

Le macrobenthos de la Saône

H. Tachet²
O. Gaschignard-Fossati²
B. Cellot²
A. Berly²

Mots clés : Grands cours d'eau, Saône (rivière), macrobenthos, zonation longitudinale.

Une série de dragages effectués dans la Saône au niveau de 13 stations réparties sur 377 km de rivière montre que le macrobenthos du chenal de cette rivière est, dans les stations les moins dégradées, largement dominé par les Ephéméroptères fousseurs (*Ephoron virgo* et *Ephemera lineata*). La comparaison avec le macrobenthos du Haut-Rhône indique que ce dernier, qui présente des caractéristiques mésologiques et hydrologiques similaires, se situe typologiquement plus à l'amont que la Saône. La durée et l'importance de l'étiage combinées avec les différences de pente, cette dernière influençant la vitesse du courant et la granulométrie, sont probablement les facteurs essentiels qui structurent les peuplements macrobenthiques de ces deux cours d'eau.

The macrobenthos of the Saône river

Keywords : large rivers, Saône river, macrobenthos, longitudinal zonation.

The macrobenthos of the Saône river (France) has been sampled with a dredge at 13 stations distributed along 377 km. The macrobenthos of this large river is dominated, in the least altered stations, by the burrowing may flies (*Ephoron virgo* and *Ephemera lineata*). The comparison of these benthic communities with those of the Upper Rhône river, a water course with similar discharges and dimensions, shows that the Saône is, typologically, more downstream than the Upper Rhône. The importance and the duration of low waters combined with the differences of slope are probably the most significant factors defining the composition of benthic communities of these two rivers.

1. Introduction

« *Flumen est Arar, ..., incredibili lenitate, ita ut oculis in utram partem fluat judicari non possit* ». C'est par ce commentaire de *Caesar* que la Saône (Arar) fait son entrée dans l'Histoire. En dépit de l'ancienneté de cette citation, soulignant la lenteur exceptionnelle de cette rivière, nos connaissances sur les communautés benthiques de la Saône et plus particulièrement son macrobenthos sont extrêmement réduites. En effet, à l'exception des travaux de Paris (1931) consacrés aux Cladocères et ceux de Denis et al. (1936) et de Fontaine (1959) concernant les chutes de « mannes », aucun travail n'a été publié avant

celui de Régis et al. (1980). Récemment, plusieurs études, non encore publiées, ont été réalisées par Bourrain & Bourrain (1983) et le CEMAGREF (1984). L'Agence de Bassin Rhône-Méditerranée-Corse (1984) a publié une mise au point sur la qualité des eaux de la Saône, reprenant, pour l'aspect biologique, une partie des résultats des travaux cités ci-dessus. Le travail de Leynaud et al. (1972), consacré à l'ensemble de la Saône, ne concernait que la qualité physico-chimique de ses eaux. Une étude sur l'application des indices biotiques aux grands cours d'eau, dont la Saône, vient d'être publiée par Cellot et al. (1987).

La majorité de ces travaux est basée sur des résultats obtenus à partir de relevés effectués au niveau des berges ou des herbiers, c'est-à-dire en eau peu profonde. Or dans la Saône, dont la largeur moyenne est de 150 mètres et la profondeur moyenne de

1. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français : 52.

2. U.A.C.N.R.S. 367, Ecologie des Eaux, Université Lyon I, 43 Bd. 11 Novembre 1918, F-69622 Villeurbanne cédex.

5 mètres, de telles zones n'occupent, en fait, qu'une position très marginale et représentent à peine 7 % des surfaces colonisables par les macroinvertébrés, la majeure partie du lit de la rivière étant recouverte par une lame d'eau de plusieurs mètres d'épaisseur. Le présent travail est donc consacré au macrobenthos du chenal de la Saône. Il repose sur l'analyse d'une série de prélèvements effectués en 1983, par dragage, au niveau de 13 stations réparties sur 377 kilomètres de rivière. Nous examinerons d'abord l'évolution longitudinale des peuplements macrobenthiques en fonction de différentes composantes naturelles ou artificielles susceptibles de les modifier. Nous étudierons ensuite la structure globale de ces peuplements et, par une comparaison avec ceux du Haut-Rhône, nous essaierons de définir les caractéristiques typologiques des peuplements macrobenthiques de la Saône de manière à déterminer ce qui reste des peuplements originels.

2. La Saône

2.1. Le milieu naturel

La Saône prend sa source au pied des Vosges à 405 m d'altitude (fig. 1 et 2) et draine un bassin versant d'environ 29 900 km². Elle rejoint le Rhône à Lyon (altitude 160,5 mètres) après un parcours de 482 km (Parde 1925). Son affluent principal est le Doubs dont la longueur est de 400 km. Excepté pendant les 65 premiers kilomètres, la Saône coule sur une plaine alluviale constituée de sédiments tertiaires qui correspondent au comblement du Fossé Bressan. Les pentes sont faibles (en général 0,1 à 0,2 m/km) voire très faibles, seulement 0,04 m/km sur 132 km après sa confluence avec le Doubs. Les pentes de ce dernier sont en général plus fortes : de 0,3 m à 0,5 m/km depuis Besançon jusqu'à la confluence. Les pentes du Haut-Rhône (entre Seyssel et Lyon), avant sa confluence avec la Saône, sont de l'ordre de 0,55 m/km (Perrin 1978).

2.2. Les aménagements

La Saône, comme tous les grands cours d'eau de plaine, a subi divers aménagements destinés surtout à limiter les dégâts liés aux inondations et à faciliter la navigation.

Rivière lente, la Saône est redoutée pour l'ampleur de ses inondations (sa largeur peut dépasser

deux kilomètres pendant les crues hivernales). Malgré la construction de digues, les risques liés aux inondations n'ont pas été éliminés (fig. 3a) et, excepté quelques villes comme Chalon, Mâcon et Villefranche, les rives de la Saône sont en général peu urbanisées, prairies et peupleraies occupant la majeure partie des zones inondables.

De nombreux méandres ont été recoupés pour faciliter la navigation (la longueur navigable passant de 407 à 363 kilomètres), mais ces portions court-circuitées (fig. 3b) diffèrent peu hydrologiquement des autres secteurs parce que les barrages édifiés à l'amont laissent passer l'eau au moment des crues et parce que la largeur des dérivations étant de l'ordre d'une vingtaine de mètres, la majeure partie du débit passe par les parties court-circuitées. Plusieurs barrages-écluses ont, par ailleurs, été édifiés pour relever le niveau de l'eau et éviter ainsi l'arrêt de la navigation pendant l'étiage. Quel que soit leur type, tous ces barrages laissent passer l'eau au moment des crues. De ce fait, il n'y a pas accumulation de sédiments à l'amont des barrages comme cela se produit pour les barrages de retenue.

Cinq canaux relient la Saône à d'autres réseaux hydrographiques (fig. 1). Ce sont de l'amont vers l'aval : le canal de l'Est (liaison avec la Moselle), le canal de la Marné à la Saône, le canal du Rhône au Rhin, le Canal de Bourgogne (liaison avec la Seine) et le canal du Centre (liaison avec la Loire). Les canaux arrivant en rive droite sont plus anciens (fin du XVIII^e siècle) que ceux qui arrivent en rive gauche (milieu du XIX^e). Ces canaux ont permis l'arrivée dans la Saône de nouvelles espèces comme par exemple *Dreissena polymorpha* vers 1850-1860 (Locard 1893) ou plus récemment *Gammarus ræseli* (Pacaud 1952 ; Jazdzewski & Roux 1987).

2.3. Caractéristiques mésologiques fondamentales

GRANULOMÉTRIE

Pour comparer les granulométries du Rhône et de la Saône, deux prélèvements de 10 kg ont été réalisés par dragage, au niveau du chenal, l'un dans la Saône à Beauregard, un peu en amont de Villefranche et l'autre dans le Rhône au niveau de Jons. Les sédiments ont été tamisés sur une série de tamis dont le plus fin était constitué par un tamis de 250 μ m. Les résultats de cette analyse sont représentés sur la figure 4. Les sédiments du Haut-Rhône

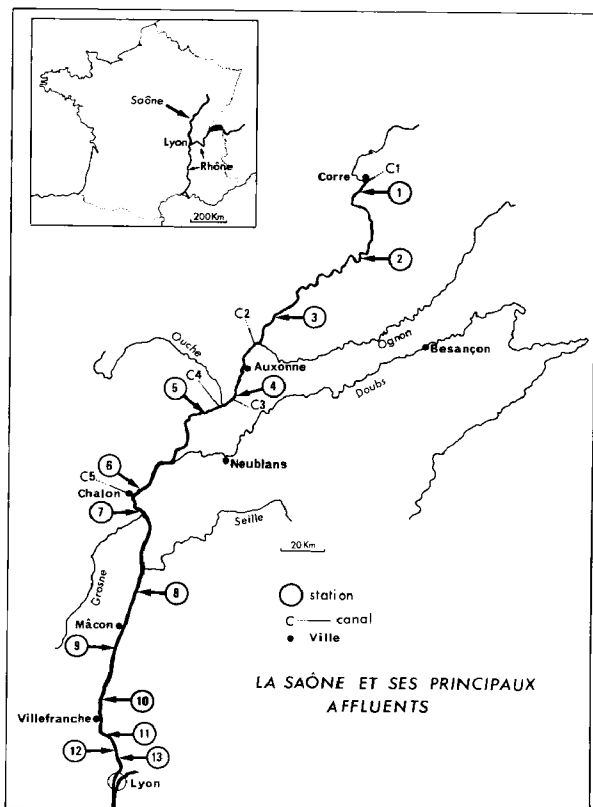


Fig. 1. Carte de la Saône et de ses principaux affluents

C1 à C5 (canaux) : C1 : canal de l'Est, C2 : canal de la Marne à la Saône, C3 : canal du Rhône au Rhin, C4 : canal de Bourgogne et C5 : canal du Centre - Chiffres circlés : position des 13 stations de prélèvement.

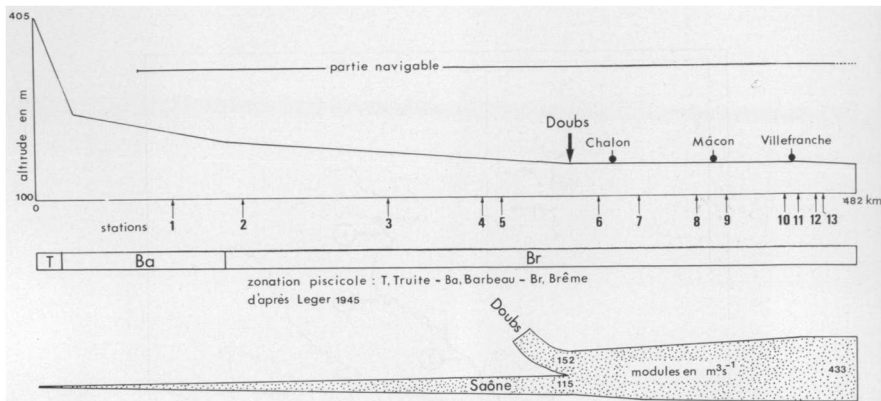


Fig. 2. Profil altitudinal - position longitudinale des 13 stations - zonation piscicole d'après Léger, 1945 - profil longitudinal des débits moyens de la Saône et du Doubs.

sont caillouteux et ceux de la Saône gravo-sableux avec cependant quelques cailloux.

HYDROLOGIE

La Saône présente typiquement un régime de type pluvial (le Doubs, au début du printemps, apportant une légère composante nivale) avec des hautes eaux d'hiver et des étiages estivaux (Pardé 1925). Son module à Lyon est de $433 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, mais il n'est que de $115 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à Auxonne contre $152 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pour le Doubs à Neublans (fig. 2). L'étiage de la Saône, long et précocé, contraste avec celui du Haut-Rhône, court et tardif, la fonte des neiges en altitude assurant à ce dernier des débits importants en début d'été (fig. 5).

L'année 1983 constitua, hydrologiquement, pour la Saône une année exceptionnelle avec deux crues successives : l'une normale en fin d'hiver et l'autre exceptionnelle de printemps avec, dans ce dernier cas, un débit à Couzon de plus de $2\,400 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Au moment des crues, les variations de débit sont plus rapides dans le Haut-Rhône que dans la Saône (fig. 6).

TEMPÉRATURE

La Saône présente des écarts thermiques plus importants que ceux du Haut-Rhône avec des

minimums hivernaux plus accusés (la Saône est susceptible de geler comme ce fut le cas, par exemple, en janvier 1985) et des maximums estivaux plus élevés que pour le Rhône (fig. 7).

AUTRES VARIABLES PHYSICOCHIMIQUES

Dans le cadre d'une étude sur la qualité des eaux de la Saône (Agence de Bassin Rhône-Méditerranée-Corse 1984), le CEMAGREF a effectué une série d'analyses physico-chimiques entre le 20 et le 22 septembre 1982 (débit : $75 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) qui complètent et actualisent les données présentées par Leynaud et al. (1972). Les chlorures sont les seuls éléments qui présentent des variations significatives (tous les autres paramètres physico-chimiques mesurés montrent des variations trop irrégulières pour qu'il soit possible de mettre en évidence une tendance quelconque). L'apport de chlorures dans la Saône est dû aux usines SOLVAY dont les rejets contiennent jusqu'à $2\,525 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ de chlorures (Agence de Bassin Rhône-Méditerranée-Corse 1984). Le Doubs, dont les eaux ne contiennent que $11 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ de chlorures, assure une certaine dilution après la confluence, mais les teneurs restent cependant de 5 à 6 fois supérieures à ce qu'elles étaient avant le rejet (fig. 8).



Fig. 3. a - Champ d'inondation à l'aval de Mâcon (crue de Décembre 1981, débit : 2 400 m³.s⁻¹), en noir les parties émergées, en pointillés le lit mineur de la Saône. b - Un exemple de méandre court-circuité pour les besoins de la navigation : la dérivation de Rigny. Dessins d'après des clichés IGN.

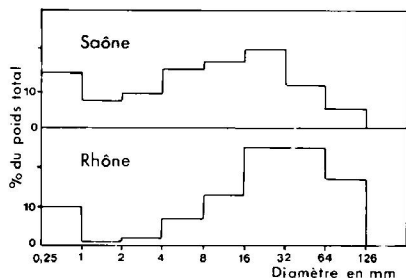


Fig. 4. Histogramme granulométrique des sédiments du chenal du Haut-Rhône à Jons et de la Saône à Beauregard.

Excepté en période de hautes eaux et au début des crues, les eaux de la Saône sont faiblement turbides : M.E.S. = 10 mg.l⁻¹ en moyenne (Agence de Bassin Rhône-Méditerranée-Corse 1984) pour la Saône, contre 7 mg.l⁻¹ pour le Haut-Rhône (Perrin 1978).

3. Matériels et méthodes

Des dragages ont été réalisés entre le 2 et le 6 août 1983 avec une drague ronde de type Railler du Baty pesant 25 kg (diamètre d'ouverture 32 cm). Ils ont été effectués au niveau de 13 stations (fig. 1 et 2) avec deux prélèvements dans le chenal, à environ 20 m de la berge, l'un du côté de la rive droite et l'autre du côté de la rive gauche.

Sur le terrain, les éléments les plus grossiers (granulométrie supérieure à 32 mm) sont brossés et

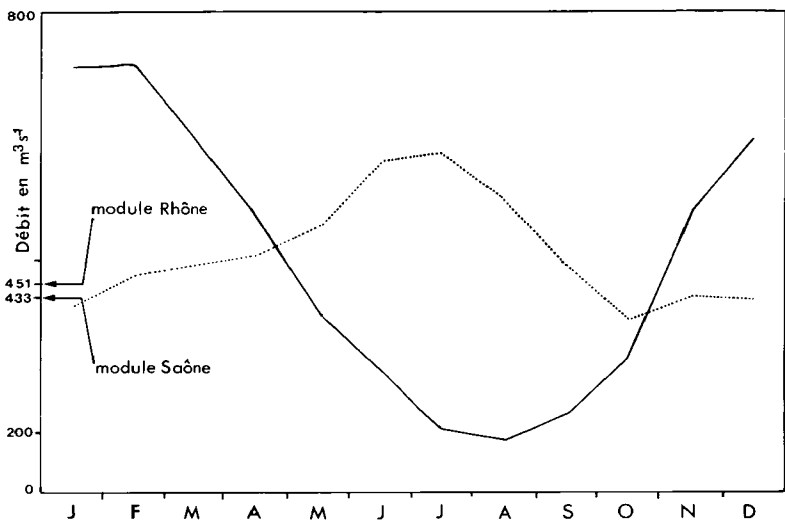


Fig. 5. Débits mensuels moyens de la Saône à Couzon (trait plein) et du Haut-Rhône (pointillés) à Sauli-Brenaz pour la période 1920-1983. D'après les données de la Compagnie Nationale du Rhône.

rejetés, le reste du prélèvement est versé dans une boîte étanche et fixé avec du formol à 10 %. Chaque dragage est précédé d'un transect de profondeur effectué à l'échosondeur de manière à déterminer la profondeur du prélèvement, la morphologie du fond et la nature du substrat (meuble ou dur).

Au laboratoire le contenu des boîtes est tamisé sur tamis de 500 μm , les animaux sont triés, déterminés et dénombrés par prélèvement. Nous n'avons pris en compte dans cette étude que les groupes faunistiques pour lesquels une détermination à un niveau spécifique (condition indispensable pour comparer ces peuplements avec ceux d'autres cours d'eau) était possible, c'est-à-dire les groupes suivants : Turbellariés, Achètes, Mollusques, Crustacés, Ephéméroptères, Plécoptères, Odonates, Coléoptères, Mégaloptères, Planipennes et Trichoptères. Les Dreissènes, abondantes dans de nombreux prélèvements, ont été systématiquement mesurées de manière à mettre en évidence d'éventuelles

variations dans la structure des populations en place. La fraction granulométrique qui a été conservée (dont la granulométrie est comprise entre 0,5 et 32 mm) a été tamisée sur une série de tamis et chaque fraction pesée.

4. Résultats

4.1. Distribution longitudinale du macrobenthos

Un total de 47 espèces a été récolté. La répartition de ces 47 espèces dans les 26 prélèvements (fig. 9) montre une faible variabilité intrastationnelle, excepté cependant pour les prélèvements de la station 1, et une forte variabilité interstationnelle particulièrement à partir de la station 10. Les peuplements des stations 2, 10 et 13 sont pauvres en espèces. Les stations 3, 4 et 5 sont les plus riches. Le prélèvement le plus riche (station 3) ne renferme que 36 % des espèces récoltées sur l'ensemble des stations.

Année 1983

Débit maximum Saône : 2404 m³s⁻¹

Rhône : 1562

Débit minimum Saône : 55

Rhône : 182

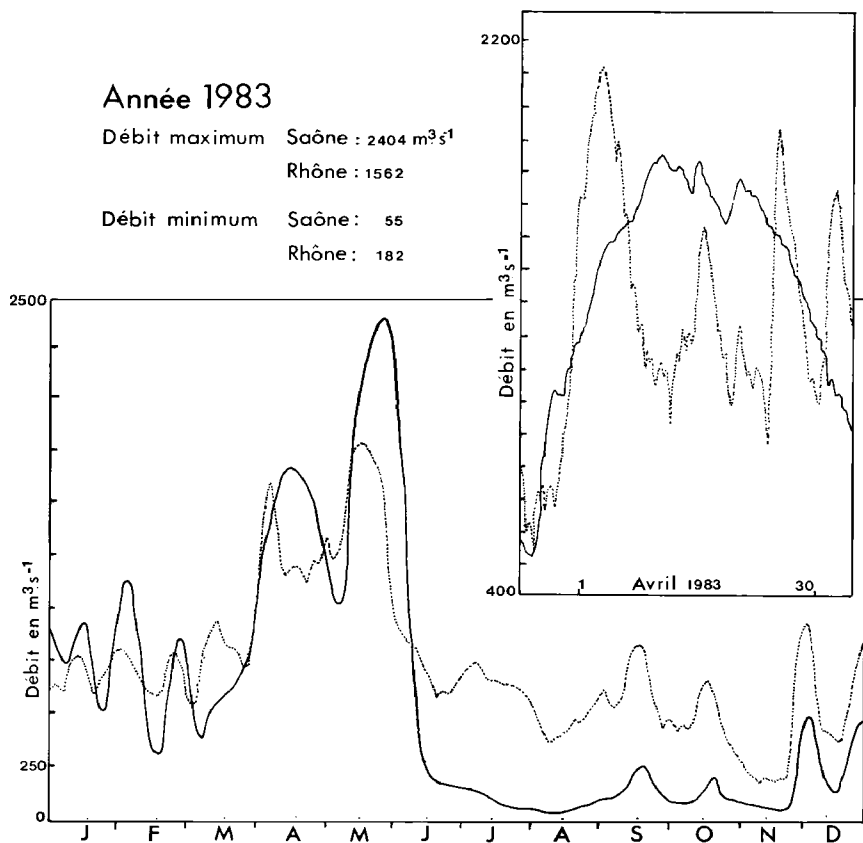


Fig. 6. Débits comparés de la Saône à Couzon (trait plein) et du Haut-Rhône (pointillés) à Sault-Brenaz pour l'année 1983. Lissage des courbes sur 8 jours. Encadré : débits journaliers de la Saône (trait plein) et du Rhône (pointillés) entre fin mars et début mai 1983.

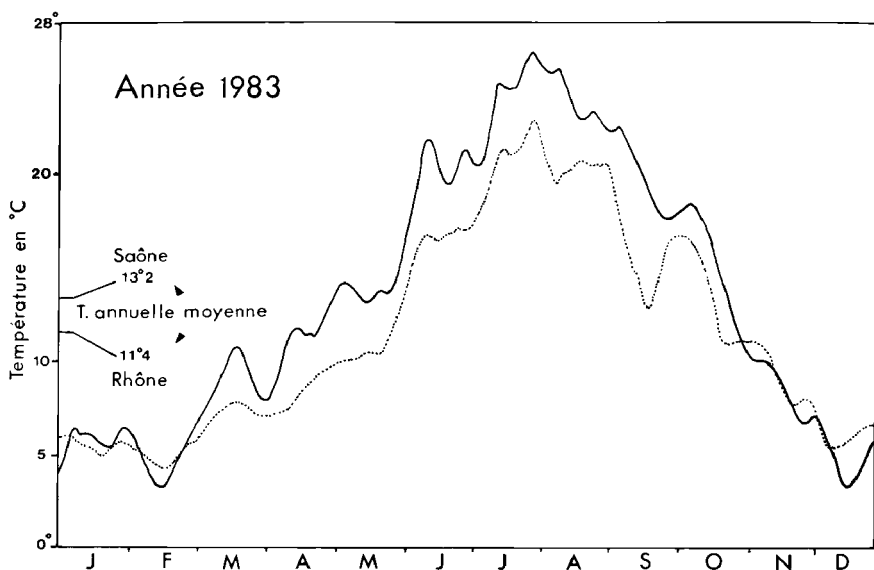


Fig. 7. Evolution comparée des températures de la Saône à Couzon (trait plein) et du Haut-Rhône (pointillés) à Sault-Brenaz en 1983. Lissage des courbes sur 8 jours. D'après les données du Service de la Navigation.

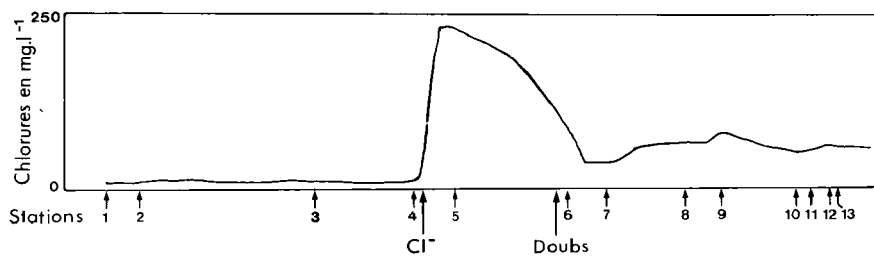


Fig. 8. Teneurs en chlorures dans la Saône (en mg.l^{-1}) d'après les données de l'Agence de Bassin. De 1 à 13 : numéro des stations. Les flèches indiquent le point de rejet des Ets Solvay (Cl^-) et l'arrivée du Doubs.

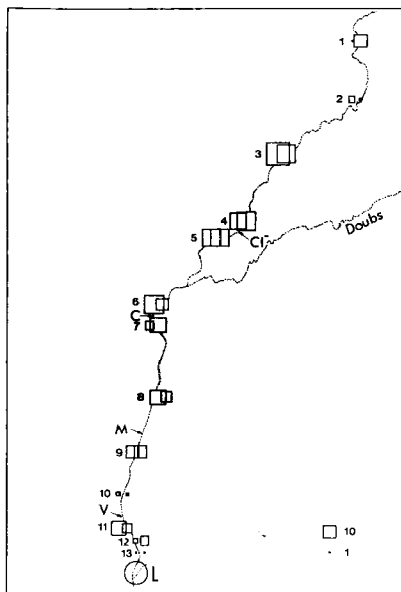


Fig. 9. Nombre d'espèces récoltées au niveau de chacune des 13 stations (deux prélèvements par station). La taille des carrés est proportionnelle au nombre d'espèces par prélèvement. En pointillés le cours de la Saône et du Doubs. C : Chalon, Cl⁻ : rejet de chlorures, L : Lyon, M : Mâcon, V : Villefranche s/Saône.

Le tableau (25 prélèvements \times 46 espèces) a été soumis à une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) de manière à mettre en évidence d'éventuelles structures et d'en définir la signification écologique (un prélèvement de la station 1 ne renfermant qu'une seule espèce n'a pas été inclus dans cette analyse).

Le taux d'inertie exprimé par les premiers facteurs est peu élevé (F1 : 16,9 %, F2 : 12,9 %, F3 : 11,6 % et F4 : 9 %) indiquant une matrice faiblement diagonalisée et donc une distribution relativement homogène des espèces. Le facteur 1 sépare nettement les 2 prélèvements de la station 10 (les seuls

à contenir *Lithoglyphus naticoides* et une abondante population de *Bythinia tentaculata*) des autres prélèvements. Le facteur 3 sépare 2 prélèvements (stations 1 et 2) où se retrouvent *Gomphus* sp. et de nombreux *Cyrnus trimaculatus*, cette dernière espèce étant plus rare dans les stations aval. Les facteurs 1 et 3, comme les facteurs 4, 5, etc... isolent ainsi un ou deux prélèvements, seul le facteur 2 oppose des groupes de stations les unes avec des coordonnées positives (stations 3, 4 et 8), les autres avec des coordonnées négatives (stations 1, 6, 7, 9, 11 et 12) mettant ainsi en évidence des différences moins ponctuelles (fig. 10).

A cette différence de distribution des stations ou des prélèvements sur le facteur 2, correspond, par définition, des profils faunistiques différents. Les espèces les plus contributives pour le groupe des stations 3, 4 et 8 sont, par ordre de contribution décroissante : *Pisidium supinum*, *Ephemera lineata*, *Ephoron virgo* et *Caenis luctuosa* et pour les stations 1, 6, 7, 9, 11 et 12 : *Helobdella stagnalis*, *Erpobdella octoculata*, *Asellus aquaticus* et *Glossiphonia complanata* (fig. 10). On notera la dominance de formes fouisseuses et faiblement tolérantes dans le premier cas et d'espèces épibenthiques et plutôt tolérantes dans le second cas.

L'étude des populations de Dreissènes (fig. 11) ne révèle de différences que pour des stations 11 et 12 où les populations sont constituées d'individus légèrement plus petits. A chaque station, la taille des individus est comprise entre 3 et 26 mm, la taille moyenne entre 10 et 14 mm. Si l'on se réfère aux courbes présentées par Stanczykowska (1977), les populations en place sont jeunes (environ 1 an), quelques individus ont entre 2 et 3 ans et pratiquement aucun individu n'a plus de 3 ans.

Les résultats qui viennent d'être présentés ne sont que l'expression d'une analyse objective des données. Il importe maintenant de rechercher si les structures mises en évidence par l'AFC ou la structure des populations de Dreissènes sont corrélées avec certaines variables mésologiques présentant une discontinuité longitudinale suffisamment importante pour modifier ces peuplements.

La confluence avec le Doubs, affluent dont le module est plus important que celui de la Saône (fig. 2) et dont les peuplements sont différents (Lanet 1985), pourrait expliquer les différences de composition faunistique mises en évidence par le facteur 2.

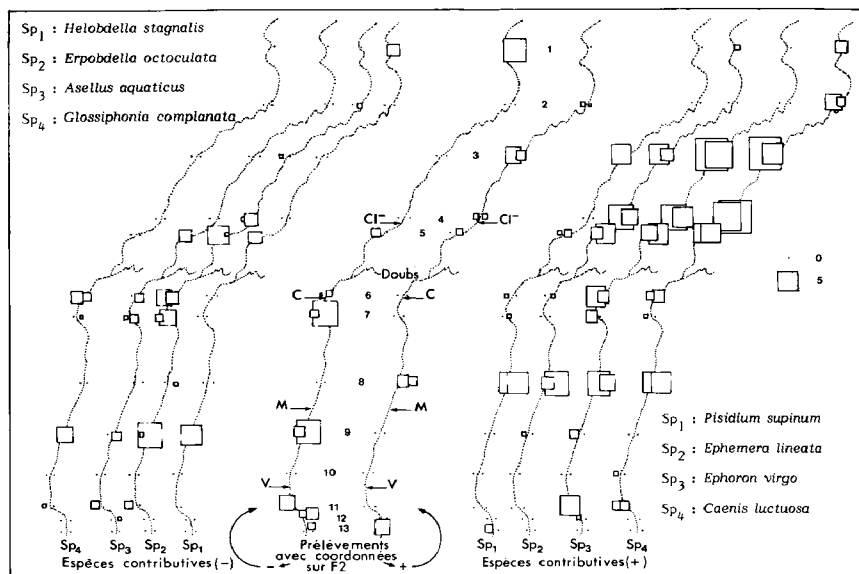


Fig. 10. Distribution des espèces les plus contributives du facteur 2 de l'AFC.

Partie centrale de la figure : projection sur une carte de la Saône des valeurs des coordonnées factorielles (taille des carrés proportionnelle à la valeur de la coordonnée sur F2 de chaque prélèvement (deux par station, sauf station 1), — : prélèvements avec des coordonnées négatives sur F2 et + : prélèvements avec des coordonnées positives sur F2.

Partie gauche de la figure : Sp₁, Sp₂, Sp₃ & Sp₄ : distribution des 4 espèces les plus contributives des prélèvements avec des coordonnées négatives sur F2. Taille des carrés proportionnelle au nombre d'individus (classes d'abondance logarithmiques de raison 2) de chacune des espèces dans le prélèvement.

Partie droite de la figure : Sp₁, Sp₂, Sp₃ & Sp₄ : distribution des 4 espèces les plus contributives des prélèvements avec des coordonnées positives sur F2. Taille des carrés proportionnelle au nombre d'individus (classes d'abondance logarithmiques de raison 2) de chacune des espèces dans le prélèvement.

Nombre de 1 à 13 : stations - C : Chalon, Cl⁻ : rejet de chlorures, M : Mâcon, V : Villefranche s/Saône.

Il est évident que les structures des communautés benthiques (fig. 10), comme celle des populations de Dreissènes (fig. 11) ne sont pas modifiées après la confluence avec le Doubs.

Les teneurs en chlorures, (fig. 8) très élevées à partir de la station 5, coïncident effectivement avec l'apparition de formes tolérantes, sans qu'il y ait toutefois disparition simultanée des espèces fousseuses (fig. 10), mais la composition faunistique de la station 8, semblable à celle des stations situées en

amont du rejet, indique que l'augmentation de la teneur en chlorures a des effets peu durables. On note par ailleurs une altération des communautés benthiques, caractérisée par la régression ou la disparition des espèces fousseuses et l'apparition massive de formes tolérantes, à l'aval des deux principales agglomérations : Chalon et Mâcon.

La granulométrie du fond, mesurée à chaque station, ne montre pas de différence significative avec celle présentée sur la figure 4. Les sédiments sont

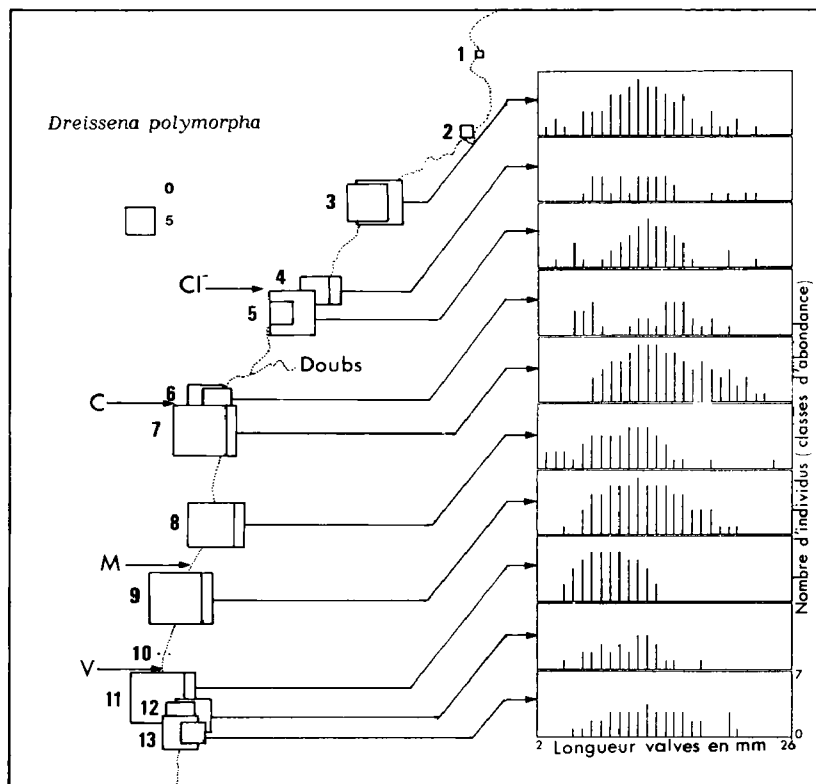


Fig. 11. Distribution de *Dreissena polymorpha* dans la Saône.

Taille des carrés proportionnelle au nombre d'individus (classes d'abondance logarithmiques de raison 2) dans chaque prélèvement et histogrammes de distribution des longueurs des valves à chaque station, le nombre d'individus pour chaque classe de taille étant exprimé en classes d'abondance logarithmiques de raison 2.

Nombre de 1 à 13 : stations - C : Chalon, Cl⁻ : rejet de chlorures, M : Mâcon, V : Villefranche s/Saône.

gravelo-sableux (la présence des Dreissènes sur des fonds aussi meubles s'explique par l'existence de quelques cailloux sur le fond (fig. 4) sur lesquels ces Bivalves peuvent se fixer). L'absence d'espèces fouisseuses à certaines stations ne peut donc être corrélée avec des différences de composition granulométrique.

En définitive, les différents niveaux d'analyse retenus ici : macroinvertébrés et populations de Dreissènes, révèlent des modifications ou perturbations locales, mais ne mettent en évidence aucune modification longitudinale de grande ampleur dans la structure des peuplements qui présentent une grande homogénéité longitudinale en dépit d'incontestables altérations locales.

4.2. Typologie du macrobenthos de la Saône

La Saône présente, au moins au niveau des dimensions (largeur et profondeur) des caractéristiques voisines de celles du Haut-Rhône. Il était de ce fait intéressant de comparer la structure des communautés benthiques de ces deux cours d'eau. Comme précédemment nous n'avons pris en compte dans cette étude que les groupes faunistiques pour lesquels une détermination à un niveau spécifique (condition indispensable pour comparer les peuplements et définir une typologie) était possible, c'est-à-dire les mêmes groupes que dans l'étude précédente. Nous avons comparé globalement les 26 prélèvements effectués dans la Saône (qui comme nous avons pu le voir, sont relativement homogènes, au moins en termes de présence-absence) avec une série de 27 prélèvements effectués en juillet et septembre 1982 avec la même drague, dans le Rhône, à environ 20 km à l'amont de Lyon par 2,5 à 7 mètres de profondeur (Gaschignard & Berly 1987). Dans les conditions qui viennent d'être définies : à la fois systématiques (sélection de groupes de macroinvertébrés), méthodologiques (dragage) et mésologiques (macrobenthos du chenal), nous avons récolté 62 espèces dans le Haut-Rhône contre 47 dans la Saône. Sur un total de 88 espèces, seules 21 espèces sont communes aux deux cours d'eau (Tableau I).

Si l'on se réfère au système de zonation d'Illies et Botosaneanu (1963) on peut considérer le Haut-Rhône comme un épipotamon et la Saône comme un métapotamon. A ces différences de niveau typologique correspond, comme le soulignait Cummins

(1973) dont les concepts ont été en partie repris par les promoteurs du River Continuum Concept (Vannote et al. 1980 ; Minshall et al. 1985) une structure fonctionnelle. Etant donné les difficultés que l'on peut rencontrer pour définir précisément la biologie de chaque espèce, nous n'avons considéré que trois niveaux : cycle vital, relation avec le substrat et alimentation (Tableau II).

Cycle vital : La proportion d'espèces à cycle exclusivement aquatique (par exemple Mollusques et Crustacés) est plus élevée dans la Saône que dans le Haut-Rhône, inversement les Insectes holométaboles (en particulier les Trichoptères) sont plus abondants dans le Haut-Rhône, alors que la proportion d'Insectes hémi-métaboles est sensiblement la même dans les deux cours d'eau.

Relation avec le substrat : les fouisseurs sont évidemment plus nombreux dans la Saône dont les fonds présentent une granulométrie plus fine que dans le Haut-Rhône. La proportion d'espèces « sédentaires » (c'est-à-dire qui occupent une position fixe pendant la plus grande partie de leur existence comme les Dreissènes ou les Hydropsychidae par exemple) est plus élevée dans le Haut-Rhône que dans la Saône.

Alimentation : La proportion d'espèces prédatrices est plus élevée dans la Saône que dans le Haut-Rhône. Cette faible proportion de prédateurs dans ce dernier est sans doute due au fait que le stress hydraulique (Statzner & Higler 1986) est plus intense dans le Haut-Rhône (Bournaud et al. 1987) que dans la Saône, empêchant ainsi la mise en place d'un réseau trophique normal. La proportion de filtreurs est sensiblement identique, même si les espèces qui assurent cette fonction ne sont pas les mêmes (comme par exemple les *Pisidium*), dans les deux cours d'eau.

5. Discussion et conclusions

La composition faunistique et la structure fonctionnelle de ces deux cours d'eau apparaissent clairement différentes, la Saône se situant, dans cette zonation longitudinale, paradoxalement plus à l'aval que le Haut-Rhône. Plusieurs facteurs mésologiques fondamentaux sont susceptibles de structurer ces peuplements, ce sont le débit, la température et la pente.

Tableau I. Liste des espèces récoltées dans le Rhône et la Saône et nombre de dragages où l'espèce est présente. Les espèces marquées d'un (*) sont communes aux deux cours d'eau.

| | Rhône 27 dragages | Saône 26 dragages |
|---|----------------------|----------------------|
| Turbellariés | | |
| * <i>Dugesia tigrina</i> | 25 | 3 |
| * <i>Dugesia</i> autres espèces | 23 | 9 |
| <i>Polycelis</i> sp. | 8 | |
| <i>Dendrocoelum lacteum</i> | 14 | |
| Achètes | | |
| * <i>Erpobdella octoculata</i> | 17 | 14 |
| * <i>Helobdella stagnalis</i> | 1 | 3 |
| * <i>Glossiphonia complanata</i> | 18 | 5 |
| <i>Glossiphonia heteroclita</i> | | 2 |
| Mollusques | | |
| Prosobranches | | |
| * <i>Bithynia tentaculata</i> | 8 | 6 |
| <i>Lithoglyphus naticoides</i> | | 2 |
| * <i>Potamopyrgus jenkinsi</i> | 1 | 2 |
| * <i>Theodoxus fluviatilis</i> | 9 | 1 |
| <i>Valvata cristata</i> | 4 | |
| <i>Viviparus viviparus</i> | | 2 |
| Pulmonés | | |
| <i>Ancylus fluviatilis</i> | 13 | |
| <i>Ferissia wautieri</i> | | 1 |
| <i>Lymnaea</i> gr. <i>peregra-auricularia</i> | 1 | |
| <i>Gyraulus albus</i> | 1 | |
| Bivalves | | |
| <i>Pisidium casertanum</i> | 5 | |
| <i>Pisidium henslowanum</i> | 1 | |
| <i>Pisidium subtruncatum</i> | 3 | |
| <i>Pisidium moitessierianum</i> | | 2 |
| <i>Pisidium supinum</i> | | 8 |
| * <i>Sphaerium corneum</i> | 10 | 3 |
| <i>Sphaerium solidum</i> | | 1 |
| <i>Anodonta cygnaea</i> | | 1 |
| <i>Unio crassus</i> | | 1 |
| <i>Unio pictorum</i> | | 4 |
| * <i>Dreissena polymorpha</i> | 3 | 22 |
| Crustacés | | |
| * <i>Asellus aquaticus</i> | 3 | 7 |
| <i>Proasellus meridianus</i> | | 3 |
| <i>Echinogammarus berilloni</i> | | 9 |
| * <i>Gammarus fossarum</i> | 27 | 3 |
| * <i>Gammarus pulex</i> | 27 | 3 |
| <i>Gammarus roeseli</i> | | 9 |
| <i>Atyaephyra desmarestii</i> | | 2 |
| <i>Orconectes limosus</i> | | 2 |
| Ephéméroptères | | |
| <i>Ephemera lineata</i> | | 11 |
| <i>Ephemera danica</i> | 1 | |
| <i>Ephoron virgo</i> | | 14 |
| * <i>Heptagenia sulphurea</i> | 26 | 2 |
| <i>Heptagenia coerulans</i> | 9 | |
| * <i>Ecdyonurus</i> sp. | 9 | 2 |
| <i>Rhithrogena diaphana</i> | 3 | |
| * <i>Caenis luctuosa</i> | 3 | 17 |
| <i>Baëtis fuscatus</i> | 23 | |
| <i>Centroptilum pennulatum</i> | | 2 |
| <i>Ephemerella ignita</i> | 4 | |

| | Rhône 27 dragages | Saône 26 dragages |
|--|----------------------|----------------------|
| Plécoptères | | |
| <i>Leuctra</i> gr. <i>fusca</i> | 10 | |
| * <i>Leuctra geniculata</i> | 1 | 1 |
| <i>Chloroperla tripunctata</i> | 2 | |
| <i>Nemoura</i> sp. | 1 | |
| Odonates | | |
| <i>Gomphus</i> sp. | | 1 |
| Coléoptères | | |
| <i>Orectochilus villosus</i> | 5 | |
| <i>Haliplus</i> sp. | | 1 |
| <i>Brychius elevatus</i> | 1 | |
| <i>Dryops</i> sp. | 1 | |
| * <i>Elmis aenea</i> | 7 | 1 |
| <i>Elmis maugetii</i> | 2 | |
| <i>Oulimnius cf major</i> | | 2 |
| <i>Esolus pygmaeus</i> | | 1 |
| <i>Esolus parallepipedus</i> | 18 | |
| <i>Limnius volkmari</i> | 4 | |
| <i>Macronychus</i> 4 - <i>tuberculatus</i> | 1 | |
| <i>Stenelmis canaliculata</i> | 1 | |
| <i>Riolus subviolaceus</i> | 1 | |
| Plannipennes | | |
| * <i>Sysira</i> sp. | 3 | 1 |
| Mégaloptères | | |
| <i>Sialis fuliginosa</i> | | 1 |
| Trichoptères | | |
| * <i>Hydropsyche contubernalis</i> | 25 | 6 |
| <i>Hydropsyche exocellata</i> | 16 | |
| <i>Hydropsyche modesta</i> | 27 | |
| <i>Hydropsyche ornata</i> | 9 | |
| <i>Hydropsyche pellucidula</i> | 6 | |
| <i>Hydropsyche siltalai</i> | 2 | |
| <i>Polycentropus flavomaculatus</i> | 1 | |
| <i>Cyrnus trimaculatus</i> | | 6 |
| <i>Ecnomus tenellus</i> | | 16 |
| <i>Lype phaeopa</i> | 1 | |
| <i>Lype reducta</i> | 2 | |
| <i>Psychomyia pusilla</i> | 24 | |
| * <i>Ceraclia dissimilis</i> | 19 | 3 |
| <i>Ceraclia</i> autres espèces. | 11 | |
| <i>Athripsodes albifrons</i> | 11 | |
| <i>Athripsodes</i> autres espèces. | 2 | |
| <i>Oecetis notata</i> | 2 | |
| <i>Setodes punctatus</i> | 24 | |

Tableau II. Structure fonctionnelle comparée des peuplements macrobenthiques du Haut-Rhône et de la Saône. Nombre d'espèces exprimé sous forme d'un pourcentage pour chacun des 3 niveaux : 1 - Cycle vita, 2 - Relations avec le substrat, 3 - Alimentation.

| 1 - CYCLE VITAL | | Nombre d'espèces en % | | |
|--------------------------------|-------------------|-----------------------|-------|----|
| | | Rhône | Saône | |
| Cycle entièrement aquatique | | 38 | 60 | |
| Cycle avec phase aérienne | Hémimétaboles | 19 | 20 | |
| | Holométaboles | nymphes terrestres | 17 | 12 |
| | | nymphes aquatiques | 26 | 8 |
| 2 - RELATIONS AVEC LE SUBSTRAT | | | | |
| Animaux "sédentaires" | | 17 | 8 | |
| Animaux "errants" | fouisseurs | 11 | 23 | |
| | épibenthiques | "nageurs" | 26 | 26 |
| | | "rampants" | 46 | 43 |
| 3 - ALIMENTATION | | | | |
| Détritivores-omnivores | filtrateurs | 21 | 23 | |
| | broyeurs-racleurs | 63 | 54 | |
| Prédateurs | | 16 | 23 | |

Les débits des deux cours d'eau, que l'on peut caractériser par leur module, sont très similaires (Haut-Rhône : 451 et Saône : 433 m³.s⁻¹), il ne semble donc pas y avoir de relation entre zonation longitudinale et débit. En réalité, si les débits moyens sont très semblables, le régime des deux cours d'eau est très différent (fig. 5) et, plus particulièrement, deux aspects de ce régime : d'une part la durée et l'importance de l'étiage et d'autre part les modalités de l'écoulement au moment des crues. Le nombre de mois d'étiage est plus élevé pour la Saône que pour le Haut-Rhône (fig. 5) ce qui permet la colonisation des fonds de la Saône par des espèces de

milieux lénitiques, comme par exemple *Ecnomus tenellus* qui, comme les Polycentropodidae, tisse un filet sur le fond. Au moment des crues, par exemple celle de Mai 1983 (fig. 6), ces populations d'*Ecnomidae* ne sont pas détruites parce que, la Saône s'étalant largement dans son lit majeur (fig. 3a), une fraction seulement des 2 400 m³.s⁻¹ en transit emprunte le lit mineur. Dans le Haut-Rhône, par contre, le flux correspondant à une crue analogue passe presque en totalité dans le lit mineur, entraînant un intense débit solide et la destruction des communautés macrobenthiques installées dans le chenal (Cellot et al. 1984).

La Saône présente une température moyenne et des écarts thermiques plus importants que le Haut-Rhône (fig. 7) et l'on pourrait penser que la présence, par exemple d'*Ephoron virgo*, une espèce que l'on retrouve en Espagne et en Afrique du Nord, soit corrélée avec ces températures estivales élevées et ces écarts thermiques importants. Sans exclure totalement cette hypothèse, on peut également supposer que l'absence de ce genre dans le Haut-Rhône est liée à la nature des sédiments (caillouteux) plutôt qu'à la température. Par ailleurs, la présence dans les deux cours d'eau d'une espèce thermophile comme *Dugesia tigrina*, laisse supposer que la température ne joue qu'un faible rôle dans la structuration des communautés benthiques ce qui confirme les observations de Statzer & Higler (1986).

La pente des deux cours d'eau est très différente (cf. § 2.1.), elle conditionne à la fois le courant et la granulométrie et c'est sans doute elle qui, avec les différences de régime, joue un rôle essentiel pour définir la composition de ces communautés et expliquer ainsi pourquoi la Saône correspond à un métapotamon et le Haut-Rhône à un épipotamon.

La plupart des cours d'eau appartenant à un niveau typologique analogue sont actuellement, au moins dans l'hémisphère Nord, profondément dégradés (Fittkau & Reiss 1983) et on peut se demander, dans le cas de la Saône, ce qui subsiste du peuplement benthique originel. En l'absence de relevés anciens, nous ne pouvons que comparer sa situation avec celle d'autres cours d'eau présentant des caractéristiques mésologiques (et donc typologiques) similaires et pour lesquels des données sur les macroinvertébrés (déterminés au niveau spécifique) sont disponibles. C'est le cas en particulier de la Volga (Behning 1928), du Rhin (Neeracher 1910, Lauterborn 1917) et de la Moselle (Mauch 1963) pour l'Europe et du Mississippi supérieur (Fremling 1960, 1964) pour l'Amérique du Nord.

Les données dont nous disposons concernent surtout les insectes et plus particulièrement les Epheméroptères, les Plécoptères et les Trichoptères.

Les fonds de ces grands cours d'eau étant constitués de sables ou d'argiles, les espèces fousseuses d'Epheméroptères (en particulier *Ephoron virgo*), dont les larves se rencontraient en abondance au début du siècle dans le cours inférieur de la Volga (Behning, 1928) et le cours moyen du Rhin (Neeracher 1910, Lauterborn 1917), font partie de ce

peuplement originel. Elles ont disparues du Rhin (Fittkau & Reiss 1983) et sont maintenant rares dans la Moselle (Mauch 1963). En Amérique du Nord, il existait dans le Mississippi supérieur (Fremling 1964) d'abondantes populations d'Epheméroptères fousseurs (*Hexagenia bilineata*, *H. limbata* et *Pentagenia vittigera*). Leurs populations paraissent avoir fortement régressé depuis cette période (Elstad 1986). La Saône, qui hébergeait d'importantes populations d'*Ephoron virgo* et d'*Ephemera lineata* (Valentin-Smith 1852, Denis et al. 1936, Fontaine 1959) a apparemment conservé son peuplement originel d'Epheméroptères fousseurs, même si leurs populations sont à la fois moins abondantes et plus localisées.

Il y a peu d'espèces de Plécoptères dans des cours d'eau du type de la Saône. Il s'agit, pour l'Europe, soit de Leuctridae (en particulier *Leuctra gr. fusca* et *Leuctra geniculata*) ou de Perlidae et notamment *Marthamea selysii* que Mauch (1963) récolte, avec une certaine constance, dans la Moselle. Excepté *Leuctra geniculata*, nous n'avons pas trouvé d'autres Plécoptères dans la Saône, mais l'absence de *Marthamea selysii* (ou celle de *M. vittipennis*) est peut-être due à la nature des fonds, ceux de la Moselle sont en effet légèrement plus grossiers que ceux de la Saône. Dans le Mississippi supérieur, une seule espèce de Plécoptères (*Perlesta placida*, un Perlidae à large distribution longitudinale), a été trouvée (Elstad 1986).

Les fonds étant meubles, les Trichoptères sont peu représentés dans le benthos du chenal. Ce sont essentiellement des Hydropsychidae, des Polycentropodidae et des Ecnomidae. Le petit nombre d'*Hydropsyche contubernalis* trouvé dans la Saône ne tient pas à un phénomène de pollution, puisque le Rhin, plus pollué chimiquement que la Saône, héberge, de nouveau, d'abondantes populations d'*H. contubernalis*, (Higler & Tolkamp 1983), mais résulte du caractère fortement léitique de cette rivière. Bournaud et al. (1987) ont en effet montré que dans le Haut-Rhône, un étiaje précoce et prolongé entraîne une réduction des populations d'Hydropsychidae. L'abondance des *Cyrmus trimaculatus* dans les stations amont, puis d'*Ecnomus tenellus* dans les stations aval (fig. 12) indique également des courants très faibles puisque la deuxième espèce se rencontre également en eau stagnante. *E. tenellus* est également abondant dans la Meuse (Mauch 1963). Dans le Mississippi supérieur, Fremling (1960) trouve trois espèces d'Hydropsychidae (*Hydropsyche orris*,

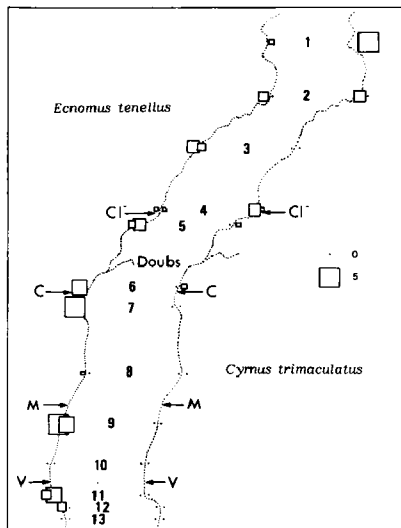


Fig. 12. Distribution des larves de *Cyrmus trimaculatus* et d'*Ecnomus tenellus* dans la Saône. Taille des carrés proportionnelle au nombre d'individus (classes d'abondance logarithmiques de raison 2) de chacune des espèces dans le prélèvement.

Nombre de 1 à 13 : stations - C : Chalon, Cl : rejet de chlorures, M : Mâcon, V : Villefranche s/Saône.

Cheumatopsyche campyla et *Potamyia flava*), ce qui laisse supposer des courants plus élevés que dans la Saône, et un Polycentropodidae (*Cyrmellus marginalis*). Cette dernière espèce occupant sans doute la niche que *Cyrmus trimaculatus* et *Ecnomus tenellus* tiennent en Europe.

L'arrivée d'espèces nouvelles dans la Saône, comme par exemple *Dreissena polymorpha*, *Potamopyrgus jenkinsi* ou *Gammarus roeseli*, de même que la dégradation des populations piscicoles (Léger 1945, Souchon 1981) liée en particulier aux aménagements du Bas-Rhône ont dû altérer un édifice trophique particulièrement instable puisque fonctionnant en milieu léntique et donc modifier ainsi la structure originelle des communautés benthiques.

Cependant, l'impossibilité pour l'Homme de s'installer de façon permanente dans les zones inondables a limité les effets destructeurs d'une anthropisation excessive qui caractérisée de nombreux grands cours d'eau européens ou Nord américains. Ceci explique que, dans certains secteurs, la Saône présente encore certains éléments des communautés benthiques originelles d'une grande rivière de plaine, dont la lenteur, comme le soulignait Caesar, est effectivement exceptionnelle.

Remerciements

Les auteurs remercient la Compagnie Nationale du Rhône et le Service de la Navigation qui leur ont permis d'utiliser les données concernant les débits et températures. Ils remercient également Mme M. Richardot-Coulet pour la détermination des Mollusques et Mme C. Roux pour la détermination des Amphipodes. Les calculs et les représentations graphiques ont été réalisés à partir de programmes mis au point par MM. D. Chessel et Y. Auda du laboratoire de Biométrie de Lyon I.

Travaux cités

- Agence de Bassin Rhône-Méditerranée-Corse. 1984. — Etude de la pollution de la Saône. Rapport de l'Agence : 162 p.
- Behning (A.). 1928. — Das Leben der Wolga. Binnengewässer, (5) : 162 p.
- Bournaud (M.), Tachet (H.) & Roux (A.L.). 1987. — The effects of seasonal and hydrological influences on the macroinvertebrates of the Rhône River, France. II - Ecological aspects. *Arch. Hydrobiol.* Suppl. Bd 76 : 25-51.
- Bourrain (X.) & Bourrain (P.). 1983. — Essai d'appréciation de l'impact des exploitations de granulats sur la macrofaune benthique de quelques frayères de Côte d'Or et de Saône et Loire. Rapport Univ. Dijon, Lab. Biol. Anim. : 21 p.
- Cellot (B.), Bournaud (M.) & Tachet (H.). 1984. — The movements of larvae of *Hydropsyche* (Trichoptera) in a large river. Proc. 4th Int. Symp. Trichoptera Ed. Morse, Clemson, 30 : 57-68.
- Cellot (B.), Mauco (D.) & Bournaud (M.). 1987. — Applications aux grandes rivières d'un indice de qualité biologique basé sur les macroinvertébrés benthiques. *Sciences de l'eau*, 6 : 473-495.
- Cemagref. 1984. — Etude écologique de la Saône entre Auxonne et Tournus - Etat de référence - Rapport Cemagref, Div. Qual. Eaux, Pêche et Pisciculture : 158 p.
- Cummins (K.W.). 1973. — Trophic relations of aquatic insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 18 : 183-206.
- Denis (J.R.), Paris (P.) & Pillon (M.). 1936. — Notes sur le *Polymitarcis virgo* Ol., la manne blanche des riverains de la Saône. *Bull. Scient. Bourgogne*, 6 : 99-104.
- Elstad (C.A.). 1986. — Macrobenthic distribution and community structure in the upper navigation pools of the Upper Mississippi River. *Hydrobiologia*, 136 : 85-100.
- Fittkau (E.J.) & Reiss (F.). 1983. — Versuch einer Rekonstruktion der Fauna europäischer Ströme und ihrer Auen. *Arch. Hydrobiol.*, 97 : 1-6.
- Fontaine (J.). 1959. — Un problème biologique intéressant : les chutes de manne. *Sci. Nat., Paris*, 32 : 9-14.

- Fremling (C.R.). 1960. — Biology and possible control of nuisance Caddisflies of the Upper Mississippi River. *Res. Bull. Iowa Sta. Univ. Sci. Technol.*, 485 : 856-879.
- Fremling (C.R.). 1964. — Mayfly distribution indicates water quality on the Upper Mississippi River. *Science*, 146 : 1 164 - 1 166.
- Gaschignard (O.) & Berly (A.). 1987. — Impact of large discharge fluctuations on the macroinvertebrate populations downstream a dam. 3rd Int. Symp. Regulated streams, Edmonton, 1985 : 145-161.
- Higler (L.W.G.) & Tolkamp (H.H.). 1983. — Hydropsychidae as bio-indicator. *Environ. Mon. Assessm.*, 3 : 331-341.
- Jazdzewski (K.) & Roux (A.L.). 1987. — Biogéographie de *Gammarus roeseli* Gervais (Crustacé Amphipode) en Europe, en particulier répartition en France et en Pologne. *Crustaceana* (sous presse).
- Lanet (B.). 1985. — Influence des extractions de granulats sur les macroinvertébrés du Doubs inférieur. Rapport DEA, Lyon : 40 p.
- Lauterborn (R.). 1917. — Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstroms. II. Teil. - *Sber. Heidelberger Acad. Wiss. Mathem. naturw.*, 5 : 1-70.
- Léger (L.). 1945. — Carte piscicole du département du Rhône. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble* : 16 p.
- Leynaud (G.), Nisbet (M.), Rofes (G.) & Verneaux (J.). 1972. — Etude à caractère synthétique d'un grand cours d'eau de plaine : la Saône. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18 : 706-717.
- Locard (A.). 1893. — Les *Dreissena* du système européen d'après la collection Bourguignat. *Revue Suisse Zool.*, 1 : 113-185.
- Mauch (E.). 1963. — Untersuchungen über das Benthos der deutschen Mosel unter besonderer Berücksichtigung der Wassergüte. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 39 : 1-172.
- Minshall (G.W.), Cummins (K.W.), Petersen (R.C.), Cushing (C.E.), Bruns (D.A.), Sedell (J.R.) & Vannote (R.L.). 1985. — Developments in Stream Ecosystem Theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 : 1 045-1 055.
- Neeracher (F.). 1910. — Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel. *Revue suisse Zool.*, 18 : 497-590.
- Pacaud (A.). 1952. — Nouvelle revue de la distribution géographique des Gammarus dans les eaux douces continentales françaises. *C.R. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 252 : 95-111.
- Parde (M.). 1925. — Le régime du Rhône (I et II). Ed. P. Masson, Lyon : 887 p. et 440 p.
- Paris (P.). 1931. — Crustacés de la Saône moyenne. *Bull. Scient. Bourgogne*, 1 : 27-31.
- Perrin (J.F.). 1978. — Signification écologique des peuplements benthiques du Haut Rhône français. Thèse de 3^e cycle, Lyon : 171 p.
- Regis (J.), Gaudé (T.), Pattee (E.), Persat (H.) & Zandonella (P.). 1980. — La Saône à son entrée dans l'agglomération lyonnaise : étude physicochimique et biologique. *Bull. Soc. Limn. Lyon*, 10 : 550-573.
- Souchon (Y.). 1981. — Recensement des zones sensibles et des biotopes aquatiques remarquables de la Saône depuis sa confluence avec le canal de l'Est jusqu'au Rhône. Rapport Conseil Supérieur de la pêche : 21 p.
- Vannote (R.L.), Minshall (G.W.), Cummins (K.W.), Sedell (J.R.) & Cushing (C.E.). 1980. — The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 130-137.
- Stanczykowska (A.). 1977. — Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes. *Polsk. Arch. Hydrobiol.*, 24 : 461-530.
- Statzner (B.) & Higler (B.). 1986. — Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Fresh. Biol.*, 16 : 127-139.
- Valentin-Smith (J.E.). 1852. — Monographie de la Saône. Revue du Lyonnais. Impr. L. Boitel : 33-168.