

Classification biologique des lacs jurassiens à l'aide d'une nouvelle méthode d'analyse des peuplements benthiques¹

II. Nature de la faune

V. Verneaux²

J. Verneaux²

A. Guyard²

Mots clés : Sédiments lacustres, macrobenthos, typologie, taxons repères.

Le présent article constitue la deuxième partie d'un triptyque consacré à la classification biologique (parties I et II) de 9 lacs de la Franche-Comté jurassienne en relation avec les facteurs écologiques (partie III).

Cinquante-quatre taxons ont été répertoriés par l'application d'un protocole original d'analyse comparative de la macrofaune des sédiments (Verneaux et al. 1993a). Appliquées à quarante-deux taxons déterminés au genre, des analyses factorielles des correspondances permettent de sélectionner vingt-trois taxons (taxons repères) hiérarchisés par analyse de la distribution bathymétrique de leur densité relative et de leur fréquence.

Utilisés pour caractériser les peuplements benthiques à 4 profondeurs ($Z_0 : 2 \text{ m}$, $Z_1 : 0,25 Z_{\text{max}}$, $Z_2 : 0,50 Z_{\text{max}}$, $Z_3 : 0,75 Z_{\text{max}}$) ils permettent d'établir une classification des systèmes lacustres qui est alors comparée à une précédente classification obtenue par analyse de la biodiversité en zone littorale ($B_0 = v_0 \sqrt{d_0}$) et de l'évolution de la variété avec la profondeur relative exprimée par un indice de déficit taxonomique $f_i = kv_i/v_0$ (Verneaux et al. 1993a).

Cette étude de la nature de la faune montre :

- qu'en zone littorale, où les conditions mésologiques sont optimales, les systèmes étudiés, non pollués globalement, possèdent tous des taxons repères sensibles et se différencient essentiellement par le critère adéquat quantitatif B_0 ,
- que la modification de la nature de la faune avec la profondeur constitue un critère d'appréciation du mode de fonctionnement des systèmes susceptible de compléter utilement l'indice de déficit taxonomique f_i .

Ce travail souligne la nécessité d'associer, en matière de typologie, une analyse des 3 critères fondamentaux que sont la variété, la densité et la nature de la faune.

Biological classification of some French Jura lakes thanks to a new comparative analysis of the macrobenthic populations II. Nature of the fauna

Keywords : Lake sediments, macrobenthos, typology, guide taxa.

This paper constitutes the second part of a triptych dealing with the biological classification of nine lakes of the French Jura (parts I and II) in relation to ecological parameters (part III).

Fifty four taxa have been found thanks to the use of a sampling method applied to the sediments macrofauna (Verneaux et al. 1993 a). Factorial correspondence analysis, applied to forty two genera allow the determination of twenty three particular taxa (guide taxa) classified thanks to the analysis of their relative density and their frequency in relation to depth.

These taxa are used to characterize the communities to be found at four depths ($Z_0 : 2 \text{ m}$, $Z_1 : 0,25 Z_{\text{max}}$, $Z_2 : 0,50 Z_{\text{max}}$, $Z_3 : 0,75 Z_{\text{max}}$) in the nine lakes of the Jura. They enable us to establish a classification of the systems which can be compared with the previous classification based on the analysis of the littoral biodiversity ($B_0 = v_0 \sqrt{d_0}$) and the relative bathymetric evolution of the variety expressed by a taxonomical deficit index $f_i = kv_i/v_0$ (Verneaux et al. 1993 a).

The study of the nature of the fauna shows that :

- in the littoral zone, where ecological conditions are good, all the lakes studied (none of which being strongly polluted) have sensitive taxa and the differentiation of the systems is obtained from the quantitative criterion B_0 ;
- the bathymetric evolution of the nature of the fauna constitutes an adequate criterion to evaluate the way lakes function, which may be used as an addition to the taxonomical deficit index f_i .

Thanks to this work we're led to the conclusion that, as far as typology is concerned, it is necessary to use a combination of the three fundamental criteria : variety, density and nature of the fauna.

1. Recherches faisant partie d'un programme bénéficiant de l'aide financière de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse et du Conseil Régional de Franche-Comté.

2. Laboratoire d'Hydrobiologie-Hydroécologie de l'Institut des Sciences et des Techniques de l'Environnement (I.S.T.E.) de l'Université de Franche-Comté, Place Leclerc, 25030 Besançon Cedex, France.

Texte d'une communication effectuée dans le cadre du Colloque - *Limnologie appliquée et application de la Limnologie* - Besançon, Franche-Comté, 16-19 Novembre 1992.

1. Introduction

Dans une première partie (Verneaux et al. 1993a), une nouvelle méthode de classification biologique des lacs a été proposée. Cette méthode, fondée sur un protocole précis d'analyse comparative de la macrofaune benthique permet d'évaluer l'aptitude biogène des systèmes considérés par l'utilisation d'un indice biologique littoral ($B_0 = v_0 \sqrt{d_0}$) et d'un indice de distribution bathymétrique de la variété ($f_i = kv_i/v_0$). Il a été souligné que si les deux paramètres de base de l'analyse des peuplements, la variété, en l'occurrence générique, et la densité permettent de hiérarchiser l'aptitude biogène des systèmes étudiés, dont aucun n'est nettement pollué en zone

littorale [lacs oligobiotiques à polybiotiques (de *polus* : nombreux et beaucoup)], une lacune subsistait en ce qui concernait les lacs oligobiotiques (avec peu de faune) susceptibles de se situer dans le groupe des lacs eubiotiques (de *eu* = bien, vrai) ou dans celui des lacs dysbiotiques (de *dus* = en difficulté, perturbé) suivant la nature de la faune.

Cette deuxième partie propose donc une étude de la nature des peuplements benthiques par utilisation de taxons repères dont la sensibilité globale à l'évolution bathymétrique du complexe écologique est évaluée.

Le tableau 1 résume les acquis précédents, nécessaires à la compréhension du présent exposé.

Tableau 1. Données relatives :

- à la morphologie de 9 lacs du Jura : A : Abbaye, B : Bonlieu, H : Châlain, L : Clairvaux, I : Ilay, M : Maclu, N : Narlay, R : Remoray, S : Saint-Point
- au protocole d'échantillonnage utilisé : Z_0, Z_1, Z_2, Z_3 : isobathes prospectées — n_0, n_1, n_2, n_3 : nombre d'échantillons par isobathe
- au classement biologique proposé (Verneaux et al. 1993a) :
 B_0 : indice biologique littoral = $v_0 \sqrt{d_0}$
 f_i : indice de distribution faunistique ou de déficit faunistique = $k_i \cdot v_i / v_0$.

Table 1. Data on :

- the morphology of the 9 lakes of the Jura : A : Abbaye, B : Bonlieu, H : Châlain, L : Clairvaux, I : Ilay, M : Maclu, N : Narlay, R : Remoray, S : Saint-Point.
- the sampling method used : Z_0, Z_1, Z_2, Z_3 : concerned isobaths — n_0, n_1, n_2, n_3 : number of samples at each isobath
- the biological classification proposed (Verneaux et al. 1993a) :
 B_0 : littoral biological index = $v_0 \sqrt{d_0}$
 f_i : bathymetric distribution index of faunistical deficit index = $k_i \cdot v_i / v_0$.

	A	B	H	L	I	M	N	R	S
alt. (m)	910	803	450	534	778	779	750	850	850
A (ha)	80	17	232	56	72	22	40	95	419
Z ₀ = - 2m
Z ₁ = 0,25 Z _{max} (m)	4,5	3,8	8	5	8	6,3	10	5	10
Z ₂ = 0,50 Z _{max} (m)	9	7,5	15	10	16	12,5	20	13	20
Z ₃ = 0,75 Z _{max} (m)	13,5	11,3	24	15	24	18,8	30	20	30
n ₀	14	8	15	12	13	9	10	11	21
n ₁	9	8	11	7	10	6	7	8	16
n ₂	8	6	10	7	8	5	6	8	16
n ₃	4	5	9	6	5	4	4	7	13
B ₀ = v ₀ √d ₀	265	105	715	196	390	500	310	690	920
f ₁ = k ₁ v ₁ /v ₀	0.73	0.55	1.00	1.00	0.67	0.94	0.48	0.68	0.97
f ₂ = k ₂ v ₂ /v ₀	0.50	0.50	0.86	1.00	0.48	0.93	0.18	0.61	0.98
f ₃ = k ₃ v ₃ /v ₀	0.50	0.33	0.77	0.67	0.30	0.62	0.09	0.36	0.98

La notion de taxons repères est préférée à celle de taxons indicateurs utilisée dans la plupart des typologies. Il semble en effet, que selon les lacs étudiés, les significations attribuées aux taxons diffèrent nettement :

— pour certains auteurs (Saether 1975, 1979, Wiederholm 1980), la présence ou l'absence d'espèces

indicatrices serait liée à la concentration en nutriments du système traduisant son « niveau trophique » (« trophic level ») estimé par les teneurs en sels d'azote et de phosphore ou des mesures de la production primaire,

— pour d'autres (Brundin 1958, Rieradevall & Prat 1991), les différentes communautés indicatrices se

distribueraient essentiellement en fonction de la concentration en oxygène au niveau des sédiments. Toutefois, Kansanen et al. (1984) à propos des facteurs contrôlant les associations chironomidiennes notent : « ... it can be seen that oxygen concentration is surprising unimportant in separating the groups ». Ainsi, la notion de taxons repères sera-t-elle employée ici sans aucune référence à un déterminisme paramétrique précis, par ailleurs en cours d'analyse et qui fera l'objet de la troisième note.

2. Rappels - Taxons participant à l'analyse

Les caractéristiques des lacs, le protocole d'analyse comparative, les critères utilisés et le classement résultant des lacs sont exposés dans la première partie (Verneaux et al. 1993a).

2.1. Macrofaune des sédiments - répertoire des principaux taxons

Parmi les 104 taxons répertoriés (dont 98 genres), 54 taxons ont été retenus pour la première analyse après regroupement des genres peu fréquents et abandon des taxons marginaux dans les systèmes étudiés (Tableau 2).

2.2. Résultats de l'AFC globale

Une AFC globale (Benzecri 1973) a été réalisée à partir d'une matrice constituée de 54 lignes correspondant aux 54 taxons retenus et 36 colonnes correspondant aux 4 profondeurs étudiées pour chacun des 9 lacs.

Les résultats obtenus à partir des densités relatives (densités pondérées par la densité maximale atteinte par chaque taxon) dans le plan déterminé par les deux premiers axes ont été présentés antérieurement (Verneaux et al. 1993a).

Cette première analyse a montré que si l'ensemble des stations se répartissait le long de l'axe F₁ dans un ordre de profondeur croissante et de variété taxonomique décroissante, la plupart des taxons demeurerait groupée en un noyau central. Seuls les Nématodes macroscopiques (54), *Chaoborus* (9), les Tubificidae avec soies capillaires (53), *Chironomus* (30) et les Tubificidae sans soies capillaires (52) apparaissent comme discriminants et se répartissent le long de l'axe F₁ susceptible de traduire l'évolution de l'ensemble des paramètres mésologiques avec la profondeur. Ces cinq taxons, qui à eux seuls

Tableau 2. Fréquence dans les relevés (%N) et abondance relative (%d) des 54 taxons retenus pour la première AFC.

Table 2. Occurrence and relative abundance of the 54 taxa considered in the first AFC.

Taxons	Code	Fréquence (%N)	Densité (%d)
Odonates	1	11	0.71
Trichoptères	2	52	5.81
autres Epheméroptères	3	10	0.09
<i>Ephemera</i>	4	25	0.74
<i>Caenis</i>	5	47	3.60
Coléoptères	6	14	1.48
<i>Sialis</i>	7	50	0.70
Ceratopogonidae	8	52	2.75
<i>Chaoborus</i>	9	72	6.43
<i>Cricotopus</i>	10	11	0.11
<i>Nanocladius</i>	11	14	0.22
<i>Orthocladius</i>	12	8	2.30
<i>Paracladius</i>	13	16	0.25
<i>Psectrocladius</i>	14	22	3.73
<i>Parakiefferiella</i>	15	8	2.13
<i>Ablabesmyia</i>	16	47	1.10
<i>Procladius</i>	17	83	3.06
<i>Tanypus</i>	18	25	0.70
<i>Thienemannimyia</i>	19	11	1.38
Pentaneurini (indét.)	20	22	0.54
<i>Cladotanytarsus</i>	21	83	4.18
<i>Constempellina</i>	22	8	0.18
<i>Micropsectra</i>	23	8	0.57
<i>Paratanytarsus</i>	24	56	0.76
<i>Rheotanytarsus</i>	25	8	0.13
<i>Stempellina</i>	26	8	0.21
<i>Stempellinella</i>	27	14	0.24
<i>Tanytarsus</i>	28	86	7.82
<i>Cladopelma</i>	29	47	0.50
<i>Chironomus</i>	30	83	2.12
<i>Cryptochironomus</i>	31	25	0.75
<i>Camplochironomus</i>	32	11	0.07
<i>Cryptotendipes</i>	33	11	0.35
<i>Demicryptochironomus</i>	34	28	0.14
<i>Dicrotendipes</i>	35	44	0.98
<i>Einfeldia</i>	36	77	2.07
<i>Endochironomus</i>	37	25	0.57
<i>Glyptotendipes</i>	38	19	0.21
<i>Microtendipes</i>	39	33	0.42
<i>Pagastiella</i>	40	16	0.71
<i>Parachironomus</i>	41	28	0.27
<i>Paracladopelma</i>	42	28	0.17
<i>Paratendipes</i>	43	36	0.30
<i>Polypedilum</i>	44	39	1.50
<i>Pseudochironomus</i>	45	28	1.50
<i>Tribelos</i>	46	22	0.30
<i>Pisidium</i>	47	75	1.53
<i>Bithynia</i>	48	14	0.28
<i>Gyraulus</i>	49	11	0.22
<i>Valvata</i>	50	8	0.70
Oligochètes autres			
que Tubificidae	51	26	0.57
Tubificidae			
sans soies capillaires	52	70	4.68
avec soies capillaires	53	97	9.30
Nématodes	54	31	14.24

représentent 86 % de la contribution totale à l'axe F_1 , appartiennent à la faune profonde et sont particulièrement euryèces.

3. Analyses complémentaires et classement des genres

3.1. Détermination des taxons repères

Une seconde série d'AFC est effectuée en ne conservant que les taxons déterminés au genre et

après élimination des taxons discriminants dans la première analyse (9-30). Une AFC est réalisée à chaque profondeur à partir des densités relatives des 42 genres retenus.

Les résultats obtenus en Z_0 , Z_1 , Z_2 sont similaires ; on observe un éclatement du noyau central et une distribution des lacs pour chaque profondeur en fonction de particularités faunistiques (Tableau 3).

Tableau 3. Taxons particuliers associés aux peuplements des sédiments des 9 lacs du Jura à différentes profondeurs. Lacs et profondeurs selon le tableau 1.

Table 3. Characteristic taxa of the benthic communities of the 9 lakes of the Jura at different depths (lakes and depths as in Table 1).

	Z_0	Z_1	Z_2	Z_3
A	Sialis	Constempellina	Microtendipes	
B			Chaoborus	
H	Paracladius	Parakiefferiella	Parakiefferiella	
L	Parakiefferiella	Ephemera		Pisidium
I	Caenis	Pisidium	Endochironomus	Tanytus
M	Thienemannimyia	Thienemannimyia	Thienemannimyia	
N	Micropsectra		Chaoborus	
R	Cricotopus	Cryptotendipes		Chaoborus
S	Cryptochironomus	Rheotanytarsus	Caenis	

Ces genres caractérisant les lacs à certaines profondeurs sont, pour la plupart, trop peu fréquents pour être considérés comme taxons repères pour l'ensemble des 9 lacs jurassiens.

Deux critères ont donc été retenus afin de déterminer les genres repères :

- leur contribution aux axes F_1 , F_2 et F_3 ,
- leur fréquence par rapport aux stations (N).

La figure 1 présente la répartition des 42 genres à la profondeur Z_0 en fonction de leur fréquence (N) et de leur contribution maximale (ctr max) à l'un des 3 premiers axes. La prise en compte de ces 3 axes est justifiée du fait des pourcentages d'inertie très voisins représentés pour chacun d'eux (F_1 : 21,93 %, F_2 : 18,18 %, F_3 : 17,90 %). Les taxons se distribuent dans 4 groupes principaux.

Le groupe A est constitué de taxons fréquents mais peu discriminants susceptibles de coloniser la zone littorale des 9 lacs. Dans ce groupe se trouvent les chironomidés *Procladius*, *Cladotanytarsus*, *Tanytarsus*, *Einfeldia* et le mollusque *Pisidium*.

Le groupe B est constitué de taxons à la fois peu fréquents et peu discriminants dont les chironomidés

Cricotopus, *Orthocladius*, *Paracladius*, *Rheotanytarsus*, *Stempellinella* et *Pagastiella*.

Dans le groupe C se rencontrent des taxons peu fréquents, mais très discriminants constituant la faune particulière de certaines zones littorales et dont la présence peut être imputable à des caractéristiques habitationnelles de la zone de prélèvement (proximité de ceintures végétales, afférences lotiques...). Ce groupe est constitué par les chironomidés *Nanocladius*, *Thienemannimyia*, *Constempellina*, *Micropsectra*, *Camptochironomus* et le gastéropode *Gyraulus*.

Le groupe D contient les taxons suffisamment fréquents ($N \geq 25$ %) et discriminants (ctr max ≥ 25 %) pour être retenus comme repères pour l'ensemble considéré. Ce sont l'éphéméroptère *Ephemera*, les chironomidés *Ablabesmyia*, *Paratanytarsus*, *Cladopelma*, *Cryptochironomus*, *Dicrotendipes*, *Endochironomus*, *Microtendipes*, *Paracladopelma*, *Paratendipes*, *Polypedilum* et *Pseudochironomus*.

Une analyse semblable a été effectuée en Z_1 , Z_2 et Z_3 pour les taxons fréquents ($N \geq 25$ %) afin de

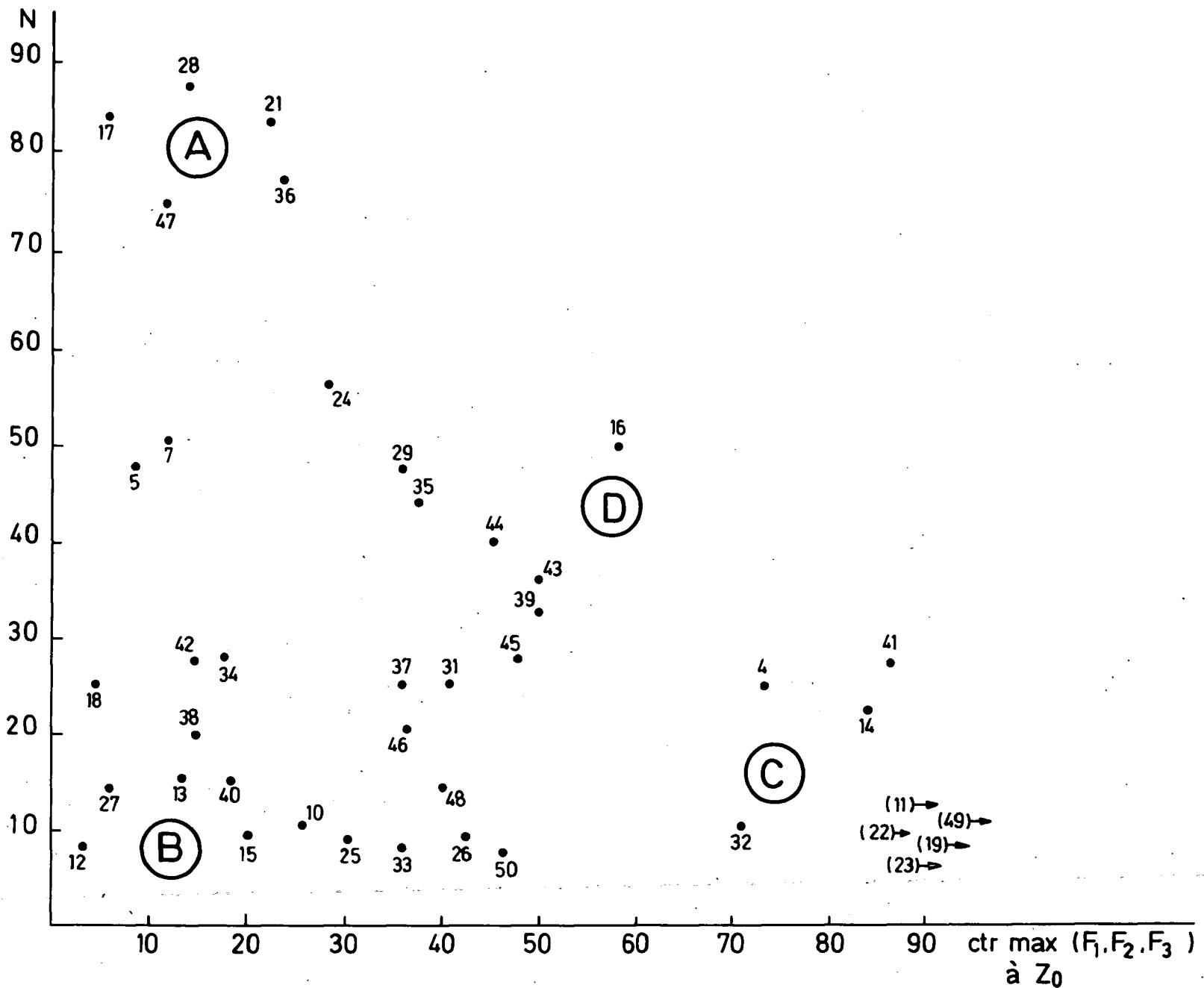


Fig. 1. Répartition des 42 taxons en fonction de leur fréquence dans les relevés (N) et de leur contribution maximale (ctr max) à l'un des trois premiers axes d'une AFC effectuée en Z_0 (9 lacs - 42 taxons - densités relatives).

Fig. 1. Distribution of 42 taxa in relation to their occurrence (N) and their maximal contribution (ctr max) at one of the first three axes of AFC made at Z_0 (9 lakes - 42 taxa - relative density).

vérifier s'ils étaient discriminants à l'une au moins des 3 profondeurs relatives.

Les résultats rapportés dans le tableau 4 permettent d'extraire des 42 genres considérés 21 genres repères auxquels sont ajoutés les genres s'étant révélés les plus discriminants dès la première analyse (9-30).

Parmi ces 23 genres repères, 78 % sont des chironomidés. Ce résultat confirme l'intérêt de l'étude de cette famille en matière de typologie lacustre

(Thienemann 1936, Brundin 1958, Prat 1978, Sæther 1979, Wiederholm 1980).

3.2. Hiérarchisation des genres repères

3.2.1. Distribution bathymétrique de la densité relative et de la fréquence

Le degré d'euryécie des genres repères est évalué par la prise en compte de 2 critères :

— la distribution bathymétrique de la densité relative (D%) traduisant l'évolution de la capacité

Tableau 4. Taxons (numérotés comme dans le tableau 2) dont la fréquence N est supérieure ou égale à 25 % et dont la contribution maximale (ctr max) à l'un des 3 premiers axes des AFC est supérieure ou égale à 25 % à l'une au moins des 4 profondeurs ($Z_0 - Z_1 - Z_2 - Z_3$).

Table 4. Taxa (numbered as in Table 2) which have an occurrence (N) and a maximum contribution (ctr max) at one of the first three axis of the AFC higher or equal to 25 % at least at one of the four depths ($Z_0 - Z_1 - Z_2 - Z_3$).

Profondeur	Axes AFC		
	F1	F2	F3
Z_0	39-41-44	4-16-24-43-45	29-31-35-37
Z_1	42	7-16-24-35-44	5-18-34-36-41
Z_2			7-18-34-35-36-41
Z_3	17-47		5-21-24-35-45

de développement des genres en fonction de la modification du complexe mésologique avec la profondeur ;

— la distribution bathymétrique de la fréquence des genres par rapport au nombre de lacs dans lesquels ils sont présents (N%) qui permet d'évaluer leur préférendum bathymétrique. Pour un taxon t_1 : N% à Z_i = nombre de fois où t_1 est recensé à Z_i / nombre de lacs où t_1 est recensé à l'une au moins des 4 profondeurs.

Une AFC est effectuée entre les 23 taxons repères et les densités et fréquences relatives considérées aux 4 profondeurs étudiées. La figure 2 présente la répartition des taxons et des descripteurs (D_i, N_i) dans le plan déterminé par les deux premiers axes de l'AFC.

On constate une distribution des taxons et des descripteurs le long de l'axe F_1 en fonction de la profondeur et un regroupement des genres repères en 10 groupes taxonomiques numérotés sur le graphe de l'AFC de 1 à 10 dans l'ordre de tolérance écologique décroissante. La position relative des groupements et des descripteurs permet de proposer un classement des taxons selon leur degré d'euryécie. Dans un ordre décroissant de sensibilité générale, la hiérarchisation obtenue figure dans le tableau 5.

Il a été vérifié que l'ensemble des taxons pris comme repères et essentiellement ceux des degrés supérieurs, n'appartenaient pas à une faune inféodée aux zones littorales mais étaient susceptibles de coloniser des milieux profonds.

La distribution bathymétrique des larves de chironomides, d'*Ephemera* et de *Sialis*, étudiée par Brundin (1949) pour 24 lacs suédois est comparée à la hiérarchisation obtenue.

L'examen de la fréquence à laquelle se rencontrent les taxons repères proposés aux profondeurs relatives maximales ($Z_0 - Z_1 - Z_2 - Z_3$) dans les 24 lacs suédois (Tableau 6) montre que :

- les taxons repères des niveaux inférieurs de sensibilité appartiennent essentiellement à la faune profonde des lacs de Suède. Ils ont été répertoriés le plus fréquemment (N > 50 %) à la profondeur maximale Z_3 ;
- les genres des niveaux supérieurs (10-9-8) se rencontrent le plus fréquemment en Z_0 ou Z_1 , excepté *Polypedium* dont la fréquence maximale est en Z_2 .

Il faut noter que le genre *Ephemera* est susceptible, lorsque les conditions écologiques le permettent, de coloniser la profondeur Z_3 .

Globalement, on note une bonne correspondance entre la hiérarchisation des taxons repères et la profondeur maximale la plus fréquemment atteinte par ces taxons dans les lacs suédois. Les divergences observables ci-dessus peuvent provenir de l'existence de nombreuses espèces aux exigences écologiques différentes au sein d'un même genre.

3.2.2. Hiérarchisation proposée et données typologiques

Dans les principales typologies lacustres, notamment celle de Lundbeck ou Decksbach (*in* Brinkhurst 1974) le genre *Tanytarsus* est considéré comme indicateur de milieux oligohumiques et non désoxygénés et permet de différencier les lacs « à *Tanytarsus* » des lacs « à *Chironomus* ». Dans le groupe des lacs du Jura, ce genre, présent dans 86 % des stations, est susceptible de coloniser tous les lacs à toutes les profondeurs et n'apparaît donc pas

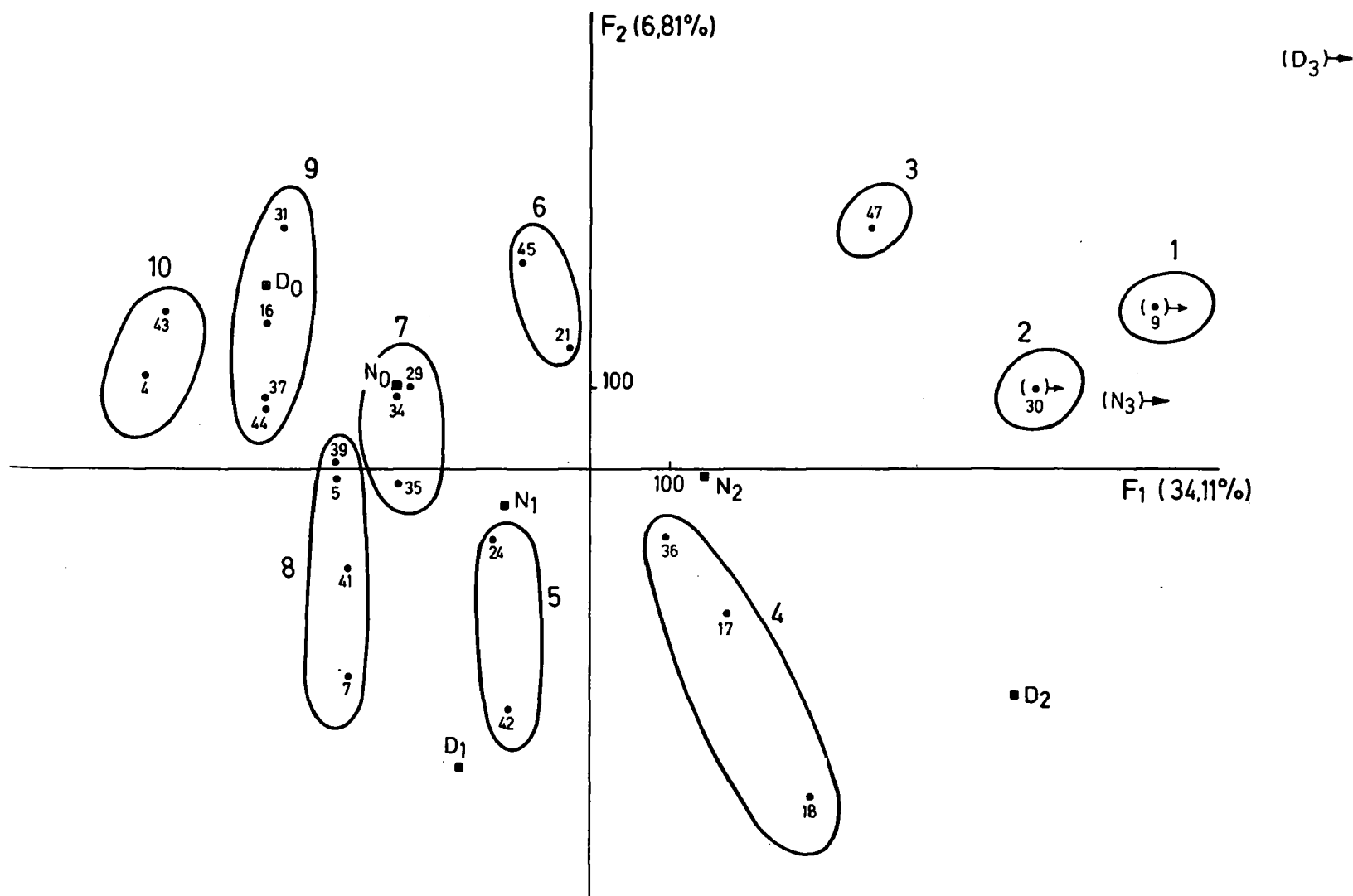


Fig. 2. Distribution des taxons et des descripteurs dans le plan déterminé par les 2 premiers axes d'une AFC. [23 taxons, 2 descripteurs (D_i , N_i), 4 profondeurs Z_0 - Z_1 - Z_2 - Z_3].

Fig. 2. Distribution of taxa and descriptors in the plane constituted by the first two axes of AFC [23 taxa - 2 descriptors (D_i , N_i), four depths : Z_0 - Z_1 - Z_2 - Z_3].

discriminant bien que les systèmes étudiés se différencient essentiellement au niveau physico-chimique, par le taux de matière organique dans leurs sédiments (Verneaux et al. 1987).

De plus, la hiérarchisation présentée, obtenue sans référence aux paramètres mésologiques, traduit une sensibilité globale des taxons. De ce fait, une comparaison avec les taxons indicateurs proposés par les auteurs de typologie lacustre serait hasardeuse et prématurée. Ainsi, McGarrigle (1980) détermine, par un examen des corrélations entre le taux de matière organique des sédiments et les taxons présents, une faune préférant les sédiments riches en matière organique dans laquelle se retrouvent les

genres peu sensibles *Procladius* et *Chironomus* et une faune ayant peu d'affinité pour la matière organique dans laquelle les genres *Polypedilum*, *Demicryptochironomus* et *Microtendipes* appartiennent à des degrés élevés de sensibilité dans le classement obtenu dans les lacs jurassiens. En revanche, dans cette deuxième catégorie se trouve également *Cladotanytarsus* appartenant au degré 6 dans le classement de la faune des lacs jurassiens. L'absence d'homogénéité dans les résultats obtenus par différents auteurs souligne l'intérêt de la détermination des espèces, surtout lorsque, se fondant sur des données autécologiques on se propose de définir des espèces « indicatrices ».

Tableau 5. Niveaux de sensibilité globale des groupements taxonomiques repères et profondeurs maximales atteintes par les taxons repères :
 observée : profondeur maximale atteinte observée dans la présente étude
 littérature : profondeur maximale mentionnée dans la littérature.

Table 5. Total sensitivity level of the taxonomic groups and maximum depth of the datum taxa :
 observed : maximum depth observed in this study
 in literature : maximum depth founded in the literature.

Niveau de sensibilité	Taxons	observée	Z max littérature	références
Degré 10 :	Ephemera	10	20-60	Real & Prat (1991)
	Paratendipes	10	80	Juget (1958)
Degré 9 :	Ablabesmyia	25	60	Brundin (1949)
	Cryptochironomus	30	155	Zschokke (1911)
	Endochironomus	20	20-60	Real & Prat (1991)
	Polypedilum	20	-	Thut (1968)
Degré 8 :	Caenis	38	50	Zschokke (1911)
	Sialis	26	-	
	Microtendipes	20	-	
	Parachironomus	30	-	
Degré 7 :	Cladopelma	28	20-60	Real & Prat (1991)
	Dicrotendipes	30	50	Juget (1958)
	Demicryptochironomus	25	40	Bonomi & Ruggiu (1966)
Degré 6 :	Cladotanytarsus	35	19-50	Real & Prat. (1991)
	Pseudochironomus	30	-	
Degré 5 :	Paratanytarsus	36	110	Brundin (1949)
	Paracladopelma	20	-	
Degré 4 :	Procladius	40	110	Brundin (1949)
	Einfeldia	35	-	
	Tanytus	23	20-60	Real & Prat (1991)
			200	Zschokke (1911)
Degré 3 :	Pisidium	40	309	Juget (1958))
Degré 2 :	Chironomus	40	80	Zschokke (1911)
Degré 1 :	Chaoborus	40	200	Slack (1965)

4. Nature des peuplements et classement biologique des lacs

Afin de déterminer d'éventuelles relations entre la nature de la faune (np_i), appréciée à l'aide des taxons repères, la capacité au développement des peuplements benthiques littoraux et le mode de

fonctionnement des systèmes (évalués respectivement par B_0 et f_i), les peuplements de chaque lac à chaque profondeur ont été caractérisés par la sensibilité du genre repère présent appartenant au niveau le plus élevé dans la hiérarchie proposée (Tableau 7).

Tableau 6. Fréquences des taxons repères aux profondeurs relatives dans 24 lacs de Suède étudiés par Brundin (1949).
Table 6. Occurrence of the guide taxa at the relative depths in 24 Swedish lakes studied by Brundin (1949).

Taxons	Niveau de sensibilité	Z ₀	Nmax (%)			
			Z ₁	Z ₂	Z ₃	
<i>Ephemera</i>	10	3 8	12	25	25	
<i>Paratendipes</i>		1 0 0	0	0	0	
<i>Ablabesmyia</i>	9	4 6	9	9	36	
<i>Criptochironomus</i>		0	5 0	0	5 0	
<i>Endochironomus</i>		8 3	17	0	0	
<i>Polypedilum</i>		2 2	0	4 5	33	
<i>Caenis</i>	8	5 0	5 0	0	0	
<i>Microtendipes</i>		5 6	0	29	15	
<i>Parachironomus</i>		4 0	6 0	0	0	
<i>Sialis</i>		2 5	5 0	0	25	
<i>Cladopelma</i>	7		non répertorié			
<i>Dicrotendipes</i>		2 0	2 0	4 0	2 0	
<i>Demicryptochironomus</i>		4 4	1 4	1 4	2 8	
<i>Cladotanytarsus</i>	6	1 6	3 5	3 3	1 5	
<i>Pseudochironomus</i>		2 0	6 0	0	2 0	
<i>Paratanytarsus</i>	5	6 6	0	1 7	1 7	
<i>Paracladopelma</i>		0	2 8	1 5	5 7	
<i>Procladius</i>	4	0	0	6	9 4	
<i>Einfeldia</i>		5 0	0	5 0	0	
<i>Tanytus</i>			non répertorié			
<i>Pisidium</i>	3	0	1 0	2 0	7 0	
<i>Chironomus</i>	2	0	0	0	1 0 0	
<i>Chaoborus</i>	1	0	0	0	1 0 0	

4.1. Peuplements littoraux et indice biologique littoral ($B_0 = v_0 \sqrt{d_0}$, Tableau 7)

En zone littorale, la plupart des lacs étudiés possèdent *Ephemera* ou *Paratendipes* comme taxon repère (niveau 10). Seuls se singularisent les lacs de l'Abbaye et de Bonlieu, tous deux oligobiotiques, avec des peuplements caractérisés par un taxon repère de niveau 9 et 8. Un regroupement des lacs de l'Abbaye et de Bonlieu ayant déjà été observé par un examen de l'origine de leurs apports en matière organique qui est principalement allochtone (Verneaux et al. 1987), il est probable que la nature de

la faune littorale reflète des « types biologiques » particuliers. En outre, le lac de Clairvaux, également oligobiotique, ne se différencie pas des autres lacs, plus biogènes, par la nature de sa faune littorale. Ces résultats montrent qu'il n'existe pas dans les lacs étudiés de rapports étroits entre le critère quantitatif B_0 et la présence ou l'absence de genres repères sensibles dans les peuplements littoraux, et que, dans les limites de détermination choisies (genres), la nature de la faune en zone littorale ne permet pas une différenciation des systèmes lacustres jurassiens, cette dernière étant susceptible d'apparaître lorsque l'unité d'analyse est l'espèce.

Tableau 7. Classification des 9 lacs du Jura à partir de la nature des peuplements (np_i) et indices de distribution faunistique (f_i). \bar{f} = valeur moyenne de l'indice de distribution faunistique ($\bar{f} = f_1 + f_2 + f_3/3$).

Table 7. Classification of the 9 lakes of the Jura in relation to the nature of the communities (np_i) and faunistical distribution index (f_i). \bar{f} = mean values of the faunistical distribution index ($\bar{f} = f_1 + f_2 + f_3/3$).

	S	H	L	M	N	I	R	A	B
B_0	920	715	196	500	310	390	690	265	105
nP_0	10	10	10	10	10	10	10	9	8
nP_1	10	10	10	10	10	10	9	8	6
f_1	0,97	1	1	0,94	0,48	0,67	0,68	0,73	0,55
nP_2	9	9	9	9	8	6	9	8	6
f_2	0,98	0,86	1	0,93	0,18	0,48	0,61	0,50	0,50
nP_3	8	6	4	4	1	4	3	6	2
f_3	0,98	0,77	0,67	0,62	0,09	0,30	0,36	0,50	0,33
\bar{f}	0,98	0,88	0,88	0,83	0,25	0,48	0,55	0,58	0,46

4.2. Modification bathymétrique des peuplements et indice de distribution faunistique

Les systèmes de hiérarchisation et de caractérisation des peuplements proposés impliquent que toute modification du niveau de sensibilité du peuplement traduit une modification du complexe mésologique. Ainsi, l'étude de la nature des peuplements à chaque profondeur permet de classer les systèmes lacustres en fonction de la profondeur à partir de laquelle il y a disparition des taxons repères les plus sensibles. Le classement obtenu figure dans le tableau 7.

Une comparaison entre le classement obtenu par la nature des peuplements et celui obtenu par l'étude de la distribution bathymétrique de la variété permet de conclure que les systèmes les plus eubiotiques conservent des taxons sensibles en Z_1 , Z_2 et même Z_3 (S,L,H,M) et que les systèmes dysbiotiques perdent leurs taxons les plus sensibles dès Z_1 (exemples : B, A, R).

Il existe donc une relation étroite entre les indices de distribution bathymétrique de la faune (f_i) et les modifications de la nature des peuplements avec la profondeur (np_i). Cette relation est soulignée par la corrélation existant entre le classement des lacs par l'utilisation de taxons repères et les valeurs de l'indice f moyen (r de Spearman = 77,31 %, probabilité = 98,54 %).

Par contre, il semble que la signification des indices f_i à chaque profondeur relative et celle des taxons repères soient différentes. L'examen de la nature de la faune permet de mettre en évidence des modifications mésologiques n'ayant pas encore de

répercussion sur la variété faunistique (chute de np_i et maintien de f_i , exemples Bonlieu, Abbaye entre Z_2 et Z_3) et l'indice f peut varier indépendamment de la nature des peuplements de par la disparition de taxons particuliers impropres à être retenus comme repères dans le système considéré (exemples Narlay, Ilay de Z_0 à Z_1). Ces remarques conduisent à penser qu'une correction des indices f_i par la nature de la faune permettrait une caractérisation plus précise des systèmes lacustres. En outre l'examen de la nature de la faune doit permettre de remédier à l'insuffisance des critères f et B_0 pour différencier des systèmes qualifiés d'oligobiotiques-eubiotiques (B_0 faible, $f_1, f_2, f_3 \approx 1$ - Verneaux et al. 1993 a).

Ces lacs correspondraient en fait à des systèmes soit :

- oligotrophes si les taxons repères caractérisant les peuplements sont sténoèces ;
- pollués ou sénescents, possédant dès Z_0 des taxons repères très euryèces.

Il apparaît donc que les 3 critères fondamentaux d'analyse des peuplements sont complémentaires et qu'une détermination précise du type et du mode de fonctionnement des lacs nécessite une étude conjointe de la variété, de la densité et de la nature de la faune.

5. Conclusions et perspectives

A partir d'une liste faunistique composée de 54 taxons obtenus par 650 prélèvements de sédiment répartis sur 9 lacs à des profondeurs relatives à la

profondeur maximale, des analyses factorielles des correspondances (stations-taxons), des analyses de la distribution bathymétrique de la densité et de la fréquence, ont permis l'obtention d'une liste de 23 taxons repères, classés en fonction de leur sensibilité à l'évolution du complexe mésologique avec la profondeur.

L'examen de la nature des peuplements, caractérisés par la présence des taxons repères et dont les modifications avec la profondeur sont liées au mode de fonctionnement des systèmes, permet de nuancer le classement initial des lacs obtenus par l'étude des critères quantitatifs de l'analyse des peuplements que sont la variété et la densité. Dans un contexte plus général de typologie lacustre, la prise en compte de la nature des peuplements est nécessaire afin d'augmenter le pouvoir déterminant du système de classement biologique initial.

Ces travaux soulignent la nécessité d'associer, en matière de typologie, une analyse de la variété, de la densité et de la nature de la faune.

Les taxons repères retenus dans notre système étant essentiellement des chironomidés déterminés au niveau générique, le caractère discriminant de cette famille nous incite à poursuivre cette étude de la distribution bathymétrique des peuplements (analysée par les 3 paramètres variété-densité-nature) au niveau spécifique.

La première étape de cette nouvelle approche est l'établissement d'un protocole original d'échantillonnage, conservant les principaux caractères du protocole comparatif, et permettant l'obtention des stades imaginaires et nymphaux nécessaires à la détermination spécifique de la majorité des chironomidés. Les travaux s'orientent également vers une meilleure définition de la sensibilité des taxons en s'affranchissant des particularités habitationnelles par l'utilisation de substrats artificiels.

Il est à noter également que, si l'analyse de l'évolution des peuplements avec la profondeur permet de différencier les 9 lacs considérés, l'examen de leur peuplement profond par les systèmes de typologie proposés par Saether (1979) ou Wiederholm (1980) aboutit à leur regroupement dans la catégorie des systèmes « eutrophes », terme englobant des types écologiques et des modes de fonctionnement très divers.

Ce dernier point sera examiné prochainement puisque les recherches se poursuivent dans le but

d'établir les correspondances entre les paramètres mésologiques, les taxons repères, le classement biologique et la typologie des systèmes lacustres.

Travaux cités

- Benzecri J.P. 1973. — *L'analyse des données*. I : *La Taxonomie*, 615 p. II : *L'analyse des correspondances*, 620 p., Dunod éd., Paris.
- Brinkhurst O.R. 1974. — *The Benthos of Lakes*. Mc Millan Press, Ltd, London and Basingstoke : 190 p.
- Bonomi G. & Ruggiu D. 1966. — II Macrobenton profondo del Lago di Mergozzo. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 20 : 153-200.
- Brundin L. 1949. — Chironomiden and andere Bodentiere der Südschwedischen Urgebirgsseen. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 30 : 1-914.
- Brundin L. 1958. — The bottom faunistic lake type system and its application to the southern hemisphere. Moreover a theory of glacial erosion as a factor of productivity in lakes and oceans. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 13 : 288-297.
- Juget J. 1958. — Recherches sur la faune de fond du Léman et du lac d'Annecy. *Ann. Stat. Cent. Hydrobiol. appl.*, 7 : 9-94.
- Kansanen P.H., Aho J. & Paasivirta L. 1984. — Testing the benthic lake type concept based on chironomid associations in some Finnish lakes using multivariate statistical methods. *Ann. Zool. Fennici*, 21 : 55-76.
- Mc Garrigle M.L. 1980. — The distribution of chironomid communities and controlling sediment parameters in L. Derravaragh, Ireland. *Chironomidae. Ecology, Systematics, Cytology and Physiology*. Ed. D.A. Murray, Pergamon Press, Oxford-New-York : 275-282.
- Prat N. 1978. — Benthos typology of Spanish reservoirs. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20 : 1647-1651.
- Real M. & Prat N. 1991. — Changes in the benthos of five Spanish reservoirs in the last 15 years. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24 : 1377-1381.
- Rieradevall M. & Prat N. 1991. — Benthic fauna of Banyoles Lake (NE Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24 : 1020-1023.
- Saether O.A. 1975. — Nearctic chironomids as indicators of lake typology. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 3127-3133.
- Saether O.A. 1979. — Chironomid communities as water quality indicators. *Holarct. Ecol.*, 2 : 65-74.
- Slack H.D. 1965. — The profundal fauna of Loch Lomond, Scotland. *Proc. R. Soc., Edinburgh*, 55 (6) : 272-297.
- Thienemann A. 1936. — Alpine Chironomiden-Ergebnisse von Untersuchungen in der Gegend von Garmisch - Partenkirchen, Oberbayern. *Arch. Hydrobiol.*, 30 : 167-262.
- Thut R.N. 1968. — A study of the profundal bottom fauna of lake Washington. *Ecol. Monogr.*, 39 (1) : 79-99.
- Verneaux J., Remy F., Vidonne A. & Guyard A. 1987. — Caractères généraux des sédiments de 10 lacs jurassiens. *Sci. Eau*, 6 (1) : 107-128.
- Verneaux J., Verneaux V. & Guyard A. 1993a. — Classification biologique des lacs jurassiens à l'aide d'une nouvelle méthode d'analyse des peuplements benthiques. I. Variété et densité de la faune. *Annls Limnol.*, 29 (1) : 59-77.
- Wiederholm T. 1980. — Chironomids as indicators of water quality in Swedish lakes. *Acta Universitatis Carolinae-Biologica*, 1978 : 275-283.
- Zschokke F. 1911. — *Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas*. Verlag von Dr. Werner Klinkhardt. Leipzig : 239 p.