

Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français

6. La macrofaune benthique du fleuve

J. F. PERRIN et A. L. ROUX

Avec 6 figures et 1 tableau dans le texte

Le Haut-Rhône entre Genève et Lyon n'a jusqu'ici fait l'objet d'aménagements hydrauliques que dans ses parties amont et aval: barrages de Verbois, Chancy-Pougny, Génissiat, Seyssel d'une part, Jons d'autre part. C'est sur le secteur actuellement non aménagé, entre Seyssel et Jons, soit sur 125 km environ, que porte le présent travail (Fig. 1). Ce premier examen global des peuplements benthiques de fleuve s'inscrit dans le cadre d'une étude écologique d'ensemble du Haut-Rhône français (Roux 1976).

Dans ce secteur, la qualité physico-chimique des eaux du fleuve est bonne et, pour chaque série d'analyses, les résultats sont homogènes sur l'ensemble du parcours inventorié. L'oxygène dissous est toujours abondant, la minéralisation assez forte, la charge polluante très faible. Au cours du cycle annuel considéré, de l'automne 1975 à l'été 1976, le régime hydraulique du fleuve fut particulièrement déficitaire durant le

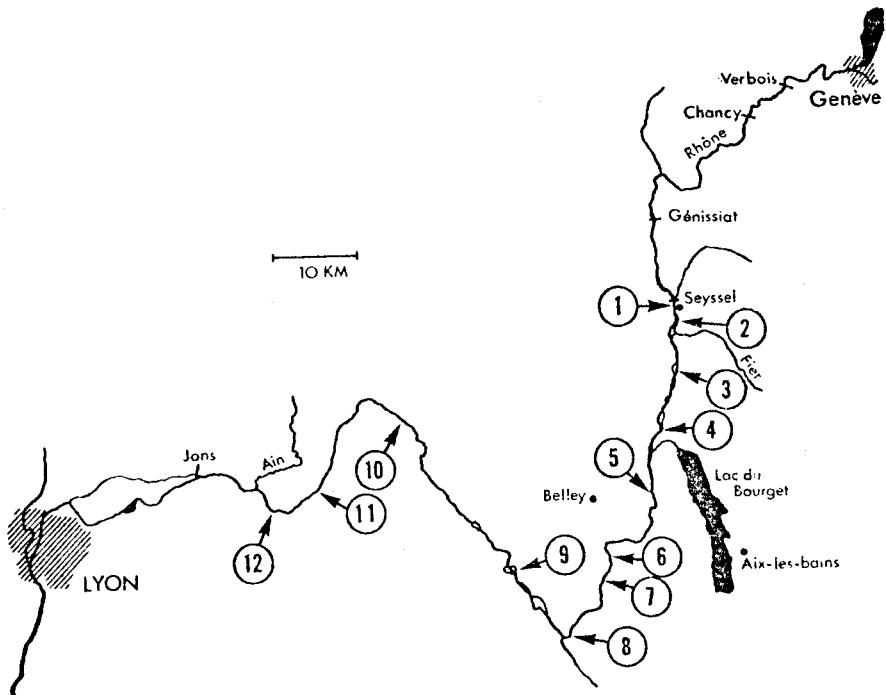


Fig. 1. Le Haut-Rhône français. Emplacement des stations étudiées.

printemps et l'été 1976, déficit de 30 à 60 % par rapport à la moyenne mensuelle des 50 dernières années (1920—1975). Il s'en suivit une augmentation de la température des eaux, les températures maximales instantanées atteignant 24 à 25 °C dans la partie aval (Jons) et les moyennes journalières 23 à 24 °C¹. Une autre conséquence de cette réduction du débit s'est traduit par une modification de la répartition des faciès lotiques et lentiques dans les stations étudiées.

Sur cette partie du cours demeurée assez proche de l'état naturel, le Rhône présente soit un chenal unique à courant rapide, soit un chenal principal flanqué de petits bras latéraux et de bras morts dénommés localement «lônes». Les peuplements étudiés ici ont tous été prélevés dans le cours principal, ceux des lônes ayant été examinés par ailleurs (JUGET et al. 1976). Douze stations ont été retenues; leur situation a été choisie en tenant compte de la position des barrages hydro-électriques et des autres aménagements prévus sur le fleuve. Les prélèvements de faune ont été réalisés en utilisant la technique des substrats artificiels éprouvée depuis plusieurs années sur le Rhône et décrite dans une publication antérieure (Roux et al. 1976). Les substrats sont immergés durant 4 semaines à chaque station et à chaque saison. Sur les 48 substrats immergés, seuls 44 ont été récupérés, 4 ayant été détruits par des inconnus. L'analyse mathématique des peuplements récoltés (analyse factorielle des correspondances) permet de dégager les traits saillants des biocénoses benthiques du Haut-Rhône.

Résultats

Abondance et diversité des peuplements benthiques

Les diagrammes de la Fig. 2 présentent la composition faunistique moyenne à chaque saison pour les stations dans lesquelles les prélèvements sont complets sur toute l'année. La surface des disques est proportionnelle au nombre total d'organismes récoltés. L'hiver est la saison la plus pauvre en individus. Au printemps, on assiste à une brusque augmentation du nombre des organismes surtout représentés par de jeunes individus. L'abondance des peuplements se stabilise ensuite et reste sensiblement identique en été et en automne.

La diversité spécifique varie de façon fort différente. En effet, par sa structure, ce n'est plus aux peuplements d'été que le benthos d'automne s'identifie, mais à ceux de l'hiver. Durant ces deux dernières périodes, *Gammarus pulex* et *G. fossarum* dominent largement (environ 85 % de la faune récoltée), tandis que les larves d'*Heptagenia sulphurea* et celles des Trichoptères du genre *Hydropsyche* n'en représentent respectivement que 6 à 8 % et 2 à 4 %. Le reste de cette faune automnale et hivernale est peu diversifié, ce sont surtout des Planaires, des Mollusques et des Hydridés en automne, des Chironomides en hiver. Au printemps, les populations de quelques groupes s'accroissent dans de grandes proportions: Oligochètes, Chironomides et Hydridés. Elles se développent simultanément avec l'apparition de la couverture biologique due à une photosynthèse accrue. Les Gammares demeurent cependant dominants. L'été est marqué par l'explosion démographique des espèces appartenant au genre *Hydropsyche*, surtout représentées par de très nombreuses larvules issues de la reproduction printanière d'*Hydropsyche borealis* et *H. contubernalis*. L'été 1976, sec et très chaud, semble avoir favorisé le développement de certaines

¹ Les données concernant les débits nous ont été aimablement communiquées par la Compagnie Nationale du Rhône, celles concernant les enregistrements continus de température à Jons par Electricité de France.

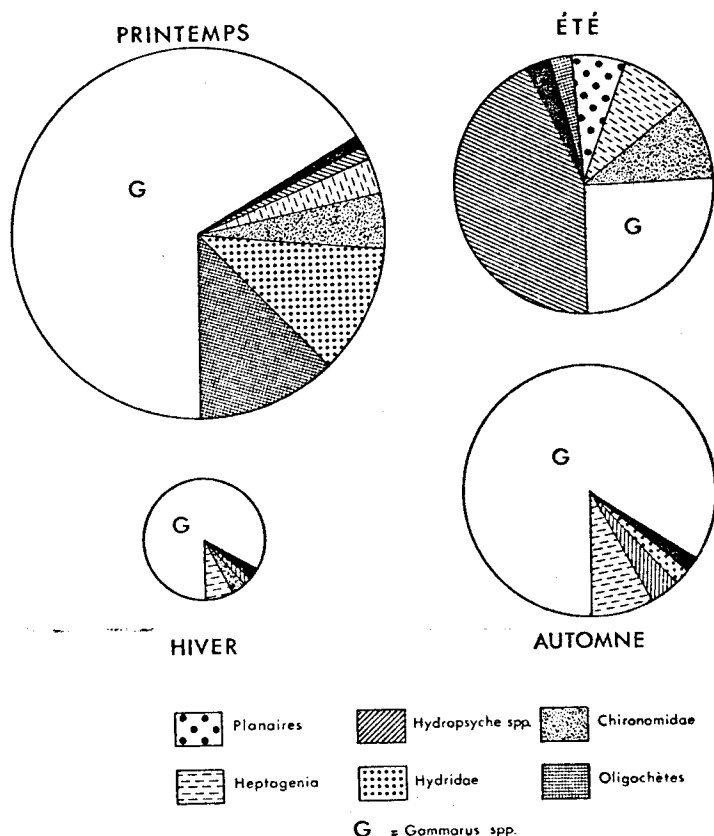


Fig. 2. Abondance et diversité du benthos.

espèces thermophiles comme la Planaire *Dugesia tigrina* et certains Chironomides. Les Oligochètes ont régressé et les Hydridés disparu.

Traitement des données par l'analyse factorielle des correspondances

Cette technique d'analyse, dont le principe a été clairement exposé par CORDIER (1969) et BENZECRI et al. (1973), est d'un emploi de plus en plus fréquent en écologie. Elle permet de traiter une grande partie de l'information contenue dans la matrice de l'ensemble des données. A partir d'une organisation complexe de points situés dans un hyperespace à n dimensions, elle dégage des systèmes d'axes factoriels visualisant les traits les plus saillants de cette organisation. La représentation graphique est construite ici dans un espace à deux dimensions avec les axes factoriels F1 et F2 d'une part, F2 et F3 d'autre part. Ce mode de représentation permet d'étudier la répartition des stations et des espèces dans le même système d'axes. Le taux d'inertie cumulée pour ces trois premiers facteurs est de 66 %, c-à-d que ces trois premiers facteurs expriment 66 % de l'information contenue dans la matrice des données. Pour chaque

système d'axes factoriels, deux graphiques sont présentés. Sur les Fig. 3 et 5, les prélèvements sont repérés par le numéro de la station (de 1 à 12) et par un signe géométrique caractérisant la saison à laquelle ils ont été effectués. Pour la distribution des espèces dans ces mêmes systèmes d'axes (Fig. 4 et 6), le code utilisé est donné dans le Tab. 1. L'analyse porte sur 50 espèces et 42 prélèvements, 23 espèces rares ou accidentelles n'ont pas été traitées.

Système F1—F2 (Fig. 3 et 4)

La répartition des points selon les axes F1—F2 est remarquablement nette. Trois groupements se dégagent aisément de la Fig. 3: les prélèvements du prin-

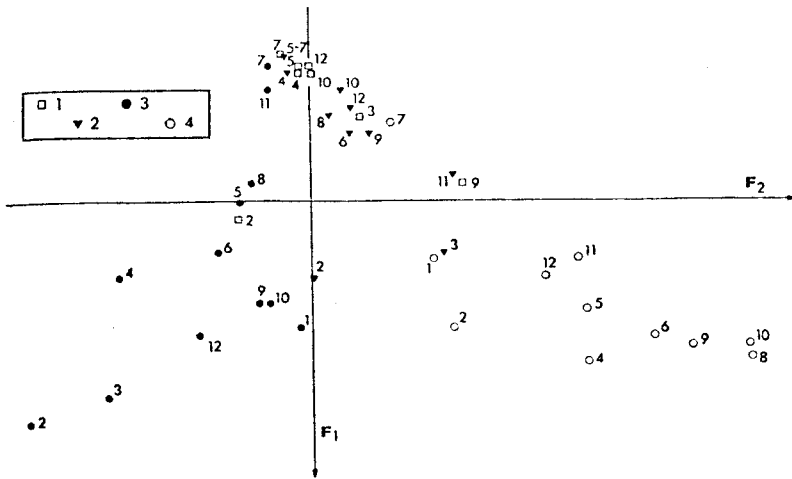


Fig. 3. Analyse factorielle des correspondances. Système d'axes F1—F2: répartition des prélèvements, Légende: 1 = automne (carré blanc), 2 = hiver (triangle noir), 3 = printemps (rond noir), 4 = été (rond blanc).

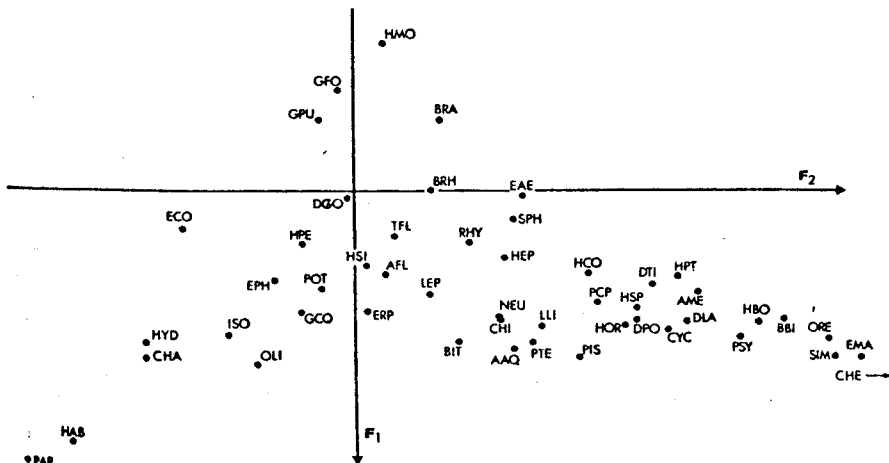


Fig. 4. Analyse factorielle des correspondances. Système d'axes F1—F2: répartition des espèces. Légende: voir Tab. 1.

temps sont presque tous rassemblés à gauche de l'axe F1 alors que ceux de l'été se situent à droite; au centre et au-dessus de l'axe F2, un nuage de points regroupe la plupart des prélèvements d'automne et d'hiver, ainsi que quelques stations particulières à d'autres saisons, stations 7 et 11 du printemps par exemple. Nous reconnaissons donc trois périodes différentes pour nos échantillons: le printemps, l'été et la saison «froide» qui regroupe automne et hiver.

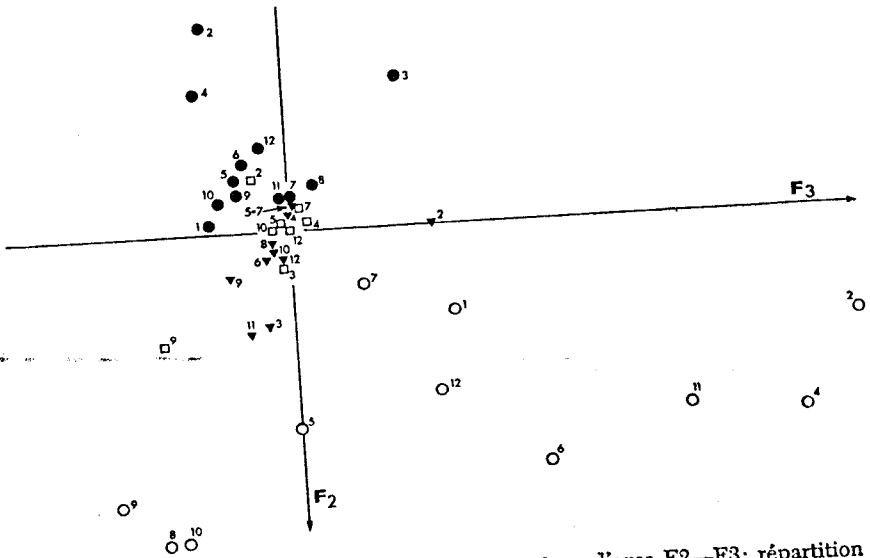


Fig. 5. Analyse factorielle des correspondances. Système d'axes F2—F3: répartition des prélèvements. Même légende que Fig. 3.

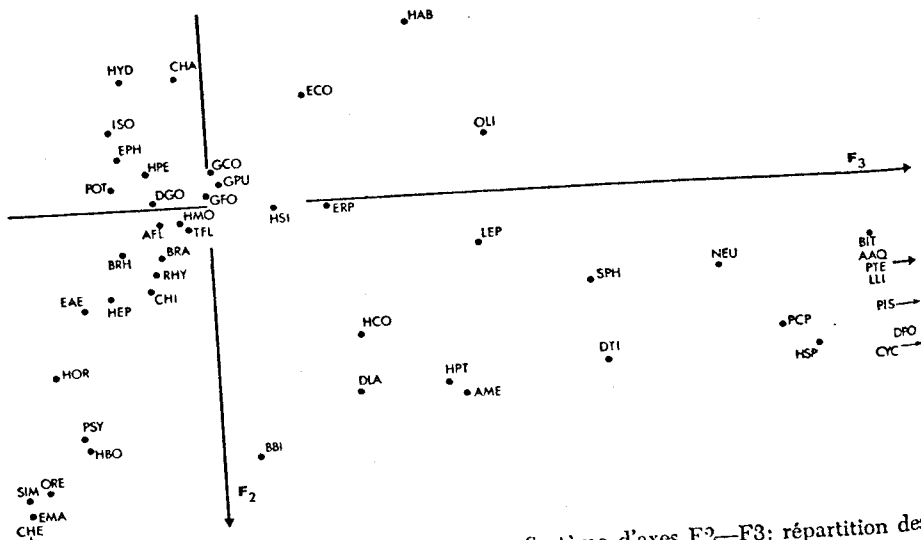


Fig. 6. Analyse factorielle des correspondances. Système d'axes F2—F3: répartition des espèces. Légende: voir Tab. 1.

La Fig. 4 permet d'expliquer cette répartition. En superposant les Fig. 3 et 4, on remarque que la saison «froide» est dominée par les Gammare, accompagnés de quelques espèces accessoires. Le printemps, à gauche sur les graphiques, se caractérise par l'apparition, de quelques espèces particulières parmi lesquelles les Oligochètes, les Hydridés et plusieurs espèces d'Ephéméroptères sont les plus abondantes. La faune estivale est encore plus diversifiée: de nombreuses espèces se développent à cette saison bien que leurs populations ne soient jamais très abondantes. Les espèces estivales les plus caractéristiques sont les Trichoptères du genre *Hydropsyche* (4 espèces) et

Tab. 1. Code utilisé pour l'identification des espèces dans l'analyse factorielle des correspondances.

CNIDAIRE		ÉPHÉMÉROPTÈRES	
HYD	Hydridae	POT	<i>Potamanthus luteus</i> (L.)
		HEP	<i>Heptagenia sulphurea</i> (MÜLL.)
	OLIGOCHÈTES	BBI	<i>Baetis bioculatus</i> L.
OLI	Naididae + Tubificidae	BRH	<i>Baetis rhodani</i> (PICT.)
CHA	<i>Chaetogaster</i> sp.	PAR	<i>Paraleptophlebia submarginata</i> (STEPH.)
	TURBELLARIÉS	HMO	<i>Iabroleptoides modesta</i> (HAGEN)
DLA	<i>Dendrocoelum lacteum</i> (O. F. M.)	HAB	<i>Habrophlebia fusca</i> (CURT.)
DGO	<i>Dugesia gonocephala</i> (DUG.)	EPH	<i>Ephemerella ignita</i> (PODA)
DPO	<i>Dugesia polychroa</i> (SCHM.)		TRICHOPTÈRES
DTI	<i>Dugesia tigrina</i> (GIR.)	NEU	<i>Neureclipsis bimaculata</i> (L.)
PTE	<i>Polycelis tenuis</i> IJM.	PCP	<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (PICT.)
	ACHÈTES	PSY	<i>Psychomyia pusilla</i> FBR.
GCO	<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	RHY	<i>Rhyacophila</i> spp.
ERP	<i>Erpobdella octoculata</i> (L.)	CHE	<i>Cheumatopsyche lepida</i> PICT.
	MOLLUSQUES	HBO	<i>Hydropsyche borealis</i> (MARTYNOV)
	Gastropodes	HCO	<i>Hydropsyche contubernalis</i> (MC. L.)
TFL	<i>Theodoxus fluviatilis</i> (L.)	HOR	<i>Hydropsyche ornatula</i> (MC. L.)
BIT	<i>Bithynia tentaculata</i> (L.)	HPE	<i>Hydropsyche pellucidula</i> CURT.
LLI	<i>Lymnaea limosa</i> (L.)	HSI	<i>Hydropsyche siltalai</i> DOHLER
AFL	<i>Ancylus fluviatilis</i> (MÜLL.)	HSP	<i>Hydropsyche</i> sp.
	Lamellibranches	LEP	<i>Athripsodes</i> sp.
SPH	<i>Sphaerium</i> sp.	HPT	<i>Hydroptila</i> sp.
PIS	<i>Pisidium</i> sp.		COLÉOPTÈRES
	CRUSTACÉS	ORE	<i>Orectochilus villosus</i> MÜLL.
CYC	Copepodes Cyclopoides	EAE	<i>Elmis aenea</i> (MÜLL.)
AAQ	Isopodes	ECO	<i>Elmis coiffaiti</i> BERTHELÉMY & CLAVEL
AME	<i>Asellus aquaticus</i> (L.)	EMA	<i>Elmis maugetii</i> LATR.
	<i>Asellus meridianus</i> RACOVITZA	EPA	<i>Esolus parallelepipedus</i> (MÜLL.)
	Amphipodes		DIPTÈRES
GPU	<i>Gammarus pulex</i> L.	SIM	<i>Simulium ornatum</i> (MEIG.)
GFO	<i>Gammarus fossarum</i> KOCH	CHI	Chironomidae (spp.)
	PLÉCOPTÈRES		
BRA	<i>Brachyptera risi</i> MORTON		
ISO	<i>Isoperla obscura</i> ZETT.		

Psychomyia, des Coléoptères et des Diptères (Chironomides et Simulides). Selon l'axe F1, les prélèvements se séparent en fonction de l'abondance relative des Gammares. Par rapport à l'intersection des axes, un groupe d'espèces symétrique de celui des Gammares se situe à mi-chemin entre les espèces printanières et les espèces estivales. Il s'agit d'un noyau d'espèces communes dans le Rhône en toute saison, «en équilibre» avec les Gammares. Parmi ces espèces, nous noterons les Trichoptères *Rhyacophila* et *Athripsodes*, l'Ephéméroptère *Heptagenia sulphurea*, les Mollusques *Ancylus* et *Theodoxus*, l'Achète *Erpobdella octoculata*.

Système F2—F3 (Fig. 5 et 6)

Sur la Fig. 5, on retrouve évidemment la dispersion précédente des prélèvements selon l'axe F2. Par contre les stations de l'été se répartissent d'une façon singulière selon l'axe F3. Les stations 8, 9 et 10, écartées vers la gauche, diffèrent totalement des stations 2, 4 et 11 rejetées vers la droite. La Fig. 6 permet de préciser les caractéristiques spécifiques de ces deux tendances. En effet, les espèces rassemblées à gauche sont les plus rhéophiles: *Orectochilus Simulium*, *Hydropsyche* et *Cheumatopsyche*. A l'extrême droite, on trouve des espèces limnophiles et thermophiles telles que *Dugesia polychroa*, *D. tigrina*, *Polycelis tenuis*, *Lymnaea limosa*, *Pisidium* sp. Entre ces deux extrêmes, se situent les espèces correspondant à une faune estivale plutôt indifférente à ces facteurs physiques. Nous interprétons ces résultats comme le reflet des modifications physiques du milieu de certaines stations, écoulement des eaux en part culier, à la suite du déficit hydrologique exceptionnel de l'été 1976. La baisse du niveau des eaux a eu des répercussions différentes selon la configuration de la station et selon sa position par rapport au chenal. Ainsi, les stations 8, 9 et 10, proches du chenal, ont conservé leur faciès lotique, alors que les stations 4 et 11 se sont trouvées isolées du courant principal et ont alors acquis un faciès nettement lénitique.

Discussion et conclusion

Au cours du cycle annuel étudié, nous pouvons reconnaître trois saisons principales pour la faune benthique du Haut-Rhône:

- une saison «froide», d'octobre à février, pauvre en individus et en espèces; les Gammares sont largement dominants;
- une saison printanière se prolongeant assez tard selon les conditions de température, caractérisée par un développement important de la faune biologique et des espèces qui y sont liées;
- une saison estivale correspondant aux mois les plus chauds et à l'apparition de jeunes larves issues de la reproduction printanière de nombreuses espèces de Trichoptères et de Chironomides.

L'année 1976, marquée par une sécheresse anormale, fournit des renseignements intéressants sur les effets d'une réduction de débit sur les populations d'invertébrés aquatiques. Un abaissement de niveau entraîne une différence parfois très marquée entre zones lotiques et lénitiques des stations, selon leur topographie et leur situation. Il s'en suit une modification très nette des communautés benthiques correspondantes. Ces nouvelles biocénoses peuvent

réagir très différemment à certaines perturbations physiques, chimiques ou biologiques accompagnant la baisse de niveau. L'importance de tels phénomènes est à prendre en considération lors des études d'impact devant précéder tout aménagement hydraulique.

Pour une même série de prélèvements, et au niveau d'analyse mathématique atteint ici, il n'apparaît pas d'hétérogénéité marquée sur tout le secteur étudié: les populations benthiques évoluent de la même façon au cours de l'année, le Haut-Rhône est donc relativement homogène à ce point de vue, au moins pour les stations prospectées. Ces résultats sont peut-être en partie dus à la standardisation du substrat artificiel utilisé qui élimine un facteur écologique très important dans la répartition des espèces. Nous pouvons toutefois préciser qu'il n'existe pas de zonation longitudinale de la faune sur ce secteur du fleuve où la qualité de l'eau est satisfaisante, les foyers de pollution étant actuellement minimes.

L'existence d'une faune relativement riche et diversifiée ne doit cependant pas nous laisser croire que nous sommes en présence des peuplements originels du fleuve. Malgré le manque de documents sur la situation antérieure à l'implantation des premiers barrages, nous constatons que les vidanges périodiques de ces ouvrages ont des effets très néfastes sur la vie aquatique. Il serait cependant trop facile d'attribuer à ces seules perturbations la raréfaction ou l'absence anormale de certaines espèces d'invertébrés (*Ecdyonurus* par exemple) ou de poissons (notamment l'Ombre commun, *Thymallus thymallus*). Ce serait en effet négliger les modifications souvent imperceptibles parce que progressives des conditions de milieu par suite de toutes les contaminations chroniques inhérentes aux multiples activités humaines.

Ces résultats ont été obtenus à l'aide de prélèvements effectués à proximité des rives, ils ne reflètent donc qu'un aspect partiel des biocénoses benthiques du Haut-Rhône français. Les recherches actuellement en cours visent à définir la répartition transversale des peuplements du fleuve à l'aide de transects de substrats artificiels.

Summary

Structure and dynamics of the French upper Rhône ecosystems 6. Benthic macroinvertebrates of the main stream

The benthic macroinvertebrates of the main stream were sampled by means of artificial substrates. Twelve stations were selected in a stretch of 125 km of the river and studied during one year, a sample being taken every 3 months.

More than 80 taxa are grouped around a knot of species which are constant and dominant at all seasons (*Gammarus fossarum*, *Heptagenia sulphurea*, *Hydropsyche contubernalis*, *H. borealis*...). Factorial analysis of correspondences was applied in order to display the ecological affinities between species and stations and the influence of the time of the year. Three periods only can be distinguished: spring, summer and a "cold season" (autumn + winter), each period having its own present and abundant species. As a contrast, the structure of the benthic communities is rather homogenous along the entire course studied.

Remerciements

Le programme utilisé pour l'analyse factorielle des correspondances est dû à M. M. CROZES et ESTÈVE, du Laboratoire de Biométrie de l'Université Lyon 1, que nous tenons à remercier.

Bibliographie

- BENZECRI, J. P., BENZECRI, F., BENIER, B., BELIER, L. & BLAISE, S., 1973: *L'analyse des données*. 2. L'analyse des correspondances. — Dunod, Paris, 619 p.
- CORDIER, P., 1969: *L'analyse factorielle des correspondances*. — Publ. Sc. Litt., Rennes, 59 p.
- JUGET, J., AMOROS, C., GAMULIN, D., REYGROBELLET, J. L., RICHARDOT, M., RICHOUX, PH. & ROUX, C., 1976: Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. II. Etude hydrologique et écologique de quelques bras morts. Premiers résultats. — *Bull. Ecol.* 7: 479—492.
- ROUX, A. L., 1976: Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. I. Présentation de l'étude. — *Bull. Ecol.* 7: 475—478.
- ROUX, A. L., TACHET, H. & NEYRON, M., 1976: Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. III. Une technique simple et peu onéreuse pour l'étude des macroinvertébrés benthiques des grands fleuves. — *Bull. Ecol.* 7: 493—496.

L'adresse des auteurs:

J. F. PERRIN et A. L. ROUX, Département de Biologie Animale, Université Claude-Bernard Lyon 1, 43 Blvd. du 11 — 11 — 1918, F-69621 Villeurbanne, France.

Addendum

Suite à la révision de la systématique du genre *Hydropsyche* par MALICKY en 1977, il convient de remplacer dans le présent texte *Hydropsyche borealis* par *Hydropsyche dissimulata* KUMM. & BOTS. et *Hydropsyche* sp. par *Hydropsyche exocellata* DUF.