible nombre de sources de pollution potentielle.

2.5 Peuplements de poissons

Il existe des relations étroites, essentiellement trophiques, entre les peuplements de poissons et ceux de macroinvertébrés. Il est donc intéressant de savoir quelles espèces sont en place sur nos stations d'étude. De plus, des différences de peuplements de poissons entre stations mettent en évidence les différences morphodynamiques entres nos sites d'étude.

Origine des données :

Les informations sur les peuplements de poissons en place sur nos rivières proviennent de pêches électriques réalisées par le Conseil Supérieur de la Pêche (Division Régionale 3) pour des études de rivières ou dans le cadre du Réseau Hydrobiologique Piscicole (RHP). Les dates et conditions de pêche n'étant pas toujours comparables nous nous limiterons volontairement à l'aspect qualitatif de ces échantillons.

Analyse :

La Bruche dans le secteur considéré est un milieu favorable à la truite fario (*Salmo trutta fario*) que l'on trouve essentiellement associée à des espèces accompagnatrices telles que le chabot (*Cottus gobio*) et la loche franche (*Nemacheilus barbatulus* - Tableau III). Sur la Mortagne amont, seules des truites ont été échantillonnées par pêche électrique, mais nous avons également trouvé dans nos filets Surber des alevins de chabots et des lamproies

de planer. Toutes ces stations peuvent être considérées comme appartenant à la zone à truite selon la typologie de Huet. Plus à l'aval, les pêches électriques ont permis de repérer la présence de deux espèces de la zone à ombres, vandoise (*Leuciscus leuciscus*) et chevaine (*Leuciscus cephalus*).

Le niveau typologique théorique de l'ensemble des stations du massif vosgien est B3-B4, selon la biotypologie de Verneaux (1973, 1977). Il s'agit du même niveau typologique théorique que pour la rivière Frézelle, où l'on dénombre cependant une plus grande variété d'espèces de poissons. Son peuplement piscicole est de première catégorie : chabot, loche, truite, vairon (*Phoxinus phoxinus*), lamproie (*Lampetra planeri*), chevaine, goujon (*Gobio gobio*). Sur les autres tronçons de rivière étudiés en Haute-Meuse, le niveau typologique théorique est B6-B7. Les espèces de poissons présentes sont plus tolérantes vis-à-vis de la qualité de l'eau ; elles appartiennent à la zone à barbeaux ou la zone à brèmes : barbeau (*Barbus barbus*), gardon (*Rutilus rutilus*), perche (*Perca fluviatilis*), brème (*Abramis brama*), carpe (*Cyprinus carpio*), tanche (*Tinca tinca*).

On distingue donc deux grands groupes de stations sur la base des peuplements de poissons avec d'une part les tronçons qui correspondent à la zone à truite ou à la limite entre zone à truite et zone à ombre (Bruche, Mortagne et Frézelle) et d'autre part, celles qui ont un peuplement typique de la zone à barbeau ou à brème (Meuse et Mouzon).

2.6. Conclusions

Les stations sur la Mortagne semblent assez proches des stations alsaciennes dans la mesure où elles ont une qualité physico-chimique de l'eau comparable, ainsi que des mosaïques de supports sensiblement basées sur les mêmes types d'habitats. L'ensemble de ces stations est nettement différent des stations de Haute-Meuse, qui sont plus minéralisées, plus anthropisées, plus végétalisées. La nature des substrats est également différente ; on passe par exemple de galets de roches siliceuses à des cailloux de nature calcaire. La Frézelle se différencie des trois autres stations de ce bassin versant à plusieurs points de vue. Ses eaux, sur le tronçon étudié, semblent moins anthropisées. On y trouve quelques hélophytes, le substrat est à base de marnes, roche mère et sable. Son peuplement ichtyologique est d'ailleurs plus proche de ceux des stations du massif vosgien que de ceux de la Meuse ou du Mouzon.

Par ailleurs, l'étude des débits de 1991 à 1994 permet de constater que les régimes hydrologiques des deux années de prélèvement étaient très différents. Les prélèvements du printemps 1993 ont ainsi été prélevés après une longue période de basses eaux alors qu'au printemps 1994 les débits étaient stabilisés depuis beaucoup moins longtemps. Il a plu très tôt et intensément en automne 1993 de sorte que deux stations ont été prélevées juste après l'étiage (Frézelle, Mouzon), alors que les 6 autres stations l'ont été plus tard dans l'année, après une crue importante et quelques jours de débits stabilisés (Meuse à Bazoilles et à Brixey, Mortagne 1, 2, 3 et 4). Au contraire, ces 8 stations ont été prélevées en automne 1994 dans des conditions homogènes de débits stabilisés.

Des différences plus ou moins marquées caractérisent nos stations sur un plan mésologique, de qualité d'eau, de débits ou de peuplements de poissons. Elles nous serviront à l'interprétation des différences faunistiques entre stations et montrent par ailleurs que nos données couvrent un large panel de nos rivières lorraines.

Chapitre II : Matériel et méthode

1. Protocole d'établissement des listes faunistiques
    - 1.1. Plan d'échantillonnage
    - 1.2. Techniques de prélèvement
    - 1.3. Technique de tri, détermination, niveau systématique utilisé

2. Description des stations et des microhabitats
    - 2.1 Description des stations
    - 2.2. Description des microhabitats
    - 2.3. Méthode de cartographie du lit mineur

3. Analyse des résultats
    - 3.1. Méthodes biocénotiques
        - 3.1.1. Indices de structure de communautés
        - 3.1.2. Modèles de distributions
    - 3.2. Codages et statistiques uni- ou bi-variées
        - Types de variables analysées
        - Codage et recodage
        - Méthodes utilisées pour calculer les 'valeurs tests'
    - 3.3. Méthodes d'analyse des données
        - 3.3.1. Analyses multivariées
            - Analyse en composantes principales (ACP)
            - Analyse factorielle des correspondances (AFC)
            - Analyse factorielle des correspondances multiples (ACM)
            - Analyse de co-inertie
            - Notion de variables actives et illustratives
            - Analyses inter- et intra-
        - 3.3.2. Classifications

Chapitre II : Matériel et méthode

1. Protocole d'établissement des listes faunistiques

1.1. Plan d'échantillonnage

Douze stations réparties sur 6 rivières ont été échantillonnées entre mai 1993 et octobre 1994 (Tableau IV). Il était initialement prévu de prélever chacune d'elles au printemps et en automne des deux années d'étude. Les conditions hydrologiques exceptionnelles de l'année 1993 ne nous ont pas permis de respecter ce calendrier : les 4 stations situées en Alsace n'ont été échantillonnées qu'au printemps 1993 alors que les 8 autres ont été prélevées comme prévu. Un tableau des dates d'échantillonnage est fourni en annexe I.

Tableau IV : Plan d'échantillonnage des stations étudiées. Les chiffres indiquent le nombre de microhabitats échantillonnés par station et par campagne.

	1993		**1994**		
	Printemps	Automne	Printemps	Automne	Somme/station
Meuse à Bazoilles	11	10	11	8	40
Meuse à Brixey	9	9	10	10	38
Mouzon	11	11	12	11	45
Frézelle	9	8	11	10	38
Mortagne 1	12	9	9	10	40
Mortagne 2	11	9	10	9	39
Mortagne 3	8	9	11	11	39
Mortagne 4	7	7	8	10	32
Bruche 1	11				11
Bruche 2	9				9
Bruche 3	8				8
Netzenbach	11				11
Somme/campagne	117	72	82	79	350

Les points à prélever sont déterminés à l'aide des cartes du lit mineur (voir II.2.3.). Celles-ci permettent d'identifier les différents microhabitats, définis initialement comme étant un type de substrat pour une certaine gamme de vitesse du courant, qui sont à échantillonner. La nature du substrat et la vitesse du courant sont codées en classes parmi respectivement 39 et 5 modalités possibles (voir II.2.2 et annexe III).

Le plus grand nombre possible de microhabitats identifiés (un type de substrat pour une gamme de vitesse de courant) est échantillonné par station. Le nombre d'échantillons par station varie entre 7 et 12 (Tableau IV). Un seul prélèvement a été réalisé par microhabitat. Cependant, l'estimation visuelle de la vitesse de surface était quelque fois assez différente de la mesure réalisée, après prélèvement, au plus près du support. Il est donc arrivé qu'en essayant de prélever un même support pour deux gammes de vitesse de

courant (deux microhabitats différents), on ait finalement réalisé un double échantillonnage d'un type de microhabitat.

La stratégie d'échantillonnage que nous avons suivi, préconisée depuis longtemps (Chutter & Noble, 1966; Williams & Hynes, 1973), est en fait un échantillonnage stratifié des microhabitats qui constituent le fond de la rivière.

1.2. Techniques de prélèvement

Les microhabitats ont été échantillonnés au filet de type Surber modifié de 1/20ème de m^2 avec un vide de maille de 500 µm, conforme à la norme internationale ISO 8265. Les engins les plus simples (type Surber) s'avèrent souvent les plus polyvalents (Juget & Lafont, 1982).

Un inconvénient du Surber serait de sous-estimer le stock en place par la fuite d'organismes s'échappant par les côtés du filet. Afin de limiter cette perte d'organismes, nous avons modifié l'utilisation de l'engin en prélevant complètement le substrat dans le filet. Les éléments les plus grossiers sont ensuite soigneusement lavés au-dessus d'un tamis (vide de maille de 500 µm), le refus de tamis est formolé à 4 % pour être trié ultérieurement.

1.3. Technique de tri, détermination, niveau systématique utilisé

Les macroinvertébrés sont extraits des différents supports et comptés. Dans quelques rares cas, un sous-échantillonnage a été réalisé. Pour ne pas altérer l'image des structures de peuplements (conformément aux conseils de Chavanon & Bournaud, 1980), le sous-échantillonnage n'a porté que sur les taxons dominants, les autres taxons étant triés de l'intégralité du prélèvement avant comptage.

Les surfaces prélevées étant toutes égales, ce dénombrement nous fournit une densité d'individus pour 0,05 m^2.

Les déterminations sont poussées au plus loin en fonction des difficultés systématiques (voir paragraphe IV.2.1.). Les principaux ouvrages utilisés sont : Bertrand, 1954; Macan, 1960; Mouthon, 1982; Tachet *et al.*, 1980; Faessel, 1985; Richoux, 1982; Studemann *et al.*, 1992.

Il est à noter que la détermination précise des larves aquatiques d'insectes est impossible pour beaucoup d'espèces sans un suivi des stations pendant au moins une année et des élevages pour l'obtention des adultes (Bournaud & Keck, 1980), qui garantissent le sérieux des déterminations spécifiques (Tachet *et al.*, 1980). Le temps imparti à cette étude était trop court pour capturer systématiquement des adultes et/ou mettre en place des élevages, et déterminer tout ce matériel biologique en quelques mois. Nous avons donc choisi dans un premier temps de déterminer au mieux les invertébrés, en fonction de nos connaissances et des clés disponibles, en espérant pouvoir faire appel par la suite à des spécialistes pour des déterminations plus poussées. Celles-ci sont aujourd'hui entamées pour les trichoptères et les coléoptères.

Nous avons calculé les indices biocénotiques sur les listes faunistiques établies au niveau de la famille, sauf pour les oligochètes et les hydracariens, conservés tels quels. Le niveau systématique utilisé pour le calcul des indices biocénotiques se justifie

principalement par la nécessité de travailler sur des niveaux de détermination les plus homogènes possibles. Le mélange d'unités systématiques allant de l'espèce à l'ordre induit en effet forcément des biais lors du calcul de tels indices. Au niveau des effectifs par exemple, les proportions relatives d'espèces ne sont pas comparables à celles de familles dont on ne sait pas combien d'espèces elles représentent. L'importance donnée aux taxons déterminés à l'espèce introduit forcément un biais dans de tels analyses et, *a priori*, dans leurs interprétations.

Le même niveau systématique que celui que nous avons utilisé a déjà été utilisé avec succés par d'autres auteurs (Armitage *et al.*, 1995; Armitage & Pardo, 1995) pour des études de communautés d'invertébrés de microhabitats. Cogérino (1989) a également utilisé des listes faunistiques établies de façon homogène au niveau de la famille pour comparer la richesse en insectes des différents microhabitats de rive d'un grand fleuve.

Par ailleurs, plusieurs études ont montré qu'une analyse sur des listes d'invertébrés benthiques au niveau de détermination de la famille était aussi pertinente qu'une analyse sur des listes à un niveau de détermination plus précis. Osborne *et al.* (1980) ont par exemple montré sur des communautés de macroinvertébrés, qu'une identification des organismes à la famille suffit à détecter des différences de diversité entre sites. Ces résultats ont confirmé ceux de Osborne (1977 *in* Osborne *et al.*, 1980) et de Hugues (1978) qui ont respectivement montré que les niveaux de détermination famille et ordre pouvaient suffire. La justification principale de l'utilisation du niveau systématique de la famille se trouve dans une corrélation manifeste entre les diversités observées aux différents niveaux taxonomiques ; là où les espèces sont diverses, les familles et les genres le sont généralement aussi, et réciproquement (Frontier & Pichod-Viale, 1993).

Frontier & Pichod-Viale (1993), notent d'une manière générale que "certains écologistes répugnent à calculer des indices de diversité fondés sur d'autres unités taxonomiques que les espèces, arguant qu'on mêle alors, au sein d'une unité taxonomique, des espèces ayant des biologies différentes, et qu'en conséquence l'indice n'a plus de signification. On peut répondre à cela :

(1) que bien souvent une unité taxonomique supérieure à l'espèce correspond à une certaine homogénéité écologique et éthologique : il y a en général plus de différences entre les biologies d'espèces de familles différentes qu'entre espèces d'une même famille.

(2) qu'on mêle des biologies différentes même lorsqu'on fait un inventaire par espèce, puisqu'une espèce passe souvent par plusieurs écophases et traverse plusieurs classes de tailles au cours de sa vie : elle s'insère donc dans l'écosystème d'une façon, elle-même, diversifiée."

Pour Wasson & Souchon (1990) le problème du niveau taxonomique (genre, famille, voire ordre ou classe) auquel sont abordés les invertébrés d'eaux courantes pour des raisons pratiques ne constitue pas un handicap. Ce choix permet d'utiliser des unités taxonomiques ayant une signification fonctionnelle.

Le niveau de détermination 'espèce' serait en fait surtout nécessaire pour des études comportementales, autécologique, de compétition ou de relations proie-prédateur (Bechara *et al.*, 1993).

Remarque : Par la suite, nous appellerons "taxon" l'unité systématique utilisée, quel que soit son niveau.

2. Description des stations et des microhabitats

2.1 Description des stations

Les stations sont décrites selon un protocole préétabli à partir de documents existants (Dutarte, 1991; Léglize *et al.*, 1991). Ces informations sont recueillies de façon à situer globalement les stations les unes par rapport aux autres.

Chaque station a été décrite par faciès (lotique, lentique) selon une fiche type (exemple de fiche en annexe II). Ces valeurs moyennes apportent une vision générale des stations d'étude.

Elles permettent également d'évaluer l'influence potentielle de l'état des berges sur les habitats aquatiques (effondrements, accès au pâturage, recalibrage, intervention de l'homme, *etc*).

2.2. Description des microhabitats et codage des informations

Notion de "*patches*" :

Au sein d'une mosaïque, un substrat peut être représenté par plusieurs surfaces indépendantes, c'est à dire qu'aucune d'elles n'est en contact avec une autre surface de même nature. La littérature de langue anglaise utilise couramment le terme *patch* (*patches* au pluriel) pour désigner une surface de nature homogène. Les traductions françaises de ce mot (tache, pièce, morceau, parcelle) ne me paraissant pas satisfaisantes, j'ai conservé tout au long de ce mémoire le terme anglais. Un mot français recouvrant les idées essentielles incluses dans le terme *patches* est celui d' "îlots" (Usseglio-Polatera, communication personnelle) mais il est cependant d'un usage moins répandu.

Description et codage des microhabitats :

Les descripteurs du microhabitat prélevé sont de deux types : ceux directement mesurés sur le terrain et ceux obtenus à partir des cartes des différentes stations au moment du prélèvement (voir paragraphe ci-après).

Sur le terrain nous avons récolté les informations : nature du substrat, vitesse du courant, hauteur d'eau, distance à la rive la plus proche ou à un atterrissement. Une cartographie à l'échelle du fond de la rivière est également réalisée. La seconde année, nous avons en plus estimé visuellement le recouvrement périlithique selon une échelle de 1 à 5 (méthode utilisée par Jowett & Richardson, 1990, sur une problématique similaire).

A posteriori nous avons relevé sur les cartographies :

- la distance minimale entre le point de prélèvement et un substrat de nature différente,
- la nature des substrats voisins d'un prélèvement,
- la surface du *patch* prélevé (en m^2 et en %).

↳ La **nature du support** est décrite visuellement à l'aide du protocole de Wasson *et al.* (1981), simplifié par notre équipe (Annexe III). Ce principe a l'avantage de permettre la description de substrats mixtes. Il standardise également la façon de coder la stabilité du substrat, et la présence éventuelle de colmatage ou de débris végétaux.

Les classes de granulométrie sont déterminées à l'aide d'une échelle visuelle (extraite de Malavoi & Souchon, 1989), qui nous permet de distinguer les limites de taille pour les substrats :

Limons	$\varnothing < 62{,}5$ µm
Sable	62,5 µm $\leq \varnothing <$ 2 mm
Graviers	2 mm $\leq \varnothing <$ 16 mm
Cailloux et petits galets	1,6 cm $\leq \varnothing <$ 6,4 cm
Pierres et gros galets	6,4 cm $\leq \varnothing <$ 25 cm
Blocs	25 cm $\leq \varnothing$ (et habituellement scellés au substrat)

(avec $\varnothing$ qui désigne le diamètre, c'est-à-dire la longueur la plus grande)

La vase correspond à une granulométrie au moins aussi fine que le limon mais avec une grande proportion de matière organique.

S'il s'agit d'un végétal, celui-ci a été déterminé au plus loin et pesé après extraction des invertébrés (poids frais, poids sec après 48 heures à 60 °C). La grande variété de végétaux prélevés nous a obligé à réaliser des regroupements pour l'exploitation des données (détail au paragraphe IV.1.1.1.) :

Algues filamenteuses
Bryophytes
Hydrophytes
Hélophytes

↳ Les **vitesses de courant**, au moment du choix des points de prélèvement, sont évaluées *de visu* parmi 5 catégories possibles :

1. Vitesses très faibles [0 à 5[cm/s
2. Vitesses faibles [5 à 25[cm/s
3. Vitesses moyennes [25 à 75[cm/s
4. Vitesses fortes [75 à 150[cm/s
5. Vitesses très fortes $\geq$ 150 cm/s

Après l'échantillonnage, des mesures sont réalisées 5 cm sous la surface et 5 cm au-dessus du prélèvement avec un micro moulinet de type OTT.

↳ La **hauteur d'eau** est mesurée du point prélevé jusqu'à la surface de l'eau.

↳ La **distance minimale à la berge** ou à l'atterrissement le plus proche est mesurée avec un décamètre.

2.3. Méthode de cartographie du lit mineur

A chaque station/date, nous avons réalisé une cartographie à l'échelle de la mosaïque des supports qui constituent le lit mineur de la station d'étude (exemple figure 9). Une ébauche de carte, dessinée avant prélèvements faunistiques, à l'aide de décamètres tendus entre les deux berges permet de choisir les endroits à échantillonner. Puis, après les prélèvements faunistiques, les cartes sont achevées pour représenter le plus fidèlement possible la réalité.

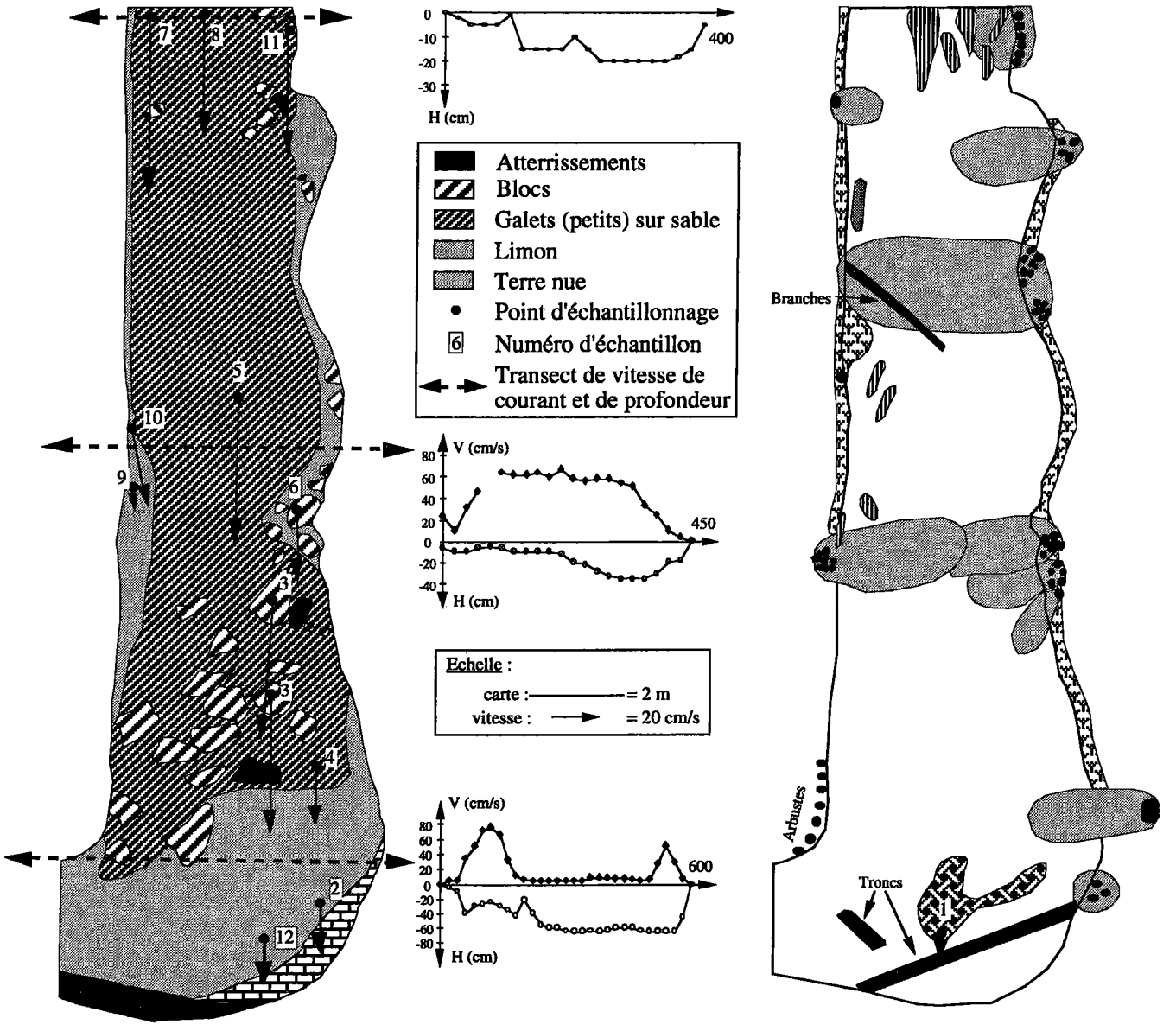


FIGURE 9 : Exemple de cartographies à l'échelle réalisées pour chaque station/date. La carte de gauche représente la mosaïque des supports minéraux qui composent le lit de la rivière. La carte de droite représente les végétaux aquatiques, les végétaux rivulaires et les ombres portées. Les flèches situées aux endroits prélevés ont une longueur proportionnelle à la vitesse du courant mesurée en surface; leur orientation est celle du courant. Des transects de hauteur d'eau et de vitesse de courant complètent la description du milieu.

Pour plus de clarté, les observations ont en fait été reportées sur deux cartes. La première représente les substrats minéraux, avec l'emplacement des sites échantillonnés. La seconde indique les surfaces occupées par les végétaux aquatiques et situe approximativement les végétaux rivulaires. Ceux-ci sont susceptibles d'avoir une influence directe sur la diversité d'habitats de la faune aquatique (développements racinaires, litières) et une influence indirecte par l'ombrage qu'ils occasionnent. Le principe de la réalisation de cartes en deux strates pour les stations végétalisées a déjà été utilisé par d'autres auteurs comme Prodon (1976).

La nature des différents *patches* est codifiée, comme les microhabitats, sur la base de la classification de Wasson *et al.* (1981) modifiée (Annexe III). Par ailleurs, la présence de sous berges et d'atterrissements est également cartographiée car les surfaces non submergées sont susceptibles de devenir des habitats potentiels lorsque le niveau de l'eau monte. Les endroits prélevés sont marqués par une flèche dont la longueur est proportionnelle à la vitesse de courant mesurée en surface, et orientée dans le sens du courant. Cela permet par exemple de visualiser la diversité d'écoulement sur une même station.

3. Analyse des résultats

3.1. Méthodes biocénotiques

Le terme 'biocénotique' regroupe les méthodes qui mesurent la structure taxonomique d'une communauté, indépendamment de la nature de ses taxons. Deux grandes familles sont regroupées sous ce terme : les indices et les modèles de distribution.

3.1.1. Indices de structure de communautés

Les indices biocénotiques ont pour but de résumer en un seul nombre une caractéristique structurale d'un peuplement.

Il est fréquent d'y avoir recours pour caractériser un milieu ou diagnostiquer une perturbation à partir d'une communauté animale ou végétale. Ils font abstraction de la nature des animaux ou des végétaux présents et n'ont pour but que de nous informer sur le degré de diversification d'une liste faunistique.

Cette notion de diversité et sa mesure recouvrent deux aspects (Peet, 1974, Magurran, 1988; Frontier & Pichod-Viale, 1993) :

(1) la richesse taxonomique qui équivaut au nombre de taxons distincts, ou nombre d'éléments,

(2) l'équitabilité, c'est à dire la distribution des individus à l'intérieur des différents taxons, des différents éléments.

Selon Peet (1974), il existe, au sens littéral, un nombre infini d'indices de diversité. Le terme même de diversité regroupe plusieurs concepts au point que Hurlbert (1971) en parla comme d'un "*non-concept*". Legendre & Legendre (1979) pensent qu'il est sans doute préférable de considérer que chacune de ces mesures donne une information d'un type précis et que l'écologiste peut choisir celle qui convient le mieux à ce qu'il essaie de mesurer.

D'autres auteurs ont montré qu'il est nécessaire en écologie d'utiliser plusieurs indices en même temps (Haedrick, 1975; Bournaud & Keck, 1980; Boyle *et al.*, 1990), un seul pouvant entraîner des conclusions erronées. L'écologiste doit donc choisir plusieurs

indices de façon à ce qu'ils soient pertinents vis-à-vis de son problème sans apporter des informations trop redondantes. Un souci sous-jacent est alors de ne pas dépasser les limites d'application, ou de validité, des indices retenus.

Il est généralement admis que cette étude de la diversité n'est intéressante que si elle se fait dans un contexte spatio-temporel (Cancela da Fonseca, 1980) ou en liaison avec des variables environnementales.

Devant la multitude de mesures proposées et les observations quelquefois contradictoires trouvées dans la littérature, nous avons réalisé une étude comparative de 19 indices qui sont parmi les plus utilisés et couvrent le panel de concepts qui définissent la diversité (mesures regroupées dans le tableau VI, chapitre III). Les concepts sur lesquels sont basés ces indices sont décrits au chapitre III, qui leur est entièrement consacré. Le but est de définir les propriétés et les limites de ces indices pour l'utilisation de certains d'entre eux dans les chapitres suivants.

3.1.2. Modèles de distribution

Résumer la diversité d'un peuplement en un indice est très réducteur. Une description plus détaillée est généralement donnée par la forme des modèles de distribution qui expriment le degré d'organisation d'une communauté.

Principe :

Les modèles de distribution sont basés sur la modélisation d'une courbe qui représente en abscisse le rang des taxons (classés du plus abondant au moins abondant) et en ordonnée l'abondance du taxon. A partir des équations mathématiques des modèles ajustés, il est possible de comparer de façon rationnelle différentes courbes rang-abondance de façon à montrer l'impact d'une variation des conditions du milieu sur l'organisation d'un peuplement. Les biomasses peuvent également être utilisées à la place des effectifs.

Les modèles testés :

Il existe de nombreux modèles de distribution (Motomura, Mac-Arthur, Preston, Mandelbrot, Frontier *etc*). Lors d'essais préliminaires, nous en avons testé trois, parmi ceux les plus couramment utilisés et considérés comme décrivant la grande majorité des diagrammes rang-fréquences susceptibles d'être rencontrés dans les divers écosystèmes terrestres ou aquatiques (Ramade *et al.*, 1985) : MacArthur, Motomura et Preston. Les principales conclusions de ces analyses sont brièvement présentées ci-après. Des descriptions précises sont fournies dans Daget (1976), Ludwig & Reynolds (1988), Magurran (1988).

a/ L'un des tout premiers modèles est celui de Motomura, fondé sur l'hypothèse d'une distribution des abondances en progression géométrique. Elle s'expliquerait par suite de l'exclusion mutuelle des espèces concurrentes. Il a été utilisé par Lévêque (1972) et Légier (1979) sur des peuplements benthiques respectivement de lac et de ruisseaux temporaires. Un ajustement à un modèle de Motomura est classiquement interprété comme la conséquence d'un facteur contraignant sur la structure du peuplement (Ramade *et al.*, 1985), ce qui a déjà pu être observé en milieu naturel (Lam Hoai *et al.*, 1984).

b/ Le modèle de Preston (1948), ou modèle log-normal, est basé sur une distribution normale du nombre de taxons en fonction des effectifs exprimés en logarithme de base 2. La majorité des communautés étudiées par des écologistes est représentée par un modèle log-normal (Sugihara, 1980, *in* Magurran, 1988). Bournaud & Keck (1980) ont par exemple montré sur des communautés d'invertébrés benthiques de la rivière Furans, que les peuplements benthiques les moins perturbés se rapprochaient d'une répartition log-normale.

c/ Mac-Arthur (1955) a proposé plusieurs modèles de distribution en fonction d'hypothèses sur les niches écologiques. Une de ces hypothèses est que les niches écologiques se touchent mais ne se recouvrent pas, ce qui signifie que l'on a une communauté en équilibre dynamique. L'effectif d'un taxon qui augmente va entraîner la diminution de l'effectif d'une autre espèce, par suite des limites du milieu. Ce modèle est classiquement appelé <u>modèle du bâton brisé</u> car on peut comparer les effectifs des S taxons qui composent le peuplement, aux longueurs des morceaux d'un bâton qui se serait brisé au hasard en S segments. Les longueurs des segments étant proportionnelles à l'abondance des espèces, ceci signifie que les Q individus sont répartis de façon aléatoire parmi les S taxons.

Résultats après une série d'essais préliminaires :

Ces modèles sont très facilement utilisables lorsque le nombre de peuplements à comparer est faible, mais reste d'une utilisation peu pratique pour analyser des différences entre un grand nombre de communautés. Le meilleur moyen de vérifier la pertinence des ajustements ou l'évolution de la structure d'un peuplement reste en effet la méthode graphique qui est peu compatible avec l'analyse de 350 peuplements.

Au niveau des tests statistiques, aucun ne serait entièrement satisfaisant (Ramade *et al.*, 1985) même si l'utilisation du χ^2 fournit des informations intéressantes. Selon Ferraris (1978) le χ^2 tel qu'il est calculé revient à un calcul de distance et permet de porter un jugement sur l'ajustement de la distribution observée avec les différents modèles théoriques. Pour faciliter l'interprétation de cette distance par la prise en compte du nombre de degré de liberté (ce dernier dépendant en partie du modèle considéré), Ferraris (1978) propose d'utiliser la mesure : $U = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2\nu - 1}$

avec ν = nombre de degrés de liberté

Si le modèle est bien ajusté, cette quantité U suit approximativement une loi Normale et l'on a alors des limites d'acceptation et de rejet de l'ajustement. Plus la valeur de U sera forte et plus il y aura d'écarts entre le modèle et la distribution observée, et inversement.

Un calcul de cette distance U montre que le modèle le mieux ajusté aux listes faunistiques de 1993 est dans 28,9 % des cas celui de Motomura,
dans 3,3 % des cas celui de Mac-Arthur,
dans 67,8 % des cas celui de Preston.

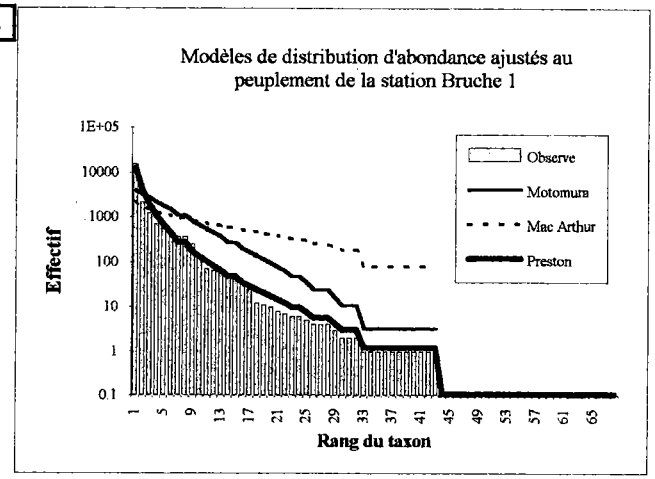
En conclusion, pour plus de 2 peuplements testés sur 3 des 189 communautés prélevées en 1993, le modèle le mieux ajusté est celui de Preston. Pour la grande majorité du tiers restant, le modèle le mieux ajusté est celui de Motomura.

A

Taxons	Observe	Motomura	Mac Arthur	Preston
D. Chironomidae	15552	3987.3	2253.4	12797.2
Oligochètes	2202	3273.7	1735.4	3978.8
E. Ephemerellidae	1231	2687.8	1476.4	1883.0
Cr. Gammaridae	698	2206.8	1303.7	1068.0
Tr. Hydropsychidae	566	1811.9	1174.2	671.3
C. Elmidae	427	1487.6	1070.6	450.9
P. Leuctridae	376	1112.1	947.2	274.4
E. Baetidae	376	1112.1	947.2	274.4
D. Simuliidae	253	823.3	845.5	173.3
Tr. Limnephilidae	137	676.0	787.9	132.6
E. Leptophlebiidae	71	555.0	736.1	103.2
Tr. Rhyacophilidae	65	455.7	689.0	81.6
E. Heptageniidae	58	374.1	645.9	65.2
Hydroacariens	54	279.7	587.5	47.8
D. Limoniidae	54	279.7	587.5	47.8
T. Planaridae	33	207.1	534.5	35.3
M. Sphaeridae	25	170.0	502.1	29.2
Némathelminthes	12	139.6	471.6	24.3
E. Ephemeridae	11	114.6	442.9	20.3
Tr. Sericostomatida	10	94.1	415.6	17.1
D. Empididae	8	77.3	389.7	14.4
P. Perlodidae	7	63.4	365.0	12.2
C. Hydraenidae	6	47.4	330.2	9.6
D. Ceratopogonidae	6	47.4	330.2	9.6
M. Ancylidae	5	35.1	297.4	7.5
D. Psychomyiidae	4	24.0	257.0	5.6
C. Dytiscidae	4	24.0	257.0	5.6
D. Tabanidae	4	24.0	257.0	5.6
Tr. Leptoceridae	3	16.0	219.0	4.1
P. Nemouridae	2	10.9	184.1	3.0
Mg. Sialidae	2	10.9	184.1	3.0
D. Psychodidae	2	10.9	184.1	3.0
Tr. Goeridae	1	3.3	78.7	1.2
Tr. Odontonceridae	1	3.3	78.7	1.2
E. Caenidae	1	3.3	78.7	1.2
C. Helodidae	1	3.3	78.7	1.2
C. Hydrophilidae	1	3.3	78.7	1.2
Cr. Asellidae	1	3.3	78.7	1.2
H. Veliidae	1	3.3	78.7	1.2
L. Pyralidae	1	3.3	78.7	1.2
D. Tipulidae	1	3.3	78.7	1.2
Pl. Dugesiidae	1	3.3	78.7	1.2
A. Glossiphoniidae	1	3.3	78.7	1.2
				et 25 taxons avec un effectif de 0,1

χ^2	41380	90127	1914
d.d.l.	36	42	29
U	279	415	54

B



C

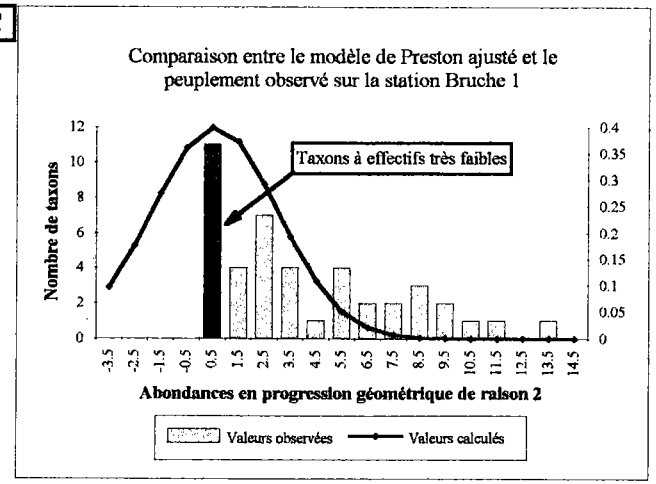


Figure 10 : Calculs de 3 modèles de distribution d'abondance sur le peuplement total de la station Bruche 1 (printemps 1993).

A : Valeurs observées et théorique. Calcul du Khi2 et de la distance U.

B : Illustration de la qualité de l'ajustement des modèles testés

C : Détail de l'ajustement du modèle de Preston (courbe richesse-abondance)

Dans notre cas, la grande majorité des conclusions écologiques extraites de la lecture de ces modèles de distribution repose donc sur la qualité de l'estimation des paramètres du modèle de Preston. Or nous avons rencontré plusieurs difficultés lors du calcul de ce modèle.

Un premier problème vient du fait que **l'abondance et la richesse taxonomique de nos communautés de microhabitats sont souvent très faibles, ce qui peut biaiser l'ajustement d'un modèle log-normal**. Le faible ordre de grandeur de la richesse et de l'abondance entraîne que la forme de la fonction richesse taxonomique=*f*(classe d'effectifs observés) (figure 10, partie C) est rarement une gaussienne, même tronquée. Plus cette courbe s'éloigne de la normalité, et moins l'estimation de la richesse théorique par le modèle est fiable.

Un second problème est que **l'estimation des paramètres du modèle de Preston est fortement influencée par les taxons peu abondants**. Pour illustrer cela, nous avons calculé les 3 modèles de distribution sur le peuplement global de la station Bruche 1 (printemps 1993). On constate sur le graphique que le modèle de Preston est de loin le mieux ajusté aux abondances observées (observation confirmée par le calcul d'un χ^2). La lecture du graphique représentant la richesse taxonomique par classe d'abondance (figure 10) montre que les taxons à effectifs faibles (q_i=1, classe la plus à gauche) ont fortement influencé le calcul du modèle. Sur cet exemple, le nombre de taxons non échantillonnés (partie tronquée de la loi normale qui représente le modèle) serait de 25, c'est-à-dire 58 % des taxons prélevés. Cela est dû au fait que les taxons rares ont influencé le calage du modèle (une loi normale) en intervenant pour une part importante sur la moyenne des abondances. Si les 11 taxons rares (effectif=1) sont retirés de la liste faunistique, le nouveau modèle estimé est alors très différent, et le nombre de taxons qui auraient été manqués serait alors de 15. L'influence des taxons rares est donc forte et gênante sur l'estimation d'un modèle de distribution de Preston.

Les taxons rares représentent une part importante de nos communautés de microhabitats (voir figure 11 et paragraphe IV.2.3.1). La figure 11 représente sous la forme d'un nuage de points la richesse taxonomique des listes brutes en fonction de la richesse taxonomique des listes sans les taxons qui ont un effectif de 1 individu. Les écarts à la diagonale nous permettent de visualiser que les taxons avec un effectif de 1 individu sont présents quasiment partout et sont souvent nombreux. Ils peuvent représenter jusqu'à la moitié des taxons d'une liste faunistique.

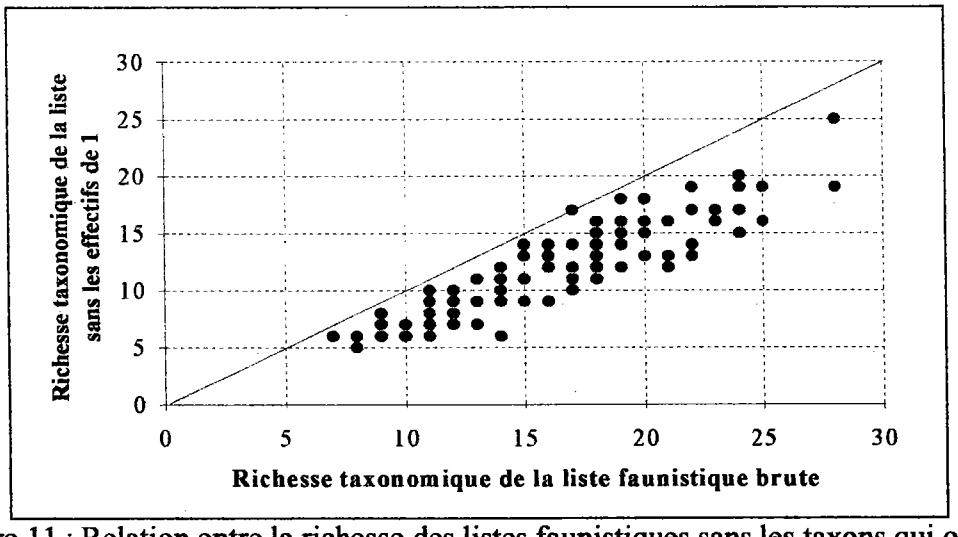


Figure 11 : Relation entre la richesse des listes faunistiques sans les taxons qui ont un effectif de 1 individu et la richesse des listes faunistiques complètes. La diagonale du plan est représentée comme aide à l'interprétation.

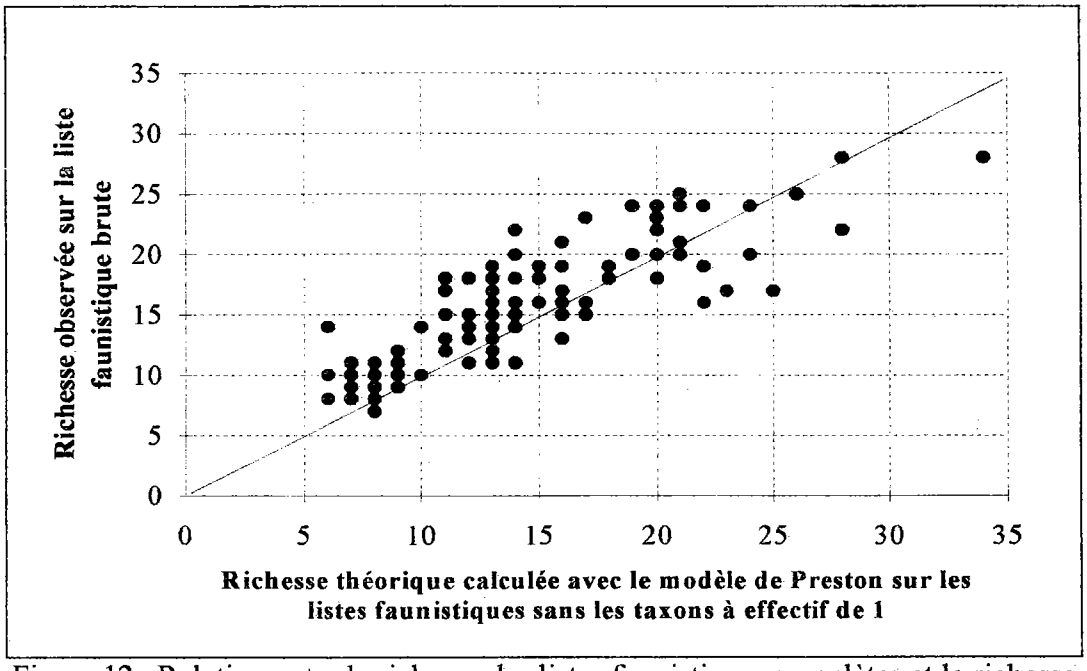


Figure 12 : Relation entre la richesse des listes faunistiques complètes et la richesse théorique calculée avec le modèle de Preston sur les listes faunistiques sans les taxons qui ont un effectif de 1 individu. La diagonale du plan est représentée comme aide à l'interprétation.

La solution du retrait des taxons rares avant le calcul du modèle a été envisagée et testée mais les résultats sont alors délicats à interpréter. L'effectif minimal que l'on peut fixer pour retirer un taxon d'une liste faunistique est de 1 individu ; il est impossible de prendre plus petit lorsque l'on ne considère qu'un échantillon. Si l'on calcule les modèles de Preston les mieux ajustés aux listes faunistiques sans ces taxons à effectif de 1, on constate que le modèle fournit dans la grande majorité des cas une richesse théorique inférieure à la richesse observée sur la liste faunistique initiale (figure 12). Ce résultat est délicat à interpréter objectivement. L'échantillonnage d'un milieu n'est jamais exhaustif, à moins qu'il ne s'agisse du prélèvement de sa totalité. Le modèle de Preston devrait nous indiquer combien de taxons ont été manqués lors de l'échantillonnage. Lorsque ce modèle est calculé sur les listes faunistiques sans les effectifs de 1, le nombre de taxons manqués est souvent plus grand que le nombre de taxons à effectif de 1 réellement échantillonnés. La différence ne peut être objectivement imputée à des animaux en dérive. Ces modèles nous fournissent donc des informations difficiles à interpréter. De plus, les résultats étaient assez différents en fonction de l'effectif limite au-dessous duquel le taxon n'est pas retenu. Il est probable que la richesse taxonomique relativement faible de nos peuplements de microhabitats est probablement pour une part responsable des difficultés que nous avons rencontrées.

Il semble délicat d'ajuster des modèles de distribution à des listes faunistiques qui, comme celles des peuplements d'invertébrés de microhabitats, ont une richesse et une abondance souvent faibles. De plus, les peuplements de macroinvertébrés de microhabitats comptent beaucoup de taxons avec des effectifs très faibles et ceux-ci ont une influence très importante sur le calcul des modèles et notamment sur celui de Preston. Ce modèle est par ailleurs le mieux ajusté à plus de 2 peuplements sur 3 des 189 testés. Des études supplémentaires qui dépassent le cadre de ce mémoire seraient nécessaires pour approfondir ces différents points.

Pour le présent travail, devant les difficultés rencontrées, nous avons fait le choix de ne pas utiliser de modèles de distribution d'abondance. Un panel d'indices mesurant la structure d'un peuplement servira seul à décrire l'organisation d'une communauté. Il sera par contre nécessaire de tester sur ces indices l'influence des taxons rares qui représentent une grande partie de nos collections.

3.2. Codages et statistiques uni- ou bi-variées

Types de variables traitées :

L'ensemble de nos données peut être classé en deux catégories :

- les variables nominales (ou qualitatives) qui sont subdivisées en *n* modalités,
- les variables continues (ou quantitatives).

Codage et recodage :

Le codage est la transformation d'une variable d'origine en variable semi-quantitative. Le recodage est la création de nouvelles variables à partir de variables d'origine.

Le codage et le recodage sont deux étapes essentielles de l'analyse statistique des données. Lors d'une transformation en variable semi-quantitative, les limites de classe sont soit fixées *a priori* (par exemple en fonction de la signification biologique des modalités), soit de façon à obtenir des classes équilibrées en nombre d'observations.

Le codage et le recodage sont très importants vis-à-vis des résultats obtenus. En ACM, par exemple, chaque variable a un poids proportionnel à son nombre de modalités moins une et une modalité a un poids d'autant plus grand qu'elle est plus rare. Dans ces conditions, on essaie classiquement d'avoir des nombres de modalités voisins pour les différentes variables et des effectifs proches pour les différentes modalités (Dervin, 1988).

Notion de codage flou :

La technique du codage flou (Usseglio-Polatera, 1991; Bournaud *et al.*, 1992; Chevenet *et al.*, 1994), est une extension du "crisp coding" ou "nominal categorization" (Van Rijckevorsel, 1987 *in* Chevenet *et al.*, 1994). Une procédure similaire au codage flou a déjà été utilisée en 1977 par Guitonneau & Roux pour tester l'influence d'un découpage en classes de variables continues sur le traitement en AFC d'un tableau floristique. La technique du codage flou est généralement utilisée pour coder les informations mésologiques lorsqu'une variable n'est pas totalement disjonctive, c'est-à-dire que plusieurs modalités à la fois peuvent correspondre à la description du milieu. Un exemple trivial, celui des bryophytes sur galets, permet d'illustrer cette notion. Le prélèvement est constitué de galets mais on ne peut pas négliger la présence de mousses qui sont écologiquement importantes. Or lors du codage de la variable "nature du substrat", il s'agit de deux modalités distinctes. Dans un codage "classique", l'écologiste est obligé de choisir entre galets ou bryophytes le support qui lui paraît être le plus important. Avec le codage flou, il est possible de détailler sous la forme de fréquences les deux modalités : 75 % galets/25 % bryophytes ou 50/50 suivant l'agencement, la structure et/ou l'importance relative de ces deux substrats types. Concrètement, pour éviter certains biais, les relevés (= microhabitats) sont affectés d'une note d'affinité variant de 0 (aucune affinité) à 3 (affinité très étroite) pour les différentes modalités de chacune des variables. Dans l'exemple 75 % galets/25 % bryophytes, toutes les modalités de la variable nature du substrat auraient été à 0, sauf les modalités galets (3) et bryophytes (1).

La technique du codage flou a précisément été utilisée pour décrire la nature du substrat.

Méthodes utilisées pour calculer les 'valeurs tests' (Chapitre VI) :

La valeur test[1] est un outil qui participe à l'approche exploratoire et descriptive des grands tableaux numériques. Le principe en est le suivant : sur une population de N individus, on a observé *p* variables continues et *q* variables nominales. On s'intéresse à un sous-groupe de n_k individus. Plusieurs utilisations de valeurs tests peuvent être envisagées :

- Caractérisation d'un groupe par des variables continues. On considère l'écart entre la moyenne d'une variable dans le groupe *k* et sa moyenne générale. Plus cet écart est significatif et plus la variable est caractéristique du groupe *k*. Cette valeur test est exprimée en nombre d'écart types d'une loi normale: la probabilité d'un tel écart entre les deux moyennes est égale aux chances d'atteindre ce nombre d'écart types pour une loi normale. En d'autres termes, cela revient à évaluer la distance entre la moyenne générale et la moyenne dans le groupe en nombre d'écart types d'une loi normale. C'est cette unité qui permet les comparaisons entre variables et les tris par ordre d'importance. On attribue un signe à la valeur test. Si le terme est positif (respectivement négatif), le groupe est caractérisé par des valeurs fortes (respectivement faibles) de la variable.

- Caractérisation d'un groupe par des modalités. Appelons *k* le groupe des n_k individus et *j* une modalité d'une des variables nominales. Les éléments du problème sont rassemblés dans le tableau V.

Tableau V : Eléments utilisés pour caractériser un groupe par une modalité à l'aide d'une valeur test sur variable hypergéométrique. Les effectifs non indiqués (signe #) sont calculables par différence.

	Dans le groupe "k"	Hors du groupe "k"	Marge
Dans la modalité "j"	n_{jk}	#	n_j
Hors la modalité "j"	#	#	#
Marge	n_k	#	n

Pour savoir si une modalité j est une caractéristique pertinente du groupe, on doit répondre à la question : est-ce que la modalité *j* est significativement plus abondante dans le groupe k que dans la population des n individus? C'est un test classique : l'hypothèse nulle H_0 est ici l'hypothèse d'un tirage au hasard (sans remise) des n_k individus parmi les n individus de la population. Cette hypothèse assure l'égalité des proportions (n_{jk}/n_k) et (n_j/n) aux fluctuations aléatoires près. L'hypothèse alternative spécifiera une proportion de *j* anormalement élevée parmi les n_k individus.

Soit N la variable aléatoire "effectif de la modalité *j* dans le groupe *k*" ; dans le tableau de contingence, la valeur prise par cette variable est $N=n_{jk}$. Sous l'hypothèse Ho et en fixant les marges du tableau, la variable N suit une loi hypergéométrique dont les trois paramètres sont connus. Si on appelle succès le fait d'appartenir à la modalité j, on s'intéresse au nombre $N=n_{jk}$ de succès observés dans un échantillon de taille n_k tiré au hasard et sans remise parmi les n individus. Plus précisément on considère :

$$p_{k(j)}=Prob_{Ho}(N>n_{jk})$$

[1] L'ensemble de ces informations est extrait du manuel d'utilisation du logiciel SPAD-N 2.O (CISIA, 1992).

Plus l'effectif n_{jk} est élevé, plus cette probabilité hypergéométrique est faible. On peut donc utiliser les probabilités critiques pk(j) pour classer l'ensemble des modalités "j" de toutes les variables nominales disponibles.

Ce principe de valeurs tests a été retenu pour comparer et trier par ordre d'importance les modalités caractéristiques d'un groupe d'individus.

3.3. Méthodes d'analyse des données

La problématique abordée nécessite l'utilisation d'outils statistiques puissants dont l'usage s'est banalisé avec le développement des ordinateurs de bureau. Il ne s'agit pas dans ce chapitre de détailler les procédures de calcul des méthodes utilisées mais plutôt d'indiquer (1) leurs principes généraux, (2) les références d'ouvrages qui développent leur descriptif, (3) leurs limites et contraintes d'utilisation.

Le recours à ces méthodes s'est avéré un passage obligé pour répondre au problème traité. Premièrement, il est reconnu qu'elles sont particulièrement efficaces pour résumer visuellement l'information contenue dans de grands tableaux de données. Ensuite elles permettent de confronter deux types d'information (sur la faune et sur le milieu) de façon à mettre en évidence d'éventuelles relations entre les deux, que l'écologiste peut ensuite prendre le risque d'interpréter comme étant ou non des relations de cause à effet. Enfin, mais ce n'est pas la moindre des qualités de ces méthodes, elles autorisent une analyse stratifiée, c'est-à-dire que les variations observées par exemple au niveau faunistique, peuvent être décomposées en variations dues aux microhabitats, à la station, à la saison, ou à l'année ; ce qui est très difficilement évaluable d'une autre façon.

Schématiquement, ces techniques comprennent deux familles principales de méthodes dont celles qui font appel à l'algèbre linéaire, désignées en France sous le terme de <u>méthodes factorielles</u>, et les autres sous le terme de <u>classification automatique</u>.

3.3.1. Analyses multivariées

Les analyses multivariées sont des méthodes essentiellement descriptives dont l'objectif est de présenter sous une forme graphique le maximum de l'information contenue dans un tableau de données (Philippeau, 1986). Il est en effet toujours possible de calculer des distances entre les lignes ou les colonnes d'un tableau de valeurs numériques. En revanche, il n'est pas possible de visualiser ces distances de façon immédiate : il est nécessaire de procéder à des transformations ou à des approximations pour en obtenir une représentation plane. C'est une des tâches des analyses factorielles au sens large, d'opérer une réduction de dimension de représentations "multidimensionnelles".

Le choix des méthodes employées dépend principalement des objectifs fixés et de la nature des données à analyser.

Analyse en composantes principales (ACP) :

L'ACP ne s'applique classiquement que dans le cas d'un tableau de variables continues (tableaux de mesures, de notes ou de rang). Les ACP utilisées dans ce travail sont dites normées (notées ACPn) car elles sont réalisées sur les données centrées réduites, de façon à ce que les résultats ne soient pas influencés par l'ordre de grandeur des variables.

L'ACPn permet de représenter synthétiquement les relations linéaires existantes entre descripteurs de structure de peuplements (Philippeau, 1986) et de mettre en évidence les ressemblances entre relevés.

Analyse factorielle des correspondances (AFC) :

L'AFC est la méthode multivariée la plus adaptée aux tableaux de contingence, c'est à dire lorsque les cases à l'intersection d'une ligne et d'une colonne correspondent à une fréquence. Cette méthode, basée sur la métrique du χ^2, décrit d'une façon globale la correspondance entre deux ensembles de caractères que sont les lignes et les colonnes du tableau analysé (Dervin, 1988).

Cette technique d'analyse multivariée a été utilisée très tôt pour hiérarchiser des faciès de microrépartition d'invertébrés sur de petits cours d'eau (Lapchin & Roux, 1977).

Analyse factorielle des correspondances multiples (ACM) :

L'ACM est une extension du domaine d'application de l'analyse factorielle des correspondances avec cependant des procédures de calcul et des règles d'interprétation spécifiques. Elle s'applique uniquement à des variables nominales (ou modales). La présentation des résultats peut être comparée à celle de l'ACPn, la différence étant que les différentes modalités d'une même variable ont des positions indépendantes les unes des autres (les modalités successives d'une même variable ne sont pas obligatoirement disposées le long d'un axe).

Analyse de co-inertie :

L'analyse de co-inertie est une méthode particulièrement efficace dans l'évaluation de la co-structure de deux tableaux (Dolédec & Chessel, 1994). Nous l'avons principalement utilisée pour croiser simultanément l'information faunistique et l'information mésologique. Elle est réalisable à partir du couplage de différents types d'analyses simples telles que l'ACP, l'AFC ou l'ACM. La co-inertie a la propriété de restituer les propriétés qui leur sont associées, aussi bien au niveau de la prise en compte des différents types de données que dans leurs modes de dépouillement (Mercier, 1991; Dolédec & Chessel, 1994). Son principe de base est d'imposer une covariance maximale des scores ("faunistiques" et "mésologiques") des différents relevés, de manière à confronter de façon optimale la structure des deux tableaux, c'est-à-dire les informations faunistiques et mésologiques. Les analyses de co-inertie sont également utilisables sur des analyses multivariées inter-classes ou intra-classes, permettant ainsi la prise en compte ou l'élimination d'effets spatio-temporels (Franquet & Chessel, 1994).

Notion de variables actives et illustratives :

Il est possible d'illustrer les plans factoriels par des informations n'ayant pas participé à la construction de ces plans (= variables illustratives), opération qui va avoir des conséquences importantes au niveau de l'interprétation des résultats.

Les éléments ou variables servant à calculer les plans factoriels sont appelés éléments actifs ou variables actives; ils doivent former un ensemble homogène pour que les distances entre individus ou observations s'interprètent facilement. Ces variables actives vont engendrer un sous-espace, qui est réduit pour être visualisé, et sur lequel on projette les variables illustratives.

Analyses inter- et intra- :

Les analyses inter-classes et intra-classes sont basées sur une modification du tableau d'entrée (Dolédec & Chessel, 1989).

D'une manière très succincte, les analyses inter-classes se limitent à la prise en compte d'un effet (date, station, microhabitat etc..) alors que dans les analyses intra-classes on supprime cet effet pour mettre en évidence les autres sources de variabilité.

L'analyse inter-groupes consiste à disperser de façon optimale les centres de gravité des groupes, qui s'assimilent à des profils moyens. Il s'agit en fait d'analyses ordinaires du tableau des profils moyens par groupe qui s'accompagnent de la projection *a posteriori* du tableau initial considéré comme lignes supplémentaires, ceci permettant de voir quelles sont les variables dont le profil au sein de chaque groupe s'approche ou s'écarte le plus du profil moyen.

L'analyse intra est une approche complémentaire mais diamétralement opposée, puisqu'il s'agit d'une analyse sur les écarts (ou résidus) aux profils moyens dont l'intérêt réside dans la maximisation de la dispersion autour de l'origine. Concrètement, le tableau traité est de même dimension que le tableau initial mais il se compose des données centrées par groupe. La moyenne des écarts au sein de chaque groupe étant par définition nulle, tous les centres de gravité des groupes se positionnent à l'origine des plans factoriels issus de l'analyse simple, ce qui revient à éliminer l'influence de l'appartenance à un groupe et à rechercher la structure encore présente dans la part inexpliquée des données.

Le travail d'Usseglio-Polatera (1991) est l'exemple type d'une utilisation simultanée du codage flou, d'AFC intra, et de projections illustratives de relevés supplémentaires. Le sujet de ce travail est la reconstitution de l'évolution mésologique et fonctionnelle du Rhône à Lyon, de 1959 à 1982. Les données traitées sont des relevés d'éphémèroptères et de trichoptères effectués par piégeage lumineux.

Logiciels utilisés :

Toutes les analyses multivariées ont été réalisées à partir des logiciels ADE. 3.6 (Chessel & Dolédec, 1993) et SPAD-N 2.0 (CISIA, 1991).

3.3.2. Classifications

Les analyses factorielles fournissent des représentations spatiales continues mais la complexité de certaines structures est telle que des projections dans des sous-espaces peuvent être insuffisantes. Une typologie sur coordonnées factorielles est alors un moyen commode d'observation au-delà des premières dimensions de l'analyse multivariée. Une classification sur axes factoriels a plusieurs avantages : (1) il y a moins de variables, (2) ces variables ne sont pas corrélées entre elles, (3) les résultats sont plus stables car en éliminant les derniers axes factoriels, on supprime une partie de la dispersion (Roux, 1985).

Les classifications hiérarchiques utilisées sont basées sur la méthode de Ward, c'est-à-dire une agrégation par le moment d'ordre deux. Cette méthode est originale car la fusion de deux classes n'est pas basée sur une distance entre celles-ci mais sur l'augmentation de la dispersion intra-classe (Roux, 1985). A chaque pas de l'algorithme, on fusionne les 2 classes qui provoquent la plus faible augmentation du moment intra-classe. Cette augmentation du moment intra-classe joue donc le rôle de la distance dans l'algorithme élémentaire.

Chapitre III : Etude comparative d'indices descripteurs de la structure d'un peuplement

1. Objectifs de l'étude comparative

2. Procédure d'analyse des différences entre indices
    - 2.1. Listes faunistiques utilisées
    - 2.2. Description succincte des indices biocénotiques testés
    - 2.3. Méthodes d'analyse
        - Relations globales entre indices
        - Relations entre indices pris deux à deux
        - Tests de sensibilité
        - Analyse des résultats de simulation

3. Résultats-discussion
    - 3.1. Relations entres indices mesurant la structure d'un peuplement
        - 3.1.1 Relations globales entre les différents types d'indices
        - 3.1.2. Indices de richesse
        - 3.1.3. Indices de diversité et de dominance
        - 3.1.4. Indices d'équitabilité
    - 3.2. Tests de sensibilité des indices
        - 3.2.1. Influence des taxons rares
        - 3.2.2. Influence de variations d'effectifs des taxons moyens
        - 3.2.3. Influence de variations d'effectifs des taxons dominants

4. Conclusions

Chapitre III : Etude comparative d'indices descripteurs de la structure d'un peuplement

Ce chapitre est purement méthodologique. Il dépasse largement le cadre de l'étude des relations faune-milieu à l'échelle du microhabitat. Il nous a cependant paru opportun de le présenter car il constitue une étude originale et pratique sur les principaux indices descripteurs de la structure d'un peuplement, dont les qualités essentielles sont quelques fois mal connues, et dont le choix pratique est généralement emprunt de subjectivité.

1. Objectifs de l'étude comparative

Les indices descripteurs de la structure d'un peuplement regroupent des mesures très différentes les unes des autres, souvent basées sur des concepts eux-mêmes très différents. Il est classique et conseillé, en écologie, d'utiliser plusieurs indices descripteurs en même temps (Haedrick, 1975; Ulfstrand, 1975; Bournaud & Keck, 1980; Boyle *et al.*, 1990) de façon à éviter les erreurs d'interprétation et être plus précis lors d'une analyse. Le choix pratique des indices est orienté selon deux critères: premièrement, il est nécessaire qu'ils apportent une information pertinente vis-à-vis du problème traité, et deuxièmement, ils ne doivent pas être redondants les uns avec les autres.

Or, les relations entre ces indices, souvent étudiés séparément, ne sont pas toujours clairement établies. Les études comparatives, à base d'une utilisation simultanée de plusieurs indices sur un éventail large de situations, sont relativement rares, tout comme les analyses de la sensibilité de ces mesures. Il nous a donc paru intéressant de tester les qualités de 19 indices parmi les plus couramment rencontrés, en préalable à l'utilisation de quelques uns dans le cadre de l'étude des peuplements de microhabitats.

La démarche adoptée peut être décomposée en trois étapes :

-1- Il s'agit d'abord de discuter des relations globales entre les 19 indices. On les regroupe classiquement par famille : indices de richesse, de diversité *stricto sensu*, de dominance, d'équitabilité. Le but est de savoir d'une part, comment s'organisent ces familles d'indices les unes par rapport aux autres, et d'autre part, s'il existe des différences importantes au sein d'une même famille d'indices.

-2- Une deuxième étape est d'étudier les indices deux à deux, et plus particulièrement de focaliser l'attention sur les différences de résultats que nous avons obtenues entre des indices qui sur un plan théorique mesurent la même chose.

-3- Enfin, il nous a paru intéressant de tester la sensibilité des indices à de faibles variations de la composition d'une liste faunistique.

L'ensemble des résultats obtenus devrait contribuer à clarifier certains points de la littérature sur les indices et à mieux orienter le choix pratique de descripteurs de la structure d'un peuplement.

2. Procédure d'analyse des différences entre indices

2.1. Listes faunistiques utilisées

Les indices ont été calculés sur 189 listes faunistiques issues des échantillonnages de 1993. Le niveau systématique conservé pour les calculs est la famille pour tous les taxons sauf les oligochètes et les hydracariens. Ces données couvrent un ensemble de

Tableau VI : Références, formules et codes des indices de structure utilisés (q_i = effectif d'un taxon i).

No.	Indice	Formule	Référence	Code
1	Richesse taxonomique	Nombre de taxons différents		S
2	Abondance totale	Nombre total d'individus, $\sum_i q_i$		Q
3	Indice de Gleason	$\frac{S}{Log_2 Q}$	Gleason (1922)	Gleason
4	Indice de Margalef	$\frac{S - 1}{Log_2 Q}$	Margalef (1958)	Margalef
5	Menhinick A	$\frac{Log_2 S}{Log_2 Q}$	Menhinick (1964)	Men A
6	Menhinick B	$\frac{S}{\sqrt{Q}}$	Menhinick (1964)	Men B
7	Indice de concentration	$\frac{\sum_i q_i (q_i - 1)}{Q(Q - 1)}$	Simpson (1949)	λ
8	Diversité de Shannon	$-\sum_i \left(\frac{q_i}{Q}\right) Log_2 \left(\frac{q_i}{Q}\right)$	Shannon & Weaver (1963)	H'
9	Diversité minimale	$Log_2(Q) - \left[\frac{(Q-S+1)Log_2(Q-S+1)}{Q}\right]$	Shannon & Weaver (1963) modifié	H'_{min}
10	Diversité maximale	$Log_2(S)$	Shannon & Weaver (1963)	H'_{max}
11	Distance de Mac-Intosh	$\sqrt{\sum_i (q_i)^2}$	Mac-Intosh (1967)	d(MI)
12	Diversité de Mac-Intosh	$\frac{Q - d(MI)}{Q - \sqrt{Q}}$	Mac-Intosh (1967)	D(MI)
13	Equitabilité de Pielou	$\frac{H'}{H'_{max}}$	Pielou (1966a)	e_{Pielou}
14	Equitabilité de Hurlbert	$\frac{H' - H'_{min}}{H'_{max} - H'_{min}}$	Hurlbert (1971)	$e_{Hurlbert}$
15	Equitabilité de Mac-Intosh	$\frac{Q - d(MI)}{Q - \frac{Q}{\sqrt{S}}}$	Mac-Intosh (1967)	$e_{Mac\text{-}Intosh}$
16	Equitabilité de Sheldon	$\frac{2^{H'}}{S}$	Sheldon (1969)	$e_{Sheldon}$
17	Equitabilité de Heip	$\frac{2^{H'} - 1}{S - 1}$	Heip (1974)	e_{Heip}
18	Equitabilité de Hill	$\frac{\frac{1}{\lambda}}{2^{H'}}$	Hill (1973)	e_{Hill}
19	Equitabilité de Hill modifié	$\frac{\frac{1}{\lambda} - 1}{2^{H'} - 1}$	Ludwig & Reynolds (1988)	$e_{Hill\ mod.}$

N.B. : De manière à homogénéiser les formules toutes sont exprimées en base 2.

situations très diversifiées en matière de structure de peuplements. Pour exemple, la richesse varie de 4 à 33 taxons et l'indice de diversité de Shannon-Weaver de 0,11 à 3,74 *bits*.

2.2. Description succincte des indices biocénotiques testés

Dix-neuf indices décrivant la structure d'une communauté ont été calculés (totalité des indices du tableau VI).

L'abondance **(1)** est l'indice le plus simple, il correspond au nombre total d'individus d'une liste faunistique.

La richesse taxonomique (**2**) est le nombre de taxons différents. Cet indice semble être le moins ambigu et le plus compréhensible (Ludwig & Reynolds, 1988) mais il a le défaut d'être dépendant de la taille de l'échantillon (Yapp, 1979). Pour pallier cet inconvénient, l'indice de Gleason (1922) (**3**), modifié par Margalef (1958) (**4**) aurait à l'époque suscité un grand intérêt (Cancela da Fonseca, 1969). Il est basé sur un concept simple qui s'inscrit d'emblée dans un cadre spatio-temporel (Frontier, 1983). Selon la vitesse avec laquelle le nombre de taxons augmente lorsque le nombre d'individus augmente, la diversité est ressentie comme plus ou moins grande. Plus précisément, les indices de Gleason et Margalef sont fondés sur l'hypothèse de croissance linéaire du logarithme du nombre de taxons recensés (LogS) en fonction du logarithme du nombre d'individus examinés (LogQ) : la diversité est alors la pente de la droite obtenue.

Dans le même ordre d'idée, Menhinick (1964) (**5, 6**) étudie des indices qui répondent à deux propriétés : indépendance vis-à-vis de la dimension de l'échantillon et distinction entre communautés présentant le même nombre d'individus.

Ces indices de Gleason (**3**), Margalef (**4**), et Menhinick (**5, 6**) caractérisent la richesse taxonomique et sont regroupés par certains auteurs sous le terme d'**indices de richesse** (Ludwig & Reynolds, 1988). Ils constituent cependant, ce qui induit une ambiguïté de vocabulaire, des indices de diversité (Cancela da Fonseca, 1969). Ils sont tous les trois basés sur une hypothèse précise de la croissance de la richesse en fonction de l'abondance (logarithmique ou linéaire). Il est donc préférable de connaître la forme de la relation entre S et Q avant d'utiliser ces indices (Peet, 1974; Ludwig & Reynolds 1988).

D'autres indices de diversité ont été proposés, basés sur un calcul probabiliste faisant intervenir la fréquence de chacun des taxons qui composent le peuplement. L'indice de Simpson (1949) (**7**) est le premier de ce type et l'un de ceux les plus employés (Ludwig & Reynolds, 1988). Il est basé sur le calcul de la probabilité que deux individus pris au hasard dans une population soient de la même espèce. Il varie entre 0 et 1. Il est souvent appelé indice de dominance ou de concentration. L'indice de Simpson est également une expression de la variance d'un peuplement (Viera da Silva, 1979). Bernot (1993) a démontré que le complément de l'indice de Simpson représente la variance intra-bloc de n'importe quel tableau de données distributionnelles. Cette variance intra-bloc peut-être complétée par la variance inter-blocs qui est l'inertie du tableau de l'ACP (sur données distributionnelles) des profils-somme de chaque bloc (Bernot, 1993).

Le concept sans doute le plus étudié et le plus utilisé en écologie (Ludwig & Reynolds, 1988) pour mesurer la diversité d'une communauté est celui de la théorie de l'information. L'indice de diversité classique correspondant est celui de Shannon & Weaver (1963) (**8**), fondé sur une approche probabiliste. Sa valeur représente la quantité moyenne d'information apportée par l'attribution d'un individu à une espèce, les effectifs des espèces étant connus. De nombreux exposés de cette théorie ont été publiés, notamment récemment

et de façon synthétique par Frontier & Pichod-Viale (1993).

Son utilisation, et la théorie de base sur laquelle il repose, dépasse largement les domaines couverts par l'écologie. Krasovskaia (1995) utilise par exemple l'indice de Shannon en hydrologie pour quantifier la stabilité du régime de rivières au cours du temps.

L'indice de Shannon-Weaver est indépendant de la taille de l'échantillon (Pool, 1974; Dajet, 1976; Kobayashi, 1981). Les conditions de son application ont largement été commentées par Pielou (1966a, 1966b). La diversité de Shannon-Weaver ne devrait être calculée que dans le cas d'un peuplement très grand, non influencé par le prélèvement. Si cette condition n'est pas remplie, il serait plus correct d'utiliser la formule de Brillouin (Pielou, 1966a). Peet (1974) constate que les deux formules convergent rapidement lorsque le nombre de "spécimens" augmente. En pratique, les deux formules donnent des résultats identiques aux dernières décimales près, l'utilisation de la formule de Brillouin n'est donc que rarement nécessaire (*in* Legendre & Legendre, 1979). Boyle *et al.* (1990) sur un test de sensibilité de ces deux indices n'observent pas de différences ni qualitatives, ni quantitatives. Nous nous limiterons donc à la formule de diversité de Shannon-Weaver pour ce qui concerne le concept de la théorie de l'information.

Les bornes de cet indice, H'_{min} et H'_{max}, sont calculables avec les formules **9** et **10**. Selon Frontier (1983), même dans des communautés exceptionnellement diversifiées, l'indice de Shannon-Weaver paraît ne jamais dépasser 4,5 *bits*.

Un autre concept de mesure de la diversité est celui de Mac-Intosh (1967) fondé sur une approche géométrique. Il s'agit du résultat d'un travail théorique basé sur une modification de l'indice de Simpson (formule 6). Un échantillon de S taxons peut être représenté comme un point dans un espace à S dimensions. La distance de ce point à l'origine, c'est-à-dire la distance (euclidienne) entre l'échantillon et un échantillon vide, est donnée par la formule de la distance de Mac-Intosh (**11**). Une mesure de diversité, indépendante de la taille de l'échantillon Q (Legendre & Legendre, 1979), peut être alors définie par la formule **12**, la diversité de Mac-Intosh.

Les indices de Simpson (**7**) et Mac-Intosh (**12**) sont souvent regroupés sous le terme d'**indice de dominance** (Magurran, 1988) ou d'homogénéité (Kvalseth, 1991), par opposition au terme d'hétérogénéité utilisé par Peet (1974) pour qualifier l'indice de Shannon-Weaver.

Les **indices d'équitabilité** (**13**, **14**, **15**, **16**, **17**, **18**, **19**) mesurent plus particulièrement la répartition des individus en taxons.

Cette notion, introduite par Pielou (1966a) peut être définie comme une diversité relative, c'est-à-dire le rapport entre la diversité observée et la diversité maximale d'un indice. Pielou (1966a) l'a initialement appliqué à l'indice de Shannon & Weaver (**13**). Selon Kvalseth (1991), cet indice a l'inconvénient d'être fortement dépendant de la taille de l'échantillon.

L'équitabilité décrite par Hurlbert (1971) tient compte à la fois de la diversité maximale et de la diversité minimale. Cette formule est applicable à n'importe quel indice de diversité dont on connaît les limites inférieures et supérieures. Dans un souci de comparaison avec l'équitabilité définie par Pielou, nous l'avons testée sur la diversité de Shannon-Weaver (**14**). Cet indice est indépendant de S (Legendre & Legendre, 1979). Le terme "redondance" désigne la valeur de cet indice moins 1 (Hurlbert, 1971).

Mac-Intosh (1967) a présenté en même temps que son indice de diversité une mesure d'équitabilité basée sur une comparaison entre la diversité calculée et la diversité maximale possible (**15**).

Les indices d'équitabilité ont beaucoup été étudiés et plusieurs variantes ont été proposées. Nous en avons calculé 4 pour les comparer avec les mesures d'équitabilité plus classiquement utilisées.

En 1969, Sheldon propose une formule exponentielle de l'équitabilité selon Pielou (**16**). Si cet indice est écrit selon le principe de Hurlbert, c'est-à-dire en soustrayant au numérateur et au dénominateur la diversité minimale, on obtient la formule de Heip (1974) (**17**). En 1973, Hill propose une famille d'indices dont une mesure de l'équitabilité (**18**). Une variante de celle-ci selon le principe de Hurlbert, que nous appellerons formule de Hill modifiée, est donnée par la formule (**19**).

Les calculs de descripteurs de structure et les différentes simulations ont été réalisés à partir de logiciels en langage Quick Basic 4.5 mis au point par l'auteur.

2.3. Méthodes d'analyse

Les trois approches successives de l'étude des indices de diversité (relations globales entre eux, relations entre indices pris deux à deux, analyse de leur sensibilité) correspondent à trois démarches analytiques différentes.

Relations globales entre indices : L'analyse globale des indices entre eux a été réalisée à l'aide d'une analyse en composantes principales normée (ACPn) sur le tableau [19 indices x 189 relevés]. Cette technique permet d'illustrer globalement les relations entre ces descripteurs. Son utilisation est justifiée dans la mesure où elle ne sert qu'à visualiser globalement les relations entre indices, avant un examen plus attentif de nuage de points qui permettent de considérer les indices pris deux à deux..

Relations entre indices pris deux à deux : L'étude de la relation entre deux indices permet de préciser les observations réalisées à partir de l'ACPn et d'établir si des indices qui sur un plan théorique sont censés mesurer la même chose, donnent des résultats comparables. Pour cela, nous avons utilisé des représentations en nuage de points. Des ajustements de modèles linéaires et curvilinéaires ont également été testés de façon à quantifier rationnellement la relation entre deux indices.

Tests de sensibilité : Nous avons choisi de tester la sensibilité des 19 indices à 3 types de modifications des listes faunistiques. Ces variations, obtenues par simulation, correspondent à des situations qui sont du domaine du possible : variabilité spatiale sur une petite échelle d'observation (Downes *et al.*, 1993), incertitudes dues à un sous-échantillonnage (Whitehouse & Lewis, 1966; Chavanon & Bournaud, 1980; Rosillon, 1986), variabilité entre deux engins de capture (Macan, 1958; Elliot & Drake, 1981a & b; Rosillon, 1986; Brown *et al.*, 1987), entre différentes stratégies (Kerans *et al.*, 1992) et/ou entre deux préleveurs (Clifford & Casey, 1992).

Le premier type de variabilité concerne les taxons "rares" (effectif brut < 4, abondance relative < 5 %, voir figure 13). Les listes faunistiques ont été modifiées en retirant ces n taxons rares et en ajoutant à la liste ainsi tronquée un nombre de taxons choisi de façon aléatoire, selon une distribution uniforme, entre 0 et $2xn$, avec pour chacun, un effectif choisi également de façon aléatoire, uniformément, entre 1, 2 ou 3 individus.

Le second et le troisième type de simulation concerne respectivement :

- les taxons à effectifs moyens, dont l'abondance relative est comprise dans l'intervalle [5 ; 40[%,
- les taxons dominants dont l'effectif relatif est supérieur ou égal à 40 %.

Pour ces deux simulations, l'effectif de chacun des taxons concernés a été multiplié par un coefficient choisi de façon aléatoire, selon une distribution uniforme, dans l'intervalle [0.75 - 1.25], ce qui revient à diminuer ou à augmenter son abondance de 0 à 25 %.

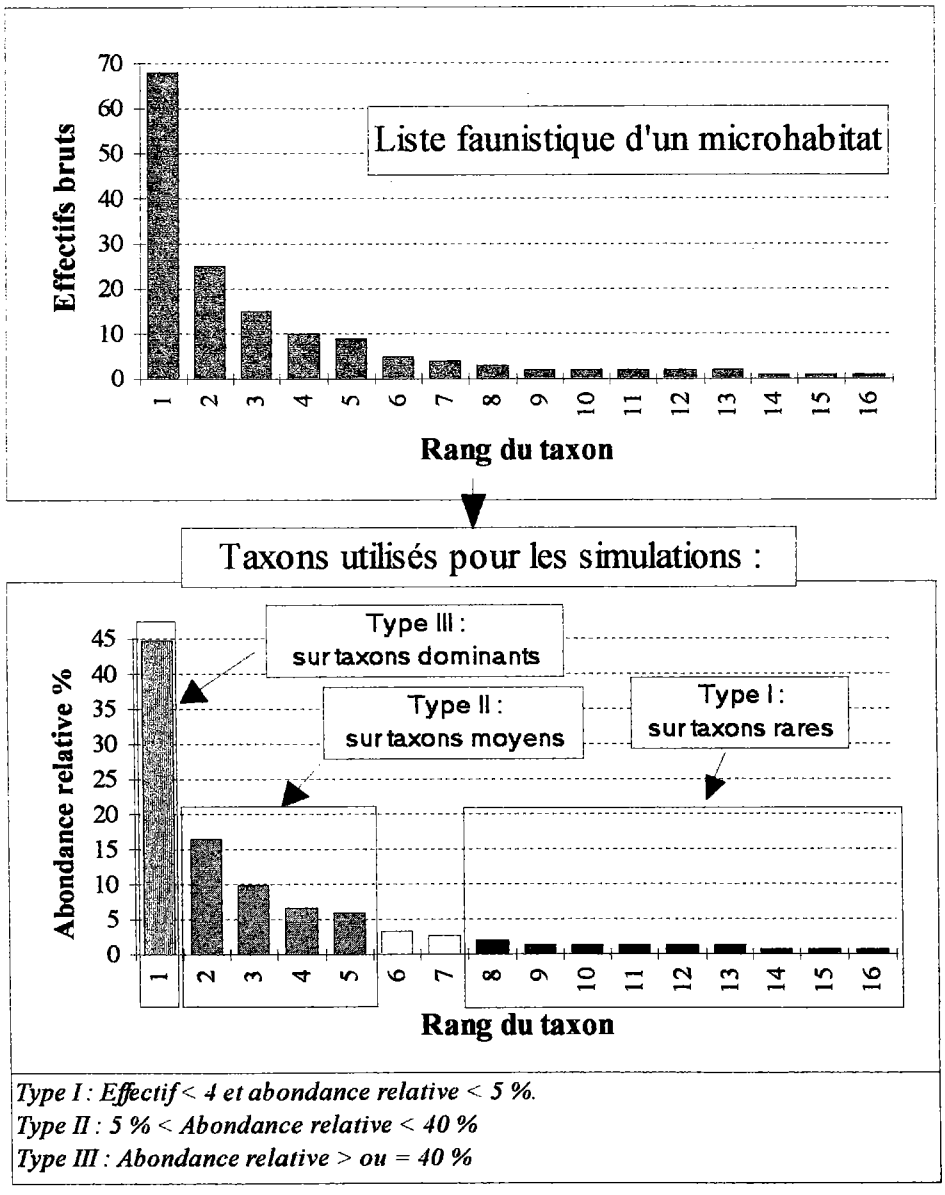


Figure 13. : Nature des taxons sur lesquels les trois types de simulations ont été réalisés.

Si l'on réalise 100 simulations, pour les trois types de modifications présentés, sur les 189 listes faunistiques exploitées, cela fait un total de 100 x 3 x 189 = 56700 listes faunistiques, soit (x 19) 1077300 valeurs d'indices de diversité! Pour simplifier, il suffit de diminuer le nombre de listes faunistiques mais il faut alors être certain de ne pas éliminer certains types de structure faunistique. Pour cela nous avons utilisé les résultats de l'ACPn en réalisant une classification ascendante hiérarchique des 189 relevés à partir de leurs coordonnées factorielles sur les 5 premiers axes de l'analyse (ultra-métrique = méthode de Ward, logiciel SPAD-N 2.0). Nous avons choisi de subdiviser l'ensemble des relevés en 20 groupes, ce qui nous paraît suffisamment important pour ne pas mélanger au sein d'un

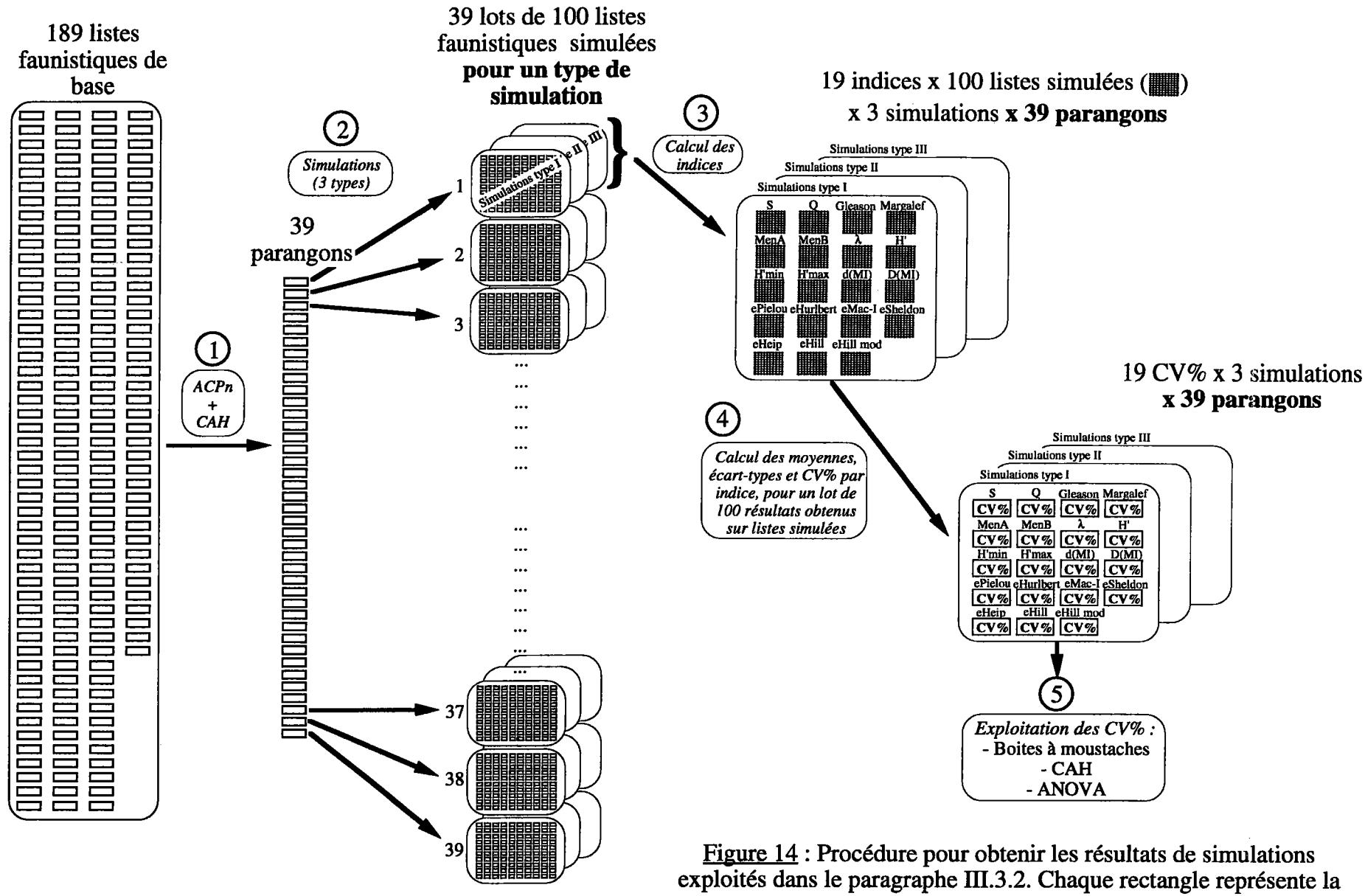


Figure 14 : Procédure pour obtenir les résultats de simulations exploités dans le paragraphe III.3.2. Chaque rectangle représente la liste faunistique d'un microhabitat.

groupe ainsi créé des relevés trop dissemblables en terme de structure faunistique. Chaque groupe est caractérisé par deux parangons, c'est-à-dire deux relevés situés aux positions les plus proches du centre de gravité de son groupe. Un groupe particulier n'était composé que d'un seul relevé, il ne pouvait donc avoir qu'un seul parangon, ce qui fait un total de 39 listes faunistiques. Les simulations ont été réalisées sur ces 39 relevés représentatifs de l'ensemble des structures faunistiques rencontrées.

Analyse des résultats de simulation :

La procédure pour obtenir les résultats de simulations exploités au paragraphe III.3.2. est décrite figure 14. Pour chaque type de modification des listes faunistiques (sur taxons rares, à effectifs moyens ou à effectifs dominants), 100 simulations ont permis d'obtenir 100 listes faunistiques sur lesquelles les indices ont été calculés. Chaque type de simulation représente donc un tableau de 19 indices (colonnes) x 3900 relevés simulés (lignes, = 39 parangons x 100 simulations pour chacun).

L'exploitation de ces résultats reste difficile du fait du nombre important de données à traiter. Des coefficients de variation (noté CV%) ont été calculés sur la base de la moyenne et de l'écart-type obtenus pour un indice, sur un lot de 100 simulations d'un parangon :

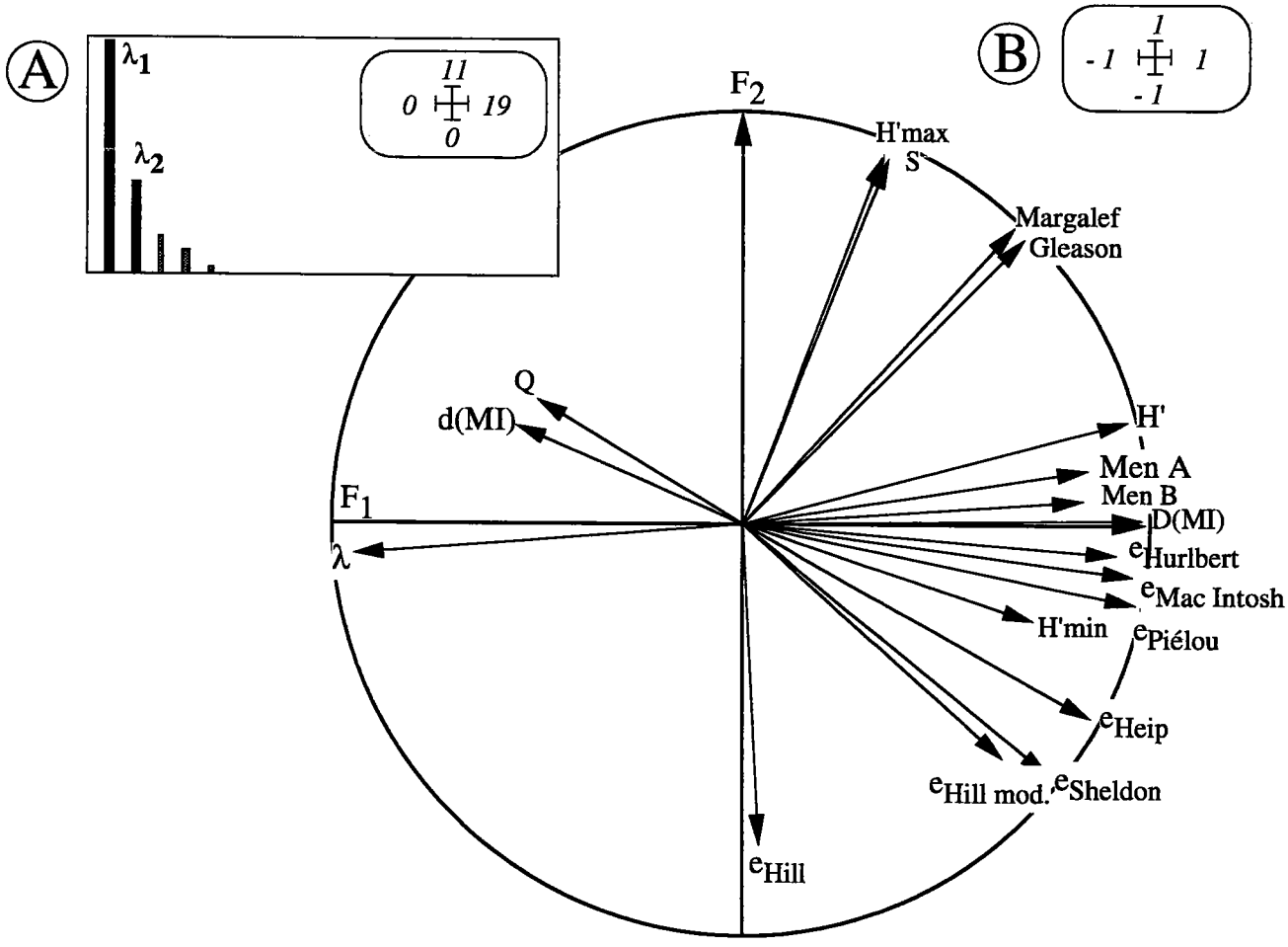
$$CV\% = \frac{\text{Ecart - type}}{\text{Moyenne}} * 100$$

Le coefficient de variation est un indice de dispersion relative indépendant des unités de mesure. Il permet ainsi de comparer des distributions de fréquence aux unités différentes (Scherrer, 1984).

Pour chacun des trois types de simulations nous avons par conséquent un tableau de [19 indices x 39 CV%] qui correspond aux coefficients de variation pour les 100 relevés simulés à partir d'un parangon.

Il y a trois façons d'interpréter ces informations, ce qui nécessite trois types d'outils statistiques :

- 1. L'ordre de grandeur et la variabilité des CV%, pour un indice, sont représentés sous la forme de "boites à moustaches" (*Box-Whiskers*, Logiciel Statistica 4.5). Celles-ci représentent de façon synthétique, les valeurs maximales, minimales, médianes, 25 % et 75 % (quartiles). Elles permettent principalement des comparaisons entre indices.
- 2. Pour savoir quels indices ont les mêmes variations, nous avons réalisé des classifications des tableaux [19 indices x 39 parangons] (distance euclidienne, méthode de Ward). Les dendrogrammes obtenus permettent de scinder ces indices en groupes les plus homogènes possibles sur le plan de leurs réponses aux simulations testées.
- 3. Les différences de CV% observées entre indices d'une même famille ont pu être testées objectivement au moyen de tests de comparaison de moyennes (ANOVA, α=5%).



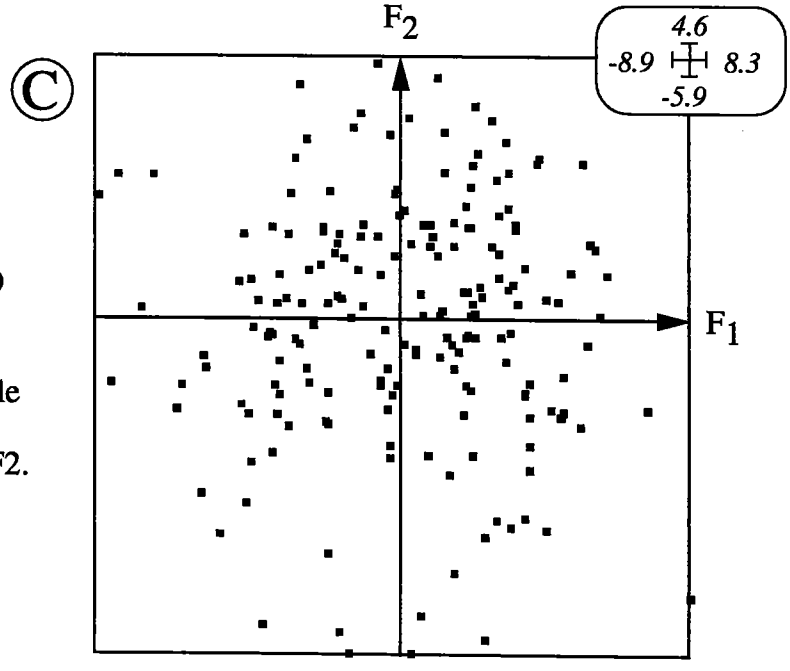


Figure 15 : ACPn du tableau (19 indices x 189 relevés).
A : Valeurs propres.
B : Premier plan factoriel du cercle des corrélations.
C : Projection des relevés sur F1-F2.

3. Résultats-discussion

3.1. Relations entres indices mesurant la structure d'un peuplement

3.1.1 Relations globales entre les différents types d'indices

Une Analyse en Composantes Principales normée (ACPn) a été calculée sur la matrice [189 relevés x 19 indices] (la totalité des indices du tableau VI).

L'essentiel de l'information est représenté sur les deux premiers axes factoriels avec respectivement 56,6 et 23,4 % de l'inertie du nuage de points (Figure 15 partie A), ce qui est un très bon résultat par rapport au nombre important de données analysées. Il existe en fait une parenté mathématique entre la plupart de ces indices, ce qui entraîne des auto corrélations et explique au moins partiellement le pourcentage élevé d'inertie expliquée par les 2 premiers axes. Hill (1973), à partir de la même observation, a réussi à mettre en équation un *continuum* de mesures possibles de la diversité qui inclue entre autres les indices de Shannon, Simpson et la richesse.

On observe que les relevés sont globalement répartis sur tout l'espace du plan factoriel F1-F2 (Figure 15 partie C). Cela illustre d'une part la variabilité des situations que représentent les 189 listes faunistiques en matière de structure de peuplement, et valide d'autre part, la démarche consistant à travailler sur l'échantillon des relevés de l'année 1993.

Les axes factoriels F1 et F2 sont très bien corrélés avec au moins un des descripteurs analysés (Figure 15 partie B) ; ceux-ci sont, à l'exception peut-être de l'abondance, de la distance de Mac-Intosh et de la diversité minimale de Shannon-Weaver, très bien représentés sur le plan factoriel, c'est-à-dire proches de la périphérie du cercle des corrélations. Les deux premières composantes principales sont liées à des indices de nature différente :

- l'axe F1 est fortement corrélé d'une part aux indices de diversité qui intègrent à la fois la richesse et l'équitabilité et d'autre part aux indices d'équitabilité (Pielou, Hurlbert, Mac-Intosh) et de dominance (Simpson et Mac-Intosh). Il correspond à un gradient de diversité/équirépartition des communautés animales.
- l'axe F2 est lié à la richesse et à la diversité maximale selon Shannon (le lien fort entre richesse et diversité maximale était prévisible même si la relation entre l'un et l'autre est logarithmique et que l'A.C.P. met en évidence les relations linéaires). F2 est donc plutôt un axe de richesse taxonomique.

Le premier plan factoriel de l'ACPn représente donc les deux grands concepts, richesse et équirépartition, que la plupart des indices de structure taxonomique tente de résumer en une seule valeur.

Le terme de 'diversité' est quelquefois employé pour parler de richesse spécifique. Cette analyse montre qu'il ne s'agit pas de la même chose et donc qu'il convient de ne pas assimiler l'un à l'autre et de ne pas employer le même terme pour désigner ces deux concepts. Le paramètre richesse semble nécessaire mais pas suffisant à une évaluation de la diversité.

Statut particulier de l'abondance :

L'abondance numérique est assez mal représentée sur F1-F2. Ce paramètre serait relativement indépendant de la diversité : à n'importe quelle abondance peut correspondre n'importe quelle structure de peuplement. Le terme 'relativement' est utilisé sciemment car

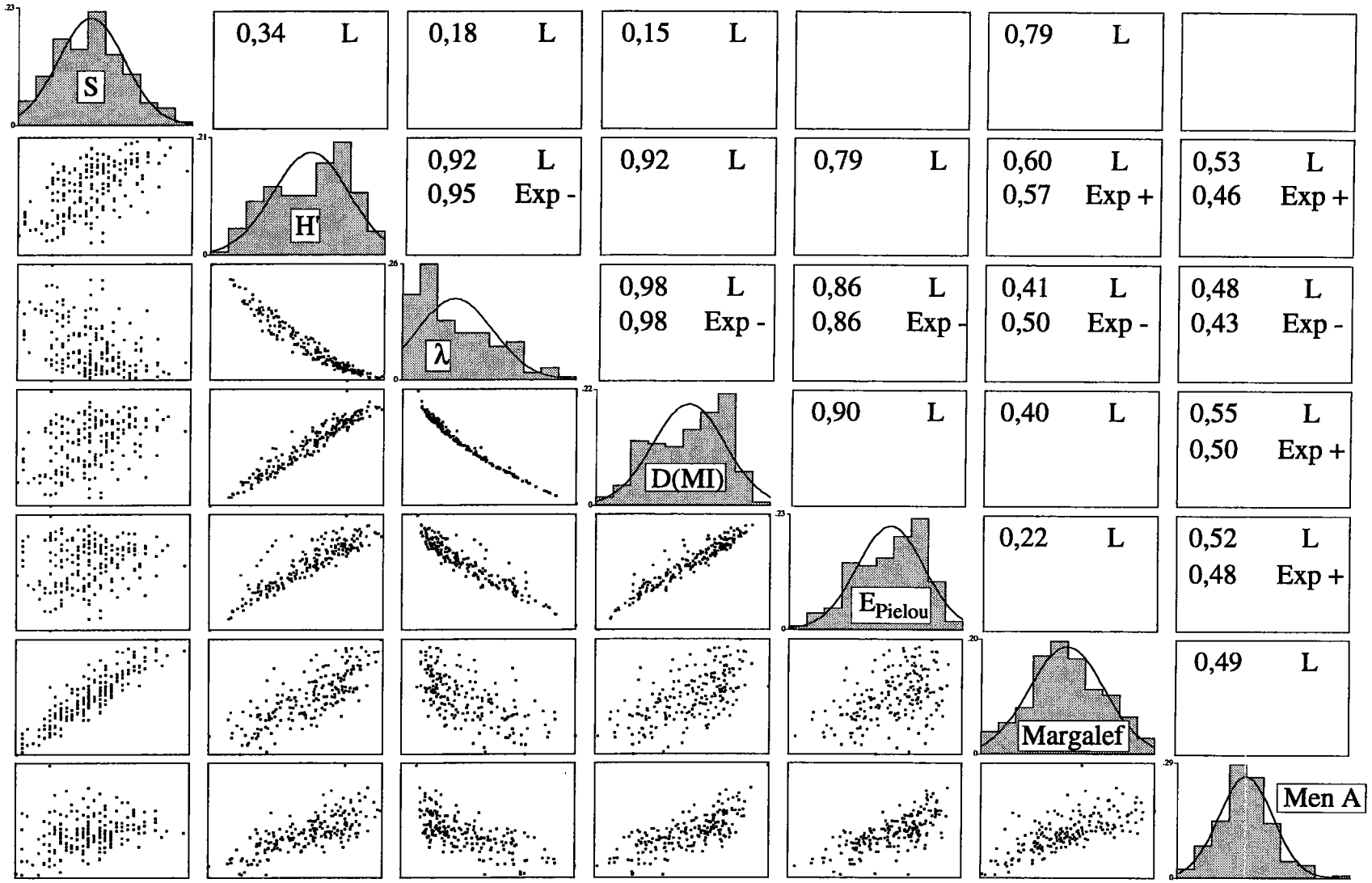


Figure 16 : Représentation en nuages de points des indices de diversité pris deux-à-deux. Les chiffres au-dessus de la diagonale représentent les coefficients de détermination significatifs des modèles qui relient deux indices (n=189; a=5%). Pour chaque couple d'indices, 4 modèles ont été testés : linéaire (L), exponentiel positif (Exp+), exponentiel négatif (Exp-), logarithmique (Log). Les abréviations utilisées sont dans le tableau VI. L'indice le plus à gauche est représenté en ordonné.

il existe par exemple une corrélation positive entre la richesse et l'abondance (Frontier & Pichod-Viale, 1993).

Beaucoup d'auteurs ont montré l'utilité du paramètre abondance pour affiner un diagnostic sur la qualité d'un milieu aquatique. Bournaud & Keck (1980), par exemple, sur un cas concret d'analyse des communautés de macroinvertébrés, concluent que l'abondance apporte des éléments nouveaux par rapport aux autres descripteurs, notamment sur l'eutrophisation de la rivière.

Ce serait donc un paramètre relativement indépendant mais incontournable des études de peuplements.

3.1.2. Indices de richesse

Il n'y a pas sur l'ACPn d'opposition nette, comme l'on pouvait s'y attendre, entre des indices qui intègrent dans leurs calculs les valeurs des fréquences des taxons (Shannon-Weaver, Mac-Intosh, Simpson) et les indices de Menhinick uniquement basés sur une combinaison de la richesse et l'abondance (Figure 15 partie B). La figure 16 représente sous la forme de nuages de points les variations de certains indices les uns en fonction des autres. Un seul indice de Menhinick a été représenté car les deux (formules **5** et **6**, Tableau VI) sont corrélés avec un coefficient de corrélation de Pearson proche de 1. On observe que la relation la mieux ajustée entre l'indice de Menhinick (Men A) et les indices de Simpson, de Mac-Intosh ou de Shannon-Weaver est linéaire bien que la dispersion soit importante ($0,48<r^2<0,55$).

Les relations entre d'une part les indices de diversité *stricto sensu* ou d'équitabilité, et d'autre part l'indice de Margalef sont plus dispersées. Cet indice est plus lié à la richesse que ne l'est l'indice de Menhinick (Figure 16). Les indices de Margalef et de Gleason sont dans une position intermédiaire sur le graphique de l'ACPn (Figure 15 partie B), positionnés sur la diagonale du plan. Leur interprétation n'en serait que plus complexe : on situe mal leur signification entre diversité au sens strict et richesse taxonomique.

Parmi les indices de richesse, ceux de Menhinick d'une part, et ceux de Gleason et Margalef, d'autre part, donnent des résultats très différents. Les indices A et B de Menhinick fournissent des résultats plus proches des indices de diversité/dominance que les deux autres indices de richesse. Ils constitueraient donc un substitut de mesure de la diversité dans des situations où l'on ne connaît pas les fréquences relatives des taxons (la dispersion des relations entre indices de diversité et de Menhinick est cependant importante). L'interprétation des indices de Gleason et de Margalef serait plus incertaine du fait de leur situation intermédiaire entre richesse et diversité.

3.1.3. Indices de diversité et de dominance

Il existe une forte corrélation linéaire entre les indices de Shannon-Weaver, Simpson et Mac-Intosh ($r>0,95$ dans tous les cas).

On observe sur la figure 16 que la relation est très logiquement forte entre les deux mesures de dominance, indices de Mac-Intosh et de Simpson. La fonction la mieux ajustée a une forme d'hyperbole. Cela signifierait concrètement que pour les faibles valeurs de dominance, l'indice de Simpson est plus sensible que celui de Mac-Intosh et inversement pour les fortes valeurs de dominance.

La relation est forte mais un peu moins bonne entre ces deux indices de dominance et celui de Shannon-Weaver, la dispersion du nuage de points étant plus

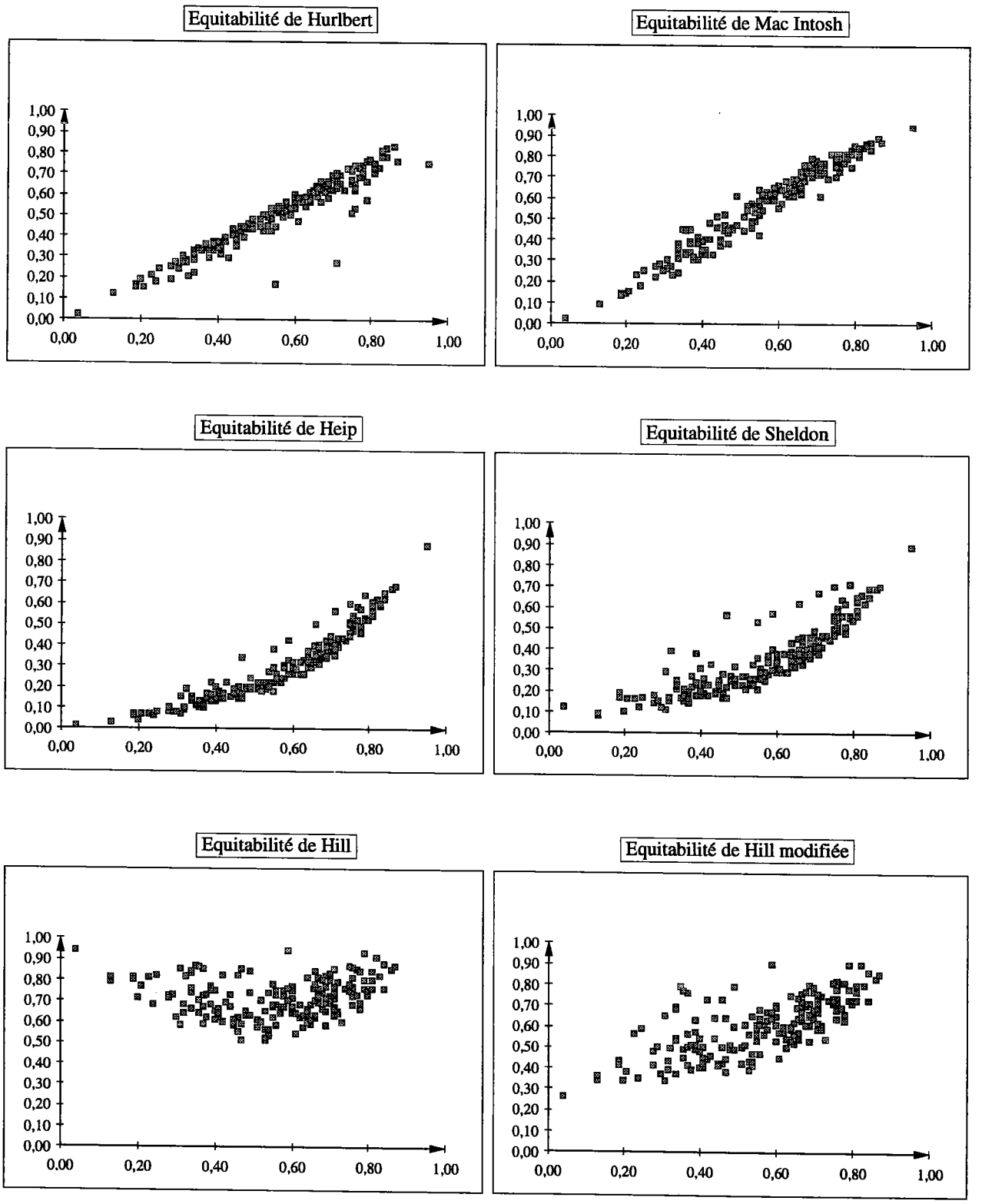


Figure 17 : Représentation en nuages de points des indices d'équitabilité de Hurlbert, Mac-Intosh, Sheldon, Heip, Hill et Hill modifié en fonction de l'indice d'équitabilité de Pielou (toujours en abscisse).

importante. C'est la différence de concept qui apparaît ici entre mesure de l'hétérogénéité (Peet, 1974) et de l'homogénéité (Kvalseth, 1991).

Les deux indices de dominance donnent des résultats très comparables bien que dans des situations où la dominance est faible, l'indice de Simpson est un plus sensible que celui de Mac-Intosh et inversement pour des valeurs de dominance forte.

Relations entre indices de diversité/dominance et indices d'équitabilité :

La forte relation entre l'équitabilité et les indices de Shannon-Weaver et Simpson a déjà été rapportée par certains auteurs qui qualifient ces indices de diversité de sensibles aux abondances relatives des espèces et moins sensibles au nombre d'espèces (Hughes, 1978; Camargo, 1992) car donnant un poids faible aux espèces rares. A l'inverse, Boyle *et al.* (1990), sur les résultats de simulations de perturbations de trois types de structures de communautés, concluent que la réponse de l'indice de Shannon apparaît être surtout une fonction de changements de la richesse. Cette affirmation a également déjà été faite dans des études de terrain comportant peu de relevés (Osborne *et al.*, 1976). Nos résultats ne corroborent pas cette conclusion : la position de la richesse taxonomique sur l'axe F2 de l'ACPn illustre la différence qu'il y a entre ce paramètre et les indices liés à l'axe F1 (Figure 15 partie B). De façon plus précise, la figure 16 représente les valeurs de l'indice de Shannon-Weaver en fonction de la richesse et de l'équitabilité. On constate que sur notre échantillon l'indice de diversité est beaucoup plus lié à la répartition des individus en taxons (r^2=0,79) qu'au nombre de taxons (r^2=0,34).

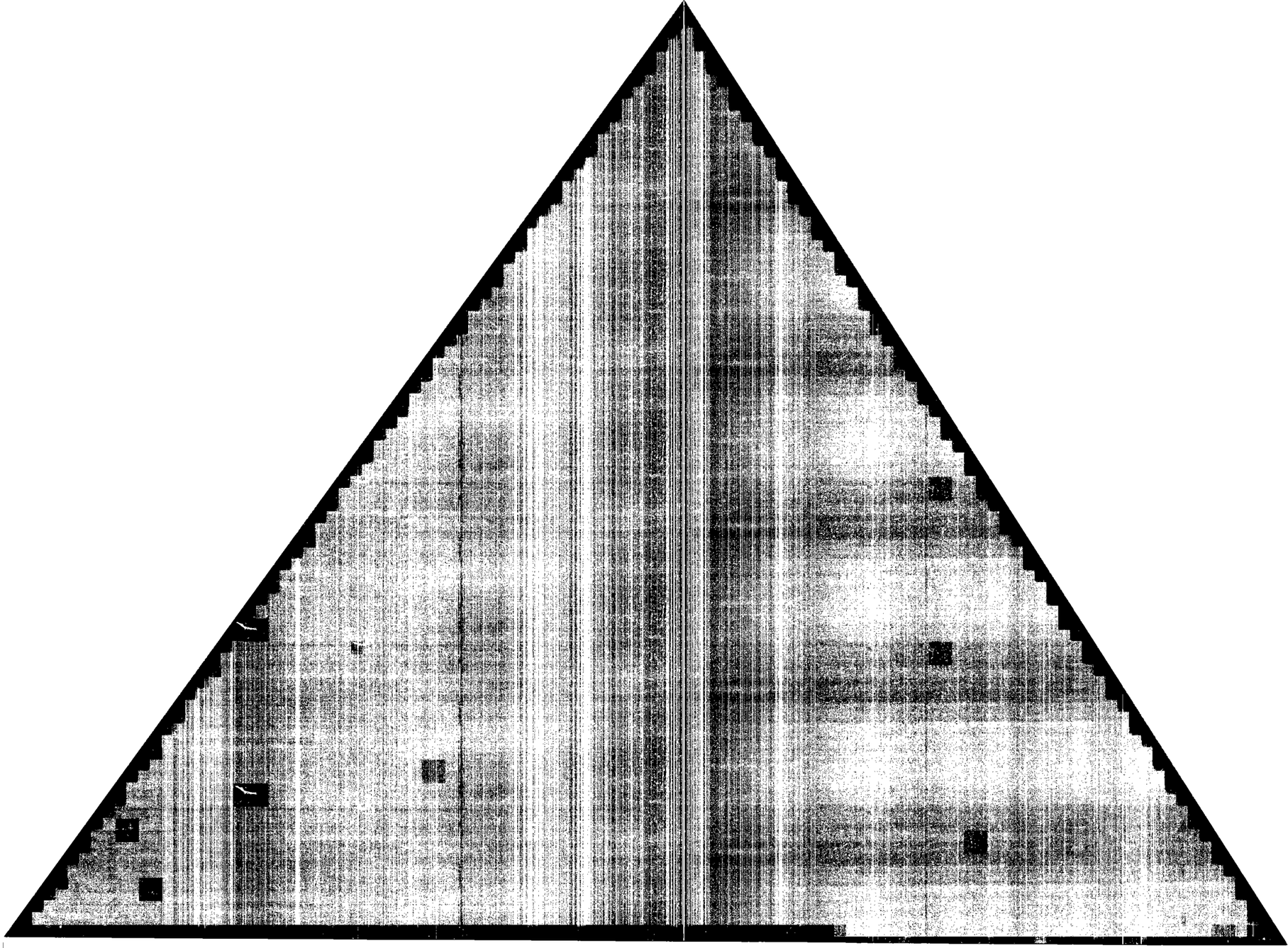
L'indice de Shannon-Weaver (comme les indices de dominance) est nettement plus sensible à l'équirépartition des individus en taxons qu'à la richesse taxonomique.

3.1.4. Indices d'équitabilité

Les indices d'équitabilité de Pielou, Hurlbert et Mac-Intosh, Sheldon et Heip ont des positions voisines sur le premier plan de l'ACPn (Figure 15 partie B).

Les indices de Pielou, Hurlbert et Mac-Intosh sont fortement corrélés entre eux ($r_{Pearson}$>0,97 pour toutes les combinaisons). De ces trois mesures fortement corrélées, nous avons retenu celle de Pielou pour la comparer aux 6 autres mesures d'équitabilité (formules **14** à **19**, Tableau VI). Partant du principe que tous ces indices mesurent la même chose, ils devraient être plus ou moins étroitement liés par une fonction. Nous avons donc choisi une représentation en nuage de points qui permet de visualiser les écarts de résultats que l'on peut obtenir entre l'indice d'équitabilité de Pielou et les autres indices d'équirépartition (Figure 17).

L'alignement des points est assez remarquable pour les nuages qui représentent les équitabilités de Hurlbert et Mac-Intosh en fonction de l'équitabilité de Pielou, confirmant ainsi la validité des forts coefficients de corrélations linéaires trouvés. On observe que dans des cas très particuliers l'écart peut être très grand entre les valeurs d'équitabilité de Hurlbert et de Pielou. Il s'agit de listes faunistiques très pauvres (S<6) avec un nombre total d'individus (Q) très faible. Il en résulte que le rapport S/Q approche 1 ou tout au moins n'est plus assimilable à la valeur 0, la valeur de H'min augmentant corrélativement. Celle-ci intervient dans le calcul de l'équitabilité de Hurlbert mais pas de Pielou, par conséquent l'écart entre les deux mesures d'équitabilité augmente lorsque le rapport S/Q augmente.



Boyle *et al.* (1990) sur des calculs à partir de simulations ne constatent pas de différences entre l'équitabilité définie par Pielou et celle de Hurlbert. Nous n'avons pas trouvé d'études comparatives utilisant l'équitabilité de Mac-Intosh, les premiers résultats ne permettant pas de distinguer de propriétés différentes entre cette mesure et celle de Pielou.

Sur la base de ces résultats, un choix parmi ces indices de mesure de l'équirépartition n'influencerait donc pas les conclusions d'une analyse. Seuls les cas où le rapport S/Q est significativement supérieur à 0 devraient faire l'objet d'une attention particulière, l'indice de Hurlbert étant alors, sur le principe, une mesure d'équitabilité mieux adaptée. Selon Peet (1974), ces trois mesures présentent toutes une grande sensibilité vis-à-vis de l'estimation du nombre de taxons, celui-ci étant lui-même lié à la taille de l'échantillon.

On observe par ailleurs sur la figure 17 que les formules de Sheldon et Heip donnent des résultats similaires, l'équitabilité de Heip étant mieux liée à l'équitabilité de Pielou. Il s'agit en fait de l'expression exponentielle de l'équitabilité de Pielou. Cette transformation mathématique revient concrètement à diminuer la sensibilité de la mesure d'équitabilité dans la gamme des valeurs faibles et à augmenter cette sensibilité dans la gamme des valeurs fortes.

Les formules de Hill et de Hill modifiée donnent des résultats très différents de ceux obtenus avec l'indice de Pielou (Figure 17), confirmant la position particulière de l'équitabilité de Hill sur le plan principal de l'ACPn (Figure 15 partie B). Dans les deux cas, la corrélation avec l'équitabilité de Pielou n'est pas significative au seuil α=5 %. De toute évidence, ces indices ne mesurent pas la même chose que les indices de Pielou, Hurlbert ou Mac-Intosh, ce qui pose le problème de leur signification. De plus, les valeurs prises par l'indice de Hill modifié sont comprises à près de 90 % entre 0,50 et 0,90. Cette faible fourchette de valeurs a pour conséquence qu'une faible variation d'indice peut caractériser deux structures de peuplements assez différentes.

Les indices d'équitabilité de Pielou, Hurlbert et Mac-Intosh donnent des résultats très proches. Les différences observées les plus importantes entre l'indice de Hurlbert et celui de Pielou concernent des listes faunistiques dont le rapport S/Q est élevé. L'indice de Hurlbert serait alors, sur un plan théorique, une mesure plus logique de l'équitabilité.

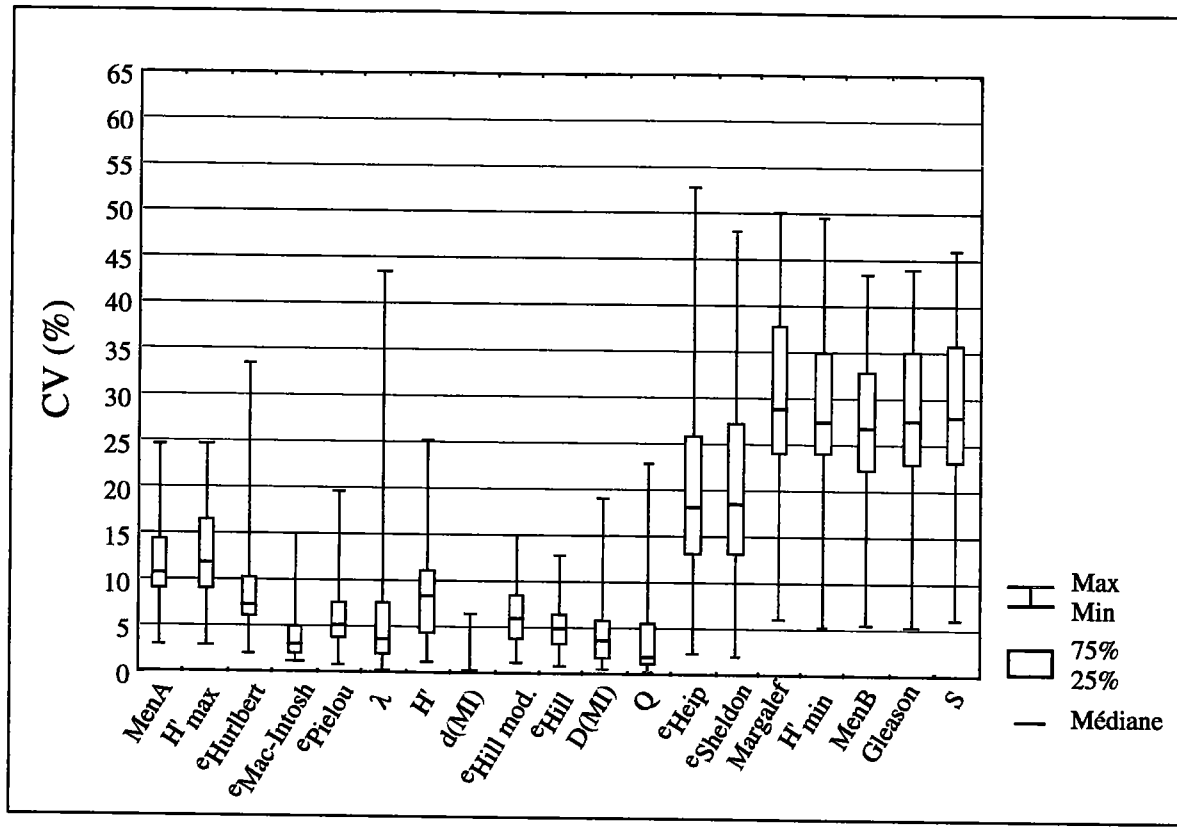
Les indices de Sheldon et Heip sont des formes exponentielles de l'équitabilité de Pielou et sont de fait plus sensibles à des variations dans la gamme des fortes valeurs d'équitabilité et beaucoup moins sensibles dans la gamme des faibles valeurs d'équitabilité.

Les indices de Hill et de Hill modifié donnent des résultats très différents de ceux obtenus avec la formule de Pielou : ils ne mesurent pas la même chose que les indices classiques d'équirépartition et sont par conséquent à utiliser avec précaution.

3.2. Tests de sensibilité des indices

Remarque : Des analyses de variance ont permis de vérifier si les groupes formés après une troncature de l'arbre de classification sont statistiquement homogènes du point de vue de leurs CV% moyens.

Simulations de type I : sur taxons rares



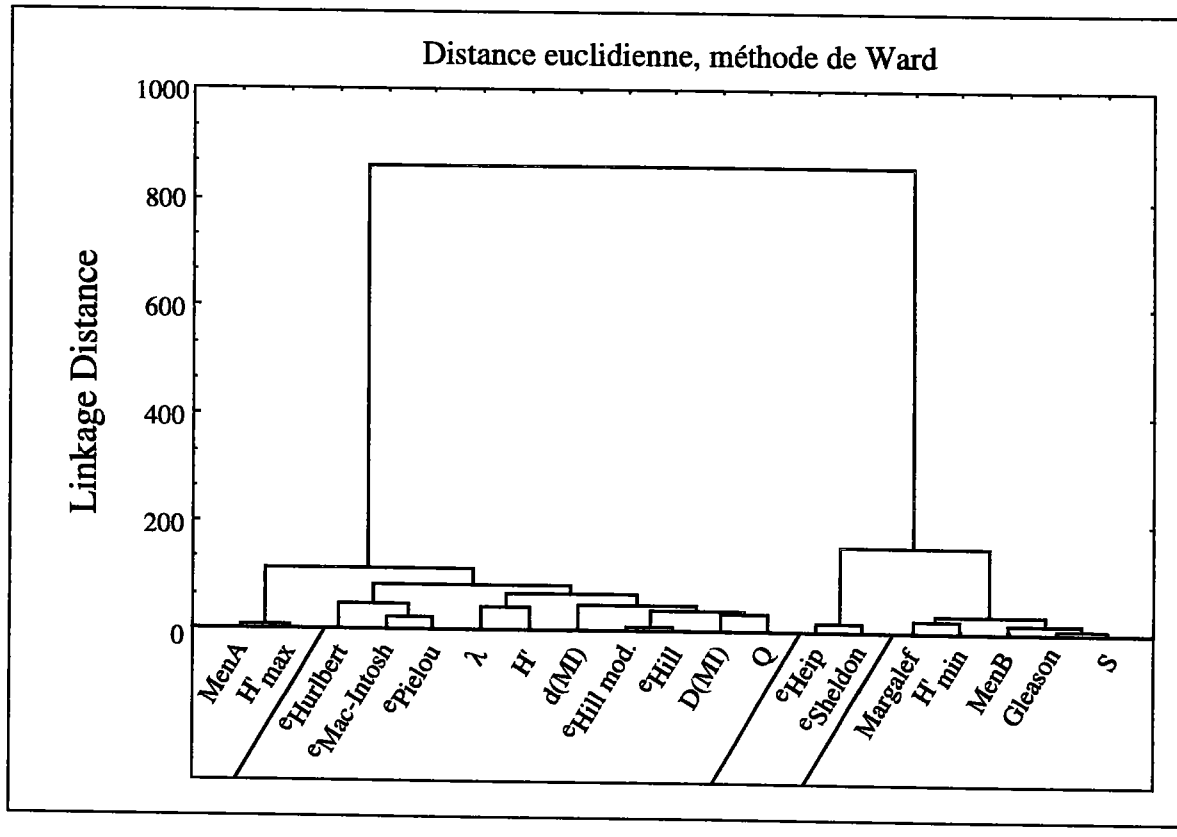


Figure 18 : Simulations sur taxons rares. En bas, dendrogramme des résultats obtenus par classification. En haut coefficients de variation des indices classés selon le même ordre que le dendrogramme.

3.2.1. Influence des taxons rares

Nous avons voulu aborder le problème de l'influence des espèces rares sur les valeurs prises par ces indices. Les animaux rares sont en effet difficiles à échantillonner correctement. Leur répartition est, à toutes les échelles d'observation, de type agrégé et l'estimation de leur abondance est soumise à une incertitude relative plus importante que celle des espèces abondantes (Frontier, 1983).

On observe sur la figure 18 que l'on peut séparer les indices en 2 groupes (troncature après le deuxième noeud du dendrogramme).

Le premier (n=7) est constitué par les indices qui ont les CV% les plus importants : S, H'_{min}, Margalef, Gleason, Menhinick B, équitabilité de Heip et équitabilité de Sheldon. On observe sur les boites à moustaches que ces deux indices d'équitabilité ont des CV% importants mais plus faibles que les 5 autres indices de leur groupe. La troncature du dendrogramme au niveau du noeud suivant permet d'ailleurs de les séparer en deux sous-groupes distincts.

Ces 7 indices ont comme point commun d'être très dépendants de la richesse. Les espèces rares interviennent de façon importante dans l'estimation de la richesse de nos peuplements puisqu'ils peuvent représenter plus de 50 % des taxons présents. Des écarts d'estimation de la richesse peuvent alors entraîner une erreur importante sur l'estimation de la diversité.

Le second groupe (n=12) réunit Q, H', H'_{max}, I, DsMI, DvMI, Menhinick A, équitabilités de Pielou, de Hurlbert, de Mac-Intosh, de Hill, de Hill modifié. Il correspond aux indices dont 75 % des valeurs de CV sont inférieures à 18 %.

Ces 12 indices peuvent être subdivisés en 3 sous-groupes (Figure 18) dont le premier est constitué de H'_{max} et de Menhinick A qui apparaît comme l'indice de richesse le moins sensible aux simulations sur taxons rares.

Le second sous-groupe, réunit les indices d'équitabilité de Pielou, Hurlbert et Mac-Intosh, mais des tests de comparaison des CV moyens par ANOVA mettent en évidence des différences significatives.

$$\text{Sensibilité}_{\text{Equ. de Mac-Intosh}} < \text{Sensibilité}_{\text{Equ. de Pielou}} < \text{Sensibilité}_{\text{Equ. de Hurlbert}}$$

$$F_{1,74}=4{,}953\ (p=0{,}029) \qquad F_{1,74}=8{,}151\ (p=0{,}005)$$

L'indice de Hurlbert cumulerait en fait une partie des variations des 3 indices qui servent à le calculer (H', H'_{max}, H'_{min}), l'indice de Pielou n'en utilisant que deux (H' et H'_{max}).

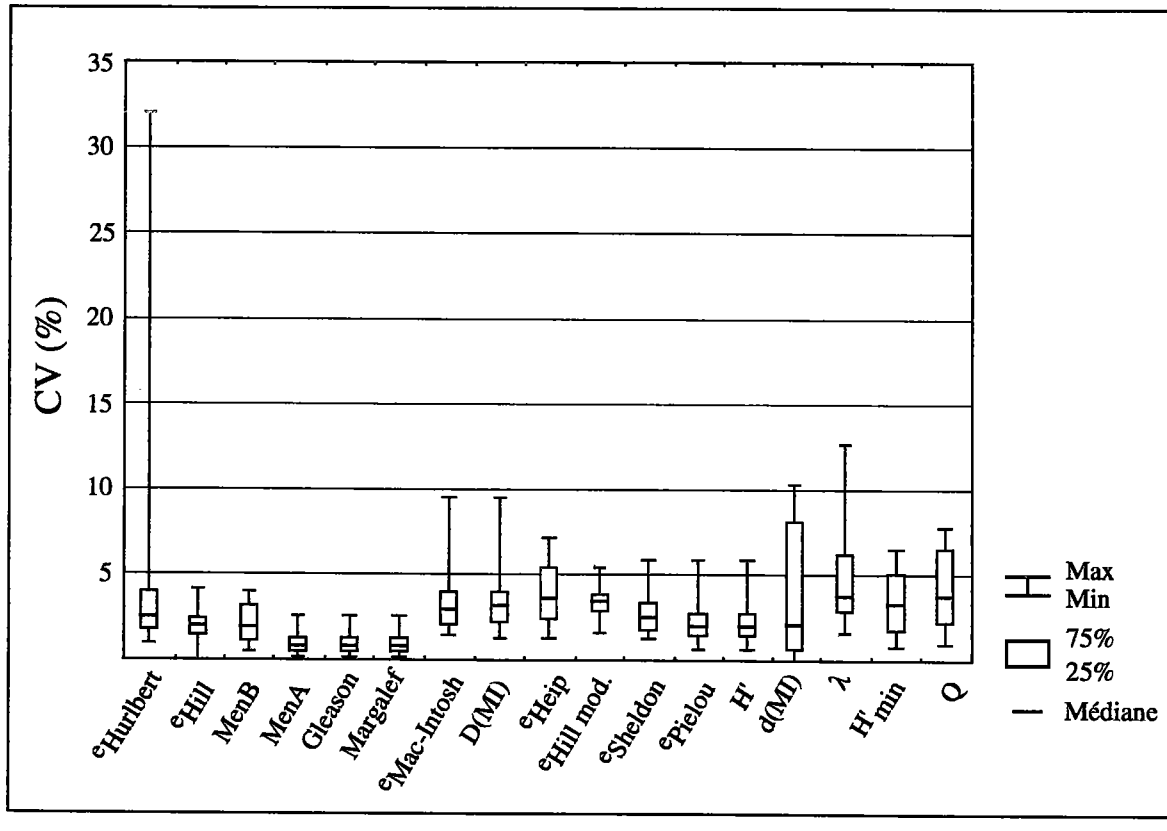
Enfin dans le troisième sous-groupe, l'indice de Shannon-Weaver est parmi les plus sensibles avec les indices de dominance. Le principe de calcul des indices de Simpson et Mac-Intosh défavorise en effet l'influence des taxons à effectifs faibles.

Conclusions :

Indices de richesse : Les indices de richesse sont à utiliser avec beaucoup de précautions dans les cas où le peuplement est représenté par un nombre important de taxons rares, à effectif et abondance relative faibles. Dans un tel cas, l'incertitude liée à l'échantillonnage de ceux-ci est importante, l'estimation de la richesse est imprécise, et par conséquent, l'utilisation de ces indices paraît peu fiable.

Parmi les indices de richesse, l'indice de Menhinick A est le moins sensible à l'estimation du nombre de taxons.

Simulations de type II : sur taxons moyens



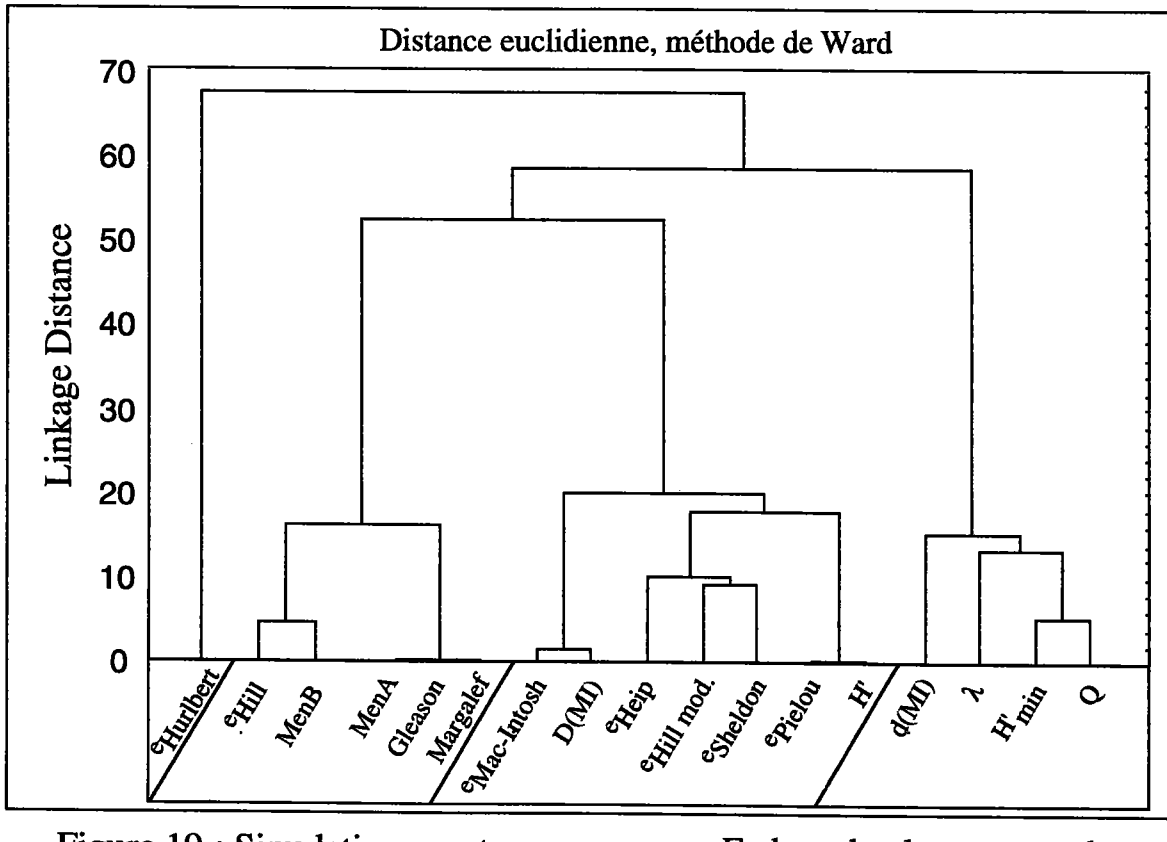


Figure 19 : Simulations sur taxons moyens. En bas, dendrogramme des résultats obtenus par classification. En haut coefficients de variation des indices classés selon le même ordre que le dendrogramme.

Indices d'équitabilité : La sensibilité aux espèces rares permet de départager un éventuel choix entre les indices d'équitabilité les plus classiques. Des indices qui apparaissent comme très peu différents au niveau de l'ACPn ont des sensibilités significativement différentes aux modifications de présence/absence d'espèces rares :

Equitabilité de Mac-Intosh < Equitabilité de Pielou < Equitabilité de Hurlbert

Par contre, il n'y a pas de différences significatives entre les indices de Sheldon et Heip qui sont tous les deux beaucoup plus sensibles aux simulations que les indices de Mac-Intosh, Pielou et Hurlbert.

Indices de diversité/dominance : Les indices de diversité qui prennent en compte les fréquences des taxons varient moins. Ce sont de loin les indices dits de dominance (Simpson et Mac-Intosh) qui apparaissent les plus stables. Ils sont donc tout à fait utilisables lorsque beaucoup de taxons à effectifs faibles sont présents. Il n'y a pas de différences significatives entre les deux.

3.2.2. Influence de variations d'effectifs des taxons moyens

La figure 19 illustre les résultats des simulations sur taxons à effectifs moyens. Le dendrogramme permet de séparer les indices en 4 groupes :

Le premier est constitué d'un seul élément : l'équitabilité de Hurlbert. La situation particulière de cet indice vient du fait que quelques valeurs de CV% atteignent 30 %. Ces valeurs ont été vérifiées, il s'agit de nouveau de listes faunistiques avec peu de taxons et peu d'individus. Ces listes, qui correspondent à des situations observées, ne sont pas exceptionnelles mais ont simplement un effet très fort sur l'indice de Hurlbert. Cette sensibilité provient de la prise en compte de la diversité minimale de Shannon-Weaver (H'_{min}), qui est d'autant plus importante que le rapport S/Q est élevé.

Les autres indices testés sur les mêmes listes ne fournissent pas de telles amplitudes de variations : ils sont moins sensibles à ce type de modifications.

Le second regroupe les indices sensibles à l'abondance : Q, H'_{min}, Simpson, Distance de Mac-Intosh. Ils sont parmi ceux qui ont les variations les plus importantes.

Le troisième groupe réunit tous les indices d'équitabilité, sauf celui de Hill modifié, plus la diversité de Shannon-Weaver et la diversité de Mac-Intosh.

Les deux mesures de la dominance testées ne réagissent donc pas de la même façon. L'indice de Mac-Intosh (groupe 2) est moins sensible que celui de Simpson (groupe 1) aux variations d'effectifs moyens.

On observe également que les variations de l'indice d'équitabilité de Mac-Intosh a une sensibilité plus importante que celle de l'indice de Pielou, ce qui a pour effet de les séparer sur le dendrogramme si l'on choisit un groupe supplémentaire. De même, les variations de Heip sont plus importantes que celles de l'indice de Sheldon.

Le quatrième groupe est constitué des indices qui ont les plus faibles CV% : indices de richesse et équitabilité de Hill. Là encore, cet indice apparaît comme très différent des autres mesures d'équitabilité.

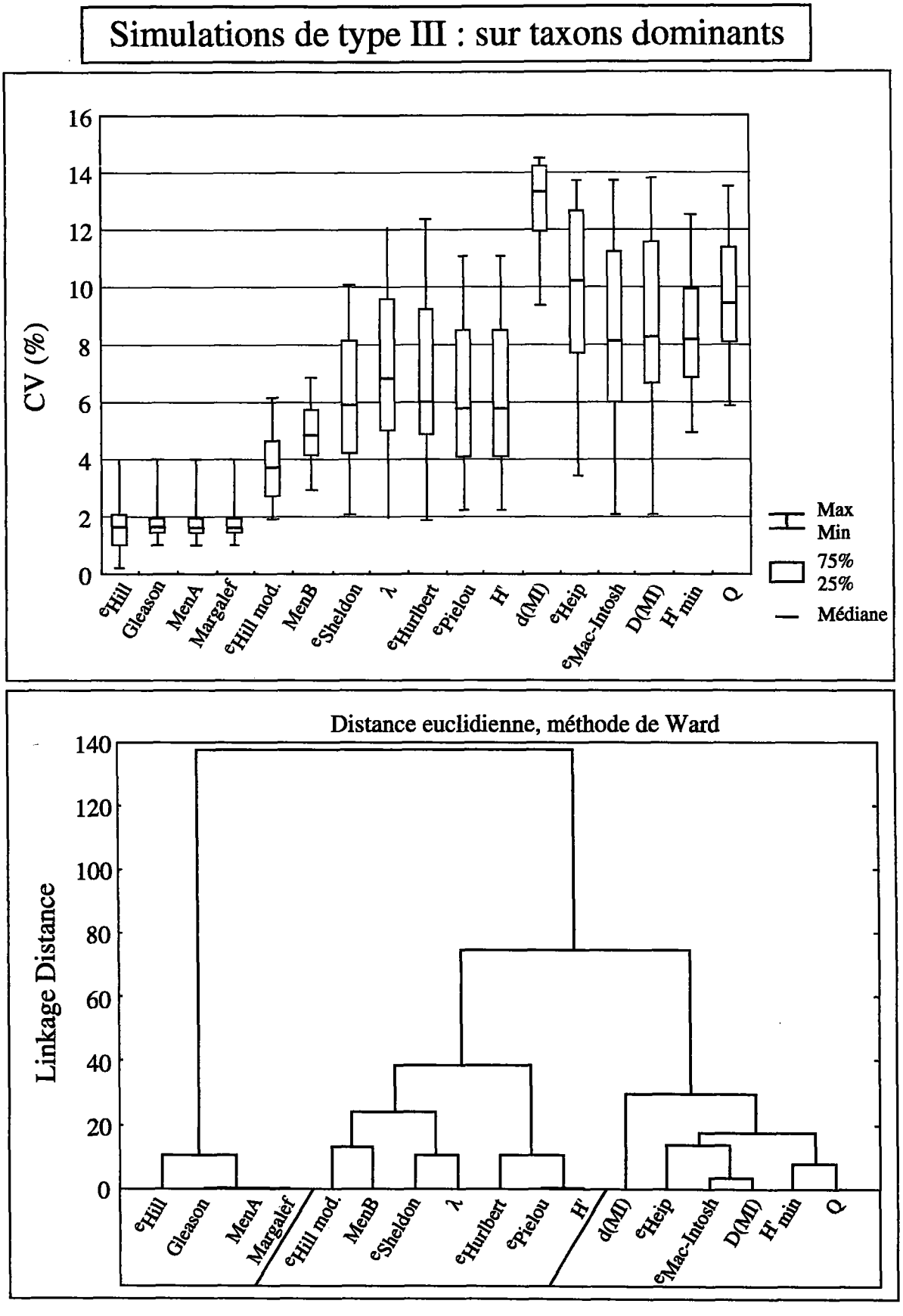


Figure 20 : Simulations sur taxons dominants. En bas, dendrogramme des résultats obtenus par classification. En haut coefficients de variation des indices classés selon le même ordre que le dendrogramme.

Conclusions :

Indices de richesse : Ce sont les plus stables car le calcul des indices de richesse n'intègre pas les variations d'effectifs ; les quelques faibles différences de valeurs observées sont dues aux variations d'abondance. Il est à noter que l'indice de Menhinick B a les coefficients de variation les plus forts, car c'est le plus dépendant de l'abondance.

Indices d'équitabilité : Seul l'indice de Hurlbert est apparu comme extrêmement sensible aux simulations sur les listes faunistiques dont le rapport richesse taxonomique/abondance est élevé.

Les différences de résultats entre indices ne sont pas quantitativement importantes (CV%<10 dans tous les cas) mais sont significatives.

Entre les indices de Pielou et Mac-Intosh, celui de Mac-Intosh est le plus sensible.

Entre les indices de Sheldon et Heip, celui de Heip est le plus sensible.

Indices de diversité/dominance : Ce type de modification des listes faunistiques permet de séparer les indices selon leur degré de sensibilité :

Indice de Simpson >> Indice de Mac-Intosh > Indice de Shannon Weaver

3.2.3. Influence de variations d'effectifs des taxons dominants

La figure 20 illustre les résultats des simulations sur taxons à effectifs dominants. Le dendrogramme montre qu'il y a 3 groupes distincts.

Le premier, celui des CV% les plus forts, regroupe Q, H'_{min}, Distance de Mac-Intosh, Diversité de Mac-Intosh, Equitabilité de Heip, Equitabilité de Mac-Intosh.

Dans le second groupe on trouve la diversité de Shannon-Weaver, la dominance de Simpson, Menhinick B, les équitabilités de Pielou, Hurlbert, Sheldon et Hill modifié.

L'indice de diversité de Mac-Intosh (groupe 1) est plus sensible que l'indice de Simpson (groupe 2) alors que celui de Menhinick B (groupe 2) est plus sensible que Menhinick A (groupe 3).

Il n'y pas de différences significatives entre les CV moyens des indices d'équitabilité de Pielou, Hurlbert et Sheldon ($F_{2,\ 78}$=0.634 non significatif). L'indice d'équitabilité de Mac-Intosh (groupe 1) est plus sensible aux variations d'abondance des taxons dominants que les indices précédents (groupe 2).

Le troisième groupe réunit les indices aux CV% les plus faibles : Margalef, Gleason, Menhinick A et l'équitabilité de Hill (CV% moyens homogènes, $F_{3,\ 104}$=0,151 non significatif).

Conclusions :

Indices de richesse : Ce sont les plus stables car le calcul des indices de richesse n'intègre pas les variations d'effectifs ; les quelques faibles différences de valeurs observées sont dues aux variations d'abondance.

Une différence importante de sensibilité est apparue entre les indices de Menhinick :

Menhinick B >> Menhinick A

Indices d'équitabilité : Il n'y a pas de différences de réponses entre les indices de Pielou, Hurlbert, mais l'équitabilité de Mac-Intosh est nettement plus sensible.

Par contre, une différence importante de sensibilité est apparue entre l'indice de Sheldon et celui de Heip :

Equitabilité de Heip >> Equitabilité de Sheldon

Indices de diversité/dominance : Ce type de modification des listes faunistiques permet également de séparer ces indices selon leur degré de sensibilité :

Indice de Mac-Intosh >> Indice de Simpson > Indice de Shannon Weaver

4. Conclusions

D'une manière générale, nos résultats montrent qu'il existe deux grands types de mesures de la structure d'un peuplement et plusieurs familles d'indices.

Les deux grands concepts sont ceux de richesse (=nombre de taxons), et d'équitabilité (=répartition des individus en taxons). Le terme de richesse est quelquefois utilisé pour désigner la 'diversité'. Nos résultats montrent qu'il ne s'agit pas de la même chose et donc qu'il convient de ne pas assimiler l'un à l'autre et de ne pas employer le même terme pour désigner ces deux concepts. Le paramètre richesse semble nécessaire mais pas suffisant à une évaluation de la diversité.

Les indices peuvent être regroupés en familles : indices de richesse, de diversité/dominance, d'équitabilité. Il apparaît que des indices appartenant à une même famille peuvent donner des résultats très différents.

Indices de richesse :

Il est possible de résumer les résultats obtenus en 4 points :

(1) les indices de Gleason et Margalef apparaissent comme délicats à interpréter car ils fournissent des résultats intermédiaires entre indices de diversité au sens strict (tel que celui de Shannon) et indices de richesse.

(2) Les deux indices de Menhinick sont bien corrélés aux indices de diversité et équirépartition. Ils seraient les plus intéressants pour éventuellement estimer la diversité lorsque les abondances relatives des taxons ne sont pas connues.

(3) Les indices de richesse sont très logiquement les plus sensibles à des variations de listes faunistiques portant sur les taxons rares. Le moins sensible de tous est celui de Menhinick A, les autres ayant des sensibilités du même ordre.

(4) Lorsque les variations de liste faunistique portent sur les abondances des taxons moyens ou dominants, tous les indices de richesse ont le même ordre de variation sauf l'indice de Menhinick B qui est le plus sensible.

Indices de diversité/dominance :

Nos résultats montrent que l'indice de diversité de Shannon-Weaver comme les indices de dominance sont nettement plus dépendants de l'équirépartition des individus en taxons que de la richesse.

Les deux indices de dominance (Simpson et Mac-Intosh) donnent des résultats *a priori* comparables bien qu'une analyse plus fine permet de montrer que ces deux indices sont liés par une fonction qui est une hyperbole. Il en résulte que pour des listes faunistiques dont la dominance est faible, l'indice de Simpson est plus sensible que celui de Mac-Intosh et inversement pour des valeurs de dominance forte.

La nature des simulations réalisées a permis de classer ces indices selon leur degré de sensibilité et d'observer que les deux indices de dominance réagissent différemment à des variations d'effectifs de taxons dominants ou moyennement abondants :

	Diversité de Shannon-Weaver	Dominance de Simpson	Diversité de Mac-Intosh
Sur taxons rares	++	+	+
Sur taxons moyens	+	+++	++
Sur taxons dominants	+	++	+++

Rq : Le nombre de + est proportionnel au degré de sensibilité de l'indice.
Un motif de fond de plus en plus foncé signifie que l'indice est de plus en plus sensible.

Ainsi, l'indice de Mac-Intosh est plus sensible que l'indice de Simpson à des variations d'effectifs des taxons dominants. La distance euclidienne sur laquelle il est basé amplifie de façon importante de petites variations d'une liste faunistique.

Indices d'équitabilité :

Sept indices d'équitabilité ont été testés. Tout au long des analyses nous nous sommes rendus compte que les indices d'équitabilité de Hill et de Hill modifié étaient très différents des autres indices. La conclusion est qu'ils ne mesurent pas la même chose, mais nous ne sommes pas en mesure d'apporter des éléments quant à leur interprétation, ce qui ne nous encourage pas à les utiliser.

Les 5 indices restant peuvent être divisés en deux groupes : d'une part, les indices de Pielou, Hurlbert et Mac-Intosh qui sont fortement corrélés, et d'autre part les indices de Sheldon et Heip, également fortement corrélés, et qui sont des formes exponentielles de l'équitabilité de Pielou.

Les indices de Pielou, Hurlbert et Mac-Intosh ont des sensibilités différentes aux simulations testées :

	Equitabilité de Pielou	Equitabilité de Hurlbert	Equitabilité de Mac-Intosh
Sur taxons rares	++	+++	+
Sur taxons moyens	+	+++	++
Sur taxons dominants	+	+	+++

Rq : Le nombre de + est proportionnel au degré de sensibilité de l'indice.
Un motif de fond de plus en plus foncé signifie que l'indice est de plus en plus sensible.

	Equitabilité de Sheldon	Equitabilité de Heip
Sur taxons rares	+++	+++
Sur taxons moyens	+	++
Sur taxons dominants	+	+++

Rq : Le nombre de + est proportionnel au degré de sensibilité de l'indice.
Un motif de fond de plus en plus foncé signifie que l'indice est de plus en plus sensible.

Ce qui différencie l'équitabilité de Pielou et celle de Hurlbert, c'est la prise en compte de la diversité minimale (H'_{min}). L'indice de Hurlbert est préférable à celui de Pielou dans les situations où le rapport S/Q approche 1 car dans ces conditions, la diversité minimale (H'_{min}) ne peut plus être considérée comme égale à 0. L'indice de Hurlbert a globalement une sensibilité plus grande que l'indice de Pielou.

L'indice de Mac-Intosh a une grande sensibilité aux effectifs de taxons dominants ce qui peut être une propriété intéressante qui lui donne une certaine complémentarité par rapport aux indices de Pielou et de Hurlbert.

Nous pensons que l'utilisation des formes exponentielles des indices d'équitabilité serait surtout utile pour différencier des situations faunistiques qui correspondent à de fortes valeurs d'équitabilité (par exemple Equitabilité de Pielou > 0,5). L'utilisation de l'équitabilité de Heip est préférable lorsque l'on souhaite avoir une grande sensibilité aux effectifs de taxons dominants.

En conclusion, il existe au sens littéral une infinité d'indices biocénotiques ainsi qu'un très grand nombre de concepts sur lesquels la formulation de ces mesures repose.

Les résultats que l'on peut obtenir pour différents indices sont cependant souvent très proches les uns des autres. Les différences sont dues à des différences de conception et/ou de sensibilité aux structures qu'ils quantifient. Au sein d'une même famille de mesures, la sensibilité des indices peut être différente. C'est ce que nous avons montré de façon très nette avec les indices d'équitabilité mais également avec les indices de dominance (Simpson et Mac-Intosh) et les indices de richesse. Les propriétés respectives des indices peuvent apparaître en fonction des problèmes traités comme des défauts ou au contraire des qualités.

Nos résultats, présentés dans les paragraphes ci-dessus, devraient contribuer à un choix d'indices plus adapté au problème traité en fonction par exemple de l'incertitude sur les abondances relatives des taxons à effectifs moyens ou dominants, de l'incertitude sur l'échantillonnage des espèces rares, ou de la gamme de valeurs d'indices dans laquelle on se situe.

Chapitre IV : Présentation des données mésologiques et faunistiques

1. Données mésologiques
    1.1. Fréquence d'échantillonnage des différentes catégories de microhabitats
        1.1.1. Les substrats
        1.1.2. La vitesse du courant
            1.1.2.1. Précision sur la mesure et l'interprétation de la vitesse du courant
            1.1.2.2. Relation entre vitesse en surface et vitesse au fond
            1.1.2.3. Analyse des vitesses mesurées au plus près du support
        1.1.3. La hauteur d'eau

    1.2. Relations entre les variables mésologiques décrivant le microhabitat
        1.2.1. Nature du substrat - Vitesse du courant
        1.2.2. Nature du substrat - Hauteur d'eau
        1.2.3. Autres variables entres elles

2. Présentation des listes faunistiques
    2.1. Identification des taxons
    2.2. Aspects quantitatifs
        2.2.1. Comparaison par année
        2.2.2. Comparaison des résultats par bassin-versant
        2.2.3. Comparaison par station
    2.3. Aspects qualitatifs
        2.3.1. Proportions des différents groupes d'invertébrés
        2.3.2. Fréquences d'échantillonnage des taxons sur les 350 microhabitats
        2.3.3. Fréquences d'échantillonnage des taxons sur les 36 stations/dates
        2.3.4. Analyse préliminaire des données faunistiques
            AFC du tableau [92 taxons x 36 stations/dates] et CAH sur les coordonnées factorielles

3. Conclusions

Chapitre IV : Présentation des données mésologiques et faunistiques

Ce chapitre doit permettre une première approche des données mésologiques et faunistiques à travers des paramètres classiques de description.

1. Données mésologiques

1.1. Fréquence d'échantillonnage des différentes catégories de microhabitats

Il s'agit dans cette partie de présenter les fréquences d'échantillonnage des microhabitats en apportant une attention particulière aux différences entre 1993 et 1994.

1.1.1. Les substrats

Le tableau VII indique les fréquences d'échantillonnage des différents supports en 1993 et 1994. Pour les supports mixtes (bryophytes sur blocs par exemple), nous avons retenu le support qui était quantitativement le plus important.

Le substrat le plus fréquemment prélevé est à base de cailloux-galets. C'est une classe granulométrique dominante des rivières que nous avons étudiées. Il est souvent difficile de caractériser un type de support par la seule granulométrie. Le cas le plus classique est celui d'un recouvrement en bryophytes ou en algues filamenteuses. Dans quelques cas, nous avons échantillonné les supports bryophytes ou les algues pour eux-mêmes car les volumes de ceux-ci étaient importants. Nous avons alors essayé de ne pas atteindre le niveau minéral. Cela n'est arrivé que deux fois pour les algues, en 1994, alors que pour les bryophytes la fréquence d'échantillonnage est plus élevée mais disproportionnée entre 1993 et 1994 avec respectivement 5 et 11 % des prélèvements.

Si l'on ne tient pas compte des cailloux-galets, les substrats prélevés de façon intensive sont les sables-limons, les hydrophytes, les blocs-pierres, les bryophytes, les litières et les substrats nus (Tableau VII). Cela représente un panel varié de conditions mésologiques : substrats de sédimentation, végétaux, granulométries grossières, substrats d'érosion.

Tableau VII : Occurrence d'échantillonnage des différents substrats.

	1993	1994	Total
Vase	11	5	16
Sable-limon	21	12	33
Graviers	12	7	19
Cailloux-Galets	70	58	128
Blocs-Pierres	18	9	27
Dalle ou argile	9	11	20
Litière	14	10	24
Racines	4	7	11
Hélophytes	5	8	13
Hydrophytes	16	15	31
Bryophytes	9	17	26
Algues	0	2	2
	189	161	350

Tableau VIII : Fréquence d'échantillonnage des végétaux sur les différentes stations. Les chiffres intègrent les substrats mixtes où un végétal à été prélevé avec un autre substrat, même s'il est minoritaire.

		Bruche 1	Bruche 2	Bruche 3	Netzenbach	Mortagne 1	Mortagne 2	Mortagne 3	Mortagne 4	Frézelle	Meuse Bazoilles	Meuse Brixey	Mouzon
Algues	*Cladophora*										4		2
	Enteromorpha										1		
	Lemanea										1		
	Oedogonium										1		
	Vaucheria												
	spp.	1									1		1
Bryophytes	*Amblystegium riparium*										1		11
	Brachytecium rivulare					1		1					
	Chiloscyphus polyanthus		1										
	Cinelidotus fontinaloides											1	
	Fontinalis antipyretica							2			1	2	
	Plagiothecium sp.					2			1				
	Platyhypnidium rusciforme		1		2	1		6				2	
	Scapania undulata					6							
	sp.	1											
Hydrophytes	*Callitriches spp.*					1		1					
	Myriophyllum spicatum										4		
	Nénuphars sp.												4
	Potamogeton crispus												4
	Potamogeton natans										2		
	Ranunculus fluitans								1		4	4	
	Ranunculus peltatus								2				
	Ranunculus sp.							1			1	1	
	Zannichelia sp.												3
Hélophytes	*Berula erecta*									1			5
	Butomus umbellatus												1
	Carex sp.												1
	Gallium sp.					1							
	Glyceria fluitans												3
	Juncus sp.										1		
	Phalaris sp.								1				1

Une grande variété d'espèces végétales a également été prélevée. Le tableau VIII indique sur quelle (s) station (s) des végétaux ont été échantillonnés. Les fréquences de ce tableau intègrent les substrats "mixtes", qui correspondent à un mélange de supports de nature différente.

Nous avons classé les végétaux supérieurs en hydrophytes ou hélophytes, selon les définitions de Montegut (1987). Les hydrophytes étudiés dans la thèse sont des hydrophytes radicants, fixés au fond de l'eau, à l'aide des rhizomes et de leurs racines latérales.

On observe qu'aucun végétal n'a été prélevé sur la station Mortagne 2. Seule une touffe de callitriches a été trouvée mais elle était trop petite pour représenter un échantillon. De même, sur la station Frézelle, un seul prélèvement de végétaux, des macrophytes, a été réalisé sur les 4 campagnes. En fait, entre la première et la seconde campagne, un nettoyage des berges réalisé par les propriétaires riverains, a entraîné la suppression du seul atterrissement où des végétaux prélevables s'étaient développés (*Berula erecta*). Enfin, sur la station Bruche 3, seule une touffe d'algues filamenteuses a été repérée mais elle était trop petite pour être prélevée.

Ces deux stations sont en opposition avec les stations du Mouzon et de la Meuse à Bazoilles où des végétaux de nature très différente ont été prélevés sur les 4 campagnes.

1.1.2. La vitesse du courant

1.1.2.1. Précision sur la mesure et l'interprétation de la vitesse du courant

Comme l'ont montré Ambühl (1959), Bournaud (1963), Décamps *et al.* (1975), et Statzner *et al.* (1988), il est nécessaire de préciser que les conditions hydrauliques les plus importantes pour un organisme animal sont '*undisturbed velocity passing through its frontal projection area*'. Pour un organisme benthique, de la taille du mm, cette mesure est délicate à évaluer du fait du gradient de vitesse qui existe à la surface de n'importe quel support.

Sur un fond irrégulier, de type cailloux ou graviers, l'écoulement de l'eau est turbulent, c'est-à-dire qu'en un point précis de la surface du substrat, le courant est une fonction de sa vitesse et des forces de friction qui rendront les eaux turbulentes (Dussart, 1966, p. 254 = figure 21). Des zones d'eaux mortes pourront alors être colonisées par des organismes qui ne toléreraient pas de forts courants. Il existe également à la surface de supports lisses une épaisseur d'eau de 1 à 10 mm où la vitesse est réduite et que l'on appelle la couche limite. On peut y trouver des invertébrés présentant une face munie d'appendices ou de dispositifs de fixation au substrat et une autre soumise, et adaptée, à l'action du courant (cas des éphéméroptères Heptageniidae, Studemann *et al.*, 1992).

Par conséquent, la vitesse du courant mesurée 5 cm au-dessus d'un support à l'aide d'un micro moulinet de type OTT ne représente qu'une estimation globale de l'environnement hydraulique du *patch* et masque la subtilité de la répartition des contraintes hydrauliques. Cette information permet cependant de caractériser "l'ambiance hydraulique" autour du support prélevé. Une étude plus fine de microrépartition des invertébrés en fonction du courant nécessiterait l'utilisation d'un anémomètre à laser *Doppler* qui permet de mesurer une vitesse de courant dans un espace de l'ordre du demi centimètre, c'est à dire à l'endroit précis où se tient un animal. Ces mesures seraient cependant difficiles à réaliser *in situ*, et ne représenteraient que des mesures instantanées.

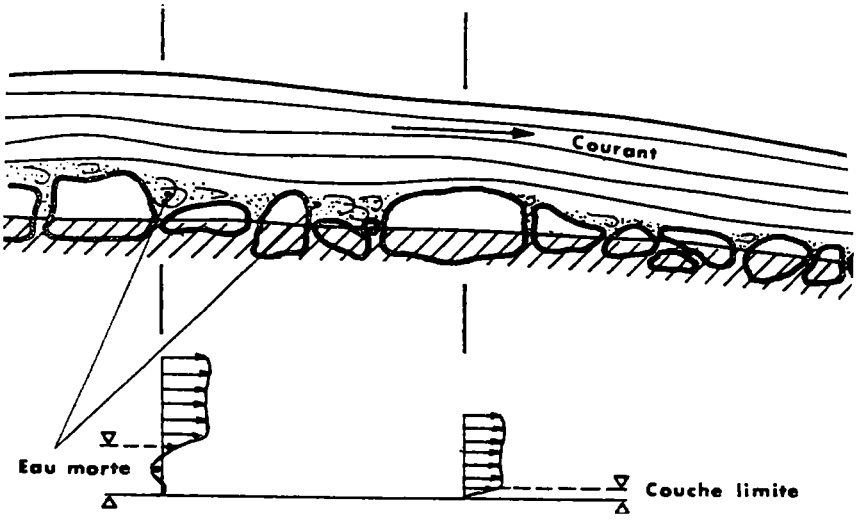


Figure 21 : Eaux mortes et vitesse du courant dans un torrent (modifié de Ambühl, *in* Dussart, 1966, p. 254).

1.1.2.2. Relation entre vitesse en surface et vitesse au fond

Remarque : Les termes vitesse au fond et vitesse au plus près du support sont employés pour désigner la même chose. Lorsque le substrat occupe toute (ou partie de) la colonne d'eau (végétaux, racines, blocs), et que le prélèvement n'a pas été réalisé au fond, la vitesse à été mesurée à hauteur de l'endroit prélevé.

La vitesse au fond est celle que subissent les invertébrés benthiques. Il est donc logique d'essayer d'estimer cette vitesse plutôt que celle de surface. La vitesse de surface est cependant plus facile à mesurer et/ou à estimer. L'objet de ce chapitre est de montrer si les écarts de valeurs entre les deux sont numériquement importants et fréquents.

Il est nécessaire de rappeler que pour que la mesure avec un micro moulinet soit fiable et précise, les bords de l'hélice doivent se situer à au moins 5 cm de la surface et 5 cm du support. L'hélice ayant un diamètre de 4 cm, il n'est donc matériellement pas possible d'effectuer les mesures si la hauteur d'eau n'excède pas 13 cm.

La figure 22 représente la vitesse de courant mesurée au plus près du support en fonction de la vitesse mesurée en surface. Les 207 microhabitats sur 350 où une seule vitesse de courant a été mesurée ne sont pas sur le graphique. On observe que dans le cas de faibles vitesses de courant, les mesures entre le fond et la surface sont proches du fait des faibles différences de valeurs que cela représente. Dans 114 cas sur 193, la vitesse de surface est plus grande que la vitesse au fond, ce qui représente un schéma classique. Les différences peuvent atteindre 91 cm/s, et dépassent 25 cm/s dans 36 cas (soit 31,6 %). Dans 16 cas sur 193, la vitesse du courant au fond est plus importante que la vitesse en surface. La différence maximale est de 47 cm/s ; elle dépasse 25 cm/s dans 3 cas, représentant alors des différences de plus de 70 %.

Des différences importantes ont donc été constatées entre vitesse en surface et vitesse au fond. Elles sont principalement dues au "relief" (microtopographie) et à la pente du lit de la rivière qui contraignent l'écoulement et modifient la vitesse de la lame d'eau. A l'échelle de la station, d'autres paramètres peuvent également influer sur la vitesse du courant comme par exemple la pente, la sinuosité du lit (sa direction) ou la section mouillée.

Ces résultats mettent en évidence que la vitesse de surface est un estimateur médiocre de la vitesse au fond. Dans ces conditions, seule la vitesse au fond sera retenue pour la suite de nos analyses.

1.1.2.3. Analyse des vitesses mesurées au plus près du support

Les vitesses de courant mesurées au plus près du support varient de 0 à 160 cm/s. Les valeurs au-delà de 100 cm/s sont peu fréquentes (14 sur 350), il s'agit dans la plupart des cas d'une lame d'eau à écoulement laminaire, accélérée par l'effet simultané d'une diminution rapide de la profondeur et le passage sur un substrat dont la surface est lisse.

D'une manière générale, il y a un certain déséquilibre entre les fréquences d'échantillonnage de nos différentes gammes de vitesse (Figure 23), avec un plus grand nombre de prélèvements réalisés entre 0 et 30 cm/s. Sur nos stations, beaucoup de supports de natures différentes seraient en fait dans cette gamme de vitesse.

On observe également des différences entre 1993 et 1994 (Figure 23). La première année, une grande majorité de supports a été prélevée à des vitesses inférieures à 30 cm/s, avec un nombre important de microhabitats entre 20 et 30 cm/s. En 1994, la gamme de vitesse de 30 à 80 cm/s a été beaucoup plus échantillonnée qu'en 1993, au détriment des

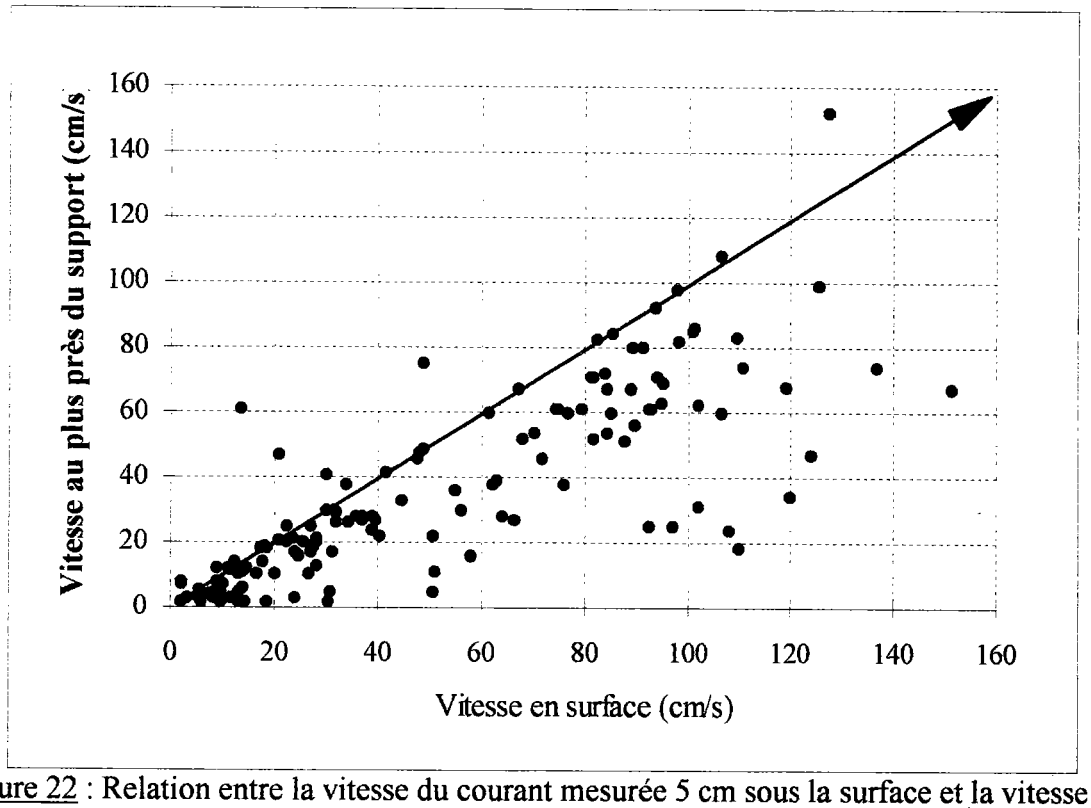


Figure 22 : Relation entre la vitesse du courant mesurée 5 cm sous la surface et la vitesse du courant mesurée au plus près du support (en cm/s). La flèche est située sur la diagonale du plan ; elle n'a pour but que de faciliter la lecture du graphique.

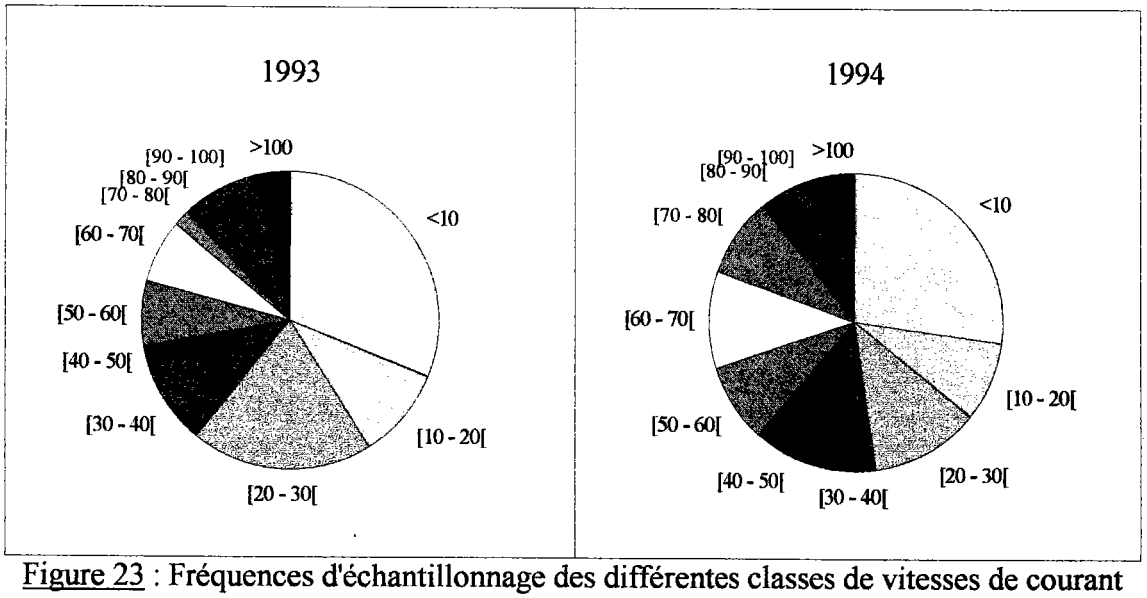


Figure 23 : Fréquences d'échantillonnage des différentes classes de vitesses de courant mesurées au plus près du support, en 1993 et 1994.

vitesses inférieures à 30 cm/s. Ces résultats sont liés aux conditions hydrologiques dans lesquelles nous avons prélevé, avec des débits plus importants au printemps 1994 qu'au printemps 1993 (voir chapitre I).

En conclusion, les résultats présentés montrent que la vitesse de surface s'avère être un estimateur assez médiocre de la vitesse au fond.

Le nombre de prélèvements réalisés entre 0 et 30 cm/s de vitesse au fond est numériquement important. Il correspondrait à une plage de vitesses de courant où l'on trouve un très grand nombre de supports de natures différentes.

Les gammes de vitesses de courant échantillonnées sont sensiblement différentes entre les deux années avec, en 1994, un plus faible nombre de prélèvements dans la gamme de vitesse inférieure à 30 cm/s, compensé par un plus grand nombre d'échantillons pris entre 30 et 80 cm/s. Les conditions hydrologiques rencontrées au printemps 1994 sont très probablement en cause.

1.1.3. La hauteur d'eau

Plus de 58 % des supports ont été prélevés à des profondeurs inférieures à 20 cm/s (Figure 24). La tranche d'eau où nous avons effectué le plus de prélèvement est celle de 10 à 20 cm/s (40,6 %). Cette gamme de hauteur est la plus fréquemment observée sur nos stations aux dates d'échantillonnage. Les hauteurs maximales de prélèvement atteignent 65 cm, ce qui correspond à la limite de possibilité de prélèvement avec un appareil de type Surber.

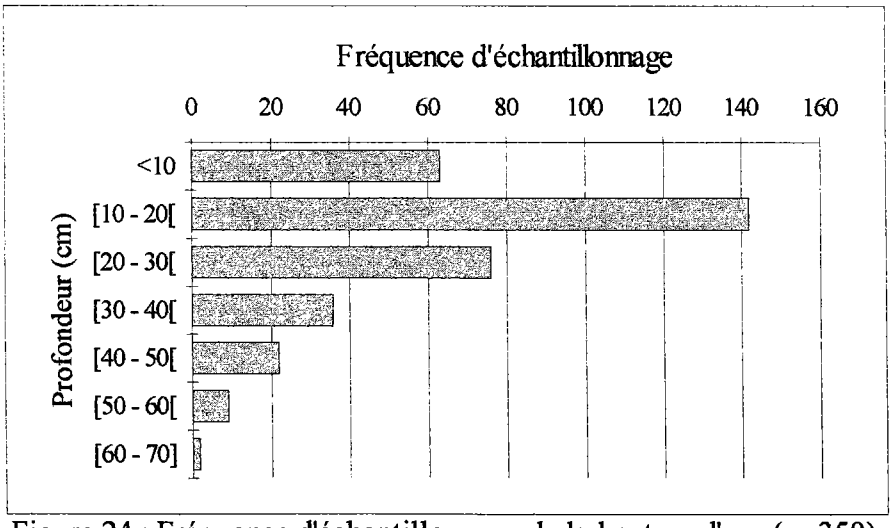


Figure 24 : Fréquence d'échantillonnage de la hauteur d'eau (n=350).

1.2. Relations entre les variables mésologiques décrivant le microhabitat

La plupart des variables utilisées pour décrire les points échantillonnés sont classiquement considérées comme interdépendantes selon des schémas complexes (Minshall & Minshall, 1977; Lamberti & Resh, 1979; Statzner *et al.*, 1988; Jowett & Richardson, 1990). Leur séparation n'est qu'une procédure visant à permettre une interprétation plus aisée des observations écologiques.

Il s'agit dans cette partie de mettre en évidence (1) les relations fortes entre les descripteurs classiques du microhabitat, (2) les différences éventuelles entre 1993 et 1994.

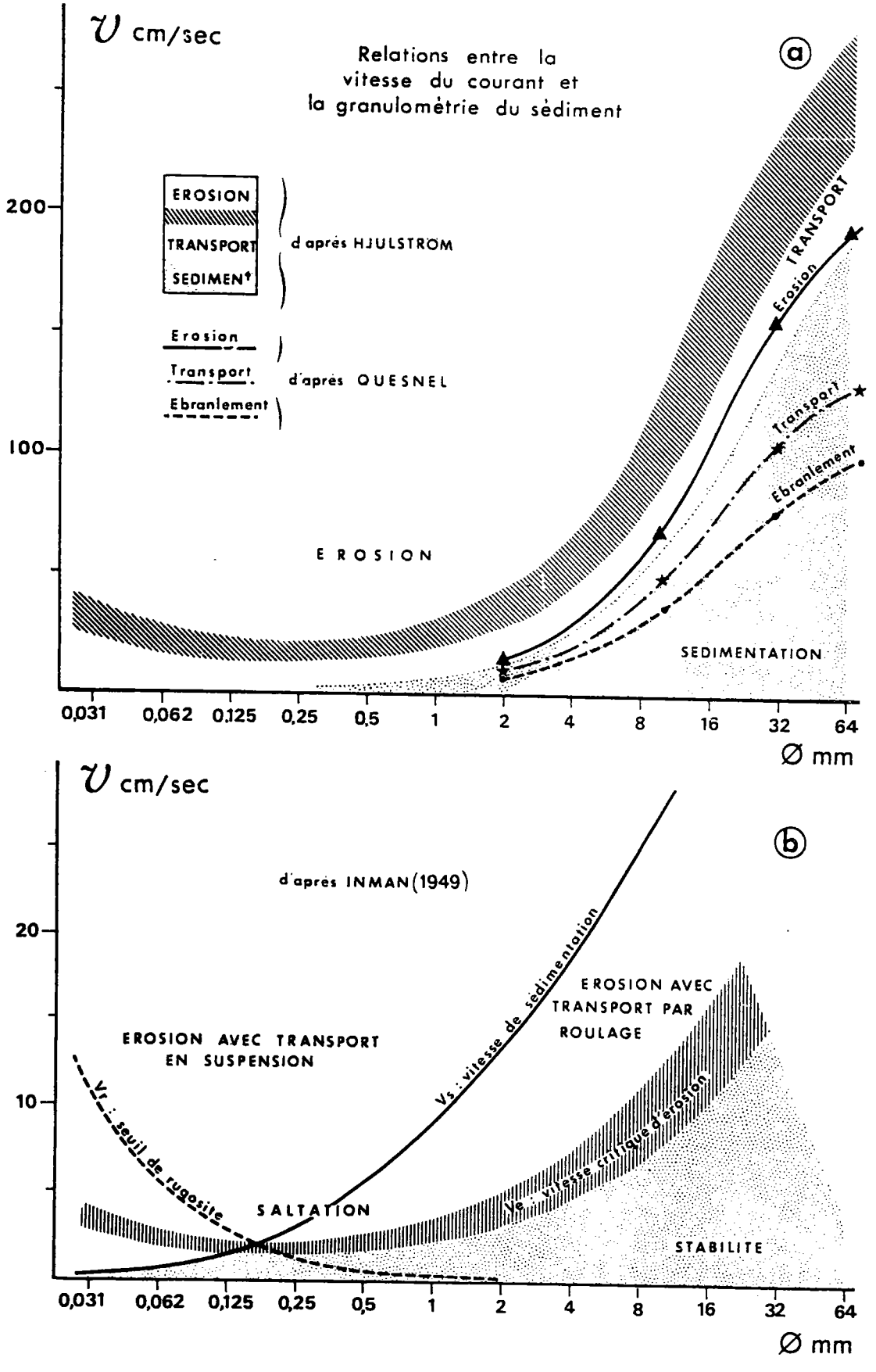


Figure 26 : Relations entre la granulométrie du sédiment et la vitesse du courant.
a : Relations globales. b : Détails pour des vitesses de courant inférieures à 40 cm/s.
Représentations extraites de Prodon (1976), p. 17.

Les données analysées sont celles des deux années de prélèvement. Sur les figures 25, 27 et 28, les premiers supports représentent un gradient granulométrique, les suivants sont les substrats organiques.

1.2.1. Nature du substrat - Vitesse du courant

La figure 25 montre la fréquence d'échantillonnage des différents substrats en fonction de la vitesse mesurée au plus près du support.

Les 6 premiers substrats représentent un gradient granulométrique. On constate une augmentation progressive de la vitesse de courant médiane, et de la gamme de vitesse concernée, en fonction de la granulométrie, des substrats 'vases' jusqu'aux substrats 'pierres-blocs'. Il est intéressant de noter que les supports dalles, roche mère, argile ont été échantillonnés dans une gamme de vitesses modestes (5 à 46 cm/s), alors qu'ils peuvent être considérés comme des substrats d'érosion, c'est-à-dire qu'ils subissent l'action érosive du courant en période de crue.

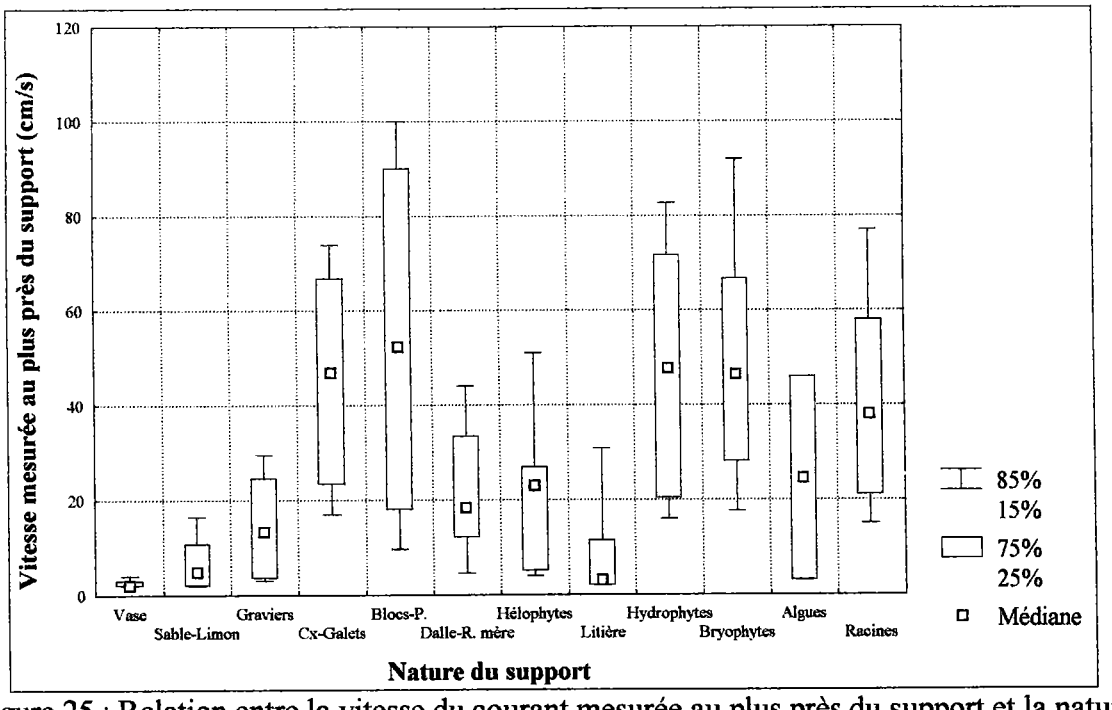


Figure 25 : Relation entre la vitesse du courant mesurée au plus près du support et la nature des microhabitats prélevés présentée sous la forme de boites à moustaches (n=350).

La plupart des échantillons d'hydrophytes et de bryophytes ont été prélevés à des vitesses comprises entre 20 et 80 cm/s, la valeur médiane étant à environ 50 cm/s. Les hélophytes n'ont par contre été prélevées qu'à une vitesse médiane de 25 cm/s, et assez exceptionnellement à des vitesses supérieures à 40 cm/s. Les racines ont été échantillonnées dans une large gamme de vitesses, avec une valeur médiane de 39 cm/s. A l'inverse, les litières n'ont été trouvées que dans des vitesses de courant très faibles.

La nature du substrat est en partie dépendante de la vitesse du courant.

Plusieurs auteurs ont modélisé la relation entre la vitesse du courant et la granulométrie du sédiment (Figure 26, représentations extraites de Prodon, 1976, p. 17). En fonction de l'importance du courant et de la granulométrie, il y a érosion, transport, ébranlement, stabilité ou sédimentation. En milieu torrentiel, il est admis que la

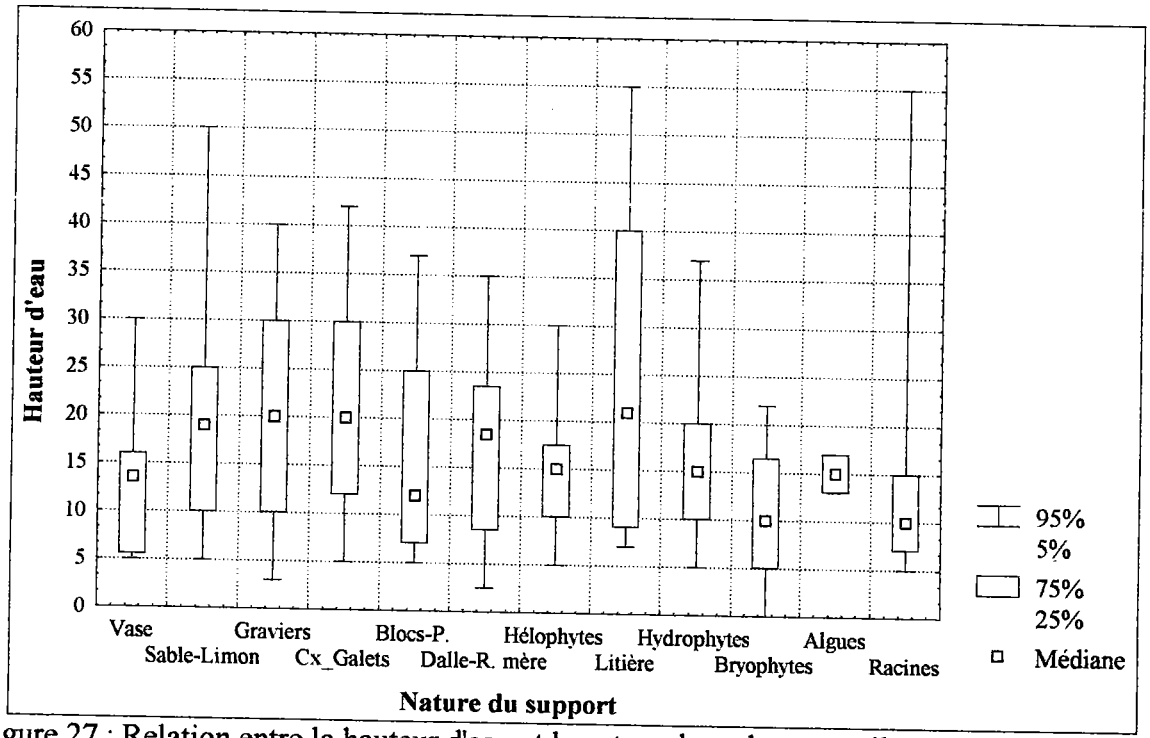


Figure 27 : Relation entre la hauteur d'eau et la nature des substrats prélevés présentée sous la forme de boites à moustaches (n=350).

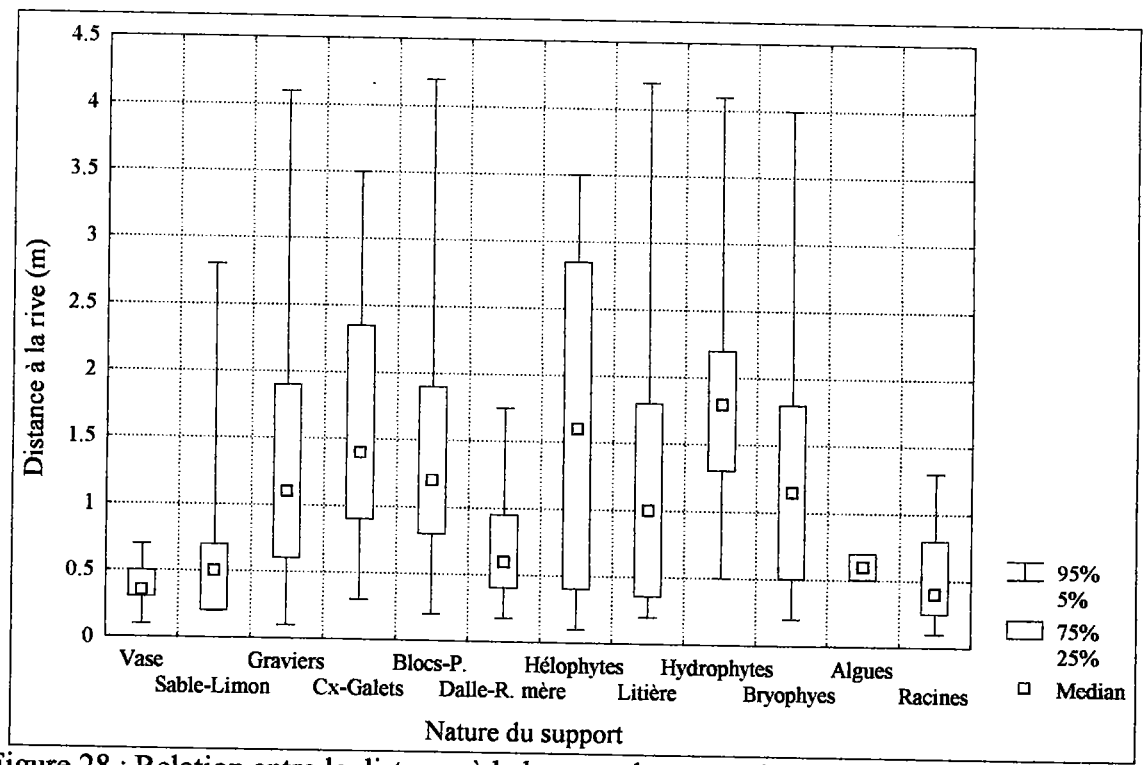


Figure 28 : Relation entre la distance à la berge et la nature des substrats prélevés présentée sous la forme de boites à moustaches (n=350).

granulométrie du substrat est généralement imposée par les crues bien qu'elle devienne en partie indépendante du courant à la suite de la baisse des eaux (Lavandier, 1979). Pour Statzner *et al.* (1988), la granulométrie du substrat seul est un descripteur assez pauvre des conditions hydrauliques au niveau du support, principalement parce que la granulométrie reflète des conditions hydrauliques passées qui peuvent être différentes de celles observées au moment de l'étude.

Sur nos rivières, il semblerait que la relation entre granulométrie du substrat et vitesse du courant soit tout de même assez étroite. Une hypothèse est que ces résultats sont la conséquence des événements hydrologiques qui se sont produits en automne 1993 et au printemps 1994, dans un délai assez court avant que nous ne prélevions (voir chapitre I, page 19).

Reice (1980) souligne que le constat d'une relation entre la granulométrie et la vitesse de courant est classique depuis les travaux de Moon (1939), et que cela rend difficile toutes les interprétations basées sur des relations de cause à effet entre d'une part la nature du substrat ou la vitesse du courant, et d'autre part la dynamique des communautés benthiques.

En conclusion, sur nos stations, les substrats minéraux, par leur granulométrie, intègrent une notion de vitesse de courant (présente ou passée) ou au moins, celle d'ambiance rhéophilique.

1.2.2. Nature du substrat - Hauteur d'eau

Il semblerait que les variables nature du substrat et hauteur d'eau soient assez peu liées.

Les quelques relations que l'on peut observer entre la nature du support et la hauteur d'eau sont en partie explicables par le principe d'échantillonnage.

La figure 27 montre par exemple que les supports "bryophytes" et "racines" sont ceux dont la hauteur médiane est la moins importante. Même s'il paraît logique que les bryophytes soient situés à des hauteurs peu profondes, il semblerait que nous ayons eu une tendance à prélever ces microhabitats plutôt en surface. C'est particulièrement vrai pour les racines d'arbres (aulnes en général) du fait de leur structure avec un chevelu plus développé au niveau de la surface.

La présence/absence, l'abondance ou la morphologie d'espèces végétales aquatiques est classiquement considérées comme étant une fonction de la vitesse du courant (Chambers *et al.*, 1991), de la hauteur d'eau (Ramm, 1988), ou de la granulométrie du substrat (Wiegleb, 1984; Haury, 1985). Les relations trouvées entre végétaux et profondeurs sont donc logiques.

1.2.3. Autres variables entres elles

Nature du support-distance à la rive :

La figure 28 met en évidence deux grands types de support qui ont été prélevés à proximité d'une berge ou d'un atterrissement. Il s'agit d'abord des substrats de sédimentation, 'vase-sable-limon', qui, dans ce type de rivière, se retrouveraient plus facilement sur les rives qu'au niveau du chenal. La seconde catégorie regroupe les substrats d'érosion 'dalle-roche-mère-argile-racines'. Il est logique que les racines d'arbres de la

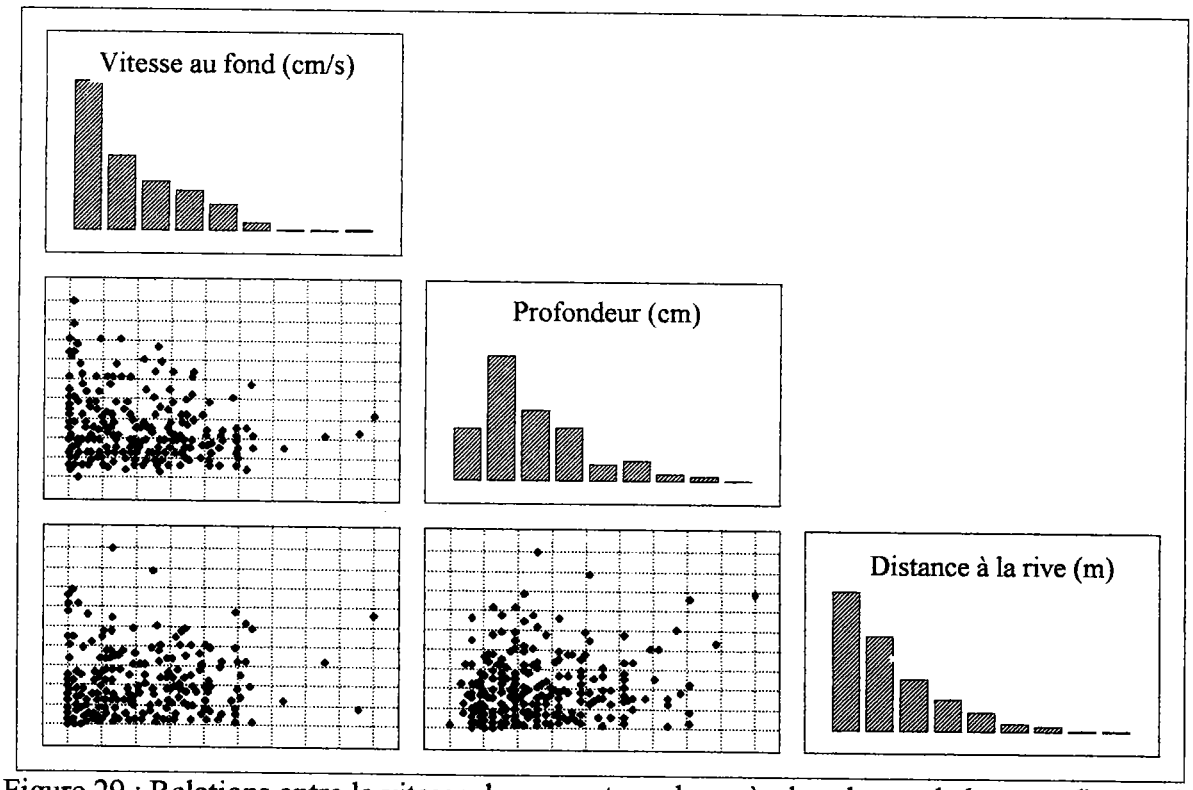


Figure 29 : Relations entre la vitesse du courant au plus près du substrat, la hauteur d'eau et la distance à la rive présentées sous forme de nuages de points (n=350).

ripysilve soient proches de la rive. Les autres supports doivent très probablement leur nature aux contraintes hydrauliques plus importantes sur les rives qu'au niveau du chenal. De plus, cette catégorie inclut 4 échantillons prélevés sur la rive gauche artificielle (béton armé) de la Mortagne 3.

Vitesse de courant - Hauteur d'eau - Distance à la rive :

La figure 29 montre qu'il n'y a pas de relations entre la vitesse du courant, la hauteur d'eau et la distance à la rive.

2. Présentation des listes faunistiques

2.1. Identification des taxons

Le tableau IX présente la liste faunistique globale des taxons récoltés durant les deux années d'étude. La nomenclature est reprise de la *Limnofauna Europea* (Illies, 1978). Les limites de déterminations ne sont pas homogènes sur toutes les stations/dates faute de temps et de spécialistes. Une liste faunistique homogène, valable pour l'ensemble de nos 350 microhabitats est présentée sur la figure 34. Elle représente un total de 97 taxons qui peut être reporté à 102 unités taxonomiques si l'on considère que les larves et adultes de coléoptères constituent des taxons respectifs.

La richesse faunistique importante s'explique par la diversité des milieux échantillonnés : torrents vosgiens sur le bassin alsacien, rivière de piedmont dans les Vosges (massif et département), rivières de plaine dans le bassin de la Meuse.

Tableau X : Liste des taxons uniquement trouvés en Alsace lors de la campagne de printemps 1993. Les effectifs représentent la somme sur les 4 stations. (L=larves, N=nymphes, A=adultes)

Taxon	Famille	Genre/espèce	Effectif
Plécoptères	Perlidae	*Dinocras*	3
		Perla marginata	1
		Perla sp.	4
	Taeniopterigidae	*Taeniopteryx*	5
Trichoptères	Beraeidae		4
	Limnephilidae	*Drusinae*	9
Ephéméroptères	Ephemerellidae	*Torleya major*	8
Coléoptères	Haliplidae (A)	*Haliplus*	1
	Helodidae	*Hydrocyphon deflexicolis*	1
Mollusques	Bythinellidae	*Bythinella*	1
Hétéroptères	Corixidae	*Micronecta*	1
	Hydrometridae		1
Diptères	Blephariceridae (L & N)	*Liponeura*	38
	Dixidae		5
	Tipulidae	*Stygeropsis*	7

Certains taxons n'ont été échantillonnés que sur des stations alsaciennes lors de la campagne de printemps 1993 (Tableau X). Il s'agit d'animaux très spécialisés et leurs effectifs sont relativement faibles.

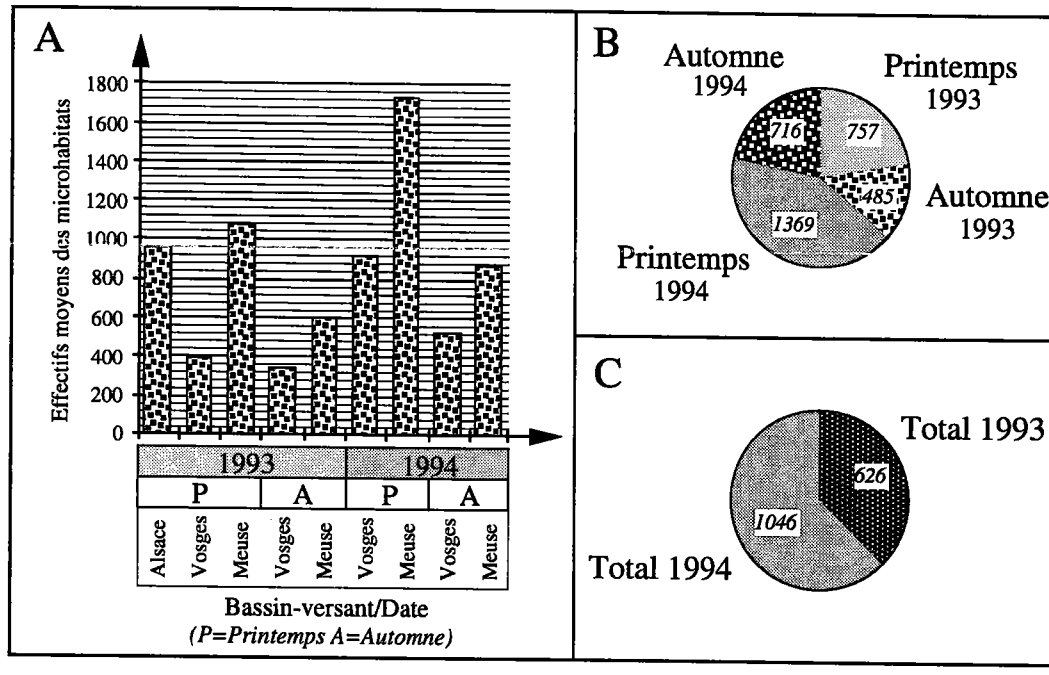
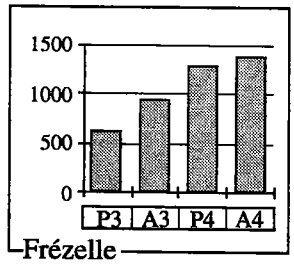
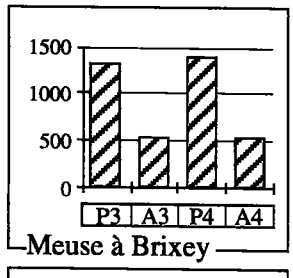
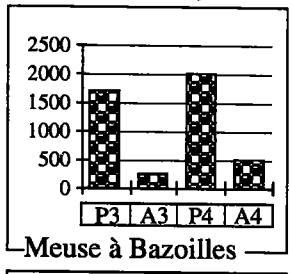
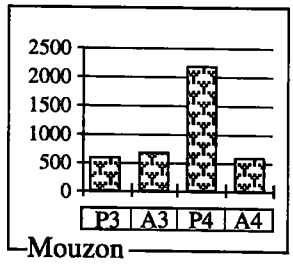


Figure 30 : Effectifs moyens des microhabitats (A) par bassin-versant, (B) par saison, (C) par année. Les valeurs fournies par saison et par année n'intègrent pas les résultats obtenus sur le bassin-versant alsacien.









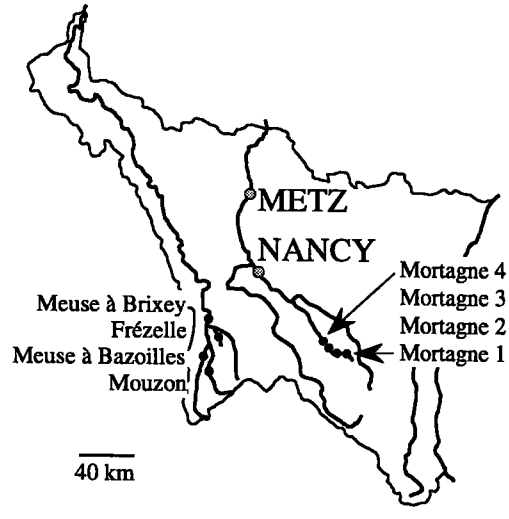
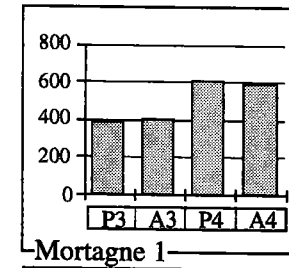
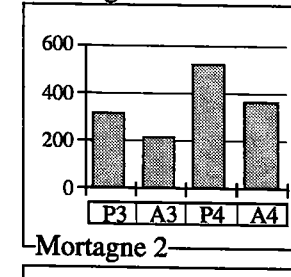
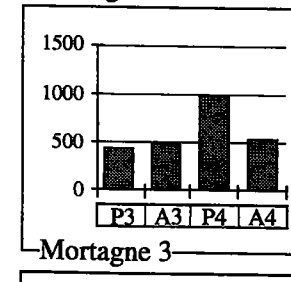


Figure 31 : Histogrammes des effectifs moyens par station et par campagne. Pour chaque graphique, l'ordre des abscisses est printemps 1993 (P3), automne 1993 (A3), printemps 1994 (P4), automne 1994 (A4). La carte permet de situer géographiquement les stations.







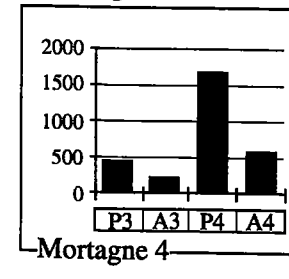


Tableau IX : Limites de détermination des invertébrés.
Celles-ci ne sont pas systématiques pour toutes les listes faunistiques.
(L=larves, N=nymphes, A=adultes, P=pupes)

	Famille	Sous-Famille/Genre/espèce
Plécoptères	Chloroperlidae	*Siphonoperla torrentium*
	Leuctridae	*Leuctra sp.*
	Nemouridae	*Amphinemura sulcicolis*
		Amphinemura sp.
		Protonemura meyeri
		Protonemura nitida
		Protonemura sp.
		Nemoura sinuata
		Nemoura flexuosa
		Nemoura sp.
	Perlidae	*Dinocras*
		Perla marginata
	Perlodidae	*Isoperla grammatica*
		Isoperla obscura
		Isoperla sp.
		Perlodes microcephala
		Perlodes intricata
		Perlodes sp.
	Taeniopterygidae	*Brachyptera*
		Taeniopteryx
Trichoptères	Beraeidae (L)	
	Brachycentridae (larve)	*Micrasema longulum*
		Micrasema sp.
		Brachycentrus subnubilis
	Ecnomidae (L)	*Ecnomus*
	Glossosomatidae (L & N)	*Glossosoma boltoni (N)*
		Glossosoma sp (L & N)
		Agapetus sp. (L & N)
	Goeridae (L & N)	*Silo (L & N)*
		autres ou non déterminés (L & N)
	Hydropsychidae (L & N)	*Hydropsyche angustipennis*
		Hydropsyche pellucidula
		Hydropsyche siltalai
		Hydropsyche sp.
		Cheumatopsyche lepida
	Hydroptilidae (L & N)	*Hydroptila sparsa*
		Hydroptila sp.
		Ithytrichia sp.
		autres ou non déterminés
	Lepidostomatidae (L & N)	*Lasiocephala basalis*
		Lepidostoma hirtum
	Leptoceridae (L & N)	*Adicella reducta*
		Athripsodes cinereus
		Athripsodes sp.
		Ceraclea dissimilis
		Ceraclea sp.
		Mystacides sp.
		autres ou non déterminés
	Limnephilidae (L & N)	*Drustinae*
		Limnephilinae Ecclisopteryx guttulata dalecarlica
		Limnephilinae spp.
		Chaetopterygini
		Stenophylacini
	Odontoceridae (L & N)	*Odontocerum albicorne*
	Polycentropodidae (L)	*Holocentropus sp.*
		autres ou non déterminés
	Psychomyiidae (L & N)	*Psychomia pusilla*
	Rhyacophilidae	*Rhacophila Hyporhyacophila*
		Rhacophila sp.
	Sericostomatidae (L & N)	*Notidobia sp.*
		Sericostoma personatum
		Sericostoma sp.
Ephéméroptères	Baetidae	*Baetis*
		autres ou non déterminés
	Caenidae	*Caenis sp.*
	Ephemerellidae	*Ephemerella ignita*
		Ephemerella sp.
		Torleya major
	Ephemeridae	*Ephemera danica*
	Heptageniidae	*Ecdyonurus*
		Epeorus sylvicola
		Epeorus sp.
		Heptagenia caerulans
		Heptagenia sp.
		Rhithrogena
		autres ou non déterminés
	Leptophlebiidae	*Habroleptoides confusa*
		Habroleptoides sp.
		Habrophlebia fusca
		Habrophlebia lauta
Odonates		*Habrophlebia sp.*
	Calopterygidae	*Agrion virgo*
		Agrion splendens
		Agrion sp.
	Coenagrionidae	*Coenagrion caerulescens*
		non déterminés
	Cordulegasteridae	*Cordulegaster boltoni*
		Cordulegaster sp.
	Gomphidae	*Gomphus pulchellus*
		Gomphus vulgatissimus
		Onychogomphus forcipatus
	Lestidae	
	Libellulidae	*Orthetrum cancellatum*
		Orthetrum sp.
	Platycnemididae	*Platycnemis pennipes*
	Zygoptère non déterminés (2 individus)	

	Famille	Sous-Famille/Genre/espèce
Coléoptères	Curculionidae (L & A)	
	Dryopidae	*Dryops*
	Dytiscidae (L & A)	*Colymbetinae Ilybius (L)*
		Hydroporinae (A)
		Dytiscinae (A)
		autres ou non déterminés (L & A)
	Elmidae (L & A)	*Elmis aenea*
		Elmis spp.
		Esolus parallelepipedus
		Limnius volckmari
		Limnius perrisi
		Limnius sp.
		Normandia
		Oulimnius tuberculatus
		Riolus subviolaceus
		Stenelmis canaliculata
		autres ou non déterminés
	Gyrinidae (L & A)	*Orectochilus villosus*
		autres ou non déterminés
	Haliplidae (L & A)	*Haliplus*
		autres ou non déterminés
	Helodidae	*Helodes*
		Hydrocyphon deflexicollis
	Hydraenidae	*Hydraena riparia*
	Hydrophilidae	*Laccobius*
		autres ou non déterminés
Mollusques	Ancylidae	*Acroloxus*
		Ancyus fluviatilis
	Bithyniidae	*Bithynia*
	Bythinellidae	*Bythinella*
	Hydrobiidae	*Potamopyrgus jenkinski*
		autres ou non déterminés
	Lymnaeidae	*Lymnae*
		Radix
		non déterminés
	Neritidae	*Theodoxus fluviatilis*
	Physidae	*Physa*
	Planorbidae	*Segmentina*
		autres ou non déterminés
	Sphaeriidae	*Pisidium*
		Sphaerium
	Unionidae	*Anodonta*
		Unio
	Valvatidae	*Valvata*
Crustacés	Asellidae	*Asellus aquaticus*
	Gammaridae	
	Sididae	*Diaphanosoma*
Hétéroptères	Aphelocheiridae	*Aphelocheirus aestivalis*
	Corixidae	*Micronecta*
		autres ou non déterminés
	Gerridae	*Gerris*
	Hydrometridae	
	Naucoridae	*Naucoris*
	Mesoveliidae	*Mesovelia*
	Veliidae	
Lépidoptères	Pyralidae	
Mégaloptères	Sialidae	*Sialis*
Hyménoptère		*Agriotypus*
Collemboles		
Plecoptères		*Siuyra*
Hydracariens		
Nématheminthes		
Cnidaires		*Hydra*
Spongiaires		
Diptères	Anthomyidae (L & P)	
	Athericidae	*Atherix*
		Atrichops
	Blephariceridae (L & P)	*Liponeura*
	Ceratopogonidae (L & N)	
	Chironomidae (L & N)	
	Culicidae	
	Dixidae	
	Dolichopodidae (L & N)	
	Empididae (L & N)	*Atalantinae*
		Hemerodromines Hemerodromia
		Hemerodrominae sp.
	Ephydridae	
	Limoniidae (L & N)	*Antocha*
		Dicranota
		Eriocera
		Hexatoma
		Molophilus
		X
		Y
		Z
	Psychomiidae (L & N)	
	Simuliidae (L & N)	
	Stratiomyidae	
	Tabanidae	
	Tipulidae	*Stygeropzis*
		Tipula
		autres ou non déterminés
Triclades	Dugesiidae	*Dugesia gonocephala*
		Dugesia sp.
	Planariidae	*Polycelis*
Achètes	Erpobdellidae	*Erpobdella*
	Glossiphoniidae	*Glossiphonia*
		Helobdella stagnalis
		Hemiclepsis marginata
	Piscicolidae	*Piseicola geometra*
Oligochètes	Lumbricidae	
	Lumbriculidae	
	Naididae	*Stylaria lacustris*
		autres ou non déterminés
	autres ou non déterminés	

2.2. Aspects quantitatifs

Au total, ce sont 302068 macroinvertébrés qui ont été extraits des 350 microhabitats prélevés.

Si l'on divise le nombre total d'individus d'une station/date par le nombre d'échantillons prélevés, on obtient une valeur de densité moyenne, pour une surface de 0,05 m2. La densité nous donne une idée de la capacité globale d'accueil du milieu.

Les densités moyennes par station/date varient de 225 à 2182 animaux par microhabitat pour une moyenne de 858 invertébrés. Ces écarts peuvent être dus à plusieurs facteurs dont les principaux sont la nature des microhabitats prélevés, les potentialités de la station en matière de productivité macrobenthique, la saison (qui conditionne les cycles biologiques), des modifications mésologiques intégrées par le peuplement faunistique, telles que des variations de débits.

2.2.1. Comparaison par année

Une différence importante dans les effectifs moyens d'invertébrés par microhabitat apparaît entre 1993 et 1994 (Figure 30, calculés sans les stations alsaciennes). L'effectif moyen plus important de 1994 est dû à une augmentation des effectifs moyens au printemps (+ 612 invertébrés) et en automne (+ 231 invertébrés).

Par ailleurs, au cas par cas, des différences peuvent être observées sur une même station d'une campagne à l'autre (cf. 2.5.).

2.2.2. Comparaison des résultats par bassin-versant

Les rivières situées sur le bassin versant alsacien des Vosges n'ont été échantillonnées qu'au printemps 1993, ce qui limite les comparaisons possibles. Les effectifs moyens récoltés sont triples par rapport à ceux obtenus à la même période sur le versant lorrain des Vosges (rivière Mortagne) (Figure 30).

D'une manière générale, quelle que soit la saison, la Mortagne a des densités d'invertébrés plus faibles que les rivières du bassin de la Meuse. Il est probable que ces différences s'expliquent essentiellement par deux caractéristiques de la Mortagne :

- La qualité physico-chimique de l'eau est particulière avec une minéralisation très faible qui peut être limitante pour l'installation de certains invertébrés (crustacés, mollusques).
- La nature des supports organiques disponibles pour la faune est moins diversifiée, les substrats de la Mortagne étant très faiblement végétalisés. Dans ce type de milieu, avec une certaine pente, de l'ombrage et une eau peu minéralisée, les apports hétérotrophes dominent la production autotrophe (Bazaguren & Pozo, 1994). De plus, les essences végétales qui environnent cette rivière, au niveau de nos stations, sont principalement des résineux, qui n'ont pas le même attrait pour les macroinvertébrés que des débris de feuillus.

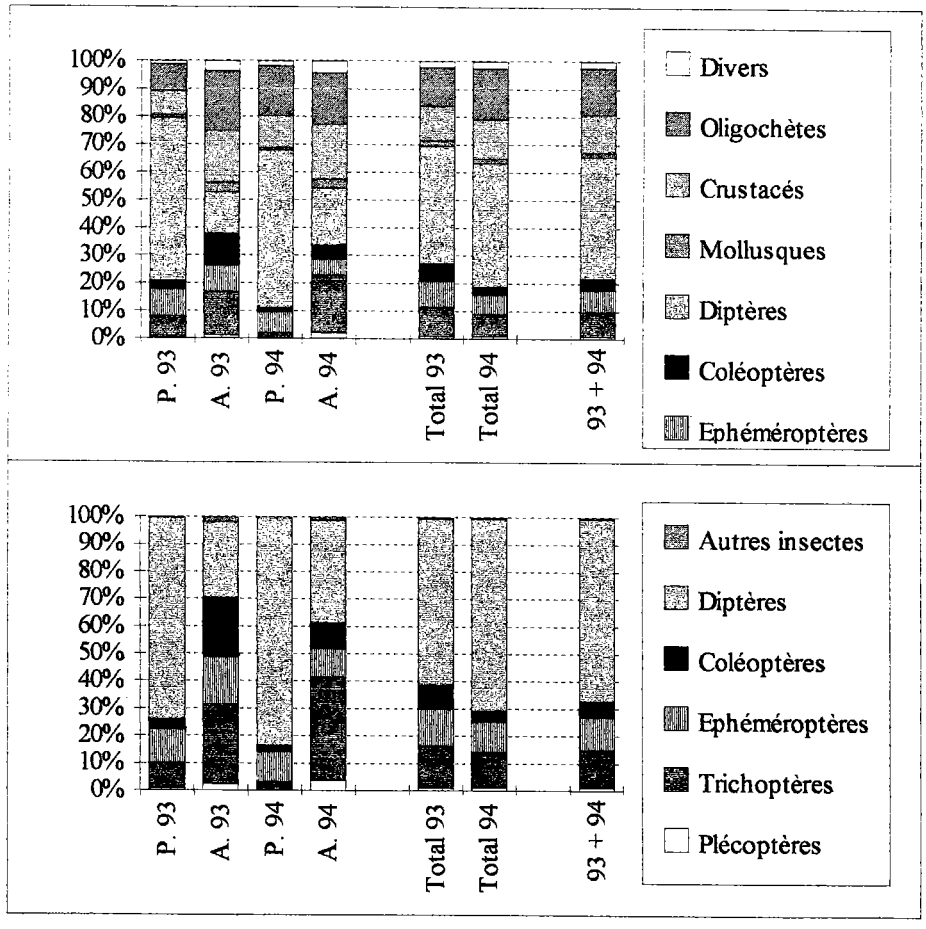


Figure 32 : Proportions relatives des effectifs de différents taxons, pour les 4 campagnes de prélèvement; les deux années et la somme des 2 années. Les valeurs présentées n'intègrent pas les résultats obtenus sur les stations alsaciennes. Le graphique du bas ne tient compte que des insectes.

2.2.3. Comparaison des résultats par station

Les stations peuvent être réunies en trois groupes sur la base des effectifs moyens de leurs microhabitats (Figure 31) :

1. Les stations dont les effectifs moyens sont sensiblement égaux en 1993 et 1994 pour une même saison : Meuse à Bazoilles et Meuse à Brixey.
2. Les stations dont les effectifs moyens sont très différents sur les deux années pour les deux saisons : Frézelle, Mortagne 1, 2 et 4.
3. Les stations pour lesquelles on n'observe une différence qu'au printemps : Mouzon et Mortagne 3.

2.3. Aspects qualitatifs

2.3.1. Proportions des différents groupes d'invertébrés

Sur l'ensemble de nos 350 échantillons faunistiques, les trois groupes numériquement majoritaires sont respectivement les diptères, les oligochètes et les crustacés (Figure 32). Ce résultat est dû au fait que ces taxons comprennent beaucoup d'espèces, certaines sont très ubiquistes et/ou prolifiques (Gammaridae).

Si l'on retire ces animaux, les groupes présentants les plus forts effectifs sont alors les éphéméroptères et les trichoptères, et dans une moindre mesure les coléoptères.

Pour une même saison, les proportions de chaque groupe d'invertébrés sont comparables (Figure 32). Par contre, on observe que les proportions d'animaux sont très différentes entre le printemps et l'automne. Les trichoptères, coléoptères et crustacés sont proportionnellement plus importants au détriment des diptères.

Deux différences nettes apparaissent entre l'automne 1993 et l'automne 1994 : il y a plus de plécoptères la seconde année et moins de coléoptères. Ces différences entre les deux automnes induisent des différences significatives entre les inventaires faunistiques globaux de 1993 et de 1994.

2.3.2. Fréquences d'échantillonnage des taxons sur les 350 microhabitats

La figure 33 permet de visualiser les fréquences d'échantillonnage de 92 taxons sur les 350 microhabitats prélevés. Ces fréquences ont été décomposées en fonction de l'effectif brut obtenu sur les différents microhabitats : 1 ou 2 individus, de 3 à 5, de 6 à 10, et plus de 10 individus.

On observe que les effectifs très faibles (1 ou 2 individus) représentent des fréquences d'échantillonnage très importantes pour une majorité de taxons. L'échantillonnage de ces animaux aux faibles densités est donc soumis à une incertitude importante, et devrait avoir de lourdes conséquences sur les diagnostics de la qualité biologique d'un cours d'eau réalisés à partir des macroinvertébrés (cf. chapitre V). Le niveau de détermination des taxons présentés est le plus souvent la famille. A un niveau de détermination plus précis (même simplement au genre), les faibles effectifs sont obligatoirement encore plus importants.

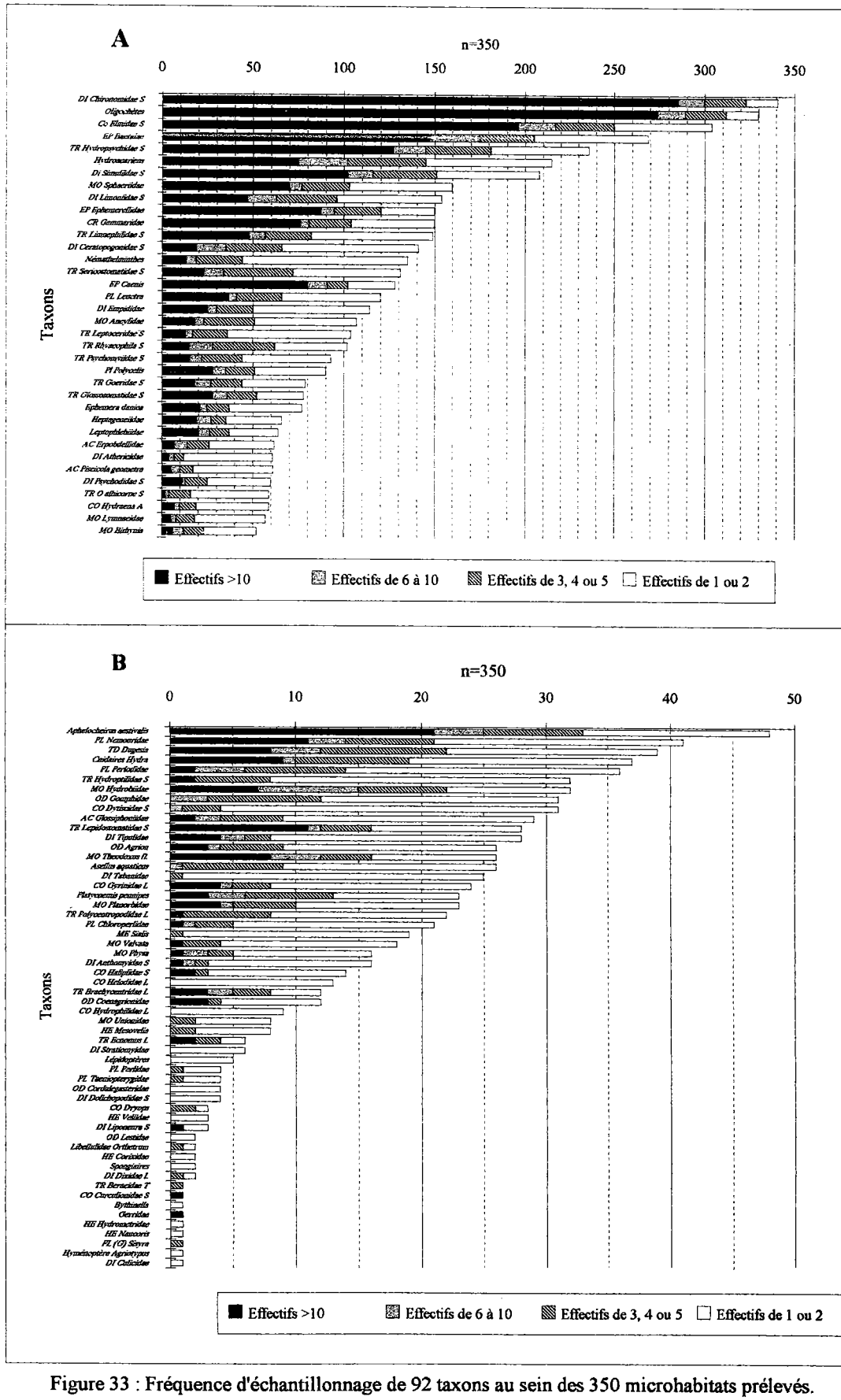


Figure 33 : Fréquence d'échantillonnage de 92 taxons au sein des 350 microhabitats prélevés. Les limites de détermination sont variables en fonction des difficultés systématiques rencontrées. A : taxons échantillonnés dans plus de 50 relevés. B : taxons échantillonnés dans moins de 50 relevés.

2.3.3. Fréquences d'échantillonnage des taxons sur les 36 stations/dates

Le tableau XI représente les fréquences d'échantillonnage de 92 taxons calculées sur les 36 stations/dates de prélèvement. Des permutations de lignes nous ont permis de présenter le tableau de façon à visualiser :

- A, les taxons récoltés sur toutes les stations,
- B, les taxons échantillonnés systématiquement sur la Mortagne et en Alsace, mais pas forcément sur toutes les stations de la Haute-Meuse,
- C, les taxons échantillonnés systématiquement sur la Mortagne mais pas forcément sur toutes les stations alsaciennes ou meusiennes,
- D, les taxons échantillonnés de façon sporadique sur les trois bassins versants,
- E, la faune spécifique à l'Alsace et la Mortagne,
- F, la faune spécifique à la Mortagne et la Haute-Meuse,
- G, la faune spécifique à l'Alsace et la Haute-Meuse,
- H, les taxons uniquement échantillonnés en Haute-Meuse,
- I, les taxons uniquement échantillonnés sur la Mortagne,
- J, les taxons uniquement échantillonnés en Alsace.

Les taxons récoltés à toutes les stations/dates (A) sont communs et correspondent à un niveau systématique relativement élevé. Les diptères (Chironomidae, Ceratopogonidae, Simuliidae) et oligochètes regroupent des espèces aux exigences extrêmement variées, que l'on peut potentiellement trouver partout. Les Baetidae, Hydropsychidae et Elmidae constituent également un ensemble varié d'invertébrés, mais pour chacun des exigences écologiques plus spécifiques et généralement une plus grande polluosensibilité (certains Baetidae et Hydropsychidae étant cependant très polluorésistants). La présence très fréquente (B, C, D) de plécoptères Leuctridae, Nemouridae, Perlodidae, d'éphéméroptères (Ephemerellidae, Heptageniidae, Leptophlebiidae, *Ephemera danica*) et de trichoptères à fourreaux (Limnephilidae, Sericostomatidae, *Odontocerum albicorne*, Glossosomatidae) permet d'étayer cette conclusion.

Si l'on compare les invertébrés qui n'ont été échantillonnés que sur deux bassins versants (E, F), on constate que le trichoptère *Ecnomus* est le seul invertébré que l'on trouve exclusivement sur la Mortagne et l'Alsace. Ce résultat doit cependant être pondéré par le fait qu'une seule campagne d'échantillonnage a pu être effectuée en Alsace, ce qui peut influer sur ces résultats. Par contre, il y a respectivement 12 et 4 taxons communs entre d'une part la Mortagne et la Haute-Meuse, et d'autre part l'Alsace et la Haute-Meuse. La Mortagne et les rivières de la Haute-Meuse ont une faune commune mais l'on observe que les fréquences d'échantillonnage sur la Mortagne sont souvent plus faibles. Une hypothèse est que cela marque le caractère intermédiaire de la Mortagne entre un milieu de moyenne montagne et des rivières de plaine.

Enfin, des invertébrés n'ont été échantillonnés qu'en Haute-Meuse (H), sur la Mortagne (I) ou en Alsace (J). La faune spécifique à la Haute-Meuse est surtout composée de mollusques, pour lesquels les conditions physico-chimiques sont favorables, ainsi que d'odonates et d'hétéroptères qui y trouvent des microhabitats favorables à leur développement. On note également la présence des trichoptères Hydroptilidae qui se nourrissent du contenu cellulaire des cellules végétales des macrophytes ou des algues filamenteuses du Mouzon et de la Meuse. Sur la Mortagne le taxon le plus caractéristique est le Chloroperlidae *Isoperla*. Pour ce qui concerne le bassin versant de la Bruche, des Blephariceridae *Liponeura* ont été trouvés sur les gros galets de la station 3, attestant du caractère lotique de ce milieu. Les autres taxons sont spécifiques au Netzenbach, comme les

Tableau XI : Fréquence d'échantillonnage des taxons parmi les 36 station/dates de prélèvement. Les chiffres indiquent le nombre de campagnes où un taxon a été échantillonné

	Alsace				Mortagne				Haute-Meuse				
	Bruche 1	Bruche 2	Bruche 3	Netzenbach	1	2	3	4	Meuse Bazoilles	Meuse Brixey	Frézelle	Mouzon	
DI Chironomidae S	1	1	1	1	4	4	4	4	4	4	4	4	
Oligochètes	1	1	1	1	4	4	4	4	4	4	4	4	
Co Elmidae S	1	1	1	1	4	4	4	4	4	4	4	4	A
EP Baetidae	1	1	1	1	4	4	4	4	4	4	4	4	
TR Hydropsychidae S	1	1	1	1	4	4	4	4	4	4	4	4	
DI Ceratopogonidae S	1	1	1	1	4	4	4	4	4	4	4	4	
Hydracariens	1	1	1	1	4	4	4	4	4	4	3	4	
Di Simuliidae S	1	1	1	1	4	3	4	4	4	4	2	4	
DI Limoniidae S	1	1	1	1	4	4	4	4		3	4	3	
EP Ephemerellidae	1	1	1	1	4	3	4	3	2	3	2		
CR Gammaridae	1	1	1	1	4	2	3	4		4	4	3	
TR Limnephilidae S	1	1	1	1	4	4	4	4	3	3	4	4	
Némathelminthes	1	1	1	1	4	4	4	4	4	4	3	4	
TR Sericostomatidae S	1	1	1	1	4	3	4	4		2	4	2	B
PL Leucta	1	1	1	1	4	4	4	4		1	3	1	
MO Ancylidae	1	1	1	1	3	2	3	2	3	4		4	
TR Rh Rhyacophila S	1	1	1	1	4	3	4	4		4	3		
TR Psychomyiidae S	1	1	1	1	4	4	3	2	3	3	4		
TD Pl Polycelis	1	1	1	1	4	4	4	3		1			
TR Goeridae S	1	1	1	1	4	4	4	4		4			
EP Heptageniidae	1	1	1	1	3	2	3	3		1			
CO Hy Hydraena A	1	1	1	1	3	1	3	4		3	2	2	
CO Dytiscidae S	1	1	1	1	1	2	4	3	3		2		
MO Sphaeriidae	1	1	1		4	4	4	4	4	4	3	4	
DI Empididae	1	1		1	4	3	4	3	1	3	3	4	
DI Psychodidae S	1	1		1	3	3	3	2	3	4	2	2	
EP Caenis	1	1	1		1	1	1	2	4	4		4	
TR Leptoceridae S	1	1	1		2	3	4	3	3	4		4	C
TR Glossosomatidae S		1	1	1	4	3	3	4			4		
TR Odontocerum albicorne S	1		1	1	4	3	3	4		1	4		
PL Nemouridae	1			1	4	1	2	2				1	
PL Perlodidae	1			1	4	2	2	2				1	
TR Lepidostomatidae S		1			1	2	4	4		1	1		
DI Tabanidae	1	1			1	2	2	3		4	2	3	
EP Ephemera danica	1	1	1	1			4	3		3	4	4	
EP Leptophlebiidae	1	1		1		2	3	4	1		4	2	
DI Athericidae		1	1	1			4	4		4	1	4	
MO Lymnaeidae				1	2		2	1	4	1	2	4	
AC Glossiphoniidae	1				1			1	4	3		3	
DI Tipulidae	1	1				2	2	1	4	3		3	
CR Asellus aquaticus	1	1				1		1		4	2	3	
ME Sialidae Sialis	1				1	2		1	1	1	4	2	D
CO Haliplidae S		1			1				3	1		1	
CO Helodidae L	1			1	2		1				2		
CO Hydrophilidae L	1			1			2	1	1	1		2	
Lépidoptères Pyralidae	1							1	2			1	
PL Taeniopterygidae		1		1			1						
OD Cordulegasteridae				1	2	1							
HE Veliidae	1				1					1			

Tableau XI (suite)

	Alsace				Mortagne				Haute-Meuse				
	Bruche 1	Bruche 2	Bruche 3	Netzenbach	1	2	3	4	Meuse Bazoilles	Meuse Brixey	Frézelle	Mouzon	
TR Ecnomus L		1		1			1						E
AC Erpobdella								1	4	4	4	4	
AC Piscicola geometra					1				4	4		4	
Cnidaires Hydra					1		1		2	1	1	4	
OD Gomphidae						1	1	1	3	4		4	
OD Ca Agrion							2	1	2	4		3	F
CO Gyrinidae L					2	1		2		2	1	2	
MO Planorbidae								1	3	2		4	
DI Anthomyidae S							1		2	3		3	
TR Brachycentridae L					2		1			1			
HE Mesovelia						1		1		1			
DI Stratiomyidae								2		1	2		
DI Dolichopodidae S						1	1		1			1	
TD Dugesia	1	1	1						2	3	4		G
TR Polycentropodidae L		1							1	3	1	3	
HE Corixidae			1						1				
MO Valvata				1					4	1		3	
MO Bithynia									4	2		4	
TR Hydroptilidae S									3	4		3	
OD Platycnemis pennipes									3	2		3	
MO Unionidae									2	2		3	
MO Hydrobiidae									1	4	1		
OD Coenagrionidae									4	2			
CO Dryopidae Dryops									1	1			H
MO Physa									4			1	
OD Libellulidae Orthetrum									2				
MO Neritidae Th. fluviatilis										4			
HE Aphelocheirus aestivalis										4		4	
OD Lestidae										1		1	
Spongiaires												1	
HE Gerridae												1	
HE Naucoridae Naucoris												1	
Pp (G) Sisyra												1	
PL Chloroperlidae Isoperla					2	2	2	1					I
CO Curculionidae S					1								
DI Culicidae						1							
Hyménoptère Agriotypus								1					
DI Bl Liponeura S			1										
PL Perlidae				1									J
DI Dixidae L				1									
TR Beraeidae T				1									
MO Bythinella				1									
HE Hydrometridae				1									

trichoptères Beraeidae qui sont spécifiques des zones amont (Tachet *et al.*, 1980) de cours d'eau.

2.3.4. Analyses préliminaires des données faunistiques AFC du tableau [92 taxons x 36 stations/dates] et CAH sur les coordonnées factorielles

Cette analyse a pour objet de montrer les différences globales de composition faunistique entre stations/dates et d'essayer de les expliquer par les différences d'année, de saison ou de station de prélèvement.

Données analysées :

Le tableau analysé est composé en ligne des 36 stations/dates que nous avons échantillonnées, soit 1 campagne (printemps 1993) pour 4 stations, et 4 campagnes pour les 8 autres stations (voir paragraphe II.1.1.).

En colonne sont placés les Log_2(Effectif+1) des taxons qui composent les peuplements faunistiques. La transformation des abondances en classes de progression géométrique de raison 2 permet de réduire les disparités numériques entre taxons à faibles effectifs et taxons à forts effectifs.

Les limites de détermination sont celles les plus poussées sur l'ensemble des 350 relevés (liste sur la figure 34). Lorsque plusieurs stades ont été échantillonnés pour un même taxon (larves, pupes, nymphes, imagos), c'est la somme qui a été retenue. Même les animaux échantillonnés 1 fois sur 36 ont été pris en compte de façon à ne pas supprimer la faune spécifique des stations alsaciennes (prélevées seulement au printemps 1993).

Procédure :

Une analyse factorielle des correspondances simple (AFC) a été réalisée sur le tableau faunistique [36 stations/dates x 97 taxons] (Figure 34). Puis, une classification ascendante hiérarchique (CAH, méthode de Ward) calculée à partir des coordonnées des relevés sur les 10 premiers axes factoriels a permis de déterminer les ressemblances faunistiques entre station/dates. Les résultats obtenus avec cette classification ont ensuite facilité l'interprétation de la position des taxons sur les premiers plans factoriels de l'AFC.

Résultats :

Les trois premiers axes factoriels permettent d'extraire respectivement 24,2; 9,8; 7,7 et 6,5 % de l'inertie du tableau analysé (Figure 35).

Pour faciliter l'interprétation de la position des relevés sur les plans F1-F2 et F3-F4, nous y avons projeté les centres de gravité d'échantillons regroupés par station, par saison ou par année (Figure 35).

La dispersion des centres de gravité correspondant aux stations est plus importante que ne l'est celle des saisons, les deux étant plus importantes que celle des années. Cela signifie que les différences de composition faunistique sont essentiellement dues aux différences entre stations, puis aux différences entre saisons, et enfin aux différences entre années de prélèvement.

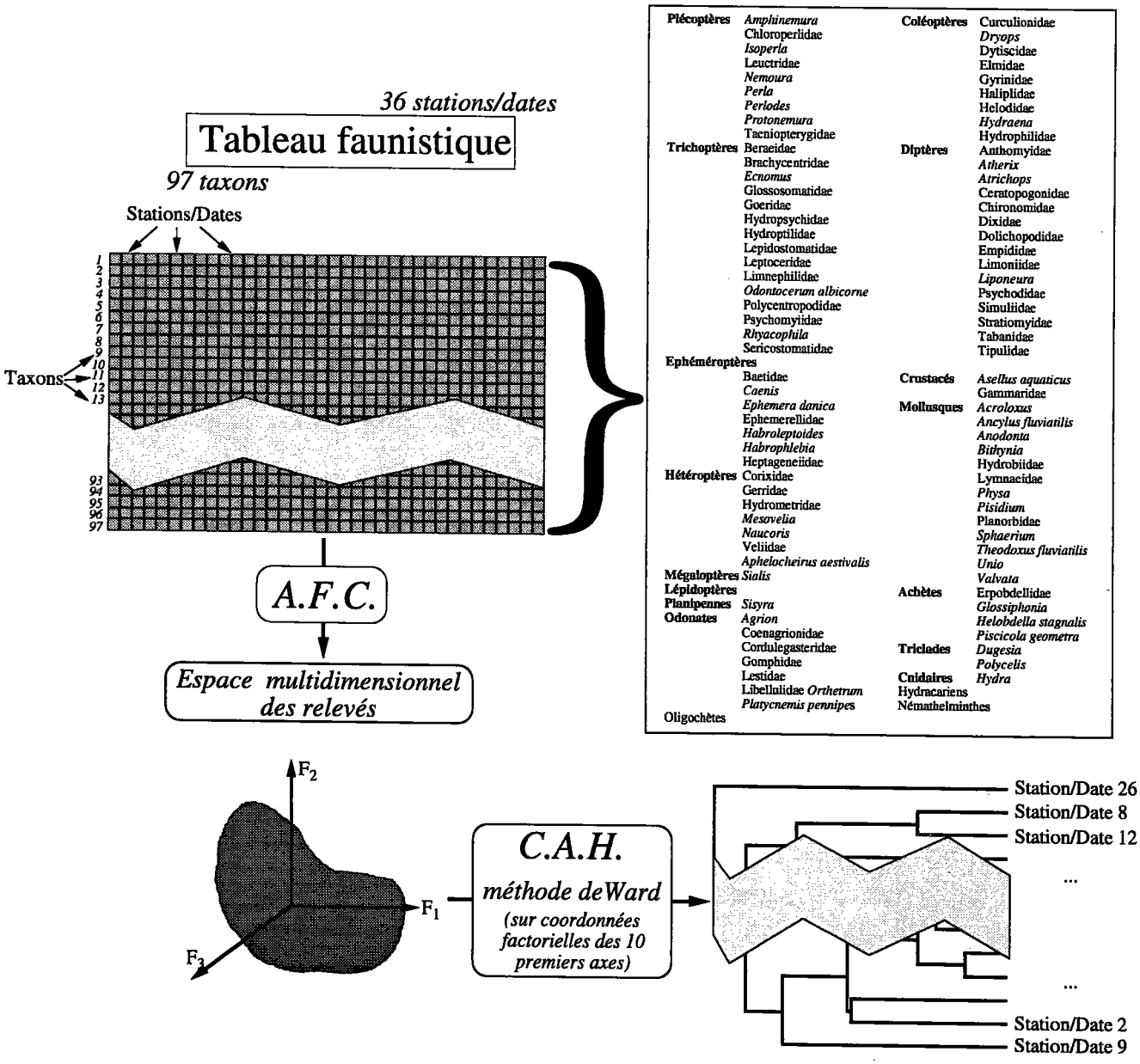
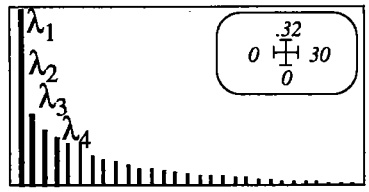
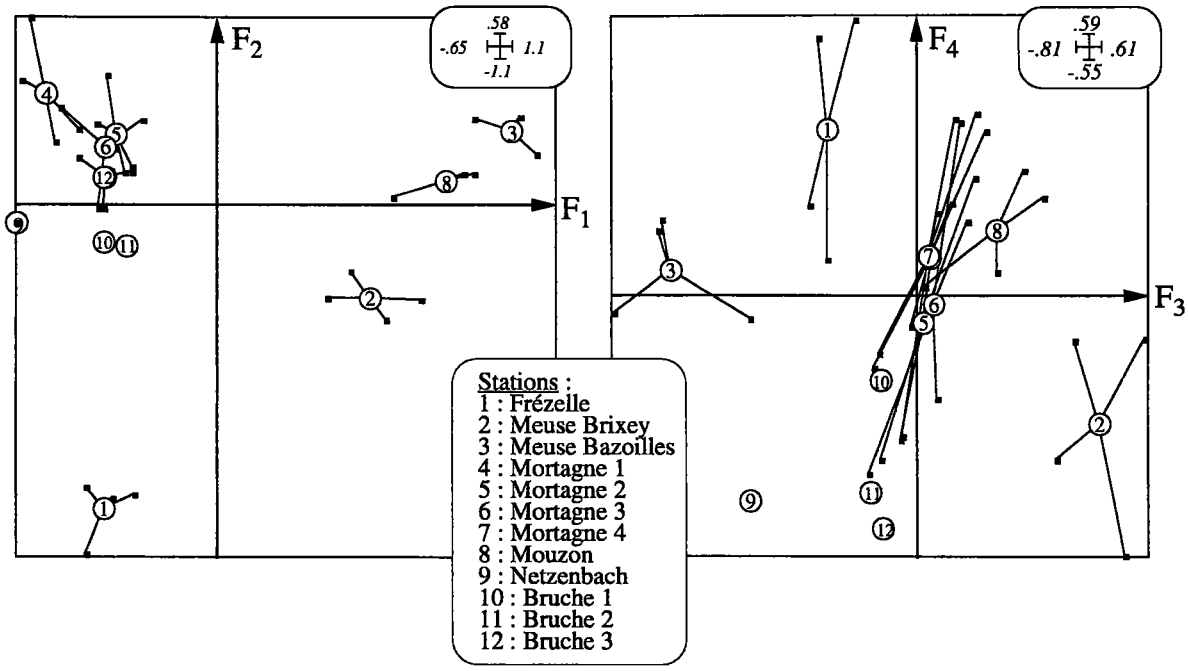


Figure 34 : Procédure d'analyse des 36 stations/dates à partir de leurs peuplements d'invertébrés (97 taxons pris en compte).

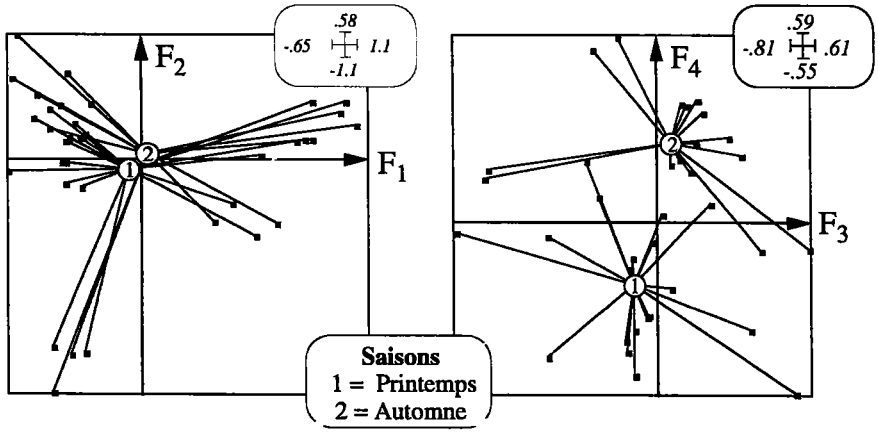
Ⓐ Valeurs propres :



Ⓑ Recherche d'un effet station



Ⓒ Recherche d'un effet saison



Ⓓ Recherche d'un effet année

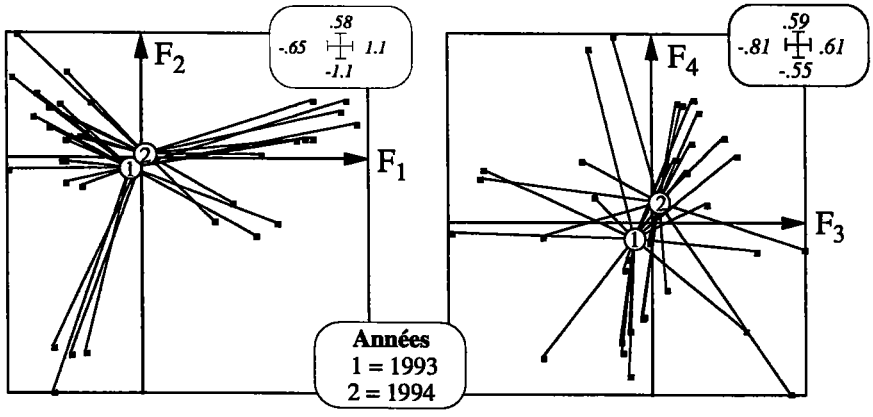


Figure 35 :

Premier plan factoriel de l'AFC du tableau (36 station/dates x 97 taxons):

A Histogramme des valeurs propres

B Centres de gravité des modalités stations

C Centres de gravité des modalités saisons

D Centres de gravité des modalités années.

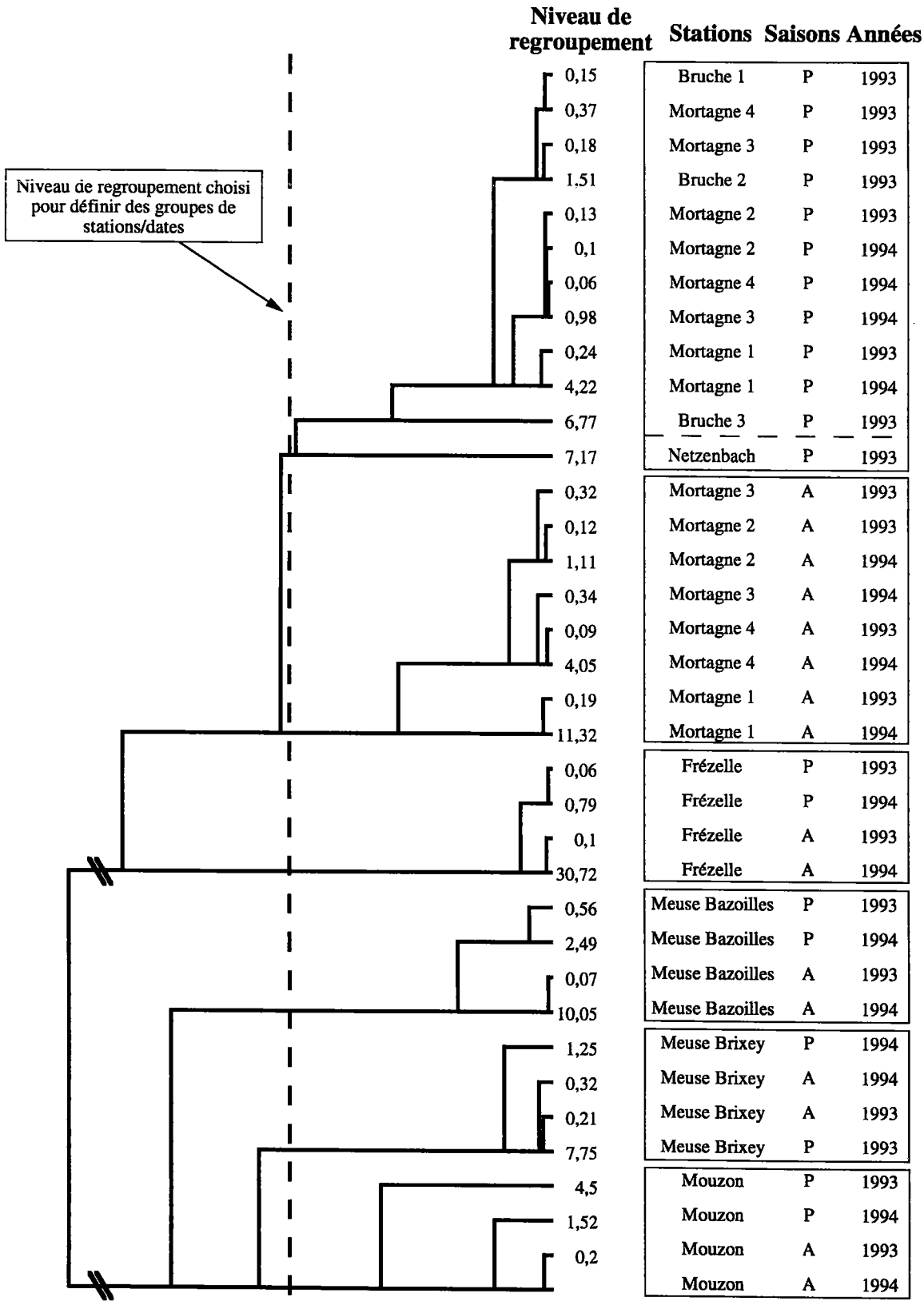


Figure 36 : Dendrogramme présentant les résultats de la classification ascendante hiérarchique calculée sur les coordonnées factorielles des stations/dates sur les 10 premiers axes de l'AFC. Les chiffres en face de chaque extrémité de l'arbre correspondent aux indices de niveau de regroupement des noeuds (un noeud est ici la perte d'inertie occasionnée par sa formation). Les informations sur la station, la saison (P=printemps, A=Automne), et l'année sont présentées pour faciliter l'interprétation du dendrogramme. Les regroupements (encadrés) sont ceux obtenus pour un découpage de l'arbre de classification au niveau du trait pointillé (voir texte).

Aucun des deux plans factoriels ne permet de différencier nettement les deux années de prélèvements. Les légères différences de position sont dues au nombre plus important de stations échantillonnées au printemps. Les différences de composition faunistique entre les années seraient donc minimes.

Position des stations sur les 4 premiers axes :

Les stations des bassins versants de la Mortagne et de la Bruche sont bien regroupées sur le plan factoriel F1-F2 de l'AFC. Elles sont en cela très différentes des stations du bassin de la Haute-Meuse qui montrent une forte hétérogénéité. Celles-ci sont en effet disposées selon un gradient qui va de la Frézelle au Mouzon en passant par les deux stations sur la Meuse. On observe également que la dispersion des stations sur ce plan est faible, c'est-à-dire qu'elles sont très peu éloignées de leurs centres de gravité respectifs.

L'axe F3 permet essentiellement de séparer les 4 stations du bassin versant de la Haute-Meuse, ainsi que la station Netzenbach du reste des stations alsaciennes. Les 4 stations de la rivière Mortagne sont situées au même endroit sur cet axe, ce qui signifierait (si l'on considère également F1-F2) que leurs peuplements respectifs sont fondamentalement assez peu différents.

L'axe F4 marque le caractère saisonnier des peuplements faunistiques. Il permet de séparer les stations/dates de printemps, sur la partie négative de l'axe F4, des stations/dates d'automne, sur la partie positive.

Résultats de la classification:

La CAH a été réalisée sur les 10 premiers axes factoriels ce qui représente 74,18 % de l'inertie totale du tableau analysé. Les résultats de cette analyse intègrent donc beaucoup plus d'informations que les deux premiers plans factoriels. Ils peuvent par conséquent valider, ou au contraire remettre en cause, la vision tronquée que l'on a du tableau faunistique lorsqu'on se limite aux premiers axes factoriels de l'AFC.

Le niveau de regroupement choisi est un compromis entre deux objectifs : celui de ne pas séparer des stations/dates qui auraient sensiblement la même faune, et, à l'inverse, celui de créer des groupes qui ne soient pas trop hétérogènes.

Si l'on choisit de tronquer l'arbre de classification au-dessous du 1er noeud, on va constituer 2 groupes avec d'une part les stations/dates de la Meuse à Bazoilles, de la Meuse à Brixey et du Mouzon, et d'autre part les stations de la Mortagne, de l'Alsace et de la Frézelle (Figure 36).

La station Frézelle, située sur le bassin de la Haute-Meuse, aurait donc une faune invertébrée plus proche des rivières vosgiennes que des rivières de son propre bassin versant.

Si l'on choisit de constituer 5 groupes (coupure de l'arbre après le 4ème noeud), on met en évidence un très fort effet station. Les stations/dates du bassin de la Haute-Meuse sont regroupés par station, le dernier groupe étant constitué des stations/dates alsaciennes et de la Mortagne. Si l'on demande un groupe supplémentaire (comme présenté sur la Figure 36), on sépare les échantillons vosgiens en fonction de la saison.

Il est intéressant de noter que sur le bassin de la Meuse, les différences faunistiques sont plus dues à des différences entre stations qu'à des différences entre saisons, alors que c'est l'inverse pour les stations du massif vosgien.

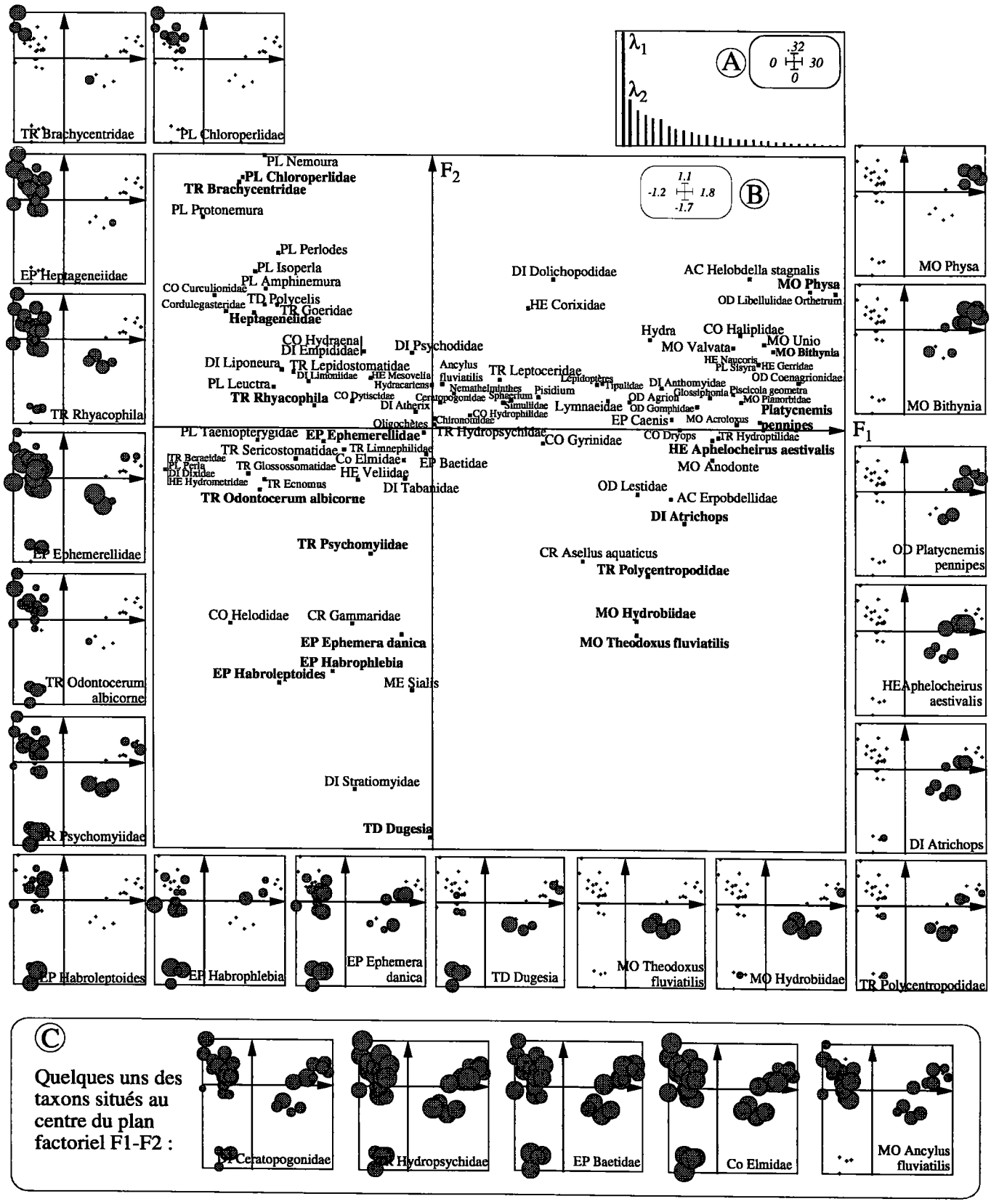


Figure 37 : Premier plan factoriel de l'AFC du tableau (36 station/dates x 97 taxons). A : histogramme des valeurs propres. B : projections des variables actives (taxons). Les plans factoriels situés à la périphérie du plan des invertébrés correspondent à la représentation des abondances de certainx taxons (en gras) sur F1-F2. Pour en faciliter la lecture, les plans factoriels de quelques uns des taxons situés au centre de F1-F2 sont présentés dans l'encadré C.

On remarque également que si l'on demande encore un groupe supplémentaire, la station Netzenbach se distingue des autres stations de printemps du massif vosgien, ce qui rejoint tout à fait les interprétations que l'on peut faire des deux premiers plans factoriels.

Différences faunistiques mises en évidence par l'AFC :

Le plan factoriel F1-F2 est celui qui extrait le maximum de l'information faunistique. La distribution des animaux et des stations s'y effectue selon un gradient orienté grossièrement selon l'axe F1. Les taxons les plus ubiquistes occupent le centre du graphique (Figure 37, partie C). Ce terme ubiquiste regroupe les animaux qui, pour nos niveaux de détermination, sont rencontrés sur une très large gamme de cours d'eau, comme par exemple les oligochètes, les diptères Chironomidae et Ceratopogonidae, les trichoptères Hydropsychidae, les éphéméroptères Baetidae, les coléoptères Elmidae ou les hydracariens. On observe cependant que la position centrale des taxons ne signifie pas qu'ils sont présents partout, cas du mollusque *Ancylus fluviatilis* qui n'a jamais été observé sur la station Frézelle.

A l'extrémité négative de F1, pour les coordonnées les plus fortes sur F2, on retrouve de nombreux plécoptères sensibles à la qualité physico-chimique de l'eau, notamment au niveau de son oxygénation : les Chloroperlidae (il s'agit de *Chloroperla torrentium*), les Nemouridae *Nemoura spp.*, *Protonemura*, *Amphinemura*, et les Perlodidae *Perlodes* et *Isoperla*. Ces invertébrés sont sur la même partie du plan factoriel que les trichoptères Brachycentridae et Goeridae (essentiellement le genre *Silo*), que les planaires *Polycelis*, et les éphéméroptères Heptageniidae. Cette faune est classiquement rencontrée sur les stations du rhitron relativement préservées.

La superposition des centres de gravité des stations de la rivière Mortagne sur la même partie du plan factoriel (Figure 35) nous montre que ces invertébrés sont plus abondants sur cette rivière.

Pour des coordonnées plus faibles sur F2, on trouve un autre ensemble de taxons : les diptères Blephariceridae *Liponeura sp.* et Limoniidae, les trichoptères Lepidostomatidae et *Rhyacophila spp.*, les plécoptères *Leuctra spp.*. Ces animaux ont été plus particulièrement échantillonnés sur la Bruche et/ou la Mortagne aval.

Il est nécessaire de préciser que la position des stations du bassin versant alsacien est probablement biaisée car une seule campagne y a été effectuée contre 4 pour les autres bassins. Nous n'avons pas voulu pondérer au niveau de l'AFC cette disproportion, car cela aurait donné une importance exagérée à des taxons échantillonnés une seule fois et avec des effectifs très faibles (voir tableau X).

Sur la partie négative de l'axe F2, et toujours pour des coordonnées négatives sur F1, la Frézelle est caractérisée par de fortes abondances de taxons de substrats meubles tels que *Ephemera danica*, le prédateur mégaloptère *Sialis*, mais aussi le Triclade *Dugesia*, les diptères Stratiomyidae, les coléoptères Helodidae, les éphéméroptères Leptophlebiidae *Habroleptoides* et *Habrophlebia*, ainsi que les Gammaridae. La présence de ces deux derniers taxons, plutôt détritivores, est sans doute le résultat des quantités importantes de débris organiques qui recouvrent le lit de cette rivière (d'aulnes en particulier dont la valeur nutritive est généralement supérieure aux autres essences végétales -voir Canhoto & Graça, 1995).

On observe à partir des graphiques représentant les abondances que la faune la plus caractéristique de la station Frézelle est commune à d'autres stations, mais avec une

abondance moindre. Cela montre le caractère intermédiaire de cette station sur un plan faunistique entre stations vosgiennes et meusiennes.

Si l'on suit le gradient que représente l'alignement des stations de Haute-Meuse, on trouve ensuite la station Meuse à Brixey (Figure 35). Celle-ci est essentiellement caractérisée par les mollusques Hydrobiidae et *Theodoxus fluviatilis*, les crustacés *Asellus aquaticus*, les trichoptères Polycentropodidae (Figure 37).

On observe également sur F1-F2 que la station Meuse à Brixey est plus proche au niveau de la composition faunistique de la station Mouzon que de la seconde station sur la rivière Meuse, ce qui est confirmé par les résultats de la CAH (Figure 36). Une partie de la faune commune est constituée de diptères *Atrichops*, d'hétéroptères *Aphelocheirus aestivalis*, d'odonates (Figure 37).

La présence du Gomphidae *Onychogomphus forcipatus* (sur le Mouzon et la Meuse à Bazoilles) indique selon Aguesse (1968) une certaine richesse en faune aquatique.

Dans les cours d'eau irlandais, *Aphelocheirus aestivalis* est surtout rencontré dans les eaux courantes bien oxygénées de rivières larges et peu profondes (Bracken, 1974 *in* Dolédec, 1986). Sur l'Ardèche, Dolédec (1986) n'observe quasiment cet invertébré que sur des stations avec une certaine vitesse de courant.

Conclusions :

Les différences de composition faunistique entre les stations/dates résultent essentiellement de différences entre les stations. L'effet de la saison apparaît de façon secondaire sur les stations de Haute-Meuse, et de façon prépondérante sur celles du massif vosgien (Figure 38). L'effet de l'année n'apparaît quasiment pas.

L'effet station est très fort sur les stations du bassin versant de la Haute-Meuse qui ont des compositions faunistiques sensiblement différentes. La station Meuse à Brixey a plus de ressemblances faunistiques avec le Mouzon qu'avec la Meuse à Bazoilles. Pourtant, sur un plan mésologique, le Mouzon a plus de points communs avec la Meuse à Bazoilles, ne serait-ce que parce que ces deux stations sont toutes les deux très végétalisées.

Il apparaît nettement que la Frézelle est intermédiaire sur un plan faunistique entre d'une part les stations de la Meuse, du Mouzon et, d'autre part, les stations du massif vosgien. Un niveau d'analyse plus fin permet cependant de montrer que malgré sa position géographique, la Frézelle a plus de points communs avec ces dernières qu'avec les stations de Haute-Meuse.

Sur les stations/dates du massif vosgien (Bruche, Netzenbach et Mortagne), l'effet saison semble plus fort que l'effet station. Ce résultat montre les faibles différences de composition faunistique entre ces stations.

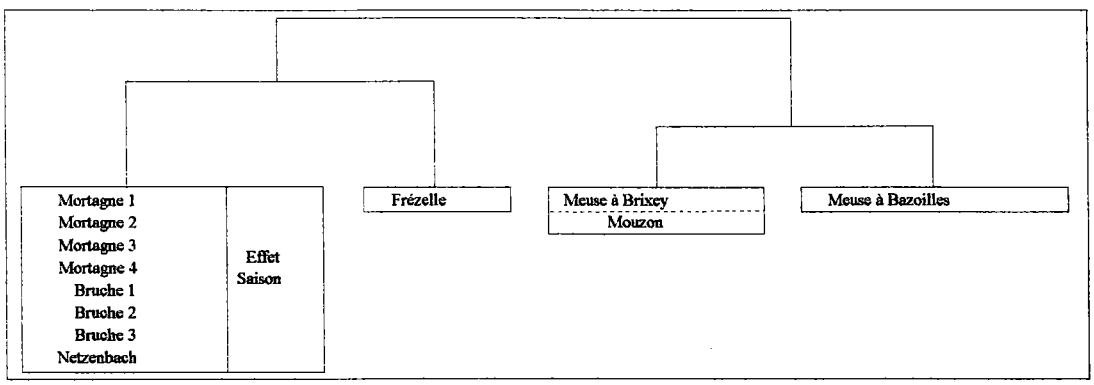


Figure 38 : Représentation simplifiée permettant de résumer les ressemblances faunistiques entre stations/dates. La méthode utilisée pour obtenir ces regroupements est une classification ascendante hiérarchique sur les coordonnées factorielles obtenues avec l'AFC.

3. Conclusions

Sur un plan mésologique, les analyses présentées permettent principalement d'apprécier les relations (ou leurs absences) entre variables de description du microhabitat, ainsi que les fréquences d'échantillonnage, au cours du temps, d'une catégorie particulière de substrat de vitesse ou de hauteur d'eau.

Parmi ces résultats, nous avons pu montrer que la vitesse de surface est un estimateur médiocre de la vitesse au fond, que l'on retiendra seule pour les analyses des chapitres suivants.

Les fréquences d'échantillonnage des microhabitats sont légèrement différentes entre 1993 et 1994, probablement en raison des différences de conditions hydrologiques que nous avons rencontrées au cours de ces deux années.

Il s'avère par ailleurs que, pour notre échantillon, la granulométrie des substrats minéraux intègre une certaine notion de vitesse de courant, présente ou passée, ou au moins celle d'ambiance rhéophilique.

Sur un plan faunistique, nous avons pu apprécier la richesse taxonomique de notre échantillon global, les différences de densités moyennes entre stations, bassins versants ou années, les proportions et fréquences d'échantillonnage de différents taxons, ainsi que les ressemblances faunistiques entre stations/dates.

Les densités moyennes sont quelquefois très différentes entre stations, années ou bassins versants. La Mortagne a, par exemple, des densités très faibles par rapport aux autres stations sans doute en raison des faibles quantités de matière organique disponibles et d'une eau peu minéralisée.

Nous avons observé que des effectifs très faibles (1 ou 2 individus) sont échantillonnés très fréquemment pour une grande majorité de taxons. L'estimation de l'effectif de ces animaux est soumis à un intervalle d'incertitude très grand qui devrait avoir des conséquences importantes sur les analyses possibles d'une liste faunistique (Chapitre V).

Par ailleurs, nous avons montré que les différences de composition faunistique entre les stations/dates résultent essentiellement de différences entre les stations. L'effet de la saison apparaît de façon secondaire sur les stations de Haute-Meuse, et de façon prépondérante sur celles du massif vosgien, alors que l'effet de l'année n'apparaît pas.

Nous avons observé que l'effet station est très fort sur les stations du bassin versant de la Haute-Meuse. La station Meuse à Brixey a une faune invertébrée plus proche de celle du Mouzon que de celle de la station Meuse à Bazoilles. La Frézelle est intermédiaire sur un plan faunistique entre d'une part les stations de Haute-Meuse, et, d'autre part, les stations du massif vosgien, bien qu'un niveau d'analyse plus fin permette de montrer qu'elle est plus proche de ces dernières.

L'effet saison est plus fort que l'effet station pour les stations/dates du massif vosgien (Bruche, Netzenbach et Mortagne), ce qui montre les faibles différences de composition faunistique entre ces stations et au contraire l'importance des variations saisonnières sur ces milieux.

Chapitre V : Microhabitats et peuplements associés

1. Influences du protocole d'échantillonnage sur les résultats faunistiques de la station.
    1.1. Description du problème
    1.2. Procédures de simulation des listes faunistiques
        1.2.1. Simulations des listes faunistiques
        1.2.2. Analyse des résultats de simulations
    1.3. Résultats
        1.3.1. Variabilité des indices de structure taxonomique
        1.3.2. Différences de composition faunistique
        1.3.3. Variabilité des abondances relatives
    1.4. Discussion
        1.4.1. Choix du nombre de prélèvements
        1.4.2. Variabilité des abondances relatives et de la structure taxonomique
        1.4.3. Variabilité des indices de structure
        1.4.4. Variabilité de composition faunistique, le cas des espèces rares
    1.5. Conclusions. Avantages d'un échantillonnage indépendant des microhabitats

2. Relations entre descripteurs des microhabitats et structure des peuplements
    2.1. Présentation du problème
    2.2. Données utilisées et procédure
    2.3. Résultats des analyses
        2.3.1. ACPn des indices biocénotiques
        2.3.2. ACM des descripteurs du microhabitat
        2.3.3. Co-inertie entre structure faunistique et caractéristiques du microhabitat
    2.4. Discussion
        2.4.1. Rôle de la nature du substrat
            - Richesse taxonomique et complexité du microhabitat
            - Abondance et potentialités trophiques
            - Equitabilité et stabilité du support
            - Diversité selon Shannon-Weaver
        2.4.2. Hauteur d'eau et vitesse de courant
        2.4.3. Les variables décrivant l'environnement autour d'un prélèvement
    2.5. Conclusions

3. Influence de l'environnement immédiat du microhabitat sur la structure de son peuplement.
        3.1. Présentation du problème
        3.2. Données traitées et procédure
        3.3. Résultats et discussion
        3.4. Analyse complémentaire : influence de la nature des microhabitats voisins sur la structure du peuplement en place
        3.5. Conclusions

4. Conclusions - Relations entre microhabitats et structure de peuplements

Chapitre V : Relations entre microhabitats et peuplements associés

Ce chapitre est articulé en trois parties qui correspondent à une progression dans la compréhension des relations entre structure faunistique et microhabitats.

Dans la première partie, nous avons comparé l'image restituée du peuplement à l'échelle d'observation de la station, par rapport aux différentes communautés de microhabitats. Nous sommes partis du principe que le peuplement d'une station est la somme des peuplements de microhabitats que l'on y échantillonne. Les invertébrés n'étant pas répartis de façon aléatoire, la nature des microhabitats prélevés a certainement une influence sur le résultat final. Celui-ci est probablement plus ou moins variable en fonction de la combinaison de microhabitats choisis. Nous avons testé l'importance des variations dans l'image restituée du peuplement faunistique stationnnel qui sont induites par le choix des endroits à prélever. Un des objectifs est de montrer dans quelle mesure le choix des microhabitats échantillonnés peut se répercuter sur l'image obtenue du peuplement de la station (en terme de composition faunistique, de variations des abondances relatives de taxons ou encore de structure) après cumul des peuplements de microhabitats.

La seconde partie est uniquement focalisée sur l'échelle d'observation du microhabitat. Il s'agit de mettre en évidence l'impact de la nature du microhabitat sur la structure de son peuplement. La confrontation des données faunistiques et mésologiques permet de montrer les relations entre des descripteurs de l'habitat tels que la nature du substrat, la vitesse du courant ou la hauteur d'eau, et des descripteurs du peuplement (richesse, abondance, équitabilité, dominance, diversité).

Enfin la troisième partie, à une échelle d'observation intermédiaire entre microhabitat et station, aborde l'influence de l'environnement immédiat d'un microhabitat sur la structure du peuplement en place. Le principe est similaire à celui de la partie 2, mais la description de l'habitat est remplacée par la description de son environnement.

1. Influences du protocole d'échantillonnage sur les résultats faunistiques de la station.

1.1. Description du problème

Les variations d'observations biologiques (composition faunistique, abondances, structure, hétérogénéité de distribution) qu'elles soient naturelles ou induites par la stratégie d'échantillonnage, sont depuis longtemps un problème pour les écologistes qui étudient les écosystèmes aquatiques (Allan, 1982; Kerans *et al.*, 1992).

Les invertébrés benthiques ne font pas exception à cette règle. La raison principale est qu'ils ne sont pas répartis de façon homogène sur le fond d'une rivière. Leur microdistribution est le fruit d'une série de réponses à un jeu de variables interdépendantes (courant, substrat, nourriture, prédation, *etc*). De plus, l'influence de chaque variable semble s'imposer selon un ordre hiérarchique qui peut varier d'une espèce à l'autre (Minshall & Minshall, 1977). Pour Scrimgeour *et al.* (1993), les macroinvertébrés benthiques d'eaux courantes sont caractérisés par une distribution hautement agrégée, qui nécessite la récolte de nombreux prélèvements pour obtenir des estimations précises de leurs densités et de la variabilité qui leur est associée (=*variance*) (e.g., Sheldon, 1979; Pringle, 1984; Morin, 1985).

Il est légitime d'essayer de tenir compte de cette variabilité liée au milieu, dans le choix du protocole d'échantillonnage. La stratégie adoptée et le nombre de prélèvements

réalisés, ont probablement une influence sur les résultats faunistiques d'un échantillonnage. Quand il ne s'agit pas d'un échantillonnage orienté, aléatoire ou systématique, l'opérateur est confronté au choix des endroits à prélever, et par conséquent, une part de subjectivité intervient. Certains préféreront un type de substrat plutôt qu'un autre, d'autres choisiront préférentiellement certaines gammes de vitesses de courant. A cette variabilité liée au milieu, s'ajoute une variabilité méthodologique liée à la manière de prélever. Clifford & Casey (1992) ont par exemple montré des différences entre deux opérateurs qui réalisaient avec le même matériel des prélèvements quantitatifs de macroinvertébrés sur les mêmes microhabitats.

La liste faunistique d'une station peut donc être considérée comme une image instantanée, et plus ou moins déformée, de la faune en place à une date donnée. La nature des endroits qui ont été échantillonnés a très probablement une influence sur le sujet représenté par cette image, ainsi que sur sa netteté. A notre connaissance, l'impact du choix des microhabitats échantillonnés sur le résultat faunistique de la station, semble ne jamais avoir été testé. La composition d'une liste faunistique varie-t-elle beaucoup en fonction des endroits échantillonnés ? Les abondances relatives des différents taxons sont-elles influencées par la nature des points prélevés ? Les variations des effectifs relatifs ont-ils une influence significative sur des indices mesurant la structure d'un peuplement ?

Pour répondre à ces questions, nous avons utilisé nos informations recueillies à l'échelle du microhabitat. Il est nécessaire de préciser que notre protocole d'échantillonnage n'a pas été réalisé pour estimer en particulier la variabilité des observations biologiques liée à la subjectivité de l'échantillonnage (les contraintes de protocole que nous avions par ailleurs sont exposées au chapitre II). Nous avons donc tenté de répondre à ces questions avec les données dont nous disposions.

A partir des peuplements de microhabitats, nous avons simulé les résultats faunistiques que nous aurions obtenus en choisissant tel microhabitat plutôt que tel autre. Nous avons simultanément testé les différences entre des combinaisons de 6, 8 ou 10 prélèvements parmi la totalité de ceux de la station. Une idée sous-jacente était de tester si l'échantillonnage à 6 microhabitats permet d'avoir une image faunistique fiable de nos stations.

Plus précisément, il s'agit d'évaluer les conséquences du choix des microhabitats échantillonnés sur une liste faunistique globale en termes (1) de structure taxonomique, (2) de composition faunistique, (3) d'abondances relatives des taxons. Il s'agit d'une part, d'évaluer si la variabilité observée est importante au point de susciter des interprétations différentes et d'autre part, de fournir des recommandations pour l'interprétation d'une liste d'invertébrés benthiques d'eaux courantes.

1.2. Procédures de simulation des listes faunistiques

1.2.1. Simulations des listes faunistiques

<u>Nota bene</u> : Nous appelons "liste faunistique globale" une liste faunistique établie pour une station, c'est-à-dire le résultat du cumul de n listes de microhabitats.

Les simulations ont été réalisées sur les 6 stations échantillonnées en 1993 avec 11 prélèvements (au printemps, Bruche 1, Meuse à Bazoilles, Mortagne 2, Mouzon, Netzenbach, et en automne le Mouzon). Selon notre stratégie d'échantillonnage, ces 11 prélèvements représentent sur une station l'ensemble des microhabitats échantillonnables en terme de surface.

Sur ces données, nous avons simulé un échantillonnage aléatoire de 6, 8 ou 10 microhabitats parmi les 11 réellement disponibles sur la station et prélevés. Le nombre de possibilités de tirer p listes faunistiques parmi les n est une combinaison :

$$C_n^p = \frac{n!}{(n-p)!p!}$$

Il y a respectivement pour 6, 8 et 10 prélèvements parmi 11 : 462, 165 et 11 combinaisons, pour chacune des 6 stations étudiées.

1.2.2. Analyse des résultats de simulations

Les éléments (1) de structure de peuplement et (2) de composition, sont les plus largement utilisés pour évaluer l'état biologique d'une rivière (Lenat, 1988).

Afin d'évaluer les différences entre listes faunistiques obtenues par simulation, nous avons procédé en 3 temps :

↳1. Les résultats du chapitre III nous ont permis de montrer qu'il semblait important de travailler simultanément sur plusieurs indices appartenant à des familles de mesures différentes. Cinq indices ont donc été retenus pour décrire la structure d'un peuplement : l'abondance, la richesse taxonomique, pour la dominance l'indice de Simpson, pour la diversité l'indice de Shannon, pour l'équitabilité l'indice de Hurlbert (Voir tableau VI et paragraphe III). L'indice d'équitabilité de Hurlbert a été retenu car le rapport S/Q des listes testées est quelquefois nettement supérieur à 0 (voir chapitre III). Ils ont été calculés sur toutes les listes issues de simulations.

Ces indices n'ayant pas les mêmes ordres de grandeur, ils ont été comparés sur la base de coefficients de variation (notés CV) :

$$CV\% = \frac{\text{Ecart - type}}{\text{Moyenne}} * 100$$

↳2. La seconde méthode pour analyser les différences entre résultats de combinaisons est basée sur une mesure de similarité entre listes faunistiques. Il nous est en effet paru intéressant de comparer la <u>composition</u> des listes faunistiques qui constitue la base d'une approche de type expert pour l'analyse écologique d'une station. La finalité est de tenter de montrer s'il peut y avoir ou pas des écarts importants dans la nature des communautés échantillonnées. La mesure de distance utilisée est celle de Jaccard, elle permet de comparer le pourcentage de similarité entre deux listes faunistiques (Legendre & Legendre, 1979) :

$$I_{jaccard}(\%) = \frac{a}{a+b+c} * 100$$

avec a : nombre de taxons communs aux listes 1 et 2
b : nombre de taxons uniquement présents dans la liste 1
c : nombre de taxons uniquement présents dans la liste 2

Dans le cas des 462 combinaisons de 6 prélèvements parmi 11, il y aurait 106260 indices à comparer! Pour simplifier, nous avons comparé les 462 listes globales simulées à la liste faunistique globale la plus exhaustive, celle qui cumule les 11 microhabitats

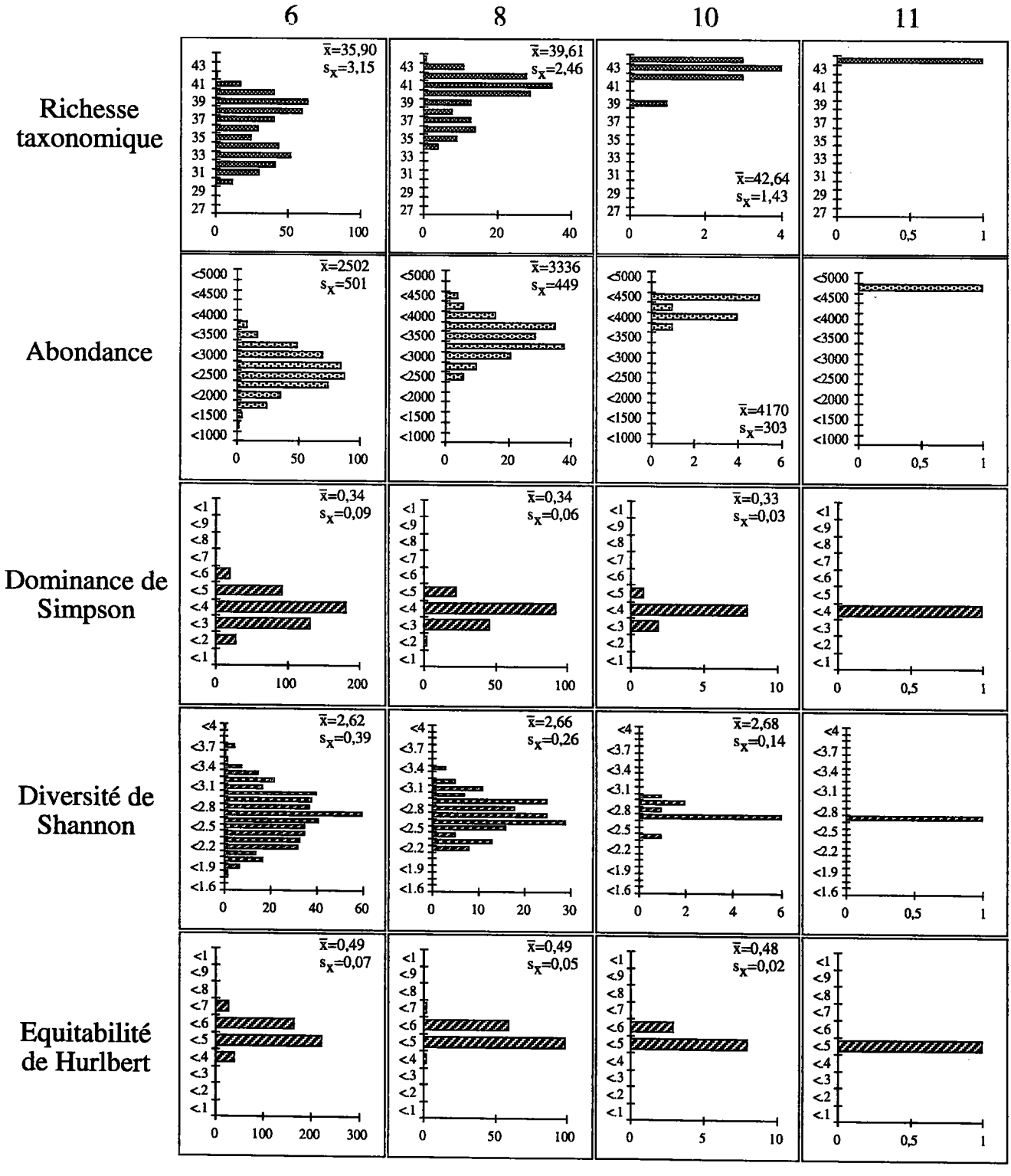


Figure 39 : Distribution des indices de structure pour des combinaisons de 6, 8 ou 10 microhabitats tirés au hasard parmi 11. Exemple de la station Netzenbach.

Dans ces conditions, l'indice de Jaccard devient :

$$I_{jaccard} = \frac{a}{a+b+c} * 100 = \frac{S}{S+0+(S'-S)} * 100 = \frac{S}{S'} * 100$$

avec S=richesse taxonomique de la liste obtenue par simulation
S'=richesse taxonomique de la liste la plus exhaustive.

↳3. Nous avons également utilisé une classification des taxons basée sur leurs abondances relatives et déjà utilisée par Khalaf (1975) et Dolédec (1986). Les sauts de classe pour un même taxon entre plusieurs simulations permettent d'évaluer la variabilité qu'il peut y avoir sur l'effectif d'un taxon (ainsi que la variabilité de l'interprétation qui peut en résulter) en fonction des microhabitats considérés. Le principe est que les taxons sont classés en 4 catégories en fonction de leurs abondances relatives (notée A):

$A \geq 5\%$: Taxon dominant
$2\% \leq A < 5\%$: Taxon sub-dominant
$1\% \leq A < 2\%$: Taxon résident
$A < 1\%$: Taxon sub-résident

1.3. Résultats

1.3.1. Variabilité des indices de structure taxonomique

La figure 39 représente la distribution des valeurs d'un indice obtenue pour une série de simulations avec 6, 8 ou 10 prélèvements pris en compte, ainsi que la valeur obtenue lorsque les 11 prélèvements sont considérés. Les résultats obtenues pour la richesse et l'abondance n'ont pas été pondérés par le nombre de prélèvements qui a servi à les obtenir et ce sont par conséquent des estimateurs biaisés des paramètres correspondants (ils les sous-estiment). Les autres indices sont *a priori* non biaisés car la moyenne des estimations obtenues est très proche de la valeur vraie. La distribution des valeurs d'un indice de structure est dans la plupart des cas normale (Figure 39). L'exemple présenté montre que l'on peut aussi avoir une distribution bimodale pour l'indice 'richesse taxonomique', situation qui correspond au cas où un microhabitat, qui est occupé par un nombre important d'espèces que l'on ne trouve pas ailleurs, est présent ou non dans la combinaison de microhabitats réalisée. On observe également que les écarts de valeurs semblent être importants dans certaines situations. Le cas de l'indice de Shannon pour 6 microhabitats sélectionnés parmi 11 est peut-être le plus évident. Les valeurs extrêmes sont de 1,8 et 4. Les nombres de listes simulées par intervalle de 0,2 bit, entre 2,2 et 3 bits sont très équilibrés. En réduisant le nombre d'échantillons ou en fonction de la nature des endroits prélevés, les risques d'avoir une estimation éloignée des caractéristiques du peuplement global sont donc importants.

Pour ne pas nous limiter à un exemple particulier, nous avons calculé des CV par indice pour l'ensemble des simulations de 6, 8 ou 10 prélèvements parmi 11. Ils permettent d'apprécier quel indice est le plus indépendant de la nature des microhabitats prélevés. L'ordre moyen des CV par indice est le même que ce soit pour 6, 8 ou 10 prélèvements pris en compte.

Pour 5 stations sur 6, l'indice qui a la dispersion la plus faible en fonction des différentes combinaisons, est la richesse taxonomique (Figure 40). La diversité de Shannon-Weaver et l'équitabilité de Hurlbert sont ensuite les plus stables quasiment à égalité (un test ANOVA montre qu'il n'y a pas, et de loin, de différences significatives entre

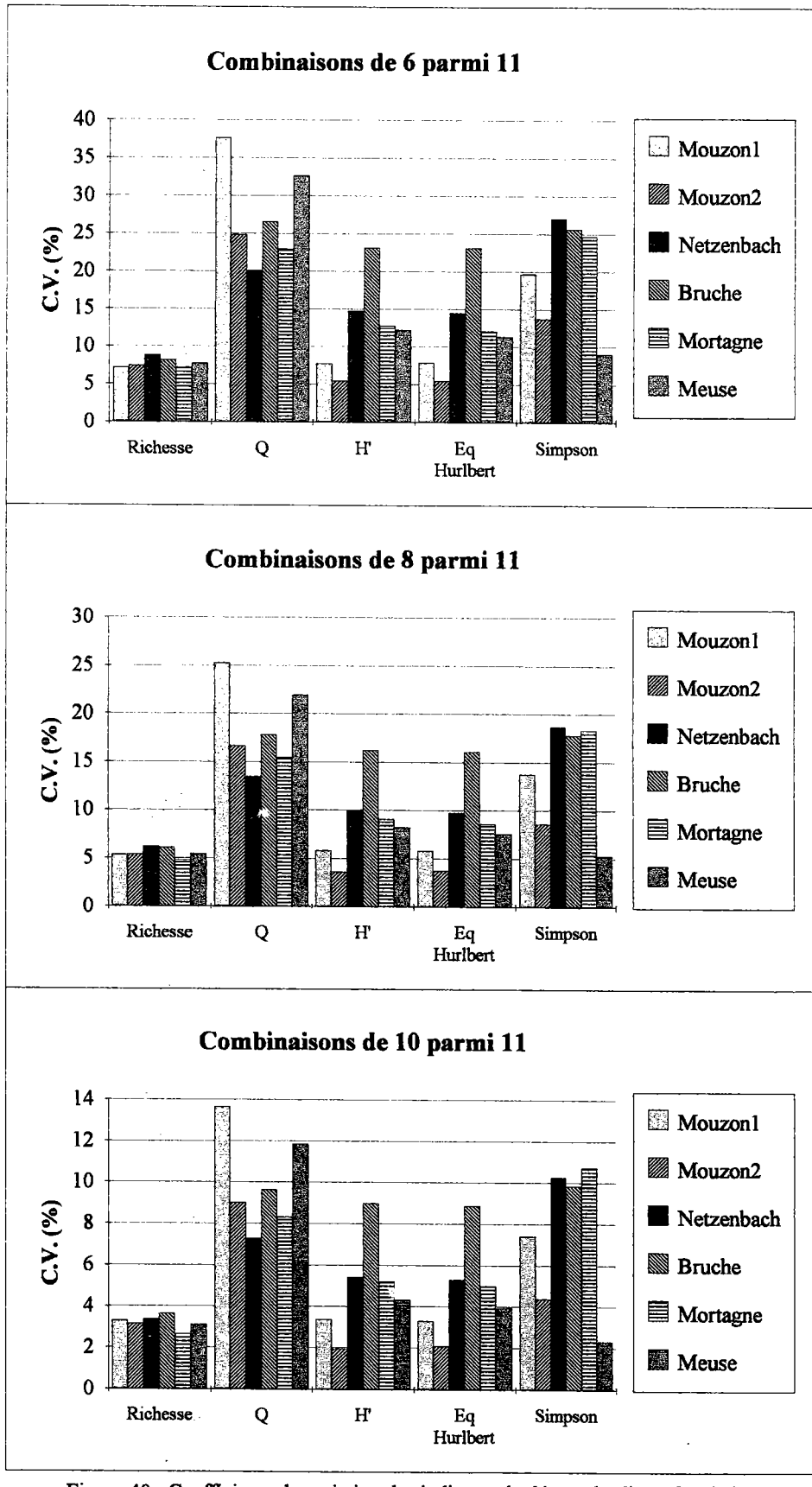


Figure 40 : Coefficients de variation des indices calculés sur les listes faunistiques obtenues par combinaison de 6, 8 ou 10 microhabitats parmi 11.

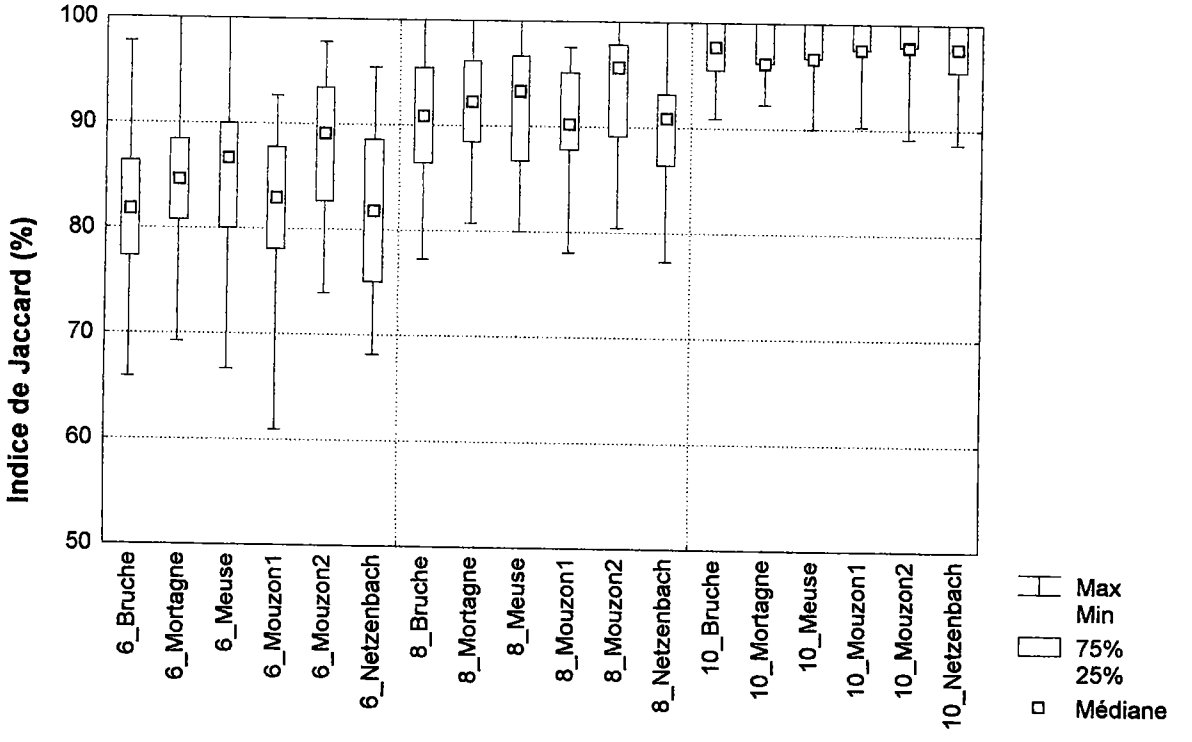


Figure 41 : Indices de Jaccard calculés sur les listes faunistiques obtenues par combinaison de 6, 8 ou 10 microhabitats parmi 11. Les calculs sont réalisés entre une liste obtenue par simulation et la liste faunistique totale de la station.

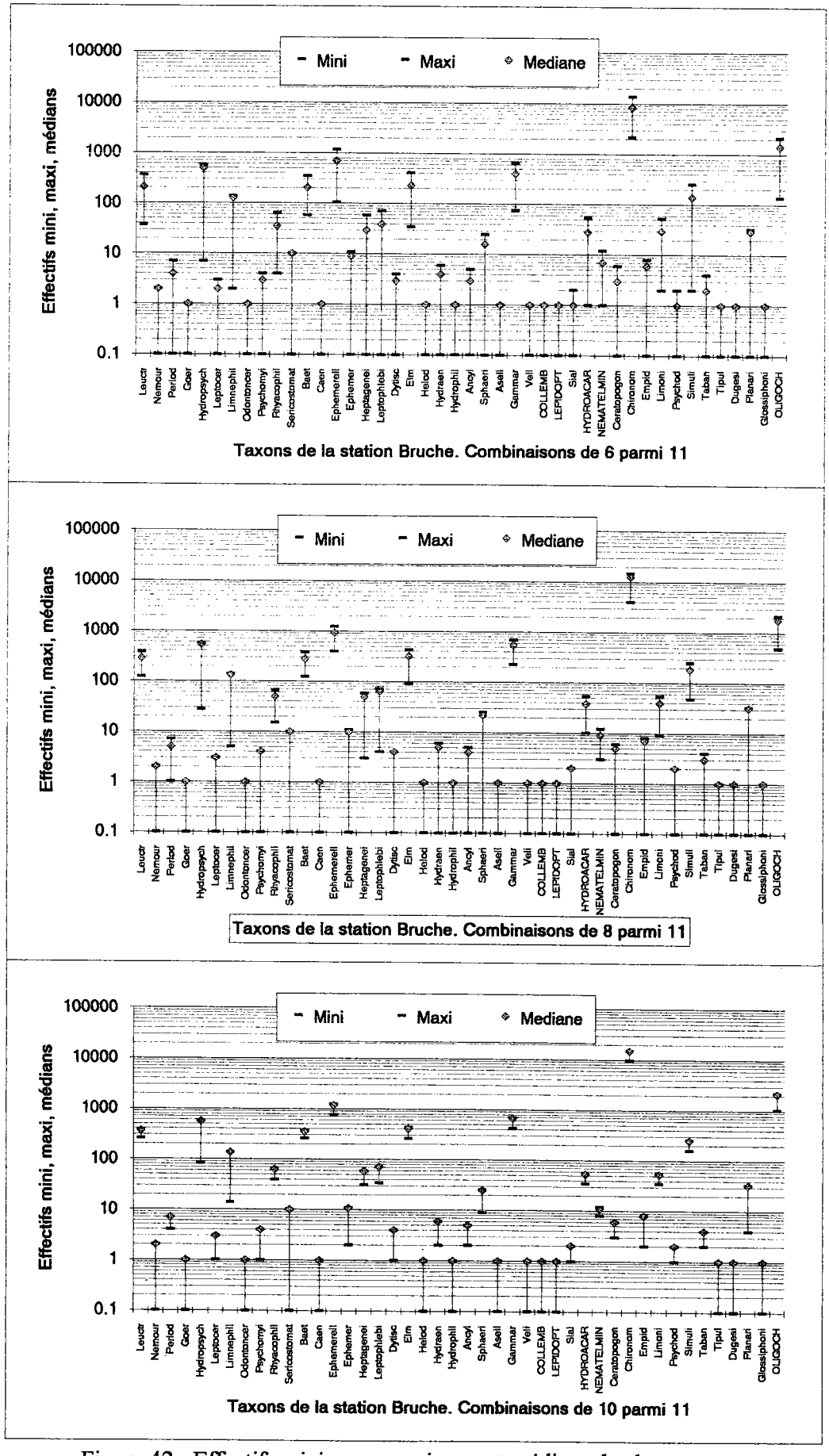


Figure 42 : Effectifs minimum, maximum et médians de chaque taxon obtenus avec les listes faunistiques simulées de la station Bruche 1.

les moyennes de ces indices pour 6, 8 ou 10 prélèvements parmi 11, au mieux $F_{(1,10)}$=0,008, p=93%). L'abondance numérique, et dans une moindre mesure l'indice de dominance de Simpson sont ensuite les moins stables des indices. Les coefficients de variation de la richesse ont des valeurs très comparables d'une station à l'autre, contrairement aux quatre autres indices considérés. On remarque également que l'ordre des indices, en fonction de leurs coefficients de variation, n'est pas le même d'une station à l'autre. En terme de tendances, il semblerait que, quel que soit le nombre de microhabitats pris en compte, un indice de structure taxonomique est plus stable s'il est plus sensible au nombre d'unités taxonomiques qu'au nombre d'individus.

La pente des droites de régression calculées entre le coefficient de variation d'un indice et le nombre de microhabitats pris en compte dans la simulation (les abscisses possibles sont donc 6, 8 ou 10) nous indique quel indice est le plus indépendant du nombre de microhabitats prélevés (Tableau XII). On retrouve le même ordre d'indices que précédemment : richesse, équitabilité, diversité, dominance, abondance.

Tableau XII : Equation des droites de régression entre les CV% d'un indice et le nombre de microhabitats pris en compte pour obtenir une liste simulée (n=638).

Equations (y=ax+b) :	a	b	r
Richesse (S)	1,14	14,62	0,97
Equitabilité de Hurlbert (Eq)	1,91	23,88	0,60
Diversité de Shannon (H')	1,95	24,41	0,61
Dominance de Simpson (I)	3,12	38,67	0,70
Abondance (Q)	4,37	53,53	0,85

1.3.2. Différences de composition faunistique

Les valeurs médianes respectives des coefficients de Jaccard (Figure 41), pour 6, 8 et 10 prélèvements, sont de 82, 91 et 96 % (valeurs médianes les plus faibles obtenues sur les 6 stations), ce qui paraît peu important. La différence entre des listes obtenues par cumul de *n* microhabitats et la liste globale de la station est très logiquement d'autant plus importante que le nombre de microhabitats pris en compte est faible. On observe cependant que les valeurs minimales de coefficients de Jaccard pour 6 et 8 prélèvements peuvent atteindre 61 et 77 %, ce qui n'est pas négligeable.

Les taxons qui différencient les listes faunistiques globales obtenues par simulation ont des effectifs modestes mais non négligeables (Figure 42, exemple de la station Bruche1).

Sur l'exemple de la station Bruche 1 (Figure 42) on observe que pour 10 prélèvements, il s'agit de taxons présents avec au maximum 10 individus, pour 8 prélèvements, ils ont jusqu'à 30 individus, pour 6 prélèvements, jusqu'à 70 individus, ce qui représente un effectif important. Quand le nombre de prélèvements augmente, il est de moins en moins probable de manquer un taxon, ceux manqués ont globalement des effectifs de plus en plus grands.

Le nombre de taxons considérés au moins une fois comme absents sur un lot de simulations (effectif=0) double si l'on passe de 10 à 6 prélèvements, il représente alors 68 % des taxons récoltés (!), et à 8 prélèvements il est encore de 61 %. La probabilité d'avoir des listes faunistiques différentes est par conséquent énorme si l'on choisit de limiter l'échantillonnage à 6 prélèvements (ce qui correspont alors à 6x0,05=0,30 m^2).

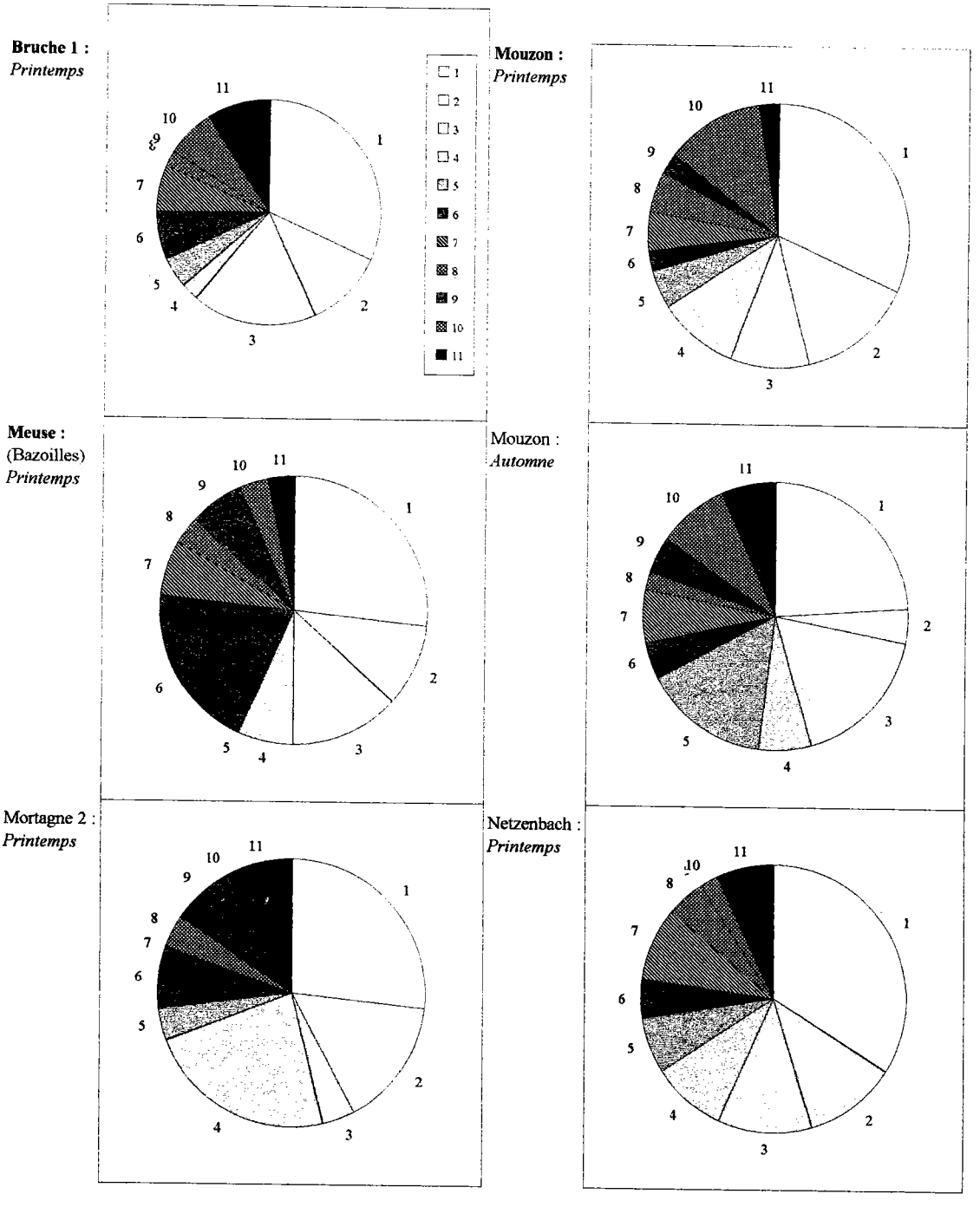


Figure 43 : Occurrences d'échantillonnage des taxons sur les 11 microhabitats de chaque station. La légende des figurés du premier graphique (en haut à gauche) est valable pout tous les autres

Importance des taxons échantillonnés dans peu de microhabitats :

Les 6 stations avec 11 microhabitats échantillonnés ont toutes au moins 24 % des taxons qui n'ont été trouvés que dans 1 prélèvement. De plus, pour nos 6 stations, **le nombre d'unités taxonomiques échantillonnées seulement dans 1, 2 ou 3 des 11 microhabitats prélevés est au moins de 46 %** (Figure 43).

La figure 44 (exemple de la Bruche 1) illustre que pour n'importe quelle simulation, c'est-à-dire pour n'importe quelle combinaison de microhabitats prélevés, **les taxons présents sur peu de microhabitats ont toujours les effectifs relatifs les plus faibles**. Leur absence ne va pas beaucoup intervenir sur l'abondance mais plutôt sur la richesse taxonomique. Ce résultat semble donc en contradiction avec l'analyse des indices de diversité, qui montre que la richesse est statistiquement le paramètre le moins variable (paragraphe V.1.3.1).

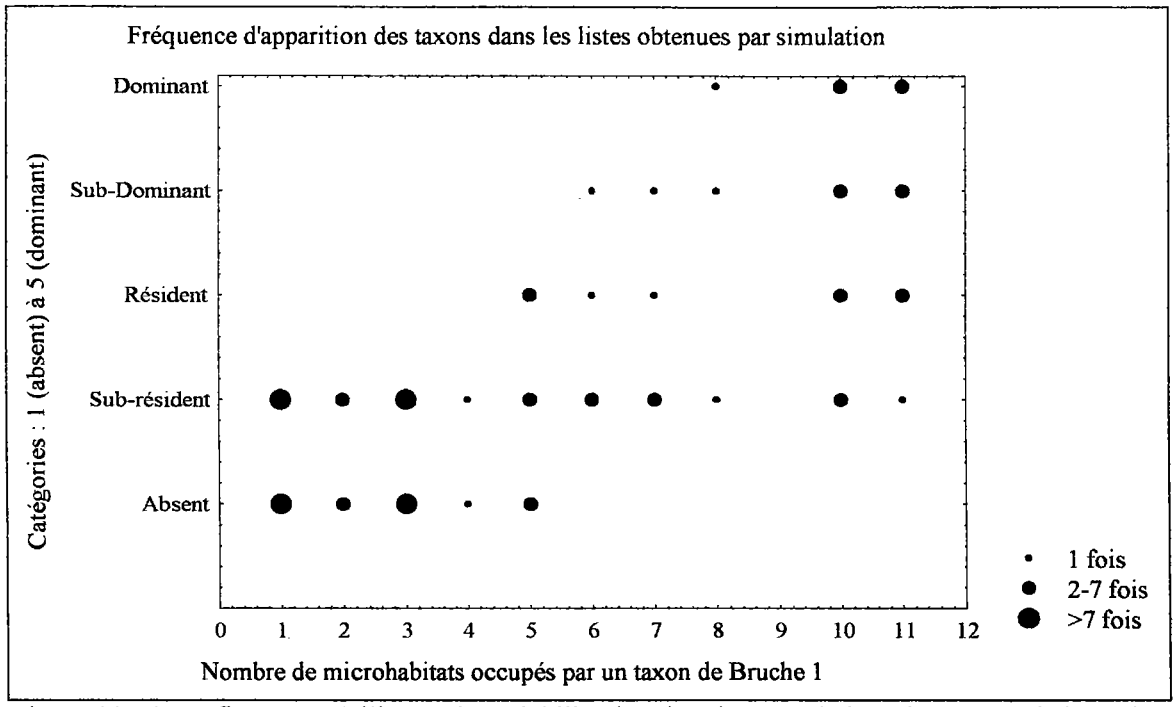


Figure 44 : Cette figure sert à illustrer la variabilité des abondances relatives des taxons de la station Bruche 1 lorsque l'on considère les 462 listes faunstiques issues des simulations de 6 prélèvements parmi les 11 réalisés. Il y a 44 taxons sur la station Bruche 1. Certains ont été échantillonnés sur un seul microhabitat, d'autres sur 2, 3 4, 5, ... 10 ou 11. Ce nombre défini l'abcsisse. En ordonnée, est représentée la classe à laquelle appartient un taxon pour au moins une simulation (classification utilisée par Khalaf, 1975, Dolédec, 1986 et basée sur les abondances relatives des taxons). La taille des points est proportionnelle au nombre de fois où des taxons ont été présents dans cette classe pour **au moins une** des 462 combinaisons de 6 listes parmi 11. Seul le critère de présence-absence a été retenu, c'est-à-dire que si un taxon est toujours considéré comme sub-résident ou au contraire une seule fois sur les 462 simulations, le comptage est le même. Le graphique représente en tout 97 cas (classe α) x (*n* taxons présent pour au moins une simulation), le maximum possible (mais très peu probable) étant de (5 classes) x (44 taxons) = 220 cas.

Une hypothèse serait que pour toute combinaison, il y aurait une sorte de compensation des taxons absents dans un microhabitat par ceux présents dans d'autres. Tous les microhabitats ont un cortège de taxons rares. La résultante de la somme de *n* microhabitats fournit une image différente sur le plan de la composition mais régulière pour ce qui concerne la richesse taxonomique.

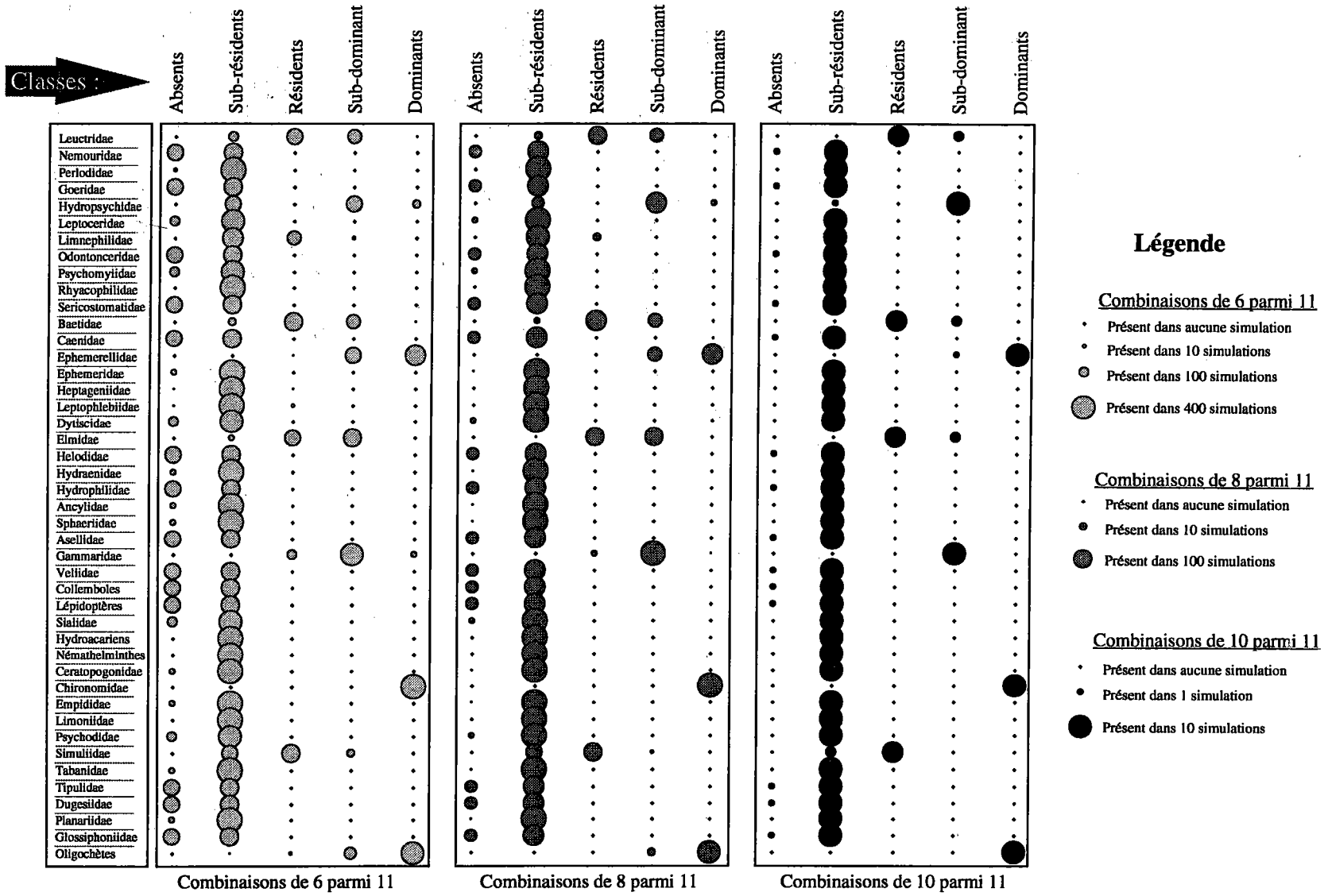


Figure 45 : Effectifs relatifs des taxons de la Bruche en fonction des simulations testées (classification décrite au paragraphe V.1.2.2.). Pour l'ensemble des résultats d'une série de simulations, la taille des points est proportionnelle à l'occurrence d'un taxon dans la classe correspondante. Les résultats obtenus majoritairement pour une combinaison de 10 listes parmi les 11 sont aussi ceux obtenus pour la liste faunistique complète.

1.3.3. Variabilité des abondances relatives

L'effectif médian d'un taxon sur l'ensemble des combinaisons de *n* microhabitats sélectionnés parmi *p* relevés, est extrêmement variable (Figure 42, exemple de la Bruche 1). Toutes simulations confondues, on observe qu'il est assez souvent d'un facteur 10.

Cette grande variabilité peut être illustrée par le calcul des rapports (effectif maximum/effectif minimum) obtenus pour l'ensemble des simulations. Une division par 0 étant impossible, on ne tient pas compte des taxons dont l'effectif est 0 pour au moins une simulation (ce qui revient à ne pas considérer les taxons présents dans moins de 6 microhabitats). On constate sur la station Bruche 1 que ces rapports [(effectif maximum obtenu avec une combinaison)/(effectif minimum obtenu avec une combinaison)] atteignent 127, 27 et 10 pour respectivement 6, 8 et 10 prélèvements parmi 11, confirmant la grande variabilité des abondances obtenues par simulation.

Une grande variabilité des abondances brutes peut être compensée par le fait que tous les taxons d'une communauté sont touchés de la même manière. Dans ce cas, les abondances relatives resteraient les mêmes, et, par conséquent, leurs interprétations ne changeraient pas. Pour examiner la variabilité des abondances relatives, nous avons utilisé les résultats de la classification des taxons déjà utilisée. On constate au pire des sauts de 1 catégorie pour les combinaisons de 10 parmi 11. Par contre, pour des combinaisons de 6 et 8 parmi 11, il peut y avoir des sauts respectifs de 2, 3 et, moins fréquemment, 4 catégories (Figure 45). Les abondances relatives des taxons peuvent donc varier de façon importante et entraîner des différences d'interprétation des listes faunistiques.

1.4. Discussion

1.4.1. Choix du nombre de prélèvements

La finalité de cette partie était principalement de montrer si l'image restituée d'une communauté stationnelle établie après cumul de 6 prélèvements de microhabitats est peu variable (en terme de structure, de composition ou de d'abondances relatives des taxons) en fonction de la nature des microhabitats prélevés.

Le nombre de prélèvements choisis vise à maximiser la probabilité de récolter l'ensemble des taxons présents sur une station pour un minimum d'effort d'échantillonnage et de tri. S'il est trop petit, les taxons à effectifs faibles risquent de ne pas être capturés, s'il est trop grand, les contraintes matérielles sont plus importantes.

Pour Resh & McElravy (1993), la taille de l'unité d'échantillonnage, l'ordre de grandeur des estimations benthiques moyennes, le degré d'agrégation, et le désir de précision sont autant de facteurs qui influencent le nombre de réplicats qui doit être réalisé. En pratique, le nombre de réplicats est généralement "déterminé par l'intuition ou l'expérience et modifié par des considérations d'ordre financier" (Resh, 1979). Selon Stark (1993), si l'on tient compte du coût relativement important de l'échantillonnage (généralement entre 1 et 4 heures de tri par échantillon de Surber), il est préférable de tenter de se limiter à un nombre minimal de relevés.

Nos résultats montrent qu'avec 10 prélèvements, les abondances relatives sont beaucoup moins variables qu'avec 6 ou 8, mais cela tient essentiellement au fait que notre échantillonnage est de 11 prélèvements, parce que, sur ces 6 stations/dates, nous avons repéré 11 microhabitats distincts lors de nos campagnes hydrobiologiques. Il est logique que dans ces conditions, sur le plan de la composition faunistique, 10 prélèvements limitent la probabilité de ne pas échantillonner certains taxons. Peut-être que si nous avions réalisé 14 prélèvements, 10 d'entre eux nous aurait paru insuffisants, mais nous n'avons pas *a*

posteriori les moyens de le savoir. Il est intéressant de noter que les taxons qui seraient éventuellement manqués si l'on ne considère que 10 de nos 11 prélèvements, auraient des effectifs de l'ordre de la dizaine d'individus.

Par ailleurs, d'après le nombre important de taxons spatiallement très localisés, les fortes variations d'abondances relatives et de structure de peuplement que montrent nos analyses, il ne nous semble pas raisonnable de limiter les prospections à 6 prélèvements, qui donnent une image du peuplement stationnel beaucoup trop variable en terme de composition, de structure taxonomique et d'abondances relatives.

Ces résultats rejoignent les conclusions de Stark (1993), pour qui il est nécessaire d'avoir entre 7 et 11 Surber pour estimer avec une précision acceptable (± 20 à 50 %) les densités de macroinvertébrés.

1.4.2. Variabilité des abondances relatives et de la structure taxonomique

Les abondances relatives des taxons d'une liste faunistique sont souvent analysées pour établir un diagnostic sur la qualité biologique d'un cours d'eau. Kerans *et al.*, 1992, ont par exemple montré que l'abondance relative de nombreux groupes trophiques reflète souvent une perturbation anthropique.

Les abondances relatives sont extrêmement liées à la structure de la liste faunistique de la station. Celle-ci dépend de la structure des communautés de chacun des microhabitats qui composent l'échantillon stationnel. La plupart des taxons étant répartis en agrégats (Scrimgeour *et al.*, 1993) et n'ayant pas tous la même dynamique de populations ni les mêmes effectifs, cette structure de peuplement est extrêmement variable. Le cumul de milieux dominés par certains taxons (par exemple Simuliidae sur des hydrophytes, Gammaridae dans des litières) fournit un panel de listes faunistiques pour la station avec une variabilité de structure importante. Un nombre d'échantillons très important serait nécessaire pour obtenir une liste faunistique globale équilibrée en terme de structure taxonomique alors qu'en terme de composition faunistique, avec 10 prélèvements, il semblerait que l'on ait échantillonné la majorité des taxons.

C'est donc la nature des microhabitats, par la structure de leurs communautés autochtones, qui va intervenir sur la structure du peuplement global de la station.

1.4.3. Variabilité des indices de structure

Les indices décrivant la structure d'un peuplement sont couramment utilisés pour décrire l'état d'une communauté d'invertébrés benthiques.

Nos résultats montrent que la richesse est l'indice qui a la plus faible dispersion quelque soit le nombre de prélèvements pris en compte. Pourtant, les écarts de valeurs des différentes combinaisons obtenues pour un nombre de prélèvements peuvent sembler importants mais sont à rapporter à l'ordre de grandeur de cet indice.

Lors d'une étude de la variabilité des peuplements échantillonnés sur des cailloux, Downes *et al.* (1993) ont montré que la richesse spécifique des pierres ne varie pas quelle que soit l'échelle spatiale considérée (entre pierres, entre radiers, entre rivières du même type). Ce serait un paramètre parmi les plus fiables pour des comparaisons inter-stationnelles, sous réserve que la taille des échantillons soit égale (Ludwig & Reynolds, 1988).

A l'inverse, l'abondance numérique est très variable, car fortement influencée par la nature des microhabitats prélevés. Ce paramètre serait par conséquent le moins fiable des cinq utilisés dans cette étude. Downes *et al.* (1993), ont montré qu'il était possible d'observer des variations significatives de densités faunistiques sur de petites échelles d'observation, telles que celles représentées par des groupes de cailloux.

L'indice de Shannon-Weaver, tout comme l'équitabilité, sont les plus stables après la richesse taxonomique. L'indice de Shannon-Weaver a la réputation d'être sensible aux abondances relatives mais peu sensible au nombre d'espèces car il donne un faible poids aux espèces peu abondantes (Hugues 1978; Camargo 1992).

L'indice de Simpson est fortement dépendant de l'abondance relative des espèces abondantes. Il est de ce fait, comme l'abondance, sensible à la combinaison de microhabitats qui fournit la liste faunistique stationnelle.

Selon Green (1979), les indices de diversité ne sont rien de plus que la mesure d'une *multivariate variance* des individus entre les espèces. La variabilité des abondances relatives étant importante, plus un indice mesure cette variance et plus il est sensible à des variations dues au protocole d'échantillonnage.

Est-ce pour autant qu'il faut se limiter à des indices de richesse ? Nous pensons, comme Haedrick (1975), Bournaud & Keck (1980), Boyle *et al.* (1990), et comme le montrent nos résultats du chapitre III, qu'il est malgré tout nécessaire en écologie d'utiliser plusieurs indices en même temps, y compris des indices de diversité ou de dominance. Cependant, la variabilité intra-stationnelle de chacun d'eux devrait être prise en compte lors de comparaisons inter-stationnelles.

1.4.4. Variabilité de composition faunistique, le cas des espèces rares

Il a été montré que la composition d'une liste faunistique pouvait sensiblement varier en fonction des microhabitats retenus dans la combinaison des 8 retenus parmi les 11 possibles. Si 10 des 11 microhabitats sont échantillonnés, les taxons manqués ont des effectifs de seulement 1 ou 2 individus. Pour des combinaisons de 8 et 6 échantillons, on atteint des effectifs allant respectivement jusqu'à 10 et 80 individus pour les espèces présentes mais non retenues. Cela signifie qu'une abondance de l'ordre de la dizaine (densités > 200 ind/m^2) ne garantit pas qu'un taxon puisse être échantillonné si l'on se limite à 6 ou 8 microhabitats prélevés. Les différences de composition faunistique sont essentiellement dues aux espèces à effectifs faibles ou à celles qui sont très agrégées sur le fond de la rivière. Nos résultats montrent qu'il s'agit des mêmes animaux. Nous n'avons pas rencontré de taxons inféodés à un seul microhabitat et ayant un effectif important.

Les espèces rares sont, de façon générale, mal échantillonnées. D'une part, elles peuvent ne pas apparaître dans l'échantillon : l'indice de diversité est alors systématiquement sous-estimé. D'autre part, leur estimation d'abondance est soumise à un intervalle d'incertitude relatif plus important que celui des espèces abondantes (Frontier, 1983).

S'en tenir aux espèces bien échantillonnées ne fait qu'accentuer le biais. Il faut donc faire entrer en ligne de compte la totalité des espèces rencontrées, mais en ayant présent à l'esprit que les espèces pour lesquelles l'estimation de la fréquence relative est la moins bonne entrent pour une partie importante dans le calcul de l'indice, lui conférant une variabilité aléatoire importante (Frontier, 1983).

1.5. Conclusions. Avantages d'un échantillonnage indépendant des microhabitats

En conclusion, nos résultats montrent que nous ne pouvons pas raisonnablement nous limiter à 6 prélèvements lorsque potentiellement il y a 11 microhabitats distincts échantillonnables. Les résultats sont alors trop dépendants de la nature des microhabitats prélevés tant en terme de composition faunistique, d'abondance taxonomique que de structure du peuplement. D'une manière générale, pour obtenir le même degré de précision, il est nécessaire de prélever un plus grand nombre d'échantillons lorsqu'une population est agrégée que lorsqu'elle ne l'est pas (Lamberti & Resh, 1979).

L'interprétation la plus fiable est celle basée sur 10 des 11 prélèvements. Les indices de structure les moins variables sont ceux qui prennent le moins en compte les abondances des taxons, très variables en fonction de la nature des microhabitats prélevés : richesse taxonomique et dans une moindre mesure diversité de Shannon-Weaver. Les mesures de dominance seraient très dépendantes de la combinaison de microhabitats choisie.

Les différences de composition faunistique entre les différentes combinaisons de p listes parmi n sont essentiellement dues à des espèces rencontrées dans un nombre limité de microhabitats, et ce sont précisément celles qui ont des effectifs très faibles. Le problème de l'échantillonnage des taxons rares, et surtout de l'intégration de ces animaux dans les interprétations faunistiques serait à étudier.

Nous pensons qu'une première étape serait de généraliser, dans la mesure du possible, l'échantillonnage séparé des différents prélèvements (i.e. microhabitats) qui composent l'échantillon de la station. Ce serait une façon de tenter de standardiser, ou tout au moins de comparer sur des bases solides, des échantillons de macrofaune benthique, aussi bien pour des études à finalité écologique que dans le cadre de suivis de la qualité d'un milieu. De plus, cette approche par microhabitat se prête bien à un échantillonnage stratifié de la mosaïque de supports qui compose le lit de la rivière, ce qui est conseillé par de nombreux auteurs, biologistes (Cummins, 1962) ou biomathématiciens (Green, 1979; Scherrer, 1984).

Une façon de contourner le problème des variations intra-stationnelles consisterait à limiter l'échantillonnage à certains habitats. Cette approche est envisageable dans le cadre d'un suivi des invertébrés benthiques pour évaluer la qualité d'un cours d'eau. Elle est devenue incroyablement populaire dans quelques pays de l'hémisphère sud où de nombreuses recherches sont en cours sur l'utilisation des peuplements de cailloux pour diagnostiquer l'état d'un écosystème aquatique. Les avantages de cette méthode sont par exemple au niveau de la technique d'échantillonnage (Doeg & Lake, 1981), de la facilité des comparaisons inter-stationnelles (Stout & Vandermeer, 1975), des possibilités d'études expérimentales (Fox, 1977) ou d'une minimisation des efforts de récolte des données (Scrimgeour *et al.*, 1993). La principale limite est que les peuplements de cailloux, pour continuer sur cet exemple, ne sont pas nécessairement les plus sensibles à une perturbation.

Avant d'envisager de telles perspectives, il est nécessaire d'étudier les communautés de différents microhabitats. Une première étape est de déterminer les caractéristiques structurales des peuplements de chaque type de microhabitat, ou au moins de tenter de mettre en évidence l'influence globale de la nature de celui-ci sur la structure du peuplement qu'il héberge. Il s'agit de déterminer si les qualités d'un micromilieu, c'est-à-dire du microhabitat et de son environnement immédiat, correspondent à des types d'organisation particuliers des peuplements d'invertébrés benthiques.

2. Relations entre descripteurs des microhabitats et structure des peuplements

2.1. Présentation du problème

Le but de ce chapitre est de définir dans quelle mesure les caractéristiques du microhabitat, que sont par exemple la nature du substrat, la hauteur d'eau ou la vitesse du courant, vont être associées à la structure de la communauté d'invertébrés hébergée décrite par la richesse taxonomique, l'abondance, la diversité, la dominance ou l'équitabilité. Il est, par exemple, généralement admis que l'abondance du benthos augmente avec la taille du substrat jusqu'aux cailloux-galets puis décroît quand le substrat devient bloc ou roche mère (Ward, 1975) mais qu'en est-il de la richesse taxonomique ou de l'équirépartition ? C'est ce type de relations entre composantes mésologiques et faunistiques que nous avons essayé de montrer dans les analyses présentées ci-après.

2.2. Données utilisées et procédure

Données traitées :

Les données utilisées sont celles récoltées durant l'année 1993. Sept indices de structure faunistique ont été retenus : richesse taxonomique, abondance (exprimée en $\log_2$), diversité de Shannon-Weaver, dominance de Simpson, équitabilité de Hurlbert, indice de Margalef et indice de Menhinick A (formules fournies dans le Tableau VI).

Les données faunistiques ont été confrontées à 7 descripteurs environnementaux synthétisant l'information mésologique issue des observations de terrain ou de leur résultante cartographique. La technique du codage flou (paragraphe II.3.2.) a été utilisée pour coder la nature du substrat. Les autres variables mésologiques sont codées en classes dont les limites (Tableau XIII) ont été choisies (1) de façon à être écologiquement cohérente, et (2) pour que les nombres de relevés de chaque classe soient à peu près équilibrés.

Tableau XIII : Codages des variables (autres que la nature du substrat) décrivant le microhabitat ou son environnement immédiat.

	Modalité 1	Modalité 2	Modalité 3	Modalité 4	Modalité 5
Vitesse au fond cm/s	<= 5	]5-20]	]20-60]	]60-90]	> 90
Profondeur en cm	<= 10	]10-20]	]20-30]	> 30	
Nombre de Froude	<= 0,4	]0,4-1,6]	]1,6-3,2]	]3,2-6,4]	> 6,4
Diversité en *patches*	<= 0,5	]0,5-1]	]1-1,5]	]1,5-2]	> 2
Richesse en substrats	<= 2	3 ou 4	>= 5		

Nature du substrat ou du substrat voisin	Modalités	Nature du substrat ou du substrat voisin	Modalités
Vase	1	Dalles ou Roche mère	9
Limon	2	Argile ou Terre	10
Sable	3	Débris organiques	11
Gravier	4	Algues	12
Cailloux	5	Hélophytes	13
Galets	6	Hydrophytes	14
Pierres	7	Bryophytes	15
Blocs	8	Racines	16

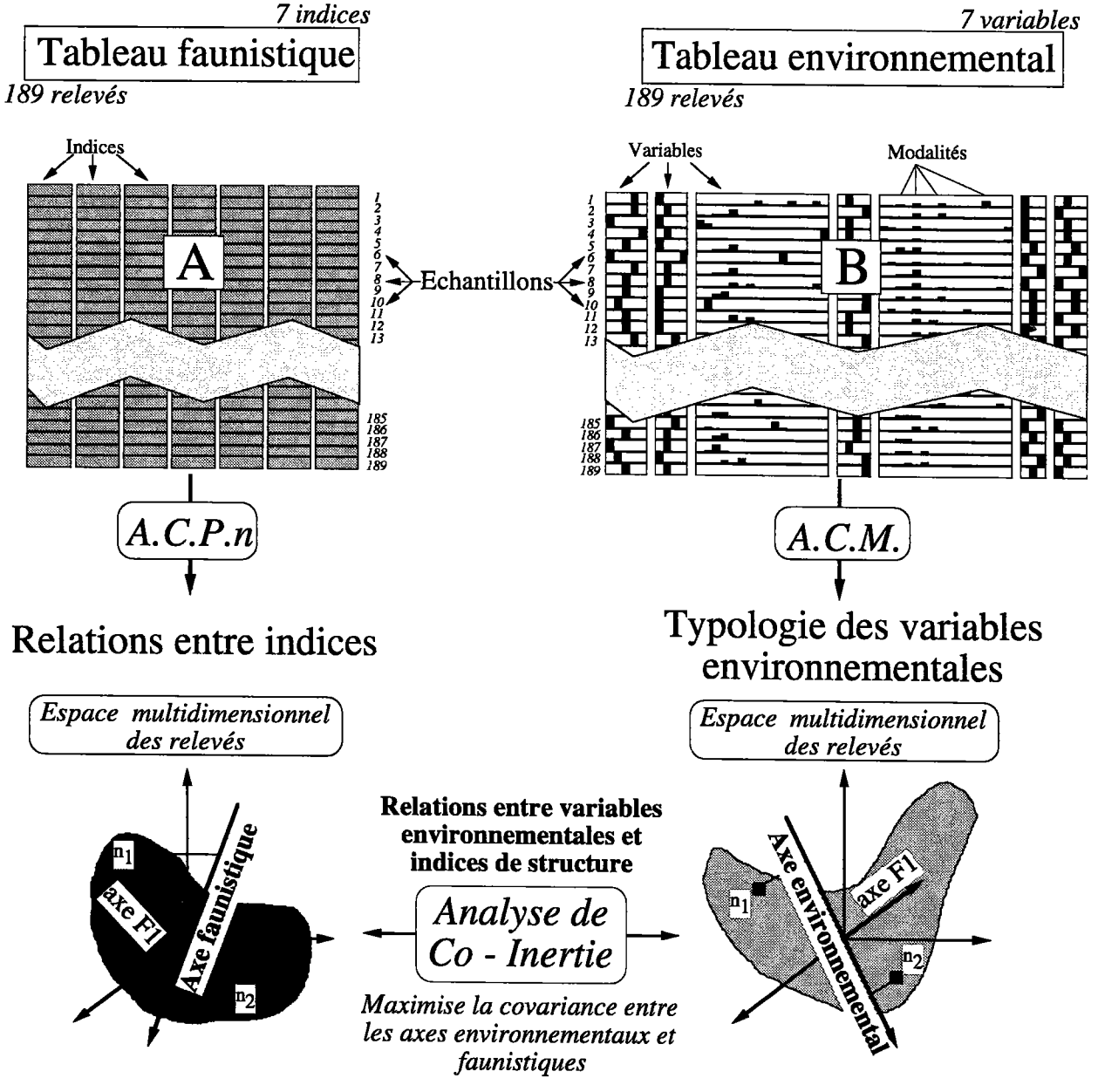


Figure 46 : Procédure d'analyse des relations entre variables environnementales et structure du microhabitat.

Vitesse de courant au fond ($cm.s^{-1}$) et profondeur (cm) ont été mesurées sur le terrain.

Les nombres de Froude donnent des informations sur les conditions hydrauliques au niveau du substrat. Ils peuvent être obtenus à partir de mesures réalisées sur le terrain à l'aide d'hémisphères de forme identique mais de densités différentes qui sont exposées au courant sur un plan horizontal (Statzner & Müller, 1989). L'hémisphère de densité la plus forte qui bouge sous l'action du courant indique les conditions hydrauliques au niveau du substrat. Faute de mesures réalisées sur le terrain, une estimation des nombres de Froude peut être obtenue par la formule (Statzner & Müller, 1989) :

$$Fr = U(gD)^{-0,5}$$

avec : U = vitesse de courant moyenne sur la hauteur d'eau considérée ($cm.s^{-1}$)
g = constante de gravité ($cm.s^{-2}$)
D = profondeur moyenne considérée (cm)

Nous avons appliqué cette formule avec :
g=9,81
D = (profondeur entre la surface et le point échantillonné)/2
U = vitesse estimée à 60 % de la profondeur. Si plusieurs mesures ont été réalisées, elle est obtenue après avoir établi une régression entre le logarithme de la profondeur et la vitesse du courant. Si une seule mesure a été réalisée (par exemple lorsque la hauteur d'eau est très faible), celle-ci a été conservée pour le calcul du nombre de Froude.

Dans ces conditions, l'intérêt des nombres de Froude est moins grand que lorsque des mesures sont réalisées sur le terrain en même temps que les prélèvements hydrobiologiques. Ces valeurs ont cependant été conservées car elles ont l'avantage d'intégrer à la fois la profondeur et la vitesse de courant, deux caractéristiques écologiques importantes pour la microdistribution des invertébrés.

La diversité en *patches* et la richesse en substrats ont été calculées sur des extraits de cartes qui correspondent à une surface ronde d'un rayon de 2 mètres autour d'un point de prélèvement. Il s'agit grossièrement de décrire si l'environnement immédiat autour d'un point de prélèvement, en terme de variété de substrats et de morcellement, a une influence sur la structure du peuplement. Le détail du protocole pour obtenir ces descripteurs est expliqué au paragraphe V.3.2., la partie V.3. étant entièrement consacré au thème de l'influence de l'environnement du point prélevé sur le peuplement qu'il héberge.

N.B. : Les tableaux de base ayant servis à l'analyse de Co-inertie sont fournis en annexe IV.

Méthode :

Dans un premier temps, chacun des deux tableaux est analysé individuellement (Figure 46). Une Analyse en Composantes Principales normée (ACPn) appliquée au tableau [189 relevés x 7 indices de structure] autorise une interprétation synthétique de la structure faunistique des relevés. Parallèlement, une description de la structure environnementale est issue de l'application d'une extension de l'Analyse des Correspondances Multiples aux données exprimées en codage flou (ACM), au tableau [189 relevés x 54 modalités de 7 variables environnementales], suivant la procédure décrite par Chevenet *et al.* (1994).

Puis, une analyse de co-inertie a permis de confronter l'information faunistique et l'information mésologique, par couplage de l'ACP et de l'ACM réalisées précédemment.

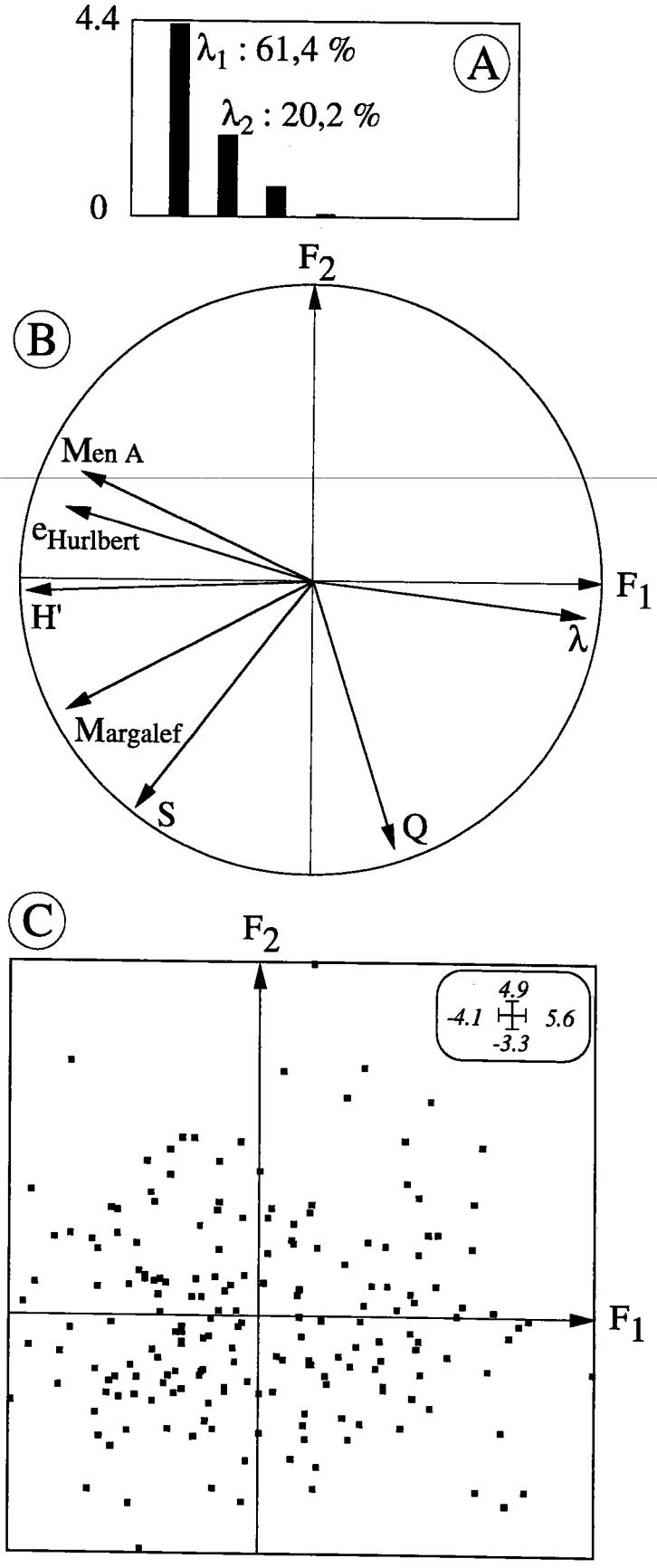


Figure 47 : Plan F1-F2 de l'ACPn du tableau (7 indices x 189 relevés).
La listes des abréviations utilisées est dans le tableau VI.
A : Histogramme des valeurs propres. B : cercle des corrélations.
C : Plan factoriel des relevés.

2.3. Résultats des analyses

2.3.1. ACPn du tableau des indices biocénotiques

Une Analyse en Composantes Principales normée a été utilisée pour analyser le tableau des 7 indices de structure taxonomique. L'histogramme des valeurs propres de l'ACPn (Figure 47) montre une structure majeure dans l'organisation du tableau faunistique, décrite par l'axe F1 (61,2 % de variance expliquée). Les deux premiers facteurs suffisent à décrire l'essentiel de la structure des données (81,4 % de variance expliquée).

La répartition des relevés est homogène sur le plan factoriel principal ce qui montre que le tableau analysé correspond à une gamme de structures faunistiques variées et échantillonnée de manière homogène (Figure 47), et ce qui permet de valider le protocole d'étude.

Le cercle des corrélations (Figure 47) montre l'influence majeure de la diversité de Shannon-Weaver et de l'équitabilité de Hurlbert, qui s'opposent selon F1 à l'indice de Simpson. Tous ces indices ont des corrélations fortes avec l'axe F1 qui peut être considéré comme un axe de diversité/équirépartition, décrivant la répartition des individus en taxons.

L'axe F2 est plus particulièrement corrélé à l'abondance ($\log_2(Q)$), et dans une moindre mesure, à la richesse taxonomique (S). Ces deux descripteurs sont corrélés car le nombre d'unités taxonomiques augmente naturellement avec le nombre d'individus échantillonnés (Frontier & Pichod-Viale, 1993; voir chapitre VI).

Ce premier plan factoriel sépare donc les deux grands concepts que la plupart des indices biocénotiques tente de résumer en une simple valeur.

2.3.2. ACM des descripteurs du microhabitat

Une analyse des correspondances multiples étendue aux codages flous (Chevenet *et al.*, 1994) a été utilisée pour analyser le tableau environnemental. Compte tenu des valeurs propres observées, les deux premiers facteurs sont importants pour décrire la structure principale des données. Pour repérer parmi les variables mésologiques que nous avons choisies celles qui sont signifiantes de celles qui sont plus secondaires (ou accessoires) dans l'explication du premier plan factoriel, nous avons calculé les rapports de corrélation qui sont des pourcentages de variance expliquée (variance des modalités/variance des scores -Chevenet *et al.*, 1994). Le rapport de corrélation est fort si les modalités d'une variable sont bien séparées sur un axe factoriel. Il est inscrit pour chacune des variables de la figure 48, le long des axes factoriels F1 et F2.

Par leurs positions respectives sur les axes F1 et F2, les paramètres "vitesse de courant", "nombre de Froude" et "type de substrat" sont bien représentés sur le premier plan factoriel. Les modalités des substrats minéraux (Figure 48) sont classées selon un gradient de granulométrie, des vases (modalité 1 à l'extrémité positive de l'axe F1) aux galets (modalité 6 à l'extrémité négative de F1) qui correspond à un gradient de vitesse de courant (Figure 48). Les débris organiques (modalité 11) sont placés au même niveau que les substrats à granulométrie fine (limon, sable). Les modalités des variables "nombre de Froude" et "vitesse de courant" ont des positions similaires sur le plan F1-F2. Les trois variables "nature du substrat", "nombre de Froude" et "vitesse de courant" semblent donc inter-corrélées et les positions observées reflètent l'interdépendance de ces paramètres qui sont fonctions des conditions hydrauliques. Il ne s'agit pas seulement de la vitesse du courant en tant que facteur permettant de bien différencier les microhabitats. La force du courant influe sur la granulométrie du substrat pour des granulométries plus fines que les pierres (longueur > 25 cm). Par ailleurs, les modalités des paramètres "diversité en

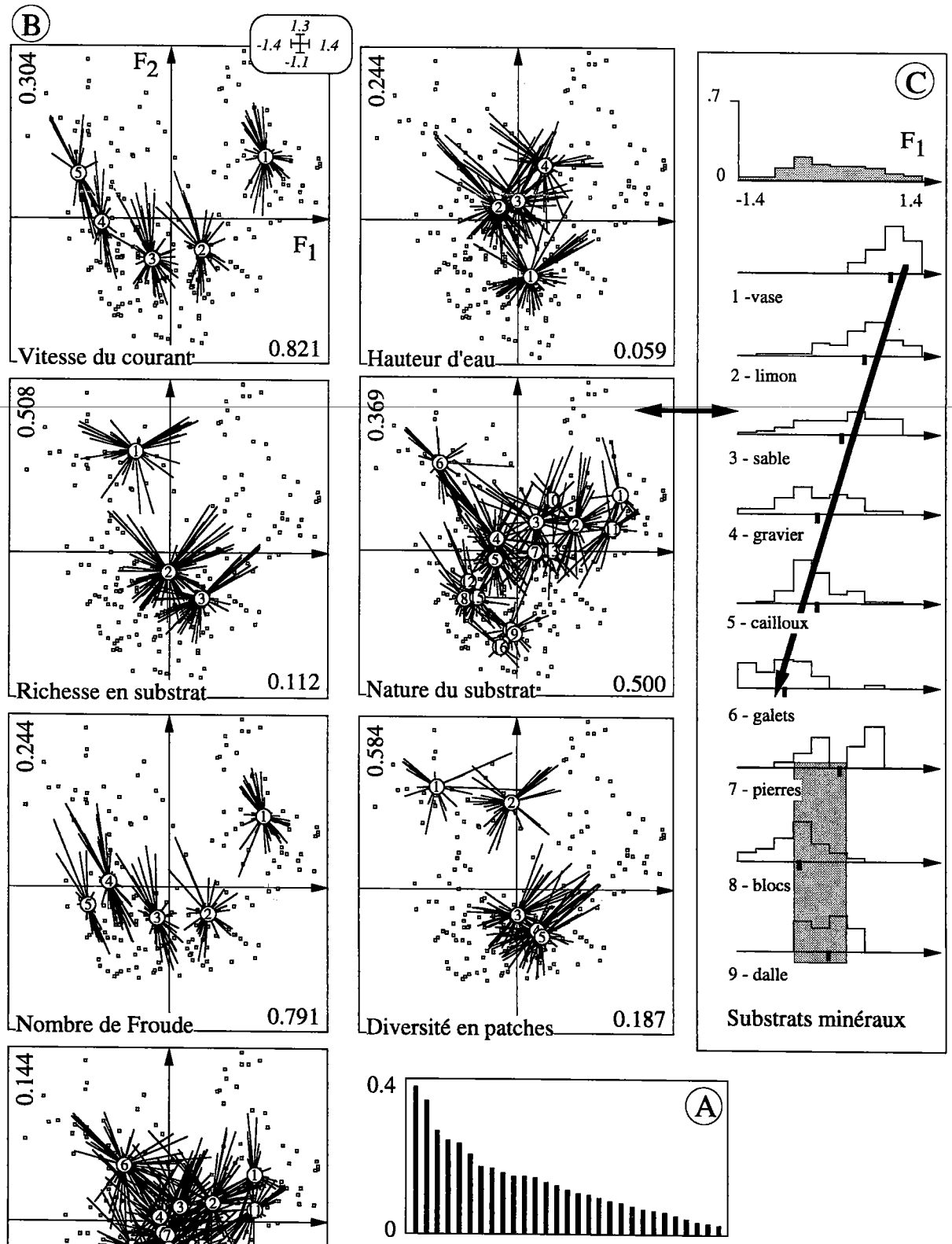


Figure 48 : Plan F1-F2 d'une analyse des correspondances multiples étendue aux codages flous, réalisée sur le tableau (7 variables environnementales x 189 relevés). A : Histogramme des valeurs propres. B : Organisation des modalités des 7 variables, avec les rapports de corrélation de chacune indiqués sur chaque axe. C : Distribution sur l'axe F1 des différentes granulométries des substrats minéraux. La description des modalités représentées est présentée dans le tableau XXIII.

patches", "richesse en substrat" et "profondeur" sont bien séparées par l'axe F2. L'hétérogénéité de l'environnement immédiat autour du microhabitat semble être optimale pour des profondeurs faibles et des valeurs modérées (modalités 2 et 3) de vitesse de courant (Variable 1) et/ou de contraintes hydrauliques (Variable 3). Il est à noter que les modalités de la variable "substrats voisins" (Variable 5) sont plus regroupées que les modalités de la variable "nature du substrat". Il peut en être déduit que, dans la plupart des cas, la mosaïque de *patches* dans un rayon de 2 mètres autour d'un prélèvement ne montre globalement que de faibles différences. Par conséquent, des différences de structure de communautés entre microhabitats seraient plus imputables à des différences entre les microhabitats proprement dit plutôt qu'à des différences entre les environnements immédiats des microhabitats.

2.3.3. Co-inertie entre structure faunistique et caractéristiques du microhabitat

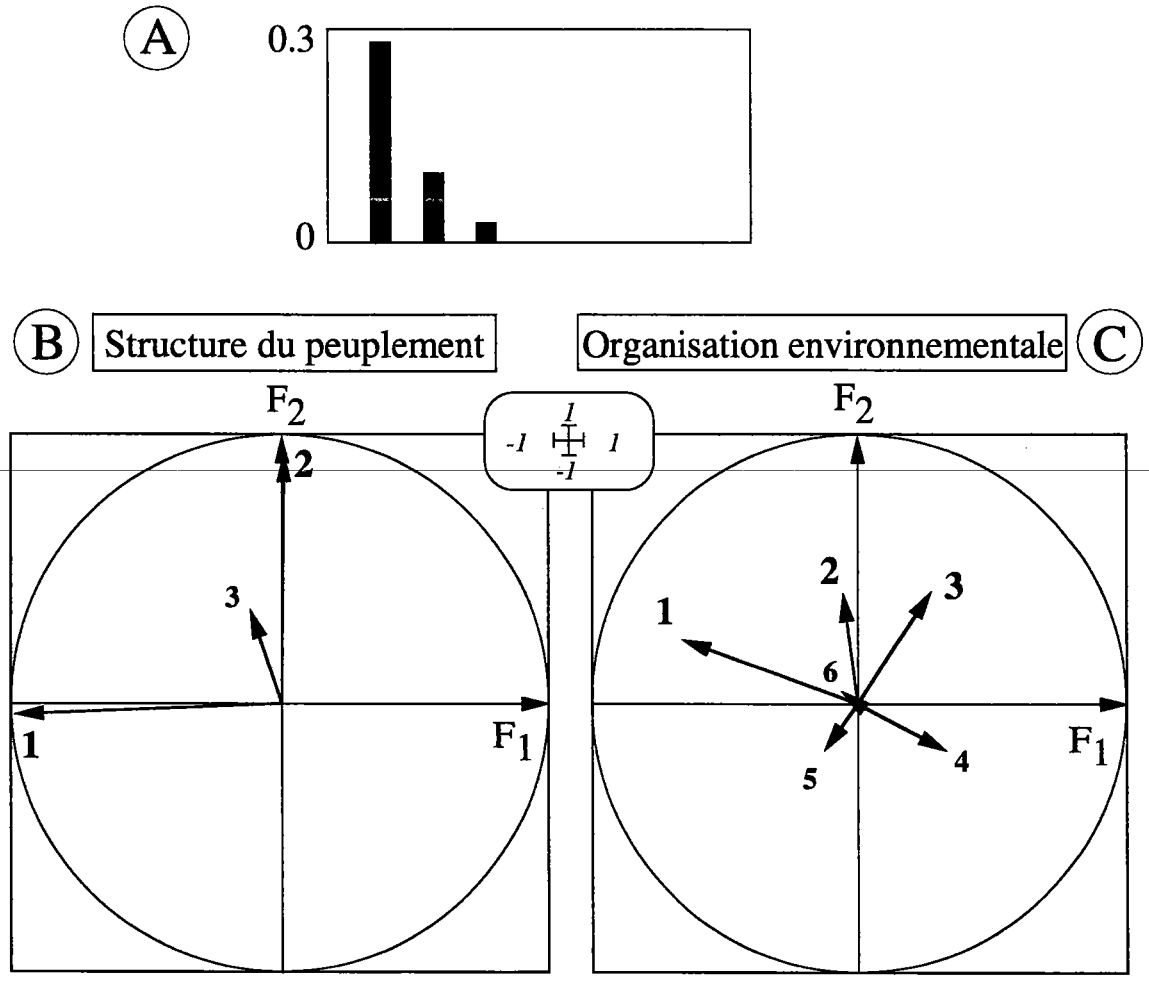
La relation entre la structure faunistique et les descripteurs environnementaux a été examinée par une analyse de co-inertie (Dolédec & Chessel, 1994). Beaucoup de méthodes graphiques multivariées classiquement utilisées (ACP, co-inertie...) ne sont pas des tests statistiques *stricto sensu*. Par conséquent, l'interprétation des résultats fournis par ces analyses contient toujours une part de subjectivité (Grossman *et al.*, 1991; Chevenet *et al.*, 1994). Aussi, afin de réduire la nature arbitraire des facteurs sélectionnés dans l'interprétation de l'analyse de co-inertie, nous avons utilisé un test de permutation qui permet d'examiner la signification de la corrélation entre les deux ensembles de coordonnées projetées des taxons résultant de la co-inertie (Dolédec & Chessel, 1994). Ce test compare la valeur observée du R^2 pour un axe de co-inertie à la distribution des R^2 obtenus à partir de 200 analyses de co-inertie réalisées sur les tableaux de départ dont l'un des 2 voit ses lignes permutées de façon aléatoire.

L'histogramme des valeurs propres (Figure 49, partie A) montre l'importance des deux premiers axes qui représentent, d'après le test de permutation, une co-structure (= une relation) significative ($p<0.005$) entre les communautés benthiques et l'organisation environnementale des microhabitats.

La projection des axes d'inertie des analyses séparées (structure faunistique et organisation environnementale) sur les axes de co-inertie montre que le plan factoriel F1-F2 de la co-inertie représente principalement le plan F1-F2 des paramètres de structure faunistique (Figure 49, parties B) et les plans F1-F2 et F1-F3, de l'organisation des données mésologiques (Figure 49, partie C).

Sur le plan F1-F2, (Figure 49, partie D), les indices de diversité, *sensu lato*, et plus particulièrement la diversité de Shannon-Weaver, la dominance de Simpson, l'équitabilité de Hurlbert sont les paramètres extraits par l'analyse de co-inertie qui sont les plus fortement corrélés avec des descripteurs de microhabitats. L'axe F2 est corrélé à l'abondance et à la richesse taxonomique.

La projection des modalités des variables environnementales sur le plan F1-F2 met en évidence l'importance prépondérante des variables "nature du substrat", "nombre de Froude", "vitesse de courant", "profondeur" dans la structure commune aux informations faunistiques et mésologiques (Figure 50). Au contraire, la "diversité en *patches*" et la "richesse en substrats" ne semblent pas intéressantes pour expliquer la structure faunistique. Ces variables ont été retenues pour tenter de montrer l'effet potentiel de phénomènes de contagion sur la structure des communautés d'invertébrés. Leurs positions sur le F1-F2 de la



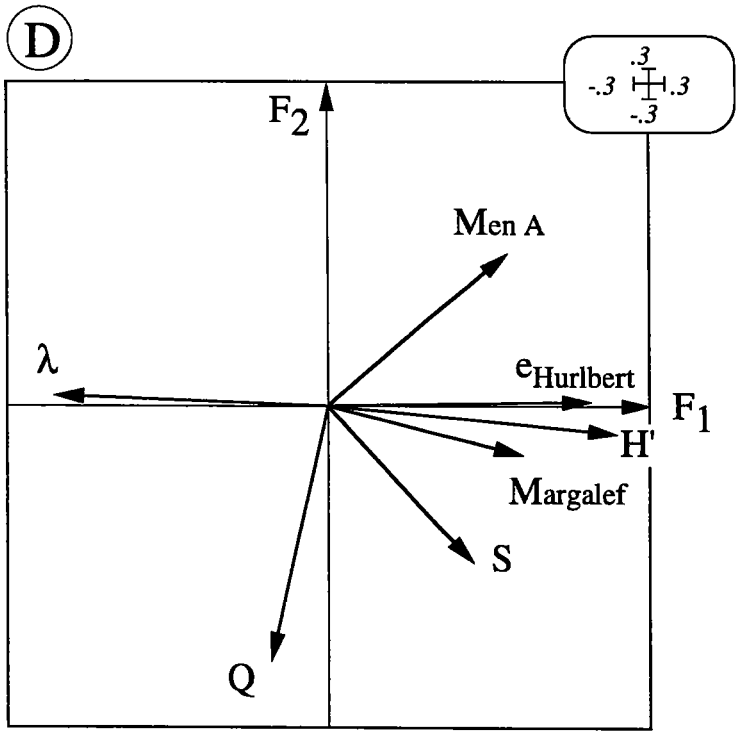


Figure 49 : Co-structure entre les indices biocénotiques et les variales environnementales, établie par une analyse de co-inertie. A : Histogramme des valeurs propres. B & C : Relations entre les analyses multivariées indépendantes et l'analyse de co-inertie. Chaque cercle représente les principaux axes des analyses de départ projetés sur les axes de co-inertie (F1 et F2). D : Position des indices de structure sur le plan F1-F2 de la co-inertie.

co-inertie suggèrent, qu'à cette échelle d'analyse au moins, ces phénomènes biologiques n'ont pas un impact significatif ou ne peuvent être efficacement mis en évidence.

Le premier plan factoriel montre les grandes tendances dans la position des modalités des variables environnementales projetées en fonction de la position des 189 relevés selon leurs structures faunistiques. La première diagonale du plan correspond à un gradient de hauteur d'eau (Figure 50). La seconde diagonale met en évidence un gradient de vitesse de courant et de granulométrie allant des vases ou limons en faciès lentique aux substrats plus grossiers en faciès lotique (Figure 50). Un gradient des nombres de Froude, qui définissent les caractéristiques hydrauliques d'un *patch* à partir d'une combinaison de la vitesse du courant et de la profondeur, est orienté le long de l'axe F1. La modalité 5 des variables vitesse de courant et nombre de Froude, qui représente les conditions les plus contraignantes pour la faune, est exclue de ce gradient. Par ailleurs, les supports organiques (racines, végétaux, litière), à l'extrémité négative de l'axe F2, sont opposés aux substrats compacts, dalle et terre.

Pour mettre en évidence de façon efficace les relations entre la structure biocénotique des peuplements d'invertébrés et la nature du support qui compose le microhabitat, nous avons procédé à des projections orthogonales des modalités de la variable "substrat" sur les axes de richesse taxonomique (Figure 51, partie B), d'abondance numérique (Figure 51, partie C) et d'équitabilité (Figure 51, partie D). Les différents supports peuvent alors être regroupés et analysés en fonction de leur proximité sur chacun de ces axes de structure faunistique. Pour vérifier la validité de cette méthode nous avons procédé au calcul de la valeur moyenne prise par chaque indice sur chaque type de substrat. Ces moyennes sont en fait des moyennes pondérées de façon à tenir compte du codage de la variable substrat. Chaque type de substrat est présent dans un certain nombre de relevés avec une importance (= fréquence relative) variable. A chaque relevé correspond un peuplement faunistique décrit par un certain nombre d'indices de structure. Chaque valeur d'indice de structure observée est pondérée par la fréquence relative du type de substrat considéré dans le relevé analysé. La moyenne pondérée de ces différentes valeurs est calculée pour chaque substrat. Des représentations en nuage de point des indices moyens par type de substrat en fonction de leurs positions sur les axes de richesse, d'abondance et de diversité du plan F1-F2 de la co-inertie ont ainsi pu être réalisées (présentées en annexe IV). Ils permettent de valider l'interprétation faite de la position des différents supports le long d'un axe correspondant à un indice biocénotique.

2.4. Discussion

2.4.1. Rôle de la nature du substrat

Le rôle majeur de la nature du substrat et de la vitesse du courant n'est plus à démontrer en tant que facteur primaire de microrépartition des invertébrés aquatiques (Hynes, 1970, Lavandier, 1979, Minshall, 1984). De nombreux auteurs ont confirmé que la nature du substrat est utilisable pour prédire l'abondance et quelques fois la diversité des macroinvertébrés benthiques (Milner *et al.*, 1981; Minshall, 1984; Ormerod & Edwards, 1987; Jowett & Richardson, 1990).

Dans cette analyse, la nature du support apparaît également comme un, sinon le, facteur primaire dans la définition de la structure d'une communauté. Des relations peuvent être établies entre les caractéristiques des substrats et les paramètres de structure taxonomique des communautés animales correspondantes (Figure 51).

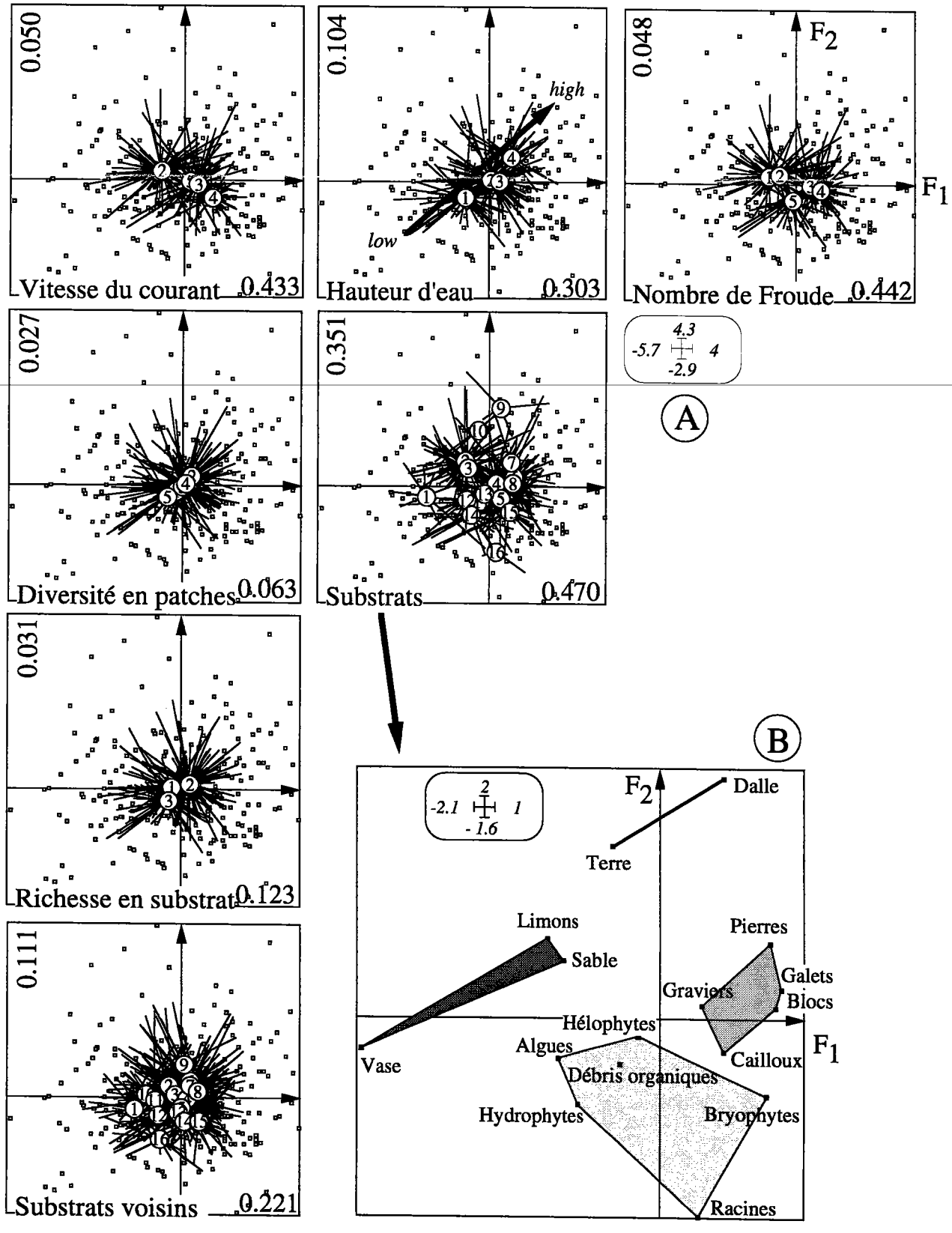


Figure 50 : Co-structure entre les indices biocénotiques et les variables environnementales, établie par une analyse de co-inertie. A : Organisation des variables environnementales sur le plan F1-F2 des relevés, positionnés en fonction de la structure faunistique. Les rapports de corrélation de chaque variable sont indiqués sur les axes. B : Détails des positions des modalités de la variable nature du substrat sur F1-F2.

Richesse taxonomique et complexité du microhabitat :

La richesse taxonomique semble correspondre à un gradient de complexité des supports, répartis en 3 groupes (Figure 51, partie B).

Le premier groupe, correspondant aux substrats avec une faible hétérogénéité spatiale à l'échelle du microhabitat, se trouve sur la partie négative de l'axe de richesse (en terme de coordonnées sur F1). Ce groupe de supports a de faibles potentialités d'accueil pour les invertébrés benthiques. Ce sont soit des supports qui ne sont que des surfaces, dalle ou terre (donc colonisables en deux dimensions, alors que les autres habitats le sont suivant trois dimensions), soit des substrats meubles (vase, limon, sable) dont la compacité est très sélective pour les animaux. A l'opposé de ce groupe, sur la partie positive de l'axe de richesse, on trouve un second groupe constitué des supports racines et bryophytes qui ont la particularité d'être fortement hétérogènes. Tous les autres supports constituent un troisième groupe qui se trouve dans une position intermédiaire entre les deux premiers. Par conséquent, il semblerait que la densité des refuges spatiaux (c'est-à-dire le nombre de niches écologiques permettant de limiter les interactions biotiques et favorisant la récolte de nourriture, la mue et/ou la reproduction) procurée par l'hétérogénéité du support, favorise l'obtention d'une richesse taxonomique élevée dans la communauté. Pour les mêmes raisons écologiques, le nombre d'animaux (abondance) est également plus important sur un habitat très hétérogène.

La richesse taxonomique et le nombre total d'individus peuvent être vus comme le résultat d'un gradient de complexité de l'habitat. La complexité structurale de l'habitat entraîne une diversité biologique plus importante de la communauté car l'hétérogénéité spatiale diminue les phénomènes de prédation et de compétition et facilite la coexistence, en d'autres circonstances impossible, d'animaux en compétition (Holt, 1984, 1987; Comins & Hassell, 1987).

Lors d'une importante étude de rivière de montagne, Cowie (1985) trouva que la richesse taxonomique est plus importante là où la structure du lit est plus hétérogène, et offre probablement une plus grande diversité d'habitats.

Cogérino (1989) définit la complexité d'un microhabitat comme étant à la fois (1) son hétérogénéité spatiale, et (2) sa structure dans l'espace, c'est-à-dire le type de surface ou de volume effectivement utilisable par les macroinvertébrés. Dans notre analyse, les milieux les moins complexes sont les substrats sableux, limoneux, les dalles, la terre, qui offrent un faible choix de niches écologiques ou de refuges. Les refuges physiques de taille importante, et particulièrement ceux avec un écoulement d'eau, sont reconnus comme influant sur une population ou sur la structure d'un peuplement (Lancaster & Hildrew, 1993). La pauvreté des fonds meubles, sables en particulier, est une constatation classique dans l'étude des eaux courantes (Lavandier, 1979). La taille et la mobilité de leurs constituants limitent le peuplement aux formes capables de s'immiscer sans dommage dans les interstices : larvules diverses mais surtout Oligochètes, Diptères Chironomidae et Empididae. Elles excluent les invertébrés non adaptés à la compacité du milieu, plus trapus ou plus fragiles (Lavandier, 1979, Bournaud & Cogérino, 1986).

A l'opposé, les supports les plus complexes, tels que les bryophytes, peuvent offrir à une petite échelle spatiale un grand nombre de refuges qui peuvent servir à certains organismes de zones tampons contre des perturbations abiotiques. Ce sont de bons abris contre les stress hydrauliques (Webster *et al.*, 1983), car la vitesse du courant y est réduite, et ils contiennent des quantités importantes de matière organique et de périphyton, ce qui influence fortement la microdistribution des invertébrés (Suren, 1993). D'une façon générale, les microhabitats avec une grande hétérogénéité spatiale remplissent des fonctions importantes (site d'oviposition, zones d'éclosion et de croissance pour les jeunes

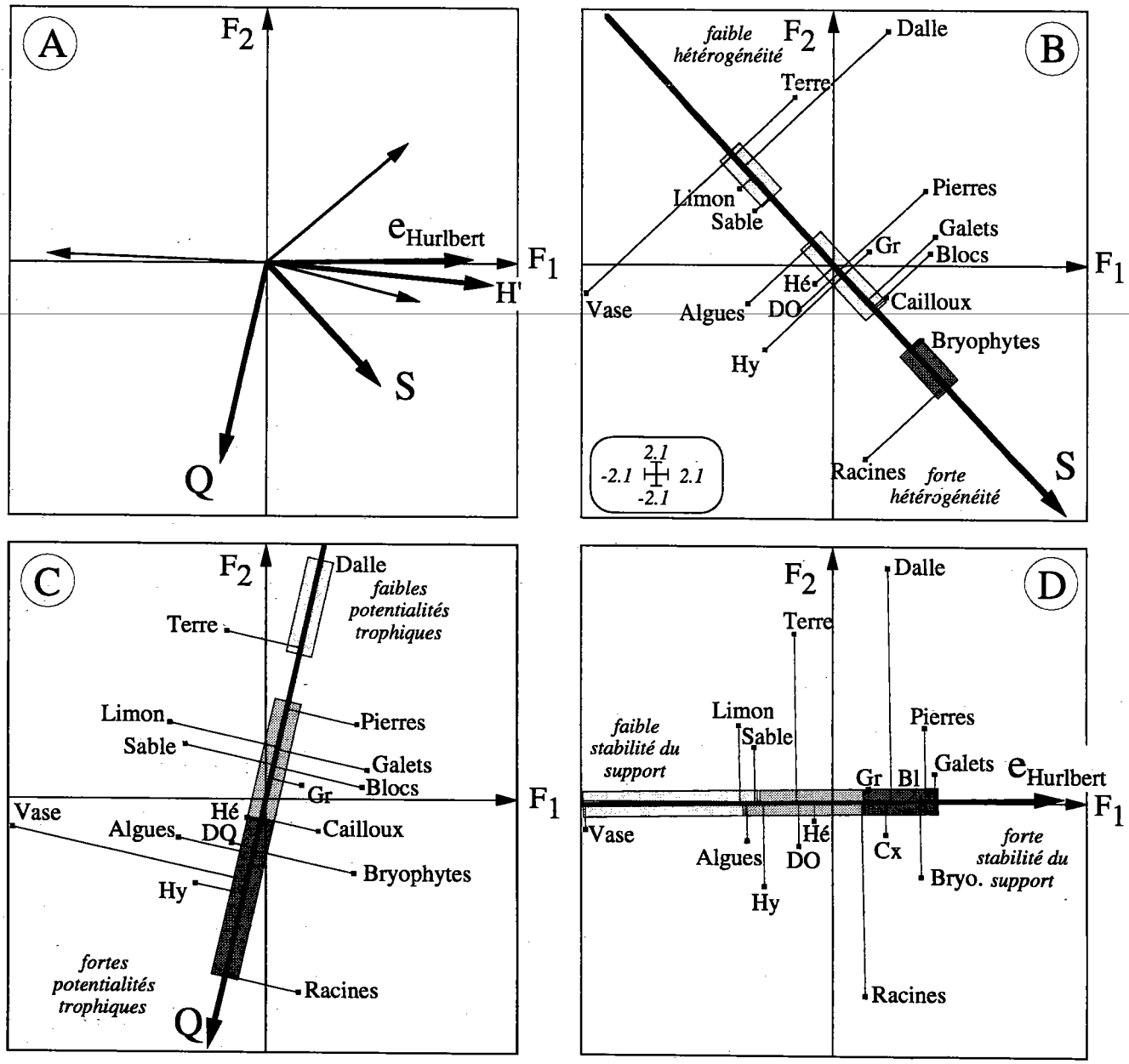


Figure 51 : Relations entre les indices de structure (A) et les différents types de substrat étudiées au moyen d'une analyse de co-inertie. Les projections orthogonales des modalités de la variable nature du substrat le long des axes (B) de richesse taxonomique, (C) d'abondance et (D) d'équitabilité ont été réalisées sur le plan F1-F2 de la co-inertie. (DO = Débris organiques, Hy = Hydrophytes, Hé = Hélophytes, Bl = Blocs, Cx = Cailloux, Gr = Graviers)

larves, abri pendant les crues *etc*), comme le décrit Suren (1991) pour des bryophytes. Dans un travail sur les microhabitats de rive du Rhône, Bournaud & Cogérino (1986) observent que les milieux de végétation apparaissent comme les plus riches. Ils constatent également que la structure spatiale complexe des racines offre un bon nombre d'abris tout en étant relativement bien exposée au courant, assurant ainsi un bon renouvellement de l'oxygène.

Des études expérimentales ont également permis de montrer que la taille et la forme d'un support minéral influent sur la richesse spécifique de la communauté. Hart (1978) a trouvé des richesses plus importantes sur des substrats de forme irrégulière, car leur microhétérogénéité est alors plus grande. Brönmark *et al.* (1984) et Minshall (1984) ajoutent qu'une augmentation de la taille du support favorise généralement la diversité des habitats. Plus récemment, O'Connor (1991) et Douglas & Lake (1994) ont montré que l'addition de rayures (*grooves*) à la surface d'un substrat en conservant une aire constante augmentait la richesse spécifique. Cependant, ces résultats contrastent avec ceux de Downes & Jordan (1993), qui, sur des expériences similaires, ne trouvent pas de différences significatives. Ils contrastent également avec ceux de Erman & Erman (1984) qui observent des abondances plus importantes pour des pierres dont la surface est plus hétérogène (rugueuse) mais sans différence de richesse taxonomique. Erman & Erman (1984) mettent en garde cependant contre toute extrapolation hâtive de tels résultats car des facteurs comme le temps d'immersion des substrats peuvent éventuellement influencer fortement les résultats, et rendre les comparaisons avec un support naturel délicates. Dans le même ordre d'idée, Gawne & Lake (1995) ont suggéré que l'aspect temporel pouvait être important pour expliquer les relations entre un peuplement et son habitat, notamment du fait de la couverture biologique qui s'y développe.

Abondance et potentialités trophiques :

La limitation des ressources nutritives est souvent proposée comme un facteur majeur contrôlant la dynamique des communautés (Richardson, 1991; Dobson & Hildrew, 1992).

Dans ce travail, l'abondance, nombre d'individus dans le microhabitat, semble liée aux potentialités trophiques du support, c'est-à-dire à la quantité et la qualité de nourriture offerte.

Les potentialités trophiques semblent augmenter le long de l'axe F2 (Figure 51, partie C). Les supports se répartissent une nouvelle fois en trois groupes. Le premier comprend les substrats dalle et terre, qui peuvent être considérés comme ayant les plus faibles potentialités trophiques. Ils ne peuvent retenir de débris organiques et les macroinvertébrés (à l'exception des prédateurs) ne peuvent se nourrir que de la couverture biologique qui s'y développe, essentiellement composée d'algues. Le second groupe réunit les substrats minéraux qui ont la propriété de collecter et concentrer les débris organiques (Rabeni & Minshall, 1977). De plus, les substrats minéraux les plus grossiers offrent aux algues une stabilité et une surface de développement plus importantes ; caractéristiques qui apparaissent comme cruciales pour la nutrition des racleurs et des brouteurs. Le troisième et dernier groupe est constitué de supports organiques (détritus et plantes) qui présentent les mêmes potentialités trophiques que les deux premiers groupes tout en constituant eux-mêmes une source de nourriture potentielle pour les invertébrés. Ce gradient trophique illustrerait donc les relations entre les potentialités trophiques du support (sans prendre en compte la communauté elle-même) et le nombre d'invertébrés échantillonnés.

Les racines de rive, proches de la surface de l'eau, apparaissent comme ayant les potentialités trophiques les plus importantes du fait de leur grande capacité à "filtrer" et piéger les débris organiques. Lavandier (1979), Diehl (1993) observent que les zones les

plus densément peuplées sont celles qui assurent à la faune un maximum d'abris accessibles et des ressources nutritives suffisantes.

Egglishaw (1969), Crowder & Cooper (1982), Drake (1984), Gilinsky (1984), Gregg & Rose (1985) et Winterbourn (1990) ont montré que l'abondance d'espèces augmentait significativement avec la quantité de débris organiques, la densité de la couverture algale épilithique ou la biomasse de macrophytes. Au sein d'un même support la quantité de nourriture potentiellement disponible influence les densités d'invertébrés (Suren 1991, 1993 sur des bryophytes). Les observations et résultats d'Egglishaw (1964), Fahy (1975), Rabeni & Minshall (1977), Culp *et al.* (1983), Wallace & Gurtz (1986) et Dudgeon (1988) démontrent que la quantité de débris organiques allochtones et/ou la quantité de périphyton autochtone ont des rôles déterminants vis-à-vis de l'abondance totale de macroinvertébrés des sédiments de rivière, même si cela n'a pas été systématiquement trouvé (Drake, 1984; Barmuta, 1986). Pour Dobson (1994), plus encore que l'aspect quantitatif, c'est l'appétence de la ressource nutritive qui doit être prise en compte.

Comme dans une majorité d'écosystèmes (Frontier & Pichod-Viale, 1993), l'augmentation de l'abondance numérique du peuplement d'un microhabitat est parallèle à une augmentation de sa richesse spécifique (ou taxonomique). Par conséquent, il semble logique d'observer une augmentation simultanée de la richesse <u>et</u> de l'abondance <u>en fonction de la complexité</u> de l'habitat. Dans une étude de supports de ponte de différentes dimensions fractales, c'est-à-dire de différents niveaux de complexité, Jeffries (1993) suggère que la complexité de l'habitat est un facteur important pour déterminer le nombre d'individus sur les macrophytes d'eaux courantes. Selon lui, la complexité, en tant que propriété de l'habitat, devrait être appréhendée indépendamment de la surface habitable pour les invertébrés, et étudiée comme un facteur à part entière.

Nos résultats (voir les coordonnées sur l'axe F1 de la co-inertie, figures 50 et 51) sont également en accord avec l'hypothèse classique d'une augmentation de l'abondance en invertébrés benthiques en fonction d'une augmentation de la granulométrie des substrats minéraux jusqu'aux cailloux-galets, puis d'une diminution avec les substrats pierres et blocs (Ward, 1975; Brusven 1984; Minshall, 1984; Jowett & Richardson, 1990; Quinn & Hickey, 1990).

Equitabilité et stabilité du support :

L'équitabilité est fortement liée à l'axe F1 (Figure 51, partie D). Cet axe correspond à un gradient de contraintes hydrauliques (jusqu'à 90 cm/s pour la vitesse du courant et 6,4 pour le nombre de Froude). On remarque encore une succession de trois groupes de supports le long de cet axe : les substrats présentant une granulométrie fine, les substrats organiques et les substrats minéraux de granulométrie plus importante.

Cette succession correspondrait à un gradient de stabilité de l'habitat, intégrant la notion de pérennité dans le temps et de résistance face au courant ce que Cogérino (1989) défini comme étant la fragilité du microhabitat.

Les substrats vase, sable et limon, (Figure 51, partie D) sont les habitats les plus mobilisables lors de stress hydrauliques. Les plantes aquatiques évoluent dans le temps de sorte que les microhabitats "végétaux", en fonction de leur stade de développement, ont des caractéristiques différentes. Durant la campagne d'automne, quelques échantillons ont été prélevés alors que les plantes étaient en phase de sénescence. Au contraire, les substrats minéraux, des graviers aux dalles sont plus stables dans l'espace et dans le temps.

De plus, la hauteur d'eau, qui augmente avec l'équitabilité, contribue à la stabilité du support en diminuant la probabilité d'avoir un assec au cours de l'année. La meilleure contribution de cette variable sur le plan de la co-inertie par rapport au plan de l'ACM sur variables environnementales (Figure 48), renforce l'observation d'un effet positif de la hauteur d'eau sur l'équitabilité. Bournaud & Cogérino (1986) à partir d'une étude des rives du Rhône notent que les différences essentielles observées entre les microhabitats peuvent s'interpréter en grande partie par des différences de stabilité, par exemple entre pierres et végétaux ou entre racines et branches.

Sur un plan théorique, selon les modèles tels que '*The intermediate disturbance hypothesis*' (Connell, 1978; Ward & Stanford, 1983) et '*The dynamic equilibrium model*' (Huston, 1979), l'équirépartition des individus en taxons est supposée maximale lorsque le régime hydraulique est intermédiaire en termes de fréquence et de magnitude (détails au paragraphe VII.2.2.). Dans ce cas (1) l'intervalle de temps entre deux perturbations est suffisamment court pour réduire l'exclusion compétitive d'espèces (celles qui sont les moins aptes à la compétition) et (2) le niveau des perturbations est suffisamment important pour dégager quelques niches écologiques qui pourront être colonisées par de nouvelles espèces ou de nouveaux individus. La résultante sur le plan faunistique est une augmentation de la richesse taxonomique et de l'équitabilité.

Diversité selon Shannon-Weaver :

La diversité, telle que définie par Shannon & Weaver, est fortement liée à l'axe F1 (Figure 51, partie A). Dans une position intermédiaire entre équitabilité et richesse taxonomique, la diversité peut être considérée comme un compromis entre la complexité et la stabilité du microhabitat. La première propriété permet à un grand nombre d'invertébrés de s'installer, la seconde autorise l'établissement d'un équilibre numérique entre les différentes populations. Une forte diversité spécifique a déjà été reliée à l'hétérogénéité spatiale ou à la coexistence de prédateurs (Resh *et al.*, 1988).

2.4.2. Hauteur d'eau et vitesse de courant

La hauteur d'eau et la vitesse du courant émergent comme des facteurs également importants vis-à-vis de la structure des communautés de microhabitats. Une relation parabolique significative entre la diversité des communautés d'invertébrés benthiques et la profondeur ou la vitesse du courant a été démontrée par Orth & Maughan (1983) sur une rivière de forêt. Les modèles utilisés lors de leur étude fournissent des valeurs maximales de diversité pour une profondeur de 34 cm et une vitesse de courant de 60 cm/s.

D'après nos résultats, **la hauteur d'eau** semble liée à <u>l'équitabilité</u> (positivement) et, dans une moindre mesure, à <u>l'abondance</u> (négativement) (Figures 49 et 50).

A notre connaissance, aucune étude ne fait état d'une relation entre hauteur d'eau et équirépartition. La gamme de hauteurs d'eau sur laquelle nous travaillons, de 2 à 65 cm, explique peut-être en partie l'obtention de tels résultats. Une hypothèse serait que la relation positive entre hauteur d'eau et équitabilité proviendrait de l'augmentation de la durée pendant laquelle l'habitat reste immergé. Il y a une augmentation de la probabilité d'observer une longue durée d'immersion des habitats situés à des profondeurs plus importantes ; constituant ainsi des milieux de plus grande stabilité environnementale.

Par ailleurs, une diminution de l'abondance avec la profondeur a déjà été observée, notamment par McAuliffe (1984) qui constate que l'abondance des invertébrés sessiles peu diminuer très significativement lorsque la hauteur d'eau diminue. Jowett & Richardson (1990), en étudiant la relation entre d'une part la hauteur d'eau et d'autre part l'abondance ou la densité des invertébrés benthiques, ont constaté que la densité de la plupart des invertébrés baisse avec la profondeur à partir d'une limite de 0,4 m à l'exception des Diptères.

La hauteur d'eau a par ailleurs une conséquence directe sur la lumière qui parvient au support et qui peut influencer la distribution de la faune benthique (Hugues, 1966; Dudgeon, 1988; Sweeney, 1993). Un quelconque impact sur l'équirépartition du peuplement n'a cependant jamais été démontré.

La **vitesse du courant** est liée à la diversité (Degani *et al.*, 1993) et à la richesse taxonomique. Beaucoup d'invertébrés ont besoin d'un certain flux d'eau mais ont aussi une limite supérieure de tolérance (Hynes, 1970; Minshall, 1984). Une vitesse plus importante à proximité de l'habitat entraîne une diversité des conditions d'écoulement plus grande autour et dans l'habitat. Ces variations locales de la force du courant au sein du substrat permettent par conséquent à une plus grande variété de taxons de pouvoir s'installer sur ou dans ce support (Jowett & Richardson, 1990), et ce, d'autant plus que le support à une structure spatiale complexe.

La vitesse du courant peut en outre déposer ou transporter du limon, transporter ou fragmenter des débris organiques (Rabeni & Minshall, 1977). Lorsque le courant est faible, le flux d'eau est moins efficace pour transporter du sédiment. Le lit de la rivière est alors recouvert d'une fine couche de dépôts, ce qui va dans le sens d'une simplification (homogénéisation) de la structure de l'habitat et d'une modification des potentialités environnementales pour les invertébrés en termes de nourriture et d'espaces habitables. Les points de vue sont partagés sur l'effet de cet apport de sédiment fin, sur la structure des communautés. La plupart des recherches rapporte que la densité en invertébrés benthiques est alors sérieusement réduite (Nutall & Bielby, 1973; Lenat *et al.*, 1981; Rutherfold & Mackay, 1986. Cobb & Flannagan, 1990). D'autres travaux ont montré que cette modification de l'habitat a de faibles effets sur les densités totales (Hamilton, 1961; Chutter, 1969b; Barton, 1977). Un changement dans la composition de la communauté n'a d'ailleurs pas toujours été montré (Lenat *et al.*, 1981). Ces oppositions illustrent peut être les effets variables d'une réduction de la force du courant en fonction de l'appartenance des espèces considérées à des groupes trophiques déterminés. Une réduction de la force du courant peut être pour une part responsable d'une augmentation des quantités de matière organique déposée (débris...) qui constituent une potentialité trophique supplémentaire pour certains invertébrés (Peckarsky & Penton, 1990).

Il est nécessaire de préciser que la vitesse du courant mesurée 5 cm au-dessus d'un support à l'aide d'un micromoulinet de type OTT ne représente qu'une estimation globale de l'environnement hydraulique du *patch* et masque la subtilité de la microrépartition des contraintes hydrauliques. Dans ces conditions, les relations entre la vitesse du courant et la structure des communautés d'invertébrés semblent difficiles à évaluer avec précision sans avoir recours à des méthodes sophistiquées d'estimation du flux d'eau à une petite échelle du type anémomètre à laser *Doppler*.

2.4.3. Les variables décrivant l'environnement autour d'un prélèvement

Minshall (1988), Resh *et al.* (1988) suggèrent que les mécanismes qui contrôlent la dynamique de colonisation des invertébrés en milieu lotique sont importants pour expliquer la structure des communautés benthiques. Les facteurs abiotiques sont les plus importants au début du développement de la communauté tandis que les facteurs biotiques interviennent plus tardivement (Robinson *et al.*, 1990). Dans notre étude, la diversité en *patches* et la richesse en substrats n'émergent pas comme des facteurs structurant de façon significative l'organisation des communautés de microhabitats. Nous pensons que sur les rivières échantillonnées, les microhabitats ont quasiment toujours le même cortège de microhabitats voisins dans leur environnement immédiat (c'est-à-dire dans un rayon de 2 mètres autour d'un prélèvement) ce qui rendrait approximativement égale l'importance relative de la nature et/ou de l'intensité des sources de contaminations potentielles des microhabitats.

Les caractéristiques abiotiques (la composition du substrat, les conditions hydrauliques, les potentialités trophiques) ou biotiques (densités, richesse et composition des assemblages d'invertébrés à une date donnée) de chaque *patch* ont un rôle majeur dans le résultat des processus de colonisation et par conséquent ont un rôle important vis-à-vis de la structure des communautés de microhabitats. Kohler (1985) a observé que les proportions d'émigration de *Baetis tricaudatus* diffèrent selon que les substrats ont de faibles ou de fortes potentialités trophiques, les migrations étant minimales à partir des substrats à fort potentiel trophique. Richards & Minshall (1988) ont montré que le temps passé par *Baetis tricaudatus* sur des cailloux est positivement corrélé à l'abondance de périphyton.

2.5. Conclusions

Les résultats présentés montrent, au moyen d'une analyse de co-inertie, des relations nettes entre des indices descripteurs de la structure des peuplements d'invertébrés et des facteurs environnementaux. La richesse taxonomique augmente avec l'hétérogénéité de l'habitat, l'abondance totale avec les potentialités trophiques du *patch*, l'équitabilité et la diversité avec un gradient de stabilité du support. La vitesse du courant favoriserait la diversité faunistique alors que la hauteur d'eau, en limitant la probabilité qu'il y ait un assec au cours de l'année, permet aux populations qui composent le peuplement de mieux s'équilibrer numériquement.

D'une manière plus générale, ils mettent en évidence l'importance des aspects spatiaux, de l'hétérogénéité et de la stabilité du substrat dans les études d'invertébrés benthiques. Les prédictions de communautés à partir de caractéristiques de l'habitat sont généralement supportées.

3. Influence de l'environnement immédiat du microhabitat sur la structure de son peuplement.

3.1. Présentation du problème

Lors d'une analyse globale des relations entre descripteurs mésologiques du microhabitat et structure de son peuplement d'invertébrés, certains facteurs de microrépartition ressortent de façon prépondérante : nature du substrat, vitesse du courant, hauteur d'eau. Il est possible que ces facteurs dont le rôle est majeur masquent l'influence

plus discrète d'autres paramètres environnementaux. Les analyses présentées ci-après, ne tiennent pas compte ni de la nature du substrat, ni de la vitesse du courant, ni de la hauteur d'eau, afin de mettre en évidence une éventuelle relation entre le peuplement et des variables qui décrivent l'environnement immédiat autour du microhabitat.

Nous avons choisi de travailler sur l'environnement immédiat du microhabitat échantillonné en ne considérant qu'une surface ronde de la mosaïque d'un rayon de 2 mètres autour des points prélevés (Figure 52).

Plusieurs études ont montré que la colonisation de substrats vierges se faisait essentiellement par la faune des habitats voisins. Oertli (1992) a par exemple observé sur un étang que la colonisation de nouveaux substrats (feuilles immergées en automne et nouvelles tiges de végétaux *Typha* au printemps) est réalisée en grande partie à partir des substrats voisins, et entraîne donc des mouvements migratoires chez les macroinvertébrés. Waters (1964 *in* Khalaf, 1975) a montré que la recolonisation de surfaces dénudées par les crustacés *Gammarus* et les éphéméroptères *Baetis* provient à la fois de la dérive et des déplacements limités à partir des surfaces avoisinantes, ces deux sources de colonisation étant aussi importantes l'une que l'autre. Dans le même ordre d'idée, Doeg *et al.* (1989b) ont récemment démontré que 75 % de la faune qui colonise des substrats artificiels à base de cailloux vient des supports voisins immédiats.

Pour définir une aire autour du point de prélèvement qui correspond à la zone potentielle d'influence des substrats voisins, il nous a paru logique de choisir une surface ronde. Nous n'avions pas de raisons objectives de privilégier un apport venant de substrats situés à l'amont plutôt que de ceux situés à côtés ou à l'aval du point prélevé, même s'il est probable que les apports liés à la dérive (donc le plus souvent venant de l'amont) sont numériquement plus importants. La surface ronde, avec comme centre le point de prélèvement, permet de considérer toutes les directions comme des sources de contamination faunistique potentiellement équivalentes. Le choix du rayon de cette surface ne peut pas tenir compte de l'écologie de tous les stades de toutes les espèces de macroinvertébrés rencontrés. Nous avons choisi un rayon de 2 mètres car cette distance nous semble être parcourable par la plupart des macroinvertébrés soit par dérive active, soit par reptation, soit par nage.

3.2. Données traitées et procédure

Données traitées :

Les listes faunistiques utilisées sont celles récoltées durant l'année 1993.

Les descripteurs environnementaux sont principalement issues d'une analyse des cartographies réalisées sur le terrain. Nous avons distingué 2 types de constituants de la mosaïque benthique :

- les substrats (définis en annexe III, les substrats végétaux étant séparés en 4 catégories : algues filamenteuses, bryophytes, hélophytes et hydrophytes). A l'intérieur d'une aire déterminée, ils regroupent les surfaces de même nature.
- les *patches*, un substrat pouvant être morcelé en plusieurs surfaces indépendantes (=*patches*, voir II.2.2.) (Figure 52).

Au total, 14 variables ont été retenues :

(1), (2) ➔ surface du *patch* sur lequel le prélèvement est réalisé, en m^2 ou en pourcentage (la surface est alors rapportée à l'aire totale de la station),

(3) ➔ distance minimale à la berge ou à un atterrissement,

(4) ➔ distance minimale à un substrat voisin différent,

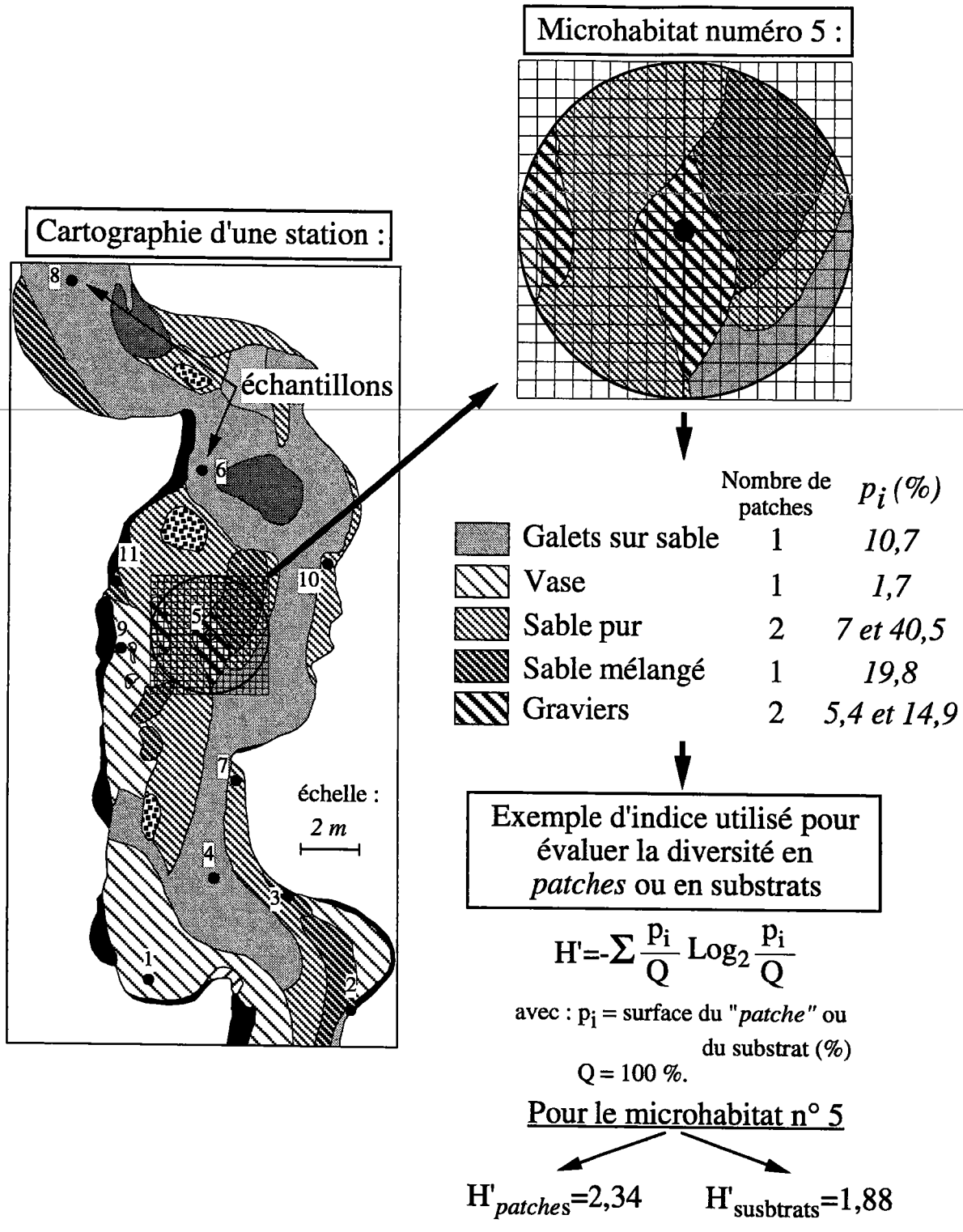


Figure 52 : Protocole pour déterminer la diversité en *patches* ou en substrats dans un rayon de 2 mètres autour d'un prélèvement. Une grille d'un rayon de 2 mètres est placée sur la carte du fond de la rivière au niveau d'un point de prélèvement (microhabitat). Il s'agit d'évaluer, à l'intérieur de ce cercle, les surfaces relatives des différents supports et/ou des différents *patches* par le nombre de carrés qu'ils recouvrent. Des indices biocénotiques tels que l'indice de diversité de Shannon-Weaver sont ensuite calculés sur les surfaces relatives obtenues.

Certaines prennent en compte spécifiquement la distribution des patches (dans un rayon de 2 mètres autour d'un point de prélèvement) :

(5) ➔ richesse en *patches*,
(6) ➔ diversité en *patches*,
(7) ➔ équitabilité des surfaces calculée selon la formule de Hurlbert,
(8) ➔ équitabilité des surfaces calculée selon la formule de Pielou,
(9) ➔ dominance des surfaces calculée selon la formule de Simpson,

Certaines prennent en compte spécifiquement la distribution des substrats de nature différente (dans un rayon de 2 mètres autour d'un point de prélèvement) :

(10) ➔ richesse en substrats différents,
(11) ➔ diversité des substrats,
(12) ➔ équitabilité des surfaces calculée selon la formule de Hurlbert,
(13) ➔ équitabilité des surfaces calculée selon la formule de Pielou,
(14) ➔ dominance des surfaces calculée selon la formule de Simpson.

La figure 52 illustre comment les variables 5 à 14 ont été calculées. Pour les 189 microhabitats de 1993, des extraits des cartes ont permis de calculer le pourcentage relatif de chaque support et/ou de chaque *patch* dans un rayon de 2 mètres autour d'un point de prélèvement. Ces observations ont été réalisées avec un logiciel graphique (Mac Draw Pro) après qu'une trame ait été posée sur la surface étudiée. Lorsque deux supports sont superposés (par exemple litière sur sable, tronc sur galets, végétaux sur support minéral), ils ont été considérés comme distincts et ont fait l'objet de comptages séparés, le 100 % représentant alors la somme de toutes les surfaces des deux strates.

Le résultat de ces observations est une liste de pourcentages représentant les surfaces des *patches* ou des supports, un type de support pouvant être très morcelé et donc représenté par plusieurs *patches* (voir sable pur ou graviers sur figure 52). Les indices de structure ont été calculés sur ces données de la même façon que pour les listes faunistiques. Cinq indices ont été retenus : richesse taxonomique, abondance, équitabilité de Hurlbert, diversité de Shannon-Weaver et dominance de Simpson (voir Tableau VI).

Remarque : Les indices de Shannon-Weaver et Simpson intègrent dans leur calcul les fréquences relatives (pi/Q) des différents éléments. Dans notre situation ces fréquences sont les surfaces relatives de chaque substrat ou chaque *patch*.

Exploitation des données :

Il s'agit de mettre en évidence les relations entre structure faunistique du peuplement de microhabitat et descripteurs de l'environnement immédiat autour du microhabitat. La démarche est simple ; elle consiste à calculer des coefficients de corrélation de rang (Spearman) entre :

- les indices de structure faunistique calculés sur les listes brutes des 189 relevés de printemps et automne 1993 (richesse taxonomique, abondance numérique, diversité de Shannon, équitabilité de Hurlbert, dominance de Simpson),
- les 14 descripteurs de l'environnement immédiat autour d'un point de prélèvement précédemment définis.

Les phénomènes écologiques étudiés étant relativement discrets le risque de première espèce le moins sévère (α) qui ait été choisi est de 10 %.

3.3. Résultats et discussion

Le tableau XIV synthétise les coefficients de corrélation de Spearman significatifs obtenus pour un risque α de 5 % (fond tramé) ou de 10 % (fond blanc).

Discussion :

A la lecture du tableau XIV, on remarque que 2 variables ne sont jamais en relation avec les indices de structure : la distance minimale à un substrat voisin et la diversité en *patches*.

Dans une moindre mesure, la distance à la rive, la dominance en *patches* et la richesse en substrats sont assez mal corrélées aux indices biocénotiques (5 % < α < 10 %).

L'absence de corrélation forte avec la distance à la rive peut provenir du fait que nous travaillons sur des cours d'eau de petite taille. Ils ont une certaine hétérogénéité spatiale que n'auraient pas des milieux aquatiques de taille plus importante, pour lesquels il a été montré que la proximité des rives est un facteur écologique prépondérant dans la microrépartition des invertébrés (Cellot, 1982, Gaschignard-Fossati, 1986).

Tableau XIV : Résultat des calculs de coefficients de corrélation de rang (Spearman) visant à établir des relations entre structure faunistique des peuplements de microhabitats et variables qui décrivent l'environnement autour du microhabitat. La relation entre un descripteur environnemental et la dominance ou l'équitabilité faunistique est quasiment la même au signe près. Seules les corrélations significatives avec un risque α < 10 % sont présentées.

		Indices calculés sur les listes faunistiques			
		Richesse	**Abondance**	**Dominance (Equitabilité)**	**Diversité**
Surface en m2				0,14	0,16
Surface en %		0,12		0,21	0,23
Distance à la rive					0,13
Dist. à un substrat voisin					
Patches	Richesse	0,16	0,12		
	Diversité				
	EquitabilitéH	-0,18		-0,19	-0,22
	Dominance			0,14	0,12
Supports	Richesse		0,14		
	Diversité		0,12	-0,19	-0,16
	EquitabilitéH	-0,13		-0,19	-0,20
	Dominance			0,20	0,17

Légende :		*Corrélation significative au seuil α= 10 %*
		Corrélation significative au seuil α= 5 %

Aucune des variables testées n'est en relation étroite avec **l'abondance**. Les faibles corrélations observées montrent que la richesse en *patches* et en substrats ainsi que la diversité des *patches* auraient une faible influence positive sur l'abondance. Le nombre d'animaux sur un microhabitat serait donc peu dépendant de la composition de l'environnement de ce microhabitat.

Les variables corrélées à **la richesse taxonomique** sont :
- l'équitabilité des surfaces de *patches* autour du microhabitat (et dans une moindre mesure l'équitabilité des surfaces des substrats),
- la richesse en *patches* autour du microhabitat,
- dans une moindre mesure, la surface relative du *patch* prélevé (%).

Ces résultats vont à l'encontre de certaines idées reçues. Il apparaît en effet que le nombre de taxons augmente lorsque l'équitabilité des *patches* diminue et que la surface relative du *patch* échantillonné augmente. De plus, un nombre de *patches* important favoriserait également la richesse taxonomique. Par contre, selon nos observations, le nombre de substrats différents n'interviendrait pas.

Les variables corrélées à l'**équitabilité**, à la **dominance** et à la **diversité faunistique** sont:
- la surface relative du *patch échantillonné* (corrélations parmi les plus fortes),
- la dominance, l'équitabilité (et par voie de conséquence la diversité) des surfaces de supports.
-l'équitabilité et la dominance des surfaces de *patches*.

Le nombre élevé de corrélations significatives montre que l'environnement autour du microhabitat a une influence très forte sur l'équitabilité de son peuplement. Il s'agit principalement de descripteurs du morcellement de la mosaïque autour du microhabitat.

Deux caractéristiques de l'environnement auraient une relation positive sur l'organisation du peuplement d'un microhabitat : le nombre de *patches* doit être important mais les surfaces respectives des *patches* ou des supports ne doivent pas être égales. Au contraire, si un ou plusieurs des supports ou des *patches* dominent leur environnement la richesse taxonomique et l'équitabilité faunistique seraient favorisées. Les corrélations positives fortes entre surface du *patch* échantillonné et équitabilité, dominance ou diversité faunistique, et la corrélation plus faible avec la richesse taxonomique, montrent que c'est un des *patches* qui domine son environnement en terme de surface qui a le peuplement le plus équilibré et le plus riche.

Pour résumer, l'environnement idéal pour des invertébrés benthiques serait (1) une mosaïque morcelée, (2) composée de beaucoup de morceaux mais (3) pas tous de la même taille. La surface considérée étant toujours la même, ces 3 caractéristiques peuvent paraître contradictoires ou irréalistes lorsque l'on considère des valeurs extrêmes.

Ces résultats nous laissent supposer qu'il existerait un environnement optimal optimal pour la faune (en terme de richesse taxonomique et d'équirépartition) entre le nombre de *patches* et le morcellement de la mosaïque que ces *patches* constituent.

Pourquoi l'équitabilité et la diversité sont-elles plus grandes sur un patch de grande taille?

Sur un plan biologique, il est probable qu'une communauté installée sur un *patch* de grande taille va être favorisée pour atteindre une équitabilité forte. Il y a à cela plusieurs hypothèses explicatives possibles :

a/ Il est probable que la zone périphérique des *patches*, qui est une zone de transition, soit plus instable que la zone centrale d'un *patch*. La transition entre deux classes de granulométrie est par exemple en partie dépendante des conditions hydrauliques ; la variabilité de celles-ci au niveau de ces zones (période et magnitude des fluctuations) est donc très certainement plus importante et par voie de conséquence l'instabilité également. Un *patch* de grande taille peut permettre à la faune d'éviter ces zones instables.

b/ Dans le même ordre d'idée que pour la première hypothèse, un *patch* de petite taille est synonyme d'instabilité. Il est en place parce qu'une conjonction de conditions environnementales l'a ponctuellement créé dans une aire limitée, mais sa fragilité est proportionnelle au risque de modification de ces conditions. Sur une surface plus importante, c'est-à-dire si le *patch* a une aire plus grande, cela signifie que les conditions environnementales sont plus homogènes, et donc moins sujettes à des variations importantes que pour les petits *patches*.

Selon un schéma classique (Hildrew & Townsend, 1994), l'instabilité du support va favoriser l'installation d'animaux adaptés, qui représentent peu de taxons, et vont être numériquement dominants par rapport aux autres invertébrés. La stabilité va au contraire permettre un équilibre numérique des populations qui constituent le peuplement.

Pourquoi, si la surface du patch doit être importante pour favoriser l'équitabilité, un environnement avec beaucoup de patches favorise-t-il la diversité ?

La diversité faunistique calculée selon Shannon-Weaver intègre le nombre de taxons et l'équitabilité. Or, d'après nos résultats, le nombre de *patches* favorise la richesse taxonomique. Une hypothèse serait que le nombre de niches écologiques offertes aux invertébrés est alors plus grand. Les conditions environnementales couvriraient un panel de situations plus vaste, plus propice à l'installation d'un grand nombre d'espèces qui sont autant de taxons potentiellement colonisateurs de l'habitat prélevé.

De plus, d'après bon nombre de contributions théoriques, la subdivision d'une surface de substrat en *patches*, et la dispertion des invertébrés entre ces *patches* pourraient permettre la coexistence d'animaux en compétition et stabiliserait les interactions entre proies et prédateurs (voir Englund, 1991).

En conclusion, une hypothèse serait que le compromis montré par nos analyses entre le morcellement des supports et leur nombre traduit en réalité un compromis optimal pour la faune entre la stabilité du milieu et l'importance quantitative des sources de colonisations potentielles.

Dans ces conditions, pourquoi la variable <u>richesse en supports</u> n'est-elle liée à aucun descripteur de la structure du peuplement ?
Pourquoi cette richesse en supports ne favorise-t-elle pas la richesse taxonomique ?

La notion de richesse en substrats est peut-être mal abordée. En effet, pour qu'un substrat apporte une faune nouvelle à un substrat voisin de nature différente, la première condition est qu'ils aient des peuplements différents. Or, cette notion n'est pas prise en compte lorsque, comme nous l'avons fait, on additionne le nombre de substrats différents autour d'un point de prélèvement. Dans des cas extrêmes, il peut y avoir 2 types de supports avec des peuplements très différents, ou au contraire 6 types de supports mais très proches sur un plan faunistique. Il ne faudrait donc pas tenir compte des supports différents, mais plutôt des supports ayant une faune différente. La démarche imaginée pour cela, et les résultats obtenus sont présentés dans le paragraphe 3.4.

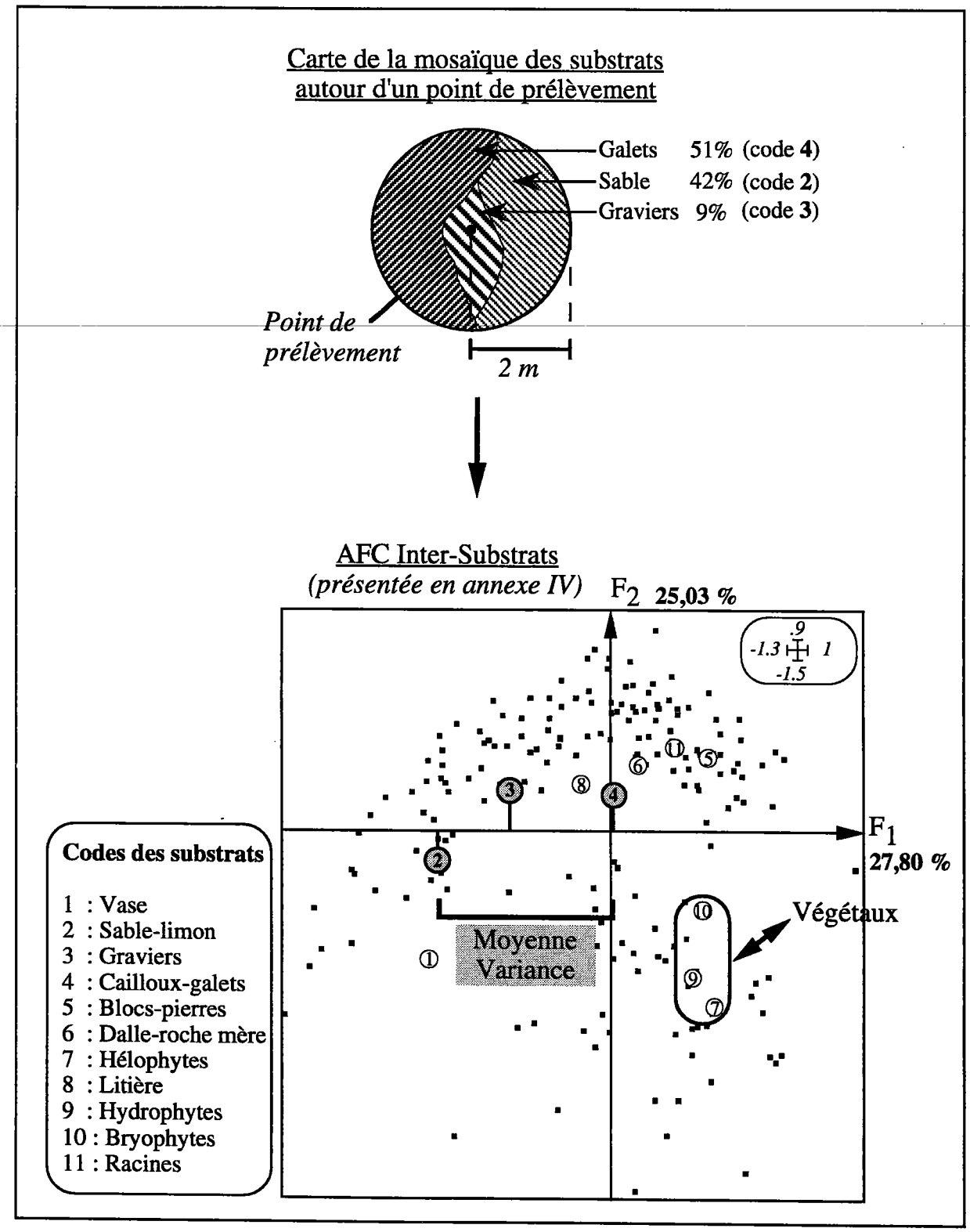


Figure 53 : Schéma décrivant la procédure pour évaluer l'influence de la faune qui se trouve dans l'environnement d'un microhabitat prélevé sur la structure du peuplement en place.

3.4. Analyse complémentaire : influence de la nature des microhabitats voisins sur la structure du peuplement en place

La nature des substrats qui se trouvent dans l'environnement d'un point de prélèvement a potentiellement une influence sur la structure du peuplement échantillonné. Il est probable que l'influence d'un type de support est d'autant plus importante que la faune abritée par ce support est différente de la faune du point prélevé. Nous avons imaginé une procédure en 3 étapes pour vérifier cette hypothèse.

Méthode :

Etape 1 : Une analyse factorielle des correspondances inter-substrats permet de comparer les différents types de substrats sur la base de leurs différences faunistiques.

Etape 2 : Si l'on considère la composition de la mosaïque autour d'un point de prélèvement, on peut établir pour chacun une liste de supports de différentes natures. Ces supports ont des positions définies sur les axes factoriels de l'AFC inter-substrats. Si les positions respectives de tous les supports qui entourent un point de prélèvement sont identiques, cela signifie que la faune de ces supports est peu variée. Pour quantifier cela, il est possible de calculer une moyenne et une variance des coordonnées factorielles des types de support qui entourent un point de prélèvement (Figure 53).

L'occupation de l'espace par les supports pouvant être très inégale, nous avons pondéré le poids des coordonnées factorielles par les surfaces relatives occupées par les différents substrats.

Etape 3 : Les moyennes et variances pondérées calculées sur les coordonnées factorielles sont ensuite comparées aux indices de structure qui décrivent l'organisation du peuplement de macroinvertébrés échantillonné. Plus la variance pondérée et/ou la moyenne pondérée sont importante et plus la faune est respectivement variée et riche dans l'environnement du point prélevé.

Comme pour la partie précédente (paragraphe 3.3), des coefficients de corrélation de rang de Spearman ont été calculés entre d'une part les descripteurs environnementaux et d'autre part les indices de structure. Si une corrélation significative est observée, cela peut signifier que la diversité (ou simplement la richesse) des peuplements qui environnent un microhabitat a une influence sur le peuplement en place.

L'ensemble de cette procédure a été testé sur les 189 relevés de 1993. L'AFC inter-substrats a été réalisé sur un tableau [69 taxons x 189 relevés], les supports étant subdivisés en 11 groupes (vase, sable-limon, graviers, cailloux-galets, blocs-pierres, dalle-roche mère, hélophytes, litières, hydrophytes, bryophytes, racines). La même classification des supports (avec une catégorie algues filamenteuses en plus) est utilisée au chapitre VI.

Les résultats de l'AFC inter-substrats sont présentés en annexe V.

Résultats :

Il est à noter que nous avons calculé les moyennes et variances pondérées des coordonnées factorielles sur les 2 premiers axes de l'AFC inter-substrats car les pourcentages de variance expliquée sur F1 et F2 sont quasiment égaux (respectivement 27,8 et 25 %, résultats présentés en annexe V).

Les coefficients de corrélation de rang significatifs pour $\alpha \leq 5$ % sont présentés dans le tableau XV.

Tableau XV : Résultat des calculs de coefficients de corrélation de rang (Spearman) visant à établir des relations entre structure faunistique des peuplements de microhabitats et variables qui décrivent l'environnement autour du microhabitat. Seules les corrélations avec un risque de première espèce inférieur à 5 % sont présentées (n=189).

	Coordonnées factorielles des différents substrats sur les axes de l'AFC inter-substrats			
	Axe F1 Moyenne pondérée	**Axe F1** Variance pondérée	**Axe F2** Moyenne pondérée	**Axe F2** Variance pondérée
Richesse	0,20**			
Abondance Q (ou log(Q))				
Diversité (*Shannon*)	0,28**		0,17*	
Equitabilité (*Hurlbert*)	0,26**	-0,15*	0,20**	
Dominance (*Simpson*)	-0,28**		-0,18*	

Légende :	*	*Corrélation significative au seuil* α= *5 %*
	**	*Corrélation significative au seuil* α= *1 %*

On observe qu'il n'y a quasiment aucune corrélation significative entre la variance des coordonnées des supports et un indice de structure faunistique. Par contre, pour les deus axes factoriels il y a des corrélations significatives entre la moyenne pondérée des coordonnées factorielles et un indice biocénotique.

Aucun coefficient de corrélation n'est significatif entre d'une part un des descripteurs environnementaux considérés et d'autre part l'abondance totale du peuplement ou le logarithme de cette abondance.

Discussion :

L'obtention de corrélations significatives entre la moyenne pondérée des coordonnées de supports et un descripteur biocénotique est assez logique. Il est nécessaire de se reporter au plan factoriel de l'AFC inter-substrats pour expliquer les corrélations obtenues.

Sur le premier axe factoriel, on observe par exemple que la partie négative de l'axe correspond aux substrats vase, sable-limon et gravier, c'est-à-dire des supports relativement pauvres. Par contre, à l'extrémité positive de F1 on trouve les supports végétaux et les racines qui abritent habituellement une faune assez riche. Il semble donc logique que plus la moyenne qui caractérise un morceau de la mosaïque est élevée et plus l'environnement est riche. Une corrélation significative entre la richesse taxonomique et la moyenne des coordonnées des substrats sur F1 s'explique (1) parce que le support prélevé (qui intervient aussi dans le calcul de la moyenne) fait alors potentiellement partie des plus riches et (2) parce que les phénomènes de contamination entre microhabitats voisins sont plus probables si les substrats côte à côte sont riches.

Les corrélations entre la moyennes des coordonnées des substrats sur F1 ou F2 et les indices qui mesurent l'équitabilité, la diversité, la dominance sont moins facilement explicables. Une hypothèse est que les substrats les moins stables (vase, sable-limon et graviers si l'on ne considère que F1) sont, pour une part, à l'origine de ce résultat. L'idée maîtresse est que plus l'environnement est stable et plus l'équirépartition des individus en taxons sera forte, les phénomènes biotiques régissant alors principalement l'organisation de la communauté du microhabitat. Sur F1 par exemple, plus la moyenne est faible et plus l'environnement du point de prélèvement est composé de substrats instables. Au contraire, plus la moyenne est élevée et plus l'environnement est composé de substrats à granulométrie assez grossière; qui sont relativement stables. La position sur F1 des substrats végétaux hélophytes et hydrophytes, considérés comme moyennement stables, au même niveau que des substrats stables complique cependant cette interprétation. Sur F2, la partie positive de l'axe correspond à des supports plus stables que la partie négative (végétaux, vase, sable-limon). L'interprétation serait la même que pour le premier axe factoriel.

Une différence importante entre F1 et F2 est le poids des surfaces de cailloux-galets dans les calculs de moyennes et variances. Sur F1 la position du centre de gravité cailloux-galets est proche de 0 et par conséquent les surfaces de ce type de support interviennent peu dans les calculs. Sur F2 la coordonnée est positive et intervient très probablement pour une part importante dans les calculs de moyennes et variances. Dès que l'environnement d'un point de prélèvement est composé de cailloux-galets, la moyenne pondérée des coordonnées sur F2 est plus grande.

La quasi-absence de corrélations significatives entre la variance pondérées des coordonnées factorielles et un descripteur de la composition de la mosaïque peut être due à l'organisation des modalités de la variable "nature du support" sur le premier plan factoriel de l'AFC. Les types de support susceptibles d'avoir une influence sur la structure des peuplements sont relativement groupés sur le plan factoriel. Leurs projections sur les axes correspondent à de faibles fourchettes de coordonnées et par conséquent la gamme des variances est elle aussi relativement faible.

La seule corrélation observée (diversité de Shannon et variance sur F1) est tout juste significative ($p=4,4\%$, $n = 189$). Il est probable que s'il existait une relation de cause à effet entre ces deux variables, on observerait en même temps une corrélation significative avec la richesse et/ou l'équitabilité qui sont les deux composantes de la diversité (c'est par exemple le cas pour les relations entre moyennes sur F1 ou F2 et indices de structure). Comme ce n'est pas le cas, il est fort possible que cette observation ne soit due qu'au hasard et n'ait pas d'explication écologique.

Conclusions :

Ces premiers résultats semblent montrer que la composition de la mosaïque de supports dans l'environnement immédiat d'un microhabitat a une influence sur la structure du peuplement en place (richesse et équitabilité).

Il serait cependant hâtif de tirer des conclusions définitives sur la base des résultats présentés ci-dessus car la démarche utilisée est potentiellement perfectible. Les résultats obtenus sont par exemple extrêmement dépendants de l'organisation des modalités de la variable "nature du substrat" sur le premier plan factoriel de l'AFC inter-substrats, celle-ci dépendant directement de la nature des données traitées. Un point important consisterait à améliorer l'AFC inter-substrats en supprimant la variabilité due au mélange de données provenant de plusieurs bassins hydrologiques et en équilibrant le nombre de relevés (prélèvements) appartenant à chaque type de support. Un plan factoriel plus facilement

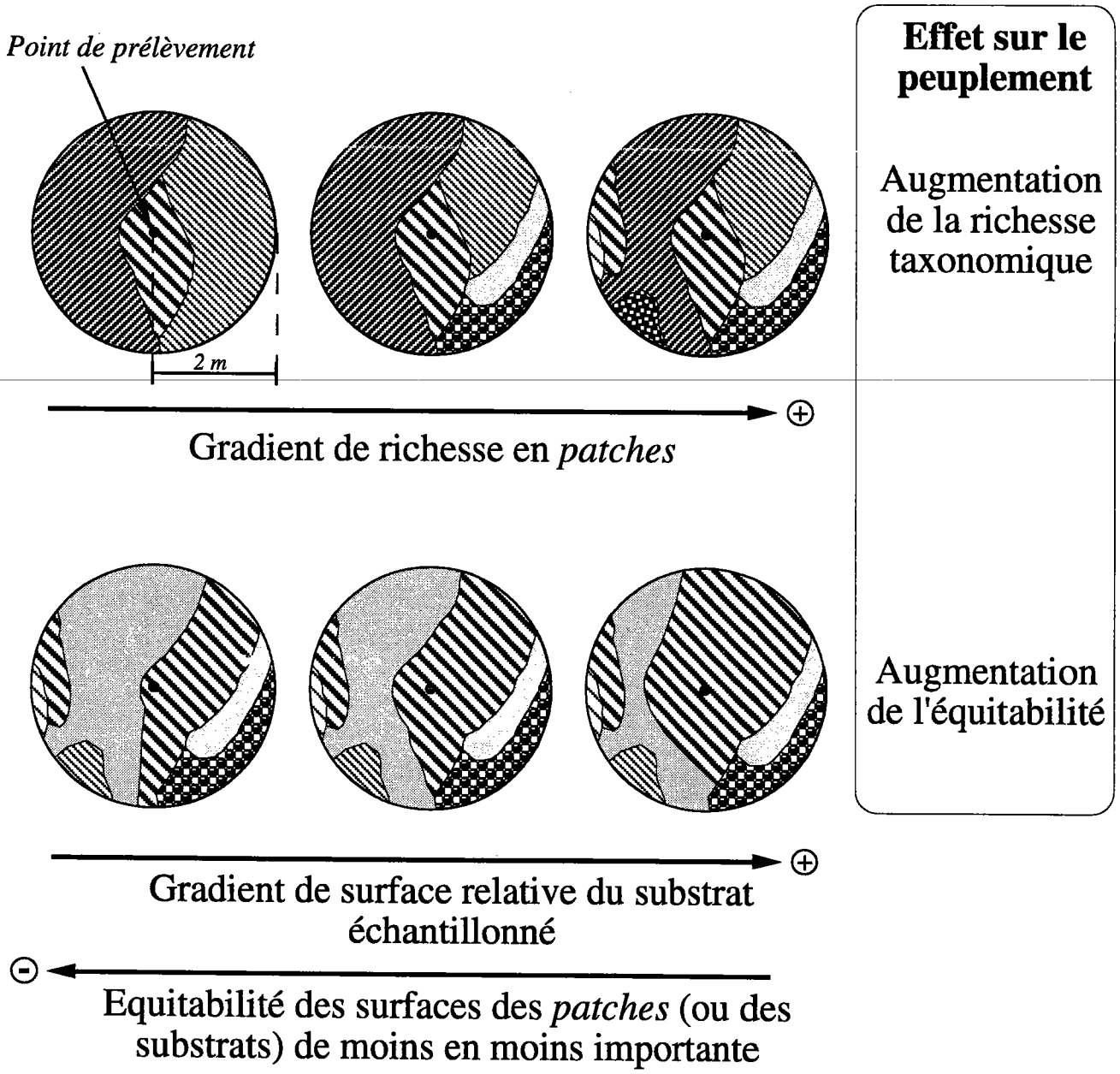


Figure 54 : Schéma résumant l'influence d'une part de la richesse en patches, et d'autre part de la taille du *patch*, sur la structure du peuplement de macroinvertébrés. Le cercle a un rayon de 2 mètres.

interprétable améliorerait sans doute la compréhension de ces phénomènes. Des analyses complémentaires sur un nombre de relevés plus équilibré entre les différents types de support et n'appartenant qu'à un seul bassin-versant sont actuellement entamées.

3.5. Conclusions

L'organisation du peuplement d'un microhabitat est potentiellement influencée par la nature ou la complexité de son environnement immédiat. Les phénomènes de contamination entre habitat voisins peuvent être évoqués et seraient pour une part responsables de l'organisation des communautés d'invertébrés.

L'hétérogénéité de la mosaïque de support semble avoir une influence sur la communauté d'un microhabitat.

La richesse faunistique est plus importante lorsqu'il y a un grand nombre de *patches* dans l'environnement immédiat du point de prélèvement (Figure 54). Dans de telles conditions, le nombre de niches écologiques offertes aux invertébrés est probablement plus grand et par conséquent l'environnement du microhabitat est plus riche en taxons potentiellement colonisateurs.

L'équitabilité d'un peuplement serait lié à la stabilité de l'environnement. Celle-ci est moins grande si le *patch* échantillonné est petit car on se trouve alors forcément proche d'une zone de transition entre deux types de conditions environnementales. Par conséquent, un *patch* de taille relative importante correspond aux conditions les plus favorables pour l'équitabilité faunistique.

En résumé, il existerait un compromis optimal entre la stabilité du milieu (qui serait selon notre hypothèse une fonction du morcellement et qui favoriserait l'équitabilité faunistique) et les sources de colonisation potentielles autour du microhabitat (qui auraient une action positive sur la richesse taxonomique).

L'abondance serait peu influencée par l'environnement immédiat du point de prélèvement bien que corrélée à la richesse en *patches* et en substrats.

La nature des substrats voisins, par la faune qu'ils hébergent, aurait également une influence sur l'organisation de la communauté d'un microhabitat. Des analyses complémentaires seraient cependant nécessaires pour détailler la nature de ces phénomènes.

Nos résultats montrent donc que la mosaïque autour d'un microhabitat à une influence sur la structure de la communauté en place. Des travaux sont en cours pour tenter d'améliorer notre connaissance de ces phénomènes.

Si les déplacements entre microhabitats voisins peuvent être évoqués et expliquent une partie des résultats obtenus, il ne faut pas négliger le rôle important de la dérive dans l'organisation des communautés d'invertébrés. L'importance relative des deux phénomènes, dérive et déplacements de microhabitats limitrophes, serait intéressante à évaluer. Cette problématique a déjà fait l'objet d'études notamment pour ce qui concerne la colonisation de substrats artificiels (voir Khalaf, 1975) mais le type de rivière est alors très différent. Sur des tronçons de cours d'eau à faible profondeur, peu larges et avec une mosaïque de substrats complexe et variée, l'approfondissement de nos connaissances sur ce domaine serait nécessaire.

4. Conclusions - Relations entre microhabitats et structure de peuplements

La nature du microhabitat a une influence très forte sur la structure de son peuplement d'invertébrés.

Le paramètre qui paraît être primordial est la nature du substrat, qui intègre dans une certaine mesure d'autres caractéristiques du microhabitat comme par exemple l'ambiance hydraulique autour de celui-ci. Cette variable peut être décomposée selon trois de ses qualités : sa complexité spatiale, ses potentialités trophiques, sa stabilité (c'est-à-dire sa fragilité face au courant mais aussi sa pérennité dans le temps) qui favoriseraient respectivement la richesse taxonomique, l'abondance et l'équirépartition des individus en taxons (Tableau XVI).

Jusqu'à une certaine limite, qui se situe autour de 90 cm/s, la vitesse du courant, tout comme les conditions hydrauliques mesurées par le nombre de Froude, augmentent en même temps que la complexité du microhabitat, ce qui a par conséquent une influence positive sur la diversité faunistique. Au-delà de cette limite, la vitesse du courant est plus sélective pour la faune et aurait alors un effet négatif sur la diversité d'un peuplement.

L'augmentation de la hauteur d'eau, dans la gamme de 3 à 65 cm correspondant à nos données, aurait un effet positif sur l'équitabilité par une augmentation de la stabilité du support, dans la mesure où une hauteur d'eau plus importante diminue la probabilité d'avoir un assec en période de basses eaux.

Tableau XVI : Tableau récapitulatif des relations observées entre les caractéristiques mésologiques potentielles des 189 microhabitats échantillonnés en 1993 et la structure de leurs peuplements d'invertébrés respectifs. (+++ : influence forte ; + : influence indirecte ou secondaire). La variable nature du substrat est selon notre hypothèse d'interprétation décomposée en trois composantes : la complexité, les potentialités trophiques et la stabilité.

	Structure du peuplement d'invertébrés benthiques				
Microhabitat	Richesse	Abondance	Dominance	Equitabilité	Diversité
Type de substrat					
Complexité	+++	+			+
Potentialités trophiques	+	+++			
Stabilité			+++	+++	+++
Vitesse du courant	+				+++
Hauteur d'eau			+++	+++	
Environnement immédiat					
Nombre de patches	+				
Morcellement (par exemple surface en %)			+	+	+

Les autres paramètres pris en compte décrivent plus particulièrement l'environnement autour du point de prélèvement. Il a clairement été montré que leur effet sur la structure du peuplement était plus secondaire mais réel. Ce ne sont cependant que des tendances globales qui ont pu être mises en évidence.

L'augmentation du nombre de *patches* dans l'environnement immédiat d'un microhabitat induit une diversification de la mosaïque des supports qui a un effet positif sur la richesse taxonomique. Il est probable que dans de telles conditions, le nombre de niches écologiques offertes aux invertébrés est plus important et que par conséquent un plus grand nombre de taxons différents peut s'installer dans l'environnement du microhabitat. Les potentialités en taxons colonisateurs, les phénomènes de contamination, seraient alors plus importants et auraient un effet positif sur la richesse taxonomique.

L'augmentation de la taille du *patch* qui est échantillonné ainsi qu'une diminution de l'équitabilité des surfaces de *patches*, qui sont autant de mesures du **morcellement** de l'environnement autour d'un microhabitat, ont un effet positif sur l'équitabilité du peuplement faunistique. Une taille importante serait une garantie de stabilité, tout comme la position du point de prélèvement dans une zone qui n'est pas limitrophe avec d'autres *patches*. Il est en effet probable que les conditions hydrauliques sont plus stables sur des *patches* de grande taille que dans les zones frontières entre deux types de substrats.

Il peut paraître contradictoire qu'un taille relative importante de *patch* favorise l'équitabilité du peuplement alors que le morcellement a un effet positif sur la richesse. Il semblerait en fait que ces deux constatations soient indépendantes mais que la réunion des deux (qui est possible si au sein d'une mosaïque diversifiée on échantillonne un substrat dominant) corresponde aux structures faunistiques les plus riches et les plus diversifiées.

Si l'on émet l'hypothèse qu'un environnement avec de nombreux *patches* est plus instable (voir discussion ci-avant), nos résultats traduiraient en fait l'existence d'un compromis optimal pour la faune entre la stabilité de l'environnement et la diversité des sources de colonisation potentielles.

Par ailleurs la nature des supports autour d'un microhabitat semble également avoir une influence sur la structure du peuplement d'invertébrés en place mais des analyses complémentaires sont nécessaires pour confirmer ce résultat. Nous avons souligné le fait qu'il serait également intéressant d'évaluer l'action de la dérive sur la structure d'une communauté de microhabitats conjointement à l'étude de l'effet de phénomènes de contamination par des habitats voisins.

D'autres facteurs sont susceptibles d'avoir une influence sur la structure des peuplements mais n'ont pas été étudiés. Parmi ceux-ci, certains sont très difficilement évaluables en milieu naturel comme les phénomènes de compétition ou de prédation avec des populations d'invertébrés (Malmqvist & Sjöström, 1984; Peckarsky, 1991) ou de poissons (Culp *et al.*, 1991; Diehl, 1992; Bechara *et al.*, 1993). L'étude plus précise de la microrépartition des invertébrés entre les différents microhabitats d'une station, traitée au chapitre suivant, est un premier pas vers la compréhension de ces phénomènes.

Chapitre VI : Microrépartition des invertébrés benthiques

1. Protocoles d'étude
   - Etude de la microrépartition par analyse multivariée
   - Affinités des invertébrés pour un substrat, une gamme de vitesse de courant, ou de hauteur d'eau

2. AFC intra-stations/dates [70 taxons x 350 microhabitats]

3. Relation entre l'abondance d'un taxon et le nombre de supports qu'il occupe

4. Répartition par saison des groupes faunistiques dans les microhabitats
   4.1 Affinités pour le substrat
   4.2 Affinités pour la vitesse de courant
   4.3 Affinités pour la hauteur d'eau

5. Essai de hiérarchisation des microhabitats
   5.1. Classement en fonction du nombre de taxons caractéristiques des <u>milieux considérés isolément</u>
   5.2. Classement en fonction <u>des supports considérés simultanément</u>

6. Synthèse sur les particularités écologiques des différents types de support

Chapitre VI : Microrépartition des invertébrés benthiques

Les invertébrés benthiques sont distribués plus ou moins spécifiquement entre les différents supports, les classes de vitesse de courant ou de profondeur (paragraphe VI.2).

Une analyse préliminaire (paragraphe VI.3) a permis de montrer que plus l'effectif d'un taxon était important et plus cet animal est échantillonné sur un nombre important de microhabitats. Le simple critère de présence-absence ne peut donc suffire à définir l'affinité d'un taxon pour un milieu, il faut se baser sur son effectif relatif. L'abondance moyenne d'un taxon dans un type de microhabitat est comparée à l'abondance moyenne de ce taxon dans l'ensemble des relevés. C'est ce que nous avons fait au moyen de valeurs tests en partant du principe que l'effectif moyen d'un taxon dans un type d'habitat est proportionnel à son affinité pour ce milieu. Le but de nos analyses inter-milieux (paragraphe VI.4) et de montrer quelles sont les caractéristiques faunistiques de chacun d'eux.

Il s'agit d'étudier pour chaque taxon, les endroits où il a été échantillonné, en insistant sur ceux où il a été trouvé avec des effectifs importants. Notre objectif n'est pas de faire une étude précise de l'autécologie des invertébrés, mais de dégager des tendances qui nous permettront d'essayer de hiérarchiser l'importance biologique des habitats qui constituent le lit d'une rivière (paragraphe VI.5).

1. Protocoles d'étude

Etude de la microrépartition par analyse multivariéé

Une AFC intra stations/dates a été réalisée sur le tableau [70 taxons x 350 relevés], c'est-à-dire le même tableau que celui utilisé pour l'AFC du paragraphe IV.2.3.4.

Les stations/dates sont au nombre de 36 ; il s'agit de toutes les stations pour toutes les campagnes. L'objectif d'une analyse intra stations/dates est de supprimer à la fois les variations de composition faunistique dues à la station et celles dues à la saison, pour ne structurer les relevés que sur leur variabilité résiduelle, essentiellement liée à la nature du microhabitat échantillonné. Il est alors possible de visualiser (1) les taxons qui ont des exigences très particulières vis-à-vis de leur habitat (périphérie du plan factoriel), (2) les microhabitats qui se ressemblent du point de vue faunistique (superposition de leurs centres de gravité).

Affinité des invertébrés pour un substrat, une gamme de vitesse de courant, ou de hauteur d'eau

La démarche consiste à définir les preferendums d'invertébrés à l'aide de valeurs tests (méthode décrite au paragraphe II.3.2.).

↳ Valeurs tests calculées sur les taxons

Elles sont positives si un taxon a des effectifs moyens significativement plus importants dans un type de milieu que sur l'ensemble des relevés. Elles sont négatives si un taxon à des effectifs moyens significativement moins importants dans un type de micromilieu que sur l'ensemble des relevés.

Il est nécessaire de rappeler comment s'interprètent ces valeurs tests. Si la réponse est positive, une erreur d'interprétation consiste à considérer que ce milieu est exclusivement celui du taxon. Il est tout à fait possible de retrouver ce taxon ailleurs, quelquefois même avec des abondances significativement plus élevées. Dans un tel cas, l'interprétation sera que le taxon est plus particulièrement agrégé dans deux types de milieu. Par ailleurs, si un milieu n'est pas caractérisé par des taxons, cela ne signifie pas qu'il n'abrite pas d'animaux, mais simplement que ceux-ci sont également trouvés ailleurs et grossièrement dans les mêmes proportions.

La pertinence des résultats de ce type d'analyse dépend essentiellement de la pertinence du découpage en classes des variables et des niveaux de détermination systématique. Les résultats précédents (chapitre V) valident la nature des variables que nous avons retenues. Les niveaux de détermination présentés sont inégaux et quelquefois relativement élevés. Cependant ils conviennent aux objectifs que nous nous sommes fixés, qui ne sont pas de faire une étude précise de la microrépartition d'espèces mais de dégager des tendances pour un type de support, de vitesse d'écoulement, de profondeur ou encore pour un taxon.

↳ Valeurs tests calculées sur les variable de milieux
(= aide à l'interprétation des valeurs tests calculées sur les invertébrés)

La caractérisation d'un micromilieu par les autres micromilieux est également possible par les valeurs tests. Il a par exemple été montré que les vases étaient prélevées avec des distances à la rive faibles. Dans ce cas, la valeur test indique que la fréquence d'échantillonnage du substrat "vase" avec la modalité "Distance à la rive petite" est significativement plus importante que pour les autres types de support.

Ces informations ont été utilisées comme aide à l'interprétation des résultats obtenus sur les invertébrés, pour rappeler certains liens forts entre critères mésologiques.

Cette analyse est réalisée à l'aide du logiciel SPAD-N 2.0 (CISIA, 1992). Les 350 relevés de 1993 et 1994 sont traités.

2. AFC intra-stations/dates [70 taxons x 350 microhabitats]

Sur un plan théorique, l'inertie totale de l'AFC d'un tableau de données est, pour un type d'effet (qui revient à subdiviser l'ensemble des lignes du tableau en classes), l'inertie de l'AFC inter-classes plus l'inertie de l'AFC intra-classes (Dolédec & Chessel, 1989). Par conséquent, la comparaison des inerties obtenues par différentes analyses peut permettre d'apprécier l'importance relative de phénomènes spatio-temporels.

Nous avons réalisé l'AFC simple du tableau [70 taxons x 350 microhabitats] ainsi que 5 AFC inter-classes de ce même tableau en considérant successivement différentes sources de variabilité spatio-temporelle (année, saison, saison + année ="campagne", station, station + campagne). Seuls les pourcentages d'inertie totale expliquée par les AFC ont été conservés (Figure 55).

On observe que l'effet temporel considéré isolément est beaucoup plus faible que l'effet spatial. L'effet saison est une source plus grande de variations faunistiques que l'effet année. L'effet campagne (saison+année) est l'effet temporel le plus important avec cependant seulement 4,8 % d'inertie expliquée. Au niveau spatial, l'effet station explique au total 28,5 % d'inertie du tableau faunistique. Ce résultat est dû à la grande variété de situations mésologiques que nous avons volontairement choisies pour ne pas être cantonné à un type précis de milieu aquatique. Ces observations complètent et confirment tout à fait

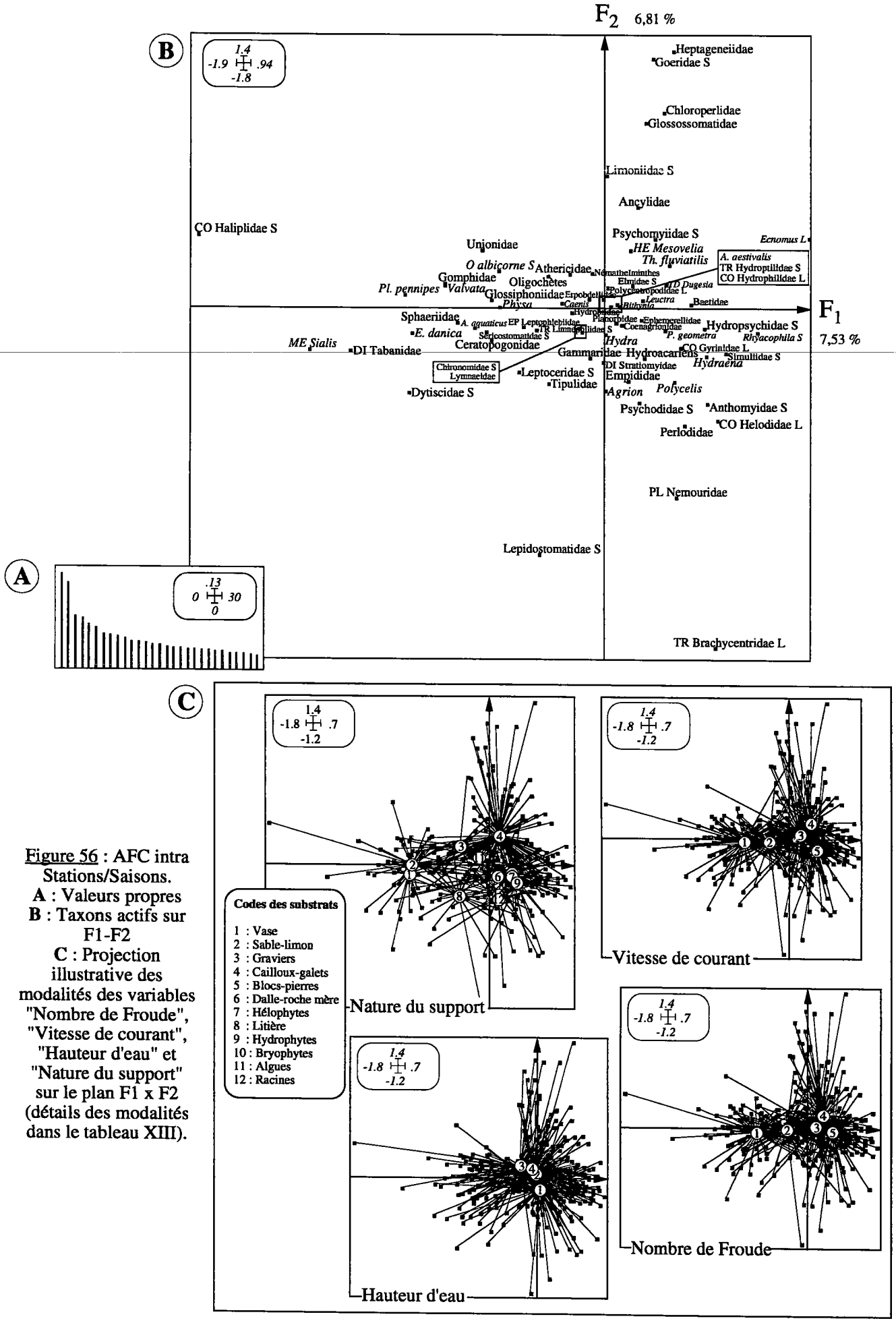


Figure 56 : AFC intra Stations/Saisons.
A : Valeurs propres
B : Taxons actifs sur F1-F2
C : Projection illustrative des modalités des variables "Nombre de Froude", "Vitesse de courant", "Hauteur d'eau" et "Nature du support" sur le plan F1 x F2 (détails des modalités dans le tableau XIII).

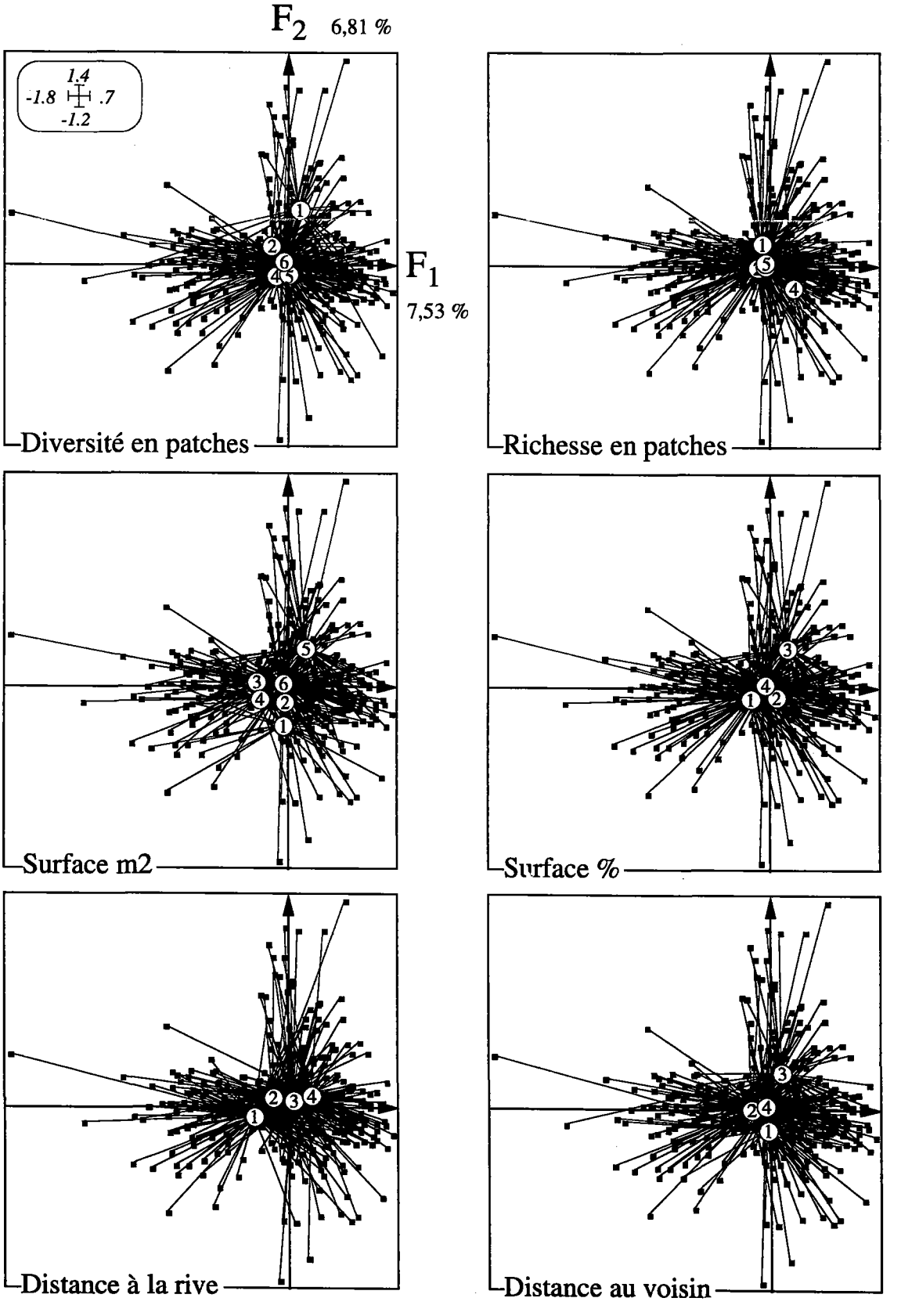


Figure 57 : AFC intra Stations/Saisons.
Projection illustrative des modalités des variables "Diversité en *patches*", "Vitesse de courant", "Surface en m2", "Surface en %", "Distance à la rive" et "Distance minimale au voisin le plus proche" sur le plan F1 x F2 (détails des modalités dans le tableau XIII).

les résultats obtenus au paragraphe IV.2.3.4. avec comme ordre d'importance croissant des sources de variations faunistiques, les effets année, saison puis station.

L'interaction des effets station et campagne, lorsque l'on subdivise nos 350 relevés en 36 stations/dates, est de 42,8 %, ce qui est assez élevé. Le reste de l'inertie totale du tableau de base, soit 57,2 %, est dû à la variabilité entre microhabitats (du même type ou de types différents) ainsi qu'à la variabilité résiduelle. Ce sont ces 57,2 % d'inertie du tableau de base que représente l'AFC intra-stations/dates qui est exploitée ci-après.

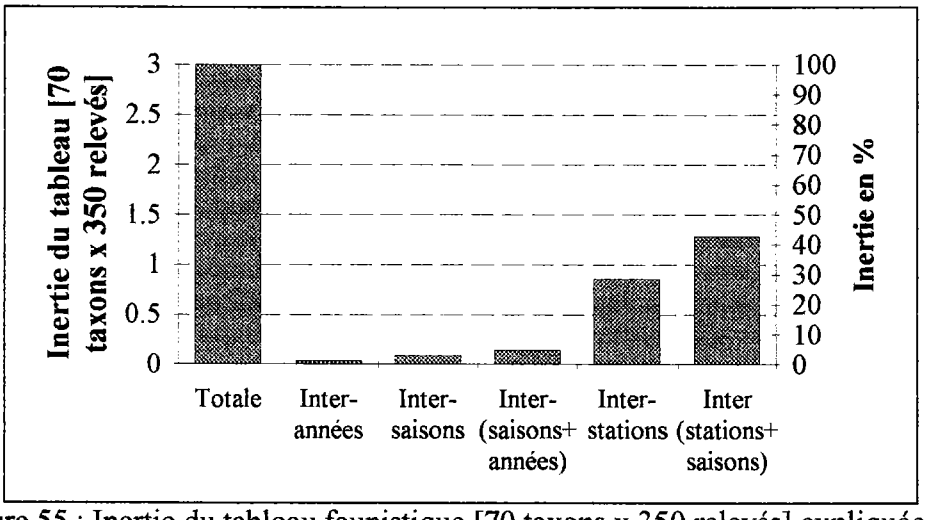


Figure 55 : Inertie du tableau faunistique [70 taxons x 350 relevés] expliquée par différentes sources de variations spatiales ou temporelles.

L'histogramme des valeurs propres de l'AFC intra stations/dates montre très bien que l'inertie du tableau analysé est répartie sur un grand nombre d'axes factoriels (Figure 56). Les deux premiers représentent respectivement 7,5 et 6,8 % de variance expliquée, soit 14,3 % seulement pour le premier plan factoriel.

Le premier axe de l'AFC intra-stations/dates, au moins dans sa partie négative, correspond à un gradient de vitesse de courant et à des conditions hydrauliques de plus en plus sélectives. C'est aussi un gradient de granulométrie des substrats allant des vases aux cailloux-galets, ainsi qu'un gradient de distance à la rive. L'axe F2 n'est pas lié aussi précisément à une variable mésologique. Sur sa partie négative, on trouve les microhabitats avec une faible hauteur d'eau et une distance minimale à un substrat voisin petite (Figure 57). Sur sa partie positive, les relevés sont entourés d'une faible diversité et d'une faible richesse en *patches*, la taille du *patch* échantillonné étant importante.

Les taxons qui sont à l'extrémité négative de l'axe F1 sont majoritairement inféodés aux substrats minéraux fins (*Sialis* -Dethier & Haenni, 1986- *Ephemera danica* -type fouisseur selon Studemann *et al.*, 1992- *Sphaeriidae*). On retrouve également dans cette zone l'odonate *Platycnemis pennipes*. A l'autre extrémité de l'axe, on trouve les *Rhyacophila*, les Simuliidae, les *Hydraena*, les Hydropsychidae, c'est-à-dire des animaux à tendance rhéophile qui ont une certaine préférence pour des substrats minéraux grossiers.

On remarque que la présence du prédateur *Rhyacophila* correspond à celle de Simuliidae, qui constituent une proie classique de ces trichoptères. Muotka & Penttinen (1994) ont montré que des relations prédateur-proie (*Rhyacophila obliterata*-Simuliidae) peuvent avoir une influence nette sur la distribution des invertébrés sur une petite échelle. Ils observent notamment qu'après l'émergence des Simuliidae, début juillet, la distribution des Rhyacophilidae devient aléatoire, alors qu'elle était agrégative auparavant (lorsque la distribution des Simuliidae, avant émergence, était elle-même agrégative).

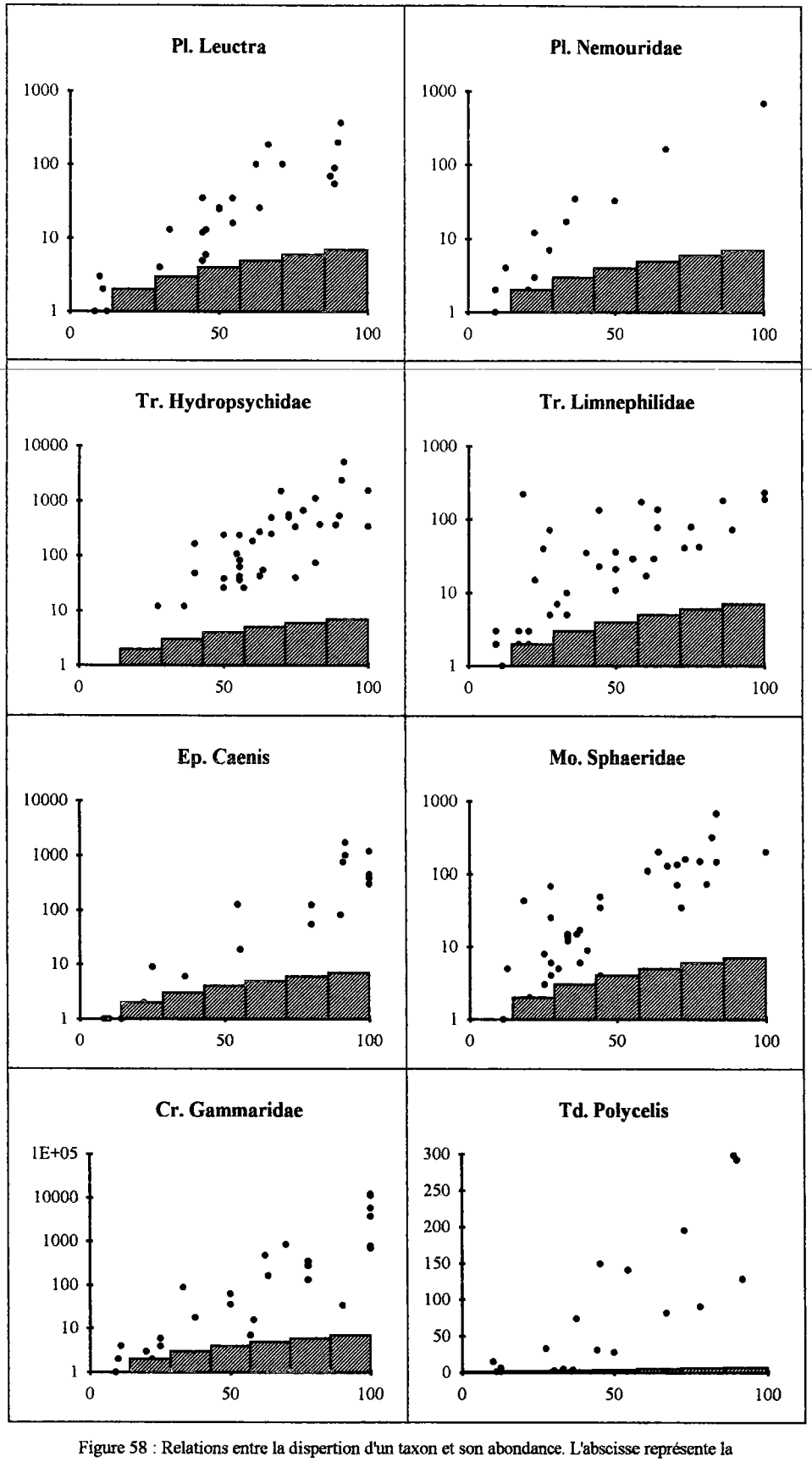


Figure 58 : Relations entre la dispertion d'un taxon et son abondance. L'abscisse représente la fréquence relative d'échantillonnage. L'ordonnée est l'abondance ou le logarithme de l'abondance du taxon. Avec la procédure utilisée, aucun point ne peut se trouver dans la surface hachurée.

Trois taxons se distinguent nettement des autres sur la partie négative de l'axe F2 : les trichoptères Brachycentridae et Lepidostomatidae, les plécoptères Nemouridae. Ils sont opposés aux invertébrés situés sur la partie positive : Goeridae, Heptageniidae, Chloroperlidae, Glossosomatidae, et Limoniidae. Tous sont répartis sur le fond de nos cours d'eau selon des critères précis que nous allons détailler au paragraphe VI.4.

3. Relation entre l'abondance d'un taxon et le nombre de supports qu'il occupe

Objectif :

Les invertébrés benthiques ont des préférences plus ou moins strictes vis-à-vis des caractéristiques mésologiques de leur habitat. Nous avons essayé d'évaluer le caractère plus ou moins sélectif de leurs microrépartitions. Pour cela, nous avons recherché, pour chaque taxon, l'existence d'une relation entre l'abondance totale d'un taxon (ou le logarithme de son abondance) et le nombre de microhabitats qu'il occupe sur une station. Si ce type de relation n'existe pas, c'est probablement parce que la microrépartition de la faune est très spécifique, que le taxon en question est inféodé à un type précis de microhabitat.

Méthode :

Lorsque nous avons réalisé nos échantillonnages, nous avons pris soin d'essayer de prélever le plus grand nombre possible de microhabitats (= de couples nature du substrat-vitesse du courant différents). Au sein d'une station, la grande majorité des taxons ne sont pas présents partout. La première étape de notre analyse est de compter le nombre de microhabitats où un taxon a été prélevé. Le nombre total de microhabitats par station n'étant pas toujours le même, nous avons transformé ces fréquences d'échantillonnage absolues en fréquences relatives.

Au mieux, un taxon a été échantillonné sur l'ensemble des 36 stations/dates, ce qui permet de rechercher avec une certaine fiabilité une éventuelle relation entre l'abondance et la fréquence relative d'échantillonnage.

Résultat-discussion :

La figure 58 représente les nuages de points des relations abondance-dispersion pour quelques taxons.

Il existe des relations entre l'abondance et la fréquence de capture exprimée en terme de microhabitats colonisés, pour la totalité des taxons étudiés. Dans la plupart des cas, la relation est linéaire si l'échelle des abondances est logarithmique. La corrélation est quelquefois très forte, particulièrement pour des taxons considérés comme n'ayant pas de préférences strictes vis-à-vis de leur habitat (Leuctridae, Gammaridae).

Il est probable que cette augmentation de la dispersion spatiale avec l'abondance numérique soit due à plusieurs facteurs :

Une première hypothèse est qu'une plus grande dispersion résulte de compétitions intra-spécifiques. A partir d'une certaine densité, les invertébrés sont probablement trop nombreux sur un habitat. Il y a une sorte d'effet de masse (principe d'Allee) dû à la

promiscuité dans un petit espace d'individus ayant les mêmes besoins. Certains partent vers d'autres supports, principalement pour tenter de trouver des ressources trophiques suffisantes. La dérive dite "active" d'invertébrés qui changent de support pour trouver de la nourriture (cas des *Rhyacophila*) fait partie de cette stratégie.

Ensuite, les invertébrés ont une certaine tolérance vis-à-vis de conditions qui ne sont pas optimales, il est donc normal de les trouver sur différents microhabitats d'une station.

Les besoins de la plupart des invertébrés changent au cours de leur vie et il est probable qu'ils s'adaptent en changeant de milieu. Seul un travail à l'espèce, en séparant les classes de tailles permettrait de préciser si les différents micromilieux correspondent à autant de stades différents des animaux.

Enfin, il faut préciser que certains des invertébrés échantillonnés sont probablement en transit. Un individu observé à un instant t sur un milieu donné n'y est pas forcément installé de manière durable.

Il faut préciser que ces résultats ne tiennent pas compte des abondances des taxons au sein du microhabitat. Dès qu'il y a 1 individu, le taxon est considéré comme présent. Cependant, même lorsque l'abondance d'un invertébré est très faible (< 10 individus sur la station pour 10 prélèvements), il arrive fréquemment que les individus soient répartis entre plusieurs habitats.

Ces résultats montrent la difficulté des recherches sur les preferendums des invertébrés à partir de données recueillies en milieu naturel. Il ne suffit pas de rechercher les habitats où un taxon se trouve mais plutôt ceux où ses densités sont les plus importantes.

Selon Pierrot (1984), chaque espèce est capable de vivre dans une amplitude d'habitat plus ou moins large, ce qu'il faut déterminer c'est le preferendum de la larve dans cette gamme. Le critère de sélection peut être spécifique aux invertébrés étudiés, par exemple le nombre de filets réguliers réalisés par la totalité des larves observées pour des trichoptères Hydropsychidae (Edington, 1968), ou plus généralement, et c'est ce que nous avons retenu, la densité maximale de l'espèce.

4. Répartition des groupes faunistiques dans les microhabitats

Les valeurs tests permettent de connaître d'une part les relations entre variables mésologiques, et d'autre part, entre variables mésologiques et invertébrés. Le tableau XVII ne fournit que les résultats sur les invertébrés.

Les analyses ont d'abord été réalisées par saison, puis une analyse globale a permis de vérifier la validité et la robustesse des résultats. Pour chaque type de micromilieu, les affinités sont présentées en trois groupes :

- taxons caractéristiques d'un milieu quelle que soit la saison,
- taxons plutôt caractéristiques d'un micromilieu au printemps,
- taxons plutôt caractéristiques d'un micromilieu en automne.

Au sein d'un de ces groupes, **les taxons sont énumérés du lien le plus net (valeur test grande) au lien le plus faible (valeur test petite)**.

Il peut y avoir trois raisons principales à un changement d'affinité pour un micromilieu entre printemps et automne. Dans un premier cas, cela peut correspondre à une évolution de ses caractéristiques morphologiques ou éthologiques au cours de son cycle biologique ainsi que des besoins qui en découlent. Dans un second cas, il peut s'agir simplement de l'abondance plus importante à une saison particulière des larves de taille

Tableau XVII : Caractérisation des microhabitats par les taxons (méthode des valeurs tests).
A = Adultes, L = Larves, N = Nymphes, S = tous stades confondus
Pour chaque support : colonne de gauche = printemps, colonne de droite = automne.

	Nature du substrat																					
	Vase		Limon-sable		Graviers		Cailloux-galets		Blocs-pierres		Dalle, terre, roche mère		Litière		Racines		Hélophytes		Hydrophytes		Bryophytes	
PL Chloroperlidae								2.76														
PL Leuctridae							5.17															
PL Nemouridae								-2.36											-2.64			3.19
PL Ne Amphinemura																4.64						4.48
PL Ne Nemoura															5.24							4.36
PL Ne Protonemura																						
PL Perlodidae																						4.60
PL Pd Isoperla																						3.59
PL Taeniopteryqidae																						3.39
TR Brachycentridae L										4.23					3.84							
TR Ec Ecnomus L										3.52												3.53
TR Glossosomatidae S															2.55							
TR Glossosomatidae L							4.36	4.35														
TR Glossosomatidae N							3.79	4.25														
TR Goeridae S							3.77															
TR Goeridae L							5.10	4.26														
TR Goeridae N							4.15	4.26														
TR Hydropsychidae S	-2.47		-4.36	-3.61		-2.72	3.53															
TR Hydropsychidae L	-2.66		-4.31	-3.61		-2.72	2.47								3.98					2.55		3.36
TR Hydropsychidae N															4.12					2.55		3.36
TR Hydroptilidae S							4.26															
TR Hydroptilidae L																						
TR Hydroptilidae N																						
TR Lepidostomatidae S															3.47							
TR Lepidostomatidae L								-2.81						3.69	3.18	6.12	3.39					
TR Le L basalis L								-2.81					2.87	3.69	5.42	6.12						
TRLepidostoma hirtum								-2.69						4.06		6.64	4.60					
TR Leptoceridae S													4.13							3.02		
TR Leptoceridae L							-2.37	-2.37					2.94			3.74						
TR Leptoceridae N							-2.50	-2.42					3.09			3.75						
TR Limnephilidae S															2.36							
TR Limnephilidae L													6.44	2.68		4.05						
TR Limnephilidae N													6.47	2.62		4.07						
TR O. albicorne S				3.27			2.81									2.62						
TR O. albicorne L				3.27																		
TR O. albicorne N																						
TR Polycentropodidae L																					2.46	
TR Psychomyiidae S							3.49	3.34														
TR Psychomyiidae L							3.40	3.34														
TR Psychomyiidae N																						
TR Rh Rhyacophila S			-2.87						2.84	2.45												
TR Rh Rhyacophila L			-2.87						2.85						4.73							2.37
TR Rh Rhyacophila N															4.81							2.64
TR Sericostomatidae S					2.38																	
TR Sericostomatidae L					2.63								3.39	3.03								
TR Sericostomatidae N													3.47	3.04								
EP Baetidae	-2.51		-5.99	-3.17			3.08															
EP Ca Caenis													-2.39						3.56			
EP Ephemerellidae	-2.83		-3.38																2.68			
EP Ep Ephemera danica								-2.50							4.44							
EP Heptageneiidae																						
EP Leptophlebiidae							2.88	5.29														
EP Le Habroleptoides																5.29						
EP Le Habrophlebia																5.51						
CO Dryopidae Dryops																						
CO Dytiscidae S															3.34							
CO Dytiscidae A													2.97			3.20						
CO Dytiscidae L													3.38	2.62								
Co Elmidae S	-2.84	-2.48	-5.30	-3.67			4.50	3.68							2.66	3.74						
Co Elmidae A			-3.48	-2.92											2.46				-2.83			2.77
Co Elmidae L	-2.63		-4.79	-3.37			4.94	3.54													2.35	2.97
CO Gyrinidae L								2.79							2.64				-3.13			2.62
CO Haliplidae S			2.59																			
CO Haliplidae L			2.68																			
CO Helodidae L																						
CO Hy Hydraena A																					2.49	
CO Hydrophilidae L										2.83											5.14	4.06

Tableau XVII (suite)

	Nature du substrat																					
	Vase		Limon-sable		Graviers		Cailloux-galets		Blocs-pierres		Dalle, terre, roche mère		Litière		Racines		Hélophytes		Hydrophytes		Bryophytes	
DI Anthomyidae S																				2.60		3.86
DI Anthomyidae L													2.87								3.24	4.06
DI Athericidae		3.44																				
DI At Atherix								3.21														
DI At Atrichops		3.99											3.39									
DI Bl Liponeura S									2.75													
DI Bl Liponeura L									2.72													
DI Ceratopogonidae S		3.00																			2.36	3.89
DI Ceratopogonidae L		3.00																			2.86	3.89
DI Ceratopogonidae N															4.43							
DI Chironomidae S							-2.37	-3.87			-2.44	-2.75								3.33	3.74	2.64
DI Chironomidae L							-2.54	-4.03			-2.41	-2.61								3.30	3.79	2.69
DI Chironomidae N			-3.36								-2.39					3.11			2.54		3.22	
DI Empididae				-2.39											2.59	3.05					4.66	5.00
DI Limoniidae S					3.04		5.11	4.20											-2.39			
DI Limoniidae L					3.04		5.18	4.17											-2.38			
DI Limoniidae N																						
DI Psychodidae S																					4.64	7.05
DI Psychodidae L																					6.35	6.85
DI Psychodidae N							2.73															3.14
Di Simuliidae S			-3.73	-2.50							-2.47						2.60	3.41	6.81	6.97		
Di Simuliidae L			-3.71	-2.47							-2.45						2.62	3.32	6.66	6.90		
Di Simuliidae N																	3.00	5.32	7.37	3.70		
DI Stratiomyidae				2.46																		
DI Tabanidae				3.63																		
DI Tipulidae																2.50			2.59			3.60
HE Aphelocheirus aestivalis																			3.83			
ME Sialidae Sialis	2.99												3.72									
OD Ca Agrion								-2.36								3.40		3.88	5.02			2.47
OD Coenagrionidae		3.62															2.60			3.93		
OD Corduleagasteridae			3.28	3.26																		
OD Gomphidae		2.79																				
OD Lestidae																						
OD Pl P. pennipes	4.53	5.40																				
CR Asellus aquaticus													2.88									
CR Gammaridae													2.68	2.55								
MO Ancylidae							2.72	3.08														
MO An Ancyus fluviatilis							2.62	3.06														
MO Bi Bithynia																	2.49		4.24			
MO Hydrobiidae																						
MO Lymnaeidae																2.56			2.51	2.62		
MO Neritidae Theodoxus fl.							2.34												3.77	2.35		
MO Ph Physa																		2.38		2.82		
MO Planorbidae												-2.71										
MO Sphaeriidae	4.04	4.49																				
MO Sp Pisidium	4.82	3.93																				
MO Unionidae					2.41																	
MO Un Anodonte					4.59																	
MO Un Unio														2.42								
MO VA Valvata		3.35																				
TD Du Dugesia								4.01														
TD Pl Polycelis															2.79						4.91	5.75
AC Erpobdellidae																						
AC Glossiphoniidae																			2.37	3.47		
AC Gl Glossiphonia																			2.33	2.89		
AC Gl Helobdella stagnalis																				3.39		
AC Pi Piscicola geometra																	3.05	3.23	5.15	4.61		
Cnidaires Hydra																			2.95			4.03
Hydroacariens			-3.52	-3.28		-2.88											2.69			2.84	4.64	4.75
Lamproie		4.18	5.11	2.96																		
Oligochètes	2.59	3.22					2.59	3.37	-4.24	-2.64		-5.31							-3.20			

supérieure à 0,5 mm qui est à la base des différences observées entre printemps et automne. Enfin, une troisième hypothèse est que c'est un changement des caractéristiques de l'habitat qui fait qu'il devient moins favorable à l'espèce considérée. Il peut par exemple s'agir d'un végétal en phase de sénescence ou d'un substrat minéral

4.1 Affinité pour le substrat

Les substrats que nous avons échantillonnés peuvent être subdivisés en 12 catégories. Lorsqu'un substrat est mixte, nous avons sélectionné le support dominant. Les résultats des algues filamenteuses, prélevées deux fois sur 350 relevés, ne sont pas présentés.

Résultats - Discussion :

Vases :

Les supports vases (n=16) sont caractérisés par une très faible vitesse de courant et la proximité de la rive (valeurs tests significatives et figures 25 et 28).

Les taxons caractéristiques au printemps et en automne sont des odonates *Platycnemis pennipes*, des mollusques Sphaeridae (*Sphaerium* et *Pisidium*) et des Oligochètes.

Au printemps, nous y avons échantillonné plus particulièrement des mégaloptères du genre *Sialis*. Les larvules de ce taxon se nourrissent généralement de microorganismes et de détritus tandis que les larves sont carnassières et très voraces (Dethier & Haenni, 1986). Elles trouvent probablement dans les vases limoneuses un bon compromis entre habitat physique (sédiment fin) et potentialités trophiques.

En automne, nous avons trouvé dans les vases des quantités importantes de diptères *Atrichops*, de Coenagrionidae, de mollusques du genre *Valvata*, de diptères Ceratopogonidae et d'odonates Gomphidae.

Tous ces taxons sont habituellement considérés comme fouisseurs. Les odonates *P. pennipes* et Coenagrionidae sont des invertébrés que l'on trouve généralement sur les végétaux et plus particulièrement rivulaires (Tachet *et al.*, 1980). Des phénomènes de contagion entre végétaux de rive et vases, ces deux habitats étant proches l'un de l'autre (les vases sont proches de la rive), sont peut être à l'origine de leur présence abondante sur les végétaux.

Sables-Limons :

Dans les sables-limons (n=33), la distance à la rive est également très faible (valeur test significative et figure 28). Au printemps la vitesse du courant y était toujours inférieure à 5 cm/s (valeur test significative et figure 25).

Il y a peu de taxons caractéristiques. Aux deux saisons, nous y avons trouvé beaucoup d'odonates Cordulegasteridae.

Au printemps, ce sont des densités relatives plus importantes de coléoptères Haliplidae qui ressortent des analyses, alors qu'en automne ce sont celles de diptères Tabanidae et du trichoptère *Odontocerum albicorne*.

Ces taxons prédateurs sont bien adaptés aux substrats meubles ou ils chassent leurs proies.

Graviers :

Les graviers (n=19) ne sont pas caractérisés par les autres variables mésologiques ce qui illustre leur position de support intermédiaire entre des granulométries aux qualités très différentes.

Seuls les graviers de printemps ont des animaux caractéristiques. Le taxon qui ressort le plus des analyses est l'Anodonte, qui est réputé pour sa préférence de substrats meubles mais d'une granulométrie relativement grossière. On y trouve également des larves de diptères Limoniidae et de trichoptères Sericostomatidae.

Cailloux-Galets :

Les cailloux-galets (n=128) sont caractérisés au printemps et en automne par des vitesses de courant comprises entre 60 et 90 cm/s.

La liste des animaux typiques de ces milieux est longue et majoritairement composée d'insectes.

Aux deux saisons, les Limoniidae ressortent nettement des analyses, alors que ce sont généralement des fouisseurs. Ils trouvent sans doute dans les interstices des granulométries les plus grossières des conditions propices à leur mode de vie.

Les Trichoptères Glossosomatidae et Goeridae trouvent sur les cailloux-galets des supports de fixation temporaire pour leurs étuis (les larves sont caractéristiques des deux saisons mais les nymphes ne sont caractéristiques que du printemps). D'après Cobb *et al.* (1992), la distribution en agrégats et une faible dispersion sont deux caractéristiques qui font de *Glossosoma intermedium,* et d'autres espèces avec des caractéristiques similaires, de bons indicateurs de la stabilité du substrat. Kohler (1992) a également montré que *Glossosoma* était un compétiteur important, par interférence physique, avec beaucoup d'autres taxons. La présence de ce genre aurait donc une influence biotique forte sur la distribution d'autres espèces. Les Glossosomatidae et les Goeridae sont caractéristiques de substrats pierreux (Décamps, 1968). Les Glossosomatidae se tiennent plus précisément sur leurs faces supérieures (Tachet *et al.*, 1980). Au moment de la nymphose, les Goeridae du genre Silo fixent leurs étuis soit sous les pierres, soit entre elles, souvent dans une anfractuosité où déjà d'autres larves ont cherché abri (Rousseau, 1921).

Les autres taxons caractéristiques du printemps et de l'automne sont les trichoptères Psychomyiidae, les éphémères Heptageniidae (surtout en automne), les coléoptères Elmidae, le mollusque *Ancylus fluviatilis* et les Oligochètes.

Les Psychomiidae ont souvent été observés avec des densités importantes sur des supports durs (Hickin, 1967; Ward, 1992) mais également sur des supports de type branchages ou bois immergés (Tachet *et al.*, 1980) sans doute parce que ces milieux sont favorables à la réalisation de leur réseau de galeries de soies.

Au printemps, on trouve plus particulièrement des plécoptères du genre *Leuctra,* des nymphes d'Hydropsychidae, des Baetidae, des nymphes de Limnephilidae, des nymphes de diptères Psychodidae, le mollusque *Theodoxus fluviatilis.*

En automne, le diptère *Atherix*, le triclade *Dugesia* et les coléoptères Gyrinidae sont également plus nombreux sur ces supports. Le plécoptère *Chloroperla torrentium* est

caractéristique de ce type de milieu (et seulement de celui-ci) bien que sa distribution soit classiquement considérée comme aléatoire (Egglishaw, 1964). Lavandier & Dumas (1971), dans une étude de microrépartition d'invertébrés au sein de ruisseaux pyrénéens, ont observé que cette espèce peuple à la fois les mousses et les galets.

La plupart de ces invertébrés ont des modes de nutrition, notamment les brouteurs et/ou racleurs (Glossosomatidae, Goeridae - Faessel, 1985), compatibles avec les potentialités des milieux à base de cailloux-galets. Les algues apparaissent comme étant cruciales pour la nutrition des racleurs parce qu'elles sont hautement assimilables comparativement à d'autres sources de nutrition (Benke & Wallace, 1980, Smock & Roeding, 1986). 75 % (Mayer & Likens, 1987) et 84 % (au printemps, Huryn & Wallace, 1985) de la production des racleurs a pu être attribuée à la consommation d'algues (*in* Becker, 1994).

D'autres taxons présents comme les Baetidae sont considérés comme peu spécialisés (Studemann *et al.*, 1992). Les Baetidae prélèvent la nourriture à la surface du substrat sous forme de toutes petites particules, souvent déjà partiellement digérées par d'autres organismes comme les gammares (Studemann *et al.*, 1992). Les Hydropsychidae ont également un régime omnivore (Décamps, 1968; Faessel, 1985).

Les cailloux-galets constituent le seul micromilieu caractéristique d'*Ancylus fluviatilis*. Selon Lagorce (1981), la nature du substrat et la nourriture sembleraient être les principaux facteurs de sa répartition. Percival & Whitehead (1929) ont observé son affinité pour les substrats pierreux colonisés par une fine couche de périlithon. Cette espèce est absente des herbiers à *Cladophora* ou bryophytes, des sédiments meubles (*in* Rosillon, 1986). Ce mollusque est à tendance rhéophile (Mouthon, 1982; Tachet *et al.*, 1980) mais peut être soumis à une large gamme de vitesse de courant (Lagorce, 1981), ce que confirment nos analyses puisque aucune gamme de vitesse ne lui est caractéristique.

Blocs :

Les blocs (n=27) sont caractérisés par les vitesses de courant les plus importantes au fond. La figure 25 nous montre que nous avons échantillonné les blocs dans une large gamme de vitesses de courant.

Peu de taxons sont véritablement caractéristiques de ces milieux.

Au printemps et en automne, les larves de *Rhyacophila* (valeur test juste caractéristique) ; au printemps les diptères du genre *Liponeura* qui ont une morphologie particulièrement bien adaptée aux contraintes de ce type d'environnement.

Les trichoptères Brachycentridae sont présents avec des densités plus fortes sur ces micromilieux en automne. Dans une moindre mesure, les coléoptères Hydrophilidae en sont également caractéristiques.

La présence des *Rhyacophila* et des Brachycentridae est une constatation classique sur ce type de milieu (Ward, 1992).

Dalle, roche mère, argile :

Les dalles, roche mère ou argile (n=20) ont été prélevées à proximité de la rive en automne (valeur test significative et figure 28).

Ce sont des habitats en 2 dimensions dans la mesure où l'enfoncement des individus dans le substrat n'est pas possible. Aucun taxon n'est caractéristique de ce type de milieu.

Hélophytes :

Aucune variable mésologique ne caractérise les hélophytes.

Sur les hélophytes (n=13), aux deux saisons, on trouve de façon hautement significative un plus grand nombre de larves et nymphes de Simuliidae ainsi que l'achète *Piscicola geometra*.

Au printemps, les taxons caractéristiques sont les larves du trichoptère *Lasiocephala basalis*, et dans une moindre mesure les hydracariens, les odonates Coenagrionidae et le mollusque *Bithynia*.

En automne, on y trouve des densités importantes de l'odonate *Agrion* et des mollusques Planorbidae.

Il y a donc relativement peu de taxons qui soient spécifiques de ces végétaux. L'absence totale de valeurs tests négatives signifie que ce sont des supports qui ne sont pas totalement évités par les invertébrés. Cependant, l'échantillonnage de ces supports ne serait pas véritablement intéressant car (1) les taxons qui y sont agrégés le sont souvent aussi ailleurs (et principalement sur d'autres végétaux) et (2) le fait que l'on puisse y trouver n'importe quel invertébré avec des effectifs peu importants entraîne des incertitudes sur les estimations de leurs densités respectives.

Litières :

Les litières (n=24) ont été échantillonnées dans des zones de courant faible, avec des hauteurs d'eau importantes, c'est-à-dire des caractéristiques typiques de zones d'accumulation.

Les trichoptères qui caractérisent ces milieux aux deux saisons sont les trichoptères Limnephilidae (surtout au printemps), les Sericostomatidae et les Lepidostomatidae (*Lepidostoma hirtum* au printemps et *Lasiocephala basalis* en automne). Ils cohabitent avec des coléoptères Dytiscidae adultes, des diptères Empididae et des Gammaridae.

Au printemps on trouve plus particulièrement dans les litières des mégaloptères du genre *Sialis*, des Athericidae du genre *Atrichops*, les larves de trichoptères Leptoceridae, les crustacés *Asellus aquaticus* et les diptères Anthomyidae.

En automne, les litières abritent plus spécifiquement le mollusque *Unio* spp.

Les crustacés du genre *Asellus* ont toujours été prélevés avec des effectifs faibles. Leur mode de nutrition de type broyeur-détritivore et leur caractère limnophile (Tachet *et al.*, 1980) sont en accord avec les caractéristiques de ce type de milieu. Les Gammaridae y ont également été prélevés avec des effectifs plus importants. Bien que considérés comme eurytopes (Tachet *et al.*, 1980) nos résultats montrent leur affinité faible mais significative pour les litières.

Les litières que nous avons prélevées recouvraient généralement des substrats minéraux de sédimentation, et n'avaient jamais une épaisseur très importante (< 10 cm). Cela explique probablement la présence dans ces milieux de taxons fouisseurs (*Sialis*, *Unio*), susceptibles de provenir des substrats minéraux sur lesquels la litière repose.

Les litières abritent classiquement de très grandes densités d'invertébrés, c'est-à-dire de proies potentielles pour des prédateurs comme les Athericidae du genre *Atrichops*, les Anthomyidae, les Empididae (Tachet *et al.*, 1980), les mégaloptères du genre *Sialis* ou les adultes de Dytiscidae, qui y sont également très nombreux. Un fort développement du groupe des prédateurs signale généralement que les niveaux trophiques inférieurs sont particulièrement bien alimentés.

Hydrophytes :

Les hydrophytes de notre échantillon (n=31) sont caractérisés au printemps par les distances à la rive les plus grandes.

Les larves et nymphes de Simuliidae ainsi que l'achète *P. geometra* sont, comme pour les hélophytes, caractéristiques des hydrophytes mais avec des valeurs tests nettement plus importantes. Cela signifie que ces animaux sont encore plus spécifiquement agrégés sur les hydrophytes qu'ils ne le sont sur les hélophytes. Les autres taxons spécifiques aux deux saisons sont les Gastéropodes du genre *Physa* et les Lymnaeidae ainsi que l'achète *Glossiphonia* qui sont des prédateurs suceurs de tels mollusques (Tachet *et al.*, 1980).

Les invertébrés significativement plus nombreux sur les hydrophytes au printemps sont l'odonate *Agrion*, le mollusque *Bithynia*, l'hétéroptère *Aphelocheirus aestivalis*, les éphéméroptères Baetidae et du genre *Caenis*, les *Hydra*, les Tipulidae et les nymphes de Chironomidae.

En automne les taxons caractéristiques sont les odonates Coenagrionidae, l'achète *Helobdella stagnalis*, les larves de *Lepidostoma hirtum*, les Planorbidae, les hydracariens, les Anthomyidae et les larves d'Hydropsychidae.

Deux hypothèses au moins peuvent être émises quant à la justification de la présence commune de nombreux taxons sur les hélophytes et les hydrophytes. La première est que les taxons en question retrouvent les mêmes conditions favorables à leur survie sur ces deux types de substrat, et par conséquent, se placeraient de façon indifférente sur l'un ou l'autre. Une deuxième hypothèse tient au fait que la limite entre hélophytes et hydrophytes est quelque fois un peu artificielle. Il existe beaucoup de cas où la situation est sans équivoque : l'espèce végétale que l'on considère fait partie de l'une ou l'autre catégorie. Mais il n'est pas toujours aussi facile de cataloguer toutes les espèces végétales. Certaines, par exemple, ne conservent pas de parties émergées toute l'année et peuvent passer successivement du stade hydrophyte au stade hélophyte (Montegut, 1987). Leur appartenance à l'une ou l'autre catégorie dépend alors de la date d'échantillonnage. Un autre exemple est celui d'hélophytes (en bon état) dont la position couchée les rendait complètement submergées, cas souvent rencontrés sur le Mouzon.

Nos résultats montrent que nous avons beaucoup plus de taxons caractéristiques des hydrophytes que des hélophytes, qui cependant ont été échantillonnées 2,4 fois moins. La plupart des espèces appartenant aux hydrophytes offrent une grande variété de structure d'habitat, ce qui peut sans doute être favorable à un plus grand nombre d'invertébrés. Les niches écologiques ou plus simplement les surfaces développées seraient plus importantes et variées pour les végétaux submergés que pour ceux qui ont des parties aériennes.

L'**achète** *P. geometra* trouve sur les hélophytes et les hydrophytes un support de ponte, une vitesse de courant réduite mais également la présence de poissons aux dépends desquels ils se nourrissent (Tachet *et al.*, 1980). Des alevins ont en effet été fréquemment échantillonnés lors des prélèvements de végétaux.

Sur les hydrophytes, on observe des quantités significativement plus importantes de nombreux **mollusques** (*Physa*, *Bithynia*, Lymnaeidae ou Planorbidae) pour lesquels c'est un support caractéristique, sans être forcément exclusif (Adam, 1960; Mouthon, 1982). Ces Gastéropodes broutent ou raclent le végétal qui les héberge (Tachet *et al.*, 1980) mais peuvent aussi profiter de la présence de détritus (Mouthon, 1980) qui y sont

produits ou piégés. Les travaux de Lamarche *et al.* (1982) et de Rooke (1986) ont montré qu'une relation entre les densités des populations de Gastéropodes et la morphologie des plantes pouvait être observée. L'architecture des plantes aquatiques, plus ou moins découpées, et le rapport surface/volume, sont en effet importants pour le développement d'organismes épiphytiques qui sont consommés par certains mollusques.

Par ailleurs, Lacoursiere *et al.* (1975) à partir d'une étude sur la relation entre les plantes aquatiques et les Gastéropodes de la rive Sud du fleuve Saint-Laurent (Québec) rapportent que les Pulmonés, peut-être du fait de leur mode respiratoire, se trouvent surtout sur les plantes émergées (*in* Yacine-Kassab, 1979).

On remarque également sur les hydrophytes des densités importantes du genre ***Caenis*** dont les larves rampantes sont de médiocres nageuses et doivent sans cesse éviter les contraintes du courant (Studemann *et al.*, 1992), au sein des micromilieux complexes constitués par les hydrophytes. Magdych (1979) précise, à la suite d'autres auteurs, que les *Caenis* se placent plutôt à la base des hydrophytes ou au niveau de leurs racines, milieux pour lesquels elles seraient morphologiquement adaptées.

Comme les *Caenis*, les larves d'odonates sont de médiocres nageuses (Bertrand, 1954), mais trouvent une diversité de proies importante sur les végétaux. La ponte des Coenagrionidae a souvent lieu en été et sur des végétaux aquatiques (Bertrand, 1954). Après l'éclosion, au bout de quelques semaines il est probable qu'une grande partie des jeunes larves restent sur ces milieux qui leur servent de nurseries, ce qui expliquerait les densités importantes observées.

Par ailleurs, la présence d'animaux détritivores montre la capacité des végétaux à piéger, mais également à produire, des débris organiques ; celle de prédateurs stricts (*A. aestivalis* - Dethier, 1985) montre que la pyramide trophique des peuplements de ces microhabitats est potentiellement complexe.

Nos résultats sont en accord avec ceux de Barber & Kevern (1973) qui rapportent qu'un large nombre d'éphéméroptères, de diptères (Chironomidae et Simuliidae) et de trichoptères sont associés aux macrophytes.

Bryophytes :

Les bryophytes (n=26) ont été prélevés au printemps à des endroits où le stress hydraulique est maximal (modalité 5 de la variable "nombre de Froude").

Aux deux saisons, beaucoup de taxons y sont significativement plus abondants : le planaire *Polycelis* spp. et les hydracariens, le coléoptère *Hydraena*, les larves d'Empididae, de Psychodidae et de Chironomidae (pour ces deux derniers taxons, les nymphes seulement en automne), d'Anthomyidae, de Ceratopogonidae, ainsi que des adultes d'Elmidae (les larves seulement en automne).

Au printemps, les taxons caractéristiques sont les coléoptères Helodidae et les nymphes d'*O. albicorne*.

En automne, il s'agirait de l'habitat privilégié par de nombreux plécoptères des genres *Leuctra, Amphinemura, Protonemura* et *Isoperla*. On y trouve également les *Hydra*, les diptères Tipulidae, les trichoptères Brachycentridae, Hydropsychidae et *Rhyacophila* (dans une moindre mesure) et l'odonate *Agrion*.

Les plécoptères filipalpes des genres *Amphinemura* et *Protonemura* se nourrissent de débris végétaux (Tachet *et al.*, 1980; Hynes, 1984), abondants dans les bryophytes. Quelques auteurs rapportent que les mousses constituent leur habitat préférentiel (Hoffmann, 1960; Ward, 1992). Toutes les espèces de plécoptères échantillonnées par

Lavandier & Dumas (1971) sur des ruisseaux pyrénéens ont été observées dans la végétation avec des densités sigificatives.

Pour Lavandier (1979), les diptères Psychodidae sont surtout muscicoles, ce qui est en accord avec nos résultats. Vaillant (*in* Ilies, 1978) rapport que deux genres de Psychodidae (*Berdeniella* et *Pericoma*) ont surtout été observés dans les touffes de mousses qui recouvrent les pierres. Cependant, sur notre échantillon, les stades nymphaux ont plus particulièrement été échantillonnés dans des substrats caillouteux. Peut-être existe-t-il une migration de l'habitat "bryophytes" vers le substrat minéral au cours du cycle de développement de cet animal.

Les bryophytes semblent également être une zone refuge contre les courants forts. Des animaux limnophiles, comme les Ceratopogonidae (Tachet *et al.*, 1980) qui sont également caractéristiques des vases limoneuses, y sont plus particulièrement agrégés.

Dans les eaux froides d'altitude, Lavandier (1979) observe que les hydracariens sont surtout localisés dans les mousses. Percival & Whitehead (1929 *in* Rosillon, 1986) concluent que ces animaux ont besoin d'un substrat stable comportant beaucoup d'abris, ce qui semble bien correspondre au cas de l'habitat "bryophytes" sur lequel nous les avons trouvés aux deux saisons.

Les profils écologiques très différents des animaux qui caractérisent les mousses montrent que ces habitats ont de grandes potentialités.

Racines :

Les racines (n=11) ont toujours été prélevées à proximité de la rive (valeur test significative et figure 28).

Elles sont caractérisées par des abondances significativement plus élevées de nombreux insectes.

Au deux saisons, on y trouve beaucoup de trichoptères Lepidostomatidae (*Lasiocephala basalis* en particulier en automne), et de diptères Empididae.

Au printemps, les taxons caractéristiques sont les plécoptères du genre *Amphinemura*, les larves de *Rhyacophila*, les Ephemerellidae, les nymphes de Ceratopogonidae, les larves d'Hydropsychidae, les nymphes d'Hydroptilidae, le planaire *Polycelis*, les coléoptères Elmidae (larves) et les nymphes de Leptoceridae.

En automne, dans les racines, des taxons ont également des densités significativement plus élevées : l'éphéméroptère *Habroleptoides*, les larves de Leptoceridae, les larves et nymphes de Limnephilidae, l'odonate *Agrion*, les nymphes de Chironomidae, les mollusques Lymnaeidae et les diptères Tipulidae.

On constate donc que de nombreux taxons sont significativement plus agrégés dans les racines. Pourtant ces milieux sont généralement peu étudiés pour eux-mêmes, tout au plus sont-ils considérés lors d'étude qui s'attachent à décrire le milieu de façon exhaustive. Les résultats des chapitres précédents ont montré que ce sont des milieux avec des densités fortes et une grande variété d'invertébrés.

Diamond (1986) rapporte que les filets des larves d'Hydropsychidae, dont les racines constituent un support caractéristique, favorisent la colonisation du substrat par d'autres espèces, augmentant ainsi la richesse et l'abondance en individus du milieu sur lequel elles se trouvent.

D'après Pierrot (1984) une forte corrélation entre la présence de ces animaux et la matière organique en suspension a souvent été constatée. Les racines, comme les deux autres substrats caractéristiques des larves (hydrophytes et bryophytes), sont probablement des milieux très riches en matière organique collectée.

D'après une étude bibliographique de Pierrot (1984) les larves d'*Hydropsyche* se rencontrent dans des habitats variés et elles seraient capables de vivre n'importe où pour peu que deux conditions soient remplies : (1) que la granulométrie du substrat ne soit pas trop fine, (2) que le "matériau" dans lequel les larves veulent s'établir soit très stable. Ces critères, également rapportés par Georgian & Thorp (1992), confortent nos propos vis-à-vis de l'importance de la stabilité du support. Dans une étude des microhabitats de rive du Rhône, Cellot *et al.* (1983) trouvent des densités importantes d'*Hydropsyche* sur les blocs et dans les racines. Pour Georgian & Thorp (1992), la distribution de ces organismes collecteurs entre les différents types de microhabitats vise en fait à optimiser le taux d'éléments nutritifs captés.

Nos résultats concernant l'affinité d'un invertébré pour un support sont généralement en accord avec la littérature.

Des taxons sont quelquefois considérés comme ayant une certaine préférence pour plusieurs supports. *Physa* et *Bithynia*, par exemple, auraient comme habitats potentiels respectifs plantes aquatiques-vase-substrat pierreux et cailloux-végétaux-vase (Mouthon, 1980). Nos résultats ne mettent en évidence des densités plus importantes que sur les végétaux hélophytes et hydrophytes, alors que des supports minéraux grossiers et de la vase sont également présents. Il y a plusieurs interprétations possibles à ces écarts.

Une première hypothèse est que tout dépend des espèces qui constituent les groupes taxonomiques étudiés. Des déterminations plus poussées devraient permettre de préciser s'il s'agit vraiment d'un problème de différences entre espèces appartenant à un même genre ou a une même famille.

Une seconde possibilité est que d'autres caractéristiques de l'habitat sont sélectives. Le support n'est en effet pas obligatoirement le seul critère de sélection d'un habitat par les invertébrés. Hildrew *et al.* (1980) ont par exemple montré, sur une petite rivière anglaise, que les changements dans la microdistribution des larves de deux plécoptères correspondaient à des besoins trophiques et à une intense pression de prédation.

Une troisième hypothèse est que les invertébrés sont en général opportunistes et dépensent leur énergie avec parcimonie. Le milieu favorable le plus proche serait alors le meilleur. Si des individus d'une population se retrouvent sur un milieu très favorable, il y est probable que c'est sur ce milieu que la densité de population sera forte. En effet, il ne s'agit pas d'occulter tous les phénomènes de déplacement des invertébrés, qu'ils soient volontaires ou involontaires, mais d'expliquer pourquoi ils sont agrégés sur un type de support en particulier.

Nos résultats ont par ailleurs montré pour un même taxon des différences de preferendum entre le printemps et l'automne. Une première interprétation est qu'il peut s'agir d'une évolution des besoins de l'animal au cours de son cycle de développement. Une seconde hypothèse est qu'une évolution de la mosaïque des microhabitats contraint certains taxons à se rabattre sur des habitats qui ne sont pas forcément optimum pour eux.

4.2 Affinité pour la vitesse de courant

Rappel : La variable "vitesse du courant mesurée au fond" est divisée en 5 modalités.

Les résultats des valeurs tests obtenues pour les différentes gammes de vitesses sont dans le tableau XVIII.

Tableau XVIII : Caractérisation des microhabitats par les taxons (méthode des valeurs tests).
A = Adultes, L = Larves, N = Nymphes, S = tous stades confondus
Pour chaque support : colonne de gauche = printemps, colonne de droite = automne.

	Vitesse mesurée au fond (cm/s)										Hauteur d'eau							
	<5		5 à 20		20 à 60		60 à 90		> 90		< 10		10 à 20		20 à 30		> 30	
PL Chloroperlidae								3.75										
PL Leuctridae							2.79	2.47										
PL Nemouridae										3.11	2.35							
PL Ne Amphinemura									4.50									
PL Ne Nemoura												3.19						
PL Ne Protonemura							2.55			3.41								
PL Perlodidae																		
PL Pd Isoperla																		
PL Taeniopterygidae																		2.36
TR Brachycentridae L										4.45								
TR Ec Ecnomus L																		
TR Glossosomatidae S				-2.36				3.26					2.62					
TR Glossosomatidae L								3.18					2.74					
TR Glossosomatidae N																		
TR Goeridae S				-2.39			3.00	2.92				-2.93						
TR Goeridae L				-2.39			2.97	2.92				-2.93						
TR Goeridae N																		
TR Hydropsychidae S	-4.80	-4.73	-3.51		2.35	2.84	3.74	2.41	2.95			2.54						
TR Hydropsychidae L	-4.94	-4.75	-3.30		2.34	2.84	3.67	2.41	2.98			2.54			-2.37			
TR Hydropsychidae N			-2.81				3.47		2.44									
TR Hydroptilidae S																		
TR Hydroptilidae L																		
TR Hydroptilidae N		2.46																
TR Lepidostomatidae S																		
TR Lepidostomatidae L																		
TR Le L. baselis L																		
TRLepidostoma hirtum																	2.42	
TR Leptoceridae S	2.73																	
TR Leptoceridae L	3.16																	
TR Leptoceridae N																	2.68	
TR Limnephilidae S	2.92																	
TR Limnephilidae L	2.99																	
TR Limnephilidae N																		
TR O. albicorne S															2.54			
TR O. albicorne L																		
TR O. albicorne N																		
TR Polycentropodidae L																		
TR Psychomyiidae S																		
TR Psychomyiidae L																		
TR Psychomyiidae N										3.32								
TR Rh Rhyacophila S	-3.67	-2.72	-2.80	-2.75			3.20	2.56		3.67								
TR Rh Rhyacophila L	-3.87	-2.60	-2.79	-2.67			3.25			3.37								
TR Rh Rhyacophila N										2.34								
TR Sericostomatidae S	3.52																	
TR Sericostomatidae L	3.91																	
TR Sericostomatidae N															2.47			3.26
EP Baetidae	-6.21	-4.54	-3.75		4.89		3.57	5.11		2.82								-2.56
EP Ca Caenis								-2.99										
EP Ephemerellidae	-2.85				2.51					2.40								
EP Ep Ephemera danica	2.62							-2.97				2.50						
EP Heptageneiidae		-3.11		-2.57				4.26				-2.81	2.67					
EP Leptophlebiidae			2.57									4.20						
EP Le Habroleptoides											2.86	4.61						
EP Le Habrophlebia			2.59															
CO Dryopidae Dryops																		
CO Dytiscidae S	3.41														2.46			
CO Dytiscidae A	3.02																	
CO Dytiscidae L												2.76			2.57			
Co Elmidae S	-4.32	-3.39			2.96		2.91											
Co Elmidae A	-3.74	-3.36			2.35						3.70	3.21						
Co Elmidae L	-3.64	-2.96			2.53		2.55											
CO Gyrinidae L																		
CO Haliplidae S	2.40																	
CO Haliplidae L																		
CO Helodidae L																		
CO Hy Hydraena A		2.91						3.13						2.79				
CO Hydrophilidae L																		

Tableau XVIII (suite)

	Vitesse mesurée au fond (cm/s)										Hauteur d'eau							
	<5		5 à 20		20 à 60		60 à 90		> 90		< 10		10 à 20		20 à 30		> 30	
DI Anthomyidae S																		
DI Anthomyidae L											2.68							
DI Athericidae																		
DI At Atherix																		
DI At Atrichops	3.10																	
DI Bl Liponeura S									3.30									
DI Bl Liponeura L									3.27									
DI Ceratopogonidae S																		
DI Ceratopogonidae L																		
DI Ceratopogonidae N																		
DI Chironomidae S			-2.36															
DI Chironomidae L			-2.33															
DI Chironomidae N	-2.57		-2.62				2.78											
DI Empididae	-2.42	*-2.36*										2.92						
DI Limoniidae S	-2.40	*-2.36*					3.99	*3.84*			-2.45							
DI Limoniidae L	-2.39	*-2.35*					4.09	*3.86*			-2.43							
DI Limoniidae N																		
DI Psychodidae S																		
DI Psychodidae L																		
DI Psychodidae N																		
Di Simuliidae S	-4.50	*-3.83*	-2.86			*2.39*	2.45											
Di Simuliidae L	-4.56	*-3.87*	-2.80			*2.41*	4.08		3.59				3.38		-2.47			
Di Simuliidae N	-2.61						4.10		3.73				3.40		-2.59			
DI Stratiomyidae							2.76					2.85	2.65					
DI Tabanidae	2.99																	
DI Tipulidae																		
HE Aphelocheirus aestivalis						*2.48*												
ME Sialidae Sialis	4.00				-3.12											2.33		
OD Ca Agrion																		
OD Coenagnonidae																		
OD Cordulegasteridae																		
OD Gomphidae																		
OD Lestidae																		
OD Pl P. pennipes	3.35	*3.69*																
CR Asellus aquaticus																		
CR Gammaridae											3.05	3.50					-2.43	
MO Ancylidae				*-2.61*		*2.34*												
MO An Ancyus fluviatilis				*-2.50*														
MO Bi Bithynia																		
MO Hydrobiidae																		
MO Lymnaeidae						*2.43*						2.54						
MO Neritidae Theodoxus fl.																	2.38	
MO Ph Physa																		
MO Planorbidae																		
MO Sphaeriidae	2.75	*2.68*						*-2.92*										
MO Sp Pisidium	3.76							*-2.47*										
MO Unionidae																	2.57	
MO Un Anodonte																	2.42	
MO Un Unio																		
MO VA Valvata																		
TD Du Dugesia												2.69						
TD Pl Polycelis	-2.67	*-2.74*																
AC Erpobdellidae																		
AC Glossiphoniidae																2.88		
AC Gl Glossiphonia																		
AC Gl Helobdella stagnalis																3.79		
AC Pi Piscicola geometra																		
Cnidaires Hydra																		
Hydroacariens	-3.51	*-3.51*			2.54	*2.96*												
Lamproie		*3.32*																
Oligochètes											-3.84				2.52			

Modalité 1 (<= 5 cm/s, n=77) :

Cette gamme de vitesse de courant est fortement liée aux substrats de sédimentation (vase, sable) ou de déposition (litière) (valeurs tests et figure 25), c'est-à-dire des milieux plutôt proches de la rive (Figure 28). Les taxons caractéristiques que l'on y trouve sont pour la plupart liés à ces types de support.

Aux deux saisons nous y avons échantillonné des densités relatives importantes de l'odonate *Platycnemis pennipes* et du mollusque Sphaeridae du genre *Pisidium* (pas le genre *Sphaerium*).

Au printemps, on y trouve plus particulièrement le genre *Sialis*, les larves de Sericostomatidae, les adultes de Dytiscidae, les Leptoceridae, les Tabanidae, les Limnephilidae, l'éphéméroptère *Ephemera danica*. Les coléoptères Haliplidae sont également plus agrégés au printemps dans les microhabitats de vitesse lente (valeur test faible mais significative c'est-à-dire supérieure à 2 pour α=5%), alors qu'ils ne sont pas particulièrement liés aux supports de sédimentation ou déposition.

En automne, seules les nymphes de trichoptères Hydroptilidae sont également caractéristiques de cette gamme de vitesse.

Les *Ephemera danica* sont des filtreurs actifs qui s'enfouissent dans les substrats meubles (Studemann *et al.*, 1992) et créent un courant d'eau au moyen de leurs branchies. Elles sont donc bien adaptées à ce type de conditions. Par contre, les valeurs tests n'ont pas permis de montrer une éventuelle affinité de ces animaux pour un substrat meuble. Il a déjà été observé que la microdistribution dépend de la taille des larves (Tolkamp & Both, 1978). Les larves de grande taille préfèrent les graviers aux sables, qui constituent plutôt l'habitat des petites larves. Dans les deux cas la vitesse du courant est relativement faible (voir figure 25), et la valeur test est significative pour la catégorie 'vitesses < 5 cm/s'. La répartition des *Ephemera* entre plusieurs de nos catégories de supports masque peut-être, au niveau des valeurs tests, une réelle affinité pour différents substrats meubles, qui est perceptible sur le plan factoriel F1-F2 de l'AFC intra-stations/dates.

Modalité 2 (5-20 cm/s, n=65) :

Les substrats "sable-limon" ont été plus particulièrement prélevés dans cette gamme de vitesse de courant. Un seul taxon est caractéristique de ce type d'ambiance hydraulique, et uniquement au printemps : l'éphéméroptère *Habrophlebia*. Cet animal est classiquement considéré comme un broyeur détritivore à tendance rhéophile (Tachet *et al.*, 1980).

Modalité 3 (20-60 cm/s, n=122) :

Sur un plan mésologique, cette gamme de vitesse de courant n'est liée à aucun type de substrat en particulier mais correspond à une vaste gamme de stress hydrauliques (modalités 3 et 4 des nombres de Froude). Cette gamme de vitesse est assez vaste, et le nombre de relevés correspondant est important. Malgré cela il y a peu de taxons particulièrement agrégés dans ce type de milieu.

Seuls les hydracariens et les larves d'Hydropsychidae sont caractéristiques de cette gamme de vitesses au printemps et en automne.

Au printemps, les invertébrés dont les densités sont les plus importantes sont les éphéméroptères Baetidae, les coléoptères Elmidae (larves et adultes) ainsi que les Ephemerellidae. Les éphéméroptères sont classiquement considérés comme sensibles à

l'oxygénation de l'eau qui est probablement favorisée par des vitesses de courant supérieures à 20 cm/s.

En automne, on y trouve plus particulièrement *Aphelocheirus aestivalis*, les Lymnaeidae, les larves de Simuliidae et *Ancylus fluviatilis*. Les valeurs tests, même si elles sont significatives, sont proches de 2 ce qui signifie que le lien entre ces animaux et cette gamme de vitesse est relativement faible.

Cette gamme de vitesse intermédiaire entre courants lents et courants rapides est également favorable à certains taxons à large spectre de répartition, des ambiances rhéophiliques aux eaux lénitiques (lacs, étangs), des petites rivières aux fleuves, comme l'hétéroptère *A. aestivalis* (Dethier, 1985).

Modalité 4 (60-90 cm/s, n=61) :

Les cailloux sont des substrats plus particulièrement rencontrés dans cette gamme de vitesse. Les taxons significativement plus abondants pour des vitesses comprises entre 60 et 90 cm/s sont nombreux.

Parmi ceux caractéristiques des deux saisons d'étude, on trouve les Limoniidae, les Baetidae, les Goeridae, les larves d'Hydropsychidae (les nymphes sont caractéristiques du printemps) et les *Leuctra*.

Au printemps les taxons les plus densément présents sont les larves et nymphes de Simuliidae, les *Rhyacophila*, les larves d'Elmidae, les nymphes de Chironomidae, les *Protonemura* ainsi que les nymphes de Psychodidae.

En automne, les taxons caractéristiques sont les Chloroperlidae, les larves de Glossosomatidae et les coléoptères *Hydraena*.

Une vitesse de courant importante favorise l'oxygénation de l'eau et la respiration de certains invertébrés aquatiques. Les taxons caractéristiques de la gamme 60 à 90 cm/s sont sensibles à l'oxygénation de l'eau. Orth & Maughan (1983), sur une rivière de forêt, ont observé des diversités faunistiques maximales pour une vitesse de courant de 60 cm/s

Les *Leuctra* par exemple sont généralement réputées sensibles vis-à-vis de l'oxygénation (Tachet *et al.*, 1980) même si ce sont sans doute les moins sensibles des genres de plécoptère. Les *Protonemura* sont également qualifiés de sensibles à l'oxygénation (sténooxybiontes, Despax, 1951). Phillipson (1954) a démontré l'importance des concentrations en oxygène et de la force du courant sur 6 espèces de larves de trichoptères. Kovalak (1976 *in* Wiley & Kohler, 1980), à partir de l'observation des mouvements de *Glossosoma nigrior* sur des briques, a suggéré que les changements de position étaient corrélés avec les besoins respiratoires de ce trichoptère.

De plus, selon Williams & Hynes (1973), les courants les plus rapides apportent plus de nourriture par unité de temps, et il est reconnu depuis longtemps que des courants rapides favorisent les larves constructrices de filets (Logan, 1963; Edington, 1965, 1968).

Les Hydropsychidae sont classiquement considérés comme rhéophiles (Rousseau, 1921; Décamps, 1968; Georgian & Thorp, 1992) car un courant d'eau est primordial pour l'existence des larves (Pierrot, 1984). Faessel (1985) précise que leur preferendum se situe entre 30 et 80 cm/s, ce qui correspond tout de même à une large plage de vitesse de courant apparente et correspond tout à fait à nos résultats (voir aussi ceux obtenus avec la modalité 3). La nymphose s'effectue le plus souvent à la face inférieure des pierres dans des zones à courant plus faible (Verneaux & Faessel, 1976). Même s'il est logique que les nymphes tentent d'éviter d'une certaine façon des contraintes hydrauliques importantes, nos résultats montrent qu'elles se trouvent quand même plus particulièrement dans des

habitats situés dans des courants de 60 à 90 cm/s. Peut-être est-ce une façon d'assurer une ambiance oxygénée pendant la phase nymphale.

Les larves de Psychodidae sont considérées comme limnophiles (Tachet *et al.*, 1980) mais nous en avons échantillonnées des quantités significativement plus importantes dans la gamme de vitesse allant de 60 à 90 cm/s.

La plupart des taxons caractéristiques de ces vitesses sont morphologiquement ou éthologiquement adaptés aux fortes vitesses de courant mais la présence de certains d'entre eux, comme les Limoniidae, peut paraître plus surprenante. En fait, les Limoniidae fuient les courants forts en recherchant dans les interstices du support des zones d'eaux plus calmes. Bertrand (1954) rapporte que le genre *Antocha*, que nous avons souvent rencontré, recherche particulièrement les eaux courantes. Prédateurs-broyeurs (Tachet *et al.*, 1980), certains ont besoin d'être sur le même support que des invertébrés qui peuvent servir de proies. Les milieux caractérisés par des vitesses de courant comprises entre 60 et 90 cm/s, apparaissent comme les plus diversifiés sur un plan faunistique (résultats du chapitre V). Ils seraient par conséquent les plus favorables à la recherche de proies.

Il en va de même pour le trichoptère *Rhyacophila* spp. qui est également un prédateur mais dont les pygopodes puissants le rendent mieux adapté à des courants forts.

Modalité 5 (>= 90 cm/s, n=25) :

Sur notre lot de prélèvements, les vitesses les plus fortes sont celles des habitats qui sont les plus éloignés de la rive (modalité 4), dont la hauteur est comprise entre 5 et 15 cm (modalité 2). Il n'y a pas de taxons caractéristiques à la fois du printemps et de l'automne.

Au printemps les taxons caractéristiques sont le plécoptère *Amphinemura*, les larves de Simuliidae et de *Liponeura*, les Hydropsychidae (larves et nymphes).

En automne, on retrouve plus spécifiquement dans cette gamme de vitesse les trichoptères Brachycentridae (larves) et *Rhyacophila* (larves et nymphes), les plécoptères du genre *Protonemura*, les nymphes de Psychomyiidae, les éphéméroptères Baetidae et Ephemerellidae.

Comme pour la gamme de vitesse précédente, le courant induit une meilleure oxygénation de l'eau qui va favoriser la présence de taxons sténooxybiontes (*Amphinemura, Protonemura*).

Une autre hypothèse est que ces taxons sont présents car la compétition dans ce type de milieu est probablement moins drastique que dans des milieux moins contraignants.

Il est clair que beaucoup d'invertébrés ont des preferendums vis-à-vis de la vitesse du courant, soit directement parce qu'un courant d'eau va leur apporter de la nourriture ou une meilleure oxygénation, soit indirectement parce qu'il s'agit en fait d'un preferendum pour un support qu'on ne trouve que dans une certaine gamme de vitesse de courant (cas des litières). Le courant a également une influence sur la distribution des particules organiques et du limon (Rabeni & Minshall, 1977) qui sont susceptibles d'influencer la répartition d'invertébrés.

Nos résultats précédents sont appuyés par ceux-ci : la faune est plus variée dans les microhabitats compris entre 60 et 90 cm/s. Les milieux lentiques ne sont cependant pas à négliger en raison de la spécificité des invertébrés qui s'y trouvent.

Les supports ne sont caractéristiques d'une gamme de vitesse de courant que lorsque ce courant correspond à des situations bien tranchées : courants lents ou rapides. Dans la zone de courant intermédiaire (de 20 à 60 cm/s), aucun support n'est caractéristique et, par ailleurs, on constate que peu de taxons y ont des densités significativement plus importantes. Ces résultats, considérés simultanément, laissent supposer que d'une manière générale, l'affinité des macroinvertébrés benthiques pour un type de support est plus importante que l'affinité pour une gamme de vitesse.

4.3 Affinité pour la hauteur d'eau

Rappel : La variable "profondeur" est divisée en 4 modalités.

Le nombre de taxons significatifs pour l'ensemble des 4 modalités de profondeur est plus faible que pour la vitesse du courant ou la nature du substrat (Tableau XVIII). Des auteurs rapportent que les invertébrés sont insensibles à la hauteur d'eau dans une gamme de profondeurs qui n'excède pas 45 cm, ce qui est en accord avec ce résultat.

La littérature sur la hauteur d'eau en tant que facteur de microrépartition est peu abondante et par conséquent les comparaisons avec les observations d'autres auteurs sont limitées.

Modalité 1 (< 10 cm, n=99) :

Les microhabitats prélevés aux profondeurs les plus faibles correspondent généralement à des supports avec des conditions de stress hydraulique importantes (modalité 5 des "nombres de Froude").

Le nombre de taxons caractéristiques est maximal pour cette gamme de profondeur. Si l'on prend en compte les deux saisons à la fois, il s'agit des adultes d'Elmidae, des Gammaridae et d'*Habroleptoides* sp.. Au printemps, le seul taxon plus particulièrement agrégé sur cet habitat est le diptère Anthomyidae (mais valeur test faible). En automne, il s'agit du plécoptère *Nemoura*, des diptères Empididae, des coléoptères Dystiscidae, des planaires du genre *Dugesia*, des nymphes de Simuliidae, des larves d'Hydropsychidae, des mollusques Lymnaeidae et d'*Ephemera danica*.

Modalité 2 (10-20 cm, n=129) :

Il n'y a pas de taxon caractéristique de cette modalité à la fois au printemps et en automne.

Au printemps, ces profondeurs correspondent généralement à des milieux à forte vitesse de courant. Les taxons caractéristiques y sont alors les Simuliidae (larves et nymphes), les larves de Glossosomatidae et les Heptageniidae. En automne, il s'agit plus particulièrement des coléoptères du genre *Hydraena*.

Williams & Hynes (1973) rapportent qu'il a été observé qu'une profondeur allant jusqu'à 10 cm favorise les taxons filtreurs, e.g. Simuliidae, sans doute parce que l'instabilité et la présence de remous à des profondeurs plus importantes sont moins favorables aux mécanismes de filtration (Ulfstrand, 1967). Nos résultats sont globalement en accord avec cette remarque puisque nous avons trouvé des densités importantes d'Hydropsychidae entre 0 et 10 cm, et de Simuliidae entre 10 et 20 cm. McCreadie &

Colbo (1993) ont déterminé les préférences en microhabitats des larves et pupes de trois espèces de Simuliidae. Celles-ci sont influencées par la force du courant et, pour *Simulium rostratum*, par la profondeur.

La présence d'Heptageniidae, brouteurs d'algues (Studemann *et al.*, 1992) à des profondeurs faibles pourraient être liée à l'importance du recouvrement périlithique. Il est en effet probable que le recouvrement algale est plus important sur un substrat proche de la surface car la pénétration de la lumière jusqu'aux algues est alors plus importante. La profondeur aurait alors un effet indirect sur la distribution des invertébrés brouteurs.

Modalité 3 (20-30 cm, n=70) :

Cette gamme de profondeurs n'est liée à aucun autre critère mésologique. Il n'y a pas de taxons caractéristiques de cette modalité à la fois au printemps et en l'automne. Les invertébrés que l'on trouve plus particulièrement agrégés dans cette gamme de vitesses de courant sont : au printemps les larves de Dytiscidae, les Oligochètes, les nymphes de Sericostomatidae alors qu'en automne ce sont l'achète *Helobdella stagnalis* et les larves de *Sialis*.

Modalité 4 (>30 cm, n=52) :

Les valeurs tests sont toutes relativement faibles, ce qui signifie que le lien entre un taxon et cette gamme de profondeur n'est pas très étroit.

Au printemps, les invertébrés caractéristiques sont les nymphes de Leptoceridae, les Unionidae (plus particulièrement le genre *Anodonta*), le Lepidostomatidae *Lepidostoma hirtum*, le mollusque *Theodoxus fluviatilis*.

En automne, il s'agit uniquement des nymphes de Sericostomatidae (valeur test la plus forte).

En conclusion, pour notre gamme de profondeurs, peu de taxons se distribuent en fonction de la hauteur d'eau. Ce sont les valeurs les plus faibles qui ont le plus de spécificités faunistiques. Pourtant, la profondeur influence la pénétration de la lumière, et influence par conséquent le développement d'une couverture biologique. De nombreux invertébrés racleurs-brouteurs dépendraient très directement de cette couverture biologique. Il est possible que de 3 à 65 cm, pour notre échantillon, le critère hauteur d'eau ait un impact relativement faible sur la microrépartition.

5. Essai de hiérarchisation des microhabitats

Il serait intéressant d'établir une hiérarchisation des microhabitats en fonction de leurs spécificités faunistiques potentielles. Ce classement serait en fait la réponse à une question essentielle : où prélever pour avoir, en un minimum d'effort, une image la plus complète possible de la faune invertébrée d'une station? Des éléments de réponse à cette question pourraient servir à optimiser les protocoles de prélèvement établis pour le suivi de la qualité biologique d'un cours d'eau, tels que celui de la norme IBGn (AFNOR, 1992).

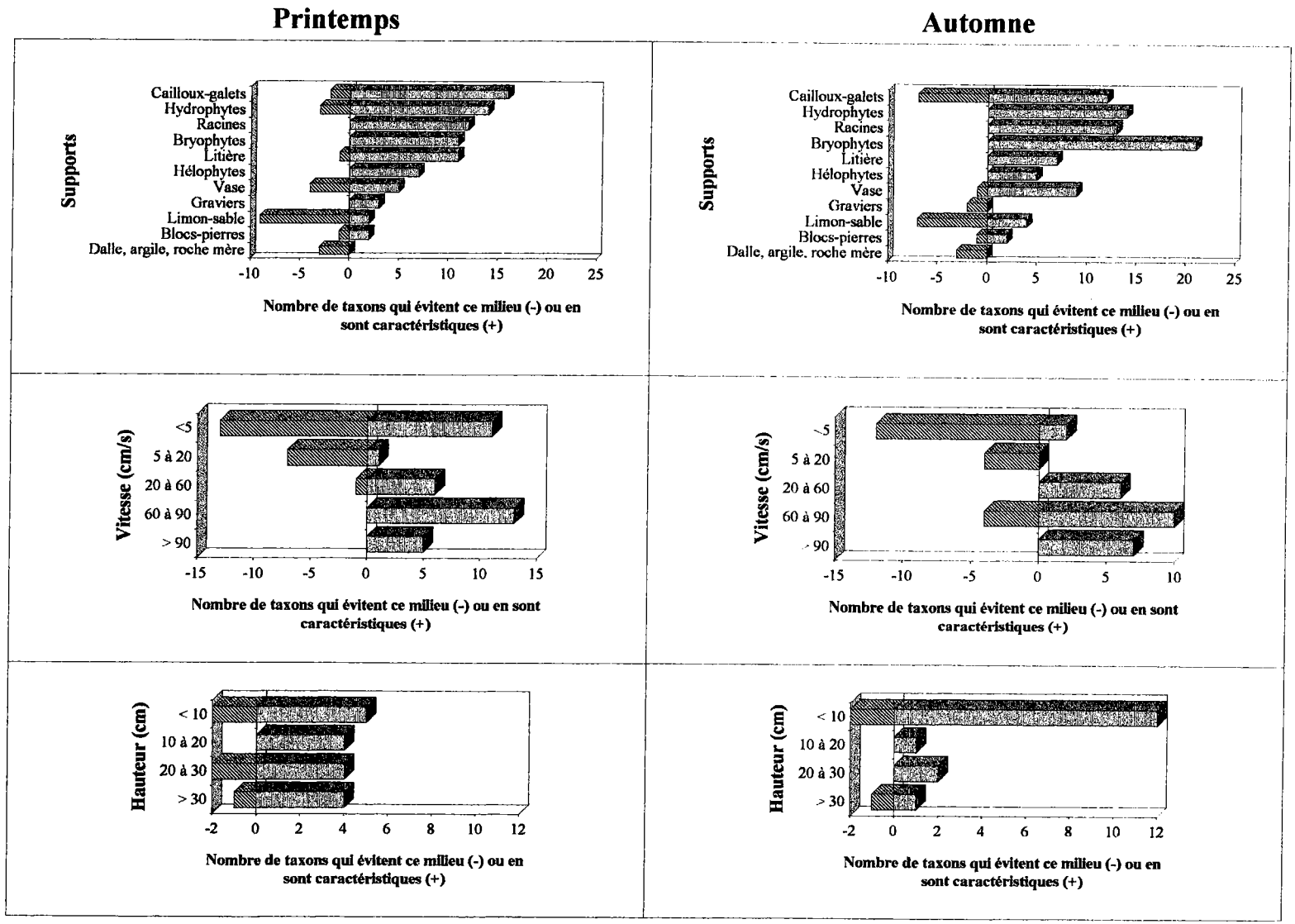


Figure 59 : Représentation du nombre de taxons caractéristiques ou, au contraire, qui évitent un type de milieu.
(Les différents supports sont classés en fonction du nombre de taxons caractéristiques au printemps.)

5.1. Classement en fonction du nombre de taxons caractéristiques des milieux considérés isolément

Un objectif primordial de la stratégie d'échantillonnage d'une rivière est d'obtenir le maximum des taxons ayant des densités significatives, le seuil de signification variant en fonction de la biologie des espèces. Il s'agit donc de prélever prioritairement des habitats où la faune est variée et les populations relativement abondantes.

Les observations du paragraphe précédent montrent que le nombre d'organismes caractéristiques d'un milieu est variable en fonction de sa nature et de la période d'échantillonnage. Les valeurs tests nous ont permis d'identifier les taxons plus particulièrement agrégés sur un type d'habitat à une période donnée. De la même façon, des valeurs tests négatives nous ont indiqué quels sont les taxons qui ont tendance à éviter certaines catégories de milieux. C'est-à-dire que l'on ne les y trouve jamais, ou seulement avec des effectifs très faibles (non significatifs) au cours de certaines phases aquatiques de leur cycle.

La figure 59 présente, pour une catégorie de support, de vitesse de courant ou de hauteur d'eau, le nombre de macroinvertébrés qui en sont caractéristiques ou, au contraire, n'y sont jamais échantillonnés. D'une manière très générale, un type de milieu est d'autant plus intéressant à prélever (en nombre de taxons), qu'il abrite une faune caractéristique et qu'il n'est pas pour autant évité par la plupart des invertébrés (valeurs tests non significatives). Sur la liste faunistique commune à l'ensemble des relevés d'un milieu, la différence entre *nombre de taxons caractéristiques* et *nombre de taxons qui l'évitent* permet d'établir un classement des différents milieux lorsqu'ils sont considérés indépendamment les uns des autres.

➔ les supports :

Les bryophytes sont les supports les plus intéressants, d'une part parce qu'ils constituent l'habitat spécifique de nombreux invertébrés (le meilleur en automne), et d'autre part parce qu'aucun taxon évite catégoriquement ce milieu.

Les cailloux-galets sont recherchés par le plus nombre maximal de taxons au printemps ; mais ils sont également évités, surtout en automne, par quelques invertébrés. Les supports 'racines' et 'hydrophytes' sont également les plus intéressants par leur nombre important, aux deux saisons, de taxons caractéristiques.

Le résultat concernant les litières est plus nuancé: il y a presque deux fois moins de taxons caractéristiques en automne qu'au printemps. Une hypothèse est que les quantités de matière organique des autres supports sont plus importantes en automne, du fait de l'apport important des végétaux de la ripisylve. Les invertébrés qui utilisent la litière comme nourriture, ont alors plus de sources potentielles de matière organique sur les autres supports. Par ailleurs, les litières d'automne étaient fraîches, dans un état de décomposition peu avancé. Il est probable que la microflore associée aux débris organiques n'était pas la même qu'au printemps. Par conséquent, les invertébrés qui se nourrissent essentiellement de ces bactéries et micro-organismes, ne sont pas attirés par une litière jeune. De plus, une décomposition peu avancée modifie la structure spatiale de l'habitat litière (l'agencement des débris organiques entre eux n'est alors pas le même), ce qui peut influencer la présence d'invertébrés. Ces phénomènes conjugués ont entraîné une

microrépartition différente de certains taxons (Anthomyidae, *Atrichops, Sialis, Asellus*), entre les deux saisons.

La différence entre végétaux "hélophytes" et "hydrophytes" est particulière. Les hydrophytes abritent au moins 2 fois plus de taxons caractéristiques que les hélophytes. A l'exception des trichoptères Lepidostomatidae, la faune caractéristique des hélophytes l'est aussi des hydrophytes mais pas obligatoirement à la même saison. Ainsi, les odonates Coenagrionidae et les hydracariens sont caractéristiques des hélophytes au printemps, et des hydrophytes en automne. C'est le cas inverse pour les *Agrion*. Il y aurait donc une certaine complémentarité dans le temps entre ces végétaux.

Parmi les autres supports, les vases seraient les plus intéressants en automne puisque, au printemps, on observe autant de taxons caractéristiques que de taxons qui évitent ce milieu. On remarque que le support "vase", qui abrite 13 taxons caractéristiques, n'est pas intéressant pris isolément car 11 taxons ne s'y trouvent jamais.

Enfin, les catégories de support "blocs-pierres", "limon-sable" et "dalle-argile-roche mère" ont peu de taxons caractéristiques et s'avéreraient dissuasifs pour une partie de la faune.

➔ les différentes gammes de vitesse :

La gamme de vitesse de courant la plus intéressante serait celle comprise entre 60 et 90 cm/s. Le nombre de taxons caractéristiques y est important au printemps, comme en automne. Aucun taxon n'évite catégoriquement cette gamme de vitesse au printemps, quatre l'évitent en automne.

Des vitesses plus grandes (>90 cm/s) ou plus faibles (20 à 60 cm/s) sont également importantes de par leurs spécificités faunistiques et la quasi absence de taxons les évitant catégoriquement. Cela ne signifie pas que les taxons choisissent électivement cette gamme, mais qu'au moins quelques individus d'une grande majorité de taxons y ont été rencontrés, et que leurs effectifs y sont sensiblement équivalents à leur densité moyenne toutes classes de vitesse confondues.

Les vitesses les plus faibles (<5 cm/s) sont caractérisées par des différences importantes entre le printemps et l'automne. Pour les deux saisons, un grand nombre de taxons évite ces zones de courants très faibles, mais au printemps, il y a beaucoup plus de spécificités faunistiques qu'en automne. Les faibles vitesses de courant sont synonymes de supports meubles (limon, sable), très sélectifs pour la faune (voir les résultats sur les supports). Ces milieux échantillonnés seuls, fourniraient une image tronquée de la composition faunistique d'une station.

Les vitesses comprises entre 5 et 20 cm/s sont les moins intéressantes de toutes. Ces milieux n'ont presque pas de spécificité faunistique et beaucoup de taxons n'y ont jamais été échantillonnés.

Il apparaît clairement que les vitesses supérieures à 20 cm/s conviennent à beaucoup de taxons, et abritent un nombre important d'invertébrés caractéristiques. Les vitesses très faibles (< 5 cm/s) ont de grandes spécificités au printemps mais ce sont les milieux les plus sélectifs et beaucoup d'animaux ne s'y trouvent jamais. La gamme de vitesse comprise entre 5 et 20 cm/s est la moins intéressante avec peu de spécificités et beaucoup de taxons qui l'évitent.

Les vitesses de courant les plus sélectives seraient donc les plus faibles. Les plus fortes ne correspondent pas forcément à ce que subissent les invertébrés, elles ne nous informent que sur l'ambiance hydraulique autour du support. La quasi absence de taxons

qui évitent systématiquement les vitesses fortes confirme cette idée d'une grande diversité d'écoulement au sein d'un type de support.

Remarque : Les résultats du chapitre V ont montré que pour des courants supérieurs à 90 cm/s, la richesse taxonomique est plus faible. Ces résultats ne sont pas contradictoires. Nous avons supposé que les vitesses fortes ne sont pas appréciées par certains taxons (la richesse du peuplement est alors globalement plus faible), mais nos résultats montrent aussi que quasiment n'importe quel taxon peut être échantillonné en présence de courant, et avec un effectif comparable à celui qu'il aurait sur d'autres supports (pas de valeurs tests négatives). Ces invertébrés ne sont simplement jamais présents en même temps.

➔ les différentes gammes de hauteur d'eau :

Dans la gamme de valeurs sur laquelle on travaille, la hauteur d'eau est un paramètre moins déterminant de la répartition des invertébrés benthiques, que la vitesse de courant (avec respectivement 33 valeurs tests positives contre 61).

La différence entre printemps et automne est assez nette. Au printemps, le nombre de taxons caractéristiques est de 4 ou 5. En automne, il est important (12) pour la tranche d'eau supérieure mais n'est que de 1 ou 2 pour les suivantes. Ces valeurs tests positives montrent que la distribution de certains taxons est influencée par la profondeur. En d'autres termes, certains taxons sont plus particulièrement agrégés à certaines hauteurs d'eau.

Par contre, le nombre de taxons qui évitent une certaine tranche d'eau étant au pire de 2, cela signifie que la hauteur d'eau n'est pas très sélective vis-à-vis de la présence-absence des invertébrés.

La hauteur d'eau influe sur les densités de populations, au printemps de façon nette sur toute la hauteur d'eau, en automne plutôt sur la tranche d'eau supérieure qui serait alors la plus intéressante à échantillonner.

5.2. Classement en fonction des supports considérés simultanément

Les communautés de deux (ou plusieurs) microhabitats d'une même rivière ont des taxons en commun. Par conséquent, pour tenter d'améliorer les stratégies d'échantillonnage des invertébrés, il serait nécessaire de tenir compte de l'apport faunistique des microhabitats les uns par rapport aux autres. Lorsqu'un microhabitat a été échantillonné, le choix du suivant devrait être orienté de façon à amener un maximum de taxons nouveaux. Le troisième devra ensuite amener des taxons nouveaux par rapport aux deux premiers, et ainsi de suite jusqu'au dernier des microhabitats échantillonnés. Pour suivre une stratégie de ce type, il faudrait établir une hiérarchie des microhabitats, et plus particulièrement des supports, à prélever. L'objectif de ce paragraphe est de montrer à partir d'exemples simples si un tel classement est envisageable.

Méthode :

Les résultats présentés répondent aux deux questions suivantes :

- *Quel est le nombre minimal de prélèvements à prendre en compte pour obtenir la richesse totale observée lorsque l'on cumule tous les prélèvements réalisés sur une station?*
- *Quelle (s) combinaison (s) de microhabitats permet (tent) d'obtenir une richesse maximale avec un minimum de prélèvements ?*

Si *n* listes ont été établies sur une station pour une date donnée, nous avons simulé toutes les listes faunistiques issues d'un tirage au sort de *p* listes parmi les *n* disponibles (*p* prenant successivement les valeurs 1, 2, 3 ... jusqu'à *n*). Si 12 prélèvements ont été réalisés sur une station, cela revient à simuler 4095 listes faunistiques. Sur chacune des listes faunistiques ainsi obtenues, la richesse taxonomique est ensuite calculée. Puis, la ou les listes qui permettent d'obtenir une richesse maximale avec une minimum de prélèvements sont repérées pour l'interprétation.

Les résultats sont obtenus à partir de logiciels réalisés par l'auteur.

Résultats :

- ***Nombre minimal de prélèvements à prendre en compte pour obtenir en un minimum d'effort d'échantillonnage la richesse maximale***

Sur nos 36 stations/dates, les combinaisons optimales en terme de richesse taxonomique comprennent de 3 à 9 prélèvements (Tableau XIX). On observe que pour plus de 3 stations/dates sur 4 il ne faut que 4, 5 ou 6 prélèvements pour atteindre la richesse maximale avec un minimum d'effort d'échantillonnage.

Tableau XIX : Nombre de stations (colonne de droite, n=36) dont on a la totalité des taxons après avoir prélevé un minimum de *x* microhabitats (colonne de gauche).

Nombre minimum de microhabitats à prendre en compte (combinaison optimale)	Nombre de stations (%) dont la richesse est maximale pour un effort d'échantillonnage minimum
3	2,8
4	25,0
5	27,8
6	25,0
7	8,3
8	8,3
9	2,8

Le nombre de microhabitats repérés et échantillonnés n'est pas le même d'une station à l'autre. Si l'on rapporte le nombre minimum de prélèvements à prendre en compte pour obtenir la richesse maximale au nombre total de prélèvements réalisés (Figure 60), on observe qu'il faut dans plus de 3 cas sur 4, de 40 à 70 % des microhabitats présents sur une station pour obtenir la richesse maximale avec un minimum d'effort d'échantillonnage. Ces pourcentages correspondent à la gamme [4 à 6] prélèvements du tableau XIX. Les valeurs extrêmes sont de 25 et 82 %, montrant ainsi que l'effort d'échantillonnage minimale (en % du nombre total de microhabitats présents) serait donc relativement variable d'une station/date à l'autre.

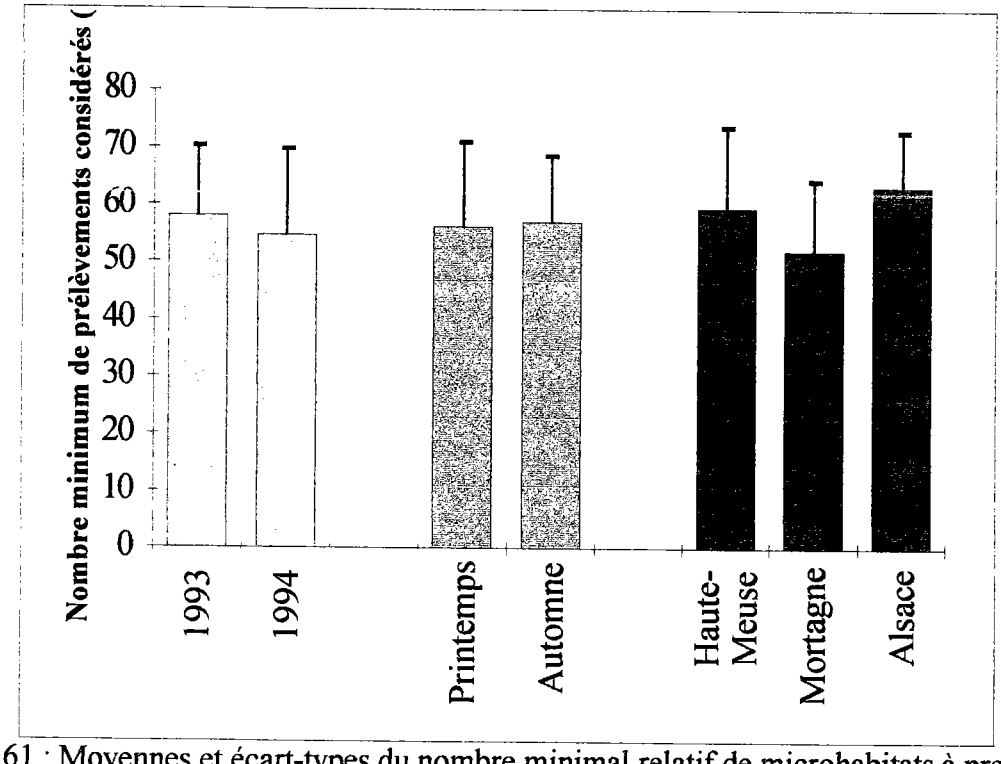


Figure 61 : Moyennes et écart-types du nombre minimal relatif de microhabitats à prendre en compte (%) pour atteindre la richesse maximale. Les résultats sont donnés de gauche à droite (1) par année, (2) par saison et (3) par bassin-versant.

Tableau XX : Résultats de l'analyse de variance visant à montrer des différences de nombre minimal moyen (%) de microhabitat à prendre en compte pour atteindre la richesse maximale (voir figure VI.5.2b) entre années, saisons ou bassin-versants. Aucun des effets testés ou de leurs interactions ne sont significatifs. Les stations alsaciennes n'ont pas été prises en compte.

Effet	**d.d.l.**	**Variance**	$F_{(1, 24)}$	p
Année	1	34.086	0.164	0.69
Saison	1	56.791	0.273	0.61
Bassin-versant (=BV)	1	445.116	2.141	0.16
Année x Saison	1	26.178	0.126	0.73
Année x BV	1	35.152	0.169	0.68
Saison x BV	1	10.799	0.052	0.82
Année x Saison x BV	1	198.757	0.956	0.34
Résiduelle	24	207.947		

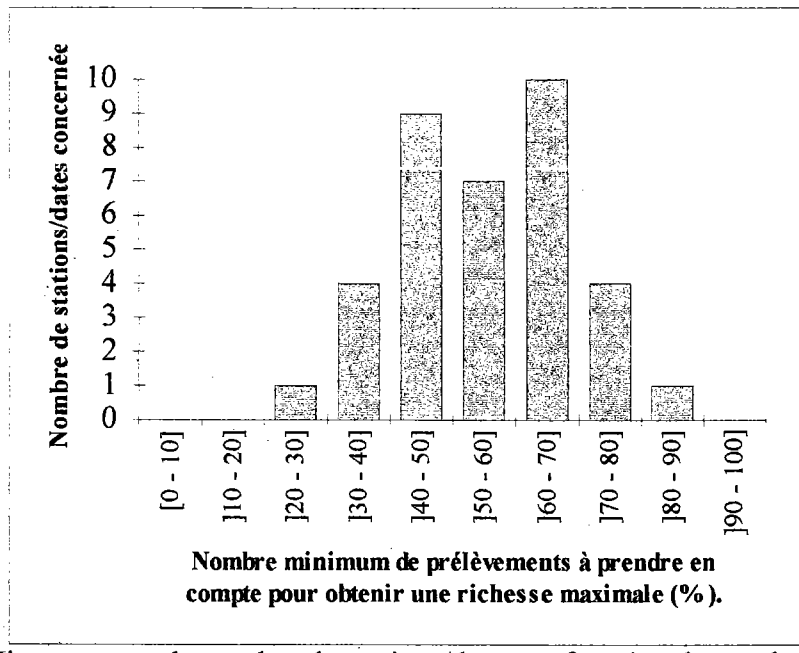


Figure 60 : Histogramme du nombre de stations/dates en fonction du nombre minimum de prélèvements à prendre en compte pour obtenir une richesse maximale.

Une hypothèse est que la grande variabilité observée est due au mélange de plusieurs populations statistiques par exemple du fait de différences entre saisons. Pour vérifier la validité de cette hypothèse, les moyennes des nombres de prélèvements à considérer pour obtenir la richesse maximale en un minimum d'effort (Figure 61) ont été comparées entre saisons, années ou bassins versants. On observe qu'il y a peu de différences (en termes de moyennes et écart-types) entre les groupes considérés. Des tests ANOVA permettent de confirmer qu'aucun des effets considérés ou de leurs interactions n'est significatif (Tableau XX). Ni l'année, ni la saison, ni le bassin versant ne permettent d'expliquer la grande variabilité des résultats obtenus sur la figure 60.

• ***Combinaisons optimales de prélèvements pour obtenir la richesse maximale en un minimum d'effort d'échantillonnage***

Il n'est pas possible d'analyser en détail toutes les combinaisons optimales de prélèvements obtenues sur nos 36 stations/dates. Nous nous sommes donc limités à 2 stations (Mortagne 1 & 2) prélevées à 4 dates, soit 8 stations/dates (Tableau XXI). La station Mortagne 2, et dans une moindre mesure la station Mortagne 1, a l'avantage d'avoir des mosaïques d'habitats comparables, en terme de composition, au cours des 4 campagnes considérées. Les différences de combinaison optimale ne peuvent donc être imputées à la présence/absence d'habitats entre deux dates de prélèvement, ce qui facilite l'interprétation des résultats du tableau XXI.

Plusieurs remarques peuvent faites à la lecture de ce tableau :

* Très logiquement, les combinaisons optimales intègrent toujours des substrats dont la richesse taxonomique est généralement élevée (comme par exemple les litières, les bryophytes, les galets ou les hydrophytes).

Tableau XXI : Combinaisons de microhabitats permettant en un minimum d'échantillons d'atteindre la richesse taxonomique maximale (Exemples des stations Mortagne 1 & 2). Dans certains cas plusieurs combinaisons (notées par des X) permettent d'obtenir la richesse maximale (=S maxi).
Nb CO = nombre de prélèvements à considérer pour obtenir S maxi.

MORTAGNE 1

Année	1993					1993			1994		1994						
Saison	Printemps					Automne			Printemps		Automne						
Station	Mortagne 1					Mortagne 1			Mortagne 1		Mortagne 1						
S maxi	36					37			29		35						
Nb prélèvements	12					9			9		10						
Nb CO	**3**					**5**			**4**		**4**						
Microhabitat 1	Litières	X	X	X	X	Sable-Limon	X	X	Bryophytes	X	Bryophytes			X			
Microhabitat 2	Sable-Limon					Galets			Galets		Bryophytes		X			X	
Microhabitat 3	Blocs			X		Blocs	X	X	Sable-Limon	X	Galets						
Microhabitat 4	Galets					Hydrophytes	X	X	Galets		R. mère	X					
Microhabitat 5	Galets				X	R. mère			Bryophytes		Galets				X		X
Microhabitat 6	Blocs					Galets		X	Galets		Blocs						X
Microhabitat 7	Galets	X				Bryophytes	X	X	Hélophytes		Hydrophytes		X				X
Microhabitat 8	Hydrophytes		X			Sable-Limon	X		Blocs	X	Sable-Limon	X	X	X	X	X	X	X
Microhabitat 9	Sable-Limon					Galets			Galets	X	Galets	X		X	X	X		X
Microhabitat 10	Litières	X	X	X	X						Bryophytes	X	X	X	X	X	X	X
Microhabitat 11	Blocs																
Microhabitat 12	R. mère																

MORTAGNE 2

1993		1993		1994		1994				
Printemps		Automne		Printemps		Automne				
Mortagne 2		Mortagne 2		Mortagne 2		Mortagne 2				
26		33		24		36				
11		9		10		9				
6		**4**		**4**		**6**				
Vase	X	Vase		Racines	X	Litière	X	X	X	X
Racines		Galets	X	Sable-Limon		Vase				
Litière	X	Sable-Limon	X	Sable-Limon	X	Galets		X		X
Galets	X	Vase	X	Litière		Galets	X	X	X	X
Graviers		Graviers		Galets	X	Graviers	X		X	
Galets	X	Litière	X	Graviers		Galets		X	X	
Sable-Limon		Galets		Galets	X	Galets	X			X
Galets	X	Galets		Galets		Litière	X	X	X	X
Vase		Graviers		Galets		Sable-Limon	X	X	X	X
Sable-Limon				R. mère						
Galets	X									

* Il semblerait que cette base constituée par les taxons des substrats les plus riches soit souvent complétée par des substrats nettement plus pauvres (selon l'ordre obtenu sur la figure 51) mais dont une partie de la faune est différente. Les substrats "sables-limons", par exemple, font partie des combinaisons optimales dans 6 stations sur 8. Les autres supports complémentaires mais classiquement pauvres sont la roche mère (Mortagne 1, automne 94) ou la vase (Mortagne 2, printemps 1993).

* Pour obtenir la richesse maximale en un minimum d'effort d'échantillonnage, il est quelquefois préférable de réaliser deux prélèvements d'un même type de support (ou d'un même type de microhabitat) plutôt que d'en échantillonner une grande variété. C'est par exemple le cas des litières, prélevées deux fois au printemps 1993 sur Mortagne 1 et deux fois en automne 1994 sur Mortagne 2 à des vitesses de courant sensiblement équivalentes, et qui représentent alors respectivement 97 et 79 % des taxons échantillonnés sur l'ensemble des prélèvements. Ce cas a aussi été observé pour d'autres substrats (comme les galets ou les bryophytes) mais la vitesse de courant (l'autre facteur physique qui détermine la nature du microhabitat) peut alors être très différente. Dans ces conditions, les microhabitats prélevés ne sont pas équivalents et il ne s'agit donc pas d'un microhabitat prélevé deux fois.

* L'intérêt d'un type de support semble relativement variable d'une campagne à l'autre, même si les dates d'échantillonnage et les microhabitats potentiellement prélevables sont similaires. Sur la Mortagne 2, par exemple, les litières n'entrent pas dans la combinaison optimale au printemps 1994, sans doute parce que le prélèvement de racines a une faune plus variée, alors que c'était l'inverse au printemps 1993. La relativité de l'intérêt d'un type de substrat semble encore plus grande si la richesse taxonomique de celui-ci est peu importante (cas des vases et des roches mères, une exception étant les sables-limons sur les deux exemples du tableau XXI). La constance de l'intérêt d'un support dépend en fait directement de la composition faunistique des autres substrats échantillonnables sur la station.

Les remarques que nous avons relevées sur les exemples des stations Mortagne 1 et 2 sont du même ordre que celles qui peuvent être faites sur les autres stations/dates, les substrats concernés n'étant pas forcément les mêmes en fonction de la nature de la mosaïque d'habitats qui constitue la station.

Conclusions :

Les résultats obtenus vont souvent à l'encontre d'idées reçues et nous montrent qu'il semble difficile de définir précisément quels microhabitats doivent être échantillonnés prioritairement sur une station pour obtenir une vision complète de la faune présente.

Le nombre de prélèvements dont le cumul des listes faunistiques fournit une image exhaustive des taxons rencontrés sur l'ensemble des échantillons semble extrêmement variable. Pour plus de 3 stations/dates sur 4 il faut au minimum entre 4 et 6 échantillons, ce qui correspondrait à un pourcentage allant de 40 à 70 % des microhabitats présents sur la station. La variabilité de ces valeurs n'a pu être expliquée ni par l'année, ni par la saison, ni par les différences entre bassins versants. Les valeurs extrêmes, 25 et 82 %, sont assez vastes, montrant ainsi la difficulté de généraliser une stratégie d'échantillonnage pour obtenir une image faunistique complète de la station.

L'analyse détaillée des résultats obtenus sur 8 stations/dates a permis de relever quelques points importants généralisables à l'ensemble de nos échantillons :

- les combinaisons optimales (= combinaison d'un minimum de prélèvements pour obtenir la richesse maximale) intègrent toujours des substrats dont la richesse taxonomique est généralement élevée.
- les combinaisons optimales à base de supports riches sont souvent complétées par des substrats caractérisés comme très pauvres en terme de richesse mais dont une partie du peuplement est originale. L'exemple des substrats "sables-limons" en est une parfaite illustration.
- pour atteindre la richesse maximale en un minimum d'effort d'échantillonnage, il est quelquefois préférable de doubler les prélèvements d'un type de support plutôt que de rechercher des milieux écologiquement différents. Cela complique un essai de généralisation d'une stratégie d'échantillonnage et montre que les variations intra-microhabitats peuvent être importantes et mériteraient d'être étudiées de façon plus approfondie.
- la prise en compte ou non d'un type de support entre deux campagnes comparables montre que l'intérêt des différents substrats est relativement variable dans le temps et *a fortiori* dans l'espace.

Dans ces conditions, l'établissement d'une hiérarchie de support qui aurait une validité universelle ne paraît pas être possible, bien que de toute évidence les substrats ne présentent pas tous le même intérêt sur un plan écologique.

6. Synthèse sur les particularités écologiques des différents types de support

Chaque type de support a des spécificités qui vont favoriser certains types d'invertébrés benthiques. Une rapide revue bibliographique et les résultats obtenus permettent de préciser les qualités de chaque support vis-à-vis de la faune benthique. Ces qualités, sur la base des résultats que nous avons obtenus au chapitre V, sont de plusieurs ordres :

- stabilité face à des stress hydrauliques (fragilité) et stabilité dans le temps
- abondance quantitative de ressources nutritives
- large spectre de potentialités trophiques
- complexité spatiale offrant une grande variété (qualitative, quantitative) d'espaces habitables

Bryophytes

D'après nos résultats les bryophytes sont les supports qui comptent le plus de taxons différents, avec des densités d'invertébrés très importantes. C'est également un habitat qui compte beaucoup de taxons caractéristiques.

En dépit de leur petite taille, les bryophytes peuvent modifier et influencer la distribution des macroinvertébrés (Suren, 1988). Une revue bibliographique montre que les bryophytes ont beaucoup de qualités pour les invertébrés benthiques : stabilité, grande variété de niches écologiques, potentialités trophiques importantes.

Les bryophytes seraient parmi les végétaux les plus stables, sans doute en partie parce que la stabilité du lit de la rivière influence fortement leur distribution et leur occurrence (McAuliffe, 1983; Englund, 1991; Suren, 1993). Pour Gurtz & Wallace (1984)

les bryophytes augmenteraient par leur présence la stabilité du support sur lequel ils se développent. Ils sont également influencés par les variations de niveau de l'eau dans la mesure où ils sont intolérants à la dessiccation (Fornvall & Glime, 1971). De plus, la force du courant est plus réduite à l'intérieur d'une touffe qu'à l'extérieur (Devantéry, 1987), ce qui induit des contraintes hydrauliques forcément moins importantes dans les bryophytes.

Nos résultats montrent que cette stabilité permet aux populations de s'organiser vers un équilibre numérique (augmentation de l'équitabilité). Egglishaw (1969) a montré que les populations de la plupart des espèces benthiques sont moins agrégées dans les touffes de mousses qui poussent sur les pierres que sous les pierres. Devantéry (1987) a observé, sur le Gier supérieur (massif du Pilat), une certaine "stabilité saisonnière de la faune", qui illustre probablement la stabilité de ce support.

Pour Williams & Hynes (1973), les rochers couverts de mousses offrent le maximum de sites de protection ; les animaux tisseurs de filets ont toujours été observés avec des densités importantes dans les mousses et les plantes (Sprules, 1947 et Tanaka, 1968 *in* Pierrot, 1984). Les mousses aquatiques (milieu bryofluicole de Vaillant, 1955) sont souvent qualifiées de milieu particulièrement riche (Lavandier & Dumas, 1971; Prodon, 1976), ce qui ressort très nettement de nos analyses. Pour Devantéry, (1987), les mousses, associées au courant et aux éléments vitaux qu'elles rassemblent, offrent à la faune un "éventail multivarié" de ressources.

Dans une analyse bibliographique, Suren (1988) détaille les différents rôles écologiques que joue l'habitat bryophytes pour les animaux aquatiques : refuge pendant les stress hydrologiques (Maurer & Brusven, 1983), site d'oviposition (Gerson, 1972), site de protection durant la pupation (Cowley, 1978) ou d'échappement à des prédateurs (Glime, 1978). Ses études montent également que les Chironomidae ou certains Trichoptères (*Zelossica* sp.) utilisent le matériel bryophytique pour la construction de leurs étuis. Des pupes de Chironomidae ont également été trouvées à l'intérieur des bryophytes. Dans une étude de terrain, Suren (1991) a observé que les densités d'invertébrés des touffes de mousses suivaient une évolution saisonnière. Ces résultats confortent l'idée du rôle de site d'oviposition et de refuge pour les jeunes larves. Selon Gerson (1972) il se produit une migration sélective des individus de petite taille (de certains taxons) vers les touffes de mousse, alors que les individus plus grands en partent. Dans l'étude d'un ruisseau, Hildrew (1977) a constaté que les larves d'*Hydropsyche* étaient plus jeunes dans les mousses que sous les cailloux. Devantéry (1987) rapporte également l'importante proportion dans les mousses de jeunes stades d'invertébrés, qui profitent, avec les invertébrés adultes de petites tailles, de zones confortables à microcourants induits par la morphologie foliaire.

Sur un plan nutritif, il est probable que les mousses ne soient pas importantes pour les animaux *per se* mais servent de surface de développement au périphyton et accumulent des débris organiques, ce qui attire les invertébrés (Glime & Clermons, 1972). Bien que des invertébrés se nourrissent de bryophytes (Mutch & Pritchard, 1984), ce n'est généralement pas leur fonction première (Frankland, 1974). Suren & Winterbourn (1991) ont comparé la composition biochimique approchée de 5 espèces de bryophytes et 5 espèces de plantes supérieures. Les mousses contiennent plus de composés indigestes et réfractaires. Ils représentent pour les invertébrés une source d'apports moins nutritive que les plantes supérieures. D'autres études de Suren (1991, 1993) montrent que les densités d'invertébrés sont plus importantes à l'intérieur des plantes contenant du périphyton qu'à l'intérieur des plantes contenant des détritus, ce qui suggère que le périphyton a une valeur plus grande pour les invertébrés en tant que source de nourriture.

La présence de mousses est généralement suivie d'une augmentation des densités d'invertébrés. En Irlande, Frost (1942) indique que *Fontinalis* spp. augmente la production d'insectes et procure de la nourriture et un habitat supplémentaire pour les poissons. Dans une étude de la colonisation de touffes de mousses exemptes d'animaux, sur un tronçon de

cours d'eau artificiel avec un débit, une hauteur et un substrat contrôlés, Maurer & Brusven (1983) ont observé des densités d'insectes 5 à 30 fois plus importantes dans les mousses que dans les substrats minéraux. Suren (1988), à partir d'observations de terrain, a obtenu des résultats similaires avec des densités 5 à 15 fois supérieures dans les mousses par rapport aux supports minéraux. A richesse comparable, les densités d'invertébrés dans les mousses ont souvent été trouvées supérieures à celles des graviers (Hynes, 1961; Egglishaw, 1969; Thorup & Lindegaard, 1977).

Végétaux supérieurs

Les hydrophytes sont, après les bryophytes, les végétaux les plus intéressants pour la faune benthique. Ils abritent un nombre relativement important d'invertébrés caractéristiques.

L'intérêt des hélophytes serait plus faible selon nos résultats. Ces derniers abritent une faune typique, que l'on retrouve globalement sur les hydrophytes. Ils semblent assez complémentaires les uns des autres.

Comme les bryophytes, les macrophytes modifient les microhabitats d'une rivière (Gregg & Rose 1985). Ils sont également un gage de stabilité, de nourriture et d'habitats supplémentaires.

La notion de stabilité de ce type de support vient d'une part du fait que ces végétaux se développent plus facilement à des endroits où le substrat est stable, et d'autre part, les racines peuvent fonctionner comme un stabilisateur de sédiment, par addition de leur structure à certains types de sédiments fins ou floculés (Ferrington, 1987; Sagova *et al.*, 1993).

Au niveau trophique, Jacobsen & Sand-Jensen (1992) ont répertorié de nombreuses études expérimentales montrant l'intérêt d'invertébrés herbivores pour des espèces particulières de macrophytes. Plusieurs explications ont été avancées comme la morphologie des plantes, leurs contenus protéiques ou la présence de substances secondaires. Pour Wright *et al.* (1983), sur un plan nutritif, les macrophytes ne sont pas forcément importants par eux-mêmes, mais plutôt par la diversité de ressources qu'ils offrent aux invertébrés (algues épiphytiques, débris organiques autochtones ou allochtones piégés lors de leur dérive). Kornijow *et al.* (1995) rapportent (et montrent sur *Elodea nuttallii*) que les plantes vasculaires sont surtout consommées lorsqu'elles sont en voie de décomposition, sans doute en raison de la qualité protéique de la microflore qui leur est associée, et parce qu'elles sont alors plus facilement digérables. Par ailleurs, au niveau de la fixation des végétaux, les composés organiques relargués par le métabolisme et/ou la décomposition des racines sont susceptibles d'enrichir le sédiment en matière organique et en bactéries (Laanbrock, 1990 *in* Sagova *et al.*, 1993).

L'oxygène rejeté par les racines peut également augmenter l'oxygénation du sédiment (Sand-Jensen *et al.*, 1982) alors que juste au-dessus du sédiment, où se produisent les phénomènes de décomposition, on peut observer de plus faibles concentrations en oxygène qu'en surface (Oertli, 1992, sur *Typha latifolia*).

Selon Sagova *et al.* (1993), les résultats concernant les invertébrés des macrophytes sont souvent contradictoires. "Dans une étude, la présence de macrophytes augmente la diversité des animaux benthiques alors que dans une autre, la diversité est la même que dans un sédiment sans macrophytes (Moore, 1979; Whiteside & Lindegaard, 1982). Les animaux vivant parmi les macrophytes ont une biomasse plus grande dans certaines expériences, moins grande dans d'autres (Moore, 1979; Gilinsky, 1984; Kajak, 1988). Dans certains cas les espèces trouvées sont typiques de la zone avec macrophytes

alors que dans d'autres cas, les espèces présentes sur les macrophytes sont les mêmes que là où il n'y en a pas (Whiteside & Lindegaard, 1982; Gilinsky, 1984)."

Nos résultats montrent que les hydrophytes sont parmi les substrats les plus riches ce qui a également été observé par Bournaud & Cogérino (1986) sur les microhabitats des rives du Rhône. Plus récemment, Armitage & Pardo (1995), sur une étude des microhabitats d'une rivière anglaise ont observé que les supports '*Nasturtium*' et '*Phragmites*' sont riches en familles et supportent des densités importantes d'animaux. Selon Diehl (1992), de nombreux auteurs ont montré expérimentalement ou par des analyses comparatives que la richesse et l'abondance des macroinvertébrés benthiques sont plus importantes dans les zones (habitats au sens large) contenant des densités fortes d'hydrophytes que dans celles qui n'en ont pas ou peu. Au niveau des racines de macrophytes, Sagova *et al.* (1993) ont observé que leur présence influence l'abondance en Oligochètes, alors que Ferrington (1987) a montré leur influence sur les densités de certains chironomes.

Nous avons observé une quantité relativement importante de taxons caractéristiques des macrophytes. Lavandier (1979) a constaté sur un torrent pyrénéen que les éléments végétaux abritaient une faune typique. Beaucoup d'invertébrés utilisent les hydrophytes d'eau courante comme habitat *stricto sensu* (Iversen *et al.*, 1985). En écologie marine, Shannon *et al.* (1994) rapportent que la structure spatiale de l'architecture des plantes influence la sélection de l'habitat par les amphipodes marins. Dans le même ordre d'idée, Dudley (1988) a montré expérimentalement avec des plantes artificielles que c'est la complexité du végétal qui semble favoriser la richesse et l'abondance des macroinvertébrés. Une étude récente de Parsons & Matthews (1995) a permis de mettre en évidence sur un petit étang eutrophe, que la plupart des invertébrés ne sont pas inféodés strictement à une espèce de macrophyte, mais sont au contraire trouvés avec des abondances comparables sur des macrophytes morphologiquement similaires. Parsons & Matthews (1995) observent également que les abondances les plus fortes sont observées sur les plantes qui ont le plus fort rapport surface/poids et que la persistence des structures végétales au cours d'une année semble être un facteur déterminant pour certains invertébrés.

Racines

Les racines dont nous parlons sont des racines d'arbres de rive, que l'érosion du courant a libérées en pleine eau. Elles ont plus particulièrement été prélevées à proximité de la surface.

Nos résultats montrent que les racines sont des milieux qui présentent un grand intérêt pour les invertébrés. Comme Bournaud & Cogérino (1986), nous avons observé qu'elles font partie des milieux les plus riches.

Ce sont également des milieux densément peuplés qui abritent une faune tout à fait caractéristique. Jenkins *et al.* (1984) observent, dans l'ouest du pays de Galles, que les racines abritent une faune tout à fait spécifique et rare. Jenkins & Cooke (1978) ont par ailleurs montré l'importance de l'habitat "racines d'arbres" pour les trichoptères.

La structure spatiale complexe des racines offre un bon nombre d'abris, relativement stables, tout en étant relativement bien exposés au courant, ce qui assure un bon renouvellement de l'oxygène.

Elles sont peu étudiées, sans doute parce que c'est un milieu que l'on ne rencontre pas sur tous les cours d'eau.

Litière, Débris végétaux, branches

Les litières (et autres habitats assimilables) sont très complexes au niveau de leur architecture spatiale. Sans doute est-ce un des éléments qui explique la richesse taxonomique très importante que l'on y trouve.

La variété d'écoulement de l'eau au sein des litières est potentiellement réduite mais ne semble pas être rigoureusement sélective, dans la mesure ou nous avons constaté que très peu d'invertébrés ne sont jamais en contact avec ce milieu. Par contre, la composition de cet habitat attire beaucoup d'invertébrés spécifiques, appartenant à certaines catégories trophiques.

Pour Prodon (1976), les détritus et amas de feuilles mortes sont des substrats très favorables à la faune. Leur structure spatiale, macroporeuse et feuilletée, est très complexe et offre un grand nombre d'abris, en même temps que des matériaux pour la construction de certains étuis.

Depuis les travaux pionniers de Kaushik & Hynes (1971), les écologistes ont pris conscience du rôle fondamental que joue l'apport de feuilles et de matières organiques dans le fonctionnement des écosystèmes d'eau courante (Gessner & Dobson, 1993). Les matières organiques d'origine forestière peuvent représenter jusqu'à 95 % de la source d'énergie des petits cours d'eau forestier (*in* Oertli, 1992) et d'une manière générale, l'apport allochtone de débris organiques revêt une grande importance dans le flux d'énergie de certains cours d'eau (Vannote *et al.*, 1980). Cummins *et al.* (1989) ont suggéré que des invertébrés de rivière sont intimement liés à la fois à la nature de la litière et à son temps d'immersion dans le chenal.

L'**origine des feuilles mortes** qui constituent généralement l'essentiel des débris végétaux intervient dans les activités trophiques des invertébrés qui préfèrent certaines essences (Barlocher & Kendrick, 1973; Iversen, 1974; Basaguren & Pozo, 1994; Jacobsen & Friberg, 1995). La facilité de dilacération des feuilles, en fonction de leur origine, peut par exemple influencer fortement la nature des groupes nutritifs fonctionnels associés à une litière (Grubbs *et al.*, 1995, sur des Chironomidae).

Selon Lapchin (1977), les préférences des invertébrés sont liées, au moins partiellement, à la croissance des **micro-organismes fixés sur les débris** qui sont consommés en même temps que la matière organique (Iversen, 1974). Si la quantité de micro-organismes ingérés (champignons et bactéries) est réduite par rapport à la quantité de feuilles, leur taux d'assimilation semble beaucoup plus élevé et leur rôle est donc prépondérant (Barlocher & Kendrick, 1975). Selon Becker (1994), comparativement aux microalgues, les débris organiques fins constituent une source de nourriture assez pauvre. Seuls les micro-organismes qui s'y développent ont une grande valeur nutritive (e.g., Benke & Wallace, 1980, Mattson, 1980, Lamberti & Moore, 1984, Smock & Roeding, 1986), ce qui représente une faible proportion du poids total de débris (Paerl, 1977 *in* Lamberti & Moore, 1984; Smock & Roeding, 1986).

Gessner & Dobson (1993) ont étudié l'**influence de l'état de décomposition** de litières d'aulnes. Les résultats ont été analysés en terme d'abondance et de biomasse d'invertébrés, à trois niveaux : la totalité du peuplement, l'importance du groupe fonctionnel des fragmenteurs (*shredder)*, et l'importance du plécoptère *Protonemura*, qui était le fragmenteur le plus abondant. Les analyses statistiques n'ont révélé aucune différence significative entre une litière fraîche et une litière plus âgée, aussi bien en densité qu'en biomasse pour les 3 niveaux d'analyses. Pourtant, Jacobsen & Friberg (1995) ont montré que des feuilles fraîches d'*Alnus glutinosus* n'était pas aussi attractives pour des trichoptères déchiqueteurs que des feuilles en voie de décomposition.

La **taille des particules organiques** semble être un facteur de répartition important. Les travaux de Rabeni & Minshall (1977) ont ainsi montré que les éléments fragmentés (entre 0,5 et 4 mm) constituent plus une nourriture potentielle, pour les invertébrés benthiques, que la fraction supérieure à 4 mm. Le courant d'eau augmenterait la destruction des débris organiques par un effet d'abrasion (Malmqvist *et al.*, 1978) bien que cela n'ait pas toujours été observé (Reice, 1974). Selon le schéma général des relations trophiques au sein d'un écosystème aquatique décrit par Cummins (1973), la matière organique allochtone peut être divisée en deux parties : les particules grossières (CPOM) qui vont surtout intéresser les organismes fragmenteurs, et la matière organique fine (FPOM) utilisée par les collecteurs.

En rivière, la production peut être augmentée par augmentation de la disponibilité des litières de feuilles (Dobson & Hildrew, 1992; Richardson, 1992), mais cet apport ne constitue pas alors une nouvelle source d'énergie (Dobson, 1994). Les apports de matière organique de la végétation rivulaire et de la plaine alluviale durent toute l'année dans les rivières tempérées (Maloney & Lamberti, 1994), en particulier pour les conifères (Webster, 1983; Gregory *et al.*, 1991).

Substrats minéraux

Les substrats minéraux peuvent être classés en fonction de leur granulométrie. Celle-ci va définir l'essentiel des propriétés d'un sédiment (Prodon, 1976) : (1) porosité, dimension des vides et surface développée (dues principalement à l'hétérogénéité des grains et à l'irrégularité de l'arrangement dû aux formes complexes), (2) perméabilité, vitesse de percolation, flux interstitiel, (3) oxygène à l'intérieur du substrat, (4) propriétés mécaniques (a/ Ecrouissage, consolidation, tassement, b/ Thixotropie, liquéfaction spontanée).

D'une manière grossière, on peut classer les substrats minéraux en deux granulométries : fine ou plus grossière.

>>> **Substrats minéraux fins** (jusqu'au graviers inclus, Ø < 16 mm)

Ces milieux sont les plus pauvres et l'on peut trouver à cela 3 raisons hypothétiques.

(1) Au niveau de l'oxygénation, la seule diffusion de l'oxygène dans l'eau interstitielle suffit pas à la respiration de la plupart des invertébrés fouisseurs de grande taille. Pour ceux-ci, un courant d'eau interstitiel est souvent nécessaire à la respiration. Par ailleurs, un sédiment sera d'autant mieux oxygéné qu'il sera plus grossier (Phillipson, 1954). Des mesures de Eriksen (1961 *in* Prodon, 1976) sur la teneur en oxygène *in situ*, à 2,5 cm de profondeur dans le sédiment confirment l'effet négatif de la fraction fine sur l'oxygénation.

(2) L'ajout d'une fraction de substrat minéral fin a des conséquences néfastes sur les invertébrés. D'après Prodon (1976), le dépôt d'une couche de limon sur un substrat quelconque (*siltation* en anglais) affecte souvent défavorablement le peuplement, surtout s'il se produit sur substrat dur car il colmate les interstices et abris, recouvre et fait disparaître le périphyton et les surfaces dures, gêne ou empêche le dépôt des oeufs et la fixation des larves sur des substrats stables, colmate les organes et appareils de filtration, diminue l'oxygénation du sédiment.

(3) Les substrats minéraux fins, en tant qu'habitat physique, sont des milieux sélectifs. Pour Prodon (1976), les **interstices des petits cailloux, graviers, et des sables très grossiers** sont accessibles à une partie de la macro-faune (larves de plécoptères, d'éphémèroptères, de diptères *etc*) jusqu'à une assez grande profondeur (Angelier, 1953, 1962). Ce sont surtout les premiers stades larvaires que l'on rencontre en profondeur dans le sédiment (Mackay, 1969). La faible dimension des interstices favorise les formes petites, cylindriques et allongées. Richards & Bacon (1994) ont étudié l'influence des sédiments fins sur la colonisation en macroinvertébrés des substrats de surface et hyporhéiques. L'impact de la sédimentation sur l'environnement hyporhéique peut être significatif et persistant en rivière.

De nombreux auteurs ont été frappés du contraste entre des **fonds sableux** très pauvres et des substrats stables proches richement et densément peuplés, toutes autres conditions étant à peu près égales par ailleurs (Prodon, 1976). En général, le nombre de taxons et la productivité des substrats composés de particules de petite taille sont plus faibles que ceux de substrats plus grossiers, plus hétérogènes (Allan, 1975; Ward, 1975).

>>> Substrats minéraux grossiers

Sur les fonds de **pierres ou de cailloux**, la stabilité du support, sa complexité spatiale, l'abondance des abris et eaux mortes, les interstices de grande taille et bien oxygénés, et le périphyton souvent abondant sont autant de facteurs favorables à la macrofaune (Prodon, 1976).

Les particules d'un substrat grossier jouent le rôle de collecteurs (par piégeage) de débris organiques (Rabeni & Minshall, 1977 - les petites particules minérales tendent à accumuler plus largement les petites particules organiques). Les petites particules organiques, essentiellement des fractions de feuilles, ne peuvent être accumulées dans un substrat de taille importante où les interstices sont plus larges et la vitesse du courant plus forte. Dans ces conditions, ce sont des débris organiques, brindilles et petits morceaux de branchages, qui prédominent.

Selon les critères de Grossman (1982) et Grossman *et al.* (1982), les communautés de macroinvertébrés de **cailloux** montrent des propriétés de communautés déterministes (e.g. une certaine constance en richesse spécifique en dépit des perturbations, i.e. une résistance) mais également des propriétés de communautés stochastiques (e.g. *high species turnover rate and low persistence of at least the summer assemblages*) (Lake *et al.*,1985). Selon Lake *et al.* (1985), la nature stochastique des communautés est attestée par des résultats non publiés sur la colonisation de cailloux, qui est rapide, ce qui permet d'envisager une grande résilience, caractéristique typique des communautés stochastiques.

Les **substrats de granulométrie grossière** constituent des refuges de meilleure qualité vis-à-vis de la prédation par les truites (Peckarsky, 1991) sans doute du fait d'une plus faible probabilité d'être dérangé (Felmate *et al.*, 1986).

Brown & Brussock (1991) ont montré que les "mouilles" qui ont le plus de **graviers** ont des richesses spécifiques plus importantes que ceux qui n'en ont pas.

Substrats en deux dimensions

Prodon (1976) note l'originalité écologique des **dalles** qui se caractérisent par une grande stabilité mais aussi par une surface développée (presque) minimale et la rareté des abris. Sur ce substrat, le courant est un sévère facteur limitant car les eaux mortes sont rares et le film laminaire (ou la couche limite) réduit ou nul (Décamps *et al.*, 1975). La

plupart des organismes sont fixés ou fortement thigmotactiques. Des capacités rhéotaxiques élevées, sans adaptations morphologiques particulières, peuvent permettre à certains organismes de peupler au moins temporairement ce milieu (cas des trichoptères, Scott, 1958).

Selon Prodon (1976), dans un cours d'eau, "les argiles se comportent souvent comme une roche mère soumise à érosion plutôt que comme un sédiment de dépôt. Sur ce substrat compact et asphyxique, pauvre en interstices et abris, la biomasse et la diversité sont faibles".

Vase

La vase que nous avons échantillonnée n'était généralement jamais complètement organique. Elle contenait une fraction limoneuse qui n'était pas négligeable ainsi qu'occasionnellement des débris organiques (débris de feuilles, petites branches). Comme pour les racines, nous n'avons pas trouvé beaucoup d'études avec des détails sur la faune de ces milieux.

Nos résultats montrent que ce sont des milieux avec quelques taxons caractéristiques mais aussi très sélectifs vis-à-vis des invertébrés puisque beaucoup n'y sont jamais échantillonnés.

Les contraintes pour les invertébrés sont de plusieurs ordres, très comparables à celles des substrats minéraux fins. Comme pour ceux-ci, la compacité est un facteur limitant pour la faune. Par ailleurs, des auteurs ont montré que cette compacité avait une influence sur l'oxygénation du milieu (voir ci-dessus) ; dans les sédiments riches en matière organique, comme la vase, le problème de l'approvisionnement en oxygène est encore plus critique pour les organismes (Prodon, 1976).

Chapitre VII :Relations entre diversité faunistique et diversité en habitats
Discussion générale sur l'ensemble des résultats obtenus

1. Diversité du biotope et diversité faunistique
    1.1. Comment appréhender la complexité de la mosaïque qui constitue le lit d'une station ?
        1.1.1. Description d'une mosaïque
        1.1.2. Principes de quantification de l'hétérogénéité d'un milieu
        1.1.3. Précisions sur la signification des expressions "hétérogénéité spatiale", "hétérogénéité de composition", "hétérogénéité de configuration"
    1.2. Méthode employée
    1.3. Relation entre la diversité des biotopes et la diversité faunistique

2. Discussion générale sur l'ensemble des résultats obtenus
    2.1. Les relations faune-milieu à l'échelle du microhabitat
        2.1.1. Approche méthodologique
        - Descripteurs de la structure faunistique
        - Quantification de l'hétérogénéité d'une mosaïque
        2.1.2. Ecologie fondamentale
        - Facteurs de microrépartition
        - Influence de l'environnement immédiat sur la structure des peuplements
        - Rôles écologiques des supports, des habitats
        - Variabilité des peuplements intra-microhabitat
        - Microdistribution des taxons
        2.1.3. Ecologie appliquée
        - Stratégie d'échantillonnage
            * *Variabilité des résultats en fonction des endroits prélevés*
            * *Solutions préconisées*
        - Utilisation de cartes du fond de la rivière
        - Vers de nouvelles méthodes de suivi de la qualité d'une rivière
    2.2. Influence de la diversité du biotope sur la diversité faunistique
    2.3. Conclusions

Chapitre VII : Peuplements d'invertébrés et diversité en habitats de la station

Les macroinvertébrés benthiques sont microrépartis spatialement entre les différents supports qui composent le lit d'un cours d'eau. Nous ne savons pas si la suppression d'un support, par exemple à la suite d'un aménagement, peut entraîner l'élimination d'une partie de la faune d'une station. Si c'est le cas, il est probable qu'il existe une relation entre d'une part la complexité de la mosaïque des supports, et, d'autre part, la composition, l'organisation ou la diversité de la faune benthique.

Nous avons essayé de montrer quelle pouvait être cette relation sur notre échantillon initial de 12 stations prélevées au printemps 1993. L'approche est la même que celle adoptée au paragraphe V, seule l'échelle d'observation change par rapport aux analyses des chapitres précédents. La présentation de la méthode, et les résultats obtenus, constituent la première partie de ce chapitre VII.

La seconde partie est une discussion sur les relations faune-milieu à l'échelle du microhabitat, ainsi que sur l'intérêt pour la faune benthique d'avoir un biotope diversifié. Elle permet de rappeler brièvement les principaux résultats obtenus.

1. Diversité du biotope et diversité faunistique

La recherche d'une relation entre la diversité du biotope et la diversité faunistique nécessite une définition précise de ce que nous appelons "diversité du biotope". Nous intégrons dans ce terme les notions de richesse en microhabitats ainsi que leur importance relative au sein de la mosaïque. Les cartes que nous avons réalisées sur le terrain ne nous permettent pas de différencier les microhabitats au sens strict (i.e., combinaison d'un type de substrat et d'une gamme de vitesse) mais seulement les différents supports. Nos analyses précédentes ont cependant montré l'importance fondamentale et le caractère intégrateur du paramètre "nature du substrat" vis-à-vis de la microrépartition des invertébrés benthiques. Etudier la diversité des substrats qui constituent le lit de la rivière revient, selon notre définition, à tenter de quantifier la complexité de la mosaïque des supports.

1.1. Comment appréhender la complexité de la mosaïque qui constitue le lit d'une station ?

La quantification de la complexité d'une mosaïque d'habitats semble ne jamais avoir été tentée sur un cours d'eau. Pourtant, beaucoup d'auteurs ont décrit cette mosaïque pour faciliter leur interprétation des résultats faunistiques.

1.1.1. Description d'une mosaïque

D'une manière générale, la quantification de la complexité d'une mosaïque passe par une description, la plus précise possible, de celle-ci. Les deux principales méthodes sont (1) la réalisation de cartes, et (2) l'exploitation de photographies. Cummins (1962), par exemple, pour obtenir les surfaces relatives des supports, préconise de photographier une zone définie du fond de la rivière. La diapositive couleur obtenue est projetée sur un écran quadrillé de 442 carrés, et il suffit ensuite de noter, pour chaque carré de la grille, le diamètre des particules dominantes ou la présence de débris (méthode

précise mais longue, laborieuse et restreinte à certaines conditions de prise de vue - Prodon, 1976).

Les documents visuels sont d'un grand intérêt, intérêt qui est surtout reconnu dans les études de populations.

Une première information qui peut être fournie est le répérage à vue de la position des animaux. Hildrew *et al.* (1980) remarquent par exemple l'intérêt d'une appréciation visuelle d'un milieu pour l'étude de la microdistribution de plécoptères sur de petites échelles (de un à quelques dizaines de centimètres). Gee (1979) a également montré le pouvoir explicatif de photographies du milieu pour l'analyse de la microdistribution d'invertébrés comme *Gammarus pulex*. Dans les deux cas, ce type d'approche est pertinent car les animaux se tiennent en surface plutôt que sous le substrat ou dans ses interstices.

Une autre information importante qui peut être extraite de documents visuels concerne les surfaces relatives des habitats qui constituent le fond d'une rivière. Brown & Brussock (1991) ont par exemple, à la suite d'autres auteurs (Prodon, 1976), quantifié les pourcentages de recouvrement d'un substrat donné, en vue d'une meilleure interprétation écologique d'observations réalisées sur la faune.

D'autres utilisations de documents cartographiques sont également possibles. Armitage & Pardo (1995) pour une étude de l'impact de variations de régimes dues à des éclusées, cartographient, à partir des berges, un tronçon de rivière comme un ensemble de 8 microhabitats différents (chacun est échantillonné 10 fois). Ils utilisent ces cartes pour évaluer les effets des éclusées, en observant les changements de surfaces relatives occupées par les microhabitats.

1.1.2. Principes de quantification de l'hétérogénéité d'un milieu

Selon Li & Reynolds (1995), les principes fondamentaux pour avoir une représentation quantitative de l'hétérogénéité d'un milieu n'ont toujours pas été définis en écologie et il y a danger à tenter cet exercice sans avoir de notions très claires de ce qui doit être quantifié.

Selon moi, cette notion de complexité d'une mosaïque de supports, en rivière, recouvre plusieurs aspects.

Le plus simple est <u>le nombre de supports différents</u>. Il semble en effet logique de considérer que plus il y a de supports différents et plus un milieu est hétérogène. Cependant, faut-il considérer de la même façon une rivière où il n'y a que trois substrats minéraux avec des classes granulométriques qui se succèdent, et une rivière où l'on trouve des cailloux, des renoncules et des litières ? La richesse en support est bien la même, mais intuitivement on perçoit que la seconde est plus diversifiée que la première car elle comprend un substrat minéral stable, une source de matière organique allochtone et une autre autochtone. De plus, ces deux dernières ayant des structures spatiales complexes, le cumul des trois types d'habitat offre une variété de niches écologiques bien plus grande que dans le premier exemple. <u>La nature des supports</u> serait donc tout aussi influente que le nombre de supports différents.

Un autre critère à considérer est <u>le morcellement</u>. Il s'agit d'abord de l'équilibre des surfaces les unes par rapport aux autres. Si un support est présent, il faut qu'il le soit avec une surface minimale pour qu'une faune spécifique puisse s'y développer de manière stable. Par ailleurs, le morcellement est aussi l'arrangement des surfaces les unes par rapport aux autres. Entre un *patch* qui aurait la forme d'un rond parfait et un autre, de la même surface, en forme d'étoile, il y a une différence probablement perceptible pour la

faune benthique. Il en va de même entre un support représenté par un seul *patch*, et un autre, de même surface, représenté par plusieurs *patches*. L'arrangement des *patches* entre eux est également très important. Cela comprend les tailles relatives de ceux-ci ainsi que leurs dispositions respectives les uns par rapport aux autres.

Cette description de la complexité spatiale rejoint tout à fait celle de Li & Reynolds (1995) qui ont tenté de donner une définition la plus universelle possible de l'hétérogénéité spatiale d'une cartographie de différents éléments. Pour ces auteurs, l'hétérogénéité spatiale peut être mesurée en fonction (i) de la complexité de sa composition et (ii) de la configuration de ses *patches*. Cela revient à quantifier plusieurs critères :

Au niveau de la composition

(1) La nature des *patches*

(2) Les proportions des *patches*

Au niveau de la configuration

(3) L'arrangement des *patches*

(4) La forme des *patches*

(5) Les contrastes entre *patches* voisins

(6) La connectivité entre *patches* du même type

(7) L'anisotropie (i.e. les variations de nature observées selon différentes directions).

D'après Li & Reynolds (1994), les critères 1 à 5 seraient les plus importants.

1.1.3. Précisions sur la signification des expressions "hétérogénéité spatiale", "hétérogénéité de composition", "hétérogénéité de configuration"

Il est très important de bien distinguer les notions d'hétérogénéité de composition et d'hétérogénéité de configuration. L'hétérogénéité de composition, par rapport à l'hétérogénéité spatiale qui est définie ci-avant, ne prend pas en compte l'arrangement des surfaces les unes par rapport aux autres. Elle n'intègre donc pas les caractéristiques que Li & Reynolds (1994, 1995) regroupent sous le terme de "configuration". Dans une mesure de l'hétérogénéité de composition, aucune indication sur le dessin de la mosaïque n'est prise en compte, seules les pièces de celle-ci sont considérées.

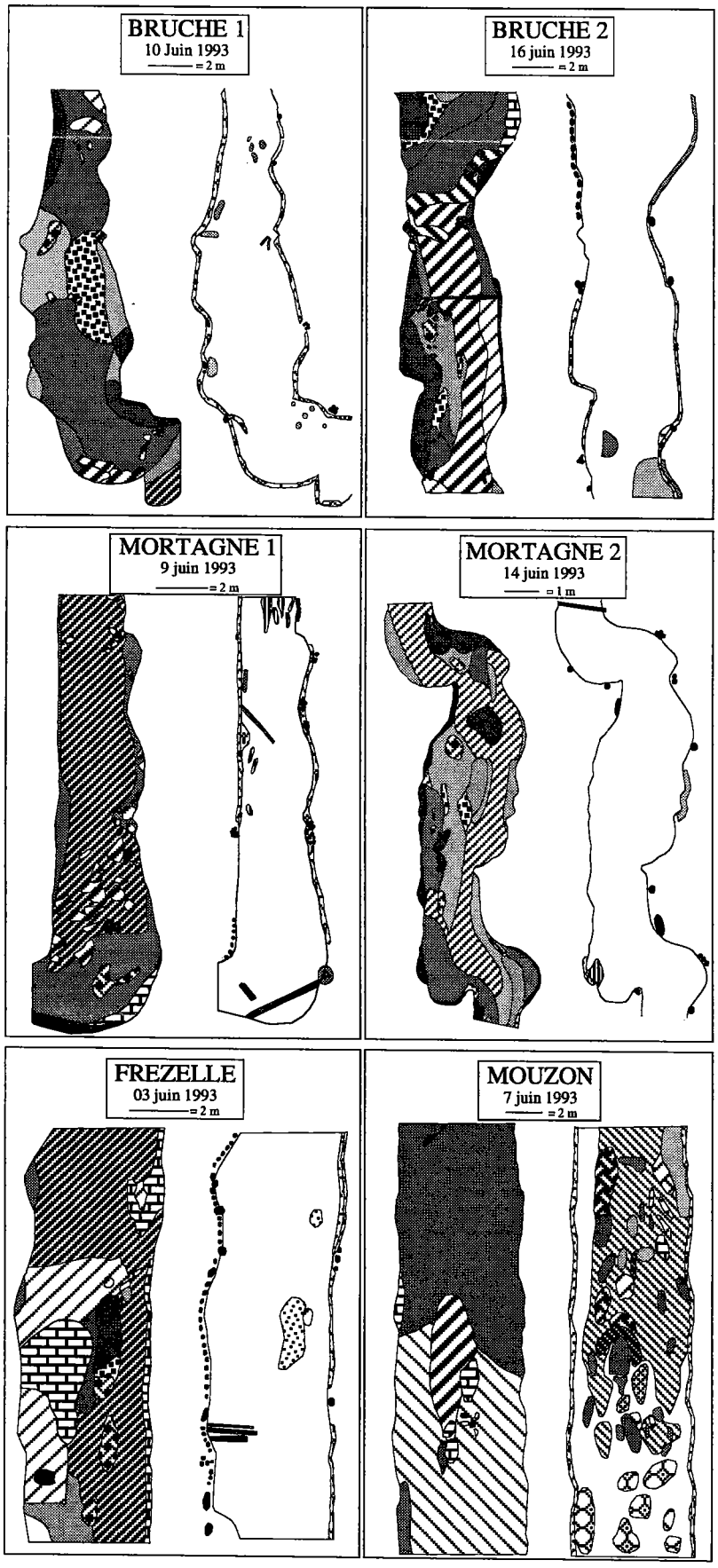
Il est possible de résumer ce principe par une équation :

Hétérogénéité spatiale=*f*(hétérogénéité de la composition, hétérogénéité de la configuration)

Je pense que le terme "complexité", d'un usage plus familier, peut indifféremment remplacer dans la formule ci-dessus le mot "hétérogénéité".

1.2. Méthode employée

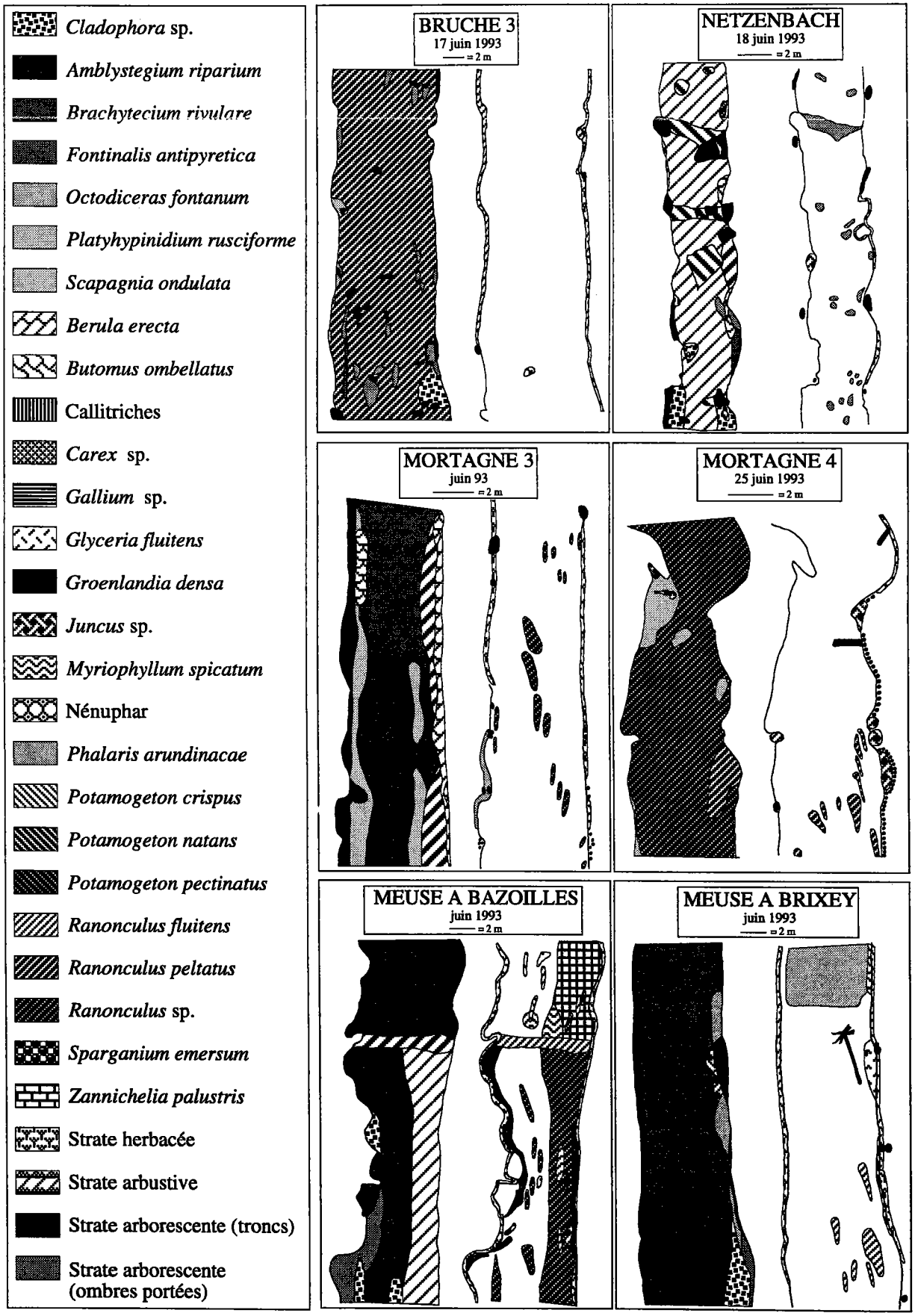
La taille de notre échantillon de stations (n=12) ne nous permet pas de prendre en compte tous les paramètres de description d'une mosaïque. Pour cette première approche, nous nous sommes donc limités à une évaluation de l'hétérogénéité de composition de chacune de ces 12 stations, à partir des documents cartographiques réalisés sur le terrain.



LEGENDE

- At : berges, aterrissement
- S3 : vase limoneuse
- S4 : sable pur
- S6 : sable non pur
- S5 : graviers
- G1 : cailloux-graviers-sables
- G5 : pierres - cailloux
- G2 : galets - sable - limon
- G6 : petits galets - graviers
- G3 : galets - graviers
- B1 à B3 : blocs
- A3 : rive bétonnée
- P5 : marne, argile ou terre
- P6 : litière
- P7 : tronc
- P8 : racines

Figure 62 : Cartographies des 12 stations, au printemps 1993 : à gauche la mosaïque des supports, à droite les végétaux aquatiques et de rive.


Cladophora sp.
Amblystegium riparium
Brachytecium rivulare
Fontinalis antipyretica
Octodiceras fontanum
Platyhypinidium rusciforme
Scapagnia ondulata
Berula erecta
Butomus ombellatus
Callitriches
Carex sp.
Gallium sp.
Glyceria fluitens
Groenlandia densa
Juncus sp.
Myriophyllum spicatum
Nénuphar
Phalaris arundinacae
Potamogeton crispus
Potamogeton natans
Potamogeton pectinatus
Ranonculus fluitens
Ranonculus peltatus
Ranonculus sp.
Sparganium emersum
Zannichelia palustris
Strate herbacée
Strate arbustive
Strate arborescente (troncs)
Strate arborescente (ombres portées)
BRUCHE 3
17 juin 1993
= 2 m
NETZENBACH
18 juin 1993
= 2 m
MORTAGNE 3
juin 93
= 2 m
MORTAGNE 4
25 juin 1993
= 2 m
MEUSE A BAZOILLES
juin 1993
= 2 m
MEUSE A BRIXEY
juin 1993
= 2 m

Quels paramètres retenir pour décrire cette mosaïque ?

Pour prendre en compte le nombre de *patches* ou de substrats différents, il suffit tout simplement de les compter, et le résultat est alors une richesse en *patches* ou en substrats.

Pour tenir compte du morcellement et plus précisément des surfaces relatives des *patches* ou des substrats, il faut des indices qui mesurent si au sein d'une même station les surfaces sont sensiblement identiques ou pas. Une analogie peut être faite avec la faune benthique, lorsque l'on cherche à savoir si les populations qui constituent un peuplement ont des effectifs comparables. Il nous a donc paru intéressant de tester des indices biocénotiques, généralement utilisés pour décrire des communautés :

- la diversité (Shannon-Weaver) en *patches* et en substrats
- l'équitabilité en *patches* et en substrats (seulement mesurée par l'indice de Hurlbert car le rapport S/Q est souvent élevé, et la formule de Pielou est alors moins bien adaptée -voir chapitre III).
- la dominance en *patches* et en substrats

Ces indices constituent ici des mesures du morcellement des *patches* (tous substrats confondus) et des types de substrats.

Il nous a paru important d'ajouter dans nos analyses deux autres mesures:

- le pourcentage de surface végétalisée, qui est une caractéristique importante du biotope,
- la surface relative médiane des substrats et des *patches* (par rapport à la surface totale de la station), qui est d'autant plus petite que les substrats ou les *patches* sont nombreux.

Ces observations, extraites des 12 cartes obtenues au printemps 1993 (Figure 62), sont ensuite confrontées aux informations recueillies sur les peuplements des différentes stations (richesse, densité, diversité selon Shannon-Weaver, équitabilité de Hurlbert, dominance selon Simpson). Les indices ont été calculés après que les densités d'invertébrés aient été pondérées par les surfaces relatives des différents substrats sur lesquels ils ont été échantillonnés (Les données de base qui ont servies à l'analyse sont en annexe VI). L'obtention d'une liste représentative de la station aurait nécessité de prélever les différents microhabitats au prorata de leurs surfaces relatives. Nous n'avons pas appliqué ce type de stratégie d'échantillonnage mais la pondération des listes faunistiques permet d'obtenir des estimations de densités qui sont plus représentatives de celles de la station qu'un simple cumul de listes de microhabitats.

<u>Exemple</u> : Sur une station un seul prélèvement de litière a été réalisé. Les litières représentent 5 % du fond de la station. Pour la pondération, les densités d'invertébrés de la liste faunistique "litière" sont multipliées par 0,05 avant d'être cumulées aux listes faunistiques des autres microhabitats. Si sur cette même station 2 litières ont été prélevées, les densités d'invertébrés de chacune des deux listes faunistiques ont été multipliées par 0,025 avant cumul avec les autres listes.

La démarche est donc sensiblement la même que celle suivie au paragraphe V.3. pour décrire la complexité de l'environnement immédiat autour d'un point de prélèvement. Seule l'échelle d'observation change, puisque l'on passe d'une petite surface autour d'un point d'échantillonnage à la cartographie complète de la station.

1.3. Relation entre la diversité des biotopes et la diversité faunistique

Des nuages de points (présentés en annexe VI) ont été réalisés pour comparer la diversité de la mosaïque et la diversité faunistique. Des coefficients de corrélation de rang de Spearmann ont été calculés sur ces mêmes données. Tous les nuages de points ont été regardés en détail de façon à déceler d'éventuels artefacts.

Le nombre de coefficients significatifs est faible, ce qui nous a conduit à conserver deux risques d'erreur de première espèce α=5% et α=10% (Tableau XXII). Il est nécessaire de préciser que vu le sujet abordé et le faible nombre de données, ce ne sont que des tendances que nous avons la prétention de montrer.

Tableau XXII : Coefficients de corrélation de Spearmann significatifs entre descripteurs du biotope et descripteurs faunistiques (n=12). La probabilité α que la corrélation ne soit pas significative est indiquée en italique.

		Indices calculés sur les listes faunistiques			
		Richesse	**Diversité**	**Equitabilité**	**Dominance**
Surface végétalisée		0.508 *0.091*			
Patches	Richesse				
	Diversité			-0.594 *0.041*	
	EquitabilitéH		-0.573 *0.051*	-0.755 *0.004*	0.615 *0.033*
	Dominance			0.685 *0.014*	-0.503 *0.095*
	Surface médiane		-0.517 *0.085*	-0.573 *0.051*	0.601 *0.038*
Supports	Richesse			-0.697 *0.012*	0.647 *0.023*
	Diversité		-0.517 *0.085*	-0.657 *0.020*	0.545 *0.067*
	EquitabilitéH				
	Dominance		0.510 *0.090*	0.573 *0.051*	
	Surface médiane				

Légende :		*Corrélation significative au seuil α= 10 %*
		Corrélation significative au seuil α= 5 %

Remarque : Aucune corrélation n'était significative avec la densité en invertébrés.

Il apparaît clairement sur cette analyse (Tableau XXII) que richesse taxonomique et équitabilité ne semblent pas être influencées de la même façon par l'hétérogénéité de composition du lit de la rivière.

Les autocorrélations entre indices sont telles que nous nous limiterons à l'interprétation des deux mesures principales de structure qui se sont dégagés des analyses du chapitre III, richesse et équitabilité faunistique.

Paramètres influençant la richesse taxonomique :

Il n'y a qu'une seule corrélation significative (avec p=9,1 %) entre la richesse taxonomique et les descripteurs environnementaux pris en compte. Seule l'importance de la couverture végétale aurait un effet sur le nombre de taxons différents.

Plusieurs hypothèses explicatives peuvent être avancées. D'abord, les végétaux occupent la colonne d'eau et constituent de ce fait un habitat supplémentaire, original et varié par sa structure spatiale (Dudley, 1988). Ils modifient les conditions d'écoulement et peuvent, dans une certaine mesure, servir de refuge lors de variations de débits. Ensuite, ils constituent une source de matière organique autochtone importante pour de nombreux invertébrés. Il est donc probable que les végétaux attirent une faune originale (i.e., que l'on ne retrouve pas en l'absence de végétaux), qui sait tirer parti de leurs qualités.

Il n'a pas été montré que la richesse taxonomique était liée à la richesse en substrat (qui varie de 6 à 13), ou à la richesse en *patches* (qui varie de 20 à 65), résultats auxquels *a priori* nous pouvions nous attendre.

Les taxons rares sont-ils responsables de ces résultats ?

Nous avons testé si les taxons rares sont à l'origine de cette quasi-absence de relation entre un descripteur de l'environnement du microhabitat et la richesse du peuplement en place. Les taxons dont l'effectif sur la station est inférieur ou égal à 4 (pour un nombre d'échantillons compris entre 7 et 12) ont été retirés des listes faunistiques avant pondération. Sur n'importe laquelle des 12 stations, il s'agit donc des invertébrés qui ont été échantillonnés au mieux dans environ un prélèvement sur deux avec un effectif de un seul individu. De 8 à 19 taxons ont ainsi été retirés de listes faunistiques, ce qui représente de 22 à 46 % des taxons échantillonnés (les cas extrêmes sont les mêmes qu'ils soient exprimés en nombre de taxons ou en proportion par rapport à la richesse maximale). Ensuite, comme expliqué au paragraphe VII.1.2., après pondération des densités d'invertébrés par les surfaces relatives des substrats sur lesquels ils ont été échantillonnés, des corrélations de rang (Spearman) ont été calculées entre d'une part, les indices de structure faunistique obtenus sur les peuplements et d'autre part, les descripteurs environnementaux.

Les résultats obtenus sont strictement du même ordre que ceux obtenus avec les listes faunistiques complètes, à ceci près qu'il n'y a aucune corrélation significative avec la richesse taxonomique au seuil α=10 %.

La présence de nombreux taxons rares n'est donc pas la cause du faible nombre de corrélations obtenues avec la richesse taxonomique.

Paramètres influençant l'équitabilité faunistique :

Le nombre de corrélations significatives entre l'équitabilité faunistique et les descripteurs environnementaux est important. Il est probable que les corrélations observées entre variables de milieu et diversité de Shannon ou dominance faunistique sont le fait d'autocorrélation entre ces deux indices et l'indice d'équitabilité. Les corrélations obtenues avec l'indice de Shannon sont d'ailleurs systématiquement plus faibles que celles obtenues avec l'équitabilité.

On peut distinguer grossièrement deux types de corrélations fortes avec l'équitabilité faunistique:

- l'équitabilité, la dominance et la diversité des *patches*,
- la richesse et la diversité en substrats.

Dans le premier cas, il peut de nouveau s'agir du morcellement de la mosaïque. Ces résultats rejoignent en effet ceux obtenus à l'échelle plus fine du microhabitat (Chapitre V). Si l'équitabilité des *patches* est faible, alors les surfaces relatives des *patches* sont très inégales, parce qu'un ou plusieurs *patches* sont plus importants que les autres (dominance forte).

Notre hypothèse est que ce phénomène pourrait traduire une stabilité globale de la station. Stabilité spatiale puisque les surfaces de quelques *patches* sont plus importantes, et donc la mosaïque globalement plus homogène. Stabilité temporelle car une mosaïque morcelée en *patches* sensiblement identiques (=équitabilité forte des *patches*) traduit des différences de conditions hydrauliques fortes sur un petit espace.

Dans le second cas, les corrélations négatives sont significatives entre d'une part l'équitabilité faunistique, et d'autre part la richesse et la diversité en substrats. Les explications biologiques sont moins évidentes que dans le cas des corrélations avec l'équitabilité des *patches*. Cependant, une hypothèse peut être avancée.

Les supports attirent, pour la plupart, une faune spécifique. Si nous sommes dans un cas où il y a beaucoup de substrats, on peut émettre l'hypothèse qu'il y a plus de taxons spécialisés, caractéristiques des substrats présents. A l'échelle de la station, les densités de ces invertébrés peuvent difficilement atteindre les densités de la faune plus ubiquiste que l'on rencontre dans la plupart des milieux, car les surfaces des substrats sont généralement plus modestes s'il y en a beaucoup. A l'autre extrême, lorsqu'il y a peu de substrats présents, la faune spécifique de ceux-ci atteint sur la station des densités plus importantes (car les surfaces des supports sont forcément plus grandes). Les différences de densité avec les taxons plus ubiquistes sont alors moins grandes et par conséquent l'équitabilité faunistique est plus forte (et la dominance plus faible). Cette hypothèse est appuyée par le fait que les taxons dominants, en terme de densité sur la station, sont des invertébrés généralement considérés comme ubiquistes et relativement prolifiques (les diptères Chironomidae ou Simuliidae, les oligochètes, les crustacés Gammaridae).

Conclusions :

Il existerait donc des relations entre la diversité faunistique et la diversité de la mosaïque des substrats (ou de *patches*) qui constituent le fond d'une rivière, mais ce ne sont pas forcément celles auxquelles on pouvait s'attendre.

La richesse taxonomique serait beaucoup moins influencée que l'équitabilité faunistique par l'hétérogénéité de la mosaïque telle que nous l'avons appréhendée. Seule une relation avec l'importance des surfaces végétalisées a été trouvée pour la richesse taxonomique.

L'équitabilité, la dominance et la diversité faunistique sont corrélées d'une part au morcellement des *patches*, et d'autre part à la richesse en substrats. Le premier résultat est conforme à ce que nous avions trouvé à l'échelle plus fine du microhabitat. D'après nos hypothèses, la stabilité du milieu serait plus grande si l'équitabilité des *patches* est faible car une telle situation traduirait une certaine homogénéité spatio-temporelle des contraintes hydrauliques (i.e. une certaine stabilité). Dans le second cas, une hypothèse serait que les densités (à l'échelle de la station) d'invertébrés caractéristiques et non caractéristiques des substrats sont plus équilibrées si il y a faible nombre de supports différents car il est probable que ceux-ci occupent alors des surfaces plus importantes. Il en résulte que l'équitabilité et la diversité faunistique seraient plus faibles (la dominance plus forte) lorsqu'une station est composée de nombreux types de substrat.

2. Discussion sur l'ensemble des résultats obtenus

Le but de cette partie est de rappeler brièvement, thème par thème, les principaux résultats obtenus sur l'ensemble de ce travail, de façon à entamer une discussion générale sur les relations faune-milieu ainsi que sur les relations entre diversité du biotope et diversité faunistique. Il s'agit également de tracer des perspectives, c'est-à-dire d'amorcer une réflexion sur ce qui pourrait être fait à la suite de ces travaux.

2.1. Les relations faune-milieu à l'échelle du microhabitat

2.1.1. Approche méthodologique

Au niveau méthodologique, nos résultats apportent des précisions sur les indices biocénotiques que nous avons testés, ainsi que sur la façon de définir et d'appréhender la complexité (hétérogénéité spatiale) de la mosaïque d'habitats qui forment le lit d'une rivière.

Indices descripteurs de la structure faunistique :

Selon Peet (1974) il existe au sens littéral du terme un nombre infini d'indices de diversité et, avant de les utiliser, il est nécessaire de bien définir ce qu'ils mesurent et quelles sont leurs propriétés.

Nos résultats du chapitre III contribuent à une meilleure connaissance de 19 indices, notamment par la comparaison de leurs sensibilités respectives à de petites variations d'une liste faunistique. Ils permettent de mieux choisir un indice en fonction du contexte dans lequel il est utilisé.

Il a été possible de distinguer les concepts de richesse et d'équitabilité, dont la réunion en une seule mesure définit la diversité que l'on assimile trop souvent au seul paramètre richesse.

D'une manière générale les indices testés peuvent être classés par famille en fonction du trait écologique majeur qu'ils mesurent : richesse, équitabilité, dominance, diversité. Nous pensons que, quels que soient les objectifs scientifiques d'une étude, il est préférable d'avoir recours à plusieurs indices simultanément, et si possible appartenant à des familles de mesure différentes. Ces indices sont en fait beaucoup plus complémentaires qu'ils ne s'opposent.

Quantification de l'hétérogénéité d'une mosaïque :

Une autre partie de ce travail qui traite des méthodes est celle qui concerne la description quantitative de l'hétérogénéité d'une mosaïque à partir de cartographies.

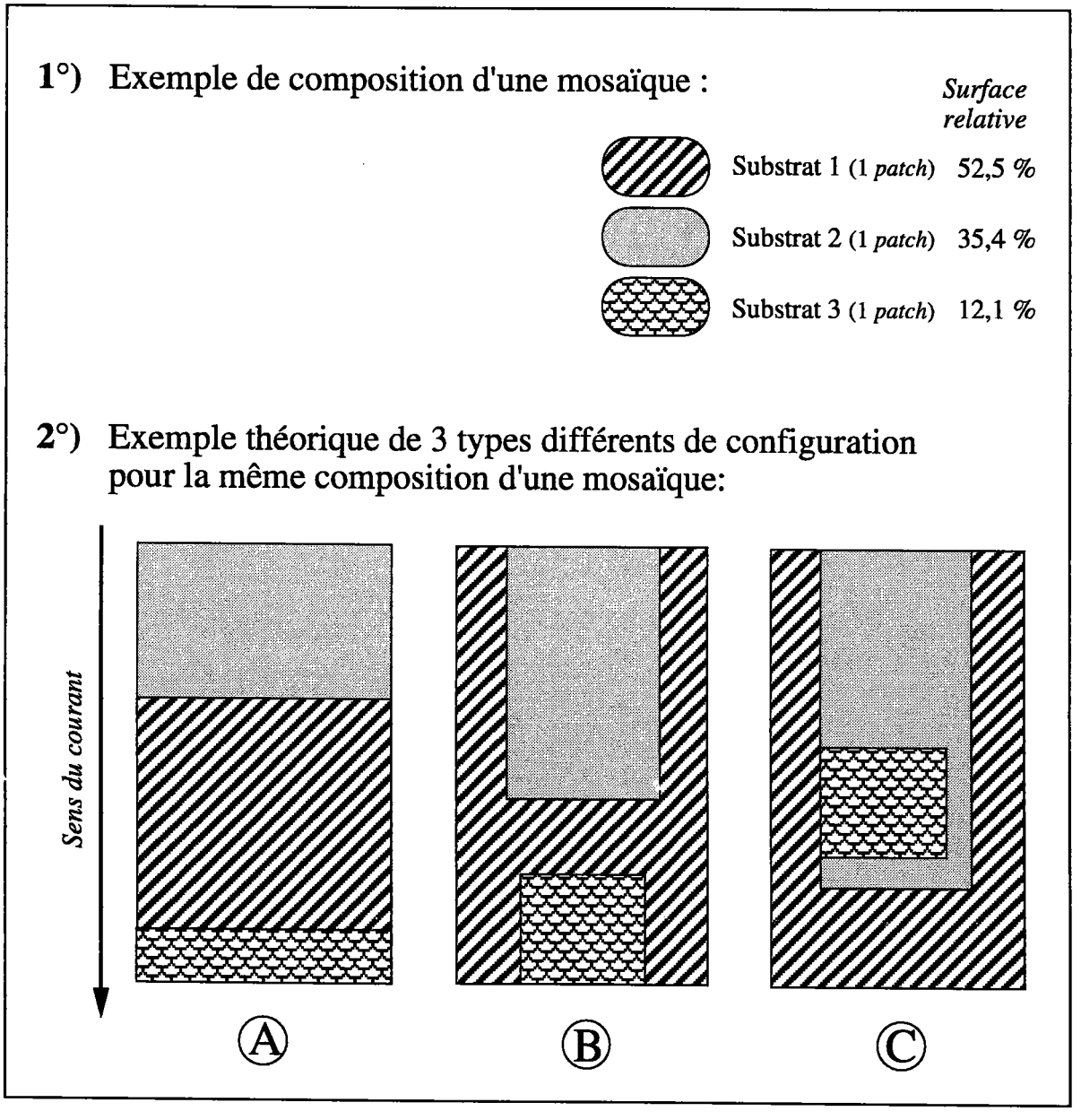


Figure 63 : Exemple simple (1) des éléments pris en compte pour évaluer l'hétérogénéité de compositon et (2) de 3 types différents d'hétérogénéité de configuration à partir de ces mêmes éléments.

En écologie, il n'existe pas pour le moment de règle pour réussir cet exercice. Selon Li & Reynolds (1995) l'hétérogénéité spatiale est une fonction de l'hétérogénéité de la composition de la mosaïque et de l'hétérogénéité de la configuration des *patches*.

Nous avons choisi d'utiliser des indices biocénotiques (identiques à ceux qui nous ont servi à décrire la structure des peuplements de macroinvertébrés) pour quantifier l'hétérogénéité de composition. Li & Reynolds (1995) suggèrent l'utilisation d'un indice d'équitabilité, ainsi qu'un panel d'autres mesures. Celles-ci sont adaptées à l'étude de l'hétérogénéité spatiale d'une carte numérisée, c'est-à-dire à une matrice de points (pixels) très hétérogène. Les cartes que nous avons réalisées sont beaucoup plus homogènes et ces mesures sont alors moins pertinentes.

Selon Li & Reynolds (1995), et à juste titre, l'indice de Shannon est inadapté à la mesure de l'hétérogénéité spatiale car c'est une mesure de l'hétérogénéité de la composition. Il ne prend pas en compte dans sa formulation mathématique d'éléments liés à la disposition spatiale des *patches* ou des substrats.

La prise en compte de l'hétérogénéité de configuration apporterait une information supplémentaire pour l'analyse des relations faune-milieu mais est-elle perçue par les invertébrés benthiques ?

Nos résultats ont montré qu'il existe des relations entre le peuplement d'un microhabitat et son environnement immédiat. L'hétérogénéité de composition semble avoir une influence sur la structure du peuplement. Si cela signifie que les invertébrés ont une certaine perception de leur environnement immédiat, est-ce pour autant qu'à une échelle d'observation supérieure, la configuration de la mosaïque d'une station peut avoir une influence sur la diversité faunistique ?

La figure 63 illustre avec un exemple théorique simple ce qui est désigné par hétérogénéité de composition et de configuration. Les 3 exemples d'hétérogénéité de configuration proposés ont exactement la même composition.

On peut observer que l'arrangement des *patches* les uns par rapports aux autres (cas B et C de la figure 63) va augmenter d'une certaine façon la complexité de configuration qui est finalement une composante du morcellement. Même si le nombre de *patches* est constant (n=3), la mosaïque est constituée de surfaces plus irrégulières dans leurs formes et/ou plus imbriquées, ce qui peut être perçu comme une augmentation de l'hétérogénéité spatiale de la station et/ou une baisse de la stabilité du milieu.

De plus, un facteur potentiellement important pour la faune benthique des rivières est la distance à la rive (notamment pour ce qui concerne l'émergence de certaines espèces). En fonction de la configuration, la distance entre un *patch* et la rive est variable (Figure 63) et peut donc influencer une partie de la faune benthique.

Pour approfondir l'étude des relations entre la diversité biologique et l'hétérogénéité du biotope, il serait nécessaire de commencer par adapter les mesures de l'hétérogénéité de configuration à des cartes du type de celles que nous avons établies, en collaboration avec des spécialistes dans ce domaine.

2.1.2. Ecologie fondamentale

Facteurs de microrépartition :

Nos résultats (chapitre V) montrent que la nature du microhabitat a une influence primordiale sur la microdistribution des invertébrés benthiques et également sur la structure des communautés.

La nature du substrat intègre dans une certaine mesure d'autres caractéristiques du microhabitat comme par exemple le caractère limnophile ou rhéophile de son environnement immédiat. Il a cependant été montré qu'une large gamme de vitesse de courant pouvait correspondre à un substrat donné (chapitre IV).

Reice (1980) a montré expérimentalement que les invertébrés conservaient des préférences pour certains types de substrat même lorsque les différences de vitesse de courant étaient éliminées. Gurtz & Wallace (1984) soulignent que la nature du support influence la réponse des invertébrés à une perturbation.

La vitesse du courant apparaît également comme un paramètre influençant la microrépartition et la structure des communautés de microhabitats.

Beaucoup d'invertébrés ont des preferendums vis-à-vis de la vitesse du courant (chapitre VI). Il peut s'agir d'une relation directe si un courant d'eau leur apporte de la nourriture ou une meilleure oxygénation. Une autre hypothèse est que la relation est indirecte. Un exemple simple est celui d'un taxon plus particulièrement échantillonné dans certaines vitesses de courant parce qu'il a en réalité une affinité pour un support qui ne se trouve que dans cette gamme (cas des litières). Nous avons pu constater que la relation entre un support et une gamme de vitesses de courant (chapitres IV et VI) n'était étroite que pour des situations bien tranchées : courants lents ou rapides (aucun support n'est caractéristique de la gamme de courants intermédiaires -de 20 à 60 cm/s).

D'après nos résultats, la faune est la plus variée dans les microhabitats compris entre 60 et 90 cm/s. Les milieux lentiques ne seraient cependant pas à négliger en raison de la spécificité des invertébrés qui s'y trouvent.

Concernant la structure des peuplements, la vitesse du courant, jusqu'à une limite qui se situe autour de 90 cm/s, augmente et diversifie la complexité du microhabitat, et a donc une influence positive sur la diversité faunistique. Au-delà de cette limite, la vitesse est plus sélective pour la faune et aurait alors un effet négatif sur la diversité du peuplement. Des observations similaires ont été réalisées avec les nombres de Froude.

La hauteur d'eau, comprise entre le point prélevé et la surface, est le paramètre le moins influant sur la microdistribution spatiale des taxons bien qu'elle semble avoir une influence sur la structure des communautés de microhabitats.

Nous avons observé que peu de taxons se distribuent en fonction de la hauteur d'eau. Ce résultat peut être en partie expliqué par le fait que nous travaillons sur une gamme étroite de profondeurs (les extrêmes sont de 3 et 65 cm mais la majorité de nos prélèvements a été réalisée entre 5 et 30 cm). Dans ces conditions, l'effet de la profondeur

sur les facteurs indirects susceptibles d'influencer la distribution de la faune benthique (lumière et couverture algale par exemple) est probablement plus discret que lorsque la gamme de hauteur d'eau est plus importante. Les différences sont grandes entre les deux saisons. Au printemps, nous avons observé des invertébrés "caractéristiques" équitablement répartis sur toute la hauteur d'eau alors qu'en automne, c'est en surface que nous en avons observés le plus.

Au niveau de la structure des peuplements, la profondeur aurait un effet positif sur l'équitabilité par une augmentation de la stabilité du support, dans la mesure où plus un support est profond et moins il est probable qu'il soit émergé en période de basses eaux.

Influence de l'environnement immédiat sur la structure des peuplements :

L'environnement immédiat autour d'un point de prélèvement a un effet sur la structure des communautés, même s'il est apparu que cet effet est plus secondaire par rapport à l'effet des caractéristiques propres au microhabitat (nature du substrat, vitesse de courant, hauteur d'eau). Des tendances globales ont pu être montrées entre la structure du peuplement d'un microhabitat et l'environnement immédiat de celui-ci.

Nous avons observé que la richesse en *patches* a un effet positif sur la richesse taxonomique. Selon notre interprétation, la richesse en *patches* favoriserait l'hétérogénéité de composition de la mosaïque. Plus le nombre d'éléments qui composent un milieu est grand, et plus il est probable que le nombre de niches écologiques offertes aux invertébrés est plus important. Par conséquent un plus grand nombre de taxons différents peut s'installer dans l'environnement du microhabitat si celui-ci est hétérogène. Cette augmentation des potentialités en taxons colonisateurs, en phénomènes de contamination, ne peut que favoriser un paramètre comme la richesse taxonomique.

Nous avons également constaté que la taille du *patch* qui est échantillonné a un effet positif sur l'équitabilité du peuplement faunistique. Par ailleurs, l'équitabilité et la dominance des *patches* ont un effet négatif sur l'équitabilité du peuplement, alors qu'une corrélation positive lie la surface du *patch* échantillonné et l'équitabilité faunistique. Ces résultats montrent que c'est le *patch* échantillonné qui doit être dominant en terme de surface sur la mosaïque considérée.

Nous pensons qu'une taille de *patch* importante serait une garantie de stabilité, tout comme la position du point de prélèvement dans une zone qui n'est pas limitrophe à d'autres *patches*. En effet, les conditions hydrauliques sont certainement plus stables sur des *patches* de grande taille, que dans des zones de transition entre deux types de substrats.

Il n'y a pas de contradiction entre d'une part l'effet positif sur l'équitabilité d'une taille importante de *patch*, et d'autre part l'effet positif sur la richesse taxonomique de la richesse en *patches*. Ces deux constatations seraient indépendantes l'une de l'autre, mais la réunion des deux (qui est possible si dans une mosaïque diversifiée on échantillonne un substrat dominant) correspondrait aux structures faunistiques les plus riches et les plus

diversifiées (voir figure 55). Ce serait alors un compromis optimal pour la faune entre stabilité de l'environnement et diversité des sources de colonisation potentielles.

Par ailleurs la nature des substrats autour d'un microhabitat semble également avoir une influence sur la structure de la communauté d'invertébrés en place mais des analyses complémentaires sont nécessaires pour confirmer et détailler ce résultat.

Rôles écologiques des supports, des habitats :

Les relations faune-milieu que nous avons observées ont pu être attribuées aux qualités potentielles que l'on peut prêter aux habitats. Ces propriétés sont autant de rôles écologiques que jouent par exemple les supports vis-à-vis des macroinvertébrés aquatiques:

(1) hétérogénéité spatiale offrant une grande variété (qualitative, quantitative) d'espaces habitables

(2) abondance quantitative et qualitative de ressources trophiques

(3) stabilité

(1) Nous avons observé que la richesse faunistique et l'abondance semblaient être liées à la complexité (= l'hétérogénéité spatiale) de l'habitat. On retrouve, à une échelle différente, le même concept d'influence de l'hétérogénéité spatiale que celui utilisé à l'échelle de la station. Dans ces conditions, la définition générale de l'hétérogénéité spatiale fournie par Li & Reynolds (1995) devrait aussi pouvoir s'appliquer au microhabitat.

L'hétérogénéité spatiale est une fonction de l'hétérogénéité de composition et de l'hétérogénéité de configuration. Pour un microhabitat, l'hétérogénéité de composition serait le nombre de sites d'accueil différents pour les invertébrés et l'importance relative de chacun d'eux. L'hétérogénéité de configuration serait plutôt la forme et l'arrangement (la disposition) de ces sites d'accueil les uns par rapport aux autres, c'est-à-dire une vision en trois dimensions de la complexité spatiale du microhabitat.

Nos résultats et une synthèse bibliographique (chapitre V) suggèrent que l'hétérogénéité de composition, a un effet positif sur la richesse taxonomique. Il semble logique de considérer que plus un milieu est varié et plus il existe un grand nombre d'animaux différents qui peuvent s'y installer. Concernant les communautés d'invertébrés de microhabitats, cette relation a été montrée de façon expérimentale (Hart, 1978; O'Connor, 1991; Douglas & Lake, 1994) et par des observations de terrain (Cowie, 1985) bien que quelquefois on n'observe pas de différences significatives de richesse taxonomique (Erman & Erman, 1984; Downes & Jordan, 1993) entre des substrats expérimentaux de complexité différente.

Lors de l'analyse de l'effet de l'environnement immédiat du microhabitat sur son peuplement, nous avons trouvé que la richesse de la communauté est d'autant plus élevée que le prélèvement est réalisé au niveau d'une mosaïque riche en *patches*. De nouveau la notion d'hétérogénéité de composition nous est apparue comme favorisant la présence d'un grand nombre de taxons différents.

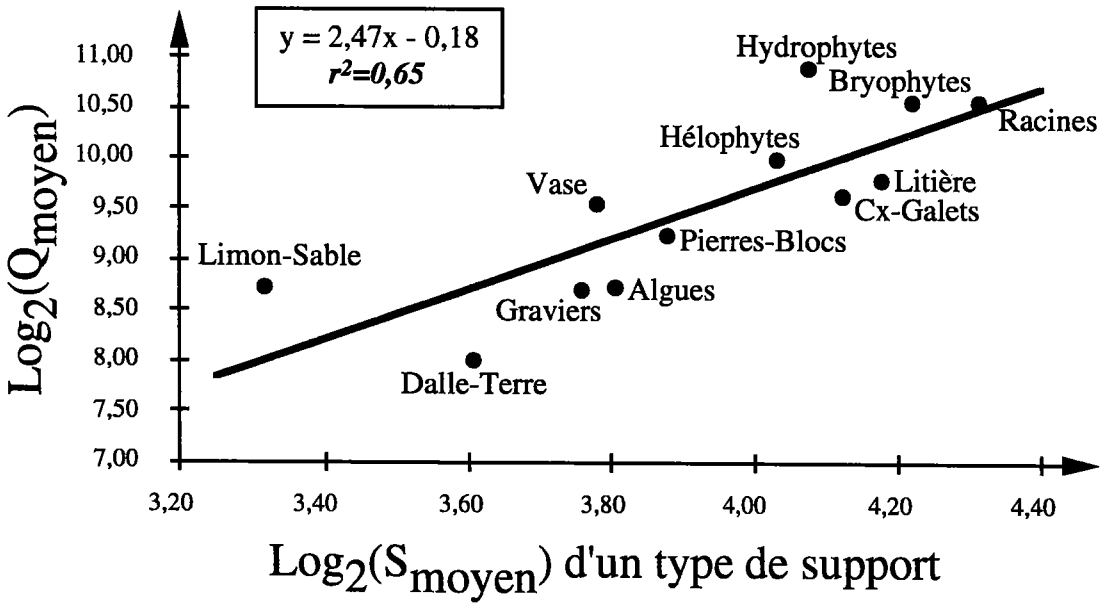


Figure 64 : Relation entre la richesse taxonomique (S) et l'abondance (Q) pour les différents catégories de supports étudiées. Le r^2 est celui d'un coefficient de corrélation de Pearson (n=12, p<0,01).

Quel serait l'effet de l'hétérogénéité de configuration du microhabitat?

Nous pensons, à partir d'éléments bibliographiques, que c'est l'hétérogénéité de configuration du support qui permettrait une diminution des phénomènes de prédation et de compétition, ce qui faciliterait la coexistence, en d'autres circonstances impossible, d'animaux en compétition (Holt, 1984, 1987; Comins & Hasell, 1987).

(2) Selon nos observations, l'abondance et la diversité des ressources trophiques auraient un effet positif sur l'abondance taxonomique, ce qui rejoint les conclusions de nombreux autres auteurs (voir chapitre V). Pour Dobson (1994), c'est l'appétence de la ressource nutritive qui doit être prise en compte plus encore que son abondance.

L'effet positif des potentialités trophiques sur l'abondance des invertébrés s'additionne à celui de l'hétérogénéité de l'habitat qui favorise également la présence d'un grand nombre d'individus. L'exemple le plus couramment rencontré dans la littérature, et confirmé par nos analyses (chapitre V), est celui d'une augmentation de l'abondance avec la granulométrie jusqu'aux cailloux-galets, puis d'une diminution avec les pierres-blocs. L'hétérogénéité spatiale qui augmente puis diminue avec la granulométrie intervient pour une part importante dans l'obtention de ce résultat.

Une conséquence est que l'on observe alors une relation positive entre le nombre de taxons et le nombre d'individus (Figure 64). Les supports les plus hétérogènes sont organiques et par conséquent ont des potentialités trophiques supérieures à des substrats minéraux moins complexes. Ils abritent donc plus d'animaux qui se répartissent en un plus grand nombre de taxons.

(3) La stabilité du support intègre à la fois la notion de pérennité dans le temps, et la notion de résistance face à des contraintes hydrauliques que Cogérino (1989) appelle la fragilité du microhabitat. D'après nos interprétations, la stabilité favoriserait l'équirépartition des individus en taxons, c'est-à-dire l'équilibre numérique des populations qui composent le peuplement. Plus l'habitat est stable dans le temps et plus les invertébrés tendent vers un degré d'organisation optimale pour le partage des ressources du milieu. De la même façon, plus un habitat résistera à des contraintes hydrauliques et plus les populations d'invertébrés qu'il abrite tendront vers un certain équilibre numérique.

Nous avons retrouvé cette notion de stabilité lors de l'analyse de l'effet de l'environnement immédiat du microhabitat sur son peuplement. Nous avons observé que la communauté a une équitabilité plus élevée si la taille du *patch* échantillonné est importante. Nous avons développé l'hypothèse que dans ces conditions l'environnement des invertébrés est probablement plus homogène et plus stable que sur un *patch* de petite taille.

La notion de stabilité dans le temps a par exemple été observée lors de l'analyse de la hauteur d'eau. Une profondeur importante diminuerait la probabilité d'avoir un assec en période d'étiage, ce qui revient à augmenter la durée d'immersion de l'habitat et donc sa stabilité dans le temps.

Les hydrologues analysent de façon routinière la stabilité du substrat quand ils étudient un canal de drainage (Chow, 1964). Cependant, bien que la stabilité du substrat soit une caractéristique essentielle de l'habitat pour les insectes aquatiques (Newbury, 1984), et un facteur important dans la répartition des organismes benthiques (Petran & Kothé, 1978; Gashignard, 1984), elle est rarement quantifiée dans les études de l'entomofaune des rivières (Cobb *et al.*, 1992).

La régularisation du débit, en favorisant la stabilité du lit et des berges, semble permettre le développement de densités importantes d'invertébrés. La plupart des auteurs s'accorde pour admettre qu'une augmentation brutale du débit entraîne une dérive plus importante (Gaschignard-Fossati, 1986) qui est défavorable au maintien de densités importantes d'animaux benthiques.

Les rivières avec des substrats instables sont caractérisées par des biefs (*reaches*) présentant une faible diversité spécifique (Cobb & Flannagan, 1990). Les espèces concernées ont un cycle biologique ou des caractéristiques comportementales adaptées à un environnement fréquemment perturbé (Scrimgeour & Winterbourn, 1989; Cobb *et al.*, 1991). Il a été montré expérimentalement que la perturbation de substrats artificiels ou de *patches* de substrat réduisent les densités en insectes (Clifford 1982; Reice, 1985; Robinson & Minshall, 1986; Doeg *et al.*, 1989a). Cependant, la récupération est rapide et la composition de l'ensemble de la communauté n'est pas perturbée.

De plus, la stabilité du substrat face aux contraintes hydrauliques permet le maintien de la faune elle-même, mais favorise également le développement d'une couverture biologique (Gaschignard-Fossati, 1986) favorable à l'installation et au développement d'invertébrés.

Les observations de Gurtz & Wallace (1984) sur des macroinvertébrés de différents substrats suggèrent, selon les auteurs, que la stabilité biologique des populations et des peuplements est étroitement liée à la stabilité physique des habitats.

Variabilité des peuplements intra-microhabitat :

Comme il y a une variabilité des peuplements entre microhabitats, il y a une variabilité intra-microhabitat. Une raison simple à cela est que deux microhabitats ne sont jamais strictement équivalents.

Il y a deux idées clés qui peuvent expliquer une variabilité intra-microhabitat. La première est qu'un support est lui-même quelque chose d'hétérogène ou perçu comme hétérogène. Oertli (1992) a par exemple observé qu'il existe naturellement une grande hétérogénéité de communautés faunistiques pour un végétal de l'espèce *Typha*. La seconde idée est que d'une manière générale, le substrat ne peut pas être considéré comme un élément statique, surtout si celui-ci est de nature végétale. L'état du substrat évolue dans le temps et fait donc évoluer son intérêt pour la macrofaune. Des modifications faunistiques accompagnent notamment les changements de l'état trophique du substrat (Oertli, 1992).

Notre plan d'échantillonnage n'a pas été conçu pour appréhender la variabilité des communautés au sein de microhabitats du même type, car cela représente une charge de travail supplémentaire que nous ne pouvions assumer dans les délais imposés. Il serait cependant intéressant d'essayer d'estimer l'importance de cette variabilité entre microhabitats du même type, et notamment pour des substrats qui pourraient servir de base à de nouveaux protocoles de suivi de la qualité d'un milieu (voir plus loin).

Remarque : Nous avons entamé un travail en 1995 sur la rivière Mortagne pour tenter d'appréhender la variabilité intra-microhabitat de certains substrats. Les résultats sont actuellement en cours de dépouillement.

Microdistribution des invertébrés :

La démarche que nous avons adoptée permet également de préciser les affinités de certains invertébrés pour les différents milieux qui ont été échantillonnés. Ce thème fait partie du travail de Mlle Thomas et sera développé ultérieurement avec plus de précisions (à paraître).

Nos résultats (Chapitre VI) montrent que les invertébrés ont une microrépartition d'autant plus large qu'ils sont nombreux sur une station. Ils ont très souvent des preferendums pour plusieurs types de supports, et leurs besoins évoluent avec leur développement de sorte que de grosses différences peuvent être observées d'une saison à l'autre ou entre deux stades.

2.1.3. Ecologie appliquée

Stratégie d'échantillonnage :

Variabilité des résultats en fonction des endroits prélevés

Dans une étude de macroinvertébrés, les endroits à échantillonner sont souvent laissés à l'appréciation du préleveur, sauf si bien sûr le plan d'échantillonnage est rigoureusement aléatoire ou systématique. Une grande part de subjectivité intervient donc, et il est légitime de se demander si les résultats obtenus à l'échelle de la station par un autre opérateur, auraient été du même ordre.

Les données recueillies sur le terrain nous ont permis de simuler les résultats faunistiques que nous aurions obtenus si l'on avait choisi tel ou tel choix de combinaison de microhabitats à prélever (chapitre V). Il nous a donc été possible d'observer quelles sont les observations affectées par la subjectivité du choix des endroits échantillonnés.

Les résultats sont intéressants. Il s'avère que les abondances relatives des invertébrés du peuplement global de la station sont extrêmement variables en fonction de la combinaison d'endroits prélevés. Par conséquent, ce sont les indices biocénotiques qui intègrent le plus les abondances relatives dans leur calcul qui seraient les moins fiables. Au contraire, ceux qui mesurent surtout la richesse taxonomique seraient les plus fiables car les moins variables. Ce dernier résultat serait dû au fait qu'il existe des taxons que l'on

ne trouve que sur 1 ou 2 des microhabitats prélevés (taxons rares), et que cette observation est valable pour une grande majorité de microhabitats. Le principe serait que les taxons rares manqués par la non prise en compte de certains microhabitats seraient compensés par les taxons rares des microhabitats pris en compte. Par conséquent, une combinaison de *n* microhabitats parmi *p* prélevés fournirait sensiblement toujours la même valeur de richesse taxonomique.

Au niveau de la composition faunistique, les différences sont dues à des espèces rencontrées dans un nombre limité de microhabitats (toujours ces "taxons rares") et ce sont précisément celles qui ont des effectifs très faibles.

Une analyse bibliographique récente (Resh & McElravy, 1993) montre que dans prés de 40 % des études hydrobiologiques de recherche qui traitent des macroinvertébrés, des indices biocénotiques sont utilisés. Il est donc important d'étudier les problèmes posés par l'échantillonnage des taxons rares, et surtout par leur prise en compte dans l'interprétation de structures faunistiques.

Solutions préconisées

A notre avis, pour tenter de résoudre ce problème il serait bon de généraliser l'échantillonnage séparé des différents microhabitats (i.e. prélèvements) qui composent l'échantillon de la station. Au minimum, cela permettrait de comparer des échantillons faunistiques sur des bases solides, objectives. Au mieux, cela permettrait également une certaine standardisation de l'échantillonnage de la macrofaune benthique. De plus, ce type d'approche se prête bien à un plan d'échantillonnage stratifié, souvent recommandé (Cummins, 1962; Green, 1979; Scherrer, 1984).

Pour standardiser au maximum l'échantillonnage des invertébrés, il serait nécessaire de définir une hiérarchie des microhabitats à prélever. L'utilisateur échantillonnerait le premier microhabitat d'une liste prédéfinie, puis le second, le troisième, et ainsi de suite. Les résultats que nous avons obtenus au chapitre VI montrent qu'il semble très difficile de trouver un ordre valable dans toutes les situations. Quelques observations ont cependant pu être avancées. Il s'avère par exemple que l'intérêt des substrats pauvres en terme de richesse taxonomique (nous avons vu le cas des "sables-limons") ne doit pas être négligé si l'on souhaite obtenir une image complète, exhaustive, de la faune d'une station en un minimum d'effort d'échantillonnage (de 4 à 6 Surber pour plus de 3 stations sur 4). Nous avons également montré qu'il était quelquefois préférable de doubler un type de microhabitat (par exemple les litières) plutôt que de rechercher des milieux écologiquement différents. De plus, pour deux situations comparables (station, saison et composition de la mosaïque de microhabitats identiques), nous avons obtenu des hiérarchies de support à prélever sensiblement différentes, ce qui illustre la relativité de l'intérêt pour l'hydrobiologiste d'un type de substrat.

En conclusion, il nous paraît difficile d'obtenir une hiérarchie de microhabitats à prélever qui serait valable quelle que soit la station étudiée et quelle que soit la date, même s'il est indéniable, par exemple, que tous les supports ne sont pas d'un intérêt équivalent pour la faune benthique (Chapitre VI).

Si l'on ne considère que le suivi de la qualité d'un cours d'eau, une façon de contourner le problème des variations intra-stationnelles consisterait à limiter volontairement l'échantillonnage à certains habitats, c'est-à-dire à une certaine partie de la faune benthique. Cette approche est devenue très populaire dans certains pays (voir bibliographie des chapitres I et V), où ce sont surtout les substrats caillouteux qui sont étudiés. Cependant, il est nécessaire de ne pas introduire de biais systématique si l'on confine l'échantillonnage sur un plan spatial (Green, 1979).

Quelles devrait être les qualités des habitats à prélever ?

Elles seraient de plusieurs ordres :

- fournir une image la plus complète possible de la faune de la station,
- être prélevable du printemps à l'automne, sur toutes les stations
- ne pas avoir une variabilité intra-habitat trop grande.

Il est probable que ce microhabitat idéal pour les études hydrobiologiques n'existe pas. Il faudrait donc se diriger vers une combinaison précise de 2 (ou 3) microhabitats différents. L'un d'eux pourrait être un substrat caillouteux (ou à base de galets), qui à l'avantage d'être largement répandu (au moins dans les petits cours d'eau non aménagés), disponible toute l'année, facile à prélever et à conserver (une analyse granulométrique compléterait le descriptif), et intéressant d'un point de vue faunistique (faune variée et relativement abondante, nombreux taxons spécifiques -chapitres V et VI). Le microhabitat complémentaire serait organique : bryophytes, litière ou racines.

Dans le même ordre d'idée, Jenkins *et al.* (1984), au pays de Galles, constatent que les différences faunistiques entre radiers (=cailloux) de stations différentes sont beaucoup moins importantes que les différences faunistiques entre deux mouilles, deux racines, ou deux végétaux. La rareté des taxons qui sont spécifiques à ces substrats les incitent à envisager la généralisation d'un échantillonnage de trois types de milieux : (1) milieu d'érosion (= radier = substrat minéral grossier), (2) milieu de sédimentation (mouille) et (3) racines d'arbre (de rive) ou macrophytes. De ce fait, ces résultats montrent également, selon Jenkins *et al.* (1984), la nécessité de remettre en cause un échantillonnage limité aux radiers et éventuellement aux mouilles, comme préconisé à l'époque sur les rivières anglaises. Ormerod (1987) rapporte qu'à cette période de nombreux auteurs ont mis en évidence l'importance des habitats de rive dont la faune spécifique est sous estimée lorsque les prélèvements ne se font qu'en radier.

Rodriguez & Wright (1991) soulignent l'importance des prélèvements réalisés à proximité de la rive plutôt qu'au niveau du chenal, pour l'obtention d'une liste de taxons représentatifs d'une station. Armitage (1976) et Armitage *et al.* (1983) ont par exemple obtenu les richesses taxonomiques les plus fortes avec des prélèvements localisés à proximité des bords de la rivière.

Pour établir une liste plus précise des microhabitats à prélever, il faudrait dans un premier temps étudier la variabilité intra- des peuplements de substrats caillouteux, puis, si les résultats sont concluants, la combinaison optimale de microhabitats qui fournirait une image faunistique utilisable pour les études de qualité de cours d'eau.

Utilisation de cartes du fond de la rivière :

Nous pensons que la réalisation d'une carte de la mosaïque de substrats de stations échantillonnées devrait être généralisée dans le cadre du suivi de la qualité des rivières et quand les conditions le permettent, car leurs avantages sont multiples :

- elles apportent une information originale sur l'environnement dans lequel la faune a été prélevée (par exemple sur l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque des supports),
- elles permettent à des personnes qui ne connaissent pas une station d'avoir une perception moins abstraite de celle-ci, et sont ainsi complémentaires d'autres documents à finalité descriptive comme des photographies,
- elles peuvent être utilisées pour évaluer l'impact des variations de la stabilité du régime d'une rivière sur la moasaïque des habitats, comme le font Armitage *et al.* (1995). Dans le même ordre d'idée, Dolédec (1986) rapporte que la granulométrie du substrat peut permettre une approche des événements hydrologiques saisonniers.

L'obtention de documents comparables passe obligatoirement par une codification de la façon de cartographier une station, sur laquelle quelques remarques peuvent être faites à la suite de ce travail.

Nous pensons par exemple qu'il est important de scinder la cartographie des supports en deux strates superposées : celle des éléments minéraux et celle des éléments organiques. Au sein de chaque strate, la définition des supports doit être la plus claire et la plus universelle possible, sans pour autant faire de concession à la précision de leurs descriptions. Par contre, une estimation de la vitesse de surface étant relativement subjective, et sa mesure ne représentant qu'un très mauvais estimateur de la vitesse au fond (Chapitre IV) nous pensons qu'il serait délicat d'essayer de cartographier la vitesse du courant.

Par ailleurs, les éléments principaux des berges apportent également une information pertinente pour l'interprétation des relations faune-milieu et devraient être cartographier.

Enfin, il est clair que la carte d'une station ne remplace pas une description mésologique de celle-ci, et par conséquent ne peut pas lui être substituée mais seulement la compléter.

Vers de nouvelles méthodes de suivi de la qualité d'une rivière :

A la suite d'autres auteurs, nos résultats nous permettent d'envisager une méthode de suivi de la qualité d'un milieu à partir des peuplements de certains microhabitats.

Armitage & Pardo (1995) utilisent par exemple un principe équivalent à celui des microhabitats pour essayer de mettre en évidence l'impact d'éclusées sur la faune d'un cours d'eau. Selon ces auteurs, le pouvoir explicatif de cette méthode est potentiellement beaucoup plus important qu'une approche globale des stations à une échelle d'observation supérieure. Sur un plan pratique, Armitage & Pardo (1995) conseillent, entre autres, (1) de

définir subjectivement les différents microhabitats présents (couples substrat-vitesse de courant), (2) d'échantillonner chacun des microhabitats repérés et (3) de réaliser une carte des microhabitats sur le tronçon de rivière étudié.

L'idée de base serait donc un prélèvement séparé des microhabitats échantillonnés avec une liste faunistique établie pour chacun d'eux.

Un des problèmes des méthodes de suivi de la qualité d'un milieu provient du fait qu'il est délicat de faire la part des choses entre les observations sur la faune qui sont dues à la qualité de l'habitat, et celles qui sont la conséquence de la qualité physico-chimique de l'eau. Une approche par microhabitat, en apportant des éléments informatifs sur les relations faune-milieu, permet de mieux faire la part des choses entre ce qui est la conséquence de l'un ou de l'autre.

2.2. Influence de la diversité du biotope sur la diversité faunistique

Il existe des relations entre la diversité faunistique et la diversité de la mosaïque des substrats (ou des *patches*) qui constitue le fond d'une rivière, mais ce ne sont pas forcément celles auxquelles on pouvait s'attendre.

Ainsi, la richesse taxonomique ne serait influencée que par l'importance des surfaces végétalisées. Comme à l'échelle plus fine du microhabitat, à l'échelle de la station, l'équitabilité et la diversité faunistique seraient dépendantes de la stabilité du milieu. Selon notre hypothèse, un milieu stable aurait une équitabilité des *patches* faible et une dominance forte. Une telle situation traduirait une certaine homogénéité spatio-temporelle des contraintes hydrauliques. Le nombre de substrats différents aurait un effet négatif sur l'équitabilité d'une liste faunistique représentative de la station. L'hypothèse que nous avons développée est que les densités d'invertébrés à large spectre de microrépartition et les densités de taxons caractéristiques de supports sont plus équilibrées lorsqu'il y a peu de types de supports. Les mesures d'équitabilité faunistique sont alors plus fortes.

La stabilité d'un milieu ne signifierait pas qu'il y a absence totale de perturbations, comme par exemple des variations de débits. Ward & Stanford (1983), à la suite de travaux de Connell (1978) ont développé pour les cours d'eau régulés une hypothèse de perturbation moyenne (*The intermediate disturbance hypothesis*, notée IDH). Le principe général est qu'une diversité faunistique maximale n'est observée que lorsque le niveau de perturbation est moyen.

Pour comprendre cette idée, il faut un exemple placé successivement dans le cadre d'un niveau de perturbation faible, puis moyen et enfin élevé. De nombreuses observations ont montré que la plupart des peuplements de macroinvertébrés aquatiques d'eau courante sont plus résilients qu'ils ne sont résistants (Doeg *et al.*, 1989a). Supposons qu'un habitat, après une perturbation extrêmement forte, soit vierge de macroinvertébrés. Les premières espèces à s'y installer sont des espèces dites "pionnières", elles sont les plus opportunistes mais pas obligatoirement les mieux adaptées. Les espèces mieux adaptées à l'habitat et qui arrivent ensuite vont entrer en compétition avec les espèces pionnières. Si le niveau de

perturbation est bas, les espèces adaptées vont d'une part exclure les autres espèces et d'autre part (elles sont généralement sédentaires) dominer numériquement sur l'habitat (Les principaux modèles théoriques considèrent les phénomènes biotiques comme la principale force structurante des communautés d'habitats stables, voir Death & Winterbourn, 1995). Un niveau de perturbation moyen est plus favorable dans la mesure où il libère régulièrement certaines niches qui peuvent être colonisées par de nouvelles espèces ou de nouveaux individus. Par contre, si le niveau de perturbation est élevé, seules les espèces colonisatrices adaptées à cette perturbation pourront remplacer la faune en place. Il est également possible que le niveau de perturbation soit élevé parce que le temps entre deux événements perturbants est trop court pour permettre une recolonisation du milieu (Death & Winterbourn, 1995).

Pour résumer ce principe, on peut dire qu'un niveau de perturbation intermédiaire conserve à l'écosystème un certain déséquilibre favorable aux biocénoses ou plus exactement, favorable à l'obtention d'une richesse optimale.

Un exemple simple est celui de la suppression totale des variations de débit en aval d'un barrage qui entraîne, en général, une augmentation de la biomasse mais une diminution de la diversité des invertébrés (Armitage, 1976). Il s'agit alors de ce que l'on pourrait appeler une "perturbation structurante" (Gaschignard-Fossati, 1986), comme l'est celle due à l'évolution saisonnière.

A l'inverse, on imagine bien en cours d'eau qu'un niveau de perturbation extrêmement fort serait très sélectif pour la faune, et ne permettrait pas aux populations de s'installer durablement sur un habitat.

En fait, il semble possible de concevoir un certain niveau d'instabilité (qui peut être due à un ensemble de perturbations successives) comme diversifiant et donc bénéfique pour la faune benthique. Le niveau d'instabilité le plus bénéfique pour la faune est alors défini pour un type de perturbation, par une gamme de fréquences et de magnitudes de façon à empêcher l'exclusion compétitive de certaines espèces.

Cette théorie permet de concilier les idées de stabilité et d'hétérogénéité du milieu, toutes deux bénéfiques pour la faune, ce qui peut paraître contradictoire au premier abord. Une certaine instabilité amènerait un degré d'hétérogénéité supplémentaire. Le milieu le plus favorable pour la faune benthique serait alors un compromis entre une stabilité structurante et une hétérogénéité diversifiante.

Des résultats récents d'autres auteurs confirment pour une part ce principe. Dans une étude de la stabilité thermique et hydrologique de 11 sites d'eau douce, Death & Winterbourn (1995) ont montré une relation curvilinéaire entre l'équitabilité (ou la dominance) et la stabilité du milieu. L'équitabilité est maximale pour un niveau de stabilité intermédiaire, alors qu'elle est à une niveau plus bas et identique pour des milieux très stables ou au contraire très instables. Par ailleurs, selon ces auteurs, la richesse spécifique augmente linéairement avec la stabilité du milieu. Il en résulte que la diversité faunistique, qui intègre à la fois la richesse et l'équitabilité, est maximale pour un niveau de stabilité intermédiaire. L'hétérogénéité du milieu n'a pas été quantifiée, mais selon Death & Winterbourn (1995) rien ne contredit l'idée que la diversité est maximale lorsque l'environnement est morcelé (hétérogène) et la stabilité plutôt importante. Jungwirth *et al.*

(1993), en examinant les effets d'un remaniement du lit d'une rivière, ont par ailleurs observé qu'une augmentation de la variabilité de l'habitat induit une augmentation de la diversité des communautés benthiques.

Qu'en est-il de cette théorie à l'échelle plus fine du microhabitat ?

Aucun de nos résultats ne contredit l'idée que l'on puisse transposer à l'échelle d'observation du microhabitat et de son microenvironnement les mêmes principes que ceux trouvés à l'échelle de la station.

D'après Doeg *et al.* (1989a) et Lake *et al.* (1989), il est improbable que la théorie de l'hypothèse de perturbation intermédiaire soit applicable sur les macroinvertébrés à une petite échelle d'observation (spatialement de l'ordre du m^2, temporellement de l'ordre de quelques jours). Une critique principale est que les invertébrés sont extrêmement mobiles alors qu'à la base, la théorie de l'IDH a été échafaudée par Connel (1978) pour des animaux sessiles. Les phénomènes de résilience sont par conséquent beaucoup plus fréquents et rapides pour les peuplements d'invertébrés de rivière qu'en d'autres circonstances, rendant ainsi les peuplement benthiques plus stables (Reice, 1984).

Cependant, la fréquence des perturbations est peut-être également plus rapide, de telle façon que potentialités faunistiques et évolution du milieu sont finalement en phase. Nous pensons donc sur la base de nos résultats et en l'absence de contre-exemples indiscutables que le principe général de l'IDH pourrait décrire correctement à l'échelle du microhabitat les interactions entre caractéristiques environnementales et structure des peuplements invertébrés de microhabitats.

2.3. Conclusions

Nous pensons, comme Armitage *et al.* (1995), qu'une approche par microhabitat procure une information à une échelle qui est pertinente à la fois pour l'étude de l'écologie des communautés et la gestion des rivières.

Pour Jenkins *et al.* (1984), il existe un besoin général d'acquisition d'informations sur la distribution des invertébrés en rivière, notamment pour tester et améliorer des modèles de prédiction d'un aménagement sur la faune benthique. Selon Evrard & Micha (1995), suite à une étude d'un bief belge de la Meuse, l'approche quantitative de la relation faune-microhabitat ou faune-substrat est bien adaptée pour évaluer les effets des aménagements et pour préciser les causes réelles des modifications constatées dans les communautés benthiques. Toujours selon ces auteurs, cette approche est susceptible de fournir, sur la Meuse moyenne supérieure, des éléments de base pour une typologie quantitative qui pourrait par exemple servir à apprécier la valeur écologique des situations rencontrées.

Dans la mesure ou les relations faune-biotope sont encore mal perçues, la protection de la qualité de l'environnement devrait avoir la conservation de la diversité en habitats comme considération majeure (Armitage *et al.*, 1995) et la recherche en écologie benthique devrait accorder plus d'importance à ce thème.

Conclusions générales

En rivière, le microhabitat, que nous avons défini, à la suite d'autres auteurs, comme la combinaison d'un type de substrat et d'une gamme de vitesse de courant, est une unité spatiale pertinente pour l'étude des relations faune-milieu car elle est potentiellement perceptible par les macroinvertébrés benthiques.

Nous avons tenté d'approfondir, à cette échelle d'observation, notre compréhension (1) de l'organisation des peuplements de macroinvertébrés dans les différents microhabitats qui constituent la mosaïque d'une rivière, et (2) des facteurs qui régissent cette organisation.

L'utilisation conjointe de plusieurs indices biocénotiques permet de décrire efficacement la structure d'une communauté d'invertébrés de microhabitat. Ces indices doivent cependant appartenir à des familles différentes (indices de richesse, d'équitabilité, de dominance, de diversité), complémentaires, de façon à ne pas apporter d'informations trop redondantes. Au sein d'une famille, le choix d'un indice reste délicat et doit être orienté en fonction des propriétés respectives de chacun. Celles-ci ont été mises en évidence expérimentalement pour 19 indices de structure. Il s'avère par exemple que l'indice d'équitabilité le plus utilisé (indice de Pielou) est moins pertinent que l'indice de Hurlbert lorsque le rapport richesse/abondance s'éloigne de la valeur 1. La nature des données traitées et les objectifs à atteindre orienteront donc le choix de la combinaison d'indices utilisée.

L'image obtenue du peuplement échantillonné sur une station dépend de la nature des habitats prélevés. Des simulations nous ont permis d'évaluer et de comparer la qualité et la variabilité des images obtenues du peuplement faunistique, pour des efforts d'échantillonnage correspondant à un nombre limité de microhabitats parmi ceux réellement prospectés à une date donnée sur une station (la totalité des combinaisons a été testée). Les variations entre ces différents peuplements ont été commentées en terme de composition et de structure faunistiques. Les indices de structure présentant les variations les plus fortes sont ceux qui sont surtout sensibles aux différences d'abondance relative comme par exemple les indices de dominance. Une répartition en agrégats des invertébrés benthiques est essentiellement la cause de ces variations.

Les conséquences au niveau des méthodes d'évaluation et de suivi de la qualité d'un milieu à partir des peuplements d'invertébrés benthiques sont importantes. Pour certaines stratégies d'échantillonnage, la subjectivité qui intervient lors du choix des points de prélèvement se répercute sur l'image du peuplement obtenu. Ce problème délicat peut éventuellement être contourné par l'exploitation des informations biologiques recueillies à l'échelle d'observation plus fine du microhabitat. L'unité biologique de base qui sert de sentinelle pour le suivi d'un milieu est alors le peuplement d'invertébrés d'un ou d'une combinaison précise de microhabitats. Avant cela, il est nécessaire de connaître les facteurs

qui régissent les communautés de microhabitats (ce que nous avons étudié) et la variabilité interne des microhabitats (ce qui est entamé dans une autre étude).

Une étude des relations faune-milieu montre que la nature du substrat, la vitesse du courant et, dans une moindre mesure, la hauteur d'eau sont des paramètres majeurs de l'organisation des peuplements des microhabitats. Schématiquement, ces descripteurs mésologiques traduisent en fait trois propriétés fondamentales de l'habitat : ses capacités d'accueil, ses potentialités trophiques et sa stabilité.

Ces trois propriétés du microhabitats agissent très nettement sur l'organisation de la communauté de macroinvertébrés. La richesse taxonomique et l'abondance numérique, deux paramètres interdépendants, sont respectivement liées aux capacités d'accueil et aux potentialités trophiques du substrat. L'équirépartition des individus en taxons est plutôt relation avec la stabilité du milieu, définie en terme de pérennité et de résistance du support aux contraintes hydrauliques La hauteur d'eau contribue à la stabilité, et par conséquent favorise l'équitabilité, en assurant une immersion permanente du microhabitat. L'action de la vitesse de courant sur l'organisation des peuplements est plus complexe. L'effet serait favorable à l'obtention d'une communauté diversifiée jusqu'à des valeurs de l'ordre de 90 cm/s, puis défavorable. Le courant influence à la fois la stabilité et la complexité de l'habitat, c'est à dire par voie de conséquence l'équitabilité et la richesse du peuplement, les deux composantes de la diversité.

Les caractéristiques de la mosaïque dans l'environnement immédiat du microhabitat ont également une influence, mais plus discrète, sur la communauté en place et sa structure. Les phénomènes de contamination faunistique entre microhabitats voisins seraient pour une part à l'origine de cet impact.

Une approche originale de la quantification de l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque des substrats a été mise au point. Nous avons pris en compte d'une part les substrats et d'autre part les *patches* qui constituent le fond de la rivière, un substrat pouvant en effet être divisé en plusieurs surfaces indépendantes (=*patches)*. La composition de la mosaïque (nature des supports et surfaces relatives des supports ou des *patches*) pour une surface d'un rayon de 2 mètres autour d'un point de prélèvement a été décrite au moyen d'indices de structure identiques à ceux calculés sur les peuplements d'invertébrés. Cette procédure a permis de montrer l'influence de l'hétérogénéité de composition de la mosaïque des supports autour d'un microhabitat sur le peuplement hébergé par celui-ci.

Ainsi, une taille de *patch* de plus en plus grande favorise l'équirépartition des individus en taxons. La stabilité du *patch* augmentant avec sa taille, un *patch* de grande taille favorise l'obtention d'une équitabilité forte pour la communauté autochtone. Par ailleurs, le nombre de *patches* autour du microhabitat échantillonné influence la richesse taxonomique. Il existerait en fait un compromis optimal pour le peuplement en place entre la stabilité de son habitat et le nombre de sources de colonisation potentielle issues des habitats voisins.

Suite à ces observations, nous nous sommes attachés à caractériser les différents microhabitats compte tenu de leurs différentes caractéristiques mésologiques considérés individuellement (nature du substrat, vitesse de courant, hauteur d'eau) par la faune que nous y avons trouvée, et à interpréter les résultats en terme de qualité de l'habitat pour les invertébrés. Une mise au point bibliographique complète cette partie.

La plupart de ces milieux ont des spécificités faunistiques qui permettent de dégager leurs principales qualités pour les macroinvertébrés benthiques. Sur la base ces observations et d'analyses complémentaires en cours de réalisation, il paraît possible d'améliorer les stratégies d'échantillonnage de type orienté qui sont notamment utilisées dans les protocoles de certaines méthodes d'évaluation et de suivi de la qualité biologique d'un cours d'eau.

Enfin, les résultats obtenus à l'échelle d'observation de la station montrent en particulier que l'équitabilité faunistique dépend du morcellement de la mosaïque des supports. Les résultats de cette première approche traduiraient à cette échelle, comme à l'échelle du microhabitat, la notion de stabilité du milieu.

Une approche complémentaire visant à quantifier non seulement l'hétérogénéité de composition d'une mosaïque mais également l'hétérogénéité de configuration est entamée. Elle pourrait compléter les résultats originaux déjà obtenus sur les relations entre hétérogénéité spatiale et peuplement de macroinvertébrés aux différentes échelles d'observation.

L'échelle d'observation du microhabitat procure donc des informations pertinentes à la fois pour l'étude de l'écologie des invertébrés benthiques et la gestion des rivières, c'est-à-dire tant sur le plan de la recherche fondamentale que sur celui de la recherche appliquée. Des études complémentaires sont actuellement engagées sur la variabilité intra microhabitats et sur les variations qu'induit une anthropisation sur les communautés de microhabitats.

Références citées

A

ADAM W., 1960. Faune de Belgique, Mollusques. T.1: Mollusques terrestres et dulcicoles. *Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 402 pp.

A.F.N.O.R., 1985. Essais des eaux. Détermination de l'indice biologique global (I.B.G.). Association française de normalisation, norme expérimentale T 90-350 : 1-8.

A.F.N.O.R., 1992. Essais des eaux. Détermination de l'indice biologique global normalisé (I.B.G.N.). Association française de normalisation, norme homologuée T 90-350 : 1-8.

AGENCE DE L'EAU RHIN-MEUSE, DIREN LORRAINE, 1994. Réseau national de bassin Rhin-Meuse. Synthèse des résultats. Rapport, 46 pp.

AGUESSE P., 1968. Les Odonates de l'Europe occidentale, de l'Afrique et des îles atlantiques. Masson, Paris, 258 pp.

ALLAN J.D., 1975. The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado. *Ecology* **56 :** 1040-1053.

ALLAN J.D., 1982. Feeding habits and prey consumption of tree setipalpan stoneflies (Plecoptera) in a mountain stream. *Ecology* **63** (1): 26-34.

AMBÜHL H., 1959. Die bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* **21** : 133-264.

ANDERSSON K.G., BRONMARK C., HERRMANN J., MALMQVIST B., OTTO C., SJORSTROM P., 1986. Presence of sculpins (*Cottus gobio*) reduces drift and activity of *Gammarus pulex* (Amphipoda). *Hydrobiologia* **133** : 209-215.

ANDRE P., LEGENDRE P., HARPER P.P., 1981. La selectivité de trois engins d'échantillonnage du benthos lacustre. *Annls Limnol.* **17** (1): 25-40.

ANGELIER E., 1953. Le peuplement des sables submergés d'eau douce. *Année Biol.* **29** : 467-485.

ANGELIER E., 1962. Remarques sur la répartition de la faune dans le milieu interstitiel hyporhéique. *Zool. Anz.* **168** : 351-356.

ARMITAGE P.D., 1976. A quantitative study of the invertebrates of the River Tees below Cow Green Reservoir. *Freshwater Biology* **6** : 222-240.

ARMITAGE P.D., MOSS D., WRIGHT J.F., FURSE M.T., 1983. The performance of a new biological water quality score system based on macroinvertebrates over wide range of unpolluted running-water sites. *Water Research* **17** : 333-347.

ARMITAGE P.D., PARDO I., 1995. Impact assessment of regulation at the reach level using macroinvertebrate information from mesohabitats. *Regulated Rivers - Research & Management* **10** (2-4): 147-158.

ARMITAGE P.D., PARDO I., BROWN A., 1995. Temporal constancy of faunal assemblages in 'mesohabitats' - Application to management? *Arch. Hydrobiol.* **133** (3): 367-3873.

B

BAKER R.L., BALL S.L., 1995. Microhabitat selection by larval Chironomus tentans (Diptera: Chironomidae): Effects of predators, food, cover and light. *Freshwater Biology* **34** (1): 101-106.

BARVER W.E., KEVERN N.R., 1973. Ecological factors influencing macroinvertebrate standing crop distribution. *Hydrobiologia* **43** (1/2): 53-75.

BARLOCHER F., KENDRICK B., 1973. Fungi and food preferences of *Gammarus pseudolimnaeus*. *Arch. Hydrobiol.* **72** (4): 501-516.

BARLOCHER F., KENDRICK B., 1975. Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves. *Oïkos* **26** : 55-59.

BARMUTA L.A., 1986. Community structure of the macroinvertebrate benthos in an Australian upland stream. PhD. Thesis, Monash University, Victoria.

BARTON B.A., 1977. Short-term effects of highway construction on the limnology of a small stream in southern Ontario. *Freshwater Biology* **7** : 99-108.

BASAGUREN A., POZO J., 1994. Leaf litter processing of alder and eucalyptus in the Aguera stream system (Northern Spain) .2. Macroinvertebrates associated. *Arch. Hydrobiol.* **132** (1): 57-68.

BECHARA J.A., MOREAU G., HARE L., 1993. The impact of brout trout (*Salvelinus fontinalis*) on an experimental stream benthic community : the role of spatial and size refugia. *J. Anim. Ecol.* **62** : 451-464.

BECKER G., 1994. Food prefrence by five trichopteran scrapers. *Hydrobiologia* **273** : 171-178.

BENKE A.C., WALLACE J.B., 1980. Trophic basis of production among net-spinning caddisflies in a southern Appalachian stream. *Ecology* **61** : 108-118.

BERNOT V., 1993. Mesures de la diversité des contraintes physiques et de la faune benthique en milieu lotique. D.E.A. de l'Université de Lyon I, 33 pp.

BERTRAND H., 1954. Les insectes aquatiques d'Europe (genres, larves, nymphes, imagos). Encyclopédie entomologique, Lechevalier, Paris, 2 volumes, 556 pp & 547 pp.

BOURNAUD M., 1963. Le courant, facteur écologique et éthologique de la vie aquatique. *Hydrobiologia* **21** (1/2): 125-165.

BOURNAUD M., KECK G., 1980. Diversité spécifique et structure des peuplements de macroinvertébrés benthiques au long d'un cours d'eau : le Furans (Ain). *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* **1** (2): 131-150.

BOURNAUD M., AMOROS C., 1984. Des indicateurs biologiques aux descripteurs de fonctionnement: quelques exemples dans un système fluvial. *Bull. Ecol.* **15** (1): 57-66.

BOURNAUD M., COGERINO L., 1986. Les microhabitats aquatiques des rives d'un grand cours d'eau : approche faunistique. *Annls. Limnol.* **22** (3): 185-294.

BOURNAUD M., RICHOUX P., USSEGLIO-POLATERA P., 1992. An approach to the synthesis of qualitative ecological information: the example of aquatic Coleoptera. *Regulated Rivers - Research & Management* **7** : 165-180.

BOVEE K.D., MILHOUS R., 1978. Hydraulic Simulation in Instream Flow Studies : Fisheries Instream Flow Information Paper n°12. FWS/OBS 82/26. U.S. Fish and Wildfire Service, Fort Collins, Colorado.

BOYLE T.P., SMILLIE G.M., ANDERSON J.C., BEESON D.R., 1990. A sensitivity analysis of nine diversity and seven similaarity indices. *Reasearch Journal WPCF* **62** (6): 749-762.

BRONMARK C., HERRMAN J., MALMQVIST B., OTTO C., SJÖSTRÖM P., 1984. Animal community structure as a function of stream size. *Hydrobiologia* **112** : 73-79.

BROWN A.V., SCHRAM M.D., BRUSSOCK P.P., 1987. A vacuum benthos sampler suitable for diverse habitats. *Hydrobiologia* **153** : 241-247.

BROWN A.V., BRUSSOCK P.P., 1991. Comparisons of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia* **220** : 99-108.

BRUSVEN M.A., 1984. The distribution and abundance of benthic insects subjected to reservoir release flows in the Clearwater River, Idaho, USA. *In* Regulated Rivers. LILLEHAMMER A. & SALTVEIT S., UniversitetsforlagetAS, Oslo, pp. 167-180.

BRUSVEN M.A., ROSE S.T., 1981. Influence of substrate composition and suspended sediment on insect predation by torrent sculpin, Cottus Thotheus. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **38** : 1444-1448.

C

CAMARGO J.A., 1992. New diversity index for assessing structural alterations in aquatic communities. *Bull. environ. contam. toxicol.* **48** : 428-434.

CANCELA DA FONSECA J.P., 1969. L'outil statistique en biologie du sol. V.- Indices de diversité spécifique. *Rev. Ecol. Biol. Sol* **VI** (1): 1-30.

CANCELA DA FONSECA J.P., 1980. Le concept de diversité, le chevauchement des niches écologiques et l'organisation des systèmes écologiques. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* **1** (3): 293-305.

CANHOTO C., GRACA M.A.S., 1995. Food value of introduced eucalypt leaves for a Mediterranean stream detritivore: *Tipula lateralis*. *Freshwater Biology* **34** (2): 209-214.

CELLOT B., 1982. Cycle annuel et zonation de la dérive des macroinvertébrés du Rhône en amont de Lyon. Thèse, Université de Lyon I, 167 pp.

CELLOT B., BOURNAUD M., TACHET H., 1983. The movements of the larvae of *Hydropsyche* (Trichoptera) in a large river. Proc. IVth Int. Symp. Trichoptera.

CHAMBERS P.A., HANSON J.M., PREPAS E.E., 1991. The effect of aquatic plant chemistry and morphology on feeding selectivity by the crayfish, *Orconectes virilis*. *Freshwater Biology* **25** : 339-348.

CHAVANON G., BOURNAUD M., 1980. Une méthode simple de sous-échantillonnage pour mes prélèvements de macroinvertébrés dérivants. *Rev. Suisse Hydrol.* **42** (2): 322-330.

CHESSEL D., DOLEDEC S., 1993. A.D.E. version 3.6: Hypercard Stacks & QuickBasic Microsoft Programme Library for the Analysis of Environmental data. User's manual. URA CNRS 1451, Université de Lyon I, 725 pp.

CHEVENET F., DOLEDEC S., CHESSEL D., 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology* **31** : 295-309.

CHOW V.T., 1964. Handbook of applied hydrology. McGraw Hill Book Co., New-York, 1200 pp.

CHUTTER F.M., 1969a. The distribution of some stream invertebrates in relation to current speed. *Internationale Revue gesamten Hydrobiologie* **54** : 413-422.

CHUTTER F.M., 1969b. The effects of silt and sand on the invertebrate fauna of streams and rivers. *Hydrobiologia* **34** : 57-76.

CHUTTER F.M., NOBLE R.G., 1966. The reliability of a method of sampling stream invertebrates. *Arch. Hydrobiol.* **62** (1): 95-103.

C.I.S.I.A. (Centre international de statistique et d'informatique appliquées), 1991. Introduction à SPAD-N intégré® version PC. CISIA Eds, Saint-Mandé (France).

CLIFFORD H.F., 1982. Effects of periodically disturbing a small area of substratum in a brown-water stream of Alberta, Canada. *Freshwater Invertebrate Biology* **1** : 39-47.

CLIFFORD H.F., CASEY R.J., 1991. Effect of substratum color on colonization by macroinvertebrates and algae in a Boreal stream. *Journal of freshwater ecology* **6** (3): 323-326.

CLIFFORD H.F., CASEY R.J., 1992. Differences between operators in collecting quantitative samples of stream macroinvertebrates. *Journal of freshwater ecology* **7** (3): 271-276.

COBB D.G., FLANNAGAN J.F., 1990. Trichoptera and substrate stability in the Ochre River, Manitoba. *Hydrobiologia* **206** : 29-38.

COBB D.G., GALLOWAY T.D., FLANNAGAN J.F., 1991. Life history adaptations of mayflies to an unstable reach of Wilson Creek, Manitoba, Canada. *In* ALBA-TERDECOR J., Overviews and strategies of Ephemeroptera and Plecoptera. Proc. VIth Int. Symp. on Ephemeroptera, Granada, Spain, pp. 475-492.

COBB D.G., GALLOWAY T.D., FLANNAGAN J.F., 1992. Effects of discharge and substrate stability on density and species composition of stream insects. *Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques* **449** (9): 1788-1795.

COGERINO L., 1989. Les rives aquatiques de grands cours d'eau : caractérisation mésologique et faunistique. Thèse, Université de Lyon I, 369 pp.

COMINS H.N., HASSEL M.P., 1987. The dynamics of predation and competition in patchy environments. *Theoretical Population Biology* **31** : 393-421.

CONNELL J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199** : 1302-1310.

CORKUM L.D., POINTING P.J., CIBOROWSKI J.H., 1977.The influence of current velocity and substrate on the distribution and drift of two species of mayflies (Ephemeroptera). *Can. J. Zool.* **55** : 1970-1977.

CORKUM L.D., CLIFFORD H.F., 1978. The importance of species associations and substrate types to behavioural drift. *In* Advances in Ephemeroptera biology. FLANNAGAN J.F. & MARSHALL K.E., Plenum Publishing Corporation, pp 331-341.

COWIE A., 1985. An analysis of changes in the invertebrate community along a southern New Zealand montane stream. *Hydrobiologia* **120** : 35-46.

COWLEY D.R., 1978. Studies on the larvae of New Zealand Trichoptera. *N. Z. J. Zool.* **5** : 639-750.

CROWDER L.B., COOPER W.E., 1982. Habitat structural complexity between bluegills and their prey. *Ecology* **63** : 1802-1813.

CULP J.M., WALDE S.J., DAVIES R.W., 1983. Relative importance of substrate particle size and detritus to stream benthic macroinvertebrate

microdistribution. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **40** : 1568-1574.

CULP J.M., GLOZIER N.E., SCRIMGEOUR G.J., 1991. Reduction of predation risk under the cover darkness : avoidance responses of mayfly larvae to a benthic fish. *Hydrobiologia* **86** : 163-169.

CUMMINS K.W., 1962. An evaluation of some techniques for the collection ans analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters., *The American Midland Naturalist* **67** (2): 477-504.

CUMMINS K.W., 1964. Factor limiting the microdistribution of larvae of the caddsiflies *Pycnopsyche lepida* (Hagen) and *Pycnopsyche guttifer* (Walker) in a Michigan stream (Trichoptera: Limnephilidae). *Ecological Monographs* **34** (3): 271-295.

CUMMINS K.W., 1966. A review of stream ecology with special emphasis on organism-substrate relationships. *Pymatuning Laboratory of Ecology*, special publication, **4** : 2-51.

CUMMINS K.W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Ann. Rev. Entomol.* **18** : 183-206.

CUMMINS K.W., LAUFF G.H., 1969. The influence of substrate on the microdistribution of stream macrobenthos. *Hydrobiologia* **34** (2): 145-181.

CUMMINS K.W., KLUG M.J., 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **10** : 147-172.

CUMMINS K.W., WILSBACH M.A., GATES D.M., PERRY J.B., TALIAFERRO W.B., 1989. Shredders and riparian vegetation. *BioScience* **39** : 24-30.

D

DAJET J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson Eds, Paris, 172 pp.

DAJOZ R., 1970. Précis d'écologie. Dunod Eds, Paris, 525 pp.

DEATH R.G., WINTERBOURN M.J., 1995. Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: the influence of habitat stability. *Ecology* **76** (5): 1446-1460.

DECAMPS H., 1968. Vicariance écologiques chez les Trichoptères des Pyrénées. *Annls Limnol.* **4** (1): 1-50.

DECAMPS H., LARROUY G., TRIVELLATO D., 1975. Approche hydrodynamique de la microdistribution d'invertébrés benthiques en eau courante. *Annls. Limnol.* **11** : 79-100.

DEGANI G., HERBST G.N., ORTAL R., BROMLEY H.J., LEVANON D., NETZER Y., HARARI N., GLAZMAN H., 1993. Relationship between current velocity, depth and the invertebrate community in a stable river system. *Hydrobiologia* **263** : 163-172.

DERVIN C., 1988. Comment interpréter les résultats d'une analyse factorielle des correspondances? Institut Technique des Céréales et des Fourrages (I.T.C.F.), Paris, 75 pp.

DESPAX R., 1951. Plécoptères. Faune de France, Lechevallier, Paris, 280 pp.

DETHIER M., 1985. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Hétéroptères aquatiques et ripicoles, genres et principales espèces. *Bull. Soc. Linn.* **55** (1): 11-40.

DETHIER M., HAENNI J.P., 1986. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Planipennes, Mégaloptères et Lépidoptères à larves aquatiques. *Bull. Soc. Linn. Lyon* **55** (6): 201-224.

DEVANTERY P., 1987. Action des courants sur la faune d'une mousse immergée: *Plathypnidium riparoides* (Bryophypta). Thèse, Université de Lyon I, 269 pp.

DIAMOND J.M., 1986. Effects of larval retreats of the caddisfly *Cheumatopsyche* on macro-invertebrate colonization in piedmont, U.S.A. streams. *Oïkos* **47** : 13-18.

DIEHL S., 1992. Fish predation and benthic community structure : the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology* **73** (5): 1646-1661.

DIEHL S., 1993. Relative consumer sizes and the strengths of direct and indirect interactions in omnivorous feeding relationships. *Oïkos* **68** : 151-157.

DOBSON M., 1994. Microhabitat as a determinant of diversity: stream invertebrates colonizing leaf packs. *Freshwater Biology* **32** : 565-572.

DOBSON M., HILDREW A.G., 1992. A test of resource limitation among shredding detritivores in low order streams in southern England. *J. Anim. Ecol.* **61** : 69-77.

DOEG T.J., LAKE P.S., 1981. A technique for assessing the composition and density of the macroinvertebrate fauna of large stones in streams. *Hydrobiologia* **80** : 3-6.

DOEG T.J., LAKE P.S., MARCHANT R., 1989a. Colonization of experimentally disturbed patches by stream macroinvertebrates in the Acheron River, Victoria. *Australian Journal of Ecology* **14** : 207-220.

DOEG T.J., MARCHANT R., DOUGLAS M., LAKE P.S., 1989b. Experimental colonization of sand, gravel and stones by macroinvertebrates in the Acheron River, southeastern Australia. *Freshwater Biology* **22** : 57-64.

DOLEDEC S., 1986. Les peuplements de macroinvertébrés benthiques du cours inférieur de l'Ardèche. Dynamique spatio-temporelle. Thèse, Université de Lyon I, 230 pp.

DOLEDEC S., CHESSEL D., 1989. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* **10** (3): 207-232.

DOLEDEC S., CHESSEL D., 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* **31** : 277-294.

DOUGLAS M., LAKE P.S., 1994. Species richness of stream stones : an investigation of the mechanism generating the species-area relationship. *Oïkos* **69** : 387-396.

DOWNES B.J., JORDAN J., 1993. Effects of stone topography on abundance of net-bulding caddisfly larvae and arthropod diversity in an upland stream. *Hydrobiologia* **252** : 163-174.

DOWNES B.J., LAKE P.S., SCHREIBER E.S.G., 1993. Spatial variation in the distribution of stream invertebrates - Imlication of patchiness for models of community organization. *Freshwater Biology* **30** (1): 119-132.

DRAKE J.A., 1984. Species aggregation: the influence of detritus in a benthic invertebrate community. *Hydrobiologia* **112** : 109-115.

DUDGEON D., 1988. The influence of riparian vegetation on macroinvertebrate community structure in four Hong Kong streams. *Journal of Zoology* **216** : 609-627.

DUDLEY T.L., 1988. The roles of plant complexity and epiphyton in colonization of macrophytes by stream insects. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24** : 1153-1158.

DUSSART B., 1966. Limnologie, l'étude des eaux continentales. Gauthiers-Villars, Paris : 676 pp.

DUTARTRE A., 1991. Protocole d'examen rapide des ripisylves des cours d'eau destiné à prévoir les modalités pratiques de leur gestion: application sur quelques cours d'eau du sud-ouest de la France. Colloque "Aménagement des cours d'eau", Namur.

E

EDINGTON J.M., 1965. The effect of water flow on populations of net-spinning Trichoptera. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.* **13** : 40-48.

EDINGTON J.M., 1968. Habitat preferences in net-spinning caddis larvae with special reference to the influence of water velocity. *J. Anim. Ecol.* : 675-692.

EGGLISHAW H.J., 1964. The distributional relationship between the bottom fauna and plant detritus in streams. *J. Anim. Ecol.* **33** : 463-476.

EGGLISHAW H.J., 1969. The distribution of benthic invertebrates on substrata in fast-flowing streams. *J. Anim. Ecol.* **38** : 19-33.

ELLIOT J.M., DRAKE C.M., 1981a. A comparative study of seven grabs used for sampling benthic macroinvertebrates in rivers. *Freshwater Biology* **11** (2): 99-120.

ELLIOT J.M., DRAKE C.M., 1981b. A comparative study of four dredges used for sampling benthic macroinvertebrates in rivers. *Freshwater Biology* **11** (3): 245-261.

ENGLUND G., 1991. Effects of disturbance on stream moss and invertebrate community structure. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **10** (2): 143-153.

ERMAN D.C., ERMAN N.A., 1984. The response of stream invertebrates to substrate size and heterogeneity. *Hydrobiologia* **108** : 75-82.

EVRARD M., MICHA J.-C., 1995. Relation entre la diversité du substrat et la diversité faunistique dans un bief belge de la rivière Meuse. *Annls Limnol.* **31** (2) : 93-103.

EXTENCE C.A., FERGUSON A.J.D., 1989. Aquatic invertabrate surveys as a water quality management tool in the anglian water region. *Regulated Rivers - Research & Management* **4** : 139-146.

F

FAESSEL B., 1985. Les Trichoptères. Données biologiques, éthologiques et écologiques. Clé de détermination larvaire des familles et des principaux genres de France. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **299** : 1-41.

FAHY E., 1975. Quantitative aspects of the distribution of invertebrates in the benthos of a small stream system in western Ireland. *Freshwater Biology* **5** : 167-182.

FELMATE B.W., BAKER R.L., POINTING P.J., 1986. Distribution of the stonefly nymph *Paragnetina media* (Plecoptera: Perlidae): influence of prey, predators, current speed, and substrate composition. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **43** : 1582-1587.

FERRARIS J., 1978. Signification et choix des modèles de distribution d'abondance des communautés biologiques plurispécifiques. Application à la macrofaune benthique d'un étang du littoral et au plancton d'un bassin expérimental. Rapport d'ingéniorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 78 pp.

FERRINGTON L.C., 1987. Microhabitat preferences of larvae of three Orthocladiinae species (Diptera: Chironomidae) in Big Springs, a sandbottom spring in the high plains of western Kansas. *Entomologica scandinavica supplements* **29** : 361-368.

FORNVALL M.D., GLIME J.M., 1971. Response of two species of *Fontinalis* to field isolation from stream water. *Bryologist* **74** : 383-386.

FOX L.R., 1977. Species richness in streams -an alternative mechanism. *Amer. Nat.* **111** : 1017-1021.

FRANKLAND J.C., 1974. Decomposition of lower plants. *In* DICKINSON C.H. & PUGH G.J.F., Biology of plant litter decomposition, Academic Press, London, pp. 3-36.

FRANQUET E., CHESSEL D., 1994. Approche statistique des composantes spatiales et temporelles de la relation faune-milieu. *C. R. Acad. Sci. Paris* **317** : 202-206.

FRONTIER S., 1983. Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson Eds., Paris, pp. 417-436.

FRONTIER S., PICHOD-VIALE D., 1993. Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Masson Eds, Paris, 447 pp.

FROST W.E., 1942. River Liffey survey. IV. The fauna of the submerged 'mosses' in an acid and an alcaline water. *Proc. R. Irish Acad.* **47** : 293-369.

G

GASCHIGNARD, 1984. Impact d'une crue sur les macroinvertébrés benthiques d'un bras du Rhône. *Verh. Internat. Verein Limnol.* **22** : 1997-2001.

GASCHIGNARD-FOSSATI O., 1986. Répartition spatiale des macroinvertébrés benthiques d'un bras vif du Rhône ; rôle des crues et dynamique saisonnière. Thèse, Université de Lyon I, 198pp.

GAWNE B., LAKE P.S., 1995. Effects of microspatial complexity on a herbivore-epilithon interaction in an Australian upland stream. *Freshwater Biology* **33** : 557-565.

GEE J.H., 1979. A comparison of gravimetric and photographic methods of stream substrate analysis in a study of benthos microdistribution. *Oïkos* **33** : 74-79.

GEORGIAN T., THORP J.H., 1992. Effects of microhabitat selection on feeding rates of net-spinning caddisfly larvae. *Ecology* **73** (1): 229-240.

GERSON U., 1972. Bryophytes and invertebrates. *In* SMITH A.G.E., Bryophyte ecology. Chapman and Hall, London, 291-332.

GESSNER M.O., DOBSON M., 1993. Colonisation of fresh and dried leaf litter by lotic macroinvertebrates. *Arch. Hydrobiol.* **127** (2): 141-149.

GILINSKY E., 1984. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology* **65** : 455-468.

GLEASON H.A., 1922. On the relation between species and area. *Ecology* **3** : 156-162.

GLIME J.M., 1978. Insect utilization of bryophytes. *Bryologist* **81** : 186-187.

GLIME J.M., CLERMONS R.M., 1972. Species diversity of stream insects on *Fontinalis* spp. compared to diversity on artificial susbtrates. *Ecology* **53** : 456-464.

GRASMUCK N., 1994. La végétation aquatique des cours d'eau de Lorraine: typologie floristique et écologique. Contribution à l'étude de l'autécologie des espèces de la flore aquatique lorraine. Thèse, Université de Metz, 2 tomes : 248 pp. (texte) + 219 pp. (annexes).

GREEN R.H., 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologists. Wiley & Sons, New-York, 257 pp.

GREGG W.W., ROSE F.L., 1985. Influences of aquatic macrophytes on invertebrate community structure, guild structure, and microdistribution in streams. *Hydrobiologia* **128** : 45-56.

GREGORY S.V., SWANSON F.J., McKEE W.A., CUMMINS K.W., 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience* **41** : 540-551.

GROSSMAN G.D., 1982. Dynamics and organization of a rocky intertidal fish assemblage: the persistence and resilience of taxocene structure. *Amer. Nat.* **119** : 611-637.

GROSSMAN G.D., MOYLE P.B., WHITAKER J.O.Jr., 1982. Stochasticity in structural and functionnal characteristics of an Indiana stream fish assemblage: a test of community theory. *Amer. Nat.* **120** : 423-454.

GROSSMAN G.D., NICKERSON D.M., FREEMAN M.C., 1991. Principal component analyses of assemblage structure data: utility of tests based on eigenvalues. *Ecology* **72** : 341-347.

GRUBBS S.A., JACOBSEN R.E., CUMMINS K.W., 1995. Colonization by Chironomidae (Insecta, Diptera) on three distinct leaf substrates in an Appalachian moutain stream. *Annls Limnol.* **31** (2): 105-118.

GUITONNEAU G.G., ROUX M., 1977. Sur la taxinomie du genre *Erodium*. *Les Cahiers de l'Analyse des Données* **2** (1): 97-113.

GURTZ M.E., WALLACE J.B., 1984. Substrate-mediated response of stream invertebrates to disturbance. *Ecology* **65** (4): 1556-1569.

H

HAEDRICK R.L., 1975. Diversity and overlap as measures of environmental quality. *Water Res.* **9** : 945-952.

HAMILTON J.D., 1961. The effect of sand-pit washings on a stream fauna. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **14** : 435-439.

HARPER P.P., 1995. Croissance et dynamique des populations d'invertébrés benthiques. *In* Limnologie générale. POURRIOT R. & MEYBECK M., Masson Eds, Paris, 956 pp.

HART D.D., 1978. Diversity in stream insects : regulation by rock size and microspatial complexity. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **20** : 1376-1381.

HART D.D., 1981. Foraging and resource patchiness: field experiments with a grazing stream insect. *Oïkos* **37** : 46-52.

HART S.D., HOWMILLER R.P., 1975. Studies on the decomposition of allochtonous detritus in two Southern California streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **19** : 1665-1674.

HARVEY B., 1993. Benthic assemblages in Utah headwater streams with and without trout. *Can. J. Zool.* **71** : 896-900.

HAURY J., 1985. Etude écologique des macrophytes du Scorff (Bretagne-Sud). Thèse, Université de Rennes I, 240 pp.

HAWKINS C.P., MURPHY M.L., ANDERSON N.H., 1982. Effects of canopy, substrate composition, and gradients on the structure of macroinvertebrate communities in Cascade Range streams of Oregon. *Ecology* **62** : 387-397.

HEALY M., 1984. Fish predation on aquatic insects. *In* The ecology of aquatic insects. RESH V.H. & ROSENBERG D.M., Praeger, New York, 255-288.

HEIP C., 1974. A new index mesuring eveness. *J. Mar. Biol. Assoc.* **54** : 555-557.

HICKIN N.E., 1967. Caddis larvae. Larvae of the British Trichoptera. Hutchinson & Co., London, 476 pp.

HILDREW A.G., 1977. Ecological aspects of life history in some net-spinning Trichoptera. Proc. 2nd Int. Symp. Trichoptera, 269-281.

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., 1982. Predators and prey in a patchy environment: a freshwater study. *J. Anim. Ecol.* **51** : 797-815.

HILL M.O., 1973. Diversity and eveness : a unifying notation and its consequences. *Ecology* **54** 427-432.

HOFFMAN J., 1960. Faune des Plécoptères du Grand-Duché de Luxembourg - Luxembourg. Archives de l'Institut Grand-Ducal de Luxembourg **XXVII** : 121-208.

HOLT R.D., 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions and the coexistence of prey species. *American Naturalist* **124** : 377-406.

HOLT R.D., 1987. Prey communities in patchy environments. *Oïkos* **50** : 276-290.

HUGHES D.A., 1966. Mountain stream of the Barberton area, Easternal Transvaal. Part. 2. The effect of vegetational shading and direct illumination on the distribution of stream fauna. *Hydrobiologia* **27** : 439-459.

HUGHES B.D., 1978. The influence of factors other than pollution on the value of Shannon's diversity index for benthic macroinvertebrates in streams. *Water Res.* **12** : 359-364.

HURLBERT S.H., 1971. The nonconcept of species diversity : a critique and alternative parameters. *Ecology* **52** : 577-586.

HURYN A.D., WALLACE J.B., 1985. Life history and production of *Goerita semata* Ross (Trichoptera: Limnephilidae) in the southern Appalachian Mountains. *Can. J. Zool.* **63** : 2604-2611.

HUSTON M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* **113** : 81-101.

HUTCHINSON G.E., 1981. Thoughts on aquatic insects. *BioScience* **31** : 495-500.

HYNES H.B.N., 1961. The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. *Arch. Hydrobiol.* **57** : 344-388.

HYNES H.B.N., 1970. The ecology of running waters. Liverpool University Press, Liverpool, 555 pp.

HYNES H.B.N., 1984. Adults and nymphs of british stoneflies (Plecoptera) with notes on their ecology and distribution. *Freshwater Biological Association* **17** : 90 pp.

I

ILLIES J., 1978. *Limnofauna europaea.* Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, 532 pp.

ILLIES J., BOTOSANEANU L., 1963. Probèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **12** : 1-57.

IRVINE J.R., 1985. Effects of successive flow perturbations on stream invertebrates. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **42** : 1922-1927.

IVERSEN T.M., 1974. Ingestion and growth in *Sericostoma personatum* (Trichoptera) in relation to the nitrogen content of ingested leaves. *Oïkos* **25** (3): 278-282.

IVERSEN T.M., THORUP J., HANSEN T., LODAL J., OLSEN J., 1985. Quantitative estimates and community structure of invertebrates in a macrophyte rich stream. *Arch. Hydrobiol.* **102** : 291-301.

J

JAAG O., AMBÜHL H., 1964. The effect of the current on the composition of biocenoses in flowing water streams. *Int. Conf. Wat. Poll. Research*, Londres, 31-49.

JACOBSEN D., SAND-JENSEN K., 1992. Herbivory of invertebrates on submerged macrophytes from Danish freshwaters. *Freshwater biology* **28** : 301-308.

JACOBSEN D., FRIBERG N., 1995. Food preference of the trichopteran larva Anabolia nervosa from two streams with different food availability. *Hydrobiologia* **308** (2): 139-144.

JEFFRIES M., 1993. Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimension. *Oïkos* **67** : 142-148.

JENKINS R.A., COOKE S., 1978. Further notes on *Oecetis notata* (Rambur) (Trichoptera: Leptoceridae) in south west Wales. *Entomologist's Record and Journal of Variation* **90** : 65-66.

JENKINS R.A., WADE K.R., PUGH E., 1984. Macroinvertebrate-habitat relationships in the River Teifi catchment and the significance to conservation. *Freshwater Biology* **14** : 23-42.

JOWETT I., RICHARDSON J., 1990. Microhabitat preferences of benthic invertebrates in a New zealand river and the development of in-stream models for *Deleatidium* spp. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **24** : 19-30.

JUGET J., LAFONT M., 1982. L'échantillonage de la faune benthique : - revue des techniques de prélèvements, d'extraction et de tri, - application aux oligochètes. *Sciences de l'eau* **1** : 243-254

JUNGWIRTH M., MOOG O., MUHAR S., 1993. Effects of river bed restructuring on fish and benthos of a fifth order stream, Melk, Austria. *Regulated Rivers - Research & Management* **8** : 195-204.

K

KAJAK Z., 1988. Considerations on benthos abundance on fresh waters, its factors and mechanisms. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* **73** : 5-19.

KAUSHIK N.K., HYNES H.B.N., 1971. The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.* **64** : 465-515.

KERANS B.L., KARR J.R., AHLSTEDT S.A., 1992. Aquatic invertebrate assemblages : spatial and temporal differences among sampling protocols. *J.N. Am. Benthol. Soc.* **11** (4): 377-390.

KHALAF G., 1975. Utilisation de substrats artificiels, en eau courante, pour l'étude de la répartition et de la dynamique de colonisation des macroinvertébrés benthiques. Thèse, Université de Lyon I, 91 p. + figures.

KOBAYASHI S., 1981. Diversity indices : relations to sample size and spatial distribution. *Jap. J. Ecol.* **31** : 231-236.

KOHLER S.L., 1984. Search mechanism of a grazer in patchy environments: the role of food abundance. *Oecologia* **62** : 209-218.

KOHLER S.L., 1985. Identification of stream drift mechanisms: an experimental and observational approach. *Ecology* **66** : 1749-1761.

KOHLER S.L., 1992. Competition and the structure of a benthic stream community. *Ecological Monographs* **62** (2): 165-188.

KOHLER S.L., McPEEK M.A., 1989. Predation risk and the foraging behavior of competing stream insects. *Ecology* **70** : 1811-1825.

KORNIJOW R., GULATI R.D., OZIMEK T., 1995. Food preference of freshwater invertebrates: comparing fresh and decomposed angiosperm and a filamentous alga. *Freshwater Biology* **33** : 205-212.

KRASOVSKAIA I., 1995. Quantification of the stability of river flow regimes. *Hydrological Sciences Journal* **40** (5): 587-598.

KVALSETH T.O., 1991. Note on biological diversity, evenness, and homogeneity measures. *Oïkos* **62** (1): 123-127.

L

LACOURSIERE E., VAILLANCOURT G., COUTURE G., 1975. Relations entre les plantes aquatiques et les gastéropodes (*Mollusca, Gastropoda*) dans la région de la centrale nucléaire Gentilly I (Québec). *Can. J. Zool.* **53** : 1868-1874.

LAGORCE D., 1981. Recherches éco-physiologiques sur la croissance, les bilans énergétiques et calciques chez *Ancylus fluviatilis*, bioindicateur des transferts métalliques et de leur impact biocénotique sur la dynamique des populations animales d'un cours d'eau. Thèse, Université de Poitiers, 131 pp.

LAKE P.S., DOEG T., MORTON D.W., 1985. The macroinvertebrate community of stones in an Australian upland stream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **22** : 2141-2147.

LAKE P.S., DOEG T.J., MARCHANT R., 1989. Effects of multiple disturbance on macroinvertebrate communities in the Acheron River, Victoria. *Australian Journal of Ecology* **14** : 507-514.

LAM HOAI T., AMANIEU M., LASSERRE G., 1984. Distributions d'abondances du zooplancton d'un écosystème lagunaire méditerranéen : la lagune de Sarrazine. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* **5**(3) : 301-315.

LAMARCHE A., LEGENDRE P., CHODOROWSKI A., 1982. Facteurs responsables de la distribution des gastéropodes dulcicoles dans le fleuve Saint-Laurent. *Hydrobiologia* **89** : 61-76.

LAMBERTI G.A., RESH V.H., 1979. Substrate relationships, spatial distribution patterns, and sampling variability in a stream caddisfly population. *Environmental Entomology* **8** : 561-567.

LAMBERTI G.A., RESH V.H., 1983. Stream periphyton and insect herbivores: an experimental study of grazing by a caddisfly population. *Ecology* **64** : 1124-1135.

LAMBERTI G.A., MOORE J.W., 1984. Aquatic insects as primary consumers. *In* RESH V.H. & ROSENBERG D.M. Eds, The ecology of aquatic insects. Praeger, New-York : 164-195.

LANCASTER J., HILDREW A.G., 1993. Flow refugia and the microdistribution of lotic

macroinvertebrates. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **12** (4): 385-393.

LAPCHIN L., 1977. Microrépartition des invertébrés benthiques dans deux ruisseaux à Salmonides de BRETAGNE, *Ann. Hydrobiol.* **8** (3): 319-332

LAPCHIN L., ROUX C., 1977. Utilisation de l'analyse des correspondances pour l'étude de la répartition des invertébrés benthiques dans un ruisseau à Salmonidés de Bretagne. *Ann. Hydrobiol.* **8** (3): 333-354.

LAVANDIER P., 1979. Ecologie d'un torrent pyrénéen de haute montagne : l'Estaragne. Thèse, Université de Toulouse, 532 pp.

LAVANDIER P., DUMAS J, 1971. Microrépartition de quelques espèces d'invertébrés benthiques dans des ruisseaux des Pyrénées centrales. *Annls Limmnol.* **1** (1): 7-23.

LAVANDIER P., CAPBLANCQ J., 1975. Influence des variations d'oxygène dissous sur les invertébrés benthiques d'un ruisseau des Pyrénées centrales. *Annls Limmnol.* **11** (1): 101-106.

LEGENDRE L., LEGENDRE P., 1979. Ecologie numérique. La stucture des données écologiques. Eds. Masson.

LEGIER P., 1979. Recherches sur l'écologie des ruisseaux temporaires. Thèse, Université d'Aix-Marseille, 320 p.

LEGLIZE L., (coord., Université de Metz, Laboratoire d'Ecologie), ECOLOR, GEREEA, LOISIRS & DETENTE, 1991. Etude des végétaux fixés en relation avec la qualité du milieu. Rapport de contrat Agence de l'eau Rhin-Meuse, 3 vol., 94 pp. (texte) + 64 pp. (annexes) + 17 pp. (référentiel).

LENAT D.R., 1988. Water quality assessment of streams using a qualitative collection method for benthic macroinvertebrates. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **7** : 222-233.

LENAT D.R., PENROSE D.L., EAGLESON K.W., 1981. Variable effects of sediment addition on stream benthos. *Hydrobiologia* **79** : 187-194.

LEVEQUE Ch., 1972. Mollusques benthiques du Tchad: écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses. *Cah. O.R.S.T.O.M., Série Hydrobiol.* **VI**(1) : 3-46.

LI H., REYNOLDS J.F., 1994. A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology* **75** (8): 2446-2455.

LI H., REYNOLDS J.F., 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oïkos* **73** (2): 280-284.

LOGAN S.M., 1963. Winter observations of the bottom organisms and trout in Bridger Creek, Montana. *Trans. Am. Fish. Soc.* **92** : 140-145.

LUDWIG J.A., REYNOLDS J.F., 1988. Statistical ecology. A primer on methods and computting. Wiley & Sons Eds, New-York, 337 pp.

M

MACAN T.T, 1958. Methods of sampling the bottom fauna in stony streams. *Mitt. Intern. Ver. Limnol.* **8** : 1-21.

MACAN T.T., 1960. Key to the British species of Gastropods found in fresh and backish waters. *Freshwat. Biol. Ass.* **14** : 45 pp.

MAC-ARTHUR R.H., 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* **36** : 533-536.

McAULIFFE J.R., 1983. Competition, colonization patterns, and disturbance in stream benthic communities. *In* BARNES J.R. & MINSHALL G.W. Eds, Stream ecology. Application and testing of general ecology theory. Plenum Press, New-York : 137-156.

McAULIFFE J.R., 1984. Competition for space, disturbance, and the structure of a benthic stream community. *Ecology* **65** : 894-908.

McCREADIE J.W., COLBO M.H., 1993. Larval and pupal microhabitat selection by *Simulium truncatum* Lundtröm, S. *rostratum* Lundström, and S. *verecum* AA (Diptera : Simuliidae). *Can. J. Zool.* **71** : 358-367.

MAC-INTOSH R.P., 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology* **48** : 392-404.

MACKAY R.J., 1969. Aquatic insect communities of a small stream on Mt Saint-Hilaire (Québec). *J. Fish. Res. Board. Can.* **26** (5): 1157-1183.

MAGDYCH W.P., 1979. The microdistribution of mayflies (Epheromeptera) in Myriophyllum beds in Pennington Creek, Johnston Country, Oklahoma. *Hydrobiologia* **66** (2): 161-175.

MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological Diversity and its Measurement. Princeton University Press, Princeton, 179 pp.

MALAVOI J.R., SOUCHON Y., 1989. Méthodologie de description et quantification des variables morphodynamiquess d'un cours d'eau à fond caillouteux. Exemple d'une station sur la Fillière (Haute-savoie). *Revue de Géographie de Lyon* **64** (4): 252-259.

MALMQVIST B., NILSSON L.M., SVENSSON B.S., 1978. Dynamics of detritus in a small stream in southern Sweden and its influence on the distribution of the bottom animal communities. *Oïkos* **31** : 3-16.

MALMQVIST B., SJÖSTRÖM P., 1984. The microdistribution of some lotic insect predators in relation to their prey and to abiotic factors. *Freshwater Biology* **14** : 644-656.

MALONEY D.C., LAMBERTI G.A., 1994. Rapid decomposition of summer-input leaves in a northern Michigan stream. *American Midland Naturalist* **133** (1): 184-195.

MARGALEF R., 1958; Information theory in ecology. *General Systems* **3** : 36-71.

MATTE J.L., 1991. Etude de la qualité des eaux et des biotopes de la Mortagne et de ses affluents (Vosges et Meurthe-et-Moselle). Rapport du Service Régional de l'Aménagement des Eaux de Lorraine, 110 pp.

MATTSON W.J., 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **11** : 119-161.

MAURER M.A., BRUSVEN M.A., 1983. Insectabundance and colonization rate in *Fontinalis neo-mexicana* (Bryophyta) in an Idaho Batholit stream, U.S.A. *Hydrobiologia* **98** : 9-15.

MAYER M.S., LIKENS G.E., 1987. The importance of algae in a shaded headwater stream as food for an abundant caddisfly (Trichoptera). *J. N. Am. Benthol. Soc.* **6** : 262-269.

MENHINICK E.F., 1964. A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology* **45** : 859-861.

MERCIER P., 1991. *Etude des relations espèces-environnement et analyse de la co-structure d'un couple de tableaux.* Thèse, Université de Lyon I, 178 pp.

MINSHALL G.W., 1984. Aquatic insect substratum relationships. *In* The ecology of aquatic insects. RESH V.H. & ROSENBERG D.M., Praeger, New York, 358-400.

MINSHALL G.W., 1988. Stream ecosystem theory: a global perspective. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **7** : 263-288.

MINSHALL G.W., MINSHALL J.N., 1977. Microdistribution of benthic invertebrates in a rocky mountain (U.S.A.) stream. *Hydrobiologia* **55** : 231-249.

MILNER N.J., SCULLION J., CARLING P.A., CRIPS D.T., 1981. The effects of discharge on sediment dynamics and consequent effects on invertebrates and salmonids in upland rivers. *Advances in Applied Biol.* **6** : 153-220.

MONTEGUT J., 1987. Les plantes aquatiques (Milieu Aquatique. Entretien. Désherbage). ACTA Eds (Association de Coordination Technique et Agricole), Paris, 4 tomes.

MOON H.P., 1939. Aspect of the ecology of aquatic insects. *Trans. Brit. Ent. Soc.* **9** : 39-49.

MOORE J.W., 1979. Some factor influencing the distribution, seasonal abundance and feeding of subarctic Chironomidae (Diptera). *Arch. Hydrobiol.* **85** : 302-325.

MORIN A., 1985. Variability of density estimates and the optimization of sampling programs for stream benthos. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **42** : 1530-1534.

MOUTHON J., 1980. Contribution à l'écologie des Mollusques des eaux courantes - esquisse biotypologique et données écologiques. Thèse, Université Paris VI, 169 pp.

MOUTHON J., 1982. Les mollusques dulcicoles. Données biologiques et écologiques. Clés de détermination des principaux genres de Bivalves et de Gastéropodes de France. *Bull. Fr. Pisciculture*, Numéro spécial, 2-27.

MUOTKA T., 1993. Microhabitat use by predaceous stream insects in relation to seasonal changes in prey availability. *Ann. Zool. Fenn.* **30** : 287-297.

MUOTKA T., PENTTINEN A., 1994. Detecting small-scale spatial patterns in lotic predator-prey relationships: Statistical methods and a case study. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **51** (10): 2210-2218.

MUTCH R.A., PRITCHARD G., 1984. The life history of *Zapada columbiana* (Plecoptera: Nemouridae) in a rocky mountain stream. *Can. J. Zool.* **62** : 1273-1281.

N

NEWBURY R.W., 1984. Hydrological determinants of aquatic insect habitats. *In* The ecology of aquatic insects. RESH V.H. & ROSENBERG D.M., Prager, New-York, 323-357.

NUTALL P.M., BIELBY G.H., 1973. The effects of china-clay wastes on stream invertebrates. *Environmental Pollution* **5** : 77-86.

O

O'CONNOR N.A., 1991. The effects of habitat complexity on the macroinvertebrate colonising wood substrates in a lowland stream. *Oecologia* **85** : 504-512.

OERTLI B., 1992. L'influence de trois substrats (*Typha*, *Chara*, feuilles mortes) d'un étang forestier sur la densité, la biomasse et la production des macroinvertébrés aquatiques. Dissertation N° 2557. Université de Genève, Genève, 283 pp.

OGILVIE G., 1988. The effects of periphyton manipulations on the micro-distribution of grazing macroinvertebrates. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **23** : 1101-1106.

OLYSLAGER N.J., WILLIAMS D.D., 1993. Microhabitat selection by the lotic amphipod Gammarus pseudolimnaeus Bousfield : mechanism for evaluating local substrate and current suitability. *Can. J. Zool.* **71** : 2401-2409.

ORMEROD S.J., 1987. The influences of habitat and seasonal sampling regimes on the ordination and classification of macroinvertebrate assemblages in the catchment of the river Wye, Wales. *Hydrobiologia* **150** : 143-151.

ORMEROD S.J., EDWARDS R.W., 1987. The ordination and classification of macroinvertebrate assemblages in the catchment of the River Wye in relation to environmental factors. *Freshwater Biology* **17** : 533-546.

ORTH D.J., MAUGHAN O.E., 1983. Microhabitat preferences of benthic fauna in a woodland stream. *Hydrobiologia* **106** : 157-168.

OSBORNE J.A., WANIELISTA M.P., YOUSEF Y.A., 1976. Benthic fauna species diversity in six central Florida lakes in summer. *Hydrobiologia* **48** (2): 125-129.

OSBORNE L.L., DAVIES R.W., LINTON K.J., 1980. Use of hierarchical diversity indices in lotic community analysis. *Journal of Applied Ecology* **17**: 567-580.

OTTO C., 1984. Adaptive head coloration in case-making caddis larvae. *Freshwater Biology* **14** : 317-321.

OTTO C., SVENSSON B.S., 1980. The significance of case material selection for the survival of caddis larvae. *J. Anim. Ecol.* **49** : 855-865.

P

PARSONS J.K., MATTHEWS R.A., 1995. Analysis of the assocations between macroinvertebrates and macrophytes in a freshwater ponds. *Northwest Science* **69** (4): 265-275.

PECKARSKY B.L., 1980. Influence of detritus upon colonization of stream invertebrates. *Can. J. Fish. Aquat.Sci.* **37** : 957-963.

PECKARSKY B.L., 1988. Why predatory stoneflies do not aggregate with their prey. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **23** : 2135-2140.

PECKARSKY B.L., 1991. Habitat selection by stream-dwelling predatory stoneflies. *Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques* **48** (6): 1069-1076.

PECKARSKY B.L., PENTON M.A., 1985. Effects of enclosures on stream microhabitat and invertebrate community structure. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **9** (3): 249-261.

PECKARSKY B.L., PENTON M.A., 1990. Effects of enclosure on stream microhabitat and invertebrate community structure. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **9** : 249-261.

PEET R.K., 1974; The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5** : 285-308.

PERCIVAL E., WHITEHEAD H., 1929. A quantitative study of the fauna of some types of stream-bed. *J. Ecol.* **17** : 282-314. *in* ROSILLON (1986).

PETERSEN R.C., CUMMINS K.W., 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwat. Biol.* **4** : 343-368.

PETRAN M., KOTHE P ,1978. Influence of bedload transport on the macrobenthos of running waters. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **20** : 1867-1872.

PHILIPPEAU S., Comment interpréter les résultats d'une analyse en composantes principales? Institut Technique des Céréales et des Fourrages (I.T.C.F.), Paris, 63 pp.

PHILLIPSON J., 1954. The effect of water flow and oxygen concentration on six species of caddis-fly (Trichoptera) larvae. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **124** : 547-564.

PIELOU E.C., 1966a. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.* **13** : 131-144.

PIELOU E.C., 1966b. Shannon's formula as a measure of specific diversity : it's use and misuse. *The American Naturalist* **100** (914) : 463-465.

PIERROT J.-P., 1984. Etude expérimentale de la niche écologique larvaire de quelques espèces d'*Hydropsyche* (Trichoptera, Hydropsychidae). Thèse, Université de Lyon I, 249 pp.

POOL R.W., 1974. An introduction to quantitative ecology. McGraw-Hill Eds, 525 pp.

POUILLY M., VALENTIN S., CAPRA H., GINOT V., SOUCHON Y., 1995. Méthode des microhabitats: principes et protocoles d'application. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **336** : 41-56.

POWER M.E., 1990. Effects of fish in a river food webs. *Science* (Washington, D.C.) **250** : 811-814.

PRESTON F.W., 1948. The commonness, and rarity, of species. *Ecology* **29** (3): 254-283.

PRINGLE J.D., 1984. Efficiency estimates for various quadrat sizes used in benthic sampling. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **41** : 1485-1489.

PRODON R., 1976. Le substrat, facteur écologique et éthologique de la vie aquatique : Observations et expériences sur les larves de *Micropterna testacea* et *Cordulegaster annulatus*. Thèse, Université de Lyon I, 221 pp.

Q

QUINN J.M., HICKEY C.W., 1990. Magnitude of effects of substrate particle size, recent flooding and catchment development on benthic invertebrates in 88 New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **24** : 411-427.

QUINN J.M., DAVIES-COLLEY R.J., HICKEY C.W., VICKERS M.L., PADDY A.R., 1992. Effects of clay discharges on streams. 2. Benthic invertebrates. *Hydrobiologia* **248** : 231-247.

R

RABENI C.F., MINSHALL G.W., 1977. Factors affecting microdistribution of stream benthic insects. *Oikos* **29** : 33-43.

RADER R.B., WARD J.V., 1990. Mayfly growth and population density in constant and variable temperature regimes. *Great Basin Nat.* **50** : 97-106.

RAMADE F., COSSON R., ECHAUBARD M., LE BRAS S., MORETEAU J.C., THYBAUD E., 1984. Détection de la pollution des eaux en milieu agricole. *Bull. Ecol.* **15** (1): 21-37.

RAMADE F., MORETEAU J.C., LE BRAS S., ECHAUBARD M., 1985. Influence des traitements phytosanitaires sur les biocénoses limniques: II. - Comparaison de la structure des peuplements propres aux biotopes étudiés. *Acta Oecologica, Oecol. Appl.* **6**(3) : 227-249.

RAMM A.E., 1988. The community degradation index: a new method for assessing the deterioration of aquatic habitats. *Water Research* **22** (3): 293-301.

RASMUSSEN J.B., DOWNING J.B., 1988. The spatial response of chironomid larvae to the predator leech *Nephelopsis obscura*. *Am. Nat.* **131** : 14-21.

REICE S.R., 1974. Environmental patchiness and the breakdown of leaf litter in a woodland stream, *Ecology* **55** : 1271-1282.

REICE S.R., 1978. The role of detritivore selectivity in species-specific litter decomposition in a woodland stream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **19** : 1617-1627.

REICE S.R., 1980. The role of substratum in benthic macroinvertebrate microdistribution and

litter decomposition in a woodland stream. *Ecology* **61** (3): 580-590.

REICE S.R., 1984. The impact of disturbance frequency on the structure of a lotic riffle community. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **22** : 1906-1910.

REICE S.R., 1985. Disturbance and the maintenance of diversity in stream communities. *Oecologia* **67** : 90-97.

RESH V.H., 1979. Sampling variability and life history features: basic considerations in the design of aquatic insect studies. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **36** : 290-311.

RESH V.H., BROWN A.V., COVICH A.P., GURTZ M.E., LI H.W., MINSHALL G.W., REICE S.R., SHELDON A.L., WALLACE J.B., WISSMAR R.C., 1988. The role of disturbance in stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **7** : 433-455.

RESH V.H., McELRAVY E.P., 1993. 5. Contemporary quantitative approaches to biomonitoring using benthic macroinvertebrates. *In* Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. ROSENBERG D.M. & RESH V.H., Chapman & Hall, New York, pp. 159-194.

RICHARDSON J.S., 1991. Seasonal food limitation of detritivorous insects in a montane stream: an experimental test. *Ecology* **72** : 873-887.

RICHARDSON J.S., 1992. Food, microhabitat or both? Macroinvertebrate use of leaf accumulations in a montane stream. *Freshwater Biology* **27** : 169-176.

RICHARDS C., MINSHALL G.W., 1988. The influence of periphyton abundance on *Baetis bicaudatus* distribution and colonization in a small stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **7** : 77-86.

RICHARDS C., BACON K.L., 1994. Influence of fine sediment on macroinvertebrate colonization of surface anf hypotheic stream susbtrates. *Great Basin Nat.* **54** (2): 106-113.

RICHOUX P., 1982. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. Coléoptères aquatiques. *Bull. Soc. Linn. Lyon* **55** (6): 201-224.

ROBINSON C.T., MINSHALL G.W., 1986. Effects of disturbance frequency on stream benthic community structure in relation to canopy cover and season. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **5** : 237-248.

ROBINSON C.T., MINSHALL G., RUSHFORTH S.R., 1990. Seasonal colonization dynamics of macroinvertebrates in an Idaho stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **9** : 240-248.

ROBINSON C.T., MINSHALL G.W., VAN EVERY L., 1993. Seasonal trends and colonization patterns of macroinvertebrate assemblages in two streams with contrasting flow regimes. *Great Basin Naturalist* **53** (4): 321-331.

RODRIGUEZ P., WRIGHT J.F., 1991. Description and evaluation of a sampling strategy for macroinvertebrate communities in Basque rivers (Spain). *Hydrobiologia* **213** : 113-124.

ROOKE B., 1986. Macroinvertebrates associated with macrophytes and plastic imitations in the Eramosa River, Ontario, Canada. *Arch. Hydrobiol.* **106** : 307-325.

ROSENBERG D.M., RESH V.H., 1993. Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Chapman & Hall, New-York, 488 pp.

ROSILLON D., 1986. Evolution saisonnière de la structure fonctionnelle de la communauté benthique d'une rivière salmonicole (le saumon, Belgique). *Sciences de l'eau* **5** : 75-84.

ROUSSEAU E., 1921. Les larves et nymphes aquatiques des insectes d'europe (Morphologie, Biologie, Systématique). Office de publicité Eds, Bruxelles, 967pp.

ROUX M., 1985. Algorithmes de classification. Méthode + programmes. Masson, Paris, 151 pp.

RUTHERFOLD J.E., MACKAY R.J., 1986. Patterns of pupal mortality in field populations of *Hydropsyche* and *Cheumatopsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae). *Freshwater Biology* **16** : 337-350.

S

SAGOVA M., ADAMS M.S., BUTLER M.G., 1993. Relationships between plant roots and benthic animals in three types of a dimictic mesotrophic lake. *Arch. Hydrobiol.* **128** (4): 423-436.

SAND-JENSEN K., PRAHL C., STOKHOLM H., 1982. Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes. *Oïkos* **38** : 349-354.

SCHERRER B., 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin, 850 pp.

SCOTT D., 1958. Ecological studies on the Trichoptera of the River Dean, Cheshire. *Arch. Hydrobiol.* **54** : 340-392.

SCOTT D., 1966. The substrate Cover-fraction concept. *Pymatuning Lab. Ecol. Spec. Publ.* **4** : 75-78.

SCRIMGEOUR G.J., WINTERBOURN M.J., 1989. Effects of floods on epilithon and benthic macroinvertebrate populations in an unstable New Zealand river. *Hydrobiologia* **171** : 33-44.

SCRIMGEOUR G.J., CULP J.M., GLOZIER N.E., 1993. An improved technique for sampling lotic invertebrates. *Hydrobiologia* **254** : 65-71.

SEDELL J.R., TRISKA F.J., TRISKA N.S., 1975. The processing of conifer and hardwood leaves in two coniferous forest streams: 1. Weight loss and associated invertebrates. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **19** : 1617-1627.

SHANNON C.E., WEAVER W., 1963. The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press, Urbana, 117 pp.

SHANNON J.P., BLINN D.W., STEVENS L.E., 1994. Trophic intercations and benthic animal community structure in the Colorado river, Arizpna, U.S.A. *Freshwater Biology* **31** : 213-220.

SHELDON A.L., 1969. Equitability indices: dependance on the species count. *Ecology* **50** : 466-467.

SHELDON A.L., 1979. Cost and precision in a stream sampling program. *Hydrobiologia* **111** : 147-152.

SHORT R.A., 1983. Food habits and dietary overlap among six stream collector species. *Freshwat. Invertebr. Biol.* **2** : 137-154.

SIMPSON E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* **163** : 688.

SMOCK L.A., ROEDING C.E., 1986. The trophic basis of production of the macroinvertebrate community of a southeastern USA blackwater stream. *Holarct. Ecol.* **9** : 165-174.

SOLUK D.A., COLLINS N.C., 1988. Balancing risks? Responses and non-responses of mayfly larvae to fish and stonefly predators. *Oecologia* **77** : 370-374.

SOUCHON Y., TROCHERIE F., FRAGNOUD E., LACOMBE C., 1989. Les modèles numériques des microhabitats des poissons : application et nouveaux développements. *Revue des Sciences de l'eau* **2** (4): 817-840.

STARK J.D., 1993. Performance of the macroinvertebrate community index : effects of sampling method, sample replication, water depth, current velocity, and substratum on index values. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **27** : 463-478.

STATZNER B., GORE J.A., RESH V.H., 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **7** : 307-360.

STAZNER B., MÜLLER R., 1989. Standard hemispheres as indicators of flow characteristics in lotic benthos research. *Freshwater Biology* **21** 445-459.

STOUT V.M., VANDERMEER J., 1975. Comparisons of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *Amer. Nat.* **109** : 263-280..

STUDEMANN D., LANDOLT P., SARTORI M., HEFTI D., TOMKA I., 1992. Insctea Helvetica Fauna. 9. Ephemeroptera. Société entomologique suisse, 174 pp.

SUREN A.M., 1988. The ecological role of bryophytes in high alpine streams of New Zealand. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **23** : 1412-16.

SUREN A.M., 1991. Bryophytes as invertebrate habitat in two New Zealand alpine streams. *Freshwater Biology* **26** : 399-418.

SUREN A.M., 1993. Bryophytes and associated invertebrates in first-order alpine streams of Arthur's Pass, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **27** : 479-494.

SUREN A.M., WINTERBOURN M.J., 1991. Consumption of aquatic bryophytes by aalpine stream invertebrates in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freschwater Research* **25** : 331-343.

SWEENEY B.W., 1993. Effects of streamside vegetation on macroinvertebrate communities of White Clay Creek in Eastern North America. Proceedings of the Academy of Natural sciences of Philadelphia **144** : 291-340.

T

TACHET H., BOURNAUD M., RICHOUX P., 1980. Introduction à l'étude des macroinvertébrés

des eaux douces. (Systématique élémentaire et aperçu écologique). Association française de limnologie, 155 pp.

THORUP J., LINDEGAARD C., 1977. Studies on Danish springs. *Folia Limnol. Scand.* **17** : 7-15.

TOLKAMP H.H., BOTH J.C., 1978. Organism-substrate relationship in a small Dutch lowland stream. Preliminary results. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **20** : 1509-1515.

TOWNSEND C.R., 1989. The patch dynamics concept of stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **8** (1): 36-50.

TOWNSEND C.R., HILDREW A.G., 1978. Predation strategy and resource utilization by *Plectrocnemia conspersa* (Curtis) (Trichoptera: Polycentropodidae). *In* CRICHTON I, Proceedings of the 2nd International Symposium on Trichoptera. Junk, The Hague.

TOWNSEND C.R., HILDREW A.G., 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* **31** : 265-275.

U

ULFSTRAND S., 1967. Microdistribution of benthic species (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera Simuliidae) in Lapland streams. *Oïkos* **18** : 293-310.

ULFSTRAND S., 1968. Benthic animal communities in Lapland streams. *Oïkos suppl.* **10** : 1-120.

ULFSTRAND S., 1975. Diversity and some other parameters of Ephemeroptera and Plecoptera communities in subarctic running waters. *Arch. Hydrobiol.* **76** : 499-520.

USSEGLIO-POLATERA P., 1991. Représentation graphique synthétique de la signification écologique d'un peuplement. Application aux macroinvertébrés du Rhône à Lyon. *Bull. Ecol.* **22** : 195-202.

V

VAILLANT F., 1955. Recherches sur la faune madicole de France, de Corse et d'Afrique du Nord. Thèse, Université de Paris, 252 pp.

VAILLANT F., 1978. Diptères Psychodidae. *In* ILLIES J., 1978. *Limnofauna europaea.* Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, 532 pp.

VANNOTE R.L., MINSHALL R.W., CUMMINS K.W., SEDELL J.R., CUSHING C.E., 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. aquat Sci.* **37** : 130-137.

VERNEAUX J., 1973. Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie. Thèse, Faculté des Sciences de Besançon, 260 pp.

VERNEAUX J, 1977. Biotypologie de l'écosystème eau courante. Détermination approchée de l'appartenance typologique d'un groupement ichtyologique. *C.R. Acad. Sc. Paris* **284,** Série D, 675.

VERNEAUX J., FAESSEL B., 1976. Larves du genre *Hydropsyche* (Trichoptères Hydropsychidae) : taxonomie, données biologiques et écologiques. *Annls Limnol.* **12** (1): 7-16.

VIERA da SILVA J., 1979. Introduction à la théorie écologique. Masson Eds, Paris, 112 pp.

W

WALDE S.J., DAVIES R.W., 1984. The effect of intra-specific interference on *Kogotus nomus* (Plecoptera) foraging behaviour. *Can. J. Zool.* **62** : 2221-2226.

WALLACE J.B., GURTZ M.E., 1986. Response of *Baetis* mayflies (Ephemeroptera) to catchment logging. *The American Midland Naturalist* **115** : 25-41.

WARD J.A., 1975. Bottom fauna-substrate relationships in a northern Colorado trout stream: 1945 and 1974. *Ecology* **56** : 1429-1434.

WARD J.V., 1992. Aquatic insect ecology. 1. Biology and habitat. Wiley & Sons Eds, New-York, 438pp.

WARD J.V., STANFORD J.A., 1983. 17. The intermediate-disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. *In* Dynamics of lotic ecosystems. FONTAINE T.D. & BARTELL S.M., Ann Arbor Science, Michigan, pp. 347-355.

WASSON J.G., DUMONT B., TROCHERIE F., 1981. *Protocole de description des habitats aquatiques et de prélèvements des invertébrés*

benthiques dans les cours d'eau. CEMAGREF de Lyon, Division Qualité des Eaux, Pêche et Pisciculture, 18 pp.

WASSON J.G., SOUCHON Y., 1990. Typologie et modélisation des écosystèmes d'eau courante. (Programme de recherche triennal 90-92). CEMAGREF, Laboratoire d'hydroécologie quantitative, 11 pp.

WASSON J.-G., BONNARD R., MARIDET L., 1994. Réponses globales des invertébrés benthiques aux conditions morphodynamiques: vers une intégration des zones de production de nourriture dans les modèles habitat/poissons. Communication orale. Symp. int. *Relations entre le poisson et son habitat : théories, méthodes et applications.* Villeurbanne (France), 6-8 décembre 1994.

WEBSTER J.R., 1983. The role of benthic macroinvertebrates in detritus dynamics of streams: a computer simulation. *Ecol. Monogr.* **53** : 383-404.

WEBSTER J.R., GURTZ M.E., HAINS J.J., MEYER J.L., SWANK W.T., WAIDE J.B., WALLACE J.B., 1983. Stability of stream ecosystems. *In* Stream ecology: application and testing of general ecology theory. BARNES J.R. & MINSHALL G.W., Plenum Press, New York, pp. 355-395.

WHITEHOUSE J.W., LEWIS B.G., 1966. The separation of benthos from stream samples by flotation with carbon tetrachloride. *Limnol. Oceanogr.* **11** : 124-126.

WHITESIDE M.C., LINDEGAARD C., 1982. Summer distribution of zoobenthos in Grane Langso, Denmark. *Freshwat. Invertebr. Biol.* **1** : 2-16.

WIEGLEB G., 1984. A study of habitat conditions of the macrophytic vegetation in selected river systems in Western Lower Saxony (Fed. Repub. Ger.). *Aquat. Bot.* **18** : 313-352.

WILEY M.J., KOHLER S.L., 1980. Positioning changes of mayfly nymphs due to behavioral regulation of oxygen consumption. *Can. J. Zool.* **58** : 618-622.

WILLIAMS N.E., HYNES H.B.N., 1973. Microdistribution and feeding of net-spinning caddisflies (Trichoptera) of a Canadian stream. *Oïkos* **24** : 73-84.

WILLIAMS D.D., 1984. The hyporheic zone as a habitat for aquatic insects and associated arthropods. *In* RESH V.H. & ROSENBERG D.M., The ecology of aquatic insects. Praeger, New-York, 430-455.

WILLIAMS D.D., MOORE K.A., 1982. The effect of environmental factors on the activity of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda). *Hydrobiologia* **96** : 137-147.

WILLIAMS D.D., MOORE K.A., 1985. The role of epilithon in substrate selection by stream invertebrates. *Arch. Hydrobiol.* **105** : 105-115.

WINTERBOURN M.J., 1990. Interactions among nutrients, algae and invertebrates in a New Zealand mountain stream. *Freshwater Biology* **23** : 463-474.

WRIGHT J.F., HILEY P.D., CAMERON A.C., WIGHAM M.E., BERRIE A.D., 1983. A quantitative study of the macroinvertebrate faune of five biotopes in the River Lambourn, Berkshire, England. *Arch. Hydrobiol.* **96** (3): 271-292.

WRONA F.J., CALOW P., FORD I., MALTBY L., BAIRD D.J., 1986. Estimating the abundance of stone-dwellling organisms: a new method. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **43** : 2025-2035.

Y

YACINE-KASSAB M., 1979. Etude écologique des Mollusques Gastéropodes d'eau douce de quelques milieux aquatiques peu profonds de la vallée du Rhône en amont de Lyon. Thèse, Université de Grenoble, 247 pp.

YAPP W.B., 1979. Specific diversity in woodland birds. *Field stud.* **5** : 45-58.

Liste des annexes

Annexe I :
Dates d'échantillonnage de la faune benthique

Annexe II :
Exemple de fiche descriptive d'une station

Annexe III :
Classification des substrats de Wasson et al. (1981) modifiée

Annexe IV :
Données de base ayant servi à l'analyse de co-inertie présentée au chapitre V.2 (relations faune-milieu à l'échelle d'observation du microhabitat)
Nuages de points des indices biocénotiques moyens par type de substrat en fonction de leurs positions respectives sur les axes de richesse, d'abondance et de diversité du plan F1-F2 de la co-inertie.

Annexe V :
Résultats de l'AFC inter-substrats servant à évaluer l'influence de la faune qui se trouve dans l'environnement d'un point de prélèvement sur la structure du peuplement en place

Annexe VI :
Données relatives à l'analyse faune-milieu du chapitre VII (échelle d'observation de la station). Nuages de points correspondant aux coefficients de corrélation présentés au paragraphe VII.1.3.

ANNEXE I

Dates d'échantillonnage de la faune benthique

		1993 Printemps	1993 Automne	1994 Printemps	1994 Automne
Alsace	Bruche 1	*18 juin*			
	Bruche 2	*16 juin*			
	Bruche 3	*17 juin*			
	Netzenbach	*18 juin*			
Mortagne	Mortagne 1	*9 juin*	*2 novembre*	*1 juin*	*29 septembre*
	Mortagne 2	*14 juin*	*2 novembre*	*1 juin*	*29 septembre*
	Mortagne 3	*15 juin*	*3 novembre*	*2 juin*	*29 septembre*
	Mortagne 4	*25 juin*	*3 novembre*	*2 juin*	*30 septembre*
Haute-Meuse	Meuse à Bazoilles	*8 juin*	*26 novembre*	*30 mai*	*20 octobre*
	Meuse à Brixey	*23 juin*	*10 novembre*	*31 mai*	*20 octobre*
	Frézelle	*3 juin*	*4 octobre*	*18 juin*	*20 octobre*
	Mouzon	*7 juin*	*1 octobre*	*30 mai*	*14 octobre*

ANNEXE II
Exemple de fiche descriptive d'une station

Station **MORTAGNE 4** **Date : 25/06/1993**

DESCRIPTION GENERALE :

		F. lotique	Pas de F. lentique
Morphométrie	Largeur moy. (m)	6	
	Hauteur d'eau moy. (cm)	30	
	Vitesse évaluée (cm/s)	50-60	
	% de recouvrement en Vx	10	
	Substrat dominant	Galets	
	Substrat accessoire	Sable	
Transparence		Claire	
Coloration		Incolore	

		Rive droite	Rive gauche
BERGES :	Nature	Terre (sol)	Terre (sol)
		Racines	Racines
	Pente (en degrés)	Très inclinées : 30-70°	Très inclinées : 30-70 °
	Hauteur (m)	0,5	0,7
	Stabilité	Stable	Stable
	Dégradation ?	Erosion	Erosion
Végétation	Présente	oui	oui
	Naturelle	oui	oui
	Arborescente	oui	
	Arbustive		oui
	Herbacée	oui	oui
	Répartition	Variable	Variable
	Densité d'ombrage	30%	30%
	Type	Arbres isolés	Forêt
	Inclinaison des arbres	Peu penchés	Peu penchés
	Direction	vers le cours	vers le cours
	Hauteur des arbres (m)	20-25	20-25
	Entretien ? : pas récent !	Abattage	Abattage

		09/06/93	03/11/93
CHIMIE	Conductivité (µs/cm)	65	93
	pH	7,2	7,3
	T (°C)	18,7	9,2
	Oxygène dissous (mg/l)	8	11,2
	Heure du prélèvement	16 h 45	14 h

ANNEXE III

Classification des substrats de Wasson *et al.* (1981) modifiée

Cette classification a été utilisée pour la description des endroits prélevés et, dans la mesure du possible, pour l'établissement des cartes.

S'il s'agit d'un végétal, celui-ci est identifié au plus précis. Si le végétal a été échantillonné, le prélèvement est pesé (poids frais, 48 h à 60 °C puis poids sec) après le tri des invertébrés. D'autres informations sont également relevées : partie racinaire prélevée, état de la plante, colmatage (voir ci-après).

Si c'est un autre support, celui-ci est décrit avec 4 types de codes :

[ ]	[ ]		[ ]	[ ]	[ ]
Code du support (voir ci-après)	Colmatage et/ou débris végétaux	+ si c'est un substrat minéral :	Couverture biologique éventuelle	Instabilité	Remarques

1°) Codification des supports :

Précision	*Code*	*Nom*	*Caractéristiques*
	S1	Vase	Argiles et limons dominants, avec une fraction organique importante.
S1	S2	Vase épaisse	Epaisseur de la couche > 20 cm ; vase collante, compacte stable.
S1	S3	Vase peu épaisse	Epaisseur de la couche de 5 à 20 cm ; vase plus fluide, plus limoneuse, beaucoup moins stable en général.
	S4	Sable	Sable à peu près pur - fraction limoneuse et organique négligeable.
	S6	Sable mélangé	Sable dominant contenant une fraction non négligeable de cailloux, graviers, limons, débris végétaux. (A préciser)
	S5	Graviers-sable	Mélange de graviers et de sable faiblement limoneux
	S7	Limon	Fraction limoneuse dominante, granulométrie plus fine que du sable.
	S8	Autres sédiments	A préciser
	G1	Cailloux Graviers-sable	Petits cailloux (ou galets) non dominants, inclus dans une matrice gravelo-limoneuse compacte.
	G2	Galets Sable-limon	Galets (petits et/ou gros)dominants, inclus dans une matrice sablo-limoneuse compacte.
	G3	Galets-graviers	Galets (petits et gros) dominants avec graviers et un peu de sable-limon.
	G6	Petits galets-graviers	Petits galets dominants (pas de gros galets) avec graviers, un peu de sable-limon.
	G4	Galets	Gros galets dominants avec petits galets.
	G5	Pierres-cailloux	Pierres souvent assez plates plus ou moins imbriquées avec cailloux, un peu de gravier et de sable.
	G7	Autres pierres-cailloux-galets	A préciser

Code	*Nom*	*Caractéristiques*
B1	Blocs-galets	Blocs non dominants, plus ou moins émoussés sur un fond de galets-graviers avec parfois du sable accumulé derrière les plus gros blocs. Substrat ouvert.
B2	Blocs-pierres	Blocs dominants ou non, anguleux, sur un substrat de pierres, cailloux, avec parfois du sable accumulé derrière les plus gros blocs. Substrat ouvert.
B3	Gros blocs	A considérer comme un substrat à part. Les prélèvements éventuels sont effectués en surface.
B4	Autres blocs	Substrat à base de blocs, non décrit. A préciser en clair.
P1	Dalles nues	Affleurement de la roche mère. Surfaces lisses et dures plus ou moins parallèles à la pente du lit. Substrat stable, fermé.
P2	Dalles et blocs	Blocs, gros galets et /ou pierres, non dominants, dispersés sur une dalle.
P3	Ciment calcaire	Calcaire déposé formant ciment sur un substrat sous-jacent (pierres, galets) ; substrat dur, rugueux, stable et fermé.
P4	Tuff	Dépôt de tuff caverneux, en barres ou en plaques ; substrat stable et ouvert.
P5	Marne ou argile ou terre	Marne, argile ou terre compacte mais plus ou moins érodable ; substrat stable et fermé.
P6	Litières	Litières et débris végétaux grossiers formant une couche assez épaisse (> 1 cm) et continue. Substrat ouvert. Noter la nature des débris végétaux et leur état de dégradation.
P7	Bois	Troncs d'arbres, planches, éléments en bois immergés de grande taille.
P8	Racines	Racines mises à nue par l'action érosive du courant (souvent en berge). Préciser l'essence végétale.
P9	Autre substrat particulier	A décrire.
A1	Enrochements	Gros blocs, non cimentés.
A2	Digues	Pierres et blocs cimentés.
A3	Béton	Surface lisse
A4	Palplanches	Surface métalliques
A5	Objets hétéroclites	Pneus, carcasse de voitures etc...
A6	Déchets industriels	Scories, gravats, crasse, goudron, etc...
A7	Autres éléments artificiels	A préciser en clair

2°) Colmatage ou débris végétaux :

Code	
Or	colmatage par des débris organiques fins
L	colmatage par du limon
N	pas de colmatage ni de débris végétaux
Z	absence d'informations (à expliquer)

		sur des substrats à base de blocs, pierres, galets	*sur des substrats sans relief marqué (vase, sable, graviers, dalles)*
E	Débris végétaux épars →	accumulation de débris végétaux peu abondants, sous quelques rares galets ou pierres (moins de 1 sur 10 par exemple)	quelques débris ou litère peu épaisse occupant moins du dixième de la surface du substrat.
P	Débris végétaux peu abondants →	accumulations peu abondantes de débris, sous d'assez nombreux galets ou pierres (de 1 sur 10 à 1 sur 2 grossomodo)	litière peu épaisse occupant entre le dizième et la moitié de la surface du substrat
A	Débris végétaux abondants →	accumulations pouvant être importantes sous la plupart des galets ou pierres	litière pouvant être épaisse, occupant au moins la moitié de la surface du substrat

X	Autre type de colmatage ou d'accumulation, à préciser.

3°) Codification de la couverture biologique :

Périlithon : évalué selon une échelle visuelle de 1 (quasiment rien) à 5 (très abondant). Méthode déjà utilisée par Jowett & Richardson (1991).

Algues filamenteuses (*Code* VA) : Evaluation du pourcentage de recouvrement. Identification au plus loin et pesées si c'est un prélèvement.

Bryophytes (*Code* VM) : Evaluation du pourcentage de recouvrement. Identification au plus loin et pesées si c'est un prélèvement.

Autre : A préciser avec le maximum d'informations.

4°) Instabilité :

Code	
0	si le substrat ne présente pas de signes d'instabilité
1	si le substrat présente des signes d'instabilité
2	si le substrat apparaît comme nettement instable

5°) Remarques :

Susbstrat ouvert ou fermé (définition dans Wasson *et al.* (1981)
Autres remarques (natures géologique des substrats minéraux par exemple)

ANNEXE IV

(1) Données de base ayant servi à l'analyse de Co-inertie présentée au chapitre V.2. Les variables environnementales ont été codées en codage flou. Toutes sont complètement disjonctives à l'exception de la "nature du substrat" et de la "nature des substrats voisins".

(2) Représentation en nuages de points des indices moyens pondérés par type de substrat, en fonction de leurs positions sur les axes de richesse, d'abondance et de diversité du plan F1-F2 de la co-inertie.

Tableau des données faunistiques

	S	Q	H'	I	Margalef	Men b	Eq Hurl.
1	18	5114	0,817	0,796	1,38	0,252	0,187
2	22	1948	2,007	0,401	1,922	0,498	0,433
3	11	1522	0,794	0,708	0,946	0,282	0,212
4	19	2971	2,56	0,24	1,56	0,349	0,595
5	14	815	2,128	0,315	1,344	0,49	0,537
6	20	954	1,837	0,47	1,92	0,648	0,393
7	20	1080	3,069	0,167	1,886	0,609	0,696
8	18	6159	0,553	0,861	1,35	0,229	0,124
9	12	259	1,479	0,582	1,372	0,746	0,339
10	10	421	0,689	0,81	1,032	0,487	0,152
11	19	1033	2,316	0,322	1,798	0,591	0,523
12	5	19	1,825	0,304	0,942	1,147	0,571
13	21	635	2,34	0,304	2,148	0,833	0,494
14	18	2504	2,058	0,287	1,506	0,36	0,483
15	19	793	2,316	0,297	1,869	0,675	0,517
16	24	554	3,164	0,162	2,524	1,02	0,657
17	10	149	1,129	0,695	1,247	0,819	0,217
18	23	1488	1,67	0,53	2,087	0,596	0,343
19	19	498	2,358	0,338	2,009	0,851	0,512
20	16	557	0,97	0,75	1,644	0,878	0,185
21	16	871	1,939	0,371	1,536	0,542	0,459
22	13	729	1,373	0,453	1,262	0,481	0,339
23	11	141	2,36	0,248	1,401	0,926	0,615
24	22	541	3,118	0,167	2,313	0,946	0,669
25	12	533	2,151	0,293	1,214	0,52	0,574
26	21	390	2,826	0,217	2,324	1,063	0,596
27	16	593	1,635	0,489	1,628	0,657	0,366
28	18	572	2,963	0,177	1,856	0,753	0,687
29	17	819	1,313	0,632	1,653	0,594	0,283
30	18	699	1,657	0,491	1,799	0,681	0,357
31	13	1040	1,785	0,443	1,197	0,403	0,463
32	11	315	1,423	0,569	1,205	0,62	0,354
33	13	350	2,359	0,308	1,42	0,695	0,601
34	17	778	1,821	0,489	1,666	0,609	0,413
35	11	298	2,334	0,246	1,217	0,637	0,641
36	11	236	2,916	0,15	1,269	0,716	0,823
37	15	1343	1,448	0,507	1,347	0,409	0,350
38	22	420	3,04	0,164	2,41	1,073	0,641
39	16	6975	0,511	0,867	1,175	0,192	0,121
40	19	354	2,298	0,385	2,126	1,01	0,479
41	25	697	2,626	0,241	2,541	0,947	0,527
42	11	331	1,189	0,593	1,195	0,605	0,282
43	28	349	3,745	0,113	3,196	1,499	0,738
44	20	1489	1,541	0,536	1,803	0,518	0,333
45	16	379	2,59	0,243	1,751	0,822	0,609
46	25	1091	2,115	0,417	2,378	0,757	0,424
47	12	700	1,615	0,402	1,164	0,454	0,423
48	10	57	2,728	0,165	1,543	1,325	0,729
49	15	3717	1,366	0,444	1,18	0,246	0,341
50	16	1091	1,116	0,641	1,486	0,484	0,249
51	8	101	2,267	0,251	1,051	0,796	0,700
52	15	866	1,524	0,577	1,435	0,51	0,360
53	11	7140	0,861	0,676	0,781	0,13	0,245
54	10	1859	1,142	0,544	0,829	0,232	0,332
55	16	430	2,366	0,26	1,715	0,772	0,552
56	7	1877	0,8	0,677	0,552	0,162	0,275
57	11	1373	1,35	0,508	0,959	0,297	0,375
58	28	523	2,997	0,201	2,99	1,224	0,576
59	10	152	1,376	0,601	1,242	0,811	0,307
60	15	258	2,762	0,219	1,748	0,934	0,663
61	16	257	3,164	0,139	1,874	0,998	0,758
62	18	463	2,715	0,257	1,92	0,837	0,616
63	9	49	2,559	0,203	1,425	1,286	0,700
64	23	535	3,312	0,131	2,427	0,994	0,704
65	18	456	2,925	0,182	1,925	0,843	0,671
66	12	174	1,603	0,538	1,478	0,91	0,345
67	24	733	2,399	0,374	2,417	0,886	0,485
68	20	797	2,487	0,268	1,971	0,708	0,548
69	8	748	0,575	0,824	0,733	0,293	0,163
70	14	466	1,87	0,433	1,467	0,649	0,450
71	12	448	1,494	0,431	1,249	0,567	0,373
72	14	143	2,414	0,299	1,816	1,171	0,540
73	10	125	2,118	0,286	1,292	0,894	0,557
74	14	297	2,678	0,224	1,583	0,812	0,667
75	3	67	0,752	0,697	0,33	0,367	0,388
76	9	236	2,381	0,246	1,015	0,586	0,724
77	8	817	1,014	0,59	0,724	0,28	0,316
78	4	71	1,181	0,468	0,488	0,475	0,513
79	11	113	1,872	0,367	1,466	1,035	0,419
80	6	337	0,937	0,638	0,595	0,327	0,324
81	9	358	2,079	0,336	0,943	0,476	0,630
82	14	232	2,32	0,298	1,654	0,919	0,548
83	8	55	2,266	0,243	1,211	1,079	0,649
84	24	316	3,084	0,162	2,77	1,35	0,613
85	19	1814	2,965	0,159	1,663	0,446	0,689
86	19	612	3,232	0,138	1,944	0,768	0,742
87	16	110	2,901	0,223	2,212	1,526	0,620
88	24	552	3,31	0,154	2,525	1,022	0,693
89	15	359	3,284	0,125	1,649	0,792	0,823
90	4	36	1,493	0,406	0,58	0,667	0,651

Tableau des données faunistiques

	S	G	H'	J	Margalef	Men b	Eq Hurl.
91	17	579	1,794	0,428	1,743	0,706	0,396
92	14	920	1,354	0,455	1,32	0,462	0,328
93	24	249	3,686	0,106	2,889	1,521	0,759
94	17	655	2,156	0,4	1,71	0,664	0,495
95	14	325	2,565	0,245	1,558	0,777	0,636
96	11	192	2,014	0,345	1,318	0,794	0,517
97	17	640	1,903	0,453	1,716	0,672	0,428
98	20	681	2,923	0,177	2,019	0,766	0,652
99	17	182	2,718	0,218	2,131	1,26	0,586
100	20	1965	1,919	0,36	1,737	0,451	0,428
101	18	1051	2,927	0,165	1,694	0,555	0,688
102	22	1199	2,692	0,231	2,053	0,635	0,585
103	18	370	2,775	0,193	1,993	0,936	0,624
104	5	146	0,916	0,697	0,556	0,414	0,326
105	7	211	1,13	0,611	0,777	0,482	0,342
106	13	589	1,174	0,651	1,304	0,536	0,275
107	12	708	1,301	0,58	1,162	0,451	0,331
108	19	884	2,155	0,365	1,839	0,639	0,479
109	14	101	3,184	0,144	1,952	1,393	0,776
110	17	94	3,118	0,169	2,441	1,753	0,647
111	23	669	3,107	0,141	2,344	0,889	0,660
112	21	119	3,43	0,134	2,901	1,925	0,681
113	16	167	3,458	0,108	2,032	1,238	0,831
114	9	683	0,593	0,828	0,85	0,344	0,153
115	15	461	2,587	0,268	1,582	0,699	0,633
116	11	112	2,487	0,217	1,469	1,039	0,644
117	9	1536	0,113	0,979	0,756	0,23	0,016
118	15	1793	1,123	0,63	1,295	0,354	0,270
119	12	409	1,375	0,619	1,268	0,593	0,333
120	13	666	2,146	0,302	1,279	0,504	0,557
121	9	119	1,864	0,362	1,16	0,825	0,500
122	9	803	1,065	0,632	0,829	0,318	0,312
123	16	688	1,545	0,504	1,591	0,61	0,348
124	18	1683	1,562	0,508	1,586	0,439	0,356
125	26	317	3,334	0,157	3,009	1,46	0,653
126	28	1103	2,261	0,407	2,671	0,843	0,437
127	17	159	2,963	0,2	2,188	1,348	0,650
128	33	1975	2,771	0,22	2,923	0,743	0,531
129	24	289	2,365	0,322	2,813	1,412	0,419
130	18	83	3,298	0,135	2,667	1,976	0,665
131	16	242	2,994	0,166	1,894	1,029	0,706
132	26	540	3,235	0,164	2,754	1,119	0,652
133	21	210	3	0,19	2,593	1,449	0,605
134	26	1116	1,463	0,626	2,469	0,778	0,271
135	10	35	2,529	0,227	1,755	1,69	0,529
136	17	96	3,323	0,132	2,43	1,735	0,724
137	21	487	2,472	0,266	2,24	0,952	0,516
138	22	689	2,834	0,213	2,227	0,838	0,606
139	15	72	2,963	0,159	2,269	1,768	0,616
140	9	16	3	0,083	2	2,25	0,746

	S	G	H'	J	Margalef	Men b	Eq Hurl.
141	4	18	1,098	0,601	0,719	0,943	0,169
142	11	76	2,792	0,181	1,601	1,262	0,729
143	9	74	2,472	0,214	1,288	1,046	0,703
144	13	71	2,795	0,199	1,951	1,543	0,629
145	15	393	2,823	0,18	1,624	0,757	0,695
146	15	135	3,227	0,13	1,978	1,291	0,776
147	23	337	3,637	0,107	2,62	1,253	0,772
148	22	155	3,621	0,107	2,886	1,767	0,745
149	23	686	2,995	0,2	2,335	0,878	0,634
150	30	1343	3,495	0,135	2,791	0,819	0,696
151	13	89	2,855	0,189	1,853	1,378	0,681
152	18	442	2,84	0,175	1,934	0,856	0,648
153	4	219	1,32	0,475	0,386	0,27	0,637
154	19	139	2,577	0,309	2,528	1,612	0,470
155	8	165	1,126	0,625	0,95	0,623	0,287
156	10	551	1,291	0,548	0,988	0,426	0,355
157	11	176	2,06	0,374	1,341	0,829	0,527
158	24	329	2,92	0,203	2,751	1,323	0,573
159	14	244	1,938	0,454	1,639	0,896	0,435
160	10	109	1,84	0,41	1,33	0,958	0,441
161	7	89	1,2	0,628	0,927	0,742	0,294
162	9	216	1,544	0,466	1,032	0,612	0,426
163	4	12	1,418	0,439	0,837	1,155	0,266
164	19	222	2,739	0,25	2,309	1,275	0,569
165	29	2086	3,257	0,148	2,539	0,635	0,659
166	26	693	3,035	0,2	2,649	0,988	0,614
167	16	58	3,479	0,103	2,561	2,101	0,759
168	25	771	2,522	0,331	2,502	0,9	0,507
169	18	257	2,367	0,301	2,124	1,123	0,492
170	17	174	2,888	0,175	2,15	1,289	0,634
171	12	96	2,415	0,261	1,67	1,225	0,563
172	12	41	2,702	0,198	2,053	1,874	0,514
173	20	582	2,64	0,25	2,069	0,829	0,577
174	18	177	2,979	0,175	2,277	1,353	0,641
175	2	5	0,971	0,4	0,431	0,894	0,896
176	21	619	1,325	0,643	2,157	0,844	0,242
177	11	227	0,976	0,716	1,278	0,73	0,186
178	15	323	1,756	0,504	1,68	0,835	0,383
179	17	551	2,698	0,197	1,757	0,724	0,633
180	18	260	2,222	0,414	2,119	1,116	0,452
181	28	649	3,015	0,219	2,89	1,099	0,589
182	19	164	3,167	0,148	2,446	1,484	0,672
183	16	855	2,221	0,285	1,54	0,547	0,532
184	20	814	3,097	0,157	1,965	0,701	0,699
185	23	166	3,12	0,197	2,983	1,785	0,583
186	16	310	2,768	0,207	1,812	0,909	0,651
187	25	3560	2,522	0,31	2,034	0,419	0,534
188	20	330	2,569	0,24	2,271	1,101	0,534
189	16	210	2,331	0,315	1,944	1,104	0,502

Tableau des données environnementales

	Vitesse au fond					Hauteur				Substrat															Substrats voisins															Froude					Diversité en patches					Richesse Substrats		
	V1	V2	V3	V4	V5	H1	H2	H3	H4	Vase	Limon	Sable	Graviers	Cailloux	Galets	Pierres	Blocs	Dalle	Terre	Débris org.	Algues	Hélophytes	Hydrophytes	Bryophytes	Racines	Vase	Limon	Sable	Graviers	Cailloux	Galets	Pierres	Blocs	Dalle	Terre	Débris org.	Algues	Hélophytes	Hydrophytes	Bryophytes	Racines	Fr1	Fr2	Fr3	Fr4	Fr5	Hp1	Hp2	Hp3	Hp4	Hp5	Ss1	Ss2	Ss3
1	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	2	1	3	0	0	3	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3
2	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
3	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3
4	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	2	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0
5	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
6	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	1	1	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
7	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	3
8	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	1	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
9	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
10	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	1	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
11	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0
12	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
13	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	2	0	3	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	3
14	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
15	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
16	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
17	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
18	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0
19	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	1	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
20	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	3	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
21	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
22	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	3	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
23	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	2	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0
24	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	2	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
25	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	3	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	3	0	0
26	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	2	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0
27	0	3	0	0	0	3	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	2	2	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
28	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
29	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	3	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	3	2	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
30	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	3	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
31	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	2	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
32	3	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	2	3	3	0	0	2	0	1	1	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
33	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	3	3	0	0	3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
34	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	3	2	3	3	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
35	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	3	2	3	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0
36	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	3	3	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
37	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	3	3	0	0	0	0	3	1	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3
38	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	1	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
39	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
40	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
41	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
42	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3
43	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0
44	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	2	0	1	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	3	0	0	2	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	3	0	0
45	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
46	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
47	3	0	0	0	0	0	0	3	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
48	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3
49	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	2	3	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0

Tableau des données environnementales

	Vitesse au fond					Hauteur				Substrat																Substrats voisins															Froude					Diversité en patches					Richesse Substrats		
	V1	V2	V3	V4	V5	H1	H2	H3	H4	Vase	Limon	Sable	Graviers	Cailloux	Galets	Pierres	Blocs	Dalle	Terre	Débris org.	Algues	Hélophytes	Hydrophytes	Bryophytes	Racines	Vase	Limon	Sable	Graviers	Cailloux	Galets	Pierres	Blocs	Dalle	Terre	Débris org.	Algues	Hélophytes	Hydrophytes	Bryophytes	Racines	Fr1	Fr2	Fr3	Fr4	Fr5	Hp1	Hp2	Hp3	Hp4	Hp5	Ss1	Ss2	Ss3
50	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3
51	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
52	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0
53	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	3	0	3	0	0	0	0	0	2	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0
54	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	3	0	0	3	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3
55	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0
56	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
57	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	3	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3
58	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
59	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
60	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	1	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0
61	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
62	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3
63	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
64	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0
65	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	1	3	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
66	0	3	0	0	0	3	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
67	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	2	1	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
68	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	1	0	3	0	3	0	0	0	0	2	2	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
69	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0
70	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0
71	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
72	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	1	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0
73	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
74	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	1	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0
75	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0
76	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	1	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	3	0	0
77	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0
78	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0
79	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
80	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
81	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	3	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
82	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3
83	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0
84	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0
85	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	1	2	3	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3
86	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0
87	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	3	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
88	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
89	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	3	0	0
90	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0
91	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
92	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
93	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	1	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0	0
94	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	1	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	3	0	0
95	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	2	2	3	0	3	0	0	3	0	3	3	3	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
96	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	3	3	0	0	0	2	2	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
97	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	3	0	3	0	0	3	0	2	3	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
98	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	1	1	3	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	3	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0

Tableau des données environnementales

	Vitesse au fond					Hauteur				Substrat																Substrats voisins															Froude					Diversité en patches					Richesse Substrats		
	V1	V2	V3	V4	V5	H1	H2	H3	H4	Vase	Limon	Sable	Graviers	Cailloux	Galets	Pierres	Blocs	Dalle	Terre	Débris org.	Algues	Hélophytes	Hydrophytes	Bryophytes	Racines	Vase	Limon	Sable	Graviers	Cailloux	Galets	Pierres	Blocs	Dalle	Terre	Débris org.	Algues	Hélophytes	Hydrophytes	Bryophytes	Racines	Fr1	Fr2	Fr3	Fr4	Fr5	Hp1	Hp2	Hp3	Hp4	Hp5	Ss1	Ss2	Ss3
99	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	2	1	1	3	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	1	2	3	0	3	0	0	0	0	3	0	3	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
100	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	1	1	3	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0
101	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	2	2	3	0	0	0	0	0	0	3	3	3	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
102	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	2	3	0	0	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
103	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	2	3	0	3	3	0	3	0	3	3	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
104	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	3	2	3	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
105	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	2	3	0	3	0	0	0	0	2	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
106	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	3	3	3	0	0	3	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
107	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
108	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	3	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3
109	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	3	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3
110	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0
111	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	3	3	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
112	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	3	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
113	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	1	2	0	3	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	3	3	3	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0
114	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
115	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	3	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3
116	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
117	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
118	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	3	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
119	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
120	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0
121	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0
122	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	2	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
123	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
124	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3
125	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	3	0	0
126	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	3
127	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3
128	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
129	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	2	3	0	0	0	0	0	3	0	0	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
130	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
131	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0
132	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0
133	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0
134	3	0	0	0	0	0	0	3	0	2	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
135	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	3	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
136	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	1	3	3	0	1	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0
137	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	2	3	0	3	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0
138	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	3	0	2	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0
139	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	1	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
140	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
141	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	2	3	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3
142	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	0	3	3	0	0	0	2	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0
143	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0
144	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
145	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	3	0
146	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0
147	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0

Tableau des données environnementales

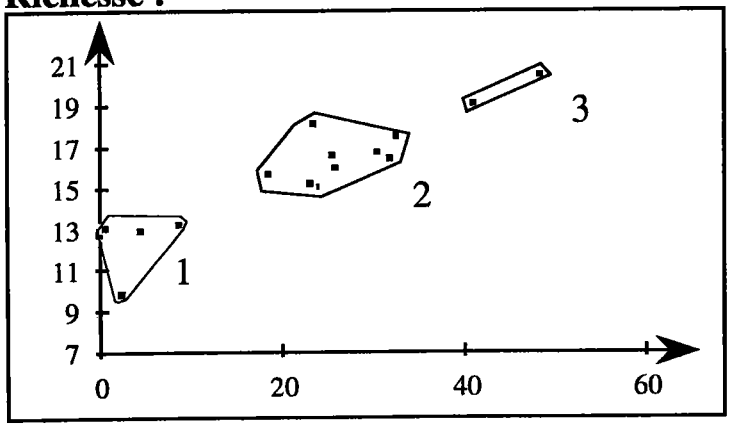
	Vitesse au fond					Hauteur				Substrat																Substrats voisins															Froude					Diversité en patches					Richesse Substrats		
	V1	V2	V3	V4	V5	H1	H2	H3	H4	Vase	Limon	Sable	Graviers	Cailloux	Galets	Pierres	Blocs	Dalle	Terre	Débris org.	Algues	Hélophytes	Hydrophytes	Bryophytes	Racines	Vase	Limon	Sable	Graviers	Cailloux	Galets	Pierres	Blocs	Dalle	Terre	Débris org.	Algues	Hélophytes	Hydrophytes	Bryophytes	Racines	Fr1	Fr2	Fr3	Fr4	Fr5	Hp1	Hp2	Hp3	Hp4	Hp5	Ss1	Ss2	Ss3
148	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0
149	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
150	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	1	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	3	0
151	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	1	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0
152	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	3	0
153	3	0	0	0	0	0	3	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
154	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0
155	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
156	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	3	0
157	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0
158	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	2	1	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
159	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	3	0	0
160	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	3	0	0
161	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
162	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	2	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
163	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
164	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	3	0	0
165	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	3	2	3	1	2	3	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	3	0
166	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	1	3	1	3	3	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3
167	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
168	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0
169	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	3	0	0
170	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0
171	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	0
172	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	3	0
173	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	3	0	0
174	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	0
175	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
176	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
177	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	3	0	0	0
178	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	3	0	0	0
179	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3
180	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	2	3	0	1	0	0	0	0	0	1	3	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
181	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	1	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
182	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
183	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
184	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
185	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	1	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
186	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0
187	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0
188	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0
189	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	1	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	3	0	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0

Tableau des indices de structure faunistique moyens par type de substrat. Les calculs ont été réalisés à partir des valeurs obtenus pour chaque relevé et en tenant compte du codage flou utilisé pour décrire la nature du substrat des microhabitats prélevés (moyennes pondérées). Les données de base sont dans les tableaux présentés ci-avant.

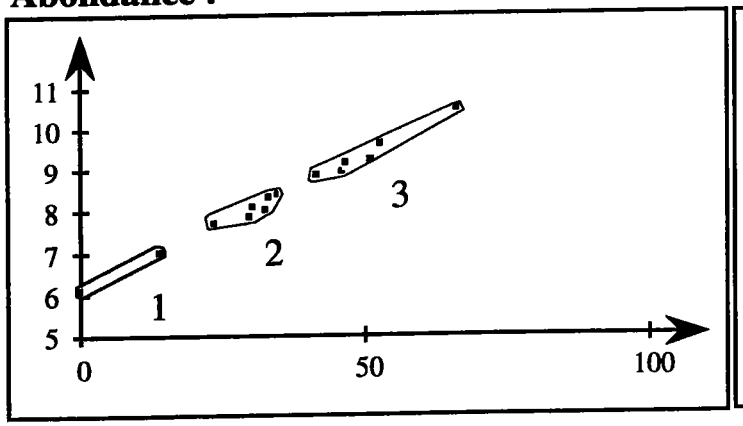
	Va	Li	Sa	Gr	Cx	Ga	Pi	Bl	Da	Te	Do	Al	He	Hy	Br	Ra
Richesse	12,67	12,89	13,23	15,94	17,48	16,70	15,05	16,50	9,70	13,08	18,08	15,59	15,25	16,58	19,03	20,43
Log2(Abondance)	9,229	7,8689	7,9827	8,3694	8,7985	8,0581	7,7111	8,3334	6,0803	7,0408	8,9633	9,10292	8,8301	9,65125	9,1324	10,4888
Equitabilité	0,37	0,45	0,50	0,53	0,54	0,57	0,58	0,58	0,59	0,38	0,44	0,45	0,51	0,47	0,57	0,54
Diversité	1,40	1,86	1,91	2,34	2,38	2,56	2,45	2,56	2,36	1,96	2,04	1,97	2,19	2,04	2,54	2,43

Les trois figures suivantes sont des représentations en nuages de points, par type de substrat, des moyennes pondérées d'un indice (tanleau ci-dessus) en fonction des coordonnées des substrats lorsqu'ils sont projetés orthogonalement sur l'axe correspondant à l'indice biocénotique (Figure 51 du chapitre V). Pour chacun des trois graphiques, les groupes de substrats sont les mêmes que ceux obtenus avec l'analyse de co-inertie.

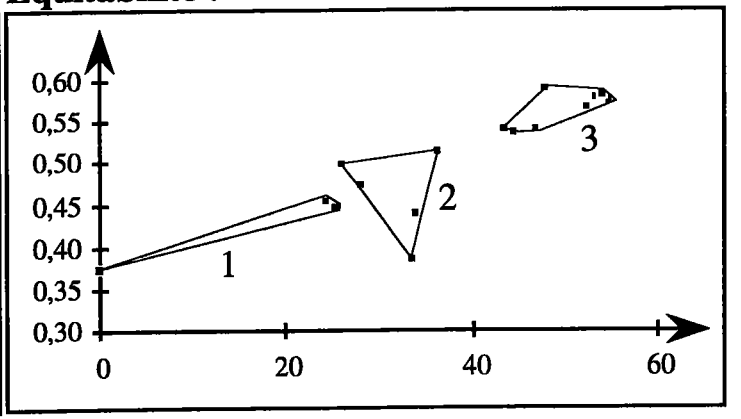
Richesse :



Abondance :

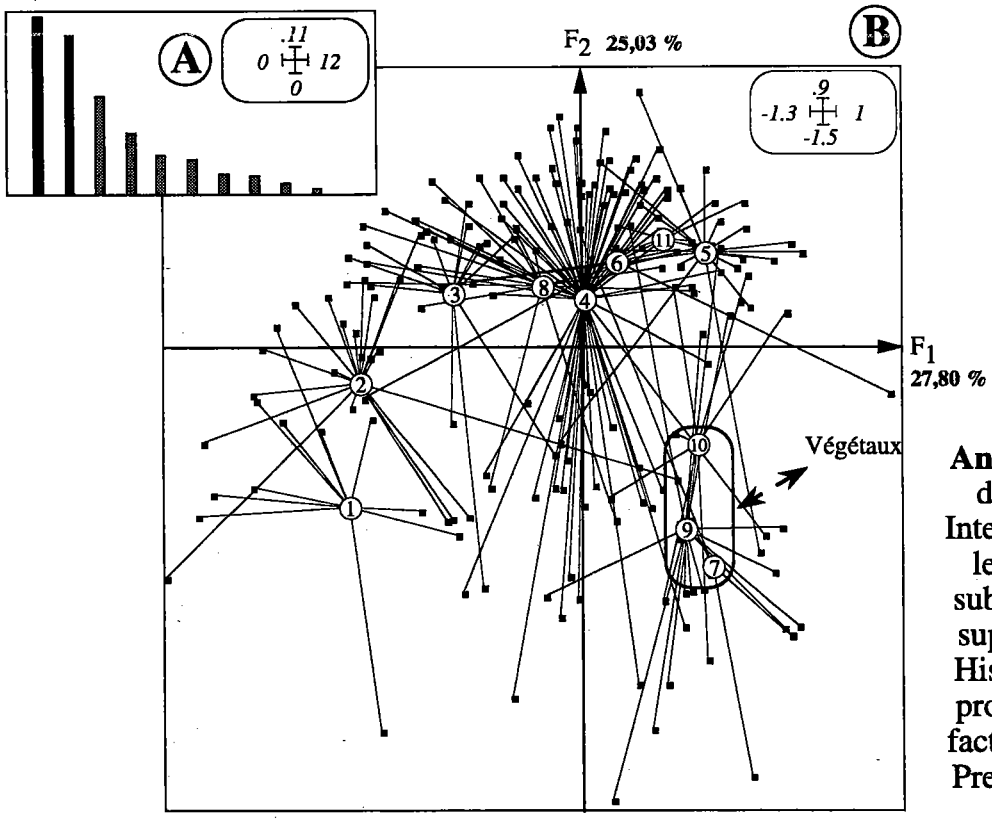


Equitabilité :



ANNEXE V

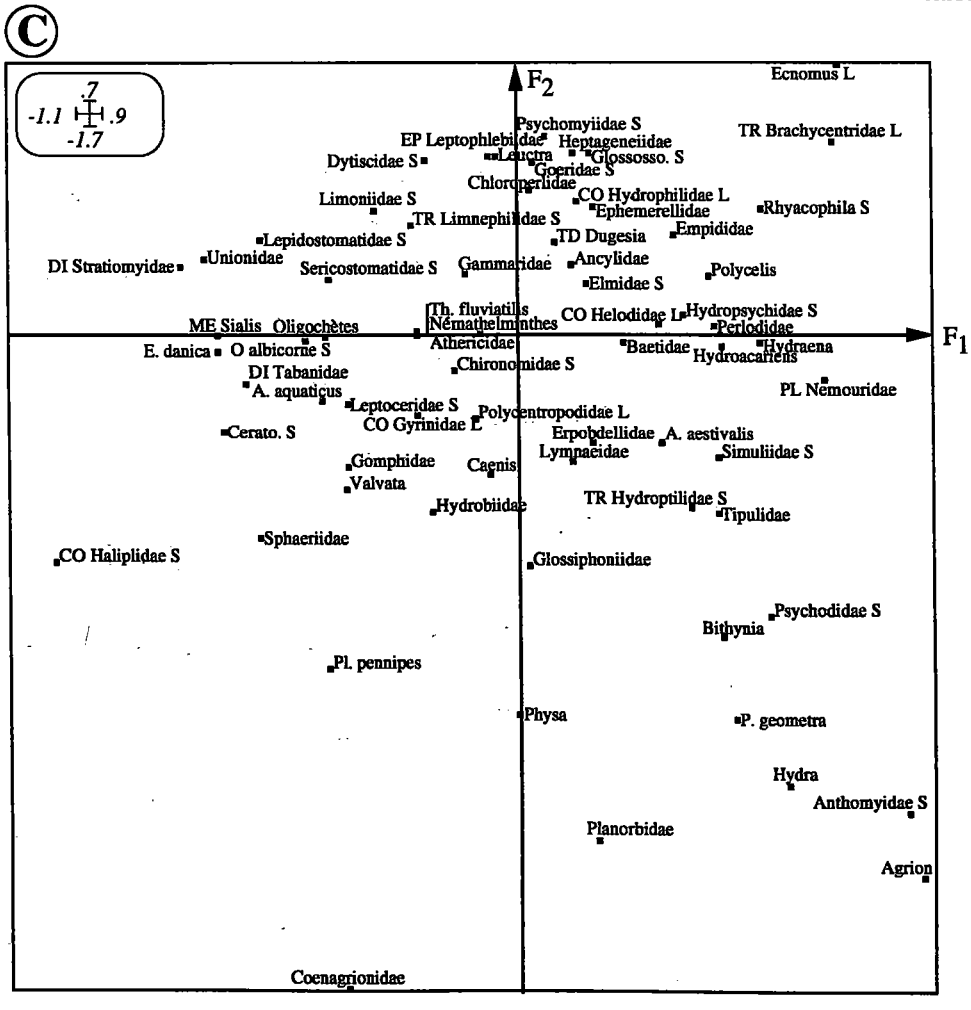
Résultats de l'AFC Inter-substrats servant à évaluer l'influence de la faune qui se trouve dans l'environnement d'un point de prélèvement sur la structure du peuplement en place



Codes des substrats

1 : Vase
2 : Sable-limon
3 : Graviers
4 : Cailloux-galets
5 : Blocs-pierres
6 : Dalle-roche mère
7 : Hélophytes
8 : Litière
9 : Hydrophytes
10 : Bryophytes
11 : Racines

Annexe V : Présentations des résultats de l'AFC Inter-Substrats réalisée sur le tableau (189 relevés subdivisés en 11 types de support x 69 taxons). A : Histogramme des valeurs propres. B : Premier plan factoriel des substrats. C : Premier plan factoriel des taxons.



ANNEXE VI

(1) Données relatives à l'analyse faune-milieu du chapitre VII.
(2) Nuages de points des variables correspondantes.

Hétérogénéité de la mosaïque des patches ou des substrats qui constituent le fond de la station

	Patches Richesse	*Patches* Diversité	*Patches* Equitabilité	*Patches* Dominance	*Patches* Surface médiane
Bruche 1	37	3,078	0,591	0,188	0,254
Bruche 2	23	3,377	0,747	0,132	1,261
Bruche 3	23	0,623	0,138	0,866	0,168
Frézelle	20	2,571	0,595	0,298	0,947
Meuse Brixey	23	1,537	0,34	0,589	0,457
Meuse Bazoilles	34	3,336	0,656	0,141	0,427
Mortagne 1	52	2,303	0,404	0,386	0,152
Mortagne 2	23	3,056	0,676	0,219	1,638
Mortagne 3	28	2,325	0,484	0,386	0,354
Mortagne 4	22	1,135	0,254	0,71	0,301
Mouzon	65	3,254	0,54	0,198	0,229
Netzenbach	43	3,17	0,584	0,202	0,237

	Substrats Richesse	*Substrats* Diversité	*Substrats* Equitabilité	*Substrats* Dominance	*Substrats* Surface médiane	*Substrats* Surf. végétalisée
Bruche 1	13	2,325	0,628	0,328	2,35	3,574
Bruche 2	10	2,543	0,765	0,225	5,095	4,797
Bruche 3	6	0,477	0,185	0,867	1,46	0,161
Frézelle	12	2,079	0,58	0,332	1,639	3,422
Meuse Brixey	11	1,409	0,407	0,59	1,3	15,801
Meuse Bazoilles	7	2,14	0,762	0,281	4,584	33,494
Mortagne 1	8	1,636	0,545	0,425	1,973	3,336
Mortagne 2	8	2,15	0,717	0,282	5,089	1,843
Mortagne 3	6	1,8	0,696	0,407	8,499	4,786
Mortagne 4	6	0,909	0,352	0,713	4,113	3,824
Mouzon	7	2,204	0,785	0,25	7,447	35,516
Netzenbach	11	1,734	0,501	0,505	2,872	5,997

ırs de la structure des peuplements stationnels

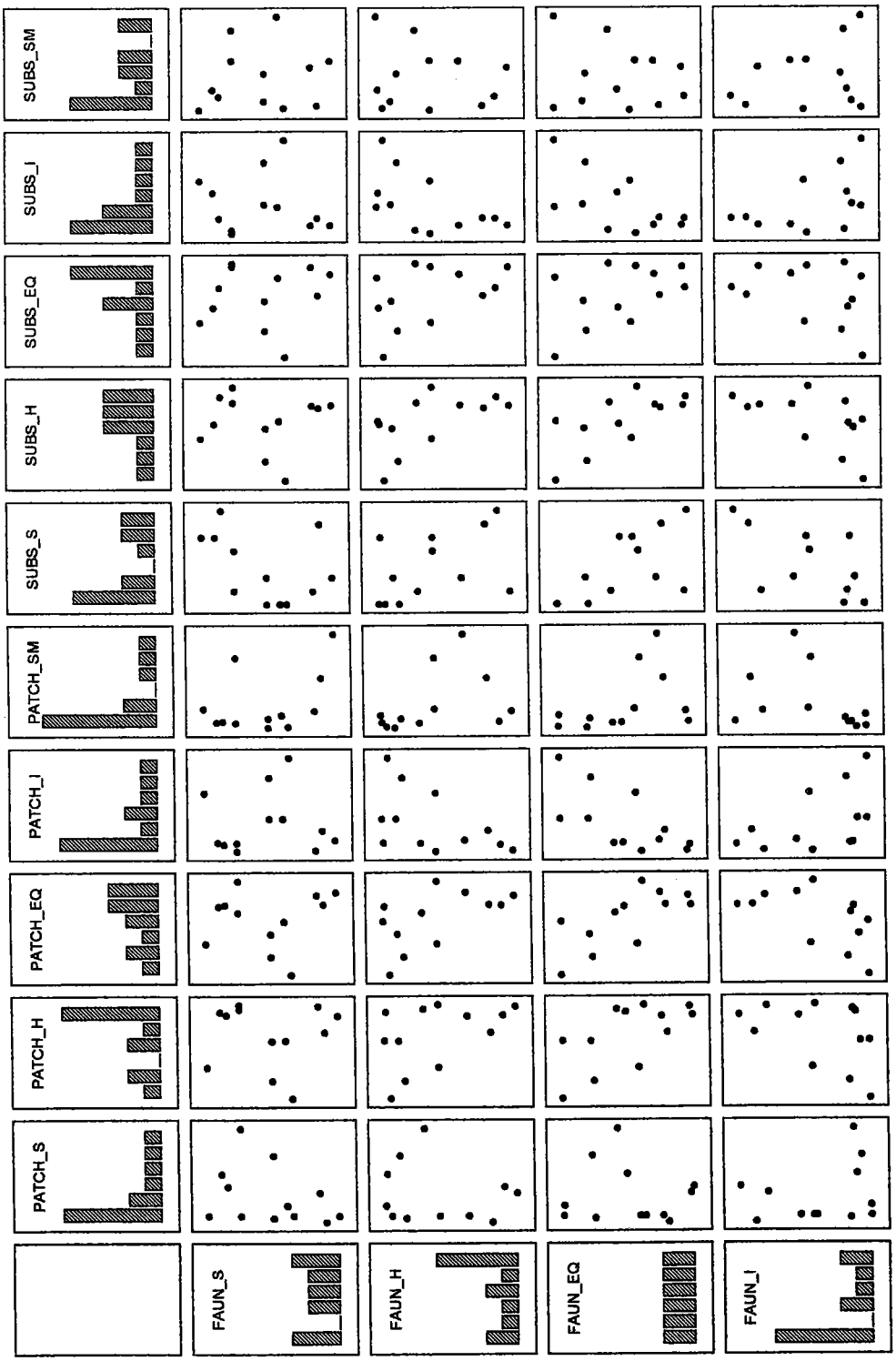
	Faune Richesse	*Faune* Diversité	*Faune* Equitabilité	*Faune* Dominance
Bruche 1	43	1,726	0,278	0,52
Bruche 2	41	2,697	0,411	0,286
Bruche 3	33	3,414	0,63	0,119
Frézelle	28	1,917	0,347	0,472
Meuse Brixey	46	2,692	0,425	0,295
Meuse Bazoilles	29	1,54	0,286	0,435
Mortagne 1	36	3,291	0,552	0,148
Mortagne 2	26	2,263	0,362	0,335
Mortagne 3	34	3,506	0,629	0,12
Mortagne 4	36	3,197	0,545	0,182
Mouzon	41	2,919	0,484	0,171
Netzenbach	44	3,49	0,459	0,162

Légende :

A partir des dénombrements de patches : PATCH_S = richesse ; PATCH_H = diversité de Shannon; PATCH_EQ = équitabilité de Hurlbert ; PATCH_I = dominance de Simpson ; PATCH_SM = surface médiane.

A partir des dénombrements de substrats : SUBS_S = richesse ; SUBS_H = diversité de Shannon; SUBS_EQ = équitabilité de Hurlbert ; SUBS_I = dominance de Simpson ; SUBS_SM = surface médiane.

A partir des dénombrements faunistiques : FAUN_S = richesse ; FAUN_H = diversité de Shannon; FAUN_EQ = équitabilité de Hurlbert ; FAUN_I = dominance de Simpson.



Résumé

En rivière, le microhabitat, qui peut être défini comme la combinaison d'un type de substrat pour une certane gamme de vitesse de courant, est une unité spatiale potentiellement perceptible par les macroinvertébrés benthiques. L'objet de ce travail est d'approfondir nos connaissances (1) sur l'organisation des peuplements d'invertébrés dans les différents microhabitats qui constituent le lit d'une rivière, et (2) sur les facteurs environnementaux qui régissent cette organisation.

Un échantillonnage séparé des microhabitats a été réalisé au printemps et à l'automne 1993 et 1994 sur 12 stations. Les informations environnementales recueillies sur les microhabitats ont été confrontées aux informations faunistiques, la structure des communautés étant décrite par un ensemble d'indices biocénotiques dont nous avons précisé les propriétés essentielles.

Des simulations ont permis de montrer que la nature des microhabitats prélevés pouvait influencer considérablement l'image restituée de la structure du peuplement stationnel, principalement du fait de la répartition en agrégats des invertébrés benthiques.

L'étude des relations faune-milieu montre que la nature du substrat, la vitesse du courant et, dans une moindre mesure, la hauteur d'eau sont des paramètres majeurs de l'organisation des peuplements à l'échelle du microhabitat. Selon les hypothèses développées, ces caractéristiques mésologiques traduiraient en fait trois critères écologiques fondamentaux de l'habitat : ses capacités d'accueil, ses potentialités trophiques et sa stabilité à la fois en terme de pérennité et de résistance du support aux contraintes hydrauliques. Ces trois critères détermineraient respectivement l'abondance, la richesse taxonomique et l'équitabilité du peuplement d'invertébrés en place sur le microhabitat.

Une approche originale de l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque des substrats autour d'un point de prélèvement a permis de montrer l'influence plus discrète des caractéristiques de l'environnement autour d'un microhabitat sur le peuplement hébergé par celui-ci. Un substrat peut être divisé en plusieurs surfaces indépendantes que nous appelons *patches*. Une taille de *patch* de plus en plus grande semble favoriser l'équirépartition de la communauté en place, ce qui illustrerait la plus grande stabilité du *patch* échantillonné. Par ailleurs, le nombre de *patches* autour du microhabitat échantillonné influencerait la richesse taxonomique. Il existerait en fait un compromis optimal pour le peuplement en place entre d'une part le nombre de sources de colonisation potentielle du microhabitat par les invertébrés des habitats voisins, et d'autre part la stabilité de l'habitat.

Nous nous sommes également attachés à caractériser les différents types de milieux échantillonnés, par la faune rencontrée. La plupart de ces milieux ont des spécificités faunistiques qui permettent de dégager leurs principales qualités pour les macroinvertébrés benthiques.

Enfin, les résultats obtenus à l'échelle d'observation de la station semblent montrer en particulier que l'équitabilité faunistique dépend du morcellement de la mosaïque des supports. Les résultats de cette première approche traduiraient à cette échelle, comme à l'échelle du microhabitat, la notion de stabilité du milieu. Une approche complémentaire visant à quantifier l'hétérogénéité de configuration d'une mosaïque est entamée. Elle pourrait compléter les résultats originaux déjà obtenus sur les relations entre hétérogénéité spatiale et peuplement de macroinvertébrés, à l'échelle de la station comme du microhabitat.

Mots clés : microrépartition, macroinvertébrés benthiques, rivières, mosaïque d'habitats, indices de structure, diversité, hétérogénéité spatiale, Lorraine