

N° d'ordre :158.89



Année 1989

**THESE**  
présentée  
devant l' UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1  
pour l'obtention  
du  
**DIPLOME DE DOCTORAT**  
par

**Alain BERLY**

**m-----m---**

**DISTRIBUTION SPATIO-TEMPORELLE DES PEUPLEMENTS  
MACROBENTHIQUES PRELEVES PAR DRAGAGE DANS UNE  
STATION DU HAUT-RHONE**

-----

Soutenu le 28 octobre 1989 devant la Commission d'Examen

Mr. M. BOURNAUD  
Mr. B. CELLOT  
Mr. J. GIUDICELLI  
Mr. J.F. PERRIN  
Mr. A.L. ROUX  
Mr. H. TACHET

Travaux de l'équipe : "Structure et dynamique des peuplements"  
URA CNRS 367 "Ecologie des Eaux Douces"  
Institut d'Analyses des Systèmes Biologiques et Socio-Economiques

# RESUME

Cette thèse porte sur l'étude des peuplements macrobenthiques d'un secteur du Haut - Rhône situé à Jons à une distance de kilomètres à l'amont de Lyon. Les caractéristiques morphodynamiques de ce secteur montrent une grande stabilité structurale ; la morphologie des fonds n'a apparemment pas évolué depuis les endiguements du siècle dernier. La vitesse du courant au milieu du chenal varie de 0,7 à 3,5 m s<sup>-1</sup>, la profondeur de 3 à 6 m. Les fonds sont recouverts de galets. Les caractéristiques physico-chimiques indiquent des eaux de qualité normale pour un grand cours d'eau. Deux types de drague (une drague triangulaire et une drague cylindra-conique) ont été utilisés pour prélever les invertébrés. Les performances des deux dragues sont similaires pour des fonds où dominent des sédiments fins (sables et graviers), par contre sur des fonds recouverts de galets, la drague triangulaire ne prélève que les sédiments fins biaisant ainsi les résultats ; la drague cylindra-conique paraît donc moins sélective. L'étude réalisée à intervalles plus ou moins réguliers entre octobre 1980 et septembre 1982 a permis de récolter 200.000 invertébrés repartis entre 131 espèces ou taxons. Oligochaètes, Gammarides et Chironomides constituent 80% des effectifs. Une analyse factorielle des correspondances appliquée au tableau de données montre une forte explication apportée par la composante temporelle (variations inter et intra-annuelles) et une relativement faible explication par la composante spatiale. Trois périodes peuvent être distinguées dans l'évolution temporelle des peuplements : une période printanière, une période estivale où la densité et la richesse des peuplements sont maximales et une période hivernale avec des peuplements plus pauvres et des densités plus faibles. Le passage d'une période à l'autre dépend essentiellement de la température et de la photopériode, l'hydrologie n'intervient que pour accélérer ou ralentir le passage d'une période à l'autre. Spatialement, ce secteur peut être divisé en deux parues : une partie gauche où les fonds sont gravo-caillouteux et les peuplements relativement peu diversifiés et une partie droite où les fonds sont caillouteux et les peuplements plus riches. Cette distinction entre peuplements des parues droite et gauche persiste pendant toute la période d'étude et s'accroît après les crues et s'atténue pendant les périodes de stabilité hydrologique. Granulométrie et vitesse du courant paraissent être les facteurs essentiels de cette parution de l'espace.

# SUMMARY

Spatial and temporal distribution of the macrobenthic communities sampled by dredging in a station of the Rhône River.

The macrobenthic communities of the Rhône River were analysed in a station located 20 kilometers upstream from Lyon. The morphological and dynamic characteristics have not changed since the building of the embankment in the last century. The current velocity measured in the mid-channel fluctuates from 0.7 to 3.5 ms<sup>-1</sup> and the water depth is 3 to 6 meters. The macroinvertebrates were sampled by dredging. Two types of dredge were used : one with a circular opening and the other with a triangular opening. These two dredges work similarly when the substrate is composed of sand or gravels, but when the substrate is coarse (pebble and stones) the 'triangular' dredge samples only the top layer of sediments, the 'circular' dredge is less selective. Oligochaeta, gammarids and Chironomids constitute 80 % of the invertebrate fauna. The faunal data were analyzed with a Factorial Correspondence Analysis. The evolution of communities is described by the two first factors, the spatial changes are described only by the third factor. Three faunistic periods can be defined : a spring period, a summer period characterized by a high diversity and a winter period (Fall+ Winter) that is less diversified. The temporal change of the communities is modulated by the temperature and photoperiod variations, the hydraulic changes modulate the shifts from a period to another. The transversal asymmetry of the river bed modifies the spatial distribution of the fauna. The richness is lower in the left part of the channel than in the pebble bed of the right part. These faunistic differences between the two parts of the river bed persist all through the sampling period but they are greater after floods. This spatial distribution depends on the particle size of the sediment and the current velocity.

# SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	3
CHAPITRE I : ASPECTS METHODOLOGIQUES.....	7
- SECTEUR D'ETUDE.....	7
MATERIEL ET METHODES .....	8
- Méthodes d'analyse des paramètres physico-chimiques et morpho-dynamiques.. ..	8
1211 - Méthodes d'analyse des paramètres physico-chimiques .....	8
1212 - Méthodes d'analyse des paramètres morphodynamiques .....	11
- Méthodes de prélèvement des sédiments et du benthos .....	12
1221 - Matériel de prélèvement .....	12
1222 . Composantes mesurées .....	18
DISPOSITION ET CHRONOLOGIE DES RELEVES.....	20
CHAPITRE 2 : LES CARACTERISTIQUES DE L'EAU.....	25
CARACTERISTIQUES MORPHO-DYNAMIQUES .....	25
Débits .....	25
@ Vitesse du courant.....	25
• Profondeur.....	29
CARACTERISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES	
L'EAU .....	29
Température.....	29
Oxygène .....	31
Potentiel hydrogène (pH).....	31
Alcalinité totale (TAC).....	31
Dureté totale.....	31
Sulfates.....	31
Chlorures.....	34
Nitrates.....	34

229 - Oxydabilité.....	34
2210 . Matières en suspension .....	34
2211 - Teneur en chlorophylle a .....	37

23 - DISCUSSION : L'EAU DU RHONE A JONS . . . . *	42
---------------------------------------------------	----

## **CHAPITRE 3 : LE SUBSTRAT BENTHIQUE.....** 45

31 - DEFINITION .....	45
-----------------------	----

32 - LA COMPOSANTE MINERALE DU SUBSTRAT BENTHIQUE.. .....	46
-----------------------------------------------------------	----

321 - Expression des résultats .....	46
--------------------------------------	----

322 - Analyse globale des prélèvements .....	48
----------------------------------------------	----

323 - Composition granulométrique et type de drague .....	52
-----------------------------------------------------------	----

324 . Variabilité spatio-temporelle .....	53
-------------------------------------------	----

324 1 - Variabilité spatiale .....	53
------------------------------------	----

324 2 . Variabilité temporelle.. .....	58
----------------------------------------	----

33 - LA COMPOSANTE ORGANO-DETRITIQUE DU SUBSTRAT BENTHIQUE	60
------------------------------------------------------------	----

33 1 - Caractéristiques générales .....	60
-----------------------------------------	----

332 - Composante organodétritique et type de drague .....	60
-----------------------------------------------------------	----

333 - Distribution spatio-temporelle.....	61
-------------------------------------------	----

3331 . Distribution spatiale.. .....	61
--------------------------------------	----

3332 . Distribution temporelle.....	64
-------------------------------------	----

34 - LA COMPOSANTE ORGANIQUE VIVANTE DU SUBSTRAT BENTHIQUE	66
------------------------------------------------------------	----

341 - Distribution spatio-temporelle.....	66
-------------------------------------------	----

3411 . Distribution spatiale .....	66
------------------------------------	----

3412 - Distribution temporelle.....	69
-------------------------------------	----

35 - DISCUSSION ET CONCLUSION : LE SUBSTRAT BENTHIQUE A JONS... .	70
-------------------------------------------------------------------	----

## **CHAPITRE 4 : COMPOSITION FAUNISTIQUE DU MACRO-BENTHOS.....** 75

41 - COMPOSITION FAUNISTIQUE.....	75
-----------------------------------	----

411 - Aspects quantitatifs .....	75
----------------------------------	----

4111 - Mode d'expression des résultats .....	75
----------------------------------------------	----

4 112 . Densité comparée des peuplements .....	76
------------------------------------------------	----

412 . Aspects qualitatifs : <b>comparaison</b> entre méthodes de prélèvement.. .....	77
--------------------------------------------------------------------------------------	----

4121 - Niveau global . . . . .	77
4122 - Niveau des groupes systématiques . . . . . *	79
4123 - Méthodes de <b>prélèvement</b> et distribution du macrobenthos dans l'espace fluvial . . . . .	79
<b>413</b> - Aspects qualitatifs : comparaison avec d'autres grands cours d'eau européens . . . . .	<b>93</b>
413 1 - Choix des données . . . . .	93
4132 - Position typologique du Haut-Rhône . . . . .	102

**PRE 5 : TRAITEMENT DES DONNEES . . . . . 107**

<b>PREPARATION DES DONNEES . . . . .</b>	<b>107</b>
<b>RESULTATS DE L'AFC . . . . .</b>	<b>108</b>

**PRE 6 : EVOLUTION TEMPORELLE DES PEUPELEMENTS  
BENTHIQUES . . . . . 123**

<b>COMMUNAUTES DE LA PERIODE PRINTANIERE . . . . .</b>	<b>124</b>
11 - <i>Ephemerella ignita</i> . . . . .	124
12 - <i>Hydra</i> spp . . . . .	124
13 - Les Oligochètes . . . . .	129
14 - <i>Caenis luctuosa</i> . . . . .	129
15 - <i>Lcuctra fusca</i> . . . . .	131
16 - <i>Athripsodes albifrons</i> . . . . .	131
17 - <i>Ceraclea dissimilis</i> . . . . .	131
18 - Chironomides Orthocladiinae et Tanypodinae . . . . .	131

<b>COMMUNAUTES DE LA PERIODE ESTIVALE . . . . .</b>	<b>134</b>
1 - <i>Dugesia</i> spp . . . . .	134
2 - <i>Dendrocoelum lacteum</i> . . . . .	134
3 - Sphaeriidae . . . . .	135
4 - <i>Dreissena polymorpha</i> . . . . .	135
5 - <i>Bythinia tentaculata</i> . . . . .	136
6 - <i>Ancylus fluviatilis</i> . . . . .	136
7 - <i>Glossiphonia complanata</i> . . . . .	136
8 - Les Gammare . . . . .	137
9 - <i>Heptagenia sulphurea</i> et <i>H. coerulea</i> . . . . .	138
10 - <i>Baetis</i> spp . . . . .	138
11 - <i>Psychomyia pusilla</i> . . . . .	139
12 - <i>Hydropsyche</i> spp . . . . .	140

6213 . <i>Hydropsyche contubernalis</i> .....	142
6214 . <i>H. modesta</i> .....	143
6215 - <i>H. exocellata</i> .....	144
6216 . <i>Setodes punctatus</i> .....	145
6217 . <i>Hemerodromia</i> spp .....	145
6218 . Simuliidae .....	145

63 - COMMUNAUTES DE LA PERIODE HIVERNALE .....	145
<b>631 - <i>Rhithrogena</i> groupe <i>diaphana</i></b> .....	146
<b>632 . <i>Chloroperla tripunctata</i></b> .....	147
<b>633 . <i>Habrophlebia modesta</i></b> .....	147
634 . <i>Asellus aquaticus</i> .....	147
<b>635 . <i>Hydropsyche siltalai</i></b> .....	148

64 - DISCUSSION ET CONCLUSION : EVOLUTION TEMPORELLE DU MACROBENTHOS .....	149
-------------------------------------------------------------------------------	-----

## **CHAPITRE 7 : MICRODISTRIBUTION DU MACROBENTHOS** 155

71 - MICRODISTRIBUTION ET TYPE DE DRAGUE .....	159
------------------------------------------------	-----

72 - MICRODISTRIBUTION : NIVEAU DES COMMUNAUTES .....	162
-------------------------------------------------------	-----

73 - MICRODISTRIBUTION : NIVEAU DES ESPECES .....	164
---------------------------------------------------	-----

731 . Espèces de la parue gauche du chenal. ....	166
--------------------------------------------------	-----

7311 . <i>Robackia</i> sp .....	166
---------------------------------	-----

<b>7312 . <i>Setodes punctatus</i></b> .....	168
----------------------------------------------	-----

<b>7313 . <i>Hemerodromia</i> spp</b> .....	168
---------------------------------------------	-----

<b>7314 . <i>Asellus aquaticus</i></b> .....	168
----------------------------------------------	-----

7315 . Chironomini .....	168
--------------------------	-----

732 . Espèces de la partie droite du chenal .....	169
---------------------------------------------------	-----

7321 . Planaires .....	170
------------------------	-----

7322 . Achètes .....	170
----------------------	-----

7323 . Mollusques .....	172
-------------------------	-----

7324 . Ephéméroptères .....	172
-----------------------------	-----

7325 . Coléoptères .....	174
--------------------------	-----

7326 . Trichoptères .....	174
---------------------------	-----

733 . Espèces ubiquistes .....	180
--------------------------------	-----

733 1 . Oligochètes .....	180
---------------------------	-----

7332 . Orthocladinae et Tanytarsini .....	180
-------------------------------------------	-----

<b>7333</b> - Gammares.....	180
<b>7334</b> - <i>Hydres</i> .....	182
<b>7335</b> - <i>Hydropsychidae</i> .....	182
7336 - <i>Leptoceridae</i> .....	184
<b>7337</b> - Plécoptères .....	184
<b>7338</b> - <i>Ancyclusluviatilis</i> .....	184
7339 - <i>Simuliidae</i> et <i>Limoniidae</i> .....	184

74 - DISCUSSION : LA MICRODISTRIBUTION DU MACROBENTHOS .....	188
--------------------------------------------------------------	-----

75 - PARTAGE DU TEMPS ET DE L'ESPACE .....	190
--------------------------------------------	-----

<b>CHAPITRE 8 : APPROCHE FONCTIONNELLE .....</b>	<b>193</b>
--------------------------------------------------	------------

<b>81 - ANALYSES CRITIQUES DES DIFFERENTES APPROCHES FONCTIONNELLES .....</b>	<b>193</b>
-----------------------------------------------------------------------------------	------------

811 . Cycle vital et milieu aquatique .....	193
---------------------------------------------	-----

812 - Relation avec le substrat .....	194
---------------------------------------	-----

813 - Alimentation .....	102
--------------------------	-----

<b>82 - REPARTITION DES ESPECES ENTRE LES GROUPES FONCTIONNELS</b>	<b>194</b>
--------------------------------------------------------------------	------------

<b>83 - STRUCTURE FONCTIONNELLE DU MACROBENTHOS .....</b>	<b>194</b>
-----------------------------------------------------------	------------

<b>DISCUSSION FINALE ET CONCLUSIONS .....</b>	<b>201</b>
-----------------------------------------------	------------

<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>209</b>
----------------------------	------------

<b>ANNEXES .....</b>	<b>225</b>
----------------------	------------

# INTRODUCTION

L'étude des peuplements macrobenthiques des grands cours d'eau reste **difficile** en raison des contraintes morphodynamiques (vitesse du courant, profondeur, largeur, granulométrie et turbidité) inhérentes à ce type de milieu. Dans les parties aval, la profondeur est suffisante pour permettre l'emploi de bateaux de grande dimension et, la **granulométrie** étant **généralement** faible, les **sédiments** du fond, et donc le benthos, peuvent être prélevés avec des échantillonneurs identiques à ceux qui sont utilisés en milieu marin. Par contre, au fur et à mesure que l'on remonte vers l'**amont**, la profondeur, et donc le tirant d'eau, diminuent et seules de petites embarcations peuvent être utilisées. Simultanément, les contraintes physiques, en particulier la vitesse du courant (souvent supérieure à lms-1) et la granulométrie (gravier et galets) augmentent, nécessitant l'emploi d'autres techniques de **prélèvement**.

La technique des substrats artificiels a été largement utilisée pour l'étude des peuplements macrobenthiques de tels milieux (cf notamment Fremling 1960 ; Roux et *al.*, 1976 ; Boumaud et *al.*, 1978 ; Perrin, 1978 ; Chavanon, 1979 ; Cellot, 1979 ; Boumaud et Cellot, 1981 ; Liu et *al.*, 1984), mais la sélectivité des substrats artificiels est bien connue (Khalaf et Tachet, 1977 ; Rosenberg et Resh, 1982). Il est donc indispensable, pour évaluer l'importance de cette sélectivité, de pouvoir se **référer** aux **peuplements en place** et donc de disposer de méthodes de prélèvement appropriées.

La vitesse du courant et la turbidité sont trop élevées pour que des plongeurs puissent intervenir efficacement et sans risque. Il existe théoriquement de nombreuses méthodes (cf. notamment Elliott et Tulett, 1978), quelques unes ont été testées en milieu lotique par Elliott et Drake (1981a et b) et Drake et Elliott (1982, 1983), mais la plupart sont inutilisables dès que le courant, la profondeur et la granulométrie augmentent. Seuls les échantillonneurs à succion et les dragues sont susceptibles d'être utilisés dans ce type de milieu. Les échantillonneurs à succion (Verollet et Tachet, 1978 ; Drake et Elliott, 1983a et b), quels que soient les modèles, ne peuvent remonter que les sédiments les plus légers et les animaux non fixés (ce qui exclut par exemple les **Dreissènes**) donnant ainsi une image tronquée de la composition des sédiments et de la faune benthique. Les dragues, par contre, sont, de ce point de vue, moins sélectives, la taille des éléments remontés dépendant essentiellement des dimensions de la drague.

Au cours de cette étude des **peuplements macrobenthiques en place** d'un **secteur du Haut-Rhône**, nous avons utilisé la **drague** comme **échantillonneur**. Cette étude visait deux objectifs complémentaires :



- **un objectif méthodologique** : tester la fiabilité des dragues en tant que méthode de **prélèvement** des peuplements macrobenthiques en place dans un **écosystème** comme le Rhône. Deux types de drague ont été utilisés de manière à déterminer quel était le **modèle** le plus performant.

- **un objectif écologique** : analyser l'évolution spatio-temporelle des **peuplements** macrobenthiques et les variables mésologiques qui conditionnent cette évolution.

# DISCUSSION FINALE ET CONCLUSIONS

Les objectifs de cette étude étaient à la fois méthodologiques et écologiques.

## OBJECTIFS METHODOLOGIQUES

L'utilisation de dragues pour le prélèvement du macrobenthos en place nous a montré les possibilités et les limites de ce type d'appareil. Les deux types de dragues utilisées permettent de faire des prélèvements sur tous les types de fond rencontrés dans ce secteur du Haut-Rhône (donc essentiellement caillouteux), pour des vitesses de courant qui au milieu du chenal ont atteint jusqu'à  $1,90 \text{ m s}^{-1}$  et pour des profondeurs pouvant atteindre 8 m. Il est certain cependant que l'emploi de drague demeure impossible près des berges souvent encombrées, dans le cas du Rhône, par des obstacles divers : troncs d'arbres immergés, blocs, etc. Compte tenu du type d'embarcation utilisée (et utilisable sur ce secteur), la taille des dragues reste faible ; elles ne peuvent de ce fait prélever des pierres dont la taille dépasse 120 mm pour la drague cylindo-conique et 150 mm pour la drague triangulaire. Ces dragues ne pourraient donc pas être utilisées dans des rivières du type Ain ou Ardèche dont les fonds sont parsemés de blocs dont la taille dépasse souvent 300 mm. Les deux types de dragues ne peuvent donc être employés que sur des fonds relativement dégagés, c'est-à-dire ceux que l'on rencontre le plus souvent dans le cas du Rhône et de la plupart des grands cours d'eau. Ces deux types de drague ont en effet été utilisés ultérieurement sur la Saône (Tachet *et al.*, 1988), le Bas Rhône (Fruget, communication personnelle) et le Rhin à l'amont de Strasbourg (Cellot, communication personnelle). Les types de fonds rencontrés étaient les mêmes qu'à Jons ou plus fins, les profondeurs pouvaient atteindre 15 m et la vitesse du courant environ  $1 \text{ m s}^{-1}$ .

La drague est, dans le complexe de contraintes rencontrées sur le secteur de Jons et sur d'autres grands cours d'eau, le **seul** appareil de prélèvement utilisable en dépit d'une incontestable variabilité dans la quantité de sédiments prélevée. Bien que Drake et Elliott (1983) considèrent que les dragages ne sont pas quantitatifs, on peut cependant faire des estimations sur la densité des peuplements en prenant comme référence la quantité de sédiments recueillis. En effet, comme on peut le constater sur des prélèvements effectués à faible profondeur, la majorité des organismes restent "accrochés" au substrat lorsque celui-ci est bouleversé, un très petit nombre d'individus se laisse dériver.

Il est difficile de comparer l'efficacité de la drague avec celle des substrats artificiels notamment, dans la mesure où les différences entre méthodes peuvent être imputées à deux causes : 1/les habitats échantillonnés ne sont pas les mêmes (chenal pour les dragues, pied des berges pour les substrats

artificiels), 2/ la méthode des substrats artificiels, dans son principe même, ne prélève que des organismes ayant un certain type de comportement. Les dragues sont de ce fait moins sélectives que les substrats artificiels qui fonctionnent comme des "places vides" que viennent coloniser les animaux en dérive. C'est ainsi que 12 espèces de Mollusques (les Sphaeridae n'étant pas déterminés) sont prélevées avec les dragues contre 3 seulement avec les substrats artificiels, les Mollusques étant, de part leur comportement, des animaux qui dérivent peu. Pour la majorité des groupes cependant il n'y a pas de différences sensibles entre les deux méthodes en ce qui concerne le nombre d'espèces ou de taxons. Les différences restent par contre non négligeables d'un point de vue quantitatif comme le montre l'exemple des Hydropsychidae.

Nous avons testé deux types de dragues. Il est clair, en considérant aussi bien les prélèvements de sédiments que ceux de macroinvertébrés, que le fonctionnement des deux types de drague n'est pas le même sur fond caillouteux. La drague triangulaire déchausse quelques cailloux en surface, mais ne s'enfonce pas, la drague cylindro-conique par contre, de par sa structure, bascule et s'enfonce de ce fait rapidement prélevant ainsi les cailloux et la fraction superficielle de la matrice gravelo-sableuse sur laquelle reposent les cailloux. L'emploi exclusif de la drague triangulaire donnera ainsi l'impression que les fonds sont couverts uniquement de cailloux, alors que l'usage de la drague **cylindro-conique** montre que des sables et des graviers sont présents sous les cailloux. Les différences au niveau peuplement restent faibles, au moins en ce qui concerne le nombre d'espèces ou de taxons, car, dans ce secteur, la majorité des espèces sont peu sensibles au facteur "substrat" seul. Les différences quantitatives sont plus importantes, la drague triangulaire sous-estimant l'abondance des formes endobenthiques et sur-estimant la proportion des espèces **pétricoles**.

Ces différents résultats nous amènent à considérer que les deux types de dragues peuvent être utilisés de façon indifférente lorsque les fonds sont relativement meubles (graviers, sables ou limons), mais que la drague **cylindro-conique** doit être utilisée de préférence lorsque les fonds sont caillouteux.

## ASPECTS ECOLOGIQUES

Les données écologiques obtenues ne concernent que la faune du chenal, elles ne sont donc pas, par définition, exhaustives. On peut cependant, d'un point de vue typologique, considérer le secteur étudié comme un épipotamon avec coexistence d'espèces rhithroniques dont certaines d'origine alpine et d'espèces potamiques, mais les espèces de milieu lénitique souvent abondantes dans les grandes rivières ou les fleuves sont ici rares ou absentes.

Les peuplements du chenal du Rhône, au niveau de la station choisie, sont largement **dominés** par les Oligochètes (35% des effectifs totaux, dont environ 90% de Naididae), les Gammare (près de 30%), les Chironomides (environ 15%) et les Hydres (environ 7%). Les autres groupes et notamment les Trichoptères Hydropsychidae et *Heptagenia sulphurea* (Ephéméroptères) qui cons-

tituent près de 25% des effectifs des substrats artificiels représentent moins de 5% des effectifs totaux dans les dragages. Les Insectes sont donc beaucoup moins abondants dans le chenal que les espèces à cycle exclusivement aquatique (Hydres, Oligochètes et Gammare).

Le plan d'échantillonnage distribué sur 3 ans au niveau d'une unique station située dans un secteur endigué de quelques centaines de mètres et, pour des raisons techniques, uniquement dans le chenal, a contribué à minimiser les différences d'ordre spatial et maximiser les **différences** d'ordre temporel.

D'un point de vue spatial, il existe des différences entre partie droite et gauche de ce secteur, la limite se situant approximativement au milieu du chenal. Pour de nombreuses espèces, il y a en effet un gradient de densité décroissante de la partie droite vers la partie gauche (par exemple *Dendrocoelum lacteum*, *Bithynia tentaculata* ou *Rhithrogena* cf *diaphana*), pour quelques espèces seulement, il y a diminution des effectifs de la partie gauche vers la partie droite (par exemple les larves et les nymphes d'*Hemerodromia*). Les différences observées entre partie droite et gauche persistent pendant toute la période d'étude. Cependant les espèces les plus abondantes sont repaues de façon sensiblement uniforme (par exemple les Gammare et les *Hydropsyche*) sur l'ensemble du secteur. Globalement les densités sont plus élevées à gauche qu'à droite, mais sauf en période de crue, il n'y a pas de différence significative entre les prélèvements effectués à 5 m (D1, D2, D3 ou G1, G2, G3), 30 m (C1 et C3) et 75 m (C2) du bord. Donc en dépit des contraintes hydrologiques et d'un intense débit solide pendant les crues hivernales, la majorité des macroinvertébrés réoccupent rapidement tout l'espace disponible ce qui implique, comme l'ont montré Cellot (1982 ; 1989) et Cellot *et al.* (1984), que les phénomènes de dérive sont importants dans le Rhône.

Les causes de ces différences de répartition entre parue droite et gauche restent mal définies d'une part parce que les facteurs susceptibles d'intervenir présentent une faible gamme de variation et d'autre part parce que ces facteurs sont liés. C'est ainsi que la partie droite de ce secteur se caractérise simultanément par une faible profondeur, une forte granulométrie et une faible quantité de matière organique intra-sédimentaire tandis que la parue gauche présente des profondeurs plus élevées, une granulométrie relativement plus fine et une matière organique intra-sédimentaire plus abondante. En l'absence d'autres combinaisons, il est difficile de faire la part respective du facteur granulométrie, du facteur matière organique intra-sédimentaire et du facteur profondeur. La vitesse du courant est plus élevée au centre du chenal, mais les différences de vitesse de courant enregistrées entre partie droite et gauche de ce secteur sont trop faibles pour modifier sensiblement les peuplements. En **définitive**, les différences observées peuvent être imputées pour une très large part au complexe **granulométrie-matière organique intra-sédimentaire-profondeur**. Il est probable que l'actuelle distribution de <sup>ce</sup> complexe factoriel, et donc de la faune, dépend de la topographie du fond **créée** par les **endiguements** du siècle dernier. Ces deux types de communautés correspondent peut être à un ancien seuil (partie droite) et une ancienne mouille (partie gauche) lorsque ce secteur, soumis au **tressage**, n'était pas encore endigué.

D'après la structure des communautés benthiques, l'année peut être divisée en trois périodes : une période hivernale (approximativement d'octobre à février), une période printanière (approximativement de mars à juin) et une période estivale (approximativement de juin à octobre). Les densités les plus élevées sont observées pendant la période printanière avec pullulation des Naididae, des **Tanytarsini** et des Gammare et celle de leur prédateurs : les Planaires du **genre Dugesia** et les Hydres. Les peuplements estivaux sont en général plus équilibrés avec toujours une nette **dominance** des Gammare et des Chironomides et l'apparition en proportion significative de **filtreurs** comme les Hydropsychidae. En période hivernale, sous l'action conjuguée du courant, du débit solide et des basses températures, les effectifs deviennent très faibles (dans un rapport de 1 à 100 par rapport au printemps), Gammare et Oligochètes dominant largement à cette période, tandis que les Hydropsychidae se maintiennent.

Il est difficile, compte tenu d'un plan d'échantillonnage trop irrégulier en 1980 et 1981 de mettre en évidence **d'importantes** variations inter-annuelles, cependant on peut remarquer que les principales différences **entre** années paraissent surtout liées à l'hydrologie. En effet les effectifs globaux sont plus faibles en 1981, année à forte hydraulité, qu'en 1982, année où les débits sont restés élevés, mais stables. Par ailleurs d'une année à l'autre, le passage d'une période à l'autre peut varier également sous l'effet de l'hydrologie, allongeant généralement la période hivernale et réduisant la durée de la période estivale (Cellot et Bournaud, 1986).

L'existence des communautés macrobenthiques de ce secteur repose sur deux sources de nourriture : les algues filamenteuses benthiques abondantes essentiellement en avril-mai et, pendant toute l'année, les débris organiques intra-sédimentaires (plus probablement, les Hyphomycètes qui les recouvrent). Au moment où la production **algale** est la plus importante on peut penser que la majorité des macroinvertébrés consommateurs primaires utilisent ce type de nourriture, mais seuls les Naididae sont susceptibles d'exploiter activement cette production algale aussi intense que brève en se multipliant activement par reproduction asexuée. Les effectifs des autres groupes et particulièrement ceux des Insectes ne varient pas car leur rythme de reproduction est, pour la majorité d'entre eux, annuel. La production secondaire représentée par cette pullulation de Naididae est probablement exploitée à son tour par de nombreux consommateurs secondaires et plus particulièrement par des prédateurs à taux de reproduction élevé comme les Hydres ou les Planaires Dugesiidae. Il est bien évident que des animaux à régime mixte comme les Gammare ou les Hydropsychidae utilisent également les Naididae comme source de nourriture. Ceci leur permet d'accélérer leur croissance et de produire plus rapidement de nouvelles cohortes (générations ?) **mais** cependant à un rythme bien plus lent que celui que l'on peut observer chez les Naididae.

En période hivernale, la principale (si ce n'est l'unique) source de nourriture est représentée par les débris organiques en suspension et intra-sédimentaires. Toujours abondante, cette source de nourriture ne paraît pas constituer un facteur limitant. La diminution des effectifs en hiver est surtout due aux contraintes hydrologiques.

En définitive ce secteur du Haut-Rhône héberge une faune macrobenthique dont la diversité spécifique reste élevée ce qui montre une grande souplesse d'adaptation, notamment de la part des espèces potamiques, aux contraintes mésologiques naturelles (courant, instabilité des fonds, **turbidité**, etc...). Pendant une brève période (environ 3 mois) cette faune est abondante et distribuée sur l'ensemble du chenal ce qui révèle, là encore, d'incontestables capacités à exploiter rapidement un milieu que **l'Homme** aurait jugé a priori défavorable à toute vie animale