

**Reprise d'une étude-modèle
sur les macroinvertébrés lotiques :
la Lapwai Creek (Idaho, USA).
2^e partie : apport de la synécoparcimonie**

par Gérard MASSELOT*¹, André NEL* & Alain THOMAS**

* Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle,
45 rue Buffon, F - 75005 Paris, France

** 5 rue du Vallon, F - 31320 Vieille-Toulouse, France

¹ Chapitre d'une thèse de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle

Mots-clés : parcimonie de Wagner, niveau spécifique, présence/absence, abondance, arbre minimal, continuum.

La matrice totale de 115 taxons pour 8 stations de DELONG & BRUSVEN (1998) a été traitée par la synécoparcimonie, basée sur la parcimonie de Wagner. Les précédentes analyses phénétiques (DELONG & BRUSVEN op. cit., MASSELOT et al. 2008) ont conduit à des résultats hétérogènes voire contradictoires, dont aucun ne va clairement dans le sens d'un river continuum. Au contraire, une zonation amont-aval apparaît nettement avec la parcimonie de Wagner, en particulier si l'abondance des taxons est prise en compte. La polarisation selon un groupe externe vide et le codage des taxons : absent = 0, présent = 1 et abondant = 2 (a/ d'abord avec le seuil d'abondance arbitraire de 5% ; b/ ensuite et surtout en considérant comme seuil l'effectif moyen aux 8 stations) mettent en évidence un continuum amont-aval dès la station 1. Le continuum « naturel » de la Lapwai Creek n'est donc pas « masqué » par la pollution agricole comme supposé mais il l'est, au moins partiellement, par les classiques techniques d'analyse utilisées qui n'ont pas exploité une grande partie de l'information disponible.

Revival of a pilot study on lotic macroinvertebrates: the Lapwai Creek (Idaho, USA). 2nd part: the contribution of synecoparsimony

Keywords: Wagner parsimony, species level, presence/absence, abundance, minimal tree, continuum.

The synecoparsimony method, based on the Wagner parsimony, was applied to the total matrix (115 taxa at 8 stations) of DELONG & BRUSVEN (1998). Previous phenetic analyses (DELONG & BRUSVEN op. cit., MASSELOT et al. 2008) led to heterogeneous if not contradictory results; moreover, not one of these results was consistent with the river continuum concept. On the contrary, an upstream-downstream zonation was clearly revealed by the Wagner parsimony, in particular if the abundance of taxa was taken into account. Polarization using an empty outgroup, and coding taxa : absent = 0, present = 1 and abundant = 2 (a/ first with the arbitrary abundance level of 5% ; b/ then especially considering as level the mean number of individuals over the 8 sites) evidenced an upstream-downstream continuum from the station 1 onwards. So, the « natural » continuum of the Lapwai Creek is not concealed by agricultural pollution (as assumed); but it was at least partly concealed by the classical phenetic methods taken into consideration, not exploiting a large part of the available information.

1. Résumé de la première partie [*Ephemera*, 9 (2) : 119-139]

Le présent travail est axé sur la mise en évidence de l'hétérogénéité --voire de la contradiction-- de résultats écologiques obtenus par différentes méthodes d'analyse classiques. Par souci d'objectivité, nous avons utilisé une matrice de données indépendante, fréquemment citée, celle de la Lapwai Creek (DELONG & BRUSVEN 1998) : 8 stations et 115 taxons dont seulement 44 « communs » (d'abondance > 0,5 % du total à une station) ont été retenus par ces auteurs pour leur interprétation.

L'importance des espèces « rares » est discutée sur une base bibliographique. La méthode des clusters utilisée par DeLong & Brusven (liens moyens ; distance de Pearson) a été développée sur la base comparative de 12 couples méthodologiques (liens simples, liens moyens et agglomération de Ward, respectivement avec les distances : euclidienne, de Manhattan, de Chebychev et de Pearson) pour 44 taxons. Les 12 dendrogrammes obtenus montrent une très grande instabilité des résultats puisqu'un seul regroupement leur est commun : celui des stations 7 et 8. Cela soulève clairement le problème du choix entre ces méthodes. Par contre, le passage de 44 taxons à la matrice totale de 115 n'affecte guère la topographie des dendrogrammes.

L'application de 6 indices de diversité (Simpson, Hill, Shannon-Weaver, Margalef, Odum et Menhinick) à la matrice totale conduit à 5 classements différents des stations. D'autre part, la réduction drastique de la matrice à seulement 16 taxons (d'abondance > 5 % du total à une station) : a) n'affecte pas les valeurs obtenues par l'indice de McIntosh ; b) accroît considérablement l'équitabilité (selon Shannon-Weaver) et bouleverse son classement des stations.

Le seul élément favorable au concept du River Continuum est apporté par les deux courbes correspondant, l'une aux nombres d'espèces de la station 1 encore présentes à chaque station vers l'aval, et l'autre, à l'inverse, aux nombres d'espèces de la station 8 retrouvées à chaque station en progressant vers l'amont. Les pentes inverses des deux droites de tendance mettent en évidence deux trends opposés de la biodiversité systématique qui traduisent un remplacement d'espèces amont-aval sur la Lapwai Creek.

2. La synécoparcimonie

2.1. Principe et quelques généralités

Les concepts et méthodes de cet outil ont été exposés en détail par ailleurs (LAMBSHEAD & PATERSON 1986 ; BELLAN-SANTINI et al. 1994, 1996 ; BELLAN-SANTINI 1995 ; SALEN-PICARD et al. 1997 ; MASSELOT et al. 1997a, 1997b ; NEL et al. 1998). Rappelons simplement que les méthodes traditionnelles d'analyse des données écologiques reposent essentiellement sur une conception phénétique, c'est-à-dire que les raisonnements sont bâtis à partir de notions telle la similarité globale (« qui se ressemble s'assemble »), ou les méthodes typologiques. La pléthore d'algorithmes ainsi disponibles, reposant sur des hypothèses ad hoc, conduit à « *a situation where the same data set could be used to generate a variety of classifications* » (LAMBSHEAD & PATERSON 1986), c'est-à-dire à des résultats sensiblement différents, voire contradictoires, selon les méthodes de calcul retenues (distances et méthodes d'agglomération). La première partie de notre travail (MASSELOT et al. 2008) a souligné la nécessité d'interpréter avec prudence les résultats obtenus par plusieurs méthodes d'analyses phénétiques classiques. Plus encore, PENNY

(1982) a montré qu'une même matrice de similarité, basée sur une méthode quelconque de calcul de distance, pouvait être obtenue avec des matrices de caractères (présence/absence ou abondance par exemple) différentes.

Ces sérieuses objections ont amené des chercheurs à étudier une solution qui conserverait, lors de l'analyse d'un tableau de contingence de données écologiques, l'état réel des caractères de celui-ci. LAMBSHEAD & PATERSON (1986), BELLAN-SANTINI et al. (1994, 1996), BELLAN-SANTINI (1995), SALEN-PICARD et al. (1997), MASSELOT et al. (1997a, b), NEL et al. (1998) ont commencé à mettre en place les bases de cette méthode et ont testé cette dernière.

Le but recherché est :

- 1) qu'il y ait une relation bijective entre les relevés biologiques initiaux, et les résultats de l'analyse, avec le moins de perte d'information possible ;
- 2) que les seules informations à exploiter soient celles provenant des relevés (faunistiques, floristiques, etc.) sans autre hypothèse supplémentaire ;
- 3) que la méthode permette une analyse aisée des corrélations entre les relevés biologiques et les facteurs environnementaux (qu'ils soient « naturels », ou bien d'origine anthropique).

Les outils de traitement ont été empruntés à ceux de la phylogénie cladistique.

L'hypothèse de la cladistique, développée dans de très nombreux travaux depuis ceux de son initiateur -ou tout au moins depuis la version traduite en langue anglaise- (HENNIG 1965), est que deux taxons étroitement apparentés partagent des états de caractères dérivés, hérités d'un ancêtre commun. On parle d'état « apomorphe » pour nommer ces caractères dérivés, d'état « plésiomorphe » pour évoquer les états de caractère ancestraux, et d'« homoplasie » pour désigner l'apparition d'un même état de caractère chez des lignées différentes. L'idée initiale est qu'un taxon partage avec un taxon frère des modifications « héritées » d'un taxon ancestral. Les groupes ainsi constitués, par dichotomies successives, partagent donc des états de caractères dérivés communs, nommés synapomorphies et sont nommés clades naturels ou groupes monophylétiques. Pour établir l'arbre phylogénétique, une méthode d'analyse est utilisée : la méthode de parcimonie ; elle n'est (CRISCI 1982) qu'un outil qui recherche la solution la plus simple entre toutes les hypothèses possibles. Par solution la plus simple, il faut entendre celle qui représente le moins d'étapes, en fait la solution dite « la plus économique » en nombre de changements d'état de caractère.

En synécologie, il apparaît absurde de considérer qu'un couple de stations serait « héritières avec modifications » d'une station ancestrale hypothétique. Il n'est donc pas possible de parler de cladistique dans ce cas. Les regroupements de stations ne sont pas des clades au sens strict. En revanche, la méthode de parcimonie permet une classification des stations étudiées selon un système hiérarchique des caractères que sont les informations biologiques. Cette classification peut être testée vis à vis de données qui sont les attributs, par exemple les facteurs environnementaux présumés avoir affecté la faune et la flore.

Il a donc été nécessaire de construire une nomenclature nouvelle, dont on trouvera le détail dans NEL et al. (1998).

Rappelons seulement qu'un caractère est, dans sa plus simple acceptation, la présence/absence d'un taxon, mais il peut être également tenu compte de l'abondance. Il convient de coder les états des caractères (en pratique, l'absence = 0, la présence = 1, et au besoin l'abondance = 2 ou plus). L'intérêt de la méthode est également de pouvoir faire état, par un simple « ? », d'une présence possible, mais non encore vérifiée. Ce type de codage présente en

effet l'avantage de suggérer un retour ultérieur sur le terrain pour rechercher tout particulièrement un taxon non recensé, après qu'une première analyse ait indiqué que sa présence est probable. Cette technique a été utilisée avec succès pour 13 espèces de microlépidoptères de Provence (J. Nel in NEL et al. 1998). Ces dernières n'avaient pas été récoltées initialement ; seulement supposées présentes et passées inaperçues, elles ont été découvertes après que l'analyse en ait mis en évidence la forte probabilité d'occurrence.

Des travaux complémentaires sont en cours, mais la méthode, adaptée, est utilisée en routine pour le bio-assessment de la Baie de Santa Monica, USA (CITY OF LOS ANGELES, 2000 par exemple) ⁽¹⁾.

2. 2. Application de la méthode de synécoparcimonie à l'étude de la Lapwai Creek

2.2.1. Première approche axée sur la seule présence/absence des taxons aux stations

À partir de la matrice complète de Delong & Brusven, nous avons commencé par réaliser un codage simple de présence/absence, en retenant l'absence comme plésiocénotique et codée « 0 », la présence étant codée « 1 ».¹

Nous avons choisi de polariser la matrice sur un groupe externe vide de tout taxon, afin de ne pas interférer avec la station 1, qui est probablement -selon DELONG & BRUSVEN (1992), voir aussi le présent tableau 4 des paramètres chimiques- **déjà perturbée, impactée**, de façon diffuse, par plusieurs ruisseaux temporaires drainant à la fois des exploitations agricoles éparses et des forêts de conifères. Cette stratégie a été retenue par exemple par LAMBSHEAD & PATERSON (1986) ou par BELLAN-SANTINI et al. (1994). En termes d'analyse biocénotique, c'est considérer qu'on se trouve face à un processus de colonisation (ou de recolonisation) progressive d'une aire n'abritant aucun taxon.

Le Tableau 1 (pages 128-129) représente la matrice ainsi élaborée.²

Le logiciel Hennig86 a été utilisé, avec deux interfaces : Tree Gardener version 2.2, (RAMOS 1998) comme éditeur et interface avec le logiciel proprement dit, et TreeView version 1.5.2 ©Roderic D. M. Page (1998) comme éditeur pour la mise en forme des arbres. Aucune pondération n'a été imposée sur un quelconque des caractères (taxons).

Il a été procédé systématiquement à une analyse exhaustive (« ie » pour « implicit enumeration »). Les arbres ainsi obtenus sont avec certitude les arbres minimaux, mais le temps de calcul peut être long. Dans la mesure où plusieurs arbres également parcimonieux peuvent apparaître, l'option « Nelsen » permet d'en obtenir le consensus strict.

¹ On pourra d'ailleurs méditer très utilement sur la mise en disponibilité effective des rapports internes concernant le biomonitoring... aux USA....

² N. b. : l'ordre des taxons codés ici est celui de DELONG & BRUSVEN (1998) [et non pas celui de MASSELOT et al. (2008)] avec plusieurs groupes systématiques déplacés en fin de liste, hors classification zoologique classique (Odonates, Hémiptères, Mégaloptères, Arachnides, Crustacés).

L'analyse de cette matrice fait apparaître 5 arbres également parcimonieux : Longueur $L = 194$; Indice de Cohérence $CI = 0,59$; Indice de Réention $RI = 0,51$. Dans tous les cas, la station 2 est située en position la plus basale, toujours suivie des stations 1 puis 3.

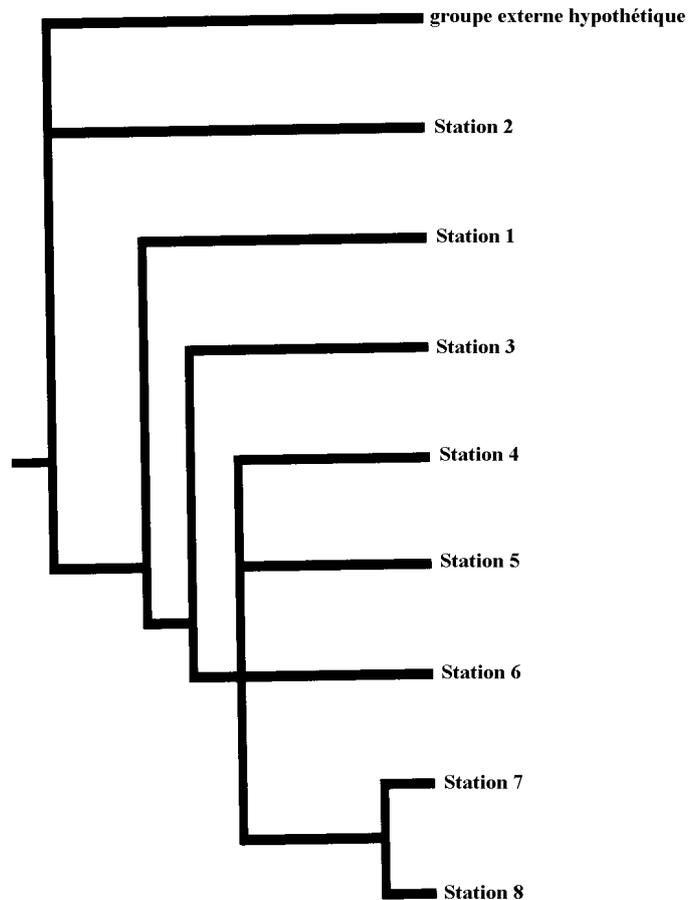


Figure 1. Arbre de consensus strict des cinq arbres minimaux ($L = 194$; $CI = 0,59$; $RI = 0,51$) sur la simple matrice de présence/absence.

Figure 1. Strict consensus biocenoqram (five minimal trees: Length = 194; Consistency Index = 0,59; Retention Index = 0,51) of the stations, using the presence/absence matrix.

L'arbre de consensus strict (Fig. 1) montre :

- 1) que la station 2 reste en position basale (la plus proche du groupe externe) ;
- 2) qu'un gradient station 1 - station 3 la suit ;
- 3) puis une polytomie entre les stations 4 - 5 - 6 ;

4) et enfin un groupe monocoenotique constitué des stations 7 et 8.

À ce premier stade de l'analyse, il apparaît une rupture nette entre les trois stations basales (1, 2 et 3) et le reste du cours d'eau, dont en particulier les stations ultimes (7 et 8) forment un groupe qui est d'ailleurs le seul commun à tous les dendrogrammes phénétiques obtenus par les analyses en clusters précédentes (DELONG & BRUSVEN 1998 ; MASSELOT et al. 2008).

La classification de STRAHLER (1957), appliquée en attribut de l'arbre, situe bien les stations 1, 2 et 3 sur des cours d'eau d'ordre 3, les stations 4 et 5 sur des cours d'eau d'ordre 4, et enfin les stations 6, 7 et 8 sur des cours d'eau d'ordre 5.

Si la présence des taxons est informative, l'absence peut également l'être. Nous ne partageons pas l'avis de LEGENDRE & LEGENDRE (1984) qui éliminent « l'informativité » de l'absence. L'absence de taxons de deux stations peut avoir un caractère informatif indéniable.

Ne se situer qu'en termes de « ressemblances » induit précisément une mésestimation de l'absence partagée comme indicatrice de perturbations partagées. Dire (LEGENDRE & LEGENDRE *ibid.*) que « l'absence d'une espèce dans deux échantillons peut résulter de contraintes physiologiques ou écologiques très différentes » est tout aussi pertinent pour les présences partagées. L'absence partagée d'une espèce considérée comme très sensible aux impacts anthropiques (phytosanitaires notamment) à deux stations où elle devrait être présente (par comparaison avec des cours d'eau proches par exemple), ou bien la disparition conjointe du même taxon de ces deux stations, présent auparavant, sont bien le signe d'une dégradation (ou d'une évolution) du milieu.

Les arguments écologiques de Legendre & Legendre sont donc plutôt à mettre au débit des techniques d'analyse car, de l'avis même des auteurs, « l'inclusion des doubles zéros dans la comparaison ferait attribuer une très haute valeur de similarité aux différentes paires de ces échantillons très appauvris ». Rappelons que les « doubles zéros » sont fréquemment corrélatifs de l'apparition conjointe de taxons moins sensibles, et que simplement ils concourent à la description, sous forme de « total evidence », des biocénoses étudiées. Le tableau 2 ci-après regroupe les caractères (taxons) significatifs pour les stations les plus « basales » de l'arbre de consensus (Fig. 1).

À ce stade, un premier constat peut déjà être effectué :

- peuvent être considérés comme potentiellement « indicatifs » d'une perturbation de la station 2, à la fois les 3 taxons présents à cette seule station et les 12 absents de cette seule station. Sur les 15, 6 n'ont pas été pris en compte dans la matrice des 44 retenus par l'analyse phénétique de Delong & Brusven ;

- 5 taxons sont potentiellement caractéristiques d'un secteur amont de petit cours d'eau en prairie (largeur moyenne du ruisseau : 1,2 m ; débit moyen : 23 L/s), car présents uniquement à la station 1. Sur ces 5 taxons, un seul a été retenu dans l'analyse phénétique de Delong & Brusven ;

- 11 taxons significatifs, absents des seules stations 1 et 2, peuvent être dépendants d'une simple zonation écologique. Il en est de même des 6 taxons significatifs présents aux seules stations 1 et 2, qui paraissent insensibles ou peu sensibles à l'impact subi par la station 2 (émissaire du Lac Winchester). Sur ces 17 taxons, 9 seulement ont été pris en compte dans l'analyse phénétique, et en particulier un seul sur les 6 présents à la fois en S1 et S2 ;

- 7 taxons sont absents des trois stations les plus en amont (cours d'ordre 3). Cette absence est probablement due à des contraintes écologiques. Sur les 7, deux seulement ont été considérés comme « non rares » et ainsi retenus par l'analyse phénétique ;

Présences à la station 2 seulement :	<i>Hydra</i> sp., <i>Limnephilus</i> sp., <i>Mystacides</i> sp.
Absences à la station 2 seulement :	<i>Cynigmula</i> sp., <i>Nixe criddlei</i> , <i>Paraleptophlebia heteronea</i> , <i>Isoperla</i> sp., <i>Skwala americana</i> , <i>Optioservus divergens</i> , <i>O. quadrimaculata</i> , <i>O. seriata</i> , <i>Zaitzevia parvula</i> , <i>Hydropsyche</i> sp. A, <i>Hexatoma</i> sp., <i>Prosimulium</i> sp.
Présences à la station 1 seulement :	<i>Cultus</i> sp., <i>Brychius hornii</i> , <i>Oreodytes congruus</i> , <i>Chrysops</i> sp., <i>Dixella</i> sp.
Absences à la station 1 seulement :	<i>Ordobrevia nubifera</i> .
Présences aux stations 1 + 2 seulement :	<i>Gyraulus</i> sp., <i>Callibaetis</i> sp., <i>Agabinus</i> sp., <i>Hesperophylax</i> sp., <i>Psychoglypha</i> sp., <i>Pericoma</i> sp.
Absences aux stations 1 + 2 seulement :	<i>Baetis bicaudatus</i> , <i>Drunella flavilinea</i> , <i>Epeorus albertae</i> , <i>Plauditus punctiventris</i> , <i>Rhithrogena hageni</i> , <i>Isoperla fulva</i> , <i>Glossosoma</i> sp., <i>Hydropsyche</i> sp. B, <i>Antocha</i> sp., <i>Atherix variegata</i> , <i>Simulium</i> sp. C.
Présences aux stations 1 + 2 + 3 seulement :	NÉANT
Absences aux stations 1 + 2 + 3 seulement :	<i>Paraleptophlebia bicornuta</i> , <i>Serratella tibialis</i> , <i>Heterlimnius corpulentus</i> , <i>Psephenus falli</i> , <i>Brachycentrus occidentalis</i> , <i>Argia vivida</i> , <i>Petrophila</i> sp.

Tableau 2. Taxons signifiants, par leur présence ou leur absence, des stations les plus « basales » de l'arbre de consensus strict.

Table 2. Significant taxa of the three basalmost stations of the strict consensus biocenogram.

- au total donc, sur 45 taxons présentant potentiellement une signification en termes d'analyse du problème posé, seulement 22 ont été retenus pour établir le dendrogramme de De-long & Brusven.

Notre première analyse, purement qualitative, a été complétée par une prise en compte de l'abondance des taxons.

2.2.2. Seconde approche prenant en compte l'abondance des taxons

a) Analyse utilisant le seuil d'abondance des 5 %

Une nouvelle matrice a été dressée, en considérant comme « abondant » à une station donnée tout taxon dont l'effectif représente plus de 5 % de l'effectif total de ce taxon sur l'ensemble des stations. Le codage devient donc : 0 = absent, 1 = présent, 2 = abondant.



Figure 2. Unique arbre parcimonieux obtenu en utilisant un premier critère d'abondance (codage = 2, au-dessus du seuil des 5 % du total) : L = 389 ; CI = 0,59 ; RI = 0,52.

Figure 2. Single parsimonious biocenogram of the stations, using a first coding of abundance (coding = 2, above the 5% level, see text) : L = 389; CI = 0,59; RI = 0,52.

Les mêmes options techniques que précédemment ont été utilisées pour l'analyse (exhaustivité du calcul notamment).

Un unique arbre parcimonieux est cette fois mis en évidence (Fig. 2) : $L = 389$; $CI = 0,59$; $RI = 0,52$. La station 2 reste en position basale, mais l'adjonction de ce premier critère d'abondance fait mieux apparaître un continuum, une zonation longitudinale, basée sur la structure amont/aval des peuplements des stations. Les stations (5 + 6) forment un premier groupe monocoenotique, et les stations (7 + 8) un second. Ces deux groupes sont réunis en un groupe lui-même monocoenotique.

Deux attributs chimiques majeurs (NH_3^- et N Kjeldahl) sont congruents avec l'arbre minimal qui fait bien ressortir la station 2 comme la plus impactée par le lac Winchester, eutrophe.

En ce qui concerne les taxons significatifs, le Tableau 3 ci-dessous ne relève que les éléments nouveaux (gradients d'abondance) par rapport au coenogramme précédent.

Abondances significantes à la station 2 seule :	<i>Hydra</i> sp., <i>Gyraulus</i> sp., <i>Simulium vittatum</i> .
Abondances significantes à la station 1 seule :	<i>Amphinemura</i> sp., <i>Cultus</i> sp., <i>Brychius hornii</i> , <i>Optioservus divergens</i> , <i>Oreodytes congruus</i> .
Abondances significantes sur le gradient de stations 3 à 8 :	<i>Baetis tricaudatus</i> , <i>Drunella flavilinea</i> , <i>Paraleptophlebia heteronea</i> , <i>Skwala americana</i> .
Abondances significantes sur le gradient de stations 4 à 8 :	<i>Baetis bicaudatus</i> , <i>Serratella tibialis</i> , <i>Epeorus albertae</i> , <i>Isoperla</i> sp., <i>Heterolimnius</i> sp., <i>Hydropsyche</i> sp. A, <i>Antocha</i> sp., <i>Hemerodromia</i> sp.
Abondances significantes sur le gradient de stations 5 à 8 :	<i>Rhithrogena hageni</i> , <i>Brachycentrus occidentalis</i> , <i>Glossosoma</i> sp., <i>Simulium</i> sp. C.
Abondances significantes sur le gradient de stations 6 à 8 :	<i>Pteronarcys californica</i> , <i>Psephenus falli</i> , <i>Petrophila</i> sp.
Abondance significative aux deux stations 7 et 8 :	<i>Leucotrichia</i> sp.

Tableau 3. Taxons significatifs, potentiellement indicateurs ; prise en compte sur la base d'une abondance aux stations supérieure à 5% de leur effectif total (codage = 2).

Table 3. Potentially indicator taxa, taken into account above the 5% quantitative level (coding = 2).

b) Analyse utilisant comme seuil d'abondance la moyenne des effectifs aux stations

Au seuil classique de 5 % (GAUCH 1982), nous avons substitué une limite moins arbitraire, en considérant tout simplement la moyenne des effectifs de chaque taxon calculée sur l'ensemble des stations. Au-dessus de cette valeur moyenne, le taxon est considéré comme « abondant » à toute station donnée. Par rapport aux 5%, le seuil d'effectif pour le codage 2 est sensiblement relevé ($\times 2,5$). Moins arbitraire que le précédent, ce codage quantitatif est toutefois pris en compte 251 fois dans la matrice, ce qui représente une quantité d'information importante.

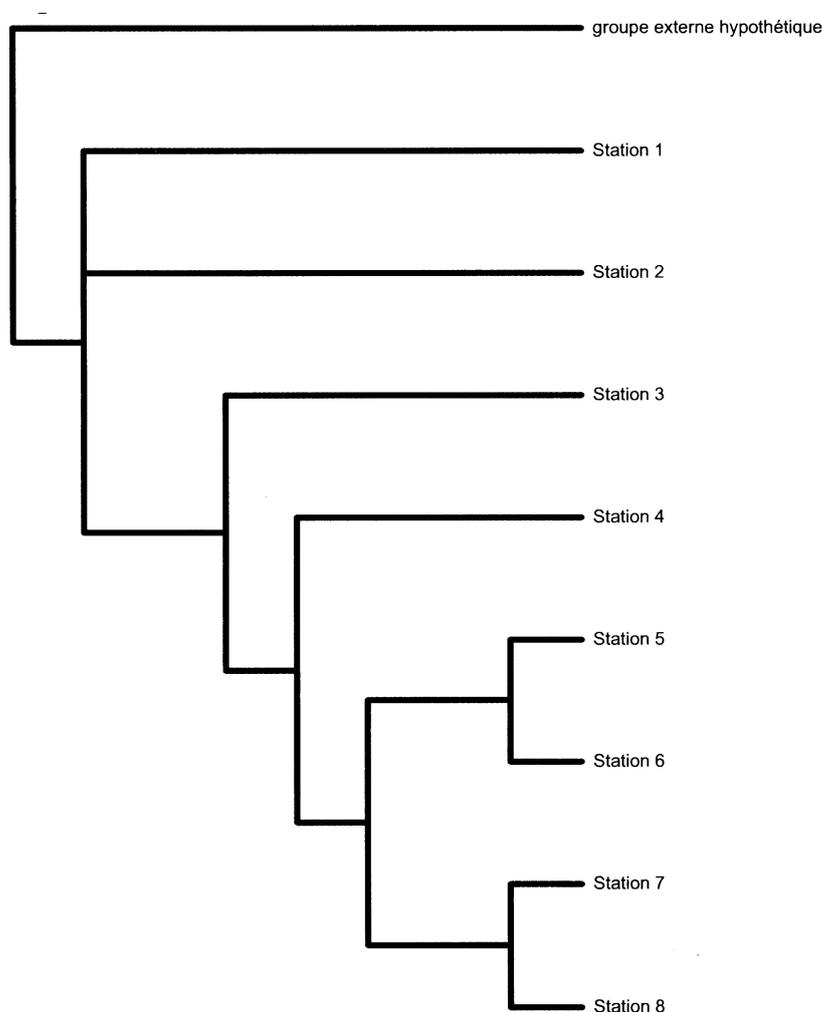


Figure 3. Arbre de consensus de deux arbres également parcimonieux ($L = 396$, $CI = 0,58$; $RI = 0,43$) sur la base d'une abondance supérieure à la moyenne des effectifs aux 8 stations (codage = 2).

Figure 3. Strict consensus biocenogram (two minimal trees: $L = 396$; $CI = 0,58$, $RI = 0,43$) of the stations, using a second coding of abundance (= 2, above the mean number of individuals per station).

Dans ce cas, deux arbres également parcimonieux ($L = 396$; $CI = 0,58$; $RI = 0,43$) se dégagent, à partir desquels un arbre de consensus strict est établi (Fig. 3). Ce dernier montre une polytomie basale entre la station 1 et la station 2. Mise à part cette différence, la topologie est quasiment inchangée par rapport à l'arbre de la figure 2, avec les deux groupes (S7 + S8) et (S5 + S6) formant eux-mêmes un groupe monocoenotique. Les autres stations sont étagées selon leur position amont/aval sur le cours de la Lapwai Creek.

De plus, il existe une congruence nette avec les paramètres physiques majeurs : altitude, surface du bassin-versant et débit moyen, retranscrits dans le tableau 1 de MASSELOT et al (2008).

Plus encore qu'en utilisant le codage précédent (§ 2.2.2.a), la succession des peuplements du macrobenthos aux 8 stations s'effectue selon un continuum amont-aval de la rivière, ce qu'aucune des analyses phénétiques utilisées (DELONG & BRUSVEN 1998, MASSELOT et al. 2008) n'avait pu mettre en évidence. On peut donc considérer qu'il existe un véritable continuum benthique sur la Lapwai Creek.

3. Conclusion : le continuum de la Lapwai Creek est-il réellement masqué par les activités agricoles ?

La station 2, située en aval immédiat du lac Winchester eutrophisé, subit directement l'influence thermique et chimique de ce dernier. Le tableau 4, issu de DELONG & BRUSVEN (1992) révèle qu'en période d'étiage :

- les valeurs maximales de plusieurs paramètres chimiques sont de loin les plus élevées à la station 2 ;
- dans une certaine mesure, la station 1 peut aussi être considérée comme impactée insidieusement par l'agriculture.

mg/L	St. 1	St. 2	St. 4	St. 5	St. 6	St. 8
NH ₃ ⁻	0,19	1,05	0,03	0,03	0,03	0,03
N Kjeldahl	2,5	3,3	0,8	1,3	1,0	2,0
PO ₄ ³⁻	0,05	0,50	0,10	0,10	0,08	0,09
P total	0,3	1,3	0,3	0,3	0,3	0,3
Plecoptera :						
effectif total	1361	4	2738	2750	5054	1169
richesse spécifique	11	1	12	12	12	9

Tableau 4. Quelques paramètres chimiques de l'eau de la Lapwai Creek en période d'étiage (les stations 3 et 7 n'ont pas fait l'objet de mesures). En regard, pour information, effectifs totaux et richesse spécifique des communautés de Plécoptères correspondantes.

Table 4. Some chemical parameters of the Lapwai Creek (low water). No measures at stations 3 and 7. In comparison, total numbers of individuals and specific richness of corresponding Plecoptera communities.

Le Tableau 5 confirme tout à fait cette situation : la diversité fonctionnelle d'une partie du peuplement de macroinvertébrés benthiques traduit bien un enrichissement organique par la retenue (accroissement du périphyton, du plancton, du seston et des détritiques organiques du fond) très sensible à la station 2. Un enrichissement est perceptible aussi, dans une moindre mesure, à la station 1, en amont du lac.

TAXONS	Station 2	Station 1	Total aux 8 stations
Hydridae	1968	0	1968
% du total récolté aux 8 stations	100	0	
Oligochètes	10392	270	13083
% du total récolté aux 8 stations	79,4	2,1	
Gastéropodes	8160	496	8824
% du total récolté aux 8 stations	92,5	5,6	
Lamellibranches	5780	1953	7742
% du total récolté aux 8 stations	74,7	25,2	
Amphipodes (<i>Hyaella azteca</i>)	23952	736	24701
% du total récolté aux 8 stations	97,0	3,0	
Chironomidae	70944	15305	194683
% du total récolté aux 8 stations	36,4	7,9	
Simuliidae	45152	7808	62845
% du total récolté aux 8 stations	71,8	12,4	

Tableau 5. Principaux taxons mettant en évidence l'influence écologique du Lac Winchester sur la station 2, et la pollution agricole insidieuse de la station 1. En haut : effectifs; en bas : pourcentages.

Table 5. Main taxa evidencing the ecological influence of the Winchester Lake at station 2, and the insidious agricultural pollution at station 1. Above : numbers of individuals ; below : percentages.

La faune macrobenthique présente aux stations 1 et 3 et absente de la station 2 est la suivante:

Ephemeroptera : *Cinygmula* sp., *Epeorus longimanus*, *Paraleptophlebia debilis*, *P. heteronea* ; Plecoptera : *Capnia* sp., Chloroperlidae, *Isoperla* sp., *Malenka* sp., *Skwala americana*, *Suwallia* sp. ; Coleoptera : *Optioservus divergens*, *O. quadrimaculata*, *O. seriata*, *Zaitzevia parvula* ; Trichoptera : *Hydropsyche* sp. A ; Diptera : *Dixa* sp., *Hexatoma* sp., *Limnophila* sp., *Prosimulium* sp.

À contrario, les taxons présents uniquement à la station 2 (et/ou très « rares » ailleurs) sont les suivants :

Cnidaria : *Hydra* sp. ; Annelida Hirudinea ; Mollusca : *Gyraulus* sp., *Physella* sp. ; Amphipoda : *Hyaella azteca* ; Coleoptera : *Agabinus* sp. ; Trichoptera : *Limnephilus* sp. ; Diptera : *Pericoma* sp., *Simulium vittatum*.

En termes quantitatifs, sont relevées l'abondance significative à la station 2 des taxons suivants : Annelida Oligochaeta, Mollusca Pisidiidae et Diptera Chironomidae, ainsi que la « rareté » de *Zapada cinctipes* (Plecoptera).

32 taxons sont ainsi potentiellement « indicateurs » de la dégradation ou de l'évolution du milieu à la station 2, que ce soit du fait de leur présence (19), de leur absence (9), de leur prolifération (3) ou de leur raréfaction (1). 14 taxons sur ces 32, -soit près de la moitié !- ont été éradiqués par le seuil d'abondance « minimale » des 5 % utilisé par Delong & Brusven.

Tout au long de l'étude -très complète, il faut le souligner- de Delong & Brusven et de la première partie de la nôtre (2008), deux questions se sont posées :

1) La Lapwai Creek est-elle soumise à une zonation longitudinale du macrobenthos correspondant à un continuum régulier ? Le dendrogramme proposé par DELONG & BRUSVEN (1998) tend à montrer nettement le contraire, avec la série de stations : (((((S1 + (S5 + S6)) + S4 + (S7 + S8)) + S3) + S2). Il en va de même des 6 indices de diversité utilisés à titre d'exemple par MASSELOT et al. (2008), qui conduisent à 5 classements amont-aval différents... dont aucun n'est conforme non plus à la série de 1 à 8. Et la situation apparaît bien plus confuse encore si différentes facettes de l'analyse en clusters sont explorées (MASSELOT et al. *ibid.*), montrant une grande instabilité de résultats selon les calculs de distance et les méthodes d'agrégation utilisés.

2) Une pollution diffuse par l'agriculture (selon Delong & Brusven) ou bien l'impact écologique du lac Winchester, eutrophisé, sur la station 2, sont-ils l'un ou l'autre réellement susceptibles de masquer un continuum benthique régulier, « naturel », amont-aval sur la Lapwai Creek ?

La seconde partie de notre étude permet de répondre par la négative à ces deux questions : les écocoenogrammes proposés par le présent travail font apparaître une zonation longitudinale de cette rivière reposant sur le macrobenthos, zonation apparente malgré les perturbations organiques de l'amont.

Enfin, en écologie des eaux courantes, il est clair que les matrices d'une centaine de taxons identifiés au niveau spécifique sont fort peu fréquentes. Nous ne cachons pas notre étonnement de constater que le travail considérable de Delong & Brusven n'ait pas été cité par ROYER et al (2001) développant un indice de qualité des rivières de l'Idaho basé sur les macroinvertébrés.

Travaux cités

- BELLAN-SANTINI, D. 1995. Faune d'invertébrés du peuplement à *Caulerpa taxifolia*. Données préliminaires pour les Côtes de Provence (Méditerranée nord-occidentale). *Biologie Marine Méditerranéenne*, **2** : 635-643.
- BELLAN-SANTINI, D., P. ARNAUD & G. BELLAN. 1996. Affinités entre peuplements méditerranéens benthiques avec et sans *Caulerpa taxifolia*. Pp 387-390 in Ribera M.A. et al. (eds) : *Second International Workshop on Caulerpa taxifolia*, Publ. Univ. Barcelona.
- BELLAN-SANTINI, D., J.C. DAUVIN & G. BELLAN. 1994. Analyse de données en écologie benthique : utilisation de la méthode de l'analyse de parcimonie. *Oceanologica Acta*, **17** (3): 331-340.

- CITY OF LOS ANGELES, ENVIRONMENTAL MONITORING DIVISION. 2000. Marine monitoring in the Los Angeles harbor: Annual Assessment Report for the period January 1999 through December 1999. Report submitted to EPA and RWQCB (Los Angeles). Department of Public Works, Bureau of sanitation, terminal Island Treatment Plant, San Pedro, California. Pp 1-1 to 8-12 + appendices.
- CRISCI, J.V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescription. *Journal of Theoretical Biology*, **97**: 35-41.
- DELONG, M.D. & M.A. BRUSVEN. 1992. Patterns of periphyton chlorophyll a in an agricultural nonpoint source impacted stream. *Water Resources Bulletin*, **26**: 731-741.
- DELONG, M.D. & M.A. BRUSVEN. 1998. Macroinvertebrate community structure along the longitudinal gradient of an agriculturally impacted stream. *Environmental Management*, **22** (3): 445-457.
- GAUCH, H.G. Jr. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, 298 pp.
- HENNIG, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*, **10**: 97-116.
- LAMBSHEAD, J.D. & G.L.J. PATERSON. 1986. Ecological cladistics-an investigation of numerical cladistics as a method for analysing ecological data. *Journal of Natural History*, **20**: 895-909.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE. 1984. *Écologie numérique*. Tome 1 : le traitement multiple des données écologiques. Tome 2 : la structure des données écologiques. 2^e édition. Collection d'Écologie, Masson, Paris.
- MASSELOT, G., A. NEL, A. THOMAS & J. NEL. 1997a. Parcimonie de Wagner et biomonitoring de cours d'eau : application au bassin de la Risle (Normandie, France). *Annales de la Société Entomologique de France*, **33** (3) : 237-258.
- MASSELOT, G., A. NEL & A. THOMAS. 1997b. Cladistics and freshwater biomonitoring. Abstract n° 291, 45th Annual Meeting of the North American Benthological Society, San Marcos, Texas. *Bulletin of the North American Benthological Society*, **14** (1) : 154.
- MASSELOT, G., A. NEL & A. THOMAS. 2008. Reprise d'une étude-modèle sur les macroinvertébrés lotiques : la Lapwai Creek (Idaho, USA). 1^e partie : hétérogénéité contradictoire des résultats obtenus par différentes méthodes d'analyse classiques. *Ephemera*, **9** (2) : 119-139.
- NEL, A., J. NEL, G. MASSELOT & A. THOMAS. 1998. An investigation into the application of the Wagner parsimony method in synecology. *Biological Journal of the Linnean Society*, **65**: 165-189.
- PENNY, D. 1982. Towards a basis for classification of distance measures, incompatibility analysis, and phenetic classification. *Journal of Theoretical Biology*, **96**: 129-142.
- RAMOS, T.C. 1998. *Manual of Tree Gardener*. Version 2.2.
- ROYER, T.V., C.T. ROBINSON & G.W. MINSHALL. 2001. Development of macroinvertebrate-based index for bioassessment of Idaho rivers. *Environmental Management*, **27** (4): 627-636.
- SALEN-PICARD, C., G. BELLAN, D. BELLAN-SANTINI, D. ARLHAC & R. MARQUET. 1997. Changements à long terme dans une communauté benthique d'un golfe méditerranéen (golfe de Fos). *Oceanologica Acta*, **20** : 299-310.
- STRAHLER, A.N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, **38**: 913-920.
- VANNOTE, R.L., G.W. MINSHALL, K.W. CUMMINS, J.R. SEDELL & C.E. CUSHING. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**: 130-137.