

ANALYSE DE LA RICHESSE PISCICOLE DE QUATRE ENSEMBLES HYDROGRAPHIQUES FRANÇAIS.

D. PONT (1), J. BELLIARD (2), P. BOET (2), T. CHANGEUX (1),
T. OBERDORFF (3) et D. OMBREDANE (4)

(1) URA CNRS 1974, Equipe DESMID, Laboratoire d'Ecologie, 1 rue Parmentier, 13200 Arles, France.

(2) CEMAGREF, Division Qualité des Eaux, 14 Av. de Saint-Mandé, 75012 Paris, France.

(3) Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ichtyologie, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France.

(4) INRA - ENSAR, Laboratoire d'Ecologie hydrobiologique, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes, France.

RÉSUMÉ

L'analyse des variations de richesse en espèces piscicoles autochtones le long des gradients longitudinaux de quatre ensembles hydrographiques français met en évidence un accroissement amont-aval similaire par type de bassins (grands bassins de la Seine et du Rhône et fleuves côtiers breton et du Languedoc-Roussillon). Les richesses spécifiques sont comparables à l'amont (0 à 4 km de la source) et diffèrent significativement plus en aval. Dans les deux grands bassins, la pente est le premier facteur explicatif de la variation de la richesse en espèces autochtones, suivi de la distance à la source, de l'altitude et de la largeur. A une échelle d'espace supérieure, le positionnement géographique (latitude) n'a pas d'effet significatif. Dans ces bassins, la richesse en espèces autochtones serait d'abord régulée par les conditions prévalant aux échelles locales et de la zonation.

Mots-clés : richesse spécifique, gradient longitudinal, poissons, bassins français, descripteurs physiques.

PATTERNS OF FISH SPECIES RICHNESS IN FOUR FRENCH CATCHMENTS.

SUMMARY

The richness in autochthonous river fish species increased in a similar way within the two types of catchment examined : large basins (Seine and Rhone) and coastal basins (Brittany and Languedoc-Roussillon). Species richness were similar when the distance from the source was less than 4 km, and differed significantly in the downstream part. In the two large river basins, the variability of autochthonous species richness is explained firstly by slope and secondarily by distance from the source, altitude and river width. On a large scale, geographic position as indicated by latitude had no significant effect. Within these basins, richness of species seems to be controlled mainly by the environmental conditions that prevail at the local and zone scales.

Key-words : species richness, longitudinal gradient, fish, French basins, physical descriptors.

INTRODUCTION

Les variations longitudinales de la richesse spécifique des peuplements piscicoles dans les cours d'eau ont fait l'objet de nombreux travaux (HUET, 1954 ; KUEHNE, 1962 ; VERNEAUX, 1973 ; HORWITZ, 1978 ; BALON et STEWARD, 1983 ; HUGUENY, 1990 ; OBERDORFF et PORCHER, 1992). On admet, en général, un enrichissement progressif en espèces vers l'aval (processus additif) accompagné d'une modification de l'abondance relative des différents taxons.

Pour expliquer ce résultat, différentes hypothèses non exclusives sont émises : i) la diversité locale de l'habitat augmente à l'aval (SCHLOSSER, 1982) alors que la variabilité temporelle des paramètres abiotiques diminue (HORWITZ, 1978) ; ii) l'évolution des

facteurs morphodynamiques et surtout thermiques induit une localisation longitudinale préférentielle des espèces en termes de fréquence ou d'abondance (VERNEAUX, 1973) ; iii) dans le cas des grands bassins, les hétérogénéités climatiques et géomorphologiques favorisent l'apparition d'ensembles faunistiques distincts à l'échelle régionale (concept d'écorégion) (HUGHES *et al.*, 1987 ; CHANGEUX et PONT, 1995).

Dans cet article, nous nous proposons de comparer les richesses en espèces autochtones de deux grands bassins et de deux ensembles de fleuves côtiers français, puis de rechercher les descripteurs du milieu susceptibles de rendre compte de la variabilité longitudinale de cette richesse piscicole.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Quatre ensembles hydrographiques sont pris en compte : 2 grands bassins (le Rhône et la Seine) et 2 ensembles de fleuves côtiers géographiquement éloignés (la Bretagne et le Languedoc-Roussillon).

Les rivières sont découpées en sections unitaires ou tronçons caractérisés par des structures physiques du lit fluvial et des conditions d'écoulement homogènes (SOUCHON et TROCHERIE, 1990). Les données initiales sont issues des Schémas Départementaux de Vocation Piscicole (SDVP) et d'inventaires piscicoles réalisés par différents organismes (CEMAGREF, CSP, INRA, CNRS, ...). Elles ont été regroupées et informatisées au préalable par : i) BELLIARD (1994) pour le bassin de la Seine ; ii) CHANGEUX (1994) pour le bassin du Rhône et les fleuves côtiers méditerranéens à l'Ouest du Rhône (Languedoc-Roussillon) ; iii) OBERDORFF et PORCHER (1992) pour les fleuves côtiers bretons.

Les listes faunistiques obtenues pour chaque tronçon sont essentiellement basées sur des échantillonnages par pêche électrique (87 % des informations) et complétées par des enquêtes auprès des pêcheurs. On distingue : les espèces natives (autochtones) à l'échelle de la France, les espèces amphihalines dont une partie du cycle s'effectue obligatoirement hors du milieu fluvial, et les espèces introduites et bien acclimatées.

Pour chaque tronçon, la description du milieu physique inclut :

- la distance à la source répartie en classes d'amplitude géométrique (D1 : 0 à \leq 2 km, D2 : 2 à \leq 4 km, D3 : 4 à \leq 8 km, ...).
- la pente moyenne du lit en 5 classes (0 à $<$ 1‰ ; 1 à $<$ 3‰ ; 3 à $<$ 10‰ ; 10 à $<$ 30‰ ; $>$ à 30‰ : valeur attribuée de 35‰).
- la largeur moyenne du lit en 5 classes (0 à $<$ 2 m ; 2 à $<$ 5 m ; 5 à $<$ 10 m ; 10 à $<$ 25 m ; $>$ à 25 m : valeur attribuée de 50 m).
- l'altitude moyenne répartie en 7 classes (0 à $<$ 100 m ; 100 à $<$ 200 m ; 200 à 350 m ; 350 à $<$ 500 m ; 500 à $<$ 1000 m ; 1000 à $<$ 1500 m ; 1500 à $<$ 3000 m).
- la latitude en degrés : latitude moyenne du secteur hydrologique incluant le tronçon.

Les valeurs attribuées à chaque tronçon sont les centres des classes auxquels ils appartiennent. L'altitude et la largeur ne sont pas renseignées en Bretagne.

Seuls les tronçons de rivière où les influences anthropiques ne modifient pas fortement la structure et la qualité du milieu sont conservés, c'est-à-dire les tronçons où : i) l'écoulement de l'eau n'est pas ou peu perturbé (absence de barrage et/ou de seuils, section non soumise à un débit réservé) ; ii) il n'existe aucune connexion artificielle avec un milieu lentique présent à proximité (plans d'eau) ; iii) la qualité physico-chimique des eaux est bonne et la pollution absente à faible (classes de qualité 1A, 1B ou 2).

La dégradation des rivières dans les zones les plus en aval des 2 grands bassins amène à ne prendre en compte que les 8 premières classes de distance à la source (\leq 256 km), ce qui exclut la totalité du cours du fleuve Rhône du lac Léman à la mer et le cours de la Seine à l'aval de la confluence de l'Yonne. Néanmoins, le jeu de données considère des domaines fluviaux incluant le potamon (pentes $<$ 1‰ et largeurs supérieures à 50 mètres). Ces critères de sélection ont amené à ne retenir que 667 tronçons, soit 30,9 % du nombre initial (Tab. I).

Tableau I : Caractéristiques générales et richesses spécifiques des tronçons étudiés dans les 4 ensembles hydrographiques.**Table I : General characteristics and species richness of the river sections studied within the 4 catchments.**

Ensembles hydrographiques	Seine	Rhône (France)	Bretagne	Languedoc- Roussillon
Superficie (milliers de km²)	78,75	89,93	11,05	18,27
Nb total de tronçons	140	340	124	63
Nb tronçons par classe de distance à la source				
D1 (0-2 km)	7	29	7	-
D2 (2-4 km)	6	42	8	9
D3 (4-8 km)	11	73	28	24
D4 (8-16 km)	21	58	39	15
D5 (16-32 km)	17	73	20	10
D6 (32-64 km)	29	39	22	5
D7 (64-128 km)	33	23	-	-
D8 (128-256 km)	16	3	-	-
Moyennes des pentes (en ‰)				
par classe de distance à la source				
D1 (0-2 km)	8,43	24,55	14,21	-
D2 (2-4 km)	13,50	17,75	13,25	20,00
D3 (4-8 km)	7,32	15,93	9,13	17,69
D4 (8-16 km)	3,21	14,59	6,81	17,60
D5 (16-32 km)	3,76	7,38	3,88	9,65
D6 (32-64 km)	1,84	5,19	2,68	14,90
D7 (64-128 km)	1,27	3,70	-	-
D8 (128-256 km)	0,50	1,00	-	-
Nb total d'espèces	33	40	27	23
Nb d'espèces amphihalines	1	3	5	3
Nb d'espèces introduites	7	7	2	3
Nb d'espèces autochtones	25	30	20	17
Richesses moyennes par tronçon				
espèces amphihalines	0,26	0,08	1,22	0,62
espèces introduites	0,51	0,44	0,11	0,35
espèces autochtones	7,96	5,12	4,53	3,75

RÉSULTATS

Dans notre jeu de données, la pente suit des variations longitudinales comparables dans le bassin Seine et les fleuves côtiers bretons, alors que le bassin rhodanien et les fleuves côtiers du Languedoc-Roussillon présentent des pentes moyennes par classe de distance à la source plus fortes dans les parties amont (Tab. I).

Classiquement, les richesses faunistiques totales et en espèces autochtones sont plus élevées dans les deux grands bassins (Tab. I). Le nombre d'espèces introduites est également supérieur dans les deux grands bassins (7 espèces contre respectivement 2 et 3 espèces en Bretagne et Languedoc-Roussillon). Le nombre d'espèces amphihalines est faible dans le bassin de la Seine (une espèce), mais reste comparable entre les trois autres bassins (3 à 5 espèces).

En ce qui concerne les espèces autochtones, la richesse moyenne par tronçon (Tab. I) est significativement supérieure dans le bassin de la Seine (tests de Mann-Whitney, $p < 0,001$) mais est comparable entre le Rhône, la Bretagne et le Languedoc-Roussillon ($p > 0,05$). Par contre, cette richesse est supérieure en Bretagne par rapport au Languedoc-Roussillon.

Les richesses spécifiques moyennes en espèces amphihalines par tronçon diffèrent significativement entre les quatre ensembles hydrographiques (tests de Mann-Whitney, $p < 0,001$). La Bretagne et le Languedoc-Roussillon présentent les richesses les plus élevées : les espèces amphihalines y représentent respectivement 21 % et 14 % de la richesse moyenne totale dans un tronçon.

Pour les espèces introduites, la richesse moyenne par tronçon en Bretagne est significativement plus faible que dans les trois autres ensembles (tests de Mann-Whitney, $p < 0,001$) : cette richesse diffère également entre les bassins du Rhône et de Bretagne ($p < 0,001$).

Variations longitudinales de la richesse en espèces autochtones

Dans le cas du Languedoc-Roussillon (fig. 1), la richesse moyenne par classe de distance n'évolue pas significativement de l'amont vers l'aval (test de Kruskal-Wallis : $p > 0,05$) : de 3,0 (D2) à 5,3 (D5). Par contre, les fleuves côtiers bretons voient leur richesse augmenter significativement à l'aval (test de Kruskal-Wallis : $p < 0,001$) : de 2,4 (D1) à 6,0 (D6). Entre ces deux groupes de fleuves côtiers, les richesses sont similaires à l'exception de la classe de distance 4 (test de Mann-Whitney, $p < 0,05$).

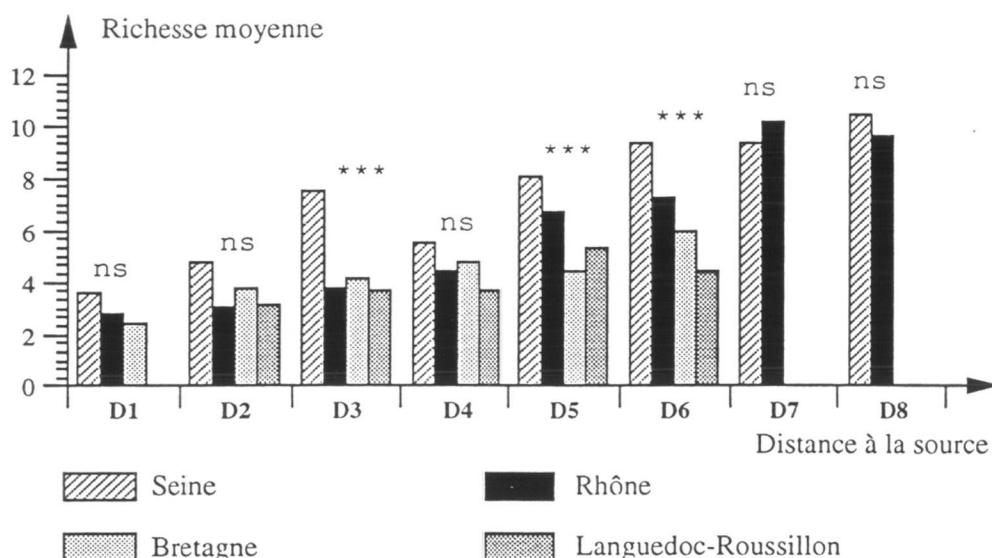


Figure 1 : Variations longitudinales de la richesse moyenne en espèces autochtones en fonction de la distance à la source. Tests de Kruskal-Wallis (ns : différence non significative ; * : différences significatives au seuil 1%).**

Figure 1 : Mean autochthonous species richness along longitudinal gradients (classes of distances from the source). Kruskal-Wallis tests (ns : no significant effect ; * : significant effects at the 1% level).**

Dans le bassin du Rhône (fig. 1), la richesse augmente également d'amont en aval (test de Kruskal-Wallis : $p < 0,001$). Cette augmentation est progressive de la distance D1 (2,8 espèces) à D7 (10,2 espèces) puis se stabilise en D8 (9,7 espèces). Dans le bassin de la Seine, la richesse augmente également vers l'aval (test de Kruskal-Wallis : $p < 0,001$) mais atteint plus rapidement des valeurs élevées (7,5 espèces pour la classe de distance D3) et se stabilise dès la distance D6 (9,4 espèces). Entre ces deux grands bassins, la richesse en espèces autochtones diffère essentiellement entre 4 et 8 km de la source (test de Mann-Whitney ; $p < 0,001$) ; la richesse en Seine étant nettement plus forte que sur le Rhône (7,5 espèces contre 3,8). Par contre, les richesses sont comparables à l'aval (D7 et D8 ; $p > 0,05$).

Lorsque l'on compare les richesses moyennes par classe de distance à la source entre les quatre ensembles hydrographiques (de D1 à D6), on n'observe pas de différences significatives à proximité de la source (D1 et D2 : $p > 0,05$). Par contre, les richesses diffèrent au-delà (D3, D5, D6 : $p < 0,001$), à l'exception de la distance D4 ($p > 0,05$).

Relations entre richesse en espèces autochtones et descripteurs physiques

L'influence des descripteurs est analysée sur la base des données issues des bassins Seine et Rhône. Les 5 descripteurs considérés sont pour la plupart corrélés significativement entre eux. Les corrélations significatives au seuil 1 % associent : i) la distance à la source à la largeur ($r = 0,693$), à la pente ($r = -0,372$), à l'altitude ($r = -0,271$) et à la latitude ($r = 0,267$) ; ii) la pente à l'altitude ($r = 0,656$), à la latitude ($r = -0,434$) et à la largeur ($r = -0,340$).

L'influence des 5 descripteurs sur la richesse en espèces autochtones est analysée par régression multiple pas à pas (Tab. II). La pente est la première variable explicative retenue, suivie par la distance à la source, l'altitude et la largeur. Des augmentations de pente et d'altitude tendent à réduire le nombre total d'espèces, à l'inverse de la largeur et de la distance à la source. La latitude n'exerce pas d'effet significatif. La prise en compte des descripteurs significatifs explique 50 % de la variabilité de la richesse, soit une variance expliquée comparable à celle obtenue par HUGUENY (1990) sur une rivière d'Afrique de l'Ouest.

Tableau II : Régression multiple pas à pas de la richesse en espèces autochtones sur les 5 descripteurs physiques (pente, distance à la source, largeur, altitude et latitude).

Table II : Multiple stepwise regression of total, autochthonous, and introduced species against the 5 physical descriptors (slope, distance from the source, river width, altitude and latitude).

Résumé de la régression						
Pas	Variable	Coefficient	Test F	P	Corrélation partielle	
1	Pente	-0,1244	49,19	<0,001	0,588	
2	Dist. Source	0,0190	35,73	<0,001	0,446	
3	Altitude	-0,0021	15,35	<0,001	-0,146	
4	Largeur	0,0463	12,80	<0,001	0,161	
ANOVA						
Source	ddl	Carré moyen	Test F	P	R-carré	
Régression	4	1108,44	120,77	<0,001	0,500	
Résiduel	483	9,18				

DISCUSSION

Dans les deux groupes de fleuves côtiers, les richesses moyennes en espèces amphihalines par tronçon sont nettement plus élevées. Pour ces fleuves, les tronçons les plus aval pris en compte sont à une distance moindre de la mer. Cette particularité, ajoutée à la présence d'obstacles infranchissables sur les cours du Rhône et de la Seine, peut notamment expliquer les richesses en espèces amphihalines plus faibles dans les deux grands bassins (Seine et Rhône).

Variations longitudinales de la richesse en espèces autochtones

Les profils longitudinaux de richesse dans les deux grands bassins (Seine, Rhône) sont proches et se caractérisent par une augmentation progressive vers l'aval. Ce résultat se rapproche des observations faites antérieurement en zone tempérée (KUEHNE, 1962 ;

SHELDON, 1968 ; SCHLOSSER, 1982 ; MAHON, 1984 ; BALON *et al.*, 1986). Les écarts de richesse entre la Seine et le Rhône dans les parties amont peuvent être mis en relation avec les différences de profils physiques des deux réseaux (BELIARD, 1994 ; CHANGEUX, 1994). Sur le Rhône, les pentes et l'altitude, plus fortes en amont, exercent un effet négatif sur la richesse.

Dans le cas des fleuves du Languedoc-Roussillon, l'absence de variation longitudinale significative de la richesse en espèces autochtones peut être interprétée en considérant : i) d'une part, le maintien de pentes fortes jusque dans les zones les plus aval prises en compte dans ce travail ; ii) d'autre part, le régime méditerranéen de ces cours d'eau qui peut influencer négativement la richesse en raison d'étiages estivaux extrêmement prononcés. Il reste néanmoins que, globalement, les profils longitudinaux de richesse observés en Bretagne et dans le Languedoc-Roussillon sont proches.

L'absence de différences significatives entre les richesses des quatre ensembles hydrographiques à proximité de la source (0 à 4 km) laisse à penser que les différences de positionnement géographique, les spécificités structurelles et les caractéristiques climatiques propres à chacun de ces ensembles ont plus d'influence sur la richesse dans les zones plus en aval. Cependant, l'absence de données sur les fleuves côtiers au-delà de 64 km de la source ne permet pas de généraliser cette hypothèse.

Influence des descripteurs physiques sur la richesse en espèces autochtones

Lorsque l'on considère des bassins de même taille (Seine et Rhône), la pente, l'altitude et la largeur rendent compte de la structure du milieu à l'échelle locale (le tronçon). En l'absence de perturbations de l'écoulement, la pente conditionne la vitesse moyenne du courant et, par là même, la granulométrie du substrat. L'action prépondérante de ce paramètre sur la richesse spécifique confirme les résultats de HUET (1954). Pour toutes autres conditions égales par ailleurs, une augmentation de l'altitude entraîne un abaissement des températures et une tendance à l'élimination des espèces de cyprinidés ne se reproduisant pas en eau froide (VERNEAUX, 1973). L'augmentation de la largeur de la rivière est le plus souvent corrélée : i) à une diversification transversale des habitats, ce qui favorise la présence d'un plus grand nombre d'espèces (GORMAN et KARR, 1978) ; ii) à une augmentation de la profondeur (présence d'espèces de pleine eau et de grande taille : SCHLOSSER, 1982 ; MAHON et PORTT, 1985).

Au même titre que d'autres paramètres (ordre de drainage, surface du bassin versant drainé, ...), la distance à la source rend compte du positionnement dans le réseau. L'influence de ce positionnement sur la richesse est bien connue (KUEHNE, 1962 ; SHELDON, 1968 ; SCHLOSSER, 1982 ; BEECHER *et al.*, 1988 ...). Par elle-même, la distance à la source ne rend pas compte de l'influence des conditions locales sur la richesse. Par contre, elle peut être considérée comme un descripteur des conditions moyennes régnant à une échelle d'espace supérieure correspondant globalement à l'échelle de la zonation (VERNEAUX, 1973). Son influence sur la richesse locale rendrait compte des interactions entre la faune présente localement et à l'échelle du secteur par l'intermédiaire des processus de colonisation. Ainsi, un tronçon à pente localement forte, situé dans un environnement général favorisant les espèces d'eau calme (cours inférieurs, donc grande distance à la source), aurait tendance à voir augmenter sa richesse en espèces lénitiques par immigration à partir des tronçons voisins. A l'inverse, un tronçon à pente faible dans un haut cours verrait sa richesse réduite.

La latitude (rendant compte ici du positionnement géographique et de la variabilité climatique à l'échelle de la France) n'exerce pas d'effet significatif sur la richesse. Cela pourrait traduire le faible rôle des effets de régionalisation sur la richesse spécifique alors que l'on sait par ailleurs que l'appartenance régionale exerce un effet majeur sur la nature des espèces présentes (HUGHES *et al.*, 1987 ; BELLARD, 1994 ; CHANGEUX et PONT, 1995).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Programme Interdisciplinaire de Recherche sur l'Environnement (PIRE) "Significations des échelles spatio-temporelles dans la variabilité des peuplements piscicoles des grands cours d'eau".

BIBLIOGRAPHIE

- BALON E.K., STEWARD D.J., 1983. Fish assemblages in a river with unusual gradient (Luongo, Africa-Zaire system), reflections on river zonation, and description of another new species. *Environ. Biol. Fish.*, 9, 225-252.
- BALON E.K., CRAWFORD S.S., LELEK A., 1986. Fish communities of the upper Danube River (Germany, Austria) prior to the new Rhein-Main-Donau Connexion. *Environ. Biol. Fish.*, 15 (4), 243-271.
- BEECHER H.A., DOTT E.R., FERNEAU R.F., 1988. Fish species and stream order in Washington State streams. *Environ. Biol. Fish.*, 22, 193-209.
- BELLIARD J., 1994. Le peuplement ichtyologique du bassin de la Seine : rôle et signification des échelles temporelles et spatiales. Thèse de Doctorat, Univ. Paris VI, 197 p.
- CHANGEUX T., 1994. Structure des peuplements de poissons à l'échelle du bassin rhodanien. Approche régionale et organisation longitudinale. Exploitation des captures par pêche aux engins. Thèse de Doctorat, Univ. Lyon I, 241 p.
- CHANGEUX T., PONT D., 1995. Ichthyogeographic regions and watershed size in the French river Rhône network. *Hydrobiol.*, 300/301, 355-363.
- GORMAN O.T., KARR J.R., 1978. Habitat structure and fish communities. *Ecol.*, 59, 507-515.
- HORTWITZ R.J., 1978. Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecol. Monogr.*, 48, 307-321.
- HUET M., 1954. Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. *Bull. Fr. Piscic.*, 11, 32-351.
- HUGHES R. M., REXSTAD E., BOND C.E., 1987. The relationship of aquatic ecoregions, river basins and ichthyogeographic regions of Oregon. *Copeia*, 2, 423-432.
- HUGUENY B., 1990. Richesse des peuplements de poissons dans le Niandan (Haut-Niger, Afrique) en fonction de la taille de la rivière et de la diversité du milieu. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 23 (4), 351-364.
- KUEHNE R.A., 1962. A classification of streams, illustrated by fish distribution in an eastern Kentucky Creek. *Ecol.*, 43, 608-614.
- MAHON R., 1984. Divergent structure in fish taxocenes of north temperate streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 330-350.
- MAHON R., PORTT C.B., 1985. Local size related segregation of fishes in streams. *Arch. Hydrobiol.*, 103, 267-271.
- OBERDORFF T., PORCHER J.P., 1992. Fish assemblage structure in Brittany streams (France). *Aquat. Living. Resour.*, 5, 215-223.
- SCHLOSSER I. J., 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecol. Monogr.*, 52, 395-414.
- SHELDON A.L., 1968. Species diversity and longitudinal succession in stream fishes. *Ecol.*, 49, 193-198.
- SOUCHON Y., TROCHERIE F., 1990. Technical aspects of French legislation dealing with the freshwater fishery. 'Fisheries orientation schemes' and 'Fishery resources management plans' in VAN DENSEN W.L.T., STEINMETZ B. & HUGHES R.H., Management of freshwater fisheries, Proceedings of the EIFAC Symposium, Göteborg, Sweden, 190-214, Wageningen.
- VERNEAUX J., 1973. Cours d'eau de Franche-Comté (massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, 3 (9), 1-260.