

Copyright Notice:

This material is presented to ensure timely dissemination of scholarly and technical work. Copyright and all rights therein are retained by authors or by other copyright holders. All persons copying this information are expected to adhere to the terms and constraints invoked by each author's copyright. In most cases, these works may not be reposted without the explicit permission of the copyright holder.

Nous mettons ce document à disposition sous cette forme dans le but d'assurer la plus grande diffusion de nos travaux scientifiques et techniques, en particulier auprès des étudiants. Le copyright et tous les droits restent la propriété des auteurs et des éditeurs. Nous prions chaque personne utilisant ces informations de respecter les droits et copyright des auteurs et éditeurs. Dans la plupart des cas, ces travaux ne peuvent être réexpédiés sans la permission explicite du détenteur des droits.

ÉLÉMENTS POUR UNE TYPOLOGIE FONCTIONNELLE DES EAUX COURANTES: 1. REVUE CRITIQUE DE QUELQUES APPROCHES EXISTANTES*

par Jean-Gabriel WASSON

CEMA GREF - Division Qualité des Eaux, Pêche et Pisciculture, Laboratoire d'hydroécologie Quantitative
3 quai Chauveau - 69009 LYON - France

MOTS-CLÉS : Bassin versant - Classification - Eaux courantes - Ecologie - Revue - River Continuum Concept - Typologie - Zonation.

KEY-WORDS : Classification - Review - River - River Continuum Concept - Stream - Typology - Watershed - Zonation.

RÉSUMÉ (Mise au point)

SUMMARY (Review)

Les principales approches de la typologie des eaux courantes sont passées en revue.

Les premières classifications à but piscicole, malgré leurs bases écologiques, n'ont pas fait école. En Europe ont été développés des systèmes de zonation (sectorisation amont-aval) reliant les changements des peuplements de poissons ou d'invertébrés à l'évolution de paramètres de nature morphodynamique, thermique ou chimique. La réalité des zonations et l'influence respective des facteurs qui les déterminent sont discutées.

Les classifications visent à caractériser des segments homogènes de cours d'eau. Certaines n'utilisent que des paramètres abiotiques. En Grande Bretagne, les rivières ont été classées à partir des espèces d'invertébrés en relation avec des paramètres chimiques et morphodynamiques ; cela aboutit à la discrimination de zones, mais aussi des types de rivières qui diffèrent par le substrat ou l'alcalinité.

Le River Continuum Concept, proposé aux USA comme modèle théorique du fonctionnement énergétique d'un écosystème originel standard, a été fortement critiqué pour certains postulats. Le R. C. C. prédit l'évolution longitudinale du métabolisme global, de la diversité des invertébrés en réponse à la variabilité du milieu physique, et de leur répartition en groupes fonctionnels alimentaires suivant les apports organiques. Des corollaires concernent le recyclage des nutriments, l'importance de l'hétérogénéité spatio-temporelle du milieu, et le rôle de la végétation rivulaire. Mais les données ne supportent que partiellement la théorie, et dans les zones moyennes des cours d'eau les conditions régionales et locales semblent prépondérantes pour expliquer les données biologiques. Cette importance fonctionnelle du bassin versant a été soulignée par d'autres auteurs.

En conclusion, une méthode typologique à but pratique devrait combiner ces différentes approches, c'est-à-dire (1) s'appuyer sur une description quantifiée des peuplements et des facteurs clés du fonctionnement biologique, (2) s'appliquer à des segments homogènes quant aux caractères morphodynamiques et physico-chimiques, et (3) s'intégrer à une classification écologique des bassins versants.

Main typological approaches for fluvial waters. A critical review

The first classifications aimed at fishery management, although firmly ecological, were not followed. European workers developed zonation systems (i. e. longitudinal sectioning), linking changes in fish or invertebrates communities to changes in morpho-hydraulic, thermal or chemical parameters. The reality of zones, and relative influence of zonation factors are discussed.

Classifications try to characterize homogenous river reaches. Some use only abiotic factors. British rivers were classified in using invertebrate species, related to chemical and morpho-hydraulic parameters. This classification led to discrimination of zones, but also of rivers types due to substratum characters or alkalinity.

The USA evolved River Continuum Concept is a theoretical standard for pristine river ecosystem energetics, firmly criticized for some tenets. R. C. C. predict longitudinal evolution of ecosystem metabolism, macroinvertebrate diversity as a response to environmental variability, and distribution of invertebrate functional feeding groups according to organic inputs. Some corollaries deal with nutrients cycling, environmental spatio-temporal heterogeneity, and functional importance of riparian vegetation. But data only partially support the theory, and in middle reaches regional and local conditions seem the most effective in determining biologies. This functional importance of watershed has been emphasized by other workers.

As a conclusion, a practical typological method should combine these different approaches, i.e. (1) using quantitative data on biota and biological functioning key factors, (2) being applied to homogenous reaches according to physico-chemical and morpho-hydraulic parameters, and (3) being integrated to an ecological classification of watersheds

INTRODUCTION

Après deux décennies durant lesquelles les problèmes soumis aux hydrobiologistes concernaient essentiellement la pollution de eaux, le thème de «la gestion équilibrée des milieux aquatiques», enfin considérés dans leur globalité, tend à émerger comme une préoccupation dans les scénarios d'aménagement touchant l'espace non urbanisé. Cette évolution, depuis longtemps préconisée par ces mêmes hydrobiologistes, leur pose en retour des questions fondamentales qu'ils ne sauraient éluder. En effet, gérer signifie conserver un patrimoine, planifier l'utilisation de ressources, prévoir l'impact à long terme des actions préconisées et être en mesure d'en évaluer et contrôler les effets. Très logiquement, les gestionnaires des cours d'eau demandent alors aux scientifiques des méthodes pour évaluer les potentialités d'une rivière, en diagnostiquer les perturbations, et en prévoir l'évolution, cela bien sûr, au moindre coût.

Nous n'avons pas toutes les réponses, mais à l'évidence il nous faut appréhender le fonctionnement du système et l'interpréter en fonction de sa situation écologique particulière ; cela sous-entend implicitement un modèle de référence adapté à la région considérée. Un torrent alpin, une rivière normande, un cours d'eau méditerranéen n'ont pas les mêmes potentialités et réagissent différemment à une même perturbation ; ils appartiennent à des types distincts, ayant chacun leur fonctionnement propre, ce qui signifie que dans chaque cas la structure de la communauté biologique est déterminée par des facteurs différents. Nous avons donc besoin d'une «typologie fonctionnelle» des eaux courantes, comme outil de base pour une gestion rationnelle de ces systèmes sur des bases écologiques.

Il existe bien évidemment de nombreuses «typologies», mais sous ce terme très général sont regroupées des approches n'ayant en commun que l'objet de la recherche: proposer un système simple et généralisable de caractérisation des systèmes d'eaux courantes. Ainsi les appellations de zonations, de classification, de continuum ou de typologie font en fait référence à des concepts très différents qu'il importerait de préciser.

On trouvera dans HAWKES (1975), BOTOSANEANU (1979), et partiellement dans WRIGHT *et al.* (1984) et MINSHALL *et al.* (1985) des revues détaillées des nombreuses tentatives effectuées dans ce domaine. Notre propos est ici d'analyser dans l'optique de la problématique définie ci-dessus, les principales méthodes utilisées en France ainsi que les approches théoriques susceptibles d'application pour décrire et caractériser un tronçon de cours d'eau. Les perspectives de recherche découlant de cette analyse seront développées ultérieurement.

1 - LES PIONNIERS

1.1. LA CAPACITÉ BIOGÉNIQUE DE LÉGER (1909)

LEGER énuméra au début du siècle, avec une vision réellement écologique, tous les facteurs à prendre en considération pour évaluer la «capacité biogénique», c'est-à-dire la productivité piscicole potentielle, d'un cours d'eau à salmonidés. Les données à recueillir portent sur la morphologie (pente, largeur, profondeur), le régime hydrologique, la vitesse du courant, le substrat, la chimie de l'eau, les températures extrêmes, la nature des rives et de la végétation rivulaire avec la faune d'insectes associée et l'orientation par rapport au vent, la nature géologique de la vallée et son couvert

Végétal, enfin toute la flore et la faune aquatiques en insistant sur la quantité (mesurée en volume) de la faune nutritive pour les poissons ; les aspects concernant la pêche ou le braconnage, la pathologie des poissons, les obstacles aux migrations ne sont pas oubliés, pas plus que les pollutions, aménagements, ou contraintes administratives. Malheureusement, aucun de ces paramètres n'est réellement quantifié, et l'observateur attentif et expérimenté évalue la capacité biogénique « comme un examinateur qui doit juger un candidat et lui attribuer une note pour un examen » (LEGER, 1909).

Plus tard, la méthode a été étendue aux cours d'eau à Cyprinidés (LEGER, 1945), et des cartes piscicoles ont été dressées pour quelques départements du sud-est de la France. Ces cartes constituent à l'heure actuelle de précieux documents de référence.

La capacité biogénique, avec quelques améliorations (VIBERT, 1948) sert à déterminer le nombre d'alevins à déverser dans un cours d'eau pour une production optimale, et à calculer le montant d'une indemnisation à verser aux sociétés de pêche, à la suite d'une pollution (TROCHERIE, 1984). Le fait que cette méthode soit encore utilisée en France à l'heure actuelle prouve au moins que l'intuition écologique de son auteur était assez proche de la réalité des faits.

1.2. LA CLASSIFICATION ÉCOLOGIQUE DE RICKER (1934)

Aux U.S.A., le pionnier de la typologie semble avoir été RICKER (1934), avec sa classification écologique de certains cours d'eau de l'Ontario. Il énumère ainsi les facteurs les plus importants à considérer :

- composition chimique des roches et des sols du bassin versant, qui déterminent la dureté de l'eau et son pH ;
- types de sols et végétation du bassin versant, qui déterminent la turbidité
- vitesse du courant
- nature du substrat
- température de l'eau
- largeur et profondeur, qui avec le courant déterminent le débit
- flore et faune, déterminée par les facteurs précédents et la biogéographie
- enfin l'oxygène, influencé par tous les facteurs précédents.

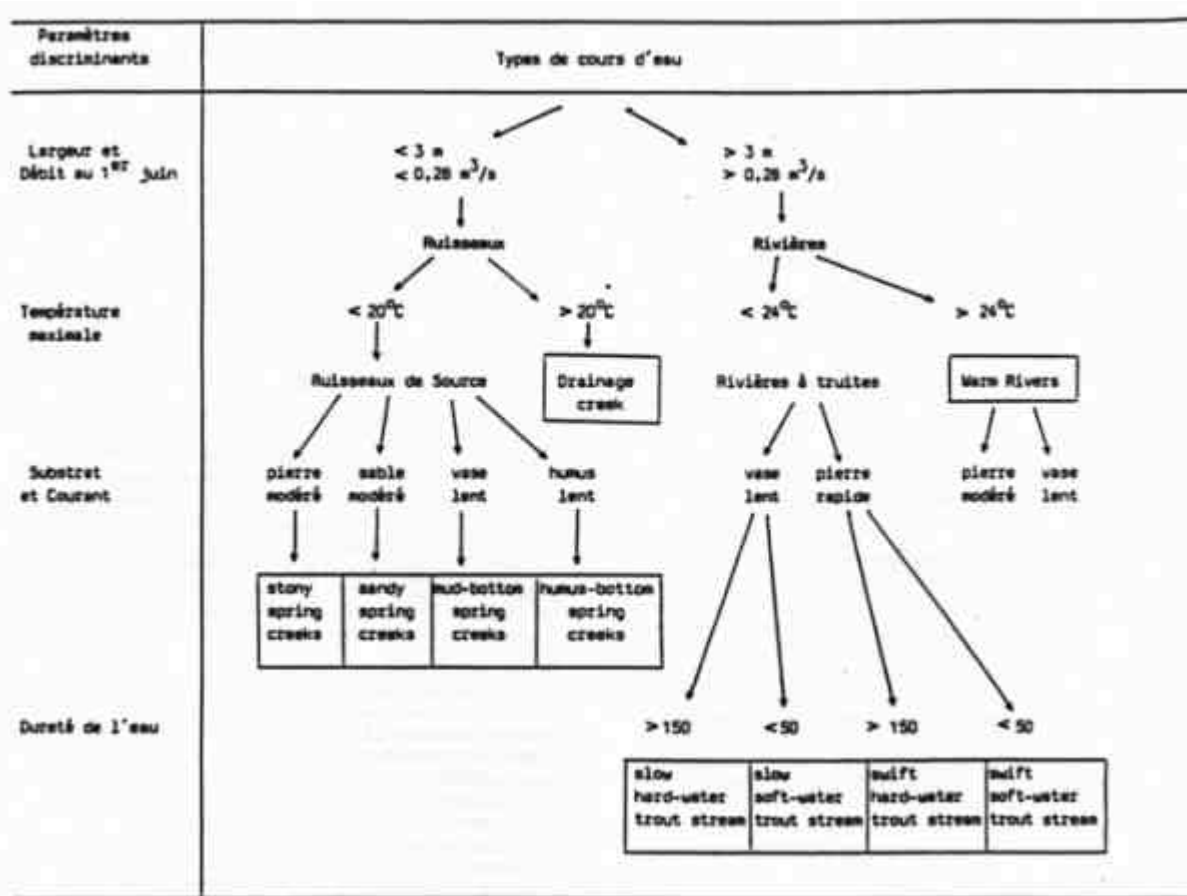
Il en ressort une classification hiérarchique à 4 niveaux, basée sur les paramètres débit, température, substrat et vitesse du courant, et enfin dureté de l'eau (Tableau 1). Mais on constate que le schéma dichotomique n'est pas appliqué de manière rigide, avec des classes plus ou moins arbitraires; il s'agit au contraire d'une tentative réussie de représenter simplement une réalité complexe. Chaque type de rivière est ensuite décrit plus ou moins en détail. Les espèces animales et végétales caractéristiques sont énumérées, et parfois quantifiées en abondance relative dans les différents habitats. Des données sur les régimes alimentaires des principales espèces de poissons sont également présentées.

Tout comme la précédente, cette approche très orientée vers l'aspect piscicole mérite amplement son qualificatif d'«écologique». Malheureusement, les perspectives défrichées par ces deux pionniers restent à ce jour à peu près inexplorées.

TABLEAU I

Schéma simplifié de la classification de RICKER (1934)

Les encadrés représentent les dix types de cours d'eau de l'Ontario décrits par l'auteur avec leur dénominations originelles.



II - LES ZONATIONS FAUNISTIQUES

La voie des zonations, ouverte en 1928 par CARPENTER en Grande Bretagne (cf. HAWKES, 1975), a été beaucoup plus fréquentée, surtout par les auteurs européens. Il s'agit alors de définir, de l'amont vers l'aval d'un cours d'eau, une succession de zones relativement homogènes caractérisées par leur peuplement, et délimitées à partir de paramètres abiotiques assez simples. Trois méthodes sont fréquemment utilisées en France.

II.1. ZONATION DE HUET (1949)

La succession désormais classique dans les eaux courantes européennes de quatre zones piscicoles, les zones à Truite, (*Salmo trutta L.*), à Ombre (*Thymallus thymallus L.*), à Barbeau (*Barbus barbus L.*) et à Brème (*Abramis brama L.*) était reconnue depuis longtemps (cf. THIENEMANN, 1925). Mais c'est HUET (1949) qui le premier a tenté de délimiter ces zones à partir de deux paramètres simples : la largeur et la pente.

Dans un premier temps, à partir d'une étude des rivières de Belgique, l'auteur énonce ainsi sa règle des pentes : «Dans une région biogéographique déterminée, des eaux courantes de même importance quant à la

largeur et à la profondeur, et possédant des pentes comparables, ont des caractères biologiques et spécialement des populations piscicoles analogues» (HUET, 1949). Ensuite, après avoir comparé les pentes de quelques zones connues de rivières européennes, il propose pour «les eaux courantes de l'Europe occidentale tempérée» un graphique permettant de déterminer les zones piscicoles à partir de la largeur et de la pente (Fig. 1).

L'intérêt principal de cette méthode réside dans sa simplicité. Son défaut majeur est de ne pas prendre en compte la température. HUET reconnaît qu'il s'agit d'un facteur primordial, mais considère qu'il est lié à la vitesse du courant, et donc à la pente ; cela revient à supposer qu'en «Europe occidentale tempérée», les cours d'eau ayant la même pente ont les mêmes températures. Dans la réalité, le graphique des pentes doit être sensiblement modifié pour s'adapter à des situations locales, comme en Moravie, (Tchécoslovaquie ; HUET *et al.* 1969), et même en France dans des régions du Crétacé supérieur comme en Normandie (ARRIGNON,

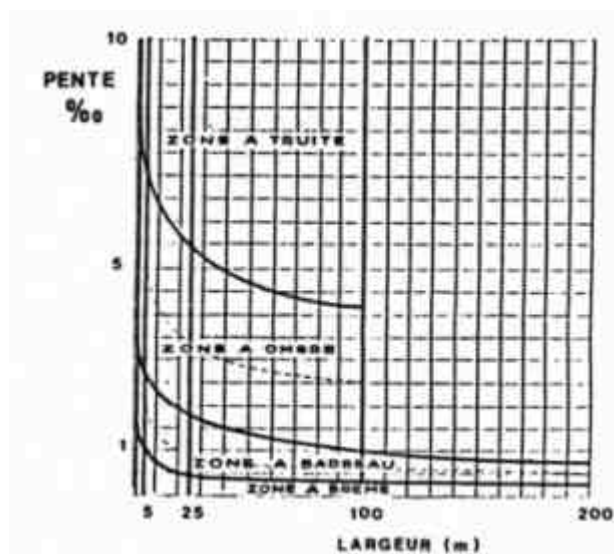


FIG. 1. - Zonation piscicole de HUET (1949)

1972), du fait des régimes thermiques des cours d'eaux concernés. Ainsi la «règle des pentes» ne semble garder sa validité que dans un contexte climatique donné, lorsqu'elle s'applique à des cours d'eau ayant des régimes hydrologiques et des modes d'alimentation comparables. Mais même à l'échelle d'un département français (Département de la Drôme, Préalpes calcaires, latitude 45°) les situations peuvent être assez complexes pour qu'il ne soit pas possible de discriminer des peuplements de poissons en fonction des seules variables pente, largeur et altitude, malgré l'emploi de méthodes mathématiques puissantes (PIALOT, 1984).

II.2. ZONATION DE ILLIES ET BOTOSANEANU (1963)

La théorie de la zonation proposée initialement par ILLIES (1961) et complétée par ILLIES et BOTOSANEANU (1963) constitue, et sans doute pour longtemps encore, la référence en la matière. La revue des travaux qui utilisent, prolongent ou critiquent leur méthode est assez éloquente (BOTOSANEANU, 1979).

Leur système de zonation repose sur une analyse spécifique détaillée des peuplements d'invertébrés benthiques, particulièrement des insectes, réalisée initialement sur la Fulda (Allemagne). L'étude des affinités faunistiques (nombre d'espèces communes) entre différentes stations d'un réseau hydrographique révèle alors qu'il existe des zones abritant des peuplements qualitativement homogènes. Après confrontation entre plusieurs réseaux analysés, les auteurs définissent trois zones «universelles» : le crenon (zone des sources), le rhitron (cours supérieurs, rapide) et le potamon (cours inférieurs, lent); les deux dernières zones sont subdivisées (épi-, méta-, hypo-, rhitron ou potamon) et mises en correspondance avec les zones piscicoles (ILLIES et BOTOSANEANU, 1963, fig. 8). Les caractéristiques à partir desquelles on doit pouvoir établir «l'appartenance d'une eau courante de n'importe quelle région du globe au rhitron ou au Potamon» sont résumées dans le tableau II.

Reste le problème de placer les limites des différentes subdivisions de ces zones, «... tous les facteurs physiographiques

que l'on voudrait prendre comme point d'appui (vitesse du courant, amplitude de la température, aspect des sédiments) se modifiant plus ou moins graduellement le long du réseau lotique». Cependant, les auteurs proposent de chercher les «points nodaux», (limites des zones) au niveau des «confluences principales», l'augmentation brutale de la «masse d'eau véhiculée» devant entraîner des discontinuités dans les facteurs abiotiques (thermiques, chimiques, mécaniques) susceptibles d'induire des changements faunistiques importants.

Enoncée ainsi, la zonation de ILLIES et BOTOSANEANU serait, dans un réseau «typique», strictement équivalente à la classification purement hydrographique par numéro d'ordre, connue sous le nom de «stream order system» (1) (STRAHLER, 1957). Les auteurs font d'ailleurs explicitement référence à un système identique proposé en Europe de l'Est. Selon ce schéma, l'ordre 1 correspond à l'hypocrenon, l'ordre 2 à l'épirhitron, l'ordre 5 à l'épipotamon, etc., chaque zone pouvant se déduire de la simple lecture d'une carte, après un repérage de l'articulation rhitron/potamon. Chaque changement d'ordre devrait correspondre à un changement qualitatif de la biocénose.

Cependant certains auteurs, mettant en avant le caractère «stenotherme d'eau froide» des éléments faunistiques caractéristiques du rhitron et un schéma d'ILLIES (1961) montrant une plus grande extension du Potamon dans les régions tropicales et du Rhitron dans les régions arctiques, considèrent que ce système de zonation est «largement» (HAWKES, 1975), voire «uniquement» (STATZNER & HIGLER, 1986) basé sur la température. Cette interprétation nous paraît excessive, au moins pour la dernière version de la théorie présentée par ILLIES et BOTOSANEANU (1963), même s'il est évident que le facteur thermique y est important (cf. ci-après, § II.5).

Ce système de zonation présenterait un intérêt pratique certain si les zones étaient facilement identifiables. Malheureusement, rares sont les réseaux typiques, fortement dichotomisés, où la classification par numéro d'ordre serait directement applicable. La revue effectuée par BOTOSANEANU (1979) montre clairement que, si de nombreux auteurs reconnaissent la réalité des zones faunistiques, les transitions s'effectuent souvent pour des discontinuités autres que les confluences principales (changement de pente, de substrat, de régime thermique, voire de végétation environnante). Ajoutons que pour les auteurs eux-mêmes, leur schéma ne s'applique pas aux zones arctiques, alpines (au-dessus de 1800 m), steppiques, ni aux très grands fleuves.

Cette théorie constitue en définitive un cadre intéressant pour analyser la répartition des espèces d'invertébrés le long d'un réseau hydrographique, mais son intérêt pratique reste limitée.

II.3. ZONATION DE VERNEAUX

La «biotypologie» de VERNEAUX (1973), peu connue hors des frontières européennes, est cependant largement citée et utilisée en France.

Dans sa première étape, cette démarche rejoint la précédente. Trois ordres d'insectes (*Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Trichoptera*) et les poissons sont inventoriés à l'espèce sur 125 stations du réseau hydrographique du Doubs (France, massif du Jura).

(1) Un ruisseau issu de source est d'ordre 1. La confluence de 2 ruisseaux d'ordre 1 donne un ordre 2, les changements d'ordre se produisent à chaque confluence de deux cours d'eau d'ordre égal.

TABLEAU II

Caractéristiques des zones Rhitron et Potamon, d'après ILIES et BOTOSANEANU (1963)

| Paramètre discriminant | Rhitron | Potamon |
|-----------------------------------|--|---|
| Température : | | |
| - en région tempérée | — amplitude des moyennes mensuelles < 20°C | > 20°C |
| - en région tropicale | — moyenne mensuelle la plus élevée < 25°C | > 25°C |
| Vitesse du courant | élevée | faible courant laminaire |
| Débit | faible | élevé |
| Substrat | blocs, pierres, graviers, sable fin - limon déposé dans les zones calmes | sable, vase, un peu de graviers - zones profondes avec vase |
| Ecophysiologie des invertébrés | espèces d'eau froide, courante et bien oxygénée (psychrostenothermes, rheobiontes et polyoxybiontes) | espèces tolérant des températures élevées et des eaux calmes (eurythères ou thermostenothermes, rheotolérantes) |
| Familles caractéristiques | | |
| Ephemeroptera | Ecdyonuridae Ephemerellidae Leptophlebiidae | Siphonuridae Potamanthidae Polymitarcidae Caenidae Perlidae Perlidae |
| Plecoptera | Capniidae Leuctridae Neumouridae Gripopterygidae | |
| Diptera | Blepharoceridae Simuliidae Podonomidae Psychodidae | Chironomidae Culicidae Tabanidae Stratiomyidae |
| Coleoptera | Elmidae Psephenidae Helodidae Hydraenidae | Dysticidae Halipidae |
| Heteroptera | — | Corixidae Notonectidae |
| Trichoptera | Rhyacophilidae Odontoceridae Glossosomatidae Philopotamidae — (except. <i>Chimarra</i>) Hygrobatidae Protziidae | Leptoceridae Hydroptilidae |
| Hydrachnellae | | |

du Jura). Les espèces se voient affecter une cotation d'abondance, et les données sont traitées par Analyse Factorielle des Correspondances. Le résultat en est une zonation («biotypologie» de l'auteur) découpant le réseau en 9 zones successives caractérisées par des groupements statistiques d'espèces ou «biocénotypes». L'auteur réfute le terme de zonation pour parler de «continuum a noda» (?) mais il met lui-même en correspondance ses biocénotypes avec les zones de HUET (1949) et de ILLIES & BOTOSANEANU (1963), reprenant par la suite la terminologie de ces derniers (VERNEAUX, 198 1). Dans le bassin du Doubs, il relie également les changements de biocénotypes à des discontinuités écologiques confluences, ruptures de pente, changement de substrat, etc.. (VERNEAUX, 1973).

Dans un deuxième temps, l'auteur cherche à élargir son analyse pour proposer un «modèle représentatif de l'écosystème eau courante méditerranéenne» en incluant des données en provenance d'autres rivières : il en ressort une organisation similaire en 10 «niveaux typologiques» successifs, B0 à B9 (VERNEAUX, 1976a), caractérisés par des «groupements socio-écologiques» d'espèces (VERNEAUX, 1976b). Malheureusement, le répertoire des quelques 300 espèces d'insectes qui devraient permettre d'identifier ces groupements

été annoncé «sous presse» (VERNEAUX, 1976b). Seule a été publiée la grille permettant de déterminer les biocénotypes à partir des peuplements de Poissons (VERNEAUX, 1977b). Suivant la même démarche, MOUTHON (1981) a défini des groupements correspondants de Mollusques.

Cette approche devient intéressante avec la tentative de caractériser les zones à partir de paramètres abiotiques (VERNEAUX, 1977a). Dans l'analyse factorielle, c'est la distance aux sources qui présente la plus forte contribution au plan F1-F2, suivie par la température. Cela traduit bien la réalité du remplacement des espèces d'insectes de l'amont vers l'aval, et l'importance du facteur thermique dans ce phénomène. L'auteur propose donc une formule intégrant trois facteurs (Tableau III) : la température moyenne maximale du mois le plus chaud, le produit de la distance aux sources par la dureté (la signification biologique de ce produit n'étant pas évidente), et le rapport de la profondeur moyenne au produit de la pente par la largeur ; ce dernier facteur intègre dans une formule également peu justifiée les trois paramètres pris en compte par HUET (§ II. 1).

TABLEAU III

*Biotypologie de VERNEAUX (1977) - Calcul d'une zone théorique
après les paramètres abiotiques*

$$\begin{aligned} TI &= 0,55 \Theta Mm - 4,34 \\ T2 &= 1,17 \text{Log}_e(\text{do} \cdot D \cdot 10^{-2}) + 1,50 \\ T3 &= 1,75 \text{Log}_2(\text{Sm} \cdot 10^2) + 3,92 \\ &\quad p l^2 \end{aligned}$$

Niveau typologique théorique
T = 0,45 TI + 0,30 T2 + 0,25 T3

ΘMm = Temp. maximale moyenne du mois le plus chaud (°C)
D = dureté totale (mg/l)
do = distance aux sources (km)
Sm = section mouillée à l'étiage (m²)
p = pente
l = largeur du lit (m)

Dans le calcul de la zone théorique, la température intervient de façon prépondérante, une augmentation de 1,2°C ayant le même effet qu'une réduction de moitié de la pente. Cela n'est pas surprenant pour un modèle calé sur les insectes (cf. § II.5), mais rend problématique son application aux seuls Poissons, surtout dans les zones amont. Ainsi, dans le département de la Drôme déjà cité, soumis à des influences climatiques variées, la discordance entre la zone théorique et le peuplement en place peut atteindre 3 ou 4 niveaux (PERRIN, 1982). Des discordances de même ordre ont été constatées dans d'autres départements français.

Dans les zones aval, les difficultés proviennent des perturbations subies par les cours d'eau étudiés, tous, malheureusement, plus ou moins pollués et aménagés. Ainsi, la majeure partie (54 %) du réseau du Doubs étudié par VERNEAUX était dans un état de pollution «nette à très importante», et partiellement aménagé pour la navigation ; un tiers seulement des stations prospectées présentaient une bonne qualité d'eau (indice biotique > 9) (VERNEAUX, 1973; 1980 a). La précaution d'«exclure les stations polluées de l'analyse» (VERNEAUX, 1976 a et b) paraît alors illusoire pour les zones aval.

Dans ces conditions, le fait de parler d'«écosystème théorique» conduit à entériner les perturbations dues aux pollutions chroniques et diffuses et aux modifications de l'habitat. Cela explique pour une large part, à notre avis, la correspondance entre «biocénotypes et polluosensibilités» décrite par l'auteur ; l'assertion que «les espèces sont statistiquement d'autant plus sensibles aux pollutions qu'elles appartiennent à des niveaux typologiques plus apicaux» (zones amont) (VERNEAUX, 1980 b) demanderait à être vérifiée sur un réseau réellement non pollué. L'illustration de l'intégration des perturbations dans la typologie est fournie par la zone la plus aval "I correspondant à «de nombreuses stations polluées du Doubs inférieur» (VERNEAUX, 1973), et définie plus tard comme «partie latérale des grands cours d'eau de plaine (bras morts, noues) ; grands cours d'eau lents et chauds» (VERNEAUX, 1981). Cette zone est censée abriter 17 espèces de Poissons seulement, contre 24 pour la précédente

Cela nous paraît une double erreur ; en premier lieu, il semble aberrant du point de vue géomorphologique et écologique de dissocier les «parties latérales» d'une rivière de son cours principal, alors qu'il s'agit d'un ensemble fonctionnel dont le fractionnement est très souvent artificiel (cf. FIITKAU & REISS, 1983; CUMMINS *et al.*, 1984; BRAVARD *et al.*, 1986). Deuxièmement, il faut considérer le peuplement originel d'un système ; ainsi la Saône, exemple typique d'un grand cours d'eau lent et chaud, dans son cours aval (zone à Brème), abritait dans la première moitié de ce siècle 30 espèces qui selon VERNEAUX (1977b, 1981) ne descendent pas actuellement dans les zones les plus aval. Cet exemple illustre bien la nécessité de références historiques pour élaborer un modèle applicable aux grands cours d'eau.

II.4. LE SYSTÈME DE STATZNER & HIGLER

STATZNER & HIGLER (1986), critiquant le schéma un peu rapide d'ILLIES (1961) déjà cité (§ II.2), considèrent que «les travaux effectués en région tropicale ont montré qu'il était impossible de trouver une relation constante et universellement valable entre les paramètres vitesse du courant, température, et les zonations». Passant en revue une quinzaine d'études, il est possible de relier la zonation des invertébrés benthique-Vpente, épaisseur de la couche limite, ils en concluent que l'hydraulique est, à l'échelle du globe, le principal facteur déterminant les zonations, la température jouant seulement «un rôle inférieur». Ils proposent en conséquence le schéma d'un «cours d'eau originel standard» mettant en relation pente, morphologie, et zonation faunistique (Fig. 2).

Toutefois, bien que se réclamant d'une approche «clairement distincte» de celle d'ILLIES & BOTOSANEANU, les auteurs admettent que dans leur schéma, en Europe Centrale, le groupe A peut représenter le crenon, le groupe B le rhitron et le groupe C le potamon. De même alors qu'ils se disent «incapables de distinguer une division du rhitron ou du potamon en trois biocénoses», une lecture attentive de leur schéma montre que la partie qui s'apparente au rhitron pourrait se subdiviser en trois zones faunistiques comprenant respectivement : à l'amont, des espèces des groupes A, B et TI ; au milieu, uniquement des espèces du groupe B, et à l'aval des espèces des groupes B, C et T2. De même, on peut reconnaître un hypopotamon (groupes C, D et T3), et le groupe C semble se diviser en deux zones quant

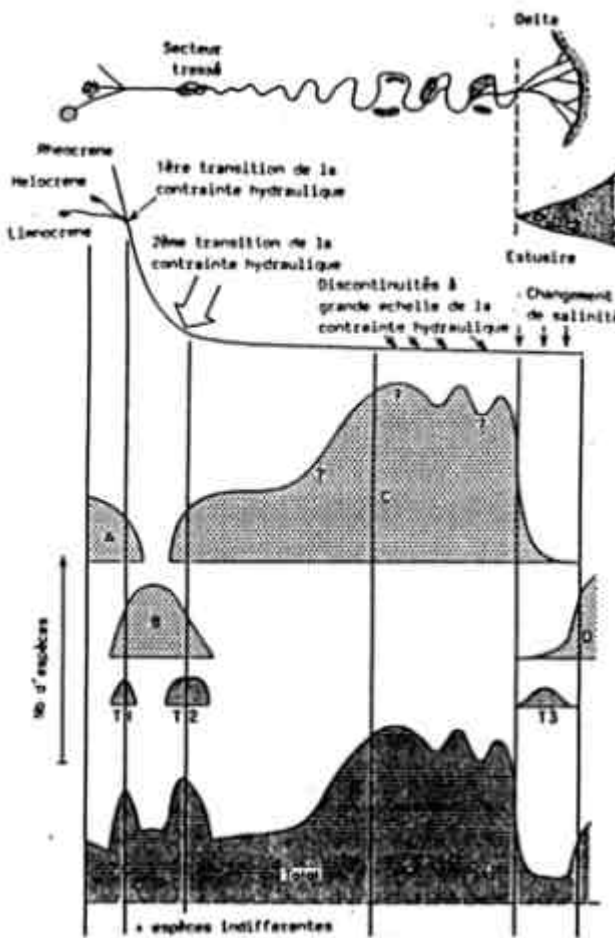


FIG.2. Zonation de STATZNER & HIGLER (1986)

Propositions pour un schéma général de zonation faunistique de benthos de rivières originelles (vue aérienne et profil), avec des conditions d'écoulement «standard». Types de sources: rheocrene - coule directement dans un ruisseau ; helocrene - se déverse dans une zone marécageuse; limnocrene - se déverse dans un étang. Tous les éléments figurés ne sont pas obligatoirement présents le long d'un cours d'eau. L'exemple choisi montre la distribution des espèces dans une rivière qui commence par une source helocrene et se termine par un estuaire. Les espèces de la source (A) et celles du secteur à forte pente (B) se recouvrent au niveau de la première transition de la contrainte hydraulique. Les espèces du groupe B et celles qui peuplent le secteur de plaine (C) se recouvrent au niveau de la 2ème transition de la contraintes hydraulique, où les cours d'eau originels sont fréquemment tressés. La distribution dans les grandes rivières est en grande partie hypothétique, vu le manque de données. Dans la zone saumâtre a lieu un troisième recouvrement entre les espèces du groupe C et la faune marine (D). Dans les trois zones de recouvrement, on trouve quelques espèces caractéristiques de ces secteurs de transitions (T1, T2, T3). Les espèces qui ne caractérisent pas une zone ne sont pas mentionnées. D'après STATZNER et HIGLER (1986), modifié.

au nombre d'espèces caractéristiques. Mais à la différence de ce qui est postulé dans le schéma d'ILLIES et BOTOSANEANU, les limites des zones sont beaucoup plus floues et déterminées uniquement par l'hydraulique. Le système de STATZNER & HIGLER n'est donc pas plus précis que ce dernier, et se boulant tout aussi universel, il se verra objecter un nombre aussi important d'exceptions. Leur schéma de pentes, valable pour des montagnes jeunes, n'est guère plus applicable que le réseau dichotomisé des auteurs précédents.

Toutefois, ce système apporte deux nouveautés importantes : la première est la référence à la morphologie de la rivière, distinguant les secteurs rectilignes, tressés ou sinueux dont l'observation est relativement aisée ; la seconde est la description précise des conditions hydrauliques, réclamant des mesures de la vitesse du courant, de la pente de la ligne d'eau, de la rugosité du substrat et du rayon hydraulique. En ce sens, STATZNER (1987) a parfaitement raison de souligner que, alors que la température est généralement bien décrite, l'hydraulique ne l'est pas.

11.5. LES ZONATIONS: QUE PEUT-ON EN RETENIR ?

Quel est l'intérêt des zonations ? En théorie, l'existence d'un système applicable sur une large échelle impliquerait que l'on retrouve dans des zones homologues, même très éloignées géographiquement, des espèces présentant la même autoécologie (les mêmes «formes de vie»). Les connaissances biologiques et les expériences pratiques acquises dans une zone seraient alors transposables ailleurs. Malheureusement, comme le note HAWKES (1975) avec pertinence, généralement, plus on s'éloigne des cours d'eaux, initialement étudiés, plus le système originel doit être modifié pour s'appliquer aux conditions locales»; c'est aussi l'avis de PENNAK (1977). STATZNER et HIGLER (1986) contestent même l'existence au sein du rithron et du potamon de trois biocénoses qui correspondraient à des «niveaux d'organisation» identiques.

Ainsi, les deux zonations européennes, relativement précises et pratiques (HUET et VERNEAUX), ont déjà bien du mal à s'appliquer à toute l'Europe tempérée ; quant aux systèmes «mondiaux» (ILLIES et BOTOSANEANU, et STATZNER & HIGLER), ils ne constituent qu'un cadre théorique découpant les eaux courantes en trois grandes zones assez lâches (ce qui ne les empêche pas de compter de nombreuses exceptions), et requièrent de toute façon une analyse faunistique détaillée.

Il en ressort cependant des questions fondamentales importantes, à savoir: comment évolue la biocénose le long d'une rivière, et quels sont les facteurs déterminant cette évolution ?

En premier lieu, les «zones» existent-elles ? Certains auteurs observent une évolution graduelle de la faune, mais la plupart des études reconnaissent l'existence de zones dont la composition faunistique est, qualitativement, relativement homogène. Le passage d'une zone à l'autre peut se faire brusquement, en marche d'escalier, ou graduellement par des secteurs de transition pouvant à l'extrême être aussi longs que les zones elles-mêmes (cf. HAWKES, 1975). Ces schémas s'appliquent aux poissons comme aux invertébrés, mais il n'y a pas forcément concordance étroite entre des zones définies à partir de groupes faunistiques différents. La question qui reste ouverte est de savoir si ces zones qualitatives ont une existence «fonctionnelle», c'est-à-dire se comportent comme des écosystèmes, bien évidemment WAWKES (1975) semble dénier aux zones la qualité «Identité écologique», parlant de «zonation secondaire surimposée à une transition longitudinale». Mais cette opinion reste purement théorique, car il n'existe à l'heure actuelle aucune étude purement synécologique permettant de confirmer ou d'infirmer l'existence de zones fonctionnelles (cf. ci-après, § III.2). En ce qui concerne les facteurs déterminant la répartition longitudinale (zonale ou non) de la faune, les quatre systèmes prennent en compte les paramètres morphodynamiques (pente, largeur, débit, substrat, hydraulique, morphologie), mais deux seulement font intervenir la température (ILLIES et BOTOSANEANU, et VERNEAUX). On peut

donc considérer comme certain que les conditions morphodynamiques constituent un facteur essentiel de répartition de la faune, leurs discontinuités pouvant alors délimiter des zones.

Il reste à préciser l'importance relative de la température cela n'est pas simple car les facteurs morphodynamiques et thermiques sont physiquement indépendants, mais biologiquement interactifs. En effet, VANNOTE & SWEENEY (1980) ont montré que, si l'amplitude des variations thermiques journalières est liée à la dimension du cours d'eau, la somme totale des températures annuelles est indépendante de ce facteur et ne dépend, semble-t-il, que du climat local (latitude et altitude). Cela implique qu'il est impossible de trouver une relation valable entre la température de l'eau et un paramètre morphodynamique quelconque en dehors d'une zone climatique réduite (même latitude), où la relation débit-altitude-température reste constante. C'est ce qui restreint l'aire d'application d'un système comme celui de VERNEAUX, combinant les deux types de paramètres.

D'un autre côté, la température et les conditions morphodynamiques conditionnent ensemble un paramètre biologique essentiel : la disponibilité en oxygène pour la faune aquatique. Il est bien connu en effet que la solubilité de l'oxygène diminue quand la température augmente, et que la turbulence est un facteur primordial d'oxygénation. Mais la vitesse de diffusion de l'oxygène dans l'eau est 600.000 fois plus faible que dans l'air. Cela signifie que lorsqu'un organisme aquatique peu mobile a épuisé l'oxygène de l'eau qui l'environne, il est tributaire d'un courant qui renouvelle cette eau, car la seule diffusion physique est insuffisante pour sa respiration. Ainsi le débit d'oxygène disponible pour un invertébré dépend de la concentration (donc de la température) et de la vitesse du courant dans son habitat. Cela explique que dans les eaux froides on rencontre facilement une faune dite rhéophile, mais qui est avant tout polyoxybionte (c'est-à-dire requiert beaucoup d'oxygène) dans des faciès calmes, alors que dans les eaux plus chaudes cette faune est limitée aux faciès rapides. Dans le même ordre d'idée, un potamon typique comme la Saône, abrite en réalité pendant les hautes eaux hivernales de nombreux organismes caractéristiques d'un rhitron (WASSON *et al.*, 1984). Ainsi, lorsque ILLIES (1961) décrit une plus grande extension du rhitron dans les régions froides, c'est probablement plus en référence à la répartition de certaines espèces polyoxybiontes que par un choix délibéré d'accorder la prédominance au facteur thermique sur les paramètres morphodynamiques.

La température n'intervient pas seulement dans la disponibilité en oxygène, mais dans toute la physiologie des espèces. Récemment, VANNOTE & SWEENEY (1980) ont proposé un modèle «d'équilibre thermique», applicable à des populations d'insectes aquatiques, suggérant que chaque espèce requiert pour son développement une quantité constante d'énergie thermique correspondant à un «optimum écophysologique». Cela se traduirait par des biomasses individuelles et une densité numérique maximales dans les populations soumises à des conditions thermiques optimales. Il en résulte une influence directe de la température sur la répartition, aussi bien altitudinale (donc le long d'un réseau) que latitudinale (biogéographique) d'une espèce, puisque son optimum va descendre vers l'aval du réseau à mesure que l'on se déplace vers des latitudes plus élevées. Il existe en effet, au moins aux U.S.A., une relation linéaire entre la somme des degrés-jours et la latitude, pour des cours d'eau de dimension et d'altitude comparables.

Toutefois, si ce modèle paraît bien étayé en ce qui concerne le rôle écophysologique de la température, les données montrant la réalité d'une distribution longitudinale des espèces sous l'influence de ce facteur restent assez rares. Ce phénomène est

bien démontré pour les Planaires (cf. HAWKES, 1975), et VAILLANT (1967) considère que les températures extrêmes déterminent la zonation des genres *Wiedemannia* (Diptera, Empididae) et *Rhyacophila* (Trichoptera, Rhyacophilidae). Cependant, le seul critère-présence absence des espèces, généralement employé pour définir les zonations, ne rend compte que partiellement de l'influence de la température, à savoir uniquement pour les limites extrêmes supportées par une espèce. De ce point de vue, le fait que le modèle de VERNEAUX, qui prend en compte l'abondance relative des populations d'insectes, fasse ressortir le facteur thermique comme prépondérant (cf. § II.3), constitue un élément important à l'appui des hypothèses de VANNOTE & SWEENEY.

On peut donc en conclure que la température est un facteur très important de la distribution longitudinale pour un nombre probablement élevé d'espèces d'invertébrés. Ce facteur est donc susceptible de contribuer fortement aux zonations, surtout lorsque les conditions morphodynamiques restent relativement constantes. C'est le cas par exemple sur le versant oriental des Andes tropicales, où les cours d'eau passent très rapidement de 4500 mètres à 1500 mètres d'altitude en conservant une pente très forte, mais en gagnant 10 à 12° de température (obs. pers.). Dans ces conditions, il est évident que la limite du rhitron placée par ILLIES (1961) autour de 2.000 mètres d'altitude en climat tropical, uniquement d'après l'étude de 2 cours d'eau de cette région, est une limite thermique (cf. § II.2). Comme l'ont fait remarquer tous les auteurs ayant travaillé ensuite en région tropicale, cela revient à considérer tous les torrents issus de montagnes d'altitude inférieure à 2.000 m. comme des potamons, ce qui est absurde et en complète contradiction avec le reste de la théorie. D'où vient ce hiatus ? HARRISON et RANKIN (1976) décrivent dans un réseau des Antilles un «pseudo rhitron», qui a toutes les caractéristiques morphodynamiques d'un rhitron, mais une température voisine de 23°C, et surtout, une faune composée d'espèces adaptées aux températures élevées, «mais appartenant aux mêmes familles que celles trouvées par HARRISON (1965), ou par ILLIES (1964) au Pérou, comme montrant une prédilection pour les rhitrons froids, (BOTOSANEANU, 1979). Ces observations laissent penser qu'en région tropicale, le rhitron se subdivise en deux zones thermiques (un rhitron «froid», et un rhitron «chaud» ou «pseudorhitron»), mais cette distribution n'apparaît qu'avec une analyse au niveau spécifique. Autrement dit, l'intervention plus ou moins grande du facteur thermique dans les zonations dépend du niveau taxonomique utilisé pour l'étude faunistique. Ce facteur semble prépondérant pour la distribution des espèces, alors que les zones établies en utilisant un niveau taxonomique moins détaillé (famille par ex.) refléteront principalement les modifications des conditions morphodynamiques.

Cela expliquerait les discordances d'appréciation quant au système d'ILLIES et BOTOSANEANU (cf. § II.2), la théorie se référant aux familles (Tableau 2), alors que les zonations des rivières ont été réalisées avec les espèces. On peut remarquer à ce propos que la température induit généralement, à l'intérieur d'un groupe faunistique, des vicariances entre espèces dont l'écologie est similaire ; de ce fait, une zone caractérisée par une association de familles peut valablement être considérée par une association de familles peut valablement être considérée comme une entité écologique présentant une certaine homogénéité fonctionnelle.

III - LES CLASSIFICATIONS

Une classification n'a pas pour objet de définir une succession de zones, mais de caractériser des segments homogènes de rivières.

III.1. SCHÉMAS ET CLASSIFICATIONS NON FAUNISTIQUES

Deux systèmes, utilisant des critères non faunistiques, sont restés jusqu'à présent à l'état de propositions.

Le premier est celui de PENNAK (1971), qui part du principe que l'on ne peut valablement comparer que des segments de cours d'eau, ou mieux des habitats, et que des rivières très éloignées ayant des caractères abiotiques semblables auront généralement des groupes d'espèces «parallèles et écologiquement semblables». Il suggère donc de caractériser un segment de rivière à partir de 13 paramètres : le caractère permanent ou non, la largeur, la vitesse du courant et le substrat ; les températures estivales et hivernales ; la turbidité, la dureté, la concentration totale en éléments organiques et minéraux dissous, et l'oxygène dissous ; enfin la végétation aquatique et rivulaire. Ces paramètres sont exprimés en classes assez larges pour être applicables à l'échelle mondiale, l'intervalle 1 0 à 20. C repréant par exemple une seule classe de température. Le principe est intéressant, et BOTOSANEANU (1979), «convaincu qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre ce système et celui d'ILLIES et BOTOSANEANU», propose tout simplement de «l'incorporer à la théorie de la zonation verticale pour enrichir sa partie concernant l'utilisation des facteurs abiotiques dans la délimitation et la caractérisation des zones». En pratique, cependant, l'amplitude des classes proposées rend ce système peu utilisable à une échelle régionale. Plus tard, PENNAK (1979) distinguera aux U.S.A. sept catégories de segments de rivières ; quatre sont des biotopes naturels : les ruisseaux de source, les ruisseaux de prairie alpine (au-dessus de la limite des arbres), les cours d'eau montagnards à truite (à forte pente et température inférieure à 15°C) et les cours d'eau de plaine à fonds sableux ; les trois autres sont artificiels ou perturbés : les rivières à fond limono-vaseux (en zone rurale), les secteurs pollués et les canaux d'irrigation. Pour tous les autres cours d'eau, l'auteur conseille d'utiliser son premier système de classification.

Le second système est celui de PERSOONE (1979) dont la démarche, en plus simple et à l'échelon européen, est tout à fait parallèle. Dans le but de définir a priori un certain nombre de biotopes (macrohabitats) à échantillonner pour dresser des listes floristiques et faunistiques de référence dans des rivières non polluées, l'auteur retient cinq paramètres : la largeur, la pente, la dureté de l'eau, la structure du substrat et la température. Là aussi les classes pour chaque paramètre sont assez larges, et l'on peut estimer que ce protocole représente le strict minimum en matière de description du biotope.

III.2. TYPOLOGIE FAUNISTIQUE DES RIVIÈRES DE GRANDE BRETAGNE

D'une toute autre envergure est la classification des sites d'eau courante de Grande-Bretagne réalisée par la Freshwater Biological Association (WRIGHT *et al.*, 1984), dans le but de décrire un état de référence faunistique de rivières non (ou peu) polluées. 265 stations, régulièrement échelonnées le long de 41 rivières réparties sur l'ensemble du pays, ont été échantillonnées lors de trois saisons

(printemps, été, automne). Les invertébrés prélevés généralement dans des radiers selon une technique semi-quantitative, ont été déterminés à l'espèce sur les stades larvaires, cela étant possible en Grande-Bretagne où la faune aquatique est à la fois peu diversifiée et très bien connue. Parallèlement ont été prélevées sur les stations 28 variables relatives à : la distance aux sources, la pente, l'altitude, le débit ; la largeur, la profondeur, la vitesse du courant, la nature et l'hétérogénéité du substrat, la couverture de macrophytes ; la chimie de l'eau (pH, O₂ dissous, NO₂, NO₃, PO₄, Alcalinité).

Il y manque la température. Les données ont été traitées par une méthode d'analyse des correspondances, et une méthode de classification hiérarchique qui aboutit à générer un nombre déterminé de groupes de stations (ici 16) à partir des listes faunistiques. Le résultat est très intéressant dans la mesure où les groupes de stations se répartissent selon 2 axes très distincts ; le premier axe est corrélé avec les variables relatives au substrat (diamètre moyen) et à la composition chimique de l'eau (alcalinité, N et P, Cl⁻), et dans une moindre mesure à la vitesse minimale et à la couverture de macrophytes ; le second axe correspond aux variables distances aux sources, pente, débit, largeur et profondeur. Autrement dit, l'axe 1 discrimine différents types de rivières, quant à leur substrat et à la «fertilité» de l'eau, alors que l'axe 2 exprime une évolution morphologique de l'amont vers l'aval, c'est-à-dire une zonation. La répartition des 130 taxons les plus fréquents (sur 600) est indiquée et les 16 groupes de stations sont brièvement décrits ; ils est particulièrement intéressant de noter comment des rivières parfaitement discriminées dans leurs zones amont, sur la base de l'alcalinité par exemple, finissent par se rejoindre dans un même groupe dans leurs zones aval (cf. Rivières Exe, ou Clwyd, et Rotflier en Blithe). On ne peut que regretter, à ce stade de l'analyse, l'absence des données thermiques, qui auraient pu également constituer un facteur intéressant de discrimination.

Il est surprenant que cette séparation des différents types de rivières n'ait pas du tout été mise en évidence par VERNEAUX (§ II.3), alors que la démarche était somme toute assez semblable à celle-ci. Trois raisons peuvent être invoquées. En premier lieu les stations prospectées par VERNEAUX étaient réparties très différemment ; localisées initialement dans le seul bassin du Doubs, elles correspondaient à un seul type de rivière, et les données rajoutées par la suite étaient sans doute trop éparées pour modifier la structure initiale. En second lieu, les méthodes utilisées pour l'analyse des données peuvent mettre en évidence préférentiellement certaines structures ; en particulier, WRIGHT *et al.* précisent qu'ils ont utilisé dans leur analyse des correspondances une pondération des espèces rares proportionnellement à leur fréquence, pour éviter que les échantillons contenant ces espèces n'induisent une distorsion dans l'analyse. Or il semblerait que la forme d'analyse factorielle des correspondances utilisée par VERNEAUX soit au contraire fortement influencée par les espèces rares. Enfin il est probable que le phénomène de zonation soit plus accentué chez les insectes aquatiques, alors que dans la classification britannique c'est toute la faune benthique qui est prise en compte.

Un dernier point important, discuté par FURSE *et al.* (1984) concerne l'influence du niveau taxonomique employé (espèce ou famille) et du nombre d'échantillons saisonniers sur les résultats de la classification. Pour ce qui concerne le niveau taxonomique, les auteurs concluent : «Bien que la classification et la prédiction soient meilleures en utilisant les espèces, l'avantage n'est pas grand». La structure typologique observée reste la même avec les espèces ou avec les familles, parce que «la présence des spécimens dans les échantillons est plus importante que le niveau auquel ils sont

identifiés». Même en utilisant une liste limitée, excluant les familles rares, les résultats sont aussi bons, parfois meilleurs. Quant au nombre de campagnes d'échantillonnage, les auteurs préconisent 2 saisons séparées, tout en reconnaissant là aussi que la perte de précision dans les classifications basées sur une seule saison n'est pas substantielle. Ce travail remarquable représente en définitive le premier exemple d'une réelle typologie de sites d'eaux courantes, basée sur les invertébrés benthiques, et appliquée à l'ensemble d'un pays. Les résultats n'en sont malheureusement pas directement transposables ailleurs, mais la démarche employée est riche d'enseignements.

IV - LE « RIVER CONTINUUM CONCEPT » ET SES PROLONGEMENTS

En créant la notion de «groupe fonctionnel alimentaires» qui combine à la fois le type de nourriture et son mode d'acquisition par les invertébrés, CUMMINS (1973, 1975) a généralisé une nouvelle approche des communautés benthiques, intégrant ainsi dans l'analyse écologique des systèmes d'eau courante un facteur «trophique», jusque là passablement ignoré. Appuyée par les travaux de MINSHALL, SEDELL, et de nombreux autres auteurs sur les sources de nourriture des invertébrés et la dynamique de la matière organique (références dans CUMMINS & KLUG, 1979), puis complétée par la notion de «continuum» du milieu physique, cette approche a abouti à la formulation du «River Continuum concept» par VANNOTE *et al.* (1980). Très rapidement, cette publication a détrôné ILLIES & BOTOSANEANU (1963) au rang des citations quasi obligatoires, (mais pas toujours justifiées) dans les travaux d'écologie des eaux courantes ; un tel succès justifie un examen approfondi d'abord de la théorie et de ses corollaires, ensuite des données qui la soutiennent.

IV.1. LA THÉORIE

IV.1.1. Postulats fondamentaux

L'idée de base du River Continuum Concept (R.C.C.) consiste à faire le lien entre d'une part «un gradient continu de facteurs physiques», essentiellement conditionnés par la morphologie et l'hydrologie, et d'autre part les «stratégies biologiques», des invertébrés benthiques et la «dynamique» de la matière organique, en termes «d'apport, de transport, de stockage, et de son utilisation par les groupes fonctionnels d'invertébrés» (VANNOTE *et al.*, 1980). Mais ensuite, les auteurs vont beaucoup plus loin en formulant l'hypothèse d'un fonctionnement analogique entre les compartiments physiques et biologiques des systèmes, notamment en matière d'utilisation de l'énergie. Cela aboutit à une série de postulats plus ou moins vérifiables, mais qui ont fortement orienté les récents travaux de recherche.

Au plan théorique, une lecture très minutieuse du R.C.C. a été faite par STATZNER et HIGLER (1985), qui proposent tout simplement d'en exclure les postulats les plus criticables. Ainsi la transposition biologique de la théorie de l'équilibre dynamique des formes fluviales, qui implique «des ajustements entre une tendance à maximaliser l'efficacité de l'utilisation de l'énergie et une tendance opposée vers un taux uniforme d'utilisation de l'énergie» (cinétique) (VANNOTE *et al.*, 1980) n'est-elle pas du tout évidente, pas plus que son corollaire concernant l'entropie. Cette hypothèse d'une analogie entre l'organisation fonctionnelle, dans l'espace et dans le temps, des communautés biologiques, et la manière dont l'énergie cinétique est

dissipée par le système physique, constitue une idée stimulante mais non démontrée jusqu'à présent.

Il était également imprudent de nier la réalité de «successions écologiques» dans des systèmes soumis à des événements hydrologiques catastrophiques dont l'intervalle de récurrence dépasse largement le temps nécessaire à l'établissement d'une communauté en équilibre (voir FISHER, 1983, et CUMMINS *et al.*, 1983).

IV. 1.2. Diversité et stabilité

L'évolution de la «diversité biotique» est censée présenter un maximum dans les zones moyennes des cours d'eau pour les ordres 3 à 5, en réponse à une plus grande variabilité du milieu physique, illustrée notamment par l'amplitude des fluctuations thermiques journalières (VANNOTE *et al.*, 1980); STANFORD & WARD (1983) développent la même idée. Cette assertion appelle les remarques suivantes, dont certaines ont déjà été formulées par WEBSTER *et al.* (1983) et STATZNER & HIGLER (1985), et qui rejoignent celles concernant la zonation de VÉRNEAUX (§ II.3).

(1) Il n'est pas précisé s'il s'agit d'une diversité spécifique (nombre d'espèces ou d'une diversité écologique) incluant la distribution d'abondance par espèce) alors, que ces deux paramètres peuvent évoluer très différemment.

(2) Les grands cours d'eau (zones aval) sont soit tous significativement aménagés et/ou pollués dans les zones tempérées (CUMMINS, 1975 ; REISS et FITTKAU, 1983), soit très mal connus dans les zones tropicales ; l'opinion de STATZNER et HIGLER (1986), selon laquelle la faune benthique originelle des grands systèmes fluviaux devait être beaucoup plus diversifiée que celle des zones amont, est tout à fait plausible.

(3) La diversité maximale observée est celle de la communauté benthique, et plus spécialement de certains groupes d'insectes bien connus (Ephemera, Plecoptera, Trichoptera) dont on a vu qu'ils réagissent particulièrement au facteur thermique. L'évolution de la diversité spécifique d'autres groupes est soit différente (cf. MOUTHON, 1981, pour les Mollusques), soit mal connue (Oligochètes, Chironomidae); de plus, les communautés planctoniques et nectoniques ne sont pas prises en compte, alors qu'il est évident qu'elles se complexifient dans les zones aval;

Enfin (4) la variabilité maximale du milieu physique dans les zones moyennes n'est pas évidente. Ainsi STANFORD et WARD (1983), en prenant comme indice de la variabilité du milieu une combinaison très théorique des fluctuations annuelles de la température et du débit, parlent également d'un «maximum d'information» de ces deux variables dans les zones moyennes, mais qui correspondent cette fois aux ordres 5 à 7, et même 7 à 8 si l'on se réfère à leur schéma (ibid. p. 269 et fig. 2). La marge des «zones moyennes» est donc assez large! Bien plus, HORWITZ (1978) constate, à l'inverse des auteurs précédents, une diminution de la variabilité des débits des têtes de bassin aux zones aval (ordres 6 à 7), corrélativement à une augmentation du nombre d'espèces de poissons (ce qui n'implique pas, contrairement à ce que suggère l'auteur, une relation causale).

Suivant la même logique, WARD et STANFORD (1983) appliquent aux eaux courantes l'hypothèse de CONNELL (Intermediate disturbance Hypothesis, 1978) selon laquelle un niveau intermédiaire (optimal) de perturbation (i.e. variabilité du milieu physique entraînerait une diversité spé-

-cifique maximale. Ainsi la diversité serait «maximalisée par l'hétérogénéité spatio-temporelle» (WARD et STANFORD, 1983). Cette hypothèse n'est pas nouvelle, puisqu'elle rappelle les principes énoncés au début du siècle par THIENEMANN (1918,1920) (STATZNER & HIGLER, 1986); elle reste tout-à-fait vraisemblable, mais à condition de considérer la variabilité des paramètres physico-chimiques en liaison avec celle de l'habitat physique, largement conditionnée par la morphologie. Par exemple, considérer la seule variabilité du débit revient à supposer que toute l'eau coule dans le même chenal ; cela n'est pas valable dans les systèmes originels anastomosés de certaines grandes vallées fluviales comme le Rhône, le Rhin ou le Danube, qui présentent à l'évidence un fonctionnement spatio-temporel beaucoup plus complexe que des secteurs à méandres (BRAVARD et *ai.*, 1986). De plus, il faut considérer l'hétérogénéité de l'espace en fonction de la taille et du mode de vie des organismes. Ainsi, pour les invertébrés benthiques, le substrat est un facteur primordial de l'habitat (voir MINSHALL, 1984) dont la diversité va largement conditionner la faune présente ; mais les poissons, qui utilisent l'ensemble du domaine aquatique, répondent plus à la variabilité des combinaisons de paramètres morphodynamiques au sein du système. Cela pourrait expliquer que la diversité spécifique maximale n'intervienne pas dans les mêmes zones pour ces deux communautés, car il n'y a pas forcément concordance entre l'hétérogénéité maximale des mosaïques de substrat et celle des conditions morphodynamiques. Il semble logique de considérer que la diversité des niches écologiques offertes aux poissons augmente avec les dimensions et la complexité morphologique du système. Ainsi, quoi qu'il en soit, il paraît important de relier l'hétérogénéité spatio-temporelle à des types morphologiques et hydrologiques plutôt qu'à un numéro d'ordre.

VANNOTE *et al.* (1980) postulent également que l'augmentation de la diversité de la biocénose constitue une sorte de réponse biologique à la variabilité du système physique, qui contribuerait à «stabiliser» le flux d'énergie, et donc le système tout entier. Cette notion de stabilité est longuement discutée par WEBSTER *et al.* (1983), qui distinguent deux moyens pour un écosystème de maintenir un état stable face à une perturbation : la résistance, qui implique une réponse minimale, et la résilience, qui correspond à un retour rapide à l'état normal (voir aussi STANFORD & WARD, 1983). Dans cette optique, chaque système a sa propre capacité de résistance et de résilience, souvent inversement corrélées ; la résistance est plus liée à un compartiment lent et volumineux comme la matière organique, qui tamponne les variations, alors que la résilience est apportée par un renouvellement rapide des composants du système (par des facultés de recolonisation par exemple). Dans l'esprit du R.C.C., NAIMAN et SEDELL (1979), attribuent plus de résistance aux petits cours d'eau forestiers, encombrés de débris végétaux, et plus de résilience aux grandes rivières. Mais l'importance relative de ces deux facteurs dépend finalement de la morphologie, de l'hydraulique et des apports végétaux dans chaque segment. Par contre, comme le font remarquer WEBSTER *et al.* (1983) il ne semble pas y avoir de lien obligatoire entre stabilité et diversité biotique. Il n'est donc pas évident que la communauté benthique joue le rôle stabilisateur du flux d'énergie que lui attribue le R.C.C. (STATZNER & HIGLER, 1985 STATZNER, 1987).

IV.1.3. Correctifs et corollaires

La plupart de ces critiques ont été prises en compte par les auteurs du R.C.C. qui, dans un récent article (MINSHALL *et al.* 1985),

semblent en particulier avoir abandonné l'hypothèse d'une analogie dans les modes de fonctionnement énergétique des compartiments physiques et biologiques du système.

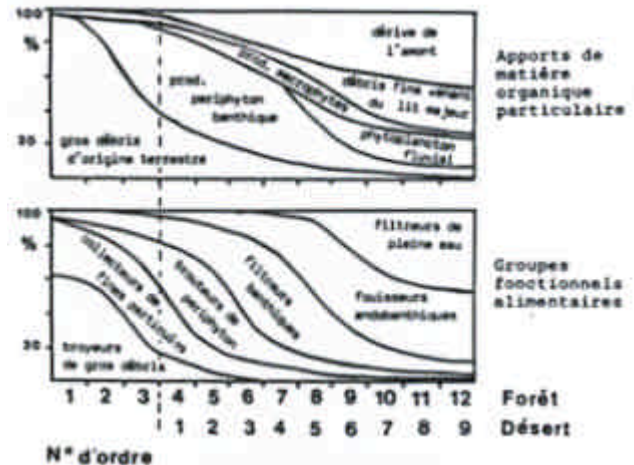


FIG. 3. - Le River Continuum Concept.

Schéma de l'évolution longitudinale des apports en matière organique particulaire et des groupes fonctionnels d'invertébrés dans des cours d'eau en région désertique ou boisée. D'après MINSHALL *et al.*, 1985, modifié.

Qu'en reste-t-il donc ? Essentiellement l'idée d'une évolution longitudinale prévisible du fonctionnement trophique qui peut se résumer ainsi (Fig. 3):

Dans les cours d'eau, il y a essentiellement 2 sources de matière organique, et donc de nourriture pour les invertébrés : les apports alloctones (débris végétaux) et la production primaire endogène (macrophytes et microphytes). Dans les têtes de bassin en zone forestière, les gros débris végétaux sont la principale source de nourriture, utilisée par les déchiqueteurs ou broyeurs (shredders) qui les fragmentent en fines particules « 1 mm) utilisées à leur tour par les collecteurs: une partie de ces fines particules est exportée vers les zones aval où l'on voit apparaître des organismes filtreurs. A mesure que le cours d'eau s'élargit, l'importance relative des apports alloctones rivulaires diminue, pour faire place à une production de microphytes exploitée par des brouteurs (grazers). La proportion de fines particules augmente, et le cours d'eau tend à devenir autotrophe (P/R >I).-Plus à l'aval, dans les grands cours d'eau, les fines particules provenant de l'amont, transportées et déposées, constituent avec le phytoplancton la principale source de nourriture des filtreurs benthiques ou planctoniques et des organismes endobenthiques. Du fait de la turbidité, le système redevient hétérotrophe. Si le cours d'eau débute dans une zone non boisée, la première étape fait défaut et le système est d'emblée autotrophe. Toutefois, les conditions régionales et locales, comme le climat, la géologie, les affluents, la lithologie, la géomorphologie ou des influences humaines peuvent modifier ce schéma.

Ainsi énoncé, le R.C.C. se veut une «abstraction», «un standard pour des systèmes lotiques naturels non perturbés, auquel on puisse comparer les cours d'eaux existants» (MINSHALL *et al.*, 1985). A ce schéma général se rattachent certains corollaires qui viennent compléter des points précis.

Ainsi, le «Nutrient Spiraling concept. (voir NEWBOLD et

al., 1981 ; ELWOOD *et al.*, 1983) s'intéresse à la vitesse de recyclage et de déplacement vers l'aval de la matière organique et des éléments nutritifs. Cette vitesse dépend d'une part des capacités respectives de transport (fonction du courant) et de rétention (fonction de la rugosité) du cours d'eau, et d'autre part, mais dans une moindre mesure, de l'activité biologique. En théorie, plus cette vitesse est faible, plus les éléments peuvent être recyclés dans un segment de rivière, et donc plus la productivité peut augmenter.

La dimension temporelle est également incluse dans le R.C.C., qui suggère que «l'organisation des communautés de macroinvertébrés lotiques peut être expliquée par l'état moyen des paramètres de l'environnement et leur degré de variabilité temporelle et d'hétérogénéité spatiale» (MINSHALL *et al.*, 1985). La notion «d'état moyen» reprend l'idée initiale du R.C.C. d'une analogie entre l'équilibre dynamique du lit autour d'une forme moyenne, et la structuration de la communauté benthique en fonction de cet état le plus probable (VANNOTE *et al.* 1980). Mais dans le même temps est introduite la variabilité spatio-temporelle du système, sous une formulation qui rappelle fortement les idées de WARD et STANFORD (1983), pourtant non cités (cf. ci-dessus «Intermediate Disturbance Hypothesis»). Il paraît effectivement très important, pour comprendre la structure d'une communauté, d'englober dans une même analyse du milieu à la fois le niveau moyen des paramètres et les 'valeurs extrêmes qui ont une forte probabilité d'être atteintes au cours d'un intervalle de temps inférieur à la durée de vie moyenne des organismes. Il est probable en effet que si ces valeurs extrêmes dépassent régulièrement un seuil critique, voir léthal pour certains organismes, elles modifieront sensiblement la structure que l'on pourrait attendre en fonction de l'état le plus probable. Ce point n'a pas été jusqu'à présent clairement explicité dans le cadre du R.C.C. Mais comme le fait remarquer STATZNER (1987) en prenant comme exemple une crue dans un système fluvial, un même événement catastrophique aura, après une période donnée, des conséquences très variables selon la nature et la longévité des organismes, et leur localisation dans des sous-éléments du système (chenal principal, berges, bras annexes, etc..) plus ou moins affectés par cet événement.

Enfin, un correctif important a été apporté par certains auteurs du R.C.C. en mettant l'accent sur l'importance de la végétation rivulaire dans la structuration morphologique de rivières («Riparian Control», CUMMINS *et al.*, 1984). En effet, cette végétation était vue dans l'optique du R.C.C. essentiellement comme une source de débris végétaux, et son rôle dans les budgets de matière organique est déjà bien documenté (CUMMINS *et al.*, 1983). De même, les relations entre la nature des espèces végétales rivulaires et la dynamique de décomposition a fait l'objet de nombreux travaux (revues de ANDERSON *et al.*, 1978 ; ANDERSON & SEDELL, 1979). Par contre la dynamique des apports est encore peu connue (CONNERS & NAIMAN, 1984) et le rôle de la végétation rivulaire dans la rugosité du chenal n'a fait l'objet que de quelques travaux principalement dans des petits cours d'eau (BILBY & LIKENS, 1980; BILBY, 1981 ; SPEAKER *et al.*, 1984). Mais l'importance de la ripisylve en tant qu'élément de structuration morphologique est restée à peu près méconnue, surtout dans les grandes rivières, l'étude de la dynamique de colonisation végétale dans le lit du haut Rhône Français constituant une exception notable (PAUTOU et BRAVARD, 1982; BRAVARD *et al.*, 1986). Les publications récentes de SEDELL & FROGGART (1984), et TRISKA (1984) ont remarquablement visualisé les conséquences du simple enlèvement des gros embâcles sur l'évolution de systèmes anastomosés. Tout cela a amené CUMMINS *et al.* (1984) à considérer que les caractéristiques des formations végétales rivulaires constituent «le plus important facteur d'organisation» des communautés aquatiques. La généralisation de cette hiérarchie de

facteurs est sans doute prématurée, mais il est évident que par son influence sur la morphologie du lit, dont dépend l'habitat, sur la rugosité du chenal, qui conditionne la capacité de rétention, et sur la nature et la quantité des apports de matière organique, la végétation rivulaire constitue un facteur clé du fonctionnement d'un écosystème d'eau courante.

IV.2. LES DONNÉES

IV.2.1. Données du R.C.C.

L'essentiel des données qui sous-tendent le River Continuum Concept provient d'une étude effectuée en 1976 sur quatre réseaux situés dans quatre biomes différents des Etats-Unis, deux dans les forêts de feuillus de l'est (Pennsylvanie et Michigan) et deux dans les forêts de conifères de l'ouest (Idaho et Oregon) (MINSHALL *et al.*, 1983; CUSHING *et al.*, 1983). Dans chaque réseau, 4 stations représentatives de segments successifs depuis les têtes de bassin (ordre 1 à 2, largeur 0,6 à 1,5 m pour les stations N°4) jusqu'aux zones moyennes (ordre 5 à 7, largeur de 17 à 47 m pour les stations N°4) ont été suivies pendant quatre saisons, avec des méthodes identiques permettant d'obtenir des données quantitatives sur les paramètres suivants :

- Climat du bassin versant et régime hydrologique.
- Numéro d'ordre, débit, topographie et morphologie de chaque station, incluant la nécessité des gros débris végétaux et le pourcentage des zones d'érosion et de dépôt.
- Physico-chimie de l'eau (température, conductivité, alcalinité, N et P totaux).
- Matière organique (M.O.) transportée et déposée, par classe de taille des particules (grosses = > 1 mm ; fines entre 1 mm et 50 microns -, ultrafines = < 50 microns).
- Chlorophylle a benthique et métabolisme benthique mesuré par échange d'O₂ *in situ*.
- Vitesse de décomposition des feuilles mortes.
- Peuplement d'invertébrés (densité et groupes fonctionnels) pour 2 saisons.

Les mesures concernant la M.O. benthique, le métabolisme et les invertébrés sont effectuées dans les 2 types d'habitat (érodé-déposé) est pondérées en fonction de la superficie relative de chacun.

Il faut d'emblée signaler la validité et le très grand intérêt de ces données, recueillies de manière standardisée sur des sites très distants, et portant sur une large gamme de paramètres ; on peut toutefois regretter, pour un travail de cette ampleur, la faiblesse de l'information concernant les invertébrés (2 saisons et pas de biomasses) et l'absence totale de données sur l'hydraulique et les poissons).

Une première remarque s'impose concernant la notion même de «continuum». Les auteurs du R.C.C. affirment que «les cours d'eau doivent être vus comme des gradients, ou continua, et les systèmes de classification qui séparent des zones distinctes ont peu de valeur «écologique» (CUSHING *et al.*, 1983, repris par MINSHALL *et al.*, 1985). Or, comment peut-on démontrer l'existence d'un continuum (ou réfuter la réalité d'une zonation) avec une seule station d'étude par numéro d'ordre, chaque ordre pouvant théoriquement constituer une zone ? (cf. § II.2). Il est facile de confondre un escalier avec un toboggan si l'on ne prend qu'un point de mesure par marche. Le «continuum» reste donc purement théorique, alors que les données supportant l'existence de zones plus ou moins homogènes sont nombreuses. S'il est vrai que cette notion de continuum met l'accent sur l'importance des apports de l'amont (notamment organiques) dans le fonctionnement

des zones aval, aucun des auteurs de zonation n'a jamais présenté ses zones comme des «segments isolés», contrairement à ce que suggèrent encore CUSHING *et al.* (1983).

IV.2.2. Analyse par paramètre

Plus fondamentalement, les hypothèses du R.C.C. sont-elles vérifiées par les faits ? Les auteurs affirment que oui; la réalité est plus mitigée. Ainsi, prenons d'abord les données traitées paramètre par paramètre, avec des analyses de vicariance pour rechercher l'influence des facteurs relatifs au site (biome), à la position le long du réseau (NB de station) et à la saison (MINSHALL *et al.*, 1983).

Pour la **matière organique benthique**, on constate que «les facteurs géomorphologiques locaux qui déterminent le dépôt dans le cours d'eau sont plus importants pour expliquer la variance du stock de détritus que la taille (Nb d'ordre) ou la saison». De même, alors que le rapport fines particules/grosses particules est censé croître vers l'aval, ce phénomène n'est sensible que pour 2 sites sur 4 (NAIMAN & SEDELL, 1979) ; seule la décroissance du stock de grosses particules suit relativement bien les prévisions.

Pour la **matière organique transportée**, le rapport des fines sur les grosses particules devrait également croître, mais cela n'est évident que sur un seul site. Les différences entre sites (biomes) semblent expliquer l'essentiel de la variance sur le transport des grosses et fines particules, tandis que les ultrafines, qui représentent 86% du total de la matière organique transportée, varient indépendamment des facteurs étudiés (biome, station, ou saison).

Pour la **Chlorophylle benthique**, le stock est supposé croître vers l'aval, mais cela ne se vérifie que sur 2 réseaux, le troisième (Idaho) présentant une tendance inverse ; dans le dernier site (Pennsylvanie) les teneurs restent basses et constantes, ce qui serait dû à des crues d'orages fréquentes qui nettoient régulièrement le lit (BOTT *et al.*, 1985).

Le **métabolisme global** est supposé glisser de l'hétérotrophie vers l'autotrophie dans les zones moyennes des rivières. Ce schéma est grossièrement vérifié dans la mesure où les stations NI sont toujours hétérotrophes (15 fois sur 16 mesures stations X saison) et les stations N4 généralement autotrophes (13 fois sur 16). Cependant la variabilité des résultats interdit pratiquement toute prévision sur le statut trophique des stations intermédiaires. Les auteurs concluent que «si la tendance amont-aval est souvent évidente, il apparaît que de multiples influences locales se combinent pour réguler l'activité de la communauté» (MINSHALL *et al.*, 1983). BOTT *et al.* (1985) précisent que «la seule taille du cours d'eau ne suffit pas pour classer le statut métabolique sur un bilan annuel, le passage de l'hétérotrophie à l'autotrophie intervenant pour des stations différentes dans chaque site».

La **vitesse de décomposition de feuilles mortes** devrait être rapide et relativement uniforme dans les têtes de bassin, et diminuer vers l'aval. En réalité, là encore la variance entre biomes est la plus forte que la variance entre stations d'un même biome. Dans chaque bassin, la décomposition la plus rapide a lieu dans la station 1, mais «certains cours d'eau d'ordre 3 décomposent les feuilles plus vite que le ruisseau d'ordre 1 d'un autre biome» (MINSHALL *et al.*, 1983). Cependant, si la vitesse de décomposition est pondérée par la température (en degrés X jour), il apparaît que les têtes de bassins sont les plus efficaces, mais qu'il est toujours impossible de définir aucune tendance à l'aval ou «les conditions locales déterminent l'essentiel du compor-

tement en fonction semble-t-il des caractéristiques du bassin versant».

Enfin, en ce qui concerne les groupes fonctionnels d'invertébrés, les broyeurs de grosses particules suivent la prédiction du modèle en disparaissant plus ou moins rapidement des zones aval, alors que les collecteurs de fines particules n'augmentent leurs effectifs vers l'aval que dans 5 cas sur 8 (station X saison), et que les brouteurs de périphyton présentent plus des variations saisonnières d'abondance qu'une évolution amont/aval. Seul le site de l'Oregon semble suivre à peu près l'évolution prévue (HAWKINS et SEDELL, 1981). Mais, comme le remarquent MINSHALL *et al.* (1982), ces mauvais résultats proviennent aussi d'un échantillonnage restreint et du fait que «l'abondance numérique est un faible indicateur de la dynamique trophique». Ce dernier point est également souligné par O'HOP *et al.* (1984).

Une évaluation des capacités de rétention de la matière organique des différentes stations conduit les auteurs à la conclusion suivante : «Alors que les têtes de cours d'eau ont une capacité de rétention supérieure à celles des zones aval, chaque bassin a sa propre relation entre la géomorphologie du cours d'eau et la rétention» (MINSHALL *et al.* 1983); la végétation rivulaire, caractéristique de chaque bassin, est l'un des facteurs importants pour ce phénomène. Il en résulte des vitesses de déplacement vers l'aval différentes (cf. § IV. 1.3. «spiraling»), et là encore difficilement prévisibles dans les zones moyennes sur la seule base du N° d'ordre. La nature de la végétation intervient aussi dans la vitesse du recyclage biologique de la M.O., puisque pour les sites en forêt feuillue ce recyclage est considéré comme «rapide», alors qu'en forêt de conifères le processus est «lent».

IV.2.3. Analyse globale

L'analyse multivariée des mêmes données effectuée par CUSHING *et al.* (1983) vient confirmer les observations précédentes en faisant ressortir une très bonne corrélation entre une forte pente (zone amont), la présence de broyeurs, une prédominance de grosses particules déposées (faible rapport P/R). Mais plus intéressante est la manière dont s'ordonnent les 16 stations analysées ensemble sur la base des paramètres biologiques (Fig. 4). Effectivement, dans chaque biome, les stations sont classées dans l'ordre de leur position relative (1, 2, 3, 4), et cela supporte l'hypothèse du R.C.C. d'une évolution longitudinale prévisible du fonctionnement biologique. Mais il est remarquable de voir comment les stations d'Oregon et de Pennsylvanie forment deux ensembles non imbriqués, et complètement distincts de celui formé par les stations aval du Michigan et de l'Idaho. Dans ces deux derniers sites, seules les têtes de bassins s'individualisent, l'évolution longitudinale semblant ensuite peu marquée. Cela pourrait s'interpréter de la manière suivante : on observe en fait, sur la base des paramètres biologiques choisis, trois modes de fonctionnement distincts pour les quatre réseaux ; et pour prévoir ce fonctionnement, l'appartenance d'une station à un biome est plus importante que sa position dans le réseau, à l'exception des zones les plus en amont..

IV.2.4. Synthèse

Aussi les conclusions (partielles) que l'on pourrait tirer d'une lecture de ces données non exclusivement orientée vers la justification d'une théorie sont les suivantes :

Les petits ruisseaux (largeur < 2 m) en zone forestière tempérée semblent avoir un fonctionnement assez constant, nettement hétérotrophe, caractérisé par une forte rétention des grosses particules de matière organique qui sont utilisées (traitées) par des invertébrés broyeurs. Plus à l'aval, (largeur de 3 à 50 m) il y a une évolution longitudinale plus ou moins marquée vers un fonctionnement plus proche de l'autotrophie et une réduction du stock de gros débris végétaux et corrélativement, de broyeurs. Mais les facteurs régionaux (caractéristiques écologiques du bassin versant) et locaux (morphologie de la vallée et du lit, conditions morphodynamiques, environnement végétal) semblent plus importants pour prévoir et expliquer le fonctionnement biologique d'une station que la position de cette station dans le réseau, illustrée par son N. d'ordre.

IV.3. PROLONGEMENTS ET CRITIQUES

Les études publiées récemment par d'autres chercheurs ne permettent pas d'affiner sensiblement ces conclusions. Le R.C.C. a été fortement contesté en Nouvelle-Zélande, où le fonctionnement des cours d'eau semble déterminé essentiellement par des facteurs physiques (WINTER BOURN *et al.*, 1981 ; COWIE, 1985). En Australie, les broyeurs ne suivent pas l'évolution rencontrée aux U.S.A., ce qui pourrait être dû à la vitesse de décomposition très lente des feuilles d'Eucalyptus (MERCHANT *et al.*, 1985) ; BUN (1986) fait la même constatation, mais un échantillonnage limité aux zones de radiers réduit la validité de ses données. La même remarque vaut pour DUDGEON (1983, 1984) qui rapporte aussi une faible représentation des broyeurs à l'amont d'une rivière de Hong-Kong.

Peu de travaux comportent des mesures de biomasses d'invertébrés. MILLER (1984) a étudié des ruisseaux forestiers d'ordre 1 et 2 où la biomasse est dominée par des écrevisses et des gastéropodes, les broyeurs ne représentent qu'une très faible proportion du peuplement d'invertébrés ; mais là encore, seuls les radiers ont été prospectés. Cependant, la revue effectuée par cet auteur des études portant sur la biomasse par groupes fonctionnels dans des cours d'eau forestiers tempérés montre clairement que les broyeurs ne sont jamais les organismes dominants, et qu'ils sont même fréquemment dépassés par les brouteurs. Aucune des études ci-dessus, pas plus que celle de ROSILLON (1986) comportant également des mesures des biomasses, n'a mis en évidence une relation étroite entre les fluctuations saisonnières des sources de matière organique et celles des groupes fonctionnels correspondants, aboutissant à la «maximalisation de la consommation d'énergie» postulée initialement par le R.C.C. et fortement contestée par la suite (cf. §I V. 1. 1.).

IV.4. QUE RETENIR DU RIVER CONTINUUM CONCEPT?

Bien que tous les postulats et les hypothèses du R.C.C soient loin d'être vérifiés par les faits, toutes les données confirment l'importance des relations trophiques dans la structuration fonctionnelle de la communauté à invertébrés, même si ce facteur n'est pas toujours prépondérant, et si l'affectation des unités taxonomiques à tel ou tel groupe fonctionnel pose parfois des problèmes.

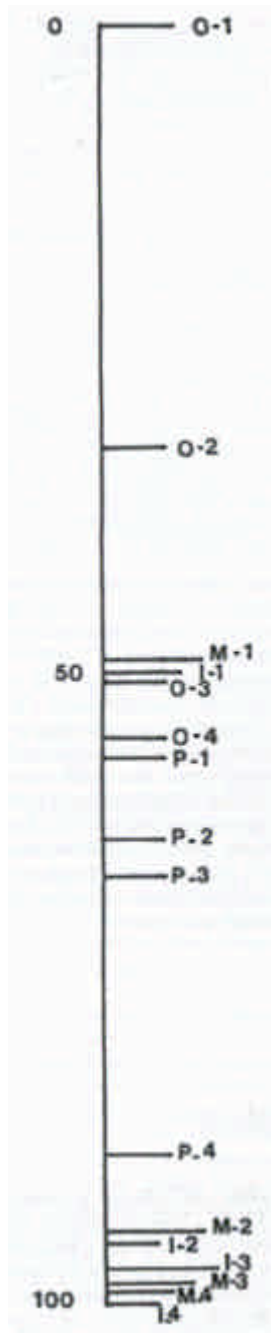


FIG. 4. - Données du R.C.C.

Ordination des sites étudiés en fonction des variations biologiques.

I = Idaho ; M = Michigan ; O = Oregon ; P = Pennsylvanie.

1 à 4 = stations de l'amont vers l'aval.

D'après CUSHING *et al.*, 1983, modifié.

Il faut certainement voir là l'apport principal du R.C.C. à l'écologie des eaux courantes. A l'inverse, la faiblesse majeure de cette théorie est de vouloir relier, à l'échelle du globe, le fonctionnement de l'écosystème eau courante à la seule position relative dans le réseau du segment étudié. En effet le numéro d'ordre ne constitue «en aucun cas une description significative de l'environnement physique» (GREGORY & WALLING, 1973, cités par STATZNER et HIGLER, 1985), et encore moins de l'environnement végétal. Cela aboutit à présenter pratiquement chaque situation réelle comme une déviation par rapport au schéma général, imposée par les conditions régionales et locales (MINSHALL *et al.*, 1985). Ajoutons que le R.C.C. ne prédit nullement l'évolution quantitative absolue des paramètres biologiques (stock, biomasse, production) mais seulement leur évolution relative (Fig. 3), et que les Poissons, «dont l'importance dans le métabolisme de la communauté est négligeable» (selon CUMMINS *et al.*, 1984) sont totalement ignorés. Pour toutes ces raisons, l'applicabilité pratique du River continuum Concept reste très restreinte à l'heure actuelle.

V - CLASSIFICATION DES BASSINS VERSANTS

L'idée d'utiliser les caractéristiques du bassin versant comme élément de base pour la classification des cours d'eau a été suggérée par quelques pionniers (§ 1), puis presque complètement oubliée. Toutefois, ROSS (1963) a fait remarquer que la distribution géographique de bon nombre de genres ou d'espèces de Trichoptères d'Amérique du Nord était étroitement liée à un type de biome (forêt décidue, forêt montagnarde de conifères, taïga, ou désert). L'auteur pense que «la forêt impose certaines conditions écologiques aux rivières qui en proviennent et la traversent», cette influence étant d'autant plus forte que le cours d'eau est plus petit; cela impliquerait que la faune des petits cours d'eau soit «confinée de manière plus rigide dans des biomes terrestres distincts» que celle des grandes rivières.

HYNES (1975) pense tout net que «le monde n'est pas classifiable», et que de surcroît une classification n'ouvre pas la voie à une «compréhension écologique» des cours d'eau. Dans une optique très novatrice mettant en avant l'aspect énergétique, il énumère les différents processus par lesquels chaque vallée conditionne le fonctionnement de la rivière qui la draine. Ainsi la roche mère, les sols et la végétation déterminent ou influencent, par un jeu d'interactions extrêmement complexe, le régime hydrologique, la physico-chimie de l'eau, la nature et la quantité des apports organiques, et en définitive tous les processus énergétiques dans la rivière elle-même. HYNES conclut: «la vallée gouverne le cours d'eau». On peut admettre l'opinion de cet auteur, selon laquelle chaque cours d'eau est un individu, et donc pas vraiment très facilement classifiable, mais ne pourrait-on alors classer les vallées ?.

C'est ce que suggère LOTSPEICH (1980), qui souhaiterait une gestion des rivières en harmonie avec les exigences, les caractéristiques et l'équilibre dynamique du système». Partant du principe qu'il vaut mieux classer les causes que les effets, et considérant les cours d'eau comme le produit intégré du bassin versant», l'auteur propose un schéma hiérarchique à deux niveaux. Les facteurs déterminants, au niveau le plus élevé, («state factors») sont la géologie et le climat ; ces deux facteurs ont été utilisés au U.S.A. pour dresser une carte des «écorigions» (BAILEY, 1977) que LOTSPEICH suggère de prendre comme point de départ

pour la classification de bassins versants. Le climat et la géologie déterminent ensemble la géomorphologie, et les facteurs de niveau inférieur («Transactional factors») que sont le microclimat local, le sol et la végétation. Le cours d'eau lui-même, avec ses différents habitats, constituerait le 3ème niveau d'analyse. On peut signaler à ce propos l'existence en France d'une carte de «régions écologiques» (DUPIAS et REY, 1980) basée sur les associations végétales, qui fait ressortir très nettement et de façon hiérarchisée différentes zones correspondant à l'influence des facteurs énumérés par HYNES et LOTSPEICH, dans la mesure où la végétation intègre les facteurs géologiques, climatiques et pédologiques. Une carte de ce type constitue donc une excellente base de classification des bassins versants.

En 1975, HYNES remarquait ironiquement que «l'une des découvertes récentes les plus importantes en hydrobiologie est celle de l'existence des hydrologues, forestiers et pédologues» ; on peut y ajouter les géomorphologues. Et il apparaît maintenant évident que, pour classer ou comprendre les cours d'eau, il est indispensable de commencer par le bassin versant.

CONCLUSION

Au terme de cette revue, volontairement sélective, d'approches très différentes, il est possible de dégager quelques éléments constants susceptibles d'orienter les recherches en vue d'une typologie fonctionnelle des systèmes d'eau courante.

Tout d'abord, une telle typologie est-elle possible, voire souhaitable ? Les auteurs les plus théoriciens voient les cours d'eau comme des «continuum» ou des individus, ce qui signifierait que chaque rivière est unique et que chaque point d'une rivière est différent de celui situé à l'amont ou à l'aval.

Cela n'est pas impossible à un certain niveau d'analyse, mais tous les auteurs praticiens, confrontés à des problèmes de gestion, ont proposé et utilisé des méthodes aboutissant à définir et à classer des segments homogènes de cours d'eau. Cela n'implique nullement de nier une continuité entre ces segments, ni certaines transitions progressives.

Si la température apparaît comme un facteur très important de la distribution zonale des espèces, notamment d'insectes et de salmonidés, les paramètres morphodynamiques (morphologie et hydraulique) apparaissent prédominants pour expliquer la structuration longitudinale des peuplements animaux au niveau d'unités taxonomiques regroupant des espèces qui présentent le même mode de vie. Les facteurs trophiques, c'est-à-dire la dimension, la proportion relative et la nature des particules de matière organique, ainsi que la production primaire des microphytes, constituent aussi un élément important pour expliquer l'évolution longitudinale des groupes fonctionnels alimentaires d'invertébrés, qui souvent s'identifient à des groupes taxonomiques. Ainsi, une certaine zonation longitudinale, sous l'influence des facteurs benthiques, thermiques et trophiques dont la hiérarchisation généralisable, correspond à une réalité observable

Parallèlement à cette structuration longitudinale des rivières, il apparaît que les caractéristiques des bassins versants, des vallées et des rives sont susceptibles d'induire des différences importantes entre les communautés benthiques de divers réseaux.

Les variations sont déjà sensibles au niveau quantitatif, par exemple entre des rivières présentant des eaux de dureté différentes (I.2 et III.3) ; mais dans une analyse au niveau fonctionnel, les influences régionales et locales semblent prédominantes pour expliquer la structure de la communauté (§ IV.2.4). Autrement dit, il apparaît que les facteurs dépendant de la géologie, du climat, de la nature des sols et de la végétation dans le bassin versant, ainsi que l'environnement végétal immédiat, conditionnent localement le fonctionnement de l'écosystème eau courante.

On peut donc émettre l'hypothèse que les conditions écologiques régionales, déterminant le régime hydrologique, la morphologie de la rivière, la nature et la quantité des éléments minéraux et organiques, dissous, transportés ou stockés, aboutissent à structurer les systèmes aquatiques en différents types fonctionnels auxquels devraient logiquement correspondre des peuplements qualitativement et/ou quantitativement distincts. Un certain nombre de types de cours d'eau de petite dimension sont d'ailleurs déjà assez généralement reconnus et décrits (§ I II. 1 et § IV.2.4 ; voir aussi les ruisseaux calcaires ou «chalk streams»).

D'un point de vue pratique, toute gestion implique une certaine classification de l'espace en groupements d'entités écologiques auxquelles vont s'appliquer certaines règles et certaines actions. Mais une bonne classification doit s'appuyer sur des réalités concrètes, mieux que sur des théories. Dès lors, il apparaît évident qu'une typologie dont l'objectif est d'orienter la gestion doit répondre à trois critères préalables :

- Premièrement, elle doit être fonctionnelle, c'est-à-dire différencier des systèmes ayant des fonctionnements écologiques distincts (et pas seulement des espèces discriminants ceux qui conditionnent directement ce fonctionnement (et non des critères indirects comme la distance aux sources, l'altitude ou un numéro d'ordre).

- Deuxièmement, les entités faisant l'objet de la typologie doivent être des «trônçons homogènes» de cours d'eau, dont la longueur peut varier de quelques centaines de mètres à quelques centaines de kilomètres. Si l'on veut bien considérer que homogène ne signifie pas «identique en tout point», il est tout à fait logique de considérer que, dans un bassin versant donné, un tronçon de cours d'eau présentant à la fois des caractéristiques morphodynamiques, physico-chimiques, et une végétation rivulaire relativement constantes au regard des variations observées sur l'ensemble du réseau, constitue une entité fonctionnelle et puisse être appréhendé comme tel. Il n'est par ailleurs nullement exclu qu'un tronçon soit défini comme un secteur de transition entre deux zones plus homogènes.

- Troisièmement, cette typologie doit nécessairement s'appuyer sur une classification des bassins versants, à l'intérieur desquels seront généralement distinguées des zones. Au vu des données du River Continuum Concept (§ IV.2.4), on peut émettre l'hypothèse que, d'un point de vue fonctionnel, l'étendue des variations observées sur les cours d'eau de dimensions moyennes entre différents types de bassins sera supérieure à celle observée entre les zones successives d'un même cours d'eau.

Dans leur étude d'une rivière canadienne, CULP & DAVIES (1982) ont interprété leurs données en intégrant la réalité des zones, la théorie du R.C.C. et l'évidente influence du bassin versant. Ils démontrent ainsi parfaitement l'intérêt d'une démarche, proche de celle proposée ci-dessus, combinant plusieurs théories.*

En définitive, ce sont les faits qui définiront la bonne typologie, ce qui implique des données nombreuses et recueillies de manière standardisées. Aussi, à condition de disposer de méthodes permettant de quantifier dans différents systèmes à la fois les peuplements et les paramètres susceptibles d'intervenir comme facteur-clé dans le fonctionnement, une approche pragmatique ayant pour objectif d'identifier et de caractériser des types fonctionnels peut constituer une voie de recherche fructueuse à l'heure actuelle. L'intérêt pratique d'une telle approche serait de fournir, au niveau d'une région, un système de référence pour évaluer les potentialités et les perturbations des cours d'eau présentant des caractéristiques voisines des types décrits. Des travaux sont engagés dans cette optique.

Remerciements

Cet article a été achevé au cours d'un séjour à La Paz (Bolivie), dans le cadre de la Mission ORSTOM que je tiens à remercier pour les facilités qui m'ont été accordées. Ma reconnaissance ira également à Claude DEJOUX qui a patiemment relu le manuscrit, et à Michel BO URNA UD pour ses encouragements actifs. Enfin, je réserve une place à part à mes camarades du laboratoire d'hydroécologie du CEMAGREF et à leur bonne humeur stimulante et tout spécialement à Yves SOUCHON et Francis TROCHERIE qui par leur collaboration efficace ont largement motivé et facilité ce travail.

Contribution n°38 au programme «Typologie quantitative des eaux courantes».

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON (N.H.) & SEDELL (J.R.), 1979. - Detritus processing by macro-invertebrates in stream ecosystems. *Antl Rev. Entomol.*, 24: 351-377.

ANDERSON (N.H.), SEDELL (J.R.), ROBERTS (L.M.) & TRISKA (F.J.), 1978. - The role of aquatic invertebrates in processing of wood debris in coniferous forest streams. *Amer. Midland Natur.*, 100 (1) : 64-82.

ARRIGNON (J.), 1972. - Zonation piscicole de quelques cours d'eau Normands (France). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18 1135-1146.

BAILEY (R.G.), 1977. - Ecoregions descriptions. To accompany the map of ecoregions of the United States, For. Serv., USDA.

BAKER (D.B.), JACKSON(W.B.)& PRATER (B.L.)eds., 1975.Proceedings of the Sandusky River basin symposium. Energy Res. & Dev. Admin., Oak Ridge, Tennessee, USA. 475 p.

BARNES (J.R.) & MINSHALL (G.W.) Eds., 1983. - Stream ecology - Application and testing of general ecological theory. Plenum Press publ., 407 p.

BILBY (R.E.), 1981. - Role of organic debris dams in regulating the export of dissolved and particulate organic matter from a forest watershed. *Ecology*, 62 (5): 1234-1243.

BILBY (R.E.) & LIKENS (G.E.), 1980. - Importance of organic debris dams in the structure and function of stream ecosystems. *Ecology*, 61 (5): 1107-1113.

- BRAVARD (J.P.), AMOROS (C.) & PAUTOU (G.), 1986. Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system. A methodological and predictive approach applied to a section of the Upper Rhône River, France. *Oikos*, 47 : 92-111.
- BUNN (S.E.), 1986. - Spatial and temporal variation in the macroinvertebrate fauna of streams in the northern jarrah forest, Western Australia: functional organisation. *Freshwat. Biol.*, 16: 621-632.
- CONNELL (J.H.), 1978. - Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199 : 1302-1310.
- CONNERS (M.E.) & NAIMAN (R.J.), 1984. - Particulate allochthonous inputs : relationships with stream size in an undisturbed watershed. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 41 : 1473-1484.
- COWIE (N.), 1985. - An analysis of changes in the invertebrate community along a southern New Zealand montane stream. *Hydrobiologia*, 120: 35-46.
- CULP (J.M.) & DAVIES (R.W.), 1982. - Analysis of longitudinal zonation and the River Continuum Concept in the OldmanSouth Saskatchewan river system. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 39 1258-1266.
- CUMMIN (K.W.), 1973. - Trophic relations of aquatic insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 18 : 183-206.
- CUMMINS (K.M.), 1974. - Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, 24 : 631-641.
- CUMMINS (K.W.), 1975. - The ecology of running waters; theory and practice. In BAKER et al. eds., p. 277-293.
- CUMMINS (K.W.), & KLUG (M.J.), 1979. - Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10 : 147-172.
- CUMMINS (K.W.) & KLUG (M.J.), 1979. - Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10 : 147-172.
- CUMMINS (K.W.), SEDELL (J.R.), SWANSON (F.J.), MINSHALL (G.W.), FISHER (S.G.), CUSHING (C.E.), PETERSEN (R.C.), & VANNOTE (R.L.), 1983. - Organic matter budgets for stream ecosystems: problems in their evaluation. In BARNES & MINSHALL Eds. p. 299-353.
- CUMMINS (K.W.), MINSHALL (G.W.), SEDELL (J.R.), CUSHING (C.E.) & PETERSEN (R.C.), 1984. - Stream ecosystem theory. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1818-1127.
- CUSHING (C.E.), McINTIRE (C.D.), CUMMINS (K.W.), MINSHALL (G.W.), PETERSEN (R.C.), SEDELL (J.R.) & VANNOTE (R.L.), 1983. - Relationships among chemical, physical, and biological indices along river continua based on multivariate analysis. *Arch. Hydrobiol.*, 98 (3): 317-326.
- DUDGEON (D.), 1983. - Seasonal and long-term changes in the hydrobiology of the Lam Tsuen River, New Territories, Hong Kong, with special reference to benthic macroinvertebrate distribution and abundance. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 69: 55-129.
- DUDGEON (D.), 1984. - Longitudinal and temporal changes in functional organisation of macroinvertebrate communities in the Lam Tsuen River, Hong-Kong. *Hydrobiologia*, 111 : 207-217.
- DUPIAS (G.) & REY (P.), 1980. - Carte des régions écologiques de la France. Service de la carte de la végétation, C.N.R.S., carte au 1/100.000ème + annexes 39 p.
- ELWOOD (J. W.), NEWBOLD (J.D.), O'NEILL (R.V.) & VAN WINKLE (W.), 1983. - Resource spiraling : and operational paradigm for analyzing lotic ecosystems. In BARNES & MINSHALL eds., p. 3-27.
- FISHER (S.G.), 1983. - Succession in streams. In BARNES & MINSHALL eds., p. 7-27.
- FITTKAU (E.J.) & REISS (F.), 1983. - Versuch einer Rekonstruktion der Fauna europäischer Ströme und ihrer Auen. *Arch. Hydrobiol.*, 97: 1-6.
- FONTAINE (T.D.) & BARTELL (S.M.) Eds., 1983. - Dynamics of lotic ecosystems. Ann Arbor Science publ., 492 p.
- FURSE (M.T.), MOSS (D.), WRIGHT (J.F.) & ARMITAGE (P.D.), 1984. - The influence of seasonal and taxonomic factors on the ordination and classification of running-water sites in Great Britain and on the prediction of their macro-invertebrates communities. *Freshwater Biol.*, 14: 61-64.
- HARRISON (A.D.) & RANKIN (J.J.), 1976. - Hydrobiological studies of Easter Lesser Antillean Islands. II. St. Vincent: freshwater fauna ; its distribution, tropical river zonation and biogeography. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 50: 275-311.
- HAWKES (H.A.), 1975. - River zonation and classification. In Whitton (B.A.) ed., p. 312-374.
- HAWKINS (C.P.) & SEDELL (J.R.), 1981. - Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams. *Ecology*, 62 (2): 387-397.
- HORWITZ (R.J.), 1978. - Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecol. Monogr.*, 48 307-321.
- HUET (M.), 1949. - Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, II (3-4): 332-351.
- HUET (M.), LELEK (A.), LIBOSVARSKY (J.) & PENAZ (M.), 1969. - Contribution à l'identification des zones piscicoles de quelques cours d'eau de Moravie (Tchécoslovaquie). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17 : 1103-1111.
- HYNES (H.B.N.), 1975. - The stream and its valley. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 1-15.
- ILLIES (J.), 1961. - Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung de Fließgewässer. *Internat. Rev. ges. Hydrobiol.*, 46: 205-213.
- ILLIES (J.), 1964. - The invertebrate fauna of the Huallaga, a peruvian tributary of the Amazon River, from the sources down to Tingo Maria. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 15 : 1077-1083.
- ILLIES (J.) & BOTOSANEANU (L.), 1963. - Problème et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 12: 1-57.
- JAMES (J.) & EVISON (L.) eds., 1979. - Biological indicators of water quality. John Wiley & Sons publ.
- LEGER (L.), 1909. - Principes de la méthode rationnelle du peuplement des cours d'eau à salmonidés. *Trav. Lab. Piscicult. Grenoble*, 1 :533-568.
- LEGER (L.), 1945. - Economie biologique et productivité de nos rivières à cyprinidés. *Bull. Fr. Piscicult.*, 139 : 1-21.
- LEGER (L.), 1948. - Etude sur l'hydrographie et l'économie piscicole du département du Rhône. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscicult. Grenoble* 40ème année : 1-14.
- LOTSPEICH (F.B.), 1980. - Watersheds as the basic ecosystem: this conceptual framework provides a basis for a natural classification system. *Water Resources Bull.*, 16 (4): 581-586.
- MARCHANT (R.), METZELING (L.), GRAESSER (A.) & SUTER (P.), 1985. - The organization of macroinvertebrate communities in the major tributaries of the La Trobe River, Victoria, Australia. *Freshwat. Biol.*, 15 : 315-331.
- MILLER (C.), 1985. - Correlates of habitat favourability for benthic macroinvertebrates at five stream sites in an Appalachian Mountain drainage basin, U.S.A. *Freshwater Biol.*, 15: 709-733.
- MINSHALL (G.W.), 1984. - Aquatic insect-substratum relationships. In RESH & ROSENBERG eds., p. 358-400.
- MINSHALL (G.W.), BROCK (J.T.) & LAPOINT (T.W.), 1982. - characterization and dynamics of benthic organic matter and invertebrate functional feeding group relationships in the upper Salmon River, Idaho, (USA). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 67 (6) 793-820.

- MINSHALL (G.W.), PETERSEN (R.C.), CUMMINS (K.W.), BOTT (T.L.), SEDELL (J.R.), CUSHING (C.E.) & VANNOTE (R. L.), 193. - Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecol. Monogr.*, 52 (11): 1-25.
- 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 ecosystems theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 42 : 1045-1055.
- MOUTHON (J.), 198 1. - Typologie des mollusques des eaux courantes. Organisation biotypologique et groupements socioécologiques. *Annls. Limnol.*, 17 (2): 143-162.
- NAIMAN (R.J.) & SEDELL (J.R.), 1979. - Benthic organic matter as a function of stream order in Oregon. *Arch. Hydrobiol.*, 87 (4): 404-422.
- NEWBOLD (J.D.), ELWOOD (J.W.), O'NEILL (R.V.) & VAN WINKLE (W.), 198 1. - Measuring nutrient spiralling in streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 38 : 860-863.
- O'HOP (J.), WALLACE (J.B.) & HAEFNER (J.D.), 1984. - Production of a stream shredder, *Peltoperla maria* (Plecoptera, Peltoperlidae) in disturbed and undisturbed hardwood catchments. *Freshwaterbiol.*, 14 : 13-21.
- PAUTOU (G.) & BRAVARD (J.P.), 1982. - L'incidence des activités humaines sur la dynamique de l'eau et l'évolution de la végétation dans la vallée du Haut-Rhône français. *Rev. Géogr. Lyon*, 57 (1): 63-79.
- PENNAK (R.W.), 197 1. - Toward a classification of lotic habitats. *Hydrobiologia*, 38 (2): 321-334.
- PENNAK (R.W.), 1979. - The dilemma of stream classification. -in : classification inventory and analysis of fish and wildlife habitat. Biol. Serv. Prog. U.S. Fish and Wildlife Serv. FWS/OBS-78-76.604 p.
- PERRIN (J.F.), 1982. - Conditions d'application des directives européennes pour la vie piscicole dans le département de la drôme. Profils hydrobiologiques et piscicoles des rivières : la Galaure, l'Herbasse, le Jabron, la Véore. Doc. S. R.A.E. Rhône-Alpes, Lyon, 142 p.
- PERSOONE (G.), 1979. - Proposal for a biotypological classification of water courses in the European Communities. In JAMES & EIVISON eds. chap. 7, 32 p.
- PESSON (P.), ed., 1980. - La pollution des eaux continentales. Gauthiers-Villars, Paris.
- PIALOT (D.), 1984. - Analyse statistique des données du peuplement de poissons. p. 86-102, in: (Anonyme) - Schéma de Vocation Piscicole et Halieutique du département de la Drôme. Doc. D.D.A. de la Drôme, 117 p. + annexes.
- RESH (V.M.) & ROSENBERG (D.M.) Eds., 1984. - Ecology of aquatic insects. N.Y.
- RICKER (W.E.), 1934. - An ecological classification of certain Ontario streams. *Publ. Ontario Fish. Res. Lab.* N°49, 114p., Univ. Toronto Press.
- ROSILLON (D.), 1986. - Évolution saisonnière de la structure fonctionnelle de la communauté benthique d'une rivière salmonicole (le Samson, Belgique). *Sciences de reau*, 5: 75-84.
- ROSS (H.H.), 1963. - Stream communities and terrestrial biomes. *Archiv. Hydrobiol.*, 59 (2): 235-242.
- SEDELL (J.R.) & FROGGAIT (J.L.), 1984. - Importance of streamside forest to large rivers: The isolation of the Willamette River, Oregon, U.S.A., from its floodplain by snagging a streamside forest removal. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 1828-1834.
- SPEAKER (R.), MOORE (K.) & GREGORY (S.), 1984. - Analysis of the process of rétention of organic matter in stream ecosystems. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 1835-1841.
- STANFORD (J.A.) & WARD (J.V.), 1983. - Insect species diversity as a function of environmental disturbance in stream systems. In BARNES & MINSHALL Eds., p. 265-278.
- STATZNER (B.) & HIGLER (B.), 1985. - Questions and comments on the River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 42: 1038-1044.
- STATZNER (B.) & HIGLER (B.), 1986. - Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biol.*, 16: 127-139.
- STATZNER (B.), 1987. - Characteristics of lotic ecosystems and consequences for future research directions. *Ecol. Studies*, 61 365-390.
- STRAHLER (A.N.), 1957. - Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans. Amer. Geophys. Union*, 38: 913-920.
- THIENEMANN (A.), 1918. - Lebensgemeinschaft und Lebensraum. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N.F.*, 17: 281-290, 297-303.
- THIENEMANN (A.), 1920. - Die Grundlagen der Biozönotik und Monards faunistische Prinzipien. *Festschrift für Zschokke*, 4 1-14.
- THIENEMANN (A.), 1925. - Die Binnengewässer Mitteleuropas. - *Die Binnengewässer I*, Stuttgart.
- TRISKA (F.J.), 1984. - Role of wood of debris in modifying channel geomorphology and riparian areas of a large lowland river under pristine conditions : A historical case study. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1876-1892.
- TROCHERIE (F.), 1984. - Evaluation des dommages causés aux populations piscicoles par l'aménagement des ouvrages hydroélectriques. Rapport CEMAGREF, D.Q.E.P.P. Lyon, 18 p.
- VAILLANT (F.), 1967. - Sur le choix des espèces indicatrices pour une zonation des eaux courantes. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 57-58 : 7-15.
- VANNOTE (R.L.) & SWEENEY (B.W.), 1980. - Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *Am. Nat.*, 115: 667-695.
- VANNOTE (R.L.), MINSHALL (G.W.), CUMMINS (K.W.), SEDELL (J.R.) & CUSHING (C.E.), 1980. - The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 37 : 130-137.
- VERNEAUX (J.), 1973. - Cours d'eau de Franche-Comté (massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs - Essai de biotypologie. Thèse. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, 3 (9): 1-260.
- VERNEAUX (J.), 1976a. - Biotypologie de l'écosystème «eau courante». La structure biotypologique. *C. R. Acad. Sc. Paris, série D*, 283: 1663-1666.
- VERNEAUX (J.), 1976 b. - Biotypologie de l'écosystème «eau courante». Les groupements socio-écologiques. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D*, 293: 1791-1793.
- VERNEAUX (J.), 1977a. - Biotypologie de l'écosystème «eau courante». Détermination approchée de rattachement typologique. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D*, 284: 77-79.
- VERNEAUX (J.), 1977b. - Biotypologie de l'écosystème «eau courante». Détermination approchée de l'appartenance typologique d'un peuplement ichtyologique. *C.R. Acad. Sc. Paris, série D*, 284 : 675-678.
- VERNEAUX (J.), 1980a. - Fondements biologiques et écologiques de l'étude de la qualité des eaux continentales - Principales méthodes biologiques. in PESSON ed., p. 289-345.
- VERNEAUX (J.), 1980 b. - Application de la méthode des indices biotiques à l'échelle d'un réseau hydrographique : cartographie de la qualité biologique des eaux. In PESSON-Ed., p. 281-288.
- VERNEAUX (J.), 1981. - Les poissons et la qualité des cours d'eau.

WARD (J.V.) & STANFORD (J.A.), 1983. - The intermediate disturbance hypothesis : an explanation of biotic diversity patterns in lotic ecosystems. In FONTAINE & BARTELLE Eds., p. 347-356.

WASSON (J.G.), ALLARDI (J.), BARBE (J.), COSTE (M.), LAFONT (M.), MOUTHON (J.), PHILIPPE (M.) & ROFES (G.), 1984. - Etude écologique de la Saône entre Auxonne et Tournus. - État de référence. Rapport CEMAGREF, D.Q.E.P.P. Lyon, 158 p.

WEBSTER (J.R.), GURTZ (M.E.), HAINS (J.J.), MEYER (J.L.), SWANK (W.T.), WAIDE (J.B.) & WALLACE (J.B.), 1983. Stability of stream ecosystems. in BARNES & MINSHALL Eds., p. 355-395.

WHITTON (B.A.) ed., 1975. - River ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.

WINTERBOURN (M.J.), ROUNICK (J.S.) & COWIE (B.), 1981. - Are New Zealand stream ecosystems really different ? *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.*, 15: 321-328.

WRIGHT (J.F.), MOSS (D.), ARMITAGE (P.D.) & FURSE (M.T.), 1984. - A preliminary classification of running-water sites in Great Britain based on macro-invertebrate species and the prediction of community type using environmental data. *Freshwater. Biol.*, 14: 221-256.