



n° 21265

# 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

Soutenu 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

# Sommaire

Introduction	<i>page</i> 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	

- 3.1. 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 entre 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 <b>dominance</b>	
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 entre 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	12 1

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 biocénétiques	
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 <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	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 dune 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	
* <u>Variabilité des résultats en fonction des endroits prélevés</u>	
* <u>Solutions préconisées</u>	
- 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 micromilieus 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 préférences 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.

## 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.