

DK 488349

BALTH 848

CIRAD-EMVT
Campus de Baillarguet
B.P. 5035
34032 MONTPELLIER Cedex 1

Ecole Nationale Vétérinaire
d'Alfort
7, avenue du Général de Gaulle
94704 MAISONS-ALFORT Cedex

Institut National Agronomique
Paris-Grignon
16, rue Claude Bernard
75005 PARIS

Muséum National d'Histoire Naturelle
57, rue Cuvier
75005 PARIS

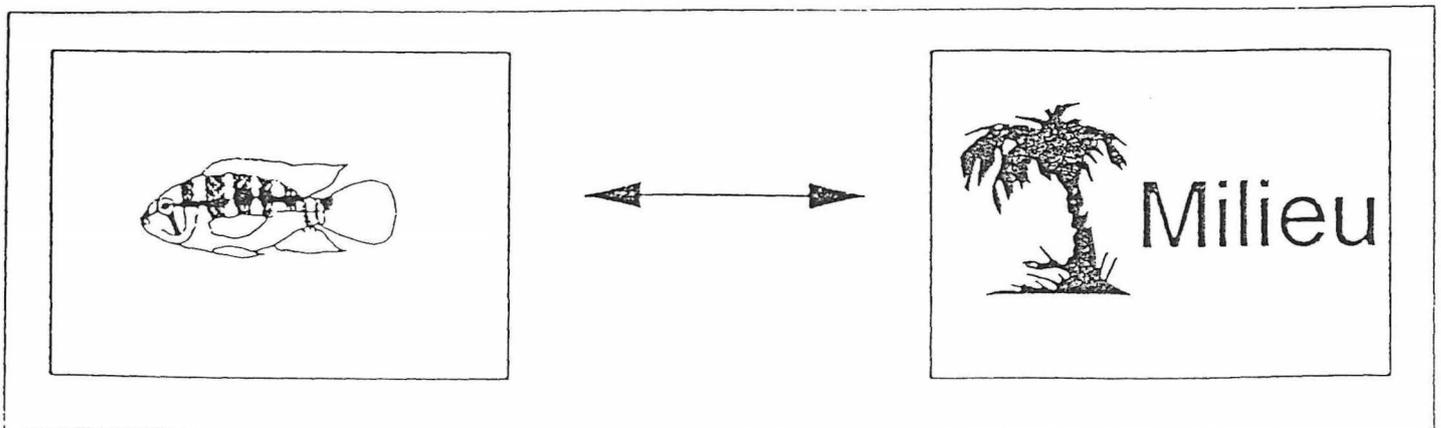
**DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES
PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES**

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

LES RELATIONS HABITAT-POISSON

par

Marc BARRAL



année universitaire 1998-1999

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet



000009166

TABLE DES MATIERES

1. INTRODUCTION	1
2. GENERALITES CONCERNANT L'HABITAT ET LES COMMUNAUTES AQUATIQUES	2
2.1 L'habitat aquatique	2
2.1.1 définition de l'habitat	2
2.1.2 l'habitat aquatique sensus-stricto	3
2.1.3 caractéristiques des systèmes lotiques tropicaux et néotropicaux	3
2.2 Les communautés de poissons	5
2.2.1 définition d'une communauté	5
2.2.2 les communautés de poisson	5
2.2.3 caractéristiques des communautés de poissons tropicaux et néotropicaux	5
3. VARIABLES CLASSIQUEMENT PRISES EN COMPTE POUR DECRIRE LA STRUCTURE D' UN HABITAT AQUATIQUE	7
3.1 Les facteurs abiotiques	7
3.1.2 les variables physico-chimiques	10
3.2 Facteurs biotiques	12
3.2.1 la compétition	13
3.2.2 la prédation	13
3.2.3 ressources nutritives disponibles	13
3.3 Autres facteurs pris en compte dans la caractérisation de l'habitat aquatique	14
3.3.1 le couvert végétal	14
3.3.2 la qualité des berges	15
4. NOTION D'ECHELLE	18
4.1 Le bassin versant	18
4.2 Chenal (lit de la rivière)	19
4.3 Tronçon (station)	19
4.4 Pool/riffle (Annexe 4)	19
4.5 Microhabitat (Annexe 5)	20
5. HETEROGENEITE SPATIALE ET VARIABILITE TEMPORELLE DE L'HABITAT AQUATIQUE	22
5.1 Hétérogénéité spatiale	22
5.1.1 le gradient amont-aval ou l'hétérogénéité longitudinale	23
5.1.2 l'hétérogénéité locale	24
5.2 Variabilité temporelle	25
5.2.1 variations saisonnières	25
5.2.2 variations annuelles et interannuelles	26
6.1 Les barrages	28
6.1.1 l'exemple du barrage de Petit-Saut	28
6.2 La déforestation et l'agriculture intensive	29

6.3 autres types d'anthropisation	30
6.3.1 les pollutions	30
6.3.2 L'irrigation	30
6.3.3 l'exploitation minière	30

7. CONCLUSION	31
----------------------	-----------

RESUME

En France, les recherches sur l'habitat physique des poissons ont connu un certain essor depuis une quinzaine d'années parallèlement à l'utilisation accrue des cours d'eau à des fins de production hydroélectrique, d'irrigation, de prélèvement pour l'eau potable ou de lutte contre les crues. La perception d'une dégradation généralisée des milieux a fait naître une sensibilité de protection d'où un besoin accru de connaissances sur le fonctionnement hydrodynamique des cours d'eau accompagné de méthodes et d'outils pour appréhender la sensibilité de l'habitat (Souchon, 1994).

Les premiers à avoir caractérisé la diversité de l'habitat par des variables physiques sont Gorman et Karr en 1978. A l'époque trois dimensions étaient prises en compte : la **profondeur**, le **type de substrat** et la **vitesse du courant**. Aujourd'hui, la caractérisation de l'habitat aquatique a évolué avec la prise en compte de différents niveaux d'échelles et donc de nouvelles variables. En effet, le **couvert** (débris de bois, de racines, feuilles, végétation aquatique, etc.) ainsi que la **qualité des berges** (végétation, pédologie, pente, etc.) font maintenant l'objet d'études au niveau local tandis qu'au niveau régional, ce sont plutôt les variables taille des cours d'eau (**taille du bassin versant**) ou position de la station échantillonnée (**distance à la source** ou **distance à l'embouchure**) qui s'avèrent importantes.

La notion d'échelle est primordiale au niveau de l'étude des **relations habitat-poisson**. En effet, les systèmes biologiques et écologiques sont complexes car variables dans le temps et dans l'espace (Poff, 1997). Progresser dans l'écologie des communautés nécessite la considération d'échelles spatiales et temporelles variées (Ricklefs et Schluter, 1993) et la capacité de généralisation le long des domaines biogéographiques.

Mots-clés : poisson, habitat, cours d'eau, écologie, biogéographie, variables locales et régionales, variabilité spatiale et temporelle.

1. INTRODUCTION

Les écosystèmes lotiques ⁽¹⁾ ont été endommagés ou sont tout simplement menacés par une pléthore d'influences humaines (Allan et Flecker, 1993). La compréhension des facteurs qui déterminent la composition des communautés de poissons et le fonctionnement des écosystèmes dans des rivières non-perturbées est un préalable indispensable (Hugueny, 1990) à l'élaboration de pratiques qui supprimeraient ou minimiseraient les dommages et permettraient de restaurer les écosystèmes dégradés (Townsend, 1996).

La reconnaissance du rôle déterminant joué par l'habitat vis-à-vis des populations de poissons n'est pas récente (Souchon., 1995). Dès le début du siècle, Léger (1909, cité par Souchon, 1995) signalait déjà son importance et attribuait aux premières centrales hydroélectriques installées dans les Alpes la dégradation des populations de truites (*Salmo trutta fario*).

Cependant, ce n'est que depuis une dizaine d'années, que les agences pour la pêche ont commencé à adopter une approche basée sur une description hydrologique fine de l'habitat (Lamouroux, 1995) pour évaluer les impacts écologiques des aménagements de rivière et inventorier les ressources (Bain et Hughes, 1996). L'habitat est maintenant la base de toutes sortes de gestion des espèces, de planification et de régulation de l'environnement.

Le but recherché est de bâtir un indice de la qualité de l'eau basé sur la relation habitat aquatique-communautés de poissons avec l'hypothèse que celles-ci réagissent à une variété d'impacts. L'étude des habitats physiques naturels n'est autre que l'application d'un bioindicateur.

L'approche bioindicateur est basée sur des caractères du milieu aquatique (qualité de l'eau, régime hydrique, structure des habitats, etc.) qui sont le reflet du climat, de la topographie, de la géologie, de la pédologie et de la végétation (Hughes, 1989).

Pour traiter d'un tel sujet, il est indispensable d'avoir une approche pluridisciplinaire (Johnson, 1995 cités par Townsend, 1996) combinant l'étude des populations, des communautés et des écosystèmes avec des études physiques, de la géochimie, de la géomorphologie et de l'hydrologie (Power, 1995).

Dans cette synthèse bibliographique, seront donc exposées les différentes méthodes d'analyse de l'habitat aquatique avec les variables étudiées (physiques et non-physiques) ainsi que les problèmes rencontrés pour réaliser de telles études (notion d'échelle, hétérogénéité spatiale et temporelle etc.).

Les écosystèmes lotiques ⁽¹⁾ : milieu où l'eau court. Les rivières sont des milieux lotiques par opposition aux lacs qui sont des milieux lenticques.

2. GENERALITES CONCERNANT L'HABITAT ET LES COMMUNAUTES AQUATIQUES

2.1 L'habitat aquatique

2.1.1 définition de l'habitat

Les définitions sont nombreuses et ont évolué au cours du temps. On trouve dans la littérature trois définitions générales de l'habitat.

Selon Vibert et Lagler (1962), l'habitat est la situation dans laquelle ou sur laquelle vit normalement une communauté, une espèce ou un individu. Cette situation comporte normalement les précisions concernant toutes ses composantes physiques : localisation géographique, température, vents, courants d'eau... à l'exclusion des précisions concernant les composantes biologiques qui relèvent soit de la description des communautés, soit de l'ambiance organique.

Dans un contexte plus récent, Ricklefs (1990) a défini l'habitat comme étant le lieu où un animal ou une plante vivent normalement, et qui est souvent caractérisé par des variables physiques propres.

Enfin, pour Levêque (1995), l'habitat est une notion essentiellement dynamique, une référence spatiale et temporelle. En effet, c'est la position qu'occupe à un instant donné un individu parvenu à un certain stade de développement, cherchant à optimiser le nécessaire compromis entre différentes contraintes biologiques et écologiques, dans un milieu lui même très variable. Dans ce contexte, l'habitat ne peut être défini seulement par les caractéristiques physiques du milieu, il faut donc rechercher une typologie tenant compte des comportements biologiques.

Il ajoute également que l'habitat est la conséquence d'un héritage phylogénique et de stratégies adaptatives. En effet, le lieu dans lequel vit une espèce, c'est-à-dire son environnement physique, chimique et biologique, est le résultat de compromis entre différentes contraintes qui, pour une bonne part, sont liées à l'héritage de traits vitaux sélectionnés par l'évolution. L'héritage phylogénique fait donc peser sur l'espèce un certain nombre de contraintes abiotiques, biotiques et comportementales qui vont déterminer ses besoins en terme d'habitat. C'est cette définition qui va servir de cadre général à l'étude.

Maintenant que la définition de l'habitat a été abordée, on ne peut omettre de parler de la notion de niche, tant ces deux concepts ont longtemps été confondus. En effet, le terme de niche écologique est ancien (Grinnell, 1904 cité par Frontier et Pichod-Viale, 1991) et a d'abord eu le sens d'habitat. Sa signification a ensuite varié à mesure que changeait la vision que l'on avait des systèmes écologiques.

Pour différencier simplement les termes "habitat" et "niche" Odum (1953 cité par Vibert et Lagler, 1962) précise que "l'habitat" d'une espèce désigne son "adresse", le lieu où la

trouver, alors que sa "niche" désigne sa "profession" dans la communauté dont elle fait partie : comment et où se déplace-t-elle, comment se nourrit-elle ?

Mais de façon plus précise et "scientifique", Levêque (1995) définit la niche ontogénétique et ses applications : "l'espèce, lorsque différents stades de son développement sont présents simultanément, occupe des espaces différents. Il est important de souligner que le cycle biologique ne peut s'accomplir que si l'individu trouve les conditions nécessaires à son développement à chacune des étapes de sa vie. **La niche ontogénique est ainsi l'ensemble des habitats et des ressources qui sont nécessaires au bon déroulement de ce cycle biologique.** Les limites spatiales de la niche, sont les limites géographiques des différents habitats occupés par les stades de développement, y compris les zones de ponte.

2.1.2 l'habitat aquatique sensus-stricto

L'originalité de l'habitat aquatique est d'être composé d'une partie fixe, le **substrat** structuré par la dynamique fluviale et d'une partie mobile, l'**écoulement** décrit par la vitesse du courant et la hauteur d'eau. S'y ajoutent des éléments de complexification comme la végétation aquatique ou les débris ligneux (Souchon, 1994).

De plus, l'habitat aquatique a l'avantage d'être relativement stable à travers le temps et facilement définissable par des caractères physiques (Bain et Hughes, 1996) si bien que les méthodes d'évaluation de celui-ci sont principalement basées sur les **variables physiques** avec tout de même un effort non négligeable consacré à la chimie de l'eau et au biotope (Bain et Hughes, 1996).

La gestion des systèmes aquatiques incluant les habitats requiert donc une compréhension des relations entre la structure et le fonctionnement des systèmes physiques ; comment les animaux et les plantes utilisent ces structures comme habitat et où sont les caractéristiques importantes se produisant à l'intérieur d'un bassin (Imhof, 1996).

2.1.3 caractéristiques des systèmes lotiques tropicaux et néotropicaux

Les régions tropicales sont caractérisées par des **températures élevées**, et par de relativement petites variations de température saisonnières ce qui est différent des régions tempérées où la saisonnalité est très marquée au niveau des températures (Lowe-McConnell, 1987).

Les variations saisonnières existent cependant dans la plupart des eaux tropicales à cause du régime des vents et des variations pluviométriques (les pluies sont maximales de mai à juillet au nord de l'équateur et de novembre à janvier au sud de celui-ci) qui apportent régulièrement des **inondations** qui s'étendent sur d'immenses étendues, développant ainsi un environnement saisonnier d'eau douce à une échelle rarement connue en dehors des tropiques.

De nombreux changements physiques et chimiques accompagnent les inondations. L'augmentation violente de la vitesse du courant peut être accompagnée par une chute de la température et une augmentation de la turbidité, les deux changeant la chimie de l'eau. Ces fluctuations saisonnières ne sont généralement pas catastrophiques et la vie

aquatique est adaptée à ces conditions particulières. En effet, les poissons répondent à cette montée du niveau de l'eau, due aux pluies locales, en migrant vers les nouveaux habitats aquatiques que présentent **les plaines d'inondation** (la rapide décomposition des plantes entraîne une augmentation des micro-organismes et des larves d'insecte qui servent de nourriture aux poissons, qui y trouvent aussi des abris intéressants à la fois pour faire face aux prédateurs et pour la reproduction).

Les hautes températures accélèrent le développement et la croissance des organismes. C'est ainsi que les plantes aquatiques, donnent un **couvert** à la fois pour les poissons et les invertébrés aquatiques ce qui engendre de nombreuses sources d'alimentation restant disponibles tout au long de l'année.

Néanmoins, une large quantité de plantes et de matériel en décomposition rendent l'eau très acide (**pH faible**) et entraînent surtout une déplétion en oxygène. Comme l'oxygène est moins soluble dans des eaux à température élevée, la **désoxygénation** est un des gros problèmes dans les eaux statiques tropicales (Beadle, 1981 cité par Lowe-McConnell, 1987).

Le dernier facteur important et caractéristique des milieux aquatiques tropicaux, c'est **la dessiccation**. Dans les petites rivières et les fleuves, c'est le facteur dominant. Il entraîne, en effet, une isolation spatiale, une augmentation de la température et une perte d'oxygène. Certains poissons ont dû développer des adaptations (respiration pulmonée) mais la majorité migrent vers des endroits plus favorables.

Le cycle saisonnier et les événements qui en découlent sont résumés Figure 1.

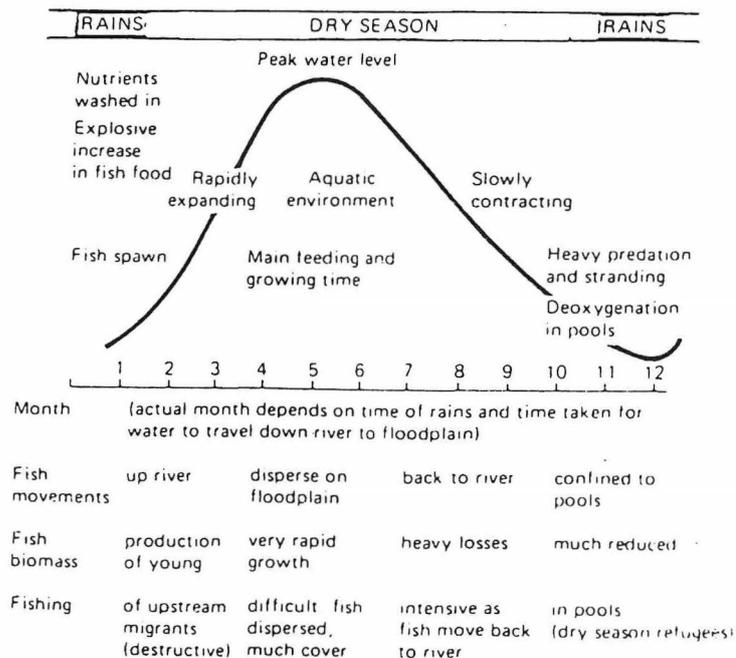


Figure 1. Cycle saisonnier et événements ayant lieu dans les rivières (selon Lowe-McConnell, 1987).

2.2 Les communautés de poissons

Prédire et comprendre la composition des communautés biologiques au sein d'un "paysage" est un des principaux challenges auquel est confronté l'écologiste (Poff, 1997).

2.2.1 définition d'une communauté

Selon Vibert et Lagler (1962) la communauté est l'ensemble des populations végétales et animales peuplant un habitat déterminé; le complexe "habitat + communauté" constituant l'écosystème.

Ceci a quelque peu évolué depuis, puisque Ricklef (1990) présente le concept des communautés écologiques suivant: "une communauté est qualifiée par un nombre d'espèces (notion de richesse spécifique) et mesurée comme le reflet caractéristique d'un habitat".

2.2.2 les communautés de poisson

Les milieux lotiques se caractérisent par un degré d'hétérogénéité spatiale et temporelle sans commune mesure avec celui observé en milieu lacustre (Mérigoux *et al.*, 1998). Ces contraintes physiques influencent fortement la répartition et l'organisation des peuplements (Power, 1988 cités par Mérigoux *et al.*, 1998). Face à cette mosaïque d'habitats, les espèces piscicoles ont mis au point au cours de leur évolution des stratégies adaptatives d'occupation de l'espace et de survie.

Les poissons de rivière sont supposés être associés avec leur habitats (notion d' "habitat guilds" de Gorman et Karr, 1978) par le biais d'adaptations et d'interactions interspécifiques. Cependant, des études sur la structure des populations le long d'une rivière (Anderson, 1985 cité par Bart, 1989) suggèrent que les poissons peuvent aussi être très généralistes vis-à-vis de l'habitat aquatique, contrairement aux opinions précédentes (Gorman et Karr, 1978) qui faisaient de la spécialisation une règle.

Le poisson cherche en fait en permanence un compromis entre la variabilité du milieu et l'accomplissement de ses besoins vitaux comme la nécessité de se reproduire, de se protéger des prédateurs et de s'alimenter à différents stades de son développement (Levêque, 1995).

2.2.3 caractéristiques des communautés de poissons tropicaux et néotropicaux

Les poissons d'eaux douces montrent une diversité spectaculaire dans les tropiques (Flecker, 1992). En effet, la faune ichthyique néotropicale d'eau douce (Annexe 1) est la plus diversifiée et la plus riche connue dans le monde, avec 2 400 espèces déjà décrites (Lowe-McConnell, 1987).

En contraste avec les rivières tempérées où les poissons insectivores sont généralement prédominants, les détritivores et les herbivores sont très répandus dans

l'ichthyofaune tropicale. Il y a donc sous les tropiques des poissons occupant des niches trophiques qui sont rares ou inexistantes pour les poissons des rivières tempérées (Lowe-McConnell, 1975 cité par Flecker, 1992).

En général, la structure des communautés est fortement influencé par la structure de l'habitat et sa stabilité (Bain, 1988).

3. VARIABLES CLASSIQUEMENT PRISES EN COMPTE POUR DECRIRE LA STRUCTURE D' UN HABITAT AQUATIQUE

3.1 Les facteurs abiotiques

Les facteurs abiotiques jouent un rôle majeur dans la détermination de la ségrégation de l'habitat (Dunson et Travis, 1991). De plus, leur importance sur l'organisation des communautés d'animaux aquatiques en général, et des poissons en particulier est maintenant généralement reconnue (Schlosser, 1987 ; Resch, 1988 ; Palmer et Poff, 1997).

3.1.1 les variables physiques de l'habitat

La structure des communautés aquatiques est largement déterminée par la dynamique des paramètres physiques de l'habitat aquatique (Frissel, 1986). Les variables les plus pertinentes et les plus utilisées sont les suivantes :

a) la profondeur

Elle fait partie des variables physiques les plus couramment employées pour caractériser l'habitat. En effet, pas une étude de l'habitat n'est réalisée sans prendre en compte la profondeur ou la hauteur d'eau (Bain, 1995 ; Bain, 1988 ; Bart, 1989 ; Scarsbrook et Townsend, 1993 ; Cellot, 1994 ; Méricoux *et al.*, 1998 ; Lyons et Schneider, 1990 ; Pouilly et Souchon, 1995 ; Souchon, 1994 ; Bain et Knight, 1996 ; Gorman et Karr, 1978 ; Sheldon, 1982, etc.).

De plus, cette variable est presque toujours **la principale variable caractérisant l'habitat** (Sheldon, 1968 ; Gorman *et* Karr, 1978 ; Bain, 1995 ; Royle et Vodracek, 1985 ; Bain, 1988 ; Hugueny, 1990 ; Bain, 1995 ; Cellot, 1994) aussi bien à travers le volume échantillonné (Hugueny, 1990), que de l'effet profondeur lui-même .

b) la vitesse du courant

D'une façon générale, l'absence, la faiblesse, ou la violence du courant déterminent l'allure générale des plans d'eau, leur faciès mais également leur évolution (Vibert et Lagler, 1962).

C'est un paramètre physique incontournable pour définir l'habitat aquatique (Bart, 1989 ; Scarsbrook et Townsend, 1993 ; Cellot, 1994 ; Méricoux *et al.*, 1998 ; Angermeier et Schlosser, 1989 ; Souchon, 1994 ; Bain et Knight, 1996, etc.) et la structure des communautés, en particulier chez les juvéniles (Méricoux *et al.*, 1998).

En effet, la vitesse du courant est même définie comme étant **la variable de l'habitat la plus importante** (Sheldon, 1968 ; Gorman et Karr, 1978 ; Moyle et Vodracek, 1985 ; Bain, 1988 ; Bain, 1995 ; Pouilly et Souchon, 1995, etc.) **avec la profondeur**, affectant la distribution des poissons.

Pour finir, il semblerait qu'il y ait une interaction entre le courant et la profondeur puisque Sheldon (1968) avance que d'importantes vitesses du courant réduiraient l'effet de la profondeur.

c) le type de substrat

Dès 1907, Forbes (cité par Sheldon, 1968) avait reporté chez plusieurs espèces de poisson une forte préférence pour les différents substrats. Mais, ce n'est que bien plus tard que Gorman et Karr (1978) ont incorporé cette variable physique à l'étude de l'habitat.

Aujourd'hui encore, dans beaucoup de publications (Hugueny, 1990 par exemple), la nature du substrat est divisé en huit catégories selon la méthode de référence de Gorman et Karr (1978).

Dans tous les cas (classification de Gorman et Karr, 1978 modifiée ou pas) (Annexe 2), le substrat fait partie de toutes les analyses de l'habitat (Bart, 1989 ; Scarsbrook et Townsend, 1993 ; Cellot, 1994 ; Mérigoux *et al.*, 1998 ; Lyons et Schneider, 1990 ; Bain, 1995 ; Pouilly et Souchon, 1995 ; Bain et Hughes, 1996 ; Souchon, 1994 ; Bain et Knight, 1996, etc.), car sa variabilité considérable et inégale dans les cours d'eau, fait de lui **un paramètre primordial des habitats et des refuges** (Power, 92).

En effet, les systèmes lotiques peuvent avoir un fond à dominante inorganique (rochers, galets, graviers, sables, vase ou encore argile) ou organique (débris herbacés ou ligneux, etc.) ce qui influe sur l'abondance et la distribution de la végétation (abris, alimentation, ponte, etc.), sur la production en organismes servant de nourriture aux poissons ainsi que sur les possibilités de frayère de ces derniers (Vibert et Lagler, 1962).

En conclusion, pour Simon et Davis (1995), travaillant sur le Clean Water Act (USA), tous les indices d'habitat doivent mesurer plusieurs caractéristiques du substrat. En effet, toujours selon eux, les rivières avec des substrats grossiers seraient plus caractéristiques des conditions de non-altération, alors que l'addition de substrat fin via l'érosion est généralement associée avec des changements de l'utilisation de la terre et donc avec des modifications de l'habitat.

⇒ Avec ces paramètres physiques (profondeur, courant et substrat), nous venons d'énumérer les trois caractères de base utilisés (depuis 1978 et Gorman et Karr) pour définir l'habitat aussi bien en région tempérée qu'en région tropicale.

d) la pente

L'action prépondérante de ce paramètre sur la richesse spécifique a tout d'abord été démontrée par Huet (1954) puis reprise par de nombreux chercheurs (Oberdorff, 1995 ; Mérigoux *et al.*, 1998 ; Changeux, 1995 ; Bain, 1988).

En effet, la fameuse "règle des pentes" de Huet (1954) accorde à celle-ci un rôle dominant pour expliquer les discontinuités observées dans l'habitat et l'organisation

longitudinale des peuplements, ce qui n'a pas été démenti depuis (Changeux, 1995) dans les cours d'eau européens. Cependant, **en milieu tropical, l'effet de la pente ne semble pas être un facteur déterminant de la zonation longitudinale des peuplements de poissons** (Hugueny, 1990).

Il faut tout de même noter que la pente a une action directement liée à d'autres variables physiques. En effet, elle conditionne la vitesse moyenne du courant (Huet, 1954) ou écoulement (Davis et Simon, 1995) et par la même, la granulométrie du substrat (Oberdorff, 1995), qui sont deux des paramètres généralement pris en compte dans la définition de l'habitat et communément reconnus comme ayant une influence sur certains traits de l'habitat aquatique.

D'une façon générale, c'est d'ailleurs les vitesses du courant qui seront mesurées par les enquêteurs (Vibert et Lagler, 1962).

e) la taille

Définie comme la largeur, la profondeur, la surface et le volume par Lyons et Schneider, 1990.

La taille de la rivière à proprement parlé n'est pas souvent incluse dans les méthodes de caractérisation de l'habitat car les mesures sont difficiles à obtenir sans un travail de cartographie (Bain et Hughes, 1996).

Cependant, c'est une variable qui est souvent liée à la richesse spécifique aussi bien en milieu tempéré (Bain, 1988 ; Osborne et Willey, 1992) qu'en milieu tropical (Hugueny, 1990 ; Angermeier et Schlosser, 1989 ; Angermeier et Karr, 1983).

Dans ce cas également, il est à noter que la taille de la rivière augmente selon le gradient amont-aval et que celle-ci intègre plusieurs paramètres géomorphologiques (Osborne et Wiley, 1992).

f) le volume

Une étude relativement récente de Angermeier et Schlosser (1989) a montré que la richesse des peuplements de poissons, dans les rivières tropicales comme tempérées, était mieux expliquée par le volume échantillonné que par la diversité du milieu, ce qui est également la conclusion de Hugueny (1990) au Niger.

Néanmoins, le problème avec le volume, c'est qu'il est fonction de la largeur, de la longueur et de la profondeur ; or largeur et profondeur sont déjà des estimateurs de la taille de la rivière (Hugueny, 1990) d'où la difficulté de séparer leur effet direct.

Cette variable est néanmoins largement répandue dans la définition des habitats aquatiques (Mérigoux *et al.*, 1998 ; Angermeier et Schlosser, 1989, etc.) même si elle n'apparaît pas comme particulièrement structurante car critiquable. En effet, plus le volume échantillonné est grand et plus il y a de chance d'avoir une richesse spécifique élevée.

g) la surface (largeur, longueur)

L'aire de la zone échantillonnée est une variable qui n'est pas usuellement employée bien qu' on la retrouve tout de même dans quelques articles (Bart, 1989; Méricoux *et al.*, 1998; Oberdorff, 1990).

Cependant, les variables largeur de la rivière et même longueur sont souvent prises en compte (Hugueny, 1990 ; Angermeier et Karr, 1983 ; Méricoux *et al.*, 1998, etc.) indépendamment de la notion de surface. C'est ainsi qu'au Panama, sur l'étude de neuf petits cours d'eau, Angermeier et Karr (1983) ont mis en évidence une **relation entre la largeur du cours d'eau et la richesse spécifique**.

Ces résultats apparaissent également très logiques car plus la largeur ou la longueur (ou la surface) échantillonnée sera grande et plus la probabilité de se trouver sur des habitats divers incluant de nouvelles espèces sera grande également.

3.1.2 les variables physico-chimiques

Certaines méthodes d'évaluation des habitats aquatiques incluent des données chimiques de l'eau (Oberdorff, 1990 ; Bain et Hughes, 1996). Ceci peut être important, notamment en milieu tropical où de nombreux cours d'eau subissent des fluctuations annuelles extrêmes des caractères physico-chimiques (Lowe-McConnell, 1987).

a) la conductivité

Elle fournit une rapide estimation de la concentration en ions dissous et peut donc servir d'indicateur général sur la pureté de l'eau (Hunsaker et Levine, 1995). C'est d'ailleurs une des variables physico-chimiques la plus couramment prélevée (Cellot, 1994 ; Méricoux *et al.*, 1998).

En Guyane, la conductivité a même été trouvée comme étant un des **facteurs d'habitat important pour la structuration des assemblages de juvéniles** (Méricoux *et al.*, 98).

b) l'oxygène dissous

Cette variable est **particulièrement importante en milieu tropical** (Zaret et Rand, 1971), alors qu'elle ne fait pas souvent partie des études en milieu tempéré. En effet, le milieu tropical est caractérisé par une saison des pluies et une saison sèche. Lors de cette dernière, il ne reste bien souvent que quelques "mares" isolées dans lesquelles il n'y a que très peu d'oxygène dissous (Lowe-McConnell, 1987) ; ceci étant dû à l'élévation de la température dans ces milieux clos ainsi qu'à la décomposition d'un grand nombre de végétaux.

Méricoux *et al.* (1998) ont d'ailleurs dernièrement démontré son **importance dans de petites rivières côtières de Guyane**, comme cela avait été le cas auparavant au Niger (Albaret et Ecoutin, 1990).

c) la transparence et la turbidité

La turbidité n'est autre que la mesure de la quantité de matière en suspension se trouvant dans un cours d'eau (Vibert et Lagler, 1962). Sur le plan pratique, la turbidité des eaux a des effets notables, d'une part sur la qualité de l'eau elle-même et d'autre part sur les organismes aquatiques.

En effet, elle est présentée par Vannote (1980) comme une source de limitation de la production primaire puisque si l'eau est fortement turbide, les rayons du soleil auront du mal à pénétrer et la photosynthèse ne se fera donc qu'à de faibles profondeurs, abaissant ainsi la productivité (Vibert et Lagler, 1962).

Utilisée par Albaret et Ecoutin (1990) ainsi que par Méricoux *et al.* (1998) pour définir et structurer l'habitat, **il semblerait que la turbidité soit également liée à l'oxygène dissous, ce qui fait d'elle un facteur de toute première importance et dont il faut tenir compte** (particulièrement en milieu tropical).

Ce paramètre est souvent abordé par le biais de la mesure de la transparence, plus facile à obtenir par le disque de Secchi.

d) la température

La température représente **un caractère physico-chimiques important des écosystèmes aquatiques de milieu tempéré**. En effet, sans possibilité de régulation thermique comme les animaux à sang chaud, les poissons dépendent beaucoup de la température pour leur distribution (Vibert et Lagler, 1962). De plus, elle affecte d'autres paramètres physiques, comme la solubilité de l'oxygène, et influe sur la vitesse des réactions chimiques et biochimiques se trouvant dans les systèmes lotiques (Calow et Petts, 1992).

Bien que d'après Sheldon (1968) son rôle soit mis en question dans des études de ce type; la température, de par son côté facilement mesurable, reste largement utilisé pour évaluer la qualité de l'eau (Calow et Petts, 1992). Elle fait donc partie d'un bon nombre d'études aussi bien en milieu tropical que tempéré (Sheldon, 1968 ; Bart, 1989 ; Cellot, 1994 ; Changeux, 1995 ; Albaret et Ecoutin, 1990), avec cependant des conclusions différentes.

Dans les cours d'eau nordiques ou méridionaux, la température est généralement retenue comme le principal facteur déterminant les variations de répartition des espèces de poissons (Changeux, 1995), alors qu' en milieu tropical, les changements de température sont d'amplitude si faible, que ce n'est pas un caractère très pertinent au point qu'il soit supprimé des analyses statistiques (Méricoux, 1995 ; Méricoux *et al.*, 1998).

e) le pH (concentration en ions hydrogène)

Il est régulièrement relevé sur les zones échantillonnées (Méricoux *et al.*, 1998 ; Albaret et Ecoutin, 1990) bien que **son action ait été largement surestimée** (Vibert et Lagler, 1962).

En système lotique tropical, par exemple, le pH est bas (Lowe-McConnell, 1987 ; Matthews, 1998) mais relativement constant si bien que Mérioux *et al.* (1998) l'ont délibérément exclu des analyses statistiques.

Il n'en reste pas moins que sa mesure est utile, ne serait-ce que pour vérifier l'alcalinité totale, ou encore comme indice de certaines catégories de pollutions (Vibert et Lagler, 1962).

f) la salinité

Elle n'est pas utilisée pour structurer les habitats dans les systèmes lotiques (eau douce courante), ce qui paraît normal en milieu tempéré. Cependant en milieu tropical, l'effet des marées se faisant ressentir loin à l'intérieur des terres (Lowe-McConnell, 1987 ; Lyons et Schneider, 1990), il serait peut-être judicieux d'en tenir compte sur des réseaux hydrologiques proche des côtes.

Remarque : des variables chimiques telles que les concentrations en nitrates, en hydrogène ou encore en sulfates font parfois partie (c'est tout de même rare) de l'étude des habitats (Cellot, 1994).

Bovée (1988) et Waters (1982, cité par Souchon, 1994) estiment que la prise en compte de l'habitat physique est une condition nécessaire mais pas suffisante pour expliquer le niveau de structuration auquel parvient une communauté. En effet, la sélection de l'habitat par les poissons se fait en fonction d'un ensemble de conditions abiotiques et biotiques. C'est pourquoi, il ne faut pas oublier les ressources nutritives disponibles, les relations de compétition et de prédation (Pouilly et Souchon, 1994).

3.2 Facteurs biotiques

La nourriture disponible (Bridaut et Giller, 1993), la présence de compétiteurs (Grossman et Boule, 1991), le risque de prédation (Greenberg, 1994) ou encore la taille des poissons (Greenberg, 1994 cités par Mäki-Petays, 1997) peuvent être des facteurs déterminants de l'utilisation de l'habitat (Mäki-Petays, 1997) et de l'état du stock de poissons en place dans une rivière (Baglinière-Champigneulle, 1982).

Ces conclusions, tirées d'observations en milieu tempéré, peuvent ne pas s'appliquer aux situations tropicales. En effet, les perturbations telles que les crues ou les sécheresses sont généralement si fréquentes que les interactions dues aux processus de compétition ou de prédation ne jouent qu'un rôle mineur en ce qui concerne la structuration des communautés de poissons (Resh, 1988 cités par Mérioux, 1995).

3.2.1 la compétition

a) définition

Par compétition, les écologistes désignent l'interaction existant entre deux organismes, ou entre des groupes d'organismes de la même espèce (**compétition intraspécifique**) ou d'espèces différentes (**compétition interspécifique**) et qui ont des besoins identiques en matière d'espace, de nourriture, d'abri, de lumière, etc., ce qui les amènent en conséquence à se disputer la meilleure part (Vibert et Lagler, 1962).

Ces phénomènes de compétition ont une influence primordiale sur la distribution des espèces (Persson, 1997). Par exemple, des espèces très voisines, susceptibles de prétendre à la même niche, vont se répartir dans des habitats analogues mais distincts sur le plan géographique, ce qui va leur éviter d'entrer en compétition (Vibert et Lagler, 1962).

3.2.2 la prédation

a) définition

Par prédation, les écologistes désignent la relation entre deux individus d'espèce différentes, l'un (la proie) étant la nourriture de l'autre (le prédateur). De façon basique, le prédateur type est un organisme en général libre qui, pour se nourrir, attaque, tue et dévore les individus d'une autre espèce, en général plus petits (Vibert et Lagler, 1962).

La prédation est une variable à considérer quand on étudie les habitats aquatiques. En effet, le choix d'un habitat par les poissons est souvent influencé par la présence ou non d'endroits où ils pourront "se cacher" et éviter au mieux les prédateurs (Eklöv, 1997). **La densité de la végétation est donc un paramètre spécialement important dans les interactions prédateurs-proies** (Eklöv, 1997 ; Wahl et Stein, 1989 cités par Harvey et Nakamoto, 1997).

En milieu tropical, Mérigoux *et al.* (1998) montrent une approche différente de la prédation. Ils arrivent en fait à la conclusion que c'est un paramètre de l'habitat important, mais surtout chez les adultes. En effet, les juvéniles seraient plus sensibles à des facteurs abiotiques tels que la variabilité des régimes hydriques et la vitesse du courant. **Il y a donc également une notion de taille et d'âge des poissons à prendre en compte en terme de prédation.**

3.2.3 ressources nutritives disponibles

L'utilisation de l'habitat pourrait être affectée par d'autres facteurs que les simples facteurs physiques, telle que la disponibilité en nourriture (Bridaut et Giller, 1993).

La relation entre disponibilité en nourriture et habitat a été étudiée au Panama en 1983 par Angermeier et Karr. Le résultat montre que la richesse spécifique basée sur la disponibilité en aliment, augmente avec la taille de la rivière et le pourcentage de couverture de la rivière par la végétation de berges.

La nourriture est donc proposée comme étant un facteur important (Vannote, 1980) responsable du changement de la structure des communautés au même titre que l'écoulement, mais qui comme la prédation est fortement reliée à des paramètres physiques de l'habitat.

Pour conclure, même en l'absence de toute interaction biotique, la plupart des espèces effectuent une sélection de l'habitat (Hugueny, 1990) de telle sorte qu'elles puissent réaliser au mieux leurs principales activités (alimentation, reproduction, etc.).

3.3 Autres facteurs pris en compte dans la caractérisation de l'habitat aquatique

3.3.1 le couvert végétal

Hugueny (1990) utilisant pour référence de son étude le travail de Gorman et Karr (1978) et ses trois dimensions de l'habitat (profondeur, substrat et courant), conclue en conseillant la prise en compte du couvert végétal (aquatique) comme variable physique de l'habitat. Ceci avait déjà été proposé par Sheldon en 1968 mais minimisé.

Maintenant, toutes les études (ou presque) sur la caractérisation de l'habitat aquatique, ont une variable "couvert" ou végétation aquatique (Mäki-Petäys, 1997 ; Davis et Simon, 1995 ; Bart, 1989 ; Cellot, 1994 ; Méricoux *et al.*, 1998; Lyons *et* Schneider, 1990 ; Bain, 1995; Bain *et* Hughes, 1996 ; Souchon, 1994). Cette variable est à la fois expliquée en pourcentage ou en type de couvert (Davis et Simon, 1995) et est souvent codée, incluant ainsi les débris de bois, les macrophytes aquatiques, les racines, les branches immergées, etc.

Eklöv (1997) explique l'importance de la végétation aquatique dans le choix de l'habitat par l'interaction de celle-ci avec la prédation (cf. paragraphe précédent). En effet, Eklöv a démontré que les petits brochets préféraient les habitats à forte densité de végétation pour faire face à la prédation.

Le couvert végétal est maintenant reconnu comme faisant partie des variables caractérisant le mieux l'habitat aquatique (notamment en Guyane, Méricoux *et al.*, 1998). En effet, le couvert est aussi bien une source importante de production, primaire et secondaire, qu'un habitat physique pour les poissons, ce qui le relie de façon importante à la structuration des communautés de poissons (Cooper, 1997).

⇒ Actuellement, la profondeur, la vitesse du courant, le substrat auxquels vient s'ajouter le couvert sont les quatre paramètres les plus communément utilisés pour décrire l'habitat aquatique, ce qui est tout de même insuffisant pour expliquer la répartition des poissons (Pouilly et Souchon, 1995).

3.3.2 la qualité des berges

Ce critère longtemps dédaigné, fait aujourd'hui partie des **variables incontournables de l'étude de l'habitat** (Richards, 1996). Pour prendre un exemple, les américains travaillant sur le Clean Water Act (mise au point d'indices de l'habitat dans le but d'évaluer la qualité des ressources aquatiques, Davis et Simon, 1995) prennent en compte à la fois la végétation de bordure (sa stabilité, les espèces présentes, etc.), la largeur de la berge mais aussi sa pédologie et sa pente.

a) la végétation des berges

Déjà en 1980, Vannote parlait de l'influence de la végétation des berges en terme de réduction de la production autotrophe mais également en terme d'apport de nombreux débris tels les feuilles mortes et les morceaux de bois, sans pour autant réaliser vraiment son importance. Les études prenant en compte la végétation terrestre (Angermeier et Karr, 1983 ; Richards, 1996 ; Davis et Simon, 1995 ; Cellot, 1994 ; Mérigoux *et al.*, 1998 ; Bain et Hughes, 1996) sont de plus en plus nombreuses, vu son influence sur la qualité du sol et donc de l'eau (diminution de l'érosion et des lessivages) mais également sur l'apport d'aliments exogènes (Angermeier et Karr, 1983).

Remarque : En Amérique du Nord, plus que les autres composantes de l'habitat, les effets de la suppression de la végétation de bordure ont souvent été étudiés à l'échelle de la région (Davis et Simon, 1995). Cependant ceci est loin d'être le cas en milieu tropical.

b) le substrat des berges

La pédologie de la berge est une variable importante dont il faut tenir compte, ne serait-ce que pour étudier la capacité d'une berge à s'éroder. En effet, le problème de l'érosion est souvent lié à des perturbations de la végétation de bordure (déforestation par exemple) bien qu'il puisse y avoir également érosion dans des régions avec une végétation "apparemment" intacte (Davis et Simon, 1995).

Le type de substrat de la berge est intéressant à connaître car l'érosion de celles-ci pourrait avoir des conséquences sur la structure de l'habitat, ne serait-ce qu'aux niveaux d'un changement de turbidité ou d'un changement des caractéristiques d'écoulement via une altération du lit de la rivière (Davis et Simon, 1995). En effet, **l'utilisation de la terre des berges** (agriculture, déforestation, etc.) **pourrait être selon Hunsaker et Levine (1995) le facteur le plus important affectant les habitats aquatiques et donc les ressources écologiques.**

c) la pente des berges

Son étude a également une importance, en particulier pour examiner la capacité d'une berge à s'éroder (Davis et Simon, 1995), dont nous avons parlé plus haut.

d) la position du cours d'eau dans le réseau hydrographique

Selon Osborne et Wiley (1992), la **position des tronçons dans les réseaux hydrographiques** (figure 2) tempéré jouerait un rôle dans la détermination de la structure des communautés de poissons (ceci corrobore les résultats de Sheldon 1968, Angermeier et Schlosser, 1989).

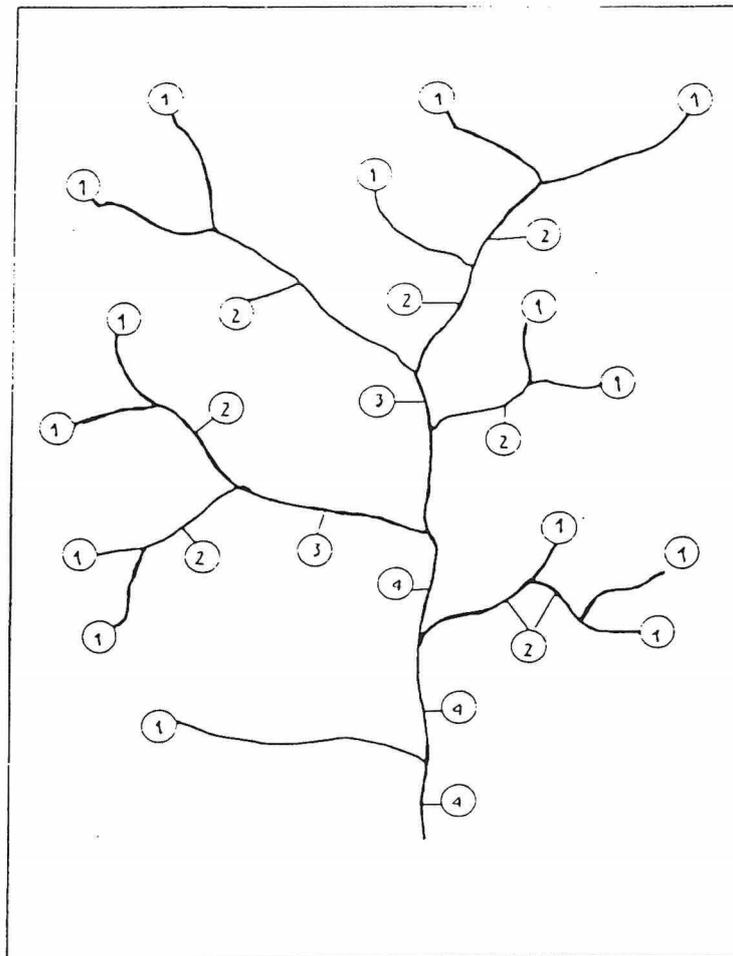


Figure 2. Exemple de détermination de la position spatiale d'un cours d'eau («stream order» selon Osborne et Wiley, 1992).

Cette notion de position du tronçon dans le réseau hydrographique n'est en fait qu'une relation faisant partie de ce que l'on appelle l'hétérogénéité spatiale (qui sera traitée dans le chapitre IV); c'est-à-dire qu'en différents points d'une même rivière, on ne trouvera pas la même "palette" ou diversité d'habitats.

e) *distance à la source*

Il a été mis en évidence depuis bien longtemps (Huet, 1959 ; Verneaux, 1977 cité par Souchon, 1994) que la **distance à la source influence la richesse spécifique des peuplements** (ce qui n'a tout de même pas toujours été démontré ; cf. Sheldon, 1968). Cette relation distance à la source-richesse spécifique est essentiellement un trait commun aux cours d'eau européens (Changeux, 1995), bien que cela ait été également démontré en Afrique par Paugy (1988 cité par Hugueny, 1990).

Pour être plus critique, on peut remarquer que de façon classique, la taille et le débit des rivières augmentent avec la distance à la source, alors que l'altitude et la pente diminuent (Changeux, 1995). Donc tout comme la pente, une telle variable physique en inclue beaucoup d'autres, ce qui explique sans nul doute son importance dans la structuration des communautés de poissons (Changeux, 1995).

Remarque: Une des variantes de la distance à la source est la **distance à l'embouchure de l'océan** qui a été déterminée comme étant le meilleur prédicteur de l'abondance des poissons et de la structure des communautés dans une **rivière côtière** du Costa Rica (Lyons et Schneider, 1990).

La conclusion de ce second chapitre va permettre de se pencher sur la **notion de diversité ou de complexité de l'habitat**, définie par Lyons et Schneider (1990) comme étant une combinaison de la profondeur, du substrat et du courant.

En effet, une augmentation de la richesse spécifique avec la complexité du milieu est avancée par de nombreux auteurs (Schlosser, 1982 ; Gorman *et* Karr, 1978 ; Hugueny, 1990 ; Barbault, 1992 ; Angermeier et Schlosser, 1989). Ceci s'explique de façon simple par deux concepts:

- Plus le milieu est complexe (hétérogénéité du substrat, hétérogénéité de la profondeur, présence de végétation), plus il est riche et plus la prédation et la compétition interspécifique diminuent (Perez, 1984 ; Harvey et Nakamoto, 1997).

- De plus, dans la mesure où toutes les espèces n'ont pas les mêmes exigences, c'est une évidence de dire qu'un milieu diversifié sera attractif pour un plus grand nombre d'espèces qu'un milieu moins complexe (Gorman et Karr, 1978 ; Hugueny, 1990).

4. NOTION D'ECHELLE

Un des choix auxquels l'écologiste est confronté au moment d'entreprendre l'analyse d'un écosystème est l'échelle à laquelle il devra l'observer. En effet, il y a autant de descriptions d'écosystèmes que d'échelles de cette description (Frontier et Pichod-Viale, 1991).

En ce qui concerne la relation habitat-poisson, elle peut être et doit être considérée à différentes échelles (Changeux, 1995), si elle veut s'avérer utile pour la gestion de l'ichthyofaune et l'étude d'impact de l'anthropisation.

Le **bassin versant** est au plus haut niveau de l'échelle et les variables qui lui sont reliées sont appelées **variables régionales**. Au plus bas niveau se trouve le **microhabitat** caractérisé par des **variables dites locales**.

Différentes approches (Annexe 3) ont été développées afin d'avoir une classification hiérarchique de l'habitat, soit en considérant les caractéristiques physiques d'un réseau hydrographique (Tableau 1), soit en ne considérant qu'une seule partie spécifique de ce même réseau (Hawkins, 1993). Parmi ces approches, si l'on se réfère préférentiellement au milieu tropical et à ses grands cours d'eau, celle présentée par Imhof (1996) semble être plus convenable.

Tableau 1. Approches de hiérarchisation de l'habitat en considérant l'échelle, proposées par différents auteurs.

Auteurs	Hiérarchie				
Frissell (1986)	Stream system 10 ³ m	Segment 10 ² m	Reach system 100 m	Pool/Riffle 10 m	Microhabitat 0,1 m
Imhof (1996)	Watershed 10 ⁵ m	Subwatershed 10 ⁴ m	Reach 10 ⁴ -10 ¹ m	Site 100-10 m	Habitat 10-0,1 m
Poff (1997)	Bassin Watershed	Valley Reach	Channel Unit	Microhabitat	

4.1 Le bassin versant

Récemment, Richards (1996) a montré que la géologie, la géomorphologie, le climat ainsi que l'aire et l'utilisation du sol des bassins versants ont une action importante dans la caractérisation et le maintien de l'écologie des cours d'eau. De plus, Oberdorff (1995) avant lui avait mis en évidence que la superficie du bassin versant était liée à la richesse spécifique.

Ces résultats sont quelque peu marginaux car une infime part des études sont réalisées à ce niveau d'échelle.

4.2 Chenal (lit de la rivière)

Bien que des variations environnementales importantes existent à tous les niveaux spatiaux, de nombreuses recherches et objectifs de gestion s'adressent préférentiellement à l'échelle du chenal (Sullivan, 1987 cités par Hawkins, 1993).

Les différences de qualité des habitats à l'intérieur de l'unité qu'est le chenal, sont souvent associées avec des différences morphologiques (**profondeur, largeur, forme**), hydrauliques (**vitesse du courant**) et la granulométrie du lit du chenal (**substrat**) (Hawkins, 1993).

4.3 Tronçon (station)

Pour le définir, c'est une partie du cours d'eau considérée comme homogène d'un point de vue géologique et hydrologique (Changeux, 1995 ; Herouin, 1995). De ce fait sa classification peut se faire en utilisant des cartes topographiques, géologiques, pédologiques et de végétation (Frissel, 1986). Cette échelle communément utilisée puisque facilement accessible (cf. étude de l'étude de Hugueny, 1990 sur le Niandan, Haut-Niger ; Oberdorff, 1995) est qualifiée d' "**entité pertinente**" par Hérouin (1995). C'est d'ailleurs à cette échelle que seront réalisées les manipulations habitat lors du stage.

Ici, contrairement aux échelles plus petites (le microhabitat par exemple) où tout est standardisé, les auteurs utilisent des variables différentes. En effet, Hérouin (1995) étudie la pente, le faciès et la granulométrie alors que Oberdorff (1995) mise sur le profil du lit, le régime des débits, les berges et les conditions d'écoulement.

Remarque : D'une façon générale, les variables utilisées pour caractériser l'habitat à quelque échelle que ce soit, sont toujours plus ou moins les mêmes (profondeur, vitesse du courant, type de substrat, couvert, qualité de la berge, etc. cf. chapitre II) "cachées" sous différentes appellations.

4.4 Vasque/radier ou pool/riffle (Annexe 4)

Les tronçons sont parfois subdivisés en unités d'eau lente (les **pools ou vasques**, définis comme des zones de dépôt) et en unités d'eau rapide (les **riffles ou radiers**, plutôt définis comme des zones d'érosion par Moon, 1939 cité par Frissel, 1986). Cette échelle est couramment employée en Amérique du Nord où les rivières présentent fréquemment ce style de morphologie (Angermeier et Schlosser, 1989 ; Hawkins, 1993 ; Simon et Davis, 1995).

Scarsbrook et Townsend (1993) apportent quelques renseignements supplémentaire concernant ces deux types d'habitat (échelle difficilement transposable partout). En effet, les pools sont trouvés comme ayant une fréquence de perturbation plus élevée et donc une disponibilité en refuges moins importante que les riffles. Ces affirmations sont contradictoires avec le travail de Angermeier et Schlosser (1989) qui présente les riffles comme des endroits moins accueillant. En effet, ceux-ci étant caractérisés par une vitesse de courant élevée, les poissons dépensent beaucoup d'énergie pour s'y maintenir et la diversité alimentaire y est faible car une grande partie des nutriments sont "balayés" vers les zones calmes ou pools.

4.5 Microhabitat (Annexe 5)

L'échelle du microhabitat (spécialement élaborée pour l'étude de la truite en Europe et en Amérique du Nord) est définie comme une subdivision à l'intérieur de l'entité pool/riffle, ayant une relative homogénéité au niveau du type de substrat, de la profondeur et de la vitesse du courant (Frissel, 1986). De nombreuses études ont démontré la nécessité de travailler à cette échelle pour comprendre les adaptations des organismes, la structure et la dynamique au niveau des communautés (Weves et Waren, 1986).

En effet, c'est l'étude la plus fine existant au niveau de l'habitat et c'est également la méthode la plus utilisée actuellement (Pouilly et Souchon, 1995). Elle couple un modèle hydraulique simulant les conditions hydrodynamiques d'un secteur de cours d'eau pour plusieurs débits avec des modèles biologiques représentant les préférences d'habitat des poissons pour différentes conditions hydrologiques (Pouilly et Souchon, 1995).

La plupart des descriptions réalisées sur les microhabitats sont qualitatives et basées sur l'observation et les expériences d'échantillonnage (Bain, 1995). Néanmoins, cette méthode appliquée judicieusement constitue un bon outil d'analyse dynamique de la sensibilité physique d'un court d'eau (Souchon, 1994).

Dans la plupart des études réalisées à cette échelle (Schlosser, 1982 ; Bain, 1995 ; Souchon, 1994 ; Pouilly et Souchon, 1994 ; Moreau et Legendre, 1979 ; Gorman, 1988 ; Bain et Knight, 1996 ; Hugueny, 1990, etc.), les caractères de l'habitat physique (enregistrés aux quatre coins de la zone d'échantillonnage, cf. Bain et Knight, 1996) pris en compte sont les suivants : la **profondeur** (exprimée généralement en cm), la **vitesse du courant** (cm/s), le type de **substrat** (divisé en plusieurs catégories) et la **couverture végétale** (exprimée en %).

Cependant, toutes les études ne tiennent pas compte du couvert (Cross, 1967 ; Pflieger, 1971 cités par Gorman et Karr, 1978 ; Pouilly, 1994 cité par Lamouroux, 1995, etc.) et s'arrête à une simple vision physique (profondeur, vitesse du courant et type de substrat). Ceci est insuffisant pour expliquer la répartition des poissons si l'on s'en réfère à Pouilly et Souchon (1995) bien que ce soit des caractères clé de l'habitat pour la plupart de espèces.

La profondeur semble être le caractère physique définissant le plus souvent la distribution des poissons de rivière (Bain, 1995). En deuxième position par ordre d'importance, on peut citer la **vitesse du courant** puis viennent ensuite le type de **substrat** et le **couvert** qui sont définis comme moins importants par Bain (1995). Cette classification des paramètres physiques du microhabitat ne vaut que pour les poissons adultes car il semblerait que pour les juvéniles, les paramètres de l'habitat caractérisant le mieux la communauté de poisson soient la profondeur (faible profondeur) et la présence de végétation (ou couvert) (Bain, 1995).

D'une façon générale, la plupart des espèces montrent une association significative avec un microhabitat (Bain et Knight, 1996). Il a d'ailleurs été défini que les microhabitats où la richesse spécifique est la plus élevée sont de faible profondeur (environ 30 cm), caractérisés par une eau calme (courant faible = 8 cm/s) (Bain, 1988 ; Peters et Allan, 1989 ; Bain et Knight, 1996) ou encore des microhabitats peu profond avec un substrat grossier (Bain et Knight, 1996).

Cependant, malgré l'enthousiasme d'un grand nombre de chercheurs à l'égard du microhabitat, il faut prendre en compte un autre point de vue émergeant dans la communauté scientifique et selon lequel l'organisation des communautés à l'échelle locale n'est pas seulement contrainte par des processus locaux mais également par des facteurs environnementaux agissant à **une échelle plus large** (Poff et Allan, 1995 citant Ricklefs et Schluter, 1993).

Ces notions d'échelle sont tout de même toujours sujettes à polémique. En effet, Changeux (1995) dit par exemple que des études à l'échelle régionale (niveau du bassin versant par exemple) ne peuvent expliquer une part importante de la variabilité des communautés, vu l'influence des conditions locales. A Poff et Allan (1995) ainsi qu'à Palmer (1996) de rajouter que les facteurs reliés à la notion de grande échelle, tels le climat, la géomorphologie, etc. peuvent "cacher" les événements engendrés par des processus opérant à petites échelles.

La conclusion de ce quatrième chapitre sera donc le fait de Levin (1992 cité par Peckarsky, 1997) : " Il n'y a pas d'échelle idéale à laquelle on peut examiner les facteurs affectant les populations, les communautés ou les écosystèmes ".

5. HETEROGENEITE SPATIALE ET VARIABILITE TEMPORELLE DE L'HABITAT AQUATIQUE

Les écologistes travaillant sur les systèmes lotiques sont face à une épreuve difficile à cause de l'extrême complexité de chaque rivière (en raison notamment des fluctuations du débit et du niveau de l'eau : Levêque, 1995) et de la profonde variation qui existe à l'intérieur de chacune d'elle (Townsend, 1996).

En effet, les écosystèmes ne sont pas des structures figées (Frontier et Pichod-Viale, 1991). La variabilité spatiale et temporelle (Richards, 1996) est inscrite dans la trame même des systèmes écologiques et de leur histoire ; elle doit donc être prise en compte dans l'étude de leur fonctionnement (Barbault, 1992).

Comprendre les modèles de distribution et d'abondance des espèces lotiques nécessite de tester des prédictions théoriques au sujet du fonctionnement des relations entre les espèces et leur environnement au travers d'une gamme d'échelle spatiale et temporelle (Poff, 1997).

Les théories récentes de "**l'habitat templet**" (patron d'habitat défini par Townsend et Hildrew, 1994 comme étant un espace bi-dimensionnel : variabilité temporelle et hétérogénéité spatiale, Annexe 5) et de "**Patch Dynamic**" (dynamique des mosaïques définie par Townsend, 1989, Annexe 5) permettent d'établir l'hypothèse selon laquelle **la variabilité spatio-temporelle de l'environnement peut expliquer la structuration des peuplements en milieu aquatique**. Cette hypothèse intègre l'étude des relations entre la richesse spécifique et la variabilité spatio-temporelle de l'environnement (Mérigoux, 1995).

5.1 Hétérogénéité spatiale

Bien que les études théoriques et empiriques aient montré que l'hétérogénéité spatiale a des effets importants sur la dynamique des populations et la structure des communautés, il y a eu peu de données rigoureuses en terme d'hétérogénéité spatiale dans des études sur les systèmes lotiques (Cooper, 1997). Ceci s'explique en fait par un manque d'outils permettant des mesures qualitatives. Aujourd'hui, ce manque est en partie comblé avec l'imagerie spatiale (Système d'Information Géographique) qui devrait permettre d'approcher l'aspect complexe de l'hétérogénéité spatiale (Cooper, 1997).

L'hétérogénéité spatiale (diversité et complexité de l'habitat) pourrait être positivement associée avec la biodiversité, pas seulement à travers la fourniture de refuges mais aussi parce que les plus grandes variations d'habitat fourniraient les niches exigées par la plus grande variété de poissons (Townsend, 1996 ; Townsend et Hildrew, 1994).

5.1.1 le gradient amont-aval ou l'hétérogénéité longitudinale

De nombreuses publications ont montré une augmentation de la diversité des communautés de poissons de l'amont vers l'aval (Sheldon, 1968 ; Gorman et Karr, 1978 ; Changeux, 1995 ; Vannote, 1980 ; Hugueny, 1990 ; Lauzanne et Loubes, 1989 cités par Hugueny, 1990, etc.), ceci étant dû à un changement des caractéristiques de l'habitat.

En effet, de la source à l'embouchure, un réseau fluvial offre un gradient continu de conditions physiques (largeur, profondeur, vitesse du courant, température, volume d'écoulement, etc.), qui devrait susciter chez les populations habitants dans le réseau, une série de réponses aboutissant à un continuum d'ajustements biotiques (**Le River Continuum Concept** de Vannote, 1980 ; Figure 2).

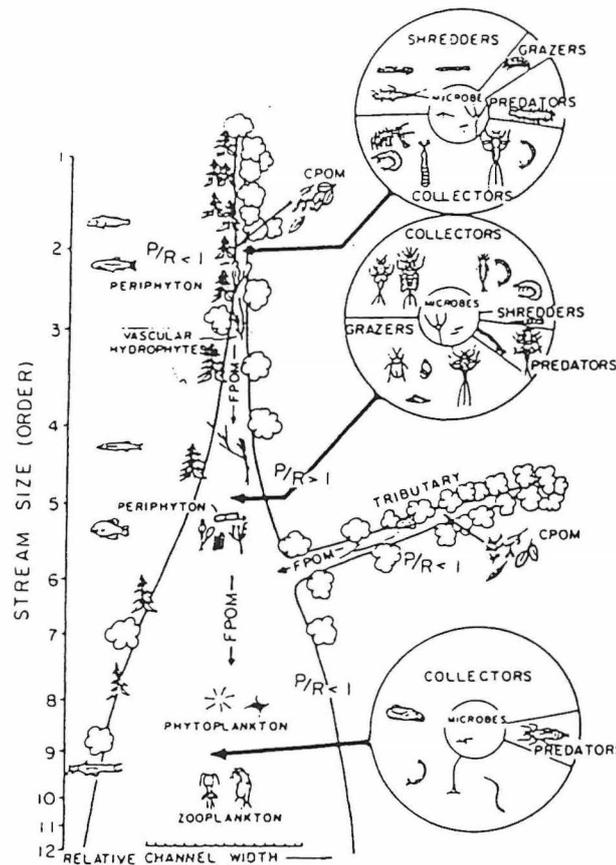


Figure 2. River Continuum Concept selon Vannote (1980).

Les communautés de production et de consommation caractéristiques d'un segment donné de rivière se mettent en harmonie avec les conditions physiques et dynamiques du chenal. Par exemple, les communautés d'aval sont organisées pour tirer profit de l'inefficacité de transformation des communautés d'amont. Ce concept de l'équilibre

dynamique des communautés biologiques est donc utile parce qu'il suggère que la structure et le fonctionnement des communautés s'adaptent aux changements géomorphiques, physiques et biotiques de l'habitat, tels que l'écoulement, le substrat, etc., rencontrés tout le long du chenal.

a) les différences fondamentales entre l'amont et l'aval

• A l'amont

Le lit de la rivière est étroit, la pente élevée (le courant également), les plaines d'inondation faiblement développées et les pics de débits relativement petits et de courte durée (Dunne et Leopold, 1978 cité par Schlosser, 1991). De plus, les nutriments et la matière organique venant de l'interface berge-eau (Vannote, 1980) sont directement transportés vers l'aval (peu de disponibilité alimentaire exogène).

• A l'aval

Le lit est large, la pente faible, les plaines d'inondation bien développées et les pics de débits larges et prolongés (Schlosser, 91).

L'aval présente donc la plus grande diversité et la plus grande qualité d'habitats, ce qui explique les différences de richesse spécifique entre l'amont et l'aval et surtout la structure et le fonctionnement des communautés (Vannote, 1980). D'ailleurs, selon Changeux (1995), cette variation des habitats engendrée par les mouvements d'eau de l'amont vers l'aval organise le peuplement de poissons dans la dimension longitudinale.

Pour finir, Schlosser (1991) propose l'étude de l'hétérogénéité spatiale longitudinale à deux échelles : à petite échelle où elle est principalement associée aux différences de profondeur, de substrat et de vitesse du courant ; et à grande échelle où c'est alors la pente, la taille mais aussi la sinuosité du chenal qui deviennent les variables importantes.

5.1.2 l'hétérogénéité locale

De la même façon que l'hétérogénéité longitudinale est liée à la diversité des milieux rencontrés sur la longueur (notion de taille) de la rivière entre l'amont et l'aval, les liaisons latérales au sein d'une rivière sont associées avec la largeur et la composition de la berge (Townsend et Hildrew, 1994).

Tout comme pour l'hétérogénéité longitudinale, Schlosser (1991) analyse l'hétérogénéité latérale à petite et grande échelle. Dans ce cas, pour lui, les liaisons existantes sont tout simplement fortement influencées par les énormes différences existant entre l'amont et l'aval.

En conclusion, la richesse spécifique devrait augmenter avec l'hétérogénéité spatiale (Townsend et Hildrew, 1994) car une grande diversité au niveau de l'habitat fournit les niches exigées par une plus grande variété d'espèces. **Toutes ces notions d'hétérogénéité spatiale sont donc globalement liées à la notion de taille de la rivière mais également à la taille de la zone échantillonnée.**

5.2 Variabilité temporelle

Une caractéristique des environnements naturels de toute sorte est leur variabilité temporelle marquée (Townsend, 1996). Les systèmes lotiques fournissent un exemple classique, spécialement à cause de l'omniprésence de variations de débit mais aussi à cause des variations temporelles dans les régimes thermiques et chimiques (Townsend, 1996).

Pour Townsend et Hildrew (1994), la fréquence des perturbations (naturelles ou pas, prévisibles ou non) est à l'origine de l'hétérogénéité temporelle du milieu.

5.2.1 variations saisonnières

a) en milieu tropical

Bien que beaucoup de personnes considèrent encore les tropiques comme une région de stabilité saisonnière, les "changements de saison" sont rigoureux dans les rivières et les fleuves tropicaux. En effet, pendant la saison des pluies, le courant est rapide, gonflé par les fortes pluies, alors que pendant la saison sèche, le niveau de la rivière baisse et finit par s'assécher partiellement (Lowe-McConnell, 1987). Les poissons doivent donc faire face aux changements d'oxygène dissous, d'écoulement de l'eau, de fourniture en aliment et de conditions de reproduction (Lowe-McConnell, 1967 cité par Zaret et Rand, 1971).

- Les inondations ou crues naturelles. (Figure 3)

Elles jouent un rôle majeur pour un système fluvial (Junk, 1989 cité par Méricoux, 1995) en procurant de nouveaux habitats potentiels dans lesquels les organismes aquatiques trouvent de la nourriture, des abris et des sites favorables à la reproduction. Le paramètre important "caché" derrière les crues est en fait la **hauteur d'eau ou débit** (Méricoux *et al.*, 1998) qui n'est autre qu'une variable temporelle saisonnière.

- les phénomènes de dessiccation.

Ils ont lieu pendant la saison sèche et jouent également un rôle majeur sur l'habitat, le comportement des individus (Lowe-McConnell, 1987) et donc sur la structure des communautés.

Dès 1978, Gorman et Karr avaient trouvé l'importance des variations temporelles en démontrant que les changements saisonniers et les variations du régime des courants jouent un rôle majeur dans la détermination de la structure des communautés de poissons. Cependant, ce n'est qu'au début des années 1980 que l'explication biologique de ce changement dans la structure des communautés a été exposée par Karr (1983). En effet, il a montré que la relation richesse spécifique-habitat varie saisonnièrement à cause des migrations induites par les changements de conditions dans l'habitat (débit, disponibilité alimentaire, etc.).

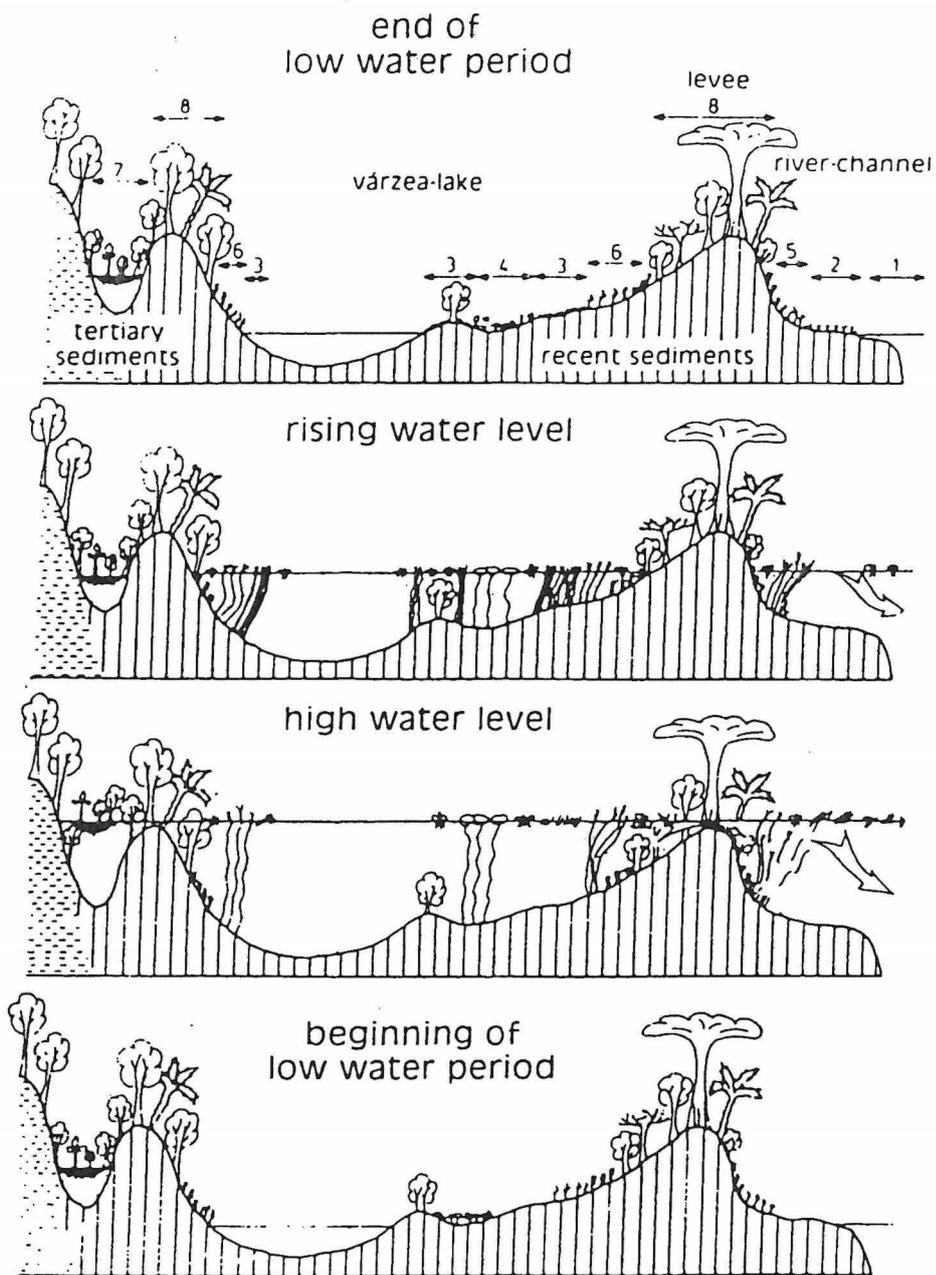


Figure 3. Changements de l'habitat en fonction de la hauteur d'eau (Junk, 1986).

5.2.2 variations annuelles et interannuelles

Les écosystèmes naturels de toute sorte subissent des changements. En effet, aucun environnement n'est constant, aucune année n'est exactement comme la dernière (Townsend, 1996).

A l'échelle annuelle, deux types d'habitat peuvent être distingués en fonction de leur fréquence d'utilisation par les poissons : des habitats "exceptionnels" et des "habitats quotidiens" (Pouilly et Souchon, 1995). Les "habitats exceptionnels" étant ceux utilisés sur de courtes périodes de temps pendant lesquelles le comportement des poissons est extrêmement modifié, soit par des événements hydrologiques extrêmes (crue par exemple), soit par la reproduction.

a) variabilité du régime hydrologique

Toutes ces variations saisonnières et annuelles se traduisent en fait par une variabilité importante du régime hydrologique.

D'après les études menées par les biologistes, la **variabilité temporelle des débits ou écoulements** semble être un facteur prépondérant de la structuration des populations aquatiques (Bain, 1988 ; Herouin, 1995 ; Poff et Allan, 1995). En effet, il faut savoir que pour des débits limitants (faibles ou forts), les potentialités d'habitat sont en général temporairement réduites. **La variabilité hydrologique devient donc un élément d'interprétation de la potentialité d'habitat** (Hérouin., 1995).

En général, la structure des communautés de poissons est fortement influencée par la composition et la stabilité de l'habitat, elle même fonction du régime d'écoulement (Bain, 1988).

Il va de soit que le régime hydrologique seul ne peut pas pleinement expliquer le mode de structuration des populations, car d'autres paramètres ont une influence plus locale (Poff et Allan, 1995).

En conclusion de ce chapitre, Townsend et Hildrew (1994) prédisent que les populations vivant dans des habitats avec une hétérogénéité spatiale élevée seront moins perturbées par les variations temporelles d'amplitude donnée. En effet, face à l'hétérogénéité du milieu, les organismes mettent en place des stratégies d'occupation de l'espace et de survie adaptées (Southwood, 1988), ce qui se traduit par une répartition des individus et un choix des caractéristiques de l'habitat non-aléatoire (Mérigoux, 1995).

6. ANTHROPIISATION ET IMPACTS SUR L'HABITAT AQUATIQUE

Le bouleversement des conditions de la vie aquatique lié aux activités humaines (pollution, barrages, endiguement, dérivation, déforestation des berges, etc.) a conduit à des déséquilibres de plus en plus graves, non seulement des ressources ichtyques mais également de tout l'écosystème rivière-plaine alluviale. Il existe désormais un besoin important de gestion équilibrée des milieux aquatiques (Oberdorff, 1995).

Oberdorff (1995) ajoute que les dégradations majeures des communautés de poisson apparaissent essentiellement sur les zones intermédiaires et aval des grands cours d'eau. Cela peut s'expliquer par la perte de l'écoulement naturel des rivières (Bain, 1988). En effet, les différents aménagements réalisés par l'homme uniformisent les conditions environnementales. Cette "domestication" des cours d'eau entraîne une diminution importante de la diversité des habitats aquatiques disponibles pour les poissons (Oberdorff, 1995) et nuit à la réalisation du cycle biologique de nombreuses espèces.

Les milieux lotiques dits naturels sont donc de plus en plus rares, dans la mesure où les aménagements (barrages, canaux, etc.) se multiplient, y compris dans les pays en voie de développement (Hugueny, 1990). La connaissance des facteurs qui régissent la richesse spécifique dans des communautés non perturbées est un préalable indispensable pour le suivi et la prévision de l'impact de ces perturbations.

6.1 Les barrages

Les principales conséquences engendrées par un aménagement hydroélectrique sont bien connues. Tout d'abord, les changements d'écoulement engendrés par une telle réalisation se traduisent par un changement de profondeur, de vitesse du courant mais également de substrats et de couvert (Bain, 1988). Il y a donc modification de la composition physique de base de l'habitat aquatique.

Ensuite, les barrages réduisent en aval les dépôts d'alluvions, mènent à l'érosion de la berge et changent la morphologie du lit de la rivière (Johnson, 1992 cité par Davis et Simon, 1995).

Et enfin, ils entravent la remontée des poissons migrateurs et conduisent à leur disparition quasi-totale (Oberdorff, 1995).

6.1.1 l'exemple du barrage de Petit-Saut (Guyane française)

Lors de la réalisation de ce barrage, EDF pour des raisons économiques, n'a pas réalisé de déforestation préalable, ce qui en plus des modifications courantes du régime hydrique, entraîne des changements physico-chimiques de l'eau.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 ALBARET J.J. et ECOUTIN J.M., 1990. Influence des saisons et des variations climatiques sur les peuplements de poissons d'une lagune tropicale en Afrique de l'Ouest. *Acta Oecologica*, **11** (4) : 557-583.
- 2 ALLAN J.D. et FLECKER A.S., 1993. Biodiversity conservation in running waters. *Biociencia*, **43** : 32-43.
- 3 ANGERMEIER P.L. et KARR J.R., 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes*, **9** (2) : 117-135.
- 4 ANGERMEIER P.L. et SCHLOSSER I.J., 1989. Species-area relationships for stream fishes. *Ecology*, **70** (5) : 1 450-1 462.
- 5 BAIN M.B., 1995. L'habitat à l'échelle locale: distribution multiparamètre des poissons d'eau courante. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **337/338/339** : 165-177.
- 6 BAIN M.B., 1988. Streamflow regulation and fish community structure. *Ecology*, **69** (2) : 382-392.
- 7 BAIN M.B. et HUGHES T., 1996. Aquatic habitat inventory and analysis methods used in fishery and environmental management. Fish and Wildlife Research Unit, Cornell University for the American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- 8 BAIN M.B. et KIGHT J.G., 1996. Classifying stream habitat using fish community analyses. Proceedings of the second IAHR Symposium on habitat hydraulics, Ecohydraulics 2000. Institut National de la Recherche Scientifique- Eau, Ste-Foy, Quebec, Canada. 380 p.
- 9 BARBAULT R., 1992. Ecologie des peuplements. (Chapitre 8 : Hétérogénéité spatiale, variabilité temporelle et peuplements). Masson. 320 p.
- 10 BART H.L. Jr, 1989. Fish habitat association in an Ozark stream. *Environmental Biology of Fishes*. **24** (3) : 173-186.
- 11 BRIDCUT E.E. et GILLER P.S., 1993. Diet variability in relation to season and habitat utilisation in brown trout, *Salmo trutta* L., in a southern Irish stream.). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **54** : 1500-1521.
- 12 CALOW P. et PETTS G.E., 1995 (a et b). *The Rivers Handbook*. Blackwell Science. 350 p.
- 13 CELLOT B. et al, 1994. Temporal and spatial environmental variability in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology*, **31** : 311-325.

14 CHANGEUX T., 1995. Structure du peuplement piscicole à l'échelle d'un grand bassin européen : organisation longitudinale, influence de la pente et tendances régionales. Bull. Fr. Pêche Piscic., **337/338/339** : 47-61.

15 COOPER S.D., 1997. Quantifying spatial heterogeneity in streams. J. N. Am. Benthol. Soc., **16** (1) : 174-188.

16 CROSS F.B., 1967. Handbook of the fishes of Kansas. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications, **45** : 1-35.

17 DAVIS W.S. et SIMON T.P., 1995. Biological Assessment and Criteria, tools for water resource planning and decision making. New-York. Lewis Publishers. 350 p.

18 DENSLOW J.S., 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. In Chap. 17 of " The ecology of natural disturbance and patch dynamics", Pickett S.T.A., White, eds. 192 p.

19 DUNSON W.A. et TRAVIS J., 1991. The role of abiotic factors in community organisation. The American Naturalist, **138** (5) : 1 067-1 091.

20 EKLÖV P., 1997. Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and Pike (*Esox lucius*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., **54** : 1 520-1 531.

21 FLECKER A.S., 1992. Fish trophic guilds and the structure of a tropical stream: weak direct vs. strong indirect effects. Ecology, **73** (3) : 927-940.

22 FLECKER A.S., 1997. Habitat modification by tropical fishes: environmental heterogeneity and the variability of interaction strength. J. N. Am. Benthol. Soc., **16** (1) : 286-295.

23 FRISSEL C.A., 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. Environmental Management, **10** (2) : 199-214.

24 FRONTIER S. et PICHOD-VIALE D., 1991. Ecosystèmes structure-fonctionnement-évolution. Collection d'écologie, **21**. Masson. 362 p.

25 GOODMAN D., 1975. The theory of diversity-stability relationships in ecology. The Quarterly Review of Biology, **50** (3) : 237-267.

26 GORMAN O.T., 1988. An experimental study of habitat use in a assemblage of Osark minnows. Ecology, **69** : 1 239-1 250.

27 GORMAN O.T. et KARR J.R., 1978. Habitat structure and stream fish communities. Ecology, **59** (3) : 507-515.

28 GREENBERG L., 1994. Effects of predation, trout density and discharge on habitat use by brown trout, *Salmo trutta*, in artificial streams. Freshwater Biol. **32** : 1-11.

- 29 GROSSMAN G.D. et BOULE V., 1991. Effects of rosyside dace (*Clinostomus funduloides*) on microhabitat use of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., **48** : 1 235-1 243.
- 30 HARVEY B.C. et NAKAMOTO R.J., 1997. Habitat-dependent interactions between two size-classes of juvenile steelhead in a small stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **54** : 27-31.
- 31 HAWKINS C.P. et al, 1993. A hierarchical approach to classifying stream habitat features. Fisheries, **18** (6): 3-10.
- 32 HAWKSWORTH D.L., 1995. Biodiversity: measurement and estimation. Chapman and Hall, London.
- 33 HEROUIN E., 1995. Quelles approches pour synthétiser le fonctionnement physique des écosystèmes d'eaux courantes?. Bull. Fr. Pêche Piscic., **337/338/339** : 141-148.
- 34 HUET M., 1954. Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. Bull. Fr. Pêche Piscic., **175** : 41-53.
- 35 HUGHES R.M., 1989. Ecoregional Biological Criteria. Water Quality Standards for 21st Century: 147-151.
- 36 HUGHES R.M. et al., 1987. The relationship of aquatic ecoregions, river basins and physiographic provinces to the ichthyogeographic regions of Oregon. Copeia, 423-432.
- 37 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.
- 38 HUNSAKER C.T. et LEVINE D.A., 1995. Hierarchical approaches to the study of water quality in rivers. Bioscience, **45** (3) : 193-203.
- 39 IMHOF J.G., 1996. A hierarchical evaluation system for characterizing watershed ecosystems for fish habitat. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **53** (Suppl. 1) : 312-326.
- 40 JUNK W.J., 1992. The central Amazon floodplain. Ecological Studies. 521p. Springer.
- 41 KARR J.R., 1985. Fish communities of midwestern rivers: a history of degradation. Bioscience, **35** : 90-95.
- 42 KARR J.R. et SCHLOSSER I.J., 1978. Water resources and the land-water interface. Science, **201** : 229-234.
- 43 LAMOUREUX N., 1995. Les modèles statistiques de description de l'habitat hydraulique: des outils pour l'écologie. Bull. Fr. Pêche Piscic., **337/338/339** : 157-163.
- 44 LEVÊQUE C., 1995. L'habitat: être au bon endroit au bon moment ?. Bull. Fr. Pêche Piscic. **337/338/339** : 9-20.

- 45 LOWE-McCONNELL J., 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press. 260 p.
- 46 LYONS J. et SCHNEIDER D.W., 1990. Factors influencing fish distribution and community structure in a small coastal river in southwestern Costa Rica. *Hydrobiologia*, **203**: 1-14.
- 47 MÄKI-PETÄYS A., 1997. Seasonal changes in habitat use and preference by juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in a northern boreal river. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **54** : 520-530.
- 48 MATTHEWS W.J., 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Chapman & Hall. 298 p.
- 49 MERIGOUX S., 1998. Variabilité spatio-temporelle de l'environnement et structure des peuplements de juvéniles de poissons. Cas d'un fleuve intertropical soumis à un aménagement hydroélectrique. Thèse doct., Université Lyon I - ORSTOM Cayenne, France, 54 p.
- 50 MERIGOUX S., PONTON D. et DE MERONA B., 1998. Fish richness and species-habitat relationships in two coastal streams of French Guiana, South America. *Environmental Biology of Fishes*, **51**, 25-39.
- 51 MOREAU G. et LEGENDRE L., 1979. Relation entre habitat et peuplements de poissons: essai de définition d'une méthode numérique pour les rivières nordiques. *Hydrobiologia*, **67** : 81-87.
- 52 MOYLE P.B. et VONDRACEK B., 1985. Persistence and structure of the fish assemblage in a small California stream. *Ecology*, **66** : 1-13.
- 53 OBERDORFF T., 1995. Synthèse des données 1995 sur le bassin Seine-Normandie. Paris. Réseau Hydrobiologique et Piscicole. 192 p.
- 54 OBERDORFF T., 1997. Schémas régionaux d'organisation des peuplements de poisson de l'ensemble du réseau hydrographique français. Rapport final de la phase I du programme national "Indice Poisson". 252 p.
- 55 OSBORNE L.L. et WILEY M.J., 1992. Influence of tributary spatial position on the structure of warmwater fish communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49** : 671-681.
- 56 PALMER M.A. et POFF N.L., 1997. Heterogeneity in streams, the influence of environmental heterogeneity on patterns and processes in streams. *Journal of North American Benthological Society*, **16** : 169-173.
- 57 PECKARSKY B.L., 1997. Extrapolating from individual behavior to populations and communities in streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **16** (2) : 375-390.
- 58 PEREZ L.E., 1984. Uso del habitat por la comunidad de peces de un rio tropical asociado au bosque. *Memoria Soc. Cienc. Nat. La Salle*, **XLIV 121**: 143-162.

59 PERSSON L., 1997. Competition, predation and environmental factors as structuring forces in freshwater fish communities: Sumari (1971) revisited. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **54** : 85-88.

60 PETERJOHN W.T. et CORRELL D.L., 1984. Nutrient dynamics in an agricultural watershed, observations on the role of a riparian forest. *Ecology*, **65** : 1 466-1 475.

61 PETERS E.J. et al., 1989. Platte River suitability criteria. Nebraska Game and Parks. Commission Technical Series 17, Lincoln, Nebraska, USA. 325 p.

62 PICKETT S.T.A. et WHITE P.S., 1985. Patch Dynamics: a synthesis. Chap. 21 , 371-384, in *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Pickett S.T.A., White, eds.

63 POFF N.L., 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **16** (2) : 391-409.

64 POFF N.L. et ALLAN J.D., 1995. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, **76** (2) : 606-627.

65 POFF N.L., 1997. The Natural Flow Regime. A paradigm for river conservation and restoration. *Bioscience*, **47** (11) : 769-784.

66 POUILLY M. et SOUCHON Y., 1995. Méthodes des microhabitats: validation et perspectives. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **337/338/339** : 329-336.

67 POWER M.E., 1992. Habitat heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs. *Ecology*, **73** (5) : 1675-1688.

68 POWER M.E., 1995. Hydraulic food-chain models. *Bioscience*, **45** : 159-167.

69 RESH V.H., 1988. The role of disturbance in stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **7** (4) : 433-455.

70 RESH V.H., 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: a synthesis of long-term ecological research on the Upper Rhône River in the context of concurrently developed ecological theory. *Freshwater Biology*, **31** : 539-554.

71 RICHARDS C., 1995. Landscape-scale influences on stream habitats and biota. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53** (Suppl. 1) : 295-311.

72 RICKLEFS R.E., 1990. *Ecology*. New-York. Freeman and Co, 896 p.

73 RICKLEFS R.E. et SCHLUTER D., 1993. *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 285 p.

74 ROSS S.T., 1985. Persistence of stream fish assemblages: effects of environmental change. *The American Naturalist*, **126** (1) : 25-40.

- 75 SCARSBROOK M.R. et TOWNSEND C.R., 1993. Stream community structure in relation to spatial and temporal variation: a habitat templet study of two contrasting New Zealand streams. *Freshwater Biology*, **29** : 395-410.
- 76 SCHLOSSER I.J., 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs*, **54** (4) : 395-414.
- 77 SCHLOSSER I.J., 1987. The role of predation in age and size related habitat use by stream fishes. *Ecology*, **68** : 651-659.
- 78 SCHLOSSER I.J., 1991. Stream fish ecology: a landscape perspective. *Bioscience*, **41** (10) : 704-712.
- 79 SEDELL J.R., 1984. Habitats and salmonid distribution in pristine, sediment-rich valley systems: S. Fork Hoh and Queets River, Olympic National Park. 33-41 in W.R. Meehan, T.R. Merrel, and T.A. Hanley, eds. *Fish and Wildlife Relationships in Old-growth Forests*. American Institute of Fisheries Research Biologists, Juneau, USA.
- 80 SHELDON A.L., 1968. Species diversity and longitudinal succession in stream fishes. *Ecology*, **49** (2) : 193-198.
- 81 SOUCHON Y., 1994. Etat d'avancement des recherches sur la modélisation de l'habitat des poissons des cours d'eau en France. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **332** : 57-71.
- 82 SOUCHON Y., 1995. Le poisson et son habitat: introduction. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **337/338/339** : 3-8.
- 83 SOUTHWOOD T.R.E., 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos*, **52** : 3-18.
- 84 SOUSA W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **15** : 353-391.
- 85 TOWNSEND C.R., 1989. The Patch Dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **8** : 36-50.
- 86 TOWNSEND C.R., 1996. Concepts in river ecology: pattern and process in the catchment hierarchy. *Journal of the North American Benthological Society*, **9** : 53-60
- 87 TOWNSEND C.R. et HILDREW G.A., 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31** : 265-275.
- 88 TURNER M.G. et GARDNER R.H., 1991. The analysis and interprétation of landscape heterogeneity. Springer-Verlag, New York. 262 p.
- 89 VANNOTE R.L., 1980. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37** : 130-137.
- 90 VIBERT R. et LAGLER K.F., 1962. Pêches continentales, biologie et aménagement. Dunod. 362 p.

91 WARD J.V. et STANFORD J.A., 1983. The intermediate-disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems, p 347-356. In : "Dynamics of lotic ecosystems", Fontaine T.D. and Bartell S.M., eds. New-York.

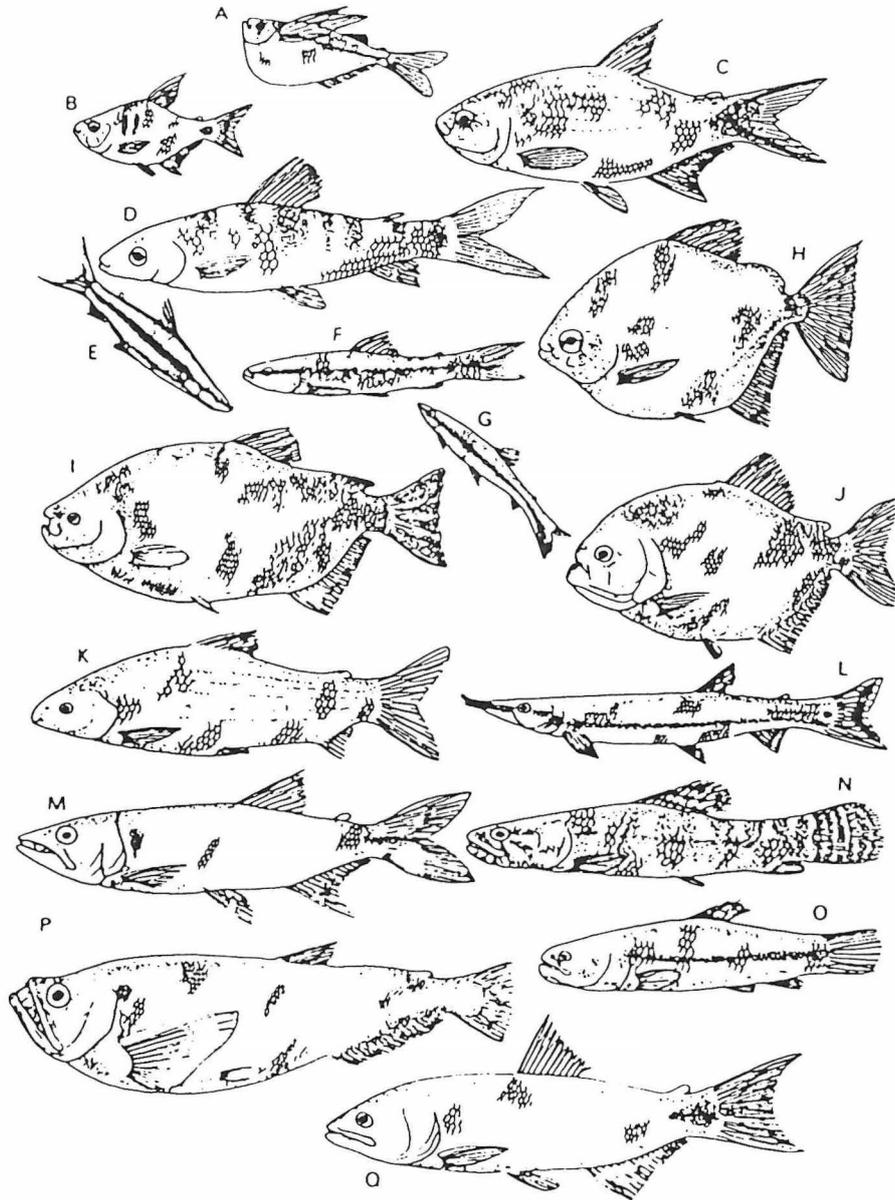
92 WEVERS M.J. et WARREN C.E., 1986. A perspective on stream community organization, structure, and development. Archives of Hydrobiology. 290 p.

93 WHITTAKER R.H., 1973. Niche, habitat, and ecotope. The American Naturalist, **107** (955) : 321-338.

94 ZARET T.M. et RAND A.S., 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. Ecology, **52** (2) : 336-342.

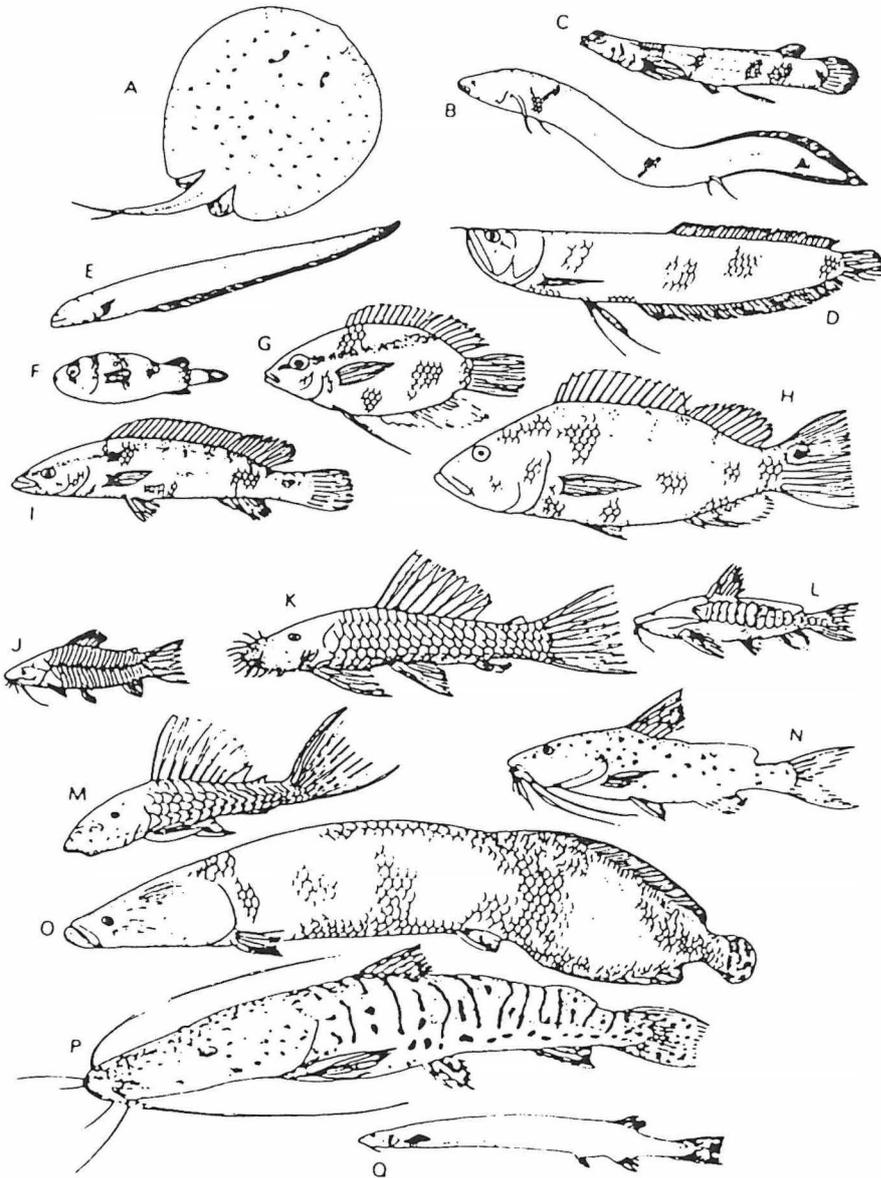
ANNEXES

Annexe 1. Aperçu de la richesse de la faune ichthyque néotropicale (d'après Lowe-McConnell, 1987).



(A) *Gasteropelecus* (6 cm); (B) *Tetragonopterus* (12 cm); (C) *Brycon* (50 cm); (D) *Leporinus* (30 cm); (E) *Anostomus* (12 cm); (F) *Characidium* (4 cm); (G) *Poecilobrycon* (4 cm); (H) *Metynnis* (12 cm); (I) *Colossoma* (50 cm); (J) *Serrasalmus* (30 cm); (K) *Prochilodus* (40 cm); (L) *Boulengerella* (45 cm); (M) *Acestrorhynchus* (20 cm); (N) *Hoplias* (30 cm); (O) *Hoplerythrinus* (25 cm); (P) *Hydrolycus* (60 cm); (Q) *Salminus* (50 cm)

Annexe I(suite).

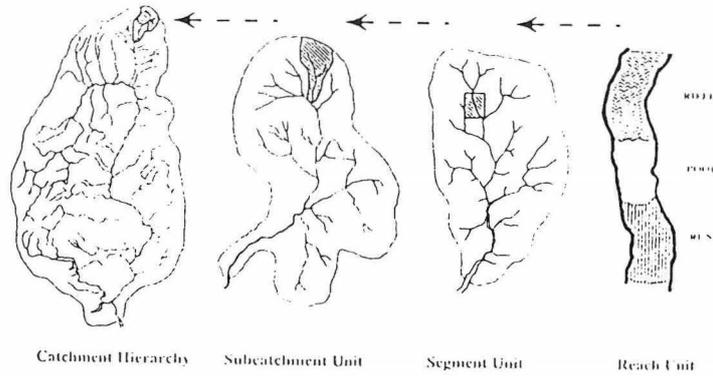


(A) *Potamotrygon* stingray (30 cm, Elasmobranch); (B) *Lepidosiren* lungfish (50 cm, Dipnoi); (C) *Anableps* loureyfish (15 cm, Anablepidae); (D) *Osteoglossum* (50 cm, Osteoglossidae); (E) *Electrophorus* electric eel (60 cm, Electrophoridae); (F) *Colomesus* pufferfish (Tetraodontidae); (G) *Cichlasoma* (10 cm, Cichlidae); (H) *Cichla* (40 cm, Cichlidae); (I) *Crenicichla* (25 cm, Cichlidae); (J) *Hoplosternum* (15 cm, Callichthyidae); (K) *Ancistrus* (15 cm, Loricaridae); (L) *Megalodoras* (70 cm, Doradidae); (M) *Hypostomus* (15 cm, Loricaridae); (N) *Pimelodus* (30 cm, Pimelodidae); (O) *Arapaima* (150 cm, Osteoglossidae); (P) *Pseudoplatystoma* (120 cm, Pimelodidae); (Q) *Vandellia* (4 cm, Trichomycteridae)

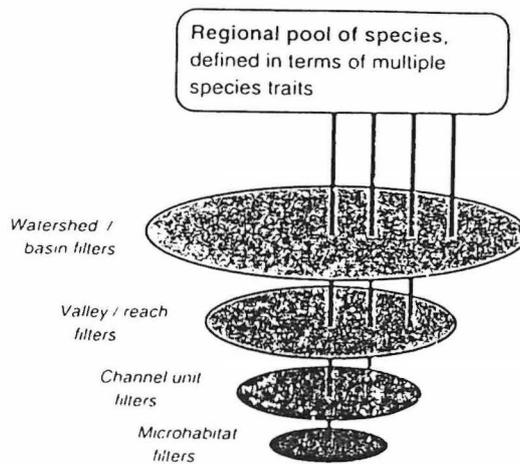
Annexe 2. Quelques exemples des différentes catégories de substrats considérés depuis Gorman et Karr (1978).

Auteurs	Catégories de substrat								
Gorman et Karr (1978)	vase	sable	gravier	caillou	roche	végétation	litière	mélange	
Shlosser (1982)	vase	sable	gravier	caillou	roche	litière	végétation aquatique	mélange	clay pan
Angermeier et Schlosser (1989)	argile	vase	sable	gravier	caillou	roche			
Bain (1995)	substrat fin	substrat grossier							
Mérigoux et al. (1998)	vase	argile	roche, gravier, sable						

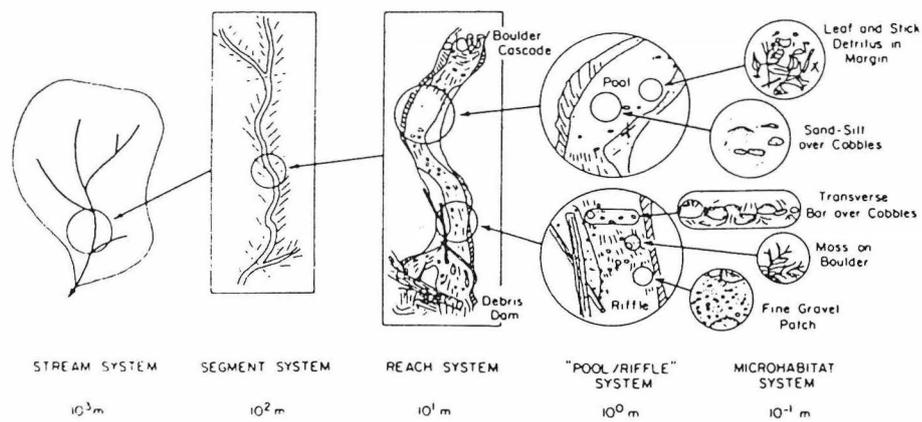
Annexe 3. Représentation schématique des différentes notions d'échelle.



Classification hiérarchique de l'habitat aquatique selon Townsend (1996).

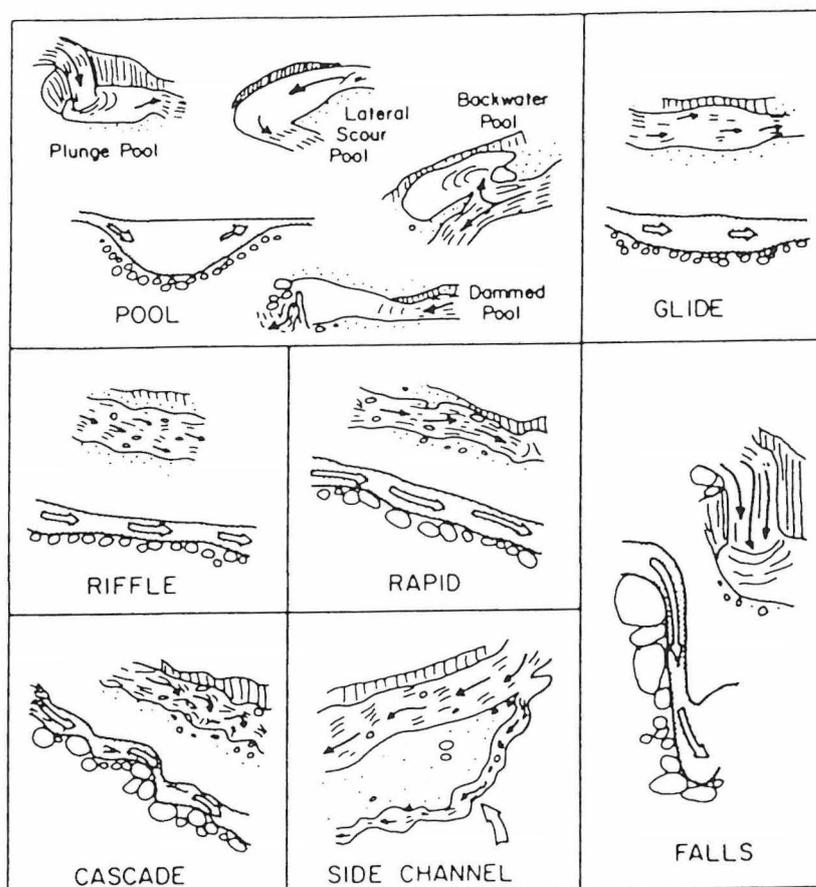


Les différents niveaux d'échelle de l'habitat selon Poff (1997).



Classification hiérarchique d'un système lotique selon Frissel et al. (1986)

Annexe 4. Les formes fondamentales de Pool et de Riffle, reflétant la topographie du lit de la rivière (selon Frissel et al., 1992).



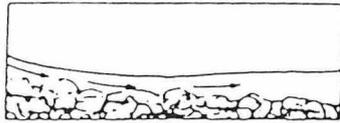
RQ:

Les pools ou vasques sont définis comme des zones de dépôts (Moon, 1939 cité par Frissel et al., 1986).

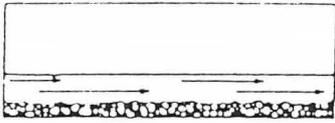
Les riffles ou radier sont définis comme des zones d'érosion (Moon, 1939 cité par Frissel et al., 1986).

Annexe 5. Exemple des différents types de microhabitats utilisés par le saumon (*Oncorhynchus kisutch*) tout au long de son développement (d'après Schlosser, 1991).

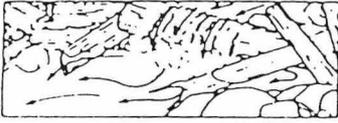
MICROHABITATS TYPES



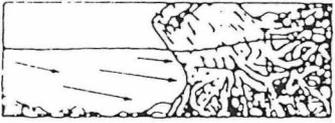
LOW GRADIENT RIFFLE



GLIDE



PLUNGE POOL



LATERAL SCOUR POOL



BACKWATER POOL